

Ciencias Marinas (2001), 27(1): 21–34

ASPECTOS REPRODUCTIVOS DE *Mithrax forceps*
(A. MILNE-EDWARDS, 1875) (CRUSTACEA: DECAPODA: MAJIDAE)

REPRODUCTIVE BIOLOGY OF *Mithrax forceps*
(A. MILNE-EDWARDS, 1875) (CRUSTACEA: DECAPODA: MAJIDAE)

I.M. Hernández-Reyes

J.L. Palazón-Fernández⁺

J.A. Bolaños-Curvelo

J.E. Hernández

Universidad de Oriente
Núcleo de Nueva Esparta
Escuela de Ciencias Aplicadas del Mar
Apartado 147 - Porlamar
Isla de Margarita, Venezuela

Recibido en febrero de 1999; aceptado en octubre de 2000

RESUMEN

Se estudiaron algunos aspectos reproductivos de *Mithrax forceps*, basados en 580 ejemplares (380 machos y 200 hembras) recolectados en Chacachacare, Isla de Margarita, Venezuela, de abril de 1984 a marzo de 1985 y de julio a noviembre de 1991. Durante todo el periodo de muestreo, el número de machos tendió a duplicar el de las hembras. La proporción de sexos se alejó significativamente de la relación esperada 1:1 en los meses de mayo, junio, octubre, diciembre, febrero y marzo. Los machos y las hembras comienzan a madurar a una talla de 7.15 y 11.20 mm de longitud del caparazón, respectivamente. Las tallas de madurez del 50% de la población fueron de 19.28 y 16.64 mm de longitud del caparazón para los machos y las hembras, respectivamente. La presencia de hembras ovígeras en la mayoría de los muestreos indicó que la especie se reproduce durante todo el año. La fecundidad osciló entre 34 y 4777 huevos (promedio = 1024 ± 93). La fecundidad relativa en relación a la longitud del caparazón varió entre 1.90 y 207.00 huevos/mm (promedio = 58.96 ± 4.54). La fecundidad relativa respecto al ancho del caparazón varió de 1.82 a 200.29 huevos/mm (promedio = 56.32 ± 4.37). La fecundidad relativa en relación al peso tuvo un valor promedio de 465.16 ± 36.67 y osciló entre 12.19 y 1656.07 huevos/g. La fecundidad estuvo relacionada de manera lineal y positiva con la longitud y ancho del caparazón, con el peso total y con el peso de la masa ovígera. El desarrollo embrionario fue dividido en tres fases según la coloración de la masa ovígera y las características del embrión.

Palabras clave: *Mithrax forceps*, reproducción, Majidae, Venezuela.

⁺ Dirigir correspondencia a: J.L. Palazón-Fernández, Instituto de Ciencias Marinas de Andalucía (CSIC), Polígono Río San Pedro, Apartado oficial 11510, Puerto Real, Cádiz, España. E-mail: jluis.palazon@icman.csic.es.

ABSTRACT

Some aspects of the reproductive biology of *Mithrax forceps* were studied based on 580 specimens (380 males and 200 females) collected at Chacachacare, Margarita Island, Venezuela, from April 1984 to March 1985 and from July to November 1991. During the sampling period, males outnumbered females in the catch by almost two to one. Sex ratio was different from 1:1 in May, June, October, December, February and March. Male and female crabs attained sexual maturity at a size of 7.15 and 11.20 mm carapace length, respectively. Size at maturity for 50% of the population was 19.28 and 16.64 mm carapace length for males and females, respectively. As indicated by the presence of ovigerous females during the whole sampling period, the population can reproduce continuously during the year. Fecundity estimates of ovigerous females ranged from 34 to 4777 eggs (average = 1024 ± 93). Relative fecundity was 1.90 to 207.00 (average = 58.96 ± 4.54) eggs/mm carapace length, 1.82 to 200.29 (average = 56.32 ± 4.37) eggs/mm carapace width, and 12.19 to 1656.07 eggs/g (average = 465.16 ± 36.67). Fecundity was linear and positively related to carapace length and width, total weight and ovigerous mass weight. Embryonic development was divided into three stages according to the color of the ovigerous mass and the characteristics of the embryo.

Key words: *Mithrax forceps*, reproduction, Majidae, Venezuela.

INTRODUCCIÓN

La familia Majidae comprende aproximadamente 900 especies de cangrejos que habitan en ambientes litorales someros de todos los océanos. Estos organismos son importantes como consumidores primarios y contribuyen con abundantes larvas al zooplancton (Vélez, 1978). En Venezuela han sido citadas 35 especies de májidos; sin embargo, se desconocen los aspectos biológicos básicos de la mayoría de ellas.

Mithrax forceps (A. Milne-Edwards, 1875) es un pequeño cangrejo que habita en praderas de *Thalassia*, en ambientes de cantos acumulados, arrecifes coralinos, fondos arenosos y manglares (Vélez, 1978; Corredor *et al.*, 1979). Su distribución se extiende desde Bermudas, Cabo Hatteras (Carolina del Norte), el Golfo de México y Mar Caribe, hasta Río de Janeiro (Brasil) (Williams, 1984). En la Isla de Margarita, *M. forceps* ha sido registrado en lagunas de manglar y en ambientes rocosos (Rodríguez, 1980; Hernández, 1992).

INTRODUCTION

The family Majidae comprises approximately 900 crab species that inhabit shallow coastal environments in all the oceans. These organisms are important primary consumers and contribute abundant larvae to zooplankton (Vélez, 1978). In Venezuela, 35 species of Majidae have been found; however, basic biological aspects of most of them are still not known.

Mithrax forceps (A. Milne-Edwards, 1875) is a small crab found in *Thalassia* meadows, rocky environments, coral reefs, sandy bottoms and mangroves (Vélez, 1978; Corredor *et al.*, 1979). It ranges in distribution from Bermuda, Cape Hatteras (North Carolina), the Gulf of Mexico and Caribbean Sea, to Rio de Janeiro (Brazil) (Williams, 1984). At Margarita Island, *M. forceps* has been found in mangrove lagoons and rocky environments (Rodríguez, 1980; Hernández, 1992).

Most of the studies about this species deal with its identification and distribution. However, about its biology, only few aspects of

La mayoría de los trabajos realizados sobre esta especie tratan de su identificación y distribución. Sin embargo, en relación con su biología sólo se conocen aspectos del desarrollo larval en condiciones controladas (Wilson *et al.*, 1979). La presente investigación es un aporte al conocimiento de la biología reproductiva de *M. forceps* en relación a la proporción de sexos, talla de madurez, época de reproducción, fecundidad y desarrollo embrionario.

MATERIALES Y MÉTODOS

El presente trabajo se basó en ejemplares de *M. forceps* recolectados mensualmente mediante buceo en apnea o autónomo en la zona de rocas sumergidas, a profundidades que oscilaron entre 0.5 y 2 m en la playa de Chacachacare, Isla de Margarita (fig. 1), de abril de 1984 a marzo de 1985. Entre los meses de julio y noviembre de 1991 se realizaron muestreos adicionales para complementar la información previa sobre las características de los huevos embrionados a fin de establecer una escala de desarrollo para éstos.

Las muestras fueron trasladadas al laboratorio e identificadas mediante las claves, ilustraciones y descripciones de Rathbun (1925), Rodríguez (1980) y Hernández (1992). Los ejemplares fueron separados por sexo y estadio de desarrollo (juveniles y adultos), tomando como referencias la forma del abdomen y el grado de adherencia de éste a la cavidad ventral del tórax, según el criterio empleado por Sumpton (1990) para *Charybdis natator* (Herbst, 1794) y por Fermín (1991) para *Mithrax caribbaeus* Rathbun, 1920. Fueron considerados machos juveniles aquellos ejemplares que tuvieron el abdomen en forma de *T* invertida y fuertemente adherido a la porción ventral del tórax, y machos adultos aquellos que presentaron el pleón libre (no adherido). Fueron consideradas

its larval development, under controlled conditions, are known (Wilson *et al.*, 1979). This study aims to contribute to the knowledge of the reproductive biology of *M. forceps* in relation to sex ratio, maturity size, reproductive season, fecundity and embryonic development.

MATERIALS AND METHODS

Specimens of *M. forceps* were collected monthly by free or SCUBA diving at depths between 0.5 and 2 m, in an area of submerged rocks off the beach of Chacachacare, Margarita Island (fig. 1). Sampling was conducted from April 1984 to March 1985, and some additional samples were collected from July to November 1991, in order to complement previous information on the characteristics of the embryonated eggs and establish an embryonic development scale.

Samples were transferred to the laboratory and identified using the keys, illustrations and descriptions of Rathbun (1925), Rodríguez (1980) and Hernández (1992). Specimens were separated according to sex and development stage (juveniles and adults), based on the shape of the abdomen and its adherence to the ventral cavity of the thorax, following the criteria used by Sumpton (1990) for *Charybdis natator* (Herbst, 1794) and Fermín (1991) for *Mithrax caribbaeus* Rathbun, 1920. Male specimens with an inverted *T*-shaped abdomen strongly adhered to the ventral portion of the thorax were considered juveniles, whilst those displaying a loose pleon (not adhered) were considered adults. Female specimens with a narrow pleon adhered to the sternum were considered juveniles, whereas those with an ovoid and loose pleon were considered adults.

Total weight of each specimen was determined by means of an electronic balance of 0.1g precision, and carapace length and width were measured with a vernier of 0.01 mm precision.



Figura 1. Ubicación geográfica de la zona de muestreo.
Figure 1. Location of the sampling site.

hembras juveniles aquellas con el pleón estrecho y adherido al esternón, y hembras adultas las que lo presentaron en forma ovoide y libre.

A cada ejemplar se le determinó el peso total y la longitud y ancho del caparazón, para lo cual se utilizó una balanza electrónica de 0.1g de precisión y un vernier de 0.01 mm de precisión, respectivamente.

La proporción mensual de sexos fue determinada utilizando la prueba chi-cuadrado con corrección de Yates (Steel y Torrie, 1985). Como talla mínima de madurez se consideró la longitud del caparazón del individuo adulto más pequeño de cada sexo. La talla de madurez del 50% de la población fue determinada, para cada sexo, ajustando la proporción de individuos adultos en cada intervalo de longitud a

The monthly sex ratio was determined using the chi-square test corrected by Yates (Steel and Torrie, 1985). The carapace length of the smallest adult organism of each sex was taken to be the minimum maturity size. The size at which 50% of the population attained sexual maturity was determined, for each sex, by fitting the ratio of adults in each length range to a logistic function, following the methodology described by Gaerther and Laloé (1986).

The reproductive period was established through an analysis of the monthly variation of the relative frequencies of the ovigerous females. Fecundity was determined by counting the total number of eggs in 129 ovigerous females. The abdomen of each female was detached and the eggs were

una función logística siguiendo la metodología descrita por Gaertner y Laloé (1986).

El periodo de actividad reproductiva fue establecido mediante el análisis de la variación mensual de las frecuencias relativas de hembras ovígeras. La fecundidad fue ponderada mediante el recuento del número total de huevos en 129 hembras ovadas. A cada una de ellas se les desprendió el abdomen, separándose los huevos de los pleópodos para determinar el peso de la masa ovígera, y se procedió a contar el número total de huevos, utilizando para ello una cámara de Bogorov.

Las relaciones entre la fecundidad y el largo y ancho del caparazón, el peso total y el peso de la masa ovígera fueron establecidas mediante regresión lineal (Ricker, 1973). El diámetro promedio de los huevos de cada masa ovígera fue determinado con base en una muestra de 10 huevos, los cuales fueron medidos utilizando un ocular micrométrico adaptado a un microscopio estereoscópico. Se estableció una escala práctica de madurez de los huevos embrionados de acuerdo con el grado de desarrollo del embrión, el diámetro de los huevos y la coloración de la masa ovígera, según el criterio empleado por Bolaños *et al.* (1990).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Se recolectaron 580 ejemplares de *Mithrax forceps* (380 machos y 200 hembras). En el caso de los machos, la talla fluctuó entre 6.70 y 33.15 mm de longitud del caparazón, mientras que en las hembras el valor mínimo fue de 7.35mm y el máximo de 30.25 mm de longitud del caparazón.

Proporción de sexos

En la tabla 1 se presenta la proporción sexual por mes. Ésta no se alejó de la proporción esperada 1:1 en los meses de abril, julio,

separated from the pleopods to determine the weight of the ovigerous mass; the total number of eggs was then counted, using a Bogorov chamber.

The relationships between fecundity and carapace length and width, total weight and ovigerous mass weight were established by means of linear regression (Ricker, 1973). The mean diameter of the eggs of each ovigerous mass was determined based on a sample of 10 eggs, which were measured with a micrometric ocular adapted to a stereoscopic microscope. A practical scale for the maturity of embryonated eggs was established based on the degree of development of the embryo, diameter of the eggs and color of the ovigerous mass, following the criteria used by Bolaños *et al.* (1990).

RESULTS AND DISCUSSION

A total of 580 specimens (380 males and 200 females) of *Mithrax forceps* were collected. Males ranged in size from 6.70 to 33.15mm carapace length, while females had a minimum carapace length of 7.35 mm and maximum of 30.25 mm.

Sex ratio

The monthly sex ratio found is given in table 1. In April, July, August, September, November and January, the ratio was not that different from the expected 1:1; however, the number of males captured in the rest of the months was greater than the number of females. Wenner (1972) indicated that, in marine crustaceans, a 1:1 ratio between sexes is rare and that among the apparent causes for this disproportion are: (a) a restricted nutrition, (b) one sex may be more active than the other, (c) the migration of the specimens of one sex, (d) the use of different habitats by both sexes, (e) differential mortality between sexes, and

Tabla 1. Proporción sexual de *Mithrax forceps*. * = significativo al nivel de probabilidad del 5%; ns = no significativo al nivel de probabilidad del 5%.

Table 1. Sex ratio of *Mithrax forceps*. * = significant at 5% probability level; ns = not significant at 5% probability level.

Fecha	Machos	Hembras	χ^2
1984 Abril	22	10	3.78 (ns)
Mayo	32	14	6.28 (*)
Junio	31	12	7.53 (*)
Julio	47	30	3.32 (ns)
Agosto	15	7	2.23 (ns)
Septiembre	30	16	3.67 (ns)
Octubre	50	22	10.13 (*)
Noviembre	27	24	0.08 (ns)
Diciembre	29	15	3.84 (*)
1985 Enero	27	20	0.77 (ns)
Febrero	38	16	8.17 (*)
Marzo	32	14	6.28 (*)
Total	380	200	

agosto, septiembre, noviembre y enero; sin embargo, en el resto de los meses el número de machos capturados fue superior al de las hembras. Wenner (1972) indicó que, en los crustáceos marinos, es raro encontrar una proporción 1:1 en la relación de sexos y que entre las causas de la aparente alteración de la proporción sexual pueden citarse: (a) la existencia de una nutrición restringida, (b) que un sexo sea más activo que el otro, (c) la migración de ejemplares de un sexo, (d) la utilización de diferentes hábitats por los dos sexos, (e) mortalidad diferencial entre sexos y (f) tasas de crecimiento diferentes entre los sexos durante el periodo de cuidado parental de los embriones. En el caso de *M. forceps*, es posible que las

(f) different growth rates between sexes during the period of parental care of the embryos. In the case of *M. forceps*, it is possible that females look for sheltered places to spawn or maybe they migrate to different areas. Hernández *et al.* (1992) indicated that males of *Calappa cinerea* Holthuis, 1958, outnumbered females. They reported that tropical brachyurans spawn continuously throughout the year and that females probably migrate from the catch area to spawn elsewhere, their ratio therefore decreasing. A 1:1 sex ratio has been found for other Majidae, such as *Pitho laevigata* (Milne-Edwards, 1875) and *Mithrax caribbaeus* (Fermín, 1991; Figueroa, 1993).

hembras busquen refugios al momento de desovar o simplemente puedan migrar a sitios diferentes al área de captura. Hernández *et al.* (1992) indicaron que los machos de *Calappa cinerea* Holthuis, 1958, eran más numerosos que las hembras. Estos autores opinaron que los braquiuros de distribución tropical presentan desoves sostenidos durante el año, y que existía la posibilidad de que las hembras realicen migraciones para desovar en áreas diferentes a la de captura, disminuyendo su proporción. Para otros Majidae, como *Pitho laevigata* (Milne-Edwards, 1875) y *Mithrax caribbaeus*, se ha encontrado una proporción de sexos de 1:1 (Fermín, 1991; Figueroa, 1993).

Talla de madurez sexual mínima y del 50% de la población

Las tallas mínimas de madurez encontradas para machos y hembras fueron de 7.15 y 11.20mm de longitud del caparazón, respectivamente. La talla a la cual el 50% de la población se encontró sexualmente madura fue de 19.28 mm de longitud del caparazón para los machos y 16.64 mm de longitud del caparazón para las hembras.

La talla de madurez sexual resultó ser mayor para los machos que para las hembras, lo cual concuerda con los resultados obtenidos por Donaldson *et al.* (1981) para *Chionoecetes bairdi* M.J. Rathbun, 1924; por Fermín (1991) para *Mithrax caribbaeus*; por Elnor y Beninger (1992) para *Chionoecetes opilio* O. Fabricius, 1788; y por Figueroa (1993) para *Pitho laevigata*. Esto podría ser explicado considerando los siguientes aspectos: (a) la necesidad de que el macho fuese mayor que la hembra para asirla durante la cópula (Wenner *et al.*, 1974); (b) diferentes tasas de crecimiento entre los sexos; o (c) que las hembras detengan su crecimiento luego de la muda de pubertad, tal como ha sido citado por Skinner (1985).

Minimum sexual maturity size and of 50% of the population

The minimum maturity sizes obtained for males and females were 7.15 and 11.20 mm carapace length, respectively. The size at which 50% of the population attained sexual maturity was 19.28 mm carapace length for males and 16.64 mm carapace length for females.

The size at sexual maturity was greater for males than for females, which coincides with the results obtained by Donaldson *et al.* (1981) for *Chionoecetes bairdi* M.J. Rathbun, 1924; by Fermín (1991) for *Mithrax caribbaeus*; by Elnor and Beninger (1992) for *Chionoecetes opilio* O. Fabricius, 1788; and by Figueroa (1993) for *Pitho laevigata*. This might be explained considering the following: (a) the male needs to be larger in order to hold the female while mating (Wenner *et al.*, 1974); (b) males and females have different growth rates; or (c) females slow down their growth after the puberty molting, as mentioned by Skinner (1985).

Reproductive season

The presence of ovigerous females of *M. forceps* during the whole sampling period (fig. 2) indicated that the population under study reproduces throughout the year. Squires (1973) pointed out that, in the tropics, high water temperatures generate faster development of eggs and embryos, thus spawning occurs throughout the year. A similar behavior has been reported for other majids, such as *M. caribbaeus* and *P. laevigata* found off the southern coast of Margarita Island and Cubagua Island (Fermín, 1991; Figueroa, 1993).

Época de reproducción

La presencia de hembras ovígeras de *M. forceps* durante todo el periodo de muestreo (fig. 2) indicó que la población estudiada se reproduce durante todo el año. Squires (1973) señaló que, en el trópico, las altas temperaturas del agua causan un desarrollo rápido de los huevos y embriones, de modo que los desoves se suceden a lo largo del año. Un comportamiento similar ha sido observado en otros májidos como *M. caribbaeus* y *P. laevigata* capturados en la costa sur de la Isla de Margarita e Isla de Cubagua (Fermín, 1991; Figueroa, 1993).

Fecundidad

En la tabla 2 se presentan los valores de fecundidad absoluta y relativa obtenidos para hembras con puestas en cada una de las fases en que fue dividido el desarrollo embrionario. Se encontró que el número de huevos disminuye a medida que transcurre el desarrollo embrionario ($F = 5.42$; $P < 0.05$). Según esto, se consideró que los valores de fecundidad de las hembras con huevos en la fase I representan mejor la fecundidad real de la especie. En esta fase, la fecundidad osciló entre 34 y 4777 (promedio = 1024 ± 93) huevos.

La disminución del número de huevos con el avance del desarrollo podría ser debida a diferentes causas como predación, fricción, parasitismo, degeneración de los huevos no fecundados, enfermedades o insuficientes reservas vitelinas, tal como fue señalado por Elner y Beninger (1992) para *C. opilio*.

La fecundidad relativa para las hembras en fase I respecto a los diferentes parámetros analizados se da en la tabla 2.

La fecundidad (F) estimada para la fase I estuvo relacionada con la longitud (LC) y ancho (AC) del caparazón y con el peso total

Fecundity

Absolute and relative fecundity values for females in different phases of embryonic development are given in table 2. The number of eggs decreased as the embryos developed ($F = 5.42$; $P < 0.05$), so the fecundity values for females with eggs in phase I were considered to better represent the real fecundity of the species. In this phase, fecundity ranged from 34 to 4777 (average = 1024 ± 93) eggs.

The decrease in the number of eggs as the embryos develop could be due to several causes, such as predation, friction, parasitism, degeneration of non-fertilized eggs, diseases or insufficient vitelline reserves, as pointed out by Elner and Beninger (1992) for *C. opilio*.

Relative fecundity for females in phase I, in relation to the different parameters analyzed, is shown in table 2.

The estimated fecundity (F) for phase I was related to carapace length (LC) and width (AC), and to the total and ovigerous mass weights (P and PMO) by the equations:

$$F = -3571.53 + 272.99 LC \quad r = 0.50$$

$$F = -3697.98 + 267.79 AC \quad r = 0.49$$

$$F = -169.70 + 500.62 P \quad r = 0.64$$

$$F = -81.55 + 5795.43 PMO \quad r = 0.95$$

Carapace length and width only explained a small percentage of the variation in fecundity. Therefore, these regressions, even though they are significant and explain the functional relationship among variables, are not suitable for prediction.

The variable that best explained the changes in fecundity was the ovigerous mass weight, with 90.16%, and the equation obtained could be used in future studies for prediction purposes. It is possible that other factors not studied in this work, such as age of the animals, the time elapsed between copulation and spawning and fertilization, the quantity and

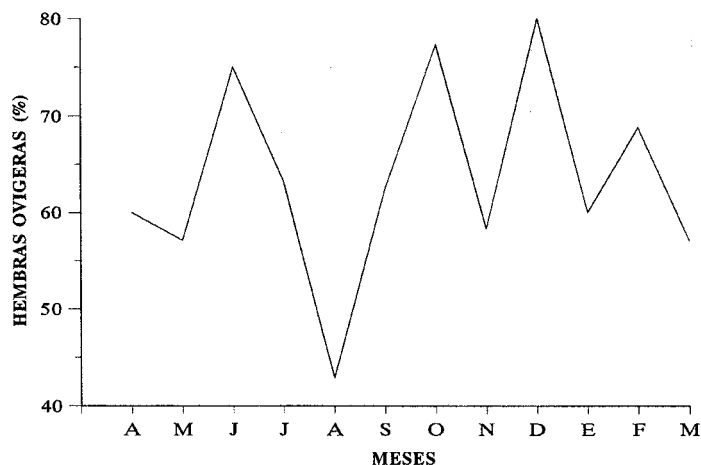


Figura 2. Variación mensual del porcentaje de hembras ovígeras de *Mithrax forceps*.
Figure 2. Monthly variation of the percentage of ovigerous females of *Mithrax forceps*.

(P) y peso de la masa ovígera (PMO) mediante las ecuaciones:

$$\begin{aligned}
 F &= -3571.53 + 272.99 LC & r &= 0.50 \\
 F &= -3697.98 + 267.79 AC & r &= 0.49 \\
 F &= -169.70 + 500.62 P & r &= 0.64 \\
 F &= -81.55 + 5795.43 PMO & r &= 0.95
 \end{aligned}$$

La longitud y ancho del caparazón sólo explicaron un pequeño porcentaje de la variabilidad en la fecundidad, por lo que estas regresiones, aunque significativas y explicativas de la relación funcional entre las variables, no son adecuadas para la predicción.

La variable que mejor explicó los cambios en la fecundidad fue el peso de la masa ovígera, con un 90.16%, y la ecuación obtenida podría ser usada en futuros estudios con fines predictivos. Es posible que otros factores no estudiados en el presente trabajo, tales como la edad de los animales, el tiempo transcurrido desde la cópula hasta la puesta y fecundación, la cantidad y calidad de los espermátóforos disponibles y si se trata de la primera puesta del periodo o no, pueden afectar a la fecundidad y

quality of the spermatophores available and whether or not it is the first spawn of the period, may affect fecundity and explain its variability better. In this respect, Elner and Beninger (1992) mentioned that variations in fecundity may be partially attributed to whether the female is spawning for the first time or not.

The fecundity observed in *M. forceps* is less than that observed in other majids from the same area, such as *M. caribbaeus* and *P. laevigata*, with fecundity values of 21988 ± 704 and 2890 ± 164 eggs, respectively (Fermín, 1991; Figueroa, 1993). The low fecundity found for this and other species of majids may be regulated by the large size of the eggs, relative to the size recorded for other brachyurans with greater fecundity, and may be compensated by a high rate of reproduction, high larval survival and short larval development. Hines (1982) reported that allometric limitations above the space available for the accumulation of vitellus in the body cavity seems to be the determining factor in the size of the spawn. Steele and Steele (1975) observed that fecundity decreases as the size of

Tabla 2. Fecundidad absoluta y relativa para hembras de *Mithrax forceps* con puestas en diferentes fases de desarrollo. MIN = valor mínimo; MAX = valor máximo; X = media; SD = desviación estándar; CV = coeficiente de variación; F = fecundidad; F/LC = fecundidad relativa respecto a la longitud del caparazón; F/AC = fecundidad relativa respecto al ancho del caparazón; F/P = fecundidad relativa respecto al peso.
Table 2. Absolute and relative fecundity for *Mithrax forceps* females in different phases of embryonic development. MIN = minimum value; MAX = maximum value; X = mean; SD = standard deviation; CV = coefficient of variation; F = fecundity; F/LC = relative fecundity in relation to carapace length; F/AC = relative fecundity in relation to carapace width; F/P = relative fecundity in relation to weight.

	Fase	MIN	MAX	X	SD	CV
F	I	34.00	4777.00	1023.72	92.76	76.35
	II	63.00	2034.00	677.77	125.11	86.52
	III	27.00	2109.00	577.77	91.60	88.27
F/LC	I	1.90	207.00	58.96	4.54	64.81
	II	4.30	117.06	39.18	6.97	83.39
	III	2.41	154.39	36.07	5.83	90.06
F/AC	I	1.82	200.29	56.32	4.37	63.35
	II	4.08	110.56	37.54	6.65	83.04
	III	2.28	145.57	34.45	5.52	89.14
F/P	I	12.19	1656.07	465.16	36.67	60.56
	II	71.36	1492.50	346.56	83.32	104.80
	III	19.78	1819.64	319.80	71.92	114.68

explicar mejor su variabilidad. A este respecto, Elnor y Beninger (1992) mencionaron que las variaciones en la fecundidad pueden ser parcialmente atribuidas al hecho de que la hembra esté o no realizando su primera puesta.

La fecundidad observada en *M. forceps* resultó inferior a la observada en otros májidos de la zona como *M. caribbaeus* y *P. laevigata*, cuyas fecundidades fueron, en promedio, de 21988 ± 704 y 2890 ± 164 huevos, respectivamente (Fermín, 1991; Figueroa, 1993). La baja fecundidad observada en ésta y otras especies de májidos podría estar regulada por el gran tamaño de los huevos en relación con los

the eggs increases, and that larger eggs produce larger-sized juveniles, with greater possibilities of survival.

Maturation scale of the embryonated eggs

The embryonic development was divided into three phases, according to the color of the ovigerous mass and to the presence and degree of development of structures such as chromatophores, ocular spots, compound eyes, abdomen and appendages (table 3). All the eggs from the same ovigerous mass were in the same phase of development.

Tabla 3. Escala de maduración de los huevos embrionados de *Mithrax forceps*.
Table 3. Scale of maturation of the embryonated eggs of *Mithrax forceps*.

Fase	Características
I (inicial)	<p>En esta fase se incluyen los estadios de mórula, blástula y gástrula. Se caracteriza por un cambio de coloración de los huevos desde el amarillo hasta el naranja, adquiriendo finalmente una tonalidad rojiza. Los embriones no presentan cromatóforos ni manchas oculares. El diámetro de los huevos osciló entre 529.47 y 713.91 μm, con un promedio de $581.72 \pm 5.62 \mu\text{m}$.</p> <p><i>This phase includes morula, blastula and gastrula stages. Eggs change in color from yellow to orange and finally acquire a reddish tone. Embryos without chromatophores or ocular spots. Diameter of the eggs ranged from 529.47 to 713.91 μm, with an average of $581.72 \pm 5.62 \mu\text{m}$.</i></p>
II (organogénesis)	<p>En esta fase, el color rojo se intensifica, quedando vestigios del color naranja en el interior del huevo. En lo que será la región cefalotorácica se observa una masa de color rojo oscuro, en la cual aparecen los esbozos de los ojos y los apéndices. La región del abdomen se observa como una línea punteada formada por pequeños grupos de melanóforos. A medida que avanza el desarrollo, los caracteres del embrión comienzan a definirse; se pueden observar los ojos y los artejos de los apéndices y el abdomen. El diámetro de los huevos osciló entre 557.2 y 635.1 μm, con un promedio de $592.07 \pm 7.04 \mu\text{m}$.</p> <p><i>Red color intensifies, with traces of orange in the egg's interior. A dark, red-colored mass is evident in the future cephalothorax region, in which traces of the eyes and appendages appear. The abdomen region appears as a dotted line composed of small groups of melanophores. As the embryo develops, its characteristics become clearer; the eyes, the knuckles of the appendages and the abdomen become evident. Diameter of the eggs ranged from 557.2 to 635.1 μm, with an average of $592.07 \pm 7.04 \mu\text{m}$.</i></p>
III (final)	<p>El interior del huevo es translúcido, de color marrón-grisáceo. Los ojos compuestos, sésiles, de color oscuro, están bien definidos. Los apéndices cefálicos y algunos torácicos están bien definidos y se observa el latir del corazón. El diámetro de los huevos tuvo un valor mínimo de 514 μm y un máximo de 690.8 μm, con un valor promedio de $608.982 \pm 8.58 \mu\text{m}$. Al romper los huevos se observa una prezoa.</p> <p><i>The inside of the egg is translucent, grayish-brown in color. The compound eyes, sessile and dark-colored, are well defined. The cephalic and some thoracic appendages are well defined and heart beats are observed. Diameter of the eggs ranged from 514 to 690.8 μm, with an average of $608.982 \pm 8.58 \mu\text{m}$. A prezoa is observed when the eggs are broken.</i></p>

observados en otros braquiuros, con mayor fecundidad, y podría estar compensada por una elevada tasa de reproducción, una alta supervivencia de las larvas y un desarrollo larval corto. Hines (1982) señaló que las limitaciones alométricas sobre el espacio disponible para la acumulación de vitelo en la cavidad del cuerpo parece ser el principal determinante sobre el tamaño de la puesta. Steele y Steele (1975) observaron que la fecundidad disminuye con el aumento del tamaño de los huevos y que los huevos de mayor tamaño producen juveniles de mayor tamaño y con mayor posibilidad de sobrevivir.

Escala de maduración de los huevos embrionados

El desarrollo embrionario fue dividido en tres fases, según la coloración en la masa ovígera y la presencia y grado de desarrollo de ciertas estructuras, tales como cromatóforos, manchas oculares, ojos compuestos, abdomen y apéndices (tabla 3). Todos los huevos de una misma masa ovígera se encontraban en la misma fase de desarrollo.

Se observó que el diámetro de los huevos aumenta con el desarrollo ($F = 4.23$; $P < 0.05$). Esto podría deberse a lo indicado por Wear (1974), quien opinó que en los decápodos ocurre un aumento en el tamaño de los huevos durante la incubación debido a la absorción de agua por ósmosis.

Los cambios observados en la coloración de las masas ovígeras de *M. forceps* durante el desarrollo (tabla 3) coinciden con lo observado por Ros *et al.* (1981) para *Mennipe mercenaria* (Say, 1818), por Tunberg y Crewell (1988) y De Sousa *et al.* (1988) para *Mithrax spinosissimus* (Lamarck, 1818) y por Fermín (1991) para *M. caribbaeus*. Warner (1977) indicó que, en los crustáceos, el color de los huevos cambia a medida que el vitelo es utilizado y el contorno del embrión comienza a ser

An increase in egg diameter was observed parallel to the development ($F = 4.23$; $P < 0.05$). This may be due to that indicated by Wear (1974) for decapods, who reported that an increase in the size of the eggs occurs during incubation due to the osmotic absorption of water.

The changes in color observed for the ovigerous masses of *M. forceps* as they developed (table 3) coincide with that found by Ros *et al.* (1981) for *Mennipe mercenaria* (Say, 1818), by Turnberg and Crewell (1988) and De Sousa *et al.* (1988) for *Mithrax spinosissimus* (Lamarck, 1818), and by Fermín (1991) for *M. caribbaeus*. Warner (1977) mentioned that, in crustaceans, the color of the egg changes as the vitellus is consumed and the outline of the embryo becomes visible. The eyes and pigment spots appear first, followed by the outline of the abdomen and the cephalothorax.

ACKNOWLEDGEMENTS

We thank everybody who helped to make this work possible and, in particular, Gonzalo Hernández G. for reviewing the manuscript and Julián Vázquez for his help with the collection of the specimens. This work was partially financed by the Consejo de Investigaciones of the Universidad de Oriente.

English translation by Manuel Gardea.

visible. Los ojos y las manchas de pigmentos aparecen primero, seguido por el contorno del abdomen y del cefalotórax.

AGRADECIMIENTOS

Deseamos expresar nuestro agradecimiento a todas aquellas personas que hicieron posible la culminación de este trabajo, especialmente a Gonzalo Hernández G. por la revisión del manuscrito y a Julián Vásquez por su ayuda en la recolección de los ejemplares. Este trabajo fue financiado parcialmente por el Consejo de Investigaciones de la Universidad de Oriente.

REFERENCIAS

- Bolaños, J., Palazón, J.L y Hernández, J.E. (1990). Algunos aspectos reproductivos de *Pitho leavigata* (Milne Edwards) (Crustacea: Brachyura: Majidae) colectados en la playa de Boca del Río, Isla de Margarita, Venezuela. Acta Cient. Venezolana, 41 (Supl. 1): 383.
- Corredor, L., Criales, M.M., Palacios, J., Sánchez, H. y Werding, B. (1979). Decápodos colectados en las islas del Rosario. An. Inst. Inv. Mar. Punta de Betín, (11): 31–34.
- De Sousa, F., De Chial, M. y Arauz, M. (1988). Estudio de factibilidad de la centolla *Mithrax spinosissimus* (Lamarck), en acuarios de circuito cerrado con agua del Caribe y del Pacífico de Panamá. Scientia (Panamá), 3(1): 49–60.
- Donaldson, W., Cooney, R.T. and Hilsinger, J. (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.
- Elnor, R.W. and Beninger, P.G. (1992). The reproductive biology of snow crab, *Chionoecetes opilio*: A synthesis of recent contributions. Am. Zool., 32: 524–533.
- Fermín, G. (1991). Morfometría y fecundidad de *Mithrax caribbaeus* Rathbun, 1920 (Brachyura, Majidae) de la Isla de Cubagua, Estado Nueva Esparta. Tesis de licenciatura, Universidad de Oriente, Venezuela, 72 pp.
- Figueroa, S.M. (1993). Fecundidad y morfometría de *Pitho laevigata* (Milne Edwards, 1875) (Brachyura, Majidae) en la Playa de Boca del Río, Isla de Margarita. Trab. Ascenso. Universidad de Oriente, Venezuela, 51 pp.
- Gaertner, D. y Laloé, F. (1986). Etude biométrique de la taille à première maturité sexuelle de *Geryon maritae* Manning et Holthuis, 1981 du Sénégal. Oceanol. Acta, 9(4): 479–487.
- Hernández, G. (1992). Crustáceos decápodos bentónicos de la Laguna de Las Marites, Isla de Margarita. Tesis de maestría, Universidad de Oriente, Venezuela, 227 pp.
- Hernández, G., Palazón, J., Hernández, J.E. y Bolaños, J.A. (1992). Morfometría de *Calappa cinerea* Holthuis, 1958 (Crustacea: Decapoda: Calappidae) de la costa sur de Macanao, Isla de Margarita. II. Congreso Científico, Universidad de Oriente, Venezuela, pp. 118–119.
- Hines, A. (1982). Allometric constraints and variables of reproductive effort in brachyuran crabs. Mar. Biol., 69(3): 309–320.
- Rathbun, M.J. (1925). The spider crabs of America. Bull. US Nat. Mus., 129: 1–613.
- Ricker, W. (1973). Linear regressions in fishery research. J. Fish. Res. Board Can., 30(3): 409–434.
- Rodríguez, G. (1980). Los Crustáceos Decápodos de Venezuela. Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas, Caracas, Venezuela, 494 pp.
- Ros, R.M., Pérez, D. y Menocal, R. (1981). Ciclo de ovulación del cangrejo moro *Mennipe mercenaria* (Say, 1818). Rev. Cub. Inv. Pesq., 6(1): 1–29.
- Skinner, D. (1985). Molting and regeneration. In: D. Bliss and L. Mantel (eds.), The Biology of Crustacea. Vol. 9. Integument, Pigments and Hormonal Processes. Academic Press, pp.43–146.
- Squires, H.J. (1973). El potencial reproductor en los crustáceos decápodos. Bol. Mus. Mar., 5: 3–7.
- Steel, R. y Torrie, J. (1985). Bioestadística: Principios y Procedimientos. 2da ed. McGraw-Hill Latinoamericana, Bogotá, Colombia, 622 pp.
- Steele, D.H. and Steele, V.J. (1975). Egg size and duration of embryonic development in Crustacea. Int. Revue ges. Hydrobiol., 60(5): 711–715.

- Sumpton, W. (1990). Morphometric growth and fisheries biology of the crab *Charybdis natator* (Herbst) in Moreton Bay, Australia (Decapoda, Brachyura). *Crustaceana*, 59(2): 113–120.
- Tunberg, B.G. and Crewell, R.L. (1988). Early growth and mortality of the Caribbean king crab *Mithrax spinosissimus* reared in the laboratory. *Mar. Biol.*, 98: 337–343.
- Vélez, F.M. (1978). Reporte sobre algunas especies de Majidae (Crustacea: Brachyura) para la costa Atlántica colombiana. *An. Inst. Inv. Mar. Punta de Betín*, 10: 69–80.
- Warner, G. (1977). *The Biology of Crab*. Elek Science, UK, 202 pp.
- Wear, R.G. (1974). Incubation in British Decapoda Crustacea, and the effects of temperature on the rate and success of embryonic development. *J.Mar. Biol. Assoc. UK*, 54(3): 745–762.
- Wenner, A. (1972). Sex ratio as a function of size in marine Crustacea. *Am. Nat.*, 106(949): 321–350.
- Wenner, A., Fusaro, C. and Oaten, A. (1974). Size at onset of sexual maturity and growth rate in crustacean populations. *Can. J. Zool.*, 52(9): 1095–1106.
- Williams, A.B. (1984). *Shrimps, Lobsters and Crabs of the Atlantic Coast of the Eastern United States, Maine to Florida*. Smithsonian Inst. Press, 550 pp.
- Wilson, K.A., Scotto, L.E. and Gore, R. (1979). Studies on decapod Crustacea from the Indian River region of Florida. XIII. Larval development under laboratory conditions of the spider crab *Mithrax forceps* (A. Milne Edwards, 1875) (Brachyura: Majidae). *Proc. Biol. Soc. Wash.*, 92(2): 307–327.