



Latin American Journal of Aquatic Research

E-ISSN: 0718-560X

lajar@ucv.cl

Pontificia Universidad Católica de Valparaíso  
Chile

Goldstein, Merari; Dupré, Enrique

Sistema reproductivo de hembras y machos en *Cancer setosus* (Molina, 1782) (Decapoda, Brachyura)

Latin American Journal of Aquatic Research, vol. 38, núm. 2, julio, 2010, pp. 274-280

Pontificia Universidad Católica de Valparaíso

Valparaíso, Chile

Disponible en: <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=175015266013>

- Cómo citar el artículo
- Número completo
- Más información del artículo
- Página de la revista en redalyc.org

redalyc.org

Sistema de Información Científica

Red de Revistas Científicas de América Latina, el Caribe, España y Portugal

Proyecto académico sin fines de lucro, desarrollado bajo la iniciativa de acceso abierto

### Short Communication

## Sistema reproductivo de hembras y machos en *Cancer setosus* (Molina, 1782) (Decapoda, Brachyura)

Merari Goldstein<sup>1</sup> & Enrique Dupré<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Universidad Católica del Norte, Facultad de Ciencias del Mar. Casilla 117, Coquimbo, Chile

**RESUMEN.** Las hembras del género *Cancer* presentan una espermateca cuya conexión con el ovario puede ser dorsal o ventral, dependiendo de la especie. La espermateca es una estructura especializada para la recepción de los espermatozoides los cuales son colocados por el macho durante la cópula. El objetivo de este estudio es la descripción y medición de las estructuras reproductivas de ambos sexos en la jaiba peluda *Cancer setosus*. Las hembras presentan un par de ovarios de conformación tipo H, siendo los lóbulos anteriores 2,4 veces más largos que los lóbulos posteriores. La espermateca es de paredes no extensibles y presentó una conexión de tipo ventral con el oviducto, lo que indica una fecundación interna para esta especie. El 64% de las hembras estudiadas presentó un par de tapones espermáticos: En los machos el primer par de pleópodos es tubular con su extremo distal aguzado y/o abierto formando un doblez. El segundo par de pleópodos termina en una estructura en forma de embudo con 12 prolongaciones laterales. Los testículos pares tienen un color blanquecino, y convergen en un vaso deferente, en el cual se puede distinguir tres zonas: una proximal, media y posterior. Cada uno de estos tiene un rol en la elaboración de los espermatozoides y la producción de líquido seminal.

**Palabras clave:** jaiba, sistema reproductivo, espermateca, espermatozoides, fecundación interna, vaso deferente, *Cancer setosus*, Chile.

## The reproductive system of females and males in *Cancer setosus* (Molina, 1782) (Decapoda, Brachyura)

**ABSTRACT.** Females of the genus *Cancer* have a spermathecae whose connection with the ovary can be dorsal or ventral, depending on the species. The spermathecae is a structure specialized in receiving the spermatophores released by the male during mating. This study aims to describe and measure the reproductive structures of both sexes in the crab *C. setosus*. Females have a pair of ovaries in an H-type conformation; the anterior lobes are 2.4 times longer than the posterior lobes. The spermathecae has walls that are not extensible and a ventral-type connection with the oviduct, which indicates internal fertilization for this species. Sixty-four percent (64%) of the studied females presented a couple of spermatophore blockages. In males, the first pair of pleopods is tubular, with the distal tips pointed and/or open, forming a fold. The second pair of pleopods ends in a funnel structure with 12 side extensions. The two testes are whitish in color and converge in a vas deferens (VD) that has three zones: proximal, middle, and posterior. Each of these plays a role in the elaboration of the spermatophores and seminal fluid production.

**Keywords:** crab, reproductive system, spermathecae, spermatophore, internal fertilization, vas deferens, *Cancer setosus*, Chile.

---

Corresponding author: Enrique Dupré (edupre@ucn.cl)

Los Brachyura presentan una variedad considerable de morfologías en cuanto al sistema reproductivo tanto en hembras como machos. Las hembras poseen un receptáculo seminal o espermateca derivada del oviducto y cuyo origen puede ser ecto-mesodermal o

ectodermal. Este órgano permite el almacenaje de los espermatozoides producidos y transferidos por el macho durante la cópula (Hartnoll, 1968). Este órgano difiere según el género al cual pertenece la especie (Bauer, 1986). Para el género *Cancer* este órgano es

de tipo ecto-mesodermal. Diesel (1991) dividió las espermatecas en dos tipos morfológicos según el tipo de unión con el ovario, pudiendo ser esta conexión dorsal o ventral, dependiendo de la especie. La espermateca permite la recepción de espermatozoides de varios machos, los cuales pueden permanecer largos periodos de tiempo en este receptáculo, siendo lo más común la mezcla de espermatozoides. El receptáculo seminal o espermateca en los Brachyura avanzados se presenta como una prolongación del conducto genital desde la base del ovario y presenta cuatro regiones: 1) una corta región conectada al ovario, el oviducto; 2) una porción alargada en la cual se almacenan los espermatozoides, el receptáculo seminal propiamente tal; 3) la porción conectada al esternito, la vagina; y que se abre en 4) la abertura genital o gonoporo (Harnoll, 1968; López *et al.*, 1999). Sin embargo, López *et al.* (1999) muestran que los receptáculos seminales (uno en cada ovario) tienen forma de saco con dos zonas diferentes, el saco que permite el almacenamiento de los espermatozoides presenta una forma ovalada y se encuentra conectado al ovario y al conducto que desemboca en el gonoporo, llamado vagina. Esta vagina se abre para la fecundación de los ovocitos maduros (Diesel, 1991; Krol *et al.*, 1992; López *et al.*, 1999). La parte dorsal de la espermateca es altamente distensible, ya que consta de tejido conjuntivo flexible y epitelio glandular, pudiendo contener una gran cantidad de espermatozoides, este patrón está presente en varios cangrejos y cangrejos paguros (Adiyodi & Subramoniam, 1983; Diesel, 1989; Doi *et al.*, 2007). Aunque existen variados estudios del sistema reproductivo y su función en hembras no se han realizado estudios en cuanto a las dimensiones de los órganos especialmente de las espermatecas y sus órganos relacionados.

En especies con fecundación interna, la competición de los espermatozoides para fecundar los ovocitos, es efectiva siempre que la hembra: 1) conserve los espermatozoides, 2) reciba espermatozoides de varios machos, y 3) que los espermatozoides conservados sean utilizados durante la fecundación (Parker, 1970). Este tapón espermático se ubica dentro del conducto que va entre la espermateca y el gonoporo y consiste en secreciones de alta densidad que bloquean los oviductos o vaginas y los gonoporos de las hembras para evitar que esta se aparee con otro macho. Sin embargo, los machos pueden inyectar espermatozoides a más de una hembra o prevenir el desplazamiento de los espermatozoides (Parker, 1970). Diesel (1991) y Krol *et al.* (1992) postulan dos posibles mecanismos para la formación de un tapón espermático: que el macho los produzca para evitar

que sus espermatozoides sea desplazados; y el otro señala que el plasma seminal inyectado por el macho es forzado por la hembra para ser desplazado hacia la vagina, formando así el tapón espermático.

Los machos presentan una forma básica en cuanto a los órganos reproductivos internos; un par de testículos, con sus respectivos vasos deferentes los cuales se dividen en tres porciones distinguibles: el conducto anterior o proximal al testículo, donde se forman los espermatozoides; el conducto medio, que es empleado en el almacenaje y maduración de los espermatozoides y el vaso deferente posterior, donde se almacena el líquido en que están embebidos los espermatozoides; la parte final del vaso deferente posterior da paso al conducto eyaculador, que desemboca en una papila genital pequeña ubicada en la coxa del quinto par de pereópodos (Bauer & Martin, 1991). La transferencia de espermatozoides se realiza mediante los dos primeros pares de pleópodos, los cuales son unirramios presentando sólo el endopodito. La estructura de estos apéndices modificados varía según la especie. En el grupo de los Cáncridos el primer par de endopoditos es tubular y su extremo distal aguzado; mientras que el segundo par de endopoditos es tubular de textura lisa y su extremo distal se abre en finas terminaciones cuya morfología depende de cada especie (Bauer & Martin, 1991; Harrison, 1992). Se ha observado que la morfología de los gonopodos es específica para cada especie así como su función durante la cópula pudiendo considerarse como un carácter taxonómico importante (Chambers *et al.*, 1980; Martin & Abele, 1986). El objetivo de este estudio es la descripción y medición de las estructuras reproductivas tanto en hembras como machos de *Cancer setosus*.

Entre junio y julio de 2008 se colectaron en la bahía La Herradura (29°58'S-71°22'W), Chile, mediante buceo apnea, 25 hembras y cinco machos de *Cancer setosus*, cuyo ancho cefalotorácico varió entre 100,2 y 140,5 mm (prom.  $127 \pm 11$  mm) en las hembras y entre 136 y 157 mm (prom.  $145 \pm 9,6$  mm) en los machos. Se ubicaron separadamente por sexo en cuatro estanques de 60 L con agua de mar microfiltrada, aeración constante y alimentados con anchoveta día por medio hasta el día de su disección. Previamente a las disecciones, los ejemplares fueron colocados en un refrigerador a 5°C durante 1,5 h.

Para describir el sistema reproductivo, se realizaron cortes sagitales y transversales a través del organismo completo y en otros ejemplares se les extrajo la región dorsal del caparazón para mostrar *in situ* cada uno de los órganos constituyentes del sistema reproductivo y la relación entre ellos, especialmente la relación ovario-espermateca. Luego

se extrajeron todos los órganos internos no relacionados con el sistema reproductor, conservando los ovarios y la espermateca en sus respectivas posiciones para ser fotografiados con una cámara digital de 7,1 megapíxeles. Posteriormente, se extrajeron los ovarios y espermatecas para ser analizados y medidos con el programa Image Pro-Plus. Para la descripción del sistema reproductivo de los machos, se procedió de la misma manera que las hembras.

Se determinó que el sistema reproductor de las hembras está conformado básicamente por dos ovarios, cada uno de los cuales continúa con un oviducto o vagina. Entre la unión del ovario y el oviducto, se ubica una espermateca. El oviducto o vagina desemboca al exterior en el gonoporo. Los ovarios se encuentran ubicados en la parte dorsal del cefalotórax, entre el hepatopáncreas y el exoesqueleto presentando una conformación de tipo H. El tamaño de los ovarios depende de la edad y condición reproductiva de la hembra. Los lóbulos anteriores cuando están completamente maduros son 2,4 veces más largos que los lóbulos posteriores y se curvan siguiendo el borde anterior y lateral del caparazón (Figs. 1a y 1f). La conexión de ambos ovarios se halla por encima de la zona donde se ubican las espermatecas y por debajo del corazón (Figs. 1a-1b). La espermateca, de color blanquecino, tiene la forma de un saco ovalado con paredes no extensibles; tienen un longitud de  $23,3 \pm 3,4$  mm, ancho de  $13,2 \pm 2,8$  mm y alto de  $4,5 \pm 1,5$  mm (Figs. 1e-1g); se conecta ventralmente con el ovario en la zona comprendida entre la unión de ambas gónadas y su lóbulo posterior (Fig. 1f). La unión al ovario tiene un diámetro de  $2,8 \pm 0,9$  mm y la unión a la vagina u oviducto, un diámetro de  $11 \pm 0,97$  mm (Fig. 1g). La vagina posee una longitud de  $14,2 \pm 3,5$  mm y desemboca en el gonoporo que se abre al exterior en el esternito del sexto segmento torácico y cuyo diámetro promedio es  $11 \pm 0,97$  mm (Figs. 1c-1g). El 64% de las hembras maduras estudiadas (periodo junio-julio), presentaron en la parte inferior de la vagina un tapón vaginal visible formado por paquetes espermáticos que cierran la abertura genital. Sólo el 25% de estas hembras estaban desovadas de acuerdo a la coloración pálida y menor turgencia de los ovarios (Fig. 1d).

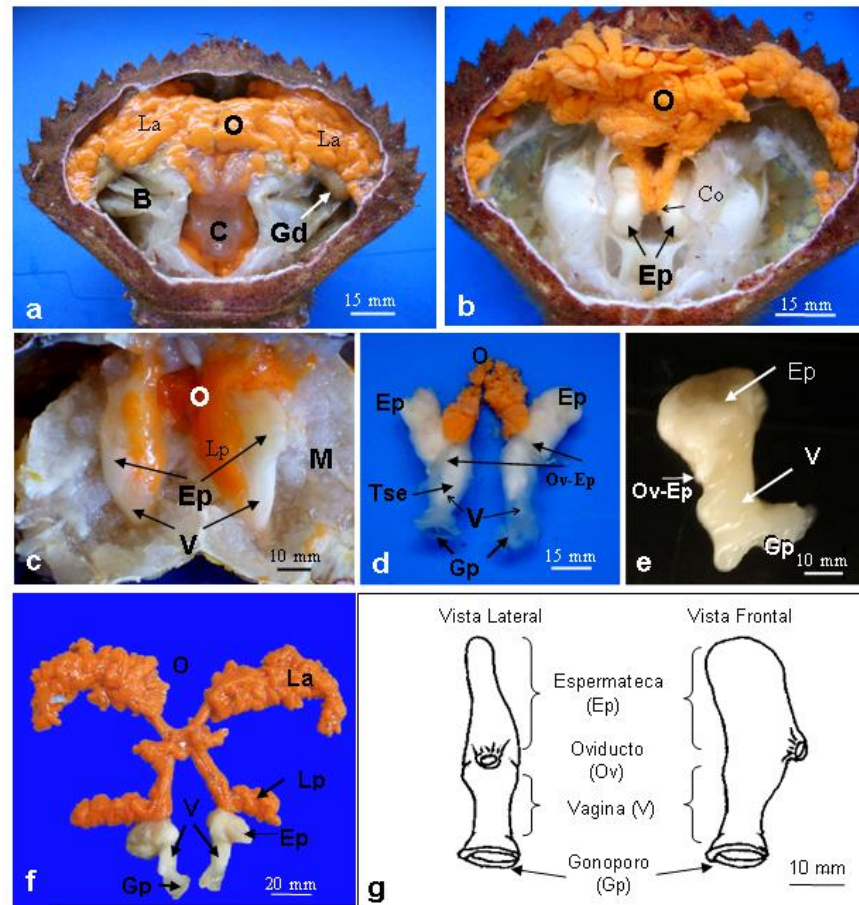
El sistema reproductivo de los machos (Fig. 2) está conformado por un par de testículos blanquecinos con un diámetro de  $0,44 \pm 0,1$  mm, ubicados en la región dorsal del cefalotórax, entre el hepatopáncreas y el caparazón, conteniendo gran cantidad de túbulos seminíferos finamente enrollados que convergen en un único vaso deferente (VD) para cada testículo. El VD en su porción proximal al testículo tiene un diámetro

de  $1,42 \pm 0,36$  mm y está muy enrollado; la porción media del VD está levemente enrollada, es más grueso que la porción anterior y tiene un diámetro mayor de  $2,27 \pm 0,6$  mm. La porción proximal al gonoporo o VD posterior es recta y posee un diámetro de  $3,93 \pm 0,49$  mm y termina en el gonoporo ubicado en la coxa del quinto pereopodo, la cual coincide con la base de los primeros apéndices copuladores (Fig. 2b).

Observaciones realizadas con el microscopio de luz, mostraron que en la porción distal del VD, próximo al gonoporo, presenta una secreción de líquido seminal o matriz espermatofórica, así como también los espermatozoides los cuales están formados completamente y que en esta zona son almacenados hasta el momento del apareamiento (Fig. 2c).

El sistema reproductivo de las hembras presenta una conexión característica entre espermateca y el ovario, la cual permite determinar el tipo de fecundación de la especie (Bauer & Martin, 1991). De acuerdo con estos autores la conexión ventral de la espermateca con el oviducto en *C. setosus* sería un indicativo de que la fecundación es interna. Esta conexión también ha sido descrita para Calappidae (*Calappa granulata*), Geryonidae (*Paragalea longicrura*), Leucosiidae (*Ilia nucleus*), Parthenopidae (*Parthenope angulifrons*), Parathelphusidae (*Parathelphusa hydrodromous*), Corystidae (*Corystes cassivelanus*), Ocypodidae (*Uca lactea murai*), *Pisa armada*, *Pisa tetraodon*, *Inachus dorsettensis*, *Inachus phalangium*, *I. communissimus*, *Hyas araneus*, *H. coarctatus*, *Chionoecetes opilio*, *Maja squinado* y *Macropodia rostrata* las cuales tienen fecundación interna (Bauer & Martin, 1991). Austad (1984) observó que en hembras con este tipo de conexión los ovocitos son liberados a través del oviducto, desde la parte ventral de la espermateca donde se encuentran los espermatozoides ocurriendo así la fecundación. Luego los ovocitos ya fecundados son liberados a través de la "vagina" hacia el abdomen de la hembra (Jensen *et al.*, 1996). Aun cuando existe una amplia literatura sobre la descripción de la anatomía de los órganos reproductivos, no se ha encontrado reportes sobre mediciones de estos órganos, siendo este trabajo uno de los primeros en presentar una descripción y medición desde el diámetro de los gonoporos hasta la conexión de la espermateca con los ovarios para *C. setosus*.

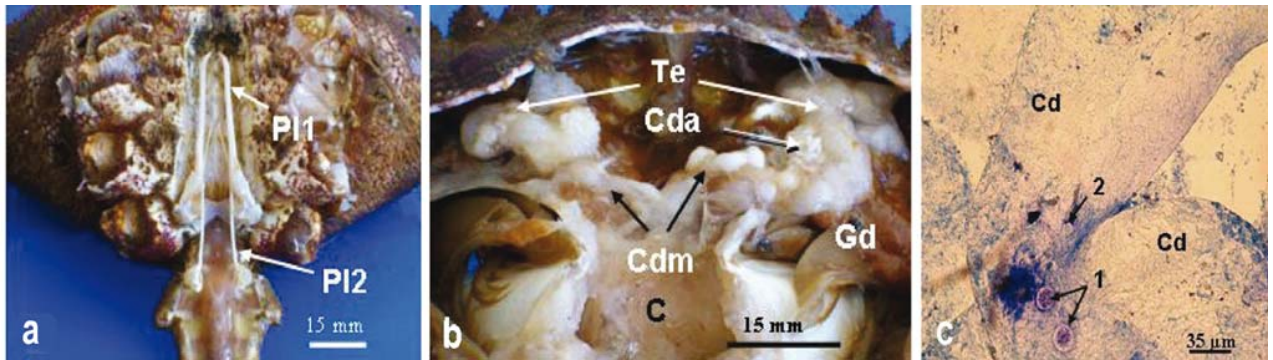
Las hembras de *C. setosus* mantienen los espermatozoides viables al interior de la espermateca, lo cual permitiría la fecundación de los ovocitos después de un largo periodo de tiempo desde que los espermatozoides fueron depositados en la hembra (dato no publicado). Estos espermatozoides almacenados provenientes de uno o más machos, podrían



**Figura 1.** Estructuras internas del aparato reproductor de hembras maduras de *Cancer setosus*. a) vista dorsal del cefalotórax donde se observan los lóbulos anteriores (La) de los ovarios (O), las branquias (B), el corazón (C) y la glándula digestiva (Gd); b) vista dorsal del cefalotórax; se extrajo el corazón para mostrar la ubicación de las espermatecas o receptáculos seminales (Ep) y su conexión (Co) al ovario (O); c) vista posterior de la vagina (V) que une el gonoporo con las espermatecas (Ep) cuya base se une al lóbulo posterior (Lp) del ovario (O); lateralmente se observa la musculatura de los pereiópodos; d) Estructura aislada del aparato reproductor donde se observa, el gonoporo (Gp), la vagina (V) unida al ovario (O) y a la espermateca (Ep), la unión ovario-espermateca (Ov-Ep); dentro de la vagina se observa el tapón espermático (Tse); e) muestra la vagina (V) y receptáculo seminal o espermateca (Ep) repleta de paquetes espermáticos (Sp); se extrajo el tapón espermático desde la vagina; f) aparato reproductor aislado, se observan los lóbulos anteriores (La) y posteriores (Lp) de los ovarios (Ov); también se aprecia claramente la unión entre ambos ovarios, la espermateca o receptáculo seminal (Ep); la vagina (V) y el gonoporo (Gp); y g) esquema en vista lateral y frontal de la vagina (V), la espermateca (Ep), el oviducto que la une al ovario (Ov) y el gonoporo (Gp).

**Figure 1.** Structures of the reproductive system of females crab *Cancer setosus*. a) Dorsal view of mature female cephalothorax; the anterior lobes (La) of the ovaries (O), the branchias (B), the heart (C) and the digestive gland (Gd) are observed; b) Dorsal view of cephalothorax; the heart was removed to show the spermathecae or seminal receptacle (Ep) and the connection (Co) to the ovary (O); c) Posterior view of vagina (V), the gonopore (Gp) and spermathecae (Ep) which join to the posterior lobe (Lp) of the ovaries (O); laterally the pereopod's musculature (M) is showed; d) Isolated structures of reproductive system which the gonopore (Gp), the vagina or gonoduct (V) joined to the ovary and spermathecae and the ovary-spermathecae union are showed; a spermathecal plug (Tse) inside of the vagina is observed, e) The vagina (V), seminal receptacle or spermathecae (Ep) plenty of spermatozoa is showed; the spermathecal plug was removed; f) Reproductive system isolated; the anterior (La) and posterior (Lp) lobes of the ovary (O) are showed; also the union of both ovaries is appreciated clearly; the seminal receptacle (Ep); the vagina (V) and the gonopore (Gp); and g) Schematic diagram in frontal and lateral view of the vagina (V), the spermathecae (Ep), the oviduct (OV) and gonopore (Gp).





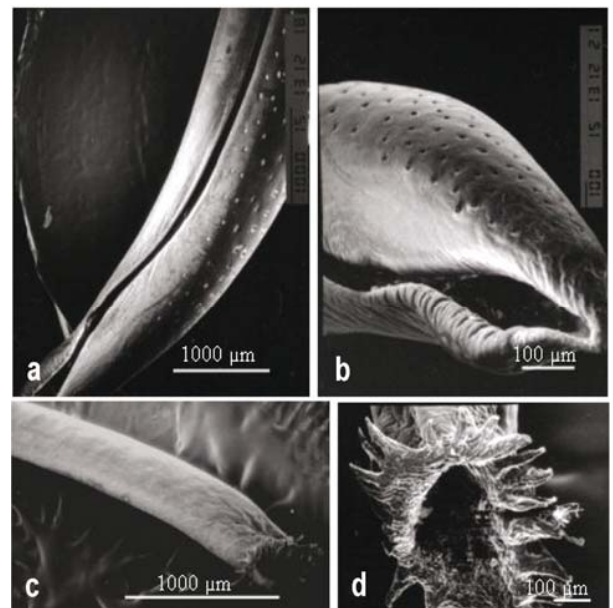
**Figura 2.** Estructuras del aparato reproductor del macho de *Cancer setosus*. a) vista ventral del macho, donde se observan los apéndices copuladores los cuales corresponden al primer (PI1) y segundo pleópodos, b) vista dorsal del aparato reproductor de en su posición normal dentro del cefalotórax; se observan los testículos (Te), los vasos o conductos deferentes anterior (Cda) y medio (Cdm), y corazón (C) glándula digestiva derecha (Gd), c) segmento distal del vaso deferente (Cd). Se observa la presencia de espermatóforos formados (1) y en formación (2) embebidos en una matriz acelular.

**Figure 2.** Structures of the male reproductive system of the crab *Cancer setosus*. a) ventral view showed the copulatory appendages, which correspond to first (PI1) and the second (PI2) pleopods, b) dorsal view of the inside of the cephalothorax. Testicles (Te), vas deferens (Cda), middle vas deferens (Cdm), heart (C) and digestive glands (Gd), c) distal vas deferens (Cd). The presence of formed (1) and non formed spermatophores (2) contained in acellular matrix are observed.

fecundar ovocitos de más de un desove lo cual ha sido descrito en especies de Majidae (Krol *et al.*, 1992). Esto resulta, ciertamente, beneficioso debido a la baja probabilidad de encontrar un macho reproductivamente maduro en el mismo periodo que la hembra (Bauer & Martin, 1991).

Esta hipótesis podría ser avalada por los datos determinados en el presente estudio. Se observó la presencia de un tapón espermático en el 64% de las hembras maduras estudiadas, dentro de las cuales el 75% de estas hembras aún no habían desovado. La presencia de tapones espermáticos es uno de los métodos para asegurar el éxito en la fecundación como lo describen Krol *et al.* (1992). Este tapón puede prevenir el desplazamiento de los espermatozoides o impedir nuevas cópulas.

En el caso de los machos en *C. setosus* se ha observado que los vasos deferentes pueden ser distinguidos en varias porciones, donde cada uno desempeña un papel en la elaboración de los espermatóforos y de la producción de líquido seminal, lo cual es avalado por los estudios histológicos anteriores divulgados para el género (Spalding, 1942; Cronin, 1947; Matthews, 1953; Ryan, 1967; El-Sherief, 1988). El presente estudio permite complementar dicha información, realizando mediciones de los diámetros, tanto de los testículos como de las tres secciones identificadas en los vasos deferentes.



**Figura 3.** Primer y segundos pleópodos vistos con microscopía electrónica de barrido. a) vista lateral del primer pleópodo, b) extremo distal del primer pleópodo, c) vista lateral del segundo pleópodo, d) extremo distal del segundo pleópodo.

**Figure 3.** Scanning electron microscopy of the first and second pleopods. a) lateral view of the first pleopod, b) distal end of the first pleopod, c) lateral view of the second pleopod, d) distal end of the second pleopod.

En *C. setosus* al igual que todos los Cáncridos, el primer par de pleópodos se ha transformado en gonopodos (Figs. 2a y 3) los cuales presentan una forma tubular alargada robusta (Figs. 3a-3b), lo que indica que actúa como un ducto para el traspaso de fluidos seminales hacia la espermateca de la hembra durante la cópula, mientras el segundo par de gonopodos (Fig. 3c) son delgados y su función no es tan evidente. Esto también se observó en otras especies del género *Cancer* (Carvacho, 1989; Squires, 1990). En cuanto a la longitud de los gonopodos, el segundo par es de mayor longitud  $39,1 \pm 3,7$  mm, mientras que el primer par es de  $33,84 \pm 2,85$  mm, pudiendo alcanzar la espermateca de la hembra durante la cópula, este estudio concuerda con lo observado por Moriyasu *et al.* (2002) para *Cancer borealis*. Sin embargo, en májidos y cangrejos portúnidos, el segundo gonopodo es de menor tamaño que el primero (Ryan, 1967; Disel, 1989).

#### AGRADECIMIENTOS

El presente estudio fue financiado mediante el proyecto FONDEF D 05-I-10246 otorgado al profesor Enrique Dupré.

#### REFERENCIAS

- Austad, S. 1984. Evolution of sperm priority patterns in spiders. En: R.L. Smith (ed.). Sperm competition and the evolution of animal mating systems. Academic Press, New York, pp. 223-249.
- Adiyodi, R. & T. Subramoniam. 1983. Arthropoda-crustacea. En: K.G. Adiyodi & R.G. Adiyodi (eds.). Reproductive biology of invertebrates: oogenesis, oviposition and oosorption. John Wiley & Sons, London, 1: 443-495.
- Bauer, R. 1986. Phylogenetic trends in sperm transfer and storage complexity in decapod crustaceans. J. Crust. Biol., 6(3): 313-325.
- Bauer, R.T. & J.W. Martin. 1991. Crustacean sexual biology. Columbia University Press, New York, 351 pp.
- Carvacho, A. 1989. *Cancer johngarthi* and *Cancer porteri* (Bell) (Crustacea, Decapoda): comparisons and hypothesis. Proc. Biol. Soc. Wash., 103: 613-619.
- Chambers, C., J. Payne & M. Kennedy. 1980. Geographic variation in the first pleopod of the form I male dwarf crayfish, *Cambarellus puer* Hobbs (Decapoda, Cambaridae). Crustaceana, 38: 169-177.
- Cronin, L. 1947. Anatomy and histology of the male reproductive system of *Callinectes sapidus* Rathbun. J. Morphol., 81: 209-240.
- Disel, R. 1989. Structure and function of the reproductive system of the symbiotic spider crab *Inachus phalangium* (Decapoda: Majidae): Observations on sperm transfer, sperm storage, and spawning. J. Crust. Biol., 9: 266-277.
- Diesel, R. 1991. Sperm competition and the evolution of mating behavior in Brachyura, with special reference to spider crabs (Decapoda, Majidae). En: R.T. Bauer & J.W. Martin (eds.). Crustacean sexual biology. Columbia University Press, New York. pp. 145-160.
- Doi, W., T. Lwin, M. Yokota, C. Strüssmann & S. Watanabe. 2007. Maturity and reproduction of gonoplacid crab *Carcinoplax vestita* (Decapoda, Brachyura) in Tokyo Bay. Fish. Sci., 73(2): 331-340.
- El-Sherief, S. 1988. Histochemical study of the secretions of the male reproductive system of *Portunus pelagicus* (L.) (Crustacea-Brachyura). Folia Morph., 1(36): 95-106.
- Harrison, F. 1992. Microscopic anatomy of invertebrates. Wiley-Liss, New York, 459 pp.
- Hartnoll, R. 1968. Morphology of the genital ducts in female crabs. J. Linn. Soc. Zool. London, 47: 279-300.
- Jensen, P., J. Orensanz & D. Armstrong. 1996. Structure of the female reproductive tract in the Dungeness crab (*Cancer magister*) and implications for the mating system. Biol. Bull., 190: 336-349.
- Krol, R., W. Hawkings & R. Overstreet. 1992. Reproductive components. En: F. Harrison & A.G. Humes (eds.). Microscopy and anatomy of invertebrates. Decapod Crustacean. Wiley-Liss, New York, pp. 295-340.
- López-Greco, L., G. López, & E. Rodríguez. 1999. Morphology of spermathecae in the estuarine crab *Chasmagnathus granulata* Dana, 1851 (Grapsidae, Sesarinae). J. Zool. Lond., 249: 490-493.
- Matthews, D. 1953. The development of the pedunculate spermatophore of a hermit crab, *Dardanus asper* (De Haam). Pac. Sci., 7: 255-266.
- Martin, J. & L. Abele. 1986. Notes on male pleopod morphology in the brachyuran crab family Panopeidae Ortmann, 1893, *sensu* Guinot (1978) (Decapoda). Crustaceana, 50: 182-198.
- Moriyasu, M., K. Benhalima, D. Duggan, P. Lawton & D. Robichaud. 2002. Reproductive biology of male jonah crab, *Cancer borealis* Stimpson, 1859 (Decapoda, Cancridae) on the Scotian shelf, northwestern Atlantic. Crustaceana, 75(7): 891-913.
- Parker, G. 1970. Sperm competition and its evolutionary consequences in the insects. Biol. Rev. Camb. Philos. Soc., 45: 525-568.

Ryan, E. 1967. Structure and function of the reproductive system of the crab, *Portunus sanguinolentus* (Herbst) (Brachyura: Portunidae). I. The male system. Proc. Symp. Crust., Mar. Biol. Assoc. India., 2: 506-521.

Spalding, J. 1942. The nature and formation of the spermatophore and sperm plug in *Carcinus maenas*. Quart. J. Microscop. Sci., 83: 399-422.

Squires, H. 1990. Decapod crustacea of the Atlantic coast of Canada. Can. Bull. Fish. Aquat. Sci., 221: 1-532.

*Received: 10 August 2009; Accepted: 20 April 2010*