

.

EL COMPORTAMENT DE L'ASSOCIACIÓ *DARDANUS ARROSOR* I *CALLIACTIS PARASITICA* EN HÀBITATS ARTIFICIALS

per J. BALASCH i V. MENGUAL

Departament de Fisiologia Animal. Facultat de Ciències
(Universitat de Barcelona)

INTRODUCCIÓ

JOHNSTON (1848) i GOSSE (1860) resumiren els fets que hom coneixia sobre *Adamsia palliata* i *Calliactis parasitica*, però foren FAUROT (1910), (1932), BRUNELLI (1910) i BROCK (1927) els qui començaren observacions rigoroses envers diverses associacions entre anemones de mar i bernats ermitans.

Més tard ROSS (1960) i ROSS i SUTTON (1961 a) emprengueren estudis experimentals amb espècies atlàntiques, i també mediterrànies (ROSS i SUTTON 1961 b). D'aquests estudis i dels de DAVENPORT, ROSS i SUTTON (1961) sorgí el coneixement del patró de comportament segons el qual les anemones de mar es transfereixen a les closques dels bernats ermitans; també fou coneguda l'activitat relativa del cranc i de l'anemone en l'establiment de l'associació. ROSS (1967); CUTRESS i ROSS (1969); CUTRESS, ROSS i SUTTON (1970), i ROSS (1970) feren noves descripcions en diferents tipus d'associacions, que viuen en diversos oceans.

Per tal que les transferències provocades i ajudades pel cranc tinguin èxit, cal generalment la cooperació de l'anemone. Aquest comportament cooperatiu és provocat per un factor present en la closca del berrat ermità, creat pel mollusc que prèviament l'habitava. El que és més freqüent és que el cranc mostri un patró actiu de comportament ajudant a la transferència de l'anemone a la seva closca, però hi ha descrites unes associacions en les quals el cranc no fa res perquè siguin establertes (ROSS 1960, ROSS i SUTTON 1961 a)

En una altra línia, HAZLETT (1968) (1969) (1970 a), HAZLETT i BOSSERT (1965) i REESE (1962) descripiren el comportament agonístic dels bernats ermitans, les actituds d'amenaça i apaivagament, i els *displays* de comunicació social entre els pagúrids.

Nosaltres, a l'Aquari de l'Institut d'Investigacions Pesqueres, de Barcelona, observàrem l'associació *Dardanus arrosor-Calliactis parastica*. En animals capturats de fresc observàrem un intens comportament agonístic concordant amb les descripcions de HAZLETT, i també molts casos de canibalisme d'acord amb dades fornides ja per COTTE el 1922. Sobretot ens cridà l'atenció el fet que, com a conseqüència de les agressions i de la competència entre els crancs, apareixen anemones lesionades, algunes vegades pel disc pedal, de resultes de l'activitat del cranc en provocar la transferència de l'anemone a la seva closca, lesions que tenien lloc amb descàrrega d'*acontia*. D'altres vegades la lesió era a la zona oral, amb els tentacles trencats en part. El cranc amb els seus quelípeds feia per manera d'esqueixar la boca de *Calliactis*, i de resultes d'això l'anemone es moria. En tots dos tipus de lesió, l'anemone era quasi sempre menjada pels crancs.

Aquests fets d'agressió a anemones i desaparició d'aquestes, ens interessaren perquè l'associació entre *Dardanus arrosor* i *Calliactis parastica* és vista tradicionalment com un exemple de mutualisme; i l'agressió a *Calliactis* seria un comportament anòmal.

També a l'Aquari del Laboratori Aragó (Banyuls de la Marenda) observàrem que els crancs es menjaven anemones lesionades.

Observacions fetes a l'Aquari de Blanes de l'Institut d'Investigacions Pesqueres donaren resultats contradictoris. Allí no hi havia agressions a anemones. I, a més, el fet ben conegut de progressiva pèrdua d'interès del cranc a tenir anemones a la seva closca —la qual cosa obliga els aquaris a canviar freqüentment els crancs perquè el públic els pugui veure plens d'anemones—, no succeïa a Blanes, on els crancs sempre tenien la closca plena de *Calliactis*.

Considerant aquesta disparitat de resultats entre els aquaris, observàrem que hi havia diferències entre ells quant a: densitat de població per tanc; freqüència i quantitat d'alimentació; i, a Blanes, diversos pops (depredadors) vivien en el mateix tanc que *Dardanus arrosor-Calliactis parastica*, cosa que no passava ni a Barcelona ni a Banyuls.

Per tot el que hem dit, començarem experiències sistemàtiques bo i considerant les variables: influència de l'alimentació; densitat de població i presència d'un depredador.

MATERIAL I MÈTODES

Treballàrem amb *Dardanus arrosor* i *Calliactis parasitica*. Les closques habitades per *Dardanus* foren: *Murex brandaris*, *M. trunculus*, *Cassidaria echinophora*, *Cassis undulata*, *Natica haebraea*, *Purpura haemastona* i *Ranella gigantea*.

Observàrem grups que eren alimentats cada dia, o dia per altre, i grups que no reberen aliment durant tota l'experiència.

Treballàrem amb unes poblacions de 30 crancs/m² i amb unes altres de 12 crancs/m².

Experimentàrem sobre poblacions col·locades en presència o absència d'un depredador (*Eledone*).

EXPERIÈNCIES I RESULTATS

1. *Influència de l'alimentació.* — Separàrem diversos grups de bernats ermitans. Els uns foren alimentats dia per altre; els altres no reberen aliment mentre durà l'experiència. D'aquests grups, els uns eren formats per *Dardanus* de la mateixa mida, i els altres amb crancs de mides ben diferents. Per això, en uns grups, a causa de la dominància, hi havia agressions, mentre que els individus dels altres grups eren passius en comparació d'aquells.

Quan en els crancs no hi ha comportament agonístic, la influència de l'alimentació sobre la desaparició d'anemones és petita. Quan hi ha lluita i competència entre els crancs, apareix la influència de l'alimentació, com podem veure en els resultats de la taula I.

La diferència entre grups alimentats i no alimentats, aplicant el test de «t» de Student dona valors significatius, tant en un mes com en un mes i mig ($0,001 < P < 0,01$).

2. *Influència de la densitat de població i de l'alimentació.* — Treballàrem amb grups de 12 crancs/m² i amb uns altres lots de 30 crancs/m². Alhora, uns grups reberen aliment i uns altres no foren alimentats. Cada grup era format per 30 *Dardanus*. El nombre inicial d'anemones per grup oscil·là entre 90 i 103.

Els resultats poden ésser vistos a la taula II.

Com que el comportament de *Dardanus* influeix sobre la supervivència de *Calliactis*, el % de supervivència de *Dardanus* fou estudiat en la mateixa experiència. Els resultats figuren a la taula III.

TAULA I. — % de permanència de *Calliactis* funció del temps en grups alimentats i no alimentats. Els grups de crancs eren formats amb individus amb activitat competitiva.

Grups alimentats	% de permanència de <i>Calliactis</i> en un mes	% de permanència de <i>Calliactis</i> en un mes i mig
1	61,53	46,15
2	76,92	76,92
3	71,42	64,28
4	84,61	84,61
<i>Mitjana</i>	<i>73,62</i>	<i>68,00</i>
Grups no alimentats		
1	50,00	25,00
2	54,54	27,27
3	50,00	20,00
<i>Mitjana</i>	<i>51,51</i>	<i>24,09</i>

Alimentats: 4 grups alimentats amb sardina dia per altre durant el mes i mig. Nombre total de crancs: 24.
No aliments: 3 grups sense rebre aliment en un mes i mig. Nombre total de crancs: 20.

TAULA II. — % de permanència de *Calliactis* en els dos mesos de l'experiència en crancs d'alta i baixa densitat de població, i alimentats i no alimentats.

DENSITAT DE POBLACIO

	Grup de 12 crancs/m ²	Grup de 30 crancs/m ²
Grup alimentat	57 %	25 %
Grup no alimentat	63 %	11 %

3. *Influència de la presència d'un depredador sobre la permanència de Calliactis.* — Un grup de 30 crancs/m², alimentat, fou guardat 2 mesos, amb un *Eledone* en el mateix tanc.

El % de permanència de *Calliactis* fou del 93 %, la qual cosa contrasta amb els resultats de la taula II, on, sota condicions idèntiques, però sense l'*Eledone*, el percentatge de permanència fou només del 25 %.

TAULA III. — % de supervivència de *Dardanus* en la mateixa experiència de la taula II.

	Grup de 12 crancs/m ²	Grup de 30 crancs /m ²
Grup alimentat	92 %	63 %
Grup no alimentat	59 %	43 %

Observàrem atacs fets per l'*Eledone*, amb la mort d'alguns crancs, així com frenada del canibalisme entre *Dardanus*.

Els crancs, en presència d'*Eledone*, mostraren un gran interès i activitat a procurar-se anemones. Alguns finiren l'experiència amb més *Calliactis* de les que tenien al començament.

TAULA IV. — Anemones transferides en *Dardanus* capturats de fresc.

Nombre de crancs	Nombre d'anemones a la closca abans de l'experiència	Anemones presentades (closca nua)	Anemones transferides	Anemones menjades
28	111	139	120	0

Els crancs (taula II) en les mateixes condicions esmentades, però sense *Eledone*, perderen, a mesura que passava el temps, interès a tenir anemones en la closca.

4. *Pèrdua progressiva de l'interès i activitat del cranc a tenir anemones a la closca, a causa de la permanència en aquari.* — El grau d'activitat del cranc a procurar la transferència de l'anemone, és mesurat comptant el nombre d'anemones que *Dardanus* amb closques nues (anemones prèviament despreses) és capaç de transferir-se, quan hom li dona anemones que estan enganxades en unes plaques de plàstic. Hom pren com a dada el nombre d'anemones transferides en relació amb el nombre d'anemones presentades (taula IV).

Aquest tipus d'assaig d'activitat fou fet amb crancs capturats de fresc (1-2 dies) i amb crancs que duïen dos mesos d'estada en aquari. Els grups eren de 30 crancs/m² i ben alimentats.

En els crancs capturats de fresc, prèviament privats de les anemones que portaven, l'actitud fou de palpar-se les pròpies closques amb el segon parell d'apèndixs i el tercer, i, en adonar-se que no tenien anemones, començaren la transferència d'anemones desplegant el patró de comportament actiu que ajuda a la transferència descrit per ROSS i SUTTON el 1961.

L'activitat transferidora del crancs no es deturà després de la primera anemone transferida, sinó que el comportament actiu continuà fins que tingué tota la closca plena d'anemones, i fins i tot a vegades hi hagué anemones col·locades sobre d'altres anemones.

La taula IV és un resum dels registres individuals.

Hom no observà diferències entre l'un sexe i l'altre en l'activitat dels crancs. Tots foren actius en la transferència.

Amb els mateixos animals fou repetida l'experiència després de dos mesos de viure en aquari. Hom mesurà novament el comportament actiu

TAULA V. — *Anemones transferides am els mateixos animals de la taula IV, però després de passar dos mesos a l'aquari.*

Nombre de crancs	Nombre d'anemones a la closca abans de l'experiència	Anemones presentades (closca nua)	Anemones transferides	Anemones menjades
20	28	104	40	32

del cranc afavorint la transferència. Els resultats obtinguts poden ésser vistos en la taula V. Alguns havien mort per canibalisme, sobretot durant la muda.

La taula V és un resum dels resultats individuals. El comportament fou completament irregular: uns pocs crancs actius, uns altres actius en part, i la major part inactius. En resum, amb l'estada en aquari els crancs perden interès a tenir *Calliactis*, però en aquesta modificació hi ha una àmplia variabilitat individual.

5. *Influència de la presència d'un depredador (Eledone) sobre crancs amb una llarga estada en aquari.* — 19 *Dardanus* amb 4 o 5 mesos de vida en aquari, i sense anemones en llurs closques a causa precisament de la llarga estada en l'aquari, foren col·locats en un tanc amb anemones a llur disposició, enganxades aquestes en plaques de plàstic. A cada *Dardanus* li foren presentades 5 *Calliactis*.

Els resultats figuren a la taula VI.

Després, i amb els mateixos animals, hom féu una experiència idèntica, però aquesta vegada amb un *Eledone* dins el tanc. L'actitud de *Dardanus* enfront d'*Eledone* fou de fugida, i s'amagà dins la closca.

TAULA VI. — Transferències degudes al comportament actiu de *Dardanus*, fetes per crancs amb 4 ó 5 mesos d'estada en aquari.
Cada cranc tenia 5 anemones a la seva disposició.

Cranc	Actitud inicial	Anemones transferides pel cranc	Anemones menjades pel cranc
1	Actiu	2	3
2	Indiferent	0	0
3	Indiferent	0 (1)	1
4	Indiferent	0	0
5	Actiu	2	0
6	Indiferent	0	0
7	Indiferent	0	0
8	Indiferent	0 (1)	0
9	Indiferent	0	1
10	Indiferent	0 (1)	1
11	Indiferent	0	0
12	Indiferent	0 (1)	0
13	Indiferent	0 (1)	0
14	Actiu	4	0
15	Menja anemones	0	3
16	Indiferent	0	0
17	Indiferent	0	0
18	Indiferent	0	2
19	Indiferent	0	0

Les xifres entre parèntesis representen anemones transferides, però degut a la sola activitat de *Calliactis*, sense comportament actiu per part del cranc.

L'*Eledone* atacà els crancs i alguns d'aquests foren morts. (Resultats d'encontres entre *Octopus* i *Dardanus* amb anemones a la closca foren descrits per Ross, 1971.)

A la taula VII hom pot veure dotze *Dardanus* de la taula VI però en presència del depredador.

A la taula VIII hi ha la comparació entre les taules VI i VII.

TAULA VII. — *Transferències provocades pel cranc en 12 Dardanus de la taula VI, però col·locats amb un Eledone en el mateix tanc. Després de la primera transferència, les que seguiren foren dutes a terme ràpidament i sense interrupció.*

Cranc	Anemones transferides pel cranc	Temps transcorregut abans de la primera transferència	Sexe
4	3	24 hores	♀
7	7	12 »	♂
8	5	24 »	♀
9	3	48 »	♀
11	2	24 »	♀
12	5	72 »	♀
13	4	48 »	♀
15	4	24 »	♂
16	5	12 »	♂
17	3	24 »	♂
18	6	48 »	♂
19	5	24 »	♂

TAULA VIII. — *Resultats comparatius de transferències provocades per l'activitat del cranc, considerant cada animal abans i després d'èsser col·locat junt amb Eledome.*

Cranc	Anemones transferides abans d'Eledome	Anemones transferides amb Eledome	Sexe
4	0	3	♀
7	0	7	♂
8	0 (1)	5	♀
9	0	3	♀
11	0	2	♀
12	0 (1)	5	♀
13	0 (1)	4	♀
15	0	4	♂
16	0	5	♂
17	0	3	♂
18	0	6	♂
19	0	5	♂

Les xifres entre parèntesis representen anemones transferides, però degut només a l'activitat de *Calliactis*.

DISCUSSIÓ

Dels resultats, sembla possible dir que la carència d'alimentació és un factor que influeix sobre la desaparició d'anemones, almenys quan hi ha un cert comportament agonístic entre els crancs.

Dels resultats obtinguts comparant les anemones que desapareixen quan els crancs es troben en la proporció de 12 crancs/m² o de 30 crancs/m², pot ésser vist que, quan la densitat de població és alta, la pèrdua d'anemones augmenta notablement. Aquesta experiència relativa a la densitat de població fou feta paral·lelament amb grups d'animals alimentats i amb d'altres de no alimentats. En poblacions de baixa densitat, la carència d'alimentació no comporta la pèrdua d'anemones. En poblacions amb alta densitat la carència alimentària fa que la desaparició d'anemones augmenti notablement.

Sembla que el comportament agonístic augmenta amb la densitat de la població, i com a conseqüència augmenten també les lesions d'anemones. Juntament amb això, la carència d'alimentació fa que les anemones lesionades siguin menjades.

La presència d'un depredador (*Eledone*) en un grup d'alta densitat de població ben alimentada, produeix que no desapareguin anemones en comparació amb les que es perden en un grup idèntic d'alta població ben alimentada però sense depredador.

El comportament actiu de *Dardanus* provocant la transferència d'anemones fou provat primerament en animals capturats de fresc, i després quan aquests animals feia 2 mesos que eren a l'aquari. Bé que el comportament individual ofereix molta variabilitat, com a regla general, hi ha amb el temps una pèrdua progressiva d'interès del cranc a tenir anemones a la seva closca. A més, amb el temps sembla que augmenta l'acció de menjarse les *Calliactis* lesionades o poc agafades a la closca.

No observarem cap diferència de comportament per raó del sexe. Els crancs mascles foren tan actius com les femelles.

19 *Dardanus* amb 4-5 mesos d'estada a l'aquari, i ja indiferents a tenir *Calliactis* a la closca, foren posats juntament amb un depredador.

Poguérem observar que els crancs, després d'un curt període de latència, readquirien enèrgicament l'interès perdut per la possessió d'anemones. Adhuc s'establia entre ells competència per a tenir les *Calliactis*.

D'entre tots els factors estudiats potser el més interessant és l'efecte de la presència del depredador.

El comportament de *Dardanus* en aquari, d'acord amb l'alimentació i amb la densitat de població, tal com hem vist a les experiències, sem-

bla que probablement té poca relació respecte al comportament d'aquests animals en llur hàbitat natural. *Dardanus* normalment ocuparia un territori més gran i l'explotaria de forma que hi hauria suficient aliment per a cada individu. Sembla, doncs, que en l'hàbitat natural aquests dos factors (alimentació i densitat de població) tindrien poc paper en la desaparició d'anemones deguda als crancs.

Més interessant ens sembla el fet que els crancs capturats de fresc tenen interès a posseir anemoses a llurs closques, i això suggereix que aquest deu ésser el comportament que tenen en llur hàbitat natural. El comportament diríem normal, el perden en passar temps a l'aquari, i la indiferència per les anemones augmenta a mesura que el temps transcorre. En introduir-hi un depredador, l'interès envers les anemones i el comportament actiu que en provoca la transferència a la closca tornen vigorosament. Això suggereix que, en l'hàbitat natural, la depredació ha d'ésser almenys un dels factors responsables de l'interès del cranc a tenir la closca plena d'anemones. Un treball recent de Ross (1971) fa pensar que realment el cranc vol anemones perquè el protegeixen contra els depredadors. Ross enfrontà *Octopus* amb *Dardanus* amb closca nua i *Dardanus* amb closca plena d'anemones. Molts dels primers foren morts per l'atac del pop; els segons resistiren l'atac de l'*Octopus*, el qual donava mostres d'incomoditat quan els seus tentacles tocaven anemones.

El que hem dit es veritable per a l'associació mediterrània *D. arrosor* - *C. parasitica* i potser no per a d'altres associacions atlàntiques, on, en tot cas, caldria comprovar si el comportament del *Pagurus bernhardus* canvia per la presència d'un depredador.

BIBLIOGRAFIA

1. BROCK, F., *Das Verhalten des Einsidlerkrebse Pagurus arrosor während des Aufsuchens, Ablösens und Aufpflanzens seiner Seerose Sagatia parasitica*. «Roux Arch. Entw. Mech. Organ», 112, 205-238 (1927).
2. BRUNELLI, G., *Ricerche etologiche. Osservazioni ed esperienze sulla simbiosi dei Paguridi e delle Attinie*. «Zool. Jb. (Abt. Zool.)», 34, 1-26 (1913).
3. COTTE, J., *Études sur le comportement et les réactions des actinies*. «Bull. Inst. Océanograf. Monaco», 410, 44 (1922).
4. CUTRESS, C. E. i ROSS, D. M., *The sea anemone Calliactis tricolor and its association with the hermit crab Dardanus venosus*. «Journal of Zoology». Proc. Zool. Soc. London, vol. 158, part. 2, 225-42 (1969).
5. CUTRESS, C. E., ROSS, D. M. i SUTTON, L., *The association of Calliactis tricolor with its pagurid, calappid and majid partners in the Caribbean*. «Canadian Journal of Zoology», vol. 48, 2, 371-76 (1970).
6. DAVENPORT, D., ROSS, D. M. i SUTTON, L., *The remote control of nematocyst-discharge in the attachment of Calliactis parasitica to shells of hermit crabs*. «Vie et Milieu» (1961).

7. FAUROT, L., *Études sur les associations entre les Pagures et les Actinies*. «Arch. Zool.», exp. gen., 5, 421-86 (1910).
8. FAUROT, L., *Actinies et Pagures. Étude de psychologie animales*. «Arch. Zool.», exp. gen., 74, 139-54 (1932).
9. GOSSE, P. H., *A history of the British sea-anemones and corals* (Londres 1860).
10. HAZLETT, B. A., *Communicatory effect of body position in Pagurus bernhardus*, L. «Crustaceana», 14, 210-214 (1968).
11. HAZLETT, B. A., *Further investigations of the cheliped presentation display in Pagurus bernhardus*. «Crustaceana», 17, 31-34 (1969).
12. HAZLETT, B. A., *Tactile stimuli in the social behaviour of Pagurus bernhardus*. «Behaviour Nether», 36, n.º 1-2, 20-48 (1970a).
13. HAZLETT, B. A., *Stimuli involved in the feeding behaviour of the hermit crab Clibanarius vittatus*. «Crustaceana», 15, 305-11 (1970a).
14. HAMLETT, B. A. i BOSSERT, W. H., *A statistical analysis of the aggressive communications systems of some hermit crabs*. «Animal behaviour», 13, 357-73 (1965).
15. JOHNSTON, G., *A history of the British zoophytes*. (Londres 1847).
16. REESE, E. S., *Submissive posture as an adaptation to aggressive behaviour in hermit crabs*. «Zeitschr. Tierpsych.», 19, 645-51 (1962).
17. ROSS, D. M., *The association between the hermit crab Eupagurus bernhardus*. (L) *and the sea anemone Calliactis parasitica* (Couch). «Proc. Zool. Soc. London», 134, 43-57 (1960).
18. ROSS, D. M., *Behavioural and ecological relationships between anemones and other invertebrates*. «Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.», 5, 292-316 (1967).
19. ROSS, D. M., *The comensal association of Calliactis polypus and the hermit crab Dardanus gemmatus in Hawaii*. «Canadian Journal of Zoology», vol. 48, 2, 351-57 (1970).
20. ROSS, D. M., *Protection of Hermit Crabs from Octopus by comensal sea anemones*. Nature, 230, 401-402 (1971).
21. ROSS, D. M. i SUTTON, L., *The response of the sea anemone Calliactis parasitica to shells of the hermit crab Pagurus bernhardus*. «Proc. Roy. Soc. B.», 155, 266-282 (1961a).
22. ROSS, D. M. i SUTTON, L., *The association between the hermit crab Dardanus arrosor and the sea anemone Calliactis parasitica*. «Proc. Roy. Soc. B.», 155, 282-291 (1961b).