EL COMPORTAMENT DEFENSIU DE *DARDANUS ARROSOR* (*DECAPODA ANOMURA*)

Comunicació presentada el dia 20 de febrer de 1975

per

JORDI BALASCH i JORDI CUADRAS

Departament de Fisiologia Animal. Facultat de Biologia
Universitat de Barcelona

L'objecte del treball que presentem és sistematitzar —tot identificant-ne i detallant-ne les principals fases— el comportament defensiu del cranc ermità, comportament que, com hom ja sap, comença per l'adopció d'una closca buida de gasteròpode, protecció que li permetrà, posteriorment, associar-se amb d'altres organismes, principalment celenteris com *Calliactis parasitica* [1, 2, 3, 4, 6, 7, 8, 9, 10, 12].

Les observacions prèvies al conjunt d'experiments que componen aquest treball ens van fer suposar que unes determinades actuacions de l'animal, en principi independents, podrien ésser reunides en una seqüència defensiva en la qual tan sols fossin components:

1. Activitats d'estudi de la closca.
2. Associació amb anemones.
3. Excavació d'un refugi en el propi fons del tanc.

Material i mètodes

El treball comporta dues sèries d'experiments, i ambdues parteixen de crancs extrets de la seva closca mitjançant l'aplicació de calor a l'àpex. En el primer experiment, l'animal era col·locat en un dipòsit dividit en dues zones: l'una de sorra clara i granada, i l'altra constituïda d'elements de més volum, com és ara, pedres, trossos de maó, etc., de diferents colors, mides i textures. A cada una d'aquestes dues zones, foren col·locades tres ampolles de vidre de diferents colors, mides i formes, així com una closca de *Murex brandaris* de pes poc diferent del de l'animal (gasteròpode amb

la closca del qual és més freqüent trobar *Dardanus* a l'hàbitat natural). Els quatre elements de cada zona eren col·locats junts, de manera que ocupessin la mínima extensió possible. L'animal observat era deixat anar en un punt equidistant de les dues zones de pots. La il·luminació del dipòsit d'experimentació era donada per una bombeta de 100 W, situada al damunt del punt de sortida de l'animal, de manera que no influís sobre els resultats posteriors. Amb aquest protocol observàrem:

Deambulació del decàpode (temps i intensitat).
Direcció inicial.
Comportament exploratori en relació amb els diferents elements que troba pel fons.
Comportament exploratori de pots i closques.

El nombre de crancs observats fou de 120.

En el segon experiment foren distribuïts aleatòriament 10 pots de vidre de diferents mides, colors i formes en un dipòsit de fons sense zones diferenciades. A cada prova utilitzàvem sis *Dardanus* i força actínies, de manera que el crustaci en tingués sempre de disponibles.

En aquest cas observàrem:

Capacitat d'establir associació amb *Calliactis* mitjançant un pot de vidre.
Activitats agonístiques per a l'assoliment d'una ampolla més còmoda.
Capacitats de l'animal per anar triant pots més còmodes.
Activitats críptiques.

El nombre d'animals observat fou de 70.

Resultats

A la primera sèrie d'experiments, l'animal deixat anar no deambula pel fons en direcció aleatòria, sinó que mostra una clara preferència per la zona de contrastos i ombres (74 %). L'atracció que experimenta *Dardanus* vers una regió que presenti una gran varietat tant en les mides dels elements que la constitueixen com en el color, irregularitats i ombres, està d'acord amb les observacions de Reese [8]. Per donar més força a aquest primer resultat, vam fer un experiment complementari que consistí a deixar anar animals des dels quatre cantons del dipòsit, observàrem que, de la mateixa manera que abans, la gran majoria d'animals era atreta per la zona més irregular del fons; fets que reforcen els resultats de dife-

rents autors: els decàpodes, malgrat que són dotats d'una deficient discriminació visual, poden distingir entre diferentes intensitats de llum.

Arribats a la zona de contrastos, *Dardanus* desenvolupa una activitat exploratòria força intensa: considera tots aquells objectes que, *a priori*, li podrien ésser una protecció, independentment de la forma, color, pes, textura o d'altres característiques de l'objectes i els explora, a mesura que els troba, a l'atzar de la deambulació. Els coeficients de deambulació varien àmpliament d'un exemplar a l'altre: la longitud de camí recorregut,

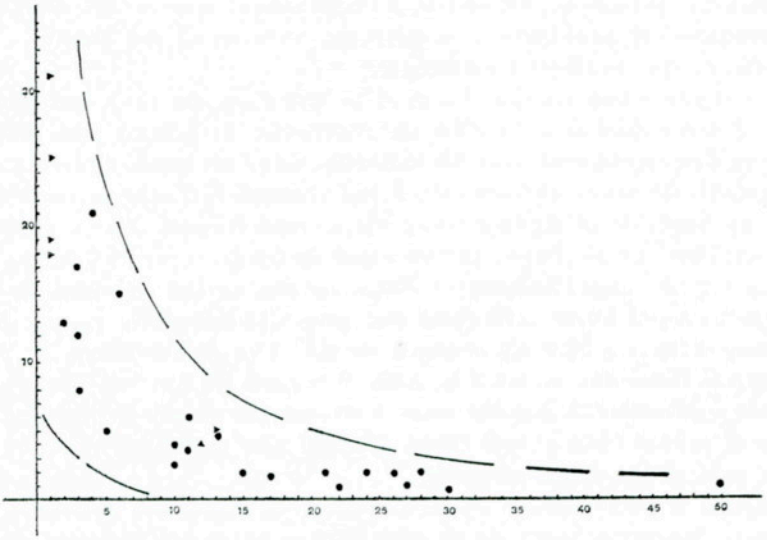

FIG. 1. — *Abcises:* velocitat relativa d'ambulació. *Ordenades:* Temps que triga (minuts) a trobar una primera protecció. *Triangles:* Protecció no eficaç. *Rodona:* Protecció eficaç (closca o pot).

la velocitat, la freqüència de parades, etc. No vam observar cap correlació entre el grau de deambulació i l'efectivitat en el comportament exploratori; però la figura 1 suggereix que el temps utilitzat per arribar a una primera protecció disminueix quan augmenta la velocitat de l'exploració.

La gran majoria d'animals dediquen algun temps a fer voltar alguna pedra entre els quelípeds i els dos parells de potes ambulacrals, com si hi cerquessin una cavitat on inserir-hi l'abdomen. Aproximadament un 7 % dels *Dardanus* adopten una pedra (sense forat) com a element protector i procuren de cobrir-s'hi l'abdomen tot sostenint-la contra seu amb el tercer parell de pereiopodis, al mateix temps que proven de caminar.

És curiós comprovar com, malgrat que la majoria de vegades són suficients de 20 a 30 segons per a finalitzar la inserció de l'abdomes en una closca, pot romandre fins a 10 minuts intentant de caminar amb la pedra pressionada contra l'abdomen descobert. Per altra banda, les mides i, conseqüentment, els pesos de les pedres semblen mancar d'importància per a aquests *displays*.

Aproximadament un 13 % del animals observats presenten un comportament no menys curiós: En moure els diversos elements durant l'exploració del fons, apareixen cavitats que *Dardanus* prova de fer servir com a protecció, presentant el mateix comportament que si fos una closca. Evidentment, el problema se li planteja, com en el cas anterior, en el moment en què es disposa a caminar.

En alguns casos en què l'animal es troba en un racó, independentment d'haver arribat a la zona de contrastos, es fabrica una mena de trinxera desplaçant endavant els materials sobre els quals reposa, amb els tres parells de potes ambulacrals, i pot romandre d'aquesta manera fins i tot 24 hores. Si el dipòsit conté algun maó foradat, no es infreqüent observar com roman, també per un espai de temps superior a les 24 hores alguna vegada, amb l'abdomen collocat en una cavitat del maó. Cap dels dos casos no pot fornir a l'animal una protecció adequada, ja que no pot transportar-la; i arriba un moment en què l'ha d'abandonar.

Però si *Dardanus* arriba a la regió dels pots, fet que sol donar-se a la zona de contrastos, tot seguint amb el seu comportament exploratori, considera el primer objecte que troba, ja sigui una ampolleta de vidre, una pedra o la closca de gasteròpode.

Alguna vegada explora amb els quelípeds una pedra que és a tocar la closca. Sorprenentment no és especialment atret pel gasteròpode. Fins i tot és capaç d'apartar una closca que el molesti per a la millor investigació d'una pedra. Moltes vegades en què l'obertura de la closca no era visible (pel fet d'estar capgirada, per exemple), se'l podia veure passar de llarg sense parar-hi atenció, per a anar a explorar una ampolleta de vidre o algun altre objecte.

Així, doncs, sembla que *Dardanus* doni una importància preferent al fet de trobar ràpidament una cavitat on inserir l'abdomen, cavitat que pugui, per altra banda, explorar ràpidament amb els seus apèndixs toràcics. Quan ho ha aconseguit, el cranc acostuma a examinar més a fons la cobertura adoptada, bo i fent una sèrie d'insercions profundes (totals si es possible), així com palpant-ne la superfície externa. El comportament desplegat és el mateix, tant si la protecció és una closca com si és un pot de vidre: primer troba un objecte que explora fent-lo rodar entre els quelípeds i els pereiopodis, tot cercant-ne l'obertura. Si la troba, prossegueix amb una inspecció interna gràcies als quelípeds. Si la cavitat és

satisfactòria, el cranc inicia, amb flexió i torsió, la penetració de l'abdomen.

La primera exploració d'un objecte amb cavitat és superficial i ràpida. L'animal es decideix aviat. Però una vegada té l'abdomen protegit, comença una nova, però molt més lenta, exploració dels objectes del fons, així com d'aquell que ja el protegeix. Així, alterna curtes deambulacions amb investigacions lleugeres de la superfície externa, i amb insercions tan profundes com pot. És evident que el decàpode prova de fer-se una representació interna tan exacta com pot de les característiques de la closca, procés que s'alterna amb la consideració de tots aquells objectes que va trobant, a l'atzar de la deambulació pel fons del dipòsit, exploració que, com ja hem assenyalat, és molt més calmada que si l'animal duu l'abdomen nu.

L'adopció d'un pot de vidre es realitza sense tenir en compte ni la forma, ni el color, ni la textura, etc. Quan l'animal tria una ampolleta transparent i incolora podem observar tota la sèrie de moviments que fa, tant per inspeccionar-la com per subjectar-la. Els primers moviments solen ésser helicoïdals, com si cerqués la columella. Però com que l'ampolleta no en té el cranc adopta, a la llarga, una positura ben dreta de l'abdomen, si el pot és llarg i estret, o bé el doblega en dos si el pot és prou ample. Tant en el primer cas com en l'altre, el crustaci intenta tocar-ne la paret interna amb els 4t i 5è parell de pereiopodis atrofiats, tant per a mantenir la representació interna com per a sostenir-la durant la deambulació.

Les activitats descrites són, en general, més o menys seqüencials; però sovint s'imbriquen les unes amb les altres, o bé la seqüència és incompleta, a causa d'algun acte fals de l'animal.

El segon tipus d'experiment era relacionat amb l'habilitat per a establir associacions amb les anemones quan la protecció de l'abdomen no era una closca, sinó un pot de vidre. En col·locar crancs en un dipòsit amb anemones i pots buits, observem que els recipients eren ràpidament ocupats. De la mateixa manera que si fossin closques, presenten activitats agonístiques seguint el patró descrit per HAZLETT [5], HAZLETT i BOSSERT [6], MAINARDI i ROSSI [7], i REESE [8]. Algunes vegades notem que la lluita era per un pot idèntic al que duia el que presentava l'atac: el perdedor era expulsat i el vencedor ocupava el pot conquerit i presentava tot el comportament d'exploració ja descrit. Sembla, doncs, que, malgrat els resultats d'aquests autors, la forma no pugui ésser identificada a partir d'una base purament visual. Potser la investigació a base de quelípeds, potes, pereiopodis atrofiats i abdomen és necessària.

Referent a l'associació amb *Calliactis,* notem que, si el cranc està nu, no para atenció a les anemones. Però, una vegada cobert, presenta un

comportament de recerca, idèntic al desenvolupat si la protecció és una closca. És capaç de diferenciar una anemona oberta d'una de tancada (que s'encarrega d'obrir per estimulació amb els quelípeds). Reconeguda l'anemona, continua amb el comportament d'aferrar-se-la damunt del pot de vidre, exactament igual que el comportament descrit per CUTRESS i Ross [3] referent a crancs protegits per closca. És capaç de corregir la posició del celenteri amb els quelípeds. El 95 % de crancs observats va ésser

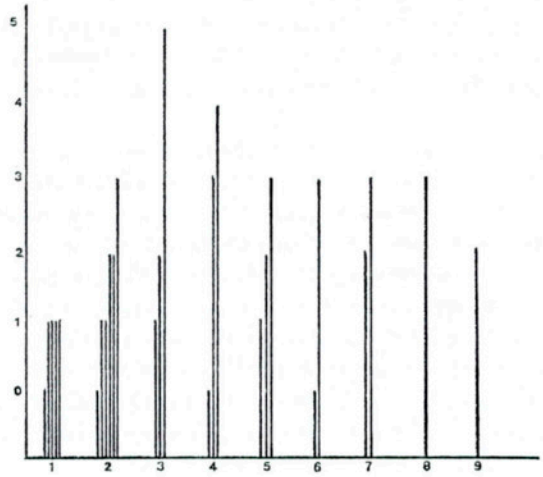

FIG. 2. — Comportament críptic a la segona sèrie d'experiments. Cada ratlla correspon a un animal. El gràfic representa l'activitat de 30 exemplars, quatre dels quals no mostraren cap comportament críptic durant els 10 dies que durà la prova. *Abcises:* dia en què es presentà el comportament per primera vegada. *Ordenades:* quantitat d'actínies exhibides a l'inici de l'excavació.

capaç d'adoptar anemones (de 1 a 5), tot i que el recipient de vidre no pot contenir cap *shell-factor* que pugui estimular les anemones. Diversos factors poden afectar l'establiment de l'associació: la forma dels pots de vidre, l'absència de *shell-factor,* la manca de predador, la inexistència de columella, que no permet un domini de la posició del pot. De moment no podem donar cap explicació definitiva a l'inferior nombre d'actínies associades a través d'un recipient de vidre (fig. 2).

Una vegada associat amb un nombre variable d'actínies, *Dardanus* entra en una fase críptica: excava el fons, desplaçant els materials (grans de sorra i pedretes) amb els quelípeds i els 3r i 2n parell de pereiopodis,

fins a poder-se mig enterrar de tal manera que, internant-se en la primera cobertura, tan sols siguin visibles les actínies associades, que semblen reposar sobre el fons. Malgrat que el comportament críptic es presenti a qualsevol classe de fons, el cranc mostra una certa preferència envers les zones més heterogènies i més ombrívoles i aprofita els elements de més volum (pedres) per a dissimular-s'hi millor. Aquest comportament críptic també ha estat observat en animals recentment pescats: 20 *Dardanus* mantinguts durant 75 dies en un dipòsit sense fer-los sofrir cap vicissitud experimental han mostrat el patró descrit durant la major part del temps. Canviats a un altre dipòsit, cosa que implica un determinat grau de *stress* degut a la pròpia manipulació, es retreuen dins la closca durant un temps de latència després del qual cerquen un racó apropiat per desenvolupar l'activitat críptica ja descrita.

Discussió

Sempre és difícil assignar un paper determinat a cadascuna de les parts d'un patró de conducta complex, i, en particular, a aquelles que afecten l'estratègia ideal que ha de seguir l'animal. No menys dificultós és entendre com uns estímuls ambientals desencadenen un patró de conducta ideal o bé estrany, o, encara, inútil.

En aquest treball, l'observació del comportament de *Dardanus* comença quan l'animal es troba en una situació de *stress:* té l'abdomen descobert. L'individu ha de processar simultàniament una quantitat d'informació referent al medi (He) i una informació que rep dels receptors abdominals (Hi). La suma d'aquestes dues quantitats d'informació (He + + Hi) l'impulsen a desplegar el seu algoritme defensiu. La primera resposta que apareix és la deambulació, la funció de la qual podria ésser l'adquisició d'una més gran quantitat d'informació sobre les possibilitats d'aconseguir un exoesquelet artificial. Cada objecte triat o deixat de banda ho és segons un procés d'assaig i error. Per a cada potencial protecció, l'animal fa un procés de decisió: si li és convenient, l'adopta; si no, prossegueix la investigació del fons per aconseguir-ne un guany màxim d'informació. Aquest algoritme podria explicar per què l'exemplar amb l'abdomen descobert no para atenció a les actínies que troba. La consideració dels celenteris no vindrà fins que no hagi adoptat una primera cobertura, i cerca tan sols, de moment, una possible protecció mòbil i dotada d'una cavitat.

Passada aquesta primera fase del comportament, el cranc es dedica a establir l'associació amb *Calliactis,* unió que l'anemona accepta, tant si se li presenta una closca com si és un objecte de vidre.

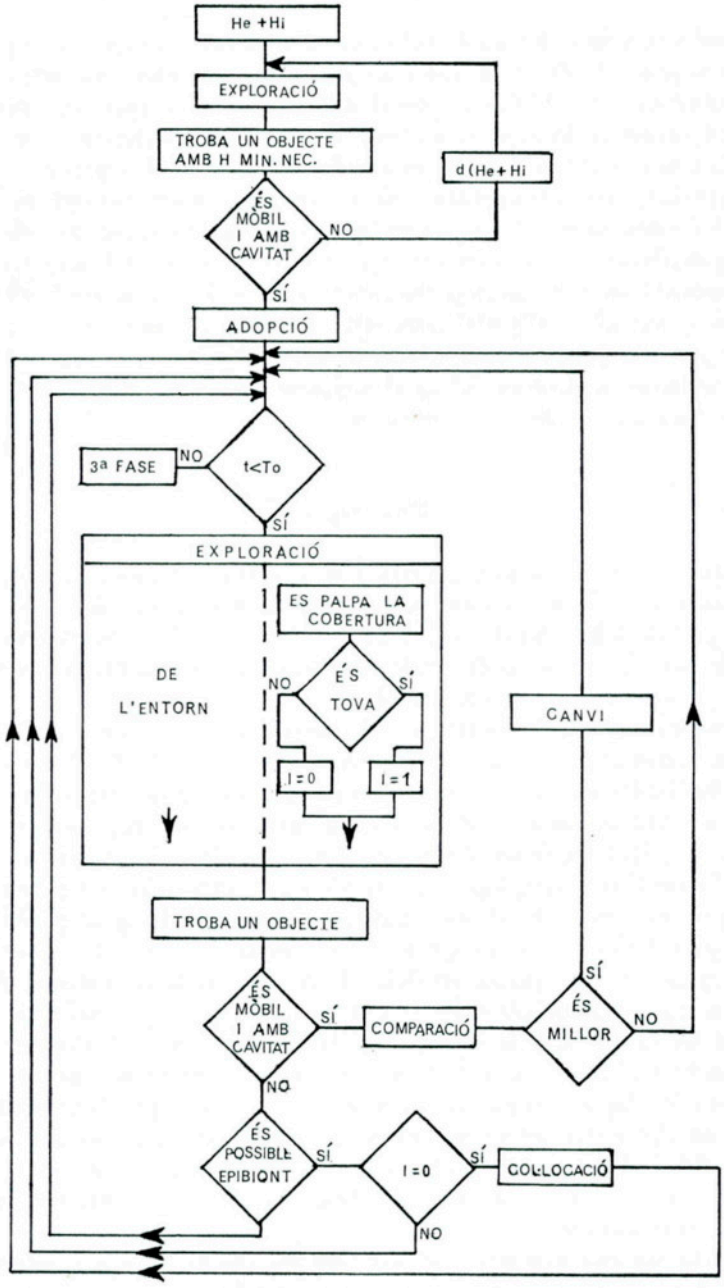
He + Hi
EXPLORACIÓ
TROBA UN OBJECTE AMB H MIN. NEC.
d (He + Hi
ÉS MÒBIL I AMB CAVITAT
NO
SÍ
ADOPCIÓ
3ª FASE
NO
t<To
SÍ
EXPLORACIÓ
ES PALPA LA COBERTURA
DE L'ENTORN
NO
ÉS TOVA
SÍ
I = 0
I = 1
CANVI
TROBA UN OBJECTE
ÉS MÒBIL I AMB CAVITAT
SÍ
COMPARACIÓ
ÉS MILLOR
SÍ
NO
NO
ÉS POSSIBLE EPIBIONT
SÍ
I = 0
SÍ
COL·LOCACIÓ
NO

FIG. 3.

La tercera fase d'aquest algoritme defensiu és l'activitat críptica. El cranc mostra una clara tendència a amagar-se en una excavació fabricada (o polida) per ell, principalment en zones heterogènies.

Les tres fases vénen representades al model de la figura 5. L'organigrama ve a ésser un esquema de la seqüència del comportament de *Dardanus arrosor* desplegant la seva estratègia defensiva. Al model, $t < T_0$ indica que, transcorregut un temps determinat, l'animal passa a la tercera fase, cosa que simbolitza el procés de decisió que segueix per continuar o no l'exploració del fons. Al model es dóna el fet que, com a desencadenador del comportament apetitiu envers les anemones, l'exoesquelet sigui tou o dur, segons que hi hagi organismes associats o no. Cadascuna de les dues possibilitats dóna un senyal (1 o 0 en el gràfic) que l'animal pot emmagatzemar i actualitzar de manera continuada. Malgrat que l'esquema permet diferenciar quines són les fases del comportament exploratori i quan en comença una i n'acaba una altra, és evident que l'estratègia ideal no és sempre seguida. Algunes vegades, especialment aquelles en què l'animal sembla molt sotmès a *stress,* sofreix un circuit curt i mostra comportaments parcials o incomplets: alguns animals sembla que s'afanyen a voler protegir-se tan aviat com poden i barregen els actes de la seqüència (enterrant-se, per exemple, sense haver-se protegit l'abdomen). Possiblement es deu produir una descompensació en la suma (He + Hi) que el mogui a un comportament menys elaborat.

No era objecte del treball explicar com el cranc avalua i tria una closca o un pot, però les observacions de VANCE [12] *(Shell Adecuacy Index),* REESE [8] (*Weight Index:* Índex de pesos) i BALASCH i MERCADAL [2] (Índex de Comoditat) no són contradictòries amb l'esquema presentat: l'animal és capaç de comparar amb calma, dues proteccions.

L'organigrama mostra la diferència entre l'exposició de l'abdomen i una incomoditat. L'exploració és més urgent i més superficial en el primer cas. En les observacions dutes a terme hem comprovat que l'animal es mostra molt disposat a adoptar el comportament descrit. Cal tenir en compte, però, que els experiments seguien a la situació de *stress* deguda a l'extrusió de la closca pràcticament sense solució de continuitat. Potser, amb el temps, l'apetència a desplegar el comportament canviaria? En el treball de BALASCH i MENGUAL [1] s'arribava a la conclusió que, amb el temps i en absència de predador o de situacions de *stress,* l'interès pels celenteris disminuïa progressivament.

BIBLIOGRAFIA

1. BALASCH, J. i MENGUAL, V. — *The behavior of* Dardanus arrosor *in association with* Calliactis parasitica *in artificial habitat.* «Mar. Behav. Physiol.», *2:* 251-260 (1974).
2. BALASCH, J. i MERCADAL, G. — *Factors related to shell selection by* Dardanus arrosor. «Behavioral Processes» (en premsa).
3. CUTRESS, C. E. i ROSS, D. M. — *The sea anemone* Calliactis tricolor *and its association with the hermit crab* Dardanus venosus. «J. Zool. Proc. Zool. Soc. Lond.», *158* (2): 225-241 (1969).
4. DAVENPORT, D., ROSS, D. M. i SUTTON, L. — *The remote control of nematocysts discharge in the attachment of* Calliactis parasitica *to shells of hermit crabs.* «Vie et Milieu», *12:* 197-209 (1961).
5. HAZLETT, B. A. — *Further investigations of the cheliped presentation display in* Pagurus bernhardus. «Crustaceana», *17:* 31-34 (1969).
6. HAZLETT, B. A. i BOSSERT, W. H. — *A Statistical analysis of the agressive comunications systems of some hermit crabs.* «Anim. Behav.», *13:* 357-373 (1965).
7. MAINARDI, D. i ROSSI, A. C. — *Social status and its effects in some hermit crabs.* «5 th European Mar. Biol. Symp. Padova». Ed. by Bruno Battaglia (1972).
8. REESE, E. S. — *Submissive posture as an adaptation to agressive behavior in hermit crabs.* «Zeitschr. Tierpych.», *19:* 645-651 (1962).
9. REESE, E. S. — *Behavorial adaptations of intertidal hermit crabs.* «Am. Zool.», *9:* 343-355 (1969).
10. ROSS, D. M. — *Protection of hermit crabs* Dardanus spp *from Octopus by cemensal sea anemones.* «Nature», *230:* 401-402 (1971).
11. ROSS, D. M. i SUTTON, L. — *The association between the hermit crab* Dardanus arrosor *and the sea anemone* Calliactis parasitica. «Proc. Roy. Soc. Biol.», *155:* 282-291 (1961).
12. VANCE, R. R. — *Competition and mechanisme of coexistence in three sympatric species of intertidal hermit crabs.* «Ecology», *53* (6): 1062-1074 (1972).