

720557



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

**ESCUELA NACIONAL DE ESTUDIOS PROFESIONALES
IZTACALA**

**COMPORTAMIENTO AGONISTA Y RELACIONES DE
DOMINANCIA EN EL ACOCIL Cambarellus
zempoalensis (CRUSTACEA: ASTACIDAE)**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE

B I O L O G O

P R E S E N T A

ENRIQUE ANICETO GARCIA



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

A mí madre y hermanos.

A mis abuelos y tíos.

A Sari, por todo lo que hemos vivido.

Dedicado a todos los estudiosos del comportamiento animal.

Dedicado a los acociles, como muestra del asombro y respeto que han despertado en mí conciencia.

Dedicado a todos los acociles que murieron en el laboratorio, durante este estudio, como una disculpa de mi incapacidad para prevenir sus enfermedades.

Dedicado también a todos los zoo amigos del planeta, pero especialmente a Obongi y a Copito de nieve por sus grandes enseñanzas.

Este trabajo fué realizado en la
Escuela Nacional de Estudios Pro
fesionales Iztacala U.N.A.M., ba
jo la dirección del M. en C. Angel
Rene Arzuffi Barrera.

I N D I C E

INTRODUCCION	1
MATERIAL Y METODO	17
RESULTADOS	28
DISCUSION	84
CONCLUSIONES	104
REFERENCIAS CITADAS	106

INTRODUCCION .

Cuando los animales compiten por un alimento, un territorio o una pareja, intercambian despliegues de comportamiento unos con otros. Ocasionalmente los competidores combaten; pero comunmente, después de los despliegues, uno se retira y el otro toma posesión del recurso sin que se presente un combate intenso (Krebs y Davies, 1981). Aun en aquellos casos en que se presentan las interacciones físicas (luchas), se han desarrollado sistemas en donde la cooperación y la competencia se encuentran equilibradas (Chase, 1980). Las interacciones físicas pueden ser entre individuos que pertenecen a la misma especie (intraespecíficas), o entre individuos de especies diferentes (interespecíficas).

La adecuación biológica (fitness) de un individuo, se define como su habilidad relativa para sobrevivir y dejar progenie (Stansfield, 1977). Los individuos compiten por recursos (lugar de refugio, alimento, pareja), los cuales necesitan para mantener o aumentar su adecuación biológica. Como se mencionó arriba, al competir los animales por algún recurso uno adquiere acceso prioritario a dicho recurso. Esto se conoce como dominancia simple, en donde el animal dominante obtiene el recurso en cuestión y, el subordinado, sólo una parte o nada. Comunmente, los individuos se encuentran agrupados en áreas más o menos definidas. Algunos forman sociedades, otros se agrupan en ciertos períodos (por ejemplo

plo, en época de reproducción). Otros más, viven la mayor parte del tiempo en forma aislada, encontrándose esporádicamente y en períodos de tiempo muy cortos. Los individuos agrupados establecen relaciones de dominancia al competir por los recursos. Tales relaciones determinan la repartición de recursos, y aseguran su aprovechamiento óptimo (Chase, 1974).

Al estudiar las relaciones de dominancia en aves domésticas, Schjelderup-Ebbe (1922), observó que entre los individuos de un grupo, las relaciones de dominancia y subordinación se entrelazan y arreglan jerárquicamente, de tal manera que aún un individuo subordinado puede dominar a otro dentro del grupo. A partir de éste y otros estudios, se han realizado otros más en diferentes tipos de animales. La lista va desde avispas - del género Polistes (Pardi, 1948 citado en Bovbjerg , 1956), hasta los grandes primates (ver Schein, 1975 ; Wilson, 1975 para revisión general). De hecho, el concepto de orden de dominancia es ahora reconocido como "orden de picoteo", por el impacto de aquellos primeros estudios con aves domésticas. Otros términos para describir las jerarquías de dominancia son : "orden de rango", "orden de dominancia", "dominancia social", "rango social", "jerarquía social" y "rango de dominancia". En este trabajo se optó por el uso del término "orden de dominancia", ya que no implica la existencia de un orden social complejo y porque en última instancia, los individuos de un grupo se ordenan en función de la dominancia de unas sobre otros. Algunos autores mencionan la exis-

tencia de un orden de subordinación (Bernstein, 1981), para hacer énfasis en la importancia de los subordinados dentro de la estructura de los grupos animales.

Los recursos por los que compiten los animales se encuentran distribuidos en el espacio y varían - conforme al tiempo. De ahí que la competencia por el espacio sea una característica importante de los grupos animales. Las relaciones de dominancia pueden ser vistas como un sistema de espaciamiento entre los individuos . Tales relaciones se establecen por medio de repetidos de saffos y luchas (contiendas). Al conjunto de posturas y patrones de comportamiento, manifestado durante las - contiendas, se le denomina comportamiento agonista. Este término fué introducido por Scott y Fredericson (1951). Al estudiar los encuentros entre roedores, ellos notaron la existencia de comportamientos que no podían ser clasificados sólo como ataques, amenazas o huidas, sino que tenían componentes de los mismos. Actualmente se designa al comportamiento agonista, como aquel comportamiento, compuesto de posturas y patrones de comportamiento dominantes y sumisos, el cual se manifiesta cuando se compete por algún recurso (Hinde, 1970; Leshner, 1978; Immelmann, 1981). Según Wilson (1975), el término comportamiento agonista es una alternativa deseable al uso del término comportamiento agresivo. Además, no hay un tipo único de comportamiento que pueda ser llamado agresión - (Johnson, 1976), sino que la agresión es componente de varios tipos de comportamiento.

A continuación se señalarán algunas características de los ordenes de dominancia. Posteriormente, se abordarán algunos aspectos del comportamiento - agonista y de los sistemas de espaciamiento en los crustáceos. Luego se mencionarán las características de la especie estudiada, para finalizar señalando los objetivos de este estudio.

El Orden de Dominancia .

Como ya se ha mencionado, vivir en grupo implica guardar ciertas relaciones de distancia. La principal causa es la competencia por recursos. Se forman así las jerarquías, definidas en un principio como una clase de relaciones (Woodger, 1937) y, más recientemente, como un conjunto de elementos con una relación (Dawkins, 1976). El orden de dominancia, con sus diferentes jerarquías, es el orden que se determina mediante amenazas, ataques y luchas entre los individuos de un grupo. Los ordenes contienen múltiples rangos según una secuencia más o menos lineal: un individuo denominado alfa domina a todos los demás, otro beta domina a los demás excepto al alfa, y así sucesivamente, hasta llegar al individuo omega del extremo inferior, quien es dominado por todos y no domina a ninguno.

Además de la designación de los rangos con

letras del alfabeto griego, los etólogos han recurrido a los lenguajes simbólicos para describir las relaciones de dominancia en los grupos animales. Dawkins (1976), señaló que si en un grupo de animales existen individuos denotados como A, B, C, etc. Y si estos guardan relaciones del tipo "domina a" o su inverso "es dominado por", entonces se puede indicar mediante flechas ambos tipos de relación. Así, si A domina a B, la flecha va de A hacia B: $A \rightarrow B$. Lo cual también se puede interpretar como que B es dominado por A.

Un individuo A es superior a uno B, si y sólo si: i) A domina a B; ii) A domina a un elemento C, el cual es superior a B (Dawkins, 1976). De éste último axioma notamos que un elemento puede ser superior a otro sin ser dominante de éste. Tal hecho se ha definido como una relación de transitividad en los ordenes de dominancia (Chase, 1974). Es importante señalar que en un orden de dominancia no hay un individuo que sea superior a sí mismo, y siempre hay por lo menos un individuo (alfa), el cual domina a los demás miembros del grupo.

Los ordenes de dominancia son en ocasiones complicados por la existencia de relaciones de dominancia triangulares o circulares (figura 1), pero tales ordenes parecen ser menos estables que un orden despótico o los mismos ordenes lineales (Bekoff, 1977).

Las posiciones que van a guardar los individuos de un grupo, al desarrollarse un orden de dominancia,

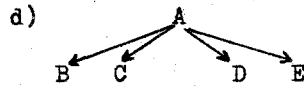
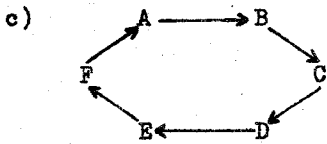
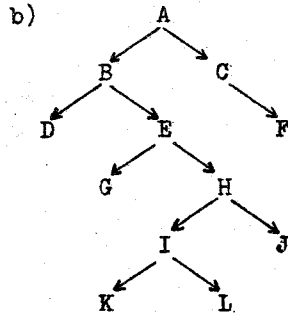
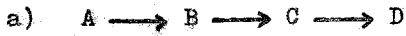


Figura 1. Diferentes tipos de ordenes de dominancia .
 a) lineal, b) ramificado, c) circular y d) despótico.
 Las letras representan a los individuos (adaptado de
 Dawkins, 1976).

se establecen en el curso de los combates entre los individuos. Después de que el orden se ha establecido, cada individuo subordinado da paso a sus superiores con un mínimo de intercambios hostiles. En su forma más estable, el orden de dominancia se mantiene mediante señales de status. Tales señales pueden ser visuales y acústicas (Weygolt, 1977), o químicas (Shorey, 1976). La selección natural, a lo largo del proceso evolutivo de las interacciones animales, ha posibilitado el desarrollo de sistemas de dominancia estables y, al parecer, las ventajas de pertenecer a un grupo rebasan en mucho las desventajas de ser un subordinado (Wilson, 1975; Morse, 1980; Rohwer y Ewald, 1981).

El Comportamiento Agonista y los Sistemas de Espaciamiento en el Grupo de los Crustáceos .

El comportamiento agonista y los sistemas de espaciamiento (territorialidad, dominancia, espacio individual), son característicos de la organización en los grupos de animales. Los crustáceos, especialmente los del orden Decapoda, han sido estudiados por los etólogos que se interesan en las interacciones durante la competencia, ya sea intra o interespecíficamente.

Hyatt (1983), hizo un recuento de los trabajos que se han realizado, en el diverso grupo de los crus

táceos, para esclarecer las formas y funciones del comportamiento agonista. Se sabe, por ejemplo, que la langosta espinosa Panulirus argus en sus desplazamientos solitarios durante las etapas juveniles, inducidos por las interacciones agonistas, reduce el área requerida para el "forrajeo", minimizando la exposición a los depredadores (Marx y Herrnkind, 1985). El comportamiento agonista permite que el combate físico entre los individuos coespecíficos sea poco frecuente, y que rara vez se llegue a la lesión o muerte de alguno de los participantes. La selección natural ha operado favoreciendo las posturas y patrones de comportamiento que adquieren o tienen funciones comunicativas. Este proceso se conoce como ritualización del comportamiento y, en relación a los combates intraespecíficos ha sido discutido y ejemplificado por Huxley (1966) y Lorenz (1964, 1966). En los crustáceos, se han evaluado las funciones comunicativas de las posturas y patrones de comportamiento presentados en los encuentros agonistas (Hazlett y Bossert, 1965; Heckenli vely, 1970) y algunos aspectos del desarrollo de la comunicación en tales encuentros (Hazlett y Provenzano, - 1965). El hecho de que tales posturas y patrones son señales efectivas, del tipo visual, ha sido verificado con la utilización de modelos (cortes de siluetas y/o animales disecados en diferentes posturas) (Hazlett, - 1966, 1972).

En el grupo de los crustáceos hay pocos estudios, cuantitativos y cualitativos, acerca de la distancia individual y la formación de territorios, en com-

paración con los estudios realizados en animales vertebrados. Hazlett (1975), estudió el mantenimiento de una distancia individual en dos especies de cangrejos hermitaños (Glibanarius tricolor y G. antillensis). El demostró que, por lo menos en estos cangrejos, la forma del espacio individual es elipsoide, en donde el animal se encuentra cercano al foco. En observaciones de campo, Hazlett también encontró que la especie C. tricolor, en zonas con densidades bajas de organismos, mantiene distancias individuales de 50 cm de diámetro. Pero en los lugares con densidades mayores, los cangrejos toleraban distancias menores de hasta cinco centímetros. En los trabajos de Jacobson (1977), se encuentra una extensión de los hallazgos de Hazlett. Jacobson estudió a las langostas americanas (Homarus americanus) y observó el fenómeno de "balance del comportamiento", esto es, la manifestación de un comportamiento u otro según las circunstancias poblacionales imperantes. En densidades bajas estas langostas son territoriales. Pero en densidades altas, se desarrollan ordenes de dominancia del tipo despótico.

En un sentido amplio, el mantenimiento de un espacio individual tiene varias funciones (Taylor, 1976). Entre otras cosas, éste permite a los individuos el acceso preferencial a un recurso limitado. También se ha sugerido que, cuando hay una determinación de espacio individual, los parásitos y las enfermedades se reducen, lo mismo que la depredación. Taylor (1976), señaló que la depredación ejerce una presión sobre los individuos -

que los obliga a vivir espaciados, ya que el espaciamiento disminuye la probabilidad de ser encontrado por los depredadores.

En lo que toca a las relaciones de dominancia, los trabajos de Bovbjerg (1953, 1956) con acociles (Orconectes virilis y Procambarus alleni, respectivamente), dieron origen al estudio de estas relaciones en otras especies de acociles y otros tipos de crustáceos. En Cambarellus shufeldtii (Lowe, 1956); en Jasus lalandei (Fielder, 1965); en Gonodactylus brendini (Dingle y Caldwell, 1969); en Orconectes virilis (Heckenlively, 1970); en Macrobrachium australiense (Lee y Fielder, 1983); en Orconectes rusticus (Capelli y Hamilton, 1984); en Procambarus clarkii (Copp, 1986); y en Orconectes propinquus (Jordan y Dunham, 1987). Como resultado de éstos y otros estudios, ahora se conocen algunos factores que intervienen en la formación de un orden de dominancia en este grupo de organismos.

En los crustáceos, como en otros animales, el orden de dominancia se establece por medio de contiendas entre los individuos. Los factores principales, que determinan el rango en los crustáceos son cuatro: 1) la talla, 2) el sexo, 3) el ciclo reproductivo y 4) el estado morfofisiológico durante el ciclo de muda. Otro factor que aún no ha sido estudiado con profundidad es la experiencia obtenida en combates previos. El aprendizaje, si se presenta, puede ser determinante en la forma-

ción de ordenes de dominancia estables. Debe considerarse que las condiciones (dadas por los diferentes factores) cambian a lo largo del tiempo, y por lo tanto existe una dinámica en la formación y mantenimiento del orden de dominancia, la cual ha sido poco estudiada.

Parece haber acuerdo general en que los individuos de talla mayor son los vencedores en los combates, y son éstos los que ocupan los rangos más elevados dentro de un grupo. Esto es válido tanto para los grupos homosexuales como para los heterosexuales. Pero se dice que los machos son más agresivos que las hembras. Además, Bovbjerg (1956) demostró que la dominancia entre los machos está en función de la madurez sexual. Se han considerado a las hormonas como determinantes del nivel de agresividad o estado motivacional que presentan los mamíferos, durante las interacciones agonistas (Leshner, 1978). Sin embargo, se sabe que el individuo de más alto rango (alfa) no necesariamente es el más agresivo (Bekoff, 1977). En los crustáceos, no se han medido los niveles hormonales durante las interacciones agonistas, pero se piensa que dado que poseen estructuras secretoras de hormonas sexuales (Dunham, 1978), puede ocurrir algo similar a lo que ocurre en los mamíferos. Por otra parte, algunos autores han reportado cambios en la actividad cardíaca durante los encuentros de crustáceos coespecíficos (Cuadras, 1979), y otros han intentado caracterizar a las sustancias químicas que se cree podrían ser determinantes para la manifestación del comportamiento agonista en estos invertebrados (Cald -

well, 1979; Itagaki y Thorp, 1981; Hazlett, 1985a, 1985b; Rose, 1986).

Otro factor importante, durante la formación y mantenimiento de un orden de dominancia, es el estado morfofisiológico en que se encuentran los individuos dentro de su ciclo de muda. Por ejemplo, es bien conocido el fenómeno de "canibalismo" que se presenta durante la fase crítica de la ecdisis (muda). Cuando un crustáceo decápodo entra en los estados tardíos de proecdisis (premuda, estados D_3 al D_4), se encuentra en desventaja ante sus coespecíficos y, difícilmente, podrá mantener su rango. Durante estas fases el 40 por ciento del músculo de las quelas se atrofia, y el individuo ya no cuenta con sus principales armas defensivas (Skinner, 1985). La situación empeora cuando se alcanza el estado E, de ecdisis. Durante la ecdisis, el individuo se encuentra totalmente indefenso y si no cuenta con algún sitio de ocultamiento, lo que ocurre frecuentemente en condiciones experimentales, puede ser devorado por sus coespecíficos de rango mayor o menor al suyo (Atema y Cobb, 1980; Volpato y Hoshino, 1984). Cuando este extremo no ocurre, se ha demostrado que un individuo de rango alto, al mudar, puede ser relegado al último rango y su permanencia ahí puede ser temporal o permanente (Jacobson, 1977; Tamm y Cobb, 1978).

Los Sujetos de Estudio .

Los acociles son crustáceos, del orden Decapoda, y ocupan casi todos los hábitats dulceacuícolas, - desde arroyos, ríos y lagos, hasta manantiales, ciénegas y charcas temporales. En estos hábitats, los acociles - se ocultan durante el día, bajo rocas, en matas densas - de vegetación, bajo desechos o en madrigueras construídas por ellos. Durante la estación de reproducción, que varía según la especie, algunos acociles pueden compartir por pares el mismo refugio; en ese lugar la hembra permanece, hasta que los juveniles se liberan de los pleópodos de la madre en donde se encuentran sujetos hasta - la tercer muda (Hobbs, 1972).

La importancia de los acociles en las redes alimenticias de los ecosistemas en los que se encuentran radica, principalmente, en sus hábitos alimentarios. Los acociles son polípagos y, de acuerdo con Meredith y Schwartz (1960), su dieta incluye larvas de insectos, oligoquetos, crustáceos pequeños, caracoles, peces, renacuajos y plantas acuáticas. Los acociles consumen también materiales en descomposición, vegetales o animales, y - por ello representan un paso importante en el flujo de - energía dentro de las comunidades acuáticas. Así se completa, por vía de los acociles, la conversión de detritos a alimento para otros animales. Los acociles son presa de otros animales, dentro de los que se encuentran los - peces, sapos, tortugas, culebras y mapaches, entre otros.

Algunas aves como las garzas y el martín pescador, también consumen acociles (Pennek, 1978).

Los acociles son muy tolerantes a los cambios ambientales (Hobbs y Hall, 1974; Huner, 1981; Phillips, 1982), debidos a la temperatura (Miranda y Dimock, 1985), el pH (France, 1984, 1985) y las concentraciones bajas de oxígeno (Park, 1945 en Hobbs y Hall, 1974), entre otros. Por ello, en contraste con otros animales que requieren de gran cuidado y enormes espacios para su mantenimiento, los acociles pueden sobrevivir y reproducirse con pocos cuidados en el laboratorio, dentro de contenedores de plástico, con un poco de agua, arena y rocas, y una fuente constante de aereación.

Si bien es difícil observar el comportamiento de muchos invertebrados, por ser pequeños y tener vidas sedentarias, los acociles en contraste son animales relativamente activos y exhiben muchos aspectos de su comportamiento aún en condiciones de cautiverio. Por su tamaño, pueden ser observados sin necesidad de utilizar equipo sofisticado para su registro (Phillips, 1982). Dingle (1983), señaló que los crustáceos en general son excelentes sujetos de estudio, dadas sus características biológicas (comportamentales y fisiológicas), y en ellos es relativamente fácil estudiar los mecanismos que controlan la manifestación del comportamiento agonista y la formación de ordenes de dominancia. Los acociles parecen cumplir con el principio de August Krogh, el cual señala que para varios problemas biológicos hay un ani -

mal o un grupo de animales, en los cuales esos problemas pueden ser convenientemente estudiados (Krebs, 1975). Sus grandes quelípedos, por ejemplo, los hace excelentes oponentes en los combates. Además, su observación en el campo es relativamente fácil, y puede compararse con la observación realizada en el laboratorio. Su actividad - relativa permite coleccionar grandes cantidades de datos en poco tiempo. Tales datos, a su vez, posibilitan estudios comparativos entre las poblaciones o entre las especies de estos animales.

Finalmente, al parecer los acociles son ordinariamente territoriales pero al verse forzados a estar juntos, en áreas reducidas, lo cual puede ocurrir en situaciones experimentales, forman grupos estables con jerarquías de dominancia del tipo lineal (Bovbjerg, 1953; 1956; Lowe, 1956; Capelli y Munjal, 1982).

OBJETIVOS .

Este trabajo se llevó a cabo, para aportar información acerca de algunos aspectos de las relaciones intraespecíficas de los acociles (Cambarellus zempoala-lensis), habitantes de las Lagunas de Zempoala, Edo. de Morelos. Los objetivos de este trabajo fueron los siguientes :

1. Caracterizar los comportamientos agonistas presentados en contiendas intraespecíficas.
2. Determinar el papel de algunos factores intrínsecos (sexo y talla), en la formación y el mantenimiento de los ordenes de dominancia.
3. Determinar el tipo de orden de dominancia formado, en grupos de cuatro individuos.
4. Describir la dinámica en la formación y el mantenimiento de un orden de dominancia, en grupos de cuatro individuos.
5. Analizar los métodos de estudio de este tipo de interacciones, que de manera convencional se han venido aplicando.

MATERIAL Y METODO .

Los acociles fueron colectados en los márgenes de las Lagunas de Zempoala, Edo. de Morelos. En la colecta se utilizó una red manual. La red tenía un mango de 1.70 metros y una horquilla de 30 centímetros de diámetro, lo cual permitía alcanzar una distancia aproximada de dos metros a partir de la orilla. Por cada arrastre de este tipo, se capturaban un promedio de cinco acociles de talla y sexo diferentes. Sólo se eligieron machos de la forma I (Hobbs, 1972), con tallas del rostrum al telson (rostrocaudales) de 25 ± 5 mm, y hembras maduras con tallas rostrocaudales entre 22 y 35 mm (figura 2). La colecta se realizó en los meses de Mayo, en 1987 y 1988, durante las primeras horas de la mañana. Se colectaron un total de 200 acociles (100 ♂ : 100 ♀).

Luego de ser transportados al laboratorio, los acociles fueron de nuevo sexados y colocados por separado en recipientes de plástico de 20 x 30 x 15 cm : ancho x largo x altura. Cada recipiente estaba equipado con grava, arena de río, rocas, macizos de plantas acuáticas (Cabomba aquatica y Vallisneria spiralis), con aereación profusa y constante utilizando bombas convencionales. El nivel de agua en los recipientes se mantuvo a 10 cm, desde la base. Los animales se aclimataron a temperatura ambiente ($20 \pm 2^{\circ}\text{C}$), y un fotoperíodo de 14 : 10 horas, luz : obscuridad. Cada recipiente conte-

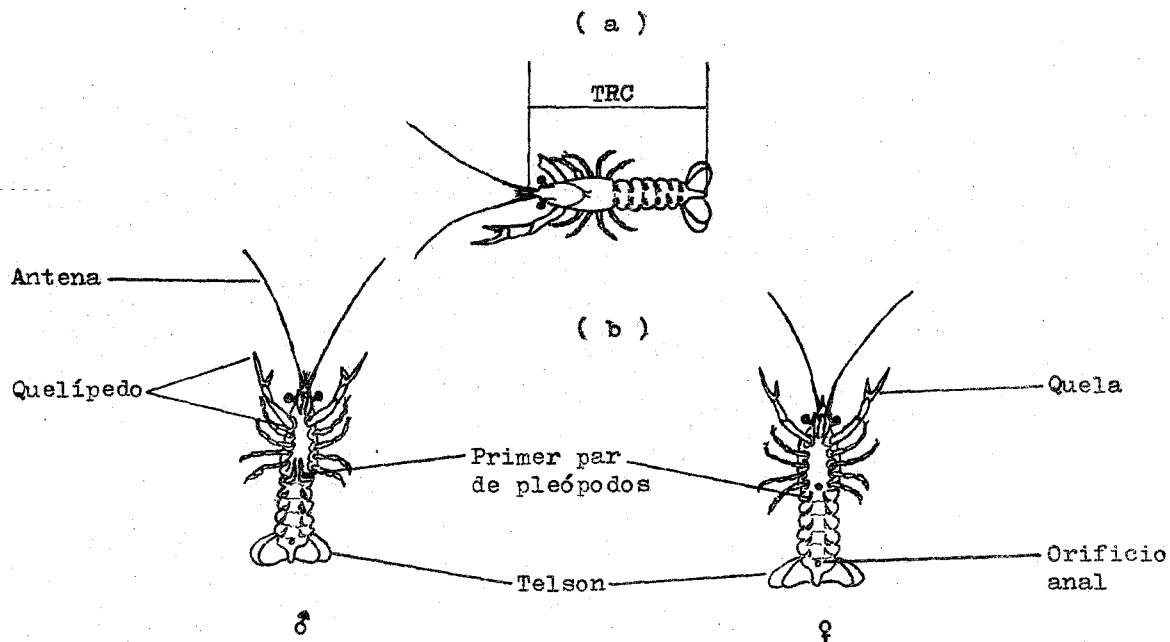


Figura 2. Representación de acociles (*C. zempoalensis*). Se indican sólo las partes principales del cuerpo; a) vista dorsal, b) vista ventral de un macho y una hembra, respectivamente. TRC : Talla rostrocaudal.

nía diez acociles de un mismo sexo, los cuales fueron - alimentados, cada tercer día, con alimento para truchas obtenido de Rangen Inc, Buhl. Idaho. Los animales aceptaron bien este alimento, que se caracteriza por producir el desarrollo de microorganismos, constituyendo por ello una fuente adicional de nutrientes para los acociles. Ocasionalmente, también se les alimentaba con oligoquetos (Tubifex sp.) y cladóceros (Daphnia sp.).

Los acociles permanecieron catorce días en estas condiciones, para eliminar la mortandad inicial - causada por daños en el proceso de la colecta y el transporte al laboratorio, o por no tolerancia fisiológica a las condiciones de cautiverio. Al término de este período, los acociles fueron utilizados en tres tipos de experimentos que a continuación serán descritos.

I. Descripción de posturas y patrones de comportamiento, presentados en encuentros agonistas.

En todas las pruebas se utilizaron únicamente acociles con apéndices completos. Las posturas y patrones de comportamiento agonista, fueron registrados - por la observación directa de 10 pares de machos, 10 pares de hembras y 10 pares mixtos. En el registro de las interacciones fueron considerados los contactos de tensión descritos por Bovbjerg (1953), los cuales se de-

finen en el apartado siguiente.

Con objeto de forzar el mayor número de interacciones agonistas, se procuró que los integrantes de cada par tuvieran tallas rostrocaudales similares, con diferencias máximas de ± 5 mm. Cada par, uno a la vez, fué colocado en un recipiente redondo (9 cm de diámetro) con un nivel de agua de 5 cm. El recipiente era de cristal, de manera que los individuos podían ser observados desde cualquier punto, y estaba totalmente libre de cualquier objeto que sirviera como referencia para los individuos e implicase la defensa de un área en especial . El recipiente, a su vez, era introducido en otro con superficies de color azul (homogéneo y opaco), lo que impedía la perturbación de los animales debida a los movimientos del observador mientras hace las anotaciones.

Los períodos de observación fueron de 20 minutos, con 5 minutos previos para eliminar la alteración provocada por la presencia del observador. Todas las observaciones fueron realizadas por la mañana, entre las 07:00 y las 11:00 horas. Se eligió este horario porque coincidía con las horas en que se realizó la colecta en el campo. Los acociles siempre presentaron actividad diurna en su hábitat natural. En Cambarellus shufeldtii, por ejemplo, Fingerman (1955) demostró dos picos de actividad máxima, en las primeras horas de la mañana y al atardecer.

Para facilitar el análisis de las posturas

y patrones de comportamiento agonistas, los encuentros fueron fotografiados. En ello, se utilizó un motor de recarga, que permitía tomar fotografías cada segundo, lo que posibilitó un análisis segmentado de los movimientos presentados durante los encuentros.

II. Formación y mantenimiento de ordenes de dominancia en grupos de cuatro acociles.

La formación y mantenimiento de un orden de dominancia, fué registrada por la observación directa de cuatro grupos de machos, cuatro de hembras y doce grupos mixtos. Estos últimos grupos en la siguiente proporción: 4 de tres machos y una hembra, 4 de tres hembras y un macho, y 4 de dos machos y dos hembras.

Cada grupo estaba formado por cuatro individuos de tallas rostrocaudales similares (± 5 mm). La dificultad de obtener individuos con tallas idénticas - (longitud de quelípedos, longitud del caparazón), generó la necesidad de utilizar acociles con tallas rostrocaudales similares.

Para facilitar el reconocimiento individual de los acociles agrupados, por parte del observador, cada individuo fué marcado en el dorso del cefalotórax por el método de cauterización implementado por Abrahamsson

(1965), utilizando un pirográfo eléctrico (3 volts). Se eligió esta técnica de marcaje por ser ideal para este estudio, ya que cumple con los requerimientos específicos señalados por Weingartner (1982), los cuales son: 1) la marca no interfiere o modifica el comportamiento ; 2) permanece aún después del proceso de muda; 3) permite el reconocimiento de los individuos; y 4) el reconocimiento no requiere de la manipulación de los individuos. Sólo se utilizaron los primeros cuatro números de la clave de Abrahamsson (figura 3). Si algún acocil de los grupos mudaba o moría, las pruebas se suspendían y se comenzaba con un grupo formado por individuos nuevos. Ningún acocil estuvo en más de un grupo.

El criterio para formar grupos integrados con acociles que no estuvieran cercanos al proceso de ecdisis, se basó en dos puntos principales: 1) se eligieron sólo individuos activos. Al parecer hay una correlación entre la actividad locomotora y el proceso de ecdisis (Mobberly, 1967). Los acociles en fases cercanas a la ecdisis, son muy inactivos y tienden a ocultarse ; y 2) se consideró la rigidez de su exoesqueleto, ya que se sabe que los individuos en intermuda (estado C, de anecondisis) presentan la mayor rigidez, en comparación con la de otras fases del ciclo de muda (Roer y Dillaman, 1984; Skinner, 1985). Con la práctica, al marcar a los individuos, fué fácil notar cuales podían ser utilizados.

Cefalotórax

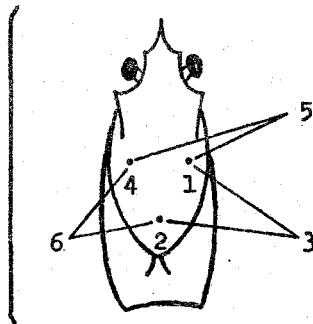


Figura 3. Sistema numérico para el marcaje de acociles. Sólo se utilizaron tres puntos de la clave de Abrahamsson (1965).

Los grupos, uno a la vez, fueron mantenidos durante cuatro días en recipientes redondos de cristal - (18 cm de diámetro), libre de cualquier lugar de refugio y con un nivel de agua de 5 cm. Se ha demostrado - que los estados de inanición aumentan la actividad agonista de los acociles (Hazlett et al, 1975), por lo - que los grupos no fueron alimentados durante los cuatro días de observación, pretendiendo con esto observar el mayor número de interacciones agonistas, a partir de las cuales se establece un orden de dominancia. Cada grupo fué observado durante 60 minutos diariamente, en un período de tiempo comprendido entre las 08:00 y las 11:00 horas.

Durante la observación se registraron los

contactos de tensión. Los contactos de tensión se definen como cualquier encuentro frontal entre dos acociles, después del cual uno de ambos se retira (Bovbjerg, 19-53). Siguiendo esta definición, los contactos de tensión se clasifican en cuatro tipos: 1) la lucha, que es bilateral. Al encontrarse dos acociles, se sujetan con los quelípedos, tratan de prenderse del rostro o de los pereiópodos uno al otro. La lucha termina cuando uno de ambos acociles se retira. El acocil vencedor, comunmente persigue al perdedor, golpeando con sus quelípedos la parte posterior de éste último; 2) el ataque, que es unilateral. Un acocil se aproxima súbitamente a otro y con sus quelípedos extendidos, dando "pellizcos" con sus que las. El animal atacado se retira sin defenderse; 3) la amenaza, que es unilateral. Es simplemente un acercamiento con los quelípedos mantenidos en posición de ataque. Esto es suficiente para causar el retroceso del animal amenazado; y 4) la evitación, que es unilateral. En ésta, un acocil se retira con el movimiento de otro, sin que haya señales aparentes de ataque o amenaza.

En este trabajo, sólo se registraron los en cuentros frontales y los tres primeros tipos de contactos de tensión. Ya que la lucha es un contacto bilateral, a diferencia de lo que comunmente se hace, en este estudio se dió un punto a cada individuo que tomó parte en alguna lucha. Por razones que se explicarán más adelante, la evitación no se registró y en su lugar se registraron los retiros. La diferencia entre ambos comportamientos, estriba en que el retiro de un acocil es el

resultado, principalmente, de una interacción física con otro. Por supuesto, al ser amenazado también un acocil puede retirarse o combatir.

Los ordenes de dominancia, para cada grupo, fueron establecidos al registrar todas las interacciones agonistas durante los cuatro días de observación. El rango de cada acocil fué decidido por el número total de contactos dominantes (lucha, ataque y amenaza) sobre los demás integrantes del grupo. Este orden se comparó con el que se obtuvo al considerar los contactos subordinados (retiros) que los individuos presentaron como resultado de las interacciones agonistas. Adicionalmente se obtuvo, para cada individuo, el porcentaje de dominancia descrito por Lee y Fielder (1983), con la siguiente ecuación :

$$\% D = \frac{n_1}{n_1+n_2} \times 100$$

En donde, % D = Porcentaje de dominancia.

n_1 = Número de contactos dominantes.

n_2 = Número de contactos subordinados.

Finalmente, se realizó un análisis del tipo de orden de dominancia establecido, para lo que se utilizó el índice de Landau (1951, 1953, 1965 en Bekoff, 1977) y la construcción de matrices de dominancia descritas por Chase (1980, 1982).

Landau desarrolló un método para medir y estandarizar el grado de linealidad de un orden de dominancia. El índice de linealidad de un orden de dominancia (h), se calculó utilizando la siguiente ecuación :

$$h = \frac{12}{n^3 - n} \sum_{a=1}^n \left(V_a - \frac{n-1}{2} \right)^2$$

En donde, n = Número de animales en el grupo.

V_a = Número de animales a los que el animal "a" domina.

El término $12/n^3 - n$, normaliza a "h" en un intervalo de valores de 0 a 1. Cuando h = 1, el orden de dominancia es del tipo lineal y la varianza de "V_a" es máxima. Cuando h = 0, cada animal domina a un número igual de individuos en el grupo y V_a = 0. Un valor de h = 0.9, puede ser considerado como cercano a un orden del tipo lineal.

III. Dinámica en la formación y mantenimiento de un orden de dominancia, en grupos de cuatro acociles.

En estas pruebas se utilizaron cuatro grupos de acociles. Dos compuestos de machos y dos de hembras. El procedimiento fué similar al del apartado anterior, pero cada grupo fué observado durante 20 sesiones diarias. Como una forma de ver si la actividad de C. zempoalensis es diferente durante la fase obscura del día, dos de los grupos, uno de cuatro hembras y uno de cuatro machos, - fueron observados entre las 20:00 y las 23:00 horas. En ese intervalo de tiempo se registraron, durante una hora, los contactos de tensión. Para permitir visión al observador, se iluminó con luz roja, utilizando un foco de 40 watts, colocado a un metro sobre los recipientes.

Los dos grupos restantes fueron observados entre las 08:00 y las 11:00 horas. Los animales fueron alimentados cada cuatro días y los recipientes se lavaron luego de la alimentación, lo cual evitaba cualquier tipo de contaminación en detrimento de los animales.

RESULTADOS .

I. Posturas y patrones de comportamiento presentados en encuentros agonistas.

A) Descripción general.

En la observación de treinta pares de acociles, se registraron once posturas y patrones de comportamiento presentados en los encuentros agonistas (figuras 4 a 14), de los cuales seis corresponden con tres de los contactos de tensión (figura 15): uno con la amenaza , uno con el ataque y cuatro con la lucha. Las posturas y patrones de comportamiento agonista son los siguientes:

1) "Seguimiento con antenas". Durante los desplazamientos exploratorios, los acociles avanzan lentamente con los quelípedos extendidos al frente. Las antenas se movilizan constantemente en todas direcciones. Cuando perciben la presencia de otro acocil, dirigen sus antenas hacia éste. Los movimientos del acocil extraño son seguidos con las antenas, las cuales pueden ser giradas en un plano horizontal de 180° , dependiendo de la posición del estímulo (figura 4).

2) "Acercamiento con movimientos de antenas atrás y adelante": Cuando un acocil percibe la presencia de otro, puede o no acercarse al estímulo. En el acercamiento, - el acocil lleva la antenas de atrás hacia adelante, con movimientos lentos de las mismas, a manera de un latiguelo. Los quelípedos se dirigen frontalmente, mientras que las quelas permanecen abiertas. El movimiento de las antenas disminuye cuando hay una distancia corta entre ambos acociles (en este estudio no se hicieron mediciones sistemáticas de tales distancias). Estando cerca, ambos acociles se tocan con las antenas uno al otro (figura 5).

3) "Amenaza con quelípedos": La amenaza es una postura netamente agonista. Puede ser presentada con seguimiento de antenas o durante el acercamiento. El acocil que amenaza levanta sus quelípedos, los mantiene en posición semihorizontal y con las quelas abiertas. Las antenas son levantadas en posición recta. En ocasiones, el cuerpo es levantado utilizando los pereiópodos y el pleón se arquea, lo cual puede dar una apariencia de mayor talla. La postura de amenaza es mantenida hasta conseguir el retiro del animal amenazado. Pero si esto no ocurre, entonces el encuentro puede dar origen a la lucha entre ambos acociles o al ataque efectuado por alguno de ambos. (figura 6).

4) "Ataque con quelípedos": El ataque es un patrón de comportamiento complejo. Un acocil ataca a otro utilizando sus quelípedos, con los cuales da "pellizcos". El

ataque, generalmente, va precedido de la amenaza con quelípedos o el acercamiento. Los "pellizcos" se dirigen a cualquier parte del cuerpo, pero especialmente a los pereiópodos. Algunos ataques de machos hacia otros machos o hembras, originaron luchas las cuales culminaron con la adopción de posturas de amplexus, en donde los acociles atacados adoptaban posturas sumisivas (quelas cerradas y telson curvado) (figura 7).

5) "Empuje con quelípedos entrelazados": En la lucha - existen diferentes niveles de intensidad física (tomando como referencia los estados de reposo). El empuje - con quelípedos entrelazados es el tipo de lucha más común y menos intenso (de hecho, es similar a la definición de Bovbjerg del contacto de tensión lucha, la cual fué señalada en la sección de material y método que comprende este trabajo). Los acociles luchan sujetándose, uno al otro, con los quelípedos y se empujan hasta conseguir que el oponente se retire. Durante la lucha las antenas se dirigen posteriormente, manteniéndolas alejadas de los quelípedos del oponente (figura 8).

6) "Tijereteo de quelípedos": Cuando en la lucha no se decide un vencedor, ocasionalmente, los acociles se separan brevemente. Uno de ellos (el vencedor próximo), - mueve bruscamente los quelípedos en forma horizontal, - mientras que el otro mantiene la posición de amenaza. - Junto con estos movimientos de "tijereteo", el acocil - avanza hacia el frente, consiguiendo que el otro se retire. El tijereteo de quelípedos podría considerarse como

una amenaza intensa, pero sólo ocurre durante la lucha (figura 9).

7) "Empuje con el cuerpo": Otra forma de luchar, en la cual no hay posibilidad de daño para los participantes, es el empuje con el cuerpo. En éste, los contendientes se encuentran de frente y con los quelípedos extendidos lateralmente, las quelas permanecen cerradas. En esta posición, los acociles entran en contacto y se empujan mutuamente. En ocasiones, el empuje es muy intenso y los rostros de ambos acociles quedan en íntimo contacto. En el desarrollo de este tipo de lucha, los acociles intentan juntar sus respectivos quelípedos, a pesar de la resistencia que encuentran en los del oponente. La lucha termina cuando un acocil consigue cerrar sus quelípedos y el otro se retira (figura 10).

8) "Forcejeo con quelípedos": Es el tipo de lucha más intenso, en el cual alguno de los contendientes o ambos puede salir dañado. Los acociles se sujetan con los quelípedos y forcejean hasta conseguir liberarse. El quelípedo libre se dirige al rostro o al segundo y tercer par de pereiópodos del contrincante. Cuando se alcanza un pereiópodo, éste es sujetado y jalado como para voltear de costado al acocil, y así dejarlo indefenso. Mientras los acociles luchan, ambos reciben fuertes pellizcos y si no mantienen alejadas las antenas, éstas pueden ser maltratadas o simplemente cortadas. También este tipo de lucha derivó, ocasionalmente, en la adopción de posturas de amplexus (abrazo de copula). Pero, comúnmen-

te, cuando un acocil es volteado, se recupera y se retira rápidamente (figura 11).

9) "Retiro de lado": El retiro es un comportamiento sumisivo, y al parecer unilateral. Luego de ser amenazado, atacado o posterior a una lucha, un acocil se retira dando un giro y curvando el telson, evitando así la interacción con su oponente. Este comportamiento es importante en los encuentros agonistas, ya que por una parte, define al perdedor de tales encuentros, y por otra, impide el desarrollo de interacciones intensas que pueden causar daño a los individuos (figura 12).

10) "Retiro en reversa": Es otra forma de mostrar sumisión y terminar los encuentros agonistas. El acocil perdedor se retira curvando el telson, con un desplazamiento lento en reversa, manteniéndolo sus quelípedos en posición de amenaza. A cierta distancia (no cuantificada en este estudio), el acocil gira lateralmente y se aleja (figura 13).

11) "Persecución": Este comportamiento lo presentan los acociles vencedores de los encuentros agonistas. En ocasiones, el retiro no es suficiente para "apaciguar" al vencedor. Mientras el perdedor se retira, el vencedor lo persigue con los quelípedos extendidos. Cuando el acocil perdedor es tocado en su parte posterior, apresura su retirada. Pero si avanza lentamente, el vencedor puede atacarlo, lo cual comúnmente desencadena una nueva lucha (figura 14).

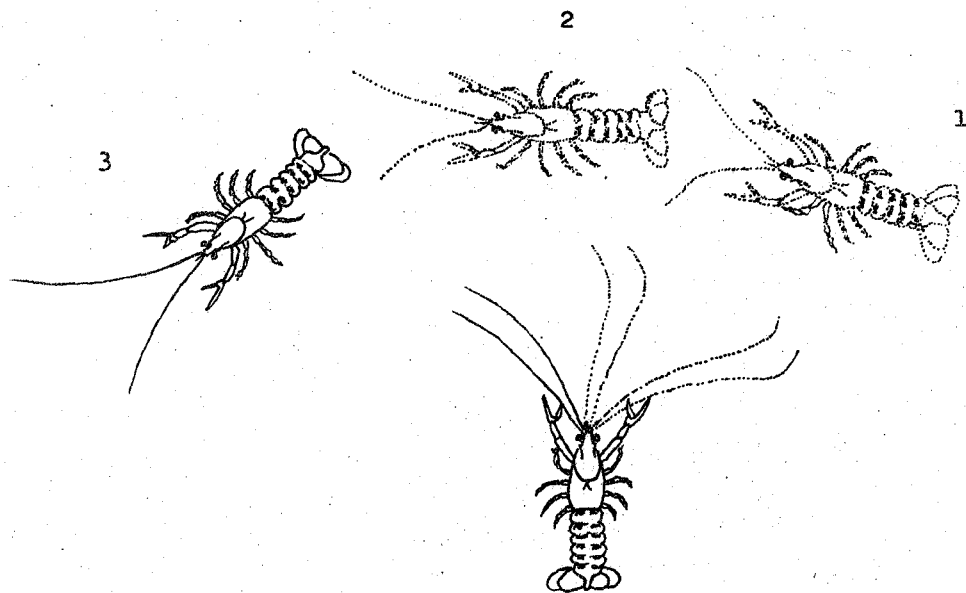


Figura 4. "Seguimiento con antenas". Cuando un acocil percibe la presencia de otro, dirige sus antenas siguiendo los movimientos del acocil extraño.

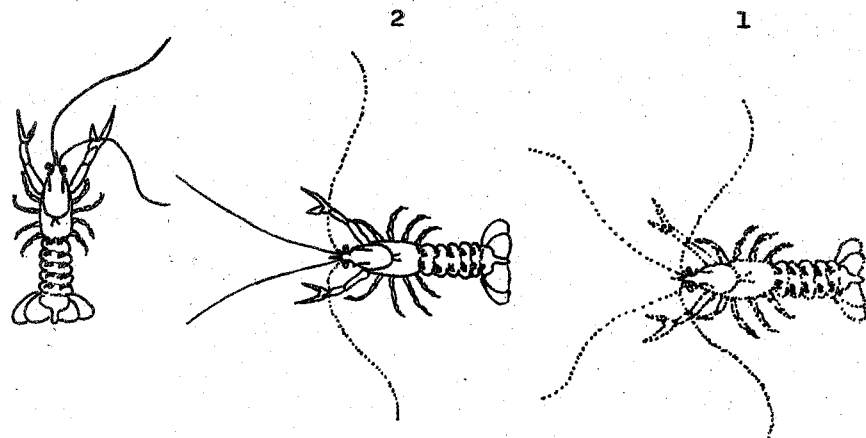


Figura 5. "Acercamiento con movimientos de antenas atrás y adelante". Un acocil se acerca a otro, llevando sus antenas al frente y atrás, con movimientos lentos de las mismas. Los quelípedos se dirigen al frente, con las quelas - abiertas.

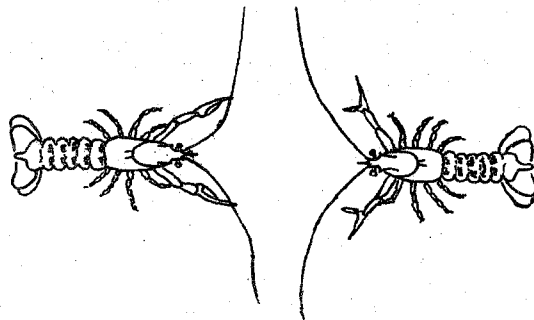


Figura 6. "Amenaza con quelípedos". Un acocil amenaza a otro, levantando sus quelípedos en posición horizontal y abriendo las quelas.

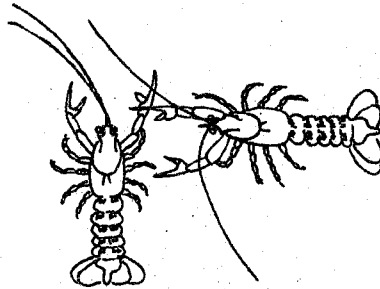


Figura 7. "Ataque con quelípedos". El ataque consiste en arremeter con los quelípedos cualquier parte del cuerpo de un oponente, pero particularmente el ataque se dirige hacia los pereiópodos.

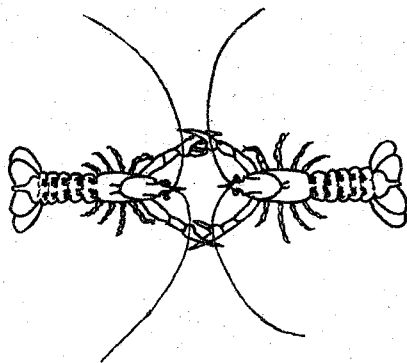


Figura 8. "Empuje con quelípedos entrelazados". Los acociles se sujetan con los quelípedos y se empujan frontalmente. Las antenas se mantienen alejadas de los quelípedos del oponente.

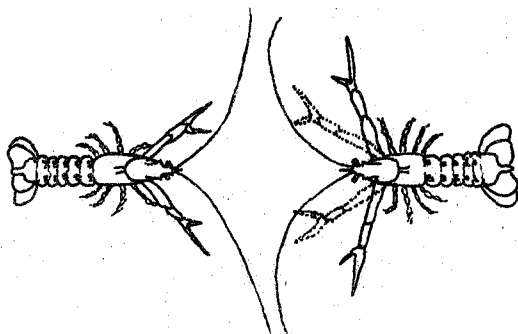


Figura 9. "Tijereteo de quelípedos". Durante la lucha, ocasionalmente, los acociles se separan y uno (comúnmente el vencedor) - mueve los quelípedos bruscamente. El otro permanece en posición de amenaza.

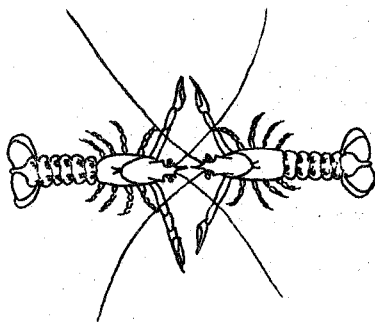


Figura 10. "Empuje con el cuerpo". Durante la lucha, los acociles colocan sus quelípedos lateralmente, de tal forma que sus rostros quedan en contacto. En esta posición, sin sujetarse, los acociles se empujan mutuamente.

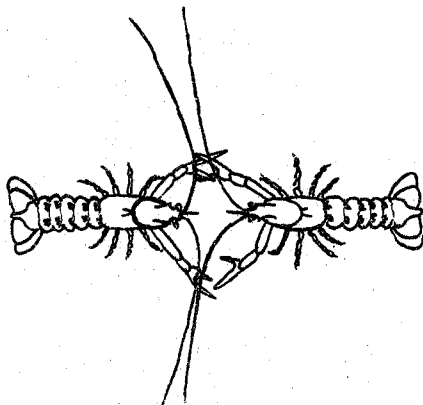


Figura 11. "Forcejeo con quelípedos". Durante la lucha, los acociles se sujetan con los quelípedos y forcejean. Cuando un quelípedo queda libre, los acociles tratan de tomar con éste los pereiópodos del contrincante y conseguir voltearlo de costado.

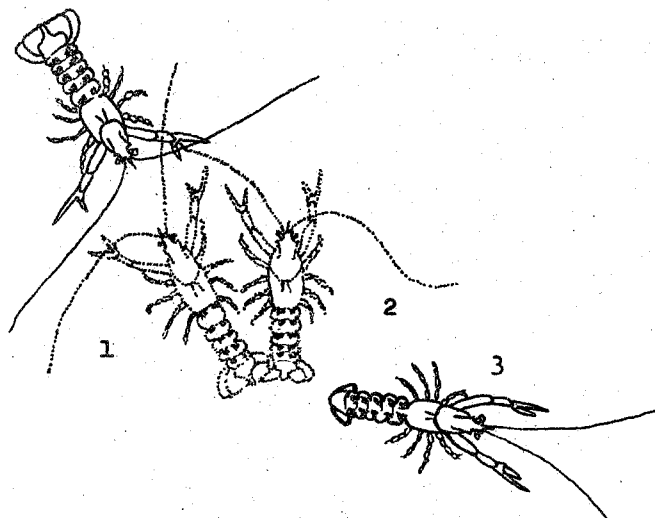


Figura 12. "Retiro de lado". Luego de ser amenazado, atacado o posterior a una lucha, un acocil se retira dando un giro lateral y curvando el telson, evitando así a su oponente.

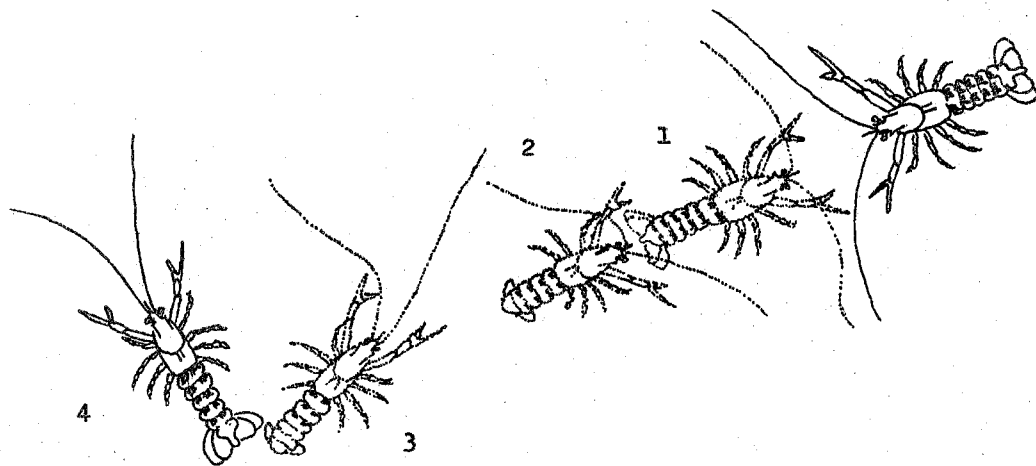


Figura 13. "Retiro en reversa". Luego de ser amenazado, atacado o posterior a una lucha, un acocil se retira curvando el telson y - avanzando lentamente hacia atrás. A cierta distancia, el acocil gira lateralmente y se aleja.

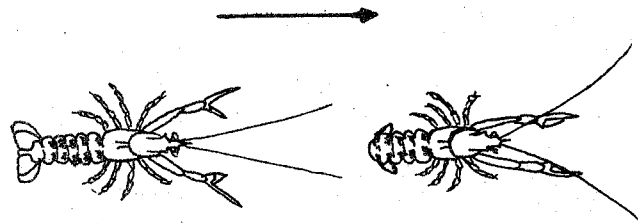


Figura 14. "Persecución". Mientras el perdedor de un encuentro se retira, el vencedor lo persigue con los quelípedos extendidos. Si el acocil que huye es tocado en su parte posterior, éste apresura su retirada.

Estas posturas y patrones de comportamiento son presentados indistintamente por machos y hembras. - El comportamiento presentado durante los encuentros agonistas es complejo, ya que las posturas y patrones de movimiento no son mutuamente excluyentes. Esto es, un acocil puede presentar una o más posturas y patrones combinados en cualquier momento. Así, las amenazas con telson curvado, los acercamientos con quelípedos levantados y telson curvado, y el retiro en reversa con quelípedos en posición de amenaza y el telson curvado, son comportamientos evidentemente agonistas, ya que involucran posturas de sumisión (telson curvado) y posturas de ataque y amenaza (quelípedos levantados y quelas abiertas).

B) Secuencia general de un encuentro agonista.

Los acociles pueden permanecer inmóviles o realizando desplazamientos exploratorios en el recipiente que los contiene. Cuando uno de ellos percibe la presencia de otro, adopta una postura de alerta, levantando los quelípedos, moviendo las antenas en todas direcciones, pero principalmente en dirección del estímulo, y realiza movimientos de las maxilas y maxilulas. A esto sigue un acercamiento lento con los quelípedos levantados y movimientos de antenas. A cierta distancia, uno de ellos o ambos, adopta la postura de amenaza. Generalmente, la amenaza es suficiente para terminar el encuentro,

COMPORTAMIENTOS AGONISTAS	CONTACTOS DE TENSION
1) "Seguimiento con antenas"	
2) "Acercamiento con movimientos de antenas atrás y adelante"	
3) "Amenaza con quelípedos".....	AMENAZA
4) "Ataque con quelípedos"	ATAQUE
5) "Empuje con quelípedos entrelazados"	LUCHA
6) "Tijereteo de quelípedos"	LUCHA
7) "Empuje con el cuerpo"	LUCHA
8) "Forcejeo con quelípedos"	LUCHA
9) "Retiro de lado"	
10) "Retiro en reversa"	
11) "Persecución"	

Figura 15. Comportamientos agonistas observados durante los encuentros intraespecíficos del acocil (*C. zempoa - lensis*), y su correspondencia con tres de los contactos de tensión descritos por Bovbjerg (1953).

con el retiro de uno de ambos individuos. Pero, si ello no ocurre, entonces los individuos luchan. La lucha puede iniciar por el ataque por parte de un acocil. Estando los individuos juntos, en ocasiones, el ataque es tan rápido que se hace difícil notar cuál de ambos contendientes inició el ataque. Como se señaló en el inciso anterior, la lucha presenta diferentes grados de intensidad y puede o no seguir una forma escalonada, es decir de menor a mayor intensidad. En todo caso, la lucha rara vez

termina con el daño físico de los participantes. En la lucha, los acociles se sujetan con los quelípedos y forcejean durante algunos segundos (la lucha más larga duró 6 minutos, en la cual uno de los participantes perdió un quelípedo). La lucha finaliza cuando uno de los acociles (el perdedor) se retira y el otro (el vencedor) lo persigue. La persecución es un patrón de comportamiento agonista que se presenta en mayor frecuencia durante las primeras interacciones, y va disminuyendo conforme se establecen las relaciones de dominancia. Al término de cada encuentro, queda establecida una relación de dominancia, la cual puede cambiar en el siguiente encuentro, es decir el perdedor inicial ahora puede ser el vencedor. Es por esta razón que las relaciones de dominancia, en un grupo de individuos, se determinan por el total de encuencros ganados y perdidos, ya que de otra manera las relaciones de dominancia tendrían un carácter puntual. - Una posible secuencia de un encuentro agonista se resume en la figura 16.

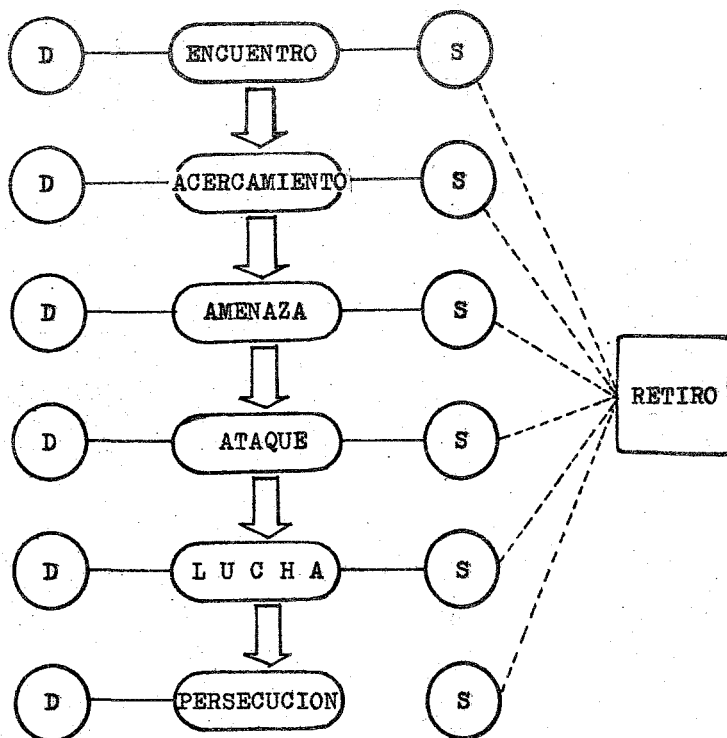


Figura 16. Secuencia de eventos de comportamiento, presentados en las interacciones agonistas de C. zempoalensis. Las letras D y S, representan a los individuos dominante y subordinado, respectivamente.

II. Formación y mantenimiento de ordenes de dominancia en grupos de cuatro acociles.

Las observaciones registradas diariamente, en forma de contactos de tensión, fueron anotadas en libretas y luego pasadas a las tablas de contingencia (Boybjerg, 1953). Un ejemplo se muestra en la tabla 1. En la línea vertical izquierda aparecen los individuos del grupo 3, de machos, denotados con las letras A, B, C y D, las cuales representan a los acociles marcados con los números 1, 2, 3 y 4, respectivamente. Junto a cada letra están los cuatro tipos de comportamiento agonista. En la línea horizontal están de nuevo representados los integrantes del grupo. Ya que un individuo no puede ser dominante ni subordinado de sí mismo, los espacios entre las coordenadas (A,A), (B,B), (C,C) y (D,D) se encuentran anulados. Cada individuo del grupo tiene al menos cuatro posibilidades al encontrarse con los demás: puede amenazar, atacar o luchar, y como resultado de ello, puede conseguir que otro individuo se retire. Por supuesto, también le pueden amenazar, atacar o incitarlo a la lucha, y como consecuencia de todo ello puede retirarse al perder el encuentro. En la tabla, lo que un individuo hace a los demás se lee horizontalmente, lo cual debe entenderse como los contactos positivos o dominantes. Verticalmente se lee lo que le han hecho a un individuo, lo cual se define como los contactos negativos o subordinados. Ya que el retiro es una respuesta negativa o de subordinación, cada vez que se presentó, se le atribuyó

ACOCIL	CONTACTO AGONISTA	ACOCIL				TOTAL	ORDEN	% D
		A	B	C	D			
A	RETIRO	...	10	2				
	AMENAZA	...	1	7	3			
	ATAQUE	...				2	64	
	LUCHA	...	4	1	2	30		
B	RETIRO	6	...	11	6			
	AMENAZA	2	...	7	3			
	ATAQUE		...	2		1	74	
	LUCHA	4	...	5	5	51		
C	RETIRO			...				
	AMENAZA	1		...				
	ATAQUE			...		4	13	
	LUCHA	1	5	...	1	8		
D	RETIRO	1	1	5	...			
	AMENAZA		2	3	...			
	ATAQUE	2		1	...	3	49	
	LUCHA	2	5	1	...	21		
TOTAL		17	18	53	22	110		

Tabla 1. Tabla de contingencia que muestra las relaciones de dominancia y subordinación en un grupo de acociles (grupo 3, de machos). % D = porcentaje de dominancia (ver explicación en el texto).

como un punto positivo al individuo evitado. De tal manera que los sentidos positivo y negativo de la tabla se respetaron. Por ejemplo, en la tabla vemos que el individuo "A" se retiró una vez en algún encuentro con el individuo "D". Pero éste último se retiró dos veces en los encuentros con el individuo "A". Esto es, para decirlo en sentido positivo para "A", el individuo "A" consiguió que el individuo "D" se retirara dos veces.

En la misma tabla, aparecen anotados el total de contactos positivos (columna derecha) y el total de contactos negativos (línea horizontal inferior), así como el total de contactos agonistas registrados (ángulo inferior derecho). En las dos columnas del lado derecho, se anotaron el orden de dominancia y el porcentaje de dominancia, respectivamente. Cada rango de los individuos está dado por números del 1 al 4, del individuo alfa al delta, siendo el individuo alfa el de mayor número de contactos positivos y, el delta, el de menor número. El porcentaje de dominancia es el número de contactos en los que un individuo fué dominante sobre los otros, respecto del total de encuentros que tuvo (Lee y Fielder, 1983). Este porcentaje se obtuvo al dividir el número total de contactos positivos sobre la suma del número de contactos positivos y negativos. Por ejemplo, en la tabla 1, el individuo "B" tiene un porcentaje de dominancia igual a 74, el cual se obtuvo de la siguiente forma:

$$\% D = \frac{51}{51 + 18} \times 100 = 74$$

Normalmente, una tabla de éste tipo (tabla 1) se construye sumando todas las interacciones agonistas registradas durante las sesiones de observación (Bjerg, 1953, 1956; Lowe, 1956; Lee y Fielder, 1983), pero tal procedimiento genera un orden de dominancia único y estático, enmascarando la dinámica existente en las relaciones de dominancia. Para evitar tal enmascaramiento, se elaboró una tabla por sesión de observación y los resultados fueron condensados en tablas similares a la tabla 2. De tal manera, que la información contenida en dichas tablas permitió la comparación de los ordenes de dominancia formados en cada sesión. Adicionalmente, para los grupos mixtos se anotaron la talla y sexo de cada individuo, mientras que para los grupos homosexuales únicamente se anotaron las tallas.

En la observación de veinte grupos de acicales, se registraron un total de 10708 contactos agonistas, variando de 20 a 335 contactos por grupo y por día de observación, con una media de 134. Las hembras fueron, agonistamente, más activas que los machos ($p < 0.05$), con extremos de 58 y 335 contactos por día y una media de 175. El número de contactos agonistas en los grupos de machos, varió de 20 a 262, con media de 98. La mayor actividad agonista de las hembras se vió reflejada en los grupos mixtos, siendo los grupos formados por tres hembras y un macho los de mayor actividad, con extremos de 55 y 284 contactos y una media de 172 (figura 17). Los grupos mixtos con similar número de machos y hembras (2 : 2), presentaron de 28 a 245 contactos, con media

DIA	ORDEN DE DOMINANCIA	C.D	TOTAL	%D	TALLA
1	B	172	315	83	22
	D	66		45	21
	C	52		38	22
	A	25		17	22
2	D	72	217	62	21
	B	60		54	22
	A	51		51	22
	C	34		31	22
3	A	44	120	64	22
	B	39		65	22
	C	26		41	22
	D	11		23	21
4	B	36	96	92	22
	A	31		49	22
	C	21		41	22
	D	8		20	21

Tabla 2. Ordenes de dominancia establecidos, en cuatro días de observación, por un grupo de acociles (grupo 1, de machos). C.D = contactos dominantes, %D = porcentaje de dominancia. La talla rostrocaudal está dada en milímetros.

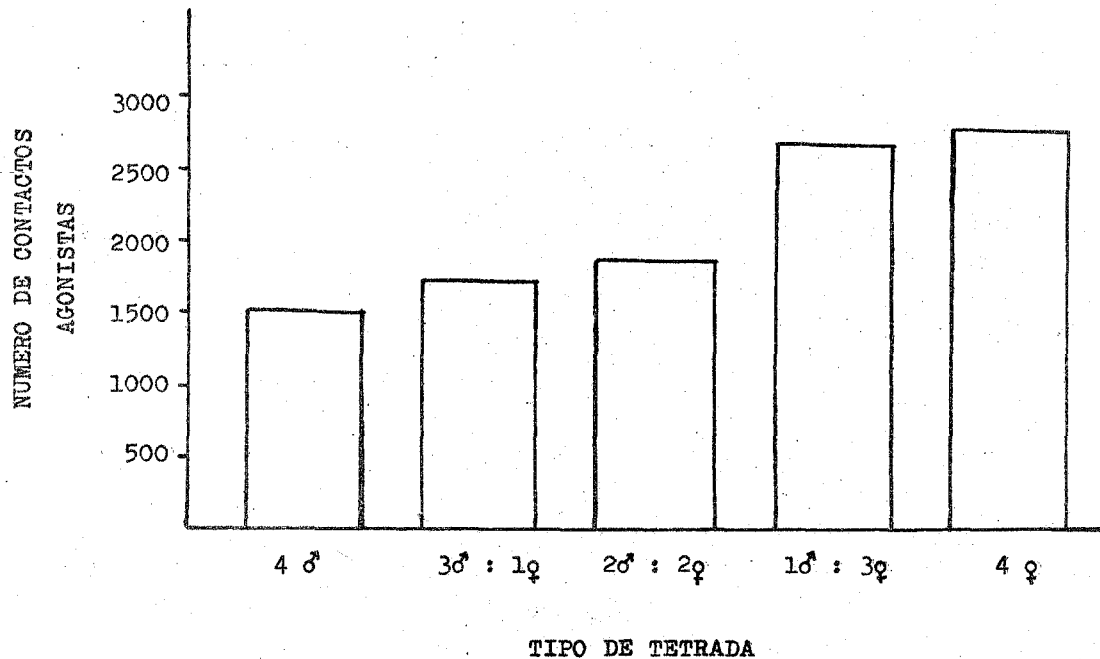


Figura 17. Incremento en el número de contactos agonistas, en función del número de hembras presentes en las tétradas estudiadas. Cada barra representa el número total de contactos observados, durante cuatro días, en cuatro grupos independientes para cada tipo de tétrada (ver texto, para diferencias estadísticas).

de 118. De la misma forma, la poca actividad de los machos generó pocos contactos agonistas en los grupos constituidos por tres machos y una hembra, con extremos de - 32 a 254 contactos y media de 107.

En la tabla 3, se muestran los totales registrados de los cuatro tipos de contactos agonistas. El retiro fué el comportamiento presentado en mayor porcentaje (48 %, respecto del total), pero ello se debe a - que cada encuentro termina precisamente con tal comportamiento. La amenaza, la lucha y el ataque contaron con -

CONTACTOS AGONISTAS	NUMERO DE CONTACTOS	PORCENTAJE
RETIRO	5 145	48
AMENAZA	3 516	33
LUCHA	1 630	15
ATAQUE	417	4



Tabla 3. Totales y porcentajes de los contactos agonistas registrados en 20 grupos de acociles.

33, 15 y 4 %, respectivamente. Estos porcentajes no fueron apreciablemente diferentes de los presentados en los diferentes tipos de tétradas (figura 18). El estadístico de distribución de la diferencia entre dos proporciones (Scheffler, 1981), indicó que no habían diferencias significativas entre las proporciones encontradas - en los diferentes tipos de contactos para cada tipo de tétradas ($p > 0.05$).

De los 2 794 contactos registrados, en los grupos de hembras, las hembras alfa ganaron 1587 o 57 %. De los 1569 contactos registrados en los grupos de machos, los machos alfa ganaron 837 o 53 %. Una prueba de t, - mostró que las hembras alfa ganaron un número de interacciones agonistas significativamente mayor que aquellas que ganaron los machos alfa ($p < 0.05$).

En los grupos con menor número de hembras que de machos (3 ♂ : 1 ♀), los machos alfa ganaron más encuentros (924 o 54 %) que aquellos que ganaron las - hembras alfa (63 o 4 %). Sin embargo, tanto en los - grupos con igual número de machos y hembras (2 ♂ : 2 ♀) como en aquellos con mayor número de hembras que machos (3 ♀ : 1 ♂), las hembras alfa ganaron más encuentros en comparación con los que ganaron los machos alfa ($p < 0.05$).

 RETIRO
 AMENAZA

LUCHA 
 ATAQUE 

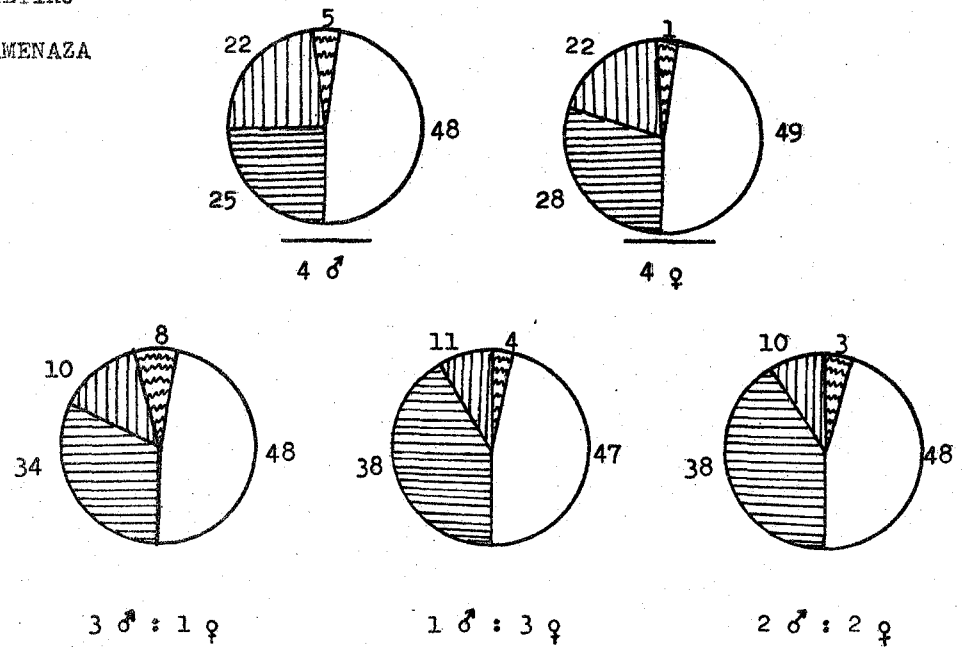


Figura 18. Distribución de porcentajes, para cada tipo de contacto agonista, en los cinco tipos de tétRADAS estudiadas.

A) Distribución de tallas por rango en grupos de cuatro individuos del mismo sexo.

1) Tétradas formadas por machos:

En el registro de las interacciones agonistas, de cuatro grupos de acociles machos, durante cuatro días cada grupo, se obtuvieron 16 ordenes de dominancia, uno por cada día (tabla 4). Al parecer, la talla rostrocaudal no es un factor determinante para la formación de un orden de dominancia en este tipo de tétradas. Individuos de talla mayor fueron dominados por individuos de talla menor (p.e. grupo 4, en el tercer día). De hecho, los individuos de tallas similares se ordenaron y dominaron, unos sobre los otros (grupo 1, en el tercero y cuarto días). Quizá, la dominancia entre los acociles de un grupo formado sólo por machos se deba a otro tipo de factores intrínsecos (tamaño de los quelípedos, diferencias de agresividad entre los individuos).

2) Tétradas formadas por hembras:

De los 16 ordenes de dominancia formados en los grupos constituidos por hembras, sólo en tres los individuos de menor talla fueron dominantes sobre individuos de tallas mayores (grupo 2, en el día cuarto y grupo 3, en los días segundo y tercero), pero nunca un individuo de talla menor ocupó la primera posición (tabla 5).

DIA	RANGO	GRUPO 1	GRUPO 2	GRUPO 3	GRUPO 4
1	1	22	29	26	28
	2	21	29	25	25
	3	22	30	25	26
	4	22	26	23	26
2	1	21	30	25	28
	2	22	29	26	26
	3	22	29	23	26
	4	22	26	25	25
3	1	22	29	25	25
	2	22	30	23	26
	3	22	26	26	28
	4	21	29	25	26
4	1	22	30	25	28
	2	22	26	26	26
	3	22	29	25	25
	4	21	29	23	26

Tabla 4. Distribución de tallas por rango en cuatro grupos de machos, durante cuatro días. Las tallas rostro-caudales están dadas en milímetros.

DIA	RANGO	GRUPO 1	GRUPO 2	GRUPO 3	GRUPO 4
1	1	25	26	26	25
	2	25	25	26	25
	3	25	24	25	25
	4	25	22	24	22
2	1	25	26	26	25
	2	25	25	26	25
	3	25	24	24	25
	4	25	22	25	22
3	1	25	26	26	25
	2	25	25	24	25
	3	25	24	26	25
	4	25	22	25	22
4	1	25	26	26	25
	2	25	24	26	25
	3	25	25	25	25
	4	25	22	24	22

Tabla 5. Distribución de tallas por rango en cuatro grupos de hembras, durante cuatro días. Las tallas rostro-caudales están dadas en milímetros.

En otros tres ordenes, los individuos se - arreglaron en relación directa de sus tallas rostrocaudales, esto es, el individuo de la primera posición (alfa) tenía la mayor talla y el último tenía, a su vez, la menor, con los individuos de tallas intermedias ocupando - la segunda y tercera posición, respectivamente (grupo 2, días uno, dos y tres). En el resto de los demás ordenes, los individuos de tallas similares dominaron unos sobre los otros, lo cual nuevamente indicó que las relaciones de dominancia no pueden ser predichas atendiendo solamente a las tallas rostrocaudales de los individuos dentro de un grupo. Un ejemplo que apoya esta afirmación, lo constituye el grupo 1, en donde todas las hembras tenían similar talla rostrocaudal.

B) Distribución de sexos y tallas por rango en grupos mixtos de cuatro individuos.

1) Tétradas formadas por tres machos y una hembra:

En 14 de los 16 ordenes de dominancia formados en este tipo de tétradas, los machos fueron dominantes (alfas), mientras que una de las hembras sólo - fué dominante en dos ordenes (grupo 4, en el tercero y cuarto días) (tabla 6). Similarmente, los machos ocuparon en mayor número los restantes rangos, aunque en el segundo y tercer rango el análisis de la proporción esta

DIA	RANGO	GRUPO 1	GRUPO 2	GRUPO 3	GRUPO 4	TOTAL	
						♂	♀
1	1	♂ : 32	♂ : 26	♂ : 25	♂ : 27	4	0
	2	♂ : 26	♂ : 25	♀ : 25	♀ : 32	2	2
	3	♀ : 32	♀ : 27	♂ : 24	♂ : 26	2	2
	4	♂ : 30	♂ : 24	♂ : 21	♂ : 27	4	0
2	1	♂ : 32	♂ : 25	♂ : 25	♂ : 27	4	0
	2	♀ : 32	♂ : 26	♀ : 25	♀ : 32	1	3
	3	♂ : 26	♂ : 27	♂ : 24	♂ : 27	3	1
	4	♂ : 30	♂ : 24	♂ : 21	♂ : 26	4	0
3	1	♂ : 32	♂ : 26	♂ : 25	♀ : 32	3	1
	2	♂ : 26	♂ : 25	♀ : 25	♂ : 27	3	1
	3	♀ : 32	♂ : 24	♂ : 24	♂ : 27	3	1
	4	♂ : 30	♀ : 27	♂ : 21	♂ : 26	3	1
4	1	♂ : 32	♂ : 26	♂ : 25	♀ : 32	3	1
	2	♂ : 26	♂ : 25	♀ : 25	♂ : 27	3	1
	3	♀ : 32	♀ : 27	♂ : 21	♂ : 27	2	2
	4	♂ : 30	♂ : 24	♂ : 24	♂ : 26	4	0

Tabla 6. Distribución de sexos y tallas por rango en cuatro grupos mixtos (3♂ : 1♀), durante cuatro días. Las tallas rostrocaudales están dadas en milímetros.

dística mostró que no había diferencias significativas entre el número de machos y hembras que ocuparon esos rangos ($p > 0.05$). La hembra dominante del grupo 4, tenía la mayor talla dentro del grupo (5 mm más que el macho de mayor talla), pero en los dos primeros días ocupó la segunda posición (beta). En estas tétradas, las hembras quedaron subordinadas a machos de igual o menor tallas rostrocaudales (grupo 3 y 2, respectivamente). Las hembras en segunda y tercera posiciones, tenían tallas superiores a sus respectivos machos subordinados . Con excepción de un caso (grupo 2, en el segundo día), los machos de la primera posición tenían talla mayor o igual a la de los demás machos en cada grupo. Los machos de la segunda posición dominaron a machos de mayor o menor talla (grupo 1 y grupo 2, respectivamente). En dos casos, un macho de la segunda posición dominó a un macho con similar talla (grupo 4, en los días tercero y cuarto). Finalmente, los machos de la tercera posición dominaron a machos de mayor o menor talla.

2) Tétradas formadas por tres hembras y un macho:

De los 16 ordenes de dominancia establecidos en estos grupos, las hembras fueron dominantes (alfa) en 13, mientras que un macho fué dominante sólo en tres de ellos (grupo 3, en el primero, tercero y cuarto días) (tabla 7). Las hembras ocuparon en mayor número el segundo y tercer rango, pero el cuarto rango fué ocupado en igual número por machos y hembras. El macho dominante

del grupo 3, tenía talla similar a una hembra del grupo (35 mm) y el segundo día ocupó la segunda posición. - En estos grupos la talla de las hembras que dominaron sobre machos era mayor y sólo en un caso un macho quedó subordinado a una hembra de talla menor, con 1 mm de diferencia entre ambos (grupo 3, en el segundo día). En seis de los ordenes establecidos, los individuos se arreglaron en relación directa de sus tallas, en donde el individuo de talla mayor ocupó el primer rango y así, hasta llegar al individuo de menor rango con menor talla - (grupo 1, en el primero, segundo y cuarto días; grupo 2, en el segundo, tercero y cuarto días). En cuatro ordenes, las tres primeras posiciones fueron ocupadas por individuos de talla similar (35 mm) y superior a la talla del individuo de la última posición (grupo 4.) . En tres ordenes, las dos primeras posiciones fueron ocupadas por individuos de talla similar (35 mm) y superior a las tallas de los individuos del tercer y cuarto rangos, 34 y 32 mm respectivamente (grupo 3, en el primero, tercero y cuarto días). Finalmente, en tres ordenes de dominancia individuos de talla menor fueron dominantes sobre individuos de talla mayor, aunque sólo uno se encontraba en la primera posición (grupo 3, en segundo día).

DIA	RANGO	GRUPO 1	GRUPO 2	GRUPO 3	GRUPO 4	TOTAL	
						♂	♀
1	1	♀ : 31	♀ : 32	♂ : 35	♀ : 35	1	3
	2	♀ : 30	♀ : 31	♀ : 35	♀ : 35	0	4
	3	♂ : 28	♂ : 27	♀ : 34	♀ : 35	2	2
	4	♀ : 26	♀ : 28	♀ : 32	♂ : 30	1	3
2	1	♀ : 31	♀ : 32	♀ : 34	♀ : 35	0	4
	2	♀ : 30	♀ : 31	♂ : 35	♀ : 35	1	3
	3	♂ : 28	♀ : 28	♀ : 35	♀ : 35	1	3
	4	♀ : 26	♂ : 27	♀ : 32	♂ : 30	2	2
3	1	♀ : 31	♀ : 32	♂ : 35	♀ : 35	1	3
	2	♀ : 30	♀ : 31	♀ : 35	♀ : 35	0	4
	3	♀ : 26	♀ : 28	♀ : 34	♀ : 35	0	4
	4	♂ : 28	♂ : 27	♀ : 32	♂ : 30	3	1
4	1	♀ : 31	♀ : 32	♂ : 35	♀ : 35	1	3
	2	♀ : 30	♀ : 31	♀ : 35	♀ : 35	0	4
	3	♂ : 28	♀ : 28	♀ : 34	♀ : 35	1	3
	4	♀ : 26	♂ : 27	♀ : 32	♂ : 30	2	2

Tabla 7. Distribución de sexos y tallas por rango en cuatro grupos mixtos (3♀ : 1♂), durante cuatro días. Las tallas rostrocaudales están dadas en milímetros.

3) Tétradas formadas por dos machos y dos hembras:

De los 16 ordenes de dominancia establecidos, las hembras fueron dominantes en 10, mientras que los machos fueron dominantes sólo en 6 (tabla 8). Las hembras ocuparon en mayor número el cuarto rango, pero - los machos ocuparon en mayor número el segundo y tercer rangos. Sin embargo, en proporción, la ocupación de los cuatro rangos por ambos sexos no fué diferente ($p > 0.05$). De nuevo, las hembras que fueron dominantes (alfa) sobre machos tenían tallas rostrocaudales mayores. En ninguno de los ordenes se dió un arreglo en relación directa de las tallas. En algunos casos, los machos se subordinaron a hembras de talla mayor y menor, las hembras se subordinaron a machos de talla mayor y menor, los machos fueron dominados por machos de talla mayor y menor, y algunas hembras fueron dominadas por otras de talla mayor o menor.

En este tipo de tétradas, la distribución - de las tallas por rango indicó, de nueva cuenta, que la talla rostrocaudal no permite predecir las relaciones de dominancia en los grupos de acociles C. zempoalensis. - En la tabla 9, se resume la distribución de sexos por - rango (frecuencia de ocupación) para cada tipo de tétrada. En cada tipo de tétrada se obtuvieron 16 ordenes totales, de ahí que cada rango fué ocupado por 16 individuos.

DIA	RANGO	GRUPO 1	GRUPO 2	GRUPO 3	GRUPO 4	TOTAL	
						♂	♀
1	1	♂ : 30	♀ : 27	♂ : 26	♂ : 27	2	2
	2	♂ : 28	♂ : 24	♂ : 26	♀ : 29	3	1
	3	♂ : 29	♂ : 26	♀ : 26	♀ : 29	2	2
	4	♀ : 27	♀ : 22	♀ : 29	♂ : 27	1	3
2	1	♀ : 30	♀ : 27	♂ : 26	♂ : 27	2	2
	2	♂ : 28	♀ : 22	♂ : 26	♀ : 29	2	2
	3	♂ : 29	♂ : 26	♀ : 26	♀ : 29	2	2
	4	♀ : 27	♂ : 24	♀ : 29	♂ : 27	2	2
3	1	♂ : 30	♀ : 27	♂ : 26	♀ : 29	1	3
	2	♂ : 28	♂ : 26	♂ : 26	♀ : 29	3	1
	3	♂ : 29	♀ : 22	♀ : 26	♂ : 27	2	2
	4	♀ : 27	♂ : 24	♀ : 29	♂ : 27	2	2
4	1	♂ : 30	♀ : 27	♂ : 26	♀ : 29	1	3
	2	♂ : 29	♀ : 22	♂ : 26	♀ : 29	2	2
	3	♂ : 28	♂ : 26	♀ : 29	♂ : 27	3	1
	4	♀ : 27	♂ : 24	♀ : 26	♂ : 27	2	2

Tabla 8. Distribución de sexos y tallas por rango en cuatro grupos mixtos (2♂ : 2♀), durante cuatro días. Las tallas rostrocaudales están dadas en milímetros.

RANGO	TIPO DE TETRADA					
	3♂ : 1♀		3♀ : 1♂		2♂ : 2♀	
	♂	♀	♀	♂	♂	♀
1	14	2 *	13	3 *	6	10
2	9	7	15	1 *	10	6
3	10	6	12	4 *	9	7
4	15	1 *	8	8	7	9

Tabla 9. Distribución de sexos por rango y por tipo de tetrada, expresada como la frecuencia con que cada sexo ocupó las cuatro posiciones. * Diferencias significativas en cuanto a la proporción ($p < 0.05$).

El rango de cada individuo, dentro de los grupos, se estableció con base en el número total de contactos agonistas dominantes que los individuos presentaron entre sí. El rango guardó una relación directa con el número de contactos agonistas dominantes. Así, el individuo con mayor número de contactos dominantes ocupó la primera posición (alfa), hasta llegar al último, con el menor número de contactos dominantes (delta). El porcentaje de dominancia, debió estar también en relación directa a la posición de cada individuo, en donde el individuo de la primera posición tuvo el mayor porcentaje de dominancia. Sin embargo, en este estudio, de los 80 ordenes de dominancia establecidos con base en los contactos dominantes, sólo en 48 de ellos los porcentajes de dominancia respaldaron el rango de cada individuo. La razón de esto es que algunos individuos con mayor número de contactos dominantes tuvieron, a su vez, mayor número de contactos subordinados. En la tabla 2 hay un ejemplo de este hecho. En el tercer día, el individuo "A" apareció como dominante sobre el individuo "B", con 44 y 39 contactos dominantes, respectivamente. Sin embargo, el individuo "B" tuvo un porcentaje de dominancia mayor (65 %) en comparación con el individuo "A" (64 %). Esto se explica por que el individuo "B" tuvo menor número de contactos subordinados (21), en comparación con los del individuo "A" (25). De ahí que, haciendo un análisis pareado de los encuentros, un individuo con alto número de contactos subordinados no puede ser dominante sobre otro que tenga menor número de contactos subordinados.

Para eliminar el error, derivado de ordenar a los individuos en base a los contactos dominantes, se establecieron otros ordenes tomando en cuenta el número de retiros que los acociles presentaron como resultado de las interacciones agonistas. El retiro es, en última instancia, lo que define a los vencedores (dominantes) y perdedores (subordinados) de las interacciones agonistas. Así, el individuo con mayor número de retiros se consideró como el de menor rango, hasta llegar al individuo de mayor rango, con el menor número de retiros.

Cada uno de los 80 ordenes de dominancia mencionados anteriormente, se comparó con el orden que resultaba al considerar el número de retiros. Tal comparación mostró que 25 ordenes no eran lineales. De los restantes 55 ordenes, 35 eran lineales y respaldaban el orden previamente establecido. Los otros 25 ordenes eran lineales, pero no respaldaban a los ordenes establecidos con base en los contactos dominantes.

En la tabla 10, se muestra una matriz de dominancia (Chase, 1980, 1982). Representa a un orden lineal porque el individuo de la primera posición domina a los otros tres, el de la segunda posición sólo domina a dos, hasta llegar al último, el cual no domina a ninguno y es dominado por todos. Los 55 ordenes de dominancia del tipo lineal mostraron dicho arreglo.

RANGO	INDIVIDUO DOMINANTE	INDIVIDUO DOMINADO				NUMERO DE INDI- VIDUOS DOMINADOS
		A	B	C	D	
1	A	-	1	1	1	3
2	B	0	-	1	1	2
3	C	0	0	-	1	1
4	D	0	0	0	-	0

Tabla 10. Matriz de dominancia de un orden lineal.

RANGO	INDIVIDUO DOMINANTE	INDIVIDUO DOMINADO				NUMERO DE INDI- VIDUOS DOMINADOS
		A	B	C	D	
-	A	-	1	0	1	2
2	B	0	-	1	1	2
-	C	1	0	-	1	2
4	D	0	0	0	-	0

Tabla 11. Matriz de dominancia de un orden no lineal.

Utilizando el índice "h", para medir el grado de linealidad de un orden de dominancia en un grupo - como el que se muestra en la tabla 10, resulta un valor de $h = 1$. Lo cual significa que tal orden es del tipo lineal (Bekoff, 1977). El cálculo es el siguiente:

$$h = \frac{12}{n^3 - n} \sum_{a=1}^n \left(V_a - \frac{n-1}{2} \right)^2$$

Si $n=4$, substituyendo adecuadamente los valores de V_a que aparecen en la matriz de dominancia (tabla 10):

$$h = \frac{12}{(4)^3 - 4} \left[\left(3 - \frac{4-1}{2} \right)^2 + \left(2 - \frac{4-1}{2} \right)^2 + \dots \right. \\ \left. \dots \left(1 - \frac{4-1}{2} \right)^2 + \left(0 - \frac{4-1}{2} \right)^2 \right]$$

$$h = 1$$

Los 25 ordenes que aparecieron como no lineales, mostraron arreglos del tipo que se muestra en la tabla 11, con valores de $h = 0.6$ o menores. Tales valores resultan cuando en los grupos, dos o más individuos dominan al mismo número de coespecíficos.

III. Dinámica en la formación y mantenimiento de un orden de dominancia, en grupos de cuatro acociles.

A) Pruebas diurnas.

En la observación de dos grupos de acociles, durante veinte días, uno compuesto de machos y otro de hembras, se registraron un total de 3 572 contactos agonistas. Los machos fueron un poco más activos que las hembras, con 1885 contactos agonistas. Las hembras presentaron 1717 contactos agonistas (figura 19). Sin embargo, en la comparación estadística del número de contactos presentados en ambos grupos, se encontró que las diferencias no eran significativas ($p > 0.05$).

En la tabla 12, se muestran los totales y porcentajes para cada tipo de contacto agonista en ambos grupos. En el grupo de machos, la lucha y el ataque se presentaron en un 9 y 4 %, respectivamente. En el grupo de las hembras, la amenaza fué el comportamiento presentado en mayor número (758 veces o 44 %); la lucha y el ataque se presentaron en un 9 y 3 %, respectivamente. El estadístico de la distribución de la diferencia entre dos proporciones de muestras, indicó que no hubo diferencias significativas en las proporciones encontradas para cada tipo de contacto agonista ($p > 0.05$).

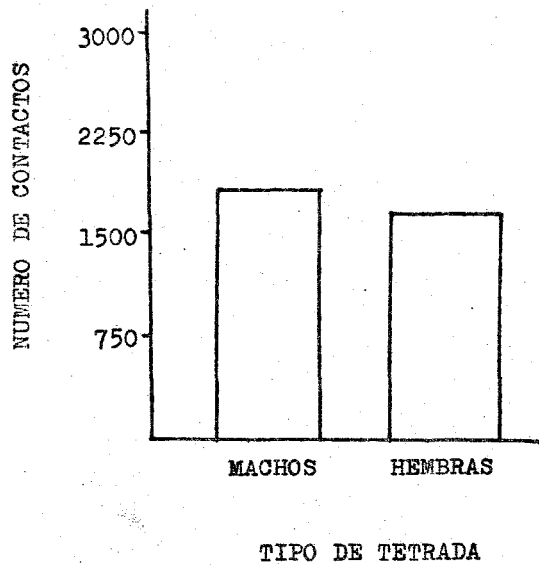


Figura 19. Total de contactos agonistas registrados en 20 sesiones de observación diurna de dos grupos - de acociles.

CONTACTOS AGONISTAS	MACHOS	HEMBRAS
RETIRO	806 (43)	757 (44)
AMENAZA	804 (43)	758 (44)
LUCHA	176 (9)	151 (9)
ATAQUE	69 (4)	51 (3)

Tabla 12. Totales de cada tipo de contactos agonistas, registrados en dos grupos de cuatro acociles observados durante 20 sesiones diurnas. Entre paréntesis están anotados los porcentajes para cada contacto.

De los 1855 contactos agonistas registrados en el grupo de machos, los machos alfa ganaron 958 o 51 %. De los 1717 contactos agonistas registrados en el grupo de hembras, las hembras alfa ganaron 828 o 48 %. Una prueba de t, mostró que los machos alfa no ganaron un número de interacciones significativamente mayor que aquellas que ganaron las hembras alfa ($p > 0.05$).

De la misma forma que en el apartado anterior, para obtener una medida del error derivado de ordenar a los individuos con base en los contactos dominantes, se estableció un orden considerando el número de retiros. En el grupo de machos, cada uno de los 20 ordenes establecidos (uno por cada día de observación), se comparó con el orden que se obtuvo al considerar el número de retiros. Ocho ordenes no fueron del tipo lineal. De los restantes 12 ordenes, seis eran lineales y respaldaron el orden establecido por el número de contactos dominantes; los otros seis ordenes aparecieron como lineales, pero no respaldaban a los previamente establecidos.

En el grupo formado por hembras, 13 ordenes no fueron lineales. De los otros siete ordenes lineales, tres respaldaron a los previamente establecidos y cuatro no los respaldaron.

Lo anterior permite señalar que los acociles (*C. zempoalensis*) se ordenan linealmente, por la dominancia de unos sobre otros, pero que los ordenes establecidos no permanecen constantes. La estabilidad de

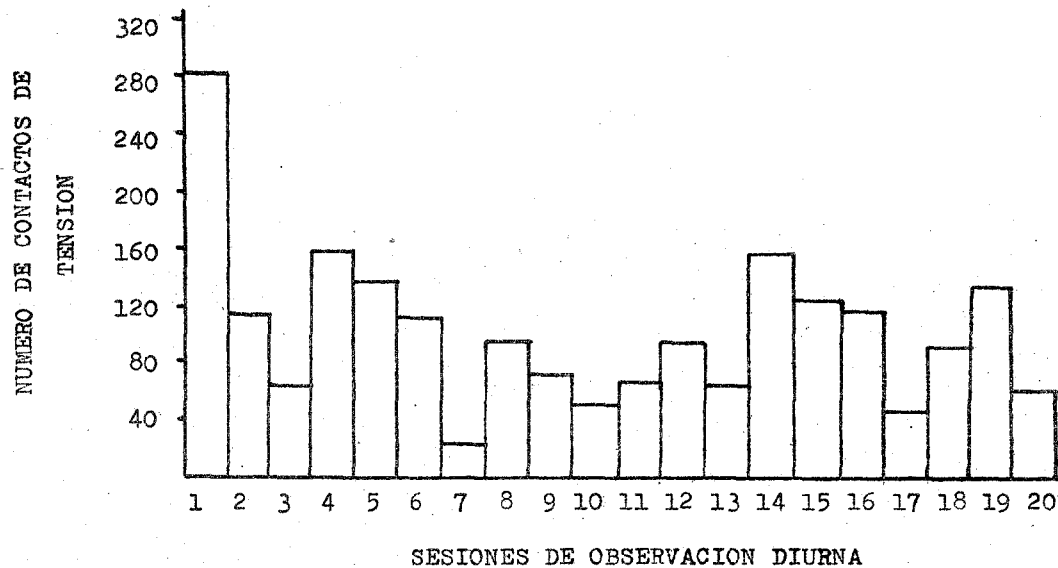


Figura 20. Frecuencia de contactos de tensión observados durante 20 sesiones diurnas, en un grupo constituido por cuatro acociles machos. Cada barra representa el número total de contactos observados durante una hora cada día.

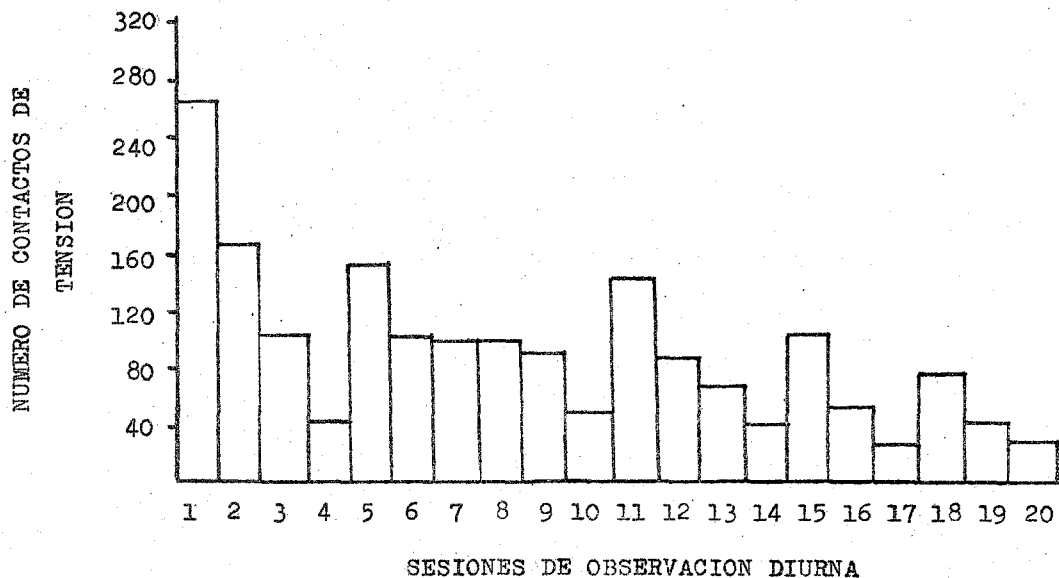


Figura 21. Frecuencia de contactos de tensión observados durante 20 sesiones diurnas, en un grupo constituido por cuatro acociles hembras. Cada barra representa el número total de contactos observados durante una hora cada día.

los ordenes no quedó clara, lo cual se debió a dos causas principales: 1) el orden de dominancia, en los últimos cinco días, fué diferente; 2) los ordenes de dominancia, con base al número de retiros, no respaldaron a los ordenes previamente establecidos.

Tanto en el grupo formado por machos como el de hembras, hubo variación en el número de encuentros - presentados cada día (figuras 20 y 21). El mayor número de encuentros se presentó el primer día y no se volvió a alcanzar tal actividad en los días siguientes.

B) Pruebas nocturnas.

En la observación de dos grupos de acociles durante veinte noches, uno de machos y otro de hembras, se registraron un total de 3 579 contactos agonistas. - Las hembras presentaron 1634 contactos (figura 22). - Los machos fueron un poco más activos que las hembras, - con 1945 contactos totales. Sin embargo, mediante una - prueba de t, se demostró que la actividad agonista de los machos y las hembras no fué significativamente diferente ($p > 0.05$).

En la tabla 13, se muestran los totales y - porcentajes para cada tipo de contacto agonista en ambos grupos. No se encontraron diferencias significativas en las proporciones de contactos agonistas registrados entre

los dos tipos de tétradas ($p > 0.05$).

De los 1945 contactos agonistas registrados en el grupo de machos, los machos alfa ganaron 817 o 42%. De los 1634 contactos registrados en el grupo de hembras, las hembras alfa ganaron 778 o 48%. Sin embargo, al hacer un análisis de los encuentros ganados por los machos y las hembras alfas, utilizando una prueba de t, se pudo concluir que las hembras alfa no ganaron un número de interacciones significativamente mayor que aquellas que ganaron los machos alfa ($p > 0.05$).

Nuevamente, cada uno de los 20 ordenes establecidos, se comparó con el orden que se obtuvo al considerar el número de retiros. En el grupo de machos, seis ordenes resultaron no ser del tipo lineal. De los 14 ordenes lineales, nueve respaldaron a los ordenes previamente establecidos y cinco no los respaldaron. En el grupo de las hembras, nueve ordenes no fueron del tipo lineal. De los once ordenes del tipo lineal, ocho respaldaron a los ordenes previamente establecidos y tres no los respaldaron. Tampoco en el registro de la actividad agonista, durante la noche, se notó estabilidad en los ordenes de dominancia formados por C. zempoalensis. Parece ser que, al menos durante los períodos de observación, los grupos de acociles presentaron una actividad dinámica en la formación de un orden de dominancia, pasando por ordenes lineales y no lineales. En las figuras 23 y 24, se muestran las variaciones de los contactos presentados por ambos grupos, durante cada noche de observación.

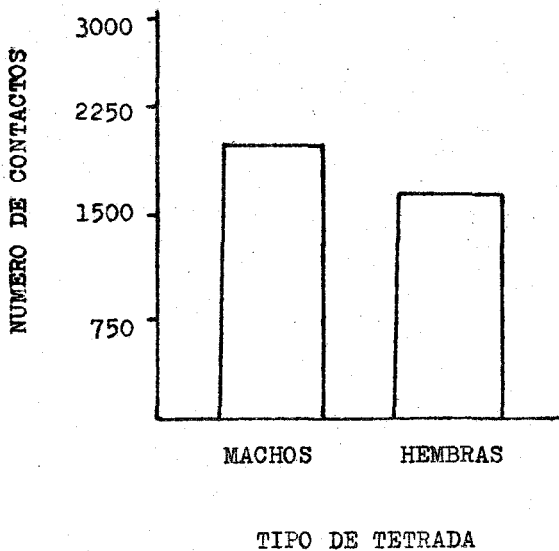


Figura 22. Total de contactos agonistas registrados en 20 sesiones de observación nocturna, en dos grupos de acociles.

CONTACTOS AGONISTAS	MACHOS	HEMBRAS
RETIRO	758 (43)	716 (46)
AMENAZA	680 (38)	721 (46)
LUCHA	175 (10)	65 (4)
ATAQUE	157 (9)	67 (4)

Tabla 13. Totales de cada tipo de contactos agonistas, registrados en dos grupos de cuatro acociles observados durante 20 sesiones nocturnas. Entre paréntesis están anotados los porcentajes para cada contacto.

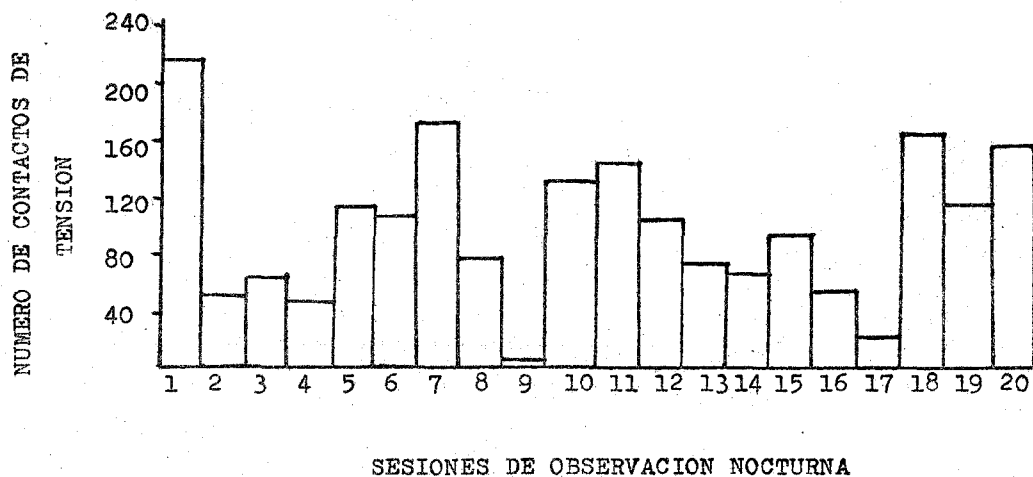


Figura 23. Frecuencia de contactos de tensión observados durante 20 sesiones nocturnas, en un grupo constituido por cuatro acociles machos. Cada barra representa el número total de contactos observados durante una hora cada noche.

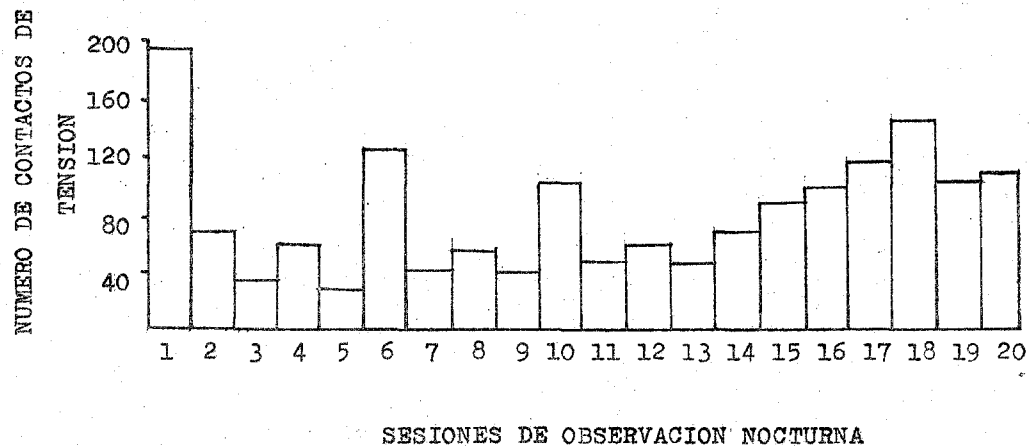


Figura 24. Frecuencia de contactos de tensión observados durante 20 sesiones nocturnas, en un grupo constituido por cuatro acociles hembras. Cada barra re presenta el número total de contactos observados durante una hora cada noche.

DISCUSION.

Un estudio etológico comienza por la descripción y definición de los componentes del comportamiento a estudiar, independientemente que la intención del investigador sea o no construir un etograma. En el proceso de categorizar el comportamiento, el observador decide que comportamientos quedan excluidos del fenómeno estudiado (Colgan, 1978); de tal forma que cuando un animal ejecuta un comportamiento particular no haya duda de que pertenece a una categoría y no a otra. Además, el definir los componentes de un comportamiento complejo permite un análisis preciso de los mecanismos, intrínsecos y extrínsecos, relacionados con el mismo.

El comportamiento agonista de C. zempoalensis, se compone al menos de once posturas y patrones de comportamiento (figura 15). Pero, ya que los patrones de indagación son empleados en otros tipos de comportamiento (búsqueda de alimento o refugio, antidepredación), es conveniente considerar sólo las posturas y patrones de comportamiento propiamente agonistas. Esto es, aquellos que se presentan durante la competencia intra o interespecífica. Jordan y Dunham (1987), clasificaron el comportamiento agonista del acocil Orconectes propinquus en dos categorías: i) comportamientos agonistas agresivos y ii) comportamientos agonistas no agresivos. Sin embargo, de la misma forma que Bovbjerg (1953, 1956), sólo consideraron un tipo de lucha (forcejeo con quelípedos);

en contraste con los diferentes tipos de lucha reportados en el presente trabajo.

Siguiendo la clasificación de Jordan y Dunham, el comportamiento agonista de C. zempoalensis puede ser agrupado como sigue:

i) Comportamientos agonistas agresivos:

- a) "Amenaza con quelípedos"
- b) "Ataque con quelípedos"
- c) "Empuje con quelípedos entrelazados"
- d) "Tijereteo de quelípedos"
- e) "Empuje con el cuerpo"
- f) "Forcejeo con quelípedos"
- g) "Persecución"

ii) Comportamientos agonistas no agresivos:

- a) "Retiro de lado"
- b) "Retiro en reversa"

Los encuentros agonistas pueden seguir un orden escalonado, en donde el forcejeo con quelípedos es la interacción agonista de mayor intensidad (tomando como punto de referencia el estado de reposo). Sin embargo, dicho orden no siempre se presenta y comúnmente los acóviles inician sus luchas, sin que sean aparentes las amenazas previas. Quizá existan otras señales, químicas y

acústicas, cuya existencia ha sido demostrada en algunos grupos de crustáceos (Thorp y Ammerman, 1978; Sandeman y Wilkens, 1982; Hazlett, 1985), las cuales el observador no detecta.

Las posturas y patrones de comportamiento - manifestados por los acociles, durante los encuentros agonistas, son los mismos en ambos sexos. La amenaza con quelípedos es la postura agonista presentada con mayor frecuencia. Ocasionalmente, la lucha entre dos acociles derivó en la adopción de posturas de copulación (amplexus) por ambos individuos. Durante la copulación el macho sujeta con sus quelípedos los quelípedos de la hembra, quedando en íntimo contacto las regiones ventrales de ambos (Mason, 1970). En grupos heterosexuales de acociles, ya que la adopción de tales posturas es precedida por luchas intensas, se le ha postulado como una expresión de la dominancia (Bovbjerg, 1956), por parte del macho y de subordinación, por parte de la hembra. En C. zemoglensis, la adopción de posturas copulatorias se manifestó también entre diádas de machos, pero nunca entre diádas de hembras. La posibilidad de que alguno de los machos (el que es sujetado como si fuera hembra), estuviera impregnado de alguna sustancia (feromona), la cual es característica de las hembras (Ryan, 1966), queda anulada ya que los individuos fueron aislados, en grupos sexualmente homogéneos, antes de formar parte de una diáda. El aislamiento duró 14 días. Si bien, ha sido demostrado el papel de las feromonas en el reconocimiento sexual de los acociles (Ameyaw-Akumfi y Hazlett,

1975), sólo se han probado los efectos de éstas en períodos de tiempo cortos (tres días como máximo). Debe - probarse si la incitación, por parte de un macho, a la adopción de una postura copulatoria (propia de las hembras) de otros acociles, es o no una expresión de la dominancia; e igualmente deben establecerse los períodos de tiempo durante los cuales las feromonas permanecen - funcionales, una vez que han sido liberadas al medio - acuático. Mientras ello ocurre, las observaciones de este trabajo apoyan la idea de que la adopción de posturas copulatorias es una expresión de la dominancia, por parte de un macho hacia hembras y machos. De hecho, es un comportamiento específico de los machos dominantes ya que las hembras no exhibieron, durante el desarrollo de las luchas, este patrón particular con otras hembras y, los machos subordinados no incitaron a los machos dominantes a adoptar la postura de hembra en posición para la cópula. Posiblemente, la maduración y el aprendizaje en cada sexo operan para que el comportamiento se manifieste de esa forma y no de otra. Sin embargo, se hace necesario un estudio profundo de estos procesos, a la vez que se investiguen el papel de las hormonas en la manifestación del comportamiento agonista.

Las posturas y patrones de comportamiento - presentados por cada acocil, durante los encuentros agonistas intraespecíficos, dependen de las relaciones de - dominancia previamente establecidas por ambos; por lo que se diferencian en comportamientos dominantes y subordinados (Ameyaw-Akumfi, 1979). Ya que tales relaciones de

dominancia se establecen por medio de contactos de tensión, en donde se define un ganador y un perdedor, se puede hacer una distinción entre los encuentros de acociles con relaciones de dominancia previamente establecidas y aquellos en que los acociles se encuentran por primera vez. Las probabilidades que cada acocil tiene para ganar difieren en ambos tipos de encuentros. Cuando una relación de dominancia existe, el acocil dominante tiene mayor probabilidad de salir victorioso en los encuentros siguientes (Heckenlively, 1970; Copp, 1986).

Una vez que la relación de dominancia se establece, el acocil subordinado puede ajustar su posición de acuerdo con los movimientos del dominante. Se dice entonces, que el acocil subordinado "evita" cualquier interacción con el dominante. Pero las observaciones realizadas en este estudio indican que la evitación, así definida, es difícil de interpretar al hacer los registros. También el acocil dominante, ocasionalmente, ajusta su posición de acuerdo a los desplazamientos del subordinado; y no siempre es fácil demostrar que un acocil evita la interacción con otro, basándose solamente en tales observaciones. De hecho, durante los primeros encuentros, los acociles ajustan constantemente sus posiciones espaciales, uno respecto de los otros. Por ello, definir un orden de dominancia en base a las evitaciones de este tipo, puede llevar a un error a menos que se conozcan los resultados de los encuentros previos y que las relaciones de dominancia sean estables en los grupos animales estudiados. Considerar al retiro, es una alternativa desea-

ble al uso de la evitación, para definir las relaciones de dominancia en un grupo de acociles. En todo caso, - cuando el retiro es provocado por una amenaza, un ataque o una lucha, se hace evidente para el observador la existencia de un vencedor y un perdedor, lo que permite establecer la dominancia de un acocil y la subordinación de otro, durante un encuentro y como resultado de todas las interacciones a lo largo del tiempo.

Al parecer, la dominancia puede ser indicada por la falta de una respuesta dirigida al contrincante. El individuo de rango inferior, presenta señales de subordinación al de rango superior, pero este último no necesita responder para reafirmar su rango. Este hecho se cumple, ocasionalmente, en los encuentros agonistas - de C. zempoalensis. Los individuos de rango inferior - llegan a amenazar a sus superiores, pero estos últimos - permanecen inmóviles. Ante la respuesta de inmovilidad, por parte de los dominantes, los subordinados se retiran como si hubiesen sido amenazados. Cuando el subordinado persiste en su amenaza hacia el dominante, entonces queda expuesto a ser atacado. La intensidad de los ataques depende de las posturas y patrones de comportamiento que previamente presenten ambos contendientes (Heckenlively, 1970), pero particularmente de los que presente el subordinado. Las observaciones realizadas en este estudio muestran, por ejemplo, que aún cuando un acocil subordinado se retira puede ser atacado, al parecer dependiendo de la velocidad y distancia a las que haga su retirada. Sin embargo, no se han estudiado estos dos fac-

tores en otros acociles, lo cual impide dar una conclusión definitiva acerca del papel que desempeñan para la manifestación del comportamiento agonista durante las contiendas entre acociles.

En los encuentros intraespecíficos de C. zempoalensis, al parecer, hay un flujo mutuo de información entre los contendientes. Un ejemplo lo constituyen las amenazas a distancia. La decisión de que comportamiento presentar (dominante o subordinado), puede depender del reconocimiento individual entre los contendientes (Bovbjerg, 1956; Lowe, 1956; Hazlett, 1969). Se han realizado varios trabajos con la intención de demostrar la existencia de tal reconocimiento individual en los acociles (Itagaki y Thorp, 1981; Hazlett, 1985a, 1985b; Rose, - 1986), y al igual que los realizados en otros crustáceos (Dunham, 1978), se pretende que tal reconocimiento es por un mecanismo sensorial químico, en adición a los mecanismos táctil y visual ya demostrados (Hazlett y Provenzano, 1965; Hazlett y Bossert, 1965; Hazlett, 1966; - Heckenlively, 1970; Hazlett, 1972).

El reconocimiento individual, con la mediación de sustancias químicas (feromonas), es aún tema de controversia en relación a los grupos de acociles (veanse; Rose, 1982; Thorp e Itagaki, 1982; Hazlett, 1984; Thorp, 1984; Rose, 1984, 1986). Sin embargo, Copp (1986) señaló que una explicación más razonable se basa en el reconocimiento de los "estados agresivos" propuestos por Winston y Jacobson (1978), quienes los de-

finieron como "la facilidad con que un animal resuelve o se desenvuelve en un encuentro agonista". Quizá las respuestas hacia un "estado agresivo" sean más importantes que el reconocimiento individual para el mantenimiento de un orden de dominancia en este grupo de crustáceos. Cuando un acocil amenaza a otro, el acocil amenazado "decide" que comportamiento presentar. Algo se reconoce y, seguramente, tal reconocimiento depende de la experiencia - previa en los encuentros agonistas.

El registro de las interacciones agonistas en un grupo de acociles, tomando como referencia los contactos de tensión descritos por Bovbjerg (1953), permite el almacenamiento rápido de información acerca de los perdedores y vencedores de tales interacciones. Aún cuando algunas posturas y patrones de comportamiento no se consideran (ver la figura 15), los cuales pueden ser indicadores de las relaciones de dominancia, el análisis cuantitativo de los contactos de tensión registrados justifica la postulación de que los acociles C. zempoalensis se ordenan por la dominancia de unos sobre otros, siempre y cuando se acepte que las relaciones de dominancia pueden ser establecidas (por el observador) en base al total de encuentros ganados y perdidos durante un tiempo determinado. Tal orden es del tipo lineal, como sucede en otros acociles (Bovbjerg, 1953, 1956; Lowe, 1956; Heckenlively, 1970; Capelli y Hamilton, 1984; Copp, 1986; Jordan y Dunham, 1987), y otros crustáceos (Fielder, 1965; Dingle y Caldwell, 1969; Lee y Fielder, 1983). Pero, en comparación con lo reportado en otras especies,

los ordenes de dominancia en grupos de C. zempoalensis no permanecieron estables. Esto es, un orden de dominancia inicial no necesariamente se mantenía en los siguientes días. Un acocil dominante en el primer día, podía - incluso ser relegado a la última posición en los siguientes días. Aún en los grupos observados durante veinte - días, no se alcanzó una estabilidad en los ordenes de dominancia. Tal inestabilidad en los ordenes de dominancia pudo deberse a la influencia de ciertos factores (discutidos en seguida), o a las diferencias en la manera - de registrar y analizar las interacciones agonistas que este trabajo tiene con respecto a los anteriores. Desafortunadamente, la poca uniformidad de los trabajos en - donde se han estudiado estas relaciones (tamaño de los recipientes, tiempos de observación, patrones y/o actos de comportamiento registrados) impide la comparación sistemática entre las especies estudiadas (Hyatt, 1983).

Los factores que tienen efecto sobre la formación y el mantenimiento de un orden de dominancia, son al menos de dos tipos: intrínsecos (talla corporal, sexo, situación morfofisiológica en el ciclo de muda), y extrínsecos (territorialidad, densidad poblacional, disponibilidad de alimentos) (Bernstein, 1981). Los resultados de este estudio sólo dan cuenta de algunos de los factores intrínsecos.

En los estudios con acociles, se ha demostrado que el rango ocupado por un acocil en un orden de dominancia se relaciona directamente con su talla (toman-

do como referencia, principalmente la talla del cefalotórax). Los individuos más grandes son los dominantes, ya se trate de grupos formados sólo por machos o por hembras. En los grupos heterosexuales, los machos dominan a las hembras, aún siendo los primeros menores en talla (1.2 mm de diferencia en la longitud del caparazón) - (Lee y Fielder, 1983). En C. zempoalensis la talla, por lo menos la rostrocaudal, no permitió predecir el resultado de los encuentros tanto en los grupos homosexuales como en los heterosexuales. Algunos individuos de talla menor fueron dominantes sobre aquellos de talla mayor (con diferencias hasta de 2 mm en la talla rostrocaudal). Ya que los quelípedos de los acociles son sus principales armas, es posible que el tamaño de estos apéndices sea determinante durante el establecimiento de las relaciones de dominancia. Los resultados de este trabajo apoyan esta idea, ya que en los grupos de cuatro individuos con tallas rostrocaudales similares, los acociles se ordenaron jerárquicamente en forma lineal y los propietarios de quelípedos grandes quedaron ocupando las primeras posiciones.

Los resultados de algunos trabajos (Leshner, 1975; Velle, 1982) apoyan el argumento de que los machos son, agonistamente, más activos que las hembras. Sin embargo, Jordan y Dunham (1987) encontraron que en el acocil Orconectes propinquus, las hembras presentaron mayor actividad agonista, aún cuando los machos tienen un índice promedio de agresividad mayor que el de las hembras. En C. zempoalensis, las hembras también presen

taron mayor actividad agonista pero los índices promedio de agresividad (no reportados en este trabajo), al menos en los grupos con el mismo número de machos y hembras (2♂ : 2♀), como entre los grupos homosexuales, fueron similares. Se sabe que en las especies ectotérmicas, cuyo comportamiento agonista está asociado estrechamente con el proceso de reproducción (incluyendo a la competencia por parejas), el nivel de actividad agonista puede variar directa o inversamente en relación a la temperatura (Thorp, 1978). El tipo de relación depende del momento en que el proceso reproductivo da inicio, ya sea por un incremento o decremento de las temperaturas estacionales. Fast y Momot (1973), sugirieron que la agresión intersexual en Orconectes virilis está relacionada directamente con el incremento de la temperatura. En Pacifastacus leniusculus, las temperaturas bajas provocan una disminución de su metabolismo en forma general, disminuyendo su actividad locomotora (Flint, 1977). El incremento en la actividad general, por otra parte, cuando hay un aumento de temperatura puede, a su vez, amplificar las interacciones agonistas en C. zempoalensis y otras especies, cuya actividad reproductiva sea en los períodos cálidos del año. A pesar de que en C. zempoalensis no ha sido estudiada su actividad reproductiva en el período anual, observaciones personales en el sitio de colecta permiten indicar que la mayor parte del año presentan actividad reproductiva, sobre todo cuando hay incrementos en la temperatura. Todo el año se pueden encontrar animales juveniles y hembras ovígeras (en los meses de Noviembre y Diciembre, hay una disminución en el

número de individuos de todas las edades, por lo menos - en las poblaciones que habitan en los márgenes de las lagunas). En el laboratorio, la temperatura del agua se mantuvo en un intervalo de $20 \pm 2^{\circ}\text{C}$, la cual era similar a la temperatura registrada durante los meses de Mayo en la zona de muestreo. La mayor actividad agonista de las hembras de C. zempoalensis, seguramente está relacionada con la temperatura. Pero, ya que los machos fueron sometidos al mismo tratamiento, tal relación no es clara y - se hacen necesarios estudios sistemáticos de este fenómeno (por ejemplo, registrar las interacciones agonistas, en ambos sexos, a diferentes temperaturas).

El estado morfofisiológico de los individuos, durante el ciclo de muda, es un factor determinante en - el desarrollo de las interacciones agonistas y el mantenimiento de un orden de dominancia. Por ejemplo, el las langostas (Homarus americanus) el rango ocupado en un orden de dominancia y la ejecución de su comportamiento agonista, se ven afectados por la fase en que se encuentran dentro de su ciclo de muda (Tamm y Cobb, 1978). Las langostas en la fase media de la proecdisis son más agresivas en comparación con las que se encuentran en la fase de intermuda (son más agresivas, en el sentido de incrementar la frecuencia de acercamientos, amenazas, luchas y movimientos antenales, tales comportamientos son considerados como componentes agresivos en las interacciones agonistas). Ello sugiere entonces, diferentes estados de agresividad, los cuales predisponen el resultado de las contiendas y, necesariamente, el sentido de las

relaciones de dominancia entre los individuos de un grupo. En este estudio, cuando en algún grupo uno o más individuos mudaban durante los períodos de observación, se comenzaba con un nuevo grupo descartando los datos anteriores. Tan sólo dos grupos tuvieron que ser reemplazados - por este motivo, lo que representa menos del 10 % de los grupos observados. Si fueron funcionales los procedimientos indirectos, utilizados en este trabajo (ver metodología), para elegir acociles que no estuvieran cercanos al proceso de ecdisis, ello puede garantizar que la mayor actividad agonista de las hembras no sea una consecuencia de los diferentes estados agresivos dados por el estado morfofisiológico durante su ciclo de muda. Sin embargo, en contraste con los estudios de langostas (Tamm y Cobb, 1978; Cobb et al, 1982), en los acociles no se ha investigado la relación entre el ciclo de muda y el comportamiento agonista, lo cual hace difícil un análisis detallado, en este sentido, de los resultados de este trabajo.

Por otra parte, el resultado de la lucha entre dos individuos se define cuando ambos presentan ciertas posturas y patrones de comportamiento; no agresivos (el perdedor) y agresivos (el vencedor). Las posturas y patrones de comportamiento no agresivos, también son referidos como comportamiento de apaciguamiento. Entre los crustáceos, se conoce poco el uso de despliegues de apaciguamiento presentados durante los encuentros agonistas (Ameyaw-Akumfi, 1979). En la mayoría de las - observaciones, los perdedores de los encuentros se retiran del lugar, lo cual indica que el encuentro ha termi-

nado. Ameyaw-Akumfi (1979), encontró que en cuatro especies de acociles (Orconectes virilis, O. propinquus, Procambarus clarkii y Cambarus robustus) existen señales probables de apaciguamiento. Estas incluyen el movimiento rápido de las antenas, movimientos del tercer par de maxilípedos (relacionados con la alimentación) y movimientos rítmicos del segundo, tercero o de todos los pares de pereiópodos (relacionados con el acicalamiento). Estas señales son presentadas por el perdedor, poco antes de finalizar el encuentro.

Las observaciones realizadas en este trabajo sugieren que, no sólo para finalizar la lucha los acociles C. zempoalensis despliegan comportamientos de apaciguamiento como los indicados, sino que en el desarrollo de otras interacciones agonistas también se presentan otros comportamientos de apaciguamiento. Cuando un acocil dominante (comúnmente el alfa), se desplaza con los quelípedos extendidos y las quelas abiertas, los demás acociles del grupo le ceden el paso, desplazándose lateralmente (con los quelípedos en posición baja y las quelas cerradas). Este comportamiento de los subordinados parece ser clave para evitar una reacción agresiva por parte del dominante. Cuando los subordinados no ceden el paso al dominante, pueden ser amenazados o atacados. Durante sus desplazamientos, los acociles subordinados también pueden amenazar a los dominantes, lo que comúnmente hacen mientras mantienen el telson curvado. Curvar el telson es un comportamiento que presentan, durante el retiro, los acociles perdedores de los encuentros.

Por ello, la amenaza con el telson curvado es un comportamiento netamente agonista, ya que incluye un comportamiento agresivo (amenaza con quelípedos) y uno no agresivo (telson curvado). Mantener el telson curvado, - puede ser también una señal de apaciguamiento por parte de los acociles subordinados. Es importante señalar que durante las observaciones nocturnas, todos los acociles mantenían el telson curvado, lo que sugiere que, tanto - en los desplazamientos como en los momentos de reposo, tal comportamiento también puede conferirles cierta "protección". Se ha demostrado que, aún en ausencia de visión (Bovbjerg, 1956), los acociles pueden distinguir las regiones anterior y posterior de sus coespecíficos; y los ataques se dirigen sólo a la parte anterior. Al mantener el telson curvado, durante la noche, los acociles eliminan las reacciones agresivas cuando hay contactos traseros. Cuando los acociles subordinados entran - en contacto con alguna parte de otro individuo, se retirarán rápidamente. Por el contrario, los acociles dominantes al ser tocados en su parte posterior, giran, adoptan la postura de amenaza y, ocasionalmente, atacan. En los acociles, las señales visuales y táctiles se integran y coordinan para dar una respuesta organizada, pero en ausencia de visión (por ejemplo, por ablación experimental de los ojos) las señales táctiles parecen ser suficientes.

En estudios con otras especies de animales, se han encontrado comportamientos que presentan los individuos durante los encuentros agonistas, los cuales se -

discute si son señales de dominancia o subordinación - (Lorenz, 1943, 1949; Fischel, 1956; Schenkel, 1967). En los cánidos, el mostrar el cuello es un ejemplo de ta les comportamientos. Algunos autores señalan que este - comportamiento es característico de los subordinados, uti lizado como señal de apaciguamiento (Lorenz, 1943, 1949; Fischel, 1956). Otros han postulado que los dominantes son los que presentan el cuello a los subordinados, como incitación a la "sublevación" (Schenkel, 1967). Desde luego, los subordinados no disputarán con el dominante - a menos que las probabilidades de ganar sean mayores que el riesgo de salir mal librado del encuentro. Bajo esta perspectiva, ¿ podría resultar que los retiros de los - acociles dominantes fuesen una incitación a la amenaza o ataque, por parte de los subordinados ?. Como ya se men cionó, si un acocil dominante es atacado por otros mien- tras se aleja, éste da un giro y contesta el ataque, con lo cual siempre el subordinado se retira. Sin embargo, es necesario un estudio más profundo de este comportamien- to (dominante o subordinado) para concluir en relación a su función durante las interacciones agonistas.

Finalmente, en un orden lineal, el individuo de mayor rango debe dominar a todos los que están por de bajo de él; el de segundo rango debe dominar a los siguien tes excepto al primero, y así sucesivamente, hasta lle- gar al individuo de menor rango, el cual no domina a nin- guno y es dominado por todos. La mayoría de los trabajos que tratan acerca de las relaciones de dominancia en los acociles, se basan en el total de contactos dominantes -

(lo que un individuo hace a los demás) como norma para establecer un orden de dominancia. Sin embargo, mediante este procedimiento se pueden establecer ordenes de dominancia falsos. Comúnmente, el observador adjudica rangos a los individuos agrupados al hacer un conteo de los contactos agonistas que ocurrieron durante los períodos de observación. Un análisis global de este tipo puede enmascarar las verdaderas relaciones de dominancia entre los individuos del grupo. Por ejemplo, algunos individuos no interactúan durante los períodos de observación y mediante el análisis global de los encuentros registrados, aún cuando pocos, uno de ellos puede quedar como dominante de otro (s) por el simple hecho de poseer mayor número de contactos dominantes. Es decir, se está suponiendo una relación de transitividad, en donde un individuo "A" es superior a uno "C" tan sólo porque "A" domina a un individuo "B", el cual a su vez si domina al "C". Simbólicamente, quedaría expresado como sigue:

$$A \longrightarrow B \longrightarrow C \Rightarrow A \longrightarrow C$$

Sin embargo, la transitividad debe manejarse con cuidado al analizar los datos experimentales, ya que como se verá en el ejemplo siguiente, esta propiedad de un orden de dominancia lineal no siempre se cumple cuando sometemos a confrontación a aquellos individuos que no interactuaron durante el tiempo de registro.

En un grupo constituido por cuatro acociles machos, se registraron los contactos agonistas durante -

una hora. El orden de dominancia establecido, en base al total de contactos dominantes, fué el siguiente:

C → B → D → A

Con 37, 30, 6 y 0 contactos dominantes, respectivamente. Si este orden es lineal y verdadero, entonces no debería haber intransitividad. Esto es, el individuo "C" debe dominar a los individuos "D" y "A" tan sólo por el hecho de dominar al "B". A su vez, el individuo "B" dominará al "A", por dominar al individuo "D". Al someter a los individuos de este grupo a torneos de diadas, se demostró que el individuo "C" dominaba a sus tres contrincantes, cumpliendo con el postulado de la transitivity. También el individuo "B" dominaba al "D" y al "A", rectificándose la propiedad de transitivity. Sin embargo, el individuo "D" fué dominado por el "A", lo cual cambiaba el orden de dominancia establecido en el análisis global de las interacciones. De lo anterior, necesariamente, se puede establecer que para que un orden de dominancia sea formado, entre dos o más individuos, los individuos deben interactuar entre sí. La propiedad de transitivity, al menos en los grupos de acociles, debe ser una consecuencia de los datos obtenidos y no lo contrario. Al decir que un individuo "A" domina a uno "C", sólo por el hecho de dominar a uno "B", el cual si domina al "C", podría interpretarse como que la interacción entre "A" y "C" no es necesaria para saber el sentido de la relación. Esto puede ser válido en aquellos grupos sociales bien establecidos (en el tiempo y el es

pacio), con señales de comunicación ritualizadas que les permiten a los individuos mantener sus rangos, sin necesidad de interacciones físicas constantes. En los grupos de acociles, por el contrario, es necesario que la transitividad sea respaldada por los datos experimentales. Así, decimos que un individuo "A" domina a uno "C", por dominar a uno "B", el cual domina al "C". Pero que tal relación de transitividad, sólo se presenta cuando al interactuar "A" y "C", el primero domina al segundo. Simbólicamente, quedaría expresado así:

$$A \rightarrow B \rightarrow C \Rightarrow A \rightarrow C$$

si y sólo si: $A \rightarrow C$

Si el retiro es, en última instancia, lo que define al perdedor de un encuentro agonista, ¿no debería ser este comportamiento el que nos permita definir las relaciones de dominancia, entre los individuos de un grupo ?. Por supuesto que el hecho de que un individuo - despliegue amenazas, ataques o participe en luchas intensas, implica diferentes estados de agresividad (Jordan y Dunham, 1987). De ahí que si sólo son registrados - los retiros, sin considerar que fueron consecuencia de - ataques, amenazas o luchas, se puede argumentar que se - está subestimando el efecto de tales estados de agresividad y, por lo tanto, cometiendo un error al establecer - un orden de dominancia sólo atendiendo al número de retiros que se presentaron. En contra de éste argumento, lo

único que se puede decir es que, ocasionalmente, los individuos subordinados también despliegan amenazas, ataques o resultan vencedores en algunas luchas. Debe recordarse que una contienda termina siempre con el retiro de uno de ambos contendientes y siempre será contradictorio decir que un individuo "A" es dominante sobre otro "B", aún cuando el primero haya perdido más veces durante los encuentros entre ambos. El retiro, es un comportamiento clave para la determinación de una relación de dominancia. En todo caso, este comportamiento permite al observador aclarar algunas relaciones de dominancia, enmascaradas por el tratamiento global de los datos. El comportamiento agonista de los acociles a penas y comienza a ser estudiado. Conforme se realicen estudios sistemáticos de sus relaciones intraespecíficas, se podrán explicar mejor los mecanismos que controlan tales relaciones y su función en los niveles ecológico y coevolutivo.

CONCLUSIONES.

El comportamiento agonista de C. zempoalensis se compone de al menos once posturas y patrones de comportamiento, los cuales son manifestados por ambos sexos. La amenaza con quelípedos es la postura agonista presentada con mayor frecuencia. Mantener el telson curvado, puede ser una señal de apaciguamiento (en el desarrollo de las interacciones agonistas), y una medida de "protección" (durante la noche).

Durante las interacciones agonistas de los acociles, hay un flujo continuo de información entre los contendientes (principalmente por las vías táctil y visual), pero no es claro si existe o no un reconocimiento individual.

El análisis cuantitativo de los contactos de tensión registrados, parece indicar que C. zempoalensis forma ordenes de dominancia del tipo lineal (al menos en grupos de cuatro individuos, mantenidos en el laboratorio). Pero, contrariamente a lo reportado para otros acociles y otros decápodos, los ordenes de dominancia no permanecen estables.

La talla rostrocaudal, no permitió predecir el resultado de los encuentros agonistas, tanto en grupos homosexuales como heterosexuales. Aún individuos de talla menor, fueron dominantes sobre algunos de talla mayor.

Las hembras presentaron mayor actividad agonista con respecto a la que presentaron los machos. La diferencia en la actividad agonista entre ambos sexos no puede ser fácilmente explicada, por el momento, como ocurre para otras especies ectotérmicas cuya actividad se relaciona con la temperatura-proceso reproductivo. No obstante, es posible que los efectos de tal relación, sobre la actividad agonista, sean diferentes para ambos sexos. La mayor actividad agonista de las hembras, tampoco puede ser explicada por el efecto de los diferentes estados agresivos, dados por el estado morfofisiológico durante el ciclo de muda; tal y como ocurre, por ejemplo, en las langostas Homarus americanus. Sin embargo, se debe señalar que en ninguna especie de acocil se han investigado las relaciones entre el ciclo de muda y el comportamiento agonista.

La propiedad de transitividad, en un orden de dominancia, debe ser respaldada por los datos experimentales. Las pruebas de torneos de diadas, para la rectificación de un orden de dominancia, son un procedimiento deseable para el estudio de las relaciones de dominancia.

El orden de dominancia, en un grupo de acociles, debe ser establecido con la ayuda del análisis del número de retiros presentados por cada acocil. También, debe ser eliminado el enmascaramiento de las relaciones de dominancia, provocado al hacer un análisis global de los contactos agonistas registrados.

REFERENCIAS CITADAS.

Abrahamson, S.A.A. 1965. A method of marking crayfish Astacus astacus Linne in population studies. *Oikos*. 16: 1-2.

Ameyaw-Akumfi, C. 1979. Appeasement display in cambarid crayfish (Decapoda, Astacoidea). *Crustaceana*, Suppl. 5: 135-141.

Ameyaw-Akumfi, C., y Hazlett, B.A. 1975. Sex recognition in the crayfish Procambarus clarkii. *Science*. 190: 1225-1226.

Atema, J., y Cobb, J.S. 1980. Social behavior. En: Cobb, J.S., y Phillips, B.F. (eds) *The Biology and Management of Lobsters*. Vol.1. *Physiology and Behavior*. Academic Press. New York. 409-450 pp.

Bekoff, M. 1977. Quantitative studies of three areas of classical ethology: Social Dominance, Behavioral Taxonomy, and Behavioral Variability. En: Hazlett, B.A (ed) *Quantitative methods in the study of animal behavior*. Academic Press. New York. 1-46 pp.

Bernstein, I.S. 1981. Dominance: The baby and the bathwater. *The Behavioral and Brain Sciences*. 4: 419-457.

Bovbjerg, R.V. 1953. Dominance order in the crayfish Orconectes virilis (Hagen). *Physiol. Zool.* 26 (2): 173-178.

Bovbjerg, R.V. 1956. Some factors affecting aggressive behavior in crayfish. *Physiol. Zool.* 29 (2): 127-136.

Caldwell, R.L. 1979. Cavity occupation and defensive behavior in the stomatopod Gonodactylus festae : evidence for chemically mediated individual recognition. *Anim. Behav.* 27: 194-201.

Capelli, G.M., y Munjal, B. 1982. Aggressive interactions and resource competition in relation to species displacement among crayfish of the genus Orconectes. *J. Crust. Biol.* 2: 486-492.

Capelli, G.M., y Hamilton, P.A. 1984. Effects of food and shelter on aggressive activity in the crayfish Orconectes rusticus (Girard). *J. Crust. Biol.* 4 (2): 252-260.

Cobb, J.S., Tamm, G.R., y Wang, D. 1982. Behavioral mechanisms influencing molt frequency in the american lobster, Homarus americanus Milne Edwards. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 62: 185-200.

Colgan, P.W. 1978. *Quantitative ethology*. John Wiley & Sons. New York.

Copp, N.H. 1986. Dominance hiererchies in the crayfish Procambarus clarkii (Girard,1852) and the question of learned individual recognition (Decapoda, Astacidea). *Crustaceana.* 51 (1): 9-24.

Quadras, J. 1979. Heart rate and agonistic behavior in unrestrained crabs. *Mar. Behav. Physiol.* 6 (3): 189-196.

Chase, I.D. 1974. Models of hierarchy formation in animal societies. *Behavioral Science.* 19: 374-382.

Chase, I.D. 1980. Social process and hierarchy formation in small groups: a comparative perspective. *Amer. Sociol. Rev.* 45: 905-924.

Chase, I.D. 1982. Dynamics of hierarchy formation: the sequential development of dominance relationships. *Behaviour.* 80 (3-4): 218-240.

Dawkins, R. 1976. Hierarchical organization: a candidate principle for ethology. En: Bateson, P.P.G., y Hinde, R.A. (eds) *Growing points in ethology.* Cambridge University Press. Cambridge, Mass. 7-54 pp.

Dingle, H. 1983. Strategies of agonistic behavior in crustacea. En: Rebach, S., y Dunham, D.W. (eds) *Studies in adaptation: The behavior of higher crustacea.* John Wiley & Sons. New York. 85-111 pp.

Dingle, H., y Caldwell, R.L. 1969. The aggressive and territorial behavior of the mantis shrimp *Gonodactylus brendini* Manning. (Crustacea: Stomatopoda). *Behaviour.* 33: 115-136.

Dunham, P.J. 1978. Sex pheromones in Crustacea. *Biol. Rev.* 53: 555-583.

Fast, A.W., y Momot, W.T. 1973. The effects of artificial aereation on the depth distribution of the crayfish Orconectes virilis (Hagen) in two Michigan lakes. Am. Midl. Nat. 89: 89-102.

Fielder, D.R. 1965. A dominance order for shelter in the spiny lobster Jasus lalandei (H. Milne-Ewards). Behaviour. 24 (3-4): 236-245.

Fingerman, M. 1955. Factors influencing the rate of oxygen consumption of the dwarf crawfish Cambarellus shufeldtii . Tulane Stud. Zool. 3: 103-116.

Fischel, W. 1956. Handbuch d. Zoologie. 8: 1-16.

Flint, R.W. 1977. Seasonal activity, migration and distribution of the crayfish Paeifastacus leniusculus , in Lake Tahoe. Am. Midl. Nat. 97: 280-292.

France, R.L. 1984. Comparative tolerance to low pH of three life stages of the crayfish Orconectes virilis. Canadian Journal of Zoology. 62 (12): 2360- 2363.

France, R.L. 1985. Low pH avoidance by crayfish (Orconectes virilis): evidence for sensory conditioning. Canadian Journal of Zoology. 63 (2): 258-262.

Hazlett, B.A. 1966. Social behavior of the Paguridae and Diogenidae of Curacao. Studies Fauna Curacao. 23: 1-143.

Hazlett, B.A. 1972. Stimulus characteristics of an agonistic display of the hermit crab (Calcinus tibicen). Anim. Behav. 20: 101-107.

Hazlett, B.A. 1975. Individual distances in the hermit crabs Clibanarius tricolor and Clibanarius antillensis. Behaviour. 52: 253-265.

Hazlett, B.A. 1984. Experimental design and ecological realism. J. Chem. Ecol. 10 (8): 1281-1282.

Hazlett, B.A. 1985 a. Chemical detection of sex and condition in the crayfish Orconectes virilis. J. Chem. Ecol. 11 (2): 181-189.

Hazlett, B.A. 1985 b. Disturbance pheromones in the crayfish Orconectes virilis. J. Chem. Ecol. 11 (12): 1695-1711.

Hazlett, B.A., y Bossert, W.H. 1965. A statistical analysis of the aggressive communications systems of some hermit crabs. Anim. Behav. 13: 357-373.

Hazlett, B.A., y Provenzano, A.J.Jr. 1965. Development of behavior in laboratory reared hermit crabs. Bull. Mar. Sci. 15: 616-633.

Hazlett, B.A., Rubenstein, D., y Rittschof, D. 1975. Starvation, energy reserves, and aggression in the crayfish Orconectes virilis (Hagen, 1870) (Decapoda, Cambaridae). Crustaceana. 28 (1): 11-16.

Heckenlively, D.B. 1970. Intensity of aggression in the crayfish Orconectes virilis (Hagen). Nature. 225 (10): 180-181.

Hinde, R.A. 1970. Animal behaviour. McGraw-Hill. New York.

Hobbs, H.H.Jr. 1972. Crayfish (Astacidae) of north and middle America. Environmental protection agency. Biota of freshwater ecosystem identification manual. No.9. Whashington, D.C.

Hobbs, H.H.Jr., y Hall, E.T.Jr. 1974. Crayfishes (Decapoda: Astacidae). En: Hart, C.W., y Fuller, H. (eds) Pollution ecology of freshwater invertebrates. Academic Press. New York. 195-214 pp.

Huner, J.V. 1981. Information about the biology and culture of the red crawfish, Procambarus clarkii (Girard, 18-52)(Decapoda: Cambaridae) for fisheries managers in Latin America. An. Inst. Cienc. del Mar y Limno. Univ. Nal. Autón. México. 8 (1): 43-50.

Huxley, J. 1966. Introduction to discussion on ritualization of behaviour in animals and man. Phil.Trans. R. S6c. Lond. B. 25: 249-271.

Hyatt, G.W. 1983. Qualitative and quantitative dimensions of crustacean aggression. En: Rebach, S., y Dunham, D.W. (eds) Studies in adaptation: The behavior of higher crustacea. John Wiley & Sons. New York. 113-139 pp.

Immelmann, K. 1981. Introduction to ethology. Plenum Press. New York.

Itagaki, H., y Thorp, J.H. 1981. Laboratory experiments to determine if crayfish can communicate chemically in a flow-through system. J. Chem. Ecol. 7 (1): 115-126.

Jacobson, S.M. 1977. Agonistic behavior, dominance and territoriality in the american lobster Homarus americanus . Ph. D. Thesis. Boston University Graduate School.

Johnson, R.N. 1976. La agresión: en el hombre y en los animales. El Manual Moderno, S.A. México.

Jordan, S.D., y Dunham, D.W. 1987. Color morphs of the crayfish Orconectes propinquus (Girard)(Decapoda , Cambaridae): A preliminary study of agonistic interactions. Crustaceana. 53 (3): 315-318.

Krebs, H.A. 1975. The August Krogh principle: "For many problems there is an animal on which it can be most conveniently studied". J. Exp. Zool. 194: 221-226.

Krebs, J.R., y Davies, N.B. 1981. An introduction to behavioural ecology. Blackwell Scientific Pub. Oxford.

Lee, C.L., y Fielder, D.R. 1983. Agonistic behaviour and the development of dominance hierarchies in the freshwater prawn, Macrobrachium australiense Holthuis, 1950 (Crustacea : Palaemonidae). Behaviour. 83 (1-2): 1-17.

- Leshner, A.I. 1975. A model of hormones and agonistic behavior. *Physiol. Behav.* 15: 225-235.
- Leshner, A.I. 1978. An introduction to behavioral endocrinology. Oxford Univ. Press. New York.
- Lorenz, K. 1943. Die angeborenen Formen möglicher Erfahrung. *Z.F. Tier psychol.* 5: 235-409.
- Lorenz, K. 1949. Er redete mit dem Vieh, den Vögeln und den Fischen. Borotha wien. 205-209.
- Lorenz, K. 1964. Ritualized fighting. En: Carthy, J.D., y Ebling, F.J. (eds) *The natural history of aggression.* Academic Press. New York. 39-50 pp.
- Lorenz, K. 1966. Evolution of ritualization in the biological and cultural spheres. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B.* 251: 273-284.
- Lowe, M.E. 1956. Dominance-subordinance relationships in the crawfish Cambarellus shufeldtii. *Tulane studies in zoology.* 4 (5): 139-170.
- Mason, J.C. 1970. Copulatory behavior of the crayfish, Pacifastacus trowbridgii (Stimpson). *Can. J. Zool.* 48 : 969-976.
- Marx, J., y Herrnkind, W. 1985. Factors regulating microhabitat use by young juvenile spiny lobsters Panulirus argus food and shelter. *J. Crustacean Biol.* 5 (4): 650-657.

Meredith, W.G., y Schwartz, F.J. 1960. Maryland crayfishes. Educational series. No.46. Maryland Department of Research and Education. Solomond Md.

Mirenda, R.J., y Dimock, R.V.Jr. 1985. Temperature tolerance of the crayfish Cambarus acuminatus Faxon, 1884 (Decapoda, Astacidea). Crustaceana. 48 (3): 249-259.

Mobberly, W.C.Jr. 1967. A correlation between ecdysis and locomotor activity in the crayfish Faxonella clypeata. Proc. Louisiana Acad. Sci. 30: 55-59.

Morse, H.D. 1980. Behavioral mechanisms in ecology. Harvard Univ. Press. Cambridge, Mass.

Pennek, R.W. 1978. Fresh-water invertebrates of the United States. Jhon Wiley & Sons. New York.

Phillips, G.S. 1982. Crayfishes in the classroom: a new look at some old friends. The American Biol. Teach. 44 (2): 121-127.

Roer, R., y Dillaman, R. 1984. The structure and calcification the crustacean cuticle. Amer. Zool. 24: 893-909.

Rohwer, S., y Ewald, F.W. 1981. The cost of dominance and advantage of subordination in a badge signaling system . Evolution. 35 (3): 441-454.

Rose, R.D. 1982. On the nature of chemical communication by crayfish in a laboratory controlled flow-through system. *J. Chem. Ecol.* 8 (7): 1065-1071.

Rose, R.D. 1984. Chemical communication in crayfish: Physiological ecology, realism and experimental design. *J. Chem. Ecol.* 10 (8): 1289-1292.

Rose, R.D. 1986. Chemical detection of "self" and conspecifics by crayfish. *J. Chem. Ecol.* 12 (1): 271-276.

Ryan, E.P. 1966. Pheromone: evidence in a decapod crustacean. *Science.* 170: 739-740.

Sandeman, D.C., y Wilkens, L.A. 1982. Sound production by abdominal stridulation in the Australian Murray river crayfish, Euastacus armatus. *J. Exp. Biol.* 99: 469-472.

Schein, M.W. 1975. Social hierarchy and dominance. Dowden, Hutchinson & Ross, Inc. Pennsylvania.

Scheffler, W.C. 1981. Bioestadística. Fondo Educativo Interamericano, S.A. México.

Schenkel, R. 1967. Submission: Its features and function in the wolf and dog. *Amer. Zoologist.* 7: 314-329.

Schjelderup-Ebbe, T. 1922. Beiträge zur Sozialpsychologie des Haushuhns. *Z. Psychol.* 88: 225-252.

Scott, J.P., y Fredericson, E. 1951. The causes of fighting in mice and rats. *Physiol. Zool.* 24: 273-309.

- Shorey, H.H. 1976. Animal communication by pheromones. Academic Press. New York.
- Skinner, D.M. 1985. Interacting factors in the control of the crustacean molt cycle. Amer. Zool. 25: 275-282.
- Stansfield, W.D. 1977. The science of evolution. Macmillan Pub. Co., Inc. New York.
- Tamm, G.R., y Cobb, J.S. 1978. Behavior and the crustacean molt cycle: changes in aggression of Homarus americanus . Science. 200: 79-81.
- Taylor, J. 1976. The advantage of spacing out. J. Theor. Biol. 59: 485-490.
- Thorp, J.H. 1978. Agonistic behavior in crayfish in relation to temperature and reproductive period. Oecologia. 36: 273-280.
- Thorp, J.H. 1984. Theory and practice in crayfish communication studies. J. Chem. Ecol. 10 (8): 1283-1287.
- Thorp, J.H., y Ammerman, K.S. 1978. Chemical communication and agonism in the crayfish, Procambarus acutus acutus . Am. Midl. Nat. 100: 471-474.
- Thorp, J.H., e Itagaki, H. 1982. Verification versus falsification of existing theory: Analysis of possible chemical communication in crayfish. J. Chem. Ecol. 8 (7): 1073-1077

Velle, W. 1982. Sex hormones and behavior in animals and man. *Perspectives in Biology and Medicine*. 25 (2): 295-315.

Volpato, G.L., y Hoshino, K. 1984. Adaptive process derived from the agonistic behavior in the freshwater prawn Macrobrachium iheringi. *Bol. Fisiol. Anim.* 8 (0): 157-164.

Weingartner, D.L. 1982. A field-tested internal tag for crayfish (Decapoda, Astacidea). *Crustaceana*. 43 (2): 181-188.

Weygoldt, P. 1977. Communication in crustaceans and arachnids. Ed: Sebeok, Th. A. (ed) *How animals communicate*. Indiana Univ. Press. London. 303-333 pp.

Wilson, E.O. 1975. *Sociobiology: The new synthesis*. Cambridge, Mass. Harvard Univ. Press. Cambridge.

Winston, M.L., y Jacobson, S. 1978. Dominance and effects of strange conspecifics on aggressive interactions in the hermit crab Pagurus longicarpus (Say). *Anim. Behav.* 26: 184-191.

Woodger, J.H. 1937. *The axiomatic method of biology*. Cambridge Univ. Press. London.