

UNIVERSIDAD DE COSTA RICA

FACULTAD DE CIENCIAS

ESCUELA DE BIOLOGIA

**Optando por el grado académico de Licenciatura en Biología con
énfasis en Recursos Acuáticos**

**Morfometría y reproducción de tres especies langostinos de la vertiente
del Pacífico de Costa Rica: *Macrobrachium panamense*, *M.*
americanum y *M. tenellum* (Decapoda: Palaemonidae).**

**Yurlandy Gutiérrez Jara
Cédula 1-1057-0627
Carné: 985134**

Miembros del comité

**Dr. Ingo Wehrtmann (Director de Tesis)
M.Sc. Gerardo Umaña (Lector)
M.Sc. Monika Springer (Lectora)**

MIEMBROS DEL COMITÉ REVISOR

Firma: _____

Dr. Ingo Wehrtmann
Director de Tesis

Firma: _____

M.Sc. Gerardo Umaña
Lector

Firma: _____

M.Sc. Monika Springer
Lectora

Firma: _____

Dra. Virginia Solís Alvarado
Presidenta del tribunal

Firma: _____

Dr. Paul Hanson
Revisor Externo

Firma: _____

Biol. Yurlandy Gutiérrez Jara
Postulante

Este trabajo esta dedicado con todo mi amor:
a mi esposo Rólier Lara
y
mi hermoso hijo Matias Lara Gutiérrez

A mi madre Virginia Jara

Mis hermanas:
Montserrath, Daniela y a mi sobrina Sophi

Y con mucho cariño a mi hermana mayor Layin que
desde el cielo siempre me cuida y guía TQM.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco a los profesores: Ingo por su ayuda y guía en el desarrollo de mi tesis. A Monika por sus valiosas sugerencias y a Don Gerardo por su colaboración, apoyo y formación en trabajo de campo. Además a todas las secres de Biología por su apoyo.

A Jeffrey Sibaja por su guía en la utilización del programa estadístico, para la elaboración de pruebas.

A la empresa Rainbow por su aporte económico en la logística del trabajo de campo, compra de equipo y viáticos utilizados. A la Estación Acuícola Experimental Enrique Jiménez Núñez del Instituto Costarricense de Pesca y Acuicultura (INCOPECA), en especial a Don Efraín Duran por su colaboración.

A todos mis compañeros uniper@s: Vane, Silvia, Solciré, Taylor, Andres, Ronny, Juliana, Andrea, Olga, Jaime, Edgar que de una u otra forma fueron parte importante en el proceso de culminación de este trabajo. A Pato y Fresita por sus buenos consejos y apoyo incondicional. A Catita por su valiosa ayuda en la elaboración de los mapas.

A mis amigos Anita y Alonso Vindas por siempre recibirnos con los brazos abiertos en todas las giras y ayuda en la búsqueda de los puntos de muestreo. A Farro por su ayuda en la última gira.

A mi madre Virginia por darme la vida y siempre creer en mí apoyándome y mis hermanas Montse, Danny e Layin y mi hermano Emilio por su apoyo incondicional toda mi vida.

A mi esposo Rólier por su ayuda incondicional, comprensión y apoyo, en todas las fases de este trabajo, incluyen todas las fotitos, ya que sin él esta tesis no hubiera culminado con éxito. Y a mi amado Mati por dormirse temprano para que mamá terminara de escribir la tesis.

ÍNDICE GENERAL

RESUMEN	1
I INTRODUCCIÓN	3
II OBJETIVOS	6
2.1 Objetivo principal	6
2.2 Objetivos específicos	6
III MATERIALES Y MÉTODOS	7
3.1 Trabajo de campo	7
Sitios de muestreo.....	7
Variables físico-químicas.....	7
Técnicas de captura.....	8
3.2 Morfometría	8
3.3 Aspectos reproductivos	10
Fecundidad.....	10
Determinación del estadio de desarrollo.....	10
Tamaño del huevo.....	11
Esfuerzo reproductivo.....	11
Contenido del agua de masa de huevos.....	11
3.4 Estadística aplicada a morfometría	12
3.5 Estadística aplicada a reproducción	13
IV RESULTADOS	13
4.1 Trabajo de campo	13
Otras especies capturadas y sus abundancias generales.....	13
Variables físico-químicas.....	14
4.2 Morfometría.....	17
4.3 Aspectos reproductivos.....	29
V DISCUSIÓN	37
5.1 Trabajo de campo	37
Diversidad de camarones de agua dulce.....	37
Variables físico-químicas.....	38

5.2 Morfometría.....	39
5.3 Aspectos reproductivos.....	41
VI CONCLUSIÓN GENERAL.....	46
VII LITERATURA CITADA.....	48

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1.** Sitios de muestreo en el Pacífico Norte y Pacífico Sur de Costa Rica. 2007-2008..... 8
- Figura 2.** Medidas morfométricas realizadas a cada individuo de *Macrobrachium* Vista lateral; LC: longitud del cefalotórax, LA: longitud del abdomen y AA: ancho de abdomen; AnP: ancho pleura, AIP: alto de pleura y longitud longitud de isquio, mero carpo, palma..... 9
- Figura 3.** Variables físico-químicas medidas en la superficie del agua en los sitios de muestreo en el Pacífico norte durante el período de estudio 2007-2008. **a)** temperatura; **b)** Oxígeno disuelto; **c)** conductividad..... 16
- Figura 4.** Relación entre la longitud total y el peso total de machos (azul) y hembras (rojo) de **a.** *Macrobrachium panamense*, **b.** *M. americanum*, **c.** *M. tenellum.*, en Pacífico norte, durante el período de estudio 2007-2008..... 18
- Figura 5.** Relación entre la longitud abdomen y ancho de abdomen de machos (azul) y hembras (rojo) de **a.** *Macrobrachium panamense*, **b.** *M. americanum*, **c.** *M. tenellum.*, en Pacífico Norte, durante el período de estudio 2007-2008.....20
- Figura 6.** Relación entre la longitud abdomen y ancho de pleura de machos (azul) y hembras (rojo) de **a.** *Macrobrachium panamense*, **b.** *M. americanum*, **c.** *M. tenellum.*, en Pacífico Norte, durante el período de estudio 2007-2008.....21
- Figura 7.** Relación entre la longitud abdomen y alto de pleura de machos (azul) y hembras (rojo) de **a.** *Macrobrachium panamense*, **b.** *M. americanum*, **c.** *M. tenellum.*, en Pacífico Norte, durante el período de estudio 2007-2008.....22
- Figura 8.** Relación entre la longitud de las quelas y longitud total de machos (azul) y hembras (rojo) de **a.** *Macrobrachium panamense*, **b.** *M. americanum*, **c.** *M. tenellum.*, en Pacífico norte, durante el período de estudio 2007-2008.....23
- Figura 9.** Distribución de frecuencias del longitud total por sexo para la población de **a.** *Macrobrachium panamense*, **b.** *M. americanum*, **c.** *M. tenellum.*, en Pacífico norte, durante el período de estudio 2007-2008.....26
- Figura 10.** Distribución de frecuencias del peso total por sexo para la población de **a.** *Macrobrachium panamense*, **b.** *M. americanum*, **c.** *M. tenellum.*, en Pacífico norte, durante el período de estudio 2007-2008.....27
- Figura 11.** Proporción de hembras ovígeras como porcentaje del número de hembras totales capturadas para las especies *Macrobrachium panamense*, *M. americanum*, *M. tenellum*, en los puntos de muestreo, durante el período de estudio 2007-2008.....29
- Figura 12.** Relación entre la longitud del caparazón y el número de huevos para cada uno de los tres estadios de desarrollo, observado en hembras ovígeras de *Macrobrachium panamense*, *M. americanum*, *M. tenellum*.....31
- Figura 13.** Valores promedio, máximos y mínimos del volumen del huevo de los tres estadio de desarrollo para cada una de las especies.....32
- Figura 14.** Relación entre la longitud del caparazón y el volumen del huevo para todos los estadios, observado en hembras ovígeras de **a.** *Macrobrachium panamense*, **b.** *M. americanum* y **b.** *M. tenellum.*..33
- Figura 15.** Relación entre la longitud del caparazón y el esfuerzo reproductivo, observado en hembras ovígeras de **a.** *Macrobrachium panamense*, **b.** *M. americanum* y **b.** *M. tenellum.*.....35

LISTA DE CUADROS

Cuadro 1. Especies de camarones encontrados en los sitios de muestreo el Pacífico norte y sur de Costa Rica, 2007-2008.....	14
Cuadro 2. Promedio, desviación estándar, máximos y mínimos para tallas y pesos de machos y hembras de las especies de <i>Macrobrachium</i> estudiadas.....	24
Cuadro 3. Número total de individuos (n), porcentaje de machos (♂) y hembras (♀); y proporción (Prop) sexual por mes de las tres especies de <i>Macrobrachium</i> muestreadas.....	28
Cuadro 4. Rangos, desviación estándar (DE) y promedios de longitud, número de huevos y volumen del huevo de tres especies del género <i>Macrobrachium</i> encontradas en la zona de muestreo 2007-2008.....	29
Cuadro 5. Promedio (\pm desviación estándar, DE), 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 las especies de <i>Macrobrachium</i>	30
Cuadro 6. Comparación de las tallas y fecundidades de especies de <i>Macrobrachium</i>	42
Cuadro 7. Comparación de las tallas y tamaños de los huevos (volumen o diámetro mayor) de las especies de <i>Macrobrachium</i>	46

RESUMEN

La Familia Palaemonidae incluye 17 géneros, diez de los cuales están reportados para América, siendo *Macrobrachium* uno de los más representativos en sistemas dulceacuícolas. En el hemisferio occidental existen unas 35 especies del género *Macrobrachium*; 13 especies han sido reportadas para los ríos de ambas vertientes de Costa Rica y una endémica para la Isla del Coco. Las especies de camarón de agua dulce que poseen mayor talla en el Pacífico de Costa Rica son *Macrobrachium panamense*, *M. americanum* y *M. tenellum*. Estas especies podrían representar importancia económica ya que en el país solo se cultiva *M. rosenbergii* que es una especie introducida. Por lo tanto, el objetivo de este trabajo fue conocer aspectos morfométricos y reproductivos de *M. panamense*, *M. americanum* y *M. tenellum* en la vertiente Pacífica de Costa Rica, para determinar su potencial en la acuicultura. Para la captura de los individuos se utilizó principalmente un equipo de electropesca. Cada individuo fue identificado, pesado y medido; las hembras ovígeras fueron transportadas al laboratorio, para extraerle los huevos, medir el volumen y contarlos, para luego ser secados. Se obtuvo un total de 2749 individuos distribuidos en dos familias y un total de diez especies, de los cuales 240 fueron *M. panamense*, 308 *M. americanum* y 654 *M. tenellum*. Las tres especies presentaron un crecimiento alométrico; donde los machos aumentaron de peso a una tasa mayor en proporción a la longitud total en comparación con el crecimiento de las hembras. Las diferencias en cuando a las características abdominales fueron significativas, siendo las hembras las que poseen un mayor crecimiento de ancho del abdomen, alto de pleura y ancho de pleura. La especie más grande y pesada fue *M. americanum* (máx.: 171.9 mm y 158.0 g) seguida por *M. panamense* (máx.: 168.7 mm y 43.8 g) y *M. tenellum* (máx.: 162.9 mm y 63.6 g). Los machos presentaron un mayor desarrollo de las quelas, siendo un crecimiento desproporcional en relación con la longitud total. La mayor fecundidad encontrada fue para las hembras de *M. americanum* llegando hasta más de 124000 y los huevos más grandes en cuanto al volumen fueron los pertenecientes a *M. panamense*. El contenido del agua en el huevo para las tres especies se encontró en un rango entre 65.2 a 85.5% desde el inicio al final del desarrollo embrional. La inversión energética en reproducción que realizan las hembras no presentó diferencias significativas en relación

a la longitud para *M. panamense* (12.8%), en *M. americanum* (16.4%) y *M. tenellum* (12.8%). Los resultados obtenidos acerca de las tallas máximas y al número de huevos de las tres especies estudiadas demuestran un potencial para un cultivo comercial en Costa Rica y la región. Sin embargo, todavía falta más información sobre el desarrollo larval, cultivo de post-larvas y siembra de post-larvas en cultivo para dar recomendaciones concretas al sector productivo.

I INTRODUCCIÓN

El Orden Decapoda (camarones y cangrejos) registra más de 8500 especies, en su mayoría restringidas en áreas marinas (Brusca y Brusca 1990, De Grave *et al.* 2008, Yeo *et al.* 2008). El conocimiento de la biodiversidad de este grupo en ecosistemas alrededor del mundo se ha dirigido principalmente hacia especies que habitan ecosistemas estuarinos y marinos, y poco ha sido el esfuerzo para conocer la fauna dulceacuícola (Rodríguez 2000). Los macrocrustáceos de agua dulce incluyen una variedad de grupos taxonómicos, como los grandes branquiópodos (camarón duende, camarón renacuajo y camarón almeja), los peracaridos (isópodos y anfípodos) y los decápodos (camarones y cangrejos) (Rodríguez-Almaraz y Mendoza-Alfaro 1999, Rodríguez-Almaraz 2002).

Los decápodos de agua dulce de Costa Rica están representados por dos familias de camarones: Atyidae y Palaemonidae y una para los cangrejos dulceacuícolas (Familia Pseudothephusidae). Los camarones palaemonidos están distribuidos por todos los continentes, con una amplia distribución en las bandas tropical y subtropical (New y Singholka 1984, Müller y De Araújo 1994). Se encuentran en varios ambientes de aguas continentales como quebradas, ríos, lagos, lagunas, pantanos, acequias de riego, canales, estanques y áreas estuarinas (New y Singholka 1984). Esta familia incluye 17 géneros, diez de los cuales son reportados para América. Uno de los más representativos en sistemas dulceacuícolas es el género *Macrobrachium* (Valencia y Campos 2007).

En el hemisferio occidental existen unas 35 especies del género *Macrobrachium* (Bowles *et al.* 2000); 13 especies han sido reportadas para los ríos de ambas vertientes de Costa Rica (Lara 2006) y una endémica para la Isla del Coco (Abele y Kim 1984).

El género *Macrobrachium* se caracteriza por tener el segundo par de pereiópodos (quelas) más desarrollado que el resto de apéndices torácicos (Holthuis 1952). Si entre estos hay igualdad en el tamaño y la forma, se dice que la especie presenta “isoquelas” (Cabrera 1983), y cuando difieren significativamente se llaman “heteroquelas” (Mossolin y Bueno 2003). El desarrollo de la quela facilita la determinación del sexo,

ya que en los machos son de mayor tamaño. La separación de sexos se puede realizar además por la localización del poro genital que en machos se encuentra en el segmento basal del quinto par de pereiópodos, mientras en las hembras en el tercer par (Holthuis 1952, Romn 1979). Estas características facilitan el trabajo de campo ya que se pueden identificar los individuos sin tener que ser llevados al laboratorio.

Las especies del género *Macrobrachium* que habitan en aguas continentales dulceacuícolas presentan dos estrategias reproductivas en torno a su ciclo de vida (Melo y Brossi-Garcia 1999). Hay especies dependientes de aguas salobres, ya que sus larvas necesitan de este medio para completar su desarrollo (Pereira y García 1995) y especies que son totalmente independientes de aguas salobres y todo su ciclo de vida se lleva a cabo en ambientes dulceacuícolas (Bueno y Rodríguez 1995). Esta última estrategia da como resultado un menor número de huevos de un volumen mayor que las especies que dependen de los ambientes salobres (Jalihal *et al.* 1993, Bueno y Rodríguez 1995, Pereira y García 1995, Odinetz-Collart y Rabelo 1996, Melo y Brossi-Garcia 1999). Los aspectos reproductivos en cuanto al número de huevos, considerando el tamaño de los organismos, disponibilidad de reproductores en el medio natural, periodicidad de los desoves de hembras durante todo el año y alto número de larvas por desove de las especies del género *Macrobrachium* permiten desarrollar programas de manejo y de cultivo para especies de interés comercial (Graziani *et al.* 1993, Fransozo *et al.* 2004).

El cultivo de camarones del género *Macrobrachium* ha tomando gran importancia económica ya que aunque solo representa un 5 % de la producción camaronera mundial, ha mostrado un fuerte crecimiento de 500 % en los años de 1990 al 2000 y sigue en aumento, teniendo mayor importancia en el continente asiático (Mago-Leccia 1995, Da Silva *et al.* 2004). La especie *M. rosenbergii* es la de mayor explotación a nivel mundial y en Costa Rica es la única especie que se cultiva actualmente a nivel comercial (Nagamine y Knight 1980).

En América se ha estudiado sobre la biología y ecología de algunas especies del género *Macrobrachium* que tienen potencial para ser utilizadas en la acuicultura, como *M.*

tenellum (Cabrera 1983, Hernández y Bückle 1997), *M. americanum* (Holtschmit y Pfeiler 1984, Álvarez *et al.* 1996) que son especies del Pacífico y *M. acanthurus* (Choudhury 1970, Choudhury 1971, Dobkin 1971, Hagood y Willis 1976, Roegge *et al.* 1977, Gasca-Leyva *et al.* 1991, Ismael y Moreira 1997, Díaz *et al.* 2002) de la vertiente Atlántica. 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). Para Costa Rica se han realizado algunos trabajos sobre especies de interés comercial del género *Macrobrachium*, como por ejemplo: para *M. rosenbergii* (Howell 1985 y Chávez 1991), con *M. carcinus* (Lara 2006 y Lara y Wehrtmann 2009) y para *M. americanum* (Álvarez *et al.* 1996), además de una y contribución al conocimiento de los camarones de agua dulce por Cedeño (1986).

De acuerdo a Holthuis (1952), las especies de mayor talla en el Pacífico de Costa Rica son *M. panamense* (25,0-168,7 mm; vertiente del Pacífico desde Honduras hasta el Ecuador), *M. americanum* (35.0-171.9 mm) y *M. tenellum* (20.0-162.9 mm), las cuales se distribuyen desde Baja California hasta Perú incluyendo las Islas Galápagos. Estas especies podrían representar importancia económica ya que en el país solo se cultiva *M. rosenbergii*, la cual es una especie introducida. El tema de las especies introducidas es complejo y contradictorio. La mayoría de las especies han sido introducidas con la idea de utilizarlas en cultivos comerciales; sin embargo, pueden escapar de los tanques y una vez en el ambiente, expanden su distribución y abundancia, convirtiéndose en plagas o malezas agrícolas y/o bien desplazando especies nativas por competencia, depredación o alteración de los ecosistemas que les sirven de hábitat (Ojasti 2001). Por estas razones y porque las especies nativas presentan una buena adaptación a estanques de cultivo (Obs. Gutiérrez-Jara), se realizó el presente estudio sobre su biología con el fin de determinar la viabilidad de usar especies nativas en la acuicultura de Costa Rica.

II OBJETIVOS

2.1 Objetivo principal

El objetivo de la investigación es conocer aspectos morfométricos y reproductivos de *M. panamense*, *M. americanum* y *M. tenellum* en la vertiente Pacífica de Costa Rica, para determinar su potencial en la acuicultura como especies nativas.

2.2 Objetivos específicos

a) Morfometría

1. Determinar diferencias sexuales mediante análisis morfométricos por sexo para las tres especies de *Macrobrachium*, basado en varias características abdominales y en el segundo par de pereiópodos.
2. Determinar para cada una de las tres especies la talla y peso promedio, máximo y mínimo y su distribución de frecuencia por sexo.

b) Reproducción

3. Generar información sobre las proporciones sexuales y de hembras ovígeras por mes para cada una de las tres especies.
4. Determinar la fecundidad, volumen y contenido de agua de los huevos y el esfuerzo reproductivo en las hembras ovígeras de las tres especies.

III MATERIALES Y MÉTODOS

3.1. Trabajo de Campo:

a) Sitios de muestreo

La toma de muestras se llevó a cabo mensualmente entre septiembre del 2007 y agosto del 2008, en el Pacífico norte, Guanacaste (Figura 1). Los sitios de muestreos se ubicaron en el río Ora (a unos 45 msnm) y en dos de sus tributarios: la quebrada Lajas y la quebrada Damas, ubicadas en la parte alta de la cuenca del río Ora a 47 y 215 msnm respectivamente. También se recolectaron muestras en los estanques de cultivo de la Estación Acuícola Experimental Enrique Jiménez Núñez del Instituto Costarricense de Pesca y Acuicultura (INCOPECA) (a unos 25 msnm) y en los canales del Humedal Nacional Terraba–Sierpe (a unos 5 msnm) del Pacífico sur de Costa Rica (Figura 1).

b) Variables físico-químicas

En cada uno de los sitios se midió en la superficie del agua 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.

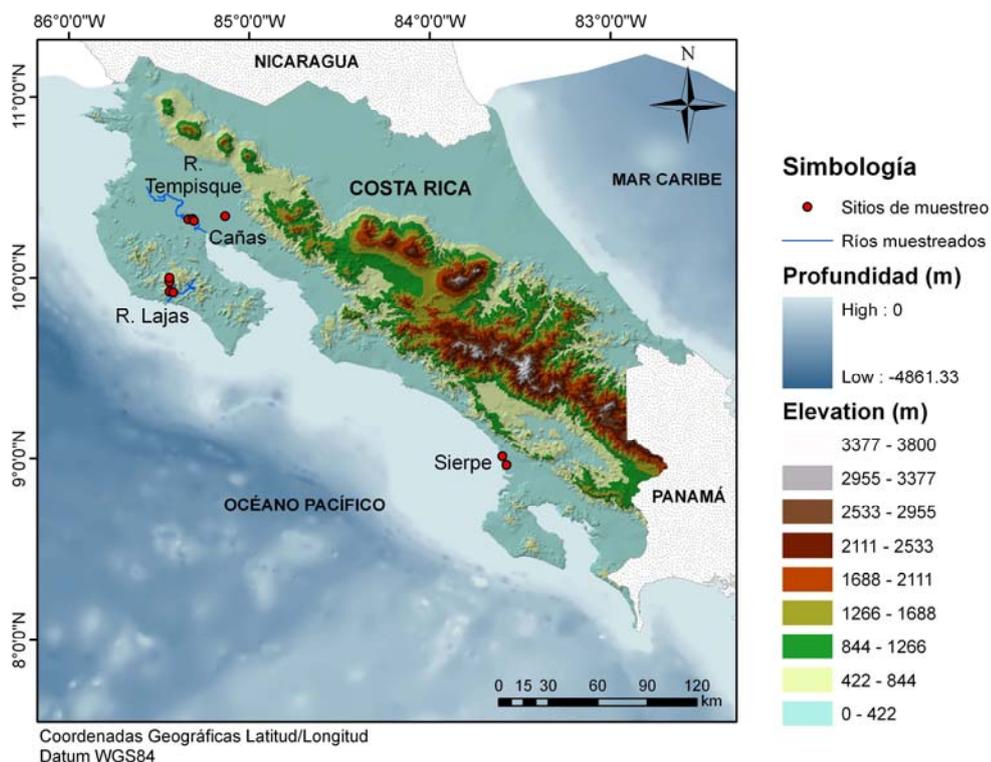


Figura 1. Sitios de muestreo en el Pacífico Norte y Pacífico Sur de Costa Rica. 2007-2008.

c) Técnicas de captura

Para la captura de la mayoría de los individuos se utilizó un equipo de electro pesca modelo Samus 725G, configurado a 150-200 w (400 v. aprox.). Para la utilización de este equipo y para la realización de la investigación se contó con el permiso por parte del MINAET (Ministerio de Ambiente, Energía y Telecomunicaciones). También se utilizaron atarrayas de 6 pies, las cuales fueron lanzadas en aquellos lugares más profundos con poca velocidad de corriente. En cada sitio se trabajó utilizando el tiempo como esfuerzo de muestreo. Los individuos capturados se colocaron en un balde con abundante agua para realizar la toma de datos respectiva y luego liberarlos, para realizar el muestreo con el menor impacto posible sobre las comunidades de camarones de río.

3.2. Morfometría

A cada individuo capturado se le determinó el sexo según la descripción descrita por Holthuis (1952) y Cabrera (1983). Los individuos pequeños que requerían el uso del estereoscopio para la determinación de la especie y el sexo, al igual que las hembras

ovígeras se preservaron en frío (<5 °C) para ser analizados en el laboratorio de la Unidad de Investigación Pesquera y Acuicultura (UNIP) del Centro de Investigación en Ciencias del Mar y Limnología (CIMAR) o en la Escuela de Biología de la Universidad de Costa Rica (UCR).

Tanto en el campo como en el laboratorio se midió a las hembras y los machos la longitud (en mm) de 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). La longitud total (LT) es la suma de LC y LA. Además se midió el alto (AIP) y ancho (AnP) de la pleura o segundo segmento abdominal (Figura 2). A cada individuo se le midió cada segmento (isquio, mero, carpo, palma y dedo móvil) del segundo par de pereiópodos. Para las mediciones morfométricas se utilizó un vernier GENERAL (± 0.05 mm). Los individuos fueron pesados con pesolas de capacidad de 300 ± 2 g.

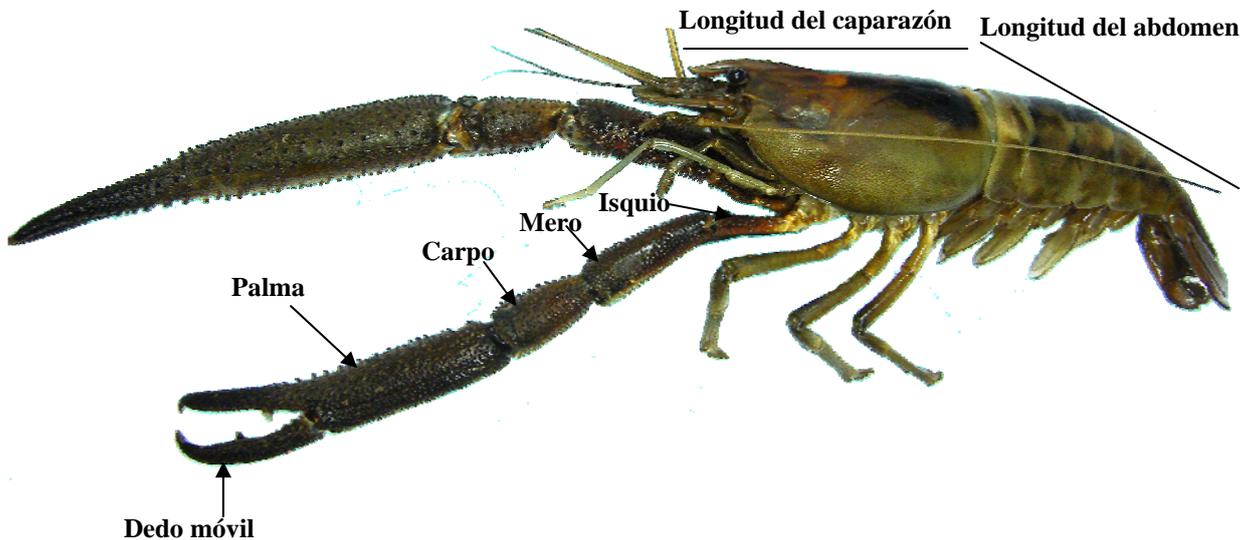


Figura 2. Medidas morfométricas realizadas a cada individuo de *Macrobrachium* Vista lateral; LC: longitud del cefalotórax, LA: longitud del abdomen y AA: ancho de abdomen; AnP: ancho pleura, AIP: alto de pleura y longitud longitud de isquio, mero carpo, palma.

3.3. Aspectos reproductivos

Las hembras ovígeras de las especies de *Macrobrachium* se mantuvieron en frío (0 °C) en el campo y durante el transporte para analizarlas en las instalaciones de la UCR. En el laboratorio se determinaron las siguientes características reproductivas de cada hembra:

a. Fecundidad:

Representa el número de huevos por hembra, lo cual se calculó extrayendo la totalidad de los huevos del abdomen de las hembras. Se conservaron en alcohol al 70 %, y se tomaron tres submuestras de huevos, a las cuales se les tomaron fotografías digitales para luego ser contados en la computadora con el programa Image Tool versión 3,0 (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>).

Las tres submuestras y el resto de la masa total de huevos se secaron en una secadora Nury a 60° C durante 48 horas o hasta alcanzar un peso constante para luego determinar el peso seco mediante el uso de una balanza analítica Sartorius (± 0.0001 g). Este mismo proceso de secado y pesado se realizó a cada hembra ovígera. Con los datos de los pesos secos obtenidos se aplicó la siguiente fórmula, donde NTH se refiere al número total de huevos y NH al número de huevos contados para cada submuestra (Lara y Wehrtmann 2009).

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

b. Determinación del estadio de desarrollo:

Se determinó el estadio de desarrollo de los huevos (E) considerando la forma del huevo, coloración y los criterios utilizados por Wehrtmann (1990): Estadio I (E-I): huevo redondeado, vitelo uniforme y sin mancha ocular visible; Estadio II (E-II): huevo ovoide, mancha ocular alargada y escasamente visible; Estadio III (E-III): huevo ovoide, ojos visibles bien desarrollados e intensamente pigmentados; abdomen libre.

Para calcular la pérdida del número de huevos entre el Estadio I y Estadio III se escogieron las hembras con tallas semejantes para evitar que las diferencias entre las tallas influyeran en este análisis. Se calculó el promedio y desviación estándar (DE) del número de huevos de cada estadio embrionario para estas hembras seleccionadas. Se calculó la diferencia en porcentaje entre cada uno de los estadios de desarrollo del huevo.

c. Tamaño del huevo:

Para determinar el tamaño del huevo se sacaron 10 huevos de la masa total, se determinó el estadio y se les midió el largo y ancho en un microscopio con micrómetro LEICA CME en el lente objetivo de 10 x. Para la medición del volumen se utilizó la fórmula propuesta por Corey y Reid (1991):

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

π : 3.14159; l: largo del huevo; a: ancho del huevo.

d. Esfuerzo reproductivo (ER):

Se define como la energía invertida en la producción de huevos (Hines 1991, López *et al* 1997, Hernáez 2001, Hernáez y Palma 2003). Se calculó el ER de las hembras con huevos en estadio I, utilizando la siguiente fórmula (Hines 1991, López *et al.* 1997):

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

e. Contenido de agua de la masa de huevos

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 estadio embrionario.

3.4. Estadísticas aplicadas a morfometría

Para determinar la relación entre el peso total (PT) y LT de machos y hembras, se realizó una regresión de mejor ajuste y se aplicó una prueba ANCOVA por sexo, para determinar si existen diferencias entre las pendientes de las curvas de machos y hembras. Se utilizaron distribuciones de frecuencia para graficar las mediciones de tallas y pesos, para así comparar estas medidas en cada sexo.

Para la determinación del tipo de crecimiento, se realizó una correlación entre las variables peso contra LT y se escogió la curva de mayor ajuste desarrollada por la fórmula $y = ax^b$ para machos y hembras se analizó utilizando la variable PT medido contra la variable LT por sexo y se determinó este crecimiento mediante la regresión de los datos de ambas variables después de la transformación logarítmica en base 10 (Hartnoll 1978, 1982, Mantel y Dudgeon 2005).

Para determinar posibles diferencias entre LT y PT de machos y hembras se compararon las pendientes de las curvas de las regresiones de machos y hembras mediante un análisis de covarianza ANCOVA, utilizando la LT como covariable. La pendiente de la regresión (b) indica isometría ($b = 1$; la variable PT cambia a la misma proporción que LT), alometría positiva ($b > 1$; la variable PT cambia a una tasa mayor que la variable LT) o alometría negativa ($b < 1$; la variable PT cambia a una tasa menor que la variable LT) (Hartnoll 1978, 1982).

Las medidas AnP, AIP y AA se utilizaron para hacer una descripción morfométrica para machos y hembras de las especies de *Macrobrachium*. Para analizar la relación entre LA versus AA, LA versus AnP y LA versus AIP se realizaron regresiones lineales para cada 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.

3.5. Estadísticas aplicadas a reproducción

En cuanto a los datos de hembras ovígeras (fecundidad, esfuerzo reproductivo y pérdida de huevos) se utilizaron análisis de varianza (ANDEVA), para determinar si las diferencias entre los estadios de desarrollo del huevo fueron significativas.

Se aplicó un análisis morfométrico por sexo utilizando un análisis de covarianza (ANCOVA) para determinar la relación entre el largo total de la quela y la LT.

IV RESULTADOS

4.1. Trabajo de Campo

a) Otras especies capturadas y sus abundancias generales

Durante el periodo de estudio se capturaron un total de 2749 camarones, distribuidos taxonómicamente en dos familias, tres géneros y diez especies (Cuadro 1). La especie más frecuentemente capturada fue *M. hancocki* que se encontró típicamente en ambientes de quebrada con poco caudal y de agua de buena calidad. La segunda especie más frecuente fue *M. tenellum* encontrada principalmente en aguas de poca velocidad de corriente y en los estanques de cultivo del INCOPECA. Otra especie que fue abundante en sistemas acuáticos con poca velocidad de corriente es *M. panamense* que fue comúnmente encontrada en los estanques de cultivo. Los camarones de la Familia Atyidae fueron encontrados principalmente en quebradas con altas velocidades de corriente.

Cuadro. 1. Especies de camarones encontrados en los sitios de muestreo el Pacífico norte y sur de Costa Rica, 2007-2008.

Familia	Género	Especie	Número de individuos capturados	Hábitat donde se encontró	Máx. altitud (msnm) hasta donde se encontró la especie
Palaemonidae	<i>Macrobrachium</i>	<i>occidentale</i>	229	río y quebrada, en rápidos	215
	<i>Macrobrachium</i>	<i>diqueti</i>	292	río y quebrada, en aguas lentas	215
	<i>Macrobrachium</i>	<i>americanum</i>	308	río, quebrada, estanques de cultivo y humedal, en aguas lentas y rápidas	215
	<i>Macrobrachium</i>	<i>hancocki</i>	542	quebrada, en aguas lentas y rápidas	215
	<i>Macrobrachium</i>	<i>panamense</i>	240	río, estanques de cultivo y humedal, en aguas lentas	45
	<i>Macrobrachium</i>	<i>tenellum</i>	654	río, estanques de cultivo y humedal, en aguas lentas	45
Atyidae	<i>Atya</i>	<i>margaritacea</i>	206	quebrada, en aguas lentas y rápidas	215
	<i>Atya</i>	<i>innocens</i>	208	quebrada, en aguas lentas y rápidas	215
	<i>Atya</i>	<i>scabra</i>	4	quebrada, en aguas lentas y rápidas	215
	<i>Potimirim</i>	<i>glabra</i>	9	quebrada, en aguas lentas y rápidas	215

b) Variables físico química

Temperatura:

Las temperaturas varían entre 22.3 y 29.3 °C, según el sitio y la estación del año, encontrándose las más en diciembre 2007 y agosto 2008 en los tres sitios de muestreo, mientras que abril el mes con niveles más altos de temperatura. Quebrada Lajas fue el sitio que presentó temperaturas más bajas con un promedio de 23.9 °C, mientras que el Río Ora mostró las temperaturas más altas, con un promedio de 26.3 °C (Figura 3a).

Oxígeno disuelto:

El oxígeno disuelto en Quebrada Damas presento una disminución considerable para el mes de marzo 2008, llegando al valor medido más bajo en todos los meses de muestreo con tan solo 3.14 mg/L. Para Quebrada Lajas la medición más baja se presentó en el mes de abril 2008, mientras que Río Ora fue el sitio que presentó menor fluctuación de las mediciones de oxígeno disuelto, y el sitio con la medida más alta de oxígeno en abril 2008 y la más baja en diciembre 2007(Figura 3b).

Conductividad:

La conductividad oscila entre 159.8 y 322.0 $\mu\text{S}/\text{cm}$, mostrando un comportamiento similar en los tres sitios, con una drástica disminución entre los mese de abril y mayo. Los datos de conductividad más alto en Quebrada Lajas (322.0 $\mu\text{S}/\text{cm}$) y Quebrada Damas (306.0 $\mu\text{S}/\text{cm}$) se presentaron en el mes de abril 2008, en el Río Ora se presentó en el mes de diciembre y las mediciones más bajas encontradas se presentaron en los meses de mayo (159.0 $\mu\text{S}/\text{cm}$) y junio (162.0 $\mu\text{S}/\text{cm}$) para los tres sitios. (Figura 3c).

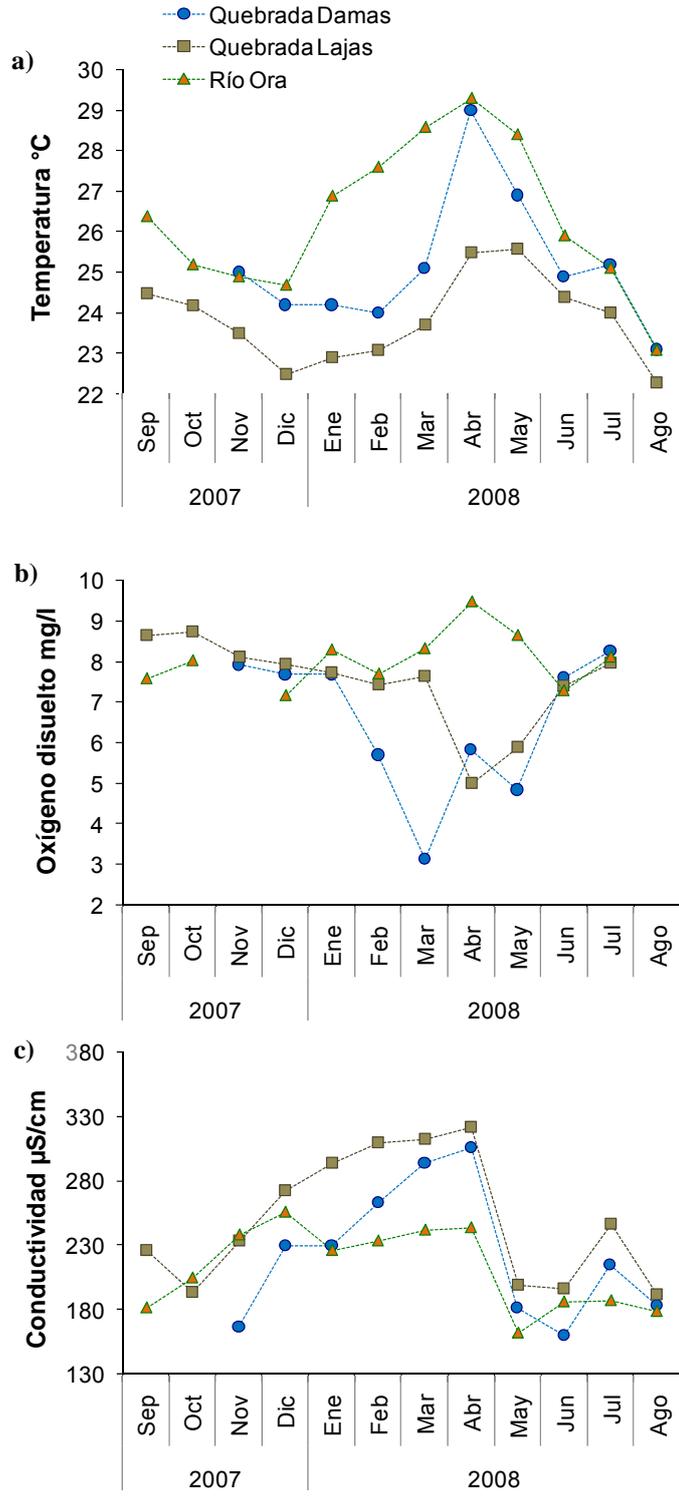


Figura 3. Variables físico-químicas medidas en la superficie del agua en los sitios de muestreo en el Pacífico norte durante el período de estudio 2007-2008. **a)** temperatura; **b)** Oxígeno disuelto; **c)** conductividad.

4.2 Morfometría

Se encontró una relación positiva de tipo potencial entre LT y PT para machos y hembras de las tres especies estudiadas. Los datos poseen una normalidad aceptable y existiendo diferencias significativas entre las pendientes de ambos sexos para *M. panamense* ($F= 6.5806$, $g.l= 1/236$, $p<0.001$), *M. americanum* ($F= 8.0301$, $g.l= 1/304$, $p<0.001$) y de *M. tenellum* ($F= 14.025$, $g.l= 1/636$, $p<0.001$), lo que indica que el PT de los machos aumentó proporcionalmente a una tasa mayor en proporción a la LT de las hembras (Figura 4). Los valores de la pendiente de regresión fueron mayores que, uno en machos y hembras (Ancova $p< 0.001$), lo que indica un crecimiento alométrico positivo, existiendo diferencias significativas entre las pendientes de ambos sexos.

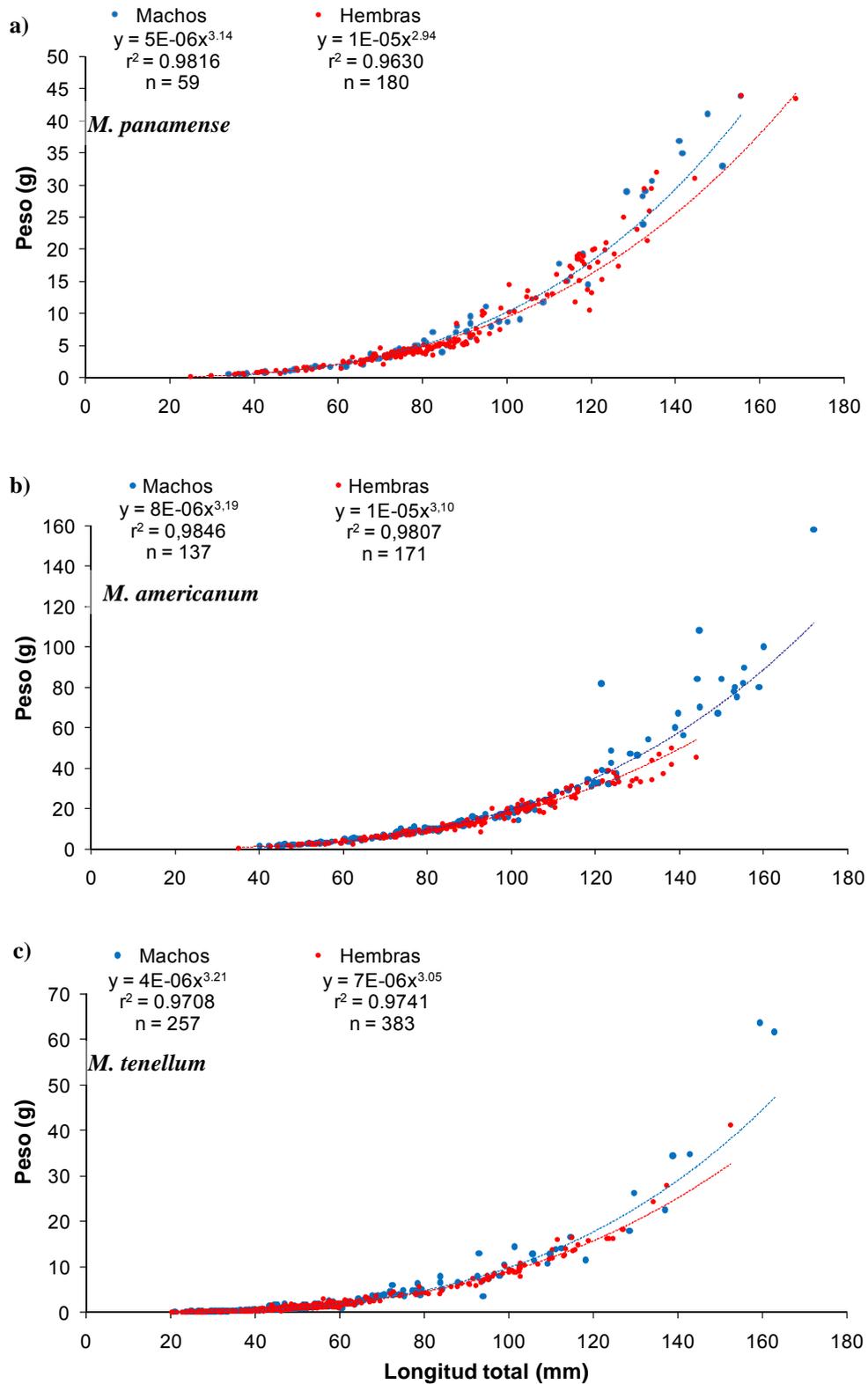


Figura 4. Relación entre la longitud total y el peso total de machos (azul) y hembras (rojo) de **a.** *Macrobrachium panamense*, **b.** *M. americanum*, **c.** *M. tenellum*., en Pacífico norte, durante el período de estudio 2007-2008.

Se observó diferencias significativas morfológicas entre los machos y las hembras en cuanto al ancho y alto de la pleura, y en el ancho de abdomen para *M. panamense*, *M. americanum* y *M. tenellum* (Figura 5- 7). Se encontró una relación lineal positiva en la longitud del abdomen entre: ancho del abdomen para machos y hembras de *M. panamense* ($F= 4.09$, $g.l= 1/217$, $p<0.001$), *M. americanum* ($F=18.83$, $g.l= 1/283$, $p<0.001$) y de *M. tenellum* ($F= 0.53$, $g.l= 1/278$, $p<0.001$) (Figura 5), el ancho de la pleura o segundo segmento abdominal para *M. panamense* ($F= 25.75$, $g.l= 1/217$, $p<0.001$), *M. americanum* ($F= 32.24$, $g.l= 1/283$, $p<0.001$) y de *M. tenellum* ($F= 8.45$, $g.l= 1/278$, $p<0.001$) (Figura 6) y el alto de la pleura de *M. panamense* ($F= 0.02$, $g.l= 1/217$, $p<0.001$), *M. americanum* ($F= 26.49$, $g.l= 1/283$, $p<0.001$) y de *M. tenellum* ($F= 3.09$, $g.l= 1/278$, $p<0.001$). (Figura 7). Estas medidas fueron mayores para las hembras aunque en individuos muy pequeños la diferencia no fue tan grande, pero a mayores tallas las diferencias se vuelven significativas.

Para el caso de la longitud de las quelas se encontró una relación lineal positiva con respecto a la LT tanto para machos como para hembras en todas las especies, existiendo diferencias significativas entre machos y hembras (*M. panamense* $F= 11.48$, $g.l= 1/106$, $p<0.001$; *M. americanum* $F=10.92$, $g.l= 1/253$, $p<0.001$; *M. tenellum* $F= 3.34$, $g.l= 1/55$, $p<0.07$). En el caso de las hembras se relacionó el crecimiento de las quelas con la LT, mientras que en los machos se encontraron individuos pequeños con quelas muy grandes (Figura 8).

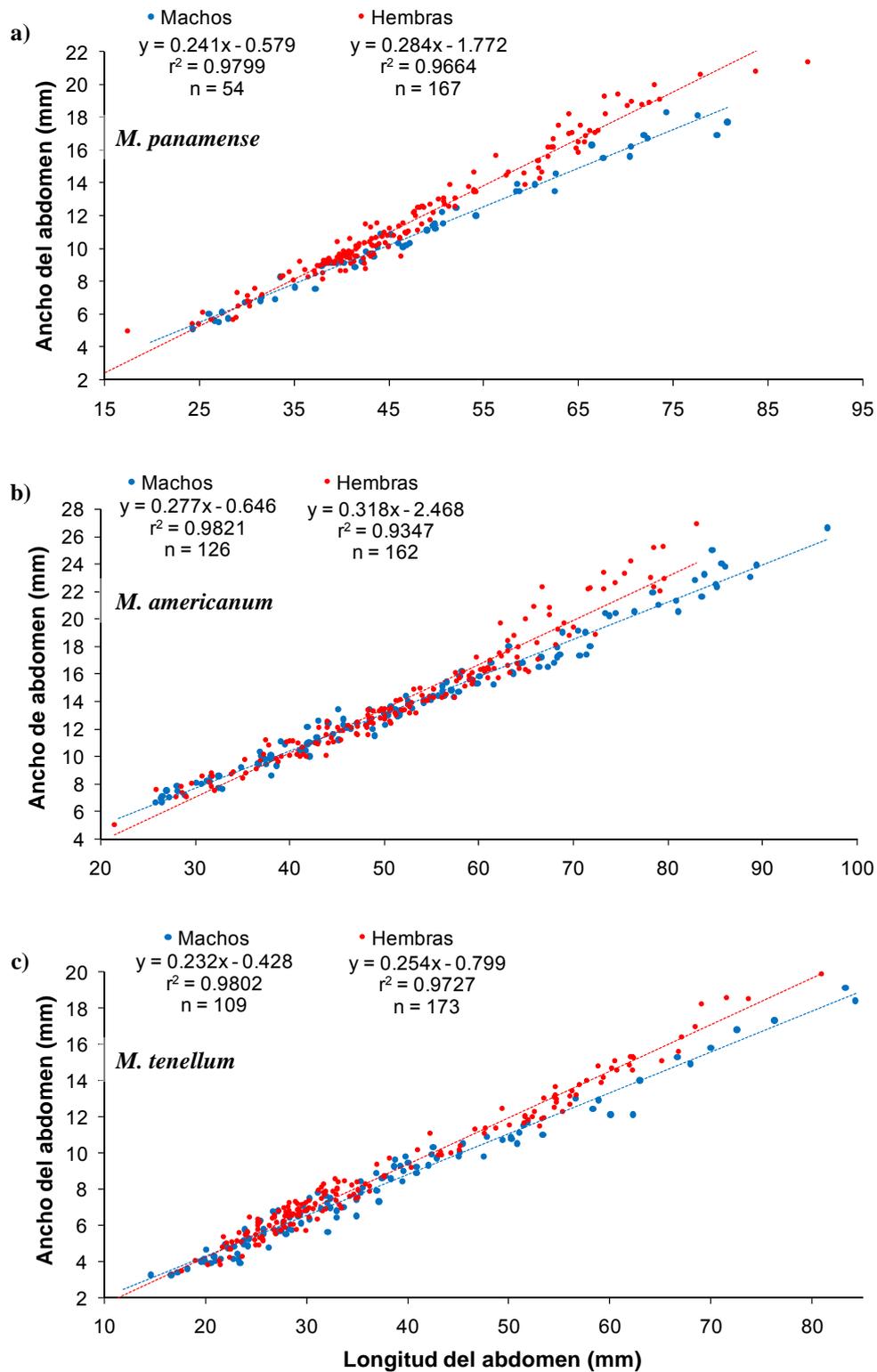


Figura 5. Relación entre la longitud abdomen y ancho de abdomen de machos (azul) y hembras (rojo) de **a.** *Macrobrachium panamense*, **b.** *M. americanum*, **c.** *M. tenellum*., en Pacífico Norte, durante el período de estudio 2007-2008.

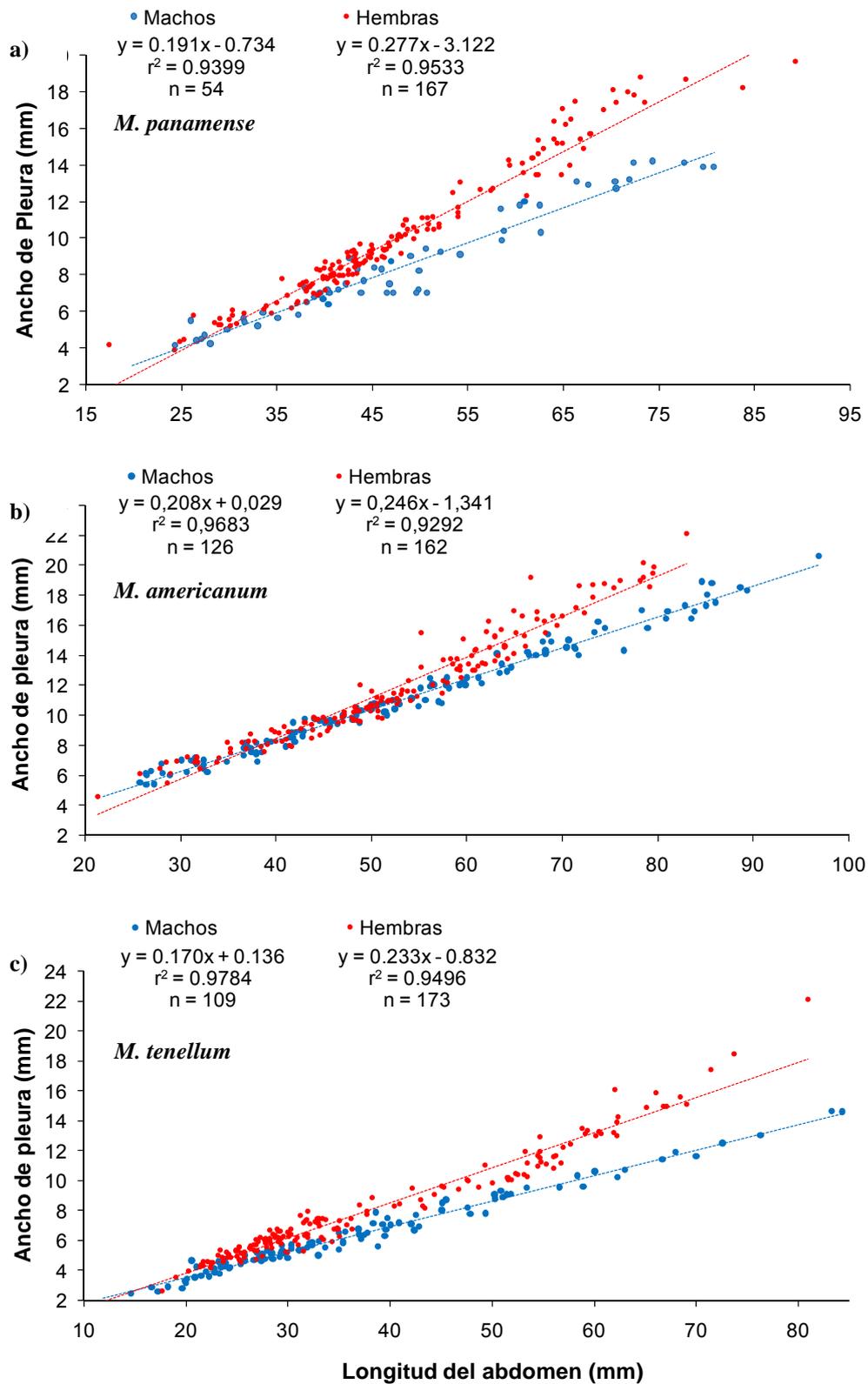


Figura 6. Relación entre la longitud abdomen y ancho de pleura de machos (azul) y hembras (rojo) de **a.** *Macrobrachium panamense*, **b.** *M. americanum*, **c.** *M. tenellum*., en Pacífico Norte, durante el período de estudio 2007-2008.

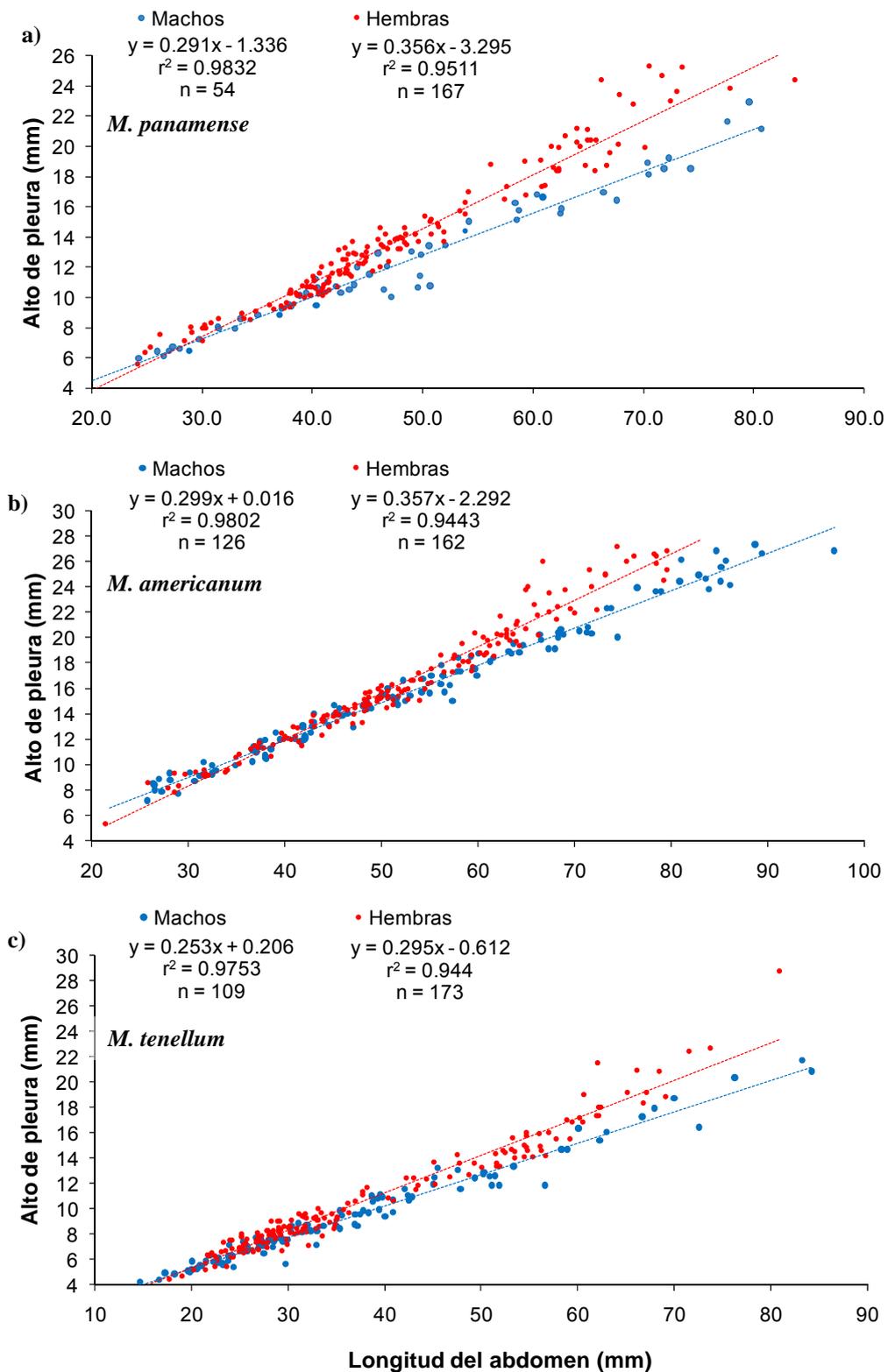


Figura 7. Relación entre la longitud abdomen y alto de pleura de machos (azul) y hembras (rojo) de **a.** *Macrobrachium panamense*, **b.** *M. americanum*, **c.** *M. tenellum*., en Pacífico Norte, durante el período de estudio 2007-200

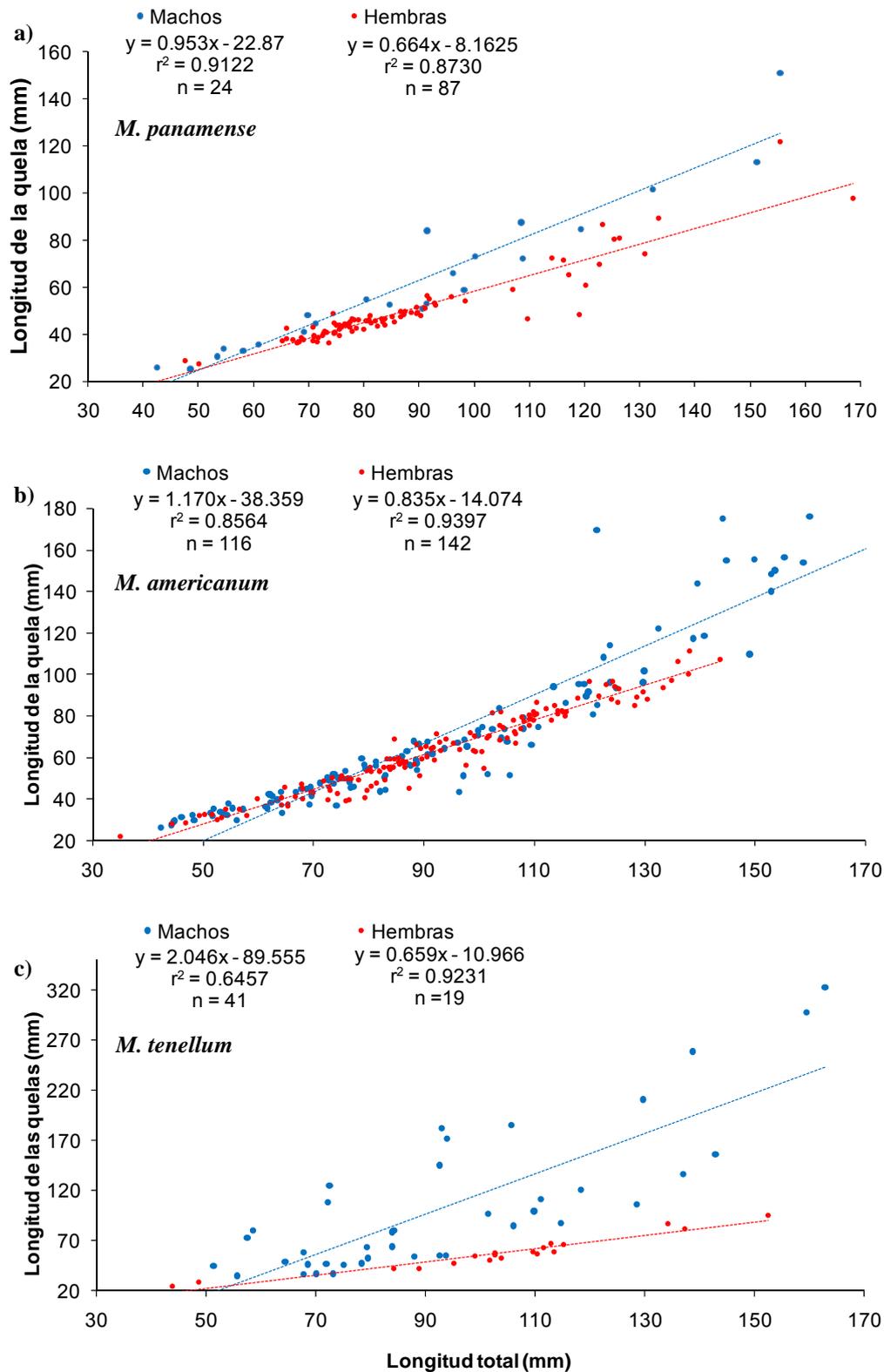


Figura 8. Relación entre la longitud de las quelas y longitud total de machos (azul) y hembras (rojo) de **a.** *Macrobrachium panamense*, **b.** *M. americanum*, **c.** *M. tenellum*., en Pacífico norte, durante el período de estudio 2007-2008.

Las tallas y pesos promedios más grandes registrados fueron para *M. americanum* tanto en machos como hembras. Sin embargo la hembra más grande encontrada fue de *M. panamense* y los más pequeños fueron los pertenecientes a *M. tenellum* (Cuadro 2). Las especies presentaron los siguientes rangos de tallas y pesos: para *M. americanum* de 35,02-171,90 mm de talla y de 0,50-158,00 g de peso, *M. panamense* de 25,00-168,66 mm talla y de 0,20-43,80 g de peso y para *M. tenellum* de 20,24-162,90 mm de talla y 0,06-63,60 g de peso (Cuadro 2).

Cuadro 2. Promedio, desviación estándar, máximos y mínimos para tallas y pesos de machos y hembras de las especies de *Macrobrachium* estudiadas.

	Especies					
	<i>M. panamense</i> (n = 240)		<i>M. americanum</i> (n = 308)		<i>M. tenellum</i> (n = 640)	
Longitud de total (mm)	Hembras	Machos	Hembras	Machos	Hembras	Machos
Promedio	84.14	86.51	89.46	91.36	56.29	54.44
D.E.	26.09	32.19	23.38	32.03	23.30	24.04
Máximo	168.66	155.50	143.80	171.90	152.38	162.90
Mínimo	25.00	34.10	35.02	40.10	20.24	21.07
Peso (g)						
Promedio	7.36	10.03	15.40	22.68	2.63	2.89
D.E.	7.69	11.43	11.01	26.99	4.35	7.01
Máximo	44.00	43.80	49.80	158.00	41.30	63.60
Mínimo	0.20	0.50	0.50	1.30	0.06	0.09

Para *M. panamense* la talla más frecuente encontrada para hembras fue entre 77.1 a 85.0 mm de LT (32.8%, n= 59), seguido de tallas entre los 85.1 a 100.0 mm y 115.1 a 130.0 mm de LT (16.1%, n= 29 y 13.3%, n=25). Fue más frecuente encontrar machos con tallas entre 70.1 a 85.0 mm y 85.1 a 100.0 mm de LT (18.3%, n=11). No se encontraron machos con tallas mayores a los 160.0 mm de LT (Figura 9a). Para las hembras de *M. americanum*, la talla más frecuente fue la que se encontraba entre 75.1 a 90.0 mm de LT (25.6%, n= 44) y en el caso de los machos fue entre 60.1 a 75.0 mm de LT (19.1%, n= 26). En el caso de esta especie las hembras no alcanzaron tallas superiores a 150.0 mm, mientras que los machos alcanzaron una talla máxima de 171.9 mm de LT (Figura 9b). La especie *M. tenellum* presentó una mayor frecuencia en tallas entre 40.1 a 55.0 mm tanto para machos como hembras (44.0%, n= 113 y 36.5%, n= 140, respectivamente) y en esta especie la talla máxima alcanzada fue de 162.9 mm LT, que corresponde a un macho (Figura 9c).

La distribución de frecuencias para los PT de machos y hembras de toda la población de *M. panamense* mostró que fueron más frecuentes los pesos entre 3.0 a 5.0 g para las hembras representando un 35% y para los machos fueron de 0.1 a 2.0 g para un 25%. En esta especie el peso máximo fue de 44 g, lo que correspondió a una hembra (Figura 10a). Para *M. americanum* el 70% de la población se encontró entre pesos de 5.0 a 30.0 g, alcanzando pesos máximos de 158 g en el caso de los machos y en el caso de las hembras 49.8 g (Figura 10b). En *M. tenellum* más del 58% de la población se encontró entre tallas de 0.2 a 1.0 g y las hembras alcanzaron un peso máximo de 41.3 g y los machos hasta 63.6 g (Figura 10c).

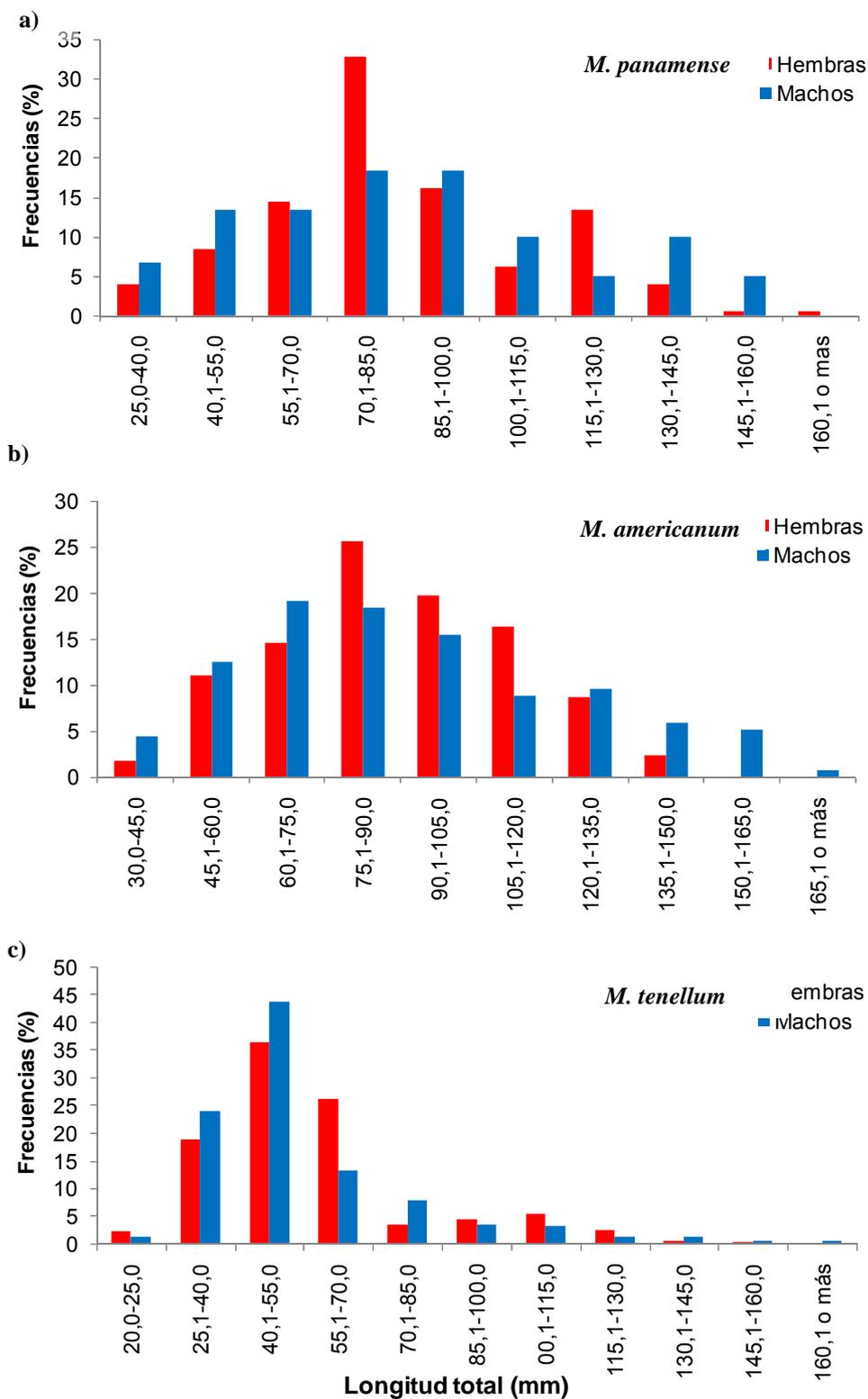


Figura 9. Distribución de frecuencias del longitud total por sexo para la población de a. *Macrobrachium panamense*, b. *M. americanum*, c. *M. tenellum*., en Pacífico norte, durante el período de estudio 2007-2008.

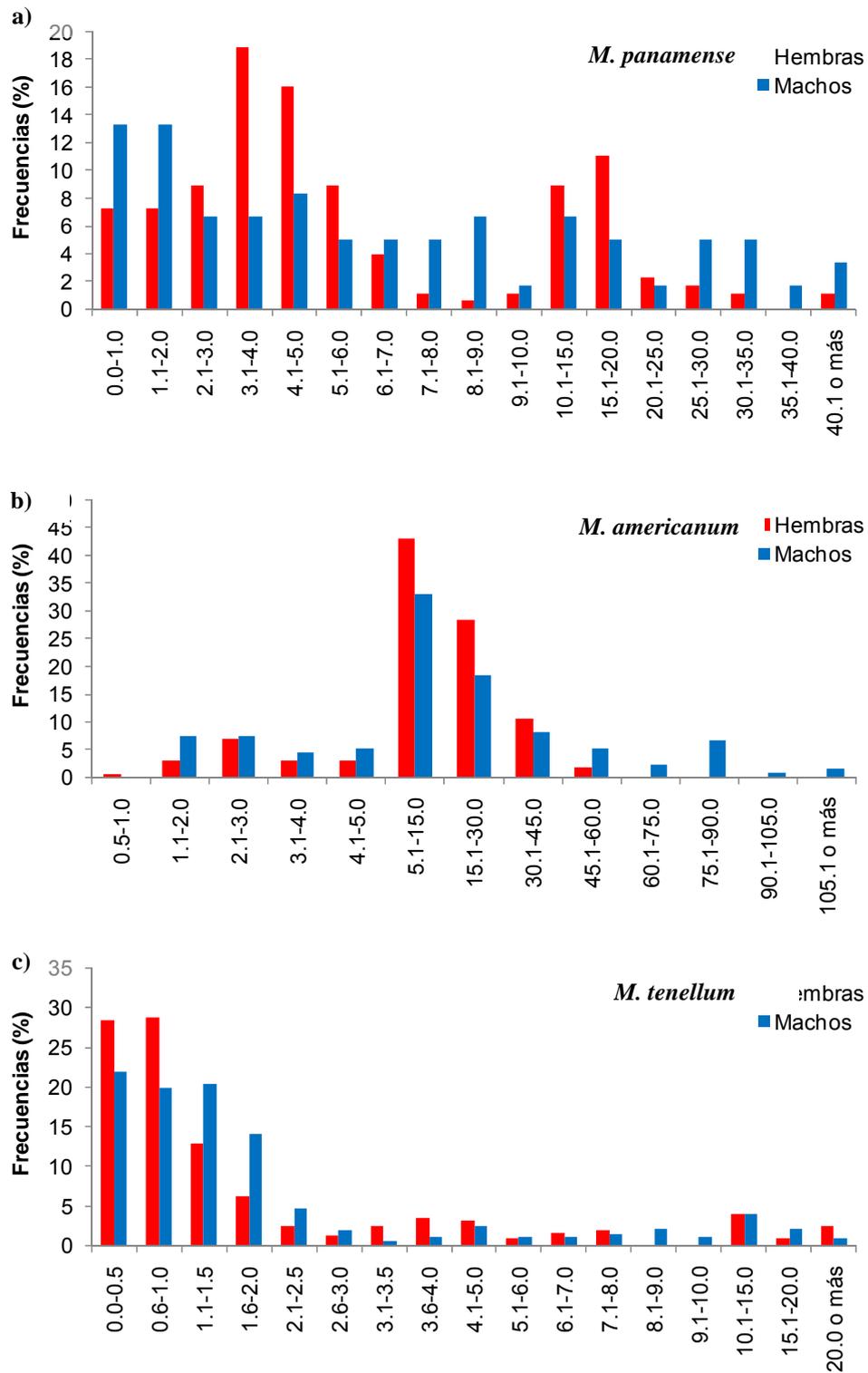


Figura 10. Distribución de frecuencias del peso total por sexo para la población de a. *Macrobrachium panamense*, b. *M. americanum*, c. *M. tenellum*., en Pacífico norte, durante el período de estudio 2007-2008.

4.3 Aspectos reproductivos:

El total de individuos capturados durante todo el período de estudio fue de 1126 para las tres especies en estudio, de los cuales siempre el mayor número perteneció a las hembras, ya que en promedio en los meses de muestreo obtuvieron los siguientes porcentajes para las hembras: *M. panamense* 78.5%, *M. americanum* un 50.4% y *M. tenellum* un 58.7%. Para la especie *M. panamense* no se encontraron individuos en los meses de octubre y noviembre y para los meses de febrero a mayo se encontraron solo 4 hembras en total. (Cuadro 3).

Cuadro 3. Número total de individuos (n), porcentaje de machos (♂) y hembras (♀); y proporción (Prop) sexual por mes de las tres especies de *Macrobrachium* muestreadas.

Mes	<i>M. panamense</i>				<i>M. americanum</i>				<i>M. tenellum</i>			
	n	% ♀	% ♂	Prop	n	% ♀	% ♂	Prop	n	% ♀	% ♂	Prop
sep-07	3	66.7	33.3	2.0:1*	7	42.9	57.1	0.75:1	83	50.6	49.4	1.02:1
oct-07	-	-	-	-	9	55.6	44.4	1.25:1	69	43.5	56.5	0.77:1
nov-07	-	-	-	-	16	43.8	56.3	0.78:1	45	75.6	24.4	3.09:1*
dic-07	1	0.0	100.0	-	24	37.5	62.5	0.60:1	46	60.9	39.1	1.55:1
ene-08	4	75.0	25.0	3.0:1*	29	51.7	48.3	1.07:1	55	54.5	45.5	1.20:1
feb-08	1	100.0	0.0	-	44	56.8	43.2	1.32:1	77	59.7	40.3	1.48:1*
mar-08	1	100.0	0.0	-	45	66.7	33.3	2.00:1*	-	-	-	-
abr-08	2	100.0	0.0	-	41	61.0	39.0	1.56:1*	72	52.8	47.2	1.11:1
may-08	28	100.0	0.0	-	35	42.9	57.1	0.75:1	98	55.1	44.9	1.22:1
jun-08	41	87.8	12.2	7.2:1*	11	54.5	45.5	1.20:1	61	70.5	29.5	2.39:1*
jul-08	90	76.7	23.3	3.3:1*	17	52.9	47.1	1.13:1	58	63.8	36.2	1.19:1
ago-08	-	-	-	-	13	38.5	61.5	0.63:1	-	-	-	-

*La prueba de Chi-cuadrado, presentan diferencias significativas en la proporción entre machos y hembras,.

Para el caso de *M. tenellum* se encontraron hembras ovígeras casi todo el periodo de estudio con excepción de los meses de diciembre y agosto. Los picos reproductivos de *M. americanum* se localizan en el periodo que va desde mayo a noviembre, siendo julio el mes con mayor cantidad de hembras con huevos, mientras que de diciembre 2007 a abril 2008 no se encontraron hembras ovígeras en los puntos de muestreo. En el caso de *M. panamense* los meses de mayor abundancia de hembras ovígeras fue de abril a julio representando más de un 80% de todas las hembras encontradas (n =20) en los 12 meses de muestreo (Figura 11).

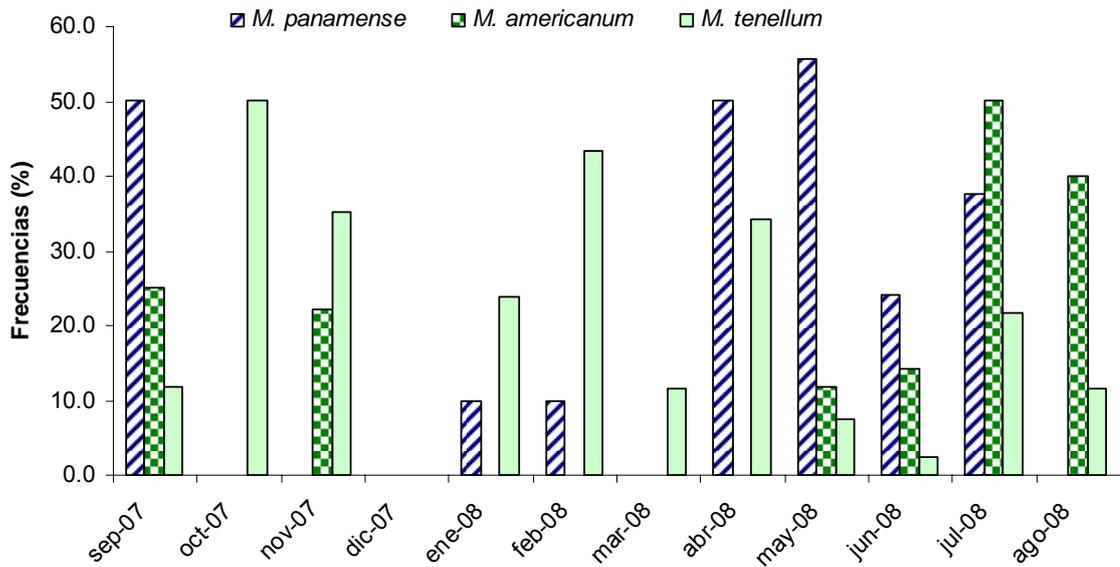


Figura 11. Proporción de hembras ovígeras como porcentaje del número de hembras totales capturadas para las especies *Macrobrachium panamense*, *M. americanum*, *M. tenellum*, en los puntos de muestreo, durante el periodo de estudio 2007-2008.

Considerando las tres especies estudiadas, *M. americanum* produjo la mayor cantidad de huevos (promedio: 76900; máximo: 124000), aunque con los huevos más pequeños (promedio: 0.039 mm³; Cuadro 4). Por otro lado, *M. panamense* portó en promedio la menor cantidad de huevos con un volumen más grande (0.083 mm³; Cuadro 4).

Cuadro 4. Rangos, desviación estándar (DE) y promedios de longitud, número de huevos y volumen del huevo de tres especies del género *Macrobrachium* encontradas en la zona de muestreo 2007-2008.

Especie	Longitud del caparazón (mm)		Número de huevos		Volumen del huevo (mm ³)	
	Rango	Prom ± DE	Rango	Prom ± DE	Rango	Prom ± DE
<i>M. panamense</i>	32.3-61.7	38.5 ± 8.9	2387-24433	9592 ± 6672	0.058-0.148	0.083 ± 0.023
<i>M. americanum</i>	33.9-60.8	34.1 ± 6.3	17942-124057	76900 ± 29815	0.030-0.054	0.039 ± 0.008
<i>M. tenellum</i>	31.4-72.9	32.0 ± 12.6	3310-38601	15315 ± 12225	0.043-0.188	0.072 ± 0.035

En todas las especies estudiadas aumentó la fecundidad con la LC, encontrándose una relación lineal positiva entre la longitud del caparazón y el número de huevos para las especies en estudio (Andeva p<0.001) (Figura 12).

El porcentaje del contenido de agua de los huevos al inicio de la incubación (Estadio I) fue muy similar en las tres especies y el promedio varió entre 65.2% (*M. tenellum*) y 67.4% (*M. panamense*). Posteriormente aumentó paulatinamente y en forma significativa (Andeva $p < 0.001$) el contenido de agua, alcanzando al final del desarrollo embrionario valores promedio entre 84.9% (*M. panamense*) y 85.5% en las otras dos especies (Cuadro 5). El aumento en el contenido de agua promedio entre el estadio I y III fue de un 17.5% en *M. panamense*, 18.3% en *M. americanum* y 20.3% en *M. tenellum*.

Cuadro 5. Promedio (\pm desviación estándar, DE), 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 las especies de *Macrobrachium*.

Especie	Estadio	Promedio \pm DE	Máximo	Mínimo
<i>M. panamense</i>	I	67.4 \pm 8.8	85.6	52.8
	II	76.5 \pm 5.8	84.0	72.9
	III	84.9 \pm 6.1	90.4	78.4
<i>M. americanum</i>	I	67.2 \pm 8.7	82.2	46.3
	III	85.5 \pm 4.9	90.6	77.5
<i>M. tenellum</i>	I	65.2 \pm 10.1	77.3	48.0
	II	76.4 \pm 2.2	78.3	74.0
	III	85.5 \pm 2.5	88.7	82.5

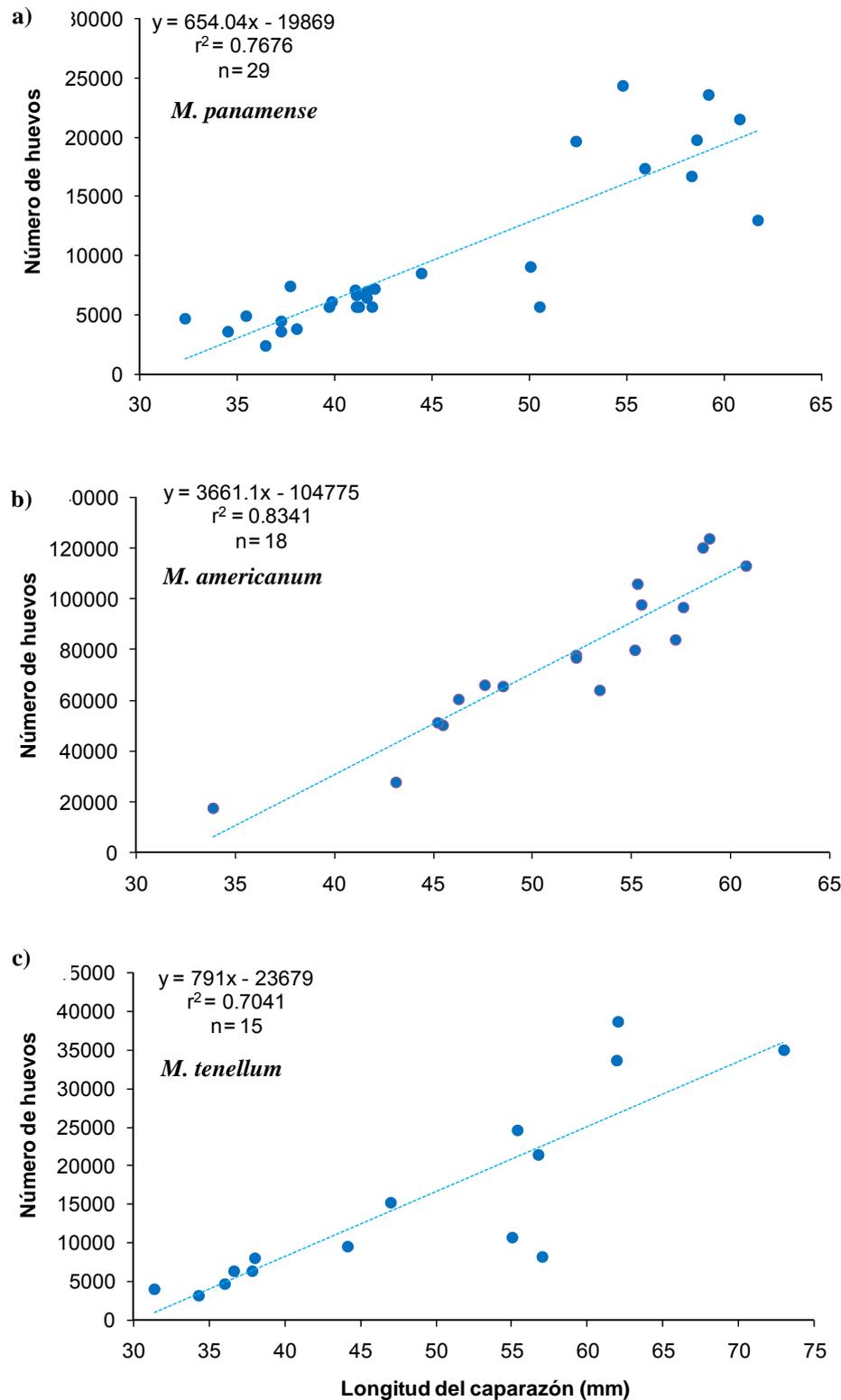


Figura 12. Relación entre la longitud del caparazón y el número de huevos para cada uno de los tres estadios de desarrollo, observado en hembras ovígeras de *Macrobrachium panamense*, *M. americanum*, *M. tenellum*.

Hubo diferencia significativa en el promedio del volumen de los huevos de las hembras ovígeras entre las especies y en todos los estadios de desarrollo del huevo (Andeva $p < 0.001$), observándose un aumento en el volumen del huevo desde el estadio I hasta el estadio III (Figura 13). Los huevos aumentaron durante la incubación su volumen en un 51 % en *M. panamense*, 15 % en *M. americanum* y 36% en *M. tenellum*.

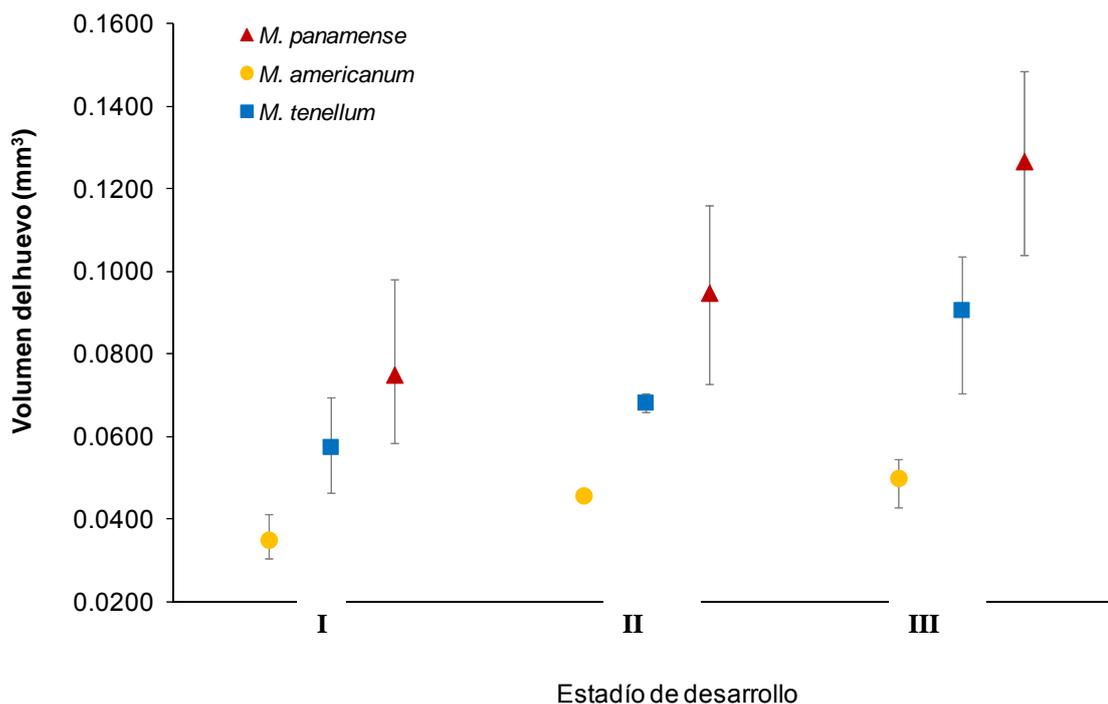


Figura 13. Valores promedio, máximos y mínimos del volumen del huevo de los tres estadio de desarrollo para cada una de las especies.

Se observó una relación lineal positiva entre el volumen del huevo y la longitud del cefalotórax de las hembras ovígeras de *M. panamense* ($t = 6.25$, $g.l = 1/1$, $p < 0.001$), *M. americanum* ($t = 6.41$, $g.l = 1/1$, $p < 0.001$) y *M. tenellum* ($t = 3.74$, $g.l = 1/2$, $p < 0.001$) (Figura 14).

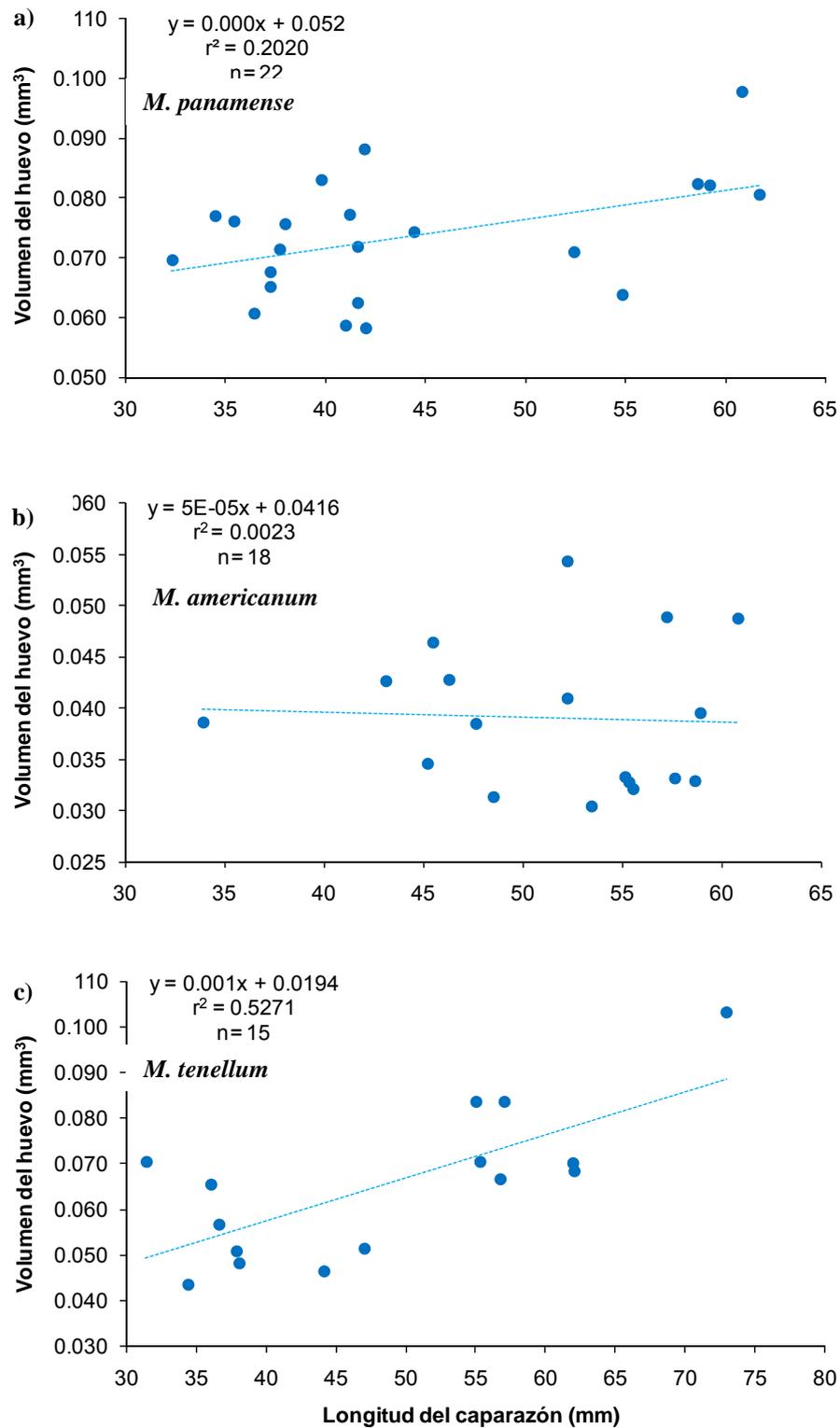


Figura 14. Relación entre la longitud del caparazón y el volumen del huevo para todos los estadios, observado en hembras ovigeras de a. *Macrobrachium panamense*, b. *M. americanum* y b. *M. tenellum*.

Se encontró una relación significativa lineal negativa entre la longitud del caparazón y el esfuerzo reproductivo (Andeva $p < 0.001$), para *M. panamense* lo que indica que hembras más pequeñas invierten más energía que las más grandes (Figura 15 a). Para *M. americanum* y *M. tenellum* no se encontró una relación significativa entre el esfuerzo reproductivo y la longitud del cefalotórax de las hembras ovígeras en las tres especies en estudio (Figura 15 b y c). Los promedios del esfuerzo reproductivo de las hembras ovígeras variaron entre 12.8% (*M. panamense*; rango 1.6 y 26.6%) y 18.5% (*M. tenellum*; rango: 3.1 y 49.4%). En *M. americanum* fue de 16.4%, fluctuando entre 5.0 y 27.7%.

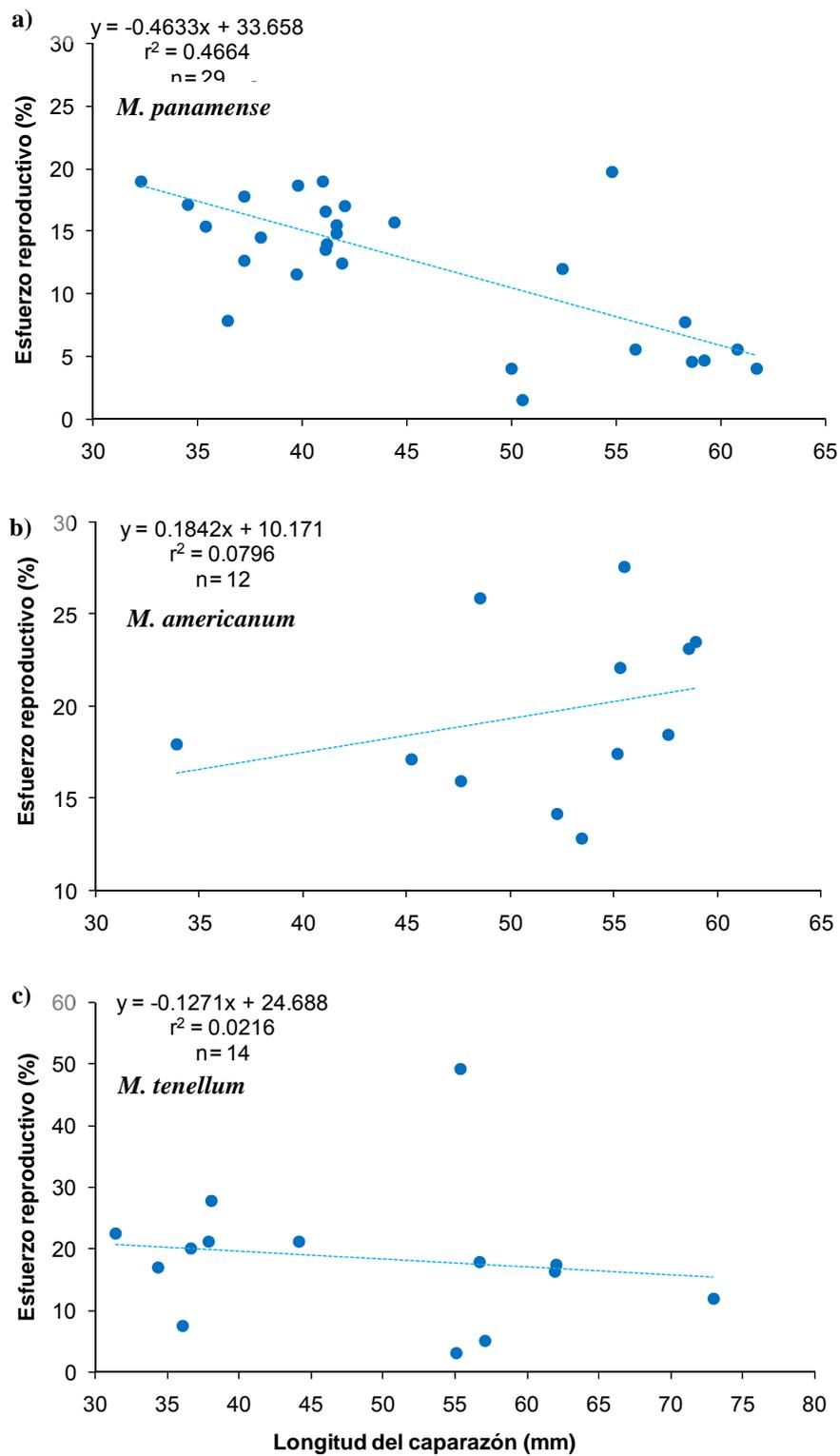


Figura 15. Relación entre la longitud del caparazón y el esfuerzo reproductivo, observado en hembras ovígeras de a. *Macrobrachium panamense*, b. *M. americanum* y b. *M. tenellum*.

V DISCUSIÓN

5.1. Trabajo de Campo

Diversidad de camarones de agua dulce

Para la vertiente Pacífica de Costa Rica se ha reportado un total de 18 especies de camarones de agua dulce (Holthuis 1952, Cedeño 1986, Lara 2009). En el presente estudio se capturaron seis especies del género *Macrobrachium* y cuatro de la familia Atyidae (Cuadro 1), lo que presenta un 55 % del total de las especies reportadas. Las especies *M. panamense* y *M. tenellum* que se encontraron en los estanques de cultivo de tilapia del INCOPECA, llegan de manera natural al sistema (no fueron sembradas), lo que indica su adaptabilidad a este tipo de ambientes lénticos. Otra especie que se encontró, pero en menor abundancia en los estanques de cultivo de tilapia fue *M. americanum*. La especie *M. tenellum* ha sido considerada como un buen candidato para ser cultivado, presentando características típicas de especies cultivadas, como el no presentar agresividad ni canibalismo, tolerante a un amplio y fluctuante ámbito de temperaturas, salinidades y concentraciones de oxígeno (Ponce-Palafox *et al.* 2002). Por lo anterior las especies que podrían ser utilizadas con mayor éxito en Costa Rica para posibles ensayos serían *M. panamense* y *M. tenellum*.

Los camarones *M. panamense* y *M. tenellum* se encontraron principalmente en las partes bajas de las cuencas (hasta los 45 msnm), aunque han sido encontradas hasta los 125 y 135 m.s.n.m respectivamente en la cuenca del río Grande de Térraba y principalmente en ambientes de poca velocidad de corriente y donde hay vegetación sumergida (Lara 2009). La especie gemela de *M. tenellum* (ver Holthuis 1952), *M. acanthurus* ha sido reportada únicamente para las partes bajas de la cuenca (Mejía-Ortíz 2001). En el presente estudio las especies *M. hancocki*, *M. americanum*, *M. digueti* y *M. occidentale* fueron encontrados hasta una altitud máxima de 415 m.s.n.m., indicando una mayor dependencia de ambientes con alta velocidad de corriente. Para el caso de la especie gemela de *M. occidentale* (*M. heterochirus*; ver Holthuis 1952) su

distribución en México ha sido documentada hasta una altitud de 1045 m.s.n.m (Mejía-Ortíz 2001).

Durante el estudio los camarones o burras representantes de la Familia Atyidae fueron encontrados principalmente en quebradas con buena calidad de agua y entre piedras sumergidas en las zonas de los rápidos. Estas observaciones coinciden con datos publicados por otros autores (Sánchez *et al.* 2008, Lara 2009) y sugieren que dichos camarones prefieren ambientes con altas concentraciones de oxígeno disuelto (Hobbs y Harts 1982).

La técnica empleada para este estudio, que se basó principalmente en el uso de un equipo de electropesca, método de captura que es igualmente eficaz durante época seca y época lluviosa. De ahí que las abundancias encontradas de las diferentes especies de camarones de río durante este estudio tienen mayor validez que si se utilizan otros métodos como las atarrayas, cachadores y de manera manual levantando piedras, técnicas que dificultan las capturas durante las épocas de altos caudales (Fièvet *et al.* 1996).

Variables físico-químicas

Las variables físico-químicas (Figura 3) mostraron un comportamiento característico de la época seca (enero-abril) y de la época lluviosa (mayo-diciembre), patrón típico de la estacionalidad del Pacífico de Costa Rica (Manso *et al.* 2005). La época lluviosa se caracteriza por un crecimiento en el caudal de los ríos, provocando una disminución en la temperatura y conductividad, y un aumento en el oxígeno disuelto del agua y de la turbidez (Álvarez *et al.* 1996). De acuerdo a Umaña-Villalobos y Springer (2006), durante la época seca el caudal de los ríos baja considerablemente y en algunos casos llega a desaparecer; esto conlleva a un aumento en la temperatura, a una disminución en el oxígeno disuelto y a un aumento en la conductividad del agua. Este patrón fue encontrado en los sitios de muestreo de la cuenca del río Grande de Térraba, Pacífico sur de Costa Rica, donde el aumento en la conductividad del agua ocurre en la época

seca, provocado por la poca dilución de iones (Figura 3.c). Esto explicaría la disminución en la conductividad entre los meses de abril y mayo, ya que coincide con las primeras lluvias en esta zona.

Las poblaciones de camarones estudiadas mostraron cambios en la proporción sexual (Cuadro 3) y frecuencia de hembras ovígeras (Figura 11) de acuerdo a los períodos de época seca y lluviosa, que inciden directamente con las variables ambientales antes descritas. El número de individuos capturados también mostró una tendencia de cambio con respecto a las épocas lluviosa y seca (Cuadro 3). La especie *M. panamense* fue principalmente encontrada durante los muestreos en época lluviosa, como ha sido reportado para otras especies como *M. iheringi* (Fransozo *et al.* 2004), *M. amazonicum* (Collart y Moreira 1993). El camarón *M. americanum* fue mayormente capturado durante la época seca, lo que posiblemente está relacionado con el método de muestreo y a su talla Álvarez *et al.* (1996) y García-Guerrero y Apun (2008), mencionan que el tamaño grande de *M. americanum* facilita el encontrarlos y más aún durante caudales bajos en los ríos.

Aún se deben de realizar más estudios detallados con relación a los cambios poblacionales (abundancias, proporciones sexuales, reclutamiento y frecuencia de hembras ovígeras) y relacionarlos con factores como las variables químicas ambientales del agua como oxígeno disuelto, conductividad, nutrientes, DBO, DQO y pH y variables físicas como temperatura, sustratos, caudales, altitud entre otros; y así comprender más, bajo qué condiciones ambientales las poblaciones de los camarones dulceacuícolas como especies indicadoras de alteraciones en el hábitat dulceacuícola.

5.2 Morfometría

Para las tres especies de camarones estudiadas la relación entre el peso y la LT está descrita por una ecuación potencial positiva (Figura 4). Este resultado coincide con lo encontrado para *M. carcinus* por Lara (2006) y para *M. olfersi*, *M. carcinus* y *M.*

acanthurus por Anger y Moreira (1998). En las tres especies del presente estudio se encontraron diferencias en el crecimiento de hembras y machos, siendo estos últimos los que alcanzan mayor peso en proporción a la longitud. Esta relación entre ambas variables es de tipo alométrica positiva, patrón de crecimiento característico del género *Macrobrachium* (Anger y Moreira 1998, Mariappan y Balasundaram 2004, Mantelatto y Barbosa 2005). Dichas diferencias en el crecimiento entre sexos es explicado por el mayor desarrollo de las quelas (segundo par de pereiópodos) alcanzado en los machos (Figura 8), característica descrita para el género *Macrobrachium* (Holthuis 1952, Mossolin y Bueno 2003, Mariappan y Balasundaram 2004, Mantel y Dudgeon 2005, Hernández *et al.* 2007). Este mayor desarrollo de la quela en machos adultos es un característica adaptativa relacionada a nivel inter e intra-específica para la defensa, el combate, la alimentación y la reproducción, siendo en este último caso importante para la protección de la hembra durante el apareamiento (Mossolin y Bueno 2003, Mariappan y Balasundaram 2004).

Para las tres especies de camarones, *M. panamense*, *M. americanum* y *M. tenellum*, las características abdominales medidas fueron mayores en las hembras en proporción a la longitud abdominal (Figuras 5, 6 y 7). Esta tendencia en el desproporcionado desarrollo abdominal entre sexos ha sido descrita también para *M. rosenbergii* por Nagamine y Knight (1980), *M. tenellum* por Cabrera (1983), *M. carcinus* por Mago-Leccia (1995) y Lara (2006) y para *M. hainanense* por Mantel y Dudgeon (2005). Estas diferencias han sido utilizadas para diferenciar entre machos y hembras de manera rápida (Cabrera 1983), lo que a nivel de cultivos de camarones facilita el trabajo de campo y la extracción de hembras reproductivas (para *M. tenellum* y *M. americanum*: ver Ponce-Palafox *et al.* 2002).

El mayor desarrollo abdominal en las hembras de los camarones del género *Macrobrachium* es explicado adaptativamente como una ventaja reproductiva. Las hembras necesitan mayor espacio abdominal para portar sus huevos, siendo el tamaño del abdomen un limitante del número de huevos que pueden ser incubados para algunos

decápodos (Lardies y Wehrtmann 1996, Hernaéz y Palma 2003, Mossolin y Bueno 2003 y Mantel y Dudgeon 2005), al igual que para las tres especies estudiadas.

El camarón *M. americanum* fue la especie de mayor tamaño (Cuadro 2) en el presente estudio, al igual que en la cuenca del río Grande de Térraba (Lara 2009). Para ésta especie y para *M. tenellum* se encontró que los machos alcanzan mayor talla que las hembras. Esto es explicado por el mayor gasto energético que las hembras invierten durante el proceso reproductivo, limitando su crecimiento (Mossolin y Bueno 2003 y Fransozo *et al.* 2004).

El crecimiento alométrico descrito para la relación entre pesos y longitud total de las tres especies de camarones se debe principalmente al mayor desarrollo de las quelas en los machos, que llega a representar una gran parte del peso de los individuos, más que todo en los adultos (Mossolin y Bueno (2003).

5.3 Aspectos reproductivos

Para las tres especies estudiadas las hembras fueron más abundantes que los machos, la mayoría de los meses muestreados (Cuadro 3), relación que ha sido encontrada en otras especies como *M. carcinus* (Lara 2006), *M. tenellum* en México (Roman-Contreras 1991) y *M. americanum* (Álvarez *et al.* 1996). Fransozo *et al.* (2004) explican que este tipo de proporción sexual se relaciona a una reorganización poblacional y el reclutamiento en épocas reproductivas, favoreciendo el mayor éxito reproductivo y la incorporación de juveniles a la población (Mago-Leccia 1995).

Para *M. panamense* y *M. americanum* se observó una estacionalidad marcada en cuanto a la época reproductiva, encontrándose hembras ovígeras solamente en los meses de mayo a octubre (meses de la época lluvioso para el Pacífico de Costa Rica) (Figura 11). Esta estrategia es semejante a la mencionada por Álvarez *et al.* (1996) para *M. americanum* que se reproduce principalmente en época de lluvias. Este patrón es diferente al encontrado para camarones de la vertiente del Caribe-Atlántica como en *M.*

carcinus (Graziani *et al.* 1993, Lara 2006), *M. acanthurus* (Mejía.Ortíz *et al.* 2001) y *M. olfersi* (Mossolin y Bueno 2002); en dichas especies la reproducción se lleva a cabo durante todo el año. Otros autores mencionan que especies de camarones del Pacífico como *M. tenellum* se reproducen independientemente de la época, lo mismo ha sido reportado por Cabrera *et al.* (1979) y Ponce-Palafox *et al.* (2002). Esto demuestra la dependencia de estas especies a ambientes con altos caudales, relacionado con estrategias reproductivas como por ejemplo la liberación de las larvas.

Según Lara (2006) los camarones encontrados en el sistema del río San Carlos-río San Juan se reproducen en agua dulce, eclosionando las larvas a lo largo de la cuenca y viajando hasta el sistema estuarino, que es donde la mayoría de especies de éste género llevan a cabo su desarrollo larval (Holthuis 1952, Gamba 1982, Pereira y García 1995). Esto apoyado con lo mencionado por otros autores como Anger y Moreira (1998) y Fièvet *et al.* (2001) afirma que *Macrobrachium* utiliza la estrategia de “transporte de las larvas por las corrientes del río”. De ahí la necesidad de las especies que habitan en la vertiente del Pacífico de reproducirse principalmente durante el periodo de lluvias, que es cuando los río presentan mayor caudal, favoreciendo este transporte de las larvas hasta su sitio donde pueden desarrollarse con mayor éxito. Esto es posible debido a que las larvas pueden sobrevivir en agua dulce por un máximo de una semana, pero son incapaces de desarrollarse más allá de la primera zoea (Choudhury 1971)

Esta diferencia en los períodos reproductivos entre las especies gemelas (Holthuis 1952) *M. carcinus* (estudio realizado en el Caribe de Costa Rica por Lara 2006) y *M. americanum* (presente estudio), puede deberse a la diferencia en la estacionalidad de lluvias entre ambas vertientes, siendo en la vertiente del Pacífico (*M. americanum*) donde están marcados ambos períodos (seco y lluvioso).

De las tres especies estudiadas, *M. americanum* fue la que presentó mayor fecundidad (Cuadro 4), esto debido a que es la especie que alcanza mayor tamaño y produce huevos de menor tamaño en comparación con *M. panamense* y *M. tenellum* (Figura 13). En *M.*

americanum se encontró una fecundidad máxima de 124000 huevos por hembra, número mayor al reportado por Mónaco (1975) y menor al registrado por Arana (1974). Para el camarón *M. tenellum* se encontró una fecundidad de 38500, mucho mayor que la reportada por otros autores (Román-Contreras 1979, Guzmán *et al.* 1982, Graziani *et al.* 1993 y García-Ulloa *et al.* 1996). En Costa Rica se ha reportado únicamente para *M. carcinus* una fecundidad entre 14420 y 242437 huevos, encontrándose esta alta fecundidad en hembras de gran tamaño (Lara y Wehrtmann 2009) (Cuadro 6). Los resultados sobre la fecundidad de *M. panamense* son el primer registro sobre la biología reproductiva de dicha especie.

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

Especie	Promedio (Ámbito) de LT (mm)	Fecundidad Máximas	Referencia
<i>M. panamense</i>	84.1(25.0-168.7)	24433	Presente estudio
<i>M. tenellum</i>	56.0-101.0	10800	Román-Contreras (1979)
	72.1	4728	García-Ulloa <i>et al.</i> (1996)
	56.3(20.2-152.4)	38600	Presente estudio
<i>M. americanum</i>	-	80000	Mónaco (1975)
	118	57400-250000	Arana (1974)
	-	900000	Cabrera <i>et al.</i> (1979)
	89.5(35.0-143.8)	124057	Presente estudio
Otras especies del Caribe			
<i>M. carcinus</i>	161.2(120.0-190.0)	242437	Lara y Wehrtmann (2009)
<i>M. amazonicum</i>	50.0-100.0	2193	Da Silva <i>et al.</i> (2004)
<i>M. acanthurus</i>	71.1 (42.0-110.4)	5568	Mejía-Ortíz <i>et al.</i> (2001)
<i>M. heterochirus</i>	71.8 (51.7-153.1)	28512	Mejía-Ortíz <i>et al.</i> (2001)

La relación lineal positiva encontrada entre la longitud del caparazón y la cantidad de huevos (Figura 13) es un patrón descrito también para *M. heterochirus* (Ching y Velez 1985), *M. acanthurus* (Cotroni *et al.* 1989) y *M. carcinus* (Lara y Wehrtmann 2009). La fecundidad es un aspecto reproductivo que depende, entre otros aspectos, del tamaño de las hembras, debido que el espacio físico abdominal disponible para portar los huevos es un factor limitante (Graziani *et al.* 1993, Lardies y Wehrtmann 1997, Wehrtmann y Lardies 1999, Oh *et al.* 2002, Nazari *et al.* 2003, Sánchez *et al.* 2008, Lara y Wehrtmann 2009).

Entre las tres especies estudiadas, *M. panamense* mostró tener huevos de mayor tamaño, seguido de *M. tenellum* y *M. americanum* (Figura 14), lo que podría indicar diferencias entre las estrategias reproductivas de estas especies estudiadas. El tamaño del huevo reducido se presentó en *M. americanum* (Figura 14), aún más pequeño que el reportado para su especie gemela (Holthuis 1952) del lado de la vertiente del Caribe *M. carcinus* (Lara y Wehrtmann 2009), se puede asociar a lo explicado por Nazari *et al.* (2003). Dichos autores mencionan que esta característica es una estrategia reproductiva que permite llevar una mayor cantidad de huevos, favoreciendo una alta fecundidad y por ende el reclutamiento. En los camarones del género *Macrobrachium* se ha reportado una pérdida de huevos entre un 5 y 30 %, durante su desarrollo embrionario (Anger y Moreira 1998, Nazari *et al.* 2003, Phone *et al.* 2005, Lara 2006), lo que explica que algunas especies como *M. americanum* presenten huevos pequeños para tener una mayor fecundidad.

Para *M. panamense* y *M. tenellum* el gran volumen encontrado en comparación con otras especies del mismo género (Cuadro 7) se podría asociar al grado de adaptación al medio dulceacuícola y el tipo de desarrollo larval (Odinetz-Collart y Rabelo 1996), esta relación de huevos más grandes menos dependencia de agua salobre fue estudiada por Mashiko (1990), quien observó en *M. nipponense*, que huevos de individuos encontrados cerca del estuarios tuvieron un volumen menor que aquellos que se encontraban en ríos o lagos. En el caso de *M. panamense* sería importante realizar estudios a nivel de desarrollo larval que permitan conocer su grado de adaptación a agua dulce.

El aumento en el contenido de agua entre un 65 a un 86% es semejante al presentado para *M. carcinus* en el Caribe de Costa Rica (Lara y Wehrtmann 2009). Valores similares han sido reportadas para especies como *Austropandalus grayi* (Lardies y Wehrtmann 1999) y porcelánidos en Chile por Hernáez y Palma (2003). Según varios autores (López *et al.* 1997, Hernáez y Palma 2003, Müller *et al.* 2004), el aumento en la cantidad de agua por parte del huevo se asocia al requerimiento durante el crecimiento del embrión.

Para las hembras de las especies *M. americanum* y *M. tenellum* no se observó una tendencia significativa en el esfuerzo reproductivo a medida que las hembras aumentan de tamaño. Estos resultados han sido obtenidos para otras especies de *Macrobrachium* (Mantel y Dudgeon 2005 y Lara y Wehrtmann 2009). Estos rangos de esfuerzo reproductivo han sido reportados para otros decápodos como pandálidos (Wehrtmann y Lardies 1999) y porcelánidos (Hernández y Palma 2003). Lo que podría indicar que este esfuerzo reproductivo que realizan las hembras es semejante en especies de agua dulce con especies marinas. En *M. panamense* se pudo determinar una relación significativa entre la longitud y el esfuerzo reproductivo, siendo las hembras pequeñas las que invierten más energía y conforme crecen el esfuerzo reproductivo disminuye, esto se podría relacionar con que las hembras más grandes invierten más energía en crecer que en la reproducción (Rodríguez et al. 1993). Sin embargo sería importante realizar más estudios que respalden esta información y tratar de determinar la eficacia de este tipo de estrategias adoptadas por camarones de agua dulce y relacionarlas con la historia de vida de estos organismos.

VI CONCLUSIÓN GENERAL

Este trabajo sirve de antesala para el conocimiento de la biología de camarones de agua dulce y la posible utilización de especies como *M. tenellum* y *M. panamense* en sistemas de cultivo, ya que estas especies cuentan con un número importante de huevos, el volumen de los huevos podría indicar una menor dependencia a sistemas estuarinos, lo que facilitaría su manejo en el laboratorio, son especies que muestran una buena adaptación a estanques de cultivo y además no presentan tanta agresividad, lo que los hace buenos candidatos para realizar estudios sobre: desarrollo embrionario y desarrollo larval de las especies con potencial en la acuicultura, así poder describir la embriogénesis, periodo de desarrollo, aumento del tamaño del huevo, consumo de vitelo y aparición de estructuras del embrión, datos importantes para futuros manejos en el laboratorio y la explotación comercial de post-larvas.

Al igual que describir el desarrollo larval, ensayos de producción de post-larvas, ensayos de desarrollo de post-larvas a nivel de cultivo y potenciar la especie más acta para este tipo de ensayos.

De ahí la importancia de este tipo de trabajos que nos ayudan a esclarecer dudas de los recursos que tenemos en Costa Rica y que muchas veces no son aprovechados.

Cuadro 7. Comparación de las tallas y tamaños de los huevos (volumen o diámetro mayor) de especies de *Macrobrachium*.

Especie	Promedio (Ámbito) de LT (mm)	Volumen (mm ³)	Promedio (ámbito) del diámetro mayor del huevo (mm)	Referencia
<i>M. panamense</i>	84.1(25.0-168.7)	Est. I= 0.0749/ Est. III= 0.1267	0.6015	Presente estudio
<i>M. tenellum</i>	-	0.058	0.576	García-Ulloa <i>et al.</i> (1996)
	28.0-130.0		0.55	Ponce-Palafox <i>et al.</i> (2002)
	56.3(20.2-152.4)	Est. I= 0.0573/ Est. III= 0.0904	0.5661	Presente estudio
<i>M. americanum</i>	89.5(35.0-143.8)	Est. I= 0.0349/ Est. III= 0.0499		Presente estudio
Otras especies del caribe				
<i>M. carcinus</i>	161.2 (120.0-190.0)	Est. I= 0.065/ Est. III= 0.088	0.565 (0.485-0.684)	Lara y Wehrtmann (2009)
<i>M. amazonicum</i>	-	Est. I= 0.121/ Est. III= 0.327		Odinetz-Collart y Rabelo (1996)
	60.2	Est. I= 0.1885	0.825	Presente estudio
<i>M. acanthurus</i>	(10.7-53.5)		0.730	Anger y Moreira (1998)
<i>M. olfersi</i>	46.8 (33.2-64.0)	(0.035-0.056)		Nazari <i>et al.</i> (2003)
<i>M. heterochirus</i>	71.8 (51.7-153.1)		0.601 (0.450-0.730)	Mejía-Ortíz <i>et al.</i> (2001)
<i>M. nipponense</i>	-	0.05		Mashiko (1990)
	-	0.07		Mashiko (1990)
	-	0.11		Mashiko (1990)

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 e Y. López. 1996. Morfometría, época reproductiva y talla comercial de *Macrobrachium americanum* (Crustacea: Palaemonidae) en Guanacaste, Costa Rica. Rev. Biol. Trop. 44: 127-132.
- Anger, K. y G. S. Moreira. 1998. Morphometric and reproductive traits of tropical caridean shrimps. J. Crust. Biol. 18: 823-838.
- Arana, M. F. 1974. Experiencias sobre el cultivo del langostino *Macrobrachium americanum* Bate en el noroeste de México. VI. Actas del Simposio de Montevideo, La Acuicultura en America Latina. FAO Informes de Pesca, 159: 139-147.
- 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.
- Brusca, R. C. y G. J. Brusca. 1990. *Invertebrates*. Sinauer Associates, Sunderland Massachusetts. 923p.
- 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.
- Cabrera, J.; Chávez, C. y Martínez, C. 1979. Fecundidad y cultivo de *Macrobrachium tenellum* (Smith) en el laboratorio. An. Inst. Biól.-Universidad Nacional Autónoma de México, México. 50:127-152.
- Cabrera, P. J. 1983. Carácter práctico para la diferenciación de sexos en *Macrobrachium tenellum* (Crustacea: Decapoda: Natantia). Rev. Biol. Trop. 31: 159-160.
- 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 the palaemonid shrimp *Macrobrachium acanthurus* (Wiegmann, 1836), reared in the laboratory. Crustaceana 18: 113-132.
- Choudhury, P. C. 1971. Laboratory rearing of larvae of the palaemonid shrimp *Macrobrachium acanthurus* (Wiegmann, 1836). Crustaceana 21: 112-126.

- Collart, O. O. y Moreira, L. C. 1993. Potencial pesquero de *Macrobrachium amazonicum* en la Amazonia Central (Ilha do Careiro): variación de la abundancia y del comportamiento. *Amazoniana*, 12:399-413.
- 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.
- 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.
- De Grave, S., Y. Cai y A. Anker. 2008. Global diversity of shrimps (Crustacea: Decapoda: Caridea) in freshwater. *Hydrobiologia* 595: 287-293.
- Díaz, F., E. Sierra, A. Re y L. Rodríguez. 2002. Behavioural thermoregulation and critical thermal limits of *Macrobrachium acanthurus* (Wiegmann). *J. Therm. Biol.* 27: 423-428.
- Dobkin, S. 1971. A contribution to the knowledge of the larval development of *Macrobrachium acanthurus* (Wiegmann, 1836) (Decapoda: Palaemonidae). *Crustaceana* 21: 294-306.
- Fièvet, E., L. Tito de Morais y A. Tito de Morais. 2001. Quantitative sampling of freshwater shrimps: comparison of two electrofishing procedures in a Caribbean stream. *Arch. Hydrobiol.* 138(2): 273-287.
- 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.
- García-Guerrero, M. y J. P. Apun. 2008. Density and shelter influence the adaptation of wild juvenile cauque prawns *Macrobrachium americanum* to culture conditions. *North. Amer. J. Aquac.* 70: 343-346.
- García-Ulloa, M., H. Rodríguez y T. Ogura. 1996. Calidad del huevecillo de dos especies de langostinos (Palaemonidae) del género *Macrobrachium* (*M. rosenbergii*, De Man 1879, y *M. tenellum*, Smith, 1871) variando la dieta de los reproductores índices morfométricos. *Rev. Inv. Dif. Cient.* 1-8.
- Gasca-Leyva J. F. E., C. A. Martínez-Palacios y L. G. Ross. 1991. The respiratory requirements of *Macrobrachium acanthurus* (Wiegmann) at different temperatures and salinities. *Aquaculture* 93: 191-197.
- 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.
- Guzmán, M; j. L, Rojas y L. D. González. 1982. Ciclo anual de maduración y reproducción del "chacal" *Macrobrachium tenellum* Smith y su relación con factores ambientales en las lagunas costeras de Mitla y Tres Palos, Guerrero,

- México (Decapoda, Palaemonidae). An. Inst. Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Nal. Auton. México 9(1): 67-80.
- 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.
- Hernández, P. 2001. Producción y rendimiento reproductivo en *Petrolisthes granulatus* (Decapoda, Anomura, Porcellanidae) en diferentes localidades del norte de Chile: una comparación latitudinal. Invest. Mar., Valparaíso 29 (1): 73-81.
- Hernández, 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(2): 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.
- Hernández, L., G. Murugan, G. Ruiz-Campos y A. Maeda-Martínez. 2007. Freshwater shrimp of the genus *Macrobrachium* (Decapoda: Palaemonidae) from the Baja California Peninsula, México. J. Crust. Biol. 27(2): 351-369.
- 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.
- Hobbs, H. H. 1991. A new Pseudothelphusidae crab from a cave in southern Costa Rica (Decapoda: Brachyura). Proc. Biol. Soc. Wash. 104 (2): 295-298.
- 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: 1-396.
- 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, R. 1985. Evaluación del crecimiento de *Macrobrachium rosenbergii* (Crustacea; Palaemonidae), alimentando con dos dietas suplementarias en la finca Acuicultura S.A. Guanacaste, Costa Rica. Tesis para optar por el grado de Licenciatura en Biología Marina. Escuela Ciencias Biológicas. Universidad Nacional. 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.
- Jalihai, 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.
- Lara, L. R. 2006. Morfometría y biología de *Macrobrachium carcinus* (Decapoda, Palaemonidae), Río San Carlos-Río San Juan, Costa Rica-Nicaragua. Tesis para

- optar por el grado de Licenciatura en Recursos Acuáticos. Escuela de Biología. Universidad de Costa Rica. 66 p.
- Lara, L. R. 2009. Camarones dulceacuícolas (Decapoda: Palaemonidae) de la cuenca del río Grande de Térraba Costa Rica. Instituto Costarricense de Electricidad. 39 p.
- Lara, L. R. e I. S. Wehrtmann. 2009. Reproductive biology of the freshwater shrimp *Macrobrachium carcinus* (L.) (Decapoda: Palaemonidae) from Costa Rica, Central America. *J. Crust. Biol.* 29(3): 343-349.
- Lardies, M. A. e I. S. Wehrtmann. 1997. 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.
- López, L., T. Jeri, C. González y S. Rodríguez. 1997. Fecundidad y esfuerzo reproductivo de *Petrolisthes granulatus* (Guérin, 1835) en Iquique, Chile (Decapoda, Anomura, Porcellanidae). *Invest. Mar., Valparaíso* 25: 159-165.
- 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.
- Mantelatto, F. L. M y L. R. Barbosa. 2005. Population structure and relative growth of freshwater prawn *Macrobrachium brasiliense* (Decapoda: Palaemonidae) from São Paulo State, Brazil. *Acta. Limnol. Bras.* 17(3): 245-255.
- Mariappan, P. y C. Balasundaram. 2004. Studies on the morphometry of *Macrobrachium nobilii* (Decapoda, Palaemonidae). *Braz. Arch. Biol. Tech.* 47: 441-449.
- Mashiko, K. 1990. Diversified egg and clutch sizes among local populations of the fresh-water prawn *Macrobrachium nipponense* (De Haan). *J. Crust. Biol.* 10(2): 306-314.
- Mejía-Ortiz, 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.
- Mónaco, G., 1975. Laboratory rearing of larvae of the palaemonid shrimp *Macrobrachium americanum* (Bate). *Aquaculture*, 6: 369-375.
- Manso, P., W. Stolz y Fallas, J. 2005. El régimen de precipitación en Costa Rica. *Ambientico*. 7-9.
- 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 pereopod in *Macrobrachium olfersi* (Wiegmann, 186) (Decapoda, Palaemonidae). *Crustaceana* 76(3): 363-376.
- Müller, Y. M. R y J. De Araújo. 1994. Dados biológicos de *Palaemonetes argentinus* (Decapoda, Palaemonidae) coletados no canal do Rio Ratoões – Florianópolis, SC. *Rev. Brasil. Biol.* 54(3): 443-449.
- 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. Brazil. 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. Comparisons of fecundity, egg size, and egg mass volume of freshwater prawns *Macrobrachium potiana* 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.
- Ojasti, J. 2001. Especies exóticas invasoras. Estrategia regional de biodiversidad para los países del trópico andino convenio de cooperación técnica no reembolsable ATN/JF-5887-RG CAN – BID Caracas – Venezuela.
- 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., 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 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.
- Ponce-Palafox, J., F. Arana-Magallón., H. Cabanillas y H. Esparza. 2002. Bases biológicas y técnicas para el cultivo de los camarones de agua dulce nativos del Pacífico Americano *Macrobrachium tenellum* (Smith, 1871) y *M. americanum* (Bate, 1968). *Civa* 2002: 534-546.
- Rathbun, M. 1985. Descriptions of two new species of freshwater crabs from Costa Rica. *Proc. U. S. Nat. Mus.* 18: 377-379.
- Rodríguez, G. 1982. Les crabes d' eau douce d' Amérique. Famille des Pseudothelphusidae. *Faune Tropicale* 22: 1-223.
- Rodríguez, G. 2000. Biodiversidad de los crustáceos dulceacuícolas del centro de Nuevo León y noroeste de Tamaulipas. Comisión nacional para el conocimiento y uso de la biodiversidad. Informe Universidad Nuevo León. 33 p.

- Rodríguez, G. 2001. New species and records of pseudothelphusid crabs (Crustacea: Brachyura) from Central America in the Museum of Natural History of Tulane University. *Proc. Biol. Soc. Wash.* 114 (2): 435-443.
- Rodríguez-Almaraz, G. A. 2002. Biodiversidad de crustáceos dulceacuícolas del centro de Nuevo León y Noroeste de Tamaulipas (R53. Río San Juan y Río Pesquería). Universidad Autónoma de Nuevo León. Informe Universidad Nuevo León. 54 p.
- Rodríguez-Almaraz, G. A. y R. Mendoza-Alfaro. 1999. Crustáceos nativos de agua dulce: conocimiento y utilización. 3a. Reunión Nacional de Redes de Acuicultura, Cuernavaca, Morelos. 3a. Reunión Nacional de Redes de Acuicultura, Cuernavaca, Morelos. Suárez-Morales. 56 p.
- Rodríguez, G e I. Hedström. 2000. The freshwater crabs of the Barbilla National Park, Costa Rica (Crustacea: Brachyura: Pseudothelphusidae), with notes on the evolution of structures for spermatophore retention. *Proc. Biol. Soc. Wash.* 113 (2): 420-425.
- Rodríguez, F., F. Barroso y M. Galindo. 1993. Estudio de biométrico y morfológico de los huevos de *Palaemonetes varzans* Leach de dos localidades del suroeste Español. *Limnética*, 9: 67-72.
- Roegge, M. A., W. P. Rutledge y W. C. Guest. 1977. Chemical control of *Zoothamnium* sp. on larval *Macrobrachium acanthurus*. *Aquaculture* 12: 137-140.
- Román-Contreras, R. 1979. Contribución al conocimiento de la biología y ecología de *Macrobrachium tenellum* (Smith) (Crustacea, Decapoda, Palaemonidae). *An. Inst. Cienc. Mar Limnol.* 6:137-160.
- Román-Contreras, R. 1991. Ecología de *Macrobrachium tenellum* (Decapoda: Palaemonidae) en la Laguna Coyuca, Guerrero, Pacífico de México. *An. Inst. Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Nal. Auton. México* 18(1): 109-121.
- Sánchez, J., R. Beltrán y J. P. Ramírez. 2008. Crecimiento y reproducción del camarón *Atya margaritacea* (Decapoda: Atyidae) en el Río Presidio, Sinaloa, México. *Rev. Biol. Trop.* Vol. 56 (2): 513-522.
- Smalley, A. 1964. The river crabs of Costa Rica, and the subfamilies of the Pseudothelphusidae. Department of Zoology, Tulane University, New Orleans, Louisiana. 12: 5-13.
- Umaña-Villalobos, G. y M. Springer. 2006. Variación ambiental en el río Grande de Térraba y algunos de sus afluentes, Pacífico sur de Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* Vol. 54 (Suppl. 1): 265-272.
- Valencia, D. y M. Campos. 2007. Freshwater prawns of the genus *Macrobrachium* Bate, 1868 (Crustacea: Decapoda: Palaemonidae) of Colombia. *Zootaxa* 1456: 1-44.
- Villalobos, C. 1974. *Ptychophallus costaricensis* a new freshwater crab from Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 21 (2): 197-203.
- Villalobos, C. y E. Burgos. 1975. *Potamocarcinus (Potamocarcinus) nicaraguensis* (Pseudothelphusidae: Crustacea) en Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 22 (2): 223-237.
- Wehrtmann, I. S. 1990. Distribution and reproduction of *Ambidexter panamense* and *Palaemonetes schmittii* in Pacific Costa Rica (Crustacea, Decapoda). *Rev. Biol. Trop.* 38(2A): 327-329.

- 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.
- Yeo, D., P. K. L, Ng., N, Cumberlidge, C. Magalhães., S. R. Daniels y M. R. Campos. 2008. Global diversity of crabs (Crustacea: Decapoda: Brachyura) in freshwater. *Hydrobiologia* 595: 275–286.