Universidad de Costa Rica

Facultad de Ciencias

Escuela de Biología

Tesis para optar por el grado académico de Licenciado en Biología con énfasis en Recursos Acuáticos

Morfometría y biología reproductiva de *Macrobrachium carcinus* (Decapoda, Palaemonidae), Río San Carlos-Río San Juan, Costa Rica-Nicaragua

Luis Róliar Lara Hernández

Ciudad Universitaria Rodrigo Facio

2006

Universidad de Costa Rica
Facultad de Ciencias
Escuela de Biología

Tesis para optar por el grado académico de Licenciado en Biología con énfasis en Recursos Acuáticos.

Morfometría y biología reproductiva de *Macrobrachium carcinus* (Decapoda, Palaemonidae), Río San Carlos-Río San Juan, Costa Rica-Nicaragua.

Luis Rólier Lara Hernández

Ciudad Universitaria Rodrigo Facio

2006

MIEMBROS DEL TRIBUNAL

Ingo Wehrtmann, Dr.
Director de tesis

Gerardo Umaña, M.Sc.
Lector

Monika Springer, M.Sc.
Lectora

Virginia Solís, Dra.
Directora
Escuela de Biología

Rita Vargas, M. Sc.
Revisora externa

Este trabajo es dedicado con mucho cariño a mis padres:

Bertalia Hernández Zumbado

y

Rafael Angel Lara Portugués

Mis hermanos:

Magaly y Alexandro Lara

Mi novia:

Yurlandy Gutiérrez Jara

ÍNDICE GENERAL

RESUMEN.....1

I INTRODUCCIÓN.....2

II OBJETIVOS.....6

2.1 Objetivo principal.....6

2.2 Objetivos específicos.....6

III MATERIALES Y MÉTODOS.....7

3.1 Breve descripción del área de estudio.....7

3.2 Muestreos.....8

3.3 Variables ambientales.....9

3.4 Características morfométricas y poblacionales.....9

3.5 Aspectos reproductivos.....12

Fecundidad.....12

Tamaño del huevo.....13

Esfuerzo reproductivo.....14

Desarrollo embrionario.....15

IV RESULTADOS.....17

4.1 Variables ambientales y colecta de camarones.....17

4.2 Características morfométricas y poblacionales.....19

4.3 Aspectos reproductivos.....25

Desarrollo embrionario.....30

Primera zoea.....38

V DISCUSIÓN.....39

5.1 Variables ambientales.....39

5.2 Características morfométricas y poblacionales.....40

5.3 Aspectos reproductivos.....44

Desarrollo embrionario.....51

Primera zoea.....54

VI CONCLUSION GENERAL.....55

VII LITERATURA CITADA.....56

LISTA DE FIGURAS

Fig. 1. Ubicación del área de estudio, zona norte de Costa Rica: boca del Río San Carlos-Río San Juan.....7

Fig. 2. Trampas utilizadas para la captura del langostino *M. carcinus*: **a)** trampa artesanal. **b)** trampa metálica.....8

Fig. 3. *M. carcinus* (macho): Medidas morfométricas realizadas a cada individuo. **a)** Vista dorsal; LC: longitud del cefalotórax, LA: longitud del abdomen y AA: ancho de abdomen. **b)** Vista lateral; AnP: ancho pleura, AlP: alto de pleura.....10

Fig. 4. Variables físico-químicas medidas en la superficie del agua del Río San Juan durante el periodo de estudio 2004-2005. **a)** temperatura; **b)** OD; **c)** pH; **d)** conductividad; **e)** sólidos en suspensión; **f)** turbidez.....18

Fig. 5. Relación entre las medidas morfométricas realizadas a machos (azul) y hembras (rojo) de *M. carcinus*. **a)** LA contra AnP por sexo; **b)** LA contra AlP por sexo; **c)** LA contra AA por sexo.....20

Fig. 6. Relación entre la longitud total y el peso total de machos (azul) y hembras (rojo) de *M. carcinus* en el Río San Juan, durante el periodo de estudio 2004-2005.....21

Fig. 7. Distribución de frecuencias de la longitud total por sexo para la población de *M. carcinus* en el Río San Juan, durante el periodo de estudio 2004-2005.....23

Fig. 8. Distribución de frecuencias del peso total por sexo para la población de *M. carcinus* en el Río San Juan, durante el periodo de estudio 2004-2005.....23

Fig. 9. Distribución de frecuencias de la longitud total para la población de hembras ovígeras de *M. carcinus* en el Río San Juan, durante el periodo de estudio 2004-2005.....24

Fig. 10. Proporción de hembras ovígeras con respecto al número total de hembras de *M. carcinus* capturadas mensualmente en el área de estudio, durante el periodo de estudio 2004-2005. Número arriba de cada barra indica la cantidad de observaciones.....25

Fig. 11. Relación entre la longitud del cefalotórax y el número de huevos para cada uno de los tres estadios de desarrollo, observado en hembras ovígeras de *M. carcinus*.....26

Fig. 12. Relación entre la longitud del cefalotórax y el volumen de la masa de huevos (mm^3) para cada uno de los tres estadíos de desarrollo, observado en hembras ovígeras de *M. carcinus*.....29

Fig. 13. Relación entre la longitud del cefalotórax y el esfuerzo reproductivo (ER) observado en hembras ovígeras de *M. carcinus*.....29

Fig. 14. Aumento promedio en el volumen del huevo durante el desarrollo embrionario de cinco hembras de *M. carcinus*, mantenidas a temperaturas de 26 ±1°C.....30

Fig. 15. Cambio en la coloración de la masa de huevos mantenida en el abdomen de una hembra ovígera durante el desarrollo embrionario de *M. carcinus*. Estadio I: **a)** huevos recién desovados (día uno); **b)** huevos con nueve días después del desove. Estadio II: **c)** huevos con 12 días después del desove. Estadio III: **d)** huevos con 16 días después del desove: **e)** huevos con 19 días después del desove (un día antes de la eclosión).....31

Fig. 16. Estadio I del desarrollo embrionario de *M. carcinus*: **a)** huevo con pocas horas después del desove: se observa el huevo dividido en cinco blastómeros (Bl) y formando los canales de división (Cd) y además se observa el funículo. **b)** huevo con un día después del desove: el vitelo granular (Vg) ocupa todo el volumen del huevo.....34

Fig. 17. Estadio I del desarrollo embrionario de *M. carcinus*: huevo con cuatro días después del desove: se observa poco consumo de vitelo (Cv), que corresponde a un 1.5%; **a)** y **b)** son fotografías en las que se varió la intensidad de la fuente de luz del microscopio, en **a)** se observa la coloración; **b)** se puede observar el consumo de vitelo más claramente.....34

Fig. 18. Estadio I del desarrollo embrionario de *M. carcinus*: **a)** huevo con siete días después del desove; **b)** huevo con nueve días después del desove. Consumo de vitelo corresponde a un 9.8% y 18.9% respectivamente.....35

Fig. 19. Estadio II del desarrollo embrionario de *M. carcinus*: huevos con diez **(a)** y 11 **(b)** días después del desove, el vitelo consumido corresponde a un 27.9% y 29.9% respectivamente. En esta etapa del desarrollo se empieza a observar las manchas oculares (Mo).....35

Fig. 20. Estadio II del desarrollo embrionario de *M. carcinus*: huevo con 12 días; **a)** huevo de vista lateral, la *mancha ocular está bien visible pero aún no es completamente circular. En este día ya el abdomen (Ab) y apéndices torácicos (Ap) empiezan a ser visibles; b) huevo de vista frontal donde se observa la parte anterior* (Pa), el telson (Te) y algunos cromatóforos (Cr).....36

Fig. 21. Estadio III del desarrollo embrionario de *M. carcinus*: huevo con 14 días; **a)** se puede observar la mancha ocular claramente visible y con forma ovalada, además se observa parte del lóbulo ocular que formará el ojo (Oj). Se observa el abdomen y parte de los apéndices. **b)** vista ventral del huevo, se observa los dos lóbulos oculares (Lo) en formación.....36

Fig. 22. Estadio III del desarrollo embrionario de *M. carcinus*: huevo con 16 días; en este estadio del desarrollo se puede observar claramente varias partes corporales del embrión, **a)** mancha ocular bien desarrollada, el ojo o lóbulo ocular, telson, antenas (An), apéndices torácicos, segmentos abdominales y corazón (Co). **b)** huevo de vista dorsal donde se puede observar el corazón.....37

Fig. 23. Estadio III del desarrollo embrionario de *M. carcinus*; huevo con 20 días (a pocas horas de la eclosión de la larva) **a)** vista lateral donde se observan todas las partes del día 16 pero más desarrolladas. **b)** vista ventral del huevo.....37

Fig. 24. Primera zoea de *M. carcinus*, con pocas horas después de haber eclosionado, se observa claramente el rostro (Ro), anténulas (Ant 1), antenas (Ant 2), tercer maxilípedo (Max 3), primer y segundo par de pereiópodos (Ap 1 y 2). Cinco segmentos abdominales (Ab) y un segmento último, el telson (Tel).....38

LISTA DE CUADROS

Cuadro 1. Número total de individuos, porcentaje de machos y hembras; y proporción sexual por mes de *M. carcinus*, para la población muestreada en el Río San Juan durante el periodo de estudio 2004-2005.....24

Cuadro 2. Promedio de las tallas y promedio del número de huevos para cada uno de los tres estadios de desarrollo, observado en hembras ovígeras de *M. carcinus* con tallas entre 170.0 y 185.0 mm de LT.....27

Cuadro 3. Promedio, valores máximos y mínimos del volumen (mm^3) de los huevos para cada uno de los tres estadios de desarrollo, observado en hembras ovígeras de *M. carcinus*.....27

Cuadro 4. Promedio, valores máximos y mínimos del contenido de agua (%) de los huevos para cada uno de los tres estadios de desarrollo, observado en hembras ovígeras de *M. carcinus*.....28

Cuadro 5. Tallas para machos y hembras de especies de *Macrobrachium* 43

Cuadro 6. Comparación de las tallas y fecundidades de especies de *Macrobrachium*.....47

Cuadro 7. Porcentajes de pérdida de huevos durante el periodo de incubación para especies de *Macrobrachium*.....48

Cuadro 8. Comparación de las tallas y tamaños de los huevos (volumen o diámetro mayor) de especies de *Macrobrachium*. 50

Cuadro 9. Comparación del esfuerzo reproductivo (ER) de palaemónidos 51

RESUMEN

El camarón de río *Macrobrachium carcinus* es la especie más grande del género para la costa oriental de América y tiene importancia económica como captura artesanal a nivel regional. El objetivo del estudio fue conocer aspectos morfométricos, poblacionales y reproductivos de *M. carcinus*. Se tomaron muestras físico-químicas y biológicas en el Río San Juan, desde marzo del 2004 hasta abril 2005. Todos los camarones fueron capturados con nasas y se obtuvo un total de 792 ejemplares, de los cuales 466 fueron hembras. Se encontró un total de 125 hembras ovígeras durante el período de estudio, las que fueron obtenidas en todos los meses de muestreo. Se observó diferencias significativas en el ancho y alto del segundo segmento abdominal y en el ancho del abdomen entre sexos, siendo de mayor longitud estas tres características en las hembras. Los individuos de *M. carcinus* presentaron un crecimiento alométrico, siendo los machos los que aumentaron de peso a una tasa mayor en proporción a la longitud total de las hembras, debido a que éstas invierten la mayor parte de su energía en reproducción. El ámbito de tallas observado fue de 103.5 a 215.3 mm de LT en las hembras y de 100.8 a 235.0 mm de LT en los machos. El ámbito de talla de las hembras ovígeras encontrado en el área de estudio fue de 120.1 a 190.1 mm de LT. La fecundidad de las hembras varió entre 14420 y 242437 huevos, encontrándose una relación lineal entre el número de huevos en el estadío I y II y la longitud del caparazón. Se observó un volumen promedio entre 0.065 a 0.088 mm^3 con una cantidad de agua promedio del huevo de un 66.3 a 76.8% para el estadío I y III respectivamente. El esfuerzo reproductivo indicó que las hembras de *M. carcinus* invirtieron entre un 4.0 y 21.0% de su energía obtenida en la reproducción. El desarrollo embrionario bajo condiciones de laboratorio duró alrededor de 20 días a 26 ±1°C, aumentando los huevos su volumen promedio de 0.059 mm^3 en el primer día del desove hasta 0.109 mm^3 un día antes de la eclosión, para un aumento total de un 84.6%. Al mismo tiempo se observó un consumo de vitelo durante el desarrollo embrionario de 71.5% un día antes de la eclosión, conservándose en promedio un 9.3% de este aún después de la eclosión de la primera zoea.

I INTRODUCCIÓN

El Orden Decapoda está dividido en dos subórdenes: Pleocyemata y Dendrobranchiata, que difieren básicamente en su tipo de reproducción, ya que las hembras del Suborden Pleocyemata incuban los huevos en el abdomen y los representantes del Suborden Dendrobranchiata liberan los huevos al agua donde se desenvuelven siendo parte del plancton marino (Pinheiro y Hebling 1998).

El grupo de los decápodos han desarrollado diferentes estrategias reproductivas para sobrevivir y tener éxito en una gran variedad de habitats (Anger 2001), es por esta razón que estos organismos son interesantes especialmente con relación a sus características reproductivas. Aspectos de la reproducción como la estimación de la fecundidad son fundamentales para comprender y asegurar la renovación natural de sus poblaciones (Hernáez y Palma 2003). La reproducción junto con el crecimiento son aspectos importantes para entender la ecología e historia de vida de una especie; midiéndose la reproducción en términos de fecundidad y el crecimiento por medio del aumento en la longitud total, longitud del cefalotórax, peso húmedo y seco (Anger y Moreira 1998).

Los langostinos o camarones de rio se encuentran en varios ambientes de aguas continentales como lagos, rios, lagunas, pantanos, acequias de riego, canales, estanques y áreas estuarinas (New y Singholka 1984). Están además ampliamente distribuidos en zonas tropicales y subtropicales del mundo (New y Singholka 1984, Chávez 1991, Álvarez *et al.* 1996, Melo y Brossi-Garcia 1999, Bowles *et al.* 2000, Da Silva *et al.* 2004, Mago-Leccia 1995).

Se conocen más de 180 especies de camarones de río del género *Macrobrachium* Bate, 1868 (Jayachandran 2001) pertenecientes a la Familia Palaemonidae (Holthuis 1952). En el hemisferio occidental existen unas 35 especies del género *Macrobrachium* (Bowles *et al.* 2000); 10 especies han sido reportadas para los ríos de ambas vertientes de Costa Rica (Cedeño 1986) y una endémica para la Isla del Coco (Abele y Kim 1984). Otra especie de langostino que está en el país es *M. rosenbergii*, que fue introducida con fin comercial (Howell 1985).

Existen dos grupos de *Macrobrachium* que presentan diferentes adaptaciones para vivir en los ríos (Melo y Brossi-Garcia 1999); el primer grupo está estrechamente relacionado a aguas salobres en donde sus estadíos larvales completan su desarrollo larval (Holthuis 1952, Gamba 1982, Pereira y García 1995). El segundo grupo muestra una independencia de aguas salobres para completar su desarrollo larval, es decir tanto juveniles como adultos son estrictamente dulceacuícolas (Bueno y Rodríguez 1995), como es el caso de *M. jelskii* (Gamba 1982) y *M. potiuna* (Nazari *et al.* 2003). Existen especies del género *Macrobrachium* que presentan características reproductivas de ambos grupos (Magalhães y Walter 1988).

Como consecuencia de los diferentes grados de adaptación al ambiente dulceacuícola las especies de *Macrobrachium* que cumplen parte de su ciclo de vida en aguas salobres producen mayor número de huevos de un volumen menor que las especies que requieren de agua dulce (Jalihal *et al.* 1993, Pereira y García 1995, Odinetz-Collart y Rabelo 1996, Melo y Brossi-Garcia 1999). El mayor volumen del huevo encontrado en las especies estrictamente dulceacuícolas está relacionado al desarrollo larval abreviado (Pereira y García 1995), donde la larva eclosiona como zoea avanzada (pasando solamente por dos o tres estadíos larvales antes de llegar a la fase de postlarva o juvenil) (Melo y Brossi-Garcia 1999). En tanto las especies estuarinas tienen un desarrollo larval más complejo, pasando hasta por 13 estadíos larvales antes de llegar al estadío juvenil (Pereira y García 1995), como es el caso de *M. carcinus* (Choudhury 1971a).

En el grupo de dependencia marina podemos encontrar a *M. acanthurus* (Choudhury 1970, Ismael y Moreira 1997) y a *M. carcinus* (Choudhury 1971b. Moreira *et al.* 1982). Otra especie de aguas costarricenses que requiere de aguas salobres para que se dé el desarrollo de las larvas es *M. americanum*: el adulto de esta especie habita en los ríos pero el desarrollo larval toma lugar en aguas salobres y después de la metamorfosis los juveniles migran hacia aguas continentales (Holtschmit y Pfeiler 1984).

Para Costa Rica las dos especies de camarón de río más grandes son *M. americanum* (Vertiente Pacífico), que alcanza una longitud total de 250 mm en los machos y 195 mm en las hembras (Fischer *et al.* 1995, Álvarez *et al.* 1996) y *M. carcinus* (Vertiente Caribe) siendo la especie más grande de la costa oriental del continente americano (Holthuis 1952, Lewis 1961, Lewis y Ward 1965, Lewis *et al.* 1966); los machos alcanzan una longitud total de 300 mm (Bowles *et al.* 2000, Fièvet *et al.* 2001) y las hembras de 220 mm (Lobao *et al.* 1985).

M. carcinus se encuentra en la costa oriental de América, desde Florida hasta Brasil meridional y también se encuentra en algunas islas del Caribe (Holthuis 1952, Lewis 1961, Lewis *et al.* 1966, Choudhury 1971a, Graziani *et al.* 1993, Bowles *et al.* 2000). Se ha encontrado hasta una altitud de 140 m.s.n.m. en Venezuela (Gamba 1982) y de 535 m.s.n.m. en México (Mejía-Ortíz *et al.* 2001).

Algunas de las especies del género *Macrobrachium* de importancia comercial en América con la que se ha trabajado en la biología y ecología son: *M. tenellum* (Cabrera 1983, Hernández y Bückle 1997), *M. americanum* (Holtschmit y Pfeiler 1984, Álvarez *et al.* 1996) y *M. acanthurus* (Choudhury 1970, Choudhury 1971c, Dobkin 1971, Hagood y Willis 1976, Roegge *et al.* 1977, Gasca-Leyva *et al.* 1991, Ismael y Moreira 1997, Díaz *et al.* 2002). Una especie de importancia comercial en América del sur es *M. amazonicum* (Moreira *et al.* 1986, Odinetz-Collart 1991, Odinetz-Collart y Rabelo 1996, Da Silva *et al.* 2004).

El conocimiento sobre la biología de *M. carcinus* es poca, y hasta el momento se han realizado trabajos sobre los primeros intentos de mantener larvas vivas en laboratorio en Barbados (Lewis 1961); descripción del desarrollo larval en Barbados (Lewis y Ward 1965) y Jamaica (Choudhury 1971a); descripción del desarrollo embrionario en Brasil (Müller 1984); producción, crecimiento y alimentación en Barbados (Lewis *et al.* 1966); nutrición en juveniles en México (Casas-Sánchez *et al.* 1995); ensayos de respuesta larval a variaciones de salinidad en Jamaica (Choudhury 1971b); estudios sobre los efectos fisiológicos de metales tóxicos en Venezuela (Correa 1987); un estudio del comportamiento reproductivo en Venezuela (Graziani *et al.* 1993); un intento de hibridación entre *M. carcinus* y *M. rosenbergii* en Venezuela (Graziani *et al.* 2003); un trabajo general sobre el cultivo en Venezuela (Mago-Leccia 1995) y un estudio sobre fecundidad y distribución de *M. carcinus* en México (Mejia-Ortiz *et al.* 2001).

Es importante estudiar la biología y ecología de las especies de camarones que habitan los ríos de Costa Rica, principalmente las especies que presentan características de explotación comercial como *M. carcinus* (Choudhury 1971a, Dobkin *et al.* 1975, Gasca-Leyva *et al.* 1991, Graziani *et al.* 1993, Casas-Sánchez *et al.* 1995, Graziani *et al.* 2003, Mago-Leccia 1995). Según Fransozo *et al.* (2004) el conocimiento de los aspectos reproductivos de las especies del género *Macrobrachium* permiten desarrollar programas de manejo y de cultivo para tener políticas de conservación de las especies de interés comercial.

Realizar estudios de aspectos reproductivos de *M. carcinus* es importante para generar información necesaria para determinar la posibilidad de utilizar esta especie nativa en la acuicultura de Costa Rica. Esta información biológica permite darle un mejor manejo para una posible explotación responsable del langostino *M. carcinus*.

II OBJETIVOS

2.1 Objetivo principal

1. Conocer aspectos morfométricos, poblacionales y reproductivos de *M. carcinus* en el área de la boca del Río San Carlos-Río San Juan, un langostino que por su gran tamaño tiene importancia comercial en la región y en otras partes de América Latina. Así como de algunas características ambientales del agua.

2.2 Objetivos específicos

1. Medir variables físico-químicas del agua (temperatura, oxígeno disuelto, pH, conductividad, sólidos en suspensión y turbidez) del río en el área de estudio.

2. Realizar un análisis morfométrico por sexo, basado en diferentes medidas corporales, además realizar distribuciones de frecuencia por sexo para las tallas y pesos.

3. Generar información sobre las proporciones sexuales y las proporciones de hembras ovígeras por mes.

4. Determinar la fecundidad, volumen y contenido de agua de los huevos y el esfuerzo reproductivo en las hembras ovígeras.

5. Elaborar una descripción del desarrollo embrionario basado en la duración del período de incubación, aumento en el volumen, consumo de vitelo y características externas visuales de los diferentes estadíos hasta la eclosión de la primera larva zoea.

III MATERIALES Y MÉTODOS

3.1 Breve descripción del área de estudio: boca del Río San Carlos-Río San Juan

El área de estudio se localiza al norte de Costa Rica, en la frontera con Nicaragua. Se encuentra a una altitud de 30 m.s.n.m. y se localiza a una distancia de 80 km de influencia marina (Hoja Cartográfica 1:50 000). Tiene influencia del Río San Carlos con una cuenca de 2 650 km^2 (Anónimo 2003) y del Río San Juan (Fig. 1), con una cuenca de 10 937 km^2, que forma parte del Lago de Nicaragua, al ser su drenaje hacia la vertiente del Caribe (Umaña *et al.* 1999). Tiene un recorrido aproximado de 205 km desde donde nace hasta la desembocadura al Mar Caribe (Anónimo1997).

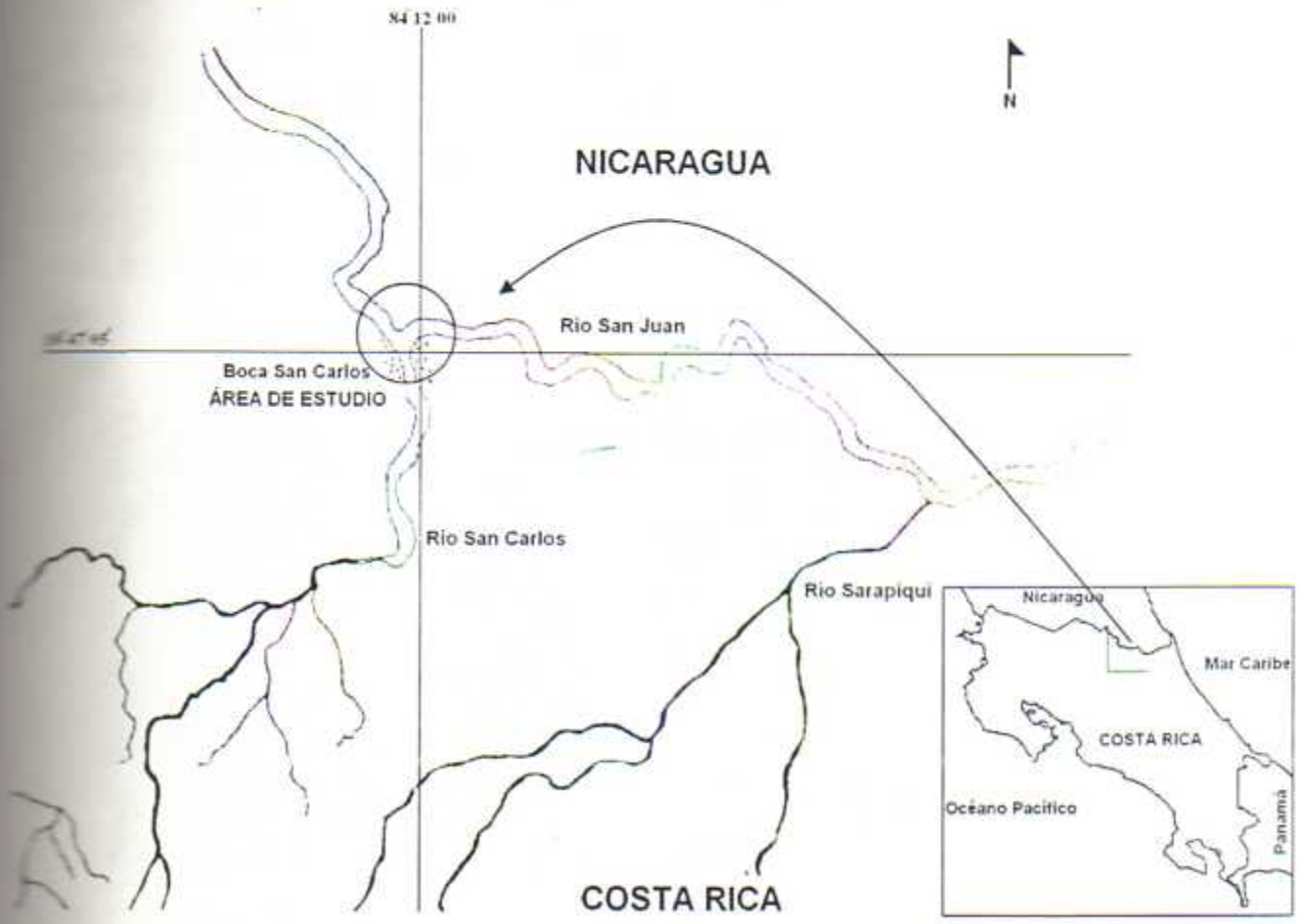

Fig. 1. Ubicación del área de estudio, zona norte de Costa Rica: boca del Río San Carlos-Río San Juan.

3.2 Muestreos

La toma de muestras y medición de variables físico-químicas se llevó a cabo mensualmente entre marzo del 2004 y abril del 2005 en la zona de Boca San Carlos (Fig. 1). Más puntualmente la toma de muestras se realizó en las coordenadas geográficas 10° 47' 184" N y 84° 12' 082" O. No se tomaron muestras en el mes de setiembre del 2004 ni en marzo del 2005 por problemas de logística.

La captura de individuos se realizó a orillas del Río San Juan del lado de Costa Rica por las facilidades de trabajar con las trampas colocadas por la comunidad de Boca San Carlos. Se utilizaron dos técnicas diferentes para capturar los camarones: en la primera se utilizó redes de mano (5 mm de luz de malla) con el fin de capturar juveniles o individuos pequeños de *M. carcinus*. Para la segunda técnica de captura se usó alrededor de 40 trampas (o nasas) artesanales de 30x30x50 cm (Fig. 2a) y 10 metálicas de 50 cm de largo x 25 cm de diámetro (luz de malla= 5 mm). Las nasas fueron colocadas por las personas de la zona para su propia recolecta. A cada trampa se le colocó coco (como cebo), y se amarró con una cuerda a la orilla del río. Las trampas se revisaron de madrugada cada 24 horas durante dos días por gira.

a)

b)

Fig. 2. Trampas utilizadas para la captura del langostino *M. carcinus*: **a)** trampa artesanal. **b)** trampa metálica.

3.3 Variables ambientales

En la superficie del río se midió la temperatura, oxígeno disuelto (OD) y pH del agua con un medidor de parámetros químicos WTW Multi-340i y la conductividad del agua con un conductímetro WTW Cond-340i. Para el caso de la variable OD se calculó el valor al 100% de saturación.

Los sólidos en suspensión del agua se calcularon filtrando un volumen conocido entre 250 y 750 ml de agua del río a través de un filtro de fibra de vidrio (Whatman GF/C, 47 mm de diámetro y poro de 0.45 µm) prepesado a peso constante. En el laboratorio el filtro fue secado en un horno a 65°C hasta alcanzar un peso constante. Para realizar las medidas de peso de los filtros se utilizó una balanza analítica Sartorius (±0.0002 g).

Para la turbidez del agua se tomaron muestras en botellas de 250 ml y se analizaron en el laboratorio con un espectrofotómetro Shimadzu UV-160A, a una longitud de honda de 450 nm, en una cubeta de 10 mm de espesor. Con los valores de las absorbancias dados por el espectrofotómetro se calculó la transmitancia y en una tabla de conversión se buscó el valor correspondiente de la turbidez en unidades JTU (Jackson units) (Lind 1979).

3.4 Características morfométricas y poblacionales

A cada individuo capturado se le determinó el sexo (según la determinación descrita por Holthuis 1952; Cabrera 1983). Se utilizó un vernier GENERAL (±0.05 mm) para medir la longitud (en milímetros) de diferentes partes del cuerpo de los individuos: largo del cefalotórax (LC: desde la punta anterior del rostro hasta la parte posterior del cefalotórax), largo del abdomen (LA: desde la parte anterior del abdomen hasta la punta del telson) y ancho del abdomen (AA) (Fig. 3a). La longitud total (LT) es la suma de LC y LA. Además se midió el alto (AlP) y ancho (AnP) de la pleura o segundo segmento abdominal (Fig. 3b).

Las medidas AnP, AlP y AA se utilizaron para hacer una descripción morfométrica para machos y hembras. Para analizar la relación entre LA y AnP, LA y AlP, y LA y AA, se realizaron regresiones lineales por sexo. Se utilizó un análisis de covarianza (ANCOVA) para analizar si la LA es la variable que explica la relación lineal y determina la diferencia morfométrica entre machos y hembras de acuerdo a las características abdominales.

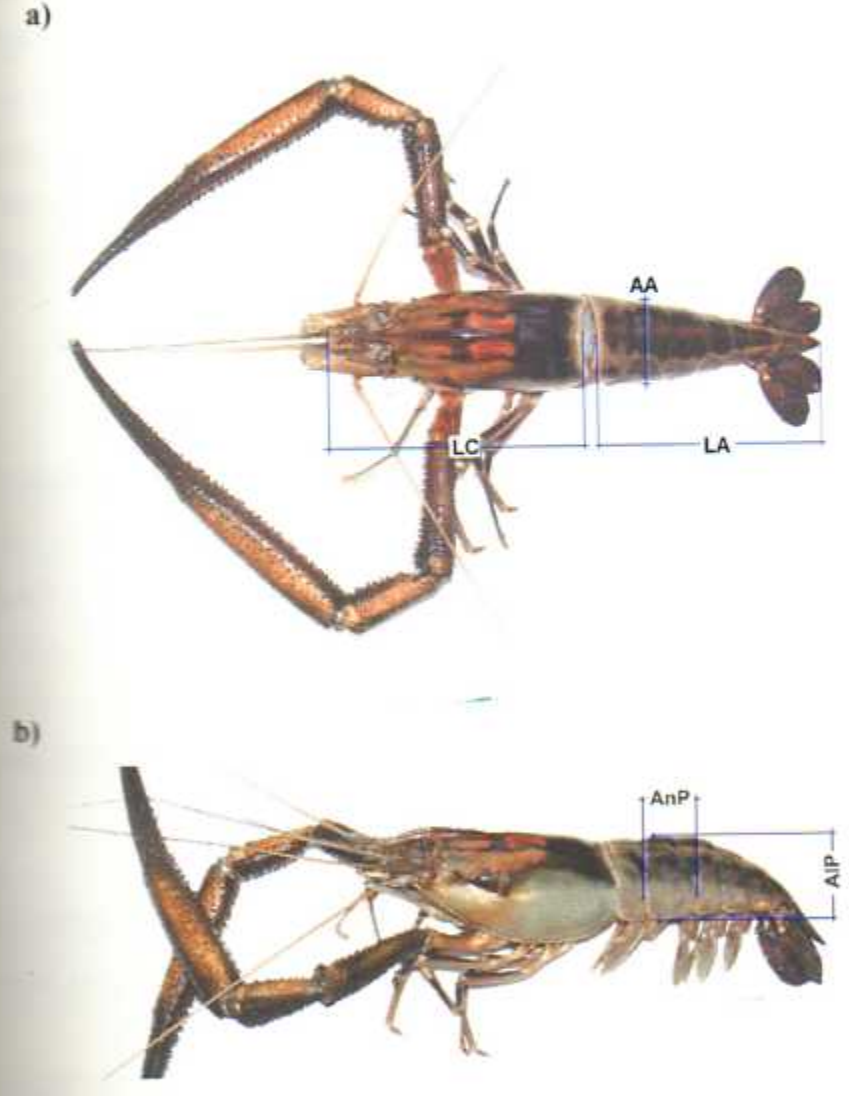

Fig. 3. *M. carcinus* (macho): Medidas morfométricas realizadas a cada individuo. **a)** Vista dorsal; LC: longitud del cefalotórax, LA: longitud del abdomen y AA: ancho de abdomen. **b)** Vista lateral; AnP: ancho pleura, AlP: alto de pleura.

Los organismos fueron pesados dependiendo de la talla del individuo con pesolas de una capacidad de 600 ±5 g y de 300 ±2 g. Se realizó una regresión de tipo potencial para determinar la relación entre el peso total (PT) y LT de machos y hembras; se aplicó una prueba T-Student por sexo.

El crecimiento alométrico fue descrito por la fórmula $y= ax^b$ para cada sexo, donde a es la intercepción en el eje y, b es la constante de crecimiento alométrico o tasa de crecimiento relativo. El crecimiento alométrico entre machos y hembras se analizó utilizando la variable PT medido contra la variable LT por sexo y se determinó mediante la regresión de los datos de ambas variables después de la transformación logaritmica en base 10 (Hartnoll 1978, 1982, Mantel y Dudgeon 2005):

$$\log_{10} y\ (PT) = \log_{10} a + b \log_{10} x\ (LT)$$

Para determinar la diferencia entre las pendientes de las curvas de las regresiones de machos y hembras se aplicó un ANCOVA, utilizando la LT como covariable. La curva de la regresión (b) indica isometria (b= 1; la variable PT cambia a la misma proporción que LT), alometria positiva (b>1; la variable PT cambia a una tasa mayor que la variable LT) o alometria negativa (b<1; la variable PT cambia a una tasa menor que la variable LT) (Hartnoll 1978, 1982).

Se realizaron distribuciones de frecuencia para las tallas (LT) y los pesos por sexo para la población capturada durante todo el período de estudio. Además se hizo una distribución de frecuencia para las tallas de las hembras ovígeras.

Se calculó la proporción sexual entre todos los organismos obtenidos por fecha. Se realizaron pruebas chi (χ^2) para el análisis estadístico. Se calculó la proporción de hembras ovígeras entre el total de hembras capturadas por fecha.

3.5 Aspectos reproductivos

***Fecundidad (F)**: Se define como el* número de huevos puestos por una hembra (Hines 1982, 1988, 1991, Corey y Reid 1991, López *et al.* 1997; Thatje *et al.* 2004).

Para calcular la fecundidad se escogieron las hembras que mostraron la masa de huevos intacta; esto debido a que muchas de las ellas pierden huevos al ser capturadas y estresadas. Cada hembra fue preservada en el campo y transportada a baja temperatura (0-2°C) hasta el laboratorio.

En el laboratorio a cada hembra se le separó toda la masa de huevos mantenida en su abdomen y *se preservó en alcohol al 70%. De* toda la masa de huevos se extrajeron tres submuestras (entre 311 y 1226 huevos cada una) y se contó el número de huevos (NH) que contenía cada una. Para los conteos se tomaron fotografías digitales en un estereoscopio marca Leica MZ8 a 0.63X, con una cámara FUJIFILM (FinePix 3800) de 3.2 Megapixeles, en formato JPEG y a una resolución de 2048 por 1536 píxeles. Se utilizó el programa de cómputo UTHSCSA Image-tool (Desarrollado por: University of Texas Health Science Center of San Antonio, Texas; el cual está disponible en Internet en la dirección http://www.maxrad6.uthscsa.edu) que tiene una herramienta para realizar conteos.

La masa ovígera restante y cada una de las submuestras de huevos se secaron en un horno a 60°C entre 24 y 48 horas. Para el peso se usó una balanza analítica Sartorius (±0.0002 g). Al conocer el peso y el número de huevos de cada submuestra se calculó el peso promedio de cada huevo. El número total de huevos (NTH) portados por hembra se calculó de la siguiente manera:

$$NTH = \left(\frac{\text{peso seco de la masa ovígera restante}}{\text{peso seco promedio de cada huevo}} \right) + \text{NH de las tres submuestras}$$

3.5 Aspectos reproductivos

Fecundidad (F): Se define como el número de huevos puestos por una hembra (Hines 1982, 1988, 1991, Corey y Reid 1991, López *et al.* 1997; Thatje *et al.* 2004).

Para calcular la fecundidad se escogieron las hembras que mostraron la masa de huevos intacta; esto debido a que muchas de las ellas pierden huevos al ser capturadas y estresadas. Cada hembra fue preservada en el campo y transportada a baja temperatura (0-2°C) hasta el laboratorio.

En el laboratorio a cada hembra se le separó toda la masa de huevos mantenida en su abdomen y se preservó en alcohol al 70%. De toda la masa de huevos se extrajeron tres submuestras (entre 311 y 1226 huevos cada una) y se contó el número de huevos (NH) que contenía cada una. Para los conteos se tomaron fotografías digitales en un estereoscopio marca Leica MZ8 a 0.63X, con una cámara FUJIFILM (FinePix 3800) de 3.2 Megapixeles, en formato JPEG y a una resolución de 2048 por 1536 píxeles. Se utilizó el programa de cómputo UTHSCSA Image-tool (Desarrollado por: University of Texas Health Science Center of San Antonio, Texas; el cual está disponible en Internet en la dirección http://www.maxrad6.uthscsa.edu) que tiene una herramienta para realizar conteos.

La masa ovígera restante y cada una de las submuestras de huevos se secaron en un horno a 60°C entre 24 y 48 horas. Para el peso se usó una balanza analítica Sartorius (±0.0002 g). Al conocer el peso y el número de huevos de cada submuestra se calculó el peso promedio de cada huevo. El número total de huevos (NTH) portados por hembra se calculó de la siguiente manera:

$$NTH = \left(\frac{\text{peso seco de la masa ovígera restante}}{\text{peso seco promedio de cada huevo}} \right) + \text{NH de las tres submuestras}$$

3.5 Aspectos reproductivos

Fecundidad (F): Se define como el número de huevos puestos por una hembra (Hines 1982, 1988, 1991, Corey y Reid 1991, López *et al.* 1997; Thatje *et al.* 2004).

Para calcular la fecundidad se escogieron las hembras que mostraron la masa de huevos intacta; esto debido a que muchas de las ellas pierden huevos al ser capturadas y estresadas. Cada hembra fue preservada en el campo y transportada a baja temperatura (0-2°C) hasta el laboratorio.

En el laboratorio a cada hembra se le separó toda la masa de huevos mantenida en su abdomen y se preservó en alcohol al 70%. De toda la masa de huevos se extrajeron tres submuestras (entre 311 y 1226 huevos cada una) y se contó el número de huevos (NH) que contenía cada una. Para los conteos se tomaron fotografías digitales en un estereoscopio marca Leica MZ8 a 0.63X, con una cámara FUJIFILM (FinePix 3800) de 3.2 Megapixeles, en formato JPEG y a una resolución de 2048 por 1536 píxeles. Se utilizó el programa de cómputo UTHSCSA Image-tool (Desarrollado por: University of Texas Health Science Center of San Antonio, Texas; el cual está disponible en Internet en la dirección http://www.maxrad6.uthscsa.edu) que tiene una herramienta para realizar conteos.

La masa ovígera restante y cada una de las submuestras de huevos se secaron en un horno a 60°C entre 24 y 48 horas. Para el peso se usó una balanza analítica Sartorius (±0.0002 g). Al conocer el peso y el número de huevos de cada submuestra se calculó el peso promedio de cada huevo. El número total de huevos (NTH) portados por hembra se calculó de la siguiente manera:

$$NTH = \left(\frac{\text{peso seco de la masa ovígera restante}}{\text{peso seco promedio de cada huevo}} \right) + \text{NH de las tres submuestras}$$

Los huevos se clasificaron en tres estadios (Wehrtmann 1990), estadío I: huevos recientemente desovados, la yema (vitelo granular) uniforme y aún no se observan pigmentos oculares; estadío II: pigmentos oculares apenas visibles; estadío III: ojos claramente visibles y completamente desarrollados. La relación entre el número total de huevos y LC fue analizada mediante regresiones lineales para cada estadío. Se realizaron pruebas T de Student para cada una de las regresiones.

Para calcular la perdida del número de huevos entre el estadio I y estadío III se escogieron las hembras ovígeras que tuvieran tallas entre 170 y 190 mm, para evitar que las diferencias entre las tallas influyera en este análisis. Se calculó el promedio y desviación estándar (DE) del número de huevos de cada estadío embrionario para estas hembras seleccionadas. Se calculó la diferencia en porcentaje entre cada uno de los estadíos de desarrollo del huevo. Para el análisis estadístico se utilizaron análisis de varianza (ANDEVA).

Tamaño del huevo: El volumen del huevo se considera como un indicador del contenido de energía para el desarrollo del embrión (Hines 1982, 1988, 1991, Hernáez y Palma 2003).

De la masa total de cada una de las hembras ovígeras escogidas para calcular la fecundidad, se tomaron 10 huevos de cada hembra para medir el ancho (a) y largo (l) de cada huevo en un microscopio Zeiss equipado con micrómetro calibrado, utilizando el lente objetivo de 10x. El volumen de cada huevo se calculó con la fórmula (Corey y Reid 1991):

$$v = \frac{\pi * l * (a)^2}{6}$$

Donde π significa el valor de *pi* que es igual 3.14159.

Se calculó para cada uno de los tres estadíos el promedio y DE del volumen de los huevos. Para el análisis estadístico se realizaron ANDEVA. Se calculó el volumen de toda la masa de huevos de cada hembra multiplicando el volumen promedio calculado para los diez huevos por el número total de huevos de esa hembra. Se hicieron regresiones lineales para cada uno de los estadíos, entre la masa de huevos y LC. Para el análisis estadístico se aplicaron pruebas T de Student.

El contenido de agua se obtuvo de la diferencia del peso húmedo menos peso seco de la masa de huevos de cada hembra. Se calculó el promedio y DE del contenido de agua de los huevos por estadío embrionario. Para el análisis estadístico se realizaron ANDEVA.

Esfuerzo reproductivo: El esfuerzo reproductivo (ER) se define como la fracción de energía total orientada a la reproducción (Hines 1982, 1988, 1991, López *et al.* 1997, Brante *et al.* 2003). Se calculó el ER de las hembras ovígeras independientemente de los estadíos embrionarios de sus huevos utilizando la siguiente fórmula (López *et al.* 1997):

$$ER\ (\%) = \frac{\text{peso seco total de la masa de huevos}}{\text{peso seco de la hembra}} * 100$$

Se pesó en seco cada hembra ovígera en una balanza digital Mettler PJ 360 Delta Range ±0.002 g para determinar el ER. Se realizó una regresión lineal entre los valores de ER por hembra y LC para analizar la relación entre estas dos variables. Se aplicó una prueba T de Student para el análisis estadístico.

Desarrollo embrionario: Para estudiar el desarrollo embrionario se usaron organismos vivos, los cuales fueron capturados en el área de estudio y llevados hasta el laboratorio en baldes de 40 y 60 l. En el laboratorio de acuarios del CIMAR fueron colocados en parejas dentro de peceras de vidrio con fondo de piedra. Se les colocó refugios artificiales para disminuir el estrés provocado por la presencia de personas dentro del laboratorio. El agua de las peceras se mantuvo bien oxigenada y con recambios diarios de 10 litros de agua limpia. La temperatura del agua se mantuvo entre 22-26°C y a una salinidad de 0.0 ups. El fotoperiodo de luz-oscuridad establecido en el laboratorio fue de 12h/12h. Los individuos fueron alimentados diariamente con camarón marino. Los restos de comida y materia fecal se retiraron diariamente.

Se fotografiaron los individuos cada día para determinar marcas de muda. Esto permitió saber cuando las hembras estaban preparadas fisiológicamente para reproducirse, debido a que sexualmente los machos maduros tienen la capacidad de aparearse con las hembras permanentemente, mientras que las hembras maduras sólo pueden copular poco después de haber mudado (Graziani *et al*. 1993). Una vez que la hembra mudara se esperó alrededor de 24 horas para sacar el macho de la pecera (para asegurarse la copula) y dejar a la hembra sola. La temperatura del agua donde se encontraba la hembra ovígera se mantuvo a 26 ±1°C, que está entre la temperatura óptima (25-30°C) para que se de el desarrollo embrionario en las especies de *Macrobrachium* (Mantel y Dudgeon 2005).

Luego de que la hembra desovaba se extraían entre 20 y 30 huevos con pinzas esterilizadas cada uno o tres días dependiendo del estrés que mostrara la hembra. Se tomaron fotografías digitales a los huevos recién extraídos con una cámara FUJIFILM (FinePix 3800) de 3.2 Megapixeles. Las fotografías de los huevos se tomaron en un microscopio marca Leica DM-LS con el lente objetivo 10 X (0.22) para tener un buen detalle de las características morfológicas.

Se calculó el volumen de los huevos durante las diferentes etapas del desarrollo embrionario; para ello se utilizó diez huevos de los extraídos para la descripción morfológica y se midieron en un microscopio equipado con micrómetro, con el lente objetivo de 10x. El volumen de los huevos se calculó con la formula $v = \pi * l * (a)^2/6$ (Corey y Reid 1991). Se hicieron gráficos con los promedios y límites de confianza de los volúmenes calculados para los diferentes días de desarrollo embrionario y se hicieron pruebas T de Student.

A partir de las fotografías se realizó una descripción morfológica de las características visibles a través de la membrana del huevo. Se calculó el porcentaje de vitelo promedio consumido durante el desarrollo embrionario en los huevos. Se utilizó el programa de cómputo UTHSCSA Image-tool, que tiene una herramienta para medir el área, de modo que se midió el área total del huevo y luego el área ocupada por el vitelo.

A la larva recién eclosionada (primera zoea) se le tomaron fotografías en el microscopio marca Leica DM-LS con el lente objetivo 10 X (0.22) y se realizó una descripción morfológica de las estructuras visibles a esta resolución. En el laboratorio no se logró tener el desarrollo larval completo hasta la metamorfosis, por esta razón no se realizó la descripción de otros estadios larvales de *M. carcinus* en este trabajo.

IV RESULTADOS

4.1 Variables ambientales y recolecta de camarones

La temperatura superficial del Río San Juan (Fig. 4a) presentó su mínimo en el mes de enero del 2005 con un valor de 24.1°C. Las máximas temperaturas en la superficie del agua se reportaron para los meses de mayo del 2004 y abril del 2005, con valores de 29.3 y 29.5°C respectivamente. La temperatura del Río San Juan presentó un promedio para todo el período de estudio de 27.2°C.

El OD del agua (Fig. 4b) medido durante todo el período de estudio presentó valores entre 2.7 y 5.4 mg/l (promedio de 3.9 mg/l). Los meses de mayo del 2004 y abril del 2005 son los que presentaron valores más bajos, estando por debajo del 50% de saturación de OD. El mes de junio del 2004 presentó el máximo valor.

El pH del agua (Fig. 4c) se mantuvo neutro, con valores entre 6.9 y 7.5 (promedio de 7.1), siendo mayo del 2004 el mes donde el pH presentó su valor máximo.

En los meses de abril del 2004 y del 2005 se observó los valores máximos en la conductividad del agua (cerca de los 200 µS/cm). En junio, julio, agosto y diciembre del 2004 se observó los valores bajos para esta variable (entre 76 y 85 µS/cm) (Fig. 4d). El promedio durante todo el período de estudio fue de 130 µS/cm.

Los sólidos en suspensión (Fig. 4e) y la turbidez del agua (Fig. 4f) se comportaron de una manera similar; los valores mínimos de estas dos variables fueron observados en el mes de abril del 2004 y abril del 2005. En los meses de noviembre y diciembre del 2004 se observaron los valores máximos para los sólidos suspendidos y turbidez respectivamente.

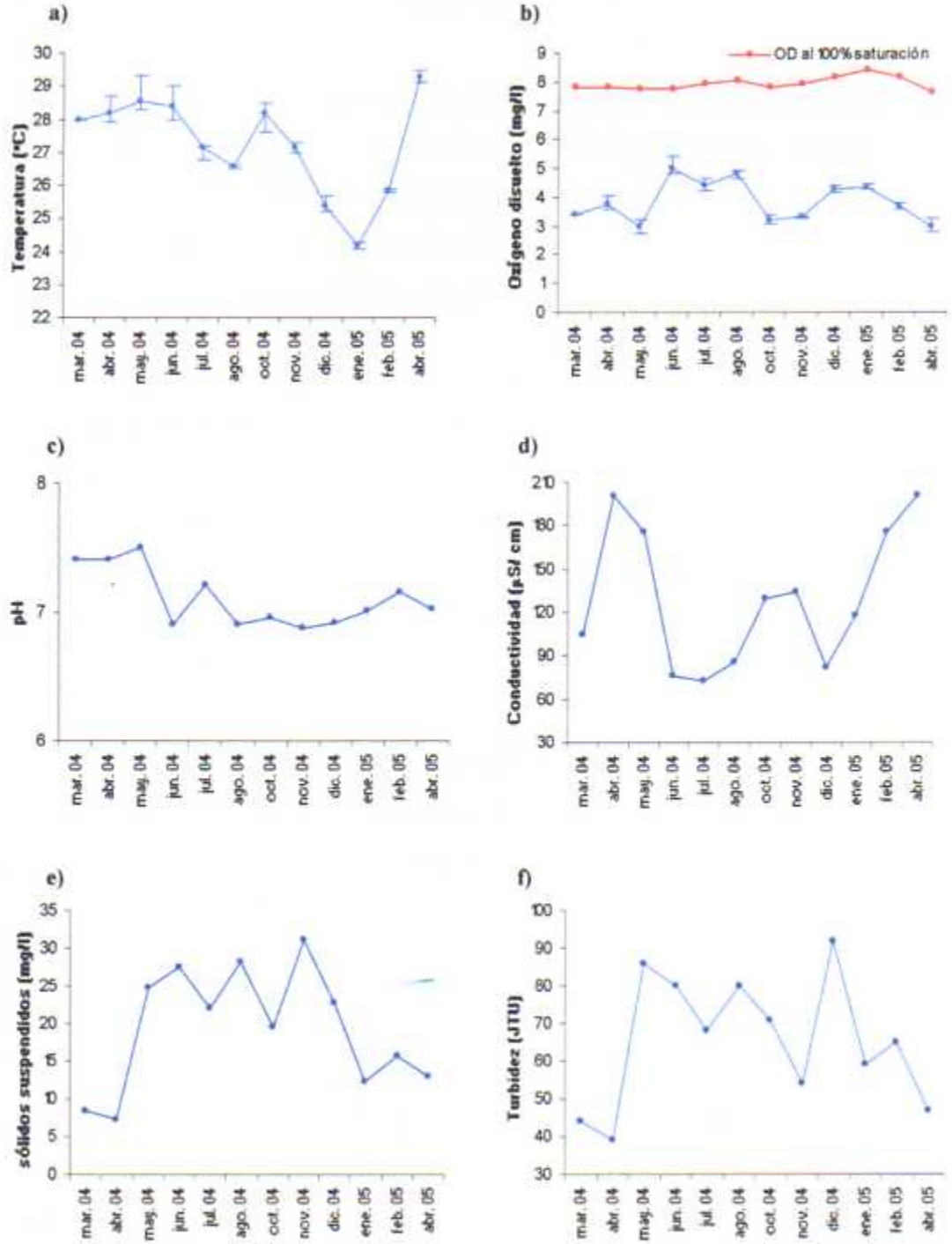

Fig. 4. Variables físico-químicas medidas en la superficie del agua del Río San Juan durante el periodo de estudio 2004-2005. **a)** temperatura; **b)** OD; **c)** pH; **d)** conductividad; **e)** sólidos en suspensión; **f)** turbidez.

4.2 Características morfométricas y poblacionales

Con las redes de mano no se capturaron individuos de *M. carcinus*, solamente otras especies de camarones palaemónidos como *M. acanthurus* y *M. olfersi*, especies que a menudo eran encontradas igualmente dentro de las nasas. También con las redes se atraparon camarones pequeños del género *Potimirin* (Familia Atyidae). Toda la población estudiada de *M. carcinus* fue capturada en la orilla del Río San Juan mediante el uso de nasas.

Se observó diferencias morfológicas entre los machos y las hembras de *M. carcinus* en cuanto al ancho y alto de la pleura, y en el ancho de abdomen (Fig. 5). El ancho de la pleura o segundo segmento abdominal mostró una relación lineal positiva con el largo del abdomen ($F= 3071$, g.l= 1/486, $p<0.001$) en ambos sexos. Los resultados indicaron que a cualquier longitud de abdomen las hembras tuvieron la pleura más ancha que los machos ($F=1852$, g.l=1/486, $p<0.001$) (Fig. 5a).

El alto de la pleura mostró una relación lineal positiva con el largo del abdomen ($F= 3857$, g.l= 1/479, $p<0.001$) en machos y hembras de *M. carcinus*. Se encontró que esta característica morfológica fue de mayor longitud en las hembras ($F= 1128$, g.l= 1/479, $p<0.001$) (Fig. 5b).

Se encontró una relación lineal positiva entre la longitud abdominal y ancho del abdomen para machos y hembras ($F= 5114$, g.l= 1/419, $p<0.001$). Se observó diferencia sexual en el ancho abdominal, siendo de mayor longitud esta característica en las hembras ($F= 485$, g.l= 1/419, $p<0.001$) (Fig. 5c).

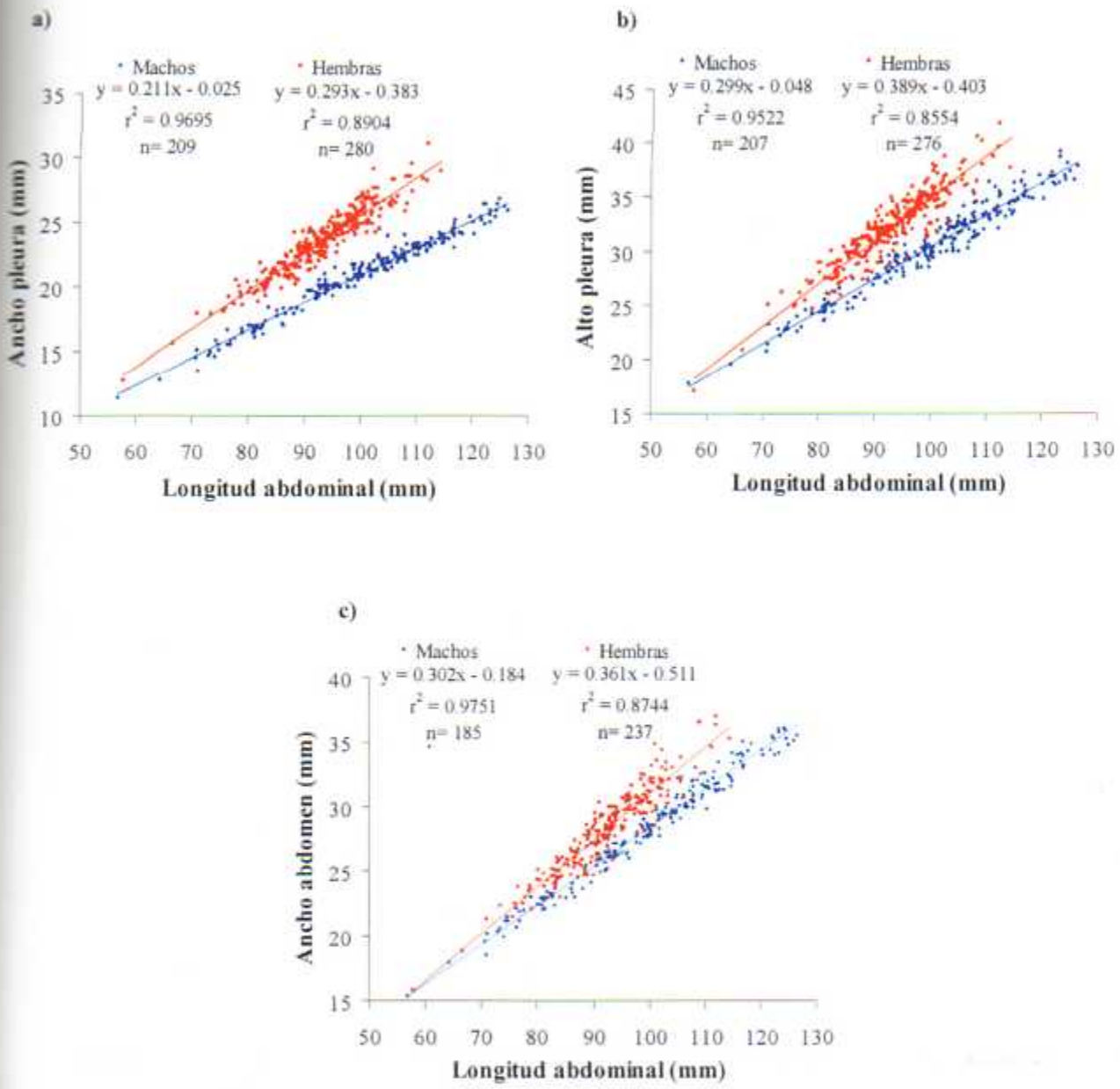

Fig. 5. Relación entre las medidas morfométricas realizadas a machos (azul) y hembras (rojo) de *M. carcinus*. **a)** LA contra AnP por sexo; **b)** LA contra AlP por sexo; **c)** LA contra AA por sexo.

Se encontró una relación positiva entre la longitud total y el peso total para machos (t= 88, g.l= 325, p<0.001) y hembras (t= 91, g.l= 465, p<0.001) de *M. carcinus*. El modelo alométrico $y= ax^b$, descrito por Hartnoll (1978, 1982) provee el mejor ajuste a esta relación morfométrica encontrada para machos y hembras (Fig. 6). Los valores de la constante de crecimiento alométrico (*b*) son mayores que uno en ambos casos, indicando crecimiento alométrico positivo en machos y hembras. Hay diferencias significativas entre las pendientes de ambos sexos (F= 266, g.l= 1/790, p<0.001), lo que indica que el peso total de los machos aumentó proporcionalmente a una tasa mayor en proporción a la longitud total de las hembras.

El individuo más pequeño encontrado en el área de estudio fue un macho de 100.8 mm de LT, seguido por una hembra de 103.5 mm de LT, que pesaron 18 y 20 g respectivamente. El individuo de *M. carcinus* más grande fue un macho de 235.0 mm de LT que pesó 350 g. La hembra de mayor tamaño fue de 215.3 mm de LT, que pesó 190 g.

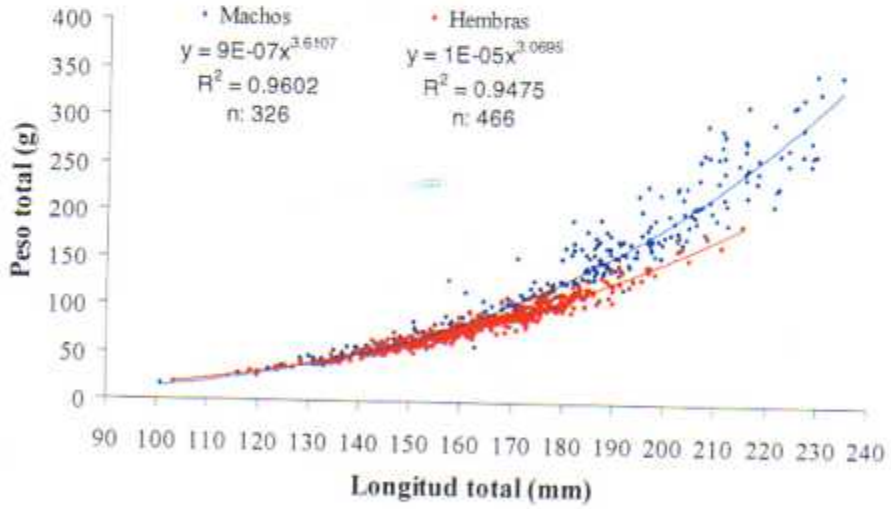

Fig. 6. Relación entre la longitud total y el peso total de machos (azul) y hembras (rojo) de *M. carcinus* en el Río San Juan, durante el periodo de estudio 2004-2005.

Para las hembras capturadas la mayor frecuencia se encontró entre tallas de 160.1 y 180.0 mm de LT (25.5%, n= 201), seguido de tallas entre los 140.1 y 160.0 mm de LT (22.4%, n= 176). Fue más frecuente encontrar machos con tallas entre 180.1 y 200.0 mm de LT (11.6%, n= 91) (Fig. 7). Fueron poco frecuentes las hembras mayores a los 200.0 mm de LT (<2%, n= 7) y ninguna con una talla superior a los 220.0 mm de LT. La población muestreada de *M. carcinus* presentó para ambos sexos un porcentaje menor al 5% (n= 55; 21 hembras y 34 machos) en la frecuencia de individuos menores a 140.0 mm de LT y menor al 1% (n= 4: dos hembras y dos machos) en la frecuencia de individuos encontrados con tallas menores a 120.0 mm.

La distribución de frecuencias para los pesos totales de machos y hembras de toda la población de *M. carcinus* (Fig. 8) mostró que fueron más frecuentes las hembras que pesaron entre 61 y 80 g (18.8%, n= 148), seguido de hembras con pesos entre 81 y 100 g (17.4%, n= 137). No se encontraron hembras que pesaran más de 200 g. En los machos se encontró más diversidad en los ámbitos de los pesos; es decir, la población de machos de *M. carcinus* no mostró una distribución normal en los datos de peso por categoría. En los machos se encontraron individuos con pesos superiores a los 200 g, siendo 350 g el peso máximo. La frecuencia de individuos menores a 20 g fue baja en ambos sexos con menos de 1% (n= 2; una hembra y un macho).

La talla más frecuente encontrada en las hembras ovígeras fue de 150.1 a 160.0 mm de LT (27.2%, n= 34), seguido por hembras con tallas entre 160.1 y 170.0 mm de LT (24.0%, n= 30), mientras que las tallas con frecuencias menores a un 2% (n= 2) fueron entre 120.0 y 130.0 mm de LT y tallas de más de 190.1 mm de LT (Fig. 9).

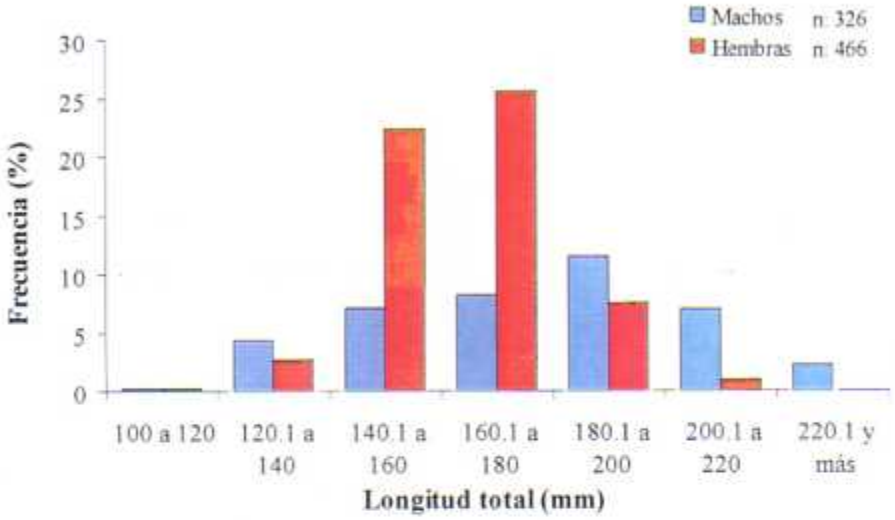

Fig. 7. Distribución de frecuencias de la longitud total por sexo para la población de *M. carcinus* en el Río San Juan, durante el periodo de estudio 2004-2005.

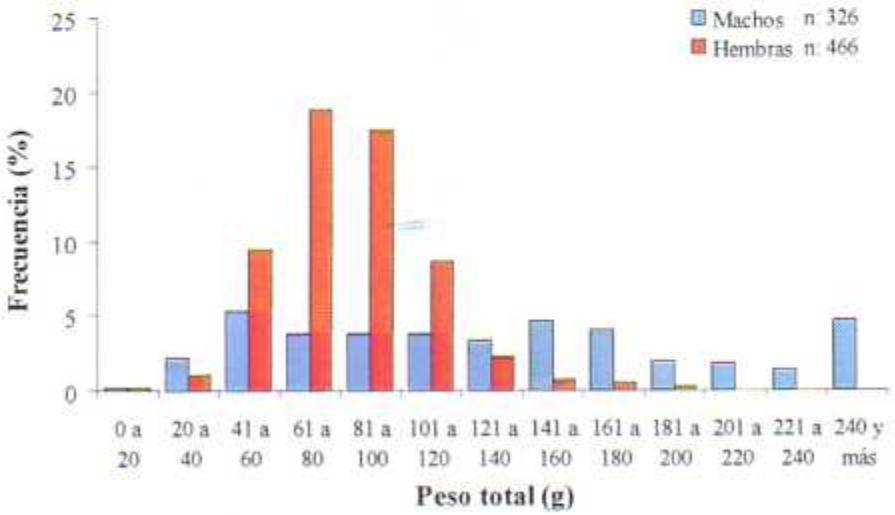

Fig. 8. Distribución de frecuencias del peso total por sexo para la población de *M. carcinus* en el Río San Juan, durante el periodo de estudio 2004-2005.

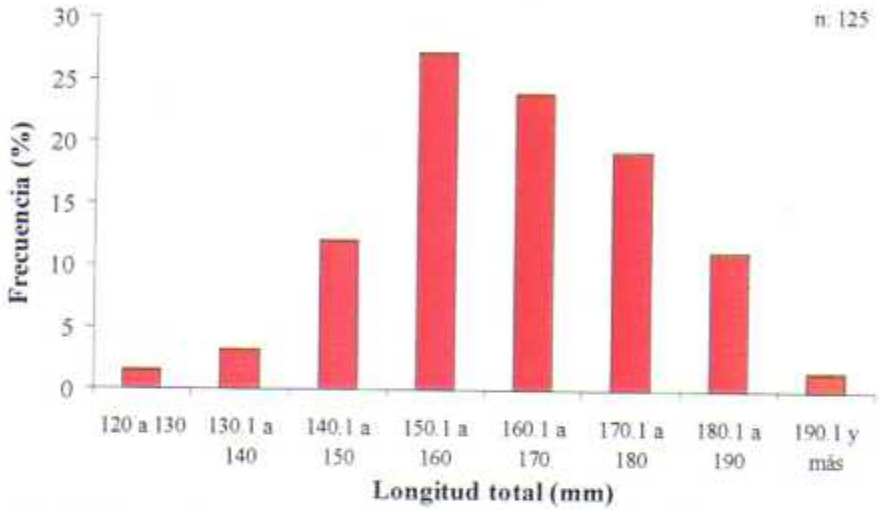

Fig. 9. Distribución de frecuencias de la longitud total para la población de hembras ovígeras de *M. carcinus* en el Río San Juan, durante el período de estudio 2004-2005.

Cuadro 1. Número total de individuos, porcentaje de machos y hembras; y proporción sexual por mes de *M. carcinus* para la población muestreada en el Río San Juan durante el período de estudio 2004-2005.

Fecha	n	% Hembras	% Machos	Proporción sexual	Significancia*
Marzo 2004	23	65	35	1.88: 1	ns
Abril	47	70	30	2.36: 1	s
Mayo	63	60	40	1.52: 1	ns
Junio	98	62	38	1.65: 1	s
Julio	60	52	48	1.07: 1	ns
Agosto	73	51	49	1.03: 1	ns
Octubre	65	57	43	1.32: 1	ns
Noviembre	55	65	35	1.89: 1	s
Diciembre	86	53	47	1.15: 1	ns
Enero 2005	98	44	56	0.78: 1	ns
Febrero	45	78	22	3.50: 1	s
Abril	79	68	32	2.16: 1	s

ns: no significativo; s: significativo.
* Según la distribución de χ^2 con un grado de libertad y un nivel de confianza del 95%.

El total de individuos capturados durante todo el período de estudio fue de 792, de estos 466 fueron hembras (58.8%). Se encontró una proporción sexual mensual promedio de 1.7:1.0 (hembra-macho). Durante los diferentes meses del período de estudio el número de hembras capturadas siempre fue mayor que el número de machos, excepto para el mes de enero del 2005 donde fueron más abundantes los machos en relación con las hembras (Cuadro 1).

En los meses de abril (χ^2= 7.68, g.l= 1, p= 0.006), junio (χ^2= 5.88, g.l= 1, p= 0.015), noviembre (χ^2= 5.25, g.l= 1, p= 0.022) del 2004 y en los meses de febrero (χ^2= 13.89, g.l= 1, p<0.001) y abril (χ^2= 10.65, g.l= 1, p= 0.001) del 2005 la proporción sexual fue significativamente diferente, siendo predominantes en número las hembras sobre los machos; para el resto de meses del período de estudio esta proporción sexual se acercó a la teórica (1.0:1.0).

4.3 Aspectos reproductivos

Durante todos los meses muestreados se encontraron hembras con huevos, para un total de 125 hembras ovígeras durante el período de estudio (Fig. 10), que corresponde a un 26.8% del total de hembras capturadas. Se observó la mayor frecuencia de éstas (más de un 38.0%) en los meses de junio y julio del 2004 y en febrero del 2005, siendo este último mes donde la mitad (51.0%) de hembras capturadas correspondían a hembras ovígeras. Mientras que los meses con poca presencia de hembras ovígeras (menos del 11.0% de toda la población de hembras) fueron agosto y octubre del 2004.

Fig. 10. Proporción de hembras ovígeras con respecto al número total de hembras de *M. carcinus* capturadas mensualmente en el área de estudio, durante el período de estudio 2004-2005. Número arriba de cada barra indica la cantidad de observaciones.

Para las hembras ovígeras de *M. carcinus* se encontró una relación lineal positiva entre el número de huevos portados en su abdomen y la longitud del cefalotórax para el estadío I (t= 7.53, g.l= 32, p<0.001) y estadio II (t= 3.88, g.l= 13, p= 0.002). No se observó esta misma relación para el estadío III (t= 1.48, g.l= 8, p= 0.169) (Fig. 11).

La fecundidad varió entre 14420 y 242437 huevos para hembras con tallas entre 120.0 y 190.0 mm de LT respectivamente, para un promedio de 98749 huevos por hembra. Se encontró un promedio de 1240 (ámbito= 319-2035) huevos por gramo de peso húmedo, esto en hembras con un peso promedio de 76 g (ámbito= 26-125 g).

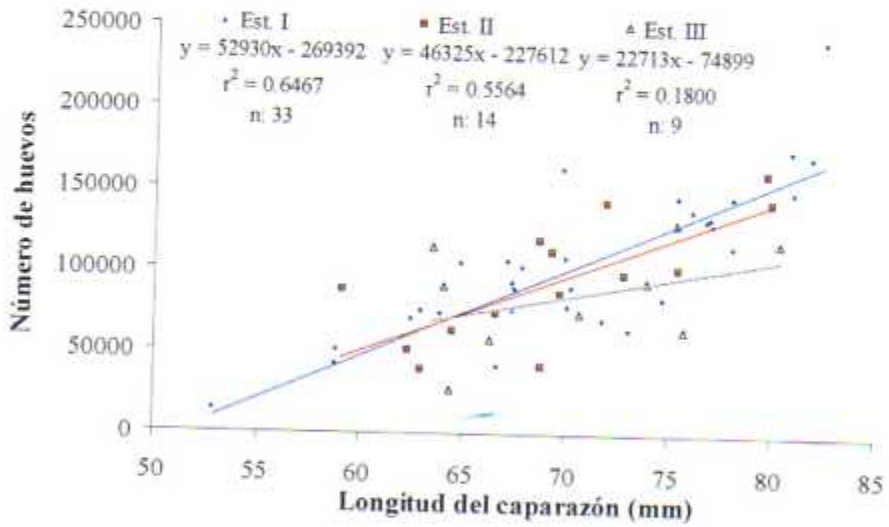

Fig. 11. Relación entre la longitud del cefalotórax y el número de huevos para cada uno de los tres estadíos de desarrollo, observado en hembras ovígeras de *M. carcinus*.

Se encontró una diferencia del número de huevos entre los estadios I y III del desarrollo embrionario ($F_{g.l.1, g.l.2}$= 5.34, g.l= 1/15, p= 0.04) de un 30.0% menos huevos para el estadío III. No hubo diferencias significativas entre el estadío I y II ($F_{g.l.1, g.l.2}$= 0.16, g.l= 1/14, p= 0.69), ni entre el estadío II y III ($F_{g.l.1, g.l.2}$= 3.42, g.l= 1/6, p= 0.11) (Cuadro 2).

Cuadro 2. Promedio de las tallas y promedio del número de huevos para cada uno de los tres estadios de desarrollo, observado en hembras ovígeras de *M. carcinus* con tallas entre 170.0 y 185.0 mm de LT.

Estadio huevo	n	Longitud total promedio (mm)	ámbito de tallas (mm) mínimo-máximo	Promedio número de huevos	Ámbito número de huevos mínimo-máximo
I	12	176.0	170.0-190.0	145548	242437-64695
II	4	178.0	171.0-182.0	136566	160074-101134
III	4	176.0	172.0-185.0	101128	129558-63766

Hubo diferencia significativa en el promedio del volumen de los huevos de las hembras ovígeras de *M. carcinus* entre los estadios ($F_{g.l.1, g.l.2}$= 47.02, g.l= 2/56, p<0.001), observándose un aumento en el volumen del huevo para el estadío II y estadío III (Cuadro 3). La diferencia en el volumen promedio del huevo entre el estadío I y III fue de un 26.1%. La longitud promedio del largo del huevo en estadío I fue de 0.538 mm (DE= ±0.024 mm; valor máximo= 0.589 y mínimo= 0.485 mm); para el estadío II fue de 0.575 mm (DE= ±0.0240 mm; valor máximo= 0.602 y mínimo= 0.507 mm) y para el estadío III fue de 0.632 mm (DE= ±0.028 mm; valor máximo= 0.684 y mínimo= 0.604 mm).

Cuadro 3. Promedio, valores máximos y mínimos del volumen (mm^3) de los huevos para cada uno de los tres estadios de desarrollo, observado en hembras ovígeras de *M. carcinus*.

Estadío huevo	n	Volumen promedio del huevo (mm^3)	± DE	Mínimo	Máximo
I	33	0.065	0.008	0.051	0.077
II	14	0.076	0.006	0.066	0.091
III	12	0.088	0.009	0.078	0.100

DE: desviación estándar

El contenido de agua de los huevos aumentó paulatinamente y en forma significativa ($F_{g1\,1,\,g1\,2}$= 54.63, g.l= 2/55, p<0.001), desde el estadio I al estadio III (Cuadro 4). El aumento en el contenido de agua promedio entre el estadio I y III fue de un 13.7%.

Cuadro 4. Promedio, valores máximos y mínimos del contenido de agua (%) de los huevos para cada uno de los tres estadios de desarrollo, observado en hembras ovígeras de *M. carcinus*.

Estadio huevo	n	Contenido de agua (%)	± DE	Mínimo	Máximo
I	33	66.3	2.9	56.6	72.0
II	14	74.1	4.6	67.3	76.8
III	11	76.8	1.8	70.6	82.4

DE: desviación estándar

Se observó una relación lineal positiva entre el volumen de la masa de huevos y la longitud del cefalotórax de las hembras ovígeras de *M. carcinus* para los estadios I (t= 6.36, g.l= 31, p<0.001) y II (t= 2.42, g.l= 13, p= 0.03), excepto para el estadio III (t= 1.79, g.l= 9, p= 0.11) (Fig. 12).

No se encontró una relación lineal significativa entre el esfuerzo reproductivo y la longitud del cefalotórax de las hembras ovígeras de *M. carcinus* (t= 0.59, g.l= 56, p= 0.557) (Fig. 13). El ámbito del esfuerzo reproductivo de las hembras ovígeras se encontró entre 4.0 y 21.0%, con un promedio de 12.0% (DE= ±0.04).

El contenido de agua de los huevos aumentó paulatinamente y en forma significativa ($F_{g.l.\ g.l.\ 2}$= 54.63, g.l= 2/55, p<0.001), desde el estadío I al estadio III (Cuadro 4). El aumento en el contenido de agua promedio entre el estadio I y III fue de un 13.7%.

Cuadro 4. Promedio, valores máximos y mínimos del contenido de agua (%) de los huevos para cada uno de los tres estadios de desarrollo, observado en hembras ovígeras de *M. carcinus*.

Estadío huevo	n	Contenido de agua (%)	± DE	Mínimo	Máximo
I	33	66.3	2.9	56.6	72.0
II	14	74.1	4.6	67.3	76.8
III	11	76.8	1.8	70.6	82.4

DE: desviación estándar

Se observó una relación lineal positiva entre el volumen de la masa de huevos y la longitud del cefalotórax de las hembras ovígeras de *M. carcinus* para los estadios I (t= 6.36, g.l= 31, p<0.001) y II (t= 2.42, g.l= 13, p= 0.03), excepto para el estadío III (t= 1.79, g.l= 9, p= 0.11) (Fig. 12).

No se encontró una relación lineal significativa entre el esfuerzo reproductivo y la longitud del cefalotórax de las hembras ovígeras de *M. carcinus* (t= 0.59, g.l= 56, p= 0.557) (Fig. 13). El ámbito del esfuerzo reproductivo de las hembras ovígeras se encontró entre 4.0 y 21.0%, con un promedio de 12.0% (DE= ±0.04).

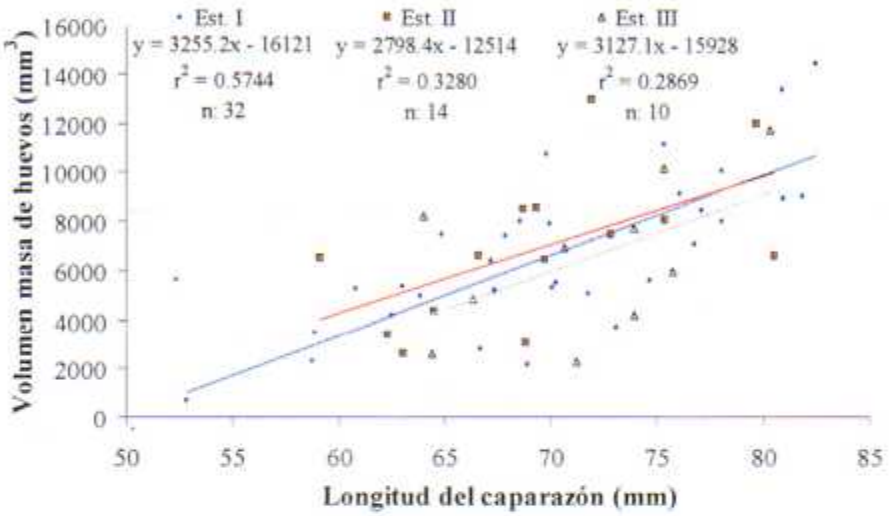

Fig. 12. Relación entre la longitud del cefalotórax y el volumen de la masa de huevos (mm^3) para cada uno de los tres estadios de desarrollo, observado en hembras ovígeras de *M. carcinus*.

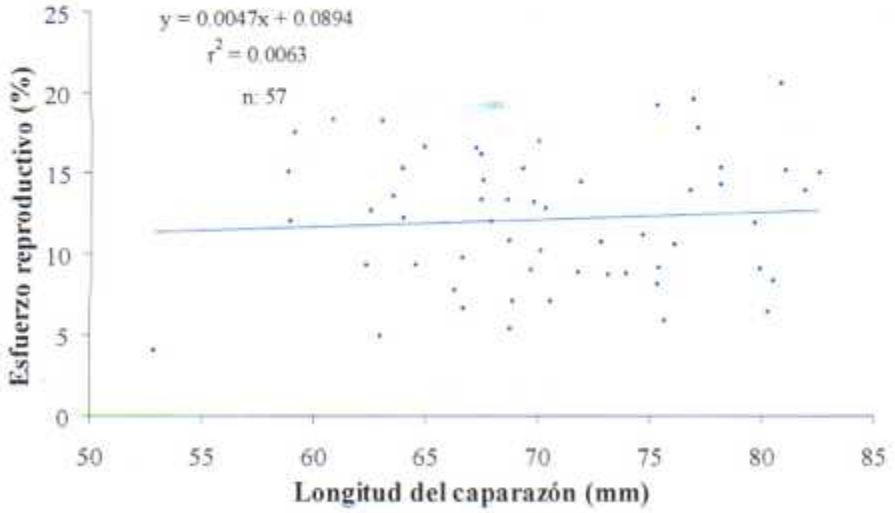

Fig. 13. Relación entre la longitud del cefalotórax y el esfuerzo reproductivo (ER) observado en hembras ovígeras de *M. carcinus*.

Desarrollo embrionario

Durante el desarrollo embrionario de los huevos de cinco hembras mantenidas en los acuarios se observó un aumento promedio exponencial en el volumen de los huevos de un 84.6% ($t= 6.43$, $g.l= 12$, $p<0.001$) (Fig. 14). El volumen promedio inicial de los huevos con un día de desove fue de 0.059 mm^3 aumentando hasta un volumen promedio final (pocas horas antes de la eclosión) de 0.109 mm^3.

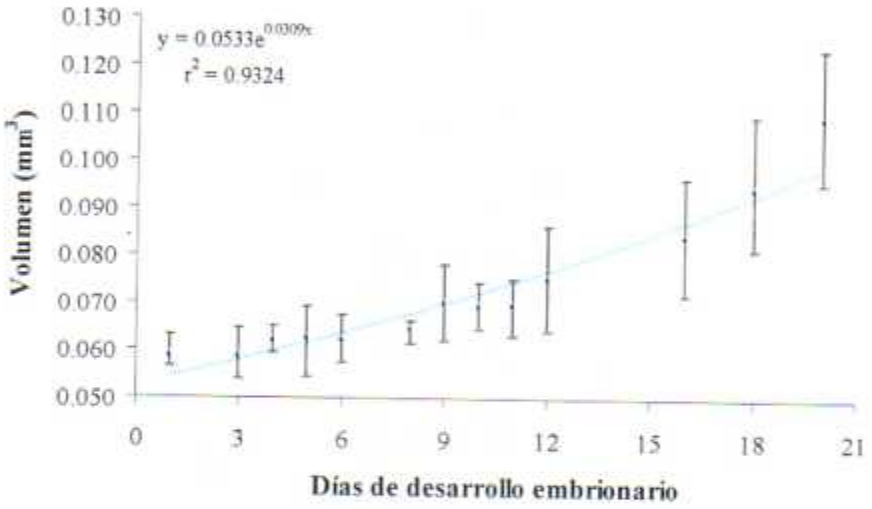

Fig. 14. Aumento promedio en el volumen del huevo durante el desarrollo embrionario de cinco hembras de *M. carcinus*, mantenidas a temperaturas de 26 ±1°C.

Uno o dos días después de la cópula las hembras desovaron los huevos durante horas de la noche (n= 13); en uno de los casos se observó un desove durante la tarde. Los huevos son mantenidos bajo el abdomen formando una masa compacta, que es sostenida por los pleópodos (Fig.15) y se encuentran sujetos unos a otros por medio de una capa adhesiva que los envuelve (el corion), de la cual sale el funículo (Fig. 16a). El período de duración del desarrollo embrionario a 26°C fue de 20 a 21 días (n= 5); siempre empezando un día antes con la eclosión de unas pocas larvas.

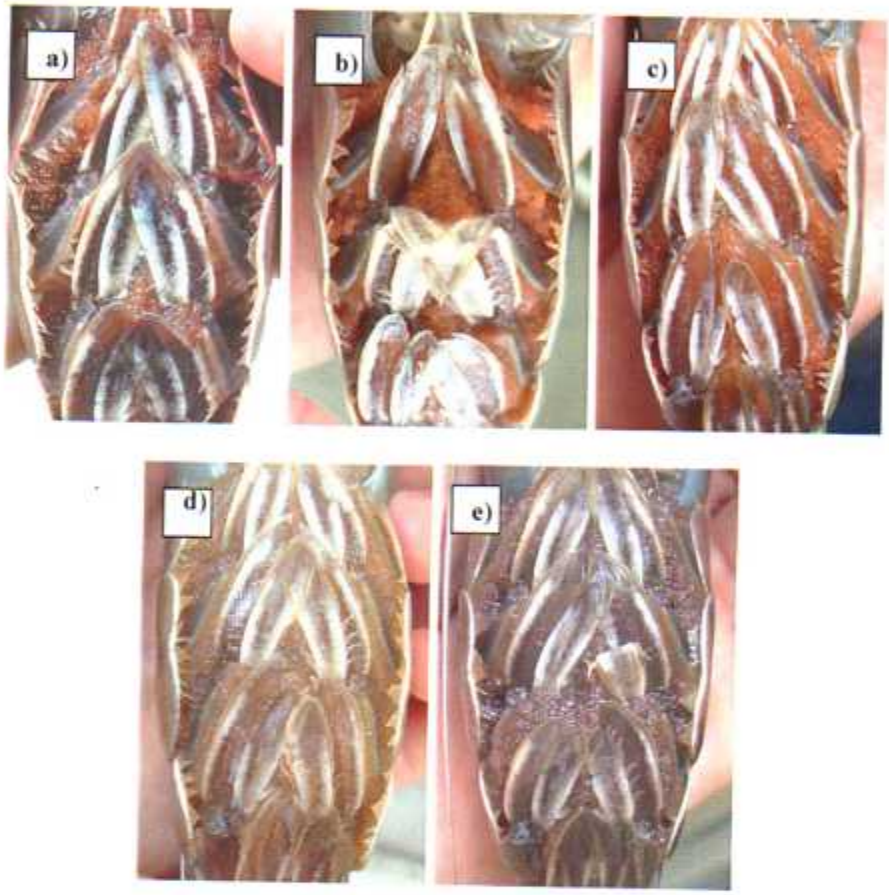

Fig. 15. Cambio en la coloración de la masa de huevos mantenida en el abdomen de una hembra ovigera durante el desarrollo embrionario de *M. carcinus*. Estadio I: **a)** huevos recién desovados (dia uno); **b)** huevos con nueve dias después del desove. Estadio II: **c)** huevos con 12 días después del desove. Estadio III: **d)** huevos con 16 días después del desove; **e)** huevos con 19 días después del desove (un día antes de la eclosión).

ESTADÍO I: La duración fue de nueve a diez días. Al inicio del estadio la masa de huevos presentó una coloración anaranjado oscuro (Fig. 15a). que se fue tornando clara hasta llegar a un color anaranjado claro (casi amarillo) al noveno día (Fig. 15b). Los huevos presentaron una forma levemente ovoide y no mostraron rastro de pigmentación ocular.

Pocas horas después del desove (Fig. 16a) se pudo observar que el huevo estaba dividido en cinco blastómeros y se apreciaban claramente los canales de división. Al pasar las horas y muchas más divisiones de los blastómeros los huevos estaban formados por pequeños gránulos de vitelo distribuidos de forma uniforme (tanto en el polo animal como el polo vegetal) (Fig. 16b). El vitelo granular ocupó un 100% del volumen total del huevo, porcentaje que se mantiene hasta el tercer día.

Al cuarto día de desarrollo los huevos aún mantuvieron el mismo color de los primeros tres días (Fig. 17a) y se empezó a observar un consumo promedio de vitelo que corresponde a un 1.5% del volumen total del huevo (Fig. 17b).

A los siete (Fig. 18a) y nueve días (Fig. 18b) de desarrollo el consumo promedio de vitelo en los huevos fue de un 9.8% (n= 15 huevos de tres hembras ovígeras, DE= ±1.1%) y un 18.9% (n= 25 huevos de cinco hembras ovígeras, DE= ±2.2%) respectivamente.

ESTADÍO II: La duración fue de tres a cuatro días. La masa de huevos mostró una coloración amarillo-pardo intenso (Fig. 15c). Este estadio se caracterizó por el inicio de la mancha ocular alargada y forma del huevo levemente ovoide. Las manchas oculares empezaron a observarse al día 10 (cuando el desarrollo embrionario dura 20 días) (Fig. 19a) y 11 días después del desove (cuando el desarrollo embrionario dura 21 días) (Fig. 19b).

El consumo promedio de vitelo al décimo día fue de 24.8% (n= 19 huevos de cuatro hembras ovígeras, DE= ±4.1%), y al onceavo día fue de 31.5% (n= 11 huevos de tres hembras ovígeras, DE= ±1.7%).

A los 12 días de desarrollo (Fig. 20a y 20b) las manchas oculares fueron bien visibles, pero aún tenían forma alargada. Empezó a observarse levemente el abdomen y apéndices torácicos, al igual que los cromatóforos que se distribuían en el caparazón, telson y los apéndices torácicos. Al doceavo día se había consumido un promedio de vitelo granular de un 39.2% (n= 11 huevos de tres hembras ovígeras, DE= ±2.8%).

ESTADÍO III: La duración fue de siete a ocho días. Esta etapa del desarrollo embrionario empezó al día 14 después del desove. La masa ovígera presentó una coloración parda (Fig. 15d) que se fue tornando a un color café o pardo-oscuro al final del desarrollo o próximo del día de la eclosión de las larvas (Fig. 15e). Los huevos tenían una forma más ovoide.

Al día 14 de desarrollo (Fig. 21) las manchas oculares estaban bien desarrolladas y casi circulares. Se observó la división entre los lóbulos oculares (que serán los ojos de la larva). El abdomen y los apéndices torácicos eran apenas visibles. El consumo promedio de vitelo fue de un 56.6% (n= 4 huevos de una hembra ovígera, DE= ±1.3%).

A los 16 días de desarrollo (Fig. 22) se pudo apreciar que las manchas oculares y los lóbulos oculares estaban bien desarrollados. El telson estaba plegado sobre el ojo en posición frontal anterior. Las antenas, los apéndices torácicos y el abdomen segmentado estaban claramente visibles. Se pudo observar el corazón. A los dieciséis días el consumo promedio de vitelo fue de un 60.4% (n= 10 huevos de dos hembras ovígeras, DE= ±2.4%).

A los 20 días del desarrollo (Fig. 23) el huevo tenía forma ovoide más que los días anteriores, ya que la larva estaba próxima a eclosionar (pocas horas antes de la eclosión), lo que provocó un alargamiento del huevo al irse estirando la larva. La larva estaba completamente desarrollada. El consumo promedio de vitelo fue de 71.5% (n= 9 huevos de dos hembras ovígeras, DE± 3.2).

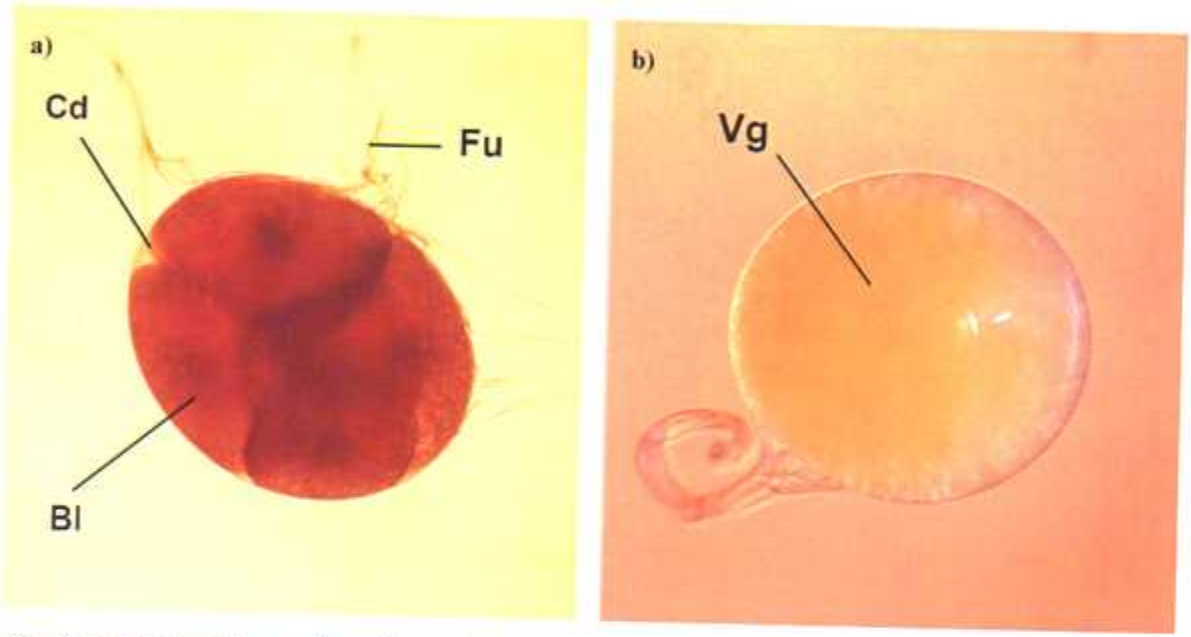

Fig. 16. Estadio I del desarrollo embrionario de *M. carcinus*: **a)** huevo con pocas horas después del desove: se observa el huevo dividido en cinco blastómeros (Bl) y formando los canales de división (Cd) y además se observa el funículo. **b)** huevo con un día después del desove: el vitelo granular (Vg) ocupa todo el volumen del huevo.

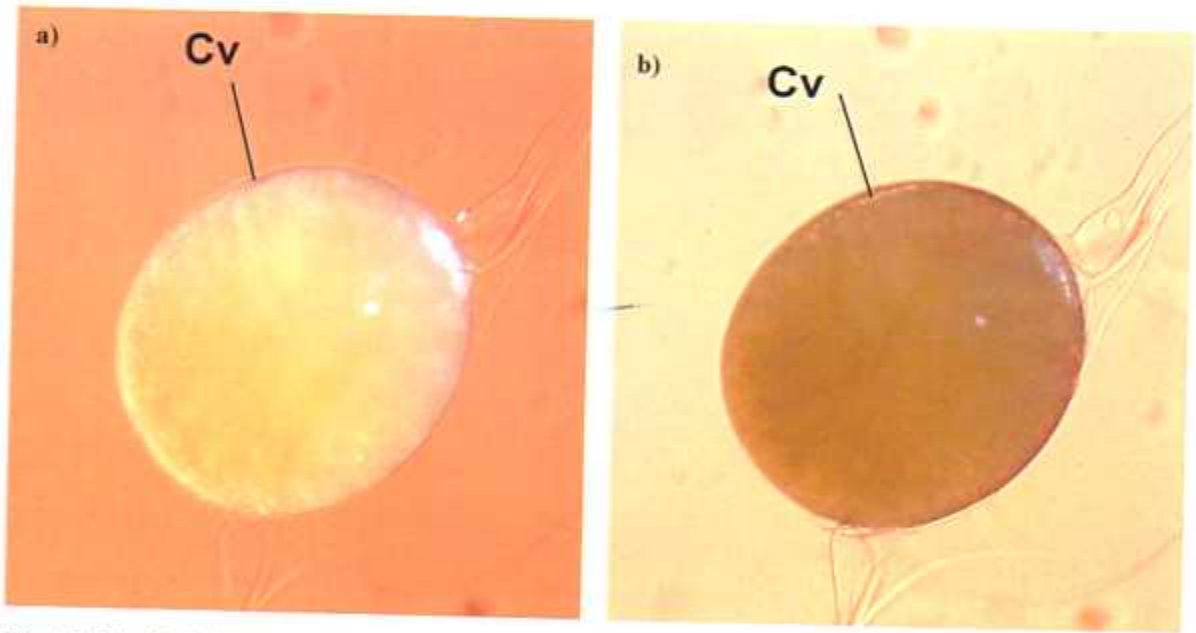

Fig. 17. Estadio I del desarrollo embrionario de *M. carcinus*: huevo con cuatro días después del desove: se observa poco consumo de vitelo (Cv), que corresponde a un 1.5%; **a)** y **b)** son fotografías en las que se varió la intensidad de la fuente de luz del microscopio, en **a)** se observa la coloración; **b)** se puede observar el consumo de vitelo más claramente.

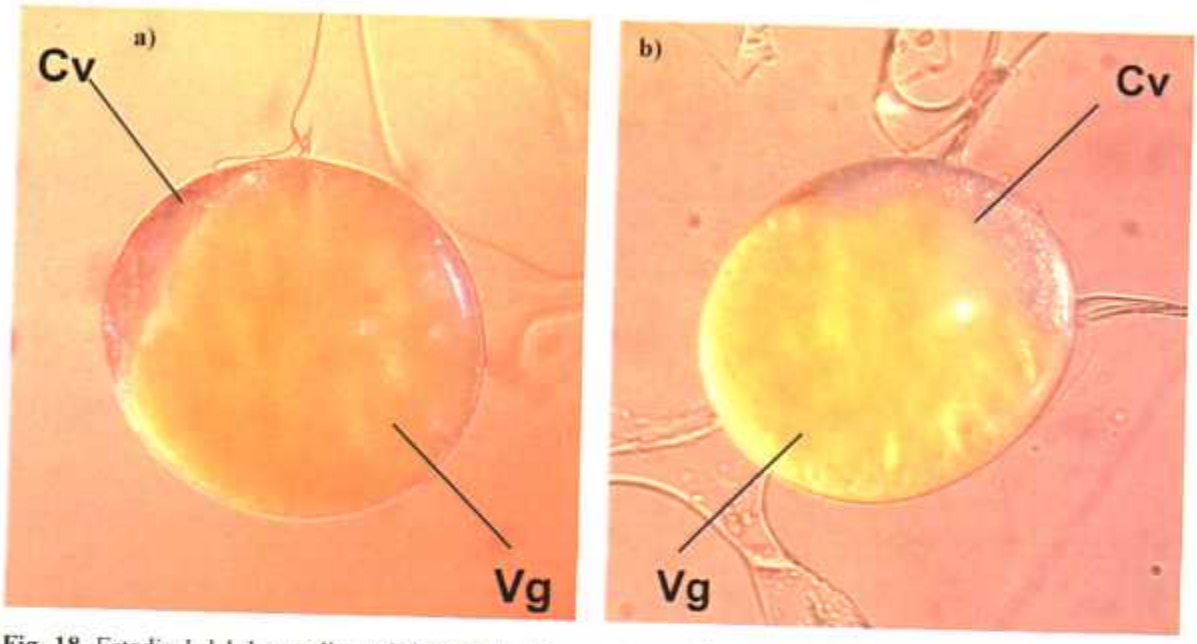

Fig. 18. Estadio I del desarrollo embrionario de *M. carcinus*: **a)** huevo con siete días después del desove; **b)** huevo con nueve días después del desove. Consumo de vitelo corresponde a un 9.8% y 18.9% respectivamente.

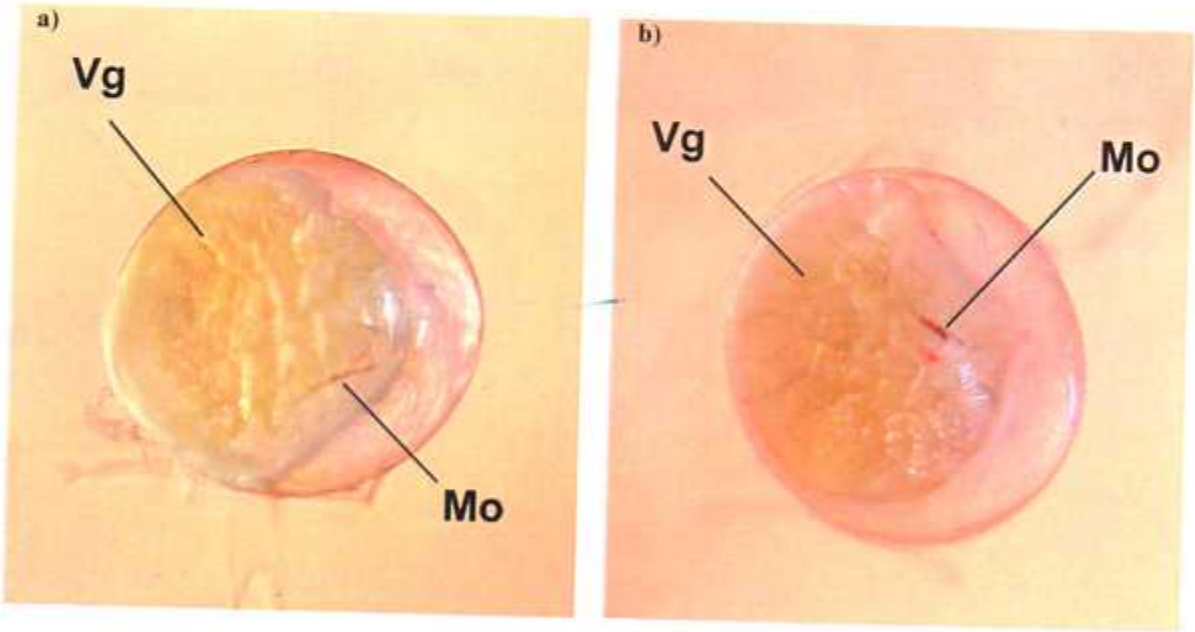

Fig. 19. Estadio II del desarrollo embrionario de *M. carcinus*: huevos con diez **(a)** y 11 **(b)** días después del desove, el vitelo consumido corresponde a un 27.9% y 29.9% respectivamente. En esta etapa del desarrollo se empieza a observar las manchas oculares (Mo).

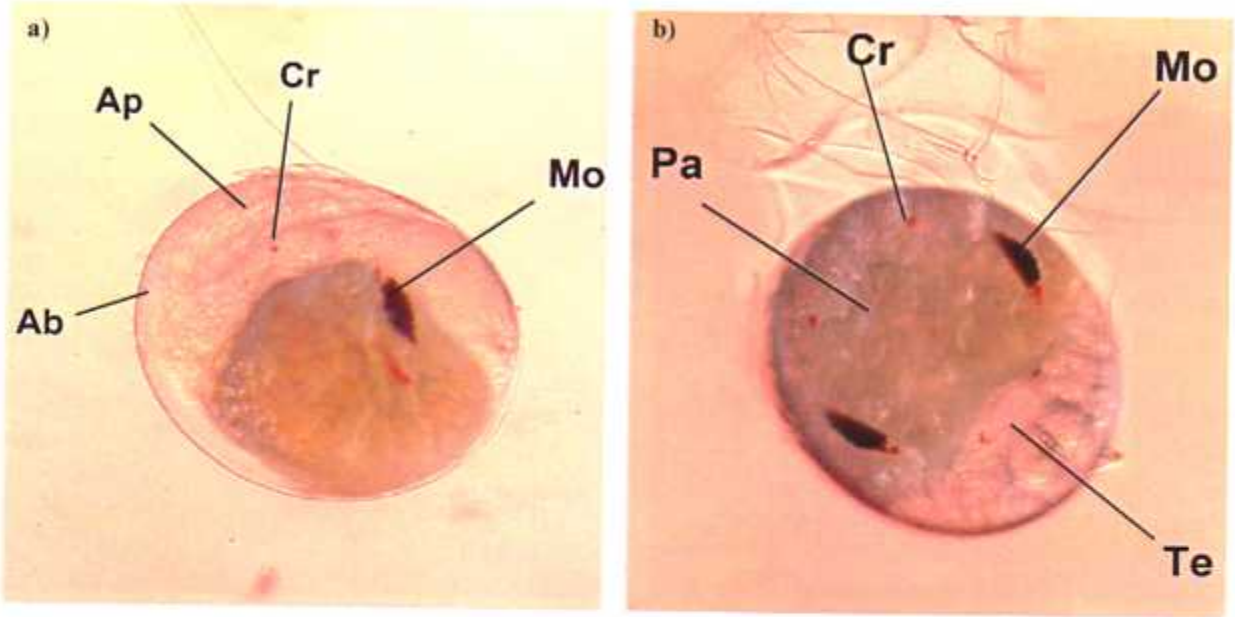

Fig. 20. Estadio II del desarrollo embrionario de *M. carcinus*: huevo con 12 días; **a)** huevo de vista lateral, la mancha ocular está bien visible pero aún no es completamente circular. En este día ya el abdomen (Ab) y apéndices torácicos (Ap) empiezan a ser visibles; **b)** huevo de vista frontal donde se observa la parte anterior (Pa), el telson (Te) y algunos cromatóforos (Cr).

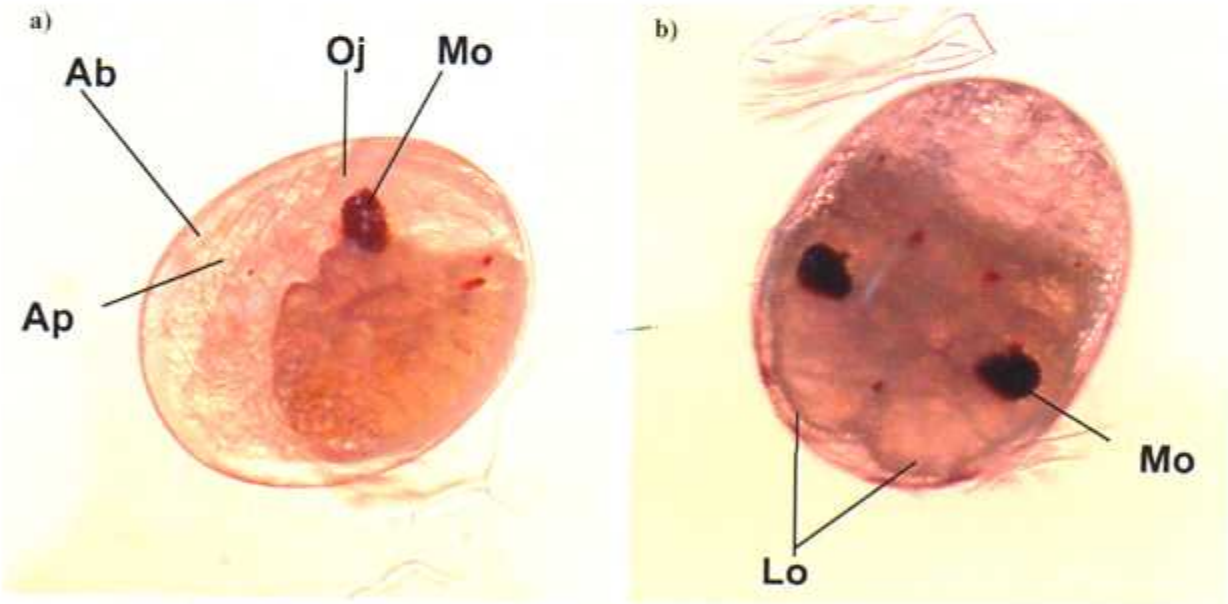

Fig. 21. Estadio III del desarrollo embrionario de *M. carcinus*: huevo con 14 días; **a)** se puede observar la mancha ocular claramente visible y con forma ovalada, además se observa parte del lóbulo ocular que formará el ojo (Oj). Se observa el abdomen y parte de los apéndices. **b)** vista ventral del huevo, se observa los dos lóbulos oculares (Lo) en formación.

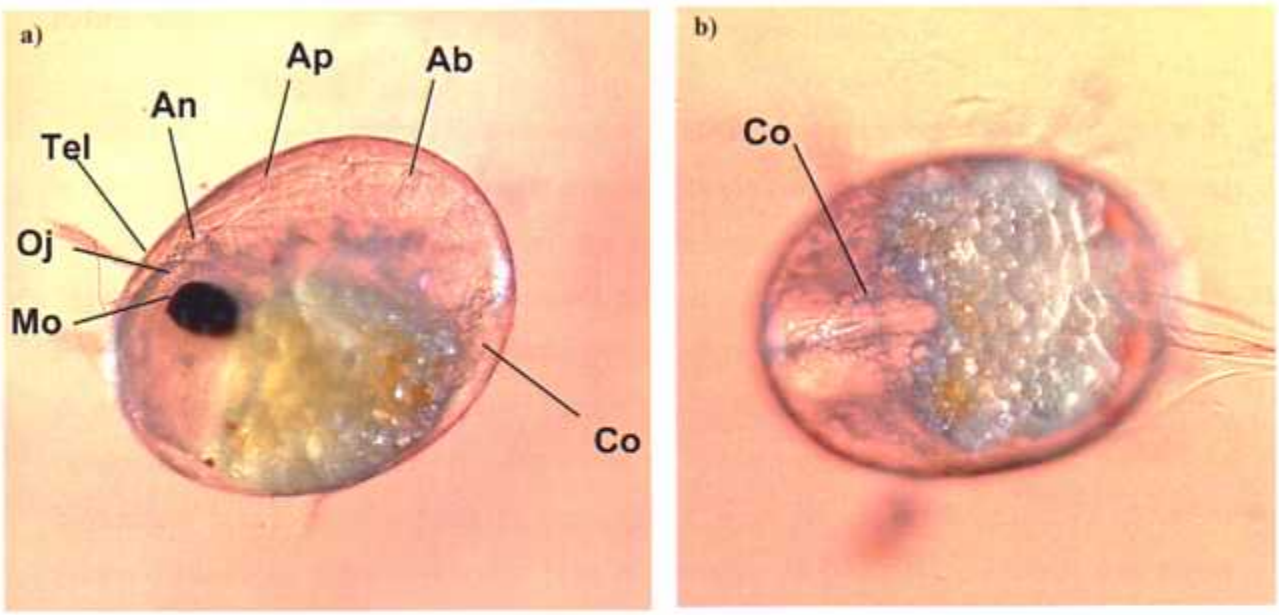

Fig. 22. Estadio III del desarrollo embrionario de *M. carcinus*: huevo con 16 días; en este estadio del desarrollo se puede observar claramente varias partes corporales del embrión, **a)** mancha ocular bien desarrollada, el ojo o lóbulo ocular, telson, antenas (An), apéndices torácicos, segmentos abdominales y corazón (Co). **b)** huevo de vista dorsal donde se puede observar el corazón.

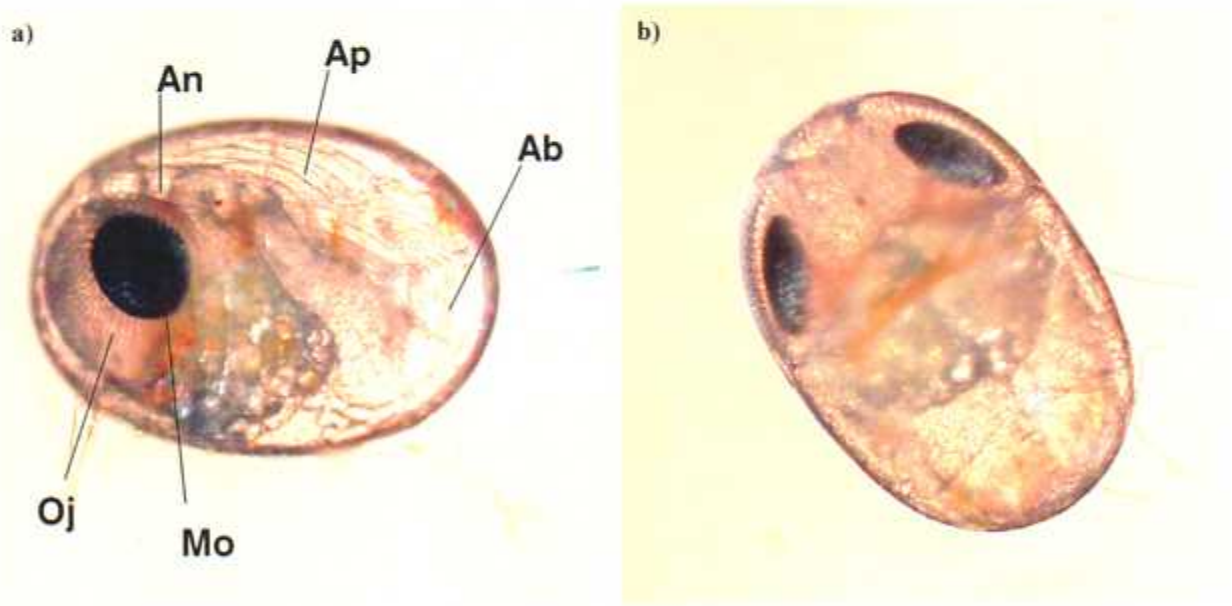

Fig. 23. Estadio III del desarrollo embrionario de *M. carcinus*; huevo con 20 días (a pocas horas de la eclosión de la larva) **a)** vista lateral donde se observan todas las partes del día 16 pero más desarrolladas. **b)** vista ventral del huevo.

Primera zoea

Algunas de las larvas empezaron a eclosionar el día 20 durante la tarde, pero la eclosión de la mayoría se dio durante la noche del día 20, todavía para el día 21 algunos (muy pocos) huevos se mantenían adheridos al abdomen de la hembra. Las larvas de *M. carcinus* (Fig. 24) mostraron vitelo granular aún después de eclosionar (promedio= 9.3%, n= 5 larvas) y en ellas se pudo observar características morfológicas como el rostro bien formado, un par de anténulas y un par de antenas. El cuerpo estaba dividido claramente en dos secciones: cefalotórax y abdomen. En el cefalotórax se pudo observar tres pares de apéndices birramosos con setas: dos pares de pereiópodos y un par de maxilípedos. El abdomen estaba dividido en cinco segmentos (aún no presenta pleópodos) y el telson con forma triangular. Los ojos estaban bien desarrollados pero sin separación de los lóbulos oculares (ojos sésiles).

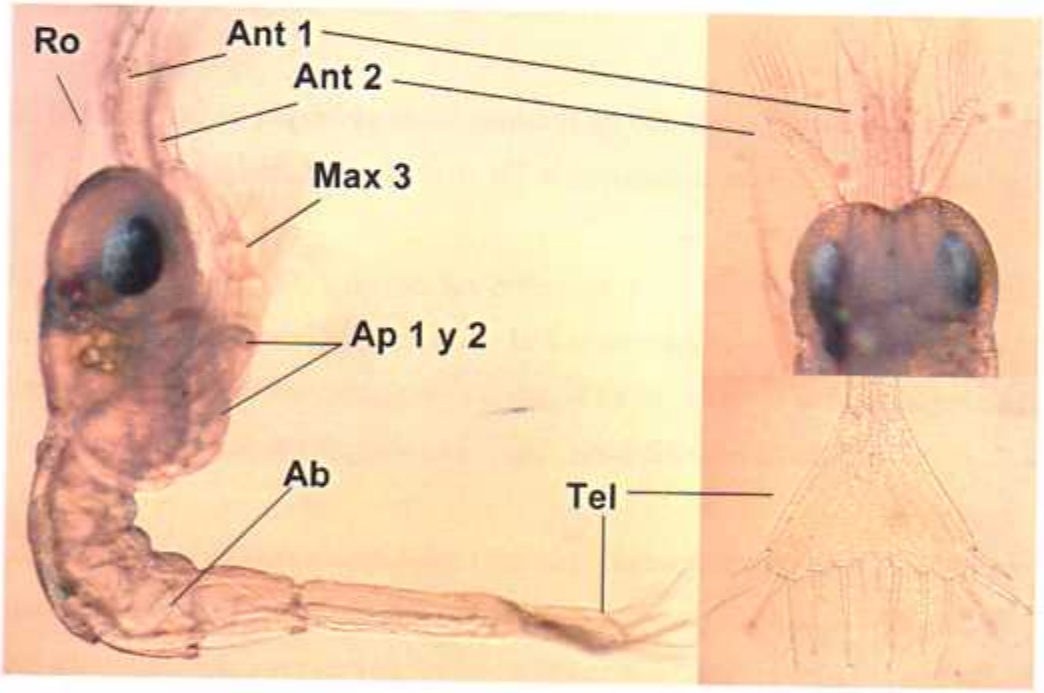

Fig. 24. Primera zoea de *M. carcinus*, con pocas horas después de haber eclosionado, se observa claramente el rostro (Ro), anténulas (Ant 1), antenas (Ant 2), tercer maxilípedo (Max 3), primer y segundo par de pereiópodos (Ap 1 y 2). Cinco segmentos abdominales (Ab) y un segmento último, el telson (Tel).

V DISCUSIÓN

5.1 Variables ambientales

La velocidad de corriente, la temperatura y el tamaño del río son variables físicas relacionadas con la altitud en que se encuentra el río y su pendiente (Bussing 1998). El área de estudio se encuentra a una altitud de 30 m.s.n.m. y a una distancia de 80 km del mar (Hoja Cartográfica 1: 50 000). por lo tanto el río presenta una pendiente baja y poca velocidad de corriente. características que permiten mayor calentamiento en la superficie del agua y una menor concentración de oxígeno disuelto (Kalff 2002). Umaña (1998) menciona altos niveles de oxígeno por ausencia de materia orgánica suspendida en ríos de la Península de Osa. Al observar valores de oxígeno disuelto por debajo del 100% de saturación en el área de estudio sugiere que el río lleva materia orgánica suspendida, característica que se apreció durante las visitas a la zona.

En el Río San Juan el pH del agua fue neutro (Fig. 4c), como sucede para la mayoría de los ríos de Costa Rica, donde los valores de pH se encuentran entre 6.5 y 7.4 (Bussing 1998).

Abril del 2004 y del 2005 fueron los meses de poca precipitación, lo que provocó un aumento en la conductividad debido a la concentración de iones (Fig. 4d). Umaña y Springer (en prensa) mencionan que el aumento en la conductividad del agua en la cuenca del Río Grande de Térraba es provocado por la poca dilución en época seca.

Se sugiere que los sólidos suspendidos (Fig. 4e) y la turbidez del agua (Fig. 4f) presentaron valores bajos en marzo y abril del 2004 y 2005 por escasez de lluvias. Bussing (1998) indica que los valores altos de sólidos suspendidos y la turbidez del agua son indicadores de períodos de abundantes lluvias, debido a la alta erosión que sufren las tierras aledañas al río. Umaña y Springer (en prensa) atribuyen valores altos en estas dos variables en la cuenca del Río Grande de Térraba a los períodos de lluvias y su deterioro.

No se encontró que la población de *M. carcinus* mostrara cambios (proporción entre sexos y hembras ovígeras) de acuerdo con las variables ambientales antes descritas. Dichas variables no mostraron un patrón de estacionalidad bien definido a lo largo del periodo de estudio que permitiera un análisis claro de la dinámica poblacional.

5.2 Características morfométricas y poblacionales

El ancho y alto de la pleura, junto con el ancho del abdomen son características morfológicas de mayor tamaño en las hembras (Fig. 5). Este resultado coincide con las observaciones similares hechas para *M. carcinus* (Mago-Leccia 1995) y para *M. tenellum* (Cabrera 1983). En otros trabajos donde se ha medido sólo una de las características de la pleura, se observó que el ancho de la pleura es mayor en las hembras de *M. rosenbergii* (Nagamine y Knight 1980) y el alto de la pleura es mayor en las hembras de *M. hainanense* (Mantel y Dudgeon 2005). El dimorfismo sexual basado en las características abdominales que se encontró en la población de *M. carcinus* está relacionado con el espacio que requieren las hembras en su abdomen para portar la masa de huevos durante el desarrollo embrionario (Nagamine y Knight 1980, Corey y Reid 1991, Lardies y Wehrtmann 1996, Grandjean *et al.* 1997, Streiss y Hödl 2002, Hernáez y Palma 2003, Mossolin y Bueno 2003, Mantel y Dudgeon 2005).

Estas diferencias morfológicas en la pleura y ancho del abdomen entre sexos permiten identificar entre un macho y una hembra de *M. carcinus*, facilitando el trabajo en el campo o en futuros ensayos para la acuicultura. En las especies de *Macrobrachium* existen diferencias sexuales en el tamaño de las quelas (segundo par de pereiópodos) en los individuos adultos, siendo más grandes en los machos (Holthuis 1952). En casos donde se encuentran individuos muy jóvenes donde las quelas aún no están bien desarrolladas o individuos sin ambas quelas, la diferencia en el tamaño de la quela no se puede utilizar para la diferenciación entre sexos, motivos que sugieren utilizar otras características morfológicas como tamaño de la pleura y ancho del abdomen.

En el presente estudio se encontró una relación positiva entre la longitud total y el peso total para *M. carcinus* (Fig. 6). La relación entre estas dos variables es de tipo alométrica, indicando que el peso de los machos aumenta a una tasa mayor en proporción a la longitud total de las hembras. Este patrón de crecimiento ha sido descrito por otros autores para *M. acanthurus* y *M. olfersi* (Anger y Moreira 1998), *M. nobilii* (Mariappan y Balasundaram 2004) y para otros decápodos como *Austropotamobius torrentium* (Streiss y Hödl 2002).

Esta variación del crecimiento entre los sexos se puede deber al gran tamaño de las quelas que presentan los machos (Holthuis 1952). En otras especies como *M. nobilii* se determinó un crecimiento alométrico en las quelas de los machos y de tipo isométrico en las hembras, indicando que los machos ganan mayor peso que las hembras en proporción a la talla debido a las quelas (Mariappan y Balasundaram 2004).

Lo anterior se explica para *M. carcinus*, a pesar de que no se determinó el mayor tamaño de las quelas en los machos con respecto a las quelas de las hembras en el presente estudio. Mariappan y Balasundaram (2004) mencionan que los machos de *Macrobrachium* tienen las quelas de mayor tamaño para interacciones sociales como defensa del territorio, combate, despliegues, cortejo y protección de la hembra después de la muda pre-copula. Estas interacciones sociales que presentan muchos crustáceos inducen un mayor desarrollo de los pereiópodos y las quelas, estructuras utilizadas para estas tareas (Díaz y Thiel 2003).

Los machos de *M. carcinus* alcanzaron un mayor tamaño y peso que las hembras (Fig. 6). Esto coincide con otros trabajos realizados para *M. carcinus* (Bowles *et al.* 2000) y otras especies de *Macrobrachium*, excepto para *M. lamarrei* (Koshy 1969) donde las hembras alcanzan mayor tamaño que los machos (Cuadro 5).

La razón de que las hembras de *Macrobrachium* alcanzan tallas menores que los machos, se debe a que estas invierten la mayor parte de su energía obtenida en la maduración del ovario y producción de huevos que en el crecimiento (Hartnoll 1982, Mossolin y Bueno 2002, 2003, Fransozo *et al.* 2004).

Durante el periodo de estudio no se encontró juveniles de *M. carcinus*. Raíces sumergidas y la presencia del lirio acuático (*Eichhornia* sp. Pontederiaceae) son usados como hábitat por los juveniles de *Macrobrachium*, que utilizan como refugio y para la obtención de alimento (Montesinos *et al.* 1977, Álvarez *et al.* 1996, Montoya 2003). En el área de estudio se encontró este tipo de hábitat, sin embargo solamente se recolectaron individuos de *M. acanthurus* y *M. olfersi*. La ausencia de juveniles de *M. carcinus* en el área es asumida como una indicación de que éstos se encuentran más cerca de las zonas estuarinas; como una especie que requiere de ambientes estuarinos para completar su desarrollo larval (Choudhury 1971c, Moreira *et al.* 1982, Bowles *et al.* 2000, Chung 2001). En futuros estudios para determinar la migración de juveniles se debe hacer la distribución de frecuencias de tallas encontradas en diferentes puntos de muestreo a lo largo del Río San Juan desde la desembocadura hasta varios kilómetros río arriba.

Cuadro 5. Tallas para machos y hembras de especies de *Macrobrachium*.

Especie	n ♀	Talla promedio (ámbito) (mm) ♀	n ♂	Talla promedio (ámbito) (mm) ♂	Referencia
M. acanthurus	89	LT (10.7-53.5)	66	LT (10.5-89.5)	Anger y Moreira (1998)
M. americanum	174	LT 40.9 (20.0-80.7)	116	LT 62.3 (21.5-115.0)	Álvarez *et al.* (1996)
M. carcinus	466	LT 163.4 (100.5-215.3)	326	LT 177.4 (100.8-235.0)	**presente estudio**
M. carcinus	-	LT (máx.= 170.0)	-	LT (máx.= 300.0)	Bowles *et al.* (2000)
M. dayanum	50	LC 13.5 (4.5-23.9)	50	LC 16.6 (8.1-25.3)	Koshy (1973)
M. hainanense	-	LT (máx.= 53.7)	-	LT (máx.= 75.6)	Mantel y Dudgeon (2005)
M. iheringi	704	LT (19.6-63.5)	494	LT (19.5-72.0)	Fransozo *et al.* (2004)
*M. lamarrei**	168	LC 20.6 (6.9-40.5)	125	LC 14.6 (10.1-19.1)	Koshy (1969)
M. nobilii	66	LT (30.0-71.0)	72	LT (46.0-77.0)	Mariappan y Balasundaram (2004)
M. ohione	2013	LT 56.5 (15.0-93.0)	633	LT 42.1 (20.5-71.0)	Truesdale y Mermilliod (1979)
M. olfersi	77	LT (8.0-50.5)	42	LT (15.2-53.8)	Anger y Moreira (1998)
M. olfersi	1513	LCsR (4.3-16.2)	352	LCsR (4.3-25.7)	Mossolin y Bueno (2003)

*hembras alcanzan mayor tamaño que los machos

Las hembras de *M. carcinus* fueron estadisticamente más abundantes que los machos en la mayoría de los meses, excepto para enero del 2005 (Cuadro1). Este resultado está en acuerdo con observaciones similares para esta misma especie en Venezuela (Mago-Leccia 1995) y en México (Mejía-Ortíz *et al.* 2001). Para otras especies de *Macrobrachium* se ha observado que las hembras son predominantes, por ejemplo proporciones promedio (macho: hembra) de 1.3: 1 para *M. rosenbergii* en estanques de cultivo en Costa Rica (Martínez 1983), 1.5: 1 para *M. americanum* (Álvarez *et al.* 1996). 1.4: 1 para *M. iheringi* (Fransozo *et al.* 2004) y 4.3: 1 para *M. olfersi* (Mossolin y Bueno 2002).

La mayor proporción de hembras que se capturó en el área de estudio se explica por el hecho de que los machos son más territoriales (Holthuis 1952), de ahí que sean las hembras las que tienen mayor probabilidad de caer dentro de las trampas al tener mayor movilidad. El que las hembras de *M. carcinus* sean más abundantes que los machos permite que la población tenga alta tasa de reclutamiento (Mago-Leccia 1995), característica que favorece la captura de subsistencia de esta especie por comunidades aledañas al Rio San Juan.

5.3 Aspectos reproductivos

Se encontraron hembras ovígeras de *M. carcinus* en todos los meses de muestreo, observándose la mayor frecuencia en los meses de junio y julio del 2004 y febrero del 2005 (Fig. 10). Estos resultados difieren con lo mencionado por otros autores, refiriéndose a los meses entre octubre y marzo (Pereira y de Pereira 1982) y entre setiembre y octubre (Mago-Leccia 1995) como los períodos reproductivos de *M. carcinus* en Venezuela y entre mayo y octubre en Barbados (Lewis *et al.* 1966). Estas variaciones en los períodos de reproducción de *M. carcinus* posiblemente se deben a las diferencias geográficas, condiciones ambientales, períodos de lluvia y disponibilidad de alimento.

M. carcinus se reproduce durante todo el año con periodos altos y bajos de desove (Fig. 10). Estos resultados han sido informados para esta especie (Gillet 1984, Graziani *et al.* 1993) y otras como *M. acanthurus* (Mejia-Ortiz *et al.* 2001), *M. olfersi* (Mossolin y Bueno 2002) y *M. lanchesteri* (Phone *et al.* 2005). Dudgeon (1985), Mossolin y Bueno (2002), Fransozo *et al.* (2004) y Kim y Hong (2004) mencionan que en los trópicos los camarones carideos se reproducen durante todo el año.

Un aspecto importante es la presencia de hembras ovígeras en el estadío III del desarrollo embrionario en el área de estudio, que se encuentra aproximadamente a 80 km de las zonas estuarinas. Esto indica que la eclosión de las larvas se da en situ y la corriente del río las transporta hasta el mar donde completan su desarrollo. En el mes de octubre del 2004 se calculó la velocidad de corriente del río, indicando que el transporte de las larvas de *M. carcinus* dura alrededor de un día y medio en llegar a la desembocadura.

Lo anterior ha sido informados por Anger y Moreira (1998) y Fièvet *et al.* (2001) donde mencionan que las hembras de *Macrobrachium* utilizan la estrategia de "transporte de las larvas por las corrientes del río". Siendo esto contrario a lo mencionado por la literatura tradicional, donde se habla de que las hembras ovígeras bajan cerca de las zonas estuarinas para que se dé la eclosión de las larvas (Holthuis 1952). Los resultados del presente estudio sugieren que las hembras de *M. carcinus* utilizan la estrategia del transporte de larvas por las corrientes del río. Dicho transporte es posible debido a que las larvas pueden sobrevivir en agua dulce por alrededor de siete días (Choudhury 1971b). Esto propone para futuros estudios con esta y otras especies del género *Macrobrachium* que se realicen muestreos con redes de plancton en áreas alejadas de zonas estuarinas para documentar el transporte de larvas por la corriente del río hasta la desembocadura.

En el presente estudio se encontró para *M. carcinus* una relación lineal positiva entre el número de huevos portados y la longitud del cefalotórax, específicamente para los estadios I y II (Fig.11). Esta relación lineal positiva se ha descrito para *M. heterochirus* (Ching y Velez 1985) y *M. acanthurus* (Cotroni *et al.* 1989). Otros autores informan la relación entre la fecundidad y la longitud de cefalotórax explicado por un modelo exponencial, como en el caso de *M. carcinus*, *M. acanthurus* y *M. heterochirus* (Mejía-Ortíz *et al.* 2001).

También ha sido reportada esta relación lineal en decápodos marinos; en camarones como *Betaeus emarginatus* (Alpheidae) (Lardies y Wehrtmann 1997), *Austropandalus grayi* (Pandalidae) (Wehrtmann y Lardies 1999) y *Campylonoyus vagans* (Campylonotidae) (Thatje *et al.* 2004). En cangrejos como *Ovalipes catharus* (Portunidae) (Haddon 1994), *Petrolisthes granulosus* (Porcellanidae) (López *et al.* 1997), cinco especies de porcelánidos (Hernáez y Palma 2003), *Munida subrugosa* (Galatheidae) (Tapella *et al.* 2002), *Cancer setosus* (Cancridae) (Brante *et al.* 2003) y otros cáncridos (Hines 1991).

En decápodos la fecundidad está estrechamente ligada a la talla. Por esta razón hembras más grandes portan mayor número de huevos debido al espacio físico disponible para la deposición de los huevos (Hines 1982, 1991, 1992, Ching y Velez 1985, Corey y Reid 1991, Graziani *et al.* 1993, Lardies y Wehrtmann 1997, Wehrtmann y Lardies 1999, Oh *et al.* 2002, Nazari *et al.* 2003). Los resultados del presente estudio corroboran esta tendencia.

Al comparar los resultados de fecundidad de *M. carcinus* con otros trabajos para esta especie y otros miembros del género *Macrobrachium* se encontró que las hembras de *M. carcinus* portan en promedio el número más alto de huevos (Cuadro 6). Las diferencias intra y interespecíficas en la fecundidad del género *Macrobrachium* está influenciada por diferencias entre las tallas de las hembras (Ching y Velez 1985, Graziani *et al.* 1993, Da Silva *et al.* 2004), la temperatura, cantidad y calidad del alimento, que pueden variar según la distribución geográfica latitudinal y distancia del mar (Odinetz-Collart y Rabelo 1996, Mejía-Ortíz *et al.* 2001, Brante *et al.* 2003, Fransozo *et al.* 2004).

Cuadro 6. Comparación de las tallas y fecundidades de especies de *Macrobrachium*.

Especie	Promedio (ámbito) de LT (mm) de hembras ovígeras	Promedio (ámbito) de LC (mm) de hembras ovígeras	Promedio (ámbito) de fecundidad (F)	Promedio (ámbito) peso húmedo (g)	Promedio (ámbito) Nº huevos por gramo de peso húmedo	Referencia
M. carcinus	161.2 (120.0-190.0)	70.3 (52.9-82.5)	98749 (14420-242437)	76.0 (26-125)	1240 (319-2035)	**presente estudio**
	LT máx. 220.0	-	F máx. 210000	-	-	Lobao *et al.* (1985)
	122.0	-	54000	58.7	-	Graziani *et al.* (1993)
	90.9 (46.4-127.7)	-	7892 (502-23852)	-	-	Mejia-Ortiz *et al.* (2001)
	-	-	36590	56.3 (13.8-87.6)	708	Graziani *et al.* (2003)
	(64.0-106.0)	-	(16100-50300)	-	-	Anger y Moreira (1998)
Otras especies						
M. amazonicum	-	(7.0-18.0)	(150-2165)	-	-	Odinetz-Collart (1991)
M. amazonicum	(50.0-100.0)	-	(696-2193)	-	-	Da Silva *et al.* (2004)
M. acanthurus	(60.0-135.0)	-	8929 (740-17769)	-	-	Cotroni *et al.* (1989)
M. acanthurus	(10.7-53.5)	-	(440-3042)	-	-	Anger y Moreira (1998)
M. acanthurus	71.1 (42.0-110.4)	-	1886 (113-5568)	-	-	Mejia-Ortiz *et al.* (2001)
M. hainanense	-	(16.5-25.2)	39.1 (20-75)	-	-	Mantel y Dudgeon (2005)
M. heterochirus	(18.0-61.0)	(4.0-20.0)	1788 (162-5031)	-	-	Ching y Velez (1985)
M. heterochirus	71.8 (51.7-153.1)	-	3659 (293-28512)	-	-	Mejia-Ortiz *et al.* (2001)
M. ohione	(54.0-80.0)	-	(6293-24800)	-	-	Truesdale *et al.* (1979)
M. ohione	-	16.3 (11.9-18.2)	11050 (3577-14353)	-	-	Corey y Reid (1991)
M. olfersi	-	11.1 (9.4-12.2)	3099 (1966-4683)	-	-	Corey y Reid (1991)
M. olfersi	(8.0-50.5)	-	(170-8960)	-	-	Anger y Moreira (1998)
M. olfersi	40.0	-	1227	-	-	Mossolin y Bueno (2002)
M. olfersi	46.8 (33.2-64.0)	-	1917 (1029-6320)	-	-	Nazari *et al.* (2003)
M. potiuna	34.9 (27.3-48.6)	-	35 (19-65)	-	-	Nazari *et al.* (2003)
M. lanchesteri	-	<60	(58-580)	-	-	Phone *et al.* (2005)
M. rosenbergii	-	-	25083	54.3 (26.2-80.5)	462	Graziani *et al.* (2003)

Las hembras de *M. carcinus* pierden en promedio un 30.0% de sus huevos durante el desarrollo embrionario. Dicho valor está dentro del rango de pérdida informado para *M. carcinus* y otras especies de *Macrobrachium* (Cuadro 7).

Está documentado que la pérdida de huevos durante el desarrollo embrionario en decápodos se atribuye a varios factores como parásitos, estrés, pérdida natural (aborto, huevos no fecundados, contacto con el sustrato y batimiento de los pleópodos para oxigenación) y al aumento del volumen del huevo durante la incubación (Herring 1974, Anger y Moreira 1998, Oh y Hartnoll 1999, Oh *et al.* 2002, Brante *et al.* 2003, Nazari *et al.* 2003, Kim y Hong 2004, Phone *et al.* 2005). La pérdida de huevos deja espacios disponibles que se contrarrestan por un aumento en el volumen del huevo (Wehrtmann y Lardies 1999).

Cuadro 7. Porcentajes de pérdida de huevos durante el periodo de incubación para especies de *Macrobrachium*.

Especie	Porcentaje de pérdida de huevos (%)	Referencia
M. acanthurus	23.0	Anger y Moreira (1998)
M. carcinus	30.0	**presente estudio**
M. carcinus	64.0	Dugan *et al.* (1975)
M. olfersi	25.2	Nazari *et al.* (2003)
M. potiuna	24.6	Nazari *et al.* (2003)
M. lanchesteri	5.0-20.0	Phone *et al.* (2005)

Los huevos de *M. carcinus* aumentan en un 26.1% del estadio I al estadio III (Cuadro 3). El promedio del tamaño del huevo (volumen y diámetro mayor) que se encontró en el presente estudio se encuentra dentro del ámbito de otras especies de *Macrobrachium* (Cuadro 8).

El aumento del volumen se debe a un incremento en el contenido de agua del huevo durante el desarrollo embrionario (López *et al.* 1997, Müller *et al.* 2004), que según Lardies y Wehrtmann (1997) es el principal constituyente químico del huevo. Este aumento de volumen permite el crecimiento del embrión (Hernáez y Palma 2003) el cual está controlado por el grosor y resistencia de la membrana del huevo (Lardies y Wehrtmann 1996).

En decápodos el tamaño del huevo está bajo el control genético de cada especie y asociado al grado de adaptación al medio dulceacuícola (Odinetz-Collart y Rabelo 1996) y tipo de desarrollo larval (Herring 1974). Para *M. carcinus* se observa que el ámbito de volumen y diámetro mayor encontrado se mantiene entre los valores descritos para otras especies que requieren de ambientes estuarinos para completar el ciclo reproductivo, y están muy por debajo de los valores informados para *M. potiuna* (Nazari *et al.* 2003) y *M. hainanense* (Mantel y Dudgeon 2005) (Cuadro 8), que son especies completamente adaptadas a ambientes dulceacuícolas que presentan desarrollo de tipo abreviado.

En el presente trabajo se encontró un aumento en el contenido de agua del huevo, de un 66.3% a un 76.8% (Cuadro 4). Se debe destacar que en la literatura no se informan datos sobre el aumento en el contenido de agua de los huevos para el género *Macrobrachium* con los que se puedan comparar los resultados obtenidos. En otros decápodos se informan valores similares como en el camarón pistolero *Betaeus emarginatus*, que mostró un aumento en el contenido de agua de un 67.5 y 81.5% (Lardies y Wehrtmann 1997) y en el camarón pandálido *Austropandalus grayi*, que incrementó de un 62.0 a un 70.0% (Wehrtmann y Lardies 1999). También se ha informado el aumento del contenido de agua de los huevos en especies de cangrejos porcelánidos (Hernáez y Palma 2003).

Cuadro 8. Comparación de las tallas y tamaños de los huevos (volumen o diámetromayor) de especies de *Macrobrachium*.

Especie	Promedio (ámbito) de LT (mm) de hembras ovígeras	Promedio (ámbito) de LC (mm) de hembras ovígeras	Promedio volumen huevo (mm^3)	Promedio aumento volumen (%)	Promedio (ámbito) del diámetro mayor del huevo (mm)	Referencia
M. carcinus	161.2 (120.0-190.0)	70.3 (52.9-82.5)	Est. I= 0.065/ Est. III= 0.088	26.1	0.565 (0.485-0.684)	**presente estudio**
	122.0	-	-	-	Est. III= 0.660	Graziani *et al.* (1993)
	90.9 (46.4-127.7)	-	-	-	(0.497-0.570)	Mejía-Ortiz *et al.* (2001)
Otras especies						
M. amazonicum	-	(7.0-18.0)	Est. I= 0.121/ Est. III= 0.327	33.4	-	Odinetz-Collart y Rabelo (1996)
M. acanthurus	(10.7-53.5)	-	-	-	0.730	Anger y Moreira (1998)
M. acanthurus	71.1 (42.0-110.4)	-	-	-	0.632 (0.460-0.834)	Mejía-Ortiz *et al.* (2001)
M. hainanense	-	(16.5-25.2)	Est. I= 2.310/ Est. III= 2.680	-	Est.I= 2.030/ Est. III= 2.110	Mantel y Dudgeon (2005)
M. heterochirus	71.8 (51.7-153.1)	-	-	-	0.601 (0.450-0.730)	Mejía-Ortiz *et al.* (2001)
M. ohione	(54.0-80.0)	-	-	-	(0.520-0.650)	Truesdale *et al.* (1979)
M. ohione	-	16.3 (11.9-18.2)	0.080	-	-	Corey y Reid (1991)
M. olfersi	-	11.1 (9.4-12.2)	0.076	-	-	Corey y Reid (1991)
M. olfersi	(8.0-50.5)	-	-	-	0.630	Anger y Moreira (1998)
M. olfersi	40.0	-	-	30.7	Est.I= 0.449/ Est. III= 0.648	Mossolin y Bueno (2002)
M. olfersi	46.8 (33.2-64.0)	-	(0.035-0.056)	60.0		Nazari *et al.* (2003)
M. potiuna	34.9 (27.3-48.6)	-	(1.789-2.290)	28.0		Nazari *et al.* (2003)
M. lanchesteri	-	(6.3-12.5)	-	-	(0.800-1.000)	Phone *et al.* (2005)

Cuadro 9. Comparación del esfuerzo reproductivo (ER) de palaemónidos.

Especie	Promedio (ámbito) del ER (%)	Referencia
M. acanthurus	19.0 (14.0-30.0)	Anger y Moreira (1998)
M. carcinus	12.0 (4.0-21.0)	**presente estudio**
M. hainanense	10.0 (4.0-17.0)	Mantel y Dudgeon (2005)
M. olfersi	22.0 (7.0-38.0)	Anger y Moreira (1998)
Exopalaemon modestus	17.0	Oh *et al.* (2002)
Palaemon northopi	14.0 (9.0-19.0)	Anger y Moreira (1998)
P. pandaliformis	19.0 (13.0-24.0)	Anger y Moreira (1998)

Las hembras de *M. carcinus* invierten entre un 4.0 y 21.0% de su peso (en seco) en reproducción (Fig. 13), valores que se encuentran dentro del ámbito reportado para algunos palaemónidos (Cuadro 9). No se encontró relación entre el tamaño de la hembra y el esfuerzo reproductivo en el presente trabajo al igual que en *M. hainanense* (Mantel y Dudgeon 2005) y en otros decápodos pandálidos (Wehrtmann y Andrade 1998, Wehrtmann y Lardies 1999). Eso indica que las hembras de *M. carcinus* al igual que en otros decápodos invierten la misma proporción de energía en reproducción independientemente de su tamaño.

Desarrollo embrionario

El período de incubación para *M. carcinus* a 26 ±1°C fue de 20 a 21 días, muy cercano a los 19 días encontrado para ésta especie (Graziani *et al.* 1993) y *M. rosenbergii* (Pinheiro y Hebling 1998) a la misma temperatura. En *M. olfersi* el tiempo de incubación es de apenas 14 días promedio a 25 ±1°C (Müller *et al.* 2003, 2004). Para *M. argentinus* se ha informado un tiempo de incubación de 12-13 días a temperaturas de 26 ±1°C (Müller *et al.* 2004). El tiempo que dura el desarrollo embrionario es característico de cada especie y suele estar afectado por factores ambientales como la temperatura. La temperatura del Río San Juan se mantuvo entre 24.1 y 29.5°C (27.2°C en promedio), lo que indica que en su ambiente natural *M. carcinus* tiene un período de incubación muy cercano al encontrado en el laboratorio.

Los patrones en el cambio de coloración en la masa ovígera de *M. carcinus* (Fig. 15) coincide con lo descrito por Lewis *et al.* (1966), Dugan *et al.* (1975) y Graziani *et al.* (1993). Este es un aspecto importante cuando se quiere trabajar con éstas especies en cultivos, ya que la coloración de la masa ovígera indica a simple vista la madurez de los huevos. Esto permite seleccionar hembras próximas al desove y evita estresarlas por mucho tiempo en laboratorios donde tienden a perder parte de la masa de huevos.

De acuerdo a la literatura *M. carcinus* al igual que en las demás especies del género presentan huevos centrolecitos (Holthuis 1952, Müller 1984, Müller *et al.* 2003), característica que presenta la mayoría de crustáceos (Anderson 1982, Ruppert y Barnes 1996). Este tipo de huevo se caracteriza por la gran cantidad de vitelo que permite un desarrollo embrionario de mayor duración, pasando por el estado de nauplio y metanauplio hasta eclosionar como larva zoea (Anderson 1982, Bressan y Müller 1997, 1999), llamados también huevos nauplios (Müller *et al.* 2004).

Los huevos de *M. carcinus* presentan división o clivage parcial ya que se observa claramente los canales de división (Fig. 16a), presentando un patrón de división de tipo holoblástico al igual que los demás camarones palaemónidos (Müller *et al.* 2004). El patrón de desarrollo embrionario basado en las características morfológicas visibles externamente que se observó en *M. carcinus* en el presente estudio (de Fig. 16 a Fig. 23) es similar al descrito para *M. olfersi*, *M. potiuna*, *P. pandaliformis* y *P. argentinus* (ver Müller *et al.* 2004), solamente que dichos autores utilizaron ocho estadios de desarrollo.

La aparición de manchas oculares durante la incubación de *M. carcinus* se observó al décimo día (Fig. 19), tiempo que equivale a la mitad del desarrollo embrionario. Lo mismo se ha informado para *M. carcinus* (Graziani *et al.* 1993), *M. olfersi* (Müller *et al.* 2003) y *B. emarginatus* (López 1996). Esto indica que la aparición de pigmentos oculares en camarones aparece a la mitad del desarrollo embrionario independientemente del tiempo de duración de este.

Durante el desarrollo embrionario de *M. carcinus* el huevo cambia de forma casi circular (Fig. 16) hasta una forma muy ovalada (Fig. 23) a la vez que se da un aumento promedio en el volumen del huevo (Fig. 14). Estos patrones coinciden con lo encontrado por otros autores para *M. olfersi*, *M. potiuna*, *P. pandaliformis* y *P. argentinus* (Müller *et al.* 2004). Para *M. olfersi* se ha informado un aumento en el volumen del huevo de un 68% durante el desarrollo embrionario (Müller *et al.* 2003).

El patrón del consumo de vitelo durante el desarrollo embrionario de *M. carcinus* fue el mismo que mencionan Lardies y Wehrtmann (1997) para *B. emarginatus*, donde indican que el componente orgánico del huevo decrece durante la incubación del huevo al igual que en otros decápodos. La utilización del vitelo por el embrión es atribuido a la transformación en estructuras embrionarias y metabolismo larval (Herring 1974, López *et al.* 1997). El consumo de vitelo observado en *M. carcinus* muestra que hay una absorción de un 71.5% a finales del desarrollo embrionario. Esto difiere de *B. emarginatus*, una especie completamente marina donde se da un consumo del 100% hasta la eclosión de la larva (López 1996).

Esta diferencia se puede explicar por el hecho de que hay en los ambientes marinos disponible una gran cantidad de alimento (tipo plancton) (Lalli y Parsons 1997, Anger y Moreira 1998) que pueden consumir las larvas recién eclosionadas. Al contrario, en los ríos la escasez de alimento (tipo plancton) (Kallf 2002) traería menor sobrevivencia de las larvas, de ahí que aún después de la eclosión las larvas de *M. carcinus* mantienen parte del vitelo, adaptación que les garantiza reservas durante el tiempo que tardan en llegar a las zonas estuarinas donde encontrarían abundante alimento. Lo anterior apoyaría la teoría de que las hembras de *M. carcinus* utilizan la estrategia de desovar río arriba sin tener que movilizarse hasta zonas estuarinas.

De acuerdo al cuadro 8 (datos de campo), los huevos de *M. carcinus* presentan una diferencia en el volumen en el estadío I y entre el estadío III de un 26.1%, en tanto que la figura 14 (datos de desarrollo embrionario en acuarios) muestra un aumento promedio de un 84.6%. Estas diferencias encontradas en ambos resultados se deben a que en el campo no encontramos hembras con huevos próximos a eclosionar, que es cuando los huevos tienen su máximo tamaño debido a que el huevo sufre un aumento considerable de volumen próximo al momento de la eclosión (Lardies y Wehrtmann 1997).

Primera zoea

La eclosión de las larvas de *M. carcinus* se da durante la noche, lo mismo menciona Graziani *et al.* (1993) para esta especie. Las larvas recién eclosionadas de *M. carcinus* presentan parte del vitelo (9.3%), patrón documentado en la literatura (Choudhury 1971a). Sin embargo existe una diferencia de un 19.2% entre la cantidad de vitelo encontrado en el huevo al final del desarrollo embrionario (28.5%) y la cantidad de vitelo de la larva recién eclosionada, lo que sugiere que el proceso de eclosión de la larva requiere gran cantidad de energía la cual proviene del vitelo.

El patrón morfológico de la primera zoea de *M. carcinus* coincide con las descripciones de Lewis y Ward (1965) y Choudhury (1971a) para la primera zoea de esta especie, lo mismo para *M. acanthurus* (Choudhury 1970, Dobkin 1971) y *M. amazonicum* (Magalhães y Walker 1988). Posiblemente con mayor determinación se encuentren diferencias que permitan describir las especies a nivel larval.

De acuerdo a la clasificación de Jalihal *et al.* (1993) basada en patrones evolutivos de desarrollo para palaemónidos, la primera zoea de *M. carcinus* es de tipo I (desarrollo tipo prolongado o normal) del grupo I-A, el que se caracteriza porque las larvas tienen más de diez estadios de desarrollo larval (según Choudhury (1971a). *M. carcinus* tiene 12 estadios larvales de desarrollo, primera zoea con ojos sésiles, presenta solo dos pares de pereiópodos birramosos, pleópodos ausentes, telson triangular y junto con características como el que las hembras tienen huevos con diámetros entre 0.40 y 0.95 mm, una alta fecundidad y los adultos alcanzan tallas de hasta 320 mm, características que presentó *M. carcinus* en el presente estudio, son patrones que nos indican que esta especie aun no se ha adaptado completamente al ambiente dulceacuícola y depende en algún grado del ambiente marino para completar su ciclo de vida.

VI CONCLUSION GENERAL

Las características poblacionales y reproductivas encontradas en el área de estudio como la alta frecuencia de individuos con tallas grandes, mayor proporción de hembras y la presencia de hembras ovígeras durante todo el año y alta fecundidad nos indican que *M. carcinus* es una especie que puede ser explotada de manera artesanal por las comunidades aledañas al Río San Juan, siempre y cuando se le de un manejo adecuado, impidiendo el uso de otras técnicas no apropiadas como atarrayas y el envenenamiento de ambientes dulceacuícolas. Estas mismas características junto con la resistencia al manipuleo y disposición de aparearse en el laboratorio, indican que *M. carcinus* es una especie con potencial para la acuicultura en Costa Rica.

VII LITERATURA CITADA

Abele, L. G. y W. Kim. 1984. Notes on the freshwater shrimp of Isla del Coco with the description of *Macrobrachium cocoense*, new species. Proc. Biol. Soc. Wash. 97: 951-960.

Álvarez, M. D., J. Cabrera y Y. López. 1996. Morfometría, época reproductiva y talla comercial de *Macrobrachium americanum* (Crustacea: Palaemonidae) en Guanacaste, Costa Rica. Rev. Biol. Trop. 44:127-132.

Anderson, D. T. 1982. Embryology. In: The Biology of the Crustacea, Vol. 2. Embryology, Morphology and Genetics. L. G. Abele. (ed). Academic Press, New York: 1-41 p.

Anger, K. y G. S. Moreira. 1998. Morphometric and reproductive traits of tropical caridean shrimps. J. Crust. Biol. 18: 823-838.

Anger, K. 2001. Crustacean Issues 14: The Biology of the Decapod Crustacean Larvae. Swets y Zeitlinger B. V., Lisse. 419 p.

Anónimo. 1997. Manejo ambiental y desarrollo sostenible de la cuenca del Río San Juan: estudio de diagnostico de la cuenca del Rio San Juan y lineamientos del plan de acción. Unidad de Desarrollo Sostenible y Medio Ambiente. OEA. 268 p.

Anónimo. 2003. Calidad del agua potable en Costa Rica: situación actual y perspectivas. Organización Panamericana de la Salud, Ministerio de Salud. San José, Costa Rica. 40 p.

Bowles, D. E., K. Aziz y C. L. Knight. 2000. *Macrobrachium* (Decapoda: Caridea: Palaemonidae) in the contiguous United States: a review of the species and an assessment of threats to their survival. J. Crust. Biol. 20: 158-171.

Brante, A., M. Fernández, L. Eckerle, F. Mark, H. O Pörtner y W. Arntz. 2003. Reproductive investment in the crab *Cancer setosus* along a latitudinal cline: egg production, embryo losses and embryo ventilation. Mar. Ecol. Prog. Ser. 251: 221–232.

Bressan, C. M. y Y. M. R. Müller. 1997. Characterization of embryonized nauplius development of *Macrobrachium acanthurus* (Crustacea, Decapoda). Braz. J. Morphol. Sci. 14: 243-246.

Bressan, C. M. y Y. M. R. Müller. 1999. Postnaupliar embryonic development of *Macrobrachium acanthurus* (Crustacea, Decapoda). Braz. J. Morphol. Sci. 16: 155-160.

Bueno, S. L. S. y S. A. Rodríguez. 1995. Abbreviated larval development of the freshwater prawn *Macrobrachium iheringi* (Ortmann, 1897) (Decapoda: Palaemonidae), reared in the laboratory. Crustaceana 68: 665-686.

Bussing, W. A. 1998. Peces de las aguas continentales de Costa Rica: freshwaters fishes of Costa Rica. Editorial de la Universidad de Costa Rica. 468 p.

Cabrera, P. J. 1983. Carácter práctico para la diferenciación de sexos en *Macrobrachium tenellum* (Crustacea: Decapoda: Natantia). Rev. Biol. Trop. 31: 159-160.

Casas-Sánchez. R., Y. Vaillard-Nava y A. D. Re-Araujo. 1995. Nutrición en juveniles del langostino *Macrobrachium carcinus* (Crustacea: Decapoda) con dietas de residuos vegetales y marinos. Rev. Biol. Trop. 43: 251-256.

Cedeño, O. F. 1986. Contribución al conocimiento de los camarones de agua dulce de Costa Rica. Colección perteneciente al Museo de Zoología de la Escuela de Biología de la UCR. Tesis de Licenciatura, Escuela de Biología de la Universidad de Costa Rica, San José, Costa Rica. 104 p.

Chávez, C. S. 1991. Evaluación de tres diferentes niveles de proteína en langostinos (*Macrobrachium rosenbergii*). Tesis de Licenciatura, Ingeniería Agrónoma. Universidad de Costa Rica, San José, Costa Rica. 55 p.

Ching, C. A. y M. J. Velez Jr. 1985. Mating, incubation and embryo number in the freshwater prawn *Macrobrachium heterochirus* (Wiegmann, 1836) (Decapoda, Palaemonidae) under laboratory conditions. Crustaceana 49: 42-48.

Choudhury, P. C. 1970. Complete larval development of palaemonid shrimp *Macrobrachium acanthurus* (Wiegmann, 1836), reared in the laboratory. Crustaceana 18: 113-132.

Choudhury, P. C. 1971a. Complete larval development of the palaemonid shrimp *Macrobrachium carcinus* (L.), reared in the laboratory (Decapoda: Palaemonidae). Crustaceana 20: 51-69.

Choudhury, P. C. 1971b. Responses of larval *Macrobrachium carcinus* (L.) to variations in salinity and diet (Decapoda: Palaemonidae). Crustaceana 20: 113-120.

Choudhury, P. C. 1971c. Laboratory rearing of larvae of the palaemonid shrimp *Macrobrachium acanthurus* (Wiegmann, 1836). Crustaceana 21: 112-126.

Chung, K. S. 2001. Adaptabilidad ecofisiológica de organismos acuáticos tropicales a cambios de salinidad. Rev. Biol. Trop. 49: 9-13.

Corey, S. y D. M. Reid. 1991. Comparative fecundity of decapod crustaceans I. The fecundity of thirty-three species of nine families of caridean shrimp. Crustaceana 60: 270-294.

Correa, M. 1987. Physiological effects of metal toxicity on the tropical freshwater shrimp *Macrobrachium carcinus* (Linneo, 1758). Environ. Pollut. 45: 149-155.

Cotroni, W., J. Cardoso y V. Lobão. 1989. Fecundidade em *Macrobrachium acanthurus* (Wiegmann, 1836) do Rio Ribeira de Iguape (Crustacea, Decapoda, Palaemonidae). Rev. Bras. Zool. 6: 9-15.

Da Silva R. R., C. M. S. Sampaio y J. A. Santos. 2004. Fecundity and fertility of *Macrobrachium amazonicum* (Crustacea, Palaemonidae). Braz. J. Biol. 64: 489-500.

Díaz, E. R. y M. Thiel. 2003. Female rock shrimp prefer dominant males. J. Mar. Biol. Ass. 83: 941-942.

Díaz, F., E. Sierra, A. Re y L. Rodriguez. 2002. Behavioural thermoregulation and critical termal limits of *Macrobrachium acanthurus* (Wiegmann). J. Therm. Biol. 27: 423-428.

Dobkin, S. 1971. A contribution to knowledge of the larval development of *Macrobrachium acanthurus* (Wiegmann, 1836) (Decapoda: Palaemonidae). Crustaceana 21: 294-306.

Dobkin, S., W. P. Azzinaro y J. V. Montfrans. 1975. Culture of *Macrobrachium acanthurus* y *M. carcinus* with notes on the selective breeding and hybridization of these shrimps. Proc. World. Maric. Soc. 5: 51-62.

Dudgeon, D. 1985. The population dynamics of some freshwater carideans (Crustacean: Decapoda) in Hong Kong with special reference to *Neocaridina serrata* (Atyidae). Hydrobiologia 120: 141-149.

Dugan, C. C., R. W. Hagood y T. A. Frakes. 1975. Development of spawning and mass larval rearing techniques for brackish-freshwater shrimps of the genus *Macrobrachium* (Decapoda, Palaemonidae). Florida. Mar. Res. Publ. 12: 1-28.

Fièvet, E., S. Dolédec y P. Lim. 2001. Distribution of migratory fishes and shrimp along multivariate gradients in tropical island streams. J. Fish. Biol. 59: 390-402.

Fischer, W., F. Krupp, W. Schneider, C. Sommer, K. Carpenter y V. Niem. 1995. Guía para la identificación de las especies para los fines de pesca: Pacífico Centro-Oriental, Vol 1: Plantas e Invertebrados. Fischer, W., F. Krupp., W. Schneider., C. Sommer., K. Carpenter y V. Niem (eds). FAO. Italia. 646 p.

Fransozo, A., F. D. Rodríguez, F. A. M. Freire y R. C. Costa. 2004. Reproductive biology of the freshwater prawn *Macrobrachium iheringi* (Ortmann, 1897) (Decapoda: Caridea: Palaemonidae) in Botucatu region, São Paulo, Brazil. Nauplius 12: 119-126.

Gamba, A. L. 1982. *Macrobrachium*: its presence in estuaries of the northern Venezuelan coast (Decapoda, Palaemonidae). Carib. J. Sci. 18: 23-25.

Gasca-Leyva J. F. E., C. A. Martinez-Palacios y L. G. Ross. 1991. The respiratory requirements of *Macrobrachium acanthurus* (Wiegmann) at different temperatures and salinities. Aquaculture 93: 191-197.

Gillet, C. 1984. Population of the prawn and fish in the Guadalupe River (West Indies), some dates on their distribution on biology. Rev. Hydrobiol. Trop. 16: 327-340.

Grandjean, F., D. Romain, C. Avila-Zarza, M. Bramard, C. Souty-Grosset y J. P. Mocquard. 1997. Morphometry, sexual dimorphism and size at maturity of the white-clawed crayfish *Austropotamobius pallipes pallipes* (Lereboullet) from a wild French population at Deux-Sèvres (Decapoda, Astacidae). Crustaceana 70: 31-44.

Graziani, C. A., K. S. Chung y M. De Donato. 1993. Comportamiento reproductivo y fertilidad de *Macrobrachium carcinus* (Decapoda: Palaemonidae) en Venezuela. Rev. Biol. Trop. 41: 657-665.

Graziani, C. A., C. Moreno, E. Villarroel, T. Orta, C. Lodeiros y M. De Donato. 2003. Hybridization between the freshwater prawns *Macrobrachium rosenbergii* (De Man) and *M. carcinus* (L.). Aquaculture 217: 81-91.

Haddon, M. 1994. Size-fecundity relationships, mating behaviour, and larval release in the New Zealand paddle crab, *Ovalipes catharus* (White 1843) (Brachyura: Portunidae). New Zealand J. Mar. Freshwater Res. 28: 329-334.

Hagood, R. W. y S. A. Willis. 1976. Cost comparisons of rearing larvae of freshwater shrimp, *Macrobrachium acanthurus* and *M. rosenbergii*, to juveniles. Aquaculture 7: 59-74.

Hartnoll, R. G. 1978. The determination of relative growth in Crustacea. Crustaceana 34: 281-293.

Hartnoll, R. G. 1982. Growth. En: The Biology of the Crustacea, Vol. 2. Embryology, Morphology and Genetics. L. G. Abele. (ed), Academic Press, New York: 111-196 p.

Hernáez, P. y S. Palma. 2003. Fecundidad, volumen del huevo y rendimiento reproductivo de cinco especies de porcelánidos intermareales del norte de Chile (Decapoda, Porcellanidae). Invest. Mar. Valparaíso 31: 35-46.

Hernández, M. y L. F. Bückle. 1997. Thermal preference area for *Macrobrachium tenellum* in the context of global climatic change. J. Therm. Biol. 22: 309-313.

Herring, P. J. 1974. Size, density and lipid content of some decapod eggs. Deep-Sea Res. 21: 91-94.

Hines, A. H. 1982. Allometric constraints and variables of reproductive effort in brachyuran crabs. Mar. Biol. 69: 309-320.

Hines, A. H. 1988. Fecundity and reproductive output in two species of deep-sea crabs, *Geryon fenneri* and *G. quiquendens* (Decapoda: Brachyura). J. Crust. Biol. 8: 557-562.

Hines, A. H. 1991. Fecundity and reproductive output in nine species of *Cancer* crabs (Crustacea, Brachyura, Cancridae). Can. J. Fish. Aquat. Sci. 48: 267-275.

Hines, A. H. 1992. Constraint on reproductive output in brachyuran crabs: pinnotherids test the rule. Amer. Zool. 32: 503-511.

Holthuis, L. B. 1952. The Subfamilia Palaemoninae. A general revision of the Palaemonidae (Crustacea: Decapoda: Natantia) of the Americas. Allan Hancock Found. Occ. Publ. 12. USA. 396 p.

Holtschmit, K. H. y E. Pfeiler. 1984. Effect of salinity on survival and development of larvae and post-larvae of *Macrobrachium americanum* Bate (Decapoda: Palaemonidae). Crustaceana 46: 23-28.

Howell, A. R. 1985. Evaluación del crecimiento de *Macrobrachium rosenbergii* (Crustacea; Palaemonidae), alimentando con dos dietas suplementarias en la finca Acuacultura S.A. Guanacaste, Costa Rica. Tesis de Licenciatura, Universidad Nacional, Heredia, Costa Rica. 88 p.

Ismael, D y G. S. Moreira. 1997. Effect of temperature and salinity on respiratory rate and development of early larval stages of *Macrobrachium acanthurus* (Wiegmann, 1836) (Decapoda: Palaemonidae). Comp. Biochem. Physiol. 118A: 871-876.

Jalihal, D. R., K. N. Sankolli y S. Shenoy. 1993. Evolution of larval developmental patterns and the process of freshwaterization in the prawn genus *Macrobrachium* Bate, 1868 (Decapoda : Palaemonidae). Crustaceana 65: 365-376.

Jayachandran, K. V. 2001. Palaemonid Prawns: Biodiversity, Taxonomy, Biology and Management. Science Publishers, Inc. EEUU. 624 p.

Kalff, J. 2002. Limnology; Island Water Ecosystems. Prentice-Hall, Inc. EEUU. 592 p.

Kim, S. y S. Hong. 2004. Reproductive biology of *Palaemon gravieri* (Decapoda: Caridea: Palaemonidae). J. Crust. Biol. 24: 121-130.

Koshy, M. 1969. Studies on the sexual dimorphism in the freshwater prawn *Macrobrachium lamarrei* (H. Milne Edwards, 1837) (Decapoda, Caridea). Crustaceana 16: 185-193.

Koshy, M. 1973. Studies on the sexual dimorphism in the freshwater prawn *Macrobrachium dayanum* (Henderson, 1893) (Decapoda, Caridea), I. Crustaceana 21: 72-78.

Lalli, C. M. y T. R. Parsons. 1997. Biological Oceanography: an Introduction. 2 ed. Butterwrth Heinemann. Gran Bretania. 314 p.

Lardies, M. A. y I. S. Wehrtmann. 1996. Aspects of the reproductive biology of *Petrolisthes laevigatus* (Guérin, 1835) (Decapoda, Anomura, Porcellanidae). Part I: reproductive output and chemical composition of eggs during embryonic development. Arch. Fish. Mar. Res. 43: 121-135.

Lardies, M. A. y I. S. Wehrtmann. 1997. Egg production in *Betaeus emarginatus* (H. Milne Edwards, 1837) (Decapoda: Alpheidae): fecundity, reproductive output and chemical composition of eggs. Ophelia 46: 165-174.

Lewis, J. B. 1961. Preliminary experiments on the rearing of the fresh water shrimp, *Macrobrachium carcinus* (L). Proc. Gulf Caribb. Fish. Inst. 14: 199-201.

Lewis, B. y J. Ward. 1965. Developmental stages of the palaemonid shrimp *Macrobrachium carcinus* (Linnaeus, 1758). Crustaceana 9: 137-148.

Lewis, B., J. Ward y A. McIver. 1966. The breeding cycle, growth and food of the fresh water shrimp *Macrobrachium carcinus* (Linnaeus). Crustaceana 10: 47-52.

Lind, O. T. 1979. Handbook of Common Methods in Limnology. The C.V. Mosby Company. Est. Unidos. 199 p.

Lobao, V. L., W. C. Valenti y J. T. C. Mello. 1985. Fecundidade em *Macrobrachium carcinus* (L.) do Rio Ribeira de Iguape. Bolletim do Instituto de Pesca, São Paulo, 12: 1-8.

López, G. A. 1996. Efectos de la temperatura en el desarrollo embrionario de *Betaeus emarginatus* (H. Milne Edwards, 1837) (Decapoda: Caridea: Alpheidae). Tesis de Licenciatura, Universidad Austral de Chile, Valdivia, Chile. 58 p.

López, L., T. Jeri., C. González y S. Rodriguez. 1997. Fecundidad y esfuerzo reproductivo de *Petrolisthes granulosus* (Guérin. 1835) en Iquique, Chile (Decapoda, Anomura, Porcellanidae). Invest. Mar. Valparaíso. 25: 159-165.

Lu, J., X. Zhang y X. Yu. 2006. Structural changes of oviduct of freshwater shrimp, *Macrobrachium nipponense* (Decapoda, Palaemonidae), during spawning. J. Zhejiang Univ. Sci. B. 7: 64-69.

Magalhães, C. e I. Walker. 1988. Larval development and ecological distribution of central amazonian palaemonid shrimp (Decapoda: Caridea). Crustaceana 55: 279-292.

Mago-Leccia, F. 1995. El cultivo del camarón de río *Macrobrachium carcinus*, un potencial desestimado en Venezuela. FONAIAP Divulga (Venezuela) 50: 25-28.

Mantel, S. K. y D. Dudgeon. 2005. Reproduction and sexual dimorphism of the palaemonid shrimp *Macrobrachium hainanense* in Hong Kong streams. J. Crust. Biol. 25: 450-459.

Mariappan, P. y C. Balasundaram. 2004. Studies on the morphometry *of Macrobrachium nobilii* (Decapoda, Palaemonidae). Braz. Arch. Biol. Tech. 47: 441-449.

Martínez, S. G. 1983. Estructura de la población y biometría de los sexos en *Macrobrachium rosenbergii* (De Man 1879) (Decapoda: Palaemonidae) cultivado en Guanacaste, Costa Rica. Rev. Lat. Acuic. 15: 14-42.

Mejia-Ortíz, L. M., F. Alvarez, R. Román y J. A. Viccon-Pale. 2001. Fecundity and distribution of freshwater prawns of the genus *Macrobrachium* in the Huitzilapan River, Veracruz, Mexico. Crustaceana 74: 69-77.

Melo, S. G. y A. L. Brossi-Garcia. 1999. Postembryonic development of *Macrobrachium petronioi* (Caridea: Palaemonidae) in the laboratory. J. Crust. Biol. 19: 622-642.

Montesinos, H., J. Marcana, L. Rojas y A. Vallejos. 1977. Sobre el cultivo del camarón de río *Macrobrachium carcinus* en Venezuela. I Simposio Asociación Latinoamericana de Acuacultura, 14 p.

Montoya, J. V. 2003. Freshwater shrimp of the genus *Macrobrachium* associated with roots of *Eichhornia crassipes* (water hyacinth) in the Orinoco Delta (Venezuela). Carib. J. Sci. 39: 155-159.

Moreira, G. S., J. C. McNamara y P. S. Moreira. 1982. The effect of salinity on the metabolic rates of some palaemonid shrimp larvae. Aquaculture 29: 95-100.

Moreira, G. S., J. C. McNamara y P. S. Moreira. 1986. The effect of salinity on the upper thermal limits of survival and metamorphosis during larval development in *Macrobrachium amazonicum* (Heller) (Decapoda, Palaemonidae). Crustaceana 50: 231-238.

Mossolin, E. C. y S. L. S. Bueno. 2002. Reproductive biology of *Macrobrachium olfersi* (Decapoda, Palaemonidae) in São Sebastião, Brazil. J. Crust. Biol. 22: 367-376.

Mossolin, E. C. y S. L. S. Bueno. 2003. Relative growth of the second pereiopod in *Macrobrachium olfersi* (Wiegmann, 186) (Decapoda, Palaemonidae). Crustaceana 76: 363-376.

Müller, Y. M. R. 1984. Die Embryonalentwicklung von *Macrobrachium carcinus* (L.) (Malacostraca, Decapoda, Natantia). Zool. Jahrb. Anat. 112: 51-78.

Müller, Y. M. R., E. M. Nazari y M. S. Simões-Costa. 2003. Embryonic stages of the freshwater prawn *Macrobrachium olfersi* (Decapoda, Palaeminidae). J. Crust. Biol. 2: 869-875.

Müller, Y., D. Ammar y E. M. Nazari. 2004. Embryonic development of four species of palaemonid prawns (Crustacea, Decapoda): pre-naupliar, naupliar and post-naupliar periods. Rev. Brasil. Zool. 21: 27-32.

Nagamine, C. M. y A. W. Knight. 1980. Development, maturation, and function of some dimorphic structures of the Malaysian prawn, *Macrobrachium rosenbergii* (De Man) (Decapoda, Palaemonidae). Crustaceana 39: 141-152.

Nazari, E. M., M. S. Simões-Costa, Y. M. R. Müller, D. Ammar y M. Dias. 2003. Comparisions of fecundity, egg size, and egg mass volume of freshwater prawns *Macrobrachium potiuna* and *Macrobrachium olfersi* (Decapoda, Palaemonidae). J. Crust. Biol. 23: 862-868.

New, M. B. y S. Singholka. 1984. Cultivo del camarón de agua dulce: manual para el cultivo de *Macrobrachium rosenbergii*. FAO. Italia. 117 p.

Odinetz-Collart O. 1991. Strategie de reproduction de *Macrobrachium amazonicum* en amazonie centrale (Decapoda, Caridea, Palaemonidae). Crustaceana 61: 253-270.

Odinetz-Collart O. y H. Rabelo. 1996. Variation in egg size of the fresh-water prawn *Macrobrachium amazonicum* (Decapoda: Palaemonidae). J. Crust. Biol. 16: 684-688.

Oh, C. W. y R. G. Hartnoll. 1999. Brood loss during incubation in *Philocheras trispinosus* (Decapoda) in Port Erin Bay, Isle of Man. J. Crust. Biol. 19: 467-476.

Oh, C. W., H. L. Suh, K. Y. Park, C. W. Ma y H. S. Lim. 2002. Growth and reproductive biology of the freshwater shrimp *Exopalaemon modestus* (Decapoda: Palaemonidea) in a Lake of Korea. J. Crust. Biol. 22: 357-366.

Pereira, S. G. y M. E. de Pereira. 1982. El camarón gigante de nuestros ríos (*Macrobrachium carcinus*). Natura 72: 22-24.

Pereira, S. G. y D. J. Garcia. 1995. Larval development of *Macrobrachium reyesi* Pereira (Decapoda: Palaemonidae), with a discussion on the origin of abbreviated development in palaemonids. J. Crust. Biol. 15: 117-133.

Phone, H., H. Suzuki y J. Ohtomi. 2005. Reproductive biology of the freshwater palaemonid prawn, *Macrobrachium lanchesteri* (De Man, 1911) from Myanmar. Crustaceana 78: 201-213.

Pinheiro, M. A. A. y N. J. Hebling. 1998. Biología de *Macrobrachium rosenbergii* (De Man, 1879). En: Carcinicultura de Água Doce: Tecnologia para produção de camarões. W. Cotroni (ed.), Brasília: Instituto Brasileiro do Meio Ambiente e dos Recursos Naturais Renováveis. Brasil: 20-46 p.

Roegge, M. A., W. P. Rutledge y W. C. Guest. 1977. Chemical control of *Zoothamnium* sp. on larval *Macrobrachium acanthurus*. Aquaculture 12: 137-140.

Ruppert, E. E. y R. D. Barnes. 1996. Zoología de los invertebrados. Editorial Mc Graw-Hill Interamericana. México. 1114 p.

Streiss, F. y W. Hödl. 2002. Growth, morphometrics, size at maturity, sexual dimorphism and condition index of *Austropotamobius torrentium* Schrank. Hydrobiologia 477: 201-208.

Tapella, F., G.A. Lovrich, M.C. Romero y S. Thatje. 2002. Reproductive biology of the crab *Munida subrugosa* (Decapoda: Anomura: Galatheidae) in the Beagle Channel, Argentina. J. Mar. Biol. Ass. 82: 589-595.

Thatje, S., G. A. Lovrich,y K. Anger. 2004. Egg production, hatching rates, and abbreviated larval development of *Campylonotus vagans* Bate, 1888 (Crustacea: Decapoda: Caridea) in subantartic waters. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 301: 15-27.

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.

Umaña, V. G. 1998. Characterization of some Golfo Dulce drainage basin rivers (Costa Rica). Rev. Biol. Trop. 46: 125-135.

Umaña, V. G., K. A. Averían y S. P. Horn. 1999. Limnology in Costa Rica. Limnology in Developing Countries 2: 33-62.

Umaña, V. G. y M. Springer. En prensa. Variación ambiental en el río Grande de Térraba y algunos de sus tributarios. Rev. Biol. Trop. Suplemento.

Wehrtmann, I. S. 1990. Distribution and reproduction of *Ambidexter panamense* and *Palaemonetes schmittii* in Pacific Costa Rica (Crustacea, Decapoda). Rev. Biol. Trop. 38: 327-329.

Wehrtmann, I. S. y G. Andrade. 1998. Egg production in *Heterocarpus reedi* from northern Chile, with a comparision between iced and living females (Decapoda: Caridea: Pandalidae). Ophelia 49: 71-82.

Wehrtmann, I. S. y M. Lardies. 1999. Egg production of *Austropandalus grayi* (Decapoda, Caridea, Pandalidae) from the Magellan region, South America. Sci. Mar. 63: 325-331.