

# Determinación de dimorfismo y talla de madurez sexual mediante la ecuación alométrica en una población de *Cancer plebejus* Poëppig, 1836 (Decapoda, Brachyura) del sur de Chile

L. I. Weber\*

Departamento de Zoología, Facultad de Ciencias Biológicas y Recursos Naturales.  
Universidad de Concepción, Casilla 2407, Concepción, Chile

**Résumé :** Une étude de la croissance allométrique de *Cancer plebejus* Poëppig a été faite dans une population provenant des côtes de Concepción, Chili (36°41'S). Onze variables morphométriques ont été étudiées et il a été possible de reconnaître, chez les mâles ainsi que chez les femelles, les mues de puberté (maturité sexuelle), et chez les femelles la mue de prépuberté. Chez les femelles la mue de prépuberté coïncide avec une variation du taux de croissance du gonopore, ce qui se produit chez les individus ayant entre 41 et 48 mm de largeur de carapace ; la mue de puberté a lieu chez les individus ayant une largeur de 63 à 70 mm et il est possible de la déceler par les changements survenus dans les dimensions des chélicèdes, de l'abdomen et du mérus du 5<sup>e</sup> périopode. Chez les mâles, la mue de puberté s'exprime à travers les modifications du taux de croissance relative du dactylopodite et du propodite des chélicèdes et par la longueur du premier pléopode, ce qui arrive chez les individus ayant une largeur de 77 à 96 mm. Le dimorphisme sexuel est amorcé pendant la phase prépubérale, durant laquelle on observe des variations de dimension du céphalothorax, des chélicèdes et de l'abdomen, et il s'accroît plus tard. La signification adaptative de la variation des taux de croissance des paramètres analysés fait l'objet de la discussion.

**Abstract :** Dimorphism and size at sexual maturity were determined by the allometric equation for a population of *Cancer plebejus* Poëppig from the South of Chile. Eleven morphometric variables were measured and the cephalothorax width (AnC) was used as a reference parameter. A prepubertal molt was identified only for females between 41 and 48 mm AnC by the variation in the relative growth of the maximum diameter of the gonopore. Sexual maturity occurs in females within the range of 63 to 70 mm AnC and is expressed by the changes in the relative growth of the propodus and dactylus of the chelipeds, abdomen, and merus of the fifth pereopod. Males undergo their pubertal molt between 77 and 96 mm AnC, as is shown by changes on the relative growth of the dactylus and propodus of the chelipeds and by the length of the first pleopod. Sexual dimorphism starts to be evident from the prepubertal phase mainly by the dimensions of the cephalothorax, abdomen, and chelipeds which increase after the pubertal molts. Finally, the adaptive significance of the changes in the relative growth rates of the different morphometric parameters analyzed are discussed.

## INTRODUCCIÓN

El estudio del crecimiento alométrico fue iniciado en mamíferos con la observación de la relación entre el peso del cerebro y del cuerpo de un organismo (fide Teissier, 1960). Posteriormente, casos como la alometría negativa del cráneo en el desarrollo del hombre fueron utilizados en estudios morfométricos de ontogenia.

---

\* Present address : The university of Liverpool, Port Erin Marine Laboratory, Port Erin, Isle of Man, U.K.

La evidencia de que las variaciones morfométricas a lo largo del tiempo son consecuencia de una serie de fenómenos humorales que ocurren con la edad, ha permitido extender la utilización de la relación alométrica al dilucidamiento de los caracteres sexuales secundarios, paralelos al desarrollo gonádico, y por lo tanto a la determinación de dimorfismo sexual. La sincronización entre la aparición de estos caracteres y algunas transformaciones en la estructura y función gonádica ha sido comprobada en *Orchestia gammarellus* (Amphipoda) (Charniaux-Cotton, 1957) ; en *Cancer pagurus*, *Xantho floridus*, *Pilumnus hirtelus*, *Carcinus maenas* (Drach, 1936), en *Ocypode quadrata* (Haley, 1969), en *Trapezia ferruginea* (Finney y Abele, 1981), en *Cancer irroratus* (Campbell & Eagles, 1983), y en *Callinectes ornatus* más del 88 % de los machos juzgados como adultos en base al método alométrico contenían espermátóforos en la vía deferente (Haefner, 1990), lo cual también ha sido considerado como un signo de madurez sexual (Haley, 1973 ; Melville-Smith, 1987).

El crecimiento relativo sensu Huxley y Teissier, está representado por la ecuación alométrica  $Y = bX^\alpha$  (Huxley, 1972), en donde  $\alpha$  es la constante de equilibrio, la razón de crecimiento entre el parámetro Y y el de referencia X, y representa el término con significado biológico de la ecuación (Huxley y Teissier, 1936).

Esta relación, que representa una función lineal al transformarla a logaritmo en base 10 ( $\log Y = \alpha \log X + \log b$ ), entrega la constante de equilibrio como el coeficiente de regresión. Sus autores no le atribuyen al término b mayor sentido que constituir el índice inicial de crecimiento. Sin embargo, éste tendría gran importancia en la interpretación de relaciones filogenéticas y evolutivas (Thompson, 1966), permitiendo diferenciar por ejemplo razas locales de moluscos y langostas (Gould, 1971) y determinar líneas filogenéticas en ratas (Leamy y Atchley, 1984). La importancia biológica de  $\alpha$  radica en que permite determinar si el crecimiento es isométrico o isogónico ( $\alpha = 1$ ) respecto al parámetro de referencia, o si éste es heterogónico ( $\alpha \neq 1$ ) constituyendo una alometría positiva ( $\alpha > 1$ ) o una alometría negativa ( $\alpha < 1$ ).

La particularidad de los crustáceos de presentar un crecimiento discontinuo ha permitido identificar los llamados estados críticos a través de discontinuidades y/o cambios en la pendiente de la regresión de los caracteres sexuales secundarios sobre un parámetro de referencia. Estos estados críticos son frontera entre las distintas fases de desarrollo ocurridas en la vida de un crustáceo, llegándose a distinguir muda prepubertal sensu Teissier (1960), tras la cual se inicia el desarrollo de los caracteres sexuales secundarios ; y muda pubertal sensu Pérez (1928), tras la cual el individuo se encontraría maduro sexualmente.

En general, el uso del método alométrico se ha divulgado en su utilización como una técnica para el estudio del crecimiento relativo (DuPreez y McLachlan, 1984 ; Davidson y Marsden, 1987 y Valenti et al, 1989), de dimorfismo sexual (Demeusy, 1963 ; Stuardo y Solis, 1963 ; Haley, 1969 ; Finney y Abelle, 1981 ; Donaldson *et al*, 1981 ; Abelló y Sardá, 1982 ; Adams *et al*, 1985) hermafroditismo protándrico o reversión sexual (Legrand, 1952) ; polimorfismo en machos (Teissier, 1933 ; Roubault, 1937) ; reconocimiento de formas locales y razas geográficas (Teissier, 1933 ; Chevais, 1937 ; Brooks, 1946, 1947) ; dilu-

cidamiento de problemas taxonómicos y genéticos (Bocquet, 1953) ; y determinación de relaciones filogenéticas y de procesos adaptativos (Cousin, 1956 ; Gould, 1971 ; Leamy y Atchley, 1984).

La familia Cancridae se encuentra representada casi exclusivamente por especies comercialmente explotadas o bien, potencialmente explotables (Bennett, 1974 ; Anderson & Ford, 1976 ; Briggs & Mushacke, 1982 ; Campbell & Eagles, 1983 ; Latrouite & Morizur, 1988 ; Bordner, 1989 ; Smith & Jamieson, 1989 ; Gomes, 1991). *Cancer plebejus* se caracteriza por habitar en las costas de Chile, fondos fangosos y arenosos (Retamal y Yañez, 1973) desde el submareal somero hasta los 20 m de profundidad. Su distribución se extiende desde Ancón, Perú hasta Isla Picton, Chile (Retamal, 1981). En Bahía de Concepción, sur de Chile, es un recurso abundante y también constituye un recurso con valor comercial.

El conocimiento de las tallas de madurez sexual de recursos que tienen valor comercial es fundamental para su futuro manejo y control pesquero. Existen muchos métodos que permiten obtener esta información, sin embargo el método alométrico es útil cuando no es factible obtener muestras de gran tamaño para todo el rango de tallas de la especie.

#### MATERIALES Y MÉTODOS

Se colectó un total de 301 ejemplares de *Cancer plebejus* durante el período Mayo-Diciembre, 1983, en Bahía de Concepción, Chile, mediante red de arrastre a lo largo de una transecta desde el faro Belén hasta el muelle de Penco (36°42'S, 73°05'W). Los individuos menores que 60 mm de AnC fueron colectados mediante buceo-apnea en Playa Las Catas de Lirquén (36°42'S, 72° 58'W) (Fig. 1). A cada individuo se le tomaron las siguientes medidas, mediante vernier de 0.02 mm de aproximación (Fig. 2) : Ancho (AnC), longitud (LC) y altura (AIC) del cefalotórax ; longitud (LPrQ) y altura (APrQ) del própodo y longitud del dácilo (LD) de los quelípodos ; longitud del mero del quinto par de pereiópodos (LM) ; longitud abdominal (LAb) ; ancho del sexto segmento abdominal (AAb) ; longitud del primer pleópodo en el macho (LPI) y diámetro mayor del gonoporo femenino (DG). La máxima dimensión del cefalotórax (en este caso AnC) se consideró como parámetro de referencia, lo cual se ha hecho convencional (Teissier, 1960).

Se determinaron las distribuciones de frecuencias para las clases de tamaño en hembras ovíferas, hembras no grávidas y machos. Su normalidad fue verificada mediante el método gráfico en escala probabilística (Sokal y Rohlf, 1969). Para cada distribución se determinó la moda, media, desviación estándar y varianza y se aplicó la prueba del T aproximado (T') para la igualdad de medias, a un nivel de significancia de  $P < 0.05$ .

Se utilizó el Modelo I de Regresión Lineal (Sokal y Rohlf, 1969) para la obtención del crecimiento relativo de los diferentes parámetros morfométricos. La elección de este modelo de regresión fue basada en relación a las ventajas señaladas por Finney y Abele (1981) para este método. Las significancias de los coeficientes de regresión y correlación se determinaron mediante la prueba T-Student. El status alométrico se verificó mediante la misma



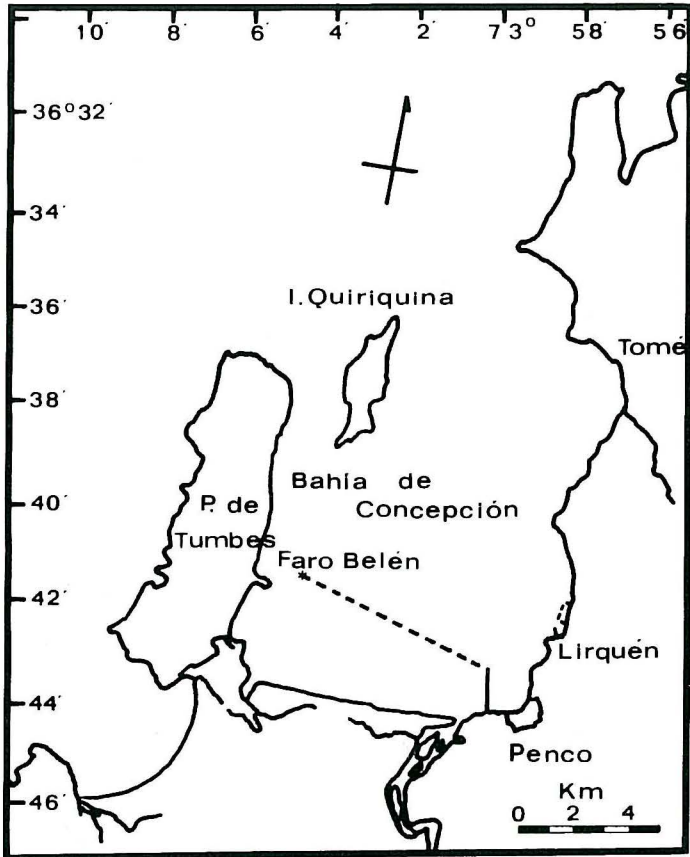


Fig. 1 : Areas de muestreo de *C. plebejus*. (-----).

prueba y a través de determinar la significancia de la desviación de una pendiente igual a uno. El dimorfismo sexual fue identificado en aquellos parámetros que mostraron diferencias en el status alométrico entre machos y hembras. Cuando se observó el mismo status alométrico en ambos sexos se utilizó la prueba F para determinar probables diferencias significativas en las tasas de crecimiento. Finalmente, se asume que la madurez sexual es alcanzada a la talla en que ocurre la muda pubertal.

## RESULTADOS

Distribución de frecuencias de clases de tamaño.- Las distribuciones de frecuencias de clases de tamaños son significativamente diferentes entre machos y hembras (Tabla I). Los

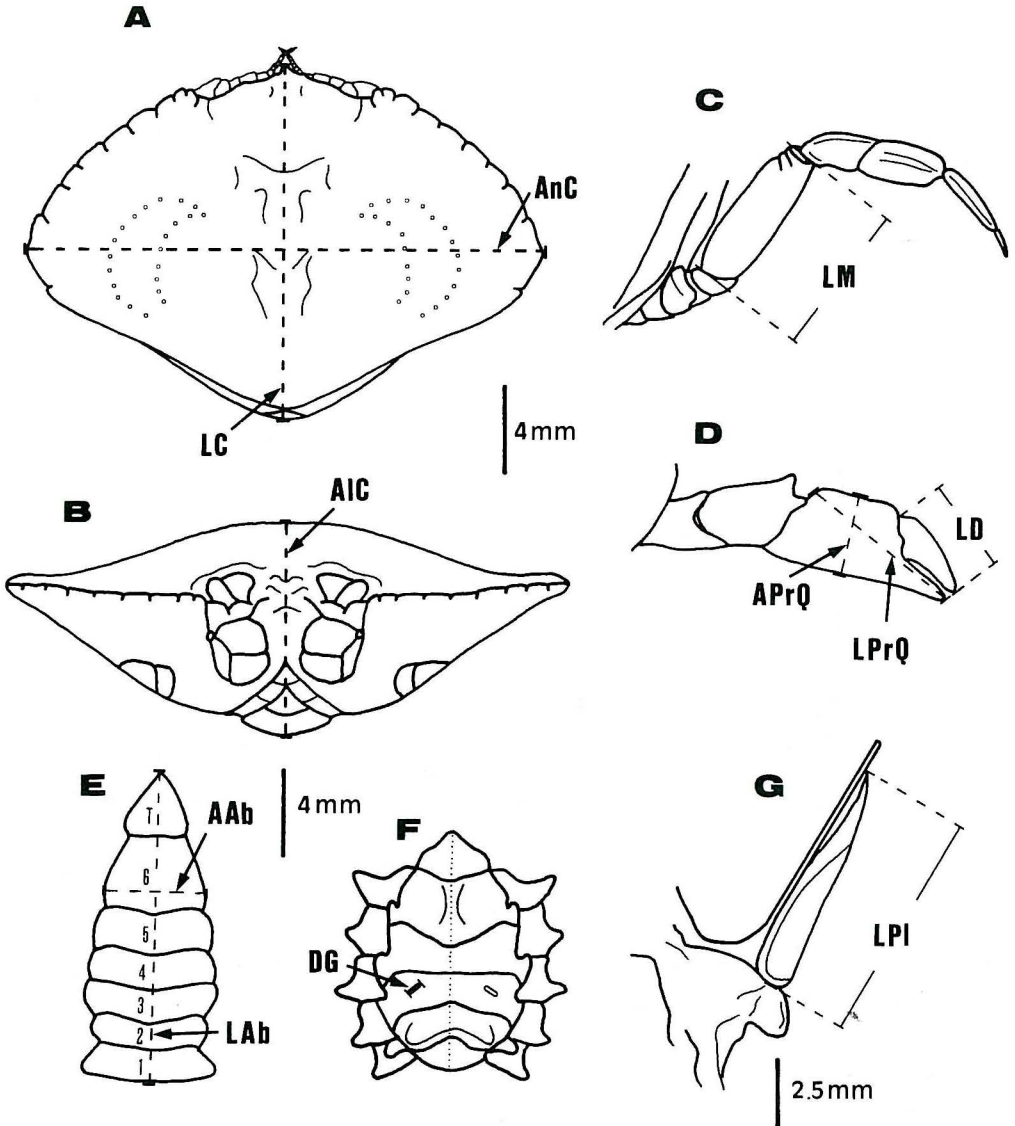


Fig. 2: Parámetros morfométricos estudiados en *C. plebejus*. A. Vista dorsal del cefalotórax : (AnC) ancho y (LC) longitud cefalotorácica. B. Vista frontal del cefalotórax : (AIC) altura cefalotorácica. C. Quinto pereiópodo : (LM) longitud del mero del quinto pereiópodo. D. Quelípodo : (LD) longitud del dactilo, (APrQ) ancho y (LPrQ) longitud del própodo del quelípodo. E. Abdomen (1er. a 6to. segmento abdominal más (T) telson) : (AAb) ancho del sexto segmento abdominal y (LAb) longitud abdominal. F. Esternón de hembra : (DG) diámetro del gonoporo. G. Primer pleópodo del macho : (LPI) longitud del primer pleópodo.

machos alcanzan tamaños máximos mayores que las hembras, como también medias y modas mayores. Las hembras ovíferas comienzan a aparecer sólo a partir de los 63 mm AnC.

Crecimiento relativo y talla de madurez sexual.- Los coeficientes de correlación de las tasas de crecimiento relativo fueron altamente significativos tanto para machos como para hembras (Tablas II y III), a excepción de la segunda fase de desarrollo del crecimiento del diámetro del gonoporo en las hembras.

TABLA I

Estadísticos de distribuciones de frecuencias de tamaño\* en *Cancer plebejus*.

GRUPO	N	MODA	MEDIA	S(n-1)	t's	t'(0.05)
Hembras ovíferas	26	75.00	80.60	8.85		
Hembras no grávidas	74	75.00	78.14	9.82	13.39	4.04
Machos	201	105.00	98.86	12.92		

(\*) mm AnC.

En las hembras se distinguieron dos rangos críticos expresados por diferentes parámetros morfométricos. El primer rango se observó entre los 41 y 48 mm AnC y sólo fue constatado en la tasa de crecimiento relativo del diámetro del gonoporo (Fig. 3, Tabla II). Se considera que este rango debe representar una muda prepubertal, la cual se expresa por una fuerte discontinuidad y cambio de la pendiente desde una isometría a una fuerte alometría positiva. El segundo rango crítico, que representa la muda pubertal, y en el cual se alcanzaría la madurez sexual, ocurre entre los 63 y 70 mm AnC, y es reconocido por cambios en las tasas de crecimiento relativo de una serie de parámetros, como las dimensiones de los quelípodos, de la longitud del abdomen, del ancho del sexto segmento abdominal, y de la longitud del mero del quinto pereiópodo (Figs. 3 y 4).

En los machos, la muda pubertal, y por lo tanto, la madurez sexual se alcanza entre los 77 y 96 mm AnC, y se distingue por los cambios ocurridos en la tasa de crecimiento relativo de las dimensiones de los quelípodos, altura del cefalotórax, longitud del mero del quinto pereiópodo y longitud del primer pleópodo (Figs. 5, Tabla III).

Dimorfismo sexual.- Se observó dimorfismo sexual en la mayoría de los parámetros estudiados. Mientras las hembras mantienen una isometría en la longitud y altura del cefalotórax y en las dimensiones de los quelípodos, los machos, después de la muda pubertal, derivan a una alometría negativa en las dimensiones del cefalotórax, a una alometría positiva en la altura del própodo y longitud del dácilo de los quelípodos, y mantienen una alometría positiva en la longitud del própodo de los quelípodos, la cual se acentúa después de la

TABLA II

Estadísticos de significancia del crecimiento relativo de parámetros morfométricos en hembras de *Cancer plebejus*.

FASE DE DESARROLLO	ECUACIÓN	COEF. REGRESIÓN			COEF. CORRELACIÓN			STAT. ALOMÉTRICO				
		E. STD.	Ts	P	r	Ts	P	Sb	Ts	T(0.05)	STATUS	
1	logLC = 0.946	log Anc - 0.115	0.006	20.454	0.001	0.991	18.134	0.001	0.046	1.174	2.447	0
2	logLC = 1.066	log Anc - 0.329	0.010	30.113	0.001	0.987	31.314	0.001	0.035	1.886	2.056	0
Ovíferas	logLC = 1.152	log Anc - 0.487	0.006	37.833	0.001	0.995	37.276	0.001	0.030	5.067	2.145	+
1	logALC = 1.093	log Anc - 0.636	0.009	15.460	0.001	0.993	20.593	0.001	0.071	1.310	2.447	0
2	logALC = 1.101	log Anc - 0.615	0.035	8.535	0.001	0.879	9.217	0.001	0.129	0.783	2.060	0
1	logLPrQ = 0.815	log Anc - 0.163	0.026	7.205	0.001	0.976	11.858	0.001	0.115	1.609	2.365	0
2	logLPrQ = 0.965	log Anc - 0.335	0.014	22.759	0.001	0.981	25.282	0.001	0.042	0.833	2.060	0
Ovíferas	logLPrQ = 0.969	log Anc - 0.346	0.011	15.047	0.001	0.981	18.231	0.001	0.064	0.480	2.160	0
1	logAPrQ = 0.889	log Anc - 0.626	0.030	9.498	0.001	0.973	11.924	0.001	0.094	1.181	2.306	0
2	logAPrQ = 1.163	log Anc - 1.086	0.054	6.076	0.001	0.934	13.330	0.001	0.191	0.853	2.056	0
Ovíferas	logAPrQ = 1.154	log Anc - 1.068	0.020	10.501	0.001	0.961	13.002	0.001	0.102	0.667	2.145	0
1	logLD = 0.813	log Anc - 0.399	0.028	8.513	0.001	0.954	8.419	0.001	0.096	1.948	2.447	0
2	logLD = 1.030	log Anc - 0.719	0.013	30.383	0.001	0.986	30.726	0.001	0.034	0.882	2.052	0
Ovíferas	logLD = 0.899	log Anc - 0.470	0.015	10.239	0.001	0.956	11.749	0.001	0.088	1.148	2.052	0
1	logLM = 0.705	log Anc - 0.122	0.015	8.353	0.010	0.987	12.282	0.001	0.084	3.500	2.776	-
2	logLM = 0.949	log Anc - 0.528	0.014	17.940	0.001	0.975	21.043	0.001	0.053	0.962	2.069	0
Ovíferas	logLM = 0.880	log Anc - 0.410	0.027	5.836	0.001	0.889	6.725	0.001	0.151	0.795	2.179	0
1	logLAb = 0.896	log Anc - 0.136	0.017	11.245	0.001	0.990	15.693	0.001	0.080	1.300	2.571	0
2	logLAb = 1.170	log Anc - 0.563	0.012	26.823	0.001	0.984	27.614	0.001	0.044	3.864	2.060	+
Ovíferas	logLAb = 1.181	log Anc - 0.582	0.014	16.267	0.001	0.982	18.745	0.001	0.073	2.479	2.160	+
1	logAAb = 1.424	log Anc - 1.443	0.021	23.005	0.001	0.995	28.178	0.001	0.062	6.839	2.306	+
2	logAAb = 1.347	log Anc - 1.215	0.019	18.287	0.001	0.971	19.478	0.001	0.074	4.689	2.069	+
Ovíferas	logAAb = 1.517	log Anc - 1.531	0.013	12.574	0.001	0.989	23.162	0.001	0.078	6.628	2.179	+
1*	logDG = 1.166	log Anc - 2.050	0.018	9.530	0.010	0.994	15.714	0.001	0.122	1.361	3.182	0
2*	logDG = 1.829	log Anc - 3.035	0.003	8.836	0.100	0.999	22.344	0.050	0.021	39.476	12.706	+

Fase 1 : fase previa al cambio alométrico (< 63 mm AnC ; \* < 41 mm AnC).

Fase 2 : fase posterior al cambio alométrico (> 70 mm AnC ; \* > 48 mm AnC).

(+) alometría positiva ; (-) alometría negativa ; (0) isometría.

TABLA III

Estadísticos de significancia del crecimiento relativo de parámetros morfométricos en machos de *Cancer plebejus*.

FASE DE DESARROLLO	ECUACIÓN	COEF. REGRESIÓN			COEF. CORRELACIÓN			STAT. ALOMÉTRICO				
		E. STD.	Ts	P	r	Ts	P	Sb	Ts	T(0.05)	STATUS	
1	logLC = 0.931	log Anc - 0.090	0.059	17.241	0.001	0.959	16.610	0.001	0.054	1.278	2.064	0
2	logLC = 0.876	log Anc + 0.025	0.002	23.300	0.001	0.965	18.368	0.001	0.036	13.298	2.060	-
1	logAIC = 0.983	log Anc - 0.458	0.014	9.380	0.010	0.993	14.562	0.001	0.150	0.161	3.182	0
2	logAIC = 0.903	log Anc - 0.288	0.019	127.228	0.001	0.986	39.667	0.001	0.007	13.857	2.016	-
1	logLPrQ = 1.175	log Anc - 0.706	0.015	27.884	0.001	0.995	38.584	0.001	0.042	4.167	2.131	+
2	logLPrQ = 1.431	log Anc - 1.202	0.010	33.048	0.001	0.985	31.266	0.001	0.043	10.023	2.042	+
1	logAPrQ = 1.004	log Anc - 0.784	0.009	24.975	0.001	0.999	54.731	0.001	0.040	0.100	2.477	0
2	logAPrQ = 1.377	log Anc - 1.485	0.016	32.173	0.001	0.981	32.377	0.001	0.043	8.767	2.021	+
1	logLD = 1.182	log Anc - 0.985	0.043	12.468	0.001	0.997	64.404	0.001	0.095	1.916	2.060	0
2	logLD = 1.557	log Anc - 1.722	0.020	11.129	0.001	0.937	12.864	0.001	0.140	3.797	2.069	+
1	logLM = 1.054	log Anc - 0.684	0.015	8.439	0.010	0.992	13.611	0.001	1.125	0.432	3.182	0
2	logLM = 1.108	log Anc - 0.794	0.013	30.788	0.001	0.980	31.146	0.001	0.036	3.000	2.021	+
única	logLAb = 0.999	log Anc - 0.339	0.007	21.651	0.001	0.999	15.154	0.001	0.012	0.083	2.015	0
única	logLAb = 1.119	log Anc - 1.176	0.016	43.882	0.001	0.989	45.348	0.001	0.026	4.577	2.015	+
1	logLPI = 1.060	log Anc - 0.956	0.011	20.120	0.001	0.998	31.575	0.001	0.002	30.000	2.776	+
2	logLPI = 0.861	log Anc - 0.564	0.026	8.799	0.001	0.999	120.336	0.001	0.098	1.418	2.045	0

**Fase 1** : fase previa al cambio alométrico (< 77 mm AnC).

**Fase 2** : fase posterior al cambio alométrico (> 96 mm AnC).

(+) alometría positiva ; (-) alometría negativa ; (0) isometría.



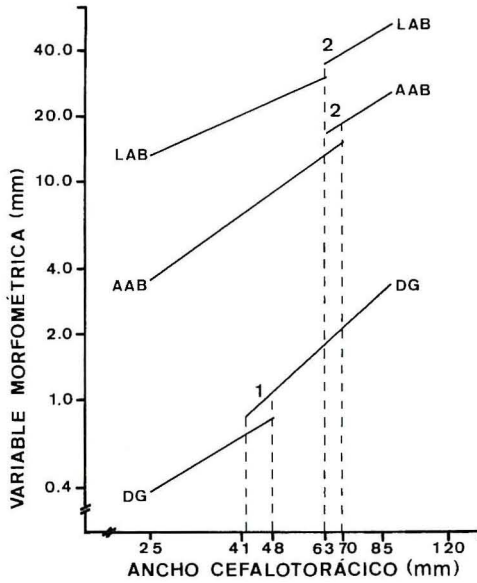


Fig. 3 : Muda prepubertal (1) y pubertal (2) en hembras de *C. plebejus*. Crecimiento relativo del diámetro del gonoporo (DG), longitud abdominal (LAB), y del ancho del sexto segmento abdominal (AAb).

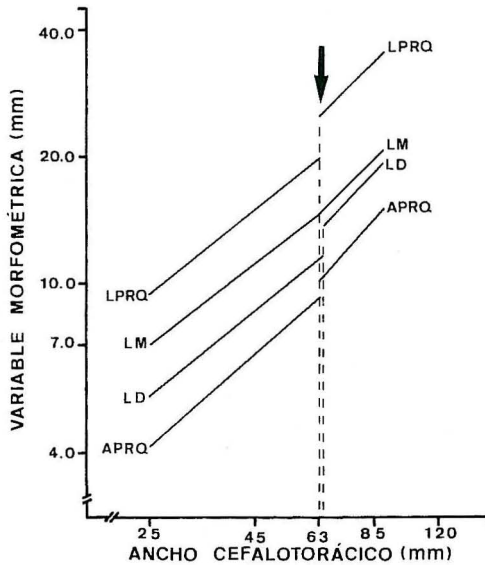


Fig. 4 : Muda pubertal (↓) en hembras de *C. plebejus*. Crecimiento relativo del ancho (APRQ) y longitud (LPRQ) del própodo del quelípodo, longitud del dácilo (LD) del quelípodo, y longitud del mero del quinto pereiópodo (LM).

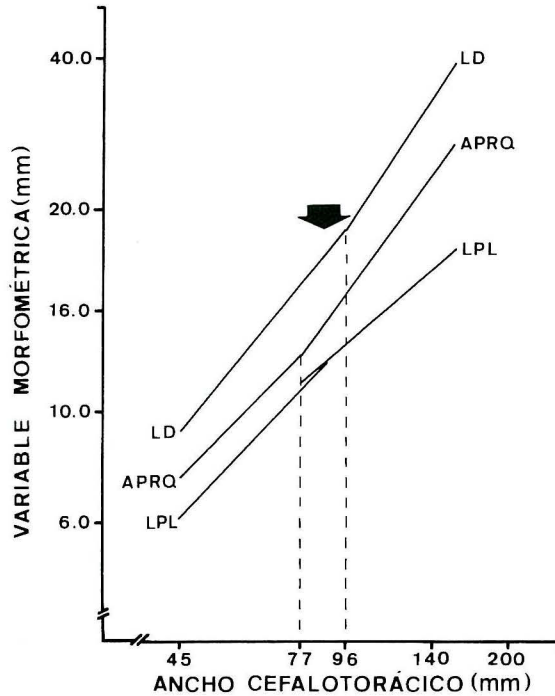


Fig. 5 : Muda pubertal en machos de *C. plebejus* (↓). Crecimiento relativo del ancho del própodo del quelípodo (APRQ), longitud del dactilo del quelípodo (LD), y longitud del pleópodo (LPL).

madurez sexual (Tabla IV). La longitud del mero del quinto pereiópodo corresponde a un dimorfismo sexual caracterizado por una tasa de crecimiento siempre mayor en los machos. El elevado crecimiento de las dimensiones del abdomen en las hembras respecto de los machos contribuyen a un marcado dimorfismo sexual.

#### DISCUSIÓN

Madurez sexual.- La muda de pubertad que demarca el alcance de la madurez sexual en decápodos es fácilmente detectada por cambios en el crecimiento relativo de parámetros morfométricos que constituyen caracteres sexuales secundarios. Sin embargo, una muda prepubertal, previa a la madurez sexual, sólo ha sido reconocida en pocas especies (Haefner, 1990), comunmente relacionada al crecimiento de los quelípodos y del adomen (Hartnoll, 1978).

TABLA IV

Status alométrico en hembras y machos de *Cancer plebejus*.

PARÁMETRO	SEXO	STATUS ALOMÉTRICO		
		FASE 1	FASE 2	OVÍFERAS
Longitud cefalotorácica	Hembras	0	0	+
	Machos	0	-	
Altura cefalotorácica	Hembras	0	0	+
	Machos	0	-	
Longitud própodo del quelípodo	Hembras	0	0	0
	Machos	+	+	
Altura própodo del quelípodo	Hembras	0	0	0
	Machos	0	+	
Longitud dáctilo del quelípodo	Hembras	0	0	0
	Machos	0	+	
Longitud del mero del quinto pereiópodo	Hembras	-	0	0
	Machos	0	+	
Longitud Abdominal	Hembras	0	+	+
	Machos	0	0	
Ancho sexto segmento abdominal	Hembras	+	+	+
	Machos	+	+	
Diámetro del gonoporo Longitud primer pleópodo	Hembras	0	+	
	Machos	+	0	

**Fase 1** : fase previa al cambio alométrico ;

**Fase 2** : fase posterior al cambio alométrico ; (+) alometría positiva ; (-) alometría negativa ; (0) isometría.

La muda prepubertal distinguida en el presente trabajo para las hembras de *C. plebejus* representa el primer registro dentro de la familia Cancridae. Cambios en la vulva o gonoporo fueron previamente citados para otros decápodos (Melville-Smith, 1987), pero asociados a la muda pubertal y no a la prepubertal como es el caso de *C. plebejus*.

Los parámetros que definen la muda pubertal en *C. plebejus* concuerdan con lo documentado para decápodos en la literatura. En general, se ha observado que los quelípodos son importantes para la determinación de la muda de pubertad en los machos (Teissier, 1935 ; Hartnoll, 1965) como las dimensiones del abdomen son para las hembras (Haley, 1969 ; Hartnoll, 1974 ; Donaldson, 1981 ; Finney y Abele, 1981 ; Campbell y Eagles, 1983 ; Gore y Scotto, 1983 ; DuPreez y McLachlan, 1984 ; Haefner, 1985 ; Davidson y Marsden, 1987 ; Hines, 1989 y Haefner, 1990). Sin embargo, en este estudio las dimen-

siones de los quelípodos fueron igualmente importante para las hembras, lo cual también se observó para *Cancer antennarius* (Carroll, 1982). La longitud del pleópodo constituye otro parámetro importante en la determinación de la muda de pubertad en los machos de *C. plebejus*.

Es importante resaltar que las tallas que han sido dadas en este trabajo para *C. plebejus* de muda pubertal son válidas para Bahía de Concepción (sur de Chile). Trabajos anteriores han demostrado que de una localidad a otra, la talla en que se alcanza la madurez sexual podría variar, en donde mayores temperaturas podrían determinar tamaños de madurez sexual menores (Kurata, 1962 ; Campbell y Eagles, 1983 ; Hines, 1989).

Crecimiento relativo, dimorfismo sexual y su significado adaptativo.- Las variaciones en los patrones de crecimiento relativo parecen tener significado adaptativo, ya que los cambios resultantes en las proporciones son evidentemente beneficiosos (Hartnoll, 1974). *Cefalotorax*.- El dimorfismo sexual del cefalotorax puede manifestarse como tamaño total (su máxima dimensión) y en la variación de sus dos restantes dimensiones, que determinarían un cambio en la forma. El dimorfismo sexual de tamaño es frecuente dentro de la familia Cancridae, en donde las hembras alcanzan tallas menores que los machos. Esto, fue observado para *C. plebejus*, y también fue señalado previamente para *Cancer pagurus* en el sur-occidental de Inglaterra (Bennett, 1974), para *Cancer irroratus* (Briggs & Mushacke, 1982), y *Carcinus maenas* (Gomes, 1991). Bennett (1974) distingue menores tasas de incremento por muda y menores frecuencias de muda en las hembras de *C. pagurus* de esa localidad, lo cual probablemente sea también la directa consecuencia de las menores tasas de crecimiento en las hembras de *C. plebejus*. Se observó en acuarios que los machos de *C. plebejus* eligen hembras de tamaños significativamente menores durante el emparejamiento precopulatorio. La misma tendencia fue observada por Oresanz y Gallucci (1988) para *Cancer magister* y *C. gracilis*. Elner y Elner (1980) observaron cópulas simultáneas entre un macho y dos hembras de menor tamaño en *C. irroratus*. Este comportamiento sugiere que el dimorfismo sexual de tamaño dentro de la familia Cancridae sea una consecuencia de una selección sexual por parte de los machos hacia hembras de menor tamaño, lo cual determinaría un mayor dominio de los machos sobre las hembras.

En relación a la variación de las otras dimensiones del cefalotorax, se ha encontrado que los machos mantienen proporcionalmente menores tasas de crecimiento relativo que las hembras. Es decir, para una misma talla el resultante volumen interno es menor en los machos que en las hembras. En los machos de *C. plebejus* esto se manifestó a través de una alometría negativa post-pubertal en la longitud y altura del cefalotorax, mientras las hembras no grávidas mantienen una constante isometría y las ovígeras una alometría positiva (Tabla IV). Este patrón ha sido constatado en otros decápodos y sería una consecuencia de la producción y almacenamiento diferencial de los productos gonádicos en ambos sexos (Weymouth & MacKay, 1936 ; Hartnoll, 1965, 1974 ; Finney & Abele, 1981). En machos, el desarrollo y agrandamiento testicular ocurriría en la parte posterior del cefalotorax (Hartnoll, 1965). En las hembras, en cambio, aumentaría su espacio interno al mismo tiempo que incrementa el tamaño de las gónadas (Weymouth & MacKay, 1936), ocupando espa-



cios medios y anteriores del cefalotorax con material reproductivo (Finney & Abele, 1981).

*Quelípodos.*- El dimorfismo sexual de los quelípodos es frecuente dentro de la familia Cancridae y se manifiesta principalmente después de la muda pubertal con tasas de crecimiento relativo mayores en los machos que en las hembras. Este dimorfismo fue observado en *C. plebejus*, y ha sido distinguido previamente en *Carcinus maenas*, *Cancer pagurus* (Drach, 1936), *Cancer antennarius* (Carroll, 1982), *Cancer gracilis*, *Cancer productos* y *Cancer oregonensis* (Oresanz & Gallucci, 1988) y en *Cancer porteri* (Carvacho, 1989). Sin embargo, no se ha encontrado este dimorfismo ni en *Cancer magister* (Oresanz & Gallucci, 1988), ni en *Cancer johngarhi* (Carvacho, 1989). La presencia o no de dimorfismo sexual en los quelípodos se encuentra directamente relacionado al sistema de apareamiento, y su presencia es el resultado de una selección sexual (Oresanz & Gallucci, 1988).

*Abdomen.*- El dimorfismo sexual en el abdomen estaría relacionado a las diferentes funciones de los pleópodos en ambos sexos (Hartnoll, 1974). En los machos los pleópodos se reducen y sólo los dos primeros pares se desarrollan modificados, teniendo el abdomen como única función el sostenerlos y cubrirlos. En las hembras, en cambio, todos los pleópodos se desarrollan para la incubación de los huevos, en donde el abdomen tiene que formar una cubierta que facilite la fijación y actúe como cámara incubadora (Hartnoll, 1974 ; 1982).

*Mero del 5to. pereiópodo.*- Aunque ambos sexos de *C. plebejus* mostraron cambios en la tasa de crecimiento relativo de este parámetro, los machos siempre mostraron tasas de crecimiento relativo más elevadas que las hembras. Se ha observado en muchos braquiuros, al igual que en *C. plebejus*, la elevación del cuerpo desde el sustrato, manteniéndose sobre la punta de los dáctilos. Se cree que este comportamiento exigiría un mayor desarrollo del mero de los pereiópodos o bien, individuos con un mayor desarrollo del mero podrían mantenerse por un tiempo más prolongado en esta posición. Este comportamiento ha sido observado en machos durante la búsqueda de hembras en otras especies (Ryan, 1966) y también frente al combate o peligro en *C. plebejus*. Al asumir un individuo una postura más elevada, ejercería un efecto de poseer un mayor tamaño (Schöne, 1968) con la consiguiente ventaja de aparentar ser un individuo más fuerte.

*Gonoporo en las hembras.*- El drástico salto e incremento en la tasa de crecimiento relativo del diámetro mayor del gonoporo observado a una temprana etapa en las hembras de *C. plebejus*, sugiere la posibilidad que las hembras de esta especie puedan copular previa a su madurez sexual, hecho que ya ha sido señalado para miembros de la familia Parthenopodidae (Gore & Scotto, 1983). Hankin *et al.*, 1989, observa en *Cancer magister* la retención de espermios viables por largos períodos de tiempo, de hasta 2,5 años. Sin embargo, Bennett (1974) sugiere, basándose en estudios sobre *C. pagurus*, que la presencia de espermios en la espermateca de las hembras pudiera inhibir la muda.

*Primer pleópodo en machos.*- La alometría positiva encontrada en la etapa prepubertal del crecimiento del primer pleópodo de *C. plebejus* y de la mayoría de los braquiuros estudiados, responde al requerimiento de alcanzar la pubertad con un tamaño operativo en relación a las estructuras copulatorias de las hembras ; y su disminución postpubertal puede

constituir un mecanismo adaptativo que permita a cada macho poseer un potencial máximo reproductivo, expresado como la habilidad de poder copular con un rango máximo de tamaños de hembras posibles, por lo que cualquier aumento postpubertal sería desventajoso (Hartnoll, 1974).

#### AGRADECIMIENTOS

Mis más profundos agradecimientos van dirigidos hacia el Dr. E. Tarifeño (Pontificia Universidad Católica de Chile, Sede Talcahuano) por haber hecho posible la realización de muestreos con red de arrastre en la Bahía de Concepción.

También deseo agradecer al Dr. A. Carvacho (Instituto Profesional de Osorno, Chile) y al Dr. R. Hartnoll (Port Erin Marine Laboratory, Isle of Man, U.K.) por sus valiosas sugerencias y correcciones al manuscrito.

#### REFERENCIAS

- ABELLÓ, P. & S. SARDÁ, Nota sobre la morfometría del dimorfismo sexual en las pinzas de *Goneplax rhomboides* (Linneus, 1758) (Decapoda : Brachyura). *Inv. Pesq.*, 46 (2) : 163-170.
- ADAMS, J., A.J. EDWARDS & H. EMBERTON, 1985. Sexual size dimorphism and assortative mating in the obligate coral comensal *Trapezia ferruginea* Latreille (Decapoda, Xanthidae). *Crustaceana*, 48 (2) : 188-194.
- ANDERSON, W.R. & R.F. FORD, 1976. Early development, growth and survival of the yellow crab *Cancer anthonyi* Rathbun (Decapoda, Brachyura) in the Laboratory. *Aquaculture*, 7 : 267-279.
- BENNETT, D.B., 1974. Growth of the edible crab (*Cancer pagurus* L.) off South-West England. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 54 : 803-823.
- BOCQUET, F., 1953. Recherches sur le polymorphisme naturel des *Jaera marina* (Fabr.) (Isopodes Asellotes). Essai de systématique évolutive. *Arch. Zool. Exp. Gén.*, 90 : 187-450.
- BORDNER, C.E., 1989. A standard reference diet for crustacean nutrition research. V. Growth and survival of juvenile dungeness Crabs *Cancer magister*. *J. World Aquaculture Soc.*, 20 (3) : 118-121.
- BRIGGS, P.T. & F.M. MUSHACKE, 1982. Characteristics of the Jonah crab and Rock crab in New York waters. *N.Y. Fish and Game Jour.*, 29 (2) : 109-126.
- BROOKS, J.L., 1946. Cyclomorphosis in *Daphnia*. I. An analysis of *D. retrocurva* and *D. galeata*. *Ecol. Monographs*, 16 : 409-447.
- BROOKS, J.L., 1947. Turbulence as an environmental determinant of relative growth in *Daphnia*. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.*, 33 : 141-148.
- CAMPBELL, A. & M.D. EAGLES, 1983. Size at maturity and fecundity of rock crabs, *Cancer irroratus*, from the bay of Fundy and Southwestern Nova Scotia. *Fishery Bulletin*, 81 (2) : 357-362.
- CARROLL, J.C., 1982. Seasonal abundance, size composition, and growth of rock crab, *Cancer antennarius* Stimpson, off Central California. *J. Crust. Biol.*, 2 (4) : 549-561.
- CARVACHO, A., 1989. *Cancer johngarthi*, n.sp. and *Cancer porteri* (Bell) (Crustacea, Decapoda) : comparisons and hypothesis. *Proc. Biol. Soc. Wash.*, 102 (3) : 613-619.
- CHARNIAUX-COTTON, H., 1957. Croissance, régénération et déterminisme endocrinien des caractères sexuels d'*Orchestia gammarella* Pallas (Crustacé Amphipoda). *Ann. Sci. Nat. Zool.*, 19 : 411-599.
- CHEVAIS, S., 1937. Croissance et races locales de *Corophium volutator*. *Trav. Sta. Biol. Roscoff*, 15 : 103-131.
- COUSIN, G., 1956. Biométrie et définitions de morphologie quantitative des espèces et de leurs hybrides. *Bull. Soc. Zool. France*, 81 : 247-290.
- DAVIDSON, R.J. & I.D. MARSDEN, 1987. Size relationships and relative growth of the New Zealand swimming crab *Ovalipes catharus* (White, 1943). *J. Crust. Biol.*, 7 : 308-317.



- DEMEUSY, N., 1963. Influence des facteurs saisonniers sur la réalisation de la puberté au sens d'une population de *Carcinus maenas* L. des Côtes de la Manche. *C.R. Acad. Sci.*, Paris, 256 : 4762-4764.
- DONALDSON, W.E., R.T. COONEY, & J.R. HILSINGER, 1981. Growth, age and size at maturity of tanner crab, *Chionoecetes bairdi* M.J. Rathbun, in the Northern Gulf of Alaska (Decapoda, Brachyura). *Crustaceana*, 40 (3) : 286-302.
- DRACH, P., 1936. Croissance allométrique et dimorphisme sexuel chez les brachyours. *C.R. Acad. Sci.*, Paris, 203 : 820-822.
- DUPREEZ, H.H. & A. McLACHLAN, 1984. Biology of the three-spot swimming crab, *Ovalipes punctatus* (DeHann) I. Morphometrics and relative growth (Decapoda, Portunidae). *Crustaceana*, 47 : 72-82.
- ELNER, R.W. & J.K. ELNER, 1980. Observation of a simultaneous mating embrace between a male and two females rock crabs *Cancer irroratus* (Decapoda, Brachyura). *Crustaceana*, 38 (1) : 96-98.
- FINNEY, W.C. & L.G. ABELE, 1981. Allometric variations and sexual maturity in the obligate coral commensal *Trapezia ferruginea* Latreille (Decapoda, Xanthidae). *Crustaceana*, 41 (2) : 113-130.
- GOMES, V., 1991. First results of tagging experiments on crab *Carcinus maenas* (L.) in the Ria Aveiro Lagoon-Portugal. *Ciênc. Biol. Ecol. Syst. (Portugal)*, 11 (1/2) : 21-29.
- GORE, R.H. & L.E. SCOTTO, 1983. Studies on the decapod crustacea from the Indian River Region of Florida, XXV. Carapacial and abdomen allometry in five species of subtropical parthenopid crabs (Brachyura, Parthenopodidae). *Crustaceana*, 44 (1) : 1-21.
- GOULD, S.J., 1971. Geometric similarity in allometric growth : a contribution to the problem of scaling in the evolution of size. *Am. Nat.* 105 (942) : 113-135.
- HAEFNER, P.A., 1985. Morphometry, reproduction, diet, and epizotes of *Ovalipes stephensoni* Williams, 1976 (Decapoda, Brachyura). *J. Crust. Biol.*, 5 : 658-672.
- HAEFNER, P.A., 1990. Morphometry and size at maturity of *Callinectes ornatus* (Brachyura, Portunidae) in Bermuda. *Bull. Mar. Sci.*, 45 (2) : 356-368.
- HALEY, S.R., 1969. Relative growth and sexual maturity of the Texas ghost crab, *Ocypode quadrata* (Fabr.) (Brachyura, Ocypodidae). *Crustaceana*, 17 (3) : 285-297.
- HALEY, S.R., 1973. On the use of morphometric data as a guide to reproductive maturity in the ghost crab, *Ocypode ceratophthalmus* (Pallas) (Brachyura, Ocypodidae). *Pacif. Sci.*, 27 : 350-362.
- HANKIN, D.G., N. DIAMOND, M.S. MOHR, & J. IANELLI, 1989. Growth and reproductive dynamics of adult female *Dungeness crabs* (*Cancer magister*) in northern California. *J. Cons. int. Explor. Mer.*, 46 : 94-108.
- HARTNOLL, R.G., 1965. Notes on the marine grapsid crabs of Jamaica. *Proc. Linn. Soc.*, London, 176 : 113-147.
- HARTNOLL, R.G., 1974. Variation in growth pattern between some secondary sexual characters in crabs (Decapoda, Brachyura). *Crustaceana*, 27 (2) : 131-136.
- HARTNOLL, R.G., 1978. The determination of relative growth in Crustacea. *Crustaceana*, 34 (3) : 281-293.
- HARTNOLL, R.G., 1982. Growth. In : L.G. Abele (Ed.), *The Biology of Crustacea*. Academic Press, Inc. Vol. 2 : 111-196.
- HINES, A.H., 1989. Geographic variation in size at maturity in brachyuran crabs. *Bull. Mar. Sci.*, 45 (2) : 356-368.
- HUXLEY, J.S. 1972. *Problems of Relative Growth*. 2nd. edition, Dover Publications, Inc., N.Y., 312 pp.
- HUXLEY, J.S. & G. TEISSIER, 1936. Terminology of relative growth. *Nature*, London, 137 : 780-781.
- KURATA, H., 1962. Studies on the age and growth of Crustacea. *Bull. Hokkaido Reg. Fish. Res. Lab.*, 24 : 1-115.
- LATROUITE, D. & Y. MORIZUR, 1988. Observations sur la croissance du tourteau *Cancer pagurus* en Manche et en Golfe de Gascogne. *Cons. Int. Explor. Mer. Comité Mollusques et Crustacés* : 34, 11 pp.
- LEAMY, L. & W. ATCHLEY, 1984. Static and evolutionary allometry of the osteometric traits in selected lines of rats. *Evolution*, 38 (1) : 47-54.
- LEGRAND, J.J., 1952. Contribution à l'étude expérimentale et statistique de la biologie d'*Anilocra physodes* L. *Arch. Zool. Exp. Gén.*, 1-56.
- MELVILLE-SMITH, R., 1987. The reproductive biology of *Geryon maritae* (Decapoda, Brachyura) off South West Africa/Nanibia. *Crustaceana*, 53 (3) : 259-275.
- ORESANZ, J.M. & V.F. GALLUCCI, 1988. A comparative study of postlarval life-story schedules in four sympatric *Cancer* species (Decapoda : Brachyura : Cancridae). *J. Crust. Biol.*, 8 : 187-220.
- PÉREZ, C., 1928. Sur l'appareil d'accrochage de l'abdomen au thorax chez les Décapodes Brachyours. *C.R. Acad. Sci.*, Paris, 186 : 461-463.
- RETAMAL, M.A. & L.A. YAÑEZ, 1973. Análisis cuali- y cuantitativo de los decápodos de los fondos blandos sublitorales de la Bahía de Concepción, Chile. *Gayana Zool.*, 23 : 48 pp.
- RETAMAL, M.A., 1981. Catálogo ilustrado de los crustáceos Decápodos de Chile. *Gayana Zool.*, 41 : 1-110.
- RYAN, E. P., 1966. Pheromone : evidence in a decapod crustacean. *Science*, 151 : 340-341.
- ROUBAULT, A., 1937. Dimorphisme et croissance chez un Tanaidacé. *Trav. Sta. Biol. Roscoff*, 15 : 135-152.

- SCHÖNE, H., 1968. Agonistic and sexual display in aquatic and semi-terrestrial brachyuran crabs. *Am. Zool.*, 8 : 641-654.
- SMITH, B.D. & G.S. JAMIESON, 1989. Growth of male and female Dungeness Crabs near Tofino, British Columbia. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 118 : 556-563.
- SOKAL, R.R. & F.J. ROHLF, 1969. *Biometría*. H. Blume Eds., Madrid, 832 pp.
- STUARDO, J. & I. SOLIS, 1963. *Biometría y observaciones generales sobre la biología de Lithodes antarcticus Jacquinot*. *Gayana Zool.*, 11 : 1-56.
- TEISSIER, G., 1933. Étude de la croissance de quelques variants sexuels chez *Macropodia rostrata* L.. *Bull. Biol. Fr. Belg.*, 67 : 401-444.
- TEISSIER, G., 1935. Croissance des variants sexuelles chez *Maia squinado*. *Trav. Sta. Biol. Roscoff*, 13 : 99-130.
- TEISSIER, G., 1960. Relative Growth. In : T.H. Waterman (Ed.), *The Physiology of Crustacea*. Academic Press, N.Y., Vol. 1 : 537-559.
- THOMPSON, D., 1966. *On growth and Form*. University Press, Cambridge, 346 pp.
- VALENTI, W.C., V.L. LOBAO & J.T. CARDOSO DE MELLO, 1989. Crescimento relativo de *Macrobrachium acanthurus* (Wiegmann, 1836) (Crustacea, Decapoda, Palaemonidae). *Rev. Bras. Zool.*, 6 (1) : 1-8.
- WEYMOUTH, F.W. & D.C.G. MACKAY, 1936. Analysis of relative growth of the Pacific edible crab *Cancer magister*. *Proc. Zool. Soc.*, London, 106 : 257-280.