



Palabras clave: *Macrobrachium*, *Palaemonetes*, jerarquía poblacional

Key Words: *Macrobrachium*, *Palaemonetes*, hierarchy population

# ¿Existe jerarquización en poblaciones de palemónidos del valle aluvial del río Paraná?

Verónica Williner y Pablo Collins  
Instituto Nacional de Limnología (INALI-CONICET)

J. Maciá 1933, (3016) Santo Tomé - Santa Fe Argentina.

## RESUMEN

Se realizaron tres experiencias para comprobar la existencia de jerarquización en los camarones de agua dulce *Macrobrachium borellii* y *Palaemonetes argentinus*. En la primera se estableció la disposición espacial mediante el método de la razón. En la segunda y tercera se evaluó la jerarquización, controlando el peso y observando el comportamiento de ambas especies. Se determinó que *M. borellii* presenta una disposición contagiosa o agrupada, mientras que *P. argentinus* presenta un arreglo espacial de tipo aleatorio. Relacionando peso y comportamiento se observó que *M. borellii* presenta jerarquización por cambios en el comportamiento y en la velocidad de crecimiento, además de desarrollar una agrupación social. *P. argentinus* no tiene jerarquización alguna.

## ABSTRACT

*Does hierarchical population in palaemonids of the floodplain of the Paraná River exist?*

*Three tests were carried out to study the hierarchical organization of two species of freshwater caridean shrimps, Macrobrachium borellii and Palaemonetes argentinus. In the first test, the spatial distribution was established following the Ratio Method. In the second and third tests the hierarchical organization of both species was established by weight-control and behaviour observation. Thus, it was determined that M. borellii presented a contagious or groupal arrangement whereas P. argentinus presented random distribution. In the last two experiments, by relating weight and behaviour, it was observed that M. borellii showed changes in behaviour and growth-rate as well as a social organization. P. argentinus presented no hierarchical organization at all.*



## INTRODUCCION

Algunas especies de crustáceos presentan individuos con variaciones morfológicas, fisiológicas y de comportamiento dentro de una misma población (Ra'anan & Sagi, 1985). Esto se debe a cambios en el ritmo de crecimiento y de la conducta de algunos ejemplares (Ponce & Dupré, 1996), las cuales modifican la estructura uniforme de la cohorte. Se han desarrollado diversos modelos matemáticos describiendo la disposición espacial de los individuos, el tipo de agregación o agrupación social o jerárquica y su influencia sobre la estructura poblacional (Kelly, 1994; Dugatkin, 1995; Calsina & Saldaña, 1997). Estas agregaciones intraespecíficas provocan una dinámica poblacional especial que podría estar regulada por algún factor hormonal (Sagi, 1992) y/o genético.

Por otra parte, existe una fuerte relación entre la disposición espacial característica de cada especie y la existencia de una estructura social en la población. De esta forma, las especies en las que se observa alguna estructura jerárquica presentan una disposición contagiosa. Contrariamente, al no existir una interacción positiva intrapoblacional se observa un arreglo espacial aleatorio o regular (Krebs, 1994; Begon *et al.*, 1996).

En el valle aluvial del río Paraná conviven simprácticamente dos especies de camarones, *Macrobrachium borellii* y *Palaemonetes argentinus* (Ringuelet, 1949; Boschi, 1981). Estas especies son muy abundantes en los ambientes leníticos y lóticos de este sistema. Mediante observaciones en cautividad y en ambientes naturales de la Provincia de Buenos Aires, Bachmann (1953) y Boschi (1981) comprobaron que *M. borellii* varía el tipo de agrupamiento según la época del año y este estaría asociado a los momentos reproductivos. Hasta el momento no se ha estudiado la existencia de jerarquización o de un morfo dominante que ejerza algún tipo de comportamiento agonístico y como son sus disposiciones espaciales.

El objetivo de este trabajo fue determinar, mediante estudios de laboratorio, el tipo de relación intraespecífica de los camarones dulciacuícolas *M. borellii* y *P. argentinus*. Además, se registraron datos de diversos ambientes naturales con la finalidad de comparar los obtenidos en laboratorio.

## MATERIAL Y METODOS

Se realizaron tres experiencias en laboratorio

diseñadas de la siguiente manera:

Experiencia I: Microdisposición espacial

Se recolectaron ejemplares de *M. borellii* y *P. argentinus* durante la estación de verano del río Salado en las proximidades del Instituto Nacional de Limnología (INALI, Santo Tomé, Santa Fe, Argentina) e inmediatamente se los llevó al Laboratorio de Bioensayos II de este, colocándolos temporalmente en tanques de PVC de 50 l.

Luego de 48-72 hs, ejemplares similares en tamaño y peso, se separaron por especie en 3 acuarios de 0,25 m<sup>2</sup> de superficie, a una densidad de 100 ind./m<sup>2</sup> (aproximada a la del ambiente muestreado).

En cada acuario se colocó en el fondo una grilla numerada de 4 cm x 4 cm. También se agregaron refugios oscuros y transparentes. Pasados 3 días de aclimatación, se hicieron observaciones instantáneas ubicando los camarones por medio de la grilla en el área del acuario, para las situaciones con y sin refugio. Una vez obtenida la ubicación, se muestreó al azar sobre dicha microdisposición espacial contabilizando el número de individuos en una superficie correspondiente a 9 cuadrados de la grilla.

Por otra parte se realizaron 10 muestreos en cada uno de los ambientes naturales del valle aluvial del río Paraná estudiados (madrejón Don Felipe, laguna N°1 isla Los Sapos y laguna Alejandra) mediante un copo de arrastre (2000 cm<sup>2</sup> de superficie de boca x 1 mm de abertura de malla) identificándose las especies de camarones obtenidas y su densidad calculada por m<sup>2</sup>. El arreglo espacial de cada especie se analizó mediante el índice de la razón:

$$S^2 / \bar{x}$$

considerando los valores mayores a 1 como una disposición contagiosa, igual a 1 aleatoria y menor a 1 regular (Rabinovich 1980; Margalef, 1986). Los límites de confianza se realizaron mediante la distribución de t con n-1 grados de libertad. Las varianzas muestrales obtenidas en laboratorio y en los ambientes naturales se compararon mediante ANOVA. Se aplicó el mismo análisis (ANOVA) para comparar los pesos de los individuos mantenidos en laboratorio (Zar, 1996).

Experiencia II: Jerarquización de poblaciones: análisis en laboratorio

Se colectaron ejemplares de *M. borellii* y *P. argentinus* de la laguna Juan de Garay - río Salado (Santo Tomé, Santa Fe, Argentina) y se trasladaron al invernadero de cultivo de crustáceos del INALI, aclimatándolos



durante 15 días en piletones de PVC de 1500 l (2 x 1,5 x 0,5 m).

Juveniles de similar tamaño de cada especie se colocaron separadamente en 6 tanques de fibrocemento de 250 l (1 x 0,5 x 0,5 m) a una densidad inicial de 200 ind/ m<sup>2</sup> (densidad 30% superior a la hallada en el ambiente). En esos grupos se incluyeron 3 individuos de tamaño por lo menos 2 veces superior al tamaño medio del resto de la población, denominándolos individuos dominantes (D).

Luego de 15 días, tiempo que se consideró "a priori" como suficiente para afianzar la estructura poblacional en cada tanque, se retiraron de 3 estanques los ejemplares D (GT: grupo tratado) y en otros 3 tanques se los dejaron (GC: grupo control).

La temperatura se midió diariamente; el pH, la conductividad y el oxígeno semanalmente y cada dos días se renovó el 30% del agua. Todos los ejemplares se pesaron, con una precisión ± 0,01g, al comienzo y al final del experimento. Por otra parte, cada dos semanas, se pesó el 50% de los ejemplares de cada tanque.

Diariamente se alimentó "ad libitum" comenzando con el 5% de la biomasa de cada tanque con una dieta artificial (dieta F) elaborada con harinas de pescado, camarón y soja (Collins, 1997 a).

Los pesos medios calculados se analizaron mediante ANOVA y su distribución mediante el test de Kolmogorov-Smirnov (Zar, 1996).

Experiencia III: Observación del comportamiento en laboratorio

Ejemplares de *M. borellii* y *P. argentinus* fueron pesados y distribuidos en 3 peceras de 0,12 m<sup>2</sup> a una densidad de 100 ind. / m<sup>2</sup> junto con ejemplares de mayor tamaño (D). La temperatura fue mantenida a 25 ± 1 °C y un fotoperíodo de 14-10 hs (luz - oscuridad). Luego de 3 días de aclimatación, se realizaron 6 observaciones directas de 10 minutos/acuario registrando todo tipo de actividad realizada. También se analizó la actividad de los camarones con refugio y con vegetación flotante.

En ambas especies todos los ejemplares con que se trabajó tuvieron tamaños semejantes, con un peso medio para *P. argentinus* de 0,1 ± 0,0438 g entre acuarios los valores estadísticamente similares ( $F_{0,05; 2, 2} = 0,24$ ;  $p > 0,600$ ) y para *M. borellii* el peso medio fue de 0,32 ± 0,3286 ( $F_{0,05; 2, 2} = 0,27$ ;  $p > 0,600$ ), no difiriendo entre cada réplica.

## RESULTADOS

### Microdisposición espacial:

Los datos de disposición espacial a partir de un bajo número de muestras (18), indican que *P. argentinus* presenta un arreglo aleatorio en ambas condiciones experimentales (razón con refugio: 0,8 y sin refugio: 1,01). Al aumentar el número de muestras (27 y 52) la disposición para todas las observaciones continuó siendo la misma (Fig. 1). Por el contrario, en *M. borellii* con un bajo número de muestras (18), la disposición

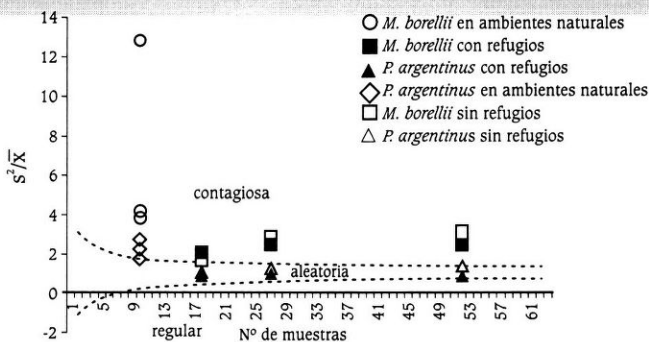


Figura 1

Razón ( $S^2/\bar{x}$ ) para diferentes números de muestras de *P. argentinus* y *M. borellii* obtenidos en laboratorio y en tres lagunas distintas del valle aluvial del río Paraná medio. (Límite de confianza a 0,05; línea entrecortada).



espacial varió entre aleatoria y contagiosa según si había refugio (razón: 2,1) o no (razón: 1,8) de manera que los valores medios de la razón oscilaron sobre el límite de confianza ( $\alpha$  0,05). Al aumentar el número de muestras (27 y 52) se incrementó el valor del índice de la razón indicando un ordenamiento espacial del tipo contagioso tanto con refugio como sin él (Fig. 1). Los valores obtenidos, a partir del análisis de las muestras de los ambientes naturales para *P. argentinus* fluctuaron entre una disposición contagiosa y aleatoria de acuerdo a la presencia o no de vegetación en el ambiente muestreado. La razón entre la varianza y media no fue diferente estadísticamente ( $F_{0,05; 5,59} = 27,92$ ;  $p < 0,001$ ) a las calculadas en laboratorio (en ambientes naturales:  $2,1 \pm 0,4$ ; en laboratorio:  $1,0 \pm 0,04$ ). A pesar de que los valores en *M. borellii* difirieron entre las razones obtenidas en campo y en laboratorio ( $6,9 \pm 4,17$  y  $2,5 \pm 0,31$ , respectivamente) ( $F_{0,05; 5,59} = 5,51$ ;  $p > 0,057$ ) en ambos casos los valores de la razón determinaron una disposición contagiosa (Fig. 1).

#### Jerarquización de poblaciones:

La calidad de agua se mantuvo constante y óptima durante toda la experiencia con un nivel de  $O_2$  de  $5,5 \pm$

1,5 ppm y el pH en 8,2. La temperatura promedio fue de  $25,0 \pm 2,0^\circ C$ .

El peso medio inicial de *P. argentinus* no difirió estadísticamente entre GC ( $0,03 \pm 0,017$  g) y GT ( $0,03 \pm 0,018$  g) ( $F_{0,05; 5,299} = 1,98$ ,  $p > 0,100$ ) adoptándose a los ejemplares como de tamaños similares. Luego de 90 días, el peso medio no varió estadísticamente entre GC ( $0,11 \pm 0,053$  g) y GT ( $0,11 \pm 0,039$  g) ( $F_{0,05; 5,274} = 0,24$ ,  $p > 0,600$ ), por lo que no hubo ningún ejemplar que haya tenido un crecimiento diferencial respecto del resto. Además, el incremento en biomasa (Fig. 2a) disminuyó progresivamente de forma similar en GC y GT. La distribución de frecuencia de pesos (Fig. 3) no fue distinta entre GC y GT (K-S: 0,86,  $p > 0,400$ ).

En *M. borellii* el peso medio inicial no difirió entre GC ( $0,03 \pm 0,018$  g) y GT ( $0,03 \pm 0,017$  g) ( $F_{0,05; 5,149} = 0,27$ ,  $p > 0,600$ ), perteneciendo todos los ejemplares al mismo grupo poblacional. A diferencia de *P. argentinus*, el peso medio final se diferenció estadísticamente entre GC ( $0,81 \pm 0,214$  g) y GT ( $0,65 \pm 0,183$  g) ( $F_{0,05; 5,55} = 28,44$ ,  $p < 0,050$ ). El incremento en biomasa (Fig. 2b) en GT fue menor al de GC en los primeros 15 días para luego comportarse similarmente. La distribución de frecuencia de pesos (Fig. 4) fue diferente estadísticamente entre GC y GT (K-S=2,2,  $p < 0,050$ ).

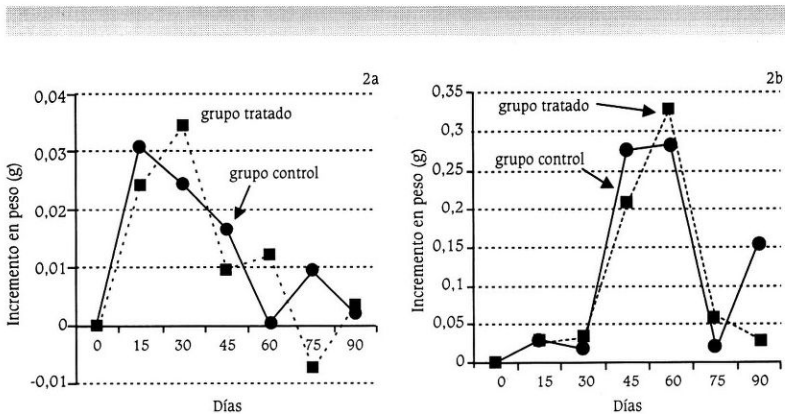


Figura 2

Incremento en peso de ejemplares de *P. argentinus* (2 a) y *M. borellii* (2 b) mantenidos en tanques en condiciones controladas.

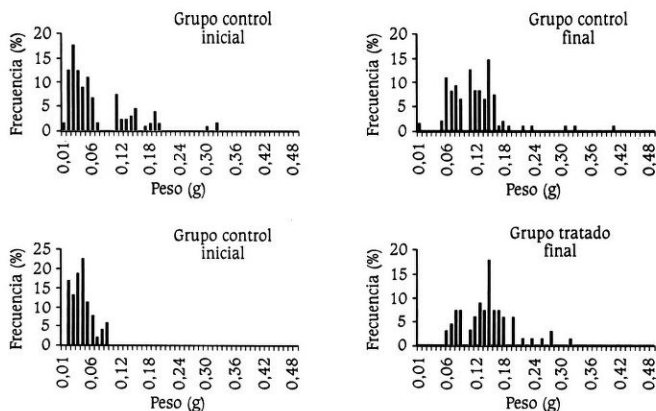


Figura 3

Distribución de frecuencias de talla de *P. argentinus* al inicio y al cabo de 90 días de experimentación.

Observación del comportamiento en laboratorio:

En la especie *P. argentinus* se observó cierta agresividad la cual ocurre independientemente del tamaño de ambos contendientes. Los enfrentamientos generalmente fueron de corto tiempo (1-2 segundos), en algunos casos el tiempo podía extenderse desencadenando la muerte del individuo más débil. Si otros camarones percibían esta situación, se acercaban y atacaban al de inferioridad de condición. Se realizan primero con las quelas del segundo pereiópodo y luego con todas las piezas bucales.

Los refugios o cualquier elemento fueron utilizados mas frecuentemente por los individuos de menor porte para asentarse, pero la mayoría del tiempo se encontraban en movimiento. Hubo un mayor tiempo de permanencia en los refugios oscuros que en los transparentes; la vegetación fue usada con fines tróficos.

*M. borellii* presentó menor movilidad y en la mayor parte del tiempo los camarones se encontraron cerca de los refugios, los cuales llegaban a ser defendidos por los de mayor porte expulsando a los de menor tamaño. En situaciones de agresividad entre

pequeños y grandes, los primeros se retiraron rápidamente. Se observaron camarones con coloración más acentuada, resultando estos más agresivos que aquellos de color más tenue, pudiendo ser éste quizás algún indicio de variación morfológica. Los ejemplares más pequeños de *M. borellii* a veces rodearon a los más grandes o se subían sobre ellos, pero no se los vio permanecer por delante; en esta situación los ejemplares grandes expulsaron con las quelas del segundo pereiópodo a los ejemplares más pequeños. No frecuentaron la vegetación flotante con la misma intensidad observada en *P. argentinus*.

## DISCUSIÓN

En la naturaleza existe una mayor proporción de especies que presentan comúnmente poblaciones con un arreglo espacial del tipo contagioso (Alle *et al.*, 1949). Una excepción a esto se observó en el camarón *P. argentinus*, el cual varió su disposición en el espacio según la existencia o el tipo de refugio. En laboratorio se determinó que la ubicación de un individuo de *P. argentinus* no afecta la presencia de

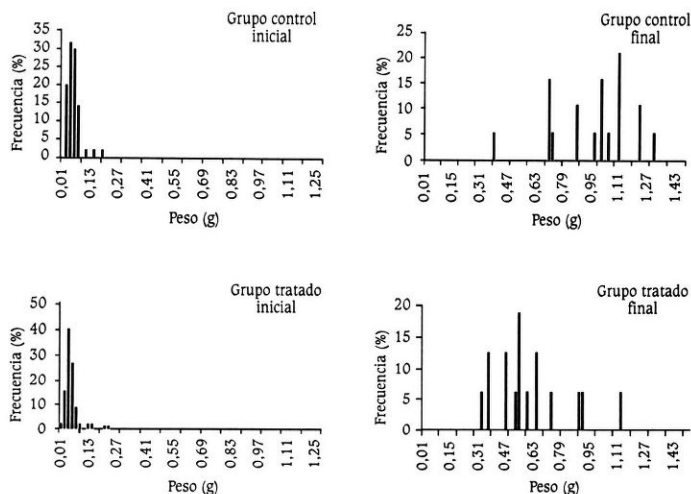


Figura 4

Distribución de frecuencias de talla de *M. borellii* al inicio y al cabo de 90 días de experimentación.

otro. Sin embargo en ambientes naturales, el arreglo areal de esta especie puede estar determinado por las características del hábitat (presencia o no de vegetación), la presencia de especies competidoras y/o depredadores.

En la especie *M. borellii* no se observó una variación en el tipo de disposición espacial. No obstante en latitudes mas altas, en climas con marcadas diferencias estacionales, se registró un cambio en el arreglo espacial. Este autor observó que las poblaciones se agregaban coincidentemente junto con el inicio del periodo reproductivo (Boschi, 1981). A su vez estas agregaciones ocurrían entre la vegetación caracterizada por *Elodea* sp. o *Myriophyllum* sp. En latitudes menores, como en las que se realizó este trabajo, también se observó una mayor inclinación a frecuentar las zonas vegetadas, sin embargo no se han identificado variaciones en el

arreglo espacial según la estación del año. Quizás esto suceda por la mayor extensión del periodo reproductivo que llega temporalmente hasta otoño. A esto se le podría sumar el efecto de concentración que podría ejercer la disminución del nivel hídrico que generalmente ocurre coincidentemente con la época de bajas temperaturas (invierno).

En relación con la presencia de un morfo dominante todos los individuos de la especie *P. argentinus* variaron similarmente indicando una ausencia de jerarquización en la población, lo que se relaciona con una agregación al azar.

En *M. borellii* se observó un cambio en el ritmo de crecimiento, comenzando con la disminución de este y produciendo luego el incremento abrupto en tamaño de algunos ejemplares los cuales alcanzaron una mayor porte. El retraso del incremento en peso en GT (Fig. 2b) puede haberse debido a efectos de



competencia por la sustitución del grupo dominante, retomando posteriormente el proceso de crecimiento en el resto de la población. En varios estudios, realizados en diversas especies como *Orconectes virilis*, *Gonodactylus viridis*, *Cherax cuspidatus* se ha observado que la diferencia de tamaño es un factor determinante en el resultado de una interacción agonística (Rubenstein & Hazlett, 1974; Caldwell & Dingle, 1978; Pavey & Fielder, 1996). Por otra parte Sneddon *et al.* (1997) observaron que para *Carcinus maenas* no sólo el tamaño del cuerpo indica la existencia de un comportamiento ataque - huida para el establecimiento de una jerarquía, sino también las dimensiones de la quela del segundo perelópodo, su frecuencia de uso y/o la coloración. Esto ha sido observado en el camarón gigante de Malasia (*M. rosenbergii*) (Karplus *et al.*, 1991) y también se ha determinado en *M. iberingi* (Volpato & Hoshino, 1984). En esta última especie se ha relacionado la cercanía de un refugio con la presencia de individuos de coloración más intensa, los cuales a su vez serían los de mayor tamaño, disminuyendo en ellos el riesgo a ser depredado (Volpato & Hoshino, 1984).

Si bien no se observó una predominancia a la utilización de la vegetación, esto se podría deber tal vez a que la vegetación usada carecía de raíces abundantes o por presentar *M. borellii* una mayor actividad durante la noche (Collins, 1997) b) a diferencia de lo registrado en *P. argentinus* que presentaría mayor actividad durante el día (Collins, 1995).

A partir de las observaciones realizadas con *P. argentinus* no se puede asegurar la presencia de individuos jerárquicos. Sin embargo, *M. borellii* presentó una jerarquización que se manifiesta principalmente con un cambio de comportamiento, junto con una leve variación en el crecimiento. En esta especie, hubo mayor utilización de las quelas por parte de individuos de mayor porte con un comportamiento agonístico, como se ha observado en otros ejemplares de decápodos (Volpato & Hoshino, 1984; Kuris *et al.*, 1987; Karplus *et al.*, 1989; Karplus *et al.*, 1991; Pavey & Fielder, 1996; Sneddon *et al.*, 1997).

## AGRADECIMIENTOS

AJ Dr. E. Boschi y a la Dra. A.M. Petriella por la lectura crítica y comentarios pertinentes que pudieron hacer más interpretable y esclarecedor el trabajo.

## REFERENCIAS

- Alle, W., A. Emerson, O. Park, T. Park K. Schmidt. 1949. Principles of animal ecology. Saunders. Philadelphia, Penn, 837pp.
- Bachmann, A.O. 1953. Camarones de río (Palaemonidae). Observaciones biológicas y su cría como complemento en los acuarios. *Ichtyos* 1 (2):71-74.
- Begon, M., M. Mortimer D.J. Thompson. 1996. Population Ecology. A unified study of animals and plants. *Blackwell side*, 247 pp.
- Boschi, E.E. 1981. Decapoda Natantia. *Fauna de Agua Dulce de la República Argentina*, 26: 1-61.
- Caldwell, R.L. J. Dingle. 1978. The influence of size differential on agonistic encounters in the mantis shrimp, *Gonodactylus viridis*. *Behaviour* 69 (3-4): 255-263.
- Calsina, A. J. Saldaña. 1997. Asymptotic behaviour of a model of hierarchically structured population dynamics. *J. Math. Biol.* 35 (8): 967-987.
- Collins, P.A. 1995. Variaciones diarias de la actividad trófica en una población de *Palaemonetes argentinus* (Crustacea: Decapoda). *Rev. Asoc. Cienc. Nat. Litoral* 26 (1): 57-66.
- Collins, P.A. 1997 a. Cultivo del camarón *Macrobrachium borellii* (Crustacea: Decapoda: Palaemonidae), con dietas artificiales. *Natura Neotropicalis* 28 (1): 39-45.
- Collins, P.A. 1997 b. Ritmo diario de alimentación del camarón *Macrobrachium borellii* (Decapoda: Palaemonidae). *Iheringia, Ser. Zool.* 82: 19-24.
- Dugatkin, L.A. 1995. Formalizing Alle's ideas on dominance hierarchies: an intrademic selection model. *Am. Nat.* 146 (6): 954-960.
- Karplus, I, E. Samsonov, G. Hulata & A. Milstein. 1989. Social control of growth in *Macrobrachium rosenbergii*. I. The effect of claw ablation on survival and growth of communally raised prawns. *Aquaculture* 80: 325-335.
- Karplus, I, A. Barki, Y. Israel & S. Cohen. 1991. Social control of growth in *Macrobrachium rosenbergii*. II. The "leapfrog" growth pattern. *Aquaculture* 96: 353-365.
- Kelly, J. K. 1994. A model for the evolution of communal foraging in hierarchically structured populations. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 35(3): 205-212.



- Krebs, C.J. 1994. Ecology: the experimental analysis of distribution and abundance. *Harper Collins College Publishers*, 801pp.
- Kuris, M.A., Z. Ra'anan, A. Sagi & D. Cohen. 1987. Morphotypic differentiation of male giant prawn, *Macrobrachium rosebergii*. *J. Crustacean Biol.* 7:219-237.
- Margalef, R. 1986. Ecología. *Ed. Omega*, 951p.
- Pavey, C.R. D.R. Fielder. 1996. The influence of size differential on agonistic behaviour in the freshwater crayfish, *Cherax cuspidatus* (Decapoda: Parastacidae). *J. Zool. Lond.* 238: 445-457.
- Ponce M. & E. Dupré. 1996. Presencia de un tercer morfo en machos de *Rhynchocinetes typus* (Milne-Edwards, 1837) en bahía la Herradura, Chile. IX Congreso Latinoamericano de Acuicultura, *Eds. Silva & Merino*: 164-167.
- Ra'anan, Z & A. Sagi. 1985. Alternative mating strategies in males morphotypes of the freshwater prawn, *Macrobrachium rosebergii* (de Man). *Biol. Bull.* 169: 592-601.
- Rabinovich, J.E. 1980. Introducción a la ecología de poblaciones animales. *Ed. Continental*, 313p.
- Ringuelet, R. 1949. Camarones y cangrejos de la zona de Goya (Sergestidae, Palaemonidae y Trichodactylinae). *Notas Mus. La Plata, Tomo XIV*, Zoología N° 119.
- Rubenstein, D.I. & B.A. Hazlett. 1974. Examination of the agonistic behaviour of the crayfish *Orconectes virilis* by character analysis. *Behaviour* 50: 193-216.
- Sagi, A. 1992. Juvenile hormone-like compound and androgenic hormones in crustaceans: Their implications in aquaculture. *J. Aquacul.* 44(4): 134-135.
- Sneedon, L.U., F.A. Huntingford & A.C. Taylor. 1997. Weapon size versus body size as a predictor of winning in fights between shore crabs, *Carcinus maenas* (L). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 41(4): 237-242.
- Volpato, G.L. & K. Hoshino. 1984. Adaptative process derived from the agonistic behaviour in the freshwater prawn *Macrobrachium iheringi* (Ortmann, 1897). *Bol. Fisiol. Animal. Univ. S. Paulo* 8: 157-163.
- Zar, J.H. 1996. Biostatistical analysis. *Prentice Hall*, 926pp.

Recibido / Received /: 13 setiembre 1999  
Aceptado / Accepted /: 6 junio 2000