

Indicadores de monogamia en el cangrejo comensal *Pinnixa transversalis* (Milne Edwards & Lucas) (Decapoda: Brachyura: Pinnotheridae): distribución poblacional, asociación macho - hembra y dimorfismo sexual

Indicators of monogamy in the commensal crab *Pinnixa transversalis* (Milne Edwards & Lucas) (Decapoda: Brachyura: Pinnotheridae): population distribution, male - female association and sexual dimorphism

Juan A. Baeza

Estación Costera de Investigaciones Marinas ECIM, Pontificia Universidad Católica de Chile, Osvaldo Marin 1672, Las Cruces Chile.
abaeza@genes.bio.puc.cl

Abstract. To examine the mating behaviour of the crab *Pinnixa transversalis*, commensal of the tubicolous polychaete *Chaetopterus variopedatus*, the population distribution, male-female association pattern, and its relative growth were studied. A total of 65 host worms were collected and analyzed during 1995 and 1996 in La Herradura Bay, Chile. The number, sex and size of crabs found inside the tubes were measured. Results show that *P. transversalis* occurs with high frequency, more than expected by chance, as heterosexual pairs inside *Chaetopterus* tubes. Males are associated with females, the association being independent of the female gravid condition or of the stage of development of the egg mass. Also, a high positive correlation between host tube length and crab width, both for males and females, was observed, suggesting the high degree of fidelity of each heterosexual pair inhabiting each host worm. Moreover, relative growth measurements revealed that no sexual dimorphism neither positive allometric growth of the chelipeds occurs in *P. transversalis*. The lack of these features is typical for monogamous decapods. Based on available information it is concluded that the commensal crab *Pinnixa transversalis* has adopted a monogamous mating system at the study site. The benefits associated with that behavior are discussed.

Keywords: *Pinnixa*, mating system, monogamy, sexual dimorphism, commensal, Chile.

Resumen. Se estudió la distribución poblacional, el patrón de asociación entre los sexos, y el dimorfismo sexual del cangrejo *Pinnixa transversalis*, comensal del poliqueto tubícola *Chaetopterus variopedatus*, con el objeto de examinar su sistema de apareamiento. Para ello se recolectó un total de 65 poliquetos hospedadores durante 1995 y 1996, en bahía La Herradura de Guayaacán, Chile. Se registró el número de cangrejos en el interior del tubo de cada hospedador, se determinó el sexo y se midió el ancho del caparazón de cada cangrejo recolectado. Los resultados permiten observar que *P. transversalis* habita con mayor frecuencia que lo esperado por el azar como parejas, invariablemente heterosexuales, en el interior de los tubos del poliqueto. Los machos de la especie cohabitan con hembras, independientemente de la presencia/ausencia de huevos en el abdomen o del estado de desarrollo de la masa ovífera de éstas. Además, se observó una correlación positiva entre la longitud del tubo del poliqueto hospedador y la anchura del caparazón de los cangrejos comensales, machos y hembras. Todo lo anterior sugiere una alta fidelidad de cada pareja heterosexual en cada hospedador. Mas aún, el tamaño de los machos es levemente inferior al de las hembras y el análisis del crecimiento relativo refleja la ausencia de dimorfismo sexual y de crecimiento alométrico positivo para los quelípedos, situación previamente descrita para otros decápodos monógamos. Sobre esta base, se sugiere que el cangrejo comensal *Pinnixa transversalis* ha adoptado un sistema de apareamiento monógamo en el área de estudio. Se describen las ventajas asociadas a este comportamiento.

Palabras clave: *Pinnixa*, sistema de apareamiento, monogamia, dimorfismo sexual, comensal, Chile.

Introducción

En crustáceos decápodos, el sistema de apareamiento ha sido extensamente estudiado durante las dos últimas décadas, demostrándose la variedad de formas que puede adoptar en las diferentes familias que componen el grupo. Los trabajos recopilatorios de Hartnoll (1969)

y Christy (1987) evidencian el carácter adaptativo del apareamiento. y las restricciones filogenéticas que existen respecto de su adopción por una determinada especie. Si bien los estudios son numerosos, la mayoría de las descripciones del sistema de apareamiento han sido realizadas en especies que habitan el submareal somero, o ambientes semi-terrestres y terrestres, donde

es posible la observación y cuantificación directa del comportamiento de los individuos (Salmon & Hyatt 1983). En decápodos que han adoptado un hábito de vida simbiótico, donde el ambiente no cumple con los requerimientos básicos para la observación directa de los organismos, los estudios son escasos. En estas situaciones, se puede lograr una primera aproximación sobre el sistema de apareamiento de una especie mediante el estudio de su distribución poblacional, el patrón de asociación entre los sexos, y otros aspectos básicos de su historia natural, tales como el dimorfismo sexual y el crecimiento relativo del cuerpo, caracteres modelados por las interacciones sociales y el propio sistema de apareamiento de la especie (ver Hazlett *et al.* 1974, Hazlett 1979, Bell 1984, 1988).

Los cangrejos Pinnotheridae constituyen uno de los grupos más diversos y abundantes entre los decápodos marinos que han adoptado un hábito de vida simbiótico (Ross 1983). Presentes en aguas tropicales y templadas alrededor de todo el mundo, han sido descritos como comensales o parásitos de organismos de vida sésil, hemisésil o vágil. Entre sus hospedadores se encuentran ascídeas, holoturoideos, equinoideos, moluscos bivalvos y gastrópodos (Christensen & McDermott 1958, Wells & Wells 1961, Telford & 1978, Ross 1983). Sus principales géneros son *Fabia*, *Pinnaxodes*, *Pinnotheres* y *Pinnixa* (Garth 1957, Ross 1983). No obstante, solamente ha sido descrito el sistema de apareamiento en especies de *Pinnotheres* y *Fabia*, entoparásitos de moluscos bivalvos de importancia comercial (Salmon 1983).

En *Zoep* (= *Pinnotheres*) *ostreum* (Say, 1817) los individuos colonizan a su hospedador, la ostra *Crassostrea virginica* (Gmelin, 1791), durante su etapa juvenil (Stauber 1945, Christensen & McDermott 1958). La hembra nunca abandona el hospedador una vez establecida la asociación, desarrolla un caparazón blando y crece cuanto puede, copulando con los machos que la visitan (McGinitie & McGinitie 1968 en Salmon 1983). El macho permanece pequeño, posee un caparazón duro y aparentemente se traslada de hospedador en hospedador en busca de hembras con las cuales copular, hasta morir (Stauber 1945, Christensen & McDermott 1958). Cada individuo de *Z. ostreum* copula varias veces con diferentes miembros del sexo opuesto, por lo que esta especie puede ser considerada como promiscua (ver Wilson 1975, Barash 1982, Salmon 1983). El estudio del patrón de distribución poblacional y de asociación entre los sexos indica un sistema de apareamiento similar en las especies *Pinnotheres pisum* (Linnaeus, 1767), entocomensal del mejillón *Mytilus edulis* (Linnaeus, 1758) en el Atlántico (Haines *et al.* 1994), en *Pinnotheres novaezelandiae* (Fihol, 1886), asociado a varias especies de bivalvos en Nueva Zelandia (Jones

1977, Palmer 1995) y en *Pinnaxodes floridensis* Wells & Wells 1961, asociado a *Theleothuria princeps* (Selenka), en Florida (Well & Well 1961). En tanto, el sistema de apareamiento de *Pinnotheres maculatus* (Say, 1818) y *Fabia subquadrata* (Dana, 1851) difiere del anterior debido a que las hembras abandonan el hospedador para copular con un macho durante la época de apareamiento y luego restablecen la asociación con otro hospedador iniciando su crecimiento y desarrollo (Pearce 1966).

En cangrejos del género *Pinnixa*, no han sido realizados estudios que describan su sistema de apareamiento. Estas especies han sido frecuentemente descritas como parejas heterosexuales en el interior de los tubos del poliqueto *Chaetopterus* spp. (Gray 1961, Grove & Wooding 1996, Zmarzly 1992), por lo que varios autores han sugerido la posibilidad de monogamia en estas especies (Salmon 1983).

En especies que han adoptado un sistema de apareamiento monógamo, cada miembro de la población copula y se reproduce exclusivamente con un solo miembro del sexo opuesto (Wilson 1975, Barash 1982). Estas especies habitan en sus refugios como parejas heterosexuales, ocurre fidelidad entre las parejas formadas y como consecuencia del bajo nivel de selección sexual que opera en este tipo de sistemas, es reducido el grado de dimorfismo sexual de las estructuras utilizadas por los machos durante interacciones agresivas para la adquisición de las hembras o de los recursos para atraerlas (Wilson 1975, Knowlton 1980, Barash 1982). Las características anteriores diferencian a estas especies de otras polígamas, donde los machos se asocian con varias hembras durante época reproductiva, la formación de parejas heterosexuales es momentánea y el dimorfismo sexual es pronunciado, presentando el macho un tamaño del cuerpo, y de aquellas estructuras utilizadas durante las interacciones agresivas, superior al de las hembras (Orensanz & Gallucci 1988).

En Chile, *Pinnixa transversalis* ha sido citada como un cangrejo comensal del poliqueto tubícola *Chaetopterus* sp. (Garth 1957). Durante buceos exploratorios en el centro-norte de Chile se observó a esta especie como parejas heterosexuales en el interior de los tubos de *Chaetopterus variopedatus* (Renier, 1804). Lo anterior sugiere, al igual que para las otras especies del género, que *P. transversalis* podría haber adoptado un sistema de apareamiento monógamo, ocurriendo con mayor frecuencia que lo esperado por el azar como parejas heterosexuales en el interior de los tubos del poliqueto hospedador, existiendo fidelidad entre los individuos de cada pareja establecida y también un bajo grado de dimorfismo sexual de los quelípedos, estructuras utilizadas durante las

interacciones agresivas en crustáceos decápodos (Hartnoll 1974).

El presente estudio tiene como objetivo describir cuantitativamente la asociación existente entre *P. transversalis* y *C. variopedatus* en una bahía del centro norte de Chile y lograr una primera aproximación respecto del sistema de apareamiento de esta especie, posiblemente monógamo, mediante el estudio de su distribución poblacional, el patrón de asociación entre sexos y el dimorfismo sexual.

Materiales y Métodos

Area de estudio y métodos generales

Las muestras proceden del submareal somero de bahía La Herradura de Guayacán, Coquimbo (29°58'30"S-71°22'30"O), Chile (Fig. 1). Este sector se caracteriza por ser un ambiente protegido, con un fondo de arena y fango dominado por algas rojas, principalmente *Sarcoditheca gaudichaudii* (Montagne) Gabrielson, 1982, *Gigartina chamissoi* (C. Agardh) J. Agardh, 1842 y *Rhodymenia howeana* Dawson, 1941. El componente faunístico más representativo de esta comunidad es el poliqueto formador de tubos *Chaetopterus variopedatus*. También se observó con una abundancia relativamente alta en el sector de estudio al decápodo carnívoro *Cancer polyodon* (Poeppig, 1835).

Durante septiembre de 1995 y 1996 se recolectaron los tubos de *Chaetopterus variopedatus* mediante buceo autónomo, en tres estaciones dispuestas a lo largo de un transecto paralelo a la línea de costa, ubicado a 13 m de profundidad (Fig. 1). Los tubos se desenterraron manualmente y se colocaron inmediatamente dentro de una bolsa, la que se cerró hasta el análisis posterior de las muestras. Una vez en el laboratorio se midió la longitud del tubo de cada hospedador, se abrió a lo largo mediante tijeras, y se contabilizó el número de cangrejos en su interior. Se midió la anchura del caparazón de éstos y se determinó el sexo de cada cangrejo recolectado durante 1995. También se midió la longitud y la altura del caparazón, la longitud del propodito de cada quelipodo, y el ancho del segundo y cuarto segmento abdominal de cada cangrejo recolectado durante 1996. Las mediciones se realizaron con un pie de metro (precisión = 0,05 mm).

Distribución poblacional y patrón de asociación entre sexos

El patrón de dispersión poblacional de *Pinnixa transversalis* se analizó al comparar la distribución observada de los cangrejos (número de individuos/tubo) en *C. variopedatus* respecto de la distribución aleatoria de Poisson, determinado mediante la prueba G de bondad de ajuste, la existencia de desviaciones

significativas entre ambas distribuciones (Elliott 1983). Para este análisis, los tubos que presentaron algún rasgo de deterioro se descartaron como unidades muestrales, utilizándose 61 hospedadores de un total de 65 recolectados.

Para determinar si los sexos de *P. transversalis* se distribuyen aleatoriamente en el interior de los tubos del poliqueto hospedador al ocurrir como parejas, o bien, si existe algún patrón de asociación, se ajustó la distribución binomial a la frecuencia observada de parejas heterosexuales, macho-macho y hembra-hembra encontradas en un mismo hospedador. Diferencias significativas entre ambas distribuciones se detectaron mediante la prueba G de bondad de ajuste (Sokal & Rohlf 1969).

Las hembras recolectadas durante 1996 se clasificaron de acuerdo a la presencia o ausencia de huevos entre sus pleópodos (ovíferas y no ovíferas) y al estado de madurez de la masa ovífera: hembras ovíferas tempranas con sus huevos en Estado I, hembras ovíferas intermedias (Estado II) y hembras ovíferas tardías (Estado III). Mediante un estereomicroscopio se examinó el estado de desarrollo de la masa ovífera de cada una de las hembras recolectadas, clasificando a los tres diferentes estados embrionarios de acuerdo a las siguientes características; Estado I: vitelo uniformemente distribuido y ausencia de mancha ocular, Estado II: presencia de mancha ocular, pero no completamente desarrollada, y Estado III: ojo claramente visible y bien desarrollado, presencia de cromatóforos, y apéndices. Se estudio la dependencia entre el estado de madurez de la masa ovífera de las hembras y la frecuencia de aparición en el mismo hospedador de los machos. Se utilizó la prueba Chi-cuadrado de independencia (Sokal & Rohlf 1969) para determinar diferencias significativas entre la frecuencia de asociación de machos y hembras con o sin huevos.

Crecimiento relativo y dimorfismo sexual

Para determinar el modelo del crecimiento relativo del caparazón, del propodito de cada quelipodo y del segundo y cuarto segmento abdominal de *P. transversalis* en relación al ancho del caparazón (variable x), se utilizó la transformación logarítmica de la función exponencial $y = ax^b$. El método de regresión de los mínimos cuadrados se utilizó para calcular la pendiente y otros parámetros de cada estimación lineal logarítmica desarrollada. Mediante la prueba t-Student se contrastó la pendiente b respecto de la pendiente estándar $b_{0,0}=1$ que asume isometría (Sokal & Rohlf 1969). Los valores de b definieron la presencia/ausencia y el tipo de crecimiento relativo (si $b = 1$: isometría, si $b < 1$: alometría negativa, y si $b > 1$: alometría positiva) (Hartnoll 1978). El procedimiento se repitió para machos y hembras por separado.

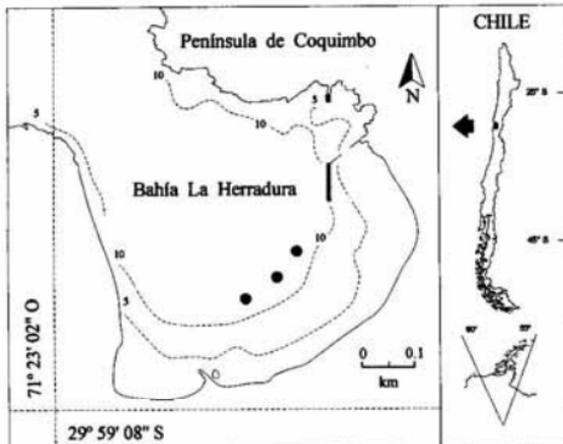


Figura 1

Sitio de estudio ubicado en bahía La Herradura de Guayacán, IV Región, Chile. Los círculos rellenos indican los sitios de recolección de *Pinnixa transversalis* y *Chaetopterus variopedatus* durante 1995 y 1996.

Study site located in La Herradura de Guayacán bay, IV Region, Chile. Filled circles indicate collection locations of *Pinnixa transversalis* and *Chaetopterus variopedatus* during 1995 and 1996.

El modelo de crecimiento relativo del propodito de cada quelipedo se realizó por separado para el quelipedo de mayor y menor tamaño en la población analizada, independientemente de su posición (lado izquierdo o derecho) en cada cangrejo medido (R. Hartnoll, comunicación personal).

Análisis de datos

Durante el presente estudio se utilizó estadística paramétrica, previa comprobación mediante la prueba Bartlett (Sokal & Rohlf 1969) de que las varianzas de los grupos de datos a contrastar fuesen homogéneas, en caso contrario se utilizaron pruebas de significancia no paramétricas. El nivel de seguridad bajo el cual se rechazó la hipótesis nula en todos los casos fue $\alpha = 0,05$.

Resultados

Distribución de comensales y asociación entre sexos

En el interior de los 61 poliquetos hospedadores (*Chaetopterus variopedatus*) considerados como unidades muestrales válidas durante el presente estudio (30 recolectados durante 1995 y 31 durante 1996), se observó un total de 100 cangrejos comensales

pertenecientes a la especie *Pinnixa transversalis*. El 100% de los tubos analizados durante 1995 presentó al menos un cangrejo comensal en su interior, mientras que durante 1996, en el 87,1% de los hospedadores analizados se observó al cangrejo comensal. El promedio de cangrejos por hospedador fue igual a 1,64 (+/- 0,73 d.s.). En el 6,56% de los tubos analizados no se observaron cangrejos comensales. En el 29,61% se observó sólo a un cangrejo comensal. El 59% contenía a dos cangrejos (Fig. 2). La distribución observada de *P. transversalis* en asociación con *C. variopedatus* difirió significativamente de la distribución aleatoria de Poisson (Prueba G de bondad de ajuste ($n = 61$): $G = 6,59$; g.l. = 1; $p < 0,05$), resultado de la alta frecuencia de pares de comensales habitando en los tubos del poliqueto.

De los 18 poliquetos hospedadores donde se registró sólo un cangrejo en su interior; 7 estaban habitados por machos y 11 por hembras, sin detectarse diferencias significativas entre dichas proporciones (prueba G de bondad de ajuste: $G = 1,836$; g.l. = 1; $p > 0,1$). En uno de los tubos donde se encontraron 3 cangrejos, se observaron 2 hembras y un macho, ocurriendo lo contrario en el segundo tubo. El grupo de 4 cangrejos consistió de 2 hembras y 2 machos. En

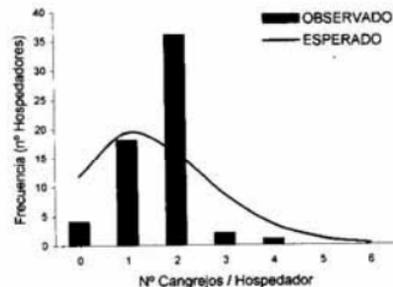


Figura 2

Distribución poblacional de *Pinnixa transversalis*, comensal de *Chaetopterus variopedatus*. La frecuencia observada difiere significativamente de la distribución de Poisson, mostrada mediante el polígono de frecuencia suavizado. Los datos de 1995 y 1996 se agruparon.

Population distribution of *Pinnixa transversalis*, commensal of *Chaetopterus variopedatus*. Observed frequency differs significantly from expected Poisson distribution, shown by means of the frequency polygon. The data of 1995 and 1996 were pooled.

el 100% de los tubos ocupados por 2 cangrejos ($n=36$) se observaron parejas heterosexuales. De ocurrir una distribución aleatoria entre los sexos, el número esperado de hospedadores habitados por parejas heterosexuales hubiese sido 18, de acuerdo a la proporción de machos y hembras en la población. Consecuentemente, se observó una proporción de parejas heterosexuales mayor que la esperada por el azar (distribución binomial, $G = 50,03$; g.l. = 2; $p < 0,001$).

Un total de 52 hembras (75% ovíferas) y 48 machos adultos se recolectaron durante el presente estudio. Al comparar entre las hembras que habitaron solitariamente en un hospedador y las hembras observadas junto con un único macho en un mismo tubo (datos de 1995 y 1996, 47 hembras y tubos de *C. variopedatus*), se observó que la presencia del macho de *P. transversalis* junto a la hembra en un hospedador ocurrió independientemente de la presencia o ausencia de huevos en el abdomen de las últimas (prueba Chi-cuadrado de independencia, $\chi^2 = 0,5$; g.l. = 1, $p = 0,4793$) (Tabla 1).

Durante 1996 no se observó una dependencia entre el estado de madurez de la masa ovífera de cada hembra recolectada y la frecuencia de aparición de los machos en el mismo tubo. Las 9 hembras observadas con huevos en estado de desarrollo temprano (Estado I) formaron parejas heterosexuales, mientras que solamente 2 de las 9 hembras con huevos en estado de desarrollo avanzado (Estado III) habitaron solas en un hospedador. La única hembra con huevos en estado de desarrollo intermedio (Estado II) ocurrió junto a un macho en el mismo hospedador. Todas las hembras no ovíferas ($n=5$) observadas durante 1996, se recolectaron junto a un macho en el mismo hospedador.

Los machos que formaban parejas heterosexuales presentaron un tamaño (expresado como ancho del caparazón) significativamente mayor que el de los machos solitarios, (prueba t-Student: $t = 2,29$; g.l. = 41; $p < 0,025$) (Tabla 2). Por el contrario, entre las hembras solitarias y emparejadas no se detectaron diferencias significativas respecto del tamaño (prueba t-Student heterogénea: $t's = 0,53$; g.l. = 45; $p > 0,05$).

La relación existente entre el tamaño de los machos y hembras que habitaron un mismo hospedador (expresado como ancho del caparazón) mostró una relación positiva significativa ($r = 0,881$; $t_s = 10,84$; $p < 0,001$) (Fig. 3), la variación explicada alcanzando un 77,62 %. En la totalidad de las parejas

Tabla 1

Asociación entre las hembras (ovíferas y no ovíferas) de *Pinnixa transversalis* y la presencia de machos conspecificos en los tubos de *Chaetopterus variopedatus*. Solamente se consideraron hospedadores con dos o menos cangrejos; los datos de 1995 y 1996 se agruparon (número de hembras y hospedadores = 47).

Association between *Pinnixa transversalis* females (ovigerous and not ovigerous) and the occurrence of conspecific males on *Chaetopterus variopedatus* tubes. Only host with two or less crabs were considered; data of 1995 and 1996 were pooled (number of females and hosts = 47).

Condición de la hembra	Asociación		Total
	Con macho	Sin macho	
Ovífera	27	10	37
No ovífera	9	1	10
Total	36	11	47

Tabla 2

Tamaño presentado por los machos y hembras emparejados y solitarios de *Pinnixa transversalis* recolectados durante 1996. Se presenta el promedio (X), la desviación estándar (d.s.), el rango de tamaño expresado como ancho del caparazón, y el número de cangrejos observados.

Size of paired and unpaired males and females of *Pinnixa transversalis* collected during 1996. Mean (X), standard deviation (d.s.), size range expressed as carapace width, and number (N) of crabs analyzed are shown.

Sexo	X (mm)	d.s.	Rango de tamaño	N
Machos				
Con hembra	16,35	2,05	11,8 - 20,2	36
Sin hembra	14,54	1,87	11,0 - 16,0	7
Hembras				
Con macho	19,29	2,82	12,4 - 22,4	36
Sin macho	20,96	1,34	18,3 - 22,4	11

* = $p < 0,025$, n.s. = $p > 0,05$.

observadas durante ambos muestreos, la hembra siempre presentó un ancho del caparazón mayor que el macho, siendo esta última como promedio 1,17 veces ($\pm 0,086$) el tamaño del macho ($n = 36$).

En las muestras obtenidas durante 1995, el tamaño de *C. variopedatus* varió entre 80,5 y 41,1 cm, con una longitud del tubo promedio de 64,4 \pm 9,48 cm. En 1996, la longitud promedio de los tubos fue de 52,48 \pm 14,96, con un rango de 34 a 84 cm. No obstante a las diferencias observadas, estas no fueron significativas ($t = 2,04$; $p > 0,05$). Se observó una relación positiva significativa entre la longitud del tubo del hospedador y

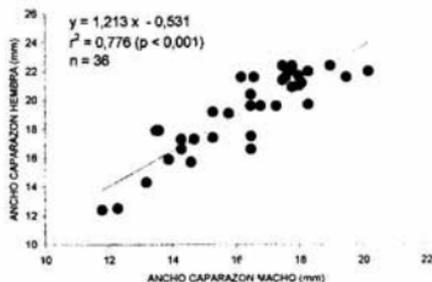


Figura 3

Relación entre el ancho del caparazón del macho y de la hembra de *Pinnixa transversalis*, encontrados como parejas heterosexuales en los tubos de *Chaetopterus variopedatus*.

Relationship between carapace width of male and female of *Pinnixa transversalis*, found as heterosexual pairs in *Chaetopterus variopedatus* tubes.

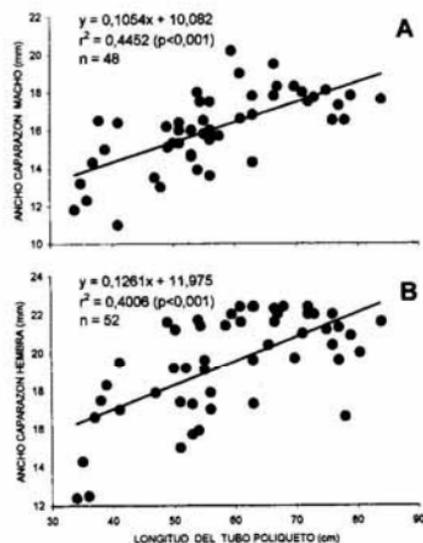


Figura 4

Relación entre la longitud del tubo de *Chaetopterus variopedatus* y el ancho del caparazón de los machos (A) y hembras (B) de *Pinnixa transversalis* que los habitaban. Datos agrupados de 1995 y 1996.

Relationship between tube length and carapace width of males (A) and females (B) of *Pinnixa transversalis* inhabiting *Chaetopterus variopedatus*. Data of 1995 and 1996 were pooled.

el ancho del caparazón de los cangrejos de ambos sexos que los habitaban (independientemente de la presencia o ausencia de otro cangrejo en el mismo hospedador) (machos; $r = 0,66$; $t_s = 6,076$; g.l. = 46; $p < 0,001$ y hembras; $r = 0,63$; $t_s = 5,78$; g.l. = 50; $p < 0,001$) (Fig. 4A, B). El 44,5% y 40% de la variación del tamaño de los cangrejos machos y hembras, respectivamente, fue determinada por el tamaño del hospedador. No se detectaron diferencias significativas entre los coeficientes de correlación obtenidos para ambos sexos ($t_s = 0,294$; g.l. = ∞ ; $p > 0,5$).

La diferencia respecto del tamaño promedio (expresado como longitud del tubo) entre hospedadores con y sin cangrejos en su interior fue significativa ($t = 2,51$, g.l. = 59, $p = 0,015$). No obstante, la longitud promedio del tubo de los hospedadores que albergaban a dos o más cangrejos en su interior no difirió significativamente del tamaño presentado por los hospedadores con un solo cangrejo en su interior ($t = 0,13$, g.l. = 55, $p = 0,897$). La longitud del tubo del poliqueto con cuatro cangrejos en su interior fue de 51 cm.

Crecimiento relativo y dimorfismo sexual

El tamaño de los machos de *P. transversalis* recolectados durante ambos periodos de estudio varió entre 11,0 y 20,2 mm, con una anchura promedio del caparazón de 16,08 \pm 2,01 mm ($n = 48$). Las hembras en cambio, presentaron un tamaño promedio del caparazón de 19,44 \pm 2,65 mm con un rango de 12,4 - 22,4 mm ($n = 52$) (Fig. 5), sugiriendo dimorfismo sexual respecto del tamaño en esta especie.

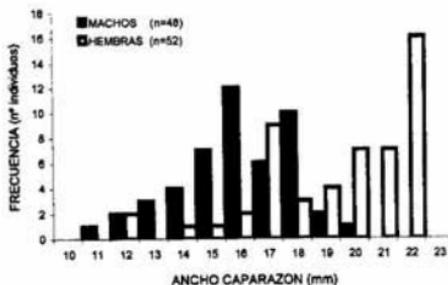


Figura 5

Distribución de frecuencia de tallas de *Pinnixa transversalis*. El tamaño es expresado como ancho del caparazón. Los cangrejos recolectados durante 1995 y 1996 se agruparon.

Size frequency distribution of *Pinnixa transversalis*. Size is expressed as carapace width. Data collected during 1995 and 1996 were pooled.

En ambos sexos de *P. transversalis* se observó una correlación positiva significativa entre cada una de las medidas lineales del cuerpo estudiadas y el ancho del caparazón. Sin embargo, estas presentaron diferentes tendencias respecto del tipo y nivel de alometría. En los machos, la altura del caparazón presentó una tasa de crecimiento relativa significativamente menor que la registrada para la anchura y la longitud de la misma estructura, mientras que el crecimiento de la longitud del caparazón en relación a la anchura fue isométrico (Tabla 3). Consecuentemente, el caparazón del macho adoptó gradualmente una morfología dorsoventralmente deprimida a medida que su tamaño aumentó. En las hembras, la altura del caparazón presentó una tasa de crecimiento relativa no significativamente diferente que la registrada para la anchura y la longitud del caparazón, mientras que la longitud del caparazón presentó un crecimiento alométrico negativo (Tabla 3). El caparazón de la hembra sufrió una leve compresión

en el eje ántero-posterior a medida que aumentó su tamaño. Como resultado de los niveles de alometría diferenciales registrados entre los sexos, en las hembras el volumen interno del caparazón se mantuvo estable a medida que aumentó de tamaño, mientras que en los machos este volumen se redujo.

La anchura del segundo y cuarto segmento abdominal exhibió una alometría positiva en las hembras. Una leve alometría positiva se detectó también en el cuarto segmento abdominal de los machos, mientras que el segundo segmento abdominal de los machos presentó un crecimiento relativo isométrico respecto de la anchura del caparazón (Tabla 3). En los machos, la longitud del propodito de ambos quelípedos presentó un crecimiento isométrico. En las hembras en cambio, ambas estructuras presentaron un crecimiento alométrico negativo.

Tabla 3

Crecimiento relativo en machos y hembras de *Pinnixa transversalis*: ecuación de regresión, coeficiente de correlación, error estándar de la pendiente (ES_m), y tipo de alometría de cada variable estudiada (LC, AC, y Al C = longitud, ancho, y altura del caparazón, respectivamente. ABD 2 y ABD 4 = ancho del segundo y cuarto segmento abdominal, respectivamente. QL MY y QL MN = longitud del propodito del quelípedo mayor y menor, respectivamente).

Relative growth of males and females of *Pinnixa transversalis*. Regression equation, correlation coefficient, standard error of the slope (ES_m), and allometric status of each studied variable (LC, AC, y Al C = carapace length, width and height, respectively. ABD 2 y ABD 4 = width of second and fourth abdominal segment, respectively. QL MY y QL MN = propodus length of major and minor cheliped, respectively).

y	x	Regresión	r	ES_m	ts	p	Alometría
Machos							
Log LC	Log AC	$y = 0,9076 x - 0,1888$	0,95*	0,058	1,60	> 0,10	0
Log Al C	Log AC	$y = 0,8211 x - 0,1894$	0,95*	0,055	3,24	< 0,01	-
Log Al C	Log LC	$y = 0,8786 x - 0,0043$	0,97*	0,047	2,57	< 0,02	-
Log ABD 2	Log AC	$y = 1,1654 x - 0,8565$	0,82*	0,161	1,03	> 0,20	0
Log ABD 4	Log AC	$y = 1,3980 x - 0,3168$	0,87*	0,161	2,47	< 0,05	+
Log QL MY	Log AC	$y = 1,0304 x - 0,5861$	0,88*	0,111	0,28	> 0,50	0
Log QL MN	Log AC	$y = 1,0530 x - 0,6361$	0,86*	0,082	0,42	> 0,50	0
Hembras							
Log LC	Log AC	$y = 0,7794 x - 0,0608$	0,92*	0,067	3,29	< 0,01	-
Log Al C	Log AC	$y = 0,8588 x - 0,2364$	0,88*	0,096	1,47	> 0,10	0
Log Al C	Log LC	$y = 0,9887 x - 0,0671$	0,86*	0,125	0,09	> 0,90	0
Log ABD 2	Log AC	$y = 1,3917 x - 0,7694$	0,94*	0,101	3,87	< 0,01	+
Log ABD 4	Log AC	$y = 1,5008 x - 0,7151$	0,96*	0,094	5,33	< 0,01	+
Log QL MY	Log AC	$y = 0,8096 x - 0,2986$	0,89*	0,085	2,23	< 0,05	-
Log QL MN	Log AC	$y = 0,7864 x - 0,3054$	0,90*	0,082	2,62	< 0,02	-

* $p < 0,001$, $n = 27$ y 25 machos y hembras analizadas, respectivamente.

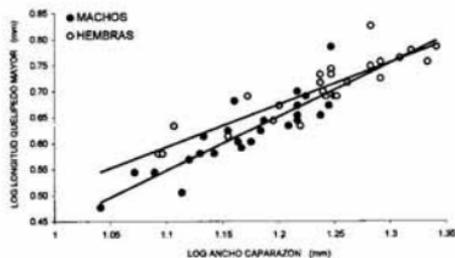


Figura 6

Crecimiento relativo de la longitud del quelipedo mayor como función del ancho del caparazón en machos y hembras de *Pinnixa transversalis*. Medidas en mm. La ecuación de regresión lineal obtenida previa transformación logarítmica de los datos se muestra para cada sexo en la Tabla 3. El patrón de crecimiento del quelipedo menor es el mismo.

Relative growth of major cheliped length as function of carapace width in males and females of *Pinnixa transversalis*. Measurements are in mm. Lineal regression equation obtained previous logarithmic transformation of the data are shown for each sex on Table 3. Relative growth pattern of minor cheliped is the same.

Destacan además, las diferencias en el tamaño relativo del abdomen y de los quelipedos. A una misma anchura del caparazón, la longitud del propodito de ambos quelipedos fue levemente mayor en las hembras que en los machos. No obstante, la diferencia en tamaño disminuyó gradualmente con el incremento del tamaño, hasta hacerse nula cuando el caparazón alcanzó aproximadamente los 17,8 mm de anchura (Fig. 6). En tanto, la anchura del abdomen fue mayor en las hembras que en los machos; la diferencia se observó tanto en el segundo como en el cuarto segmento abdominal, en todo el rango de tamaño estudiado (Fig. 7). En general, *Pinnixa transversalis* no presentó dimorfismo sexual en los quelipedos, pero sí en el abdomen.

Discusión

Pinnixa transversalis ocurre frecuentemente como parejas, invariablemente heterosexuales, en *Chaetopterus variopedatus*. El macho de la especie se encuentra asociado con las hembras en un mismo hospedador, independientemente de la presencia / ausencia de huevos en el abdomen de las hembras o del estado de desarrollo de la masa ovífera. Además, el tamaño de los cangrejos de ambos sexos presenta una alta correlación con el tamaño del hospedador. Lo anterior sugiere la estabilidad de la pareja establecida en

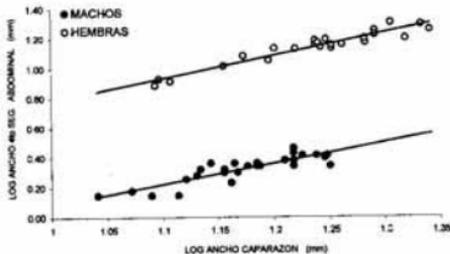


Figura 7

Crecimiento relativo del ancho del cuarto segmento abdominal como función del ancho del caparazón en machos y hembras de *Pinnixa transversalis*. Medidas en mm. La ecuación de regresión lineal obtenida previa transformación logarítmica de los datos se muestra para cada sexo en la Tabla 3.

Relative growth of fourth abdominal segment width as function of carapace width in males and females of *Pinnixa transversalis*. Measurements are in mm. Lineal regression equation obtained previous logarithmic transformation of data are shown for each sex on Table 3.

cada hospedador. Además, el macho presenta un tamaño levemente inferior al de la hembra y no existe crecimiento alométrico positivo ni dimorfismo sexual de los quelipedos. La información en conjunto indica la adopción de un sistema de apareamiento monógamo por *P. transversalis*. La fidelidad de las parejas heterosexuales y la ausencia de dimorfismo sexual como evidencia de monogamia en esta especie se discute a continuación.

Además de *P. transversalis*, varias otras especies congénicas (e.g. *P. chaetoptera* Stimpson, 1860) han sido descritas habitando sus hospedadores como parejas heterosexuales (Gray 1961, Zmarzly 1992, Grove & Wooding 1996). Otros decápodos como *Polyonyx gibbessi* (Haig, 1956), comensal de *C. variopedatus* (Gray 1961), *Clastocheuch vanderhorsti*, (Schmitt, 1924) comensal del erizo *Echinometra lucunter* (L.) en el Caribe (Werdling 1983), las especies del genero *Trapezia*, comensales de corales *Pocillopora* spp. en aguas tropicales (Preston 1973, Huber 1987), varios camarones pontónidos (familia Pontoniidae) en el Indo-Pacífico y alféidos (familia Alpheidae) en el Caribe (Knowlton 1980, Ross 1983, Omori *et al.* 1994), también han sido descritos habitando como parejas heterosexuales en sus respectivos hospedadores. En la mayoría de estas especies se ha asumido un sistema de apareamiento monógamo sin haberse estudiado la

fidelidad de la asociación y la posibilidad de cópulas adicionales realizadas por alguno de los sexos. De hecho, en especies con un sistema de apareamiento polígamo o promiscuo también se forman parejas heterosexuales antes de la cópula. No obstante, cuando esto ocurre, la asociación entre los sexos es momentánea y la hembra siempre está cercana a mudar u oviponer (ver Diesel 1988, van der Meer 1994). Si la asociación entre los machos y las hembras de *P. transversalis* que habitan en un mismo hospedador fuese momentánea, los machos se encontrarían asociados con mayor frecuencia junto a las hembras no ovíferas o con huevos en estado tardío, esto es, cerca de la muda y oviposición. No obstante, en *P. transversalis*, los machos se encuentran asociados con las hembras, independientemente de la presencia de huevos o del estado de desarrollo de la masa ovífera en las últimas. Esto indica que la asociación de los machos con las hembras de *P. transversalis* ocurre independientemente del momento de la muda y postura de los huevos por parte de las hembras, indicando la estabilidad de las parejas que habitan en cada hospedador.

Un segundo hecho que demuestra la fidelidad de las parejas heterosexuales y la estabilidad de la asociación entre cada cangrejo comensal y el hospedador que habita es la correlación observada entre el tamaño del hospedador y el comensal, independientemente del sexo o de la presencia de otro conoespecífico. Una correlación entre el tamaño del hospedador y del cangrejo comensal ha sido previamente descrito para las hembras de *Fabia subquadrata*, *Zoops ostreum* y *Pinnotheres pisum*, las que nunca abandonan su hospedador luego de establecida la asociación (Stauber 1945, Christensen & McDermott 1958, Salas *et al.* 1989, Haines *et al.* 1994). Esto indica que cada cangrejo comensal de *P. transversalis*, independientemente del sexo, mantiene una fidelidad por el hospedador que habita, y consecuentemente, por el cangrejo del sexo opuesto que cohabita junto a él al ocurrir como parejas heterosexuales en un mismo hospedador.

Respecto del dimorfismo sexual de *P. transversalis*, el tamaño levemente inferior del macho en relación al de la hembra coincide con lo descrito previamente para otro decápodo comensal, *Alpheus armatus* (Randall), un camarón tropical que también habita como parejas heterosexuales en la anémona *Bartholomea annulata* (Clarke, 1955) y donde ha sido comprobado un sistema de apareamiento monógamo. En esta última especie, el tamaño del macho también es inferior al de la hembra y el dimorfismo sexual del quelipedo no es pronunciado (Knowlton 1980).

Mientras que en *P. transversalis*, el nivel de alometría y el dimorfismo sexual del abdomen y del caparazón (ambos caracteres adaptativos producto de la

selección natural) concuerda con lo descrito para decápodos polígamos de vida libre (Hartnoll 1974, 1978, 1982, Finney & Abele 1981, Weber 1994), el tamaño inferior del macho en relación al de la hembra, así como el nivel de alometría y la ausencia de dimorfismo sexual detectado para los quelípedos, es contrario. En especies de decápodos polígamos, el tamaño de los machos es superior al de las hembras y los quelípedos presentan una fuerte alometría positiva y un tamaño proporcionalmente mayor que el de las hembras (Hartnoll 1974, 1982). Los machos utilizan los quelípedos para la defensa territorial, combate e interacciones agresivas con otros machos para la obtención directa de las hembras o para la obtención de recursos con los cuales atraer a las hembras (Salmon 1983). En consecuencia, el tamaño de los quelípedos, y también el del cuerpo, que determinan en gran medida al vencedor en este tipo de interacciones, son producto de la selección sexual. El grado específico de dimorfismo sexual presentado por esta estructura depende del sistema de apareamiento de la especie y de la función que cada sexo cumple durante la reproducción (Hartnoll 1974, Orensanz & Gallucci 1988). El grado de dimorfismo es mayor en especies con sistemas de apareamiento polígamos debido a la fuerte competencia de los machos por las hembras, pudiendo perderse este carácter sexual diferencial en especies monógamas, donde la capacidad de los machos de monopolizar varias hembras es reducida y el nivel de selección sexual es bajo (ver Knowlton 1980, Salmon 1983 y Emlen & Oring 1977 para una discusión más detallada).

El tamaño inferior del macho respecto del alcanzado por la hembra de *P. transversalis*, la ausencia de dimorfismo sexual respecto del tamaño de las quelas, y la ausencia de un crecimiento relativo positivo de las mismas estructuras, sugiere que la selección sexual en esta especie es baja, lo que confirma la posible adopción de un sistema de apareamiento monógamo en *P. transversalis*.

Es posible que restricciones alimentarias y de espacio en el interior de cada hospedador determinen un bajo potencial para el desarrollo de la poligamia del hábitat que ocupa *P. transversalis*. Esto impediría a los machos de la especie monopolizar más de una hembra en el interior de los tubos del poliqueto hospedador. La poligamia puede desarrollarse cuando uno de los sexos tiene la capacidad de monopolizar múltiples miembros del sexo opuesto, ocurra esto directamente por interacciones agresivas intrasexuales, o bien, mediante la monopolización de recursos (e.g. alimentación y refugio) que atraigan al sexo opuesto (Emlen & Oring 1977). Si bien se desconoce el tipo de alimentación de *P. transversalis*, es posible que los cangrejos se alimenten a partir del flujo de agua creado por el

poliqueto o de sus heces. Otra alternativa de alimentación, como por ejemplo, a partir de los tejidos del mismo hospedador parece improbable, ya que algunos ejemplares del poliqueto estudiados no presentaban heridas ni algún otro tipo de marca que pudiera haber sido provocado por el comensal. Tampoco se observó otro ítem alimentario en el interior de los tubos. La relación positiva observada entre la longitud del tubo del hospedador y la anchura del caparazón de los cangrejos en su interior, también sugiere que la alimentación y/o el espacio son factores limitantes en el interior de los tubos, lo que restringiría la monopolización de varias hembras por un solo macho en un mismo hospedador.

Tampoco parece factible el movimiento constante de los machos entre los hospedadores en busca de hembras, un comportamiento comúnmente observado en especies polígamas que ocupan hábitats discretos como el de *P. transversalis* (Diesel 1988). La abundancia de juveniles del carnívoro generalista *Cancer polyodon* indica que la presión de depredación local es alta fuera de los tubos del hospedador. Además, la probabilidad de encontrar otra hembra solitaria es baja, ya que ésta generalmente es acompañada por otro macho. Posiblemente una estrategia de búsqueda reiterada de hembras con las cuales copular no sería seleccionada positivamente en este tipo de ambientes, especialmente cuando el nivel local de depredación es alto y cuando es baja la probabilidad de encontrar una hembra solitaria sin interactuar agresivamente con otros machos conspecíficos.

El mecanismo y el momento durante el cual ocurre la formación de parejas debe ser investigado. Posiblemente este sea un proceso gradual, comenzando durante la fase inmadura y continuando hasta después de la muda pubertal para terminar cuando comienza la madurez funcional del individuo. Bell (1988) ha descrito cambios en la distribución poblacional durante la ontogenia del pinotérico comensal *Dissodactylus mellitae* Rathbun, dando como resultado una distribución no aleatoria de los adultos respecto de los sexos. Estudios sobre la dispersión poblacional de las diferentes fases ontogénicas o rangos de tamaño de *P. transversalis* deberán aclarar esta situación.

La alta correlación observada entre el ancho del caparazón de los machos y hembras de *P. transversalis* cuando ocurren como parejas heterosexuales también ha sido observada en las especies comensales *Trapezia ferruginea* Latreille y *Alpheus armatus* (Adams et al. 1985, Knowlton 1980). Este apareamiento proporcional al tamaño del cuerpo, puede ocurrir como resultado del proceso de colonización de los tubos, el que requeriría de una diferencia de tamaño limitada entre los cangrejos que conforma una pareja heterosexual o debido a

restricciones durante el apareamiento, de tal manera que ambos sexos se emparejan sólo dentro de un rango estricto de tamaños relativos (Adams et al. 1985).

Agradecimientos

El autor desea agradecer a Carlos Chow y Yasna Cortés, quienes recolectaron los especímenes del poliqueto durante 1995 y autorizaron el análisis de sus muestras. También a Francisco Pinilla y José Yáñez que ayudaron a la recolección de muestras durante 1996. En especial, un sincero agradecimiento a Martin Thiel y Domingo Lancelotti, cuyos comentarios y los de dos revisores anónimos, realizaron una contribución sustancial al presente manuscrito. Este estudio se realizó durante la permanencia del autor en el programa de post-grado en Ciencias del Mar de la Universidad Católica del Norte, Sede Coquimbo, Chile.

Literatura citada

- Adams J, AJ Edwards & H Emberton. 1985. Sexual size dimorphism and assortative mating in the obligate coral commensal *Trapezia ferruginea* Latreille (Decapoda, Xanthidea). *Crustaceana* 48: 188-194.
- Barash D. 1982. *Sociobiology and Behavior*, 426 p. Elsevier. USA.
- Bell JL. 1984. Changing residence: dynamics of the symbiotic relationship between *Dissodactylus mellitae* Rathbun (Pinnotheridae) and *Mellita quinquiesperforata* (Leske) (Echinodermata). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 82: 101-115.
- Bell JL. 1988. Distribution and abundance of *Dissodactylus mellitae* Rathbun (Pinnotheridae) on *Mellita quinquiesperforata* (Leske) (Echinodermata). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 117: 93-114.
- Christensen AM & JJ McDermott. 1958. Life history and biology of the oyster crab, *Pinnotheres ostreum*, Say. *The Biological Bulletin* 114: 146-179.
- Christy JH. 1987. Competitive mating, mate choice and mating associations of brachyuran crabs. *Bulletin of Marine Science* 41: 177-191.
- Diesel R. 1988. Male-female association in the spider crab *Inachus phalangium*: the influence of female reproductive stage and size. *Journal of Crustacean Biology* 8: 63-69.
- Elliott JM. 1983. Some methods for the statistical analysis of samples of benthic invertebrates. *Freshwater Biological Association, Scientific Publication* n° 25. 3rd Edition.
- Emlen ST & LW Oring. 1977. Ecology, sexual selection and the evolution of mating systems. *Science* 197: 215-223.
- Finney WC & LG Abele. 1981. Allometric variation and sexual maturity in the obligate coral commensal *Trapezia ferruginea* Latreille (Decapoda, Xanthidea). *Crustaceana* 41: 113-130.
- Garth J. 1957. The Crustacea Brachyura of Chile. Reports of the Lund University Chile Expedition 1948-49. 29. Lunds

- Universitets Arsskrifts 53: 1-139.
- Gray IE. 1961. Changes in abundance of the commensal crabs of *Chaetopterus*. The Biological Bulletin 120: 353-359.
- Grove MW & SA Wooding. 1996. Conspecific recognition and host choice in a pea crab, *Pinnixa chaetopterana* (Brachyura: Pinnotheridae). The Biological Bulletin 190: 359-366.
- Haines CM, M Edmunds & AR Pewsey. 1994. The pea crab, *Pinnotheres pisum* (Linnaeus, 1767), and its association with the common mussel, *Mytilus edulis* (Linnaeus, 1758), in the Solent (UK). Journal of Shellfish Research 13: 5-10.
- Hartnoll RG. 1969. Mating in the Brachyura. Crustaceana 16: 161-181.
- Hartnoll RG. 1974. Variation in growth pattern between some secondary sexual characters in crabs. Crustaceana 27: 131-136.
- Hartnoll RG. 1978. The determination of relative growth in crustacea. Crustaceana 34: 281-292.
- Hartnoll RG. 1982. Growth. En: Abele, LG (ed), The Biology of Crustacea 2: 111-196. Academic Press, Nueva York.
- Hazlett BA. 1979. Biotic aspects of the distribution of the crabs *Panopeus herbstii* and *Mithrax sculptus*. Bulletin of Marine Science 29: 576-580.
- Hazlett BA, C Bach & C. Mitchell. 1974. Distributional patterns of the xanthid crab *Cataleptodius floridanus* (Decapoda, Brachyura, Xanthidae). Crustaceana 33: 316-319.
- Huber ME. 1987. Aggressive behavior of *Trapezia intermedia* Miers and *T. digitalis* Latreille (Brachyura: Xanthidae). Journal of Crustacean Biology 7: 238-248.
- Jones JB. 1977. Natural history of the pea crab in Wellington harbour, New Zealand. New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research 11: 667-676.
- Kaowit N. 1980. Sexual selection and dimorphism in two demes of a symbiotic, pair bonding snapping shrimp. Evolution 34: 161-173.
- Meeren GI van der. 1994. Sex- and size-dependent mating tactics in a natural population of shore crabs *Carcinus maenas* (Crustacea: Brachyura). Journal of Animal Ecology 63: 307-314.
- Omori K, Y Yanagisawa & N Nori. 1994. Life history of the caridean shrimp *Periclimenes ornatus* Bruce, associated with a sea anemone in southwest Japan. Journal of Crustacean Biology 14: 132-145.
- Orensanz JM & VF Gallucci. 1988. A comparative study of post-larval life-history schedules in four sympatric *Cancer* species (Decapoda: Brachyura: Cancridae). Journal of Crustacean Biology 8: 187-220.
- Palmer P. 1995. Occurrence of a New Zealand pea crab, *Pinnotheres novaezelandiae*, in five species of surf clam. Marine and Freshwater Research 46: 1071-1075.
- Pearce JB. 1966. The biology of the mussel crab, *Fabia subcuadrata*, from the waters of the San Juan Archipelago, Washington. Pacific Science 20: 3-35.
- Preston EM. 1973. A computer simulation of competition among five sympatric congeneric species of xanthids crabs. Ecology 54: 467-483.
- Ross DM. 1983. Symbiotic relations. En: Abele, LG (ed), The Biology of Crustacea 7: 163-212. Academic Press, Nueva York.
- Salas A, F García, I García, & A Oliva. 1989. Incidencia de *Fabia subcuadrata* (Crustacea: Decapoda: Pinnotheridae) en *Mytilus californianus* (Mollusca: Bivalvia: Mytilidae), en la costa de Erendira, Baja California, Mexico. Ciencias Marinas 15: 29-40.
- Salmon M. 1983. Courtship, mating systems, and sexual selection in decapods. En: Rebach, S & D Dunham (eds), Studies in adaptation: The behavior of higher Crustacea: 143-169. Wiley & Sons, USA.
- Salmon M & CW Hyatt. 1983. Communication. En: Abele, LG (ed), The Biology of Crustacea 7: 1-40. Academic Press, Nueva York.
- Sokal RR & FJ Rohlf. 1969. Biometry, 776 p. Freeman & Co., San Francisco.
- Stauber LA. 1945. *Pinnotheres ostreum*, parasitic on the american oyster, *Ostrea (gryphaea) virginica*. The Biological Bulletin 88: 269-291.
- Telford M. 1978. Distribution of two species of *Dissodactylus* (Brachyura: Pinnotheridae) among their echinoid host population in Barbados. Bulletin of Marine Science 28: 651-658.
- Weber LI. 1994. Determinación de dimorfismo y talla de madurez sexual mediante la ecuación alométrica de una población de *Cancer plebejus* Poepfig, 1836 (Decapoda, Brachyura) del sur de Chile. Cahiers du Biologie Marine 35: 177-192.
- Wells HW & MJ Wells. 1961. Observations on *Pinnaxodes floridensis*, a new species of pinnotherid crustacean commensal in holothurians. Bulletin of Marine Science 11: 267-279.
- Werdling B. 1983. Kommensalsche porzellaniden aus der Karibik (Decapoda, Anomura). Crustaceana 45: 1-14.
- Wilson EO. 1975. Sociobiology: The new synthesis, 336 p. Belknap/Harvard University Press, Cambridge, Mass.
- Wirtz P & R Diesel. 1983. The social structure of *Inachus phalangium*, a spider crab associated with the sea anemone *Anemonia sulcata*. Zeitschrift für Tierpsychologie 62: 209-234.
- Zmarzly DL. 1992. Taxonomic review of pea crabs in the genus *Pinnixa* (Decapoda: Brachyura: Pinnotheridae) occurring on the California shelf, with description of two new species. Journal of Crustacean Biology 12: 677-713.