

DESARROLLO LARVAL Y ALGUNOS
FACTORES QUE AFECTAN EL CICLO DE
VIDA DEL CAMARON DE RIO
MACROBRACHIUM HETEROCHIRUS
WIEGMANN, 1836 DECAPODA-PALAEEMONIDAE
BAJO CONDICIONES DE LABORATORIO
EN PUERTO RICO

CARLOS ANTONIO CHING MORALES

U. P. R.

SEPT. 1982

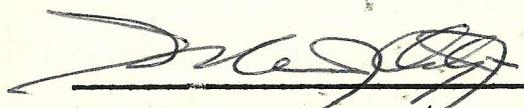
Esta tesis ha sido aceptada por la facultad del :

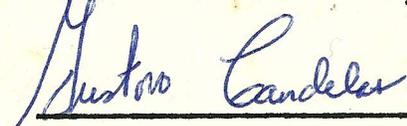
DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA
FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES
UNIVERSIDAD DE PUERTO RICO
RECINTO DE RIO PIEDRAS

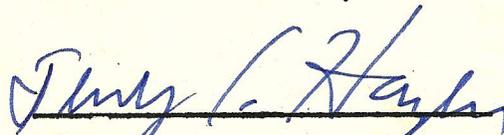
como requisito parcial para obtener el grado de

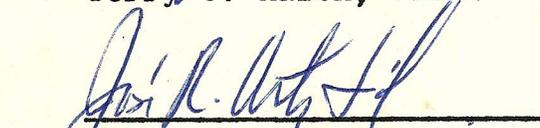
MAESTRIA EN CIENCIAS EN BIOLOGIA

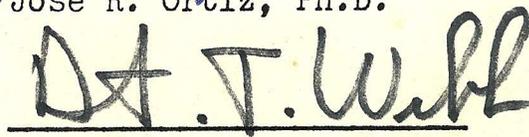
Comité de Tesis :


Consejero
Manuel J. Vélez Jr., Ph.D.


Gustavo Candelas, Ph.D.


Terry C. Hazen, Ph.D.


José R. Ortiz, Ph.D.


David Webb, Ph.D.

DESARROLLO LARVAL Y ALGUNOS FACTORES QUE AFECTAN EL
CICLO DE VIDA DEL CAMARON DE RIO MACROBRACHIUM
HETEROCHIRUS (WIEGMANN, 1836) (DECAPODA-PALAEEMONIDAE)
BAJO CONDICIONES DE LABORATORIO EN PUERTO RICO

por

Carlos Antonio Ching Morales

Una tesis sometida al Departamento de Biología
FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES
UNIVERSIDAD DE PUERTO RICO
RECINTO DE RIO PIEDRAS

como requisito parcial para obtener
el grado de

MAESTRIA EN CIENCIAS EN BIOLOGIA

Septiembre, 1982

Río Piedras, Puerto Rico

A mis padres Alejandro Ching y Albertina Morales

AGRADECIMIENTO

El presente trabajo de tesis no hubiese sido posible sin la guía e inspiración que me proporcionó mi consejero académico y profesor, el Dr. Manuel J. Vélez Jr., no sólo en el aspecto científico sino, también, en el plano personal.

Deseo agradecer a los miembros de mi comité de tesis, Dr. Gustavo Candelas, Dr. Terry C. Hazen, Dr. José R. Ortíz y Dr. David Webb por su ayuda y consejería durante el proceso de investigación y escritura de la presente tesis. De igual manera, al Dr. Daniel Brune por proporcionarme parte del equipo para la medición del oxígeno disuelto.

El trabajo fotográfico y parte del trabajo de laboratorio fue posible gracias a la ayuda del Sr. Fernando B. Corrada y la Srta. Norma López. El Sr. Luis Carambot, y el Sr. Víctor Morales me brindaron gran ayuda en el trabajo de campo. Al Sr. Rubén Rodríguez y al Sr. Gerardo Z. Vázquez quiero agradecerles su ayuda en el trabajo de laboratorio. Finalmente, quiero agradecer a la Srta. Emilia Medina y a la Sra. Gertrudis Cruz Rodríguez y familia por su ayuda tanto en el trabajo de campo como en el de laboratorio.

TABLA DE CONTENIDO

	Página
INTRODUCCION	1
MATERIALES Y METODOS	
1. Areas de muestreo	4
2. Colección de <u>Macrobrachium heterochirus</u>	4
3. Apareamiento	5
4. Estudio de Hembras Grávidas	6
5. Descripción de las Etapas Larvales	6
6. Estudio de Supervivencia de Larvas	7
7. Estudio de Dietas para las Larvas	7
8. Estudio Sobre el Consumo de Oxígeno	9
9. Pruebas estadísticas	10
RESULTADOS	
1. Comportamiento de Apareamiento en la especie....	11
2. Período de Incubación en las Hembras Grávidas...	12
3. Número de Huevos en las Hembras Grávidas y su Relación con la Longitud Total y la Longitud de Carapacho	13
4. Frecuencia de Hembras Grávidas con Relación a la Elevación Sobre el Nivel del Mar	14
5. Descripción de las Etapas Larvales	15
6. Supervivencia de las Larvas de la Especie	33
7. Larvas y su Supervivencia con Dietas Experimentales	34
8. Consumo de Oxígeno Disuelto en la Especie	36
DISCUSION	38
SUMARIO Y CONCLUSIONES	51
LITERATURA CITADA	53

LISTA DE TABLAS

	Página
1. Período de incubación en hembras grávidas de <u>Macrobrachium heterochirus</u> a diferentes salinidades	59
2. Relación entre la longitud total y el número de huevos en hembras grávidas de la especie	60
3. Relación entre la longitud de carapacho y el número de huevos en hembras grávidas de la especie	61
4. Frecuencia de hembras de la especie en diferentes elevaciones sobre el nivel del mar	62
5. Consumo de oxígeno disuelto en la especie	63
6. Promedios de consumo de oxígeno disuelto en la especie	64
7. Análisis de varianza bifactorial (ANOVA) para salinidad y sexo en el consumo de oxígeno disuelto de la especie	65
8. Comparación de crecimiento larval entre especies de <u>Macrobrachium</u>	66
9. Comparación de crecimiento larval entre especies de <u>Macrobrachium</u> existentes en Puerto Rico	67
10. Comparación de crecimiento larval entre especies de <u>Macrobrachium</u> no existentes en Puerto Rico	68

LISTA DE FIGURAS

	Página
1. <u>Macrobrachium heterochirus</u> , macho adulto	69
2. Sistema e instrumentos utilizados en la determinación de oxígeno de la especie	70
3. Regresión que muestra la relación linear directa entre el número de huevos por desove y la longitud total en hembras grávidas de la especie.....	71
4. Regresión que muestra la relación linear directa entre el número de huevos por desove y la longitud de carapacho en hembras grávidas de la especie	72
5. Histograma que indica la distribución de hembras de la especie a diferentes elevaciones sobre el nivel del mar	73
6. Primera etapa larval de la especie	74
7. Apéndices de la primera etapa larval de la especie	75
8. Segunda etapa larval de la especie	76
9. Apéndices de la segunda etapa larval de la especie	77
10. Telson y urópodos de la tercera etapa larval de la especie	78
11. Apéndices de la tercera etapa larval de la especie	79
12. Cuarta etapa larval de la especie	80
13. Apéndices de la cuarta etapa larval de la especie	81

LISTA DE FIGURAS (continuación)

	Página
14. Apéndices de la quinta etapa larval de la especie	82
15. Sexta etapa larval de la especie	83
16. Apéndices de la sexta etapa larval de la especie	84
17. Apéndices de la séptima etapa larval de la especie	85
18. Octava etapa larval de la especie	86
19. Apéndices de la octava etapa larval de la especie	87
20. Etapa post-larval de la especie	88
21. Apéndices de la etapa post-larval de la especie	89
22. Etapa juvenil de la especie	90
23. Apéndices de la etapa juvenil de la especie	91
24. Efecto de la salinidad en la supervivencia y muda de larvas de la especie	92
25. Efecto de dietas en la supervivencia y muda de larvas de la especie	93
26. Consumo de oxígeno disuelto de la especie en agua dulce	94
27. Consumo de oxígeno disuelto de la especie a la salinidad de 10 ppt.	95
28. Consumo de oxígeno disuelto de la especie a la salinidad de 17.5 ppt.	96
29. Consumo de oxígeno disuelto de la especie a la salinidad de 25 ppt.	97

LISTA DE FIGURAS (continuación)

	Página
30. Consumo de oxígeno disuelto de la especie a la salinidad de 35 ppt.	98
31. Distribución de la especie en las Américas	99
32. Diagrama hipotético ilustrando el mecanismo que usan las larvas de <u>Macrobrachium</u> spp. para mantenerse a una salinidad óptima en el estuario	100

RESUMEN

DESARROLLO LARVAL Y ALGUNOS FACTORES QUE AFECTAN EL CICLO DE VIDA DEL CAMARON DE RIO MACROBRACHIUM HETEROCHIRUS (WIEGMANN; 1836) (DECAPODA-PALAEEMONIDAE) BAJO CONDICIONES DE LABORATORIO EN PUERTO RICO

Tesis de Maestría en Ciencias

Autor : Carlos Antonio Ching Morales

Consejero de Tesis : Dr. Manuel J. Vélez Jr.

En el presente estudio se investigó a la especie Macrobrachium heterochirus, determinándose su comportamiento durante el apareamiento; a su vez se encontró que el período de incubación en las hembras grávidas fluctúa entre los 14 y 19 días. Por otro lado, estas hembras grávidas se concentran entre los 2 y los 100 metros sobre el nivel del mar. También existe una correlación positiva (0.87) entre la longitud de las hembras y el número de huevos que producen por desove.

El desarrollo post-embriónico de esta especie consta de ocho etapas larvales y una post-larval, después de lo cual las post-larvas pasan a ser juveniles. El desarrollo larval completo requiere de una salinidad óptima de 17.5 ppt, y dietas de tipo animal, tales como Artemia salina, músculo de pescado y protozoarios, las cuales deben ser

suplementadas con una dieta vegetal que en este caso fue el alga unicelular Chlorella.

Finalmente se midió el consumo de oxígeno disuelto en juveniles, hembras grávidas, no-grávidas y machos a cinco salinidades experimentales : 0 ppt., 10 ppt., 17.5 ppt., 25 ppt. y 35 ppt., encontrándose que no hubo diferencia significativa ($p > .01$) en el consumo de oxígeno disuelto por gramo de peso, por litro de agua, por hora entre estos grupos de la especie; más, sí hay una diferencia en este consumo a diferentes salinidades, la cual es altamente significativa ($p < .00001$), indicándonos que a mayor salinidad mayor es el consumo de oxígeno, debiéndose mayormente a factores de osmoregulación.

INTRODUCCION

Las especies de camarones del género Macrobrachium se caracterizan por habitar las regiones tropicales, donde desde hace muchos años se pescan para la alimentación.

La investigación en este género ha sido intensa en las dos últimas décadas, debido principalmente a que ha adquirido importancia en la acuicultura como posible grupo para la explotación comercial. A nivel mundial, se conocen más de cien especies de Macrobrachium de las cuales 28 se encuentran en el continente americano (Holthuis, 1952; Hobbs et al., 1977; Genofre & Lobao, 1978). La mayor parte del conocimiento taxonómico y ecológico de estas especies en este continente se debe al valioso estudio de Holthuis (1952) con la revisión de la familia Palaemonidae en las Américas. En cuanto a la primera descripción del ciclo de vida y el cultivo artificial en las especies de este género, fue Ling (1969 a,b) quien lo logró con Macrobrachium rosenbergii en Malasia; desde este estudio son varios los investigadores que han estudiado estos aspectos en ésta y otras especies del género en todo el mundo, especialmente en el continente asiático y en los Estados Unidos.

En las Antillas se han realizado importantes estudios en la taxonomía, ecología y distribución de Macrobrachium spp. (Chace & Hobbs, 1969; Chace, 1972); por otro lado, en Barbados, el estudio del ciclo de vida de M. carcinus (Lewis & Ward, 1965; Lewis et al., 1966) marca el inicio de este tipo de investigación en la región del Caribe; lo siguió el de Choudhury (1970, 1971 a, b y c) en M. carcinus

y M. acanthurus; posteriormente se hace un estudio similar con M. faustinum en Jamaica (Hunte, 1980 a,b).

Uno de los primeros estudios con Macrobrachium spp. en Puerto Rico fue hecho por Schmitt (1935) reportando las especies M. acanthurus, M. jamaicense (actualmente M. carcinus) y M. olfersii (actualmente M. faustinum). Vélez (1967) hace una lista de los decápodos terrestres y fluviales de Puerto Rico e incluye cuatro de las cinco especies de Macrobrachium que se conocen en la actualidad, las cuales fueron M. acanthurus, M. carcinus, M. faustinum y M. heterochirus. Posteriormente, se logra cultivar artificialmente cuatro especies de Macrobrachium en Aguada, Puerto Rico (Maynard et al. 1974), dos de éstas, M. americanum y M. rosenbergii se introdujeron a la isla para realizar cruces con las especies locales M. acanthurus y M. carcinus. Los estudios posteriores de este género en Puerto Rico se concentran en su ecología. Villamil (1976) realiza estudios ecológicos de los camarones en la parte alta del río Espíritu Santo en El Verde. Canals (1977) reporta la quinta especie del género que se conoce actualmente como M. crenulatum y, además, hace estudios de su biología en El Verde. Santiago (1979) realiza uno de los últimos estudios de camarones en Puerto Rico, reportando datos importantes sobre la ecología de Macrobrachium spp.

Macrobrachium heterochirus, la especie del presente estudio, se ha estudiado muy poco; Chace & Hobbs (1969) la encontraron restringida a las áreas de corriente rápida y pequeñas cascadas, compartiendo este habitat con los camarones del género Atya; en este mismo estudio en la isla Dominica se reporta su ausencia sobre los 762 m. En un habitat similar en Puerto Rico, se encontró a esta especie en el río Espíritu Santo (Villamil, 1976; Canals,

1979) y en los ríos Yauco y Río Grande de Arecibo (Santiago, 1979). En estos trabajos se describe a M. heterochirus como un nadador rápido, moviéndose con velocidad a favor o en contra de la corriente.

La presente investigación de tesis tiene como propósito el estudiar varios aspectos de la biología de Macrobrachium heterochirus, siendo el énfasis principal su reproducción y la descripción del desarrollo post-embriónico o larval; más los factores que afectan al mismo, tales como, la salinidad, el oxígeno, la temperatura y las dietas.

MATERIALES Y METODOS

1) Areas de Muestreo

Los camarones utilizados en el presente estudio fueron recolectados en los ríos Mameyes, Limones y Guayanés (del este de Puerto Rico). El área de muestreo en el río Mameyes (Luquillo) fue entre los $18^{\circ}23'$ y $18^{\circ}21'$ latitud norte, y entre los $65^{\circ}45'$ y los $65^{\circ}46'$ longitud oeste, a una altura de 5 m. sobre el nivel del mar; esta área en el río Mameyes se caracteriza por una corriente rápida, fondo pedregoso y caudal abundante. En el río Limones (Yabucoa) se capturaron la mayoría de los camarones que fueron utilizados en el presente estudio, de un área entre los $18^{\circ}5'$ y $18^{\circ}6'$ latitud norte, y entre los $65^{\circ}56'$ y los $65^{\circ}54'$ longitud oeste, a una altura de 25 m. sobre el nivel del mar; esta área en el río Limones se caracteriza por una corriente rápida, fondo barroso y poco caudal. La tercera área de muestreo fue en el río Guayanes (Yabucoa) entre los $18^{\circ}3'$ y los $18^{\circ}4'$ latitud norte, y entre los $65^{\circ}52'$ y los $65^{\circ}53'$; esta área se caracteriza por una corriente lenta, fondo barroso y abundante caudal.

2) Colección de Macrobrachium heterochirus

Para la colección de estos camarones se usaron varios métodos de captura, desde diferentes tipos de redes para invertebrados hasta colección a mano. Principalmente fueron usados la atarraya y el naso o red con aro. Cuando se usó la atarraya se esparcían por el río trozos pequeños de coco quemado y alimento para pollos (marca Purina); luego de unos 15 a 20 minutos se tiraba la atarraya y se capturaban los camarones de diferentes especies reteniéndose sólo los pertenecientes a la especie Macrobrachium heterochirus y los

de otras especies eran devueltos al río; el reconocimiento de la especie se hizo basada en la descripción hecha por Chace y Hobbs (1969) de esta especie en la Isla Dominica del mar Caribe (Figura 1). El naso o red con aro metálico se utilizó de dos formas, una fue soltando la red en la corriente por varios minutos con una carnada de coco quemado dentro de ella y luego se recogía ésta con los camarones adentro. La otra forma de recolección fue colocando una red con aro metálico de un metro de diámetro al final de una quebrada angosta, luego se procedía a sacudir piedras y plantas en la quebrada, consiguiéndose de esta manera que los camarones avanzasen hacia la red para su captura, cabe anotar que este fue el método más efectivo para conseguir la especie del presente estudio.

Los recipientes en los cuales se trajeron los camarones al laboratorio se mantuvieron bajo aereación constante provista por un compresor de aire portatil. Una vez en el laboratorio se separaron los animales por orden de tamaño, o sea, en unos acuarios los juveniles, en otros adultos jóvenes, y en otros adultos de tamaño máximo. Se colocaron un promedio de diez camarones por acuario de 50 cm. de largo por 25 cm. de ancho por 30 cm. de alto llenos hasta un volumen de 30 litros de agua dulce. Cada acuario estaba provisto de un filtro de agua y de aereación constante provista por un compresor de aire. No se hizo intento para controlar pH.

3) Apareamiento

Del promedio de diez especímenes por acuario la predominancia fue de hembras, aunque no se apuntaron los datos exactos sobre la proporción de hembras a machos. Cuando un macho protegía a una hembra que acababa de muda era indicio de que el pre-apareamiento había comenzado y el apareamiento

per se ocurriría en las próximas horas. Se tomaron datos sobre este comportamiento de apareamiento, el cual ocurrió a través de todo el estudio.

4) Estudio de Hembras Grávidas

Las hembras grávidas se colocaron individualmente en botellas de boca ancha con dos litros de agua dulce (0 ppt.), salobre (10.0 ppt.) o salada (17.5 ppt.), bajo aereación constante. La salinidad se determinó usando un salinómetro YSI modelo 33 o un refractómetro Bausch and Lomb Abbe 3L. Para obtener las salinidades experimentales se diluyó agua de mar con agua dulce hasta obtener dichas salinidades de acuerdo a proporciones obtenidas previamente con el refractómetro usando estándares de cloruro de sodio.

Luego del período de incubación en las hembras grávidas, las larvas eran liberadas, entonces se procedió a separar la hembra de las larvas; las larvas, a su vez, se transfirieron mediante succión por pipetas o goteros a botellas de boca ancha con un litro de agua dulce (0 ppt.), o salobre (10 ppt., 17.5 ppt., 25 ppt.), o salada (35 ppt.), filtrada a través de un filtro Millipore de una porosidad de .22 μm .

Para el conteo de huevos en las hembras grávidas preservadas en alcohol se separaron los huevos de los pleópodos con una aguja de disección y pinzas, roceándolos con alcohol en el proceso. Este conteo se llevó a cabo bajo el microscopio de disección, usando un contador manual Uchida o una calculadora TI-55 (Texas Instruments) cuando el conteo fue por grupos de cincuenta y cien.

5) Descripción de las Etapas Larvales

Luego de que la primera etapa larval ha sido liberada por la madre, ésta pasa a la segunda etapa larval después de

una muda y así sucesivamente ocurre para todas las etapas larvales subsiguientes.

Las medidas y los dibujos de las larvas se hicieron utilizando un microproyector Ken-a-vision modelo Tech A-1; la larva se colocaba sobre una laminilla de depresión con una o dos gotas de agua y la imagen de la larva se proyectaba sobre el papel colocando en la parte inferior; luego se procede a calcar la imagen completa o las partes deseadas con la ayuda de diferentes tipos de objetivos (6.5, 10 y 16 mm.) en el proyector. La disección de apéndices en las larvas se llevó a cabo utilizando agujas de disección y pinzas bajo el microscopio compuesto o de disección. El dibujo de la mayoría de los apéndices se hizo utilizando un micrómetro ocular adaptado a un microscopio compuesto. Las observaciones de los cromatóforos se hicieron en larvas muertas con formalina al 4%.

6) Estudio de la Supervivencia de Larvas

Este estudio tuvo como finalidad estudiar la supervivencia de las larvas a diferentes salinidades y sin alimento; las salinidades escogidas fueron: 0 ppt., 10 ppt., 17.5 ppt., 25 ppt. y 35 ppt. Se transfirieron 40 larvas recién nacidas a botellas de boca ancha con un litro de la salinidad experimental y se les sometió a una aereación constante. Diariamente se contaban las larvas vivas y muertas, luego se transferían las larvas vivas a botellas de boca ancha con agua filtrada de la misma salinidad y volumen de la que estuvieron anteriormente.

7) Estudio de Dietas para las Larvas

Para el presente estudio se utilizaron cuatro tipos de dietas a la salinidad experimental de 17.5 ppt., la cual

probó ser la óptima para el desarrollo larval de Macrobrachium heterochirus. Las dietas fueron: nauplios o larvas del crustáceo-anostráco Artemia salina, músculo del pez bacalao (Gadus sp.), cultivos de protozoarios y el alga verde Chlorella.

A) Nauplios de Artemia salina: Los huevos de este crustáceo eran puestos en agua de mar en una camaronera especial fabricada por la San Francisco Bay Brine Shrimp Co. Pasado un día se obtenían 15 ml. de agua con nauplios recién nacidos (repartidos en 5 ml., tres veces al día) y se transferían a las botellas con las larvas de Macrobrachium heterochirus utilizando pipetas o goteros.

B) Preparación de Pescado Molido: La carne de Bacalao (Gadus sp.) se cortó en pequeños trozos y después se lavó varias veces con agua para remover la materia soluble. Luego de molerse el pescado, se hacen pequeñas bolas de éste y se guardan en el congelador. Cuando están solidamente congeladas se raspan contra una malla de colador de acero inoxidable; las partículas finas producidas se suspenden libremente en agua; una fuerza manual centrípeta se aplica en el agua usando una varilla de vidrio y, como resultado, todas las partículas de pescado se agregan en el centro del recipiente con las partículas más grandes y pesadas en el interior, rodeadas por partículas más pequeñas (cuanto más pequeñas las partículas son, más alejadas estarán del centro); las capas de partículas de pescado de diferentes tamaños son separadas utilizando un gotero y se guardan en el congelador hasta cuando se necesiten. Las partículas más pequeñas se utilizaron para las primeras etapas larvales y las grandes para las etapas larvales más avanzadas.

Del agua con partículas suspendidas de pescado se utilizaron 5 ml., tres veces al día para la alimentación de las

larvas, lo cual equivalía a 8.6 mg. de peso seco.

C) Cultivo de Protozoarios : Se obtuvo agua en botellas de boca ancha con capacidad para más o menos un litro del área de muestreo en los ríos donde fueron recolectados los camarones; al agua de las botellas se le añadieron algunas algas, plantas acuáticas y materia vegetal muerta del mismo sitio donde se obtuvo la muestra; y, cuando fue posible, se obtuvo algún sedimento de la superficie del fondo del río. Después de una semana estos cultivos eran lo suficientemente ricos en protozoarios como para usarlos de alimento para las larvas.

D) Cultivo de Chlorella : Esta alga fotosintética unicelular fue cultivada en un medio de nutrientes llamado Algagro (Carolina Biological Supplies-Burlington N.C.), bajo luz fluorescente constante (Plant light F 40 PL) y, en algunos casos usando un agitador.

Las larvas fueron alimentadas con 5 ml. de Chlorella tres veces al día, o sea, un total de 15 ml. por día, con un promedio de 423,000 a 520,000 células por mililitro. La determinación de número de células por mililitro se hizo en un Coulter Counter. Las larvas siempre fueron alimentadas con la concentración más alta de Chlorella.

8) Estudio Sobre el Consumo de Oxígeno

Para este estudio se utilizaron juveniles, hembras grávidas, hembras no-grávidas y machos adultos. Se hicieron cinco medidas de consumo de oxígeno por cada salinidad experimental de 0 ppt., 10 ppt., 17.5 ppt., 25 ppt. y 35 ppt.

Cada medición se realizó colocando el espécimen en una botella de cuello angosto de un litro de capacidad, llena en su totalidad del agua experimental. Dentro de la botella iba

colocada una barra magnética, la cual jugaba el papel de rotador al ponerse la botella sobre un Rotador Magnético Cole Palmer modelo 4810; esta rotación era necesaria para que la concentración de oxígeno fuera uniforme en toda la botella durante la determinación de éste. Además se rodeó la barra magnética con una malla metálica de dos centímetros de ancho, dejándose espacio alrededor de la malla para que sea utilizado por el camarón (Figura 2). Luego que se puso el camarón dentro de la botella se colocó el sensor del medidor de oxígeno en el cuello de la botella; el medidor de oxígeno YSI modelo 57, a su vez, estuvo conectado a un grafómetro Cole-Palmer del cual se obtenía una gráfica que indicaba constantemente el consumo de oxígeno (Figura 2). Pasado el tiempo de la medición se sacaba el camarón para pesarlo en una balanza Ohaus 750 S y se medía con una regla métrica. Posteriormente el camarón era devuelto a su respectivo acuario. Durante toda la experimentación de esta investigación de tesis la temperatura varió de 25°C a 28°C.

9) Pruebas Estadísticas

Las correlaciones y las desviaciones estándar del presente estudio se hicieron con la calculadora TI-55 (Texas Instruments). El análisis de varianza bifactorial (ANOVA) se hizo en una computadora IBM - 370/148 (Programada por Hazen en base a Zar, 1974). Todas las probabilidades menores a 0.01 fueron consideradas significativas.

RESULTADOS

1) Comportamiento durante el Apareamiento
de la Especie

Cuando un macho protegía a una hembra que acababa de mudar era indicio de que el apareamiento ocurriría en las próximas horas. Generalmente esta protección por parte del macho se debe a que la hembra inmediatamente después de la muda tiene un exoesqueleto muy blando y otras hembras tienden a atacarla para arrancarle sus extremidades y luego comerse las. Este comportamiento agresivo se observó cuando ocurría la muda pre-apareamiento de una hembra sin la protección del macho, pues esta hembra era agredida por otras hembras hasta quedar casi sin pereiópodos en algunos casos.

El exoesqueleto recién mudado por la hembra era devorado por el macho mientras la hembra estaba bajo su protección. Luego de unas dos a cinco horas en que el exoesqueleto de la hembra se había endurecido lo suficiente, entonces empezaba el cortejo con un continuo contacto de antenas, pereiópodos y flagelos antenulares; a continuación el macho cogía a la hembra con el segundo par de pereiópodos y la colocaba por debajo de éste, para luego depositar la materia espermática sobre la región ventral de la hembra, específicamente en la base del cuarto y quinto par de pereiópodos. La materia espermática no era retenida por mucho tiempo, como sucede en los camarones marinos (Bardach et al., 1972), sino que la hembra empieza a las pocas horas el proceso de ovoposición doblando su cuerpo hacia adelante para que los huevos de color verde salgan por el poro genital hacia la cámara de fecundación entre los pleópodos, lugar donde los huevos luego de ser fecundados son acomodados en forma de racimos

por medio de redes de una secreción pegajosa que los mantiene adheridos a los primeros cuatro pares de pleópodos; el quinto par de pleópodos no llevaba huevos.

El desove dura aproximadamente veinte minutos y ocurre de cinco a veinticuatro horas después del apareamiento. Por otro lado, cuando una hembra no era fecundada también ocurría el desove, pero los huevos estériles se desprendían en dos o tres días. Cabe anotar, también, que no siempre que una hembra mudaba era para aparearse, generalmente lo hacía para aumentar su tamaño. También se observó que en todos los casos, tanto para juveniles, machos y hembras, la muda representaba la búsqueda de refugio para protegerse de los ataques de otros individuos, quienes en algunos casos devoraban las extremidades de los recién mudados.

2) Período de incubación en las Hembras Grávidas

Las hembras del género Macrobrachium tienen una gran ventaja, al igual que otros crustáceos sobre otros animales, ya que aumentan la supervivencia de sus crías reteniendo sus huevos en los pleópodos hasta que terminan el período de incubación (Bardach et al., 1972), o sea que las crías son liberadas cuando salen del huevo en forma de larvas por el proceso de eclosión.

En este estudio se midió el período de incubación de Macrobrachium heterochirus en tres salinidades experimentales de 0 ppt., 10 ppt. y 17.5 ppt. Estas salinidades son características de los ambientes naturales en que se encuentran estas hembras grávidas. Se observó que no hubo una diferencia significativa en cuanto al período de incubación en las tres salinidades experimentales, encontrándose un tiempo promedio de incubación de 16.6 días con fluctuaciones de 14 a 19 días (Tabla 1). Durante el período de incubación las hembras

limpiaban los huevos con el primer par de pleópodos removiendo material extraño y huevos dañados o no fecundados; también batían constantemente los pleópodos para proporcionar aereación a los huevos. Los huevos tenían un color gris cuando las larvas estaban por ser liberadas; durante la eclosión la hembra batía fuertemente los pleópodos soltando así las larvas recién nacidas al agua.

3) Número de Huevos en las Hembras Grávidas y su Relación con la Longitud Total y la Longitud de Carapacho

La mayoría de las hembras grávidas utilizadas para este estudio fueron aquellas preservadas en la colección de invertebrados del Museo de Biología de la Universidad de Puerto Rico; el número total fue completado por hembras recientemente capturadas de los ríos descritos en Materiales y Métodos, las cuales murieron por razones naturales en el laboratorio durante el período de esta investigación.

Se encontró una fuerte correlación positiva entre el número de huevos y la longitud total, la cual fue de 0.87 (Tabla 2). La Figura 3 da la línea de regresión de esta relación y muestra que por cada aumento en 10 mm. de longitud conlleva un aumento de 1298.7 huevos. Algo que es interesante apuntar sobre estos datos es que estas hembras empiezan su etapa reproductiva cuando alcanzan un tamaño de 18 mm. de longitud total, o sea que casi inmediatamente después de dejar de ser juveniles pueden producir huevos.

Igualmente se encontró que entre el número de huevos por desove y la longitud del carapacho la correlación positiva fue alta con un valor de 0.88 (Tabla 3). La regresión lineal de esta relación se da en la Figura 4, y muestra que por cada 5 mm. de longitud de carapacho hay un aumento de

1747.5 huevos.

4) Frecuencia de las Hembras Grávidas con Relación a la Elevación Sobre el Nivel del Mar

Otra información importante sobre la especie que se obtuvo de la colección de camarones preservados del Museo de Biología de la Universidad de Puerto Rico, fue relacionar la concentración de estas hembras con la elevación sobre el nivel del mar (Tabla 4). Se obtuvo los datos de un total de 158 hembras de las cuales 64 estaban grávidas y 94 no grávidas. La pesca de Macrobrachium heterochirus se llevó a cabo desde los 2 m.s.n.m. (metros sobre el nivel del mar) hasta los 750 m.s.n.m., encontrándose hembras sólo hasta los 250 m.s.n.m. (Tabla 4), más arriba de los 250 m.s.n.m. sólo se encontró juveniles y machos adultos. Las hembras grávidas tuvieron su mayor concentración a una distancia cercana al mar o desembocadura del río si se considera la topografía de la isla (Figura 5); esto es importante para que ocurra el desove en condiciones naturales propicias para la supervivencia de las larvas en un ambiente salobre. Como se verá más adelante el ambiente salobre del estuario provee al desarrollo larval de Macrobrachium heterochirus las condiciones básicas de supervivencia.

Por otro lado, las hembras no grávidas tuvieron una distribución más amplia que las grávidas llegando hasta los 250 m.s.n.m. (Tabla 4). En general, del estudio de esta colección se halló que la especie habita los lugares de relativamente poca elevación, y en especial, las hembras tienden a concentrarse entre los 10 y 60 m.s.n.m. (Figura 5).

5) Descripción de las Etapas Larvales

PRIMERA ETAPA LARVAL

(Figuras 6 y 7)

La duración de la primera etapa larval varió de uno a cuatro días. La longitud de esta etapa larval fluctuó entre 2.13 mm. y 2.47 mm., desde la punta del rostro hasta la punta del telson excluyendo las cerdas.

Cuerpo : Doblado entre el segundo y tercer segmento abdominal; transparente con excepción de cromatóforos rojos en diferentes partes del cuerpo y manchas amarillas en el carapacho; cefalotórax cubierto en su totalidad por carapacho, terminando en un fino rostro en la punta anterior y una base ancha en la parte posterior en contacto con el primer segmento abdominal; abdomen consite de cuatro segmentos, incluyendo el telson, y está doblado ventralmente a nivel del segundo segmento.

Cromatóforos : Todos los cromatóforos son rojos; uno presente en la parte distal del pedúnculo de cada anténula; uno en margen anterior interno y otro en margen posterior interno de cada ojo; dos grandes de color rojo oscuro con dendritas largas en margen anterior de carapacho; cinco en segundo segmento abdominal (dos grandes laterales y uno largo entre dos pequeños en la parte dorsal de segmento).

Rostro : Fino y relativamente corto, terminando en punta; ápice encorvado hacia abajo y extendiéndose a tres cuartos de pedúnculo antenular.

Carapacho : Liso; margen antero-ventral desarrolla en una pequeña espina.

Ojos : Grandes y sésiles

Anténula : Con pedúnculo largo, angosto y sin segmenta-

ción; terminando en dos flagelos en región apical de pedúnculo; flagelo interno largo y plumoso; flagelo externo, cilíndrico, terminando en tres proyecciones cónicas y con una proyección cónica y plumosa adicional saliendo de la parte media de flagelo.

Antena : Pedúnculo no segmentado, terminando en dos flagelos; flagelo interno, no-segmentado con dos proyecciones (una externa, larga y plumosa, y la otra interna, corta y desnuda); flagelo externo consiste de cinco a seis segmentos, los cuatro a cinco segmentos basales con una proyección plumosa en margen interno, segmento tercero o cuarto con una proyección plumosa adicional en margen externo, segmento apical con cuatro proyecciones plumosas terminales.

Mandíbula : Mandíbula izquierda y derecha iguales en tamaño y forma; poseen un diente apical y otro en la parte inferior externa.

Maxila I (maxilula) : Endópodo con un solo diente apical; exópodo con dos lacinias terminales (estructuras masticatorias), cada una con dos dientes apicales.

Maxila II : Maxila lamelar con cuatro lóbulos en margen externo y un lóbulo apical; cada lóbulo externo con una cerda plumosa; lóbulo apical con tres cerdas plumosas; margen interno con cerda plumosa bifurcada.

Maxilípedo I : Endópodo con dos segmentos y una espina en la punta con cerdillas en su margen; exópodo bisegmentado con cuatro cerdas largas no-plumosas en su punta.

Maxilípedo II : Endópodo con tres segmentos y dos espinas en la punta, ambas con finas cerdillas en su margen; exópodo bisegmentado, con cuatro cerdas largas no-plumosas en su punta.

Maxilípedo III : Más grande que el maxilípedo II;

endópodo consiste de tres segmentos, dos espinas plumosas presentes en segmento apical; exópodo bisegmentado con dos cerdillas en región terminal de primer segmento y cuatro cerdas grandes en región apical de segundo segmento.

Pereiópodos I y II : Unidos a base de maxilípedo III, consisten de dos yemas biramificadas.

Telson : Más o menos triangular; margen posterior ancho, ligeramente concavo en el centro, con siete pares de cerdas plumosas en margen posterior, pequeñas cerdillas presentes entre bases de cerdas grandes.

SEGUNDA ETAPA LARVAL

(Figuras 8 y 9)

La duración de la segunda etapa larval varió de 3 a 6 días. La longitud de esta etapa larval fluctuó entre 2.20 mm. a 2.59 mm.

Cuerpo : Ligeramente doblado entre el primer y segundo segmento abdominal; transparente con excepción de cromatóforos en algunos segmentos; cefalotórax y abdomen con la misma fisonomía externa del primer estado larval.

Cromatóforos : Todos rojos; uno presente en segundo segmento de cada anténula; otro en margen anterior interno y otro en margen posterior externo de cada ojo; dos grandes con dendritas largas en margen anterior del carapacho; tres en segundo segmento abdominal.

Rostro : Fino terminando en punta, recto y llegando a tres cuartos del pedúnculo antenular.

Carapacho: Liso, con dos prominentes espinas supra-orbitales; cada lado del margen antero-ventral desarrolla una espina.

Ojos : Grandes, pedunculados y movibles.

Anténula : Con pedúnculo bisegmentado poseyendo dos

espinas laterales en la parte anterior de cada segmento; terminando en dos flagelos en la región apical de pedúnculo; flagelo interno largo y plumoso; flagelo externo cilíndrico terminando en cuatro proyecciones cónicas.

Antena : Pedúnculo biramificado con dos flagelos en cada ramificación; flagelo interno no-segmentado con tres proyecciones, una externa larga y plumosa, otra interna larga y desnuda, y la tercera bien cortada y desnuda; flagelo externo consiste de seis segmentos, cinco segmentos basales con una proyección plumosa en margen interna, segmento cuarto con una proyección plumosa adicional en margen externo, segmento apical con cuatro proyecciones plumosas terminales.

Mandíbulas : Mandíbula izquierda y derecha iguales en tamaño y forma; poseen nueve dientes, tres en margen anterior externa, dos en la región anterior media y dos pares en margen anterior interna.

Maxila I (maxílula) : Endópodo con tres dientes apicales; exópodos con dos lacinias terminales, cada una con tres dientes apicales.

Maxila II : Maxila lamelar con cinco lóbulos en margen externo y dos lóbulos apicales; cada lóbulo externo con un par de cerdas plumosas, excepto el inferior que tiene tres; margen interno con tres cerdas plumosas, una cerca de la región apical y dos bifurcadas en parte inferior.

Maxilípedo I, II y III : Exópodos con seis cerdas, cuatro plumosas en la parte apical y dos no plumosas, opuestas, en la parte media; endópodo con tres cerdas no-plumosas, dos laterales y una apical.

Pereiópodo I y II : Totalmente desarrollados y funcionales; exópodos bisegmentados con seis cerdas cada uno, cuatro plumosas apicales y dos no-plumosas, opuestas, laterales en

la parte media; endópodos con cinco segmentos y seis a siete cerdas no-plumosas, una en cada segmento, excepto en el apical (el cual puede tener de dos a tres cerdas).

Pereiópodo III : Consiste de yemas biramificadas.

Telson : Similar a la primera etapa larval, pero con ocho pares de cerdas plumosas, o sea con un par más en el centro.

TERCERA ETAPA LARVAL

(Figuras 10 y 11)

La duración de la tercera etapa larval varió de 5 a 10 días. La longitud de esta etapa larval fluctuó entre 2.50 mm. a 2.85 mm.

Cuerpo : Doblado en segundo segmento abdominal; transparente con excepción de cromatóforos en algunas partes del cuerpo; cefalotórax cubierto por carapacho; abdomen compuesto por cinco segmentos, incluyendo el telson.

Cromatóforos : Dos prominentes en parte dorsal del pedúnculo del ojo, uno rojo y otro amarillo; dos de color rojo en la parte lateral de segmentos abdominales 2 y 3.

Rostro : Fino, extendiéndose hasta margen anterior de ojos.

Carapacho : Liso, con dos prominentes espinas supra-orbitales y con espina epigástrica detrás del rostro.

Anténula : Pedúnculo dividido en tres segmentos; segmentos basal y medio con dos proyecciones cada uno, una interna plumosa y otra externa no-plumosa; segmento apical con tres proyecciones plumosas en el margen anterior interno y un flagelo externo con cuatro proyecciones no-plumosas.

Antena : Pedúnculo biramificado a partir del margen anterior del segmento de la base, con dos flagelos en cada ramificación; flagelo interno dividido en tres segmentos, con

segmento anterior terminando en tres proyecciones no-plumosas; flagelo externo consiste de tres segmentos, un segmento basal con cuatro proyecciones plumosas en margen interna, segmento medio con una proyección plumosa en margen externa y otra en margen interno, segmento apical con cinco proyecciones plumosas terminales.

Mandíbulas : Poseen doce dientes, tres en margen anterior externa, cuatro en margen anterior interno, y cinco en la parte media.

Maxila I (maxílula) : Endópodo con tres dientes apicales; exópodo con dos lacinias terminales, cada una con cuatro dientes terminales.

Maxila II : Lamelar, con cinco lóbulos en margen externo, un lóbulo en la parte media y un lóbulo interno; cada lóbulo externo con un par de cerdas plumosas, excepto el inferior (con tres); lóbulo medio con una cerda plumosa y lóbulo interno con seis cerdas plumosas.

Maxilípedos I, II y III : Similares a los de segunda etapa larval.

Pereiópodos I y II : Exópodos similares a segunda etapa larval; endópodos con cinco segmentos y nueve cerdas no-plumosas, una en el segmento basal, dos en el siguiente (segundo), una en segmento medio (tercero), dos en el cuarto y tres en segmento apical.

Periódodo III : Consiste de dos yemas biramificadas junto al pereiódodo V que es sólo una yema.

Telson : Con ocho pares de cerdas plumosas.

Urópodos : Endópodos sin cerdas; exópodos con cuatro cerdas plumosas.

CUARTA ETAPA LARVAL

(Figuras 12 y 13)

La duración de la cuarta etapa larval varió entre 8 y 14 días. La longitud de esta etapa larval fluctuó entre 2.80 mm. a 3.20 mm.

Cuerpo : Ligeramente doblado en el tercer segmento abdominal y transparente.

Rostro : Con dos espinas epigástricas en su base; llegando hasta el borde anterior de ojos; además con un diente dorsal.

Carapacho : Liso con dos prominentes espinas supraorbitales a cada lado del rostro; además espina epigástrica detrás del rostro.

Anténula : Similar a la de la tercera etapa larval, pero con un flagelo interno extra en el segmento apical el cual es no-plumoso.

Antena : Pedúnculo biramificado a partir del margen anterior del segmento de la base, con un flagelo en cada ramificación; flagelo interno dividido en tres segmentos, con segmento apical terminando en tres proyecciones no plumosas; flagelo externo consiste de dos segmentos, el segmento basal con ocho cerdas plumosas en margen interno y una en margen anterior externo, el segmento apical con seis proyecciones plumosas terminales.

Mandíbula : Reducida a diez dientes en margen anterior (en comparación a la de la tercera etapa larval), tres en margen interno, uno en margen medio, dos bifurcados en margen medio y cuatro en margen externo.

Maxila I (maxílula) : Sin modificaciones desde la tercera etapa larval.

Maxila II : Con cinco lóbulos en margen externo, un lóbulo en la parte media y un lóbulo interno; cada lóbulo

externo con tres cerdas plumosas, excepto los dos superiores con un par cada uno; lóbulo medio con dos cerdas plumosas; lóbulo externo con seis cerdas plumosas.

Maxilípedos : Exópodos con cuatro cerdas plumosas; endópodos con cuatro segmentos, segmento apical con espina y cerda plumosa en oposición.

Pereiópodos I, II y III : Biramificados; exópodos con cuatro cerdas plumosas; endópodos con cinco segmentos, habiendo una espina por cada segmento excepto en el último que hay tres.

Pereiópodo IV : Pequeña yema biramificada.

Pereiópodo V : Yema uniramificada.

Telson : Con seis pares de cerdas, cuatro pares plumosas, un par de ellas no-plumosas en el centro y en la parte lateral.

Urópodos : Endópodos con cuatro cerdas plumosas; exópodos con ocho cerdas plumosas.

QUINTA ETAPA LARVAL

(Figura 14)

La duración de la quinta etapa larval varió entre 12 y 19 días. La longitud de esta etapa larval fluctuó entre 3.5 mm. a 4.0 mm.

Cuerpo : Ligeramente doblado a nivel del tercer segmento abdominal; transparente, excepto por un cromatóforo grande en el quinto pereiópodo.

Rostro : Similar a cuarta etapa larval.

Carapacho : Similar a la cuarta etapa larval.

Anténula : Pedúnculo con tres segmentos; segmento basal con una cerda plumosa en margen interno y otra en margen externo; segmento medio tiene dos cerdas plumosas tanto en el margen interno como en el externo; segmento apical con dos cerdas plumosas en el margen interno, además dos flagelos parten del borde apical, el flagelo externo con cuatro

proyecciones desnudas y el flagelo interno es no plumoso.

Antena : Biramificada en flagelos; flagelo interno dividido en tres segmentos, con segmento anterior terminando en tres proyecciones no-plumosas; flagelo externo consiste de dos segmentos, el segmento basal con nueve cerdas plumosas y el segmento apical con seis proyecciones plumosas terminales.

Mandíbula : Con doce dientes en margen anterior, casi uniformemente distribuidos.

Maxila I (maxílula) : Endópodo con cinco dientes, uno interno y cuatro apicales; exópodo con nueve dientes, cinco apicales, dos externos y dos bajo región apical.

Maxila II : Con cinco lóbulos en margen externo, un lóbulo en parte media y un lóbulo interno; cada lóbulo externo con tres cerdas plumosas; lóbulo medio con dos cerdas plumosas; lóbulo interno con ocho cerdas plumosas, tres en margen inferior y cinco en el margen medio a superior.

Maxilípedos : Similares a la cuarta etapa larval, excepto que aquí los endópodos terminan en tres proyecciones desnudas.

Pereiópodos : Único cambio respecto a la cuarta etapa larval se observa en el pereiópodo V, el cual ha desarrollado cinco segmentos con tres proyecciones no plumosas en segmento apical, además, posee un cromatóforo grande y estrellado con dendritas en cuarto segmento.

Telson : Con seis pares de cerdas plumosas y un par de espinas en ambos lados opuestos del borde terminal.

Urópodos : Endópodos con ocho cerdas plumosas; exópodos con doce cerdas plumosas.

SEXTA ETAPA LARVAL

(Figuras 15 y 16)

La duración de la sexta etapa larval varió entre 16 a 25 días. La longitud de esta etapa larval fluctuó entre

4.1 mm. a 4.7. mm.

Cuerpo : Ligeramente doblado a partir del cuarto segmento abdominal; transparente, excepto por cromatóforos en el cuarto y quinto pereiópodos.

Rostro : Con dos dientes dorsales.

Carapacho : Similar a cuarta etapa larval con excepción a un aumento en tamaño.

Anténula : Pedúnculo con tres segmentos, segmento basal con una cerda plumosa en margen interno y otra no-plumosa en margen externo; segmento medio con cinco cerdas plumosas, tres en margen interno y dos en margen externo; segmento apical con dos cerdas plumosas en margen interno, además, dos flagelos parten del borde apical, flagelo externo con cuatro proyecciones no plumosas y flagelo interno desnudo.

Antena : Biramificada en flagelos; flagelo interno dividido en tres segmentos, segmento anterior terminando en cuatro proyecciones no-plumosas; flagelo externo sin segmentación con dieciocho proyecciones plumosas del margen interno al apical.

Mandíbula : Con trece dientes, tres en margen apical interno, tres en margen apical medio y siete en margen apical externo.

Maxila I (maxilula) : Endópodo con ocho dientes, cinco apicales, dos subapicales y uno en margen interno-inferior; exópodo con diez dientes, cinco apicales, tres subapicales y dos en lacinia externa.

Maxila II : Con cuatro lóbulos en margen externo, un lóbulo en parte media y un lóbulo interno; cada lóbulo externo con tres cerdas plumosas, excepto el más anterior con cinco; lóbulo medio con tres cerdas plumosas; lóbulo interno con doce cerdas plumosas, cinco en margen inferior y siete

del margen medio al superior.

Maxilípedos : Con las bases ensanchadas; exópodos con cuatro cerdas plumosas apicales; endópodos divididos en tres segmentos con tres proyecciones no plumosas en segmento apical, además, endópodo del maxilípedo I con pequeño lóbulo en su base.

Pereiópodos : Unico cambio respecto a la quinta etapa larval se observa en pereiópodo IV con desarrollo de endópodo de cuatro segmentos con tres proyecciones no-plumosas en segmento apical y un exópodo con seis cerdas, cuatro plumosas apicales y dos no-plumosas laterales; además, el pereiópodo IV posee cromatóforo en tercer segmento del endópodo.

Telson : Con ocho pares de cerdas, cinco pares de cerdas plumosas en borde terminal y tres pares no-plumosas en borde lateral.

Urópodos : Endópodos con diez cerdas plumosas; exópodos con catorce cerdas plumosas.

Pleópodos : Aparecen como pequeñas protuberancias.

SEPTIMA ETAPA LARVAL

(Figura 17)

La duración de la séptima etapa larval varió entre 20 y 28 días. La longitud de esta etapa larval fluctuó entre 4.8 mm. a 5.6 mm.

Cuerpo : Ligeramente doblado a partir del cuarto segmento abdominal; transparente, excepto por cromatóforos en algunas partes del cuerpo.

Rostro : Margen anterior con cinco dientes dorsales pequeños, además hay una pequeña cerda no plumosa presente entre cada diente.

Carapacho : Unico cambio respecto a la sexta etapa larval es la desaparición de la espigástrica.

Anténula : Unicas variaciones con respecto a la etapa

larval anterior son el aumento en el número de cerdas plumosas en segmento medio a ocho (cuatro en margen interno y cuatro en margen externo), y también el aumento de dos cerdas plumosas en el segmento apical, una en el margen medio y otra en el margen externo.

Antena : Biramificada en flagelos; flagelo interno dividido en cinco segmentos, segmento anterior terminado en cuatro proyecciones no-plumosas; flagelo externo sin segmentación con veinte a veintidos proyecciones plumosas del margen interno al margen apical.

Mandíbula : Empieza la separación de molar e incisivo; incisivo con seis dientes separados en dos grupos de a tres cada uno; molar con dos hileras de dientes pequeños, una hilera con cinco dientes y la otra con cuatro.

Maxila I (maxilula) : Con un diente subapical extra tanto en endópodo como en exópodo en comparación a la etapa larval anterior.

Maxila II : Con tres lóbulos en margen externo, un lóbulo en parte media y un lóbulo interno; lóbulo interno con quince a dieciseis cerdas plumosas; lóbulo medio con tres cerdas plumosas y cerdillas entre sus bases; lóbulo externo basal con seis cerdas plumosas, lóbulo externo-medio con cuatro cerdas plumosas y lóbulo externo apical con cinco cerdas plumosas.

Maxilípedos : Sin cambios desde la sexta etapa larval excepto por la aparición de un pequeño lóbulo en la base del exópodo de maxilípedo I.

Pereiópodos : Endópodos de los periópodos I y II han desarrollado quelas, propoditos (palmas) de quelas con dos proyecciones plumosas en región apical y dáctilos (dedos) con tres proyecciones no-plumosas; otro cambio que se observa

con respecto a la etapa larval anterior es en el periódodo V cuyo cuarto segmento aparece con cinco proyecciones no-plumosas; también todos los exópodos han desarrollado ocho cerdas plumosas.

Telson : Similar a la sexta etapa larval, excepto por un mayor alargamiento de éste.

Urópodos : Endópodos con doce cerdas plumosas; exópodos con dieciséis cerdas plumosas.

Pleópodos : Aparecen como pequeñas yemas biramificadas.

OCTAVA ETAPA LARVAL

(Figuras 18 y 19)

La duración de la octava etapa larval varió entre 25 y 35 días. La longitud de esta etapa larval fluctuó entre 5.8 mm. a 6.7 mm.

Cuerpo : Ligeramente doblado y transparente.

Rostro : Con ocho dientes dorsales; una a dos cerdas no plumosas entre los tres dientes posteriores.

Carapacho : Sólo se observó aumento en tamaño con respecto a la etapa larval anterior.

Anténula : Hay un aumento de una cerda plumosa en el margen anterior del segmento apical con respecto a la etapa larval anterior.

Antena : Biramificada en flagelos; flagelo interno dividido en cinco segmentos, segmento anterior terminado en cuatro proyecciones no-plumosas; flagelo externo no-segmentado, con veinte a veinticinco proyecciones plumosas del margen interno al apical.

Mandíbula : Similar a la etapa larval anterior, con la excepción de que el molar se presenta con dos hileras de cinco dientes.

Maxila I (Maxílula) : Casi igual a la séptima etapa

larval con un pequeño aumento en tamaño.

Maxila II : Sólo se nota un aumento de una cerda plumosa en el lóbulo medio y entre cinco y siete en el lóbulo interno con respecto a la etapa larval anterior.

Maxilípedos : Endópodos con cuatro segmentos, con cuatro proyecciones en segmento apical y tres en segmento subapical; exópodo con seis pares de cerdas no-plumosas apicales; además segmento basal común a exópodo y endópodo con una proyección no-plumosa.

Pereiópodos I y II : Quelas con cuatro proyecciones apicales en dactilos y propoditos; exópodos con seis pares de cerdas no-plumosas apicales; muchas proyecciones esparcidas a lo largo de todos los segmentos incluyendo el segmento basal común para exópodos y endópodos.

Pereiópodos III, IV y V : Endópodos con cuatro segmentos, con tres a cuatro espinas esparcidas por cada segmento; exópodos poseyendo seis pares de cerdas no-plumosas apicales; además, una espina en segmento basal común para exópodos y endópodos.

Telson : Se produce una disminución de longitud en el margen terminal quedando ensanchado en la parte media y angosto en la parte anterior; número de cerdas plumosas sin cambio desde la sexta etapa larval.

Urópodos : Sin cambios desde la etapa larval anterior.

Pleópodos : Los cinco pares aparecen bilobulados.

ETAPA POST-LARVAL

(Figuras 20 y 21)

La duración de la etapa post-larval varió entre 31 y 45 días. La longitud de esta etapa post-larval fluctuó entre 7.0 mm. a 10.5 mm.

Cuerpo : Ligeramente doblado y transparente.

Rostro : Con diez dientes dorsales; además se observa uno o dos pares de cerdas no-plumosas entre cada diente.

Carapacho : Aparecen bien conspicuas las espinas braquies-tegal y antenal.

Anténula : Modificación mayor en flagelo interno, aparecen dos proyecciones típicas multisegmentadas de los individuos adultos; flagelo interno largo y multisegmentado; segmento apical con tres cerdas plumosas, una en margen apical medio y dos en margen apical-interno; segmento medio ha perdido una cerda plumosa en el margen externo con respecto a la octava etapa larval; segmento basal con una protuberancia en margen externo de donde nacen dos proyecciones no-plumosas, también de este segmento salen dos cerdas plumosas en margen interno.

Antena : Flagelo interno multisegmentado como en el adulto; flagelo externo con espina en margen anterior-externo y de veinte a veinticinco proyecciones plumosas del margen interno al apical.

Mandíbula : Igual número de dientes que en la etapa larval anterior, pero con una partición más profunda entre molar e incisivo.

Maxila I (maxílula) : Desarrollo de un diente subapical adicional en endópodo y otro diente adicional en lacinia externa con respecto a la octava etapa larval.

Maxila II : Posee una cerda plumosa adicional en lóbulo medio con respecto a la etapa larval anterior.

Maxilípedos : Endópodos con cinco segmentos y muchas proyecciones esparcidas a lo largo de todos los segmentos; exópodo con seis pares de cerdas no-plumosas apicales; además segmento basal común a exópodo y endópodo con dos proyecciones no-plumosas.

Pereiópodos I y II : Con cinco segmentos sin incluir

quelas; muchas proyecciones no-plumosas distribuidas a lo largo de todos los segmentos, incluyendo los dactilos y propoditos de quelas; ocurre pérdida de exópodos.

Pereiópodos III, IV y V : Con seis segmentos; muchas proyecciones no-plumosas esparcidas a lo largo de todos los segmentos; también ocurre pérdida de exópodos.

Telson : Base angosta con seis cerdas y una espina en el centro; dos pares de las cerdas son plumosas y un par son no-plumosas.

Urópodos : Además de aumento en tamaño, las cerdas han dejado de ser plumosas respecto a la etapa larval anterior.

Pleópodos : Segmento apical de endópodos y exópodos desarrolla muchas cerdas plumosas en márgenes; segmento basal de exópodos y endópodos con tres a cinco proyecciones no-plumosas.

ETAPA JUVENIL

(Figuras 22 y 23)

Los juveniles tienen más de 35 días de edad y entre 11.5 mm. a 20.0 mm. de longitud total.

Cuerpo : Ligeramente doblado entre el segmento abdominal II y III; transparente.

Rostro: Con quince dientes dorsales; se observa de uno a dos pares de cerdas entre cada diente.

Carapacho : Espinas hepática, braquiestegal y antenal desarrolladas por completo como en el adulto.

Anténula : Pedúnculo bisegmentado; segmento basal de pedúnculo con diez cerdas, cuatro plumosas en el margen interno y seis no-plumosas en margen anterior-externo, segmento anterior de pedúnculo con siete cerdas plumosas, cinco en margen interno y dos en margen externo; tres flagelos

multisegmentados de 2.0 mm. a 5.0 mm., cada uno de los cuales parten de un mismo segmento basal; también nacen de este segmento tres cerdas plumosas.

Antena : Aumenta en tamaño con respecto a etapa larval anterior; cerdas han dejado de ser plumosas.

Mandíbula : Igual a etapa larval anterior.

Maxila I (maxílula) : Aumento en tamaño y un alargamiento de lacinia externa con respecto a etapa post-larval.

Maxila II : Todas las cerdas de lóbulos se mantienen en igual número que en etapa anterior, pero dejan de ser plumosas; cerdas y número de lóbulos igual a etapa anterior.

Maxilípodo : Aún conservan endópodos aunque con tres flagelos; compuestos de cinco segmentos con proyecciones no-plumosas distribuidas a lo largo de todos los segmentos, excepto por el segmento apical en donde cerdas están arregladas en cuatro hileras transversales.

Periópodos : Aparecen más proyecciones no-plumosas a lo largo de todos los segmentos con respecto a la etapa anterior.

Telson: De forma triangular; con dos pares de cerdas, par lateral no-plumoso, par central, plumoso; base de cerdas con tres espinas periféricas, dos angostas en los costados y una ancha de forma romboidal en el centro.

Urópodos : Iguales a los de etapa anterior.

Pleópodos : Siete proyecciones no-plumosas en segmento basal.

SUMARIO DE LAS ETAPAS LARVALES

Etapa larval	Edad (días)	Longitud (mm.)
I	1 - 4	2.13 - 2.47
II	3 - 6	2.20 - 2.59
III	5 - 10	2.50 - 2.85
IV	8 - 14	2.80 - 3.20
V	12 - 19	3.50 - 4.00
VI	16 - 25	4.10 - 4.70
VII	20 - 28	4.80 - 5.60
VIII	25 - 35	5.80 - 6.70
IX	31 - 45	7.00 - 10.50
Juvenil	más de 35 días	11.50 - 20.00

CARACTERISTICAS DE RECONOCIMIENTO DE LAS
ETAPAS LARVALES

Etapa I : Ojos sésiles; maxilípedos I, II y III con cuatro cerdas no-plumosas; pereiópodos I y II son dos yemas biramificadas; telson con siete pares de cerdas plumosas; 9 cromatóforos de color rojo.

Etapa II : Ojos pedunculados; anténula con pedúnculo bisegmentado; telson con ocho pares de cerdas; 7 cromatóforos de color rojo.

Etapa III : Aparece espina epigástrica detrás del rostro; flagelo interno de antena con tres segmentos; aparecen urópodos con endópodos y exópodos; 4 cromatóforos de color rojo y amarillo.

Etapa IV : Un diente dorsal presente en el rostro y dos espinas epigástricas detrás del mismo; telson con cinco pares de cerdas plumosas; endópodos y exópodos de urópodos con cuatro y ocho cerdas plumosas, respectivamente.

Etapa V: Pereiódodos I al V biramificados, en endópodos y exópodos, excepto por el pereiópodo IV que es el único que aparece como yema biramificada; urópodos con cuatro cerdas plumosas en endópodos y ocho cerdas plumosas en exópodos.

Etapa VI : Pereiódodos I al V completamente desarrollados; flagelo externo de antena pierde segmentación y es sólo una pieza; pleópodos aparecen como pequeñas protuberancias; rostro con dos dientes dorsales.

Etapa VII : Rostro con cinco dientes dorsales; empieza separación marcada de molar e incisivo en mandíbula; endópodos de pereiópodos I y II han desarrollado quelas; pleópodos aparecen como pequeñas yemas biramificadas.

Etapa VIII : Rostro con ocho dientes dorsales; endópodos de maxilípedos con cuatro segmentos; exópodos de pereiópodos con seis pares de cerdas no-plumosas apicales; pleópodos aparecen bilobulados.

Post-larva : Rostro con diez dientes dorsales entre los cuales se encuentran uno o dos pares de cerdas no-plumosas; aparecen dos proyecciones multisegmentadas en flagelo interno de antena; flagelo interno de antena multisegmentado; muchas proyecciones distribuidas en los segmentos de maxilípedos y pereiópodos; pereiópodos pierden exópodos; endópodos y exópodos de pleópodos con muchas cerdas plumosas en sus márgenes.

6) Supervivencia de las Larvas de la Especie

La figura 24 muestra que la salinidad de 17.5‰ resultó ser la más apropiada para el desarrollo larval sin alimentación, llegando las larvas, incluso, hasta la tercera etapa larval y a nueve días de edad. También se observó que hay mayor supervivencia de la primera etapa larval a 25 ppt., pero pocas larvas de la segunda etapa larval sobrevivieron, siendo

su edad máxima de seis días. A 35 ppt. (agua de mar) las larvas no sobrevivieron más de cuatro días, pero se observó la muda más rápida de la primera etapa larval al segundo, mientras que a 0 ppt. (agua dulce) las larvas de la primera etapa larval no pudieron mudar y sólo sobrevivieron a un máximo de cuatro días. Finalmente a 10 ppt. las larvas sobrevivieron cinco días llegando a la segunda etapa larval. También se nota una similitud entre los resultados de 25 y 10 ppt., sugiriendo que hay una tendencia a aumentar la supervivencia a un punto salobre de 17.5 ppt. y disminuir la misma a partir de ese punto.

Por lo tanto, este experimento puede sugerir que las larvas necesitan agua salobre para su desarrollo aunque los adultos viven, crecen y se aparean en agua dulce.

Cabe anotar que la mayoría de las larvas muertas que fueron examinadas no pudieron liberarse de su exoesqueleto de muda y murieron en el proceso de liberarse de éste.

7) Larvas y su supervivencia con Dietas Experimentales

Todas las pruebas con dietas para las larvas se realizaron a la salinidad óptima de 17.5 ppt. con el propósito de obtener las etapas larvales más avanzadas o de ser posible, juveniles. La figura 26 muestra los resultados de experimentos con cinco tipos de dietas : Artemia salina (nauplius y adultos), músculo de pescado molido (Gadus sp. o bacalao), protozoarios, Chlorella sp. y una combinación de las cuatro dietas anteriores. Estos resultados son el promedio de cinco pruebas repetitivas por cada tipo de dieta.

Con A. salina las larvas sobrevivieron un promedio de 35 días y llegaron a la etapa post-larval (figura 25); o sea que esta dieta parece necesitar de un complemento de otras dietas para que las larvas lleguen a juveniles. Es importante

anotar que a partir de la quinta etapa larval no sólo se alimentó a las larvas con nauplius sino, también, con adultos de A. salina.

El músculo de pescado molido (Gadus sp. o bacalao) resultó ser la dieta menos eficiente y dió resultados parecidos al estudio de supervivencia sin alimento a esta misma salinidad (17.5 ppt.), sobreviviendo un promedio de sólo 9 días y hasta la tercera etapa larval (figura 25).

Los cultivos de protozoarios resultaron ser una buena dieta para las larvas de M. heterochirus; cabe anotar que los protozoarios predominantes en estos cultivos fueron Paramecium spp., Euglena spp., Phacus spp. y Frontonia spp.; también, se puede decir que el resto de los cultivos de los protozoarios estaba compuesto casi por completo de otros ciliados y flagelados; además, hubo un porcentaje mínimo de algunos sarcodinos, rotíferos y platelmintos. En estos cultivos las larvas de M. heterochirus sobrevivieron un promedio de 20 días y hasta la sexta etapa larval (figura 25).

El cultivo del alga unicelular Chlorella resultó ser el segundo en eficiencia como dieta individual para el desarrollo larval de M. heterochirus, llegando las larvas a la sexta etapa larval y a sobrevivir un promedio de 25 días (figura 25).

Se puede considerar que ninguna de las cuatro dietas anteriores son suficientes por sí mismas para lograr el desarrollo larval completo de M. heterochirus; por lo consiguiente, se probó una combinación de estas cuatro dietas lográndose la etapa juvenil en dos de las cinco pruebas repetitivas que se realizaron (figura 25). Esta combinación de dietas se utilizó como alimento para las larvas tres veces al día para un total de 12 ml. diarios; cada vez se les daba 1 ml. de A. salina, pescado molido, Chlorella y protozoarios que hacían un total

de 4 ml.; todas las dietas se prepararon individuales antes de combinarse, siguiendo los procedimientos explicados en materiales y métodos.

8) Consumo de Oxígeno Disuelto en la Especie

Por cada una de las salinidades experimentales se usaron cuatro tipos de especímenes: juveniles, hembras grávidas, hembras no-grávidas y machos. Estas pruebas se repitieron cinco veces usando individuos de más o menos el mismo peso y tamaño para cada prueba. Se determinó el promedio del consumo de oxígeno disuelto por cada salinidad y tipo de espécimen (tabla 5) y estos promedios se ordenaron aparte con su respectiva desviación estandard (tabla 6).

El menor consumo de oxígeno disuelto se observó a la salinidad de 0 ppt. (agua dulce), y este consumo aumentó progresivamente hasta la salinidad máxima de 35 ppt. (tablas 5 y 6; esto fue estadísticamente probado con un análisis de varianza bifactorial (tabla 7) siendo altamente significativa la diferencia en el consumo de oxígeno a diferentes salinidades. Por otro lado, se observó que no hubo una diferencia marcada en el promedio de consumo de oxígeno disuelto por gramo de peso entre juveniles, hembras grávidas, hembras no-grávidas y machos en cada salinidad experimental. También se observó que a mayor peso y longitud de los especímenes hay mayor consumo de oxígeno disuelto por hora (figuras 26, 27, 28, 29 y 30).

Las figuras 26, 27, 28, 29 y 30 representan los especímenes cuyo consumo de oxígeno disuelto se acercó más al promedio; por lo tanto, cada gráfica es representativa de 5 pruebas. Mayormente, casi todas las pruebas tuvieron una duración de cinco horas, aunque en algunos casos fueron más cortas, debido a que el camarón consumió el oxígeno rápidamente hasta la

concentración crítica de 1.0 a 0.5 ppm. de oxígeno disuelto; esto se puede observar en las salinidades de 25 ppt. y 35 ppt. (Figuras 29 y 30 respectivamente).

DISCUSION

Desde hace dos décadas se ha intensificado el estudio de los camarones del género Macrobrachium por investigadores de diferentes partes del mundo, especialmente en Asia donde la especie Macrobrachium rosenbergii tiene marcada importancia en la pesca comercial y en la acuicultura (Goodwin & Hanson, 1975; Hanson & Goodwin, 1977). Por otro lado en el hemisferio occidental mayormente se ha ganado más conocimiento en la ecología, taxonomía y distribución de este género desde el valioso trabajo de Holthuis (1952) sobre la familia Palaemonidae, donde se reportaron 26 especies del género Macrobrachium.

La especie del presente estudio, Macrobrachium heterochirus se describió por primera vez por Wiegmann en 1836 como Palaemon heterochirus y el espécimen tipo se coleccionó en la costa este de México. A M. heterochirus se le encuentra en agua dulce de Centro y Sur América, desde el estado de Puebla, México, hasta el estado de Sao Paulo, Brazil, incluyendo Jamaica, Haití, República Dominicana, Puerto Rico, Guadalupe, Dominica, San Vicente y Granada en las Indias Occidentales; además, recientemente esta especie fue reportada en el estado de Florida, Estados Unidos (Holthuis & Provenzano, 1970) (Figura 31).

Existe un dimorfismo sexual en Macrobrachium heterochirus. Los camarones machos tienen un exoesqueleto más duro y desarrollado; además, sus pereiópodos, y especialmente el segundo par, son de mayor tamaño y dureza que los de la hembra (Figura 1). Al igual que en otros decápodos, el poro genital del macho se encuentra en el coxopodito del quinto pereiópodo, mientras que el de la hembra se encuentra en la

base del tercer período. El proceso de apareamiento en M. heterochirus que se describe en el presente trabajo fue muy similar a los descritos para otras especies de la familia Palaemonidae, tales como el camarón malasio M. rosenbergii (Ling, 1969b; Bardach et al., 1972; Chow et al., 1982), M. acanthurus (Choudhury, 1971a) y el camarón sudamericano Cryphiops caementarius (Viacava et al., 1978). La etapa de pre-apareamiento siempre empezó con la muda de la hembra, seguida por el acercamiento de un macho que la protegía. Esta protección se ha observado también en otros decápodos como Cancer pagurus, Carcinus maenas y Callinectes sapidus (Kaestner, 1970). Como ya se indicó anteriormente (Resultados), el propósito de esta protección por parte del macho es para proteger a la hembra del ataque de otros individuos de la población especialmente de otras hembras que generalmente eran las más agresivas del grupo. La etapa de pre-apareamiento en M. heterochirus generalmente terminaba con la ingestión de la muda que deja la hembra, por parte del macho. Este proceso de ingestión de la muda por parte del macho no se menciona para otras especies de Macrobrachium (Ling, 1969b; Choudhury, 1971a; Bardach et al., 1972; Chow et al., 1982) pero es muy posible que esto suceda en otras familias del género. En Cryphiops caementarius, una especie bastante parecida a las especies de Macrobrachium diferenciándose solamente en la carencia de la espina hepática en el carapacho (Holthuis, 1952), la ingestión de la muda por el macho ocurre después del apareamiento propiamente dicho (Viacava et al., 1978). La etapa de apareamiento per se en M. heterochirus (ver Resultados) es idéntica a la descrita para M. rosenbergii (Ling, 1969b; Bardach et al., 1972; Chow et al., 1982). Se sabe que en M. rosenbergii el contenido de

los conductos deferentes en el macho es eyaculado por ambos poros genitales durante el apareamiento. Las dos masas de este contenido se fusionan por los lados y forman así un espermátforo de 2.5 a 5.5 mm. de ancho y de 6.5 a 10.0 mm. de largo (Chow et al., 1982). Este espermátforo es transferido a las hembras por el movimiento de los primeros pleópodos; similar transferencia del espermátforo se ha observado en otro decápodo, Heptacarpus pictus (Bauer, 1976) donde el espermátforo se rompe durante la ovoposición y así ocurre la fecundación. También se ha observado para M. heterochirus (presente trabajo), M. rosenbergii (Ling, 1969b), M. acanthurus (Choudhury, 1971a) y para Cryphiops caementarius (Viacava et al., 1978) que si los huevos no son fecundados, lo cual ocurre cuando una hembra ha ovulado sin aparearse, se desprenden entre dos a cinco días.

El período de incubación de 14 a 19 días en Macrobrachium heterochirus (Resultados) tiene una fluctuación mayor a la reportada para M. rosenbergii que es de 19 a 21 días (John, 1957; Ling, 1969b; Bardach et al., 1972; Maynard et al., 1974) y para M. acanthurus que es de 16 a 18 días (Choudhury, 1971a). Durante los primeros días de incubación, los huevos aparecen de un color verde claro en M. heterochirus (presente estudio), M. amazonicum (Guest, 1979) y en M. acanthurus (Choudhury, 1971a); o de un color anaranjado como en M. rosenbergii (Ling, 1969b; Bardach et al., 1972; Maynard et al., 1974) y en M. carcinus (Lewis et al., 1966). Para todas las especies de Macrobrachium mencionadas anteriormente, el color gris en los huevos aparecía justo antes de la eclosión de éstos. Por otro lado, en el presente estudio se observó que entre las salinidades de 0 ppt. a 17.5 ppt. el período de incubación no se afecta mayormente. También, se ha observado en M.

rosenbergii que si se expone a la hembra grávida gradualmente a salinidades de 8 ppt. durante la última parte de la incubación aumenta el número de larvas liberadas por hembra grávida (Ling, 1969a; Bardach et al., 1972). Aún no se ha realizado estudio alguno sobre el efecto de la temperatura en el período de incubación de Macrobrachium spp., todos los estudios concernientes se han realizado entre los 26 y 28°C, incluyendo este trabajo.

En Macrobrachium spp., las larvas son liberadas al agua inmediatamente después de la eclosión, en contraste a otros decápodos que mantienen las larvas colgadas a los cascarones como es el caso de Cambarus clarkii (Penn, 1943) y Orconectes limosus (Pennak, 1953).

Entre los animales ovíparos, los crustáceos han sido bastante exitosos, y la razón mayor para este éxito es el hecho de que las hembras llevan sus huevos en desarrollo hasta la eclosión; este cuidado parental da como resultado una alta supervivencia de las larvas. El tamaño de la madre es uno de los varios factores que regula el número de huevos que éstas llevan durante el período de incubación, como se ha corroborado en el presente trabajo y en otros estudios llevados a cabo con otros crustáceos como, Macrobrachium lamarrei (Shakuntala, 1977) M. amazonicum (Rojas & Silva, 1979), Palaemon elegans y P. serratus (Foster, 1951*), Sphaeroma hookeri y Gammarus zaddachi (Kinne, 1954*, 1961), Crangon septemspinosa (Price, 1962*), Pandalopsis dispar (Collin et al., 1972*), Panulirus longipes (Morgan, 1972*) y Cambarus

* Citados por Shakuntala, 1977.

clarkii (Penn, 1943). En estos estudios se encontró que conforme aumenta la longitud total o de carapacho de la hembra grávida, aumenta el número de huevos. Por otro lado Shakuntala (1977) en M. lamerrei encontró que el tamaño del huevo y la biomasa de huevos es inversamente proporcional al peso de la hembra grávida. En M. amazonicum no existe relación alguna entre el peso y el número de huevos de la hembra (Rojas & Silva, 1979).

Existen dos teorías sobre la liberación de las larvas en el río por hembras de Macrobrachium spp. Una dice que las hembras migran corriente abajo hasta la desembocadura del río para liberar las larvas (Ling, 1969b; Bardach et al., 1972; Maynard, 1974; Hughes & Richards, 1973), mientras que la otra dice que la hembra sólo se limita a liberar las larvas lejos de la desembocadura del río desde alturas de 475 m. (Lewis & Ward, 1965; Choudhury, 1971a; Hobbs et al., 1977; Canals, 1979). Sobre esta segunda teoría se ha sugerido que la época de apareo coincide con la época de lluvias y que esto permitiría que la corriente del río se lleve las larvas al estuario en pocas horas (Lewis et al., 1965). En el presente estudio se encontró que la mayor concentración de las hembras grávidas de Macrobrachium heterochirus estaba entre los 2 y 100 m.s.n.m. (Tabla 4 y Figura 5), aún cuando la especie se encuentra hasta una altura máxima de 750 m. Estudios anteriores confirman la presencia de M. heterochirus hasta alturas similares (Chace & Hobbs, 1969; Hart, 1961; Villamil, 1976; Canals, 1979 y Santiago, 1979). Por otro lado, se ha comprobado en condiciones de laboratorio que las hembras grávidas de M. acanthurus tienen una migración nocturna hacia aguas salobres, y, además, una reotaxis positiva (migración contra la corriente) después de la liberación

de las larvas (Hughes & Richards, 1973). En un trabajo de campo se ha comprobado la migración de M. acanthurus, M. ohione, M. olfersii y M. carcinus (Horne & Beisser, 1977), donde, incluso, después de la construcción de represas, la especie M. carcinus salió del agua y siguió su migración por tierra caminando. En otro estudio de campo con el palaemónido Cryphiops sp. se encontró que cuando aumentaba el caudal de agua después de lluvias, se efectuaba la migración de las hembras hacia el mar y cuando el caudal era bajo, la migración era río arriba, pudiendo ser esta migración hasta de 100 km. (Hartmann, 1958).

El desarrollo embrionario de Macrobrachium rosenbergii ha sido claramente descrito por Ling (1969b), y es de esperarse que M. heterochirus tenga uno similar. En el presente trabajo se describe el desarrollo post-embriónico o larval de M. heterochirus, el cual consiste de ocho etapas larvales y una post-larval anterior a la primera etapa juvenil, ocurriendo mudas entre una y otra etapa. Aunque estas etapas larvales deben reconocerse con el nombre de zoea y la post-larval como megalopa (Williamson, 1969), se decidió usar los términos etapa larval y post-larval para coincidir con la terminología que se ha venido usando en la descripción post-embriónica de otras especies del género Macrobrachium (autores en Tablas 8, 9 y 10). El número de etapas larvales en Macrobrachium spp. varía desde una hasta doce (tabla 8), haciendo difícil comparar desarrollo morfológico post-embriónico entre las diferentes especies de este género, aunque podríamos considerar algunas características para comparar especies parecidas. Estas podrían ser : la distribución de cromatóforos, el orden de desarrollo de los pereiópodos, el número de dientes en las mandíbulas, cambios morfológicos en

el telson y los urópodos, etc. Los autores que se mencionan en las Tablas 8, 9 y 10 coinciden en anotar que las primeras etapas larvales son nadadoras activas y planctónicas; son atraídas por la luz; nadan con la parte ventral hacia arriba y en grandes agregaciones. Por otro lado, las etapas larvales tardías pasan a ser bentónicas, se alejan de la luz, nadan con la parte ventral hacia abajo y se aíslan de las agregaciones. Todas estas características se observaron en el desarrollo larval de M. heterochirus.

Se ha comprobado que la mayoría de los palaemónidos de agua dulce necesitan de un ambiente salobre para su desarrollo larval (Tablas 9 y 10), y este ambiente salobre en condiciones naturales lo encuentran en la desembocadura de los ríos o estuarios. Además, también, se ha encontrado que después de la fase larval, la post-larva generalmente se queda en aguas salobres por unas semanas y después empieza su migración hacia agua dulce, la cual completa en la etapa juvenil. Para encontrar su habitat apropiado algunas especies pueden migrar hasta distancias de unos 60 km. (Ling, 1969a,b; George, 1969, citado por Sandifer et al., 1975; Barlach et al., 1972). En el palaemónido Cryphiops caementarius se encontró que en un muestreo de la desembocadura del río los tamaños más pequeños de las larvas fueron capturados en la boca misma, mientras que el tamaño promedio aumentaba a medida que se ascendía desde la boca del río hacia partes más altas; por lo consiguiente, las larvas se presentaron en la desembocadura del río por etapas (Hartmann, 1958). Experimentos en cámaras con corriente de agua salobre indican que las larvas de Macrobrachium acanthurus bajan a una posición inferior en la columna de agua cuando la salinidad es reducida (simulando la marea baja) y nadan hacia arriba en la columna de agua cuando la salinidad es aumentada (simulando

marea alta); estas respuestas se interpretaron como un mecanismo mediante el cual las larvas se mantienen en la salinidad apropiada y, a su vez evitan ser arrastradas hacia el mar (Hughes & Richard, 1973). Basándome en este estudio y otros mencionados anteriormente, he construido un diagrama hipotético ilustrando este mecanismo de supervivencia de las larvas en el estuario (Figura 32). Por otro lado, en condiciones de laboratorio se ha demostrado que las larvas de las especies de Macrobrachium que necesitan agua salobre para su desarrollo (Tablas 9 y 10) no lograron sobrevivir más de cinco días en agua dulce; iguales resultados se han encontrado para M. heterochirus en el presente estudio; además, las larvas no lograron mudar más allá de la primera etapa larval, pudiendo hacerlo en otras salinidades aún sin alimento. Aparentemente en estas larvas los factores que afectan la iniciación del proceso de muda son externos, tales como la salinidad y la temperatura, en comparación a los adultos que está regulada por la glandula X en el pedúnculo del ojo. En larvas de Palaemonetes spp. se trató de probar si esta glándula X influenciaba la muda de las larvas y se obtuvieron resultados negativos para estas especies (Hubschman & Rose, 1969).

Otro factor tan importante como la salinidad es el tipo de dieta que consumen estas larvas para completar su desarrollo hasta la etapa juvenil. Estudios hechos con Macrobrachium spp. (Ling, 1969b; Lewis & Ward, 1965) indican que en su ambiente natural las larvas se alimentan primordialmente de zooplancton; pero en ausencia de un adecuado suministro de comida animal viva, éstas toman pequeñas partículas de materia orgánica o plantas muertas. Los juveniles adoptan un modo de vida béntico y por lo tanto se alimentan de animales bénticos

o detritus orgánico. En la etapa de adulto éstas especies de Macrobrachium comen casi cualquier partícula de materia orgánica viva o muerta que sea de tamaño apropiado y cuando hay escasez de comida pueden llegar al canibalismo.

En condiciones de laboratorio se han hecho varios estudios con larvas de palaemónidos en lo que a sus dietas se refiere. Larvas de Palaemonetes pugio y P. vulgaris lograron sobrevivir a través de toda su metamorfosis con dietas de tejido animal, especialmente nauplios de Artemia salina (Broad, 1957). En Cryphiops caementarius se encontró que las larvas prefieren como alimento larvas de quiromónidos (Diptera), copépodos, cladóceros y menos cantidades partículas vegetales (Hartmann, 1958); además, en otros estudios con esta misma especie las larvas se lograron desarrollar bien en dietas de Artemia salina suplementadas con plancton marino filtrado para las primeras etapas y con trocitos de pescado fresco en las últimas etapas (Munaylla, 1977; Viacava et al., 1978). En larvas del género Macrobrachium son varios los estudios de dietas que se han hecho, ya sea indirectamente para la descripción de las etapas larvales o para el estudio de las dietas per se, tales como en M. rosenbergii (Fugimura, 1966, 1970; Ling 1969a,b; Maynard, 1974; Maddox & Manzi, 1976; Manzi & Maddox, 1976; Sandifer & Smith, 1979), M. acanthurus (Choudhury, 1970, 1971a; Dobkin, 1971; Maynard, 1974), M. australiense (Fielder, 1970), M. carcinus (Lewis & Ward, 1965; Choudhury, 1971c,b; Maynard, 1974), M. americanum (Maynard, 1974), M. amazonicum (guest, 1979), M. faustinum (Hunte 1980a,b) y otros mencionados en las Tablas 8, 9 y 10. En todos estos estudios siempre se encontró que la dieta animal es la mejor, sobresaliendo entre todas los nauplios de Artemia salina, lo cual concuerda con lo

encontrado en el presente trabajo (Figura 25). Por otro lado, las larvas de M. acanthurus (Choudhury, 1971a) y M. carcinus (Choudhury, 1971b) que fueron alimentadas con músculo de pescado sobrevivieron hasta la cuarta y tercera etapa larval respectivamente, resultados que son comparables o parecidos a los que se encontraron para M. heterochirus (Figura 25). En cuanto a la dieta de algas, se ha encontrado que es el mejor complemento a Artemia salina para la alimentación de las larvas de M. rosenbergii, siendo mejores las Bacillariophyceae y Chrysophyceae que las Chlorophyceae (Maddox & Manzi, 1976; Manzi & Maddox 1976). En el presente estudio, aunque los monocultivos del alga unicelular Chorella no fueron tan eficientes como Artemia salina, las larvas lograron sobrevivir hasta la sexta etapa larval (Figura 25). En este estudio, también, se introduce un nuevo tipo de dieta para larvas de Macrobrachium, la cual es el cultivo de protozoarios, dando buenos resultados para M. heterochirus ya que se logró obtener incluso la sexta etapa larval. Más investigación es necesaria para saber específicamente que grupos de protozoarios constituyen el alimento más conveniente para larvas de Macrobrachium spp., aunque en esta dieta de protozoarios se observó la predominancia de Paramecium spp. y Euglena spp., lo cual puede ser un punto de partida para futuras investigaciones con monocultivos.

En general, de los trabajos con larvas de Macrobrachium spp. en condiciones de laboratorio (Tablas 8, 9 y 10) se ha encontrado que la primera etapa larval no se alimenta y sólo vive del vitelo que tiene de reserva. A partir de la segunda etapa larval, con el desarrollo de los primeros pares de periópodos, las larvas se alimentan activamente. De la quinta etapa en adelante, las larvas son capaces de nadar al

fondo y recoger alimento ahí; además, cabe anotar que las larvas no son caníbales pero si comen larvas muertas. El tamaño de las partículas del alimento no-vivo, tales como músculo de pescado o Tetramin como se usó en M. rosenbergii (Smith et al., 1976) es bien importante para las primeras etapas larvales, ya que partículas pesadas al ser atrapadas por las larvas pueden arrastrar a éstas hasta el fondo y causar una alta mortandad.

Aparte de todo lo anterior, es necesario anotar que ninguna de las cuatro dietas probadas en este estudio por sí solas produjeron juveniles sino que fue necesaria una combinación de las cuatro dietas para la producción de éstos. Aún así sólo hubo una supervivencia de solamente un 5%, de las post-larvas y tres juveniles lo cual indica que estas larvas necesitan de un ecosistema bastante productivo en microorganismos y con una variedad de éstos para aumentar la supervivencia de las mismas larvas; o sea, que estas larvas tienen en su ambiente natural en la desembocadura del río o estuario la variedad de organismos necesarios para su alimentación ya que estos lugares son altamente productivos, aunque quizás, su poca supervivencia se deba en gran parte a una cantidad de depredadores entre los cuales se incluye adultos de la misma especie.

Aunque el énfasis del presente trabajo fue en el desarrollo de las etapas larvales de la especie Macrobrachium heterochirus, se pudo estudiar la relación de ciertos parámetros como salinidad, temperatura y consumo de oxígeno disuelto en juveniles, hembras grávidas, no grávidas y machos adultos. Se encontraron diferencias significativas a diferentes salinidades, observándose que el consumo de oxígeno aumenta conforme aumenta la salinidad; también se encontró que el

contenido crítico de oxígeno disuelto para M. heterochirus es 1 ppm, el cual es más bajo que el que se encontró para M. rosenbergii que fue 2.0 ppm (Spotts, 1982).

Aparentemente mecanismos de osmoregulación debido al aumento en la salinidad producen el incremento en el consumo de oxígeno por parte de estos organismos. La tolerancia a las salinidades y osmoregulación ha sido estudiada en un grupo de camarones de agua dulce, particularmente en los géneros Palaemon y Palaemonetes (Panikkar, 1939, 1940; Parry, 1954, 1957; Potts & Parry, 1964; Parry & Potts, 1965; Born, 1968), pero sólo tres especies del género Macrobrachium se han investigado en este aspecto : M. rosenbergii (Sandifer et al., 1975), M. australiense y M. equidens (Denne, 1968). Estudios en juveniles de M. rosenbergii han demostrado que este organismo utiliza mecanismos de regulación hipo-osmótica cuando se expone hasta salinidades de 25 ppt. y que esta osmoregulación fracasa a otras salinidades mayores donde los animales cambiaban gradualmente de casi transparentes a un blanco opaco y después morían (Sandifer et al., 1975); también, se ha encontrado que en agua salobres de 10 a 20 ppt. a los juveniles de M. rosenbergii se les hace difícil sobrevivir más de treinta días (Chatry & Huner, 1982).

La osmoregulación de estos animales se determinó hallándose las depresiones del punto de congelación de la sangre y la orina (Denne, 1968; Sandifer et al., 1975). En M. equidens, un morador de aguas salobres, además de ser un regulador hipo-osmótico también es un regulador hiper-osmótico, pudiendo resistir altas salinidades; mientras que M. australiense, un morador de agua dulce, sólo es un regulador hipo-osmótico (Denne, 1968), al igual que M. rosenbergii (Sandifer et al., 1975). Por otro lado, en estos mismos

estudios se determinó las concentraciones de sodio y cloro en la sangre y la orina de M. equidens y M. australiense, encontrándose que la regulación de ambos iones por medio de la orina es posible hasta cierto punto; isotopos radioactivos de sodio indicaron que M. equidens expulsa más sodio que M. australiense a salinidades comparables.

Por otro lado, en el presente estudio, aunque se encontró que en los Macrobrachium heterochirus juveniles, las hembras grávidas, las no grávidas y los machos adultos no varían significativamente en su consumo de oxígeno por gramo de peso por hora, generalmente los juveniles y adultos más pequeños son más resistentes a bajas concentraciones de oxígeno que el resto de los individuos.

SUMARIO Y CONCLUSIONES

Camarones de la especie Macrobrachium heterochirus fueron recolectados en tres ríos del este de Puerto Rico y estudiados bajo condiciones de laboratorio. Se encontró que el apareamiento consta de tres fases : la muda pre-apareamiento, el apareamiento per se y cuidado de la hembra post-apareamiento. Luego de la ovoposición el período de incubación de los embriones dura entre 14 a 19 días, después de lo cual ocurre la eclosión de la primera etapa larval.

Del estudio de la colección de esta especie del Museo de Biología de la Universidad de Puerto Rico, se encontró que las hembras grávidas se concentran entre los dos y los cien metros sobre el nivel del mar. Por otro lado existe una alta correlación positiva entre el número de huevos en hembra por desove y la longitud total y de carapacho de ésta.

Se logró obtener larvas de la especie bajo condiciones artificiales. En el presente estudio se describen ocho etapas larvales y una post-larval; mediante estudios de supervivencia se encontró que la salinidad óptima para el desarrollo larval de Macrobrachium heterochirus es 17.5 ppt. y que, a esta salinidad necesitan de una dieta de origen animal (nauplios de Artemia salina, protozoarios y músculo de pescado) complementada con algas unicelulares (Chlorella) para llegar a la etapa juvenil.

Otro factor importante en el ciclo de vida de Macrobrachium heterochirus fue el oxígeno disuelto del agua, el cual fue medido para juveniles, hembras grávidas, no-gravidas y machos adultos, a cinco diferentes salinidades siendo estas 0 ppt., 10 ppt., 17.5 ppt., 25 ppt. y 35 ppt. Se encontró que no hubo diferencia significativa ($p > .01$) en el consumo de oxígeno

por gramo de peso, por litro de agua, por hora entre estos grupos de individuos de la especie, pero si hubo una diferencia altamente significativa ($p < .00001$) entre las diferentes salinidades, observándose que a mayor salinidad, mayor es el consumo de oxígeno. También se determinó que la concentración crítica de oxígeno disuelto en la especie es 1 ppm, después de este punto el camarón se torna de color blancuzco y muere a los pocos minutos.

BIBLIOGRAFIA CITADA

- Bardach, J. E., J. H. Ryther y W. O. Mclarney, 1972. Aquaculture. - The farming and Husbandry of Freshwater and Marine organisms. Willey-Interscience Co. pp. 587-632.
- Bauer, R. T. 1976. Mating Behavior and Spermatophore Transfer in the Shrimp Heptacarpus pictus (Stimpson) (Decapoda : Caridea : Hippolytidae). J. Nat. Hist. 10:415-440.
- Born, J. W. 1968. Osmoregulatory Capacities of Two Caridean Shrimps, Syncaris pacifica (Atyidae) and Palaemon macrodactylus (Palaemonidae). Biol. Bull. 134:235-244
- Broad, A.C. 1957 a. The Relationship between Diet and Larval development of Palaemonetes. Biol. Bul. 112:162-170.
- _____, 1957 b. Larval development of Palaemonetes pugio Holthuis. Biol. Bull. 112:144-161.
- Canals, M. 1979. Some Ecological Aspects of the Biology of Macrobrachium crenulatum (Holthuis, 1950). Palaemonidae, Decapoda in Puerto Rico including notes on its taxonomy. Science-Ciencia 6:130-132.
- _____, 1977. Nuevo Record para Puerto Rico de Dos Especies de Decápodos: Macrobrachium crenulatum (Holthuis, 1950) Palaemonidae y Penaeus schmitti (Burkenroad, 1936) Penaeidae. Science-Ciencia 5:6-8.
- Chace, F. 1972. The Shrimps of the Smithsonian-Bredin Caribbean Expeditions with a Summary of the West Indian Shallow-Water Species (Crustacea : Decapoda : Natantia). Smithsonian Cont. Zool. 98: 1-20.
- Chace, F. A. y H. H. Hobbs, 1969. The Freshwater and Terrestrial Decapod Crustaceans of the West Indies with Special References to Dominica. Bull. U. S. Nat. Mus. 292: 48-112.
- Chatry M. y J. V. Huner. 1982. Growth and Survival of Macrobrachium rosenbergii in brackish water (10-20 ppt.) ponds. 13th Annual Meeting of the World Mariculture Society.
- Choudhury, P. C. 1971 a. Laboratory Rearing of Larvae of the Palaemonid Shrimp Macrobrachium acanthurus (Wiegmann, 1836). Crustaceana 21:113-125.

- Choudhury, P. C. 1971 b. Responses of Larval Macrobrachium carcinus (L.) to variations in salinity and diet (Decapoda, Palaemonidae). *Crustaceana* 20:113-120.
- _____. 1971 c. Complete Larval Development of the Palaemonid Shrimp Macrobrachium carcinus (L.) Reared in the Laboratory (Decapoda, Palaemonidae). *Crustaceana* 20:51-69.
- _____. 1970. Complete Larval Development of the Palaemonid Shrimp Macrobrachium acanthurus (Wiegmann, 1836), Reared in the Laboratory (Decapoda, Palaemonidae). *Crustaceana* 18:113-132.
- Chow, S., Y. Ogasawara y Y. Taki. 1982. Male Reproductive System and Fertilization of the Palaemonid Shrimp Macrobrachium rosenbergii. *Bull. Japanese Soc. Sci. Fish.* 48:177-183.
- Denne, L. B., 1968. Some Aspects of Osmotic and Ionic Regulation in the Prawns Macrobrachium australiense (Holthuis) and M. equidens (Dana). *Comp. Biochem. Physiol.* 26:17-30.
- Dobkin, S. 1971. A Contribution to the Knowledge of the Larval Development of Macrobrachium acanthurus (Wiegmann, 1836) (Decapoda, Palaemonidae). *Crustaceana* 21:294-297.
- Fielder, D. R. 1970. The Larval Development of Macrobrachium australiense Holthuis, 1950 (Decapoda, Palaemonidae), Reared in the Laboratory. *Crustaceana* 18:60-74.
- Fujimura, T. 1966. Notes on the Development of a Practical Mass Culturing Technique of the Giant Prawn Macrobrachium rosenbergii. *Indo-Pac. Fish. Council. Proc.*, 12th Session, Honolulu, Hawaii (IPFC/C66/WP 47). 4pp.
- Fujimura, T. y H. Okamoto. 1970. Notes on Progress Made in Developing a Mass Culturing Technique for Macrobrachium rosenbergii in Hawaii. *Indo-Pac. Fish. Council. Proc.*, 14th Session, Bangkok, Thailand. *Sym.* 53. 17 pp.
- Genofre, G. y V. Lobao. 1978. Macrobrachium holthuisi. A New Species of Shrimp (Decapoda, Macrura). *Crustaceana* 35: 273-276.
- Goodwin, H. L. y J. A. Hanson. 1975. The Aquaculture of Freshwater Prawns/ Macrobrachium species. U. S. Dept. Comm., National Technical Information Service, PB-246657.
- Guest, W. C. 1979. Laboratory Life History of the Palaemonid Shrimp Macrobrachium amazonicum (Heller) (Decapoda, Palaemonidae). *Crustaceana* 37:141-152.

- Hanson J. A. y H. L. Goodwin. 1977. Shrimp and Prawn Farming in the Western Hemisphere. Dowden, Hutchinson & Ross Inc. Stroudsbury, Pennsylvania. 439 pp.
- Hart, C. W. Jr. 1961. The Freshwater Shrimps (Atyidae and Palaemonidae) of Jamaica, W. I. Proc. Acad. Nat. Sci., Phila. 113:61-80.
- Hartmann, G. 1958. Apuntes sobre la Biología del Camarón de río Cryphiops caementarius (Molina) (Decapoda, Palaemonidae). Pesca Caza, Lima 8:15-28.
- Hobbs, H. H. Jr., H. H. Hobbs III y M. A. Daniel. 1977. A Review of the Troglotic Decapod Crustaceans of the Américas. Smithsonian Cont. Zool. 244:1-52.
- Holthuis, L. B. 1952. A General Revision of the Palaemonidae (Crustacea, Decapoda, Natantia) of the Américas II. The subfamily Palaemoninae. Allan Hancock Found. Publ. Occas. Pap. 12 : 1-395.
- Holthuis, L. B. y A. J. Provenzano Jr. 1970. New Distribution Records for species of Macrobrachium with notes on the Distribution of the Genus in Florida (Decapoda, Palaemonidae). Crustaceana 19:211-213.
- Horne, F. y S. Beisser. 1977. Distribution of the River Shrimp in the Guadalupe and San Marcos Rivers of Central Texas. U. S. A. (Decapoda, Caridea). Crustaceana 33:56-60.
- Hubschman, J. H. y J. A. Rose, 1969. Palaemonetes kadiakensis Rathbun : Post Embryonic Growth in the Laboratory (Decapoda, Palaemonidae). Crustaceana 16:81-87.
- Hughes, D. A. y J. D. Richard. 1973. Some Current-Directed Movements of Macrobrachium acanthurus (Wiegmann, 1836) (Decapoda, Palaemonidae) under Laboratory Conditions. Ecology 54:927-929.
- Hunte, W. 1980 a. The Laboratory Rearing of Larvae of the Shrimp Macrobrachium faustinum (Decapoda, Palaemonidae). Carib. J. Sci. 16:57-60.
- _____. 1980 b. The Larval Development of the Shrimp. Carib. J. Sci. 15:49-68.
- John, M. C. 1957. Bionomics and Life History of Macrobrachium rosenbergii (de Man). Bull. Cent. Res. Inst. Univ. Kerola, India, Ser. C, Nat. Sci. 15:93-102.
- Kaestner, A. 1970. Invertebrate Zoology III. Interscience Po. pp. 274-312.

- Kinne, O. 1961. Growth Molting Frequency, Heartbeat, Number of Eggs and Incubation Time in Gammarus zaddachi Exposed to Different Environments. *Crustaceana* 2:26-36.
- Lewis, J. B. y J. Ward. 1965. Developmental Stages of the Palaemonid Shrimp, Macrobrachium carcinus (Linnaeus, 1758). *Crustaceana* 9:137-148.
- Lewis, J. B., J. Ward y A. McIver, 1966. The Breeding Cycle, Growth and Food of the Freshwater Shrimp Macrobrachium carcinus (L.). *Crustaceana* 10:48-52.
- Ling, S. W. 1969 a. Methods of Rearing and Culturing Macrobrachium rosenbergii (de Man). *FAO Fish. Rep.* 57:607-619.
- _____. 1969 b. The General Biology and Development of Macrobrachium rosenbergii (de Man). *FAO Fish. Rep.* 57:589-606.
- Maddox, M. B. y J. J. Manzi. 1976. The Effects of Algal Supplements on Static System Culture of Macrobrachium rosenbergii (de Man) Larvae. *Proc. World Maricult. Soc.* 7:677-698.
- Manzi, J. J. y M. B. Maddox. 1976. Algal Supplement enhancement of Static and Recirculating System Culture of Macrobrachium rosenbergii Larvae. *Helgol. Wiss. Meesunters.* 28:447-455.
- Maynard, E. C. L., A. Riollano y P. Gonzales Ríos. 1974. La Crianza de Camarones en Agua Dulce del Género Macrobrachium. *Agricultura al día* (Depto. Agric. Puerto Rico) 19:8-23.
- Munaylla, A. U. 1977. Desarrollo Larval del Camarón de Río Cryphiops caementarius. Determinación y Descripción de sus Estadios Larvarios. *Documenta* 4 (62):12-16.
- Panikkar, N. K. 1940. Osmotic Properties of the Common Prawn. *Nature.* 145:108.
- _____. 1939. Osmotic Behavior of Palaemonetes varians (Leach). *Nature.* 144:866.
- Parry, G. 1957. Osmoregulation in Some Freshwater Prawns. *J. Exp. Biol.* 34:403-423.
- _____. 1954. Ionic Regulation in the Palaemonid prawn Palaemon [= Leander] serratus. *J. Exp. Biol.* 31:601-613

- Parry, G. y W. T. W. 1965. Sodium Balance in the Freshwater Prawn Palaemonetes antennarius. J. Exp. Biol. 42:415-421.
- Penn, G. H. Jr. 1943. A Study of the Life History of the Louisiana Red Crawfish Cambarus clarkii Girard. Ecology 24:1-18.
- Pennak, R. W. 1953. Freshwater Invertebrates of the United States. Ronald Press Co. N. Y. pp. 447-469.
- Potts, W. T. W. y G. Parry. 1964. Sodium and Chloride Balance in the Prawn Palaemonetes varians. J. Exp. Biol. 41:591-601.
- Rojas, J. y G. Silva. 1979. Estudio Preliminar de Macrobrachium amazonicum, Camarón de Río (Heller). 6to Congreso Nacional de Biología. Chiclayo, Perú. Libro de Resúmenes pp. 163-164.
- Sandifer, P. A. y T. I. J. Smith, 1979, Experimental Aquaculture of the Malaysian Prawn Macrobrachium rosenbergii, in South Carolina, U. S. A. pp.306-311. In : T. V. R. Pillay and W. A. Dill (Eds.), Advances in Aquaculture, Fishing News Books, Ltd., Farnham, England.
- Sandifer, P. A., J. S. Hopkins y T. I. J. Smith, 1975. Observations on Salinity, Tolerance and Osmoregulation in Laboratory-reared Macrobrachium rosenbergii Post-larvae (Crustacea, Caridea). Aquaculture. 6:103-114.
- Santiago, A. T. 1979. Estudio Biogeográfico de los Camarones en los Ríos Yauco y Grande de Arecibo y Algunos Estudios Poblacionales Sobre estos Animales. Tesis de Maestría en Ciencias. Universidad de Puerto Rico, San Juan, Puerto Rico. 145 pp.
- Schmitt, W. L. Crustacea Macrura and Anomura of Porto Rico and Virgin Isl. 15 (2):125-227.
- Shakuntala, K. 1977. The Relation between Body Size and Number of Eggs in the Freshwater Prawn Macrobrachium lamerrei. Crustaceana. 33:17-22.
- Smith, T. I. J., P. A. Sandifer y W. C. Trimble. 1976. Pond Culture of the Malaysian Prawn, Macrobrachium rosenbergii (de Man), in South Carolina, 1974-1975. Proc. 7th Annual Meeting World Mariculture Society: 625-645.

- Spotts, D. G. 1982. Low Oxygen Stress in the Freshwater Prawn. Abstracts, 13th Annual Meeting World Mariculture society, Seattle, Washington. p. 5.
- Truesdale, F. M. y W. J. Mermilliod. 1979. The River Shrimp Macrobrachium ohione Smith (Decapoda, Palaemonidae) : Its Abundance, Reproduction and Growth in the Atchafalaya River Basin of Louisiana, U. S. A. Crustaceana. 36:61-73.
- Vélez, M. J., Jr. 1967. Checklist of the Terrestrial and Freshwater Decapoda of Puerto Rico. Carib. J. Sci. 7:41-44.
- Viacava, C. M., S. R. Aitken y U. J. Llanos. 1978. Estudio del Camarón en el Perú. 1975-1976. Boletín Instituto del Mar. 3(5): 232 pp.
- Villamil, J. 1976. Some Aspects of the Ecology of the Freshwater Shrimps in the Upper Espiritu Santo River at El Verde, Puerto Rico. M. S. Thesis. University of Puerto Rico, San Juan, Puerto Rico.
- Williamson, D. I. 1969. Name of Larvae in the Decapod and Euphausiacea. Crustaceana 16: 210-213.
- Zar, G. 1974. Biostatistical Analysis. Prentice Hall Press. New Jersey. 620 pp.

Tabla 1. - Período de incubación en hembras grávidas de Macrobrachium heterochirus a diferentes salinidades.

Salinidad (ppt)	Número de hembras grávidas	Fluctuación del período de incu- bación (días)	Período promedio de incubación (días)
0	18	14 - 19	15.7 ± 1.37
10.0	10	14 - 18	16.1 ± 1.60
17.5	10	15 - 19	17.0 ± 1.49

Tabla 2. - Relación entre la longitud total y el número de huevos en hembras grávidas de Macrobrachium heterochirus.
 Número total de hembras (N) = 50, correlación (r) = 0.87

Longitud total (mm.)	Número de huevos	Longitud total (mm.)	Número de huevos
18	184	31	1095
20	162	31	854
20	211	31	1392
21	199	33	1532
21	313	33	2104
21	404	34	2506
22	243	35	2757
22	452	36	2927
23	769	36	2288
23	570	37	3026
23	341	38	2703
24	474	38	3213
24	596	39	4621
25	447	39	3174
25	613	40	1162
26	642	40	3208
27	650	40	4712
27	419	43	3355
28	718	46	3645
29	236	50	3816
29	320	52	4520
29	830	54	4151
30	1428	57	4310
30	960	60	5031
30	785	61	4346

Tabla 3. - Relación entre la longitud del carapacho y el número de huevos en hembras grávidas de Macrobrachium heterochirus. Número total de hembras (N) = 50, correlación (r) = 0.88

Longitud del carapacho (mm.)	Número de huevos	Longitud del carapacho (mm.)	Número de huevos
4	211	11	785
5	162	11	960
5	184	11	1532
5	313	11	2104
6	243	11	2506
7	199	12	236
7	341	12	854
7	404	12	2288
7	452	12	2757
7	570	13	3026
8	447	13	3174
8	474	13	4621
8	596	14	2927
8	769	14	3208
9	419	14	3213
9	613	15	2703
9	642	15	3355
9	650	15	4712
10	320	16	3645
10	718	17	3816
10	830	18	4520
10	1095	19	4151
10	1162	19	4310
10	1392	20	4346
10	1428	20	5031

Tabla 4. - Frecuencia de hembras de Macrobrachium heterochirus en diferentes elevaciones sobre el nivel del mar. Número total de hembras (N) = 158

Elevación (m.n.s.m.)	Número de hembras grávidas	Número de hembras no grávidas	Número total de hembras
2	1	3	4
4	5	2	7
15	11	0	11
20	3	1	4
25	17	10	27
50	20	56	76
100	7	6	13
250	0	16	16
total	64	94	158

Tabla 5. - Consumo de ppm. de oxígeno disuelto en Macrobrachium heterochirus por gramo de peso/ litro de agua/ hora.

AGUA DULCE (0 ppt.)

Camarón #	1	2	3	4	5	Promedio
Juveniles	0.437	0.143	0.300	0.375	0.500	0.351
No grávidas	0.326	0.600	0.233	0.160	0.367	0.337
Grávidas	0.435	0.283	0.346	0.457	0.417	0.388
Machos	0.283	0.403	0.423	0.448	0.240	0.359

AGUA SALOBRE (10 ppt.)

Juveniles	1.125	0.667	0.583	0.833	0.700	0.696
No grávidas	0.500	0.583	0.406	0.372	0.846	0.781
Grávidas	0.807	0.846	0.807	0.577	0.577	0.723
Machos	0.360	0.340	0.540	0.378	0.714	0.466

AGUA SALOBRE (17.5 ppt.)

Juveniles	1.000	1.000	0.600	1.000	0.750	0.870
No grávidas	0.607	0.850	0.625	0.469	0.800	0.670
Grávidas	0.767	0.318	1.333	0.433	0.933	0.757
Machos	0.704	0.600	0.848	0.431	0.565	0.630

AGUA SALOBRE (25 ppt.)

Juveniles	3.214	0.833	0.667	1.333	0.833	1.376
No grávidas	0.828	0.680	1.333	1.848	1.328	1.203
Grávidas	0.325	1.382	0.896	1.700	1.400	1.141
Machos	0.882	0.808	0.530	1.450	1.886	1.111

AGUA SALADA (35 ppt.)

Juveniles	0.900	2.500	1.429	2.650	3.100	2.116
No grávidas	0.792	1.367	1.382	2.187	1.618	1.469
Grávidas	1.250	1.440	2.000	3.269	1.522	1.896
Machos	0.684	1.038	0.897	1.060	1.650	1.066

Tabla 6. - Promedios del consumo en ppm de oxígeno disuelto en Macrobrachium heterochirus por gramo de peso/litro de agua/ hora.

Salinidad (ppt.)	Juveniles	Hembras no- grávidas	Hembras grávidas	Machos
0	0.351 ± 0.138	0.337 ± 0.168	0.388 ± 0.072	0.359 ± 0.092
10	0.781 ± 0.212	0.541 ± 0.189	0.723 ± 0.134	0.466 ± 0.160
17.5	0.870 ± 0.186	0.670 ± 0.155	0.757 ± 0.406	0.630 ± 0.156
25	1.376 ± 1.057	1.203 ± 0.464	1.141 ± 0.539	1.111 ± 0.547
35	2.116 ± 0.915	1.469 ± 0.503	1.896 ± 0.816	1.066 ± 0.359

Tabla 7. - Análisis de varianza bifactorial (ANOVA) para salinidad y sexo en el consumo de oxígeno disuelto de Macrobrachium heterochirus.

Fuente de varianza	Suma de cuadrados	Grados de libertad	Cuadrado del promedio	F	P
Sexo	1.9683	3	0.6561	3.0952	>.01
Salinidad	20.6440	4	5.1610	24.3468	<.00001
Salinidad X Sexo	2.0033	12	0.1669	0.7875	
Error	16.9583	80	0.2120		
Total	41.5739	99			

Tabla 8. - Comparación de crecimiento larval entre especies de Macrobrachium : número de huevos por hembra grávida, tamaño de la primera etapa larval, tamaño de post-larva y número de etapas larvales.

Especie	# de huevos por hembra grávida	Longitud de primera etapa (mm.)	Longitud de post-larva (mm.)	# de etapas larvales
<u>M. acanthurus</u>				
Choudhury, 1970	ND	2.25-2.35	5.5-6.5	10
Maynard, 1974	100000- 200000	2.2	7.0	12
<u>M. amazonicum</u>				
Guest, 1979	195-2200	2.5	ND	9
<u>M. australiense</u>				
Fielder, 1970	97-197	3.15-3.30	3.75-4.1	3
<u>M. carcinus</u>				
Lewis & Ward, 1965	ND	1.44	13.0	5
Choudhury, 1971c	ND	2.0-2.1	ND	12
Maynard, 1974	120000	1.8	9.0-10.0	12
<u>M. hendersonianum</u>				
Jalihal & Sankolli, 1975 (1)	ND	7.0	ND	1
<u>M. lamerrei</u>				
Shakuntala, 1977	20-147	ND	ND	ND
<u>M. ohione</u>				
Truesdale & Mermilliod, 1979	6273- 24800	ND	ND	ND
<u>M. rosenbergii</u>				
Ling, 1969b	60000- 100000	2.0-2.2	6.0-6.5	8
Maynard, 1974	160000	2.2	8.6-8.8	12
<u>M. heterochirus</u>				
Presente estudio	184-5031	2.13-2.47	7.0-10.5	8

1) Citados por Hobbs et al. (1977).

ND : No se describió

Tabla 9. - Comparación de crecimiento larval entre especies de Macrobrachium existentes en Puerto Rico: salinidad, temperatura, metamorfosis hasta juvenil y supervivencia.

Especie	Salinidad (ppt.)	Temp. (C)	Metamor. (días)	Superv. (%)
<u>M. acanthurus</u>				
Choudhury, 1970	15-20	23-27	25-40	9
Dobkin, 1971	12-35	26-30	43-56	1.4
Dobkin, 1973 (1)	ND	30	29-50	20-25
Maynard, 1974	50 (%)*	25-34	25-45	ND
Dungan et al., 1975 (1)	16	30-32	41-69	1.6-7.6
<u>M. carcinus</u>				
Lewis & Ward, 1965	66(%)*	ND	90	ND
Choudhury, 1971b	14-17.5	24-28	56-65	2.5
Dobkin, 1973 (1)	ND	30	ND	2.5
Maynard, 1974	50(%)*	25-34	43-70	ND
Dungan et al., 1975 (1)	12	27.5	-	0
Harrel, 1977 (1)	16	28	30-35	40-50
<u>M. faustinum</u>				
Hunte, 1980a,b.	18-20	ND	75-98	10
<u>M. heterochirus</u>				
Presente estudio	17.5	26	35	5

1) Citados por Hanson & Goodwin (1977).

ND : No se describió

* : Proporción de agua dulce y agua salada

Tabla 10. - Comparación de crecimiento larval entre especies de Macrobrachium no existentes en Puerto Rico : Salinidad, temperatura, metamorfosis hasta juvenil y supervivencia.

Especie	Salinidad (ppt.)	Temp. (C)	Metamor. (días)	Superviven- cia (%)
<u>M. amazonicum</u>				
Guest, 1977 (1)	15	26-27	18-21	ND
Guest, 1979	10	24-30	12-24	50
<u>M. americanum</u>				
Arana, 1974 (1)	10	28	50-72	ND
Monaco, 1975 (1)	15	29.5	53	ND
<u>M. australiense</u>				
Fielder, 1970	0	21-28	6	ND
<u>M. rosenbergii</u>				
Fujimura & Okamoto, 1970	24.6	24-29	47.2	15
Ling, 1969a	12-14	26-28	35-55	16-17
Maynard, 1974	50% (2)	25-34	21-45	ND
Takata, 1974 (1)	15-17	26.6-30	35	ND
Maddox & Manzi, 1977 (1)	12	28	23-28	50.5
Sandifer et al., 1975	16	28	30-40	ND
<u>M. heterochirus</u> *				
Presente estudio	17.5	26	35	5

1) Citados por Hanson & Goodwin (1977).

ND : No se describió

* : Esta especie existe en Puerto Rico

2) : Proporción de agua dulce y agua salada

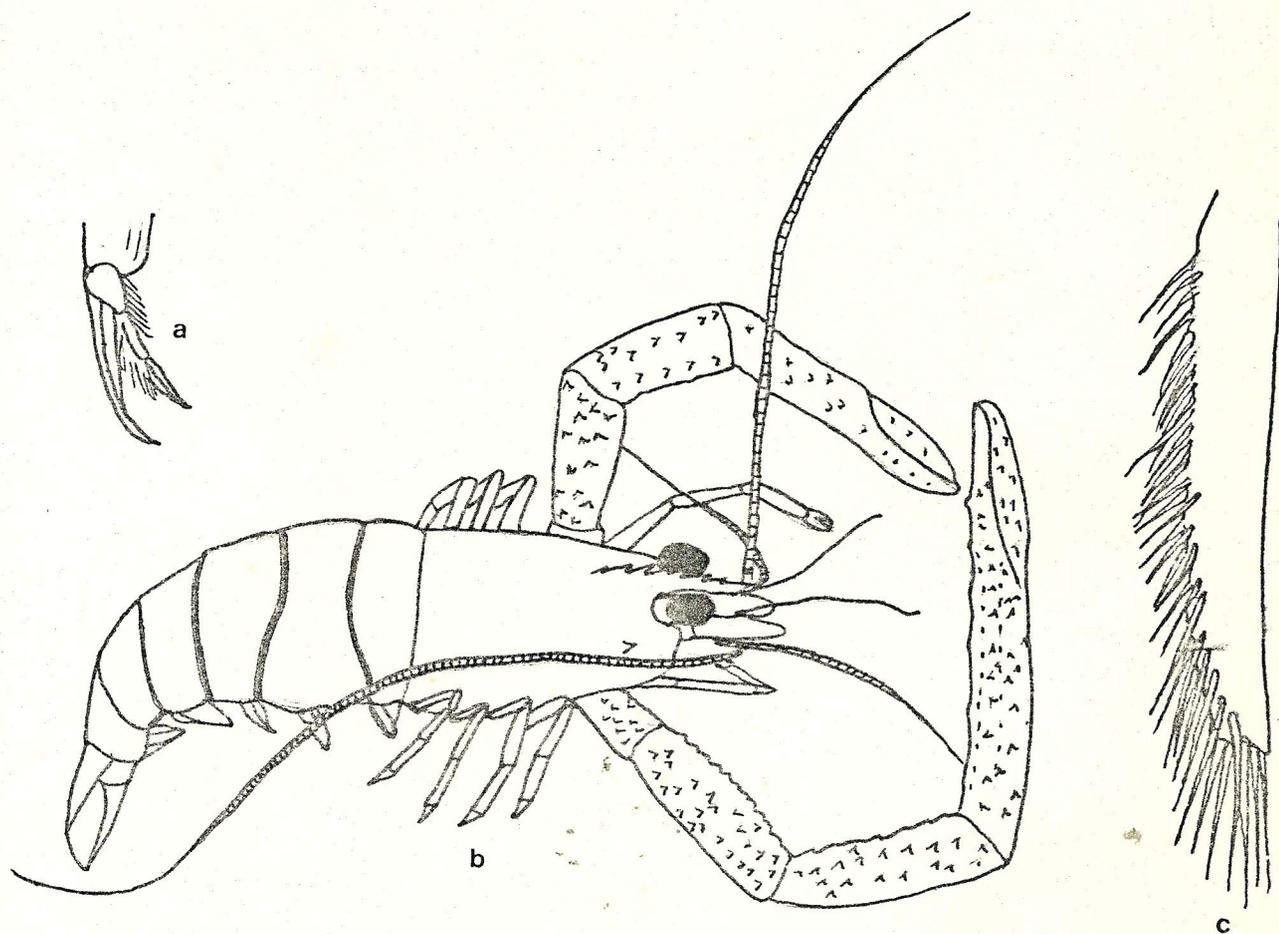


Figura 1. - Macrobrachium heterochirus (Wiegmann) : a, segundo pleópodo; b, macho adulto (L.T.= 84 mm., L.C.= 35 mm.); c, apéndice masculina.

Figura 2. - Sistema e instrumentos utilizados en la determinación del consumo de oxígeno de Macrobrachium heterochirus. A, rotador; B, botella con camarón, tela metálica y barra rotadora; C, sensor; D, enchufe; E, medidor de oxígeno y F, grafímetro.

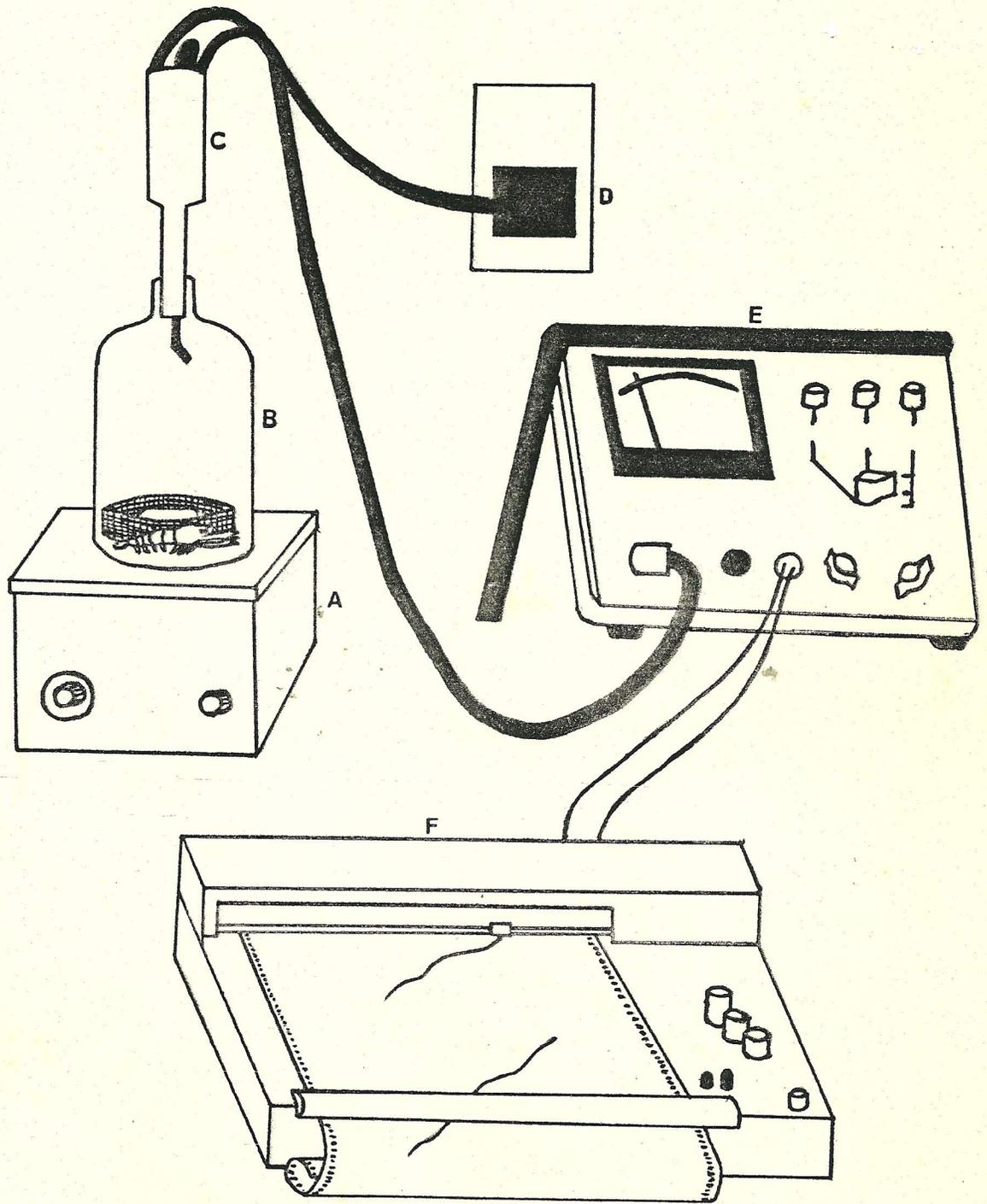


Figura 3. - Regresión que muestra la relación lineal directa entre el número de huevos por desove y la longitud total en hembras grávidas de Macrobrachium heterochirus. Correlación (r) = .87

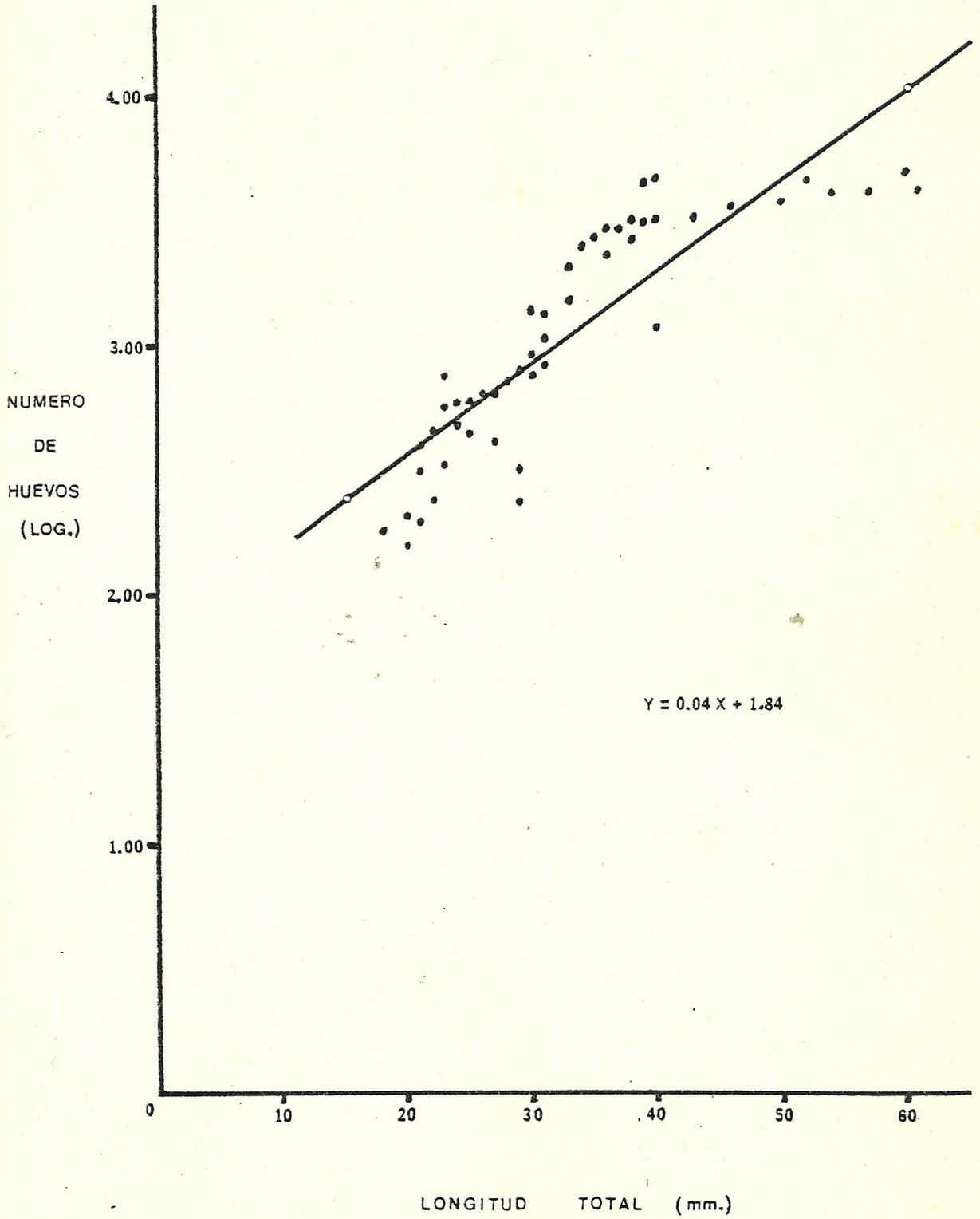
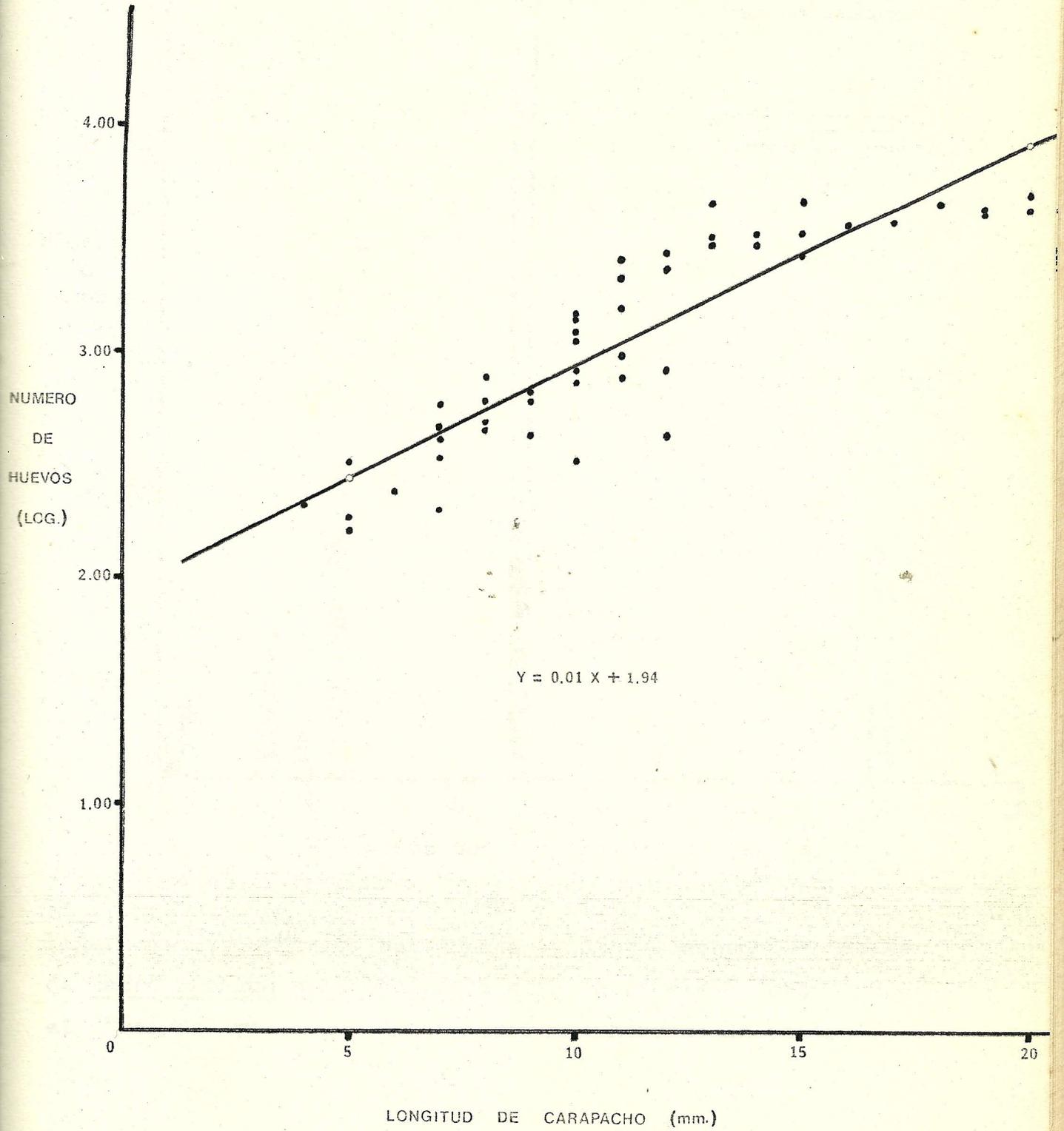


Figura 4. - Regresión que muestra la relación lineal directa entre el número de huevos por desove y la longitud de carapacho en hembras grávidas de Macrobrachium heterochirus. Correlación (r) = .88



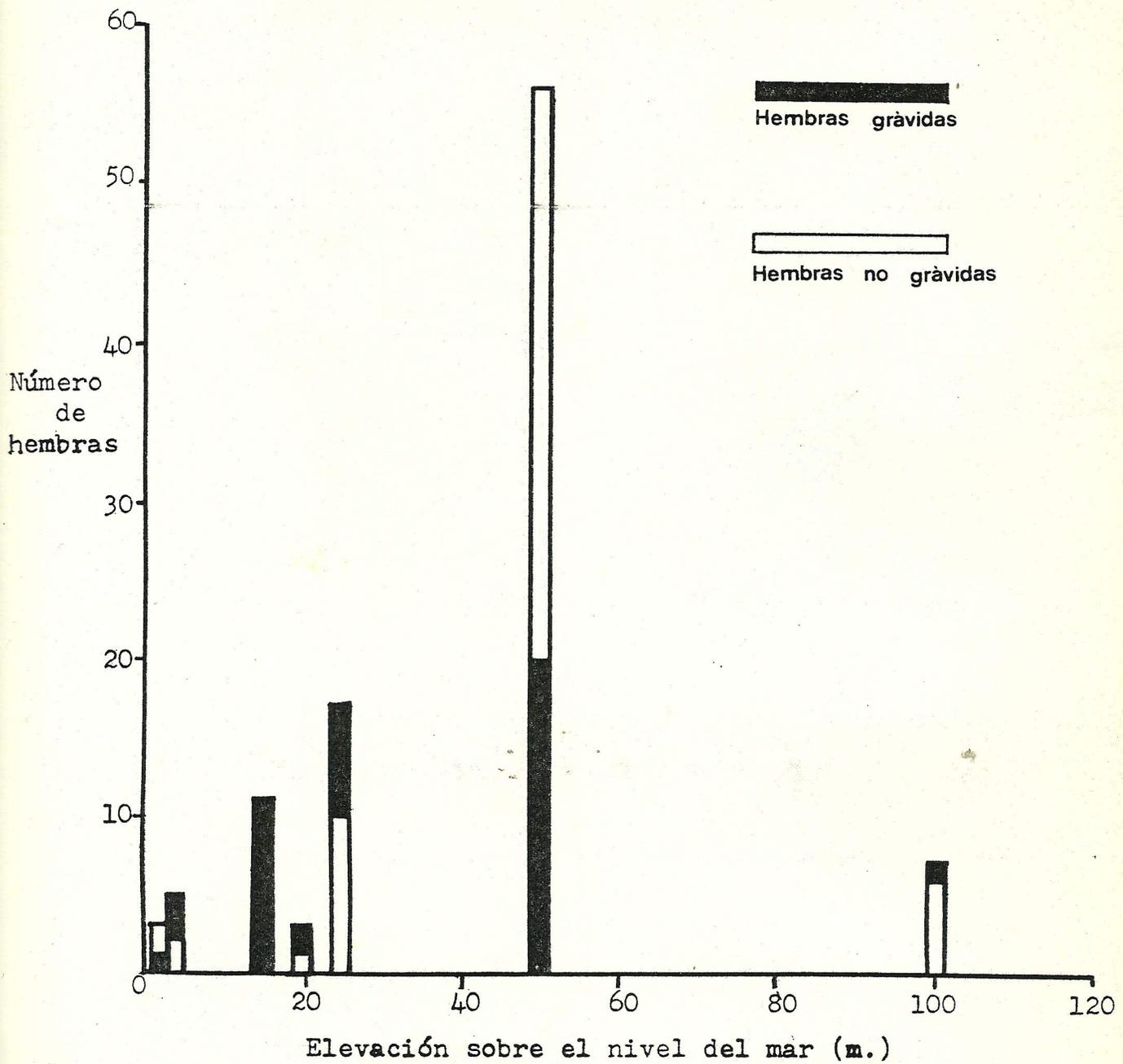


Figura 5. - Histograma que indica la distribución de hembras de Macrobrachium heterochirus a diferentes elevaciones sobre el nivel del mar. Los datos fueron tomados de la tabla 4.

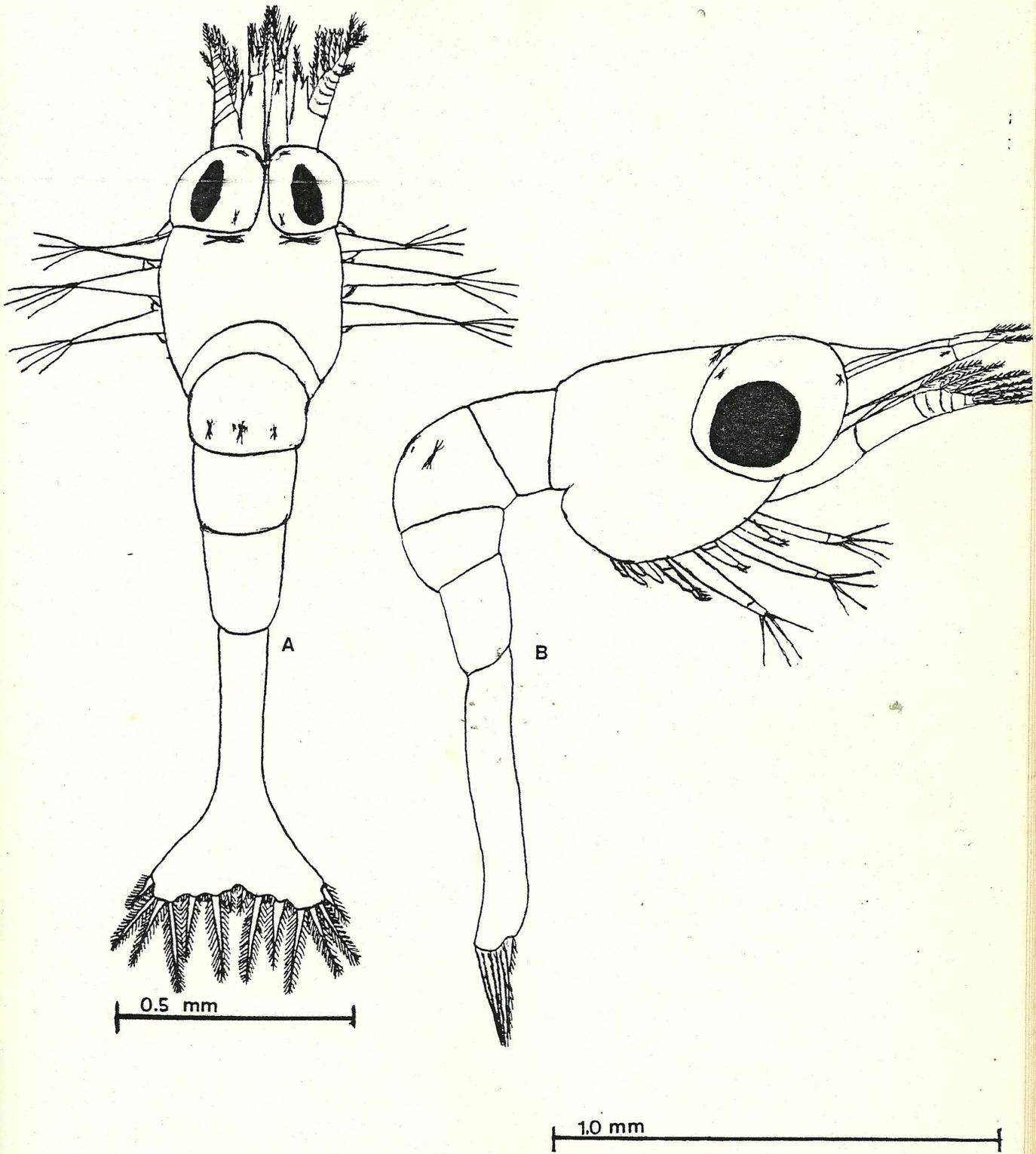


Figura 6. - Macrobrachium heterochirus (Wiegmann), primera etapa larval, A, vista dorsal; B, vista lateral.

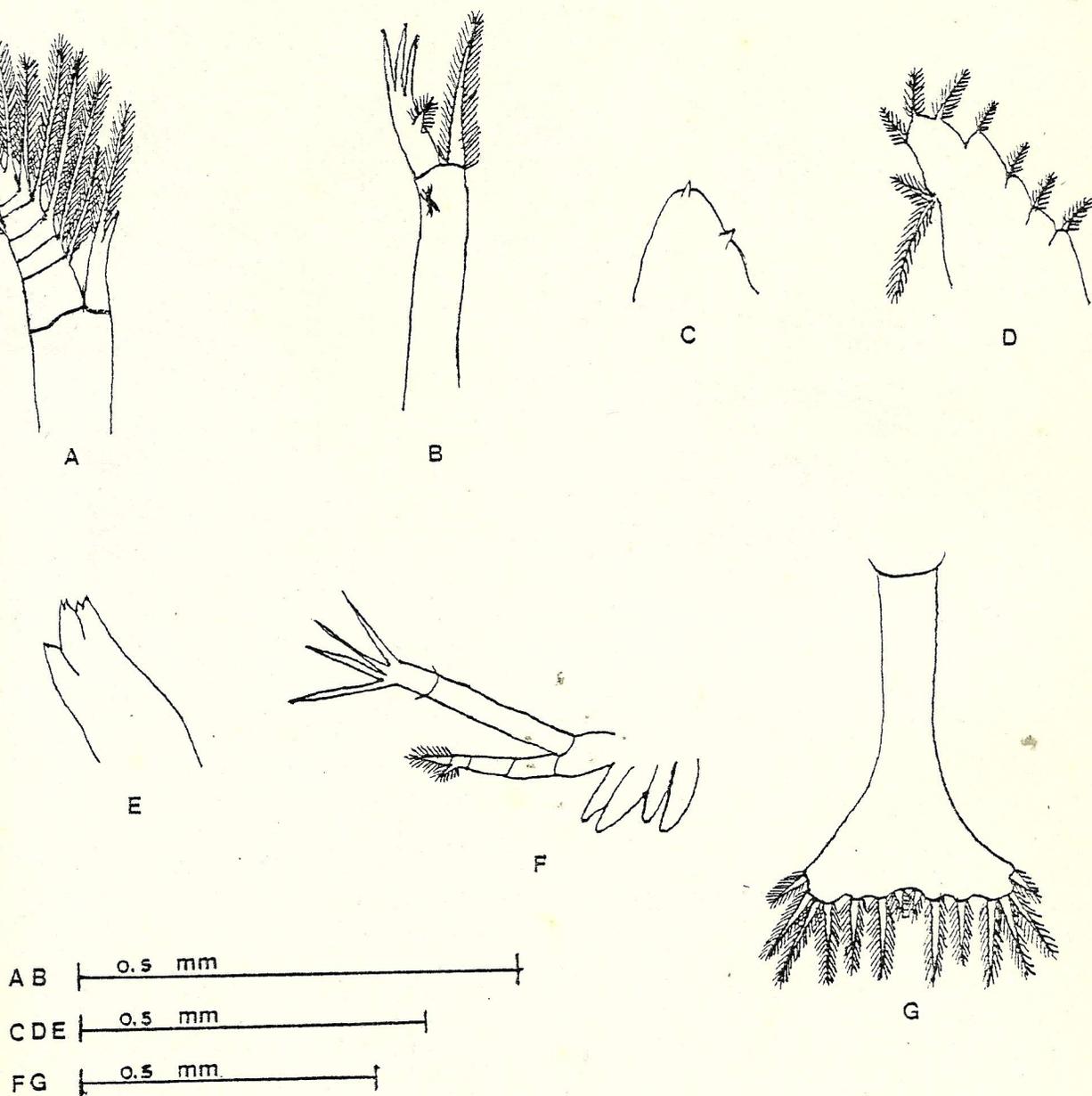


Figura 7. - Macrobrachium heterochirus (Wiegmann), apéndices de la primera etapa larval, A, antena; B, anténula; C, mandíbula; D, maxila II; E, maxila I (maxílula); F, maxilipedo y pereiópodo; G, telson.

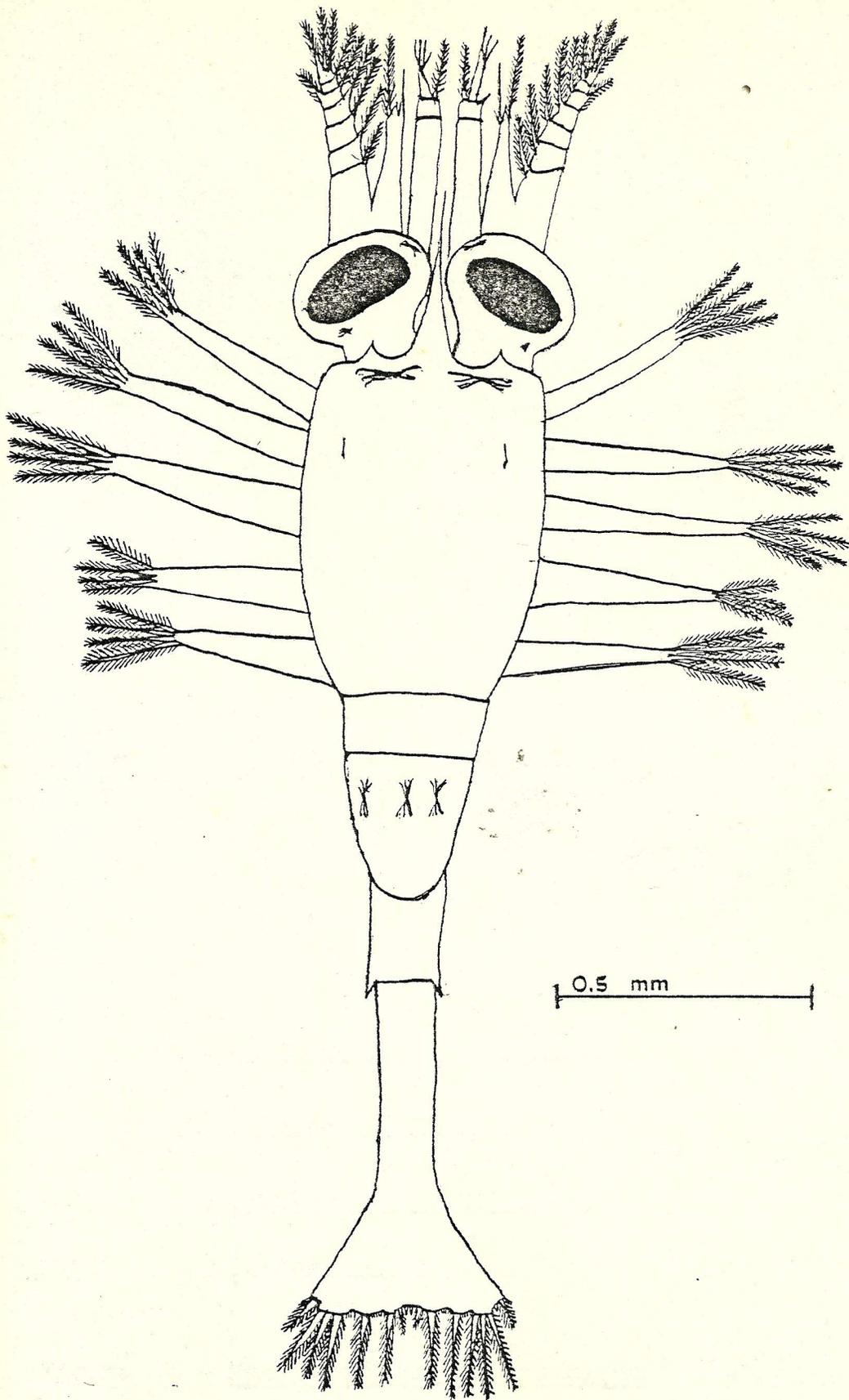
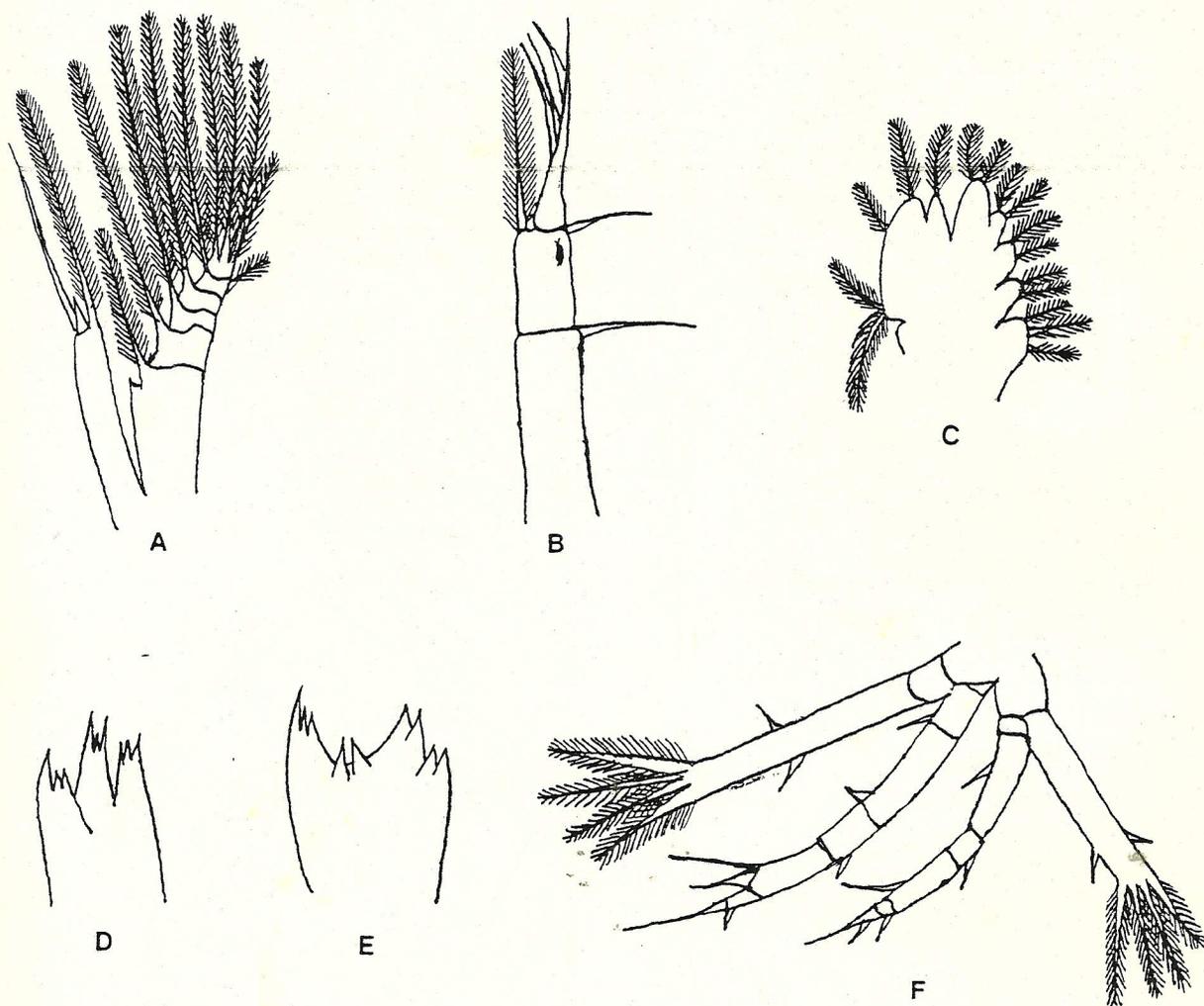


Figura 8. - Macrobrachium heterochirus (Wiegmann), segunda etapa larval.



A B | 0.5 mm

F | 0.5 mm.

C | 0.25 mm.

D E | 0.1 mm

Figura 9. - Macrobrachium heterochirus (Wiegmann), apéndices de la segunda etapa larval. A, antena; B, anténula; C, maxila II; D, maxila I (maxilula); E, mandíbula; F, pereiópodos I y II.

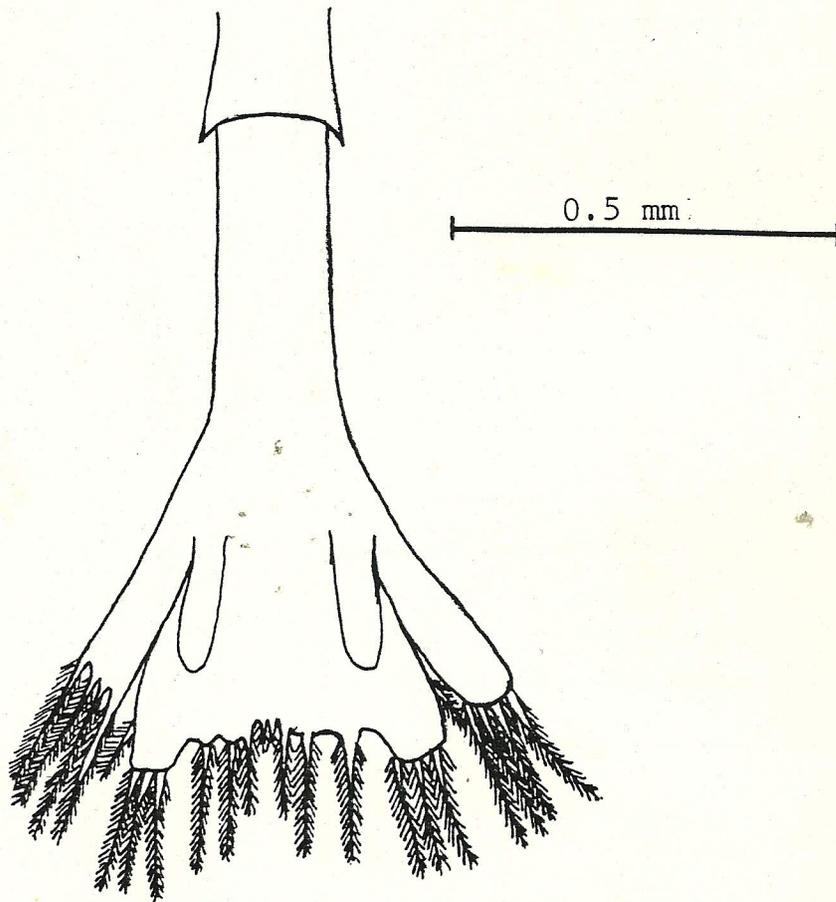


Figura 10. - Macrobrachium heterochirus (Wiegmann), telson y urópodos de la tercera etapa larval.

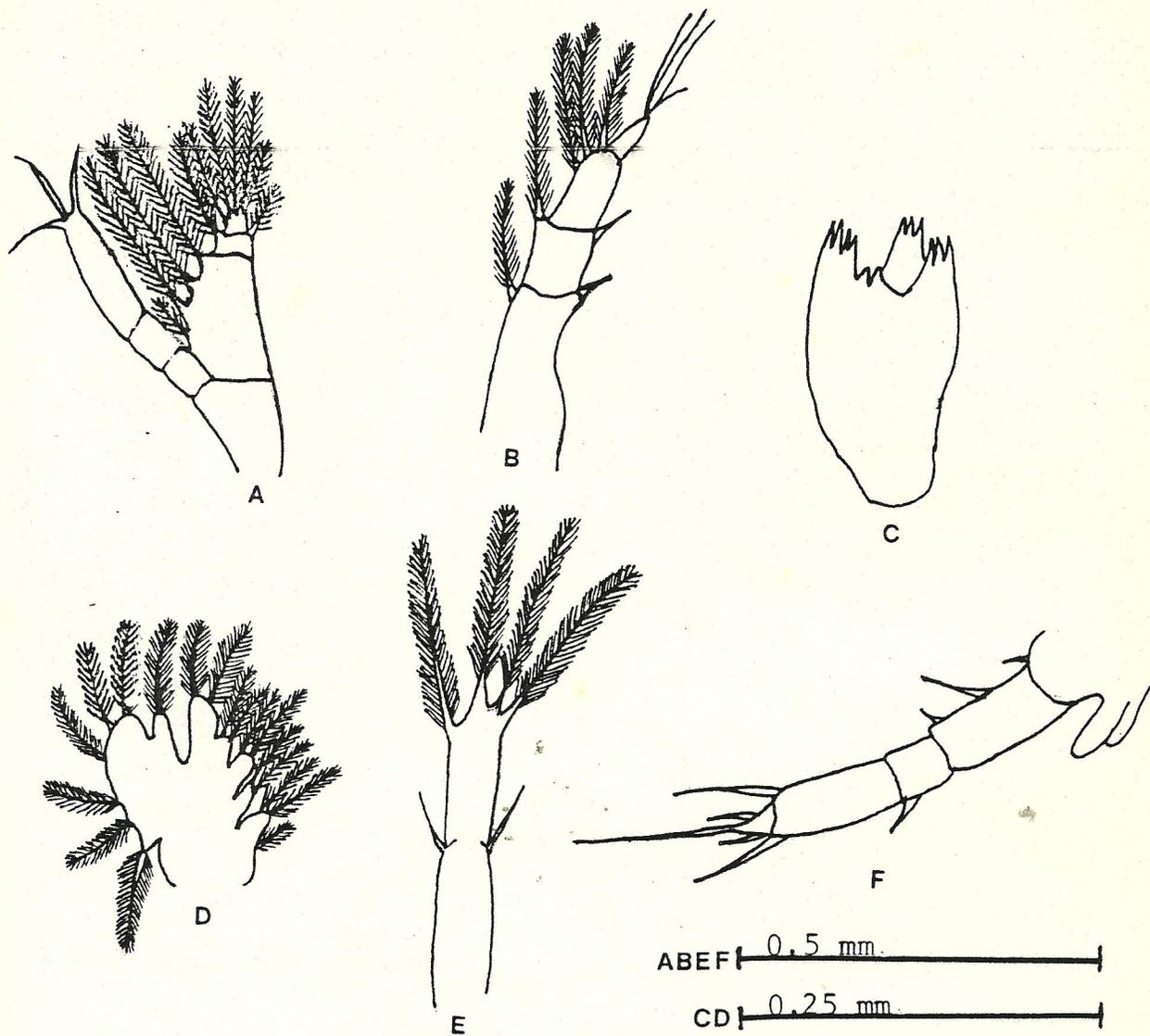


Figura 11. - Macrobrachium heterochirus (Wiegmann), apéndices de la tercera etapa larval, A, antena; B, anténula; C, mandíbula D, maxila II; E, exópodo del pereiópodo I; F, endópodo del pereiópodo II y yemas del pereiópodo III.

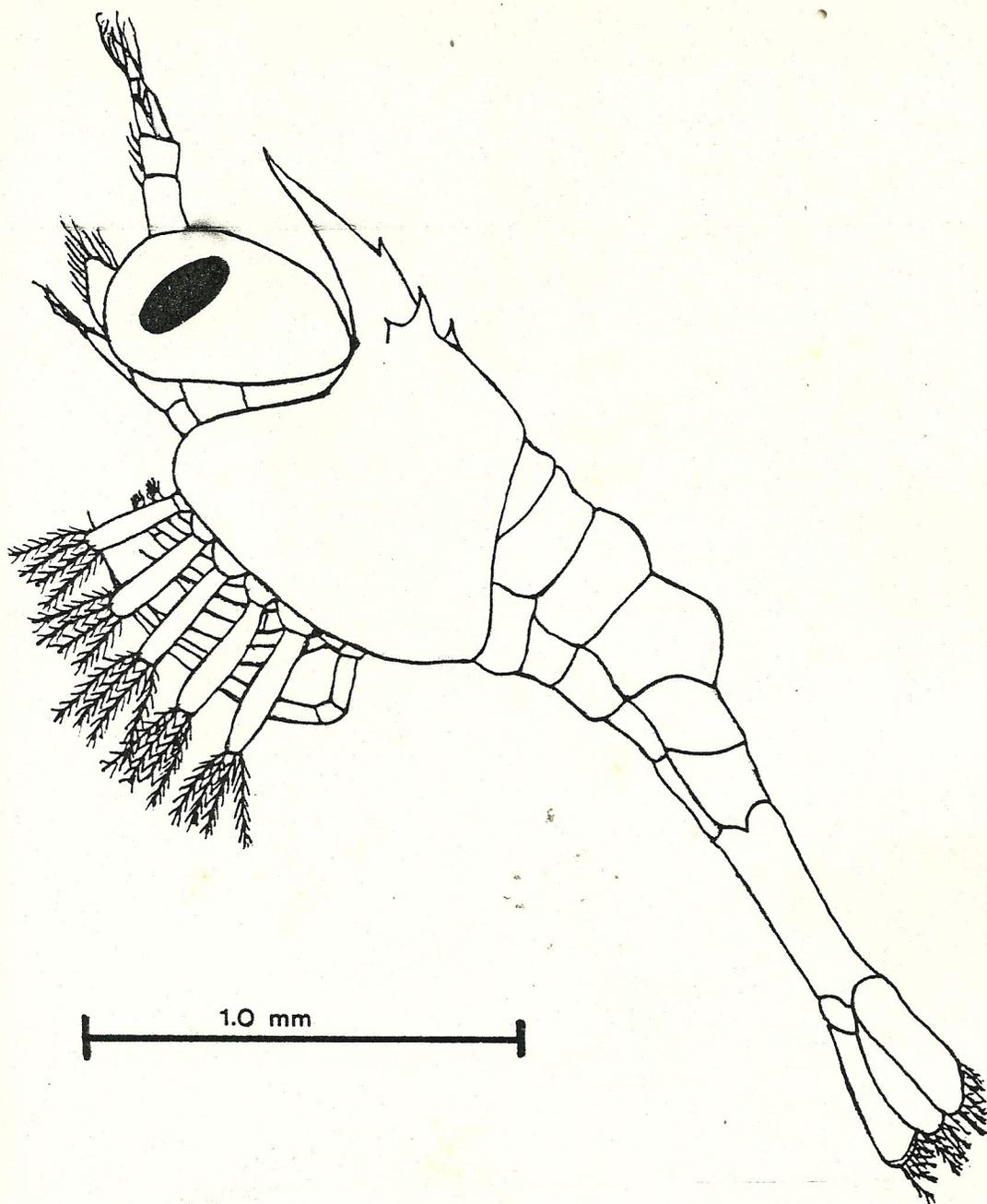


Figura 12. - Macrobrachium heterochirus (Wiegmann), cuarta etapa larval.

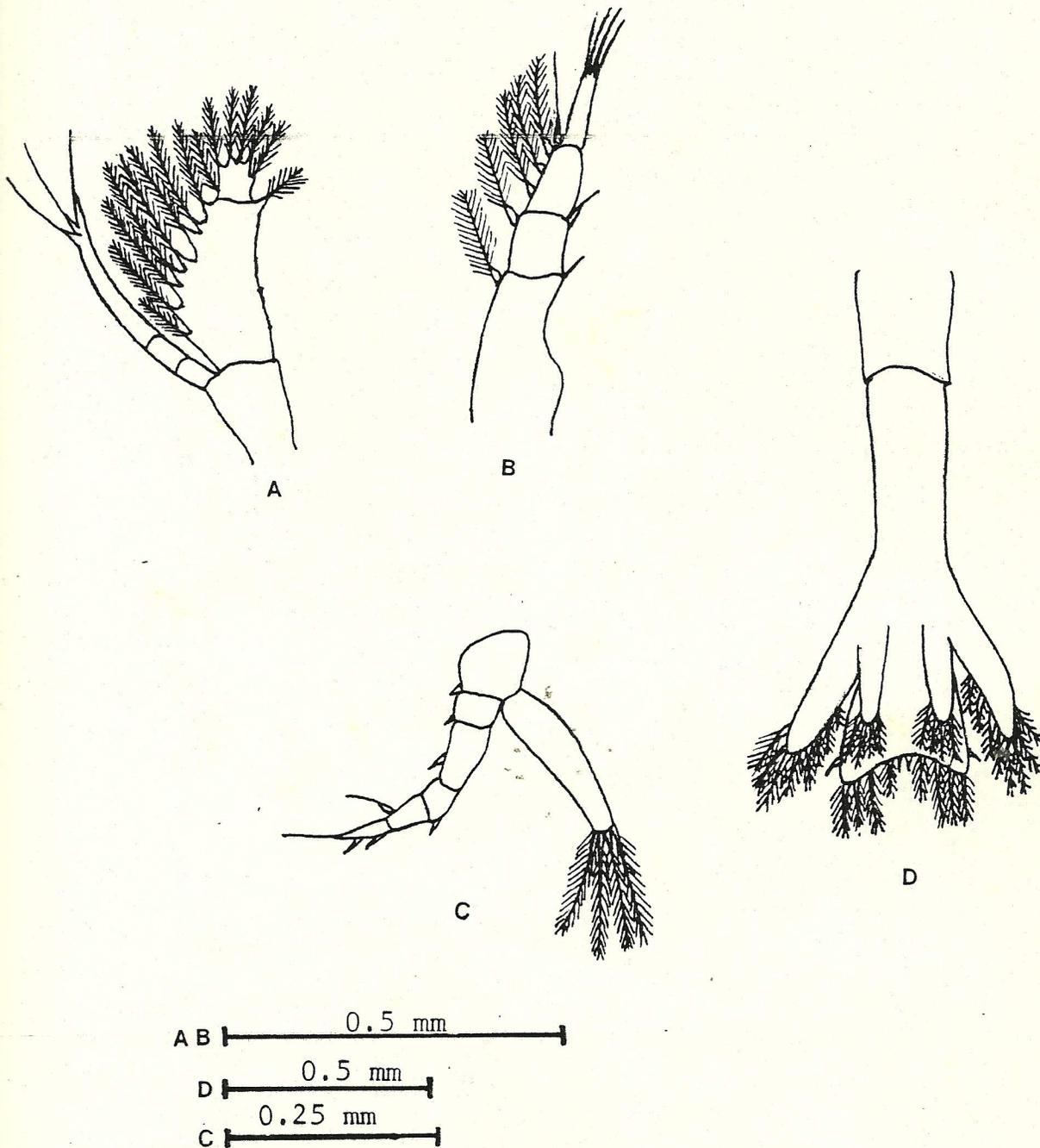


Figura 13. - Macrobrachium heterochirus (Wiegmann), apéndices de la cuarta etapa larval, A, antena; B, anténula; C, pereiópodo III; D, telson y urópodos.

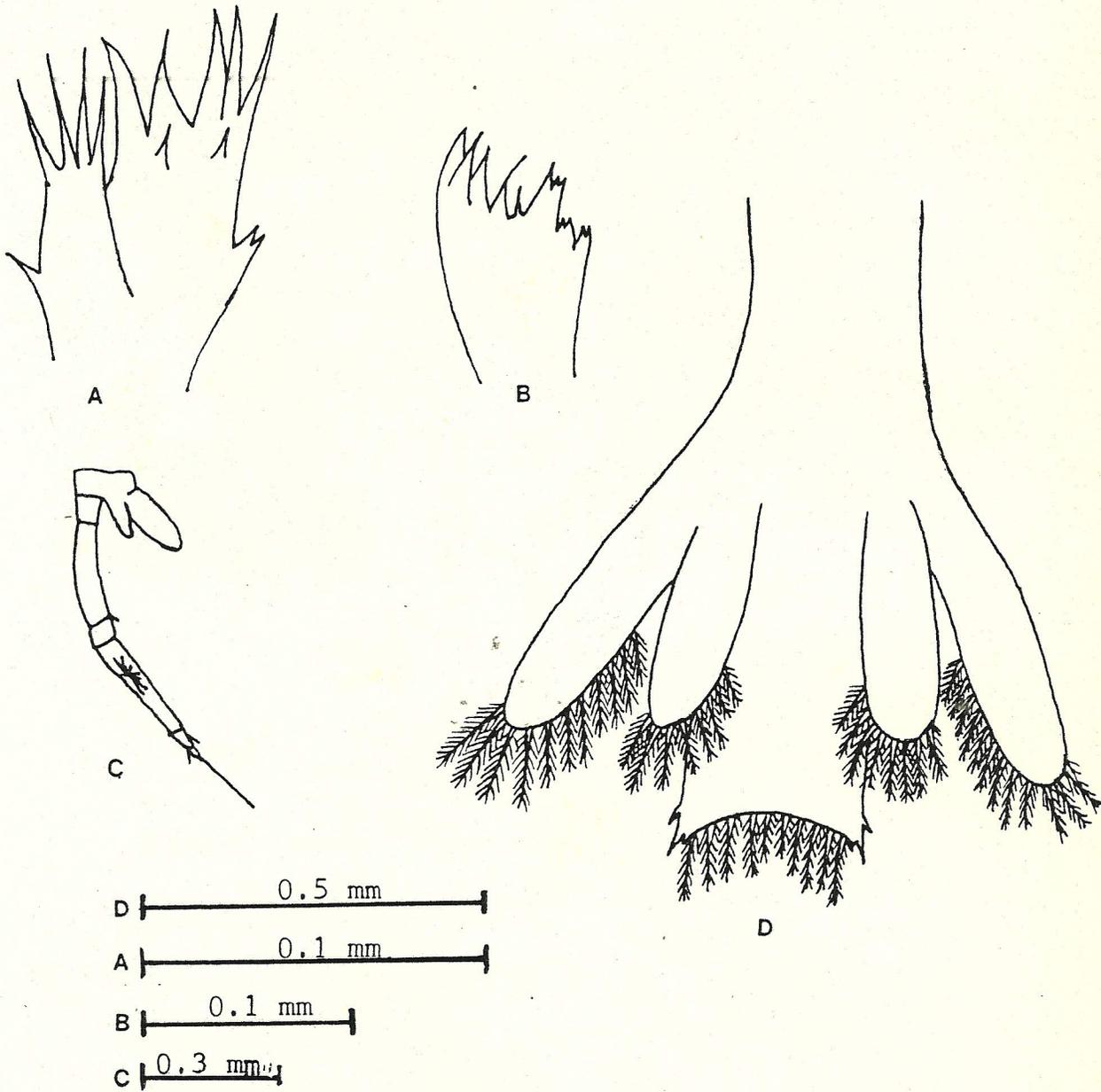


Figura 14. - Macrobrachium heterochirus (Wiegmann), apéndices de la quinta etapa larval, A, maxila I (maxilula); B, mandíbula; C, pereópodo V con yema del IV; D, telson y urópodos.

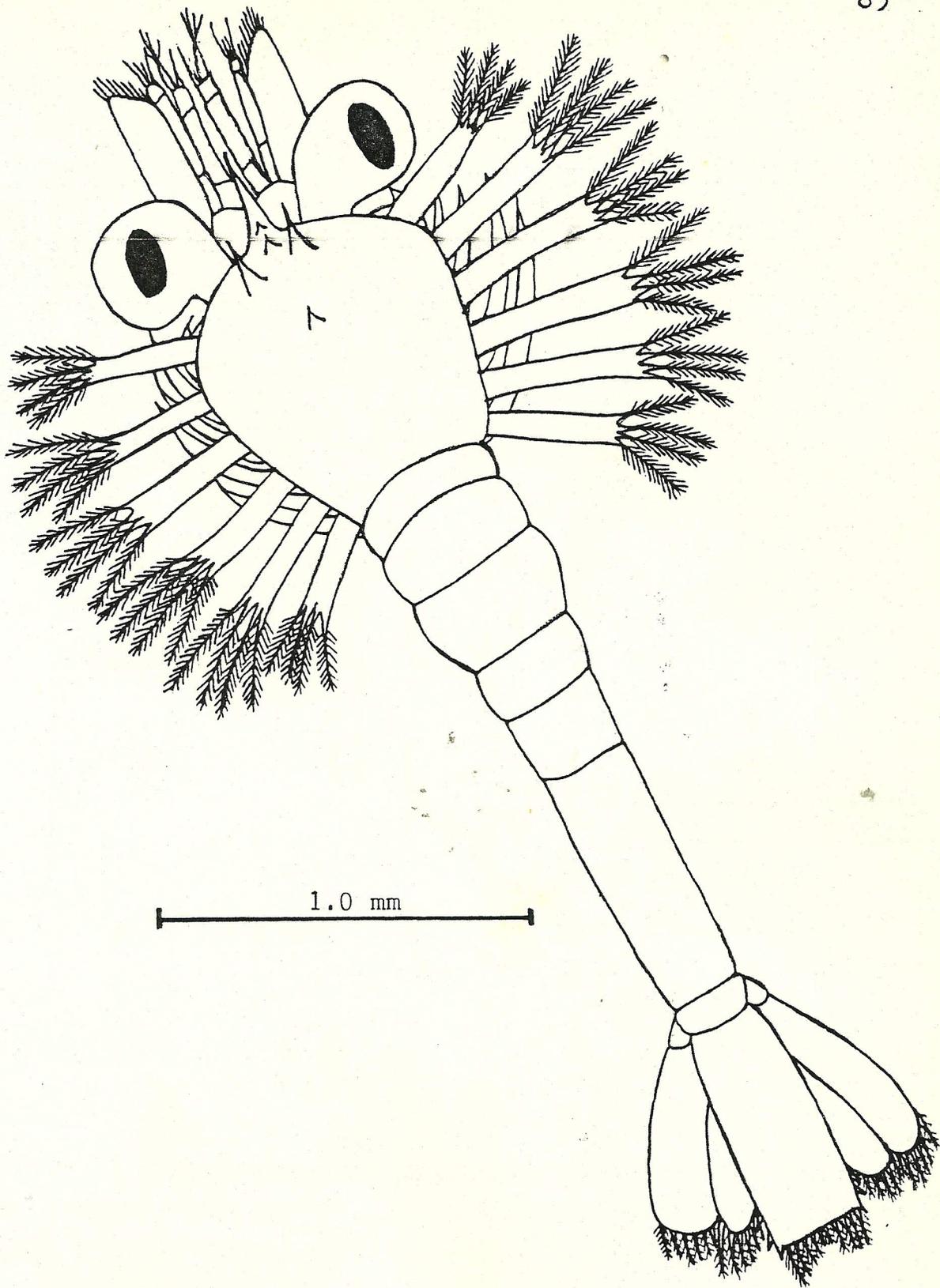


Figura 15. - Macrobrachium heterochirus (Wiegmann), sexta etapa larval.

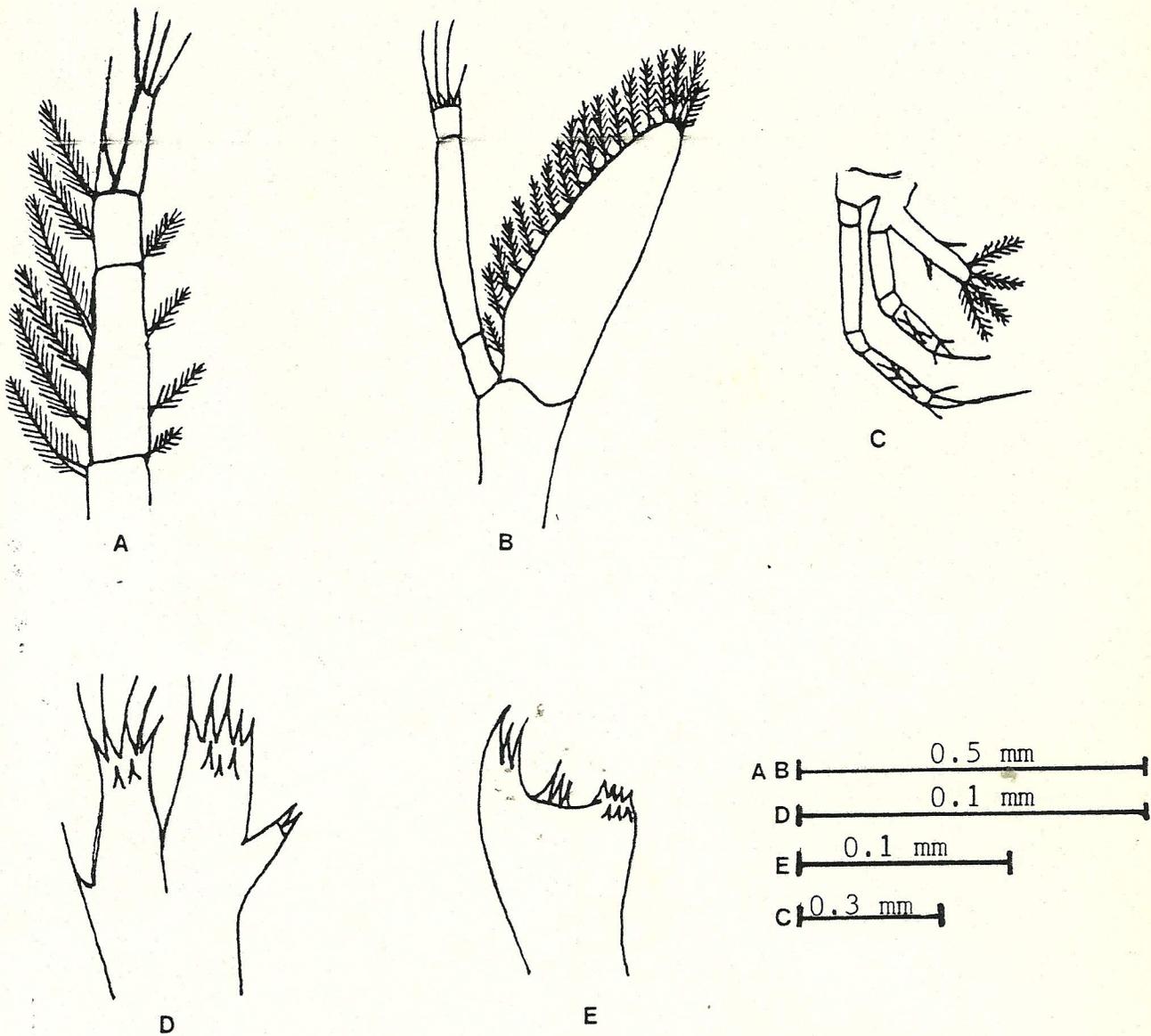


Figura 16. - Macrobrachium heterochirus (Wiegmann), apéndices de la sexta etapa larval, A, anténula; B, antena; C, pereópodos IV y V; D, maxila I (maxílula); E, mandíbula.

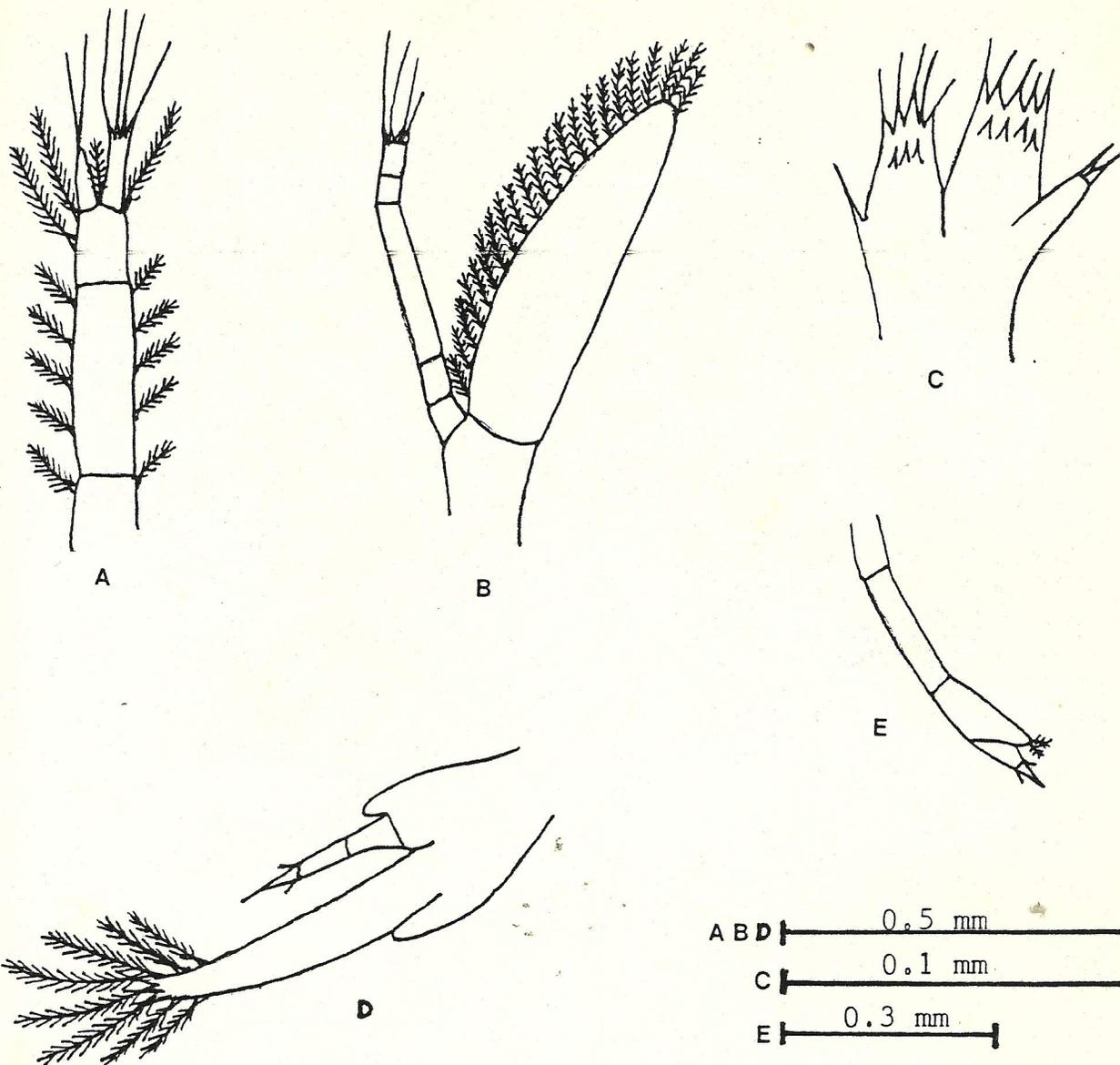


Figura 17. - Macrobrachium heterochirus (Wiegmann), apéndices de la séptima etapa larval, A, anténula; B, antena; C, maxila I (maxilula); D, maxilípodo I; E, pereiópodo I.

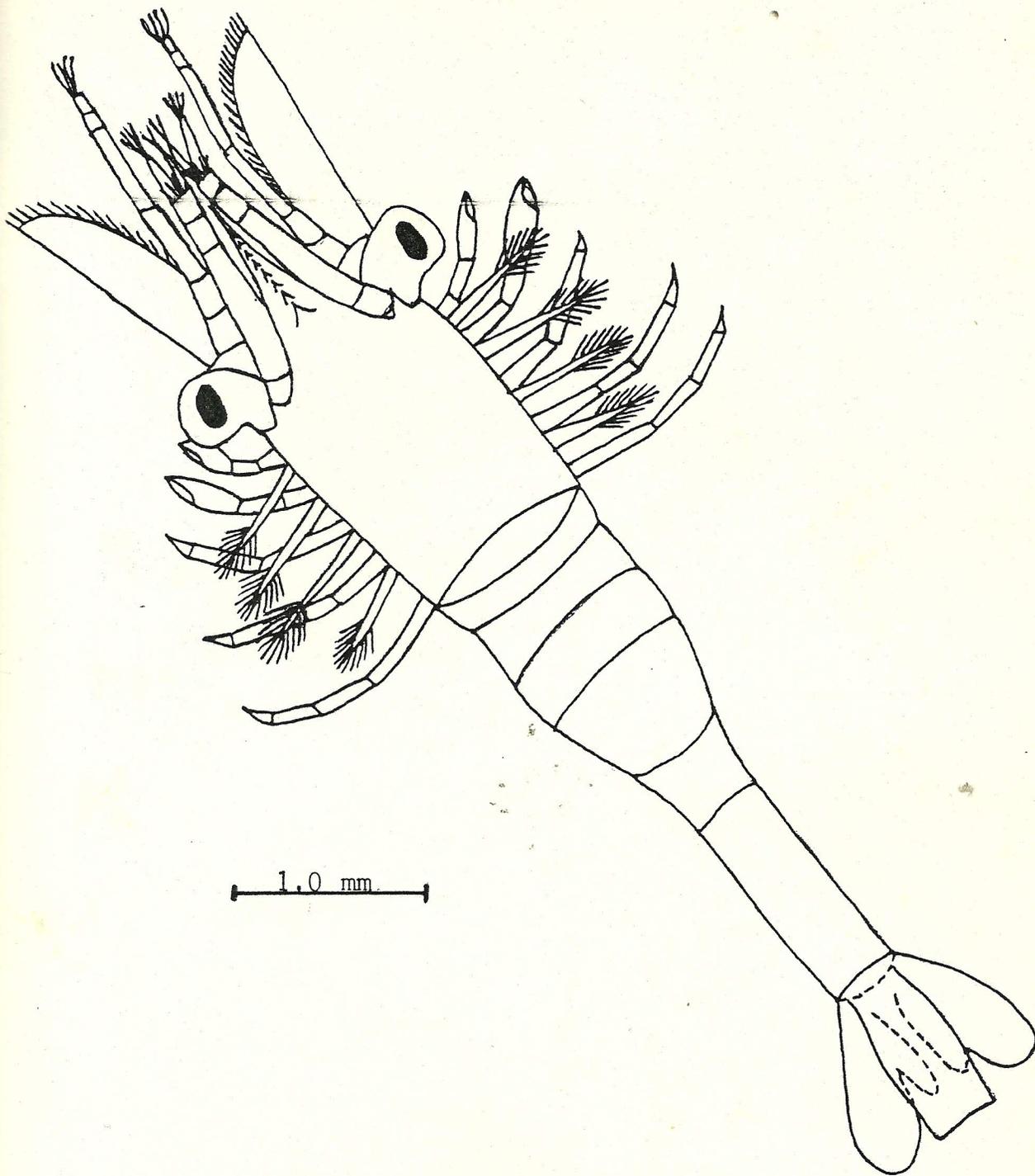


Figura 18. - Macrobrachium heterochirus (Wiegmann) octava etapa larval.

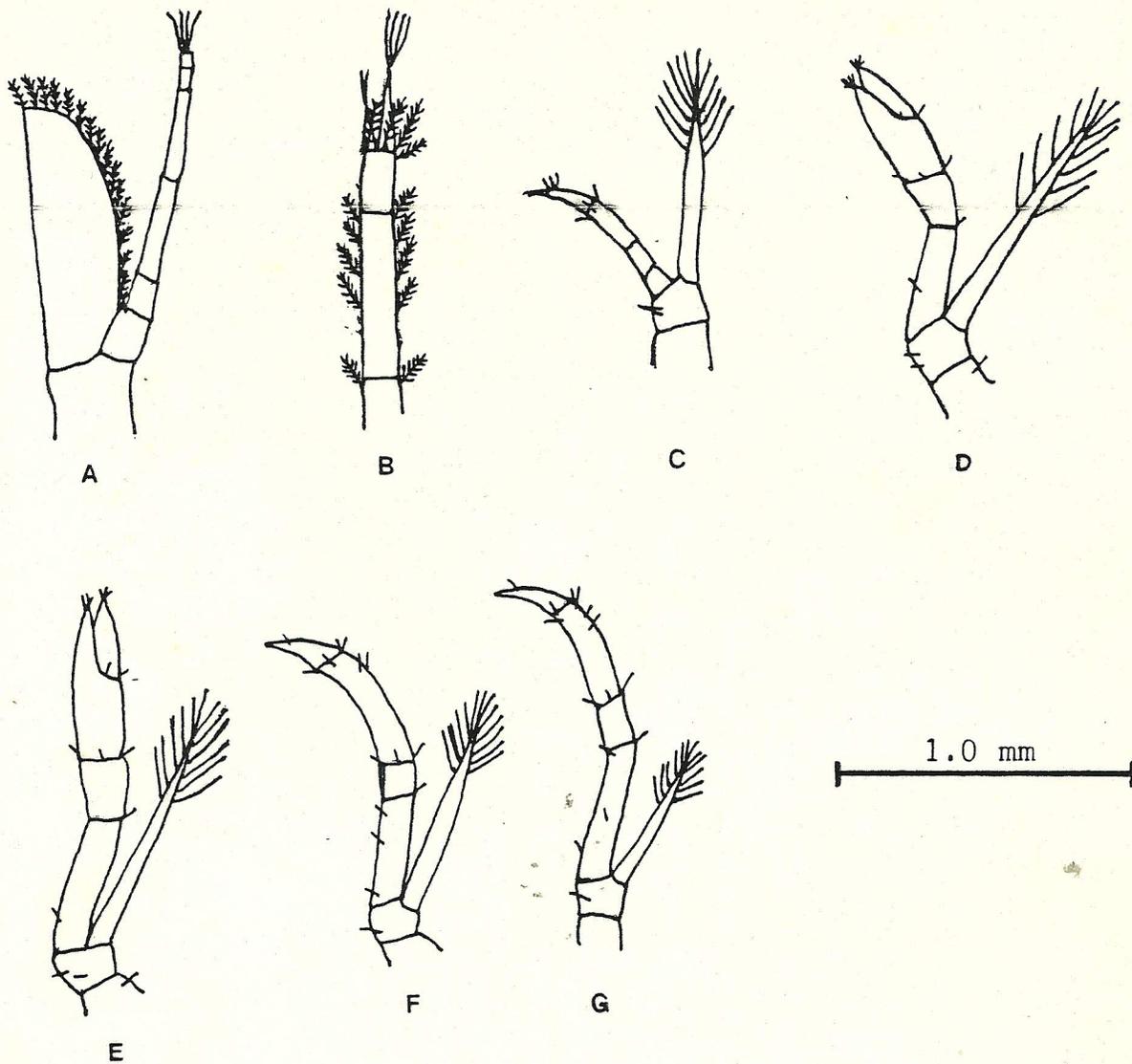


Figura 19. - Macrobrachium heterochirus (Wiegmann), apéndices de la octava etapa larval, A, antena; B, anténula; C, maxilípodo II; D, pereiópodo I; E, perióopodo II; F, pereiópodo III; G, pereiópodo IV.

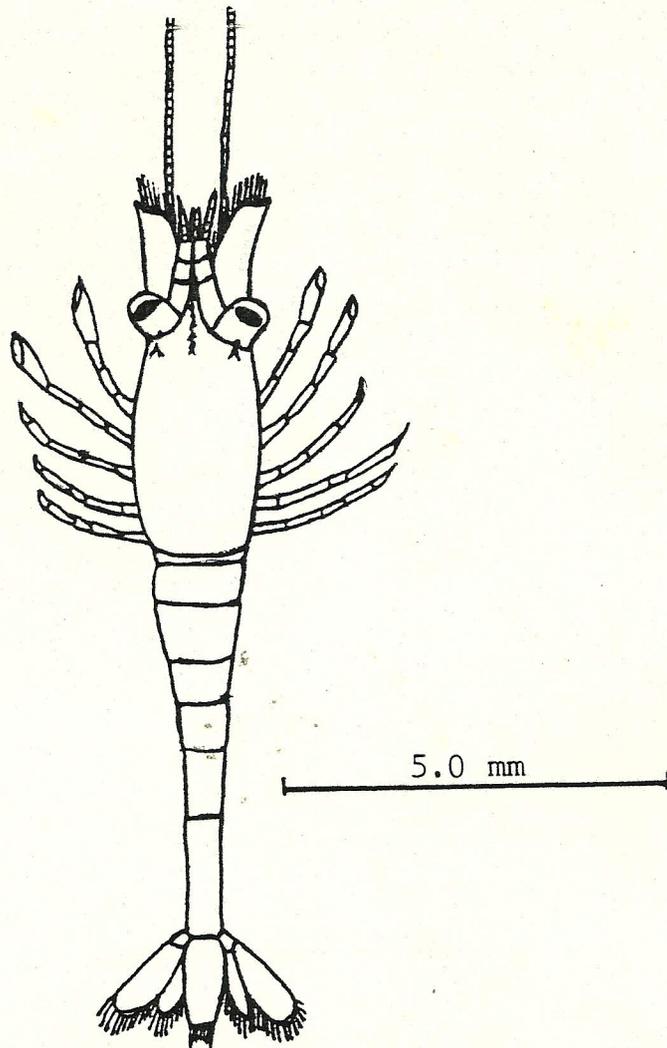


Figura 20. - Macrobrachium heterochirus (Wiegmann), etapa post-larval.

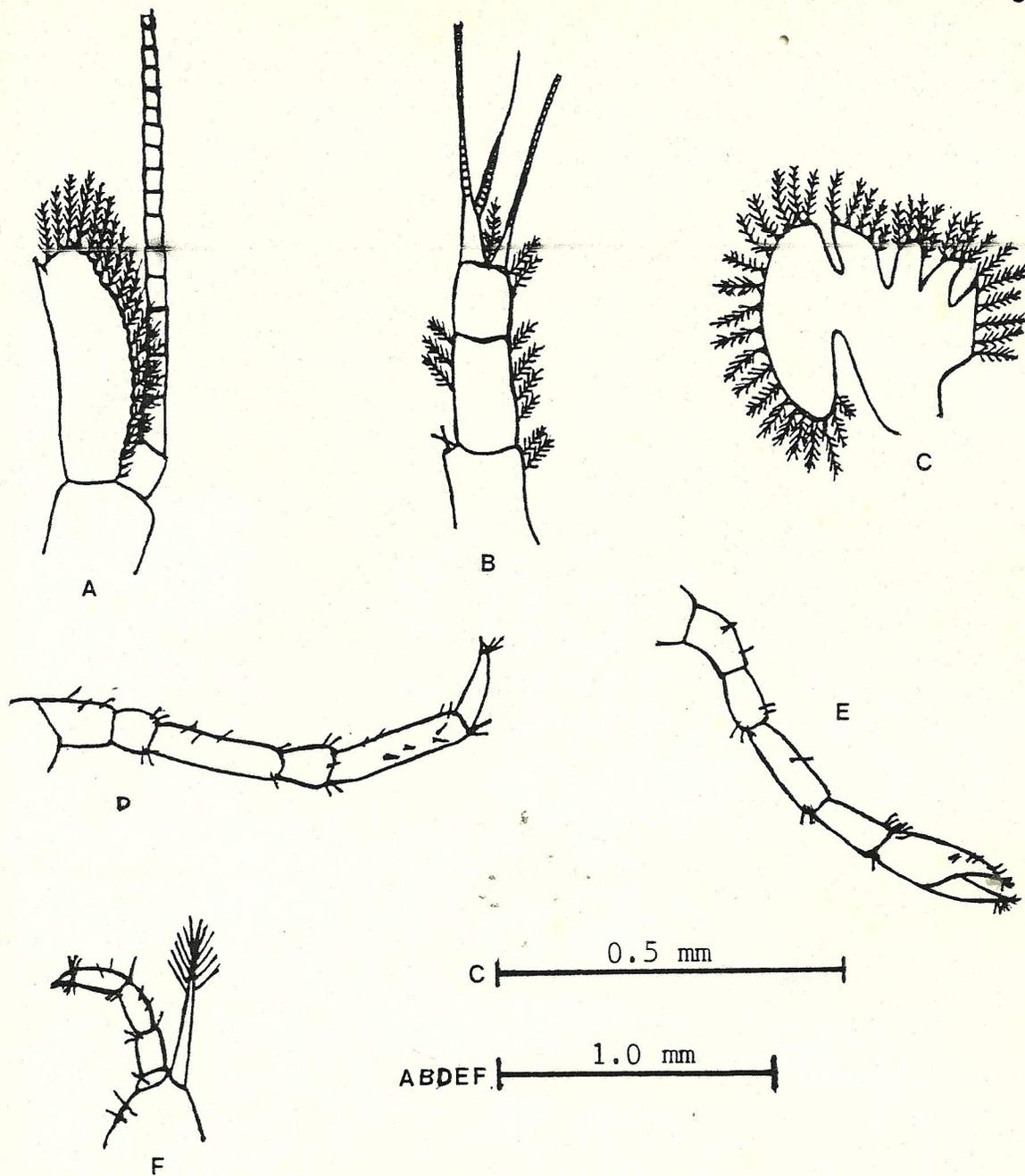


Figura 21. - Macrobrachium heterochirus (Wiegmann), apéndices de la etapa post-larval, A, antena; B, anténula; C, maxila II ; D, pereiópodo IV; E, pereiópodo I; F, maxilípedo III.

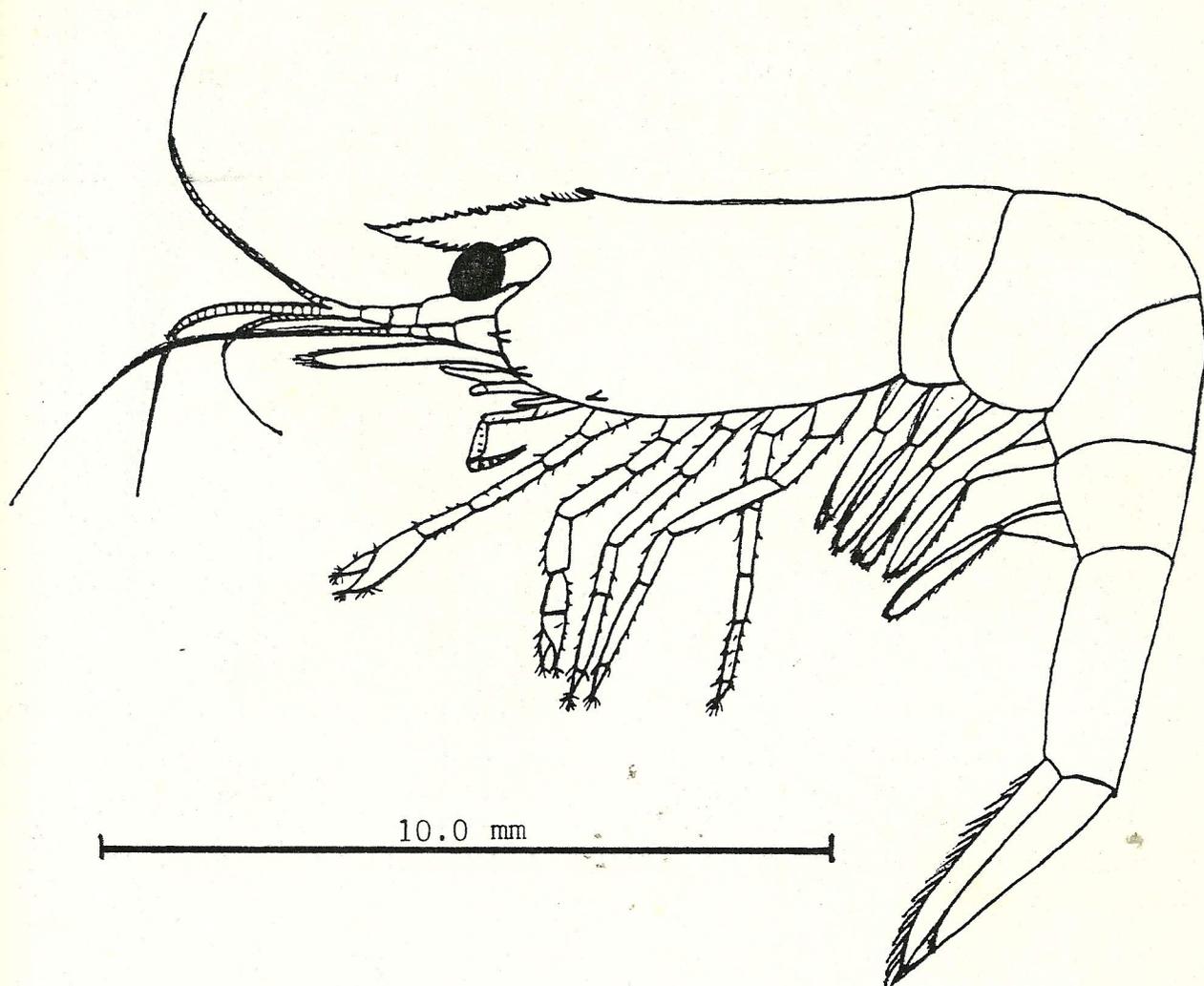


Figura 22. - Macrobrachium heterochirus (Wiegmann), juvenil

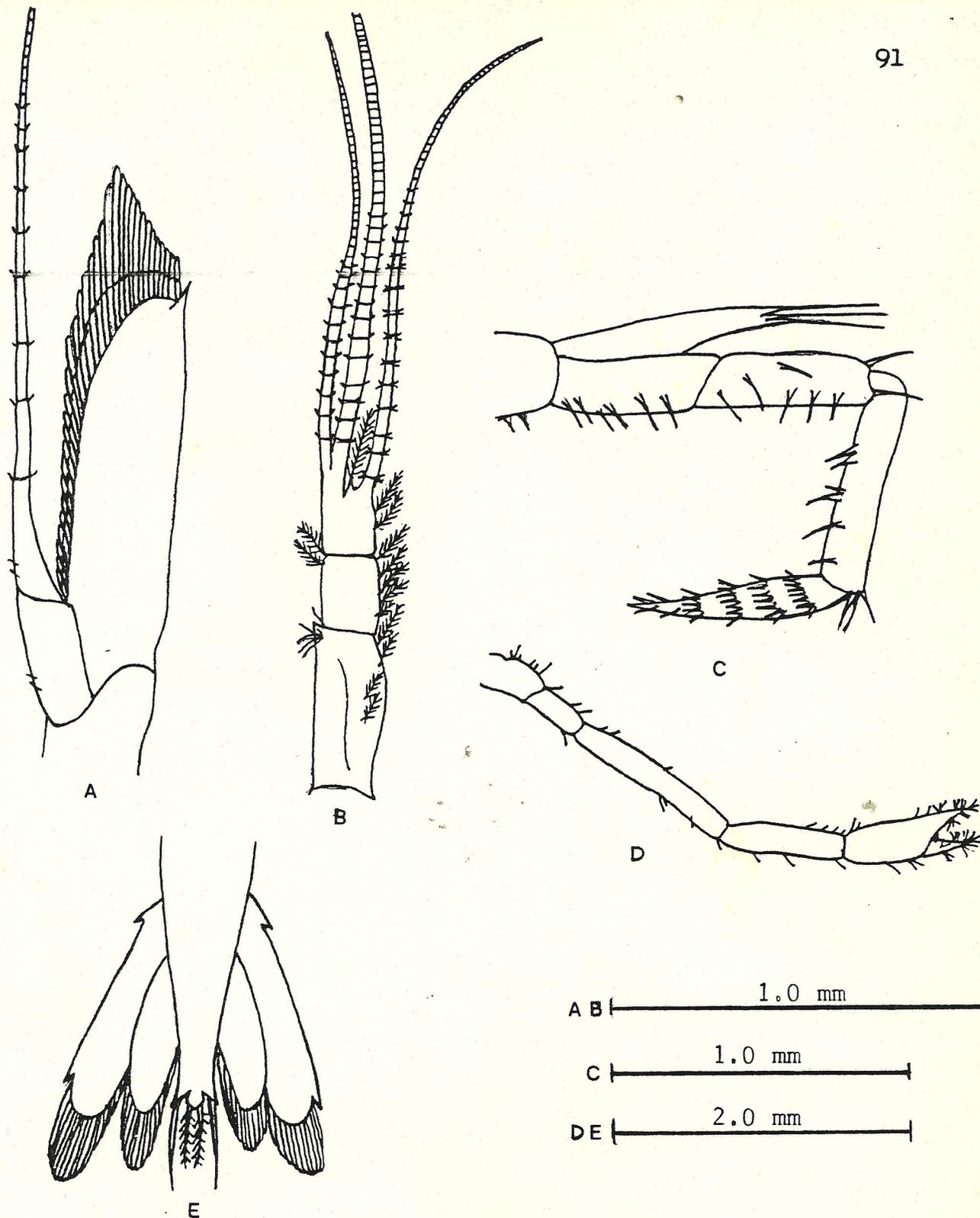


Figura 23. - Macrobrachium heterochirus (Wiegmann), apéndices de un juvenil, A, antena; B, anténula; C, maxilípodo III; D, pereiópodo I; E, telson y urópodos.

Figura 24. - Efecto de la salinidad en la supervivencia y muda de larvas de Macrobrachium heterochirus sin alimento. El número de larvas representa el promedio de cinco pruebas y los números romanos indican la etapa larval.

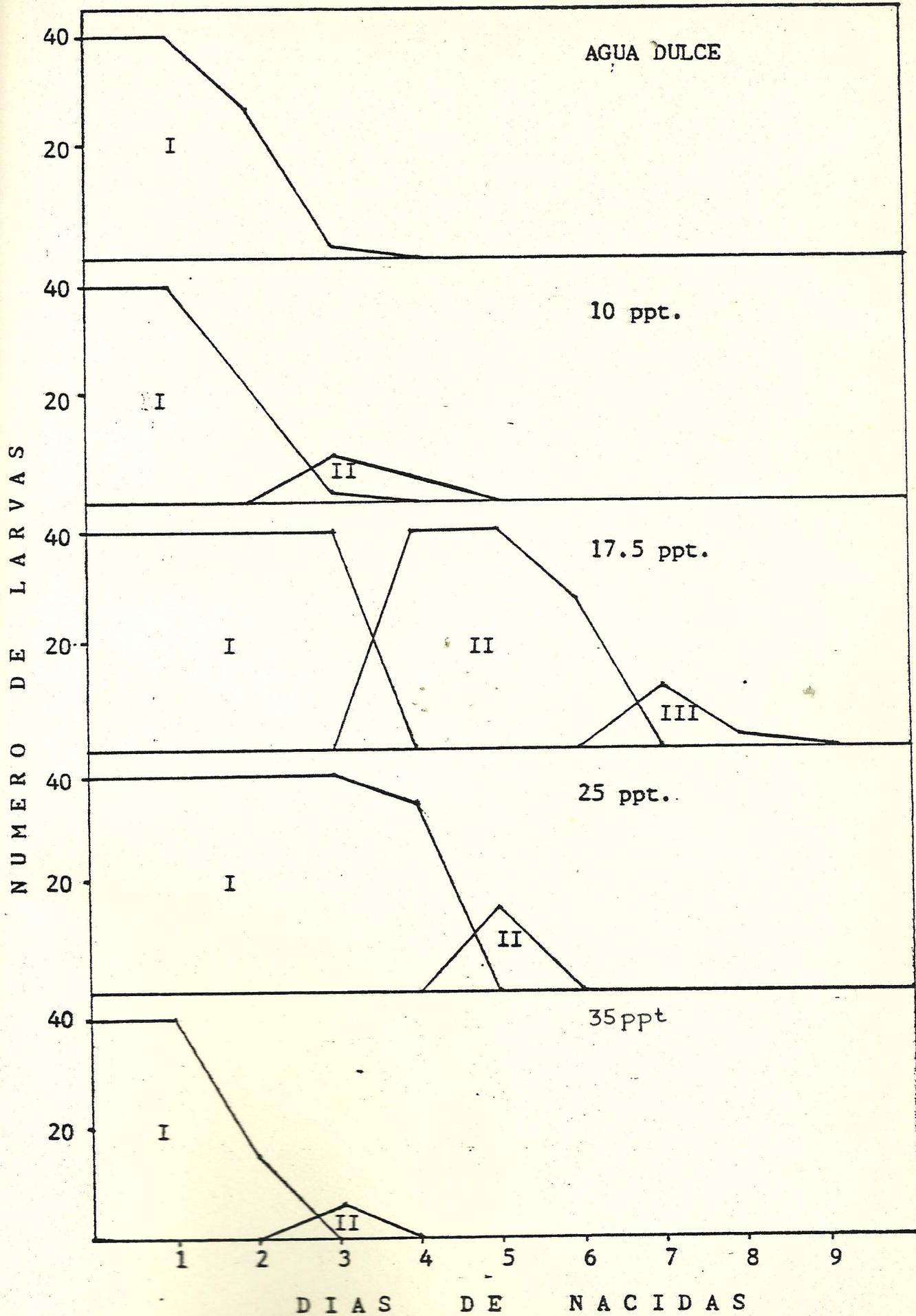


Figura 25. - Efecto de dietas en la supervivencia y muda de larvas de Macrobrachium heterochirus. El número de larvas representa el promedio de cinco pruebas y los números romanos indican la etapa larval. La salinidad del agua fue de 17.5 ppt.

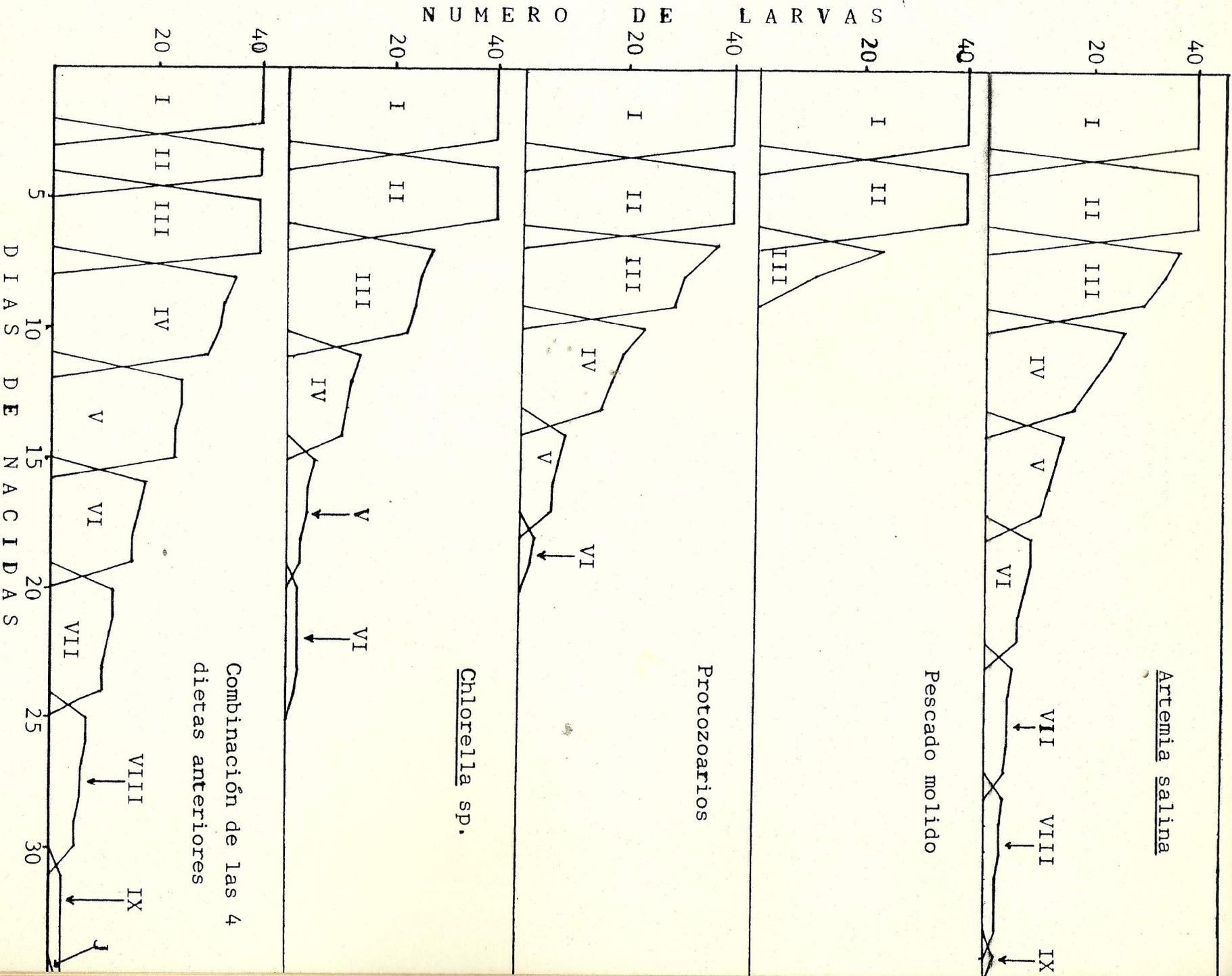
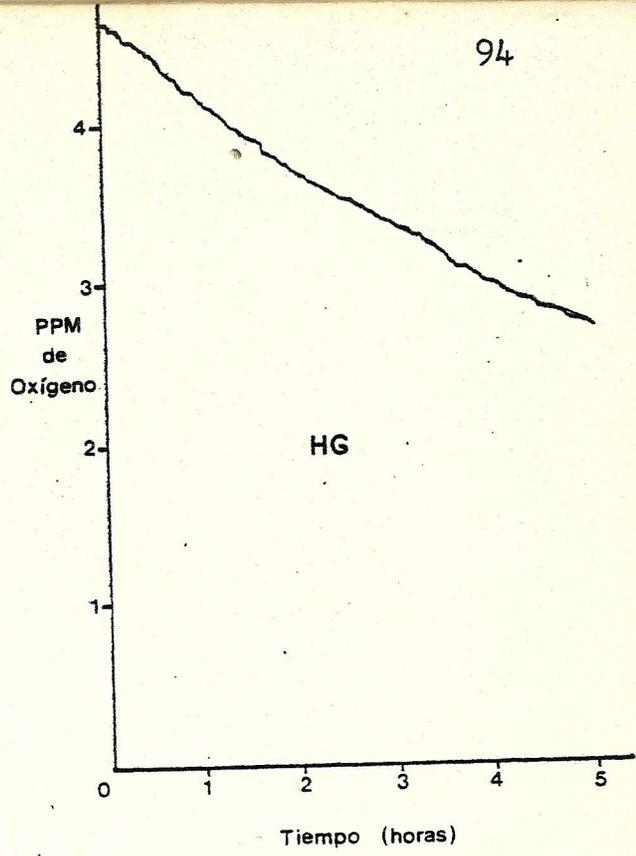
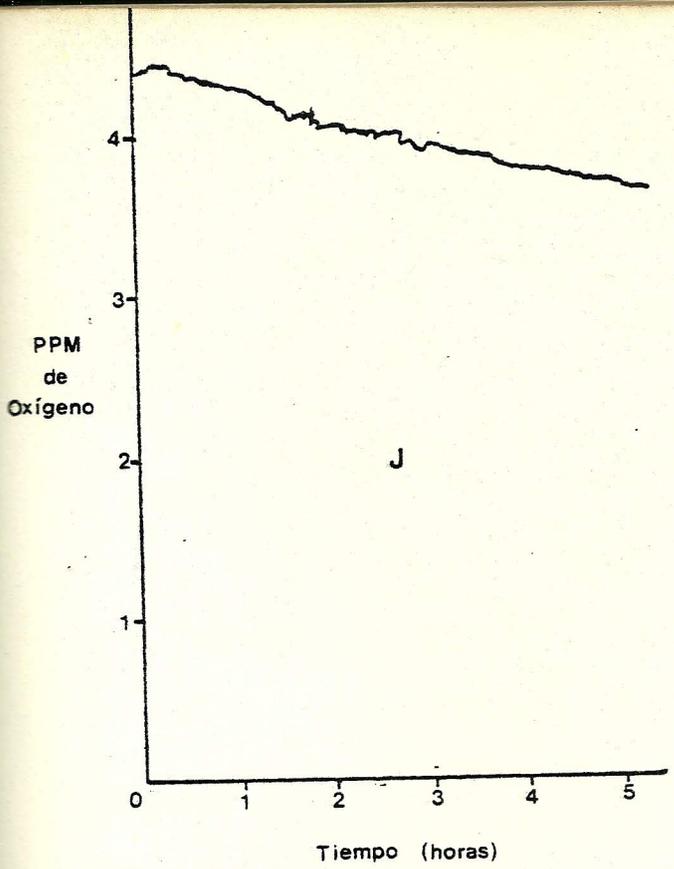


Figura 26. - Consumo de oxígeno disuelto de un juvenil (J) (Peso = 0.5 g. y Longitud = 1.7 cm.), de una hembra grávida (HG) (Peso = 1.3 g. y Longitud = 3.2 cm.), de una hembra no grávida (HNG) (Peso = 2.3 g. y Longitud = 4.6 cm.), y de un macho (M) (Peso = 2.5 g. y Longitud = 4.0 cm.) de Macrobrachium heterochirus en agua dulce.



AGUA DULCE

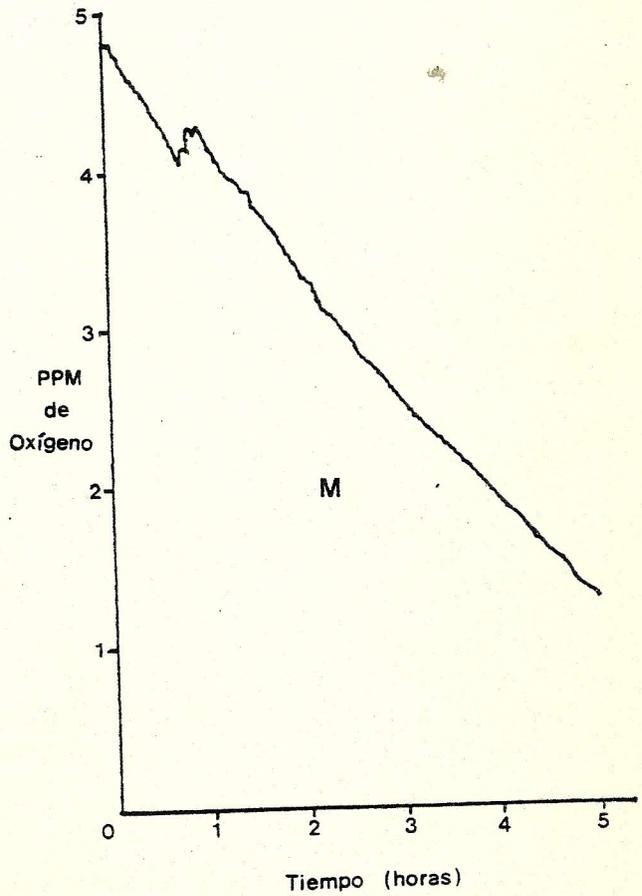
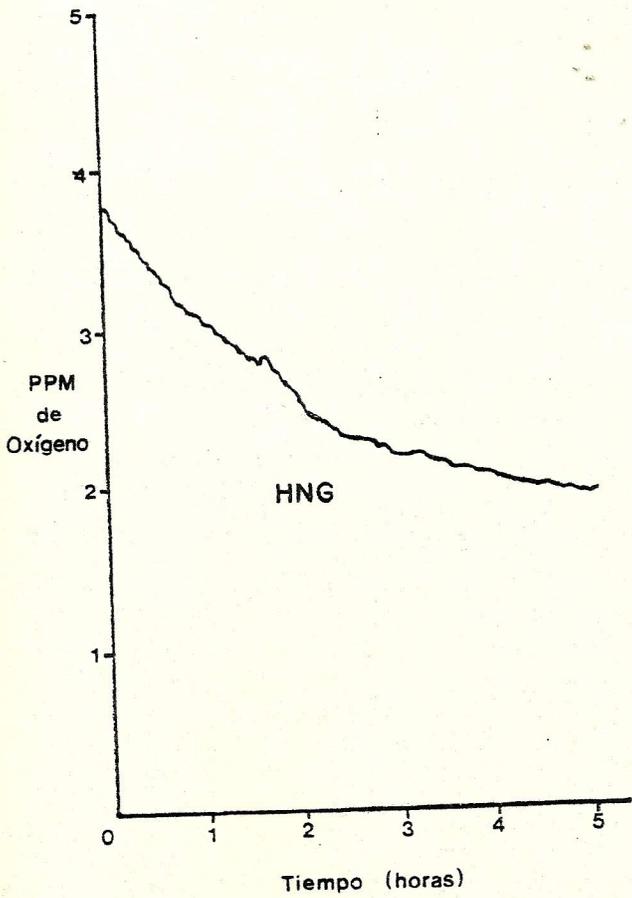
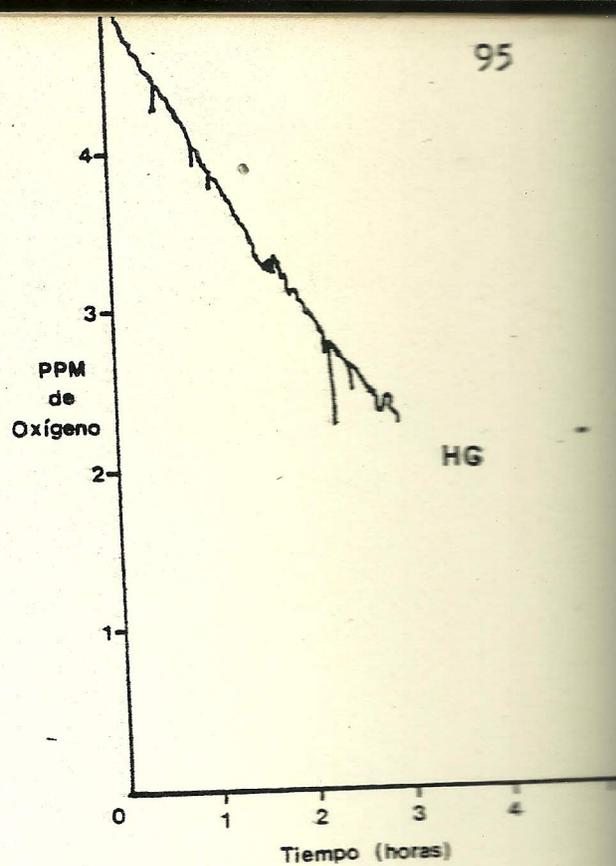
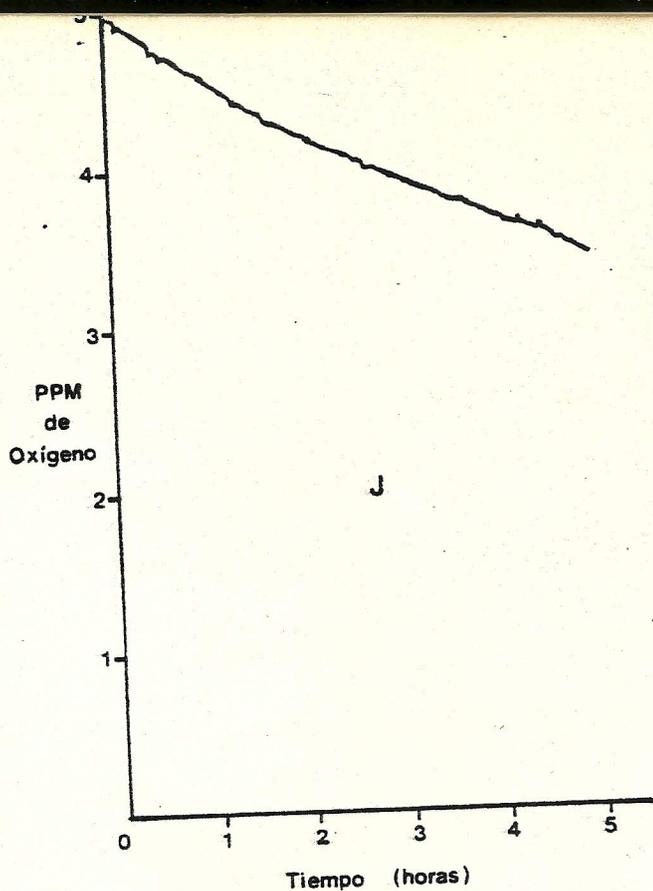


Figura 27. - Consumo de oxígeno disuelto de un juvenil (J) (Peso = 0.6 g. y Longitud = 2.0 cm.), de una hembra grávida (HG) (Peso = 1.3 g. y Longitud = 2.7 cm.), de una hembra no grávida (HNG) (Peso = 1.2 g. y Longitud = 3.5 cm.), y de un macho (M) (Peso = 3.3 g. y Longitud = 4.0 cm.) de Macrobrachium heterochirus a la salinidad de 10 ppt.



10 PPT

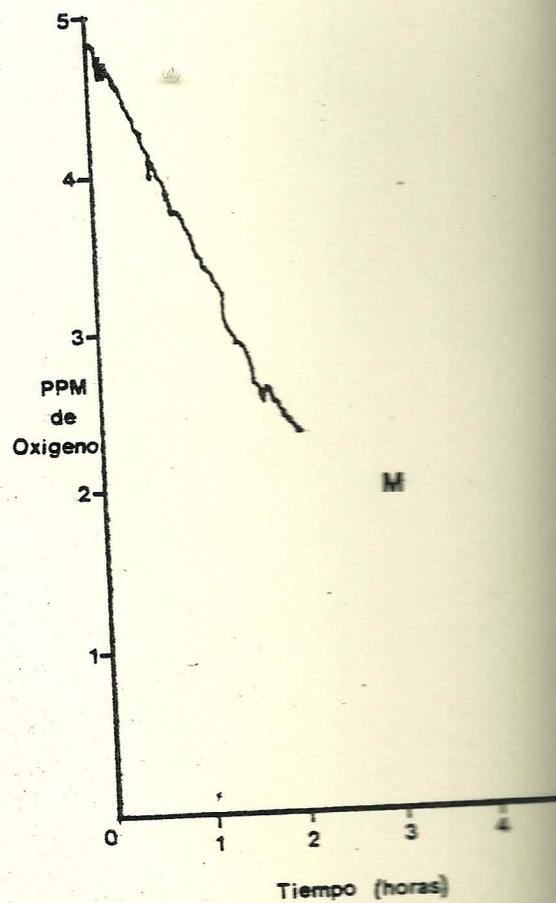
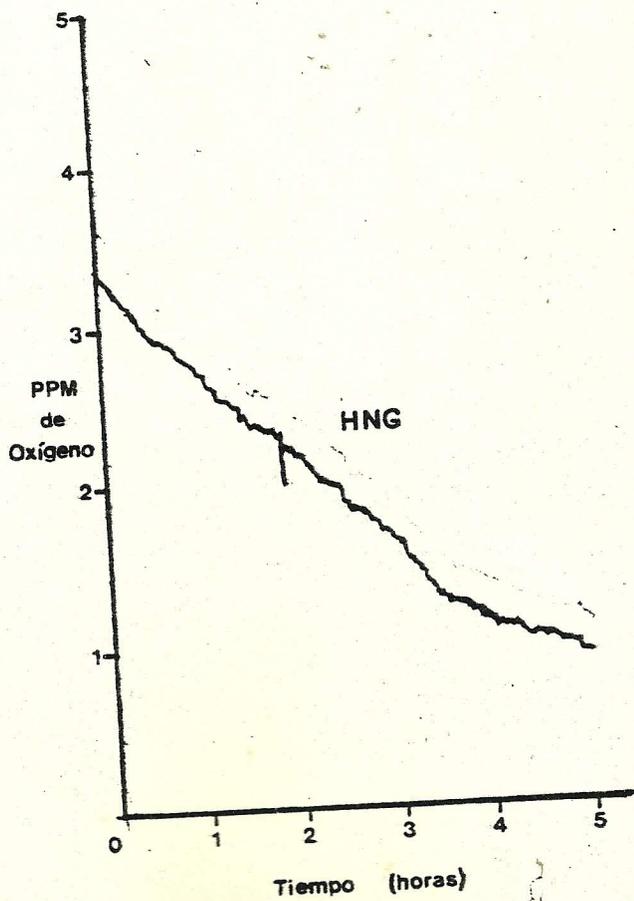
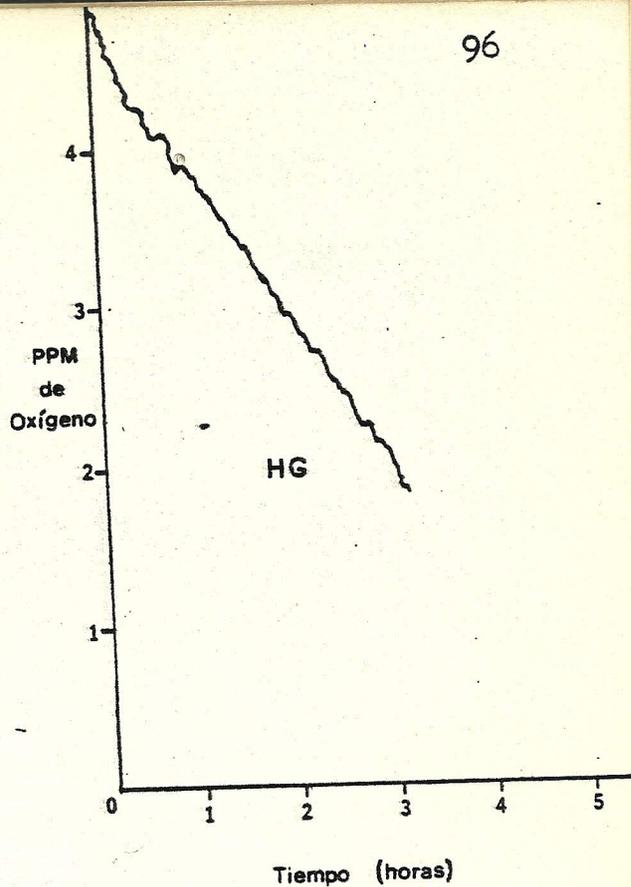
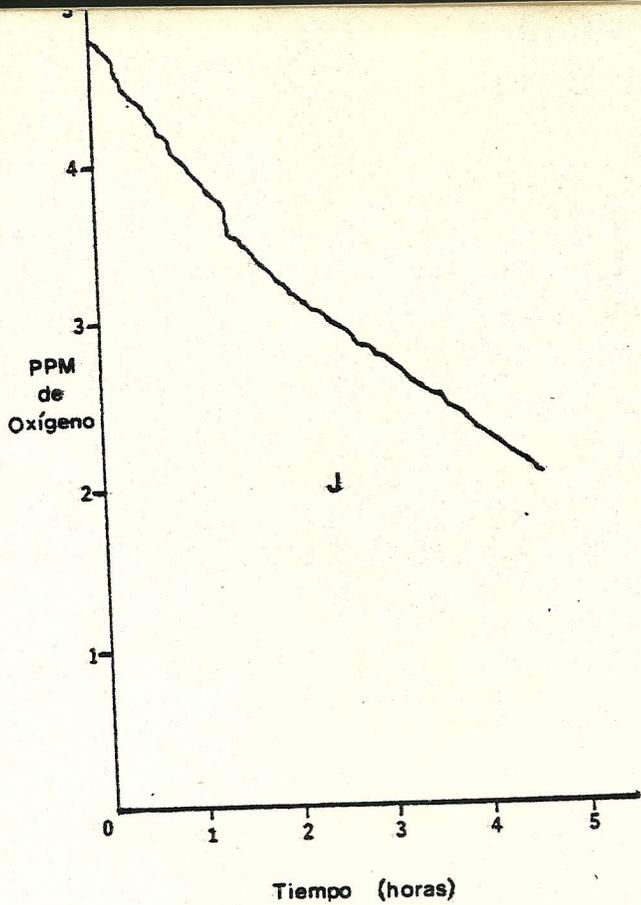


Figura 28. - Consumo de oxígeno disuelto de un juvenil (J) (Peso = 0.8 g. y Longitud = 2.3 cm.), de una hembra grávida (HG) (Peso = 1.5 g. y Longitud = 3.0 cm.), de una hembra no grávida (HNG) (Peso = 2.5 g. y Longitud = 3.8 cm.) y de un macho (M) (Peso = 3.1 g. y Longitud = 3.7 cm.) de Macrobrachium heterochirus a la salinidad de 17.5 ppt.



17.5 PPT

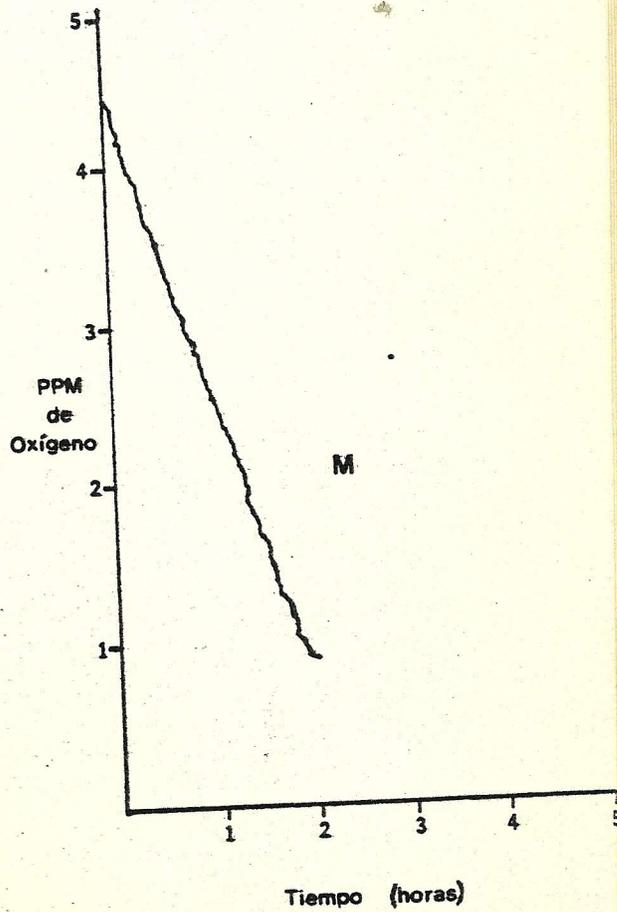
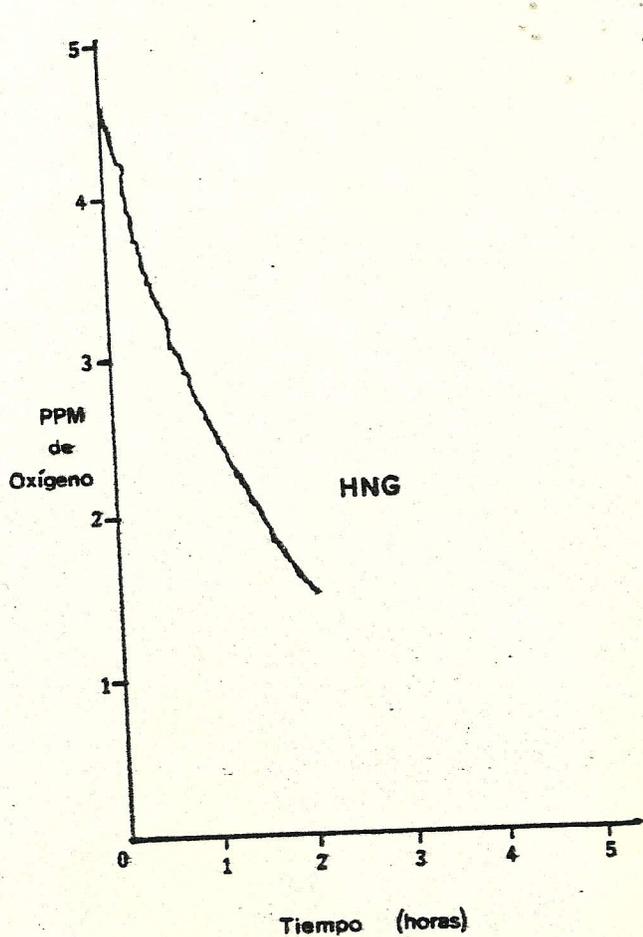
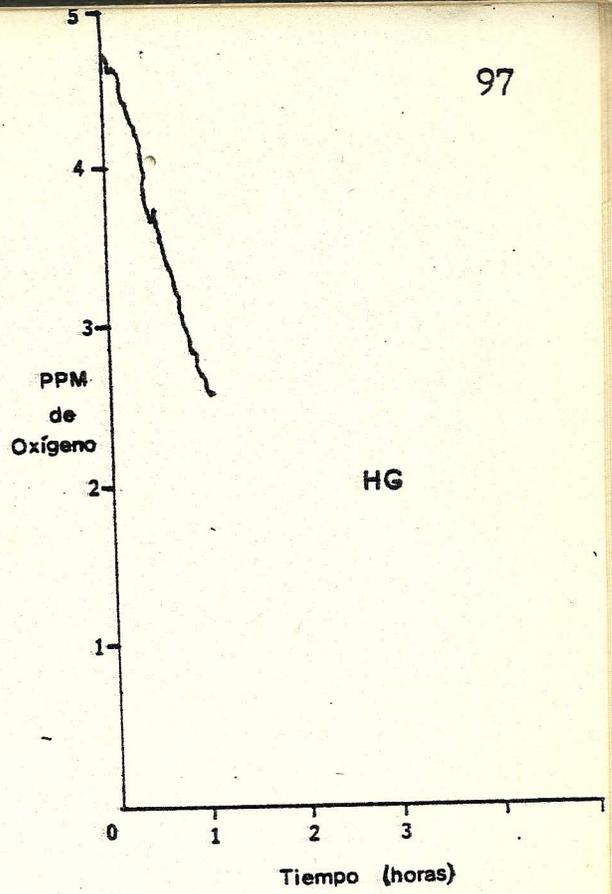
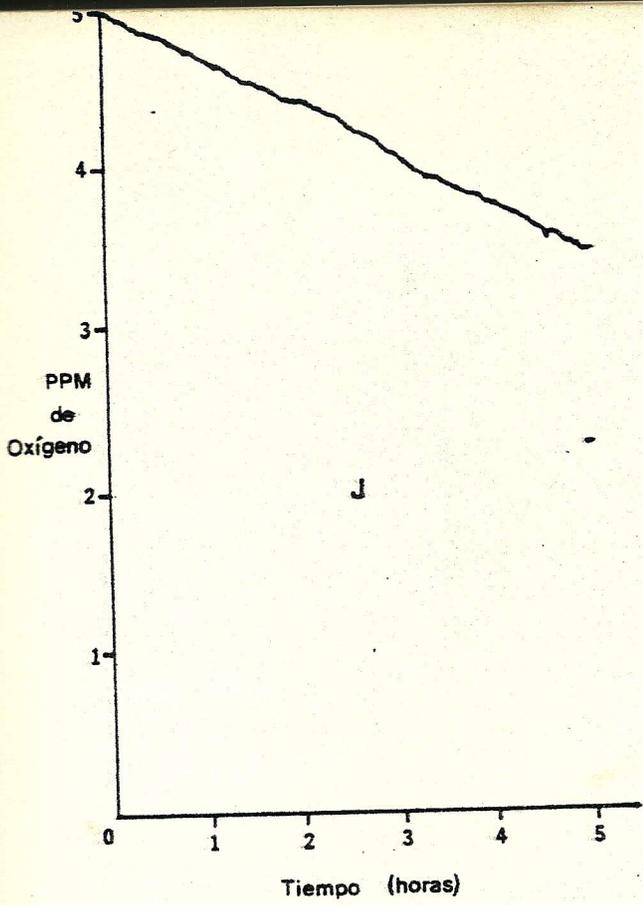


Figura 29. - Consumo de oxígeno disuelto de un juvenil (J) (Peso = 0.3 g. y Longitud = 1.8 cm.), de una hembra grávida (HG) (Peso = 2.4 g. y Longitud = 3.9 cm.), de una hembra no grávida (HNG) (Peso = 3.2 g. y Longitud = 4.5 cm.), y un macho (M) (Peso = 2.6 g. y Longitud = 3.8 cm.) de Macrobrachium heterochirus a la salinidad de 25 ppt.



25 PPT

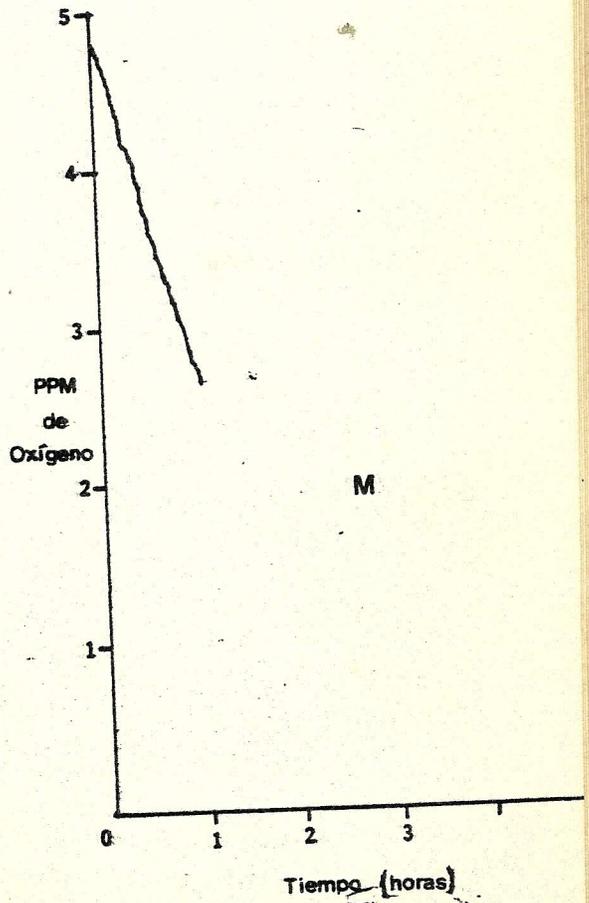
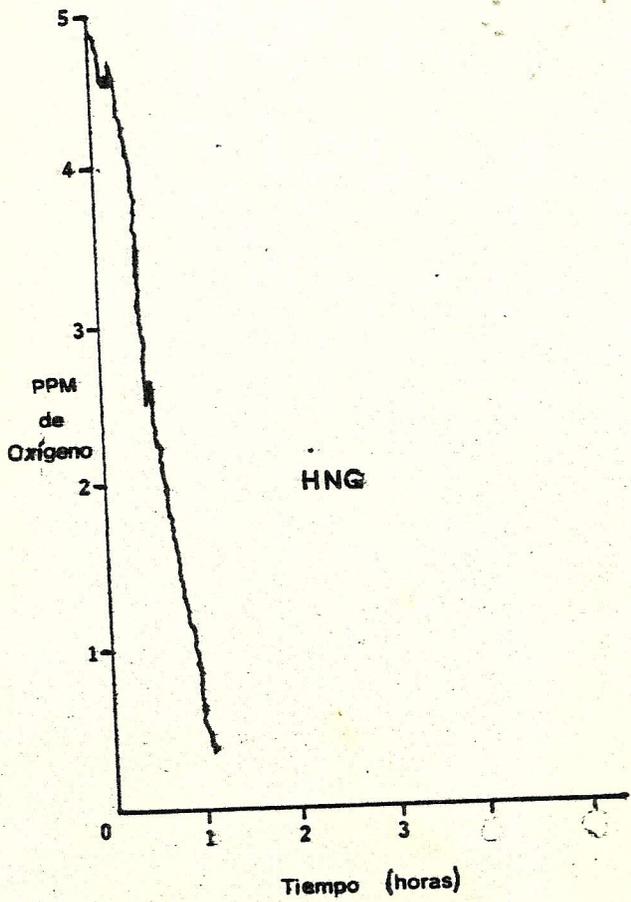
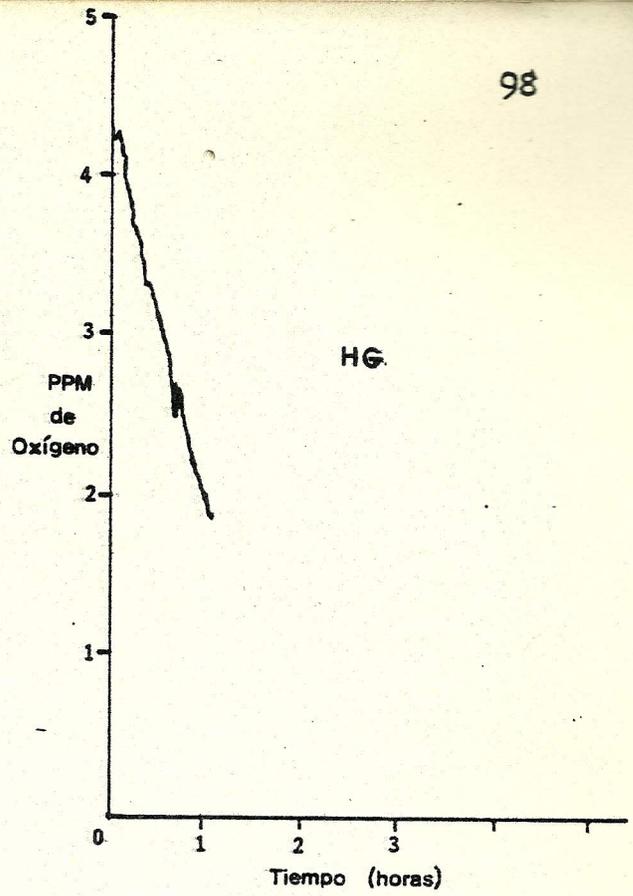
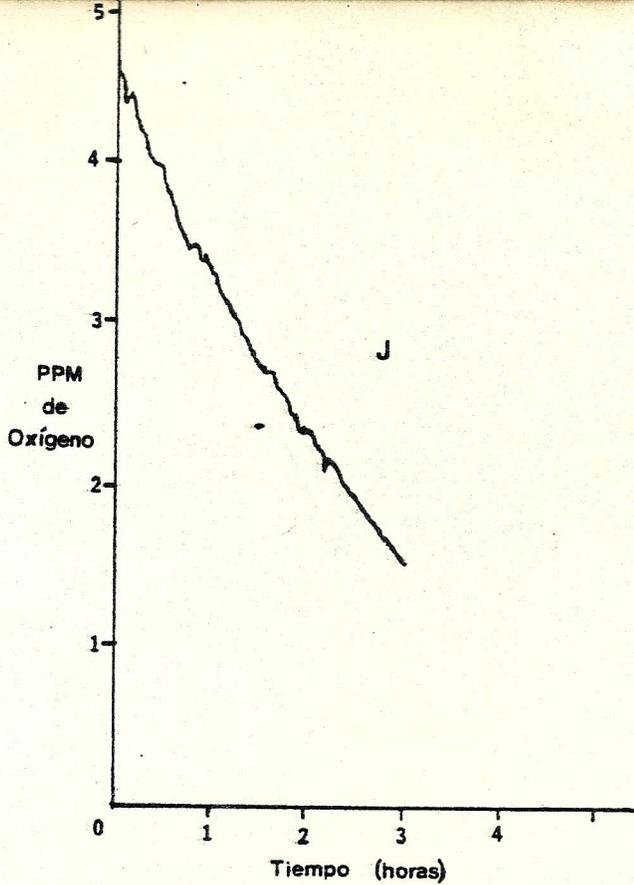


Figura 30. - Consumo de oxígeno disuelto de un juvenil (J) (Peso = 0.5 g. y Longitud = 2.3 cm.), de una hembra grávida (HG) (Peso = 1.2 g. y Longitud = 2.7 cm.), de una hembra no grávida (HNG) (Peso = 1.7 g. y Longitud = 3.3 cm.), y un macho (M) (Peso = 2.5 g. y Longitud = 3.5 cm.) de Macrobrachium heterochirus a la salinidad de 35 ppt.



35 PPT

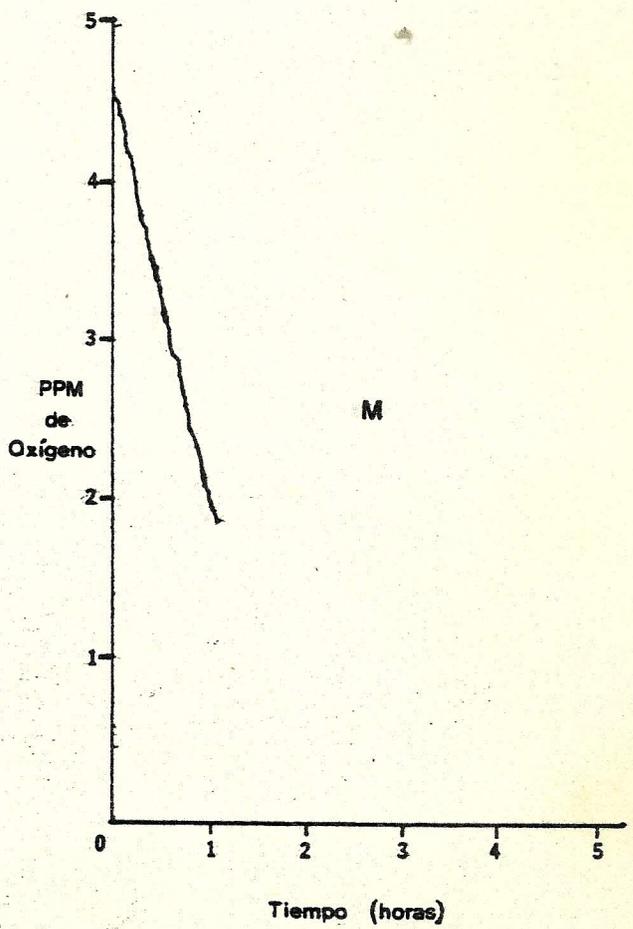
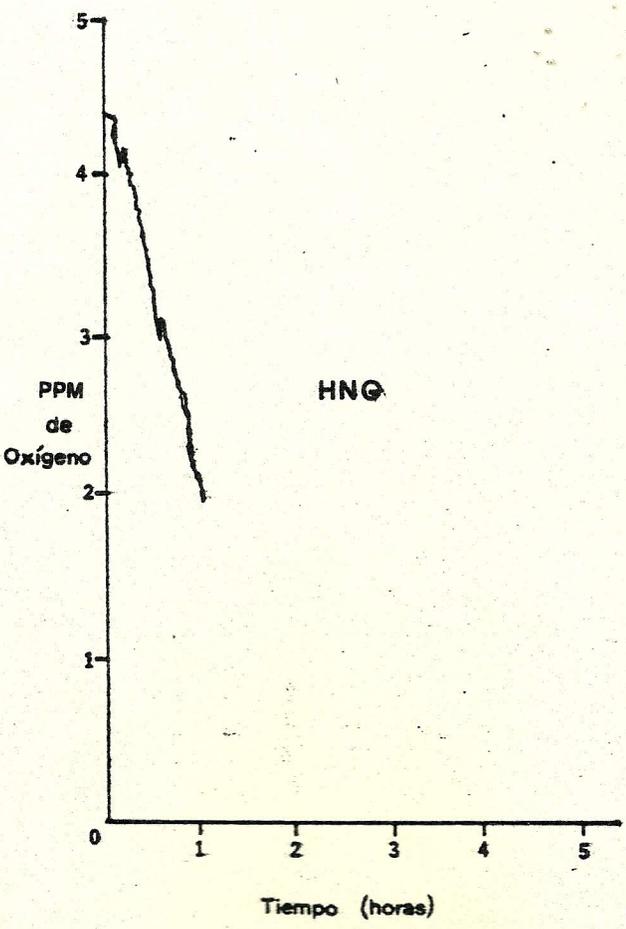


Figura 31. - Distribución de M. heterochirus en las Américas (Holthuis, 1952; Holthuis & Provenzano, 1970).

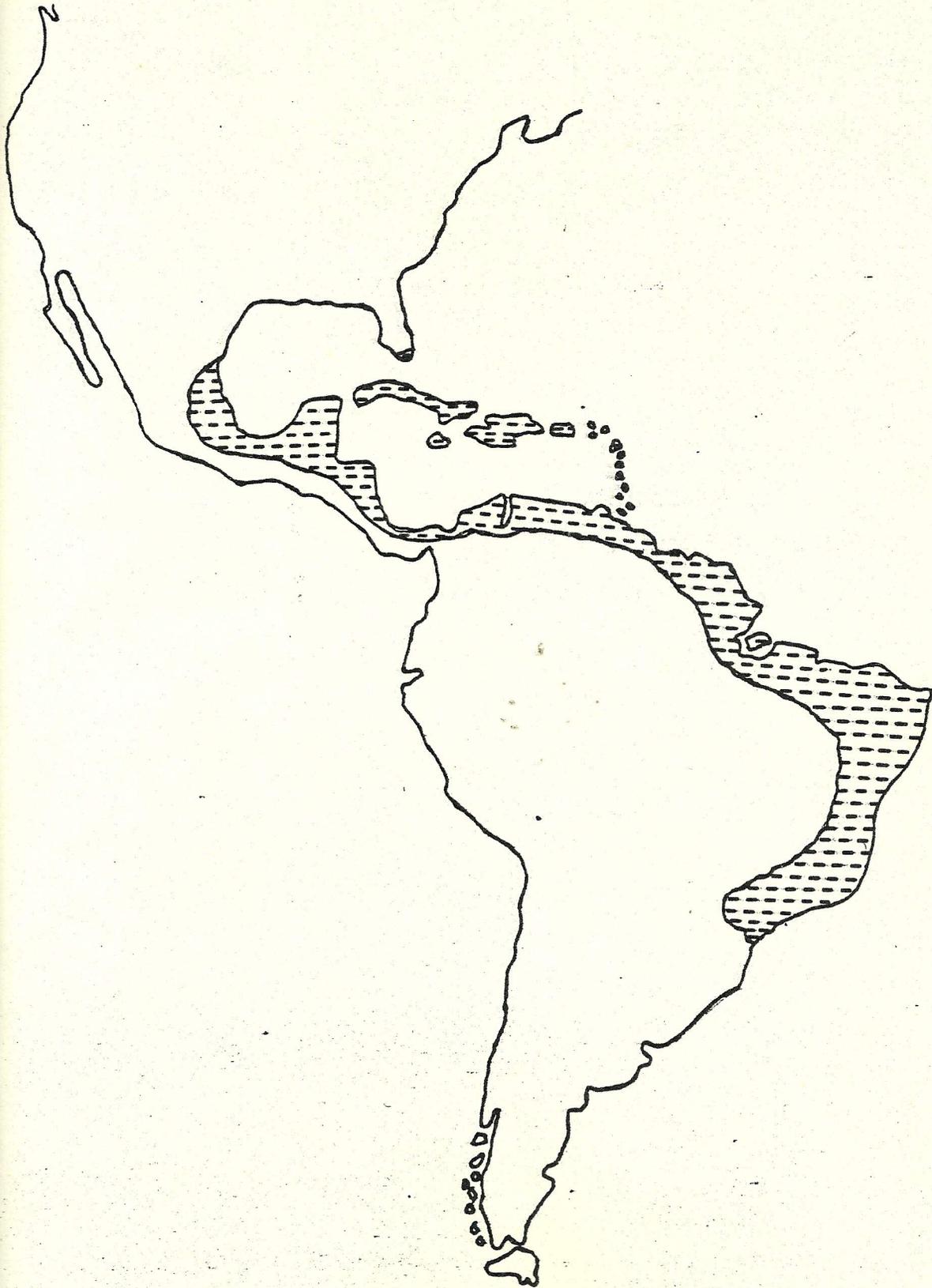
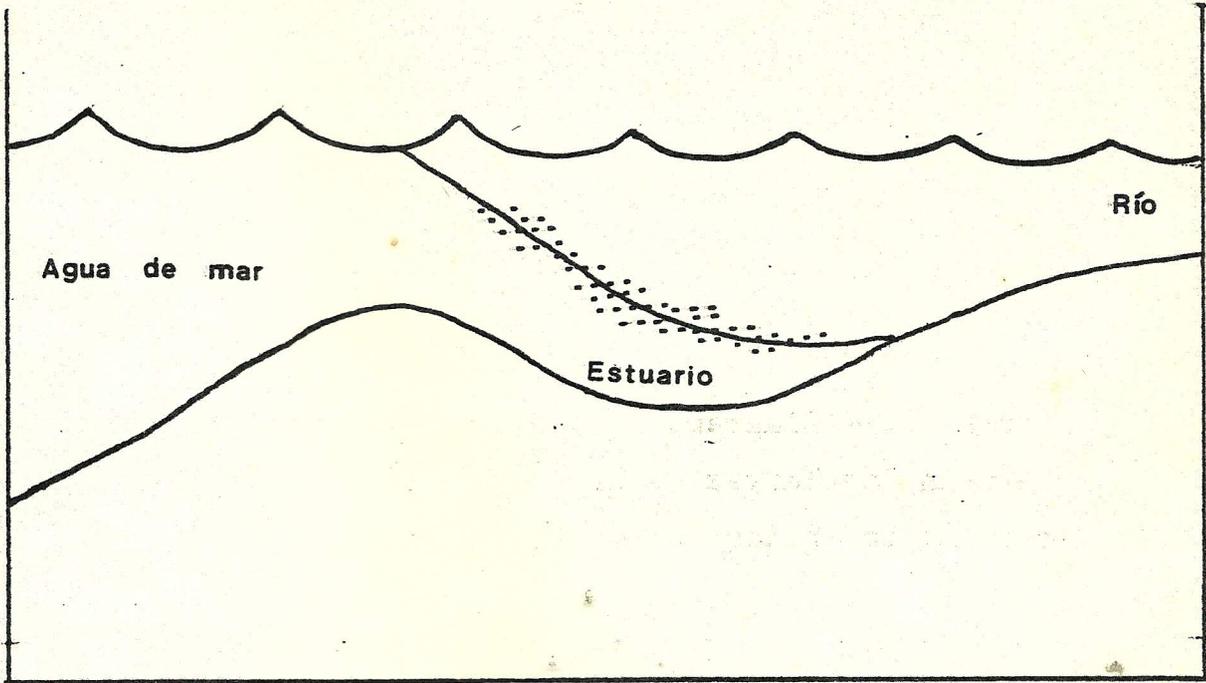


Figura 32. - Diagrama hipotético ilustrando el mecanismo que usan las larvas de Macrobrachium spp. para mantenerse a una salinidad óptima en el estuario.

MAREA BAJA



..... Larvas

MAREA ALTA

