

PUBLICACIONES

del

MUSEO DE HISTORIA NATURAL "JAVIER PRADO"

UNIVERSIDAD NACIONAL MAYOR DE SAN MARCOS

Serie A
Zoología


Lima, Diciembre de 1953

Nº 13

CONTRIBUCION AL CONOCIMIENTO DE LA
FORMA DE VIDA DE OCYPODE GAUDICHAUDII
MILNE EDWARDS et LUCAS (Decapoda, Crust.)

por H.-W. y M. KOEPCKE.

EDITORIAL SAN MARCOS
Lima-Perú



CONTRIBUCION AL CONOCIMIENTO DE LA
FORMA DE VIDA DE OCYPODE GAUDICHAUDII
MILNE EDWARDS et LUCAS (Decapoda, Crust.)

por H.-W. y M. KOEPCKE.

ZUSAMMENFASSUNG

BEITRAG ZUR KENNTNIS DER LEBENSFORM VON OCYPODE GAUDICHAUDII MILNE EDWARDS ET LUCAS (DECAPODA, CRUST.) VON H.-W. und M. KOEPCKE.— Bei biozönotischen Untersuchungen im Bereich der peruanischen Pazifikküste erwies sich die Strandkrabbe *Ocypode gaudichaudii* als wichtige Charakterart des marinen Sandstrandes. Wie das Schema des biozönotischen Konnexes der Sandstrände zeigt, die für die peruanische Küste typisch sind, (siehe KOEPCKE, 1952), sind *Ocypode* und *Emerita analoga* (STIMPSON) [Hippidae] diejenigen biotopeigenen Arten, die die meisten direkten Beziehungen zu anderen im Biotop auftretenden Organismen erkennen lassen. Die dadurch gegebene Initialstellung von *Ocypode gaudichaudii* in der Lebensgemeinschaft der peruanischen Sandstrände rechtfertigt es, dass wir gerade diese Art zu autökologischen Studien gewählt haben.

Das Ziel der Arbeit ist es, diejenigen Strukturenkomplexe und Verhaltensweisen herauszuarbeiten, die in ihrer Gesamtheit die "Lebensform" von *Ocypode gaudichaudii* bilden. Es soll am Beispiel von *Ocypode* gezeigt werden, worauf der mit Lebensformen arbeitende Oekologe sein Augenmerk besonders zu richten hat, um solche Ergebnisse zu erhalten, die zum Aufbau einer Formel der Lebensform (im Sinne REMANES, 1943) dienen können. Eine solche Formel der Lebensform soll die kürzest mögliche Zusammenfassung der für den Oekologen wichtigen biologischen Daten einer Art sein. Die Arbeit hat damit eine ganz bestimmte ökologische Fragestellung; ihr Ziel ist es also nicht, eine allgemeine Naturgeschichte von *Ocypode* zu erlangen, obwohl wir uns bemüht haben,

den Leser immer wieder an die Tür eine solche Naturgeschichte bedeutsamen Probleme heranzuführen.

Die Untersuchungen ergaben die folgenden der Selbsterhaltung dienenden Lebensäußerungen von *Ocypode gaudichaudii*, von denen die meisten als Anpassungen an die besonderen Verhältnisse im Biotop zu bewerten sind :

A. SUBSTANZERWERB.

Prinzip:

Durchführung:

-
- | | |
|-----------------------------------------------|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| 1. Weiden | Auswerten des Diatomeenbelages bzw. der Plankton und Detritus enthaltenden nassen oberen Sandschicht in der Gezeitenzone. |
| 2. Suchen grosser Nahrungsquellen . | Fressen von Strandanwurf (besonders an Kadavern). |
| 3. Sammeln | <ul style="list-style-type: none"> a. Durchsuchen des Strandanwurfes nach kleinen Nahrungsstücken. b. Sammeln im Wasser: Fang von Emerita analoga. c. Sammeln auf dem Lande durch Abtasten des Sandes, <ul style="list-style-type: none"> α auf nassem Grund: Fang von kleinen Emerita und Cirolana, β auf trockenem Grund: ? Fang von Käferlarven (Phaleria). |
| 4. ? Auswerten der Grundwasserfauna | Wurde nicht näher untersucht. |
| 5. Atmung | <ul style="list-style-type: none"> a. Luftatmung. b. Wasseratmung. |

B. ORTSBEWEGUNG.

Prinzip:

Durchführung:

-
- | | |
|-----------------------|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| 1. Laufen | <ul style="list-style-type: none"> a. Seitwärtsgehen auf 4 Beinpaaren, auf dem Lande und unter Wasser. b. Schnelles Seitwärtslaufen auf 3 Beinpaaren, auf dem Lande. c. Langsames Vorwärtsgehen auf dem Lande. |
| 2. Klettern | Auf- und Absteigen in nahezu vertikalen Sandröhren. |

C. SCHUTZ

I. vor existenzerschwerenden Eigenschaften des Habitats durch :

| Prinzip: | Durchführung: |
|----------------------------------------------------------------|--------------------------------------------------------------------------------------------------|
| 1. Physiologische Resistenz | Widerstandsfähigkeit gegenüber Wassermangel, sowie gegen Temperatur- und Salinitätsschwankungen. |
| 2. Herstellung eines Kleinsthabitats . . | Graben von Wohnbauten. |
| 3. Verhinderung mechanischer Einwirkungen des Sandes | Konstruktionen zum Schutze der Augen. |
| 4. Putzen | Reinigen der Mundteile und der Augen. |

II. vor existenzerschwerenden Teilgliedern des Habitats durch :

| Prinzip: | Durchführung: |
|------------------------------------|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| 5. Habitatwechsel . . | a. Flucht ins Wasser. b. Flucht in den Bau. |
| 6. Flucht im Habitat | Schnelles Fortlaufen vor dem Feind (der optisch festgestellt wird). |
| 7. Zangenwaffen . . | Scheren des ersten Gangbeinpaares. |
| 8. Panzerung | Panzer relativ schwach ausgebildet. |
| 9. Körpergrösse . . . | Die ausgewachsenen Tiere sind vor den Hauptfeinden der jungen (wie Limicolen und Eidechsen) durch ihre Körpergrösse geschützt. |
| 10. Tarnung | a. Kryptische Färbung bei jungen Tieren (sandfarbig oder dunkel wie Strandanwurf). b. Eingraben der adulten Exemplare in der Spülzone unter Wasser. |
| 11. ? Warn- und Schreckfärbung . . | Wahrscheinlich die bei grossen Exemplaren rote und mit dem Sande lebhaft kontrastierende Färbung und vielleicht auch die Zeichnung auf der Oberseite ihres Cephalothorax. |
| 12. Kampfstellung . . | Aufrichten des Körpers, Hochhalten der geöffneten weissen Scheren und nervöse und unstete Bewegungen. |
| 13. Autotomie | Abwerfen von Gangbeinen (wurde nur selten beobachtet). |

Besondere Aufmerksamkeit wurde dem merkwürdigen Abweiden der Sandoberfläche geschenkt, das der Aufnahme von Diatomeen sowie auch von Detritus und gestrandetem Plankton dient. Die Haarkämme an der Basis des dritten und vierten Gangbeines werden als Organe zur Wasseraufnahme aus nassem Untergrund erkannt und mit der Tätigkeit des Weidens in Verbindung gebracht.

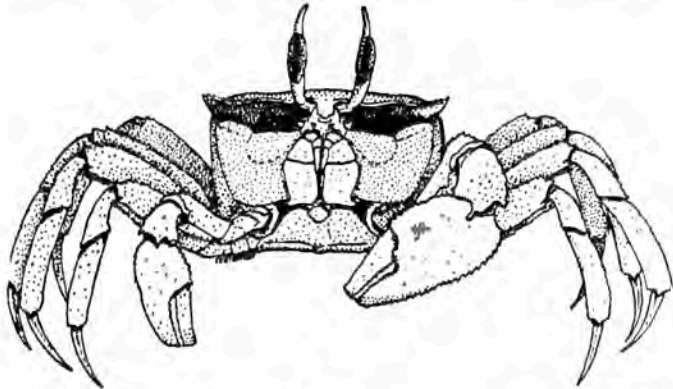


Fig. 1—*Ocypode gaudichaudii*, ♀ adulto (2/3 del tamaño natural).

I. INTRODUCCION.

Los decápodos de las playas marinas tropicales han despertado siempre un especial interés por el hecho de que, aunque siendo, según su plan de construcción, animales marinos, son también, según su manera de vivir, animales anfibios, hasta terrestres, que presentan variados grados de adaptación a las condiciones especiales de las orillas marinas.

El crustáceo *Ocypode gaudichaudii* es un habitante muy conspicuo de las playas arenosas de la costa peruana. Su gran frecuencia y su dependencia marcada del biotopo, como también su presencia tanto en el dominio de la fría Corriente de Humboldt cuanto en la costa más cálida del norte, le confieren la condición de una especie característica especialmente típica para estas playas. El conocimiento de los datos biológicos más importantes relativos a esta especie es fundamental para un trabajo de conjunto relativo a las playas arenosas del Perú.

Anteriormente han sido publicados varias veces datos biológicos relativos a otras especies de *Ocypode* de otras regiones,

como por ejemplo: COTT (1930), COWLES (1908), HAYASAKA (1935), HEDGPETH (1953), KREJCI-GRAF (1935), MILNE & MILNE (1946), PEARSE (1929), v. RABEN (1934), y TAKAHASI (1935). Sobre *Ocypode gaudichaudii*, en cambio, ha llegado a nuestro conocimiento solamente un trabajo detallado, a saber, el de CRANE (1941). También los autores publicaron algunos datos en sus trabajos de 1951, 1952 y 1953 relativos al papel ecológico de *O. gaudichaudii* en la playa arenosa marina del Perú.

Basándonos en el hecho, sobre el cual hemos insistido, de que la actividad de los organismos en las comunidades vitales es condicionada más bien por su forma de vida *) antes que por su posición sistemática, hacemos en este trabajo un intento de análisis de la forma de vida de *Ocypode gaudichaudii*. Tales investigaciones deben constituir el fundamento del análisis de la composición biológica de las biocenosis. Por tal razón este trabajo contiene una gran parte del material básico para nuestro estudio sobre el proceso de transformación de la materia orgánica en las playas arenosas marinas del Perú (1952). Solamente por motivos técnicos ha sido diferida su publicación. Hemos tratado de dilucidar las estructuras y los comportamientos, o modos de conducta, de importancia ecológica de *Ocypode*, como también sus actividades en su campo natural. Así, se puso de manifiesto que el *Ocypode*, gracias a la multiplicidad de sus actividades vitales, constituye un objeto de estudio especialmente rico en resultados. Debemos hacer hincapié en que el objeto principal de este trabajo es presentar, fundados en el ejemplo de *Ocypode*, la manera como debe ser efectuado el análisis de una forma de vida. En consecuencia, exponemos un método especial de trabajo, y estarían equivocados aquellos que esperan una "historia natural" de la especie considerada. Hemos juzgado de importancia sin embargo, poner al lector en conexión con problemas que deben ser tomados en consideración para tal historia natural. Según fué ya

*) Con el término "forma de vida" entendemos, apoyándonos en las definiciones dadas por WARMING (1908) y por REMANE (1943), el conjunto de las adaptaciones (complejos estructurales y comportamientos) de un organismo a una manera de vida especial en un medio ambiente natural. La palabra "tipo de forma de vida" (Lebensformtyp) se usa como característica de grupo, mientras que la palabra "forma de vida" corresponde, por el contrario, al tratamiento de cada uno de los variados casos.

explicado por KOEPEKE (1952 a), para el análisis de las formas de vida deben ser diferenciadas una serie de funciones biológicas básicas que sirven para la propia conservación del individuo (o autoconservación) o bien para la conservación de la especie. Desde que las funciones biológicas básicas de la autoconservación son las más importantes para la biocenótica, trataremos aquí solamente de estas.

La necesidad de investigar las comunidades vitales naturales se hace apreciar también en Sudamérica en forma cada vez más apremiante. Como queremos mostrar, existe un camino para la investigación de tales comunidades que comienza con el estudio de las formas de vida. En países, como el Perú, cuya fauna es aún poco conocida, el ecólogo puede trabajar de una manera provechosa cuando desarrolla un método de trabajo que posibilita un tratamiento esquemático de las formas de vida existentes en su campo de trabajo. Es importante limitarse adecuadamente, para no extraviarse debido a la enorme cantidad del material. Esperamos, pues, que este trabajo no sea el menos apropiado para mostrar cuáles son los puntos de vista según los cuales hay que considerar las especies adecuadas para un estudio más detallado, como también cuáles son los puntos de vista que hay que destacar en el primer plano en estos estudios.

Agradecemos al Sr. Ing. B. Bort, Director del Museo de Historia Natural "Javier Prado", Lima, por sus valiosas consultas y por su colaboración en la traducción del texto alemán.

II. MATERIAL Y METODO.

La parte principal de estos estudios ha sido efectuada en la naturaleza. El material de observación fué reunido durante investigaciones biocenóticas en los alrededores de Lima, como también en un viaje a la costa norperuana (agosto a noviembre de 1950), mientras que la orilla marina (600 km de largo) desde Pimentel hasta la frontera ecuatoriana, fué examinada de manera especial. También lo fué en un viaje al sur del Perú (junio de 1951), efectuado con el objeto de estudiar las playas arenosas entre Chala (Lat. 15°50'S.) y la frontera chilena. Durante una permanencia de once días en la playa arenosa de Ventanilla (cerca de Lima), en marzo de 1951, hemos controlado, además, de manera continua una considerable población de *Ocypode*.

Hemos comprobado principalmente en la playa de Ventanilla el ecoclima y el microclima en el campo vital del *Ocypode*.

III. HABITAT Y DISTRIBUCIÓN.

Según RATHBUN (1910), *Ocypode gaudichaudii* habita las playas desde Baja California hasta Chile, y existe también en las Islas Galápagos. SIVERTSEN (1933) añade que esta especie se extiende en Chile hasta Valparaíso, y que ha sido también observada en Hawái. Nosotros la hemos encontrado en todas las playas arenosas peruanas examinadas, exceptuando las de área muy reducida, con una extensión lineal menor de 25 m. *O. gaudichaudii* vive en la playa como especie característica con máxima presencia, de alta constancia, y se presenta también normalmente con alta frecuencia (o densidad de población).

Estos hechos de observación se encuentran en cierta contradicción con las observaciones de CRANE (1941 y 1947) relativos a la parte tropical del área de distribución de nuestra especie (de Baja California hasta Guayaquil), en la cual existe igualmente una segunda especie del género *Ocypode*, *O. occidentalis* STIMPSON, especie que nosotros no hemos encontrado en la región estudiada. Según CRANE, *O. gaudichaudii* es una especie característica de sus "playas protegidas" (Sheltered Beaches) y de las playas de las lagunas, las cuales son todas cieno-arenosas o arenosas y poseen solamente una rompiente débil. Además de *O. gaudichaudii*, la autora señala diez especies de *Uca* como típicas para estas playas o por lo menos que se presentan en ellas con regularidad. Menciona, en cambio, *O. occidentalis* como la única especie característica de sus "playas expuestas" (Exposed Beaches) de marcada rompiente, en las cuales no encontró el *O. gaudichaudii*. Dice, además, que ambas especies de *Ocypode* no se encuentran juntas en la misma playa. Esta diferencia en el comportamiento ecológico de *O. gaudichaudii* en diferentes partes de su área de distribución, debe ser atribuida al hecho de que esta especie no puede existir en las playas expuestas donde domina el *O. occidentalis*. Pero en las playas peruanas, especialmente en el dominio de la Corriente de Humboldt, donde falta el *O. occidentalis*, se presenta, por el contrario, el *O. gaudichaudii* como especie característica, justamente en las playas expuestas.

Este crustáceo vive preferentemente en la zona intercotidal (eulitoral), la que constituye para él un lugar importante para la obtención de su alimento, y también en la playa seca, donde cava sus madrigueras, a menudo en gran número. En la zona intercotidal, buscan las áreas con sustancias arrojadas por el mar, como igualmente la zona que lamen las olas, e invaden también la de la rompiente. Algunos ejemplares atados a largos hilos han avanzado solamente hasta 24 m en el agua.

A la caída de la noche, los *Ocypodes* muestran generalmente mayor actividad. Según lo indican sus huellas, ellos visitan también entonces el área de las dunas marítimas allí donde existen superficies bastante planas. También encontramos a menudo sus huellas en los gramadales (comunidades de *Distichlis spicata* (LINNAEUS) [Gramineae]) cuando estos están situados en la vecindad inmediata de la playa. Puede suponerse que estas excursiones nocturnas del *Ocypode* tienen por objeto la búsqueda de alimento, a juzgar por los cadáveres de aves guaneras que se encuentran con cierta regularidad en estos biotopos. Según otros autores, se manifiesta una mayor actividad durante la noche, como lo dice, por ejemplo, COTT (1930) respecto de *O. ceratophthalma*. CRANE (1941) insiste, sin embargo, repetidas veces en que el *O. gaudichaudii*, en contraste con el *O. occidentalis*, que es activo solamente en la noche, es un animal típicamente diurno. Las excursiones nocturnas que efectuó esta autora dieron por resultado que los animales estaban inactivos, probablemente durmiendo, en las madrigueras. Nosotros no podemos confirmar la misma cosa para el Perú. Probablemente, la presencia del *O. occidentalis*, que debe ser ecológicamente más fuerte que el *O. gaudichaudii*, es la causa que determina la limitación de la actividad de este último a la vida diurna. Tampoco el ritmo de las mareas tiene una influencia tan definida, como la representa CRANE, sobre el ciclo vital diario de nuestra especie, por ser de poca amplitud la fluctuación del nivel de las mareas en la mayor extensión de la costa peruana.

En los otros campos vitales que limitan a veces con la playa arenosa, hemos observado el *Ocypode* en muy raras ocasiones. Por ejemplo, en el borde de la orilla rocosa lo hemos encontrado excepcionalmente, a saber, allí donde se encuentran áreas planas horizontales con pequeños charcos de acceso fácil para él. También se encuentra a veces en las cavernas de la orilla rocosa que tienen un piso plano de arena, y puede allí caver su madriguera cerca de la entrada. En las playas guijarrosas libres de arena nunca hemos visto el *Ocypode*, pero habita ocasionalmente las biocenosis de transición entre playa arenosa y playa guijarrosa.

Ocypode avanza solamente una corta distancia dentro del dominio de las bocas de los ríos y en los manglares, y tan solo en lugares con orillas arenosas, y apenas fuera de la zona influenciada por el mar. Así se muestra esta especie como una buena forma característica para la playa arenosa marina.



Fig. 3 — Playa arenosa cerca de Máncora. La banda oscura al medio corresponde a los campos de bolitas, restos que deja el *Ocypode gaudichaudii* paciando la arena.



Fig. 2 — Residuos de la alimentación de *Ocypode gaudichaudii*, paciando la superficie de la arena. (Caja de fósforos como escala).
Foto Dr. G. Petersen.



Fig. 4 — Parte de un campo de bolitas, con un *Ocypode gaudichaudii* junto a su madriguera.

Parece que no lo incomoda la influencia humana. Hemos encontrado sus madrigueras hasta en balnearios muy frecuentados; igualmente en sitios donde están varados los botes. Puede haber un aumento de la población del *Ocypode* allí donde arrojan restos de peces, como lo pudimos observar en Máncora. Ocasionalmente, los chanchos domésticos cavan en las playas para buscarlos, pero este factor no basta para disminuir su población.

IV. OBTENCION DE SUSTANCIAS

1. Obtención del alimento.

a. CONSUMO DEL ALIMENTO EN LA SUPERFICIE DE LA ARENA. Una actividad destacada de *Ocypode* es la confección de bolitas de arena, las que se encuentran en gran número en muchas playas arenosas en la zona intercotidal (Fig. 2-4). Estas bolitas tienen su origen en la manera como el *Ocypode* coge con sus pinzas arena empapada de agua de una superficie plana y la lleva a su boca, de la cual cae luego al suelo después de haber sido trabajada con sus piezas bucales. Lo mismo fué observado por CRANE (1941); y antes por TAKAHASI (1935) en *Ocypode ceratophthalma* y *cordimana* de Formosa. Pero en estas especies harían esto solamente los jóvenes, mientras que los adultos se alimentan de lo que arroja el mar; todo lo contrario de *O. gaudichaudii* cuyos individuos jóvenes no pacen nunca. También *Uca pax* en una forma similar, según CRANE (1941 a), aunque empleando un método algo diferente. Hemos observado que efectúa el traspaleo de la arena con rapidez y alternativamente con ambas pinzas, produciendo en promedio alrededor de una bolita por segundo. CRANE (1941) observó en sus animales cuatro paladas por segundo, correspondientes a la producción de dos bolitas de arena en el mismo tiempo. Mientras prosigue su alimentación, el animal avanza lenta y continuamente. Las huellas de esta actividad de *Ocypode* en la superficie de la arena muestran que, por lo general, él toma con cada traspaleo de sus pinzas una delgada película de arena no tocada antes. Con HESSE & DOFLEIN (1935 y 1943) designamos con el término "pacer" esta manera de adquirir el alimento consumiendo la superficie de su habitat. El *Ocypode gaudichaudii* pertenece, por consiguiente, al grupo de los animales que pacen.

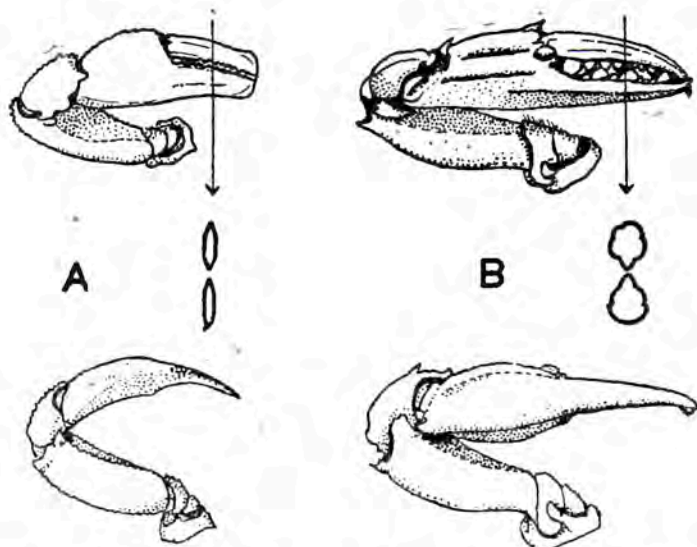


Fig. 5 — Pinzas de *Ocypode gaudichaudii* (A) y de *Callinectes toxotes* **ORDWAY** [*Portunidae*] (B). Arriba: las pinzas en vista lateral; al medio: secciones transversales de las pinzas; abajo: las pinzas mostrando su lado ventral.

La manera de alimentarse paciando la superficie de la arena es posibilitada gracias a una serie de adaptaciones. En primer lugar, la forma de las pinzas es muy apropiada para esta actividad. Según lo permite establecer la comparación de estas con las de *Callinectes*, que es un *Brachyura* peruano que no paca, ellas están achatadas en forma de pala y encorvadas, no siendo puntiagudas sino perceptiblemente ensanchadas (Fig. 5 y 6). La pinza usada como arma muestra estos caracteres apenas menos marcados que la otra. El endopodito del tercer maxilípodo es más grueso, y en el interior más cóncavo, en comparación con el de *Callinectes*, pareciendo ser muy apropiado para la toma de la arena aprovechada. El 1º y 2º maxilípodo son marcadamente peludos, posibilitando así, manifiestamente, la retención de la arena y una separación de las partículas orgánicas finas. **CRANE** (1941) señala otras particularidades, especialmente una comparación de las piezas bucales con las de *O. occidentalis*, especie que no paca.

Podemos establecer otra adaptación observando a los animales mientras pacen. Ellos hacen siempre una pausa en esta activi-

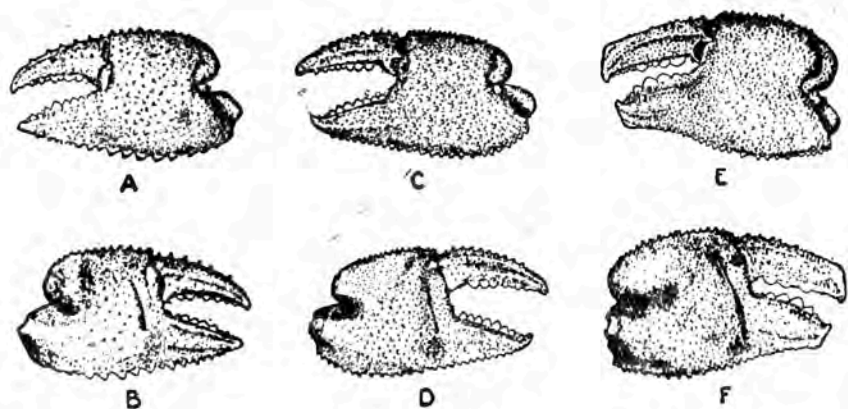


Fig. 6—Pinzas grandes de machos adultos de *Ocypode*, según CRANE (1941).
 A: *occidentalis*, lado externo; B: la misma, lado interno;
 C: *albicans*, lado externo; D: la misma, lado interno;
 E: *gaudichaudii*, lado externo; F: la misma, lado interno.

dad, después de la producción de 8 a 15 bolitas de arena, durante la cual ellos, que permanecían anteriormente erguidos sobre sus patas ambulatorias, descansan el cuerpo casi verticalmente sobre la arena mojada, y ejecutan con el mismo un movimiento muy característico, frotando el suelo. Así, el cuerpo es movido de una manera trepidante en la arena, lentamente primero y luego con mayor rapidez, disminuyendo simultáneamente la amplitud del movimiento, y siempre en sentido lateral. En seguida, el animal permanece aún durante unos 8 a 17 segundos en la posición ocupada en la arena. Al principio de este tiempo de descanso, una de las pinzas puede ejecutar suaves movimientos de traspaleo (reacción de trabajo en vacío: "Leerlaufreaktion") durante los cuales no lleva arena a la boca. Los artejos terminales del 3º par de maxilípedos efectúan normalmente durante estas pausas, movimientos para su limpieza. Luego, el *Ocypode* vuelve a pacer por otros 8 a 15 segundos.

Resulta de un examen del animal que los peines de pelos que existen entre el 3º y 4º par de pereiópodos, o patas ambulatorias, se encuentran forzosamente en contacto con el suelo cuando se sienta en posición erguida, porque estos peines son más salientes hacia abajo que otra parte ventral del cuerpo. El perfil del lado inferior de este, a saber, el comprendido entre los dos peines, es recto, hasta ligeramente cóncavo (Fig. 7, A), en vez de ser algo

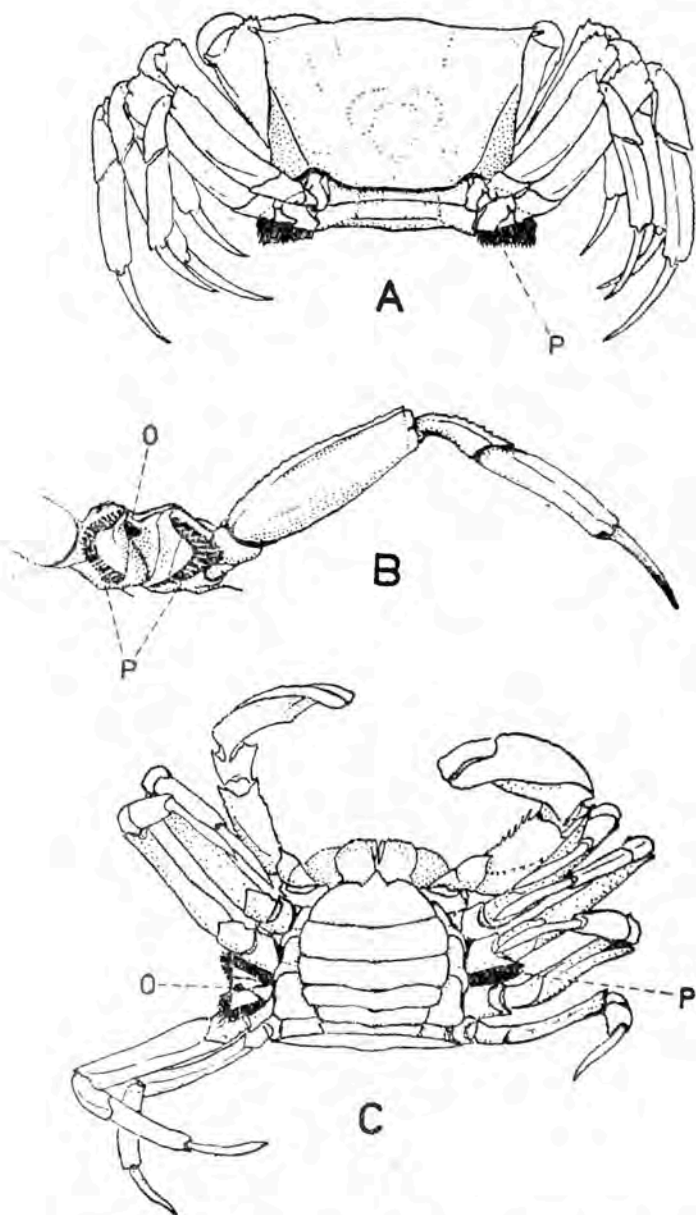


Fig. 7—Los peines de pelo (P) de *Ocypode gaudichaudii*.
 A: Vista dorsal del animal
 B: 3º y 4º pereópodos abiertos para mostrar los peines de pelo (P) y el orificio (O).
 C: Vista ventral del animal. Lado derecho: peines de pelo cerrados; lado izquierdo: peines de pelo abiertos como en B.

convexo, como es caso frecuente en muchos otros *Brachyura*. Es claro que, gracias al movimiento lateral antes descrito, se puede establecer un contacto íntimo con el suelo de arena. El par de peines de pelos correspondiente a cada lado del cuerpo encierra una cavidad de poco fondo en la cual se abre un orificio que comunica con la cavidad branquial (Fig. 7, B y C). Se puede fácilmente demostrar con *Ocypodes* capturados y mantenidos bajo el agua, usando tinta china, que éstos absorben agua por este orificio inferior, agua que pasa interiormente a la boca, de donde sale entre las piezas bucales. Las aberturas para la respiración aérea están situadas entre las piezas bucales y también, en forma de una ranura, en la base de las patas prensiles. Esta última ranura puede ser cerrada con la parte basal engrosada del epipodito del 3º maxilípodo. En *Ocypodes* capturados observamos que sale una corriente de agua entre las piezas bucales cuando se sientan en la arena empapada, en la forma ya descrita. Durante este proceso, las piezas bucales están normalmente en movimiento en una actividad destinada a su limpieza. Se observa, al mismo tiempo, entre estas piezas, la salida de agua cargada de granos de arena que corre por la superficie ventral del cuerpo. Deducimos de esto que esta absorción de agua del suelo no está destinada preferentemente a la respiración, la cual puede efectuarse por mucho tiempo con aire solo (ver pág. 20), sino que sirve especialmente para poder limpiarse de arena las piezas bucales. Tal cosa parece ser muy necesaria para la forma de alimentarse paciando la superficie de la arena. Es posible que el agua extraída de esta manera del suelo sirva también para empapar o para lavar la arena traspaleada por las pinzas, facilitando en esta forma la separación del alimento de la arena. El tamaño especialmente grande de la cavidad respiratoria, en la cual entra el agua y que da al cuerpo la forma de una caja, debe ser favorable para la toma de grandes volúmenes de agua, facilitando así la acción de pacer. Los peines de pelos situadas entre el 3º y 4º par de pereiópodos posibilitan esta toma de agua libre de arena en la cavidad respiratoria. Con estas observaciones concuerda muy bien el hecho de pacer estos animales solamente en suelos de arena muy mojada. En playas de arena gruesa o de fuerte inclinación de la orilla, en las cuales el agua se infiltra o corre rápidamente, nunca hemos observado las bolitas de arena características. Sin embargo, los *Ocypodes* saben pacer también aque-

llas superficies de arena cuyo grado de humedad no permite la toma de agua en la forma descrita, pues practican huecos en el campo de pasto que alcanzan al nivel del agua subterránea que es aquí siempre poco profundo. Estas entradas, que pueden continuar por un corto trayecto al nivel del agua subterránea, son visitadas continuamente durante el proceso de alimentación, seguramente para la toma de agua y para limpiar las piezas bucales. No acuden con rapidez, como para huir de un enemigo, sino con lentitud. *)

En nuestro trabajo de 1952 hemos señalado ya algunas particularidades relativas a la película de diatomeas que se encuentra temporalmente en ciertas playas arenosas peruanas en la zona intercotidal. En un material recogido el 11 de setiembre de 1951 en la playa de Lurín, cerca de Lima, pudimos observar que la arena superficial inmediata a las bolitas de arena producidas por el *Ocypode* contenía alrededor de una diatomea por cada grano (para 935 granos de arena, 913 diatomeas), mientras que en las bolitas de arena situadas en el mismo lugar, para cada grano correspondían solamente 0.43 diatomeas (para 771 granos, 334 diatomeas). También faltaba en las bolitas una parte de la arena fina, de manera que el porcentaje de algas extraídas debe ser realmente mayor. Podemos aceptar, entonces, que el *Ocypode* puede extraer alrededor de 70 % de las algas contenidas en la superficie de la arena. El examen de una serie de ejemplares capturados mientras pacían dió como resultado que sus estómagos é intestinos estaban llenos de estas diatomeas. En el intestino encontramos además arena muy fina, y en menor cantidad detritus y plankton arrojados por el mar.

A continuación intentamos hacer una estimación de la cantidad de diatomeas ingeridas por el *Ocypode* al pacer. Como base de este cálculo nos sirven los datos obtenidos el 11 de setiembre de 1951 en la playa de Lurín. Desde que un grano de arena de nuestras muestras tiene un largo en promedio de 0,02 cm., corresponden, por consiguiente, $1,25 \times 10^8$ gramos de arena a 1 m^2 de superficie con 1 mm. de espesor. Esta cifra es seguramente inferior a la realidad, porque hemos calculado con el diámetro máximo, y debemos más bien aceptar $1,5 \times 10^8$

*) No han sido efectuadas mayores investigaciones para aclarar la cuestión como se originan las diversas corrientes de agua en el cuerpo porque ellas son extrañas a la naturaleza de este trabajo.

como una mayor aproximación. El volumen de una diatomea de esta superficie de arena es aproximadamente $9,2 \times 10^{-9}$ cm³; y desde que, como ya hemos indicado, su número puede ser comparable al de granos de arena, existen por m² de superficie de arena utilizable por el **Ocypode** 1,38 cm³ de diatomeas, correspondientes a un peso de alrededor de 1,4 g. Si el **Ocypode** consume el 70% de un m², este volumen sería de 1 cm³. Desde que, paciendo en forma normal, se producen alrededor de 100 bolitas de arena en 100 cm² (observados: 81 hasta 107), resulta —teniendo en cuenta, además, que produce cada 2 sec. una bolita— que **Ocypode** puede pacer 1 m² en 5 horas. Considerando las interrupciones debidas a diferentes causas (enemigos o sus mismos compañeros), podemos aumentar este tiempo por lo menos a 6 horas. Para un tiempo máximo de 12 horas de pacer (tiempo limitado especialmente por las mareas), el **Ocypode** puede ingerir diariamente unos 2 g. de sustancia orgánica en forma de diatomeas. (Ver KOEPCKE, 1952 pág. 10).

Al mismo resultado conduce otro cálculo hecho en otra forma: 23 bolitas de arena ocupaban en conjunto un volumen de 2,66 cm³, siendo entonces el de cada una 0.116 cm³; y cada bolita contenía, en promedio, 17400 granos de arena y un número igual de diatomeas. Si el **Ocypode** extrae de cada bolita el 70% de las diatomeas contenidas, obtiene cada 2 segundos 12180 diatomeas, las cuales tienen un peso de $1,12 \times 10^{-4}$ g. Paciendo continuamente durante 10 horas, obtendría 2,02 g. de diatomeas de una cantidad probable de 18000 bolitas de arena. Desde que el material fino arrojado por el mar no ha sido tomado en cuenta en estos cálculos, hay que considerar cierto aumento del valor nutritivo de la arena.

El día en que efectuamos esta investigación, hemos encontrado a los **Ocypodes** paciendo en grupos numerosos. En otras visitas a la misma playa no pudimos encontrar allí ninguna bolita. También hemos deducido, gracias a otras numerosas observaciones, que las condiciones necesarias para pacer en esta misma parte de la playa están sujetas a frecuentes cambios. Especialmente en las playas norperuanas (según observaciones de agosto a noviembre de 1951) esta forma de alimentación es muy característica para los **Ocypodes**. A menudo hemos observado campos continuos de bolitas de 10 y más metros de ancho, uno a continuación de otro, como eslabones de una cadena, en una extensión de kilómetros (Fig. 3). Como el **Ocypode** fabrica casi siempre las bolitas durante la marea baja, las que luego son destruidas generalmente por la próxima marea, el número de bolitas puede proporcionar también una base para el cómputo de la población, independientemente del cálculo fundado en el número de agujeros.

b. EL CONSUMO DEL MATERIAL GRUESO ARROJADO POR EL MAR. Este material constituye para el *Ocypode gaudichaudii* una fuente de alimentación quizá más importante que la película de diatomeas, la que no siempre se encuentra en todas las playas en forma aprovechable. *Ocypode gaudichaudii* parece diferenciarse a este respecto de *Ocypoda ceratophthalma* de Formosa que, según TAKAHASI (1935), no fabrica bolitas de arena en estado adulto sino que vive solamente del material arrojado por el mar. En las playas del Perú este material grueso utilizable por el *Ocypode* consiste principalmente en cadáveres de aves marinas (KOEPECKE, 1952), especialmente de *Phalacrocorax bougainvillii* (LESSON) [Phalacrocoracidae], *Sula variegata* (TSCHUDI) [Sulidae], *Pelecanus occidentalis thagus* MOLINA [Pelecanidae] y *Puffinus griseus* (GMELIN) [Procellariidae]. El número de cadáveres y la especie dominante cada vez están sujetos a grandes cambios temporales. Hemos observado la presencia regular de *Ocypode* con los cadáveres, sobre todo en grupos de algunos individuos, tomando pequeños fragmentos con las pinzas y llevándolos a la boca. Aprovechan de preferencia los cadáveres más antiguos y húmedos recientemente volteados por el agua. Rara vez se les ve comiendo en los cadáveres de aves más secas situados más adentro en la playa seca.

Con frecuencia se les ve llevando en las pinzas los cadáveres de pequeños animales. Una pista observada en la playa de Chilca, cerca de Lima, conducía a una madriguera de *Ocypode* en la cual encontramos un ejemplar de *Engraulis ringens* JENYNS [Engraulidae] de 15.3 cm de largo.

c. LA CAPTURA DE ANIMALES VIVOS. Se observa a veces un gran número de *Ocypodes* que permanecen en la zona que lamen las olas. Regresan a menudo a tierra con una *Emerita* análoga (STIMPSON) [Hippidae] viva en sus pinzas. El hecho de que no es raro que capturen *Emeritas* muy blandas que acaban de sufrir la muda, no depende tanto de que busquen ejemplares especialmente adecuados para su alimentación sino, más bien, del hecho de que los individuos de *Emerita* que acaban de pasar por este proceso pueden hundirse sólo con dificultad en la arena. En algunas playas se encuentra con bastante regularidad una a varias *Emeritas* en las madrigueras de *Ocypode*. Estas últimas sufren allí la putrefacción y parecen ser, por este hecho, más apropiadas

que las frescas como alimento de *Ocypode*. TAKAHASI (1935) es de opinión que este acarreo de alimento a la madriguera, observado por él en *O. ceratophthalma*, podría estar destinado a constituir depósitos de reserva de alimento; pero nosotros consideramos el caso como muy cuestionable para nuestra especie. En relación con este hecho de la introducción de alimento en las madrigueras, hay que mencionar la presencia casi constante en estas de ciertas especies de moscas. Existe igualmente la posibilidad de que las piezas almacenadas dentro de la madriguera pueden servir también como cebo para atraer la fauna subterránea puesto que siempre las coloca en la parte más mojada.

A menudo hemos observado algunos individuos que hundían repetidas veces las puntas de sus pinzas verticalmente en la arena en rápida sucesión, avanzando lentamente mientras tanto. Tentando de esta manera el suelo de arena dejan un rastro muy característico. De cuando en cuando estos animales llevan a la boca algún bocado con las pinzas, cuya naturaleza no pudimos percibir. Hemos observado tales campos de búsqueda en arena húmeda y en arena seca. Un examen de la arena superficial de tales lugares húmedos en la zona intercotidal, efectuado colocando la arena en agua, dejó ver la existencia de un gran número de individuos de *Emerita analoga* hasta de 3 mm. de largo, y además el isópodo del género *Cirolana* (o *Excirrolana*). Estos animales provienen, seguramente, del agua traída por las olas a marea alta. A menudo observamos también algunas *Crocethia alba* (PALLAS) [Scolopacidae] en tales lugares, buscando su alimento en una forma similar a la de *Ocypode*, hundiendo su pico verticalmente en la arena, en rápida sucesión. También en estos lugares encontramos numerosas *Emeritas* pequeñas y la *Cirolana*. Tamizando la arena de lugares secos, allí donde el *Ocypode* examina el terreno en esta forma (sobre la playa seca), obtuvimos como resultado que ella contenía numerosas larvas del coleóptero *Phaleria koepcke* Prc. Hemos contado en tales lugares hasta 154 larvas en 1m² de superficie.

Otra de las actividades de *Ocypode*, dedicada probablemente a la captura de *Cirolana* y de pequeñas *Emeritas*, consiste en cavar agujeros de 4 a 7 cm. de profundidad en la arena de lugares húmedos durante la marea baja, para lo cual se reúnen habitualmente en gran número en áreas reducidas. En uno de tales lugares, con 18 m² de área total, en una playa cerca de Ancón, hemos

contado de 93 hasta 103 agujeros por metro cuadrado. Lavando en una criba un volumen de 2300 cm³ de arena de este lugar, correspondiente a cinco diferentes muestras, encontramos 47 ejemplares de *Cirolana*.

d. APROVECHAMIENTO DE LA FAUNA DEL AGUA SUBTERRANEA. Se observan regularmente en gran número, en la playa seca, las aberturas de las madrigueras del *Ocypode*, habitadas en su mayoría por individuos adultos. Un examen en la playa de Ventanilla, cerca de Lima, el 21 y 23 de marzo de 1951, dió los resultados que se encuentran en la figura 8. Examinamos entonces una franja de terreno de 10 m de ancho, dispuesta transversalmente a la playa, dividida en cinco cuadrados contiguos, entre la zona que lamen las olas y las dunas. En cada uno de estos cuadrados contamos el número de aberturas de madrigueras, tapándolas luego con arena. Dos días después contamos las madrigueras que habían sido reabiertas. Parece ser que el 25 % de la población total habitaba la playa seca. Es, no obstante, posible que una parte de los *Ocypodes* de la playa seca dispongan de más de una entrada a su madriguera o que no abandonen esta cada noche. En los cuadrados C, D y E contamos, en tres días seguidos de observación, la cantidad de agujeros reabiertos cada noche, y comprobamos que fluctuaba entre 6 y 13. Para dilucidar la cuestión relativa a lo que hace el *Ocypode* en estas madrigueras que están tan alejadas de la zona del material arrojado por el mar, y que, por otra parte, están situadas en lugares cuya superficie durante el día puede ser calentada por acción solar hasta 60° C., abrimos varias madrigueras en diversas playas. Las galerías tienen un trayecto curvo irregular hasta el nivel del agua subterránea, que se encuentra allí a una profundidad de 1.10 m. hasta 1.50 m. Allí se bifurcan algunas; siguen luego horizontalmente, y en un caso el tubo completo tenía la forma de "U". No hemos podido establecer la existencia de comunicaciones entre las diversas madrigueras.

Es abundante un foraminífero como elemento de la fauna subterránea debajo de la playa seca. Los estómagos de dos *Ocypodes* colectados en la parte alta de ésta durante la noche (a las 7h 30m), contenían algunos foraminíferos pequeños algo digeridos. Otro ejemplar capturado en su madriguera, a la profundidad de 1.30 m., contenía en su intestino, casi vacío, algunos restos que

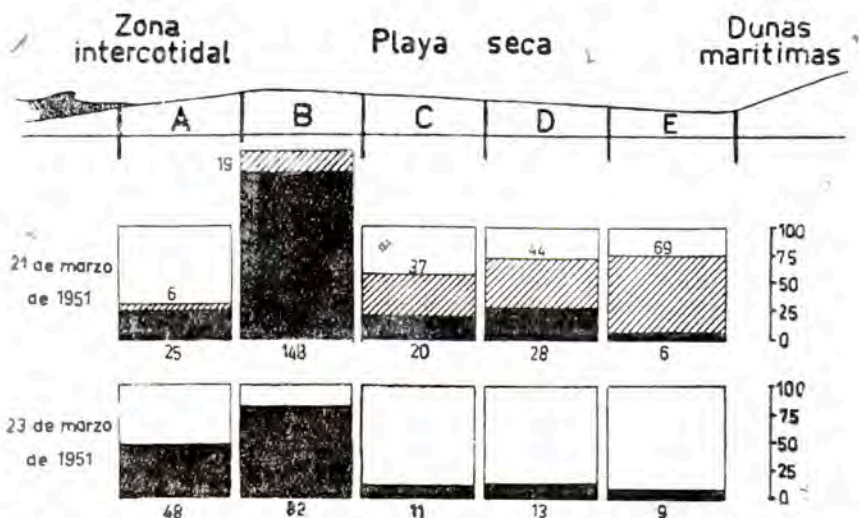


Fig. 8 — Densidad de población de *Ocypode gaudichaudii* en una banda transversal de playa (La Ventanilla cerca de Lima) de 50 m. de largo por 10 m. de ancho. En negro; número de madrigueras abiertas; con rayas oblicuas; número de aberturas derrumbadas o de madrigueras comenzadas. (Explicación en el texto).

probablemente correspondían a foraminíferos fuertemente digeridos. También unos experimentos de alimentación de *Ocypode*s con foraminíferos de la misma especie dieron como resultado que el *Ocypode* puede digerir los foraminíferos con caparazón, desde que pudimos reconocerlos de manera indudable en el estómago; en cambio, no los había en los excrementos.

Notable es también el hecho de que las madrigueras en la playa seca casi siempre alcanzan el nivel del agua subterránea, mientras que en la zona intercotidal, allí donde se sustenta *Ocypode* con diatomeas o con el material arrojado por el mar (y donde también está activo durante las horas del día), tienen aquellas, por lo común, sólo una profundidad de 40 a 60 cm., profundidad que no llega, por lo general, al nivel del agua subterránea (véase la excepción pág. 14). Deducimos de esto que las madrigueras poco profundas sirven principalmente de protección, y las más profundas son utilizadas también para la obtención del alimento. Desconocemos la proporción en que contribuye la fauna del agua subterránea tan rica en materia orgánica, a la alimentación de las poblaciones de *Ocypode*. Creemos, sin embargo, tener fundamento para afirmar que la fauna del agua subterránea constituye un factor regular en la alimentación del *Ocypode*.

EXAMEN DEL CONTENIDO ESTOMACAL E INTESTINAL. Lo hemos efectuado, como ya se ha indicado, especialmente en un gran número de animales capturados mientras pacían. Como consecuencia, aparece de este examen que los ejemplares capturados cerca de Puerto Pizarro (Lat. 3°25'S.) en las playas interiores de la zona de manglares, han consumido una cantidad especialmente grande de diversas especies de microorganismos; en mayor proporción, diversas diatomeas. Un examen de 18 individuos capturados indiferentemente en la playa, nos dió muy diferente resultado: Siete contenían diatomeas, clorofíceas y detritus; algunos de estos, capturados cerca de la desembocadura de un río, contenían de preferencia algas de agua dulce. Dos contenían restos de musculatura; uno de ellos, músculos estriados longitudinalmente y el otro, transversalmente. En cuatro individuos, el contenido intestinal consistía en detritus indeterminables, y en otro este contenido consistía probablemente en excrementos de aves. Los estómagos de los restantes estaban vacíos. Hemos encontrado con frecuencia granos de arena en el contenido intestinal, pero en mayor cantidad en aquellos individuos que habían consumido diatomeas.

2. Respiración y economía del agua.

En relación con su vida terrestre, el *Ocypode gaudichaudii* está adaptado en gran medida a la respiración aérea. Las condiciones que mencionan HESSE & DOFLEIN (1935 y 1943): "..... en algunos casos ellas" (las branquias) "han desaparecido por completo, y la adaptación a la vida aérea va tan lejos que los animales se asfixian en el agua", no corresponden enteramente a nuestra especie. *O. gaudichaudii* posee branquias bien desarrolladas, la última de las cuales, sin embargo, se ha reducido a una pequeña prominencia en forma de botón. Hay que aceptar que la reducción de esta branquia está en relación con la absorción de agua del suelo, porque ella se encuentra directamente frente al poro que sirve para la entrada del agua entre los peines del 3° y 4° par de pereópodos. La atrofia de esta branquia debe facilitar, pues, la toma del agua. En consecuencia, deducimos que la reducción de branquias no constituye obligadamente una adaptación directa a la respiración aérea, ya que también puede ser interpretada como adaptación a una forma especial de alimentarse. Pero hay que tener en cuenta que en el *Ocypode gaudichaudii* probablemente puede haberse reducido la branquia, des-

dé que tal reducción se encuentra compensada por la intensificación de la respiración aérea.

Es difícil resolver la cuestión de saber si efectivamente se asfixia el *O. gaudichaudii* en el agua, y, además en cuanto tiempo sucedería esto; y lo es porque el agua de la zona de la rompiente y de la zona que lamen las olas contiene mucho oxígeno, condición a la cual debe estar bien adaptado el *Ocypode*, y que es difícil de reproducir en el laboratorio. Una hembra que hemos mantenido en agua dulce corriente, murió sólo después de 14 horas, siendo dudoso que esto se haya debido solamente a la falta de oxígeno.

Para la respiración aérea sirve una gran cavidad que está separada de modo incompleto de la cavidad branquial por un pliegue de piel, y cuyas paredes interiores muestran una superficie replegada. Esta cavidad respiratoria es la que determina principalmente la forma de caja del cefalotórax, siendo también muy visible en los géneros relacionados (ver fig. 9).

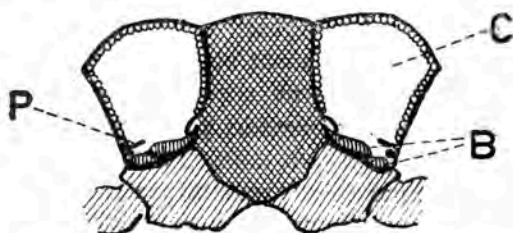


Fig. 9 — Corte transversal del cefalotórax de *Ocypode gaudichaudii*. C : caverna respiratoria, B : branquias, P : pliegue de piel.

Así como lo hemos ya descrito en la pág. 13, el aire respiratorio pasa principalmente entre las piezas bucales y por una ranura situada en la base de las patas con pinzas. Este hecho puede ser comprobado manteniendo un *Ocypode* bajo el agua de manera que sólo las piezas bucales sobresalgan de la superficie. Es frecuente, sin embargo, que el *Ocypode* llene de agua su cavidad respiratoria varias veces al día (como también lo hacen individuos que no pacen). En el mismo sentido habla el hecho de que aquellos animales cuya cavidad respiratoria está completamente llena de aire, nadan en la superficie del agua pero se sumergen sin poder ascender otra vez a la superficie tan pronto

como han llenado de agua su cavidad branquial. Por esta razón está llena de agua la cavidad branquial de los *Ocypodes* que caminan bajo el agua en la zona que lamen las olas. Habiendo perforado el caparazón de un ejemplar directamente encima de la cavidad respiratoria, observamos la salida de agua por esta abertura siempre que el animal tomaba agua del suelo (observación experimental). En consecuencia, deducimos que la cavidad respiratoria está completamente llena del líquido durante la toma de agua necesaria al pacer.

Por la superficie de la arena de la playa seca, la cual puede calentarse hasta más de 60° C. por insolación, los *Ocypodes* pasan solamente, pero sin permanecer mucho tiempo. Normalmente corren rápidamente sobre estas superficies recalentadas. Según nuestras medidas, existe, aún en el período más cálido del mediodía, una humedad atmosférica relativamente alta, que fluctúa entre 70 % y 80 %, en el aire que está en contacto con la superficie de la arena, y esto porque casi siempre sopla la suave brisa del mar. Pero durante una fuerte insolación, el *Ocypode* permanece gran parte del día en su madriguera y es principalmente activo en la noche. La madriguera llega siempre hasta la arena húmeda, y a veces también hasta el agua subterránea (ver pág. 19). Aunque en su ambiente nuestros animales casi siempre permanecen en una atmósfera húmeda y, además, pueden entrar en el agua en cualquier momento, ellos pueden, sin embargo, vivir sin agua por un tiempo relativamente prolongado. Según experimentos efectuados con *Ocypodes* provistos de alimentos húmedos, ellos pueden sobrevivir sin agua tres días y medio sin dificultad. Así también se pudo comprobar que, además de la humedad atmosférica, es de importancia a este respecto el tamaño de los individuos.

V. LOCOMOCION

La locomoción normal de *Ocypode gaudichaudii* se efectúa en sentido lateral, como es típico para la mayoría de los *Brachyuræ*. Para correr con rapidez no utiliza el quinto par de pereiópodos, los que mantiene un poco levantados. En marcha lenta, en cambio, utiliza todas sus patas. Esto significa, sin duda, una adaptación a la marcha rápida, a causa de la mayor facilidad para ejecutar movimientos rápidos con menor número de patas. Parece que

Ocypode hippeus OLIVIER posee una adaptación más completa a la marcha rápida en tierra. Esta especie, según GRAVIER (1922), empuja su cuerpo como sobre zancos; siendo probable que, en tal caso, solamente el 2º y 3º par de pereiópodos tocan el suelo. Según MILNE & MILNE (1946), *Ocypode albicans* corre en forma semejante a la de nuestra especie.

Pudimos medir para *O. gaudichaudii*, en los ejemplares en fuga, una velocidad de 1.6 m/sec (igual más o menos a 6 km/h) como promedio de 10 medidas. Durante la huída invierten frecuentemente la posición de su cuerpo, conservando la dirección de la marcha.

Los largos artejos terminales, lisos y puntiagudos, de sus patas parecen muy apropiados para la marcha sobre arena, tratándose de un animal de tan poco peso.

Cuando los *Ocypodes* caminan lentamente, se mueven a menudo también de frente, no lateralmente.

La locomoción en el agua consiste normalmente en una marcha sobre el fondo, la que es más lenta debido a una mayor resistencia del medio al movimiento; funcionando siempre en este caso el quinto par de patas. La natación en la superficie del agua es posible (ver pág. 21) aunque no fué observada frecuentemente por nosotros en condiciones naturales, aunque sí regularmente en el acuario. No le es posible nadar, sin embargo, en el agua libre; pero sería rara en su habitat la posibilidad de nadar dentro o en la superficie del agua.

La última forma de locomoción de *Ocypode* es trepando en sus madrigueras. Parece que facilita esta locomoción la forma puntiaguda y lateralmente achatada de los artejos terminales de sus patas.

VI. RESISTENCIA

1. Protección con respecto a las condiciones del habitat desfavorables para la existencia.

OBSERVACIONES PRELIMINARES. Las condiciones desfavorables para la existencia de una especie pueden, en cambio, ser favorables para la de otra, o pueden constituir directamente la base de su existencia. Encontrándose un organismo en su habitat natural, la mayoría de las condiciones no pueden ser, naturalmente, desfavorables para su existencia, puesto que él posee adaptaciones especiales a estas. Se puede decir que existen adaptaciones en algo desfavorables para la exis-

tencia por lo menos en aquellos casos en los que estas adaptaciones son tales que su realización es desfavorable para el plan de construcción (Bauplan) particular a la unidad sistemática a que pertenece este organismo. Son especialmente notables aquellas adaptaciones que contrarían a las particularidades del plan de construcción de la mayoría de los organismos. Encontramos frecuentemente tales adaptaciones en los llamados "campos de vida extremos", a los que pertenece también la playa arenosa.

a. RESISTENCIA CONTRA LA SEQUEDAD. Para el *Ocypode* que, como crustáceo, posee un plan de construcción apropiado ante todo para la vida acuática, es, por consiguiente, la falta de agua en la playa una condición desfavorable para la existencia. No es este el caso, por ejemplo, para las aves de playa, puesto que, según su plan de construcción son animales terrestres. En el capítulo referente a la obtención de sustancias, hemos mostrado con el ejemplo de la absorción del agua del suelo, cual es la manera como son modificadas las partes del plan de construcción que tiene el *Ocypode* a su disposición para la realización de las necesidades del plan funcional (Leistungsplan). Nos hemos ocupado ya en la pág. 22 de la resistencia fisiológica, también considerable que posee el *Ocypode* contra la sequedad prolongada, además de los caracteres estructurales que acabamos de mencionar.

b. RESISTENCIA A LOS CAMBIOS DE TEMPERATURA. Otra condición desfavorable para la existencia en la playa arenosa la constituyen las bruscas diferencias de la temperatura en pequeñas distancias y a menudo en rápida sucesión. La fig. 10 muestra las condiciones térmicas superficiales obtenidas en la parte terrestre del habitat del *Ocypode* en la playa de Ventanilla, cerca de Lima, el día 18/19 de marzo de 1951. Tan fuertes cambios de temperatura no existen en el mar. Las adaptaciones a ellos deben ser interpretadas como eliminación de una condición desfavorable para la existencia en el habitat. Al elegir los lugares con la temperatura deseada, el *Ocypode* obtiene ya una cierta regulación de su propia temperatura, atenuando los cambios marcados. Por poseer la facultad de construirse un "microhabitat" (madriguera) con un microclima favorable, el *Ocypode* puede obtener fácilmente condiciones óptimas en el tubo de la madriguera, escogiendo la profundidad favorable o también profundizándola más. Algunas medidas de temperaturas efectuadas por nosotros en la playa seca (fig. 11), a diversas profundidades del suelo, mos-

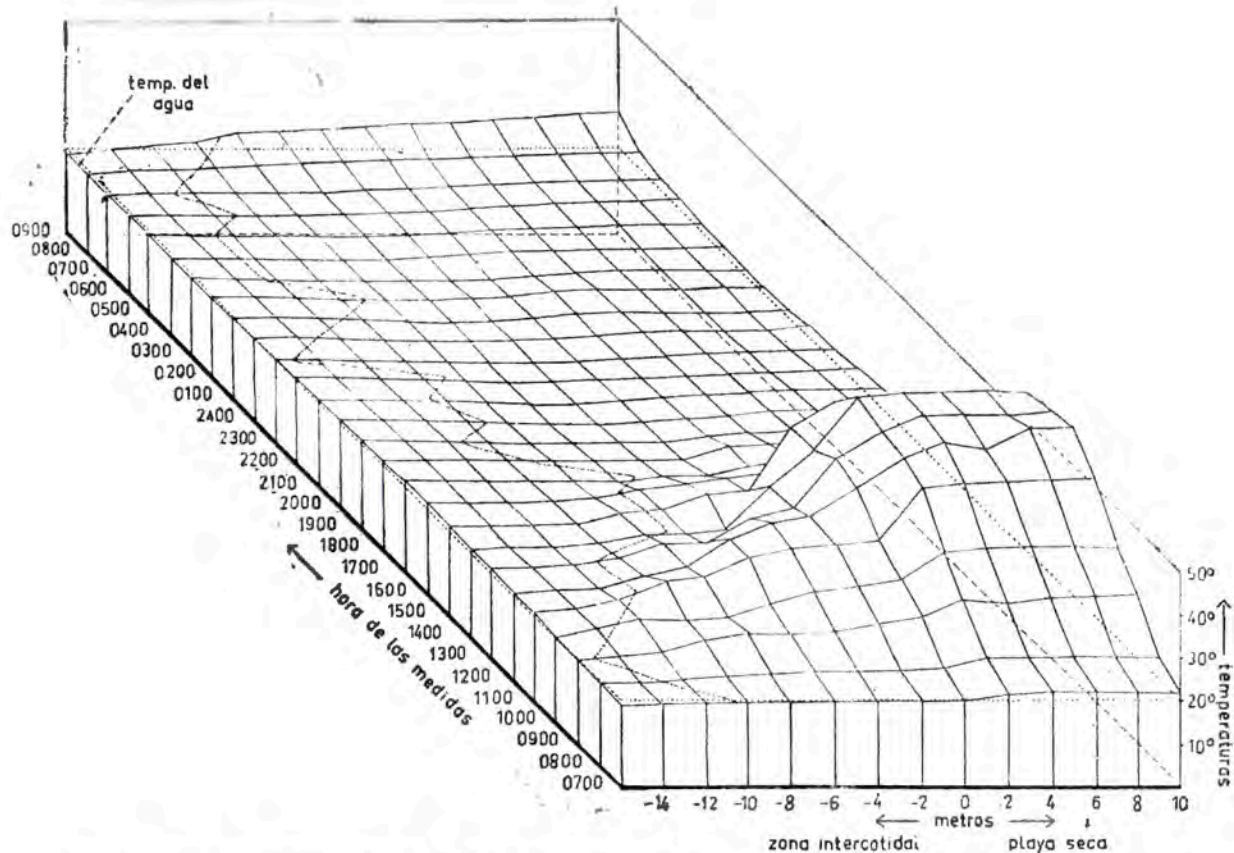


Fig. 10— Diagrama tridimensional de las temperaturas en la zona intercotidal y en la playa seca anterior, Día 18-19 de marzo de 1951, en la playa Ventanilla cerca de Lima.
- - - - - limite de la superficie húmeda de la arena.

traron que en el verano la temperatura experimenta solamente ligeras fluctuaciones a profundidades de más de 20 cm. En las entradas de las madrigueras medimos, durante el mismo mes, temperaturas diurnas de 26° a 30° C.

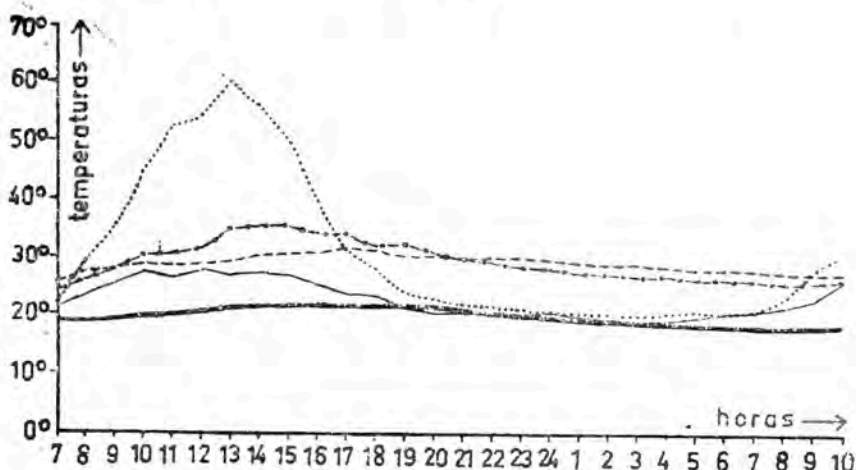


Fig. 11 — Fluctuaciones de la temperatura a diversas profundidades del suelo en la playa seca, en comparación con las correspondientes al agua y al aire, día 18-19 de marzo de 1951; playa Ventanilla, cerca de Lima.

- Temperatura del agua en la zona que lamen las olas.
- Temperatura del aire a 10 cm. sobre la superficie de la playa seca.
- Temperatura de la superficie de la arena en la playa seca.
- . - . - . Temperatura a 10 cm. de profundidad.
- - - - - Temperatura a 20 cm. de profundidad.

Las cuatro últimas series de medidas corresponden al mismo punto, en medio de la playa seca.

Un ejemplar al que obligamos a permanecer durante el mediodía en la playa seca con una temperatura de la arena superficial de 49° a 60°C., permaneció, después de efectuar algunas carreras, en el mismo lugar, temblando y con el cuerpo erguido y las patas extendidas, levantándolas alternativamente; de manera que tan solo había tres en contacto simultáneo con el suelo en el mismo momento. Deducimos, en consecuencia, que la elevada temperatura de la arena la causaba una sensación dolorosa en las extremidades. Hacia el fin de las dos horas de duración del experimento, habiendo descendido la temperatura de la arena hasta 49° C., se sentó en el suelo con las patas encogidas. Después del experimento, el animal se mostraba muy débil, pero se aliviaba al ser colocado en la zona intercotidal. Parecía estar sano al anochecer, pero murió durante la noche; quedando así demostrado que las altas temperaturas que existen en la playa son perjudiciales para el *Ocypode* cuando su influencia se prolonga demasiado.

Otros experimentos hablan en el sentido de que el *Ocypode* posee una regulación térmica que impide especialmente el rápido calentamiento del interior del cuerpo. Como órganos que pueden efectuar tal regulación, hay que considerar las grandes cavidades respiratorias en las cuales, por medio de una ventilación más activa, tiene lugar seguramente una disminución de la temperatura a causa de la evaporación. En favor de la verdad de esta suposición podemos mencionar este hecho: en un experimento de laboratorio, durante una permanencia en aire a 50° C, aumentada después de 15 minutos hasta 60° C, no parecieron experimentar nuestros ejemplares ningún trastorno visible, mientras que, por el contrario, los individuos sumergidos en agua de 41° hasta 42° C, murieron desde los dos hasta los cuatro minutos. En experimentos de comprobación resultó que los *Ocypodes* murieron a los 20 minutos en agua de 39° hasta 40° C, y entre los 35 a 60 minutos en agua de 37° a 39° C, o bien estaban muy debilitados. La regulación térmica no se efectúa, en consecuencia, en el agua.

C. RESISTENCIA A LOS CAMBIOS DE SALINIDAD. Los cambios de la salinidad del agua parecen tener poca influencia para el *Ocypode* cuando son poco prolongados. Una permanencia de 24 horas de nuestros ejemplares en solución salina concentrada ocasionaba solamente una pequeña debilidad cuando ellos tenían la posibilidad de la respiración aérea. Otros *Ocypodes* que en cautividad disponían solamente de agua dulce durante siete días, sobrevivieron en un 75 %, a pesar de otras condiciones desfavorables para la vida. Cuando se añadía cloruro de sodio al agua, ellos se sentaban inmediatamente con el fin de tomar agua por medio de sus peines de pelo. De esta manera han sido confirmadas las observaciones de PEARSE (1929), según las cuales los decápodos terrestres pueden resistir mejor el agua dulce que los decápodos marinos.

La eurihalinidad desarrollada en el *Ocypode* debe ser considerada como otra adaptación a las condiciones existentes en la playa marina, donde, a causa de la evaporación del agua, pueden realizarse elevadas concentraciones de sales sobre el cuerpo del animal. Por otra parte, constituye también una ventaja la posibilidad de soportar lluvias ocasionales (que ocurren en el norte del Perú con bastante regularidad), así como también la de permanecer en las desembocaduras de los ríos, a donde acude por ser ricas en alimento. No hemos hallado, sin embargo, el *Ocypode*

en las orillas de las lagunas saladas que se encuentran a veces en la cercanía de las playas arenosas marinas.

Un factor desfavorable para la existencia de la mayoría de los organismos, y que es muy característico para la playa arenosa marina, son las inundaciones temporales con agua del mar que ocasionalmente pueden alcanzar al pie de las dunas. Para el *Ocypode*, sin embargo, como animal anfibio, este factor no es nocivo.

d. PROTECCION CONTRA LA ACCION MECANICA DE LA ARENA. Para un organismo que habita la playa arenosa existen factores importantes, mecánicamente activos, entre las propiedades físicas de la arena cuya entrada en los órganos y también en las articulaciones de los miembros puede ser dañina debido a la dureza de

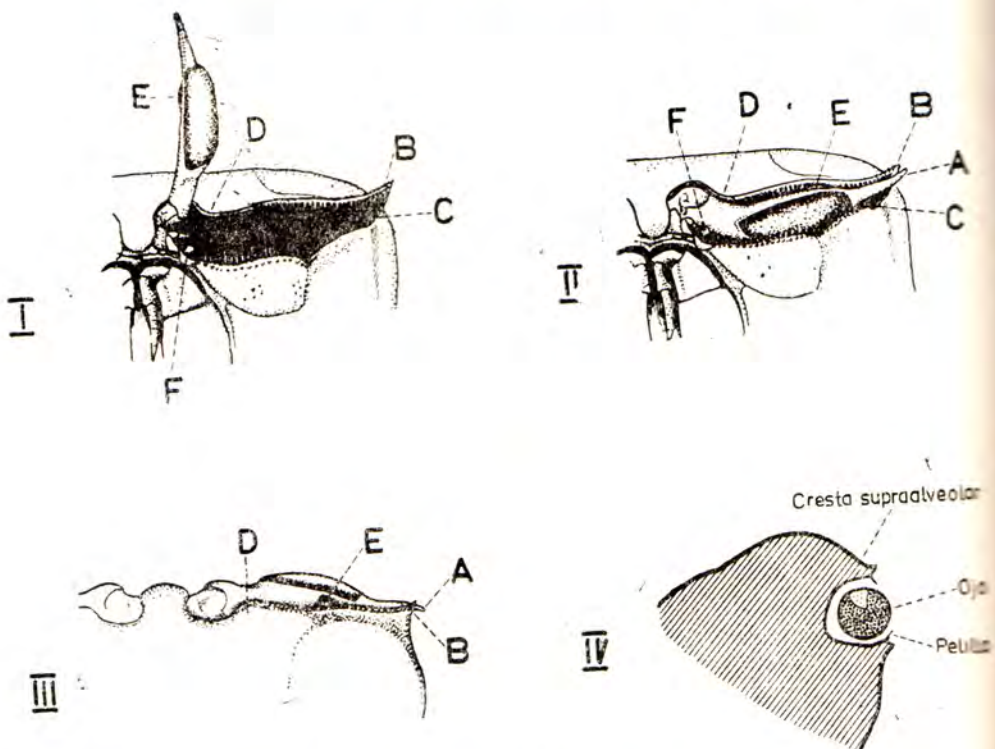


Fig. 12.—Ojo de *Ocypode gaudichaudii*. I. Ojo levantado, visto de frente; II. el mismo abatido en su alvéolo; III. ojo abatido, vista dorsal; IV. ojo y parte del cefalotórax en corte transversal. (Explicaciones en el texto).

sus granos. Como adaptación del *Ocypode* a esta propiedad de su habitat, hay que considerar, además, la desigual distribución de la pilosidad, restringida principalmente a la cercanía inmediata de las aberturas corporales. Esta desigualdad se pone de manifiesto en la existencia de pelos obturadores y, por otro lado, en la tersura del caparazón, especialmente el de las patas.

Observamos estructuras especiales para la protección de los ojos, los que son grandes y fácilmente susceptibles de ser lesionados. Estos pueden ser abatidos en cavidades profundas, y están entonces protegidos por arriba por una cresta. La fig. 12 muestra que cuando el ojo está encerrado en su alvéolo, su prolongación A tropieza contra la punta terminal B de la cresta supraalveolar cuando debe ser levantado. De tal manera, en esta posición no puede ser movido hacia arriba. El movimiento del ojo hacia abajo determina la penetración de la prolongación A en la cavidad C de la cresta infraalveolar, de manera que su movimiento queda así limitado hacia abajo. De esta manera se obtiene, por medio de la prolongación ocular, que el ojo encerrado descansa siempre en una posición determinada dentro de la cavidad ocular, y de manera tal que la superficie de la córnea no pueda chocar con parte alguna; quiere decir, que el ojo está libremente suspendido. Cuando el *Ocypode* quiere sacar de los alvéolos los ojos encerrados en ellos —lo cual sólo es posible hacer moviéndolos diagonalmente hacia arriba— su parte basal, sin córnea, choca contra el proceso redondo D de la cresta supraocular, e impide de tal manera que la parte con córnea E frote contra la cresta entre B y D. Si debe moverse el ojo hacia abajo de su alvéolo, el botón F (que tropieza en este caso con la superficie inferior de la parte basal) impide que la córnea frote contra la cresta inferior del alvéolo. De tal manera, el ojo puede moverse sólo dentro de un ángulo muy limitado, oblicuamente hacia arriba, y nunca se aproxima tanto la córnea a la superficie del caparazón que pueda ser rayada por granos de arena que pueda haber sobre esta. Los pelillos que hay en las crestas alveolares sirven quizá para limpiar la córnea de la arena que pueda haber caído. Si se seccionara las prolongaciones B, D y F o la prolongación A, aparecería claramente la función y la necesidad de estas estructuras. La prolongación A, tan visible, que sobresale por lo general de la superficie del cuerpo, sirve también quizá como órgano táctil dentro de las madrigueras.

El *Ocypode* dispone, además, de un órgano para la limpieza de los ojos, que consiste en los artejos terminales móviles de los endopoditos del tercer maxilípodo. Estos están alargados y recubiertos de pelos dispuestos como cepillo en su superficie interior, y pueden así frotar las dos superficies anterior y posterior del ojo.



En esta limpieza de los ojos observamos tres movimientos sucesivos fundamentales (fig. 13): 1º—acción de abatir el ojo, 2º—apertura de los terceros maxilípedos y salida de sus artejos terminales los cuales, simultáneamente, frotan la parte posterior del ojo en su movimiento descendente, y 3º—cerradura de los maxilípedos e inflexión de sus artejos terminales, limpiando durante este movimiento toda la superficie anterior de la córnea. Frecuentemente el *Ocypode* limpia sus dos ojos simultáneamente; más raramente sólo uno. Puede efectuar también la limpieza de los pedúnculos oculares y de la parte frontal entre los ojos por medio de los artejos terminales del tercer par de maxilípedos. A esta limpieza sigue frecuentemente un frotamiento mutuo de los artejos, cruzándolos o frotándolos lateralmente.

e. ADAPTACIONES A LA PERMANENCIA EN AGUA AGITADA. Como condición perjudicial para la existencia, hay que mencionar finalmente las corrientes que se producen en la zona de la rompiente y en la zona que laman las olas. El *Ocypode* se acomoda a estas plantando sus patas en el fondo, para lo cual son también en este caso muy apropiados los artejos terminales de las patas

Fig. 13—Operaciones de limpieza de los ojos de *Ocypode gaudichaudii*. a: reposo; b: limpieza de la parte frontal y del pedúnculo del ojo; c: limpieza de un ojo sólo; d: frotando ambos ojos por detrás y por debajo; e: lo mismo que en d, pero por medio de frotamiento lateral; f: limpieza de los artejos del 3º par de maxilípedos cruzándolos; g: lo mismo que en f, pero frotándolos a lo largo.

ambulatorias, los cuales son puntiagudos y algo achatados. Además, observamos frecuentemente como se hunden estos animales completamente en la arena, debajo del agua, en la zona que lamen las olas; habiendo nosotros medido allí presiones de la corriente del agua hasta de 39.4 g/cm^2 . Esta manera de sumergirse se efectúa por medio de movimientos de excavación característicos con el cefalotórax, diferentes de la forma de cavar su madriguera.

2. Resistencia a miembros parciales del habitat que dificultan la existencia.

Como miembros parciales del habitat, consideramos todos los objetos con los cuales los individuos de determinada especie pueden entrar en relación normalmente y que se le presentan como ejemplares. Estos pueden consistir en objetos inorgánicos u orgánicos. Entre estos últimos, desempeñan un papel especial los organismos vivos.

Como miembros parciales inorgánicos que dificultan la existencia, hay que considerar en los habitats del *Ocypode*, posiblemente, las piedras que pueden ser arrastradas con violencia por las olas. Este factor tan solo puede tener alguna importancia en la inmediata vecindad de las playas guijarrosas.

Los organismos que pueden ser considerados como dificultando la existencia de un individuo los dividimos en :

1. enemigos específicos,
2. enemigos ocasionales,
3. parásitos,
4. competidores en la alimentación,
5. sus semejantes (densidad de la población).

El único enemigo específico de *Ocypode*, que hemos reconocido como tal, es *Conepatus* sp. (probablemente : zorrino THOMAS) [Mustelidae] que hemos encontrado al norte del grado 6 de Lat. S. (península Bayóvar) hasta el límite con el Ecuador. Esta especie, caracterizada sobre todo por su pequeño tamaño, se alimenta —por lo menos los ejemplares que viven en la cercanía de las orillas del mar— esencialmente, cuando no exclusivamente, de *Ocypode*. Solamente en algunas lagunas saladas encontramos huellas de excavaciones que pueden haber sido de *Conepatus*, en

su búsqueda de *Uca* sp. [Ocypodidae]. La captura de *Ocypode* por *Conepatus* se efectúa exclusivamente de noche, y esto por excavación en las madrigueras. Como lo indican los restos de carapazones, el *Conepatus* consume su presa normalmente bajo tierra, en el lugar mismo. En el estómago e intestino de un *Conepatus* capturado por nosotros en la playa, encontramos solamente restos de *Ocypode*. No parece existir para el *Ocypode* posibilidad de resistencia alguna contra este enemigo cuando se encuentra en su madriguera.

Entre los enemigos ocasionales, de los cuales podemos mencionar un número considerable, debemos diferenciar entre los enemigos de los individuos jóvenes y los de los adultos, y también entre los enemigos de tierra y los del agua. Los ejemplares jóvenes poseen una coloración conforme con la del medio ("coloración simpática"), que a menudo es el color típico de la arena, pero a veces coincide con el de los restos arrojados por el mar. Los adultos, en cambio, tienen una coloración roja o anaranjada muy viva. Los individuos de mediano tamaño pueden cambiar su color de rojo al color de arena, lo que nunca hemos observado en los grandes. Mientras los animales no alcanzan 1 cm. de largo, comúnmente no tienen madrigueras, y entonces, en caso de peligro, después de una corta carrera, se pegan a la arena, estando protegidos así por su coloración protectora.

Los *Ocypodes* jóvenes son los más perseguidos. Hemos observado a menudo la especie *Tropidurus peruvianus* (LESSON) [Iguanidae] persiguiendo a los *Ocypodes*, habiendo encontrado a menudo restos de este último en los estómagos de *Tropidurus*. En un caso hemos presenciado la caza de un *Ocypode* de casi 2.5 cm. de largo (longitud del cefalotórax). El *Ocypode* se detuvo repentinamente, y permanecía inmóvil cerca del *Tropidurus* de gran tamaño que lo perseguía. Ambos quedaron perfectamente inmóviles de cuatro a cinco minutos. Apenas hizo el *Ocypode* un ligero movimiento que llamó la atención del *Tropidurus*, este avanzó, cogiéndolo inmediatamente y matándolo por medio de repetidas y violentas sacudidas. Esta observación es una contribución al conocimiento de la importancia biológica de las coloraciones protectoras en conexión con la inmovilidad. Una inmovilidad suficientemente prolongada pudiera haber protegido al *Ocypode*.

La gaviota *Larus pipixcan* WAGLER [Laridae] caza a menudo *Ocypodes* de tamaño pequeño hasta mediano, habiendo observa-

do esto especialmente en las playas del norte del Perú, allí donde la *Emerita analoga* (STIMPSON) [Hippidae] no existe en grandes cantidades. Estas gaviotas capturan los *Ocypodes* persiguiéndolos en el suelo, y ejecutando a menudo durante la caza saltos extraños y torpes. En la época de su migración, *Larus pipixcan* constituye un factor enemigo considerable para el *Ocypode*. En los estómagos de cuatro ejemplares cazados cerca de Punta Sal (4°00' Lat.S.) hemos encontrado tan solo restos de *Ocypode*; hasta cinco individuos en un estómago.

La gaviota *Larus modestus* Tschudi [Laridae], muy común en las playas arenosas marinas del Perú central y meridional, y que es un enemigo específico de *Emerita analoga*, para cuya captura está adaptada especialmente, ha sido observada solamente en una ocasión persiguiendo a un *Ocypode* de tamaño mediano, pero sin poder capturarlo; creemos que también las grandes gaviotas *Larus marinus dominicanus* Lichtenstein y *Larus belcheri* Vigors capturan ocasionalmente individuos jóvenes de *Ocypode*.

Hemos reconocido como otros enemigos ocasionales de los pequeños *Ocypodes*, los siguientes Limicolae de la playa (ver Koeppcke, 1952) :

- Charadrius alexandrinus occidentalis* (Cabanis) [Charadriidae],
- Catoptrophorus semipalmatus inornatus* (Brewster) [Scolopacidae],
- Actitis macularia* (Linnaeus) [Scolopacidae],
- Crocethia alba* (Pallas) [Scolopacidae].

Otros Limicolae, que hemos observado frecuentemente en playas arenosas del Perú, y que probablemente son enemigos del *Ocypode*, son :

- Squatarola squatarola* (Linnaeus) [Charadriidae],
- Charadrius vociferus peruvianus* (Chapman) [Charadriidae],
- Charadrius wilsonia beldingi* (Ridgway) [Charadriidae],
- Haematopus ostralegus pitanay* Murphy [Haematopodidae],
- Numenius phaeopus hudsonicus* Latham [Scolopacidae],
- Arenaria interpres morinella* (Linnaeus) [Scolopacidae].

El *Ocypode* que ha alcanzado todo su desarrollo se encuentra protegido de manera eficaz por su corpulencia y por su fuerza,

como también por su caparazón y las armas de sus pinzas, contra los ataques de la mayoría de los enemigos ocasionales (como *Tropidurus* y los Limicolae) que persiguen a los jóvenes. Los enemigos ocasionales de los adultos, que hemos podido reconocer, son :

Canis (Dusicyon) sechurae THOMAS [Canidae],
Rattus rattus alexandrinus (GEOFFROY) [Muridae],
Larus belcheri VIGORS [Laridae].

En las inmediaciones de los establecimientos humanos puede añadirse a estos enemigos también el chanco doméstico que de una manera semejante a la del zorro (*Canis sechurae*) y del *Conepatus*, extrae de sus madrigueras los *Ocypodes* de todo tamaño.

La rata (*Rattus rattus alexandrinus*) se encuentra solamente en la vecindad inmediata de las orillas rocosas (o también en relación con restos de naufragios en la playa). No hemos observado de qué manera las ratas capturan al *Ocypode*. En diferentes partes del Perú central encontramos repetidas veces lugares donde las ratas han amontonado los restos de *Ocypode* y de otros crustáceos (ver KOEPECKE, 1952) en cavidades y cuevas de las rocas. En uno de tales montones, cerca de Chilca (sureste de Lima), contamos 186 caparazones torácicos de *Ocypode*. Pero deben haber habido probablemente restos de más de 250 individuos. Los carapachos estaban ya parcialmente alterados por la intemperie. Una rata que capturamos en la playa de Ventanilla cerca de uno de tales montones, tenía restos de crustáceos, probablemente de *Ocypode*, en el intestino.

Debemos también considerar, finalmente, como otro enemigo ocasional de los *Ocypodes* adultos la *Lutra felina* (MOLINA) [Mustelidae] que vive en las orillas rocosas de la costa peruana; habiendo encontrado también sus huellas, sin embargo, en pequeñas playas arenosas. *Larus marinus dominicanus* LICHTENSTEIN debe ser igualmente un enemigo ocasional de los *Ocypodes* adultos.

Consideramos probable que el reducido número de los enemigos que buscan visualmente a los *Ocypodes* adultos se encuentra en relación con la coloración visiblemente roja de estos últimos, desde que tal coloración indica a estos enemigos la inconveniencia de la persecución de una presa difícil de capturar y bien

armada. Habría que considerar como tales enemigos, de preferencia, las grandes gaviotas. Estas, que tienen su habitat de reposo en la playa seca y en la zona intercotidal, no prestan atención habitualmente a los *Ocypodes* adultos. Sin embargo, hemos observado algunas veces individuos jóvenes de *Larus belcheri* que consumían *Ocypodes* adultos; y por cierto en gran cantidad, como lo demuestra el gran número de restos de caparazones; pero esto tan sólo en muy pocas playas y en ciertas épocas. Suponemos que se trataba en estos casos de gaviotas jóvenes de poca experiencia o muy hambrientas. Para que la coloración roja de los *Ocypodes* adultos funcione realmente como coloración de advertencia o de amenaza (*Warnfärbung*) es necesario que cada enemigo ocasional deba poder aprender por experiencia (*adiestramiento*) que los *Ocypodes* adultos son inservibles como alimento, o, por lo menos, que es preferible buscar otro. Esto se hace posible por el hecho de que los *Ocypodes* adultos poseen estructuras y acciones protectoras que pueden utilizar para protegerse de muchos enemigos ocasionales, y ellas son :

- 1º Su costumbre de no alejarse mucho de la madriguera, en la cual desaparecen inmediatamente en caso de peligro;
- 2º la facultad de poder escapar gracias a rápidas e irregulares carreras cuando no pueden alcanzar su madriguera;
- 3º la posibilidad de efectuar un cambio de habitat, cosa que no puede hacer la mayoría de sus enemigos, puesto que pasan de la tierra al agua donde acostumbran sumergirse;
- 4º la adopción de una actitud defensiva en el caso de ser casi alcanzado por un enemigo;
- 5º la posesión de pinzas cuya acción es muy eficaz cuando son capturados por un enemigo.

Para poder apreciar la importancia de estas propiedades protectoras, deben ser añadidas a las ya enumeradas también las siguientes observaciones y aclaraciones.

A la 1ª : El paso de un ave volando causa normalmente la huida hacia la madriguera. A la destrucción de esta responde con la inmediata construcción de una nueva. Cuando encuentra una buena fuente de alimentación, procede frecuentemente a la construcción, en la inmediata vecindad, de una nueva madriguera.

Esto determina la acumulación de numerosos agujeros cerca de algunos cadáveres.

A la 2ª : Según las observaciones efectuadas, la captura de *Ocyodes* por las gaviotas es muy dificultosa, y necesitan para ella gran destreza. La carrera de *Ocyode* (ver pág. 23) cuando el enemigo no está muy cerca, tiene cierta semejanza con la forma de correr de algunos pequeños *Limicolae* de la playa, como *Crocethia alba* y *Charadrius alexandrinus occidentalis*. En ambos casos es notable la velocidad relativamente grande y uniforme del movimiento en línea recta, interrumpido por paradas repentinas. Cuando está próximo el enemigo, el curso de la huida de *Ocyode* es más irregular; y cuando se le acerca demasiado, adopta su actitud de defensa. Hemos observado que, aún mientras pacen, los *Ocyodes* escapan a menudo cuando nos acercamos hasta 30 a 40 m. de ellos.

A la 3ª : Es para el hombre difícil atrapar un *Ocyode* que, durante su huida, se ha hundido en la zona que lamen las olas mientras el agua se retira, aún cuando la superficie de la arena se haya secado algunos segundos después. Frecuentemente no pudimos descubrir en tales casos un determinado ejemplar, aún después de una larga búsqueda. La dificultad de hallarlo consiste especialmente, en que es difícil mantener a la vista, debajo del agua en movimiento, el punto exacto donde se sumergió. Respecto de la manera de hundirse en la arena, véase lo dicho en la pág. 31.

A la 4ª : Al asumir la actitud de defensa, lo hace empujando el cuerpo sobre las patas ambulatorias, levantándolas alternativamente en rápida sucesión y manteniendo en alto sus pinzas abiertas. El color blanco de estas resalta entonces fuertemente contra el rojo del cuerpo. Un ejemplar de 6.5 cm. de alto en posición normal, alcanzaba hasta 11 cm. sobre el suelo con sus pinzas cuando tomaba su actitud de defensa. En el caso en que el enemigo es muy grande y también cuando se cree atacado por arriba (por ejemplo por el hombre), el *Ocyode* llega a caerse de espaldas a causa de la posición asumida. El *Ocyode* adulto debe ser capaz de resistir a las *Limicolae* y las pequeñas gaviotas, y, naturalmente, en mayor grado a animales más pequeños. El

hecho de que los *Ocypodes* mantenidos en cautividad se pegan al suelo con los ojos bajados al pasar la sombra de un objeto grande, permaneciendo inmóviles, o, por el contrario, toman la actitud de defensa, indica la eventual necesidad de defenderse de enemigos aéreos. Tenemos fundamento para interpretar de tal modo el comportamiento de *Ocypode*, porque él reacciona con mayor intensidad cuando este ataque (experimental) viene de arriba. Sin embargo, en condiciones naturales no pudimos observar tales enemigos aéreos, aunque podemos admitir que lo sean *Falco sparverius peruvianus* (Cory) [Falconidae] y *Leucopternis schistacea plumbea* SALVIN [Accipitridae], el primero de los cuales ha sido observado ocasionalmente en la playa, capturando *Tropidurus*; y el segundo, que es característico para los manglares de la costa norte del Perú, también ha sido regularmente observado en las playas arenosas de esta zona. Este último se alimenta, según TACZANOWSKI (1884), especialmente de las especies de *Gelasimus* (*Uca*) [Ocypodidae].

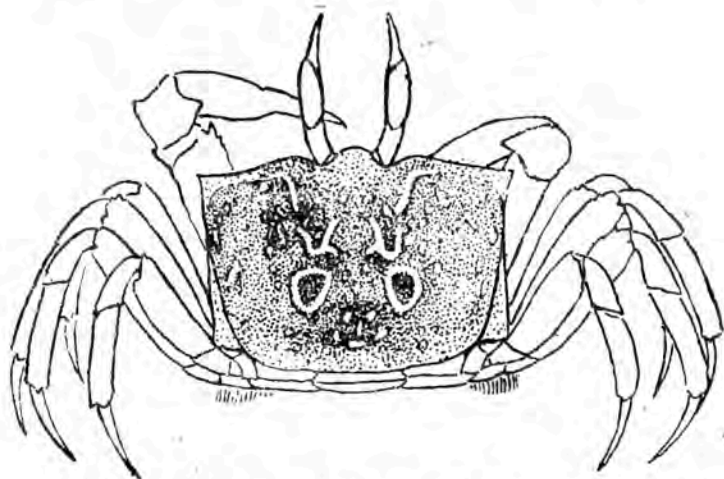


Fig. 14.—Dibujo en el dorso de un *Ocypode gaudichaudii* adulto.

No hemos examinado el significado biológico de la figura algo parecida a una cara de mamífero (fig. 14). Es verosímil que se trata de figura para asustar en una forma análoga a la de las manchas en forma de ojos en las alas de la mariposa *Vanessa io* LINNAEUS respecto de aves insectívoras. Experimentos en este sentido han sido realizados por STEINIGER (1939), especialmente con *Parus caeruleus* LINNAEUS [Paridae]. Los *Ocypodes* presentan al enemigo siempre su parte fron-

tal, lo cual, naturalmente, no excluye la posibilidad de que aquel pueda aprovechar la eventual ocasión de atacar (por ejemplo con rápido golpe del pico) el dorso relativamente poco protegido. Pero en tal caso aparece repentinamente esta figura que le asusta. KOENIG (1953) ha publicado recientemente observaciones que muestran la importancia de tales dibujos para asustar: "...inmediatamente el *Ixobrychus* asumió una actitud ofensiva extrema, pero mirando, no mi mano, sino mi cara. Esta es una actitud característica de muchas aves que me llamó la atención al amansar especies de *Porzana* en estado de libertad (KOE-NIG, 1943). Las aves reconocen la cabeza humana como tal cabeza en realidad, lo cual está fundado probablemente en el reconocimiento de los ojos. Manchas en forma de ojos desempeñan, entonces, por consiguiente, un papel muy importante como señales, y tienen una amplia distribución en el reino animal. Con mucha frecuencia están dispuestas por pares, actuando así como manchas semejantes a ojos en la acción ofensiva. (La costumbre de abrir los opérculos, simultáneamente con la natación de frente, en todos los peces que tienen figuras en forma de manchas en los opérculos; la apertura ofensiva de las alas de *Vanessa io* durante la inactividad invernal; la actitud ofensiva de algunas orugas etc.). Según la experiencia, un ave se acerca más fácilmente cuando cerramos los ojos. Las aves tienen menor temor de los pies del hombre, por el hecho de que están más apartados de la cabeza. Tienen mayor recelo de la mano, porque con ella también se acerca la cara. Puede parecer esto algo extraño a algunos, pero es bien comprensible por el hecho de que la mayoría de los animales atacan con los dientes, con el pico u otros órganos para la captura o para morder, los cuales se encuentran en la cabeza".

Según una observación nuestra, el *Ocypode* puede asumir aún otra actitud defensiva, especialmente respecto de individuos de su misma especie. Observamos, en efecto, como un gran ejemplar de *Ocypode* que estaba paciendo, al cual se aproximó uno más pequeño, levantó sus pinzas, mostrándoselas por su lado plano, sin cambiar la posición del cuerpo. El pequeño individuo, así advertido, se retiró inmediatamente.

Las anteriores consideraciones muestran que los *Ocypodes* adultos constituyen un alimento poco apropiado para las aves de la playa y para las lagartijas, que son los que deben ser considerados en primer lugar entre los enemigos ocasionales que buscan visualmente su alimento. Pero esto no es valedero para los *Ocypodes* jóvenes, como se ha dicho ya más arriba (pág. 32 y 33). Creemos en consecuencia, que la eficacia de una coloración preventiva fundada en la experiencia de los enemigos ocasionales, es real en el caso de los *Ocypodes* adultos. Siendo muy pequeña la posibilidad de que sean confundidos por un enemigo

los individuos jóvenes con los adultos, estos últimos son poco molestados por aquellos que sólo buscan a los pequeños. Es por tal razón que los adultos disponen de todo el tiempo necesario para paecer.

Como enemigos en el agua, debe considerarse diversos peces; en primer lugar las especies de *Mustelus* [Galeorhinidae] y el *Polynemus approximans* LAY et BENNETT [Polynemidae] como también la *Umbrina xanti* GILL [Sciaenidae]. Estos han sido observados a menudo en la costa norte del Perú, en agua muy poco profunda de la zona que lamen las olas. No han sido efectuados exámenes estomacales de estos peces en número suficiente. La sumersión en la arena debe ser efectiva como protección contra estos enemigos, aún cuando no contra las rayas, las que también incursionan en la zona de la rompiente hasta la zona que lamen las olas. Por ejemplo, lo hace la gran especie excavadora *Aetobatus peruvianus* (GARMAN) [Aetobatidae].

Una adaptación protectora especialmente eficaz del *Ocypode*, ya sea contra las propiedades abióticas del habitat que dificultan la existencia, como también contra los enemigos, es la excavación de las madrigueras. Esta comienza normalmente arañando la arena con las patas y arimándola a un lado con las pinzas. Luego extrae y transporta cargas de arena que abarca con el 2º y 3º par de los pereiópodos correspondientes al costado del cuerpo con la pinza menor. Siempre extrae su carga con aquellas patas situadas del lado inferior, de manera que parece que tira de ella. Comúnmente la traslada a cierta distancia de la madriguera, y entonces, o bien la deposita ahí mismo, o, si no, arroja la arena por delante de su cuerpo con un rápido movimiento, a cierta distancia, siendo esta última forma la más frecuente. A consecuencia de ello, la arena se desmenuza y esparce sobre la superficie. Los montones de arena que permanecen en la cercanía de su habitación son generalmente aplanadas después por él, usando la parte plana de sus pinzas como pisonas. Las madrigueras tienen una profundidad de 10 hasta 80 cm. en la zona intercotidal, la que depende de las condiciones de impregnación con agua en esta zona; aunque, por lo general, allí no pasan de 50 cm. Tienen a menudo algunas vueltas, pero tan solo por excepción están bifurcadas en su parte profunda. Respecto de las madrigueras algo diferentes y más profundas en la playa seca, véase lo que se ha dicho en la pág. 18 y 19. Aun cuando podemos

confirmar, en general, con las observaciones que preceden, las correspondientes de CRANE (1941), nos parece, sin embargo, no ser adecuada la diferenciación de las tres clases de madrigueras de la manera que indica.

Muchas de las madrigueras practicadas en la zona intercoastal durante la bajamar serán luego destruidas por la próxima marea, lo cual, sin embargo, no ocurre desde la primera ola. Al respecto, hemos observado que, al venir la ola, acuden a su madriguera, cerrando la entrada con su cuerpo como un tapón. Al retirarse el agua, abren nuevamente la boca de la habitación. A menudo, sin embargo, permanece la madriguera sumergida por largo tiempo, y su entrada puede resultar tapada completamente con arena después del paso de algunas olas. Puede ser reconocido a veces el lugar de la madriguera gracias a una ligera depresión del suelo. Tan pronto como el agua se retira, los *Ocypodes* encerrados salen de nuevo a la superficie. También cierran a veces la entrada de su madriguera por medio de un tapón de arena traída del interior, antes de que llegue el agua.

Hemos buscado sin éxito parásitos de *Ocypode* en material de diferente procedencia.

El *Ocypode* tiene un gran número de competidores en su alimentación. Debe ser poco provechoso para él pacer la superficie de la arena en aquellos lugares en que vive la *Emerita analoga* con gran densidad de población, en la zona de la rompiente y en la zona que lamen las olas, la cual se alimenta de plancton y detritus. Esto ocurre frecuentemente durante la ausencia de *Larus modestus*, enemigo específico de *Emerita analoga*, en la época en que *Emerita* también existe en gran cantidad en la zona que lamen las olas. El gasterópodo *Olivella columellaris* SOWERBY [Olividae] habita en extensos bancos la zona que lamen las olas al norte del 7° Lat. S., y reemplaza en cierta medida a la *Emerita analoga* que es mucho más rara allí. Hemos contado hasta 6400 ejemplares por m². La *Olivella* se traslada junto con la zona que lamen las olas; y en aquellos mismos lugares donde la *Olivella* se encuentra durante la marea alta, el *Ocypode*, por su parte, pacé durante la bajamar.

Como competidores en la alimentación proporcionada por el material arrojado por el mar, hay que considerar los grandes comedores de cadáveres de las playas arenosas del Perú, como :

Vultur gryphus LINNAEUS [Cathartidae],
Coragyps atratus (BECHSTEIN) [Cathartidae],
Cathartes aura jota (MOLINA) [Cathartidae],
Caracara plancus cheriway (JACQUIN) [Falconidae],
Canis (Dusicyon) sechurae THOMAS [Canidae],
Rattus rattus alexandrinus (GEOFFROY) [Muridae].

También es un competidor en alimentación el coleóptero *Phaleria koepckei* PIC, que habita junto con su larva, a veces en gran número, en los restos arrojados por el mar, como también en la arena. Se presenta a veces en número extraordinario, como ha sido ya mencionado en el trabajo anterior (1952). Los otros coleópteros necrófagos, junto con las larvas de moscas, son de importancia secundaria para el *Ocypode*. En algunos lugares de la costa norperuana se presenta también un pagurido como competidor en alimentación: *Coenobita compressus* GUÉRIN [Coenobitidae]. Este crustáceo sale del mar de preferencia durante la noche; sin embargo, lo hemos observado también durante el día alimentándose, junto con *Ocypode* del mismo cadáver.

Parece existir una cierta compensación en aquellos casos en que el *Ocypode* puede comerse a estos competidores, es decir, *Emerita analoga* en estado joven y larvas de *Phaleria*, cuando estos existen en grandes cantidades.

Un rival muy importante de *O. gaudichaudii* en la región tropical de su área de distribución, es, según CRANE (1941 y 1947), *O. occidentalis*, por ser este probablemente el que imposibilita la existencia de nuestra especie en aquellas playas que corresponden a las playas peruanas, donde, al contrario, *O. gaudichaudii* es muy frecuente.

De apenas menor importancia que los competidores, es para cada individuo de *Ocypode* la densidad de población. Esta última es a menudo más considerable en las playas cortas que en las largas, lo que seguramente depende de la existencia de estas en bahías en las cuales el mar arroja muchos restos. En una playa de 500 m. de largo (cerca de Chilca, sur de Lima), densamente poblada por *Ocypode*, hemos contado hasta 135 madrigueras habitadas en una superficie de 100 m², y allí mismo vivían cerca de 50 ejemplares por metro de longitud de playa; es decir, que en toda esta playa habían alrededor de 25000 ejemplares. Se trata en este caso de una playa habitada con densidad superior

al término medio. Las observaciones efectuadas en marzo de 1951 en la playa de Ventanilla, de casi 7 km. de largo, nos permiten decir que, existían unos 15 *Ocypodes* por metro de longitud de la playa. En toda ella habían, por consiguiente, alrededor de 100000 individuos. En las playas muy largas (de más de 20 km.) rara vez encontramos una densidad superior a 25 madrigueras por 100 m² de superficie, en promedio. CRANE (1941) escribe que en el área tropical de sus estudios no son frecuentes densidades de población tan elevadas. En una playa de Panamá observó, sin embargo, más de 3000 ejemplares por 175 x 400 pies (es decir, alrededor de 40 por 100 m²).

Las formas de resistencia del *Ocypode gaudichaudii* anteriormente mencionadas por nosotros han sido agrupadas esquemáticamente en el resumen alemán de este trabajo. Debemos poner de relieve que las formas de resistencia varían según las diversas especies. Así, por ejemplo, COWLES (1908) observó, además, en *Ocypode albicans*, en Florida, algunos interesantes comportamientos protectores, los cuales no hemos observado en nuestra especie. Entre estos, la construcción frecuente de su madriguera en forma de "Y", una de cuyas ramas construye, partiendo desde cierta profundidad, hasta la superficie, pero sin practicar la abertura. Si entra un enemigo en la madriguera, el *Ocypode* puede utilizar esta vía para escapar. COWLES observó, además, que al ser perseguidos por un enemigo, sus animales, después de penetrar en la madriguera, lanzaban arena de abajo hacia arriba, obturando así la entrada (ver pág. 40). Observó también otra forma de cerrar la entrada en los casos en que habían acarreado una presa grande a su habitación, encerrándose en ella con la presa. En tal caso, traen de afuera grandes cargas de arena hasta la abertura, la que tapan completamente. Para esto, dejan asomar las patas de un lado del cuerpo, aplanando con ellas la superficie exterior del tapón; luego las retiran suavemente. Además *O. albicans* adulto puede enterrarse superficialmente en la arena seca, lo cual no hemos observado nosotros en *O. gaudichaudii*, el que solamente se hunde en la arena debajo del agua.

VII. OBSERVACIONES RESPECTO DE LAS FUNCIONES BIOLÓGICAS BÁSICAS DE LA CONSERVACION DE LA ESPECIE

A las funciones biológicas básicas de la conservación de la especie referimos ante todo el cuidado de la cría, la sexualidad y la sociabilidad. A causa de la menor importancia ecológica de tales funciones, en comparación con las funciones biológicas básicas de la autoconservación, tan sólo hemos reunido relativamente a ellas algunas pocas observaciones.

Encontramos hembras con huevos en diciembre y enero, cerca de Ancón (prov. de Lima). Estas hembras permanecían en su madriguera durante gran parte del día (días de sol), saliendo a la superficie especialmente después del crepúsculo y acudiendo inmediatamente al agua. Este comportamiento parece ser conveniente para la atención de los huevos y para su contenido de humedad. El abdomen de las hembras cargadas de huevos estaba tan abierto respecto del cefalotórax que nos parece que en esta condición les será imposible tomar agua del suelo por medio de sus peines de pelos. Parece entonces que las hembras no pueden pacer durante esta época.

La presencia de *Ocypode gaudichaudii* hasta en pequeñas playas arenosas separadas por largas extensiones de orilla rocosa, así como también en las Islas Galápagos y en las Islas Hawai, significa que sus larvas pueden vivir por tiempo prolongado en el agua. Debe admitirse que estas larvas poseen adaptaciones para poder atravesar la zona de la rompiente, la cual es muy perjudicial para la vida en la mayoría de las playas del Perú. El desarrollo postembrionario de *Ocypode* es tratado a fondo por CRANE (1940).

TAKAHASI (1935) subraya que en *Ocypoda ceratophthalma* se observa claramente los primeros indicios de una vida social. Nosotros hemos observado en *O. gaudichaudii* que llegan a reunirse gran número de individuos (ocasionalmente hasta unos mil), frecuentemente debido a la pequeñez del área en que pueden pacer, y aún más a la estrecha localización de los lugares donde buscan la *Cirolana* o pequeñas *Emeritas*. Tales condiciones pueden considerarse como favorables para el establecimiento del nexo social entre los individuos. En conexión con esto, debe ser considerado también el órgano de estridulación que ha sido discutido como una adaptación a la vida social. Se trata de una cresta dentada en el lado ventral de la pinza grande (Fig. 6), la que puede ser frotada contra otra elevación superficial en el segundo artejo de la misma pata; de lo cual se ocupan especialmente ALCOCK (1892), ANDERSON (1894) y CRANE (1941). Esta última autora pudo percibir en la playa un chirrido al acercar su oído a las aberturas de las madrigueras habitadas. Ella supone que estos sonidos advierten a los demás *Ocypodes* que quieren entrar que la madriguera está ocupada.

VIII. ACTIVIDAD Y POSICION EN LA COMUNIDAD VITAL.

Los complejos estructurales y los comportamientos del *Ocypode gaudichaudii* que han sido señalados en este trabajo son manifiestamente adaptaciones a la vida en la playa arenosa marina, y señalan a esta especie como muy apropiada para la existencia en este biotopo de transición. De aquí se sigue que el *Ocypode* posee una alta sujeción a la playa arenosa, y debe ser caracterizado tanto como especie apropiada al biotopo, cuanto como especie característica y forma guía de la playa arenosa del Perú (ver pág. 4 y 7).

El *Ocypode gaudichaudii* contribuye, además, en grado elevado a la conservación del equilibrio biológico en la biocenosis de la playa arenosa, pudiendo aprovechar sustancias nutritivas muy diferentes, correspondientes a las condiciones variadas, conservándose él mismo como un factor relativamente estable.

El esquema publicado en nuestro trabajo de 1952 muestra las relaciones en la transformación de la materia orgánica que hemos observado entre el *Ocypode* y otros organismos. Resulta que sólo el Hippidae *Emerita analoga* ocupa una posición central en la parte acuática de la playa arenosa, correspondiente a la que posee el *Ocypode* en el lado terrestre. Si consideramos algún otro organismo que existe en la playa arenosa del Perú como base de tal esquema, podríamos también demostrar las mismas relaciones entre los organismos que constituyen esta comunidad vital; pero sería más difícil ordenar las cadenas alimenticias que en un esquema comenzado a base de *Ocypode* o de *Emerita*.

El *Ocypode* ocupa, en consecuencia, un punto de intersección en las interrelaciones biocenóticas de la playa arenosa del Perú. Este hecho justifica el que hayamos tomado esta especie como objeto de un detallado estudio autecológico, el cual estudio puede constituir la base de un trabajo monográfico sobre las playas arenosas del Perú.

BIBLIOGRAFIA CITADA

- ALCOCK, A., (1892) : On the stridulating apparatus of the Red Ocypode Crab.—
Ann. Mag. Nat. Hist. (6), Vol. X., pág. 336.
- ANDERSON, A. R., (1894) : Note on the sound produced by the Ocypod Crab
(*Ocypoda ceratophthalma*).— Jour. Asiat. Soc. Bengal, Vol. LXVIII,
pág. 138-139.

- COTT**, Hugh, (1930) : Observations on the natural history of the raring-crab *Ocypoda ceratophthalma* from Beira (Zool. Soc. Exp. Zambesi, 1927, No. 3) en : P. Zool. Soc. London, part. 4, pág. 755-765.
- COWLES**, R. P., (1908) : Habits, reactions, and associations in *Ocypoda arenaria*.— Papers from the Tortugas Laboratory of the Carnegie Inst. Wash., II, pág. 3-41.
- CRANE**, Jocelyn, (1940) : On the post-embryonic development of the brachyuran crabs of the genus *Ocypode*. (Eastern Pacific Expeditions of the New York Zoological Society, XVIII).— Zoologica, Vol. 25, No. 6, pág. 65-82.
- (1941) : On the growth and ecology of brachyuran crabs of the genus *Ocypode*. (Eastern Pacific Expeditions of the New York Zoological Society, XXIX).— Zoologica, Vol. 26, No. 29, pág. 297-310.
- (1942 a) : Brachyuran crabs of the genus *Uca* from the west coast of Central America. (Eastern Pacific Expeditions of the New York Zoological Society, XXVI).— Zoologica, Vol. 26, No. 3, pág. 145-208.
- (1947) : Intertidal brachygnatheous crabs from the west coast of tropical America with special reference to ecology. (Eastern Pacific Expeditions of the New York Zoological Society, XXXVIII).— Zoologica, Vol. 32, No. 9, pág. 69-95.
- GRAVIER**, Ch., (1922) : Observations sur la locomotion chez l'*Ocypode* chevalier (*Ocypoda hippeus* OLIVIER).— Ann. Sci. nat. Paris, V. 3-5, pág. 119-224.
- HAYASAKA**, E., (1939) : The burrowing activities of certain crabs and their geological significance.— Amer. Midland Natural, 16, 1, pág. 99-103.
- HEDGPETH**, Joel W., (1953) : An introduction to the zoogeography of the northwestern Gulf of Mexico with reference to the invertebrate fauna.— Publ. Inst. Marine Science, Vol. III, No. 1, pág. 110-224.
- HESSE**, R. y F. DOFLEIN, (1935 y 1943) : Tierbau und Tierleben; 2da. edición Jena.
- KOENIG**, Otto, (1943) : Rallen und Bartmeisen.— Natur und Kultur in Niederdonau, 25.
- (1953) : Individualität und Persönlichkeitsbildung bei Reihern.— Journ. Ornithologie, Vol. 94, 3/4, pág. 315-341.
- KOEPCKE**, H.—W., (1952 a) : Formas de vida y comunidad vital en la naturaleza.— Mar del Sur, No. 24, pág. 39-66.
- KOEPCKE**, H.—W. y Maria, (1951) : División ecológica de la costa peruana.— Serie Divulg. Cient. No. 3, Minist. Agricultura, Dir. Pesquería y Caza, Lima; pág. 3-23.
- (1952) : Sobre el proceso de transformación de la materia orgánica en las playas arenosas marinas del Perú.— Publ. Mus. Hist. Nat. "Javier Prado", Lima, Serie A, Nr. 8, pág. 1-25.
- (1953) : Die warmen Feuchtluftwüsten Perus (Eine Einteilung in Lebensstätten unter besonderer Berücksichtigung der Vögel).— Bonn. zool. Beitr., Heft 1-2; 4, pág. 79-146.
- KREJCI-GRAF**, Karl, (1935) : Beobachtungen am Trockenstrand I. : Bau und Fährten von Krabben.— Senckenbergiana, Bd. 17, 1/2.
- MILNE**, Lorus J., y Marjery J. (1946) : Notes on the behavior of the Ghost Crab.— Amer Nat., 80 (792), pág. 362-380.

- PEARSE, A. S., (1929) : Observations on certain littoral and terrestrial animals at Tortugas, Florida, with special reference to migrations from marine to terrestrial habitats.— Papers from the Tortugas Laboratory of the Carnegie Inst., 26, pág. 205-233.
- RABEN, Kurt v., (1934) : Veränderungen im Kiemendeckel und in den Kiemen einiger Brachyuren (Decapoden) im Verlauf der Anpassung an die Feuchtluftatmung.— Zeitschr. f. wissensch. Zoologie, Bd. 145, pág. 425-461.
- RATHBUN, Mary J., (1910) : The stalk-eyed Crustacea of Peru and the adjacent coast.— Proc. U.S. Nat. Mus., Vol. 38, pág. 531-620.
- REMANE, A., (1943) : Die Bedeutung der Lebensformtypen für die Oekologie.— Biologia Generalis, XVII, 1/2, pág. 164-182.
- SIVERTSEN, Erling, (1935) : Littoral Crustacea Decapoda from the Galapagos Islands. (The Norwegian Zoological Expedition to the Galapagos Islands 1925, conducted by Alf Wollebaek).— Meddelelser fra det Zoologiske Museum, Oslo, No. 38, pág. 1-23.
- STEINIGER, F., (1939) : Die ökologische Bedeutung der Augenflecke bei Insekten.— VII. Intern. Kongress f. Entomologie, Berlin, 15.— 20. August 1938. Weimar.
- TACZANOWSKI, L., (1884) : Ornithologie du Pérou; Tomo I; Rennes.
- TAKAHASI, D., (1935) : Ecological notes on the Ocypodian Crabs in Formosa, Japan.— (I. Normal School, Taihoku, Formosa) en : Annot. zool. Japon., 15, pág. 78-87.
- WARMING, E., (1908) : Om Planterigetets Livsformer.— Festskr. udg. af Universitetet Kjöbenhavn.