

# ASPECTOS REPRODUCTIVOS DE LA JAIBA MORA , *HOMALASPIS PLANA* (MILNE-EDWARDS, 1834) (CRUSTACEA: BRACHYURA: XANTHIDAE) EN EL SENO DE RELONCAVI, CHILE

## REPRODUCTIVE ASPECTS OF THE PURPLE CRAB *HOMALASPIS PLANA* (MILNE-EDWARDS, 1834) (CRUSTACEA: BRACHYURA: XANTHIDAE) IN THE RELONCAVI GULF, CHILE

---

Alberto Carvacho<sup>1</sup>, Robinson Tapia y Carlos Vidal

### RESUMEN

Entre marzo de 1989 y diciembre de 1991 se recolectaron 419 ejemplares juveniles y adultos de la jaiba mora *Homalaspis plana*. La proporción sexual de 2,8 hembras por macho sugiere un sistema de apareamiento poligínico. Se mantuvo un número variable de ejemplares en cautiverio, donde se observó que el apareamiento ocurre en verano. La pareja se establece con la hembra blanda, pero la cópula se realiza días después, cuando el tegumento del caparazón está completamente duro. La gónada del macho madura a fines de invierno con el alza de la temperatura del agua de mar y la de la hembra lo hace en verano, luego de la fecundación, reteniendo los espermatozoides en grandes espermatecas, cuyo volumen decrece a medida que la gónada se desarrolla. Las hembras se encuentran ovigeras entre junio y septiembre y la talla mínima de primera madurez es de 80 mm de ancho de caparazón. La fecundidad varía entre 180.000 y 700.000 huevos. El desarrollo larvario se lleva a cabo en primavera entre octubre y enero.

*Palabras claves:* Cópula, desarrollo gonádico, morfometría, calendario reproductivo.

### ABSTRACT

Four hundred and nineteen adult and juvenile crabs *Homalaspis plana* were sampled between may 1989 and december 1991. The sex ratio (2.8 females : 1 male) suggests a polygynic mating type. Mating took place during summer and was observed in specimens kept in the laboratory: the couple is established when the female molts, but copulation is carried out several days later, when the female's carapace is already hard. The ovary matures after fertilization and spermatophores are retained in two large spermathecae, whose volume decreases as the gonad develops. Ovigerous females were found between june and september and their minimum size at sexual maturity was about 80 mm in carapace width. Fecundity ranged between 180.000 and 700.000 eggs and the larval cycle occurred in spring, between october and january.

*Key words:* Copulation, gonadic development, morphometry, reproductive calendar.

Fecha de recepción: 18 - 7 - 94. Fecha de aceptación: 20 - 9 - 95.

### INTRODUCCION

Las capturas de cangrejos en Chile han experimentado un aumento explosivo en los últimos

diez años, seguramente como consecuencia de la pauperización y medidas restrictivas que han afectado a numerosas otras especies sometidas a explotación artesanal. Como consecuencia de esto, parte de los pescadores parece haberse dedicado a la extracción de jaibas, lo que explica que entre los años 1981 y 1988 (último año de estadísticas FAO al momento de

---

Departamento de Ciencias Básicas, Universidad de los Lagos, Osorno, Chile.

<sup>1</sup> Dirección actual : SINERGOS, Casilla 1282, Valdivia.

elaborar este manuscrito), el incremento haya sido desde aproximadamente 1.200 a 7.000 ton, es decir de un 483 %, lo que debe ser el mayor incremento de una pesquería en Chile (FAO, 1988).

Dentro de este grupo que la FAO encasilla bajo el rótulo de cangrejos NEP<sup>1</sup>, una especie de interés –cuya biología es casi desconocida– es la “jaiba mora”, *Homalaspis plana*, cuya área de distribución se extiende desde Guayaquil hasta el Estrecho de Magallanes e Islas Juan Fernández (Garth, 1957), pudiendo encontrarse entre la zona de mareas y los 272 m de profundidad (Henríquez y Bahamonde, 1976).

Son escasos los conocimientos sobre su ciclo de vida. Antezana *et al.* (1965) indican que la época de desove en Valparaíso (33°02'S) se sitúa entre julio y diciembre y calculan su fecundidad entre 15.000 y 500.000 huevos. Fagetti (1960, 1970) describe sus larvas y señala que, en la misma región, el período larvario se extiende por 70 días durante la primavera y comprende cuatro estadios zoea y uno de megalopa.

*Homalaspis plana* es una especie de amplia distribución, extendiéndose desde aguas tropicales (Ecuador) hasta zonas templado-frías (Estrecho de Magallanes), distribución que abarca 53° de latitud, es decir, aproximadamente 6.000 km. Se trata, en consecuencia, de una especie particularmente propicia para realizar estudios sobre modificaciones biológicas ligadas a factores geográficos.

El objetivo de este trabajo es presentar observaciones sobre conducta sexual, desarrollo gonádico, fecundidad y calendario reproductivo, las que fueron realizadas a través de muestreos periódicos y observaciones de laboratorio en el Seno de Reloncaví (41°36'S; 72°42'W), sector sur de su amplia área de distribución.

## MATERIALES Y METODOS

El estudio se llevó a cabo en el Centro Experimental de Acuicultura y Ciencias del Mar de la Universidad de los Lagos, situado en Punta Metri (41°36'S; 72°42'W) (Fig. 1) donde se realizaron las observaciones y muestreos que se detallan más adelante, entre mayo de 1989 y diciembre de 1991.

<sup>1</sup> NEP: No Específica Partida (especie).

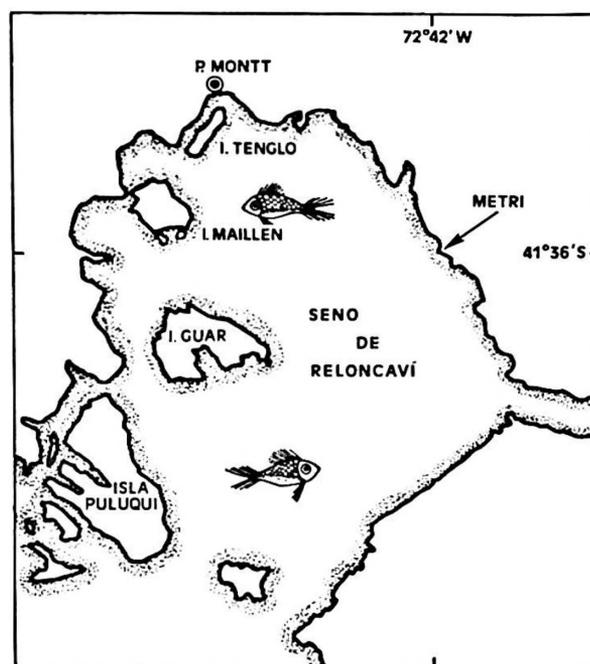


Figura 1. Situación geográfica de Punta Metri, sitio de estudio.

Geographic location of Punta Metri, the study site.

Las capturas de juveniles –es decir, animales sexualmente inmaduros– se hicieron a mano en los pisos meso e infralitoral rocosos, durante las mareas de sicigias, donde excepcionalmente se capturaron también adultos en condición reproductiva. Estos fueron recolectados, en su mayoría, con seis nasas por mes similares a las utilizadas por pescadores artesanales, caladas a profundidades de entre 8 y 20 m y que, cebadas con carne y vísceras de pescado, se dejaron por aproximadamente 15 horas. Los animales se llevaron vivos al laboratorio donde se midió, con aproximación de 1 mm, el ancho y el largo del caparazón.

La madurez se determinó adaptando el método propuesto por González-Gurriarán (1985). Es decir, se establecieron, tanto para machos como para hembras, cuatro estadios que se distinguen tanto por el color de las gónadas como por el volumen que ocupan éstas en la cavidad corporal. El estadio 1, inmadurez absoluta, corresponde a la no presencia observable de gónada, mientras el 4 equivale al máximo desarrollo gonadal.

Se mantuvieron en cautiverio, además, algunas parejas reproductivas en acuarios con 55 litros de agua de mar circulando en circuito

abierto y alimentadas con carne de bivalvos. Su número fue variable a lo largo del estudio y en total llegó a seis.

Con la única finalidad de detectar el momento de aparición de las distintas fases larvarias en el plancton se realizaron muestreos con una red de 300 micras de luz de malla. Estos se hicieron coincidir en fecha con los muestreos de juveniles y adultos, aunque en los períodos de mayor abundancia de larvas se intensificaron los arrastres con red de plancton.

La fecundidad se estimó modificando las técnicas propuestas por Ros & Menocal (1978) y por Campbell & Eagles (1983). Los huevos se separaron del abdomen –previamente amputado– con ayuda de una pinza fina y se pusieron a secar en placas de Petri durante dos horas bajo un foco de 75 W ubicado 15 cm por encima de la muestra. Cada 15 minutos se removían los huevos para asegurar un secado uniforme. Una vez secos, se tamizaron a través de una malla de 1 mm de luz para separarlos de los restos de pleópodos y filamentos de sujeción. Finalmente se procedió al recuento, separando 5 submuestras de 500 huevos cada una. Cada submuestra se pesó, se eliminaron los dos valores extremos y se obtuvo un promedio de los restantes. Simultáneamente se pesó la masa total de huevos (NTH) para aplicar una fórmula simple y calcular su número total:

$$NTH = \frac{Pt \times n}{Pn}$$

donde Pt es el peso total de la masa de huevos, n es número de huevos presentes en la submuestra (500), y Pn es el peso promedio de las submuestras.

La temperatura del agua se midió 4 veces al día (8:00, 12:00, 16:00, 20:00 horas), pero se obtuvieron promedios diarios. Estos promedios sirvieron de base para calcular la temperatura media mensual, a la que se hace referencia en el trabajo y que se usó para relacionarla con el ciclo de desarrollo gonadal.

## RESULTADOS

### Cópula

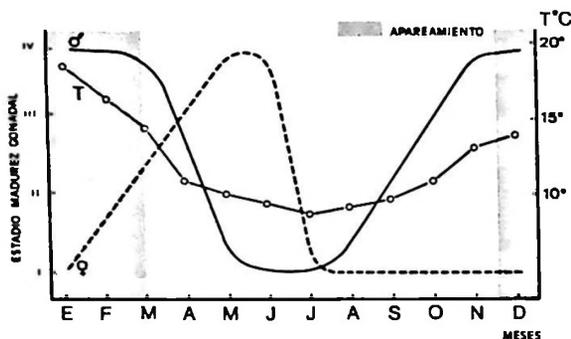
En dos ocasiones, durante mareas excepcional-

mente bajas a comienzos de verano del mismo año, se encontraron parejas en las que el macho tenía el caparazón normalmente endurecido mientras que la hembra estaba recién mudada, con el caparazón blando. Los animales coexistían en grietas rocosas que les servían de refugio en el mesolitoral inferior y, aun cuando muy juntos, no estaban en la posición de abrazo característica de la precópula (y cópula) de la mayor parte de los braquiuros. En una de ellas se observó la cópula, que se realizó siete días después de la captura, cuando la hembra ya tenía endurecido el caparazón. Al realizar las primeras observaciones en el laboratorio (8:30 horas AM), los animales ya estaban copulando. Para ello se situaron en posición vertical, la hembra semienterrada en la arena, el macho ligeramente más arriba, abrazados con los pereiópodos, pero sin que en el abrazo intervinieran los quelípodos. El abdomen de la hembra, muy abierto, se encontraba enterrado en la arena. El del macho, también bastante abierto, se ubicaba entre el abdomen y el cuerpo de la hembra, moviéndose rítmica y lentamente. Los pleópodos masculinos (órganos copuladores) estaban introducidos en los gonoporos femeninos, pero sin que se advirtiera movimiento en ellos. El macho agitaba activamente los dos pares de maxilípodos externos y movía a veces las pinzas, las que mantenía en alto, sin tocar con ellas a la hembra. Durante la cópula, la hembra mantuvo el único quelípodo que le quedaba (perdió uno al llegar al laboratorio) pegado a su cuerpo, atravesado bajo la cavidad bucal, moviendo ocasionalmente los terceros maxilípodos. A la 10:05 AM el macho sacó los pleópodos de los orificios femeninos, pero el abrazo se deshizo sólo algún tiempo después. Los animales se agitaron buscando enterrarse y luego se calmaron. La hembra permaneció en el lugar, mientras el macho se alejó unos 15 cm y se enterró bajo una roca. Si bien es imposible determinar el tiempo total del apareo, ya que la observación se inició cuando los animales estaban ya copulando, puede decirse que éste fue de más de una hora y media y que se realizó de día.

### Desarrollo gonádico

Entre fines de otoño y comienzos de primavera (mayo a julio) la gónada masculina no presen-

taba desarrollo alguno. Inicia su aumento de volumen hacia fines de julio o comienzos de agosto (Fig. 2), lo que coincide con el alza de temperatura del mar luego del período invernal. El máximo desarrollo de la gónada en los machos adultos sólo se logra a fines de noviembre y se mantiene hasta marzo.



Calendar of gonadic development in females and males, overlaid to the curve of mean temperature of the seawater. Sample sizes for each month are shown in Table 1.

La gónada femenina sigue un ciclo estacional diferente. El desarrollo se inicia en verano, cuando la temperatura del mar ha alcanzado su máximo (18°C aproximadamente) y su mayor volumen se logra en otoño. Es necesario señalar que en las hembras de esta especie es notable la presencia de un par de espermatecas que, cuando llegan a alcanzar su mayor tamaño, se convierten en las estructuras más voluminosas y llamativas del tracto genital, ubicándose vecinas a su extremo distal. El ciclo estacional de la espermateca es aproximadamente inverso al del ovario: alcanza su tamaño máximo a fines de primavera y comienzos de verano –lo que coincide, obviamente, con la época del apareamiento– para iniciar su total regresión en el momento en que comienza el desarrollo ovárico, luego de la fecundación.

#### Relaciones morfométricas ligadas a la sexualidad

En busca de diferencias alométricas entre machos y hembras, ligadas de algún modo a la reproducción y que se expresen en la forma del

caparazón, en la Fig. 3 se exponen los resultados que se refieren a individuos recolectados en torno a la primera estación reproductiva, con tallas fluctuantes entre los 45 y los 130 mm de ancho de caparazón. Al comparar las ecuaciones resultantes de la relación lineal entre largo y ancho del caparazón para 109 machos y 310 hembras se detecta un dimorfismo: hasta el momento de la madurez sexual las hembras son proporcionalmente más largas que los machos, pero a partir de entonces la proporción se invierte, de modo que las hembras llegan a ser más anchas.

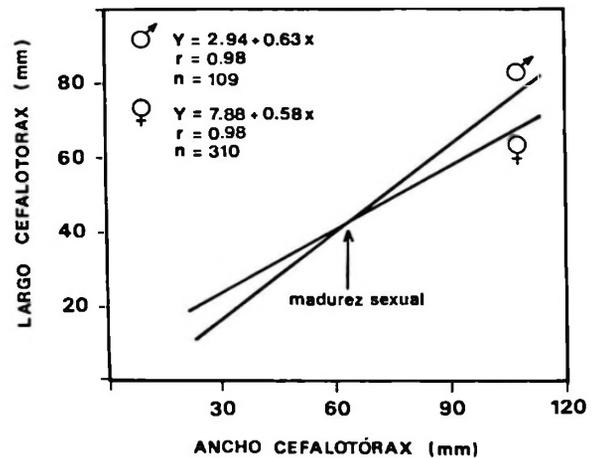


Figura 3. Relación largo/ancho de caparazón para hembras y machos.

Relation length/width of the carapace for females and males.

Las relaciones morfométricas están representadas por las siguientes ecuaciones:

Para hembras:  $Y = 7,88 + 0,58 X$  ( $r = 0,934$ ),  
Para machos:  $Y = 2,94 + 0,63 X$  ( $r = 0,978$ ),

donde Y es el largo de caparazón y, X es el ancho del caparazón.

El cruce de ambas rectas, en la Fig. 3, coincide con la talla de la primera reproducción.

#### Fecundidad

Se calculó el número de huevos en 20 hembras cuyas tallas variaron entre 85 y 130 mm de ancho de caparazón y que fueron capturadas en el invierno de 1991. La Fig. 4 relaciona las variables número de huevos y ancho de caparazón, resultando la siguiente ecuación exponencial:

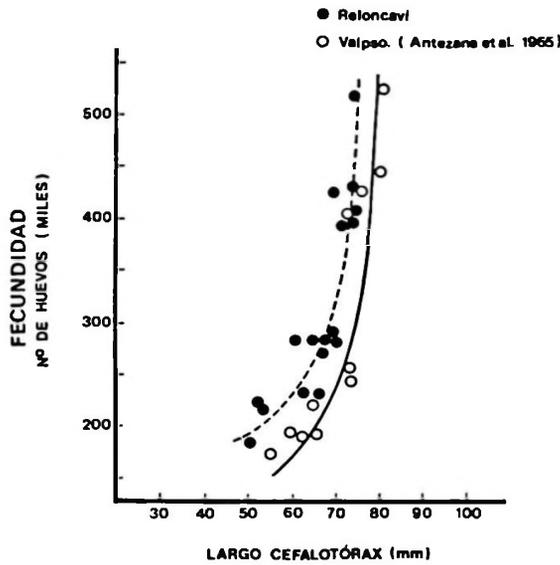


Figura 4. Fecundidad de *Homalaspis plana* en el Seno de Reloncaví (este trabajo) y en Valparaíso (según Antezana *et al.*, 1965) en relación al ancho del caparazón.

Fecundity of *Homalaspis plana* in the gulf of Reloncaví (this study) and in Valparaíso (Antezana *et al.* 1965), according to carapace width.

$$Y = 7.302,29 e^{0,035 X}, (r = 0,95 ; n = 20)$$

donde Y es el número de huevos y X el ancho del caparazón.

**Proporción sexual**

La Tabla 1 muestra el total de los individuos recolectados en los muestreos con nasas. De 419 ejemplares capturados, 109 eran machos (26%) y 310 hembras (74%), de las cuales 20 portaban huevos. La proporción general es de 2,8 hembras por macho y, si se excluyen los dos meses de valores extremos (febrero y noviembre), es posible advertir una cierta constancia en ella (Fig. 5).

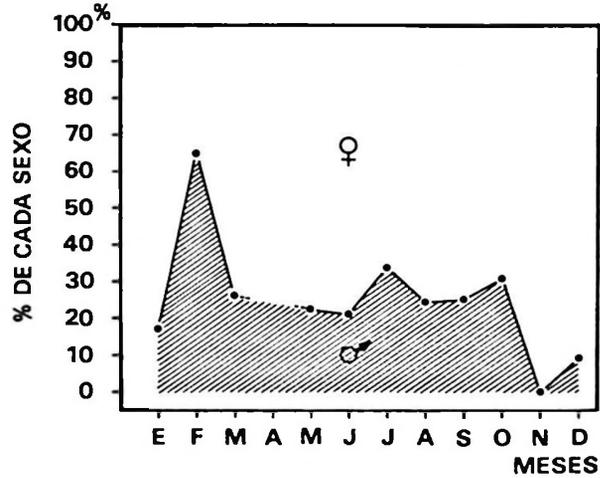


Figura 5. Razón sexual. Porcentaje relativo de machos y hembras a lo largo del año. Ver tamaño muestral de cada mes en Tabla 1.

Sex ratio. Percentage of males and females along the year. Sample sizes for each month in Table 1.

**Calendario reproductivo**

El seguimiento de la población de *Homalaspis plana* residente en Punta Metri permite resumir las observaciones en el calendario reproductivo propuesto en la Fig. 6.

El apareamiento y la cópula se producen en los meses de verano, período en el que el macho tiene sus gónadas completamente maduras, mientras en la hembra sólo la espermateca, que recibirá los espermatozoides de la fecundación, ha alcanzado un grado importante de desarrollo. Luego de la cópula, temprano en otoño, sobreviene la regresión de las gónadas masculinas y, a la inversa, la maduración gonadal en las hembras ya fecundadas. La puesta de huevos se produce entre fines de otoño y comienzos de invierno, y es posible encontrar hembras ovígeras hasta primavera. Hacia fines de sep-

Tabla 1. Total de jaibas mora capturadas por mes y según sexo.

Total number of purple crabs sampled by month and sex.

Año	Ene.		Feb.		Mar.		Abr.		May.		Jun.		Jul.		Ago.		Sep.		Oct.		Nov.		Dic.	
	H	M	H	M	H	M	H	M	H	M	H	M	H	M	H	M	H	M	H	M	H	M	H	M
1989									23	12	8	6	15	11	18	8	24	9	19	5	2	0	19	2
1990	10	1			14	5			57	11	14	0	17	11								2	0	
1991	24	6	6	11									17	3	10	1	6	1	5	6				
<b>Total</b>	<b>34</b>	<b>7</b>	<b>6</b>	<b>11</b>	<b>14</b>	<b>5</b>			<b>80</b>	<b>23</b>	<b>22</b>	<b>6</b>	<b>49</b>	<b>25</b>	<b>28</b>	<b>9</b>	<b>30</b>	<b>10</b>	<b>24</b>	<b>11</b>	<b>4</b>	<b>0</b>	<b>19</b>	<b>2</b>

H = Hembras  
M = Machos

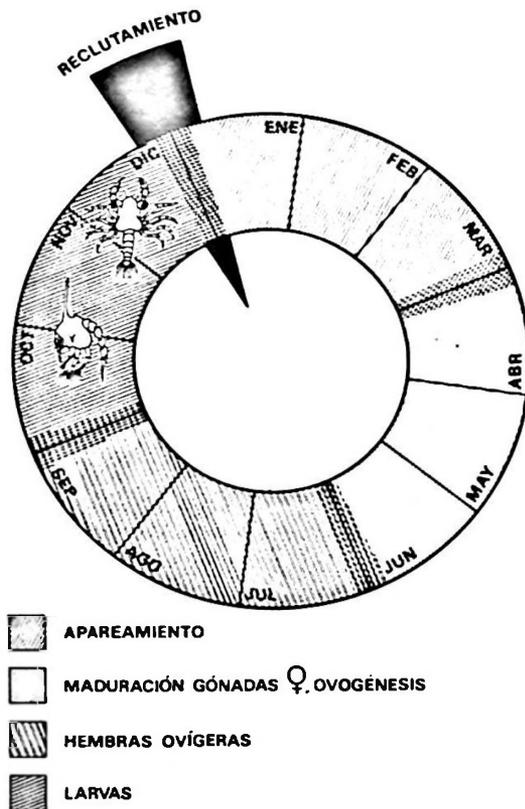


Figura 6. Calendario propuesto para el ciclo reproductivo de *Homalaspis plana*.

Proposed calendar for the reproductive cycle of *Homalaspis plana*.

tiembre comienzan a aparecer en el plancton las primeras larvas; las formas más avanzadas (zoea 3, zoea 4 y megalopa) se encuentran hacia diciembre. El reclutamiento que le sigue coincide, en consecuencia, con el apareo que dará origen a la siguiente generación.

## DISCUSION

### Apareo y cópula

La familia Xanthidae dista de ser un grupo homogéneo. Prueba de ello es la cantidad de subdivisiones a que ha sido sometida recientemente (Pilumnidae, Panopeidae, etc.). Esta heterogeneidad se expresa, sobre todo, en los variados tipos de reproducción que se reconocen en ella, los que han sido explicados por Knudsen (1960) y por Hartnoll (1969). Este último autor plantea que, entre los braquiuros, hay dos modelos básicos de apareamiento: en

uno la cópula se realiza entre un macho con el tegumento duro, normal, y una hembra recién mudada, es decir, con su cutícula aún blanda; en el otro, tanto macho como hembra tienen el tegumento duro en el momento del apareo. Entre los Xanthidae, se registra cópula con hembra dura en *Paraxanthias taylora* y *Lophopanopeus bellus* (ver Hartnoll, 1969); *Rhithropanopeus harrisi* (ver Morgan et al., 1983); *Carpilius corallinus* (ver Laughlin, 1982); *Neopanope sayi* (ver Swartz, 1978), mientras que la hembra está blanda en el apareo de *Menippe mercenaria* (ver Savage, 1971) y *Eriphia smithii* (ver Tomikawa & Watanabe, 1992).

En el caso de *H. plana* aparece como inédita una forma de apareo en la cual la pareja se establece cuando la hembra está recién mudada (y, posiblemente, antes de la muda), pero el momento de la cópula se retrasa hasta su endurecimiento. La posición vertical durante el apareo tampoco parece ser frecuente. El género *Homalaspis*, por otra parte, es monoespecífico, de modo que no es fácil encontrar referentes cercanos para esta particularidad de *H. plana*.

Gleeson (1991) observó en *Callinectes sapidus*, especie que se apareo con la hembra blanda, que en condiciones de laboratorio la cópula puede diferirse hasta por 4 semanas, lo que pudiera reflejar que situaciones anormales sean causal de una conducta no habitual. Resulta extremadamente riesgosa, sin embargo, la extrapolación de los resultados de Gleeson, ya que ambas especies no sólo están filogenéticamente muy alejadas sino, además, *Callinectes sapidus* tiene anecdisis terminal, lo que no sucede en *Homalaspis plana*, y que condiciona, en principio, la obligatoriedad de una sola fecundación en la vida. Es éste, precisamente, el argumento que esgrime el autor para explicar una situación aparentemente anómala.

### Desarrollo gonadal

Aparecen aquí dos características notables como factores desencadenantes del desarrollo gonadal. La gónada masculina, que inicia su proceso de maduración antes que la femenina, parece estar estimulada por el alza en la temperatura del mar en primavera (Fig. 2), como sucede con bastante frecuencia en la mayor parte de los invertebrados marinos.

En el caso de la gónada femenina pareciera que el factor que condiciona el inicio de la madurez es la fecundación, lo que es frecuente en braquiuros (González-Gurriarán, 1985; Abelló, 1989, entre otros). Debe tenerse en cuenta, sin embargo, que para que exista fecundación viable es necesario el desarrollo previo de la espermateca. Así, espermateca y testículos maduran simultáneamente, siendo posible que ambos sean termodependientes.

Se conoce el caso de otras especies de Xanthidae en que una cópula basta para fecundar varias cohortes. Es decir, la espermateca puede almacenar espermátóforos viables por mucho tiempo, aun de un ciclo de intermuda a otro, lo que asegura que los huevos pueden seguir siendo fecundados sin el concurso de nuevos machos. Es el caso de *Rhithropanopeus harrisi* (ver Morgan *et al.*, 1983) o de *Neopanope sayi* (ver Swartz, 1978), especies que pueden poner hasta cuatro veces sin necesidad de una nueva fecundación. La situación de *Menippe mercenaria* es más llamativa, ya que puede desovar hasta 13 veces como consecuencia de una sola fecundación y suele retener los espermátóforos de un ciclo de intermuda a otro (Cheung, 1968; 1969). Claramente éste no es el caso de *Homalaspis plana*, ya que a medida que madura el ovario, la espermateca reduce su tamaño e incluso desaparece inmediatamente después de la puesta.

#### Relaciones morfométricas ligadas a la sexualidad

Las diferencias alométricas en el crecimiento del caparazón de machos y hembras es una medida que sirve para expresar la madurez sexual. Como se muestra en la Fig. 3, el entrecruzamiento de las rectas de alometría largo/ancho del caparazón, para ambos sexos, se produce con bastante precisión en torno al momento de la primera reproducción. A partir de entonces la hembra se va haciendo progresivamente más ancha que el macho, lo que tiene una obvia explicación adaptativa: se está ganando, de manera gradual, un espacio cada vez mayor para el desarrollo gonadal porque, tal como se ha visto (Fig. 4), el número de huevos aumenta exponencialmente con el tamaño de la hembra.

#### Fecundidad

El estudio de fecundidad se refiere sólo a la población muestreada regularmente con nasas en Punta Metri, por lo que el número se limitó a las 20 hembras ovígeras recolectadas con este arte. El gráfico de la Fig. 4 se ajusta a las generalizaciones bien conocidas para la fecundidad en braquiuros, comentadas por Hartnoll en 1985, quien establece que, en general, a mayor tamaño de las hembras, éstas tendrán un mayor número de huevos. En un estudio parecido al nuestro, Antezana *et al.* (1965) obtuvieron resultados similares con una metodología comparable (M.T. López, com. personal), aunque es posible establecer algunas diferencias de gran interés. Los individuos estudiados por Antezana y colaboradores en la bahía de Valparaíso, a latitudes bastante más bajas, tenían fecundidades menores a los analizados en este trabajo para tallas similares. Para hacer una adecuada comparación es que en la Fig. 4 combinamos nuestros datos con los de Antezana *et al.* Si se examinan las cifras de huevos para animales comprendidos entre 55 y 70 mm de largo de caparazón se encontrarán 15 observaciones, cinco corresponden a material de Valparaíso y diez a especímenes de Reloncaví. Los cinco del norte tienen fecundidades inferiores a 225.000 huevos, mientras los del sur están por sobre esa cifra. Este hecho se puede asociar a los esquemas de variación latitudinal descritos por Jones & Simons (1983), quienes señalan que los animales de bajas latitudes alcanzan su madurez a tallas menores que los de altas latitudes, encontrándose una menor cantidad de huevos en tallas similares. Algo parecido señala Hines (1989) para el xántido del Atlántico norteamericano *Panopeus herbstii*, que disminuye brusca-mente su talla de madurez sexual al norte de Cabo Hatteras, un límite biogeográfico bien conocido.

#### Proporción sexual

La proporción sexual concuerda con la encontrada para la misma especie por Steffen (1975), que señala 2,8 hembras por macho, y por Antezana *et al.* (1965) en Valparaíso, quienes señalan una relación de dos hembras por macho. Esto indica que no se trata de un carácter local y podría explicarse de varias maneras.

Una hipótesis atractiva es postular un sistema de apareamiento poligínico similar al de *Cancer porteri* sugerido por Carvacho (1989), aunque pudieran plantearse también formas de migración selectiva. Si la causa fuera esta última, debieran haber variaciones significativas en cuanto a la superioridad numérica de uno u otro sexo en algunos momentos del año, hecho que no se manifiesta en este caso. Más aún, en la época del apareamiento la proporción femenina aumenta considerablemente con respecto al resto del año, hecho que no sería explicable si se tratara de algún sistema de migración selectiva en donde la proporción, por lo menos en esa época, debiera acercarse a la unidad. El hecho de que la proporción femenina aumente en la época del apareamiento es posible explicarla suponiendo que los machos liberan productos químicos (feromonas) cuando sus gónadas están maduras, lo que atraería a las hembras en esa época. Este argumento concordaría con lo explicado por Gleeson (1991), quien manifiesta que los machos de *Callinectes sapidus* liberan al medio una feromona que atrae a las hembras. La hipótesis del apareamiento poligínico resulta particularmente interesante debido a que se observa un claro predominio de las hembras durante todo el año, excepto en el mes de febrero.

Analizando las posibilidades de una explicación de este tipo, se han revisado los modelos citados por Orensanz & Galluci (1978), basados a su vez en aquéllos propuestos por Emlen & Oring (1977). El primer modelo se establece como una poliginia por defensa de un recurso crítico o escaso, de modo que los machos controlan indirectamente a las hembras a través de la monopolización de dicho recurso. Al respecto hay que recordar que *Homalaspis plana* es un "cangrejo de roca", es decir, vive refugiado entre grietas en sustratos duros, lugar que podría suponerse un recurso crítico en zonas como Metri, con predominio de fondos arenosos y pocas rocas dispersas sobre este sustrato. En estas rocas el macho mantiene el control sobre las hembras refugiadas en la madriguera, pero es probable que se apodere del territorio antes de la muda de pubertad con el fin de asegurarlo para el momento en que esté apto para la reproducción. En las especies en que existe este tipo de apareamiento, el macho experimenta el desarrollo precoz de una o ambas pinzas para

poder así conquistar y defender su territorio. Dentro de este tipo de poliginia es posible situar a *Homalaspis plana* debido al temprano desarrollo de sus quelas. El mismo tipo de poliginia –y por las mismas razones– ha sido postulado por Christy (1987) para *Menippe mercenaria*, una especie de Xanthidae tropical con características parecidas a *H. plana*, tanto en el tamaño como en el desarrollo de los quelípodos.

## AGRADECIMIENTOS

Este trabajo se realizó gracias a un proyecto financiado por la Dirección de Investigaciones de la Universidad de los Lagos (entonces Instituto Profesional de Osorno). Los autores desean expresar su agradecimiento a Lorenzo Chávez, empleado del Centro de Investigaciones de Metri, sin cuya responsable colaboración no habría sido posible el trabajo. Agradecemos especialmente al profesor Nibaldo Bahamonde, de la Facultad de Ciencias de la Universidad de Chile, y a Pedro Báez, del Museo de Historia Natural, por la lectura crítica de este manuscrito y los valiosos aportes a la redacción final, y a Clara Yáñez, autora de las ilustraciones.

## LITERATURA CITADA

- ABELLÓ, P. 1989. Reproductive biology of *Macropipus tuberculatus* (Roux, 1830) (Brachyura, Portunidae) in the northwestern Mediterranean. *Ophelia*, 30:47-53.
- ANTEZANA, T., E. FAGETTI & M.T. LÓPEZ, 1965. Observaciones bioecológicas en decápodos comunes en Valparaíso. *Revista de Biología Marina, Chile*, 12:1-60.
- CAMPBELL, J. & M.D. EAGLES, 1983. Size at maturity and fecundity of rock crab, *Cancer irroratus*, from the Bay of Fundy and Southern Nova Scotia. *Fisheries Bulletin*, 81:357-362.
- CARVACHO, A., 1989. *Cancer johngarthi* n.sp. and *Cancer porteri* (Crustacea, Decapoda) : comparisons and hypothesis. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 102:613-619.
- CHEUNG, T.S., 1968. Transmolt retention of sperm in the adult female stone crab, *Menippe mercenaria* (Say). *Crustaceana*, 15:117-120.
- CHEUNG, T.S., 1989. The environmental and hormonal control of growth and reproduction in the adult female stone crab, *Menippe mercenaria* (Say). *Biological Bulletin*, 136:327-346.
- CHRISTY, J.H., 1987. Competitive mating, mate choice and mating association of brachyuran crabs. *Bulletin of Marine Science*, 41:177-191.

- EMLÉN, S.T. & L.W. ORING, 1977. Ecology, sexual selection and the evolution of mating systems. *Science*, 197(4300):215-223.
- FAGETTI, E., 1960. Primer estadio larval de cuatro crustáceos braquiuros de la Bahía de Valparaíso. *Revista de Biología Marina, Chile*, 10:143-154.
- FAGETTI, E., 1970. Desarrollo larval en el laboratorio de *Homalaspis plana* (Milne Edwards) (Crustacea, Brachyura, Xanthidae). *Revista de Biología Marina, Chile*, 29:29-49.
- FAO, 1981-1988. Anuarios Estadísticos de Pesca. Capturas y Desembarcos. Roma, Italia.
- GARTH, J.S., 1957. The Crustacea Decapoda Brachyura of Chile. Reports of the Lund University Chile Expedition 1948-49, vol. 20. *Lunds Universitets Arsskrift. Avd. 2*, 53:1-127.
- GLEESON, R.A., 1991. Intrinsic factors mediating feromone communication in the blue crab, *Callinectes sapidus*. In: Bauer, R.T. & J.W. Martin (Eds.) *Crustacean Sexual Biology*, cap.2, pp. 17-32. Columbia University Press, N. York.
- GONZÁLEZ-GURRIARÁN, E., 1985. Reproducción de la Nécora, *Macropipus puber* (L.) (Decapoda, Brachyura) y ciclo reproductivo en la Ría de Arousa (Galicia, NW España). *Boletín del Instituto Español de Oceanografía*, 2:10-32.
- HARTNOLL, R.G., 1969. Mating in the Brachyura. *Crustaceana*, 16:161-181.
- HARTNOLL, R.G., 1985. Growth, sexual maturity and reproductive output. In: Wenner, A.M. (Ed.) *Factors in Adult Growth*. *Crustacean Issues*, 3:101-128, Balkema, Rotterdam.
- HENRÍQUEZ, G. & N. BAHAMONDE, 1976. Clave de identificación y datos ecológicos de jaibas y pancoras frecuentes en las pescas comerciales de Chile (Crustacea, Decapoda, Brachyura). *Serie Investigaciones Pesqueras, IFOP*, 21:1-73.
- HINES, A.H., 1989. Geographic variation in size at maturity in brachyuran crabs. *Bulletin of Marine Science*, 45:356-368.
- JONES M. & M. SIMONS, 1983. Latitudinal variation in reproductive characteristics of a mud crab, *Helice crassa* (Grapsidae). *Bulletin of Marine Science*, 33:656-670.
- KNUDSEN, J.W., 1960. Reproduction, life history and larval ecology of the California Xanthidae, the pebble crabs. *Pacific Science*, 19:3-17.
- LAUGHLIN, R.A., 1982. Some observations on the occurrence, reproduction and mating of the coral crab, *Carpilius corallinus* (Herbst, 1783) (Decapoda, Xanthidae) in the Archipiélago Los Roques, Venezuela. *Crustaceana*, 43:219-221.
- MORGAN, S.G., J.W. GOY & J.D. COSTLOW, 1983. Multiple oviposition from single matind in the mud crab, *Rhithropanopeus harrisi*. *Journal of Crustacean Biology*, 3:542-547.
- ORENSANZ, J.M. & V.F. GALLUCCI, 1988. Comparative study of post-larval life-history schedules in four sympatric species of *Cancer* (Decapoda, Brachyura, Cancridae). *Journal of Crustacean Biology*, 8:189-220.
- ROS, R.M. & R. MENOCA, 1978. Método para determinar la fecundidad en Crustáceos Decápodos con freza externas. *Ciencias (Cuba), Serie 8, Investigaciones Marinas*, 40:1-19.
- SAVAGE, T., 1971. Mating of the stone crab, *Menippe mercenaria* (Say) (Decapoda, Brachyura). *Crustaceana*, 20:315-316.
- STEFFEN, W., 1975. Contribución al estudio biológico-poblacional de *Homalaspis plana* Milne Edwards y *Cancer edwardsi* Bell en Mehuín (Crustacea, Decapoda). *Medio Ambiente*, 1:50-57.
- SWARTZ, R.C., 1978. Reproductive and molt cycle in the xanthid crab, *Neopanope sayi* (Smith, 1869). *Crustaceana*, 34:14-32.
- TOMIKAGUA, N. & S. WATANABE, 1992. Reproductive ecology of the xanthid crab, *Eriplua smithii* McLeay. *Journal of Crustacean Biology*, 12:57-67.

