

CENTRO DE INVESTIGACION CIENTIFICA
Y DE EDUCACION SUPERIOR DE ENSENADA

Pachygrapsus crassipes (Brachyura, Grapsidae) DEL
INTERMAREAL ROCOSO DE ENSENADA (B.C., MEXICO):
USO DE MICROHABITATS Y ALGUNOS EFECTOS
INTRA E INTERESPECIFICOS DEL MISMO

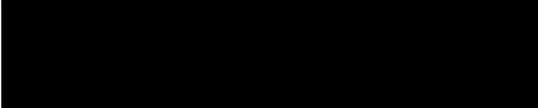
TESIS
MAESTRO EN CIENCIAS

ASTRID YURIDIA MONTIEL BOEHRINGER

RESUMEN de la Tesis de Astrid Yuridia Montiel Boehringer presentada como requisito parcial para la obtención del grado de MAESTRA EN CIENCIAS en OCEANOLOGIA con opción en ECOLOGIA MARINA. Ensenada, Baja California, México. Junio de 1992.

Pachygrapsus crassipes (Brachyura, Grapsidae) DEL
INTERMAREAL ROCOSO DE ENSENADA (B.C., MEXICO):
USO DE MICROHABITATS Y ALGUNOS EFECTOS
INTRA E INTERESPECIFICOS DEL MISMO.

Resumen aprobado por:



M.C. Anamaria Escofet
Director de Tesis

Mediante trabajo de campo y laboratorio se estudió el uso de tres microhábitats naturales (espacio intersticial en colonias de *Phragmatopoma californica*, mantos de mejillón, y grietas del sustrato rocoso) por parte del cangrejo *Pachygrapsus crassipes* en el intermareal rocoso de Punta Papagayo (Baja California, México).

Las tallas promedio de los organismos albergados en cada microhábitat fueron significativamente diferentes aunque con amplios traslapos. El uso de los tres microhábitats estuvo secuencialmente relacionado en el tiempo, interpretándose que la presencia de los tres microhábitats evita la saturación de los mismos en los rangos de traslapo.

En condiciones de laboratorio se mostró que la ocupación preferencial de ciertos microhábitats obedece a un efecto doble de limitantes físicas y competencia intraespecífica.

La incidencia del canibalismo en diferentes condiciones del ciclo de intermuda guardó relación con el gradiente experimental de rigor ambiental dado por presencia ó ausencia de refugios.

La percepción de riesgo se tradujo en un cierto grado de control del proceso de muda con ausencia total de mudas en el escenario experimental de mayor rigor (sin refugios; presencia de congéneres). La muda sincrónica amortiguó el riesgo de canibalismo asociado con la muda.

La presencia de un depredador tuvo efectos negativos directos al consumir las presas y un efecto positivo indirecto al disminuir el canibalismo.

En experimentos con condiciones complejas de amenaza externa, los depredadores bentónicos se evaluaron como más importantes que los aéreos (simulados en el experimento).

TESIS DEFENDIDA POR: ASTRID YURIDIA MONTIEL BOEHRINGER

Y APROBADA POR EL SIGUIENTE COMITE:

[Redacted signature]

M.C. ANAMARIA ESCOFET GIANSONE.-Director del Comité

[Redacted signature]

DR. JORGE DE LA ROSA VELEZ.- Miembro del Comité

[Redacted signature]

M.C. ANA DENISSE RE ARAUJO.- Miembro del Comité

[Redacted signature]

M.C. FRANCISCO SUAREZ VIDAL.- Miembro del Comité

[Redacted signature]

DR. ERIC MELLINK BIJTEL.-Jefe Depto. Ecología Marina

[Redacted signature]

DR. LUIS EDUARDO CALDERON AGUILERA.-Director de Estudios de Posgrado

2 DE JULIO DE 199 2

CENTRO DE INVESTIGACION CIENTIFICA Y DE EDUCACION SUPERIOR DE
ENSENADA.

DIVISION DE OCEANOLOGIA

DEPARTAMENTO DE ECOLOGIA

Pachygrapsus crassipes (Brachyura, Grapsidae) DEL
INTERMAREAL ROCOSO DE ENSENADA (B.C., MEXICO):
USO DE MICROHABITATS Y ALGUNOS EFECTOS
INTRA E INTERESPECIFICOS DEL MISMO

TESIS

que para cubrir parcialmente los requisitos necesarios para obtener el grado de MAESTRA
EN CIENCIAS presenta:

ASTRID YURIDIA MONTIEL BOEHRINGER

Ensenada, Baja California, Julio de 1992.

DEDICATORIA

A MIS PADRES

por su confianza y apoyo.

A Manuel Montiel G. con admiración y respeto.

A Ana Boehringer I. como un tributo a su dedicación como madre, con amor.

A mis hermanos
Dinorah, Verónika,
Manuel y Kay
porque sigamos unidos por
amor y por respeto, en lo
próspero y en lo adverso.
A Samantha y M. Cristóbal
porque compartimos un mismo
cariño.

A Andrea porque esta hecha
de caracoles y cangrejos
de estrellas y luna
de papel y pluma.

A Renato y Daniel
siempre presentes en mi.

A Carmen, Delfina, Rebeca,
y Teófilo Govea, Ofelia
Montelongo, Piedad y
Agustín, recuerdos de mi
niñez.

Para el hombre forjado
en tiempos de hambres
en tierras de hombres
de cielos estrellados
de esperanzas en la dualidad
de las lluvias.
Moldeado en letras y escritos
porque de ellos se forjó
su carácter de hambre
sus manos de hombre
su sonrisa como esperanza
sarcástica de lluvia
y todo ésto llevado
a la pluma y la palabra
que tomó como herramienta.
Olvidó lo demás,
y como el hombre sin niñez
y el anciano sin amor
quiere recordar...

Para E. Montiel G.,
Virgilio
Milán Kundera,
Octavio Paz y
John Lennon.

AGRADECIMIENTOS

Deseo expresar mi reconocimiento a Anamaría Escofet por su dedicación en la dirección de esta tesis y mi agradecimiento por el conocimiento transmitido, así como por abrirme las puertas de su casa.

A mis sinodales M.en C. Ana Denisse Re, Dr. Jorge De la Rosa y M. en C. Francisco Suárez Vidal por su tiempo en la revisión del trabajo y valiosas sugerencias.

Al Dr. Alberto Carvacho, Dr. Pedro Ripa, Dr. Enrique Mitrani, miembros originales del comité que por diversas razones ya no lo conforman.

Al Ocean. Juan Carlos Burgueño por su ayuda en la impresión de las tablas, al M. en C. Michel Dreyfus por la revisión de los análisis estadísticos así como en la elaboración de algunos programas de computación, al Dr. Luis Calderon por permitirme imprimir en su LaserJet II P HP., y al dibujante Jose María Dominguez por la elaboración de los dibujos.

A mi amigo Don Félix Vazquez por su ayuda en la colecta de los pulpos.

A Triny, Kika, Gualu, Cuca, Martha, MaryTere, Sandra, Marina y Gaby por su amistad.

CONTENIDO

Página

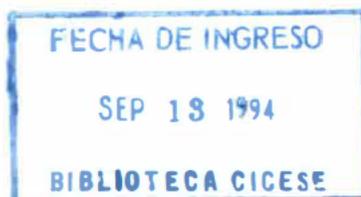
| | |
|--|----|
| I INTRODUCCION | 1 |
| II METODOLOGIA | 16 |
| II.1 De Campo | 16 |
| II.2 De Laboratorio | 17 |
| II.2.1 Experimento No.1. Utilización de los diferentes microhábitats por cangrejos de cada talla en presencia de congéneres de otras tallas. | 19 |
| II.2.2 Experimento No.2. Vulnerabilidad en diferentes etapas del ciclo de la muda en presencia y ausencia de congéneres y de refugio. | 21 |
| II.2.3 Experimento No.3. Efecto relativo de la depredación y el canibalismo | 23 |
| II.2.4 Experimento No.4. (Observacional) Utilización de los diversos microhábitats por los cangrejos de diferentes tamaños en presencia de un depredador y de una amenaza externa diferente del depredador. | 24 |
| III RESULTADOS | 26 |
| III.1 De Campo | 26 |
| III.1.1 Distribución de las tallas en los tres microhábitats. | 26 |
| III.1.1.1 Comparación de la talla media de las colectas diurnas y nocturnas en los tres microhábitats. | 26 |

CONTENIDO (Continuación)

| | <u>Página</u> |
|--|---------------|
| III.1.1.2 Distribución de las tallas en los diferentes microhábitats. | 30 |
| III.1.2 Comparación de la talla media en cada microhábitat a través del tiempo. | 33 |
| II.2 De Laboratorio. | 48 |
| III.2.1 Experimento No.1. Utilización de los diferentes microhábitats por cangrejos de cada talla en presencia de congéneres de otras tallas. | 48 |
| III.2.2 Experimento No.2. Vulnerabilidad en diferentes etapas del ciclo de la muda en presencia y ausencia de congéneres y de refugio. | 52 |
| III.2.2.1 Resultados del experimento. | 53 |
| III.2.2.1.1 En ausencia de otras tallas, con microhábitats disponibles. | 53 |
| III.2.2.1.2 En presencia de otras tallas, con microhábitats disponibles. | 53 |
| III.2.2.1.3 En presencia de otras tallas, desprovistos de microhábitats. | 55 |
| III.2.2.2 Frecuencia de supervivencia. | 56 |
| III.2.2.2.1 En ausencia de otras tallas, con microhábitats disponibles. | 56 |
| III.2.2.2.2 En presencia de otras tallas, provistos de microhábitats. | 56 |
| III.2.2.2.3 En presencia de otras tallas, sin microhábitats. | 58 |

CONTENIDO (Continuación)

| | <u>Página</u> |
|---|---------------|
| III.2.2.3 Diagrama global. | 58 |
| III.2.2.3.1 Porcentaje de muda. | 60 |
| III.2.2.3.2 Canibalismo. | 60 |
| III.2.2.3.3 Supervivencia final. | 61 |
| III.2.2.4 Umbral crítico de la relación Porcentaje de Muda Total-Sobrevivencia Individual. .. | 61 |
| III.2.3 Experimento No.3. Efecto relativo de la depredación y el canibalismo | 62 |
| III.2.4 Experimento No.4. (Observacional) Utilización de los diversos microhábitats por los cangrejos de diferentes tamaños en presencia de un depredador y de una amenaza externa diferente del depredador. | 66 |
| III.2.4.1 Uso del espacio frente a un riesgo inmediato. | 66 |
| III.2.4.2 Uso del espacio frente a una amenaza externa con y sin experiencia con riesgos inmediatos. | 70 |
| III.2.4.2.1 Resultados del experimento. | 71 |
| III.2.4.2.2 Observaciones sobre el comportamiento del depredador y el comportamiento de la presa (experimento de uso del espacio frente a un riesgo inmediato). | 71 |
| IV DISCUSION | 74 |
| V CONCLUSIONES | 91 |
| LITERATURA CITADA | 94 |



LISTA DE FIGURAS

| <u>Figura</u> | | <u>Página</u> |
|---------------|---|---------------|
| 1. | Localización del área de estudio. a) Bahía de Todos Santos, Ensenada, B.C., b) Detalle de los dos sitios de estudio: Punta Morro y Punta Papagayo. | 14 |
| 2. | A) Acuario y B) Estanque experimental conteniendo los tres microhábitats disponibles: cantos rodados, <i>Phragmatopoma californica</i> , <i>Mytilus sp.</i> | 18 |
| 3. | Histograma de frecuencias relativas de las tallas de los cangrejos en los tres microhábitats. | 34 |
| 4a. | Promedio y desviación estándar de la talla de los cangrejos colectados en los intersticios de las camas de mejillones durante el periodo de estudio. | 41 |
| 4b. | Promedio y desviación estándar de la talla de los cangrejos colectados en las grietas durante el periodo de estudio. | 44 |
| 5. | Comparación gráfica de las tallas de cangrejos alojados en grietas y mantos de mejillón a lo largo del tiempo, referidos al promedio global en ambos hábitats. | 46 |
| 6. | Relación del número de individuos de las diferentes tallas de <i>Pachygrapsus crassipes</i> encontrados a lo largo del tiempo en mantos de mejillones y de colonias de <i>Phragmatopoma californica</i> . | 47 |
| 7. | Proporción de cada una de las tallas de <i>Pachygrapsus crassipes</i> en los diferentes microhábitats, en condiciones experimentales de aislamiento y presencia de otras tallas. | 50 |
| 8. | Condición inicial y supervivencia (absoluta y relativa) de cangrejos de las tres tallas sometidos a un experimento en tres condiciones: aislados con microhábitats (experimental); con otras tallas, con microhábitat (control 1); y con otras tallas, sin microhábitats (control 2). | 57 |
| 9. | Porcentaje de cangrejos mudados que sobrevivieron, en relación con el porcentaje de cangrejos que mudaron en las tres tallas consideradas. | 63 |

LISTA DE TABLAS

| <u>Tabla</u> | <u>Página</u> |
|---|---------------|
| I. Talla de los cangrejos colectados en el microhábitat de colonias cada mes, tanto de día (D) como de noche (N). | 27 |
| II. Talla de los cangrejos colectados en el microhábitat de mejillones cada mes, tanto de día (D) como de noche (N). | 28 |
| III. Talla de los cangrejos colectados en el microhábitat de grietas cada mes, tanto de día (D) como de noche (N). | 29 |
| IV. Comparación de las tallas de los cangrejos colectados de día y de noche en los tres microhábitats en cada uno de los meses. Se presenta el valor del estadístico de Wilcoxon y la significancia para $\alpha=0.05$ y $\alpha=0.1$ | 31 |
| V. Comparación de la talla promedio de los cangrejos colectados de día y de noche en los tres microhábitats durante todo el periodo de estudio. Se presentan los valores de talla promedio y desviación estandar ($\bar{X} \pm D.E.$), número de individuos considerados (N), valor obtenido (t) y significancia para $\alpha=0.05$ del estadístico de t de student de varianzas iguales y los grados de libertad correspondientes. | 32 |
| VI. Datos globales de las tallas del total de cangrejos (N) obtenidos en los tres microhábitats en todo el periodo de estudio: talla promedio y desviación estándar; talla máxima; talla mínima. | 35 |
| VII. Resultados de la comparación de la talla promedio de los cangrejos en cada uno de los microhábitats obtenidos por medio del análisis de varianza de una vía. | 35 |
| VIII. Resultados de la prueba a posteriori de Student-Newman-Keuls para la comparación de las tallas promedio de los cangrejos en los tres microhábitats. | 35 |
| IX. Resultados de la aplicación del análisis estadístico de Kruskal-Wallis a la comparación de las tallas de los cangrejos colectados en cada mes en los tres diferentes microhábitats. | 37 |
| X. Talla media y desviación estándar y valores máximos y mínimos de los cangrejos colectados en los intersticios de la colonia de <i>Phragmatopoma californica</i> durante el periodo de estudio. | 38 |

LISTA DE TABLAS (Continuación)

| <u>Tabla</u> | | <u>Página</u> |
|--------------|---|---------------|
| XI. | Significancia de los valores obtenidos mediante la prueba de Kruskal-Wallis de comparaciones múltiples de las tallas de los cangrejos en el microhábitat de colonias en los diferentes meses del periodo de estudio. | 38 |
| XII. | Talla media y desviación estándar y valores máximos y mínimos de los cangrejos colectados en los intersticios de las camas de mejillones durante el periodo de estudio. | 39 |
| XIII. | Significancia de los valores obtenidos mediante la prueba de Kruskal-Wallis de comparaciones múltiples de las tallas de los cangrejos en el microhábitat de mejillones en los diferentes meses del periodo de estudio. | 39 |
| XIV. | Talla media y desviación estándar y valores máximos y mínimos de los cangrejos colectados en grietas durante el periodo de estudio. | 43 |
| XV. | Significancia de los valores obtenidos mediante la prueba de Kruskal-Wallis de comparaciones múltiples de las tallas de los cangrejos en el microhábitat de grietas en los diferentes meses del periodo de estudio. | 43 |
| XVI. | Resultados del experimento de la ocupación de los diferentes microhábitats por cangrejos de las tres tallas en dos condiciones: cada talla aislada (experimental) y acompañada con otras tallas (control). Se presenta el número de individuos de cada talla encontrados en cada microhábitat en las dos condiciones, y el valor y significancia de la prueba G de independencia en una tabla trifactorial; de partición por pasos; de un factor. Se indican separadamente los valores de G unifactorial considerando todos los valores y excluyendo los ceros. | 49 |

LISTA DE TABLAS (Continuación)

| <u>Tabla</u> | <u>Página</u> | |
|--------------|--|----|
| XVII. | Resultados del experimento de cangrejos de las tres tallas en condiciones de aislamiento con microhábitats (experimental); acompañados de otras tallas, con microhábitat (control 1); y acompañados de otras tallas, sin microhábitats (control 2). Se indica el número de individuos de cada talla registrados a lo largo de los 14 días de experimentación en las dos repeticiones (R1, R2) así como las condiciones del caparazón: mudado (M) y caparazón duro (D). | 59 |
| XVIII | Resultados del experimento de cangrejos de las tres tallas en tres condiciones: aislados con microhábitats (experimental); con otras tallas, con microhábitat (control 1); y con otras tallas, sin microhábitats (control 2). Se presentan datos sobre porcentaje de muda, canibalismo sobre cangrejos con caparazón duro y caparazón blando, y sobrevivencia final en cada una de las condiciones en las dos repeticiones (R1 y R2). G.R. indica un gradiente de rigor de la condición más severa (+++), a la menos rigurosa (+). | 64 |
| XIX. | Resultados del experimento de cangrejos chicos, con disponibilidad de microhábitats, en dos condiciones: aislados (control); con un depredador (experimental). | 67 |
| XX. | Resultados de la aplicación de la prueba G (bifactorial y unifactorial) a los datos del experimento presentado en la tabla XIX para poner a prueba la independencia entre número de cangrejos mudados, número de cangrejos muertos con el caparazón duro, y el número de cangrejos muertos con el caparazón blando, en el experimental y en el control. | 68 |
| XXI. | Resultados del experimento de ocupación de microhábitats antes (A) y después (D) de una amenaza externa por parte de cangrejos de las tres tallas sin riesgo inmediato (ausencia de depredador). | 69 |
| XXII. | Resultados del experimento de ocupación de microhábitats antes (A) y después (D) de una amenaza externa por parte de cangrejos de las tres tallas con riesgo inmediato (presencia de depredador). | 69 |

Pachygrapsus crassipes (Brachyura, Grapsidae) DEL
INTERMAREAL ROCOSO DE ENSENADA (B.C., MEXICO):
USO DE MICROHABITATS Y ALGUNOS EFECTOS
INTRA E INTERESPECIFICOS DEL MISMO.

I. INTRODUCCION

Los ciclos de vida complejos, según la definición temprana de Istock (1967) involucran el pasaje a través de dos o más fases ecológicamente distintas. Esto incluye cambios ontogenéticos abruptos en la morfología, fisiología y comportamiento de los individuos, y están usualmente asociados con cambios en hábitat (Wilbur, 1980).

La mayoría de los estudios sobre ciclos de vida complejos se han concentrado en insectos y anfibios (Wilbur 1980; Moran y Whitham 1988) grupos en los que cambios morfológicos evidentes debidos al proceso de metamorfosis asociado, hacen resaltar claramente los diferentes segmentos de un ciclo de vida complejo. Sin embargo, muchas especies que no sufren metamorfosis también quedan incluidos dentro de la problemática de los ciclos de vida complejos, porque exhiben un incremento de tamaño tan marcado para alcanzar el estado adulto, y ese cambio de tamaño se asocia tan fuertemente con las capacidades de los individuos y con el uso que hacen de diferentes hábitats y otros recursos (Werner y Gilliam, 1984; Werner y Hall 1988)

La dinámica poblacional de organismos con ciclos de vida complejos es raramente examinada debido al elevado número de variables potencialmente involucradas (Moran y Whitham, 1988; Wilbur, 1980). Como las especies con ciclos de vida complejos pueden ocupar más de un nicho ecológico, la dinámica de la población puede ser regulada por eventos que ocurran en una o más de sus fases de vida (Istock, 1957; Wilbur, 1980; Moran y Whitham 1988).

En los ciclos de vida complejos, los periodos de transición son intrínsecamente vulnerables, ya sea que incluyan metamorfosis, o simplemente un cambio de tamaño. Los riesgos básicos durante estos periodos incluyen principalmente depredación, canibalismo y competencia.

Como consecuencia la mayoría de las especies con ciclo de vida complejo presentan algún mecanismo para amortiguar el riesgo, y que el calendario de cambios ontogénicos sea una variable crítica en las especies que exhiben este tipo de clase de vida (Werner y Hall, 1988).

Pachygrapsus crassipes es un decápodo (Brachyura, Grapsidae) muy común en el intermareal rocoso del Pacífico, desde Oregon (E.U.A.) a Baja California Sur (México). Su ciclo de vida incluye estadios planctónicos que culminan en el estado de megalopa, la cual llega al fondo. Posteriormente, le suceden juveniles y adultos bentónicos

(Hiatt, 1948).

En la etapa bentónica, al menos en el intermareal rocoso de la zona de Ensenada, las diferentes tallas muestran una marcada segregación espacial de hábitat (Montiel et al. 1984; Robles, 1989).

En este trabajo se presentan: 1) datos de campo que corroboran y ajustan la segregación espacial de las tallas en los diferentes hábitats. 2) resultados y experimentos de laboratorio explorando: a) cambios en el uso de los diferentes microhábitats en diferentes condiciones de presión intraespecífica; b) el efecto combinado de presión intraespecífica y de heterogeneidad espacial sobre el ciclo de intermuda; c) el efecto relativo de la depredación y el canibalismo; d) el uso del espacio bajo condiciones complejas de presión externa.

Antecedentes

La contribución pionera de Istock (1967) y la de Wilbur (1980) trataron el fenómeno del ciclo de vida complejo globalmente; el primero, desde una perspectiva ecológica y evolutiva; el segundo, destacando el vacío de información acerca del proceso de regulación de las poblaciones en especies de ciclo de vida complejo, particularmente en lo que hace a la posible denso-dependencia en uno o varios de los segmentos de sus ciclos de vida.

La exploración experimental de diversos segmentos de las relaciones intra e interespecíficas en especies con ciclos de vida complejos es más reciente.

Sih (1982) demostró que la distribución espacial de *Notonecta hoffmanni* (Insecta) se encuentra asociada con el riesgo de depredación: en presencia de adultos, los más jóvenes evitaron la región central de pozas naturales y estanques experimentales con mayor cantidad de alimento, y se confinaron a los bordes con menor cantidad de alimento, además de disminuir su tasa de movimiento y por ende su tasa de alimentación.

Werner et al (1983) demostraron experimentalmente que, en presencia de depredadores, las tallas más chicas del pez *Lepomis macrochirus* se concentraron en hábitats complejos con menos recursos alimenticios y crecieron menos que las otras tallas, mientras que en ausencia de depredadores las

tallas no difirieron en la utilización de los microhábitats ni en el crecimiento.

Morin (1983; 1986) encontró que el efecto de la salamandra *Notophthalmus viridescens* sobre la rana *Hyla crucifer* puede ser directa e indirecta y de diferente signo. El efecto negativo directo se ejerce en la relación simple de la salamandra sobre los renacuajos de *Hyla crucifer*; la relación directa positiva se ejerce cuando depreda sobre competidores superiores de *Hyla*.

Moran y Whitham (1988) estudiaron experimentalmente el efecto relativo del clima y los enemigos naturales sobre una población de áfidos *Pemphigus aphids*, que alternan en dos nichos ecológicos: raíces de *Rumex spp.* o *Chenopodium spp.* y hojas de *Populus angustifolia*, demostrando que la población subterránea sujeta solamente al efecto climático, constituye el resguardo de la población en las hojas, donde actúan tanto el clima como los enemigos naturales.

Kohler y McPeck (1989) y Wissinger (1989) desentrañaron experimentalmente la compleja relación entre competencia y depredación. Kohler y McPeck (op. cit.) mostraron con larvas de dos especies de dípteros, que en presencia de un depredador, una de las especies reducía su actividad durante el día, de modo que las relaciones competitivas de las larvas de ambas especies de insectos por la explotación del perifiton cambiaba drásticamente en presencia o ausencia del depredador. Wissinger (op. cit.) estudió dos especies de libélulas (Insecta) donde las tallas similares

compiten entre sí, y además, establece relación de depredación de las tallas mayores sobre las menores en ambas especies y entre cada una de ellas. En tratamientos que incluían únicamente tallas similares, la competencia disminuyó el crecimiento pero no causó mortalidad, la cual fue alta en los tratamientos que incluían todos los tamaños. Los autores de dicho estudio sugieren que la depredación sufrida tempranamente en el desarrollo larval puede mejorar las condiciones de futuras interacciones competitivas cuando el recurso es limitado, ya que disminuye la densidad poblacional.

Skelly y Werner (1990) señalaron que en *Bufo americanus* la tasa de crecimiento en el estado larval y el tamaño al momento de la metamorfosis cambian linealmente según los niveles del alimento, pero que son fuertemente alterados por la presencia de un depredador. En presencia de éste, los organismos disminuyeron su actividad y alcanzan la metamorfosis en tamaños tan reducidos como si estuvieran en las peores condiciones de alimento sin depredador.

Los riesgos básicos en los organismos con ciclo de vida complejos involucran tanto relaciones inter como intraespecíficas y estos son:

1) Interespecíficas: Depredación. El riesgo a la depredación que puedan sufrir al cambiar de un hábitat al otro y/o abandonar temporalmente el hábitat para salir a comer (Stein, 1979; Fraser y Cerri 1982; Werner et al.

1983; Werner y Hall, 1988).

2) Intraespecíficas:

2.1) Canibalismo. Este tipo particular de depredación es ejercido por congéneres sobre los individuos de menor tamaño y puede o no estar asociado con periodos particularmente vulnerables como la muda (Reaka, 1976; Sih, 1982; Van Buskirk 1989).

2.2) Competencia: la competencia intraespecífica es un proceso particularmente fuerte en este tipo de organismos y puede resultar complejamente ligada con el canibalismo y con la depredación (Fox, 1975; Wissinger 1989; Smith, 1990).

Factores ecológicos como los enlistados, (riesgo a la depredación, patrones de uso de recursos, y/o hábitat, y habilidad competitiva) pueden escalar con el tamaño del cuerpo. Consecuentemente, la variación en el tamaño del cuerpo dentro de las poblaciones puede ser el principal determinante de la naturaleza y resultados de las interacciones intra e interespecíficas, y tener consecuencias significativas para la estructura de las comunidades (Werner y Gilliam 1984).

Las asimetrías en la habilidad competitiva puede ocurrir a través de la competencia por explotación o interferencia. Si está involucrada la interferencia, entonces las diferencias de tamaño pueden reflejar consistentemente un

gradiente de habilidad competitiva en los cuales los individuos más pequeños están en desventaja (Robles, 1989; Smith, 1990).

Los individuos de tamaño similar son potencialmente competidores, mientras que la combinación de individuos grandes y pequeños son respectivamente potenciales depredadores y presas (Sih, 1982; Wissinger, 1989). Esta mezcla de la interacción competencia/depredación y canibalismo se encuentran siempre presentes en la naturaleza, pero las consecuencias ecológicas han sido exploradas en solo unos grupos de taxa (Werner y Gilliam, 1984; Sih et al., 1985 ; y Wissinger, 1989).

Cuando puede obtenerse una defensa en grietas y oquedades, la heterogeneidad espacial resulta crítica para la población (Emson y Fallor- Fristsh, 1976). La mayoría de los hábitats son heterogéneos a varias escalas de espacio y de tiempo (Menge et. al., 1983) aunque no todos los factores de heterogeneidad son relevantes para todos los usuarios (Dahl, 1973) pueden cambiar en el tiempo (Caddy y Sharp 1986). La heterogeneidad espacial tiene fuerte influencia sobre las comunidades y poblaciones; en ésta última, se favorece la coexistencia intraespecífica a través de la expansión del hábitat y promueve mayor abundancia en la población (Emson y Fallor- Fristsh 1976); favorece el reclutamiento (Arias-González, 1986; Moreno et

al, 1982) y disminuye la competencia y depredación (Werner et al, 1983).

Los crustáceos típicamente acceden a cambios de tamaño a través de la muda. En tales estados, los organismos tienen poca o ninguna defensa frente a predadores y aún frente a congéneres. La muda es una consecuencia directa inevitable de la posesión de un exoesqueleto y determina que el crecimiento proceda en pasos (Warner, 1977). El crecimiento es un proceso que domina la vida de organismos con exoesqueleto (Passano, 1960).

La muda es un proceso dual que en el mediano plazo provee al individuo de las capacidades que con el tamaño va adquiriendo: fisiológicas, como mayor resistencia a la desecación; mecánicas y/o conductuales, como mayor capacidad de agresión; y mayor habilidad para manipular el alimento (Robles, et. al. 1990). Sin embargo en lo inmediato, la muda coloca al individuo en una circunstancia de vulnerabilidad, tanto a la depredación como al canibalismo (Reaka, 1976). Passano (1960) señala que algunos organismos pueden detener o retrasar la muda si no encuentran las condiciones favorables para la misma.

Hiatt (1948) indica que los machos de *P. crassipes* pasan por aproximadamente 25 mudas para alcanzar su tamaño máximo de 47.0 mm, y que las hembras experimentan 28 mudas para

alcanzar los 44.0 mm. El incremento en tamaño en cada muda disminuye conforme los cangrejos crecen: individuos de aproximadamente 15 mm de ancho del caparazón tienen un incremento promedio del 15 %, mientras que en cangrejos de 35 mm, el incremento promedio es del 8%. Los cangrejos grandes mudan menos frecuentemente que los cangrejos chicos y dejan de mudar cuando alcanzan su talla máxima. Su crecimiento, como en todos los cangrejos, está caracterizado principalmente por el cambio en tamaño con el tiempo, y el cambio en la forma durante el crecimiento (crecimiento alométrico). Otro fenómeno importante relacionado con el crecimiento es la regeneración de los apéndices perdidos (Hiatt, 1948; Warner, 1977).

En la zona de Ensenada, *Pachygrapsus crassipes* se ha colectado en el litoral rocoso y en la marisma del litoral del Estero, de Punta Banda, (Bonfil-Sanders 1983).

Entre los hábitos alimenticios de este organismo, Hiatt (1948) lo designa esencialmente como hervívoro, ordinariamente un hervívoro ramoneador, menos comúnmente carroñero, facultativamente un carnívoro y menos frecuentemente depredador. Entre sus depredadores reconoce las gaviotas, las anémonas (solo en las tallas chicas), además de depredación por conoespecíficos (canibalismo). En la zona de Ensenada, los peces intermareales (Ruiz, 1986) y los pulpos (Robles, 1989) son también depredadores de estos

cangrejos.

Pocos estudios de comportamiento se han realizado sobre esta especie después de la excelente monografía de Hiatt (1948). La mayoría de los estudios han sido conducidos en los aspectos fisiológicos, tales como el intercambio gaseoso (Burnett y McMahon, 1987). A nivel local, en la zona de Ensenada, se ha empezado a trabajar con esta especie desde 1983, y aunque la mayoría de estos estudios son inéditos por formar parte de ejercicios didácticos aplicados en los cursos de Ecología de Comunidades, (Maestría en Ecología Marina del CICESE, Ensenada, B.C.) muestran su relevancia, por contener datos sobre algunos aspectos ecológicos de esta especie, reseñados a continuación.

Montiel et al, (1984) inicialmente identificaron que dos tipos de microhábitats albergan diferentes tallas promedio de cangrejos: en las colonias de poliquetos tubícolas *Phragmatopoma californica* habitan cangrejos con una talla promedio de 4.0mm, y en las grietas adyacentes, individuos cuya talla promedio es de 19mm. Correa et al, en 1986, encontraron que un tercer habitat (los mantos de mejillones, *Mytilus* sp.) albergan cangrejos cuya talla promedio fue de 12.9mm (Escofet, com.pers.). Gil et al, en 1984, encontraron una relación entre el tamaño del cangrejo y la distancia que recorrían desde el refugio hasta el alimento (mayor distancia en tallas grandes y menor en las

chicas) y que las distancias recorridas eran mayores en la noche que durante el día (Escofet, com. pers.). Carrasco et al, (1984) mostraron experimentalmente que entre la oportunidad de escoger algas cafés, verdes o rojas, prefieren las últimas, por su alto contenido protéico, y ser menos fibrosas. Sosa-Cordero et al, en 1983, mostraron que *Pachygrapsus crassipes* es habitualmente hervívoro pero también un carnívoro oportunista cuando los organismos animales estan debilitados y permiten el manipuleo (Escofet, com.pers.).

Tres estudios formales relacionados directa o indirectamente con la biología de *P. crassipes* se han efectuado hasta la fecha. León (1986) entre otros resultados sugiere una relación mutualista entre *P. crassipes* y las colonias globosas de *Phragmatopoma californica*, en que la actividad de pastoreo de los cangrejos mantiene la superficie colonial libre de algas, evitando el sobrecrecimiento. Arias-González (1986) logró asentamientos de megalopas y poblamientos de cangrejos juveniles en colonias artificiales simulando las colonias de *Phragmatopoma californica*, demostrando que sólo la componente estructural de las colonias, no la componente biótica, es esencial para este proceso. Robles (1989) mediante experimentos de campo y laboratorio demostró el balance de costos y beneficios en la secuencia de una operación de consumo en diferentes tallas de *P. crassipes*.

Objetivos

1) Cuantificar la distribución de las diferentes tallas de *Pachygrapsus crassipes* en los diferentes hábitats de el intermareal rocoso de Punta Papagayo de la zona de Ensenada, B.C., y la variabilidad temporal de los mismos.

2) Reconocer en qué medida la presencia de otras tallas modifica la ocupación preferencial de los diferentes microhábitats por cangrejos de diferentes tallas.

3) Identificar en qué medida la presencia o ausencia de microhábitats incide sobre la biología de los individuos de cada talla y sobre las relaciones inter e intraespecíficas en los siguientes aspectos particulares:

3.1) El proceso de muda en cada una de las tallas y su variación con la presencia de congéneres y de refugios.

3.2) Importancia relativa de presión intra e interespecífica en presencia o ausencia de microhábitats.

4) Reconocer en que medida el uso del espacio en el ambiente inmediato puede ser modificado por condiciones externas más amplias.

Area de estudio.

La Bahía de Todos Santos, B. C. está localizada entre los $31^{\circ} 40'$ y $31^{\circ} 55'$ de latitud norte y los $115^{\circ} 36'$ y $116^{\circ} 50'$ de longitud oeste. Está limitada al sur por Punta Banda, una zona montañosa con acantilados verticales, al oeste por las islas Todos Santos y al norte por zonas rocosas con ocasionales playas de bolsillo (Pacheco-Ruíz y Aguilar-Rosas, 1982), (Figura 1).

Los sitios de estudio y de colectas de campo se localizaron en los dos extremos de Playitas, (Figura 1b) al norte de la bahía. Se trata de una playa de "bolsillo", clasificada dentro de la costa semiprotegida, pero con fenómenos locales de evolución de playas (García-Pámanes y Chee-Barragan, 1976). Su extremo Norte, Punta Morro es en su parte interior una zona protegida, con salientes rocosas donde las colonias del poliqueto tubícola, *Phragmatopoma californica*, que sirven de hábitat a *P. crassipes* alcanzan el máximo desarrollo (León, 1986). El extremo sur, Punta Papagayo corresponde a una zona de grandes salientes rocosas, semiexpuesta al oleaje, con extensos mantos de mejillones y colonias menos desarrolladas de *P. californica* que albergan también a juveniles de *Pachygrapsus crassipes* (Montiel et al., 1984).

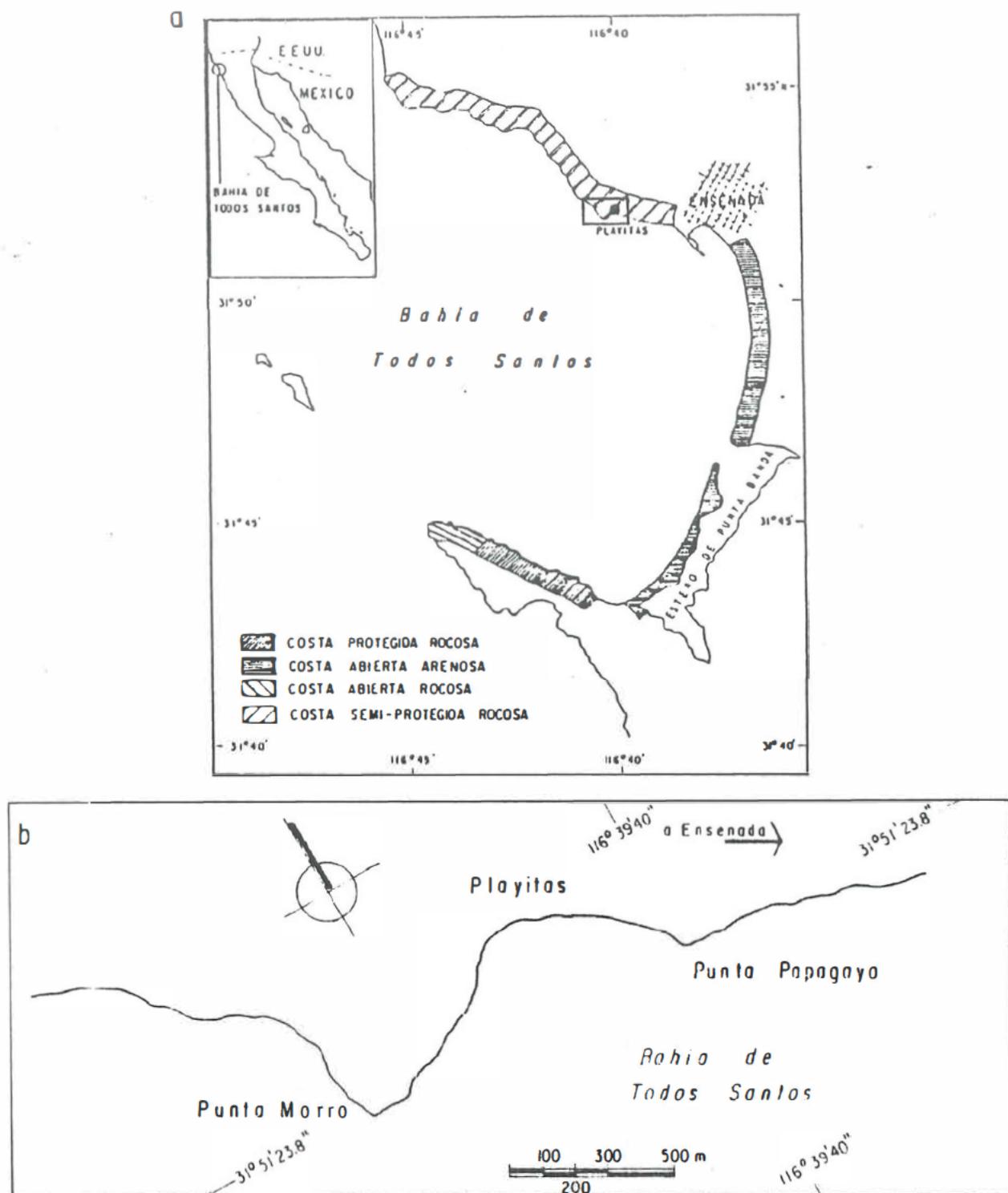


Figura 1. Localización del área de estudio. a) Bahía de Todos Santos, Ensenada, B.C., b) Detalle de los dos sitios de estudio: Punta Morro y Punta Papagayo. (Tomado de Robles, 1989).

II. METODOLOGIA

II.1 De campo

Con el objetivo de cuantificar la distribución de las diferentes tallas de *P. crassipes* en diferentes microhábitats, y de documentar la variabilidad temporal en los mismos, se realizaron colectas mensuales durante el periodo comprendido entre octubre de 1985 y julio de 1986 en tres microhábitats selectos: 1) colonias del poliqueto *Phragmatopoma californica*; 2) camas de mejillones *Mytilus* sp.; 3) grietas en el sustrato rocoso. Los muestreos se realizaron durante las mareas más bajas de cada mes, tanto diurnas como nocturnas (esto último, para probar posibles diferencias atribuibles al periodo de luz). Se extrajeron diez ejemplares de *P. crassipes* en cada microhábitat. La captura se hizo manualmente en campo en grietas y mantos de mejillones; los ejemplares se trasladaron en bolsas al laboratorio. En colonias, se procedió a extraer una sección de aproximadamente 900 cm² de área basal que se colocó en una bolsa de plástico y se trasladó al laboratorio donde se procedió a extraer los ejemplares. Todos los ejemplares fueron medidos en el laboratorio, registrándose el ancho del caparazón con un Vernier con precisión de centésimas y con un microscopio ocular para los ejemplares más pequeños ajustándose las mediciones a mm.

II.2 De Laboratorio

Se realizaron cuatro experimentos de laboratorio con cangrejos de diferentes tallas, extraídos especialmente de los tres microhábitats mencionados en el párrafo anterior, en un periodo de uno o dos días previo a la realización del experimento. En todos los casos los organismos trasladados al laboratorio se dejaron en aclimatación 24 horas antes de iniciar el experimento respectivo.

Se trabajó con acuarios de 50 cm por 25 cm y con estanques de 500 litros, cada uno con sistema de filtro biológico individual y mantenido a temperatura ambiental y salinidad de 34 ppm. Los organismos se alimentaron con *Egrecia menziesii* (Fig. 2A y 2B).

Para efecto de los experimentos, los individuos de *Pachygrapsus crassipes*, se agruparon en tres intervalos de talla: chico < 15mm, mediano < 30mm, grande < 40mm. Esta clasificación corresponde casi exactamente con los periodos de inhibición de la ecdisis identificados por Hiatt (1948).

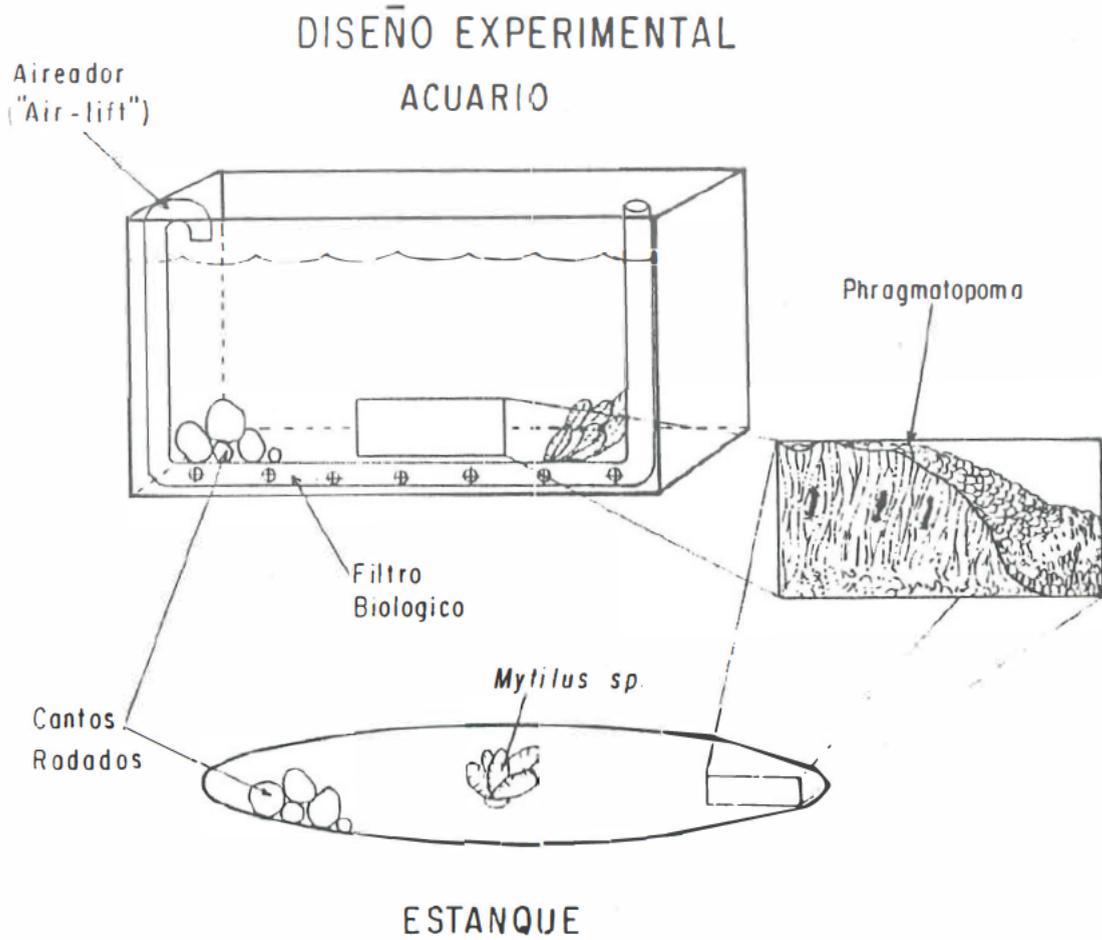


Figura 2. A) Acuario y B) Estanque experimental conteniendo los tres microhábitats disponibles: cantos rodados, *Phragmatopoma californica*, *Mytilus sp.*

II.2.1 Experimento No.1. Utilización de los diferentes microhábitats por cangrejos de cada talla en presencia de congéneres de otras tallas.

Este experimento tuvo como objetivo establecer si la presencia de congéneres de otras tallas modifica la ocupación de los diferentes microhábitats por parte de los cangrejos de cada talla. La idea era visualizar si la ocupación preferencial de ciertos microhábitats documentada en campo, obedece a características propias de cada talla (por ejemplo, el tamaño) o a otras causas (por ejemplo, presión competitiva de otras tallas).

El experimento consistió en colocar cangrejos de cada talla, solos (experimento) y acompañados de las otras tallas (control), y comparar la distribución en ambas situaciones. Se acondicionaron cuatro acuarios con las características ya descritas. En cada uno se formaron tres microhábitats discretos con el propósito de simular los microhábitats naturales que ocupan estos organismos en el intermareal rocoso de la zona: 1) cantos rodados simulando grietas u oquedades; 2) trozos de colonias de *Phragmatopoma californica*; 3) racimos de mejillones, *Mytilus* sp.. Posteriormente, dado que las tallas medianas y grandes utilizaron consistentemente las instalaciones de aereación del acuario, y las grietas laterales formadas en la zona de contacto de colonias y manojos de mejillón con el fondo del

filtro biológico del acuario, se decidió considerar también estos microhábitats. Los tubos de aereación se consideraron como tales, y los laterales de colonias y de mejillones, como "grietas secundarias", denominadas así en lo sucesivo.

En todos los acuarios se colocaron cinco cangrejos de talla grande, cinco de talla mediana y cinco de talla chica. Durante seis días sucesivos se hizo un registro diario del número de cangrejos de cada talla presentes en cada tipo de microhábitat, reemplazando en cada caso a algún cangrejo muerto. Se tomó cada día como evento independiente. Los experimentos se efectuaron en dos ocasiones: agosto y septiembre de 1987. En el análisis, estos dos juegos de datos se unieron, con base en los resultados del estadístico bifactorial de la prueba G, que no mostraron diferencias significativas entre repeticiones.

Para probar si había independencia entre las tres variables (microhábitat vs. talla vs. presencia de otras tallas) se utilizó la prueba G en una tabla trifactorial. Para analizar si las diferentes tallas se distribuyen homogéneamente en los diferentes microhábitats se utilizó el estadístico G, prueba de bondad de ajuste de clasificación única.

II.2.2 Experimento No.2. Vulnerabilidad en diferentes etapas del ciclo de la muda en presencia y ausencia de congéneres y de refugio.

El objetivo de este experimento fue establecer la incidencia del canibalismo en las tres tallas de cangrejos dependiendo de: a) condiciones diferentes del ciclo de intermuda; b) presencia o ausencia de otras tallas, y c) presencia o ausencia de refugios.

Se postuló que la sobrevivencia está relacionada con la vulnerabilidad al canibalismo y que éste, a su vez, se relaciona con la etapa del ciclo de intermuda, con la presencia o ausencia de otras tallas, y con la presencia o ausencia de microhábitats.

La supervivencia de las diferentes tallas de *Pachygrapsus crassipes* se investigó registrando el canibalismo sobre cangrejos con caparazón blando (muda reciente) y caparazón duro, en las siguientes condiciones: 1) ausencia de otras tallas, con microhábitats disponibles; 2) presencia de otras tallas, con microhábitats disponibles; 3) presencia de otras tallas, sin microhábitats.

Se acondicionaron cinco acuarios de los descritos en el inciso II.2, cuatro de ellos con microhábitats iguales a

los descritos en el experimento No.1 y uno sin microhábitats. La disposición de los organismos fue como sigue:

Acuario 1: cinco cangrejos de talla chica, con microhábitats.

Acuario 2: cinco cangrejos de talla mediana, con microhábitats.

Acuario 3: cinco cangrejos de talla grande, con microhábitats.

Acuario 4: cinco cangrejos de cada talla (15 en total), con microhábitats.

Acuario 5: cinco cangrejos de cada talla (15 en total), sin microhábitats.

Los acuarios 1, 2, y 3 fueron el experimento, los acuarios 4 y 5, controles. Los experimentos se efectuaron en agosto y septiembre de 1987, sin reemplazo en el caso de algún cangrejo muerto. Todos los cangrejos tenían caparazón duro al inicio del experimento. Durante catorce días consecutivos se hizo un seguimiento en cada uno de los acuarios, registrándose en cada día las siguientes variables: 1) talla del cangrejo muerto, 2) estado de la caparazón del cangrejo muerto (blando o duro); 3) talla de la muda.

II.2.3 Experimento No.3 Efecto relativo de la depredación y el canibalismo.

El objetivo de este experimento fue establecer la incidencia del canibalismo en condiciones de alta densidad de congéneres de la misma talla y presencia de un depredador.

Se registró el número de mudas y de muertes experimentadas por los cangrejos sujetos simultáneamente a presiones de canibalismo y a depredación (estanque experimental) y a la sola presión de canibalismo (estanque control).

Se acondicionaron dos estanques de los descritos, con microhábitats. En cada uno se introdujeron 29 cangrejos de talla chica; en el estanque experimental se colocó además un pulpo. Los experimentos se efectuaron en agosto de 1987, sin reemplazo en caso de algún cangrejo muerto. Durante 42 días consecutivos se hizo un seguimiento en cada uno de los estanques registrándose en cada día las siguientes variables; 1) número de mudas (caparazones con pedúnculos oculares transparentes); 2) número de organismos comidos (depredación o canibalismo: caparazones con pedúnculos oculares con color); 3) número de cangrejos

vivos.

La distinción entre muertes por canibalismo y muertes por depredación resultó complicada y se procedió del siguiente modo, a posteriori del experimento: el número de cangrejos con caparazón duro muertos en el estanque control (solo muertes por canibalismo), se restó del total de muertes en el estanque experimental. La diferencia se asignó a muertes por depredación, suponiendo que el canibalismo sobre las formas duras en el experimental no fue mayor a la ocurrida en el control.

11.2.4 Experimento No.4 (Observacional) Utilización de los diversos microhábitats por los cangrejos de diferentes tamaños en presencia de un depredador y de una amenaza externa diferente del depredador.

El objetivo de este experimento fue el de reconocer formas de comportamiento y uso del espacio bajo condiciones complejas de presión externa.

A este efecto se sometió a los cangrejos del estanque experimental a la presencia del depredador y a la acción de una amenaza externa al estanque (que podría equivaler a un depredador aéreo). En el control estaba ausente el pulpo y

solamente actuaba la amenaza externa. Se investigó el uso del espacio por los cangrejos de diferentes tallas en ambas condiciones.

Se acondicionaron dos estanques de los descritos anteriormente. En cada estanque se introdujeron seis cangrejos grandes, siete medianos y once chicos; en el estanque experimental se colocó además un pulpo.

Durante siete días consecutivos se realizó la siguiente rutina: al llegar se registró el número y talla de cangrejos vivos en cada microhábitat y el número y talla de cangrejos muertos. Inmediatamente después, se simuló un "ataque" colocándose fuera del estanque y moviendo los brazos repetidamente por espacio de 10 segundos a cada lado del estanque. Al finalizar esta operación, se registraron las mismas variables antes enlistadas.

Los experimentos se efectuaron en abril y en verano de 1987, sin reemplazo en caso de algún cangrejo muerto.

Debido a las preguntas que pretendía contestar el experimento el diseño fue de tal tipo que no permitió la aplicación de estadística, por la disminución sucesiva de números de individuos en los estanques y la imposibilidad de reemplazarlos. Por esta razón lo denominamos experimento observacional.

III. Resultados.

III.1 De campo.

III.1.1. Distribución de las tallas en los tres microhábitats.

III.1.1.1 Comparación de la talla media de las colectas diurnas y nocturnas en los tres microhábitats.

Las Tablas I-III muestran las tallas de los cangrejos colectados en los tres microhábitats, mes por mes, tanto en colectas diurnas como nocturnas. En colonias, la talla en las colectas diurnas osciló entre 3.4 y 7.9 mm, con una media entre 3.84 ± 0.2 y 6.0 ± 1.5 mm. En las nocturnas, la talla osciló entre 3.6 y 7.8 mm, con una media entre 4.48 ± 0.9 y 4.8 ± 1.4 mm (Tabla I). En mejillones, la talla en las colectas diurnas osciló entre 3.5 y 19.0 mm, con una media entre 6.0 ± 1.3 y 12.1 ± 4.9 mm. En las nocturnas, la talla osciló entre 4.0 y 15.8 mm, con una media entre 5.27 ± 1.0 y 11.0 ± 3.1 mm (Tabla II). En grietas, la talla en las colectas diurnas osciló, entre 11.6 y 44.2 mm, con una media entre 22.1 ± 7.0 y 34.9 ± 6.9 mm. En las nocturnas, la talla osciló entre 15.1 y 42.3 mm, con una media entre 26.1 ± 5.4 y 33.0 ± 5.6 mm (Tabla III).

La comparación de la talla media de los cangrejos

Tabla I.- Talla de los cangrejos colectados en el microhábitat de colonias cada mes (de octubre de 1985 a julio de 1986), tanto de día (D) como de noche (N).

| Ejem No. | MESES | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
|-------------|-------|---|-----|---|-----|-----|-----|-----|-----|---|-----|---|-----|---|-----|---|-----|---|-----|-----|
| | OCT | | NOV | | DIC | | ENE | | FEB | | MAR | | ABR | | MAY | | JUN | | JUL | |
| | D | N | D | N | D | N | D | N | D | N | D | N | D | N | D | N | D | N | D | N |
| 1 | | | 4.0 | | 3.4 | 3.6 | 3.5 | 3.9 | | | 3.9 | | | | 5.4 | | 5.2 | | 4.0 | 3.6 |
| 2 | | | 4.3 | | 4.0 | 3.8 | 3.7 | 3.9 | | | 4.0 | | | | | | | | 4.6 | 3.8 |
| 3 | | | 6.1 | | 4.7 | 4.0 | 3.7 | 4.0 | | | | | | | | | | | 5.4 | 3.9 |
| 4 | | | 7.0 | | 4.7 | 4.0 | 3.8 | 4.1 | | | | | | | | | | | 6.6 | 4.0 |
| 5 | | | 7.3 | | 5.0 | 4.2 | 3.8 | 4.1 | | | | | | | | | | | 7.9 | 4.0 |
| 6 | | | 7.4 | | 5.5 | 5.3 | 3.8 | 4.4 | | | | | | | | | | | | 5.0 |
| 7 | | | | | | 5.5 | 3.8 | 4.4 | | | | | | | | | | | | 5.5 |
| 8 | | | | | | 5.8 | 4.0 | 4.8 | | | | | | | | | | | | 6.3 |
| 9 | | | | | | 6.0 | 4.0 | 4.9 | | | | | | | | | | | | 7.8 |
| 10 | | | | | | | 4.3 | 5.0 | | | | | | | | | | | | |
| 11 | | | | | | | | 5.8 | | | | | | | | | | | | |
| X | | | 6.0 | | 4.6 | 4.7 | 3.8 | 4.5 | | | 4.0 | | | | 5.4 | | 5.2 | | 5.7 | 4.9 |
| D.E. | | | 1.5 | | 0.7 | 0.9 | 0.2 | 0.6 | | | 0.1 | | | | | | | | 1.6 | 1.4 |

Tabla II.- Talla de los cangrejos colectados en el microhábitat de mejillones cada mes (de octubre de 1985 a julio de 1986), tanto de día (D) como de noche (N).

| Ejem No. | MESES | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
|-------------|-------|------|------|---|------|---|------|------|-----|---|-----|---|------|------|------|------|------|------|------|-----|
| | OCT | | NOV | | DIC | | ENE | | FEB | | MAR | | ABR | | MAY | | JUN | | JUL. | |
| | D | N | D | N | D | N | D | N | D | N | D | N | D | N | D | N | D | N | D | N |
| 1 | 3.5 | 4.0 | 4.0 | | 6.8 | | 4.0 | 5.4 | | | 3.9 | | 4.3 | 5.3 | 5.7 | 6.6 | 5.3 | 4.4 | 4.0 | 3.9 |
| 2 | 3.8 | 5.5 | 4.8 | | 7.0 | | 5.2 | 6.3 | | | 4.0 | | 5.0 | 5.5 | 6.1 | 7.4 | 5.7 | 4.9 | 4.2 | 4.2 |
| 3 | 6.9 | 5.7 | 5.5 | | 8.0 | | 6.6 | 7.9 | | | 4.3 | | 5.1 | 5.8 | 6.3 | 7.5 | 5.7 | 6.5 | 4.8 | 4.3 |
| 4 | 7.4 | 7.3 | 5.7 | | 8.0 | | 6.7 | 7.9 | | | 5.7 | | 5.7 | 6.0 | 9.6 | 8.7 | 7.6 | 6.6 | 6.2 | 4.3 |
| 5 | 7.5 | 8.5 | 6.6 | | 9.0 | | 7.3 | 8.0 | | | 5.8 | | 7.7 | 6.6 | 10.5 | 10.3 | 8.6 | 7.7 | 6.4 | 5.2 |
| 6 | 8.0 | 8.9 | 7.0 | | 9.0 | | 8.5 | 9.6 | | | 6.0 | | 7.7 | 8.5 | 11.7 | 10.4 | 8.7 | 8.9 | 6.5 | 5.8 |
| 7 | 8.6 | 11.0 | 9.5 | | 9.3 | | 8.8 | 10.5 | | | 6.7 | | 8.7 | 9.4 | 14.4 | 10.6 | 8.8 | 10.7 | 6.6 | 6.0 |
| 8 | 8.7 | 11.0 | 11.0 | | 10.6 | | 9.4 | 11.9 | | | 6.9 | | 8.8 | 9.6 | 15.6 | 11.0 | 9.3 | 11.0 | 6.7 | 6.2 |
| 9 | 10.0 | 12.7 | 13.9 | | 10.7 | | 9.6 | 12.5 | | | 8.2 | | 10.0 | 10.7 | 16.1 | 11.6 | 11.0 | 14.8 | 7.2 | 6.3 |
| 10 | 12.3 | 14.6 | | | 10.8 | | 9.7 | 13.9 | | | 8.9 | | 10.5 | 15.1 | 18.3 | 12.0 | 11.8 | 14.9 | 7.9 | 6.6 |
| 11 | | | | | 12.5 | | 10.3 | 15.6 | | | | | | | 19.0 | 15.3 | 12.4 | | | |
| 12 | | | | | 12.5 | | 11.0 | | | | | | | | | 15.7 | 12.6 | | | |
| 13 | | | | | 13.5 | | 11.3 | | | | | | | | | 15.8 | 12.9 | | | |
| 14 | | | | | | | 13.8 | | | | | | | | | | | | | |
| 15 | | | | | | | 14.0 | | | | | | | | | | | | | |
| X | 7.7 | 8.9 | 7.6 | | 9.8 | | 9.1 | 10.0 | | | 6.0 | | 7.4 | 8.3 | 12.1 | 11.0 | 9.3 | 9.0 | 6.1 | 5.3 |
| D.E. | 2.6 | 3.4 | 3.3 | | 2.2 | | 2.8 | 3.2 | | | 1.7 | | 2.2 | 3.1 | 4.9 | 3.1 | 2.7 | 3.8 | 1.3 | 1.0 |

Tabla III.- Talla de los cangrejos colectados en el microhábitat de grietas cada mes (de octubre de 1985 a julio de 1986), tanto de día (D) como de noche (N).

| Ejem No. | MESES | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
|-------------|-------|------|------|------|------|------|------|------|------|---|------|---|------|------|------|------|------|------|------|------|
| | OCT | | NOV | | DIC | | ENE | | FEB | | MAR | | ABR | | MAY | | JUN | | JUL | |
| | D | N | D | N | D | N | D | N | D | N | D | N | D | N | D | N | D | N | D | N |
| 1 | 11.6 | 17.5 | 11.8 | 23.8 | 16.3 | 15.6 | 15.8 | 20.2 | 19.7 | | 18.8 | | 23.8 | 29.0 | 23.9 | 17.6 | 15.5 | 15.1 | 20.3 | 22.0 |
| 2 | 18.6 | 21.5 | 15.0 | 24.4 | 17.4 | 21.4 | 19.4 | 22.7 | 20.8 | | 22.2 | | 28.0 | 29.8 | 26.4 | 18.8 | 22.5 | 23.3 | 24.0 | 25.2 |
| 3 | 18.5 | 22.5 | 16.0 | 29.8 | 22.0 | 22.8 | 19.8 | 25.0 | 23.9 | | 23.4 | | 28.4 | 30.5 | 26.7 | 21.7 | 23.3 | 25.4 | 24.5 | 25.5 |
| 4 | 19.2 | 24.4 | 20.3 | 31.6 | 24.0 | 24.0 | 20.2 | 25.6 | 26.2 | | 23.4 | | 31.3 | 31.0 | 32.0 | 25.2 | 23.8 | 25.8 | 25.0 | 29.2 |
| 5 | 25.0 | 24.4 | 22.5 | 33.2 | 25.0 | 24.7 | 22.0 | 26.7 | 28.8 | | 27.4 | | 33.3 | 31.7 | 32.7 | 26.4 | 24.9 | 26.6 | 27.3 | 30.3 |
| 6 | 26.0 | 24.8 | 22.5 | 33.3 | 25.0 | 24.8 | 23.0 | 27.0 | 30.6 | | 28.2 | | 36.8 | 31.9 | 32.9 | 26.9 | 26.1 | 27.6 | 27.7 | 30.6 |
| 7 | 26.7 | 25.3 | 23.0 | 33.5 | 25.0 | 29.7 | 24.2 | 28.7 | 31.0 | | 35.7 | | 39.5 | 32.9 | 33.4 | 29.7 | 27.4 | 28.4 | 28.4 | 32.2 |
| 8 | 27.7 | 28.7 | 23.6 | 33.6 | 29.7 | 31.7 | 24.6 | 29.8 | 31.4 | | 36.0 | | 40.3 | 33.5 | 33.7 | 30.0 | 27.7 | 28.5 | 30.1 | 32.4 |
| 9 | 28.7 | 29.0 | 32.8 | 40.0 | 31.0 | 34.5 | 24.6 | 31.2 | 31.8 | | 39.4 | | 43.2 | 36.5 | 34.4 | 30.4 | 28.0 | 28.7 | 34.8 | 35.8 |
| 10 | 29.5 | 29.7 | 33.8 | 40.0 | 32.1 | 36.7 | 25.0 | 33.9 | 33.4 | | 40.0 | | 44.2 | 37.0 | 34.6 | 34.5 | 28.2 | 40.7 | 38.9 | 42.3 |
| 11 | 30.0 | 29.8 | | 40.0 | | | 25.0 | 42.3 | | | 40.8 | | | | | | 29.0 | | | |
| 12 | 30.0 | 31.6 | | | | | 26.0 | | | | | | | | | | 29.1 | | | |
| 13 | | 32.3 | | | | | 26.0 | | | | | | | | | | 30.0 | | | |
| 14 | | 32.8 | | | | | 26.6 | | | | | | | | | | 32.6 | | | |
| 15 | | | | | | | 28.4 | | | | | | | | | | | | | |
| 16 | | | | | | | 29.0 | | | | | | | | | | | | | |
| 17 | | | | | | | 29.2 | | | | | | | | | | | | | |
| 18 | | | | | | | 33.0 | | | | | | | | | | | | | |
| 19 | | | | | | | 34.4 | | | | | | | | | | | | | |
| 20 | | | | | | | 36.0 | | | | | | | | | | | | | |
| X | 24.3 | 26.7 | 22.1 | 33.0 | 24.8 | 26.6 | 25.6 | 28.5 | 27.8 | | 30.5 | | 34.9 | 32.4 | 31.1 | 26.1 | 26.3 | 27.0 | 28.1 | 30.6 |
| D.E. | 5.9 | 4.5 | 7.1 | 5.6 | 5.3 | 6.5 | 5.1 | 6.0 | 4.9 | | 8.1 | | 7.0 | 2.7 | 3.9 | 5.4 | 4.2 | 6.3 | 5.4 | 5.8 |

colectados de día y de noche mes a mes y en cada microhábitat por medio del análisis estadístico de Wilcoxon, arrojó los siguientes resultados (Tabla IV):

En grietas, hubo diferencias significativas en dos de las ocho fechas de muestreo (noviembre y mayo: $W=67$ y 131.5 respectivamente, $P < 0.05$).

En mejillones ninguna de las seis fechas de colectas mostró disimilitudes, mientras que en colonias una de las tres fechas mostró diferencias significativas (enero: $W=65$; $P < 0.05$).

Considerando que sólo el 17.6% de las fechas mostraron diferencias significativas entre colectas diurnas y nocturnas se hizo un doble control comparando las medias globales por medio del estadístico t-Student de varianzas iguales (Tabla V) el cual no arrojó diferencias significativas para ningún microhábitat. Por lo tanto, se optó por unir los datos de día y de noche.

III.1.1.2 Distribución de las tallas en los diferentes microhábitats.

Ho: No hay diferencia en la talla promedio de los cangrejos en los diferentes microhábitats.

Ha: Hay diferencia en la talla promedio de los cangrejos en los diferentes microhábitats.

Tabla IV.- Comparación de las tallas de los cangrejos colectados de día y de noche en los tres microhábitats en cada uno de los meses. Se presenta el valor del estadístico de Wilcoxon y la significancia para $\alpha = 0.05$ y $\alpha = 0.1$.

| microhabitats | Wilcoxon | m e s e s | | | | | | | |
|---------------|-----------------|-----------|-----|------|-------|-------|-------|-------|-------|
| | | oct | nov | dic | enero | abril | mayo | junio | julio |
| colonias | valor w | | | 45.5 | 65 | | | | 47 |
| | $\alpha = 0.05$ | | | N.S. | * | | | | N.S. |
| mejillones | valor w | 94 | | | 191.5 | 95 | 145 | 163.5 | 126.5 |
| | $\alpha = 0.05$ | N.S. | | | N.S. | N.S. | N.S. | N.S. | N.S. |
| grietas | valor w | 146.5 | 67 | 102 | 285.5 | 115 | 131.5 | 175.5 | 88 |
| | $\alpha = 0.05$ | N.S. | * | N.S. | N.S. | N.S. | * | N.S. | N.S. |

Tabla V.- Comparación de la talla promedio de los cangrejos colectados de día y de noche en los tres microhábitat durante todo el periodo de estudio. Se presentan los valores de talla promedio y desviación estándar ($\bar{X} \pm$ D.E.), número de individuos considerados (N), valor obtenido (t) y significancia para $\alpha = 0.05$ del estadístico de t de student de varianzas iguales y los grados de libertad correspondientes.

| | D í a | | | N o c h e | | | t | g.l. |
|------------|---------------|------|-----|---------------|------|----|---------------|------|
| | $\bar{X} \pm$ | D.E. | N | $\bar{X} \pm$ | D.E. | N | | |
| Colonias | 4.83 \pm | 1.35 | 27 | 4.67 \pm | 0.69 | 29 | 0.50 N.S. | 54 |
| Mejillones | 8.5 \pm , | 3.24 | 101 | 8.86 \pm | 3.45 | 64 | 0.70 N.S. | 163 |
| Grietas | 27.29 \pm | 6.48 | 117 | 28.8 \pm | 5.81 | 86 | -1.71 N.S. | 201 |

En colonias, las tallas oscilaron entre 3.4 y 7.9 mm, con una talla promedio de 4.87 ± 1.37 mm. Las tallas más frecuentes fueron las de 4.0 y 3.0 mm, con 38.3 y 26.6 por ciento de frecuencia relativa respectivamente. En mejillones, las tallas oscilaron entre 3.5 y 19.0 mm, con una media de 8.6 ± 3.3 mm. Las tallas más frecuentemente encontradas fueron las de 6.0 mm, con 15.1 por ciento de frecuencia relativa. En grietas, las tallas oscilaron entre 11.6 y 44.0 mm, con una media de 27.93 ± 6.23 mm. Las más frecuentes fueron las de 29.0, 28.0 y 24.0 mm, con 7.9 y 7.4 por ciento respectivamente de frecuencia relativa (Figura 3 y Tabla VI).

Los promedios resultaron significativamente diferentes, ($F = 962.3$, $p < 0.05$) (Tabla VII). Dada la significancia de la prueba, se procedió a una comparación uno a uno de los promedios estadísticos con la prueba a posteriori Student-Newman-Keuls, la cual rechazó en todos los casos la hipótesis nula al 5% de significancia (Tabla VIII).

III.1.2 Comparación de la talla media en cada microhábitat a través del tiempo.

H_0 : No hay diferencia entre las tallas a través del tiempo en cada microhábitat.

H_a : Hay diferencia entre las tallas a través del tiempo

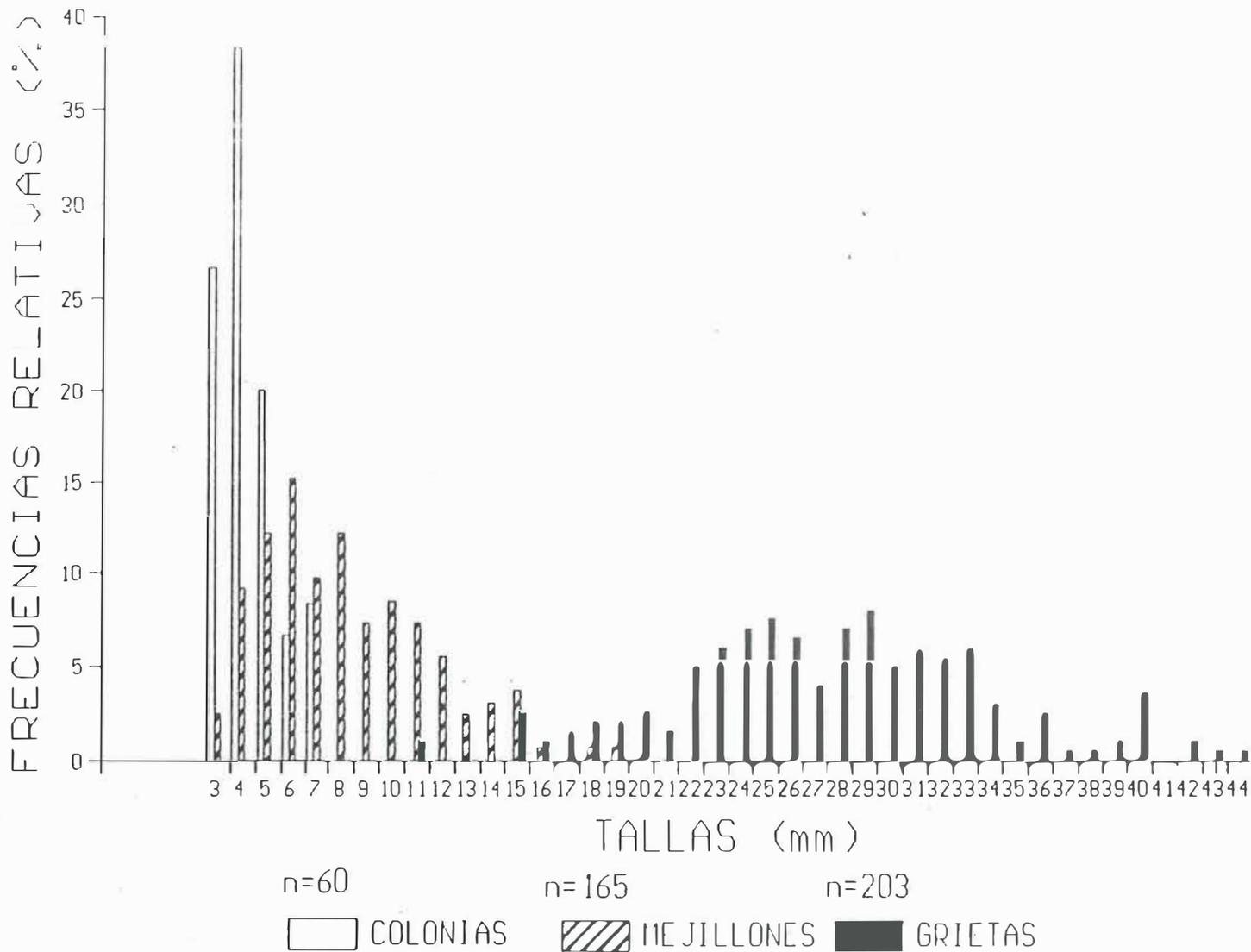


Figura 3. Histograma de frecuencias relativas de las tallas de los cangrejos en los tres microhábitats.

Tabla VI.- Datos globales de las tallas del total de cangrejos (N) obtenidos en los tres microhábitats en todo el periodo de estudio: talla promedio y desviación estándar; talla máxima; talla mínima.

| | X ± | D.E. | Max. | Min. | N |
|------------|---------|------|-------|-------|-----|
| Colonias | 4.87 ± | 1.37 | 7.90 | 3.40 | 60 |
| Mejillones | 8.65 ± | 3.32 | 19.00 | 3.50 | 166 |
| Grietas | 27.93 ± | 6.23 | 44.00 | 11.60 | 203 |

Tabla VII.- Resultados de la comparación de la talla promedio de los cangrejos en cada uno de los microhábitats obtenidos por medio del análisis de varianza de una vía.

ANALISIS DE VARIANZA

| DEBIDO A FACTOR | G.L. | S.C. | MC = SC/GL | F = MC/SC |
|-----------------|------|---------|------------|-----------|
| ERROR | 2 | 41349.7 | 22174.9 | 962.30 * |
| TOTAL | 424 | 9770.5 | 23.0 | |
| | 426 | 54120.3 | | |

Se rechaza H_0

Tabla VIII.- Resultados de la prueba a posteriori de Student-Newman-Keuls para la comparación de las tallas promedio de los cangrejos en los tres microhábitats.

| | Colonias | Mejillones | Grietas |
|------------|----------|------------|---------|
| Colonias | | | |
| Mejillones | 19.279 * | | |
| Grietas | 23.059 * | 3.78 * | |

en cada microhábitat.

En los tres microhábitats, la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis rechazó la H_0 de igualdad de tallas entre los meses (valor de estadígrafo H: 10.32 para colonias; 48.25 para mejillones; 26.71 para grietas, $P < 0.05$) (Tabla IX).

En la tabla X se muestran los promedios y rangos de las tallas de los cangrejos colectados en las colonias (se analizaron sólo los datos de los meses de noviembre, diciembre, enero y julio, ya que en marzo, abril, mayo y junio las colonias colectadas se encontraron entre parcial y totalmente asolvadas y no presentaron ningún organismo). En noviembre y julio se presentaron los promedios más altos (6.0 ± 1.5 y 5.17 ± 1.47 mm), mientras que en enero se registró el valor más bajo (4.3 ± 0.99 mm). De las cuatro comparaciones múltiples, fueron significativamente diferentes las de enero contra noviembre y las de enero contra julio (Tabla XI).

La tabla XII corresponde a los cangrejos encontrados en los intersticios de los mejillones. El promedio mayor (11.48 ± 3.97 mm) se registró en mayo, mismo en el que se observó la ausencia de tallas menores de 5.7 mm. El promedio menor (5.65 ± 1.2 mm) ocurrió en julio. No se encontraron cangrejos de talla superior a los 7.85 mm. Los

Tabla IX.- Resultados de la aplicación del estadístico de Kruskal-Wallis a la comparación de las tallas de los cangrejos colectados en cada mes en los tres diferentes microhábitats.

| | Valor Calculado | Valor Crítico | Decisión 5% de significancia | g.l. |
|------------|--------------------|------------------|------------------------------------|------|
| Colonias | 10.32 | 7.81 | significativa | 3 |
| Mejillones | 48.25 | 15.50 | significativa | 8 |
| Grietas | 26.71 | 16.91 | significativa | 9 |

Tabla X.- Talla media y desviación estándar y valores máximos y mínimos de los cangrejos colectados en los intersticios de la colonia de *Phragmatopoma californica* durante el periodo de estudio.

| Mes | N | X | D.E. | Max. | Min. |
|-----|----|------|------|------|------|
| Nov | 6 | 6.02 | 1.52 | 7.40 | 4.00 |
| Dic | 15 | 4.90 | 1.44 | 5.95 | 3.40 |
| Ene | 21 | 4.30 | 0.99 | 5.80 | 3.45 |
| Mar | 2 | 3.95 | 0.07 | 4.00 | 3.90 |
| Abr | - | | | - | - |
| May | 1 | 5.40 | 0.00 | 5.40 | |
| Jun | 1 | 5.25 | 0.00 | 5.25 | |
| Jul | 14 | 5.17 | 1.47 | 7.90 | 3.60 |

Tabla XI.-Significancia de los valores obtenidos mediante la prueba de Kruskal-Wallis de comparaciones múltiples de las tallas de los cangrejos en el microhábitat de colonias en los diferentes meses del periodo de estudio.

| | Nov | Dic | Ene | Jul |
|-----|-----|-----|-----|-----|
| Nov | | | | |
| Dic | NS | | | |
| Ene | S | NS | | |
| Jul | NS | NS | S | |

Tabla XII.- Talla media y desviación estándar y valores máximos y mínimos de los cangrejos colectados en los intersticios de las camas de mejillones durante el periodo de estudio.

| | N | X | D.E. | Max. | Min. |
|-----|----|-------|------|-------|------|
| Oct | 20 | 8.28 | 3.03 | 14.60 | 3.50 |
| Nov | 9 | 7.54 | 3.25 | 13.85 | 4.00 |
| Dic | 13 | 9.82 | 2.14 | 13.50 | 6.80 |
| Ene | 26 | 9.42 | 2.98 | 15.60 | 4.00 |
| Mar | 10 | 6.04 | 1.70 | 8.90 | 3.90 |
| Abr | 20 | 7.77 | 2.66 | 15.10 | 4.30 |
| May | 24 | 11.48 | 3.97 | 18.95 | 5.70 |
| Jun | 24 | 9.35 | 3.09 | 14.85 | 4.40 |
| Jul | 20 | 5.65 | 1.20 | 7.85 | 3.90 |

Tabla XIII.-Significancia de los valores obtenidos mediante la prueba de Kruskal-Wallis de comparaciones múltiples de las tallas de los cangrejos en el microhábitat de mejillones en los diferentes meses del periodo de estudio

| | Oct | Nov | Dic | Ene | Mar | Abr | May | Jun | Jul |
|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|
| Oct | | NS | | | | | | | |
| Nov | NS | | S | | | | | | |
| Dic | NS | S | | NS | | | | | |
| Ene | NS | NS | NS | | S | | | | |
| Mar | S | NS | S | S | | NS | | | |
| Abr | NS | NS | S | S | NS | | S | | |
| May | S | S | NS | NS | S | S | | NS | |
| Jun | NS | NS | NS | NS | S | S | NS | | S |
| Jul | S | NS | S | S | NS | S | S | S | |

meses con mayor rango de tallas fueron enero y mayo (4.00-15.60mm y 5.70-18.95mm).

De las 36 comparaciones múltiples, 18 fueron significativamente diferentes. El mes de julio fue el que tuvo mayor número de diferencias significativas con respecto a los otros meses (6); marzo, abril y mayo tuvieron 5 y noviembre sólo dos. La diferencia entre meses consecutivos, mostrados en la diagonal secundaria de la matriz, mostró una regularidad de diferencias significativas cada tercer mes (noviembre-diciembre, enero-marzo, abril-mayo y junio-julio) (Tabla XIII).

En la figura 4a, que corresponde a las tallas promedios de los cangrejos encontrados en mejillones, se observan fluctuaciones más o menos regulares: en los cuatro primeros meses los promedios se encontraron cercanos al promedio global de 8.6 mm (octubre y noviembre ligeramente por debajo; diciembre y enero ligeramente por encima). En marzo y abril la media mensual volvió a estar por debajo del promedio global: en marzo, con uno de los valores más bajos registrados (6.0 mm); en abril, muy cercano al registrado en noviembre (7.7 mm). En mayo y junio el promedio mensual volvió a estar por encima de la media: en mayo, con el máximo valor registrado de 11.48 mm; en junio, con un valor similar al de enero (9.35 mm). En julio el promedio mensual

PROMEDIOS MENSUALES

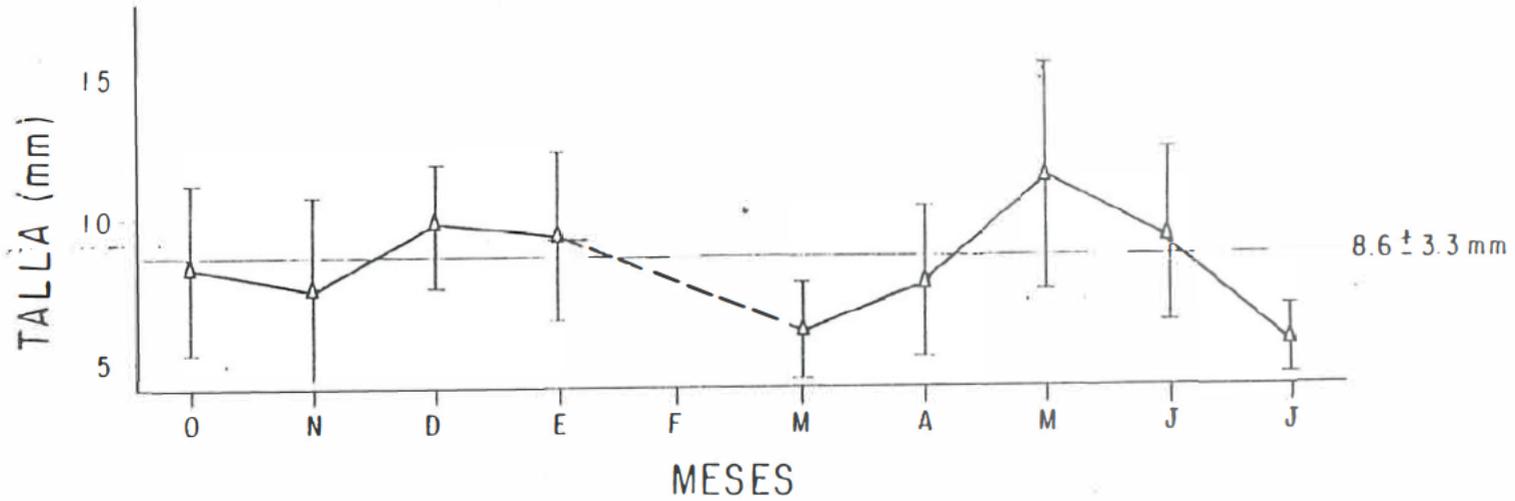


Figura 4a. Promedio y desviación estándar de la talla de los cangrejos colectados en los intersticios de las camas de mejillones durante el periodo de estudio.

se situó nuevamente por debajo del promedio y alcanzó el valor más bajo de los registrados de 5.65 mm.

En los cangrejos encontrados en grietas, el promedio mayor (33.62 ± 5.3 mm) y el valor máximo de los diez meses de colecta (44.15 mm) se registró en abril. En octubre se presentó el menor promedio (25.59 ± 5.28 mm) y el mínimo de toda la serie (11.6 mm). El mes de noviembre cubrió el mayor número de clases de tallas (Tabla XIV).

La prueba de comparaciones múltiples de KKW de las tallas de los cangrejos encontrados en grietas mostró que el único mes disímil resultó ser abril (Tabla XV), razón por la cual el estadístico rechazó la H_0 .

En grietas (Figura 4b) los valores se mantuvieron cercanos al promedio global (27.93 mm) con un pico marcadamente mayor en abril. En octubre el promedio mensual fue menor a la media global (25.59 mm); en noviembre coincidió con la media global (27.84 mm) mientras que diciembre y enero volvieron a estar por debajo de la media (25.67 y 26.64 mm). Febrero coincidió con la media mientras que marzo y abril estuvieron por encima de ésta (30.5 y 33.62 mm respectivamente). En junio el promedio mensual volvió a situarse debajo de la media (26.57 mm) y en julio volvió a subir por encima de ésta (29.31 mm).

Tabla XIV.- Talla media y desviación estándar y valores máximos y mínimos de los cangrejos colectados en grietas durante el periodo de estudio.

| | N | X | D.E. | Max. | Min. |
|-----|----|-------|------|-------|-------|
| Oct | 26 | 25.59 | 5.28 | 32.85 | 11.60 |
| Nov | 21 | 27.84 | 8.33 | 40.00 | 11.85 |
| Dic | 20 | 25.67 | 5.82 | 36.75 | 15.60 |
| Ene | 31 | 26.64 | 5.50 | 42.35 | 15.80 |
| Feb | 10 | 27.76 | 4.86 | 33.45 | 19.7 |
| Mar | 11 | 30.50 | 8.08 | 40.80 | 18.80 |
| Abr | 20 | 33.62 | 5.30 | 44.15 | 23.85 |
| May | 20 | 28.57 | 5.24 | 34.55 | 17.55 |
| Jun | 24 | 26.57 | 5.02 | 40.65 | 15.10 |
| Jul | 20 | 29.31 | 5.60 | 42.30 | 20.30 |

Tabla XV.-Significancia de los valores obtenidos mediante la prueba de Kruskal-Wallis de comparaciones múltiples de las tallas de los cangrejos en el microhábitat de grietas en los diferentes meses del periodo de estudio.

| | Oct | Nov | Dic | Ene | Feb | Mar | Abr | May | Jun | Jul |
|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|
| Oct | / | | | | | | | | | |
| Nov | | / | | | | | | | | |
| Dic | | | / | | | | | | | |
| Ene | | | | / | | | | | | |
| Feb | | | | | / | | | | | |
| Mar | | | | | | / | | | | |
| Abr | S | S | S | S | S | | / | | | |
| May | | | | | | | S | / | | |
| Jun | | | | | | | S | | / | |
| Jul | | | | | | | S | | | / |

PROMEDIOS MENSUALES

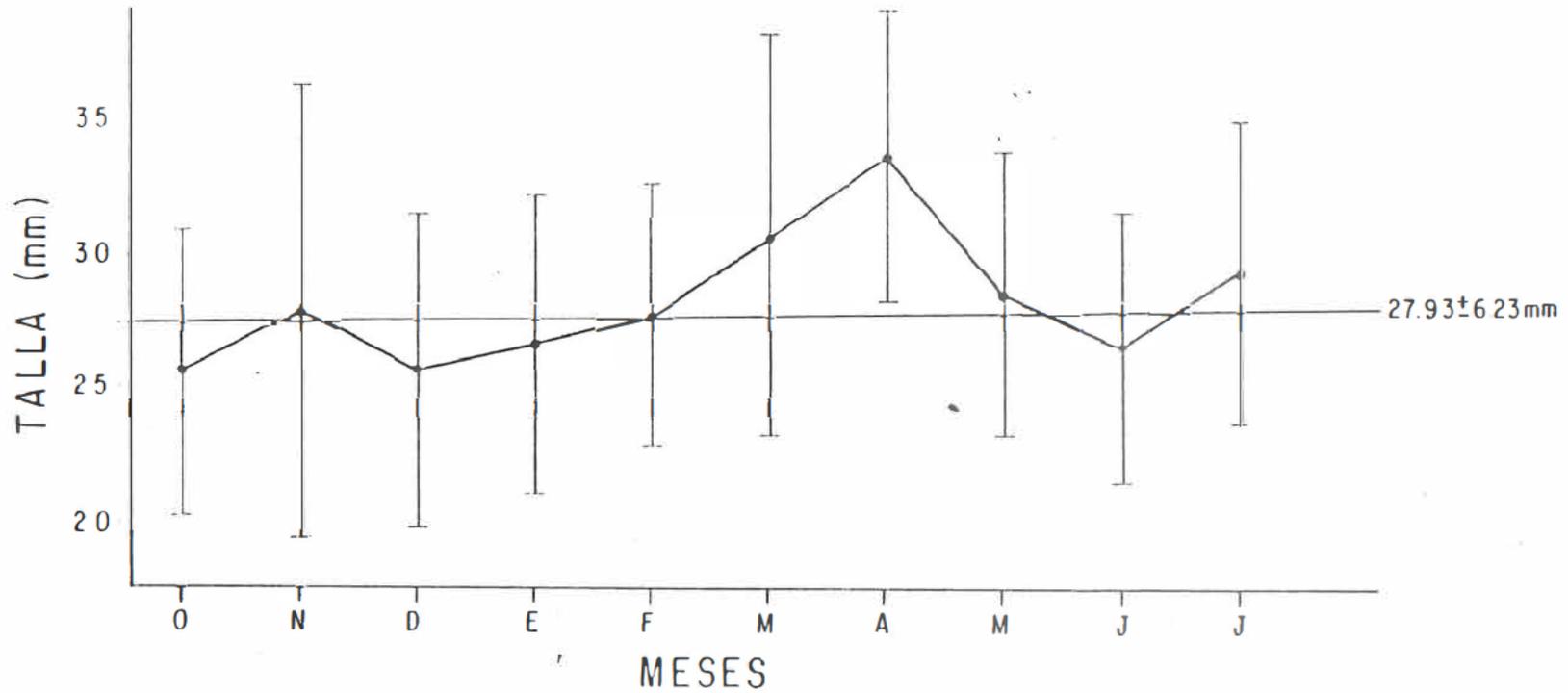


Figura 4b. Promedio y desviación estándar de la talla de los cangrejos colectados en las grietas durante el periodo de estudio.

De las comparaciones de la talla mensual entre los diferentes meses, sólo el mes de abril fue significativamente diferente del resto; y no hubo diferencias significativas entre los meses consecutivos, a excepción de abril-mayo. En la figura 5 se muestran las medias y rangos de las tallas en mejillones y grietas. Se observa que en octubre, noviembre, enero, mayo y junio existió traslape entre las tallas mínimas en grietas y tallas máximas en mejillones; mientras que en diciembre, marzo, abril y julio la mínima en grietas y la máxima en mejillones estuvieron separadas por al menos 2mm y un máximo de 12.

La figura 6 muestra el comportamiento en el tiempo de la abundancia de tallas exclusivas de mejillón (3.5 a 19 mm) y de tallas de distribución común en colonias y mejillones (3.5 a 7.9 mm). Las tallas comunes a ambos microhábitats fueron más frecuentes en colonias y menos frecuentes en mejillón en el periodo noviembre - enero, cuando en mejillones hubo más tallas mayores (8.0-19.0mm). En julio, las tallas menores (3.5-7.9mm) aumentaron tanto en colonias como en mejillones, coincidiendo con la escasez de tallas mayores en este último microhábitat. En el periodo de marzo a junio no se definieron tan claramente las tendencias, posiblemente debido al asolvamiento de las colonias señalado al inicio de este inciso.

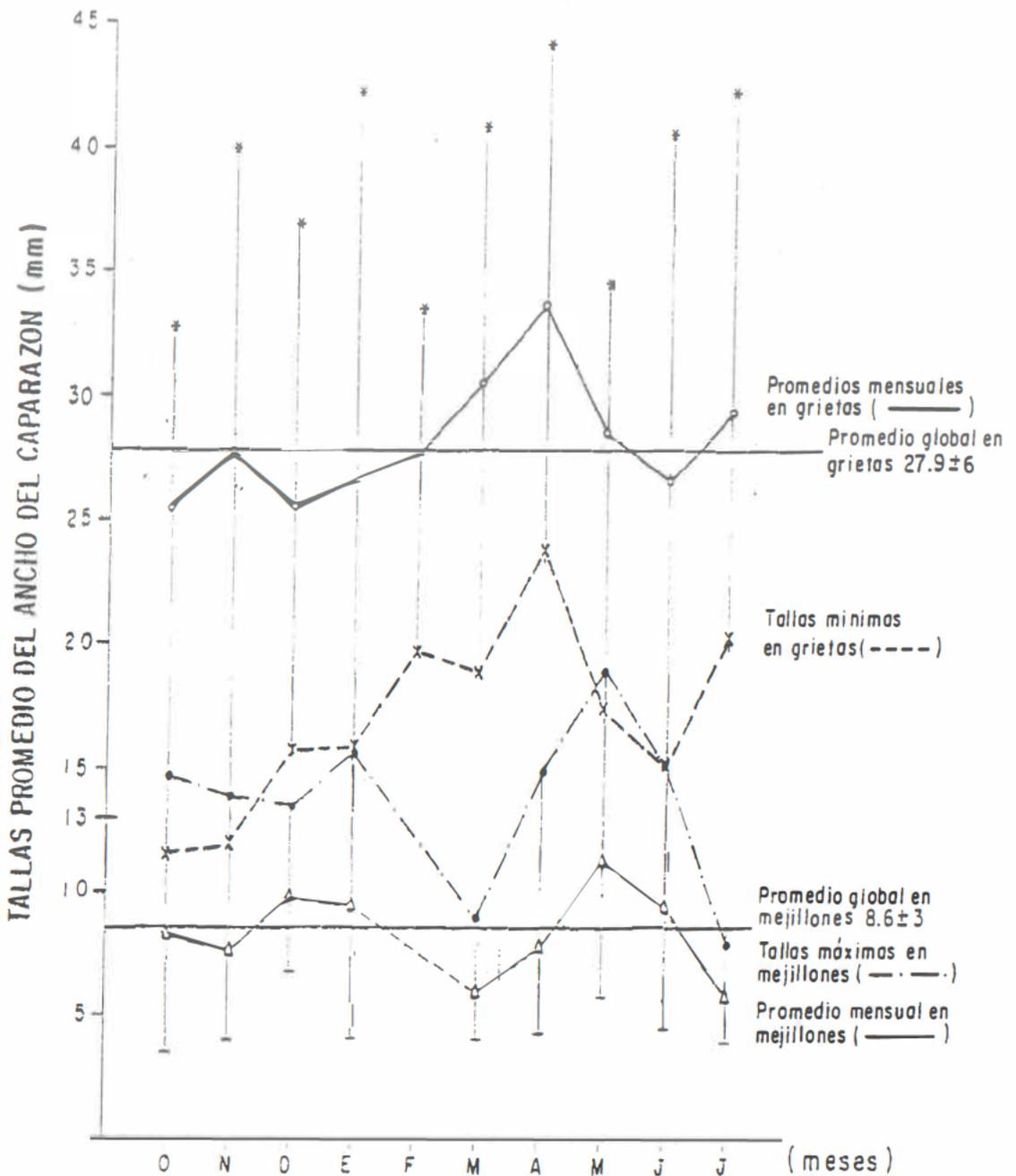


Figura 5. Comparación gráfica de las tallas de cangrejos alojados en grietas y mantos de mejillón a lo largo del tiempo, referidos al promedio global en ambos hábitats.

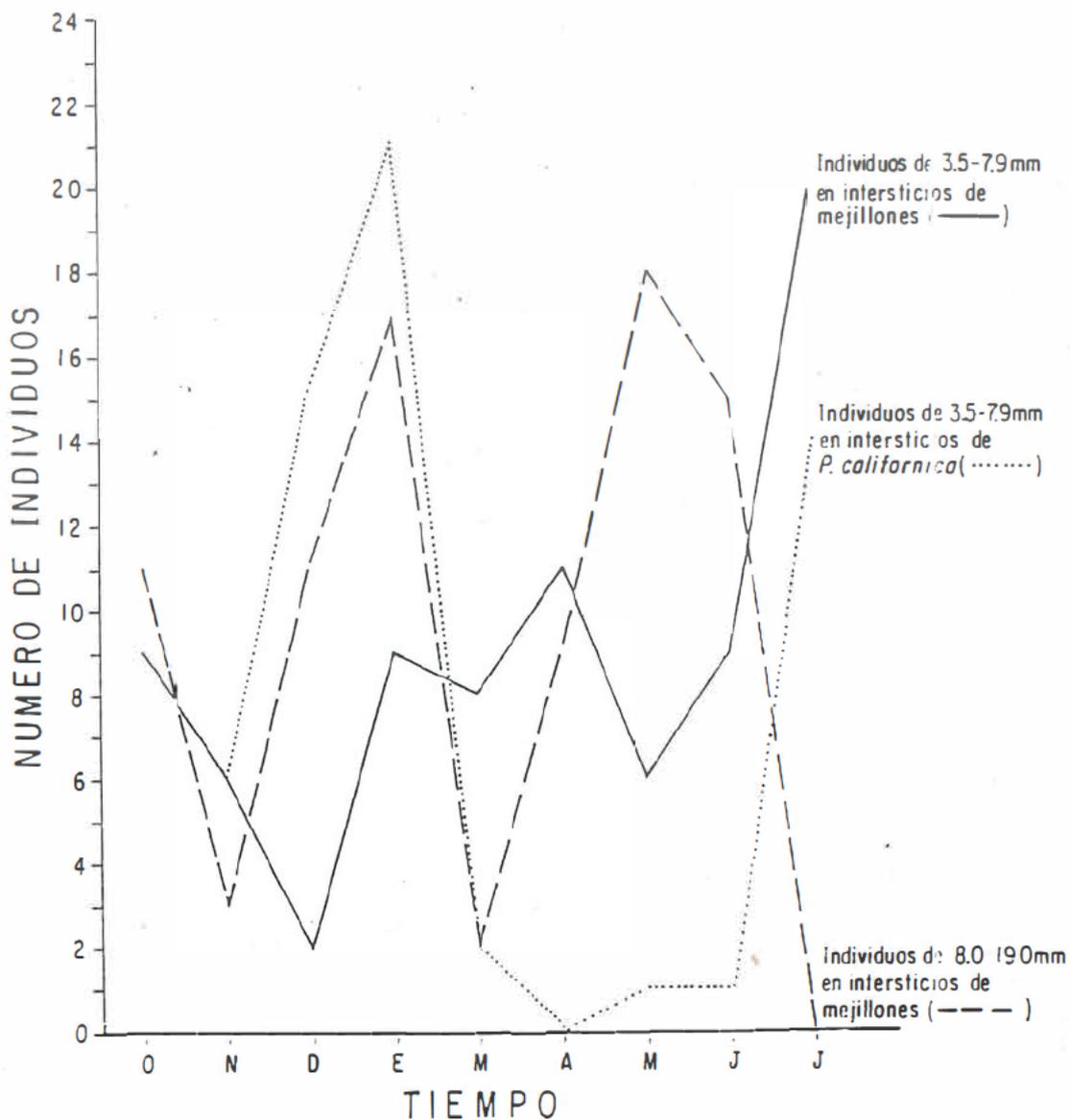


Figura 6. Relación del número de individuos de las diferentes tallas de *Pachygrapsus crassipes* encontrados a lo largo del tiempo en mantos de mejillones y de colonias de *Phragmatopoma californica*.

III.2 De laboratorio.

III.2.1. Experimento No.1. Utilización de los diferentes microhábitats por cangrejos de cada talla en presencia de congéneres de otras tallas.

Ho: La ocupación de los microhábitats por parte de los cangrejos es independiente de su talla y/o de la presencia de congéneres.

Ha: La ocupación de los microhábitats por parte de los cangrejos no es independiente de su talla y/o de la presencia de congéneres.

Las tres tallas ocuparon diferencialmente los microhábitats, tanto estando solos como acompañados por congéneres de otras tallas. (Tabla XVI, Figura 7). Los cangrejos medianos y grandes nunca ocuparon los intersticios de colonias y mejillones, tanto en el experimento como en el control, y los cangrejos de talla chica nunca ocuparon las grietas secundarias en colonias o mejillones ni los tubos de aereación.

La talla chica pasó de ocupar los tres microhábitats de manera homogénea, a confinarse en dos de ellos con preferencia significativa por uno particular. La talla mediana tuvo una respuesta contraria: de una ocupación con preferencia estando solos pasó a una homogénea en compañía

Tabla XVI.- Resultados del experimento de la ocupación de los diferentes microhábitats por cangrejos de las tres tallas en dos condiciones: cada talla aislada (experimental) y acompañada con otras tallas (control). Se presenta el número de individuos de cada talla encontrados en cada microhábitat en las dos condiciones, y el valor y significancia de la prueba G de independencia en una tabla trifactorial; de partición por pasos; de un factor. Se indican separadamente los valores de G unifactorial considerando todos los valores y excluyendo los ceros.

| | Grandes | | Medianos | | Chicos | |
|--|----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|
| | s/otras tallas | c/otras tallas | s/otras tallas | c/otras tallas | s/otras tallas | c/otras tallas |
| Intersticios de colonias | 0 | 0 | 0 | 0 | 20 | 3 ⁰ |
| Intersticios de mejillones | 0 | 0 | 0 | 0 | 25 | 20 |
| Grietas secundarias (laterales de colonias) | 2 | 2 | 7 | 10 | 0 | 0 |
| Grietas secundarias (laterales de mejillones) | 32 | 17 | 25 | 20 | 0 | 0 |
| Tubo de aireación | 2 | 13 | 10 | 16 | 0 | 0 |
| Grietas | 24 | 28 | 18 | 14 | 12 | 1 |
| Valor G trifactorial microhábitats vs tallas vs con otras tallas | 426.404 *** | | | | | |
| Valor G por pasos microhábitat vs tallas | 391.7 *** | | | | | |
| Valor G por pasos microhábitat vs con otras tallas | 19.9 *** | | | | | |
| Valor G de un factor microhábitat para cada talla | 90.3 *** | 62.8 *** | 48.7 *** | 38.9 *** | 64.1 *** | 109.3 *** |
| Valor G de un factor (sin los ceros) | 54.9 *** | 27.4 *** | 13.3 *** | 3.5 N.S. | 4.8 N.S. | 17.6 *** |

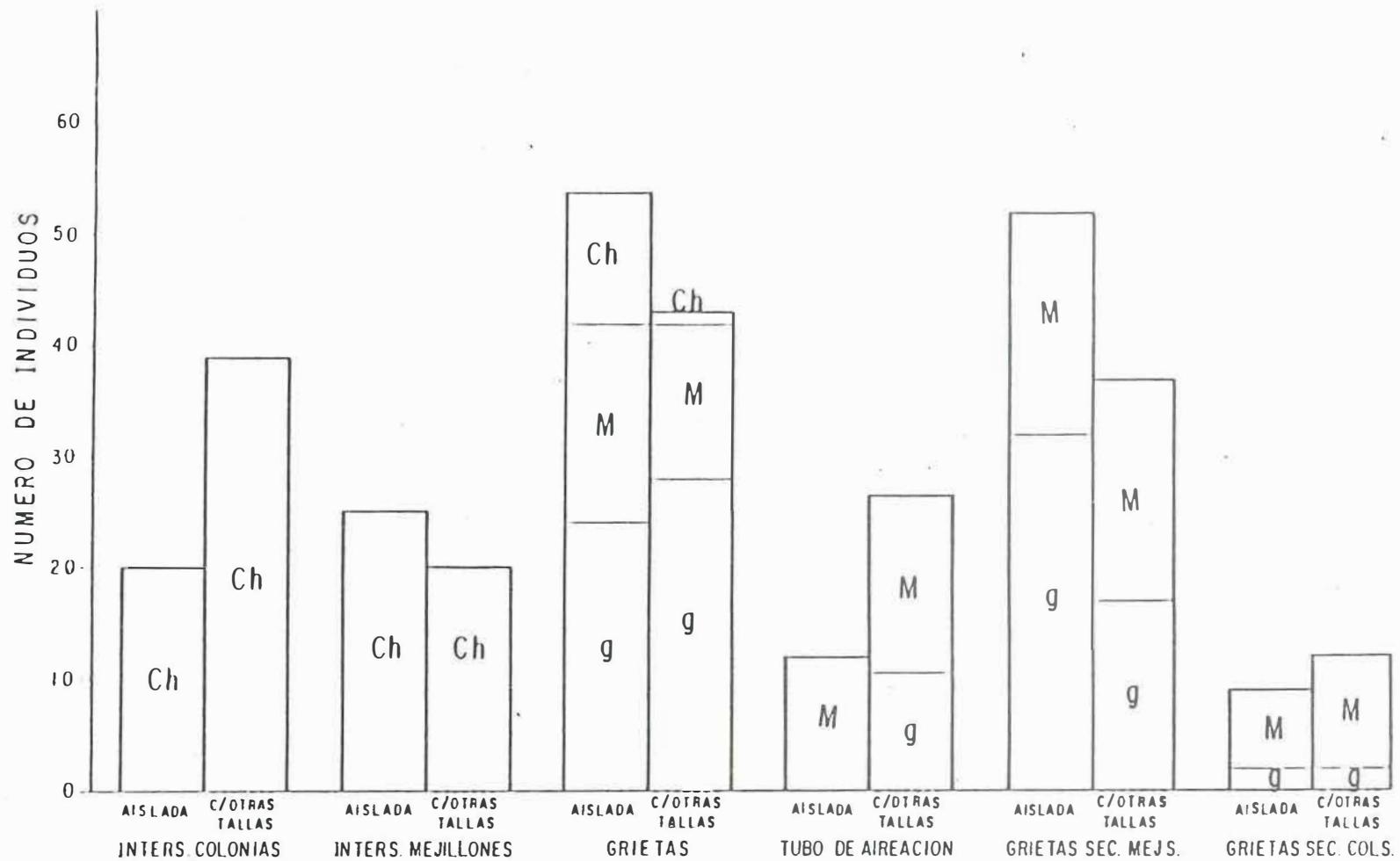


Figura 7. Proporción de cada una de las tallas de *Pachygrapsus crassipes* en los diferentes microhábitats, en condiciones experimentales de aislamiento y presencia de otras tallas. Ch= chicos; M = medianos; G = grandes.

preferencia estando solos pasó a una homogénea en compañía de otras tallas. La talla grande cambió su preferencia de microhábitat de mejillones al de grietas, y se expandió al microhábitat del tubo de aereación. En el experimento, las tallas grandes y medianas prefirieron las grietas secundarias de laterales de mejillones; los grandes casi no ocuparon el tubo de aereación ni los laterales de colonias mientras que la talla mediana si los ocupó. En el control, el microhábitat de grietas fue ocupado dos veces más por la talla grande que por la mediana; las grietas secundarias laterales a las colonias fueron ocupadas por los medianos pero no por los grandes; los laterales de mejillones y tubo de aereación fueron ocupados casi de igual forma. Los cangrejos chicos ocuparon tres hábitats en ausencia de otras tallas, pero en presencia de congéneres de tallas mayores se concentraron en dos hábitats: intersticios de *Phragmatopoma* y de mejillones, a excepción de un solo individuo que se registró en grietas.

El estadígrafo G multifactorial indicó diferencias significativas tanto en la ocupación de los microhábitats por las diferentes tallas como en la ocupación de microhábitats que cada talla hace estando solos o acompañados por otras tallas. La hipótesis nula de independencia fue rechazada con nivel de significancia al 5% (G trifactorial = 426.4; a posteriori, para cada microhábitat versus tallas =391.7; a posteriori,

microhábitat *versus* ausencia y presencia de congéneres= 19.9).

Los análisis de la distribución de los individuos en los hábitats realmente ocupados (eliminación de los ceros) tuvo resultados diferentes a los de la prueba anterior (con ceros) en el caso de las tallas chicas en las dos condiciones, y de la talla mediana en presencia de otros congéneres; para la talla grande fueron corroborativos. La talla chica ocupó homogéneamente tres microhábitats estando solos: intersticios de colonias, intersticios de mejillones y grietas (aceptación de la H_0 al 5%), mientras que los intersticios de colonias fueron significativamente preferidos ($p < 0.05$) en presencia de otras tallas ($G = 17.6$). La talla mediana cambió de una ocupación preferencial ($G = 13.3$, $p < 0.05$) a una no significativa en presencia de otras tallas.

III.2.2. Experimento No.2. Vulnerabilidad en diferentes etapas del ciclo de la muda en presencia y ausencia de congéneres y de refugio.

H_0 : La ocurrencia del canibalismo es independiente de la etapa del ciclo de intermuda, de la presencia de congéneres y de la presencia de microhábitats.

H_a : La ocurrencia del canibalismo no es independiente de la etapa del ciclo de intermuda, de la presencia de

congéneres y de la presencia de microhábitats.

Ho: No hay diferencia entre el canibalismo sobre formas blandas y sobre formas duras.

Ha: El canibalismo es mayor sobre formas blandas.

III.2.2.1. Resultados del experimento (Tabla XVII).

III.2.2.1.1 En ausencia de otras tallas, con microhábitats disponibles:

Talla chica: en la primera repetición, tres cangrejos mudaron consecutivamente entre el quinto y el octavo día y dos sufrieron canibalismo. En la segunda repetición, los cinco cangrejos mudaron sucesivamente del sexto al décimo día, y no hubo canibalismo.

Talla mediana: en la primera repetición, un cangrejo mudó al sexto día y presentó canibalismo, al décimotercer día mudaron dos, y sólo uno murió por canibalismo. En la segunda repetición mudaron dos cangrejos entre el segundo y el décimotercer día, y ambos murieron por canibalismo.

Talla grande: en la primera repetición, ningún cangrejo mudó y no hubo canibalismo en formas blandas ni duras. En la segunda repetición dos cangrejos mudaron sucesivamente entre el décimosegundo y el décimotercer día, y ambos murieron por canibalismo.

III.2.2.1.2 En presencia de otras tallas con

Tabla XVII.- Resultados del experimento de Cangrejos de las tres tallas en condiciones de aislamiento con microhábitats (experimental); acompañados de otras tallas, con microhábitats (control 1); y acompañados de otras tallas, sin microhábitats (control 2). Se indica el número de individuos de cada talla registrados a lo largo de los 14 días de experimentación en las dos repeticiones (R1, R2) así como las condiciones del caparazón: mudado (M) y cap. duro (D). Los valores () indican los cangrejos que tuvieron canibalismo; los valores [] indican cangrejos que no sufrieron canibalismo. Se presentan también el total de muertes por canibalismo, el porcentaje de muda y la supervivencia (proporcional y en porcentaje relativo).

| DIAS | | Aislados con microhábitats | | | | | | Con otras tallas con microhábitats | | | | | | Con otras tallas sin microhábitats | | |
|-------------------------|---|----------------------------|------|----------|-----|---------|------|------------------------------------|-----|----------|------|---------|-----|------------------------------------|------|-----|
| | | CHICOS | | MEDIANOS | | GRANDES | | CHICOS | | MEDIANOS | | GRANDES | | CHICO | MDS | GDS |
| | | R1 | R2 | R1 | R2 | R1 | R2 | R1 | R2 | R1 | R2 | R1 | R2 | R1 | R1 | R1 |
| 1 | M | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | D | 5 | 5 | 5 | 5 | 5 | 5 | 5 | 5 | 5 | 5 | 5 | 5 | 5 | 5 | 5 |
| 2 | M | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 |
| | D | 5 | 5 | 5 | 4 | 5 | 5 | 5 | 5 | 5 | 5 | 4 | 5 | 5 | 5 | 5 |
| 3 | M | 0 | 0 | 0 | (1) | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | (1) | 0 | 0 | 0 |
| | D | 5 | 5 | 5 | 4 | 5 | 5 | 5 | 5 | (1)4 | 5 | 5 | 4 | 5 | (1)4 | 5 |
| 4 | M | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | D | 5 | 5 | 5 | 4 | 5 | 5 | 5 | 5 | 4 | 5 | 5 | 4 | (1)4 | (1)3 | 5 |
| 5 | M | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | D | 4 | 5 | 5 | 4 | 5 | 5 | 5 | 5 | 4 | (1)4 | 5 | 4 | (1)3 | 3 | 5 |
| 6 | M | (1)1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | D | 3 | 4 | 4 | 4 | 5 | 5 | 5 | 5 | 4 | 4 | 4 | 4 | (1)2 | 3 | 5 |
| 7 | M | (1) | [1] | [1] | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | (1) | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | D | 3 | 4 | 4 | 4 | 5 | 5 | 5 | 4 | 4 | (1)3 | 4 | 4 | 2 | 3 | 5 |
| 8 | M | 1 | [1]1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | (1) | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | D | 2 | 3 | 4 | 4 | 5 | 5 | 5 | 4 | 4 | 3 | 4 | 4 | 2 | (1)2 | 5 |
| 9 | M | [1] | [2]1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | D | 2 | 2 | 4 | 4 | 5 | 5 | 5 | 4 | 4 | 3 | 4 | 4 | 2 | 2 | 5 |
| 10 | M | [1] | [3]2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | D | 2 | 0 | 4 | 4 | 5 | 5 | 5 | 4 | 3 | (1)2 | 4 | 4 | 2 | 2 | 5 |
| 11 | M | [1] | [5] | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | (1) | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | D | 2 | 0 | 4 | 4 | 5 | 5 | 5 | 4 | 3 | 2 | 4 | 4 | (1)1 | 2 | 5 |
| 12 | M | 0 | [5] | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | D | 3 | 0 | 4 | 4 | 5 | 4 | 5 | 3 | 3 | 2 | 4 | 4 | 1 | 2 | 5 |
| 13 | M | 0 | [5] | 2 | 1 | 0 | (1)1 | 0 | (1) | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | D | 3 | 0 | 2 | 3 | 5 | 3 | 5 | 3 | 3 | 2 | 4 | 4 | 1 | 2 | 5 |
| 14 | M | 0 | 0 | (1)[1] | (1) | 0 | (1) | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | D | 3 | 5 | 3 | 3 | 5 | 3 | 5 | 3 | 3 | 2 | 4 | 4 | 1 | 2 | 5 |
| No. muertes canibalismo | M | 2 | 0 | 2 | 2 | 0 | 2 | 0 | 2 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 |
| | D | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 3 | 0 | 0 | 4 | 3 | 0 |
| % muda | | 60 | 100 | 60 | 40 | 0 | 40 | 0 | 40 | 20 | 0 | 20 | 20 | 0 | 0 | 0 |
| Superv. | | No. | 3/5 | 5/5 | 3/5 | 3/5 | 5/5 | 3/5 | 5/5 | 3/5 | 2/5 | 4/5 | 4/5 | 1/5 | 2/5 | 5/5 |
| Porcentaje | | % | 60 | 100 | 60 | 60 | 100 | 60 | 100 | 60 | 40 | 80 | 80 | 20 | 40 | 100 |

microhábitats disponibles.

Talla chica: en la primera repetición ningún cangrejo mudó y ninguno murió por canibalismo. En la segunda repetición dos cangrejos mudaron entre el séptimo y el décimosegundo día, y ambos murieron por canibalismo.

Talla mediana: en la primera repetición, al tercer día un cangrejo con caparazón duro presentó canibalismo; al décimo día, mudó un cangrejo y murió por canibalismo. En la segunda repetición, tres cangrejos murieron por canibalismo con el caparazón duro en el quinto, séptimo y décimo día respectivamente.

Talla grande: en la primera repetición, un cangrejo mudó y sufrió canibalismo al sexto día. En la segunda repetición, un cangrejo mudó y sufrió canibalismo al segundo día.

III.2.2.1.3 En presencia de otras tallas, desprovistos de microhábitats.

Talla chica: en el cuarto, quinto, sexto y décimoprimer días cuatro cangrejos murieron por canibalismo con el caparazón duro; ningún cangrejo mudó.

Talla mediana: en el tercero, cuarto y octavo día tres cangrejos murieron por canibalismo con el caparazón duro, ningún cangrejo mudó.

Talla grande: ningún cangrejo mudó y ninguno murió por

canibalismo.

III.2.2.2 Frecuencia de supervivencia.

El histograma de frecuencias de supervivencia (Fig. 8) contrasta el estado inicial y final de los experimentos, en cada una de las réplicas.

III.2.2.2.1 En ausencia de otras tallas, con microhábitats disponibles:

Talla chica: en la primera repetición, sobrevivieron tres cangrejos de los cuales uno había mudado. Los dos cangrejos que murieron sufrieron canibalismo en las formas blandas. En la repetición dos, la supervivencia fue del 100% aún cuando los cinco cangrejos mudaron.

Talla mediana: hubo supervivencia de tres cangrejos en ambas repeticiones y dos sufrieron canibalismo estando blandos; en la primera repetición, uno de los sobrevivientes había mudado, pero en la segunda ninguno de los sobrevivientes había mudado.

Talla grande: en la primera repetición hubo supervivencia del 100% y ningún cangrejo mudó; en la segunda repetición sobrevivieron tres cangrejos y mudaron dos, que murieron por canibalismo.

III.2.2.2.2 En presencia de otras tallas, provistos de microhábitats:

| | | | | | | | | | | | | | | | | | |
|-----|---|---------|---------------------------|----|----|----|-----------------------------------|----|----|----|----|----|-----------------------------------|----|----|----|----|
| 100 | 5 | | M | M | M | M | NM | M | NM | M | M | NM | M | M | NM | NM | NM |
| 80 | 4 | | M | M | M | M | NM | M | NM | M | NM | NM | NM | NM | NM | NM | NM |
| 60 | 3 | | M | M | M | NM | NM | NM | NM | NM | NM | NM | NM | NM | NM | NM | NM |
| 40 | 2 | | NM | M | NM | NM | NM | NM | NM | NM | NM | NM | NM | NM | NM | NM | NM |
| 20 | 1 | | NM | M | NM | NM | NM | NM | NM | NM | NM | NM | NM | NM | NM | NM | NM |
| | | Inicial | Ch | Ch | M | M | G | G | Ch | Ch | M | M | G | G | Ch | M | G |
| | | | Aislados con microhábitat | | | | Con otras tallas con microhábitat | | | | | | Con otras tallas sin microhábitat | | | | |

Figura 8. Condición inicial y supervivencia (absoluta y relativa) de cangrejos de las tres tallas sometidos a un experimento en tres condiciones: aislados con microhábitats (experimental); con otras tallas, con microhábitats (control 1); y con otras tallas, sin microhábitats (control 2). Ch=chicos; M=medianos; G=grandes. Se indican además los cangrejos que mudaron (M), los que no mudaron (NM), los cangrejos vivos con caparazón duro () y los cangrejos que sufrieron canibalismo ().

Talla chica: en la primera repetición los cangrejos sobrevivientes (100%) no mudaron ni sufrieron canibalismo. En la segunda repetición, sobrevivieron tres cangrejos y mudaron dos que murieron por canibalismo.

Talla mediana: en la primera repetición dos cangrejos murieron por canibalismo, uno en forma blanda y otro en forma dura; sobrevivieron tres que no mudaron. En la segunda repetición, tres cangrejos murieron por canibalismo con el caparazón duro, y sobrevivieron dos cangrejos.

Talla grande: en la primera repetición, un cangrejo mudó y murió por canibalismo, y sobrevivieron cuatro que no mudaron; lo mismo sucedió en la segunda repetición.

III.2.2.2.3 En presencia de otras tallas, sin microhábitats;

Talla chica: cuatro cangrejos murieron con el caparazón duro; y sobrevivió un cangrejo.

Talla mediana: tres cangrejos murieron por canibalismo con el caparazón duro, y sobrevivieron dos.

Talla grande: hubo sobrevivencia del 100%.

III.2.2.3 Diagrama global.

La Tabla XVIII muestra los valores de porcentaje de muda, canibalismo sobre formas duras y formas blandas y sobrevivencia final, en relación con el gradiente de rigor ambiental configurado por las distintas combinaciones de presencia o ausencia de microhábitats.

Tabla XVIII.- Resultados del experimento de cangrejos de las tres tallas en tres condiciones: aislados con microhábitats (experimental); con otras tallas, con microhábitats (control 1); y con otras tallas, sin microhábitats (control 2). Se presentan datos sobre porcentaje de muda, canibalismo sobre cangrejos con caparazón duro y caparazón blando, y sobrevivencia final en cada una de las condiciones en las dos réplicas (R1 y R2). G.R. indica un gradiente de rigor de la condición más severa (+++), a la menos rigurosa (+).

| | | CHICOS | | | | | | MEDIANOS | | | | | | GRANDES | | | | | | | | | | | | |
|-------|--------------------------------|--------|-----|-------------|--------------|---------------|-----|----------|-----|-------------|--------------|---------------|----|---------|-----|-------------|--------------|---------------|----|-----|---|-----|-----|-----|----|----|
| | | % Muda | | Canibalismo | | Sobrev. final | | % Muda | | Canibalismo | | Sobrev. final | | % Muda | | Canibalismo | | Sobrev. final | | | | | | | | |
| | | R1 | R2 | Cap. duros | Cap. blandos | R1 | R2 | R1 | R2 | Cap. duros | Cap. blandos | R1 | R2 | R1 | R2 | Cap. duros | Cap. blandos | R1 | R2 | | | | | | | |
| G. R. | | R1 | R2 | R1 | R2 | R1 | R2 | R1 | R2 | R1 | R2 | R1 | R2 | R1 | R2 | R1 | R2 | R1 | R2 | | | | | | | |
| +++ | C/otras tallas; s/microhabitat | NM | - | 80 | - | NM | - | 20 | - | NM | - | 60 | - | NM | - | 40 | - | NM | - | 100 | - | | | | | |
| ++ | C/otras tallas; c/microhabitat | 0 | 40 | 0 | 0 | 0 | 100 | 100 | 60 | 20 | 0 | 20 | 60 | 100 | 0 | 60 | 40 | 20 | 20 | 0 | 0 | 100 | 100 | 80 | 80 | |
| + | Aislados; c/microhabitat | 60 | 100 | 0 | 0 | 67 | 0 | 60 | 100 | 60 | 40 | 0 | 0 | 67 | 100 | 60 | 60 | 0 | 40 | 0 | 0 | 0 | 100 | 100 | 60 | 60 |

III.2.2.3.1 Porcentaje de muda.

El porcentaje de mudas fue más alto donde el rigor fue menor, y nulo en condiciones de rigor extremo (hubo una relación inversa entre el gradiente de rigor y el porcentaje de muda).

En ausencia de otras tallas, con microhábitats disponibles, el mayor porcentaje de mudas fue para la talla chica (60-100%) seguido por la talla mediana (60-40%) y grande (0-40%). En presencia de otras tallas, con microhábitats disponibles, ninguna de las tres tallas presentó un porcentaje mayor del 40% de muda. En presencia de otras tallas, sin microhábitat, ninguna de las tres tallas mudó.

III.2.2.3.2 Canibalismo.

El canibalismo se dio tanto sobre formas duras como sobre formas blandas en las tallas chica y mediana, mientras que en la grande se dio sólo en las formas blandas. En la condición de menor rigor no hubo canibalismo sobre formas duras para ninguna talla.

Talla chica: el canibalismo sobre formas duras estuvo directamente relacionado con el gradiente de rigor (80% en presencia de otras tallas, sin microhábitats disponibles; 0% en las otras dos condiciones) mientras que estuvo inversamente relacionado con el gradiente de rigor en las formas blandas, aunque con variaciones muy pronunciadas entre una repetición y otra (0% en presencia de otras

tallas, sin microhábitats; 0-100% en presencia de otras tallas, con microhábitats; 0-67% en ausencia de otras tallas, con microhábitats).

Talla mediana: no hubo canibalismo en las formas duras en la condición menos rigurosa (0-0 %); en presencia de otras tallas, con microhábitats disponibles, varió entre las repeticiones (20-60%); en la condición más rigurosa, fue del 60%. El canibalismo en las formas blandas, en la condición menos rigurosa, varió entre 67-100%; en presencia de otras tallas, de 100-0%; y en la más rigurosa fue de 0%.

Talla grande: el canibalismo sobre formas blandas fue del 100% en todas las condiciones.

III.2.2.3.3 Supervivencia final.

La supervivencia final estuvo inversamente relacionada con el gradiente de rigor en las tallas chicas y medianas, mientras que en la grande no mostró una relación clara con el mismo. Las supervivencias menores se dieron en las tallas medianas. En la talla chica hubo una sobrevivencia de 20% en la condición más rigurosa y entre 60 y 100% en las otras dos condiciones. En la talla mediana, sobrevivió el 40% en la condición más rigurosa y entre 40 y 60% en las otras dos condiciones. En la talla grande, hubo 100% de sobrevivencia en la condición más rigurosa, 80% en la intermedia y entre 60 y 100% en la menos rigurosa.

III.2.2.4 Umbral crítico de la relación Porcentaje de

Muda Total-Sobrevivencia Individual.

La figura 9 relaciona la sobrevivencia de cangrejos mudados con el porcentaje de cangrejos mudados en el acuario correspondiente. Se observa que: 1) con un porcentaje de muda menor al 40% no hubo supervivencia; 2) cuando el porcentaje de cangrejos mudados osciló entre el 40 y el 60% la sobrevivencia de los mudados aumentó al 33%; 3) con un 100% de muda hubo un 100% de supervivencia.

III.2.3 Experimento No.3 Efecto relativo de la depredación y el canibalismo. (Tabla XIX).

Ho: El número de mudas, y la incidencia del canibalismo es independiente de la presencia de un depredador.

Ha: El número de mudas, y la incidencia del canibalismo no es independiente de la presencia de un depredador.

El número de mudas ocurridas en presencia del pulpo y las ocurridas en ausencia de éste, fueron prácticamente iguales (11 y 12, respectivamente).

El número de cangrejos consumidos con caparazón blando y duro fue marcadamente diferente en el experimental y en el control. De los cangrejos en forma blanda, 9 fueron consumidos en el control y ninguno en el experimental. De los cangrejos con caparazón duro, fueron consumidos 16 en

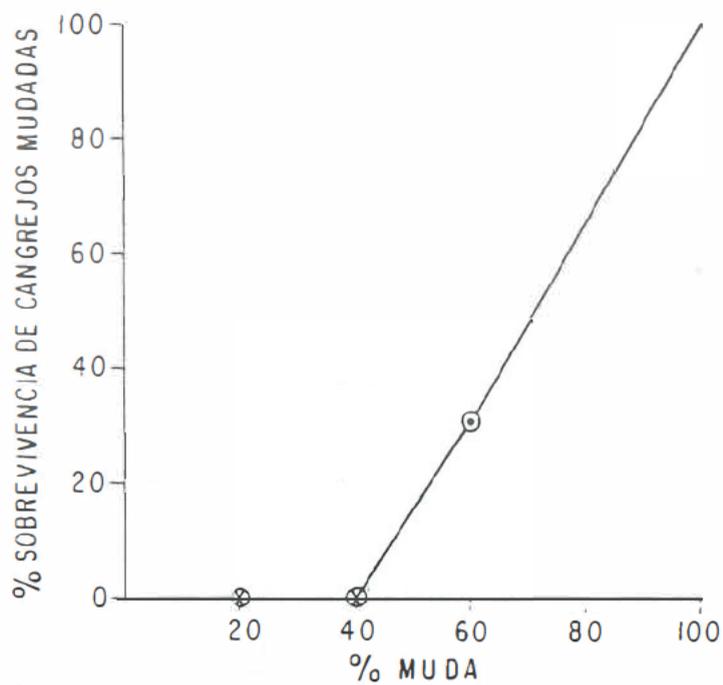


Figura 9. Porcentaje de cangrejos mudados que sobrevivieron, en relación con el porcentaje de cangrejos que mudaron en las tres tallas consideradas: Chica (·), Mediana (O), y grande (X).

Tabla XIX.- Resultados del experimento de cangrejos chicos, con disponibilidad de microhábitats, en dos condiciones: aislados (control); con un depredador (experimental).

| | Número inicial de cangrejos | Número de mudas | Número de cangrejos muertos en formas blandas | Número de cangrejos muertos en formas duras | Indeterminados | No. de muertes atribuibles a | | Número de cangrejos mudados que sobrevivieron | Número final de cangrejos sobrevivientes |
|---------------------|-----------------------------|-----------------|---|---|----------------|------------------------------|-------------|---|--|
| | | | | | | Canibalismo | Depredación | | |
| Experimento (pulpo) | 29 | 11 | 0 | 16 | 1 | 0-3 | 13 16 | 11 | 12 |
| Control | 29 | 12 | 9 | 3 | 1 | 12 | 0 | 3 | 16 |

el experimental y 3 en el control. En ambos hubo un caso en que no se pudo identificar la razón de la muerte porque faltaron los pedúnculos oculares. La sobrevivencia final fue cercana a la mitad en ambos estanques: 12 en el experimental y 16 en el control. El número de cangrejos mudados que sobrevivieron fue marcadamente desigual (11 en el experimental, 3 en el control).

Las 12 muertes ocurridas en el estanque control son atribuibles al canibalismo, mientras que las 16 ocurridas en el estanque experimental son atribuibles tanto al canibalismo como a la depredación. Dicha proporción (0-3 al canibalismo y 13-16 a la depredación) se calculó suponiendo que el canibalismo sobre las formas duras en el experimental no fue mayor a la ocurrida en el control.

El número total de muertes fue relativamente similar en el experimento y en el control (16 y 12 respectivamente), pero con desigual distribución de las causas. La mayor fuente de muertes en el experimental fue la depredación. La incidencia del canibalismo fue marcadamente desigual en el experimental y en el control (0-3 y 12, respectivamente).

La prueba G bifactorial indicó diferencias significativas entre los dos estanques en el número de mudas, número de muertes en formas duras, y número de muertes en formas blandas. La hipótesis nula de independencia fue rechazada

con un nivel de significancia del 5%, ($G = 13.18$) (Tabla XX). Dada la significancia de la prueba, se procedió a una comparación de cada una de las variables analizadas. Esta prueba de un factor del mismo estadístico, rechazó en todos los casos la hipótesis nula, con excepción del número de mudas, mostrando que sólo el número de mudas fue independiente de la presencia del pulpo mientras que el número de muertes sobre ambas formas fue dependiente de la presencia de éste (Tabla XX).

III.2.4 Experimento No.4 (Observacional) Utilización de los diversos microhábitats por los cangrejos de diferentes tamaños en presencia de un depredador y de una amenaza externa diferente del depredador.

Ho: El uso del espacio por parte de las diferentes tallas frente a una amenaza externa es independiente de la experiencia individual con riesgos inmediatos.

Ha: El uso del espacio por parte de las diferentes tallas frente a una amenaza externa no es independiente de la experiencia individual con riesgos inmediatos.

III.2.4.1 Uso del espacio frente a un riesgo inmediato y sin riesgo inmediato. (Tablas XXI y XXII).

Tabla, XX.- Resultados de la aplicación de la prueba G (bifactorial y unifactorial) a los datos del experimento presentado en la tabla XIX para poner a prueba la independencia entre número de cangrejos mudados, número de cangrejos muertos con el caparazón duro, y el número de cangrejos muertos con el caparazón blando, en el experimental y en el control.

| | Experimento (pulpo) | Control | Valor G 3 g.l. | Valor G 1 g.l. |
|---|------------------------|---------|-------------------|-------------------|
| Número de mudas | 11 | 12 | 17.01 * | 0.043 N.S. |
| No. de cangrejos muertos con caparazón duro | 12 | 3 | | 5.782 ** |
| No. de cangrejos muertos con caparazón blando | 0 | 9 | | 7.36 *** |
| No. de cangrejos mudados que sobrevivieron | 11 | 3 | | 4.86 * |

Tabla XXI.- Resultados del experimento de ocupación de microhábitats antes (A) y después (D) de una amenaza externa por parte de cangrejos de las tres tallas sin riesgo inmediato (ausencia de depredador).

| | | DIA 1 | | DIA 2 | | DIA 3 | | DIA 4 | | DIA 5 | | DIA 6 | | DIA 7 | | Totales | |
|--------------------------------------|----|-------|---|-------|---|-------|---|-------|---|-------|---|-------|---|-------|---|---------|----|
| | | A | D | A | D | A | D | A | D | A | D | A | D | A | D | A | D |
| Grietas | G | 2 | 3 | 3 | 4 | 1 | 2 | 3 | 4 | 2 | 2 | 2 | 3 | 2 | 4 | 15 | 22 |
| | M | 3 | 4 | 2 | 4 | 2 | 3 | 3 | 5 | 4 | 5 | 4 | 4 | 3 | 3 | 21 | 28 |
| | CH | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 3 | 3 | 1 | 1 | 2 | 2 | 1 | 1 | 10 | 10 |
| Bordes o inters. de mejillones | G | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 3 | 1 | 2 | 1 | 2 | 0 | 2 | 1 | 2 | 3 | 13 |
| | M | 2 | 3 | 2 | 3 | 3 | 3 | 1 | 1 | 1 | 2 | 0 | 2 | 0 | 2 | 9 | 17 |
| | CH | 3 | 3 | 3 | 3 | 5 | 5 | 4 | 4 | 4 | 4 | 3 | 3 | 4 | 4 | 26 | 26 |
| Bordes o inters. de colonias | G | 0 | 1 | 2 | 2 | 0 | 1 | 0 | 0 | 2 | 2 | 1 | 1 | 0 | 0 | 5 | 7 |
| | M | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 3 | 3 |
| | CH | 6 | 6 | 6 | 6 | 4 | 4 | 4 | 4 | 5 | 5 | 5 | 5 | 6 | 6 | 36 | 36 |
| Borde del estanque | G | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | M | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | CH | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Zona de tránsito | G | 4 | 0 | 0 | 0 | 5 | 0 | 2 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 2 | 0 | 15 | 0 |
| | M | 2 | 0 | 3 | 0 | 1 | 0 | 3 | 0 | 2 | 0 | 2 | 0 | 1 | 0 | 14 | 0 |
| | CH | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Zona de alimentación | G | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | 1 | 0 | 4 | 0 |
| | M | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 |
| | CH | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 5 | 5 |
| Número de cadáveres | G | 0 | | 0 | | 0 | | 0 | | 0 | | 0 | | 0 | | 0 | |
| | M | 0 | | 0 | | 0 | | 0 | | 0 | | 1 | | 0 | | 1 | |
| | CH | 0 | | 0 | | 0 | | 0 | | 0 | | 0 | | 0 | | 0 | |
| Totales | G | 6 | | 6 | | 6 | | 6 | | 6 | | 6 | | 5 | | 42 | |
| | M | 7 | | 7 | | 7 | | 7 | | 7 | | 7 | | 6 | | 48 | |
| | CH | 11 | | 11 | | 11 | | 11 | | 11 | | 11 | | 11 | | 77 | |

Tabla XXII.- Resultados del experimento de ocupación de microhábitats antes (A) y después (D) de una amenaza externa por parte de cangrejos de las tres tallas con riesgo inmediato (presencia de depredador).

| | | DIA 1 | | DIA 2 | | DIA 3 | | DIA 4 | | DIA 5 | | DIA 6 | | DIA 7 | | Totales | |
|--------------------------------------|----|-------|---|-------|---|-------|---|-------|---|-------|---|-------|---|-------|---|---------|----|
| | | A | D | A | D | A | D | A | D | A | D | A | D | A | D | A | D |
| Grietas | G | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | - | - | - | - | - | - | 1 | 1 |
| | M | 1 | 1 | 0 | 0 | 2 | 2 | 3 | 3 | 2 | 2 | 3 | 3 | 2 | 2 | 13 | 13 |
| | CH | 1 | 1 | 2 | 2 | 3 | 3 | 2 | 2 | 4 | 4 | 3 | 3 | 3 | 3 | 18 | 18 |
| Bordes o inters. de mejillones | G | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | - | - | - | - | - | - | 1 | 1 |
| | M | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 2 | 3 | 3 | 2 | 2 | 1 | 1 | 0 | 0 | 8 | 8 |
| | CH | 4 | 4 | 5 | 5 | 5 | 5 | 4 | 4 | 1 | 1 | 2 | 2 | 2 | 2 | 23 | 23 |
| Bordes o inters. de colonias | G | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | - | - | - | - | - | 1 | 1 |
| | M | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 3 | 0 | 0 | 1 | 0 | - | - | - | - | 1 | 1 |
| | CH | 6 | 6 | 3 | 3 | 2 | 2 | 2 | 2 | 3 | 3 | 3 | 3 | 3 | 3 | 22 | 22 |
| Borde del estanque | G | 6 | 6 | 4 | 4 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 10 | 10 |
| | M | 6 | 6 | 7 | 7 | 3 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 16 | 16 |
| | CH | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Zona de tránsito | G | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | M | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | CH | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Zona de alimentación | G | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | - | - | - | - | - | - | 0 | 0 |
| | M | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | - | - | - | - | - | - | 0 | 0 |
| | CH | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 2 | 2 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 5 | 5 |
| Número de cadáveres | G | 0 | | 2 | | 2 | | 1 | | 1 | | - | | - | | 6 | |
| | M | 0 | | 0 | | 0 | | 1 | | 1 | | 1 | | 2 | | 5 | |
| | CH | 0 | | 0 | | 0 | | 1 | | 1 | | 1 | | 0 | | 3 | |
| Totales | G | 6 | | 4 | | 2 | | 1 | | 0 | | - | | - | | 13 | |
| | M | 7 | | 7 | | 7 | | 6 | | 5 | | 4 | | 2 | | 38 | |
| | CH | 11 | | 11 | | 11 | | 10 | | 9 | | 8 | | 8 | | 68 | |

Las principales diferencias se notaron en la talla grande y mediana, mientras que la talla chica casi no mostró cambios en presencia (experimento) y ausencia (control) del pulpo. En el estanque experimental el borde del estanque fue ocupado prácticamente por todos los ejemplares de talla grande y mediana, mientras que en el control no hubo ningún cangrejo refugiado en este microhábitat: dos grandes y tres medianos se refugiaron en grietas y dos medianos en bordes de mejillones. El resto (cuatro grandes, dos medianos) se desplazó por la zona de tránsito.

Ningún cangrejo fue observado desplazándose en la zona de tránsito en presencia del pulpo, mientras que en ausencia del pulpo se observaron cuatro grandes y dos medianos.

Las tallas chicas utilizaron las grietas, los mejillones y las colonias, en ambas situaciones, casi sin diferencias entre una y otra. En grietas, uno en el experimental y uno en el control; en mejillones, cuatro en el experimental y tres en el control; en colonias, seis en el experimental y seis en el control (Tablas XXI Y XXII).

III.2.4.2 Uso del espacio frente a una amenaza externa con y sin experiencia con riesgos inmediatos.

III.2.4.2.1 Resultados del experimento (Tabla XXI y XXII).

Talla grande: En el experimental (con experiencia de riesgo inmediato) no modificaron su comportamiento en el uso del espacio, en ningún día, después de la amenaza externa.

En el estanque control (sin experiencia de riesgo inmediato) después de la amenaza externa los cangrejos que se encontraban en grietas o en los bordes de mejillones y de colonias no modificaron la ocupación de los mismos, pero los que se encontraban en la zona de tránsito o en la de alimentación pasaron a ocupar grietas y bordes de mejillón.

Talla mediana: en el estanque experimental, y únicamente en el tercer día, los que se encontraban en el borde del estanque pasaron al borde de colonias.

Estanque control. Ocurrió de igual forma que en la talla mayor.

Talla chica: No modificaron su comportamiento en el uso del espacio después de la amenaza externa ni en el experimento ni en el control.

III.2.4.2.2 Observaciones sobre el comportamiento del depredador y el comportamiento de la presa (experimento de

uso del espacio frente a un riesgo inmediato) (Tabla XXII).

El pulpo depredó inicialmente a los cangrejos que se encontraban concentrados en el borde del estanque, comenzando con la talla grande. En la noche del primero al segundo día devoró dos cangrejos de talla grande; al tercer día, depredó otros dos cangrejos grandes, y comenzó una dieta mixta de mejillones y cangrejos, no obstante que en el segundo y tercer día hubo un cangrejo de talla chica en la zona de alimentación. En el cuarto día los cangrejos grandes y medianos habían abandonado el borde del estanque, y el pulpo comenzó a buscar cangrejos en los microhábitats y consumió uno de cada talla, a pesar de que un cangrejo de talla chica se encontraba en la zona de alimentación. Al quinto día, el último cangrejo grande fué consumido, ese fue el último día en que se observó un cangrejo de la talla chica en la zona de alimentación. En el sexto día el pulpo devoró un cangrejo mediano y uno chico, y el séptimo día, dos cangrejos medianos (ninguno de talla chica).

El resultado de la repetición de este experimento no fue el esperado ya que el pulpo colocado resultó una hembra ovígera que depositó los huevos en el sustrato rocoso del estanque. Probablemente debido al cuidado que provee a sus huevos, este pulpo no presentó rondas de salida, ni se comió a ningún cangrejo observándose que en su presencia

los cangrejos utilizaron los refugios en modo semejante al del estanque control.

IV. DISCUSION

Uno de los objetivos originalmente formulados en este trabajo se refería a la ocupación diferencial de los tres microhábitats naturales por parte de las diferentes tallas de *Pachygrapsus crassipes*, y al comportamiento temporal de esta distribución.

En los tres microhábitats estudiados se confirmó una diferencia significativa en cuanto al tamaño del cangrejo. Sin embargo, la segregación de tamaños por hábitat no fue tan tajante como se había creído en base a estudios anteriores (Montiel et al., 1984) sino que mostró un rango de tallas ampliamente traslapadas tanto entre colonias y mejillones (3.5 - 7.9mm) como entre mejillones y grietas (11.6 - 19.0 mm). Este último traslazo había sido señalado por Correa et al., en 1986 (Escofet, com.pers.).

El presente estudio muestra por primera vez que las densidades de la población de *P. crassipes* en los tres microhábitats están relacionadas en el tiempo. Esto, aunado al amplio traslazo observado, conforma una dinámica más compleja entre los tres segmentos. La relación entre colonias y mejillones aparece muy diferente de lo que previamente se había hipotetizado, pues los mantos de mejillones pueden albergar todas las tallas que se

encuentren en colonias, y como lo inverso no sucede, las camas de mejillón serían un hábitat crítico que resultaría más seguro, ya que al proveer albergue prácticamente desde el inicio de la fase bentónica hasta que están en condiciones de ocupar las grietas, evitaría la búsqueda de un hábitat de tamaño intermedio.

Las colonias de *P. californica* aparecen entonces no tanto como un hábitat específico de las tallas menores sino como una extensión que simplemente amplía la capacidad de albergar las tallas pequeñas, en la medida en que el hábitat de mejillones se encuentre saturado. Esto se muestra en el comportamiento de la abundancia de las tallas menores en los dos microhábitats, donde las mayores densidades en mejillones corresponden a disminuciones en las colonias. La saturación del hábitat de mejillones, a su vez, puede obligar a una salida temprana de los cangrejos cercanos al límite de tamaño propio de ese hábitat, como lo muestra el haber encontrado en grietas, cangrejos de tallas que todavía podían albergarse en mejillones.

La diversidad de microhábitats desempeña una función determinante en la estructura poblacional de *P. crassipes*. La segregación espacial de segmentos poblacionales ya sea por estructuras de tallas o por edades, ha sido observada en la naturaleza por varios autores. La población de *Littorina rudis* (Gastropoda:Prosobranchia) presenta una distribución por tamaños de acuerdo a la heterogeneidad

espacial en el sustrato, donde los juveniles se encuentran en conchas vacías de *Balanus* y los de mayor tamaño en las hendiduras (Emson y Faller-Fritsch 1976). La estructura de tamaños del caracol *Nucella lapillus* esta relacionada a la exposición del oleaje: en costas expuestas dominaban adultos pequeños con algunos juveniles; en costas intermedias, dominaban adultos de mayor tamaño y juveniles, y en costas protegidas únicamente adultos de tamaño mayor (Etter, 1989). Los resultados del presente estudio se acercan mucho a lo encontrado por Emson et al. (op. cit.), en el sentido de relacionar tallas individuales con tamaño de refugio.

La distribución documentada en campo no permite, sin embargo, establecer claramente las razones de la segregación y el papel relativo de las limitantes físicas de cada talla (su tamaño) y el efecto de otras tallas (competencia).

El experimento de la ocupación de los distintos microhábitats en presencia de congéneres de todas las tallas o en situaciones de aislamiento de una sola talla, sugiere que la ocupación diferencial de microhábitats documentada en campo responde a un efecto doble de limitantes físicas y competencia intraespecífica.

Los resultados son muy nítidos en el caso de la talla chica, que pasó de utilizar los tres microhábitats de manera homogénea estando solos, a confinarse en dos de ellos (intersticios de mejillones y colonias de *Phragmatopoma*) en presencia de otras tallas. Los resultados de este experimento sugieren que la talla chica no está limitada por su tamaño para distribuirse en los diversos microhábitats, sino por la presencia de congéneres. Estos resultados son coincidentes con lo encontrado por Sih (1982) en que los juveniles del insecto acuático *Notonecta hoffmanni* en presencia de los adultos se confinaron hacia las orillas de la poza como una forma de aliviar el canibalismo, mientras que en ausencia de ellos ocuparon la parte central.

La talla chica parecería haber recibido presión únicamente por parte de la talla grande en la situación de coexistencia de las tres tallas. Esto se respaldaría en el hecho de que la talla chica disminuyó considerablemente la ocupación de grietas, y la talla grande la aumentó. Los medianos quedarían descartados de haber ejercido presión sobre los chicos, porque también disminuyeron.

Estos resultados son extrapolables a una condición documentada en campo en la zona de estudio, y permiten captar los efectos biológicos profundos de la disponibilidad de microhábitats: en la zona rocosa de Punta

Morro, donde no se desarrollan mantos de mejillón y la heterogeneidad espacial se reduce a grietas y colonias de poliquetos, se observaron hembras ovígeras de 7.00 mm, mientras que en Punta Papagayo donde sí existen camas de mejillón, la talla menor de las hembras ovígeras fue de 20 mm. Esto sugiere que en el primer escenario existe confinamiento por presión de congéneres y/o por simplificación de heterogeneidad espacial, lo que impone condiciones rigurosas a la población de *Pachygrapsus crassipes*, y esto provocaría un adelanto de la talla de la primera reproducción.

En el caso de las tallas mayores, el hecho de no haber ocupado nunca los hábitats más pequeños indica una limitante física irreversible, y esto obviamente disminuye la presión competitiva en los hábitats de tamaño pequeño de intersticio. La ocupación de hábitats no considerados originalmente en el experimento (grietas secundarias y tubo de aereación) que fueron un producto lateral de la configuración mecánica del diseño del acuario, permiten visualizar la importancia de hábitats alternativos (que en campo estarían representados por grietas de menor tamaño, o bordes de la cama de mejillón) y que en la biología de los cangrejos representarían modos de aliviar la presión competitiva entre individuos de las tallas mayores.

Dentro de las tallas mayores la situación parecería un juego de presiones mutuas, donde el efecto se ramifica en los distintos microhábitats. Los medianos parecerían haber ejercido una presión sobre los grandes, porque estos últimos aumentaron la ocupación de los tubos de aereación en presencia de otras tallas, pero el efecto de este aumento no se notó en este hábitat, sino en las grietas secundarias laterales al mejillón, donde los grandes disminuyeron la ocupación en presencia de los medianos. El efecto de la presión ejercida por congéneres es mayor para los medianos, que de mostrar preferencia por un microhábitat al estar solos, pasaron a homogeneizar la ocupación de los microhábitats en el control.

Una vez documentado la existencia de un uso diferencial de microhábitats, y el modo en que la presencia de otras tallas puede modificar este uso, se imponen preguntas como: cuáles serían las consecuencias de la falta de esos microhábitats?. Nuevamente, esta es una pregunta que sólo se puede responder experimentalmente en el laboratorio.

En los tres experimentos que exploraron específicamente la vulnerabilidad, se observó que ciertas circunstancias externas al individuo (tales como la presencia de congéneres de la misma o de diferentes tallas y la disponibilidad o no de refugios) pueden ser percibidos como

un riesgo, y que este riesgo afecta procesos vitales tales como la muda.

La muda es un proceso dual que a mediano plazo provee al individuo capacidades que con el tamaño se adquieren. Estas capacidades son fisiológicas (mayor resistencia a la desecación) y mecánicas (mayor capacidad de agresión en los encuentros antagónicos para obtención de refugios). Sin embargo, en lo inmediato, la muda coloca al individuo en una circunstancia de vulnerabilidad.

El experimento número dos fué claro en mostrar que, dependiendo de las circunstancias externas, la percepción de riesgo se traduce en un cierto grado de control del proceso de muda. De este modo, la total falta de muda se dio en el escenario de mayor rigor, con 0% de muda para las tres tallas.

En las tallas chicas y medianas, el porcentaje de muda tuvo una total correspondencia con el gradiente de rigor. En la talla grande no hubo correspondencia tan clara con el gradiente de rigor, resaltando mas bien la variabilidad entre las repeticiones.

Algunos casos de variabilidad entre las repeticiones pueden ser explicadas por circunstancias extemporaneas ajenas al experimento.

Caso 1: en la primera repetición del experimento con

talla grande aislada, con microhábitats disponibles, los cangrejos estuvieron apareándose durante dos días consecutivos, lo cual configuraría un dilema tricotómico (crecer, ser depredados, o aparearse) más que la dicotomía buscada en el experimento. Tal resultado sugiere que el apareamiento se prefiere a cualquier otra alternativa. Aunque Hiatt (1948) señala la infrecuencia con que es posible ver el apareamiento, sobre todo en condiciones controladas.

Caso 2: en la segunda repetición del experimento con tallas chicas, en presencia de otras tallas y con microhábitats disponibles, se utilizaron cangrejos colectados en Punta Morro, donde se registraron hembras ovígeras de tallas muy pequeñas. Posiblemente las hembras utilizadas estaban fertilizadas, y en un estado fisiológico de incubación que inhibieron la muda.

Las diferencias encontradas entre el canibalismo sobre formas duras y blandas muestran claramente una relación con el tamaño de los cangrejos, el peso relativo de vulnerabilidad por tamaño, la vulnerabilidad por muda en cada una de las tallas, y el efecto que sobre esa relación puede tener la presencia o ausencia de una seguridad externa (refugios).

La predicción de lógica simple de que el mayor tamaño va previniendo el ataque por congéneres queda limitada por los

resultados de los experimentos con las tallas mayores. El hecho de que ningún cangrejo de la talla mayor haya sufrido canibalismo encontrándose en estado duro, y que todos los casos de canibalismo se hayan dado sobre ejemplares mudados, muestra que la máxima protección se logra en una combinación óptima de tamaño y dureza del caparazón. Esto queda corroborado porque los ejemplares de la misma talla fueron vulnerables estando mudados. Es interesante notar que esa vulnerabilidad persistió aún en condiciones de refugios.

En la talla chica, en el otro extremo, el experimento mostró una gran vulnerabilidad en ambas condiciones, lo cual también coincidiría con una predicción de lógica simple: a la vulnerabilidad propia del tamaño pequeño se le suma la que afecta a cualquier talla al experimentar muda. Sin embargo, el hecho de que el canibalismo haya sido mayor en la condición más rigurosa, sin microhábitats disponibles (de hecho, el canibalismo sobre formas duras ocurrió únicamente en la condición más rigurosa) indican que esa alta vulnerabilidad de las tallas más chicas puede ser marcadamente aliviada por los refugios, y habla también de su habilidad para aprovecharlos.

Los resultados en la talla mediana fueron contraintuitivos, puesto que, en valores absolutos, ocurrió mayor canibalismo en las formas duras que en las formas

mudadas. Esto pondría a la talla mediana como la más vulnerable de las tres, lo cual coincide con lo observado por Robles (1989).

Un resultado no previsto en el experimento (la sobrevivencia diferencial de los cangrejos mudados según el porcentaje de individuos mudados en cada caso), indica que aún en condiciones ideales (ausencia de otras tallas; presencia de refugios) la muda constituye un riesgo, y que éste puede disminuirse desarrollando ciertas estrategias. El sincronismo de la muda encontrado en este trabajo es una de estas estrategias. Los resultados de laboratorio son coincidentes con observaciones de campo en la zona de Punta Papagayo en agosto de 1987, en que se encontraron cangrejos de diferentes tallas mudando simultáneamente en pozas de mareas. Este comportamiento también ha sido registrado en crustáceos estomatópodos, que disminuyen el riesgo transitorio de la presencia de conespecíficos sincronizando la muda (Reaka, 1976). El proceso registrado correspondería con los principios básicos de la ecología de consumo (Curio, 1976) donde la depredación de los "diferentes" (en este caso, los cangrejos mudados) disminuye a medida que su proporción aumenta; o sea, entre mayor es el contraste de los "diferentes" con el resto, más fácil es detectarlos y consumirlos.

Una vez visualizado el efecto que tiene al interior de la

población la presencia de congéneres, fue necesario incorporar una nueva condición de riesgo que existe en la naturaleza, que es, la presencia de depredadores. La pregunta en este caso giraba en torno al modo en que la presencia de un riesgo externo de orden mayor podía influir en las relaciones intraespecíficas de competencia.

El depredador no influyó en incrementar o disminuir el número de mudas con respecto al estanque testigo, pero influyó en la supervivencia de las formas blandas (no hubo canibalismo sobre formas blandas en presencia de un depredador).

El experimento correspondiente ilustra como el depredador puede regular (disminuir o nulificar) los efectos del canibalismo sobre formas blandas. Robles (1989), registró para diferentes tallas de esta misma especie de cangrejo, un menor número de encuentros agresivos en presencia de un depredador (15%) versus 85% en ausencia de este.

Esto explicaría parcialmente cómo la presencia de un depredador alivia el canibalismo sobre formas duras, particularmente en la talla mediana, ya que en la talla grande aparentemente no hubo canibalismo en las formas duras (Experimento Anterior). En este sentido, los principios clásicos del sistema depredador-presa, tomarían otros matices, al "beneficiar" el depredador a los cangrejos que se encuentran vulnerables a sus mismos congéneres.

En condiciones complejas de presión externa, sin embargo, las respuestas frente a un depredador pueden aún complicarse, como lo muestran los resultados del experimento con dos riesgos: uno inmediato (el depredador colocado en el mismo plano de los cangrejos) y otro externo (simulación de un depredador en diferente plano, como podría ser una ave).

El que haya cambiado el uso del espacio frente a un riesgo inmediato sólo en las tallas grandes y mediana sugiere que estas dos tallas serían las más vulnerables a la depredación por el pulpo. Esto resulta coherente con el significado de recompensa calórica que implica una presa de mayor tamaño, lo que se refuerza con el hecho de que los grandes fueron consumidos antes que los medianos.

Esta parte de resultados coincide con los antecedentes de que un depredador puede afectar solamente o en mayor grado ciertos segmentos de una población. Werner et al. (1983), encuentran que la lobina *Micropterus salmoides* depreda sobre las tallas más pequeñas del pez *Lepomis macrochirus*, por lo que ésta modifica la utilización del espacio según se encuentre o no presente la lobina: se confinan a las macrofitas en presencia del depredador y utiliza libremente el hábitat en ausencia del mismo. Un caso similar es reportado por Stein y Magnuson, (1976): la mortalidad del

langostino *Orconectes propinquus* en presencia del pez *Lepomis macrochirus* estuvo inversamente relacionado con la talla, mostrándose experimentalmente que sólo los juveniles con alto riesgo a la depredación modifican su distribución en presencia del depredador, escogiendo sustratos de granos más grandes.

En el experimento aquí reseñado, acerca de la conducta de los grandes y medianos en presencia y ausencia del pulpo presenta, sin embargo, aspectos contradictorios. Resulta coherente que no haya habido desplazamiento por la zona de tránsito en presencia del pulpo, pero el confinamiento en el borde del estanque no parece haber constituido una defensa efectiva, ya que no impidió la depredación.

El comportamiento del grupo de medianos y grandes refugiados en el borde del estanque coincide con las observaciones de Robles (op. cit.) sobre agrupaciones de cangrejos medianos y grandes, utilizando grietas comunales. En tales casos aparentemente la protección no proviene del refugio sino del grupo, lo cual parece haber sido cierto en el caso aquí presentado, al menos para los medianos. La idea de la protección dada por el grupo se refuerza considerando que una vez que el grupo disminuyó su densidad, luego de tres días de depredación sistemática sobre los grandes, los restantes deshicieron el grupo y se albergaron en los refugios individuales.

La formación de grupos como defensa antidepredatoria o para reducir el riesgo a la depredación está ampliamente documentada en diferentes taxas (Curio, 1976; Stein, 1979; Purves y Orians, 1983; Endler, 1986; Helfman, 1986; Turchin y Kareiva, 1989). Treherne y Foster (1982) mencionan que en grandes grupos de insectos la señal de alarma individual aumenta, que los individuos responden rápidamente durante la aproximación de un depredador y no se dispersan, pero mantienen un alto nivel de confusión dentro de la agregación. En pequeños grupos, los individuos no están tan alerta, y responden solamente cuando el depredador se aproxima muy cerca; entonces ellos rápida y sincronizadamente se dispersan. En los experimentos los asaltos del depredador hacia la presa fueron nocturnos, pero en una ocasión en que el depredador dio una ronda durante el día, se observó disolución del grupo en rápida huida. Tal respuesta antidepredatoria no fué eficaz, porque no impidió la depredación. Tal resultado puede explicarse en parte por la agudeza visual del depredador o también por lo que Stein y Magnuson, (1976) mencionan como los límites de la capacidad de escape de la presa impuestos físicamente por el entorno del estanque.

En este experimento, las respuestas de los cangrejos, al igual que todas las reseñadas anteriormente, fueron de tipo conductual (Sih, 1985; Werner, 1990). Se distinguieron dos variantes en los cangrejos grandes y medianos: la

inmovilización en presencia del pulpo, y la huída frente a una amenaza externa. Sin embargo, cuando los cangrejos se enfrentaban con ambos factores simultáneamente (presencia del pulpo y amenaza externa) la respuesta fue la inmovilización. Esto sugiere que evaluaron la amenaza externa como menos peligrosa (los depredadores bentónicos, en este caso el pulpo, se reconocieron como un mayor peligro que los "depredadores" aéreos, simulados por la amenaza externa).

La respuesta diferencial de una misma presa frente a diferentes depredadores es un hecho reconocido; el modo de escape puede variar con las especies de depredadores (Curio 1976). Aunque la experimentación con más de un depredador es relativamente nueva, Kneib (1988), Martin, et al. (1989) y Fauth (1990) mencionan que se pueden esperar diferentes tipos de respuesta por parte de las presas ante diferentes depredadores, tanto si se presentan juntos como por separado. Huang y Sih (1990) señalan que, idealmente, también son importantes los estudios de dos especies que no compiten pero que comparten un mismo depredador.

La interacción entre el pulpo y los cangrejos es además complicada por el hecho de que el pulpo no solamente depredó sobre los cangrejos, sino también "compitió" con ellos al depredar sobre los mejillones, que son microhábitat y alimento de *Pachygrapsus crassipes*. Un caso

similar es el encontrado por Werner y Hall, (1988) en que la interacción predador-presa se complica por el hecho que el depredador no solo depreda sobre sino además compite por el alimento con su presa: durante la ontogenia, la lobina pasa de alimentarse sobre zooplancton a alimentarse de invertebrados y después sobre peces. Cuando se alimenta sobre invertebrados exhibe un considerable traslapo con la dieta de su presa, *Lepomis macrochirus* que puede resultar en sustanciales efectos competitivos entre ellos.

La utilización de diferentes microhábitats por parte de *Pachygrapsus crassipes* a lo largo de su desarrollo ontogénico es un hecho comprobable en el intermareal rocoso semiexpuesto al oleaje de la zona de Ensenada. El hecho de que dos de los microhábitats sean de origen biológico (*Phragmatopoma californica* y *Mytilus* sp.) hace particularmente interesante este fenómeno, ya que del resultado de este estudio se visualiza claramente la influencia de los refugios en la biología y comportamiento de la especie.

Los refugios se relaciona directamente con un alivio de la presión competitiva e intraespecífica (experimento No. 1); pueden incidir en procesos vitales, como el de la muda (experimento No.2); pero también pueden perder parcialmente su valor en situaciones complejas de riesgo (experimento No. 3 y 4).

Las circunstancias y escenarios explorados en este trabajo son similares a los que posiblemente enfrenten muchos organismos bentónicos con un ciclo de vida complejo, como la langosta, el abulón, algunos caracoles y otros cangrejos. Como muchos de estos recursos tienen importancia comercial se considera que los resultados aquí presentados pueden aportar al conocimiento biológico y manejo de los mismos.

V. CONCLUSIONES

1) La diversidad de microhábitats desempeña una función determinante en la estructura poblacional de *P. crassipes* y es un importante regulador de procesos individuales como la muda, y de relaciones intra e interespecíficas.

2) Las tallas promedio de los organismos albergados en cada microhábitat son significativamente diferentes aunque con amplios traslapos. El uso de los tres microhábitats esta secuencialmente relacionado en el tiempo. La presencia de los tres microhábitats evita la saturación de los mismos en los rangos de traslapo.

3) La ocupación diferencial de microhábitats en campo responde a un efecto doble de limitantes físicas y competencia intraespecífica.

4) La talla chica no esta limitada por su tamaño para distribuirse en los diversos microhábitats, sino por la presencia de congéneres. Las tallas mediana y grande estan limitadas físicamente por su tamaño y por la presencia de congéneres. El efecto de la presión ejercida por congéneres es mayor para los cangrejos medianos, por estar físicamente excluida de los refugios pequeños y tener que compartir el microhábitat de los cangrejos de talla mayor.

5) Los mantos de mejillón son un hábitat crítico, porque pueden albergar individuos desde el inicio de la fase bentónica hasta los últimos juveniles, y evitan al menos un paso en la búsqueda de un nuevo hábitat.

6) El canibalismo es independiente de la etapa del ciclo de intermuda y depende más de la vulnerabilidad por tamaño, y del gradiente de rigor ambiental dado por presencia ó ausencia de refugios.

6.1) Las tallas grandes fueron vulnerables únicamente cuando han mudado, aún en condiciones de buenos refugios.

6.2) Las tallas chicas fueron vulnerables tanto estando mudados como con el caparazón duro. La ausencia de refugios aumenta la vulnerabilidad de las formas duras.

6.3) Las tallas medianas fueron las más vulnerables (canibalismo sobre ambas formas; mayor canibalismo sobre las formas duras).

7) La percepción de riesgo se traduce en un cierto grado de control del proceso de muda: ausencia total de mudas en el escenario de mayor rigor (sin refugios; presencia de congéneres. La sincronía al mudar se visualiza como un mecanismo para amortiguar el riesgo de canibalismo asociado con la muda.

8) La presencia de un depredador tiene efectos negativos directos al consumir las presas y un efecto positivo

indirecto al disminuir el canibalismo.

9) La respuesta antidepredatoria depende de los tipos de depredador presentes; en simultaneidad de depredadores de diferente tipo, los depredadores bentónicos se evalúan como más importantes que los depredadores aéreos simulados.

LITERATURA CITADA

- Arias-González, J.E. 1986. Microhábitat artificiales: estudio preliminar de su utilización en el manejo de la zona costera. Tesis de Maestría. CICESE, Ensenada, B.C.
- Bonfil-Sanders, R. 1983. Los crustáceos braquiuros de Bahía Todos Santos, B.C. México: Sistemática, Distribución y Notas Ecológicas. Tesis de Licenciatura. Escuela Superior de Ciencias Marinas, Ensenada, B.C.
- Burnett, L.E. and B.R. McMahon. 1987. Gas exchange, hemolymph acid-base status, and the role of branchial water stores during air exposure in three littoral crab species. *Physiol zool.*, Vol. 60, no.1:27-36.
- Caddy, J.F. and G.D. Sharp. 1986. An ecological framework for marine fishery investigations. FAO Fish.Tech.Pap., (283):1-23.
- Carrasco, G., R. Soto, S. Franco y A. Escofet 1984. Preferencia alimentaria en *Pachygrapsus crassipes* (Brachyura, Grapsidae): bases químicas y efecto modelador sobre la comunidad. V Symposium de Biología Marina (La Paz, B.C.S.).
- Curio, E. 1976. The ethology of predation. Springer-Verlag, Berlin, Germany.
- Dahl, A.L. 1973. Surface area in ecological analysis: quantification of benthic coral-reef algae. 1973. *Marine Biology*, 23: 239-249.
- Emson, R.H. and R.J. Faller-Fritsch. 1976. An experimental investigation into the effect of crevice availability on abundance and size-structure in a population of *Littorina rudis* (Maton): Gastropoda: Prosobranchia. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, Vol. 23: 285-297.
- Endler, J.A. 1986. Defense against predators. En *Predator-prey relationships. Perspectives and approaches from the study of lower vertebrates.* Editado por Martin E. Feder and George V. Lauder. The University of Chicago Press, p. 109-134.

- Etter, R.J. 1989. Life history variation in the intertidal snail *Nucella lapillus* across a wave-exposure gradient. *Ecology*, 70 (6): 1857-1876.
- Fauth, J.E. 1990. Interactive effects of predators and early larval dynamics of the treefrog *Hyla chrysoscelis*. *Ecology*, 71 (4): 1609-1616.
- Fox, L.R. 1975. Cannibalism in natural populations. *Annual Review of Ecology and Systematics* 6: 87-106.
- Fraser, D.F. and R.D. Cerri. 1982. Experimental evaluation of predator-prey relationships in a patchy environment: consequences for habitat use patterns in minnows. *Ecology*, 63 (2): 307-313.
- García-Pámanes y Chee-Barragan, 1976. Ecología de la zona de entremareas de la Bahía de Todos Santos. *Ciencias Marinas (México)*. 3(1):10-29.
- Helfman, G.S. 1986. Behavioral responses of prey fishes during predator-prey interactions. En *Predator-prey relationships. Perspectives and approaches from the study of lower vertebrates*. Editado por Martin E. Feder and George V. Lauder. The University of Chicago Press, p. 135-156.
- Hiatt, R.W. 1948. The biology of the lined shore crab, *Pachygrapsus crassipes* Randall. *Pac. Sci.* 2:134-213.
- Huang, C. and A. Sih. 1990. Experimental studies on behaviorally mediated, indirect interactions through a shared predator. *Ecology*, 71 (4): 1515-1522.
- Istock, C.A. 1967. The evolution of complex life cycle phenomena: an ecological perspective. *Evolution* 21: 592-605.

- Kneib, R.T. 1988. Testing for indirect effects of predation in an intertidal soft-bottom community. *Ecology*, 69 (6): 1795-1805.
- Kohler, S.L. and M.A. McPeck. 1989. Predation risk and the foraging behavior of competing stream insects. *Ecology*, 70 (6): 1811-1825.
- León, C. 1986. Resultantes mecánicas y biológicas del diseño estructural: estudio de colonias de *Phragmatopoma californica* (Sewkes) (Polychaeta: Sabellaridae) en el intermareal rocoso de Ensenada, B.C. Tesis de Maestría, CICESE.
- Martin, T.H., R.A. Wright and L.B. Crowder. 1989. Non-additive impact of blue crabs and spot on their prey assemblages. *Ecology*, 70 (6): 1935-1942.
- Menge, B.A., L.R. Ashkenas and A. Matson. 1983. Use of artificial holes in studying community development in cryptic marine habitats in a tropical rocky intertidal region. *Marine Biology* 77: 129-142.
- Montiel, A., A. Arellano, J.L. Pérez y A. Escofet. 1984. Las colonias arrecifales de *Phragmatopoma californica* como microhábitat: efecto sobre la población de *Pachygrapsus crassipes* (Brachyura, Grapsidae) y otros cangrejos. V Simposium de Biología Marina (La Paz, B.C.S.).
- Moran, N.A. and T.G. Whitham. 1988. Population fluctuations in complex life cycles: an example from *Pemphigus* aphids. *Ecology*, 69 (4): 1214-1218
- Moreno, C.A., J.H. Zamorano, W.E. Duarte and H.F. Jara. 1982. Abundance of antarctic juvenile fishes on soft-bottom substrates: the importance of the refuge. *Cybium*, 6 (1): 37-41.

- Morin, P. J. 1983a. Predation, competition, and the composition of larval anuran guilds. *Ecological monographs* 53:119-138.
- Morin, P.J. 1986. Interactions between intraspecific competition and predation in an amphibian predator-prey system. *Ecology*, 67 (3): 713-720.
- Pacheco-Ruiz, I. y L.E. Aguilar-Rosas. 1982. Equinodermos de aguas profundas de la Bahía de Todos Santos, B.C. *Ciencias Marinas (Mex.)*, 8 (2):35-46.
- Passano, L. M., 1960. Molting and its control. Paginas 473-536 en *The physiology of crustacea*, Vol. 1. Editado por T.H. Waterman, Academic Press, New York.
- Purves, W.K. and G.H. Orians. 1983. Life the science of biology. Cap. 30: social behavior. W.G. press, U.S.A. pp 744-769.
- Reaka, M.L. 1976. Lunar and tidal periodicity of molting and reproduction in stomatopod crustacea: a selfish herd hypothesis. *Biological Bulletin* 150: 468-490.
- Robles, C., D. Sweetnam and J. Eminike. 1990. Lobster predation on mussels: shore-level differences in prey vulnerability and predator preference. *Ecology*, 71 (4):1564-1577.
- Robles, M. 1989. Incursiones tróficas en *Pachygrapsus crassipes*: un compromiso entre beneficio y riesgo. Tesis de Maestría. CICESE, Ensenada, B.C.
- Ruíz, G., 1986. Estructura trófica, composición y dinámica de la comunidad íctica de las pozas de marea durante otoño-invierno en la playa rocosa de Granada Cove, Bahía Todos Santos, B.C., México.

- Smith, C.K. 1990. Effects of variation in body size on intraspecific competition among larval salamanders. *Ecology*, 71 (5): 1777-1788.
- Sih, A. 1982. Foraging strategies and the avoidance of predation by an aquatic insect, *Notonecta hoffmanni*. *Ecology*, 63 (3): 786-796.
- Sih, A., P. Crowley, M. McPeck, J. Petranka and K. Strohmeier. 1985. Predation, competition, and prey communities: a review of field experiments. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 16: 269-311.
- Skelly, D.K. and E.E. Werner. 1990. Behavioral and life-historical responses of larval american toads to an odonate predator. *Ecology*, 71 (6): 2313-2322.
- Stein, R.A. and J.J. Magnuson. 1976. Behavioral response of crayfish to a fish predator. *Ecology*, 57: 751-761.
- Stein, R.A. 1979. Behavioral response of prey to fish predators. Paginas 343-353 en *Predator-Prey systems in fisheries management*. Editores, R.H. Stroud and H Clepper. Sport Fishing Institute, Washington, D.C., USA.
- Treherne, J.E. and W.A. Foster. 1982. Group size and anti-predator strategies in a marine insect. *Anim. Behav.*, 32: 536-542.
- Turchin, P. and P. Kareiva. 1989. Aggregation in *Aphis varians*: an effective strategy for reducing predation risk. *Ecology*, 70 (4): 1008-1016.
- Van Buskirk, J. 1989. Density-dependent cannibalism in larval dragonflies. *Ecology*, 70 (5): 1442-1449.

- Warner, G.F. 1977. The biology of crabs. Publicado por Van Nostrand Reinhold Company.
- Werner, E.E. Gilliam, J.F., Hall, D.J., Mittelbach, G. G. 1983. An experimental test of the effects of predation risk on habitat use in fish. *Ecology* 64:1540-48.
- Werner, E.E. and J.F. Gilliam. 1984. The ontogenetic niche and species interactions in size-structured populations. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 15:393-425.
- Werner, E.E. and D.J. Hall. 1988 Ontogenetic habitat shifts in bluegill: the foraging rate-predation risk trade-off. *Ecology*, 69 (5): 1352-1366.
- Wilbur, H.M. 1980. Complex life cycles. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 11:67-93.
- Wissinger, S.A. 1989. Seasonal variation in the intensity of competition and predation among dragonfly larvae. *Ecology*, 70 (4): 1017-1027.