

## Comportamiento reproductivo y fertilidad de *Macrobrachium carcinus* (Decapoda: Palaemonidae) en Venezuela

César A. Graziani<sup>1</sup>, Kyung S. Chung<sup>2</sup> y Marcos De Donato<sup>1</sup>.

<sup>1</sup> Dpto. de Biología, Esc. de Ciencias, Univ. de Oriente, Cumaná, Venezuela.

<sup>2</sup> Dpto. de Biología Marina, Instituto Oceanográfico, Cumaná, Venezuela.

(Rec. 21-VIII-1991. Acep. 5-II-1993)

**Abstract:** The giant freshwater shrimp *Macrobrachium carcinus* is found in small and large rivers in Venezuela. In this study, six male and twenty two females, collected in the Manzanares River, Sucre State, were maintained during 14 months in the laboratory to observe moulting, copulation, spawning processes, incubation period, hatching larvae and numbers of zoea per female. Among 33 observations of female moulting of *M. carcinus* 60 % were prespawning moultings. The interspawning and incubation period were 42 days (average) and  $19 \pm 1$  days, respectively. Egg mass color changed from orange at the initial incubation period to drab-brown at the final stage. All hatching processes occurred during night, obtaining 27 000 zoea per female in specimens of 58.7 g average wet weight.

**Key words:** Reproduction, behavior, fertility, *Macrobrachium carcinus*.

Los camarones del género *Macrobrachium* pertenecen a la familia Palaemonidae y se encuentran representados por dieciséis especies que habitan en aguas dulces y salobres de América oriental (Choudhury 1970). Para Venezuela, Rodríguez (1980) cita nueve especies pertenecientes a este género y Pereira (1982) registra siete nuevas especies, para aumentar el número total a dieciseis. Holthuis y Rosa (1965) consideran a *M. amazonicum*, *M. acanthurus* y *M. carcinus* como las mejores para ser aprovechadas en cultivo; siendo esta última la que alcanza la mayor talla (Ingle y Eldred 1960, Choudhury 1970). Chace y Hobs (1969) señalan que machos de *M. carcinus* pueden alcanzar hasta 25 cm de longitud y 200 g de peso, medidas similares a las alcanzadas por *M. rosenbergii*, originario de Malasia, el cual ha sido estudiado y cultivado ampliamente. De hecho, está siendo cultivado comercialmente en países de Latinoamérica tales como Panamá, Colombia, Brasil y Venezuela (Graziani 1987).

En Venezuela, se han realizado estudios sobre la biología y ecología de algunas especies del género *Macrobrachium*: *M. amazonicum* (Novoa y Ramos 1978, Alfaro 1979, Vásquez 1980, Silva 1980, Rodríguez 1982), *M. carcinus*, *M. acanthurus* y *M. heterochirus* (Gamba 1981). Sin embargo, se conoce poco sobre el comportamiento reproductivo de *M. carcinus*. Hasta el presente sólo disponemos de los trabajos de Lewis, Ward & Mc Iver (1966) para *M. carcinus*, de Choudhury (1970) para *M. acanthurus* y de Ling (1969) para *M. rosenbergii*, Monaco (1975) para *M. americanum*, Ruello, et al. (1973) y Lee y Fielder (1982) para *M. australiense*.

La especie *M. carcinus* se encuentra desde Florida hasta Brasil meridional, incluyendo muchas islas del Caribe. En Venezuela, habita tanto en pequeños ríos litorales de aguas claras y corriente fuerte, como en ríos más caudalosos de aguas turbias y de corriente menos intensa. A pesar de ser muy cotizada por pescadores ar-

tesanales, se han realizado pocos estudios sobre esta especie.

En esta investigación se intenta contribuir al conocimiento de la conducta y algunos aspectos reproductivos del camarón de río *M. carcinus*, que por su tamaño, resulta atractivo para fines de cultivo.

## MATERIAL Y METODOS

Los ejemplares de *M. carcinus* utilizados para este trabajo, fueron capturados en el río Manzanares del Estado Sucre, Venezuela. Para ello, se emplearon los siguientes equipos o técnicas: (a) nasas cilíndricas con abertura de malla de 2 cm, colocadas al anochecer y recogidas al amanecer; (b) un chinchorro playero de 20 m de largo, 1.8 m de altura y 1 cm de abertura de malla, y (c) capturas manuales durante buceo en apnea. Se seleccionaron y separaron seis machos y veintidos hembras para ser utilizados como reproductores. Tanto los machos como las hembras se midieron (desde el extremo anterior del rostro hasta el final del telson), pesaron y distribuyeron a razón de cuatro hembras por acuario (180 l de capacidad). Estos estaban provistos de refugios artificiales, con el objeto de disminuir la agresión entre ellas. Los machos fueron colocados en acuarios individuales de 80 l de capacidad. Diariamente se renovó un 25 % del agua de cada acuario. La dieta consistió de un compuesto granulado comercial para camarones (Camaronarina 35 % de proteínas) y carne de tilapia (*Oreochromis mossambicus*), en proporción 1:1, equivalente al 5 % del peso húmedo total de los organismos y otorgada en dos raciones diarias.

Cuando ocurría la muda en una hembra, ésta era retirada e introducida en el acuario de un macho para que se llevase a cabo la cópula. Para evitar lesiones a la hembra recién mudada, en el caso de que no fuese una muda predesove, al macho se le ataron las quelas con un anillo elástico. Se mantuvo a la hembra en observación por unas 12 horas, lapso en el cual debe ocurrir el apareamiento y la puesta. En caso contrario la hembra era regresada a su acuario original. Después del desove, ella no era perturbada durante unas 24 horas para que la masa ovígera se adhiera bien a sus pleópodos, luego de lo cual se aislaba en un acuario de eclosión de 50 l. A éstas se le suministró la misma dieta y un 30 % del agua fue renovada diariamente.

Ocurrida la eclosión de los huevos, se extrajo a la hembra para ser pesada y medida nuevamente, luego de lo cual se le regresó a su acuario original con las demás. Seguidamente, se disminuyó el volumen de agua del acuario de eclosión y se tomaron alcuotas para proceder a determinar el número total de larvas nacidas.

## RESULTADOS

Los resultados de las capturas, mostraron la presencia de hembras ovígeras durante todo el período octubre-marzo. Así mismo, se obtuvieron hembras ovígeras en muestreos realizados en mayo y agosto.

La observación de veintidos procesos de apareamiento, indica que los machos sexualmente maduros están en capacidad de aparearse con las hembras permanentemente, mientras que las hembras maduras sólo pueden responder al acoplamiento poco tiempo después de haber mudado. Se observó que durante el proceso de muda o inmediatamente posterior a éste, la hembra es atacada frecuentemente por las otras, lo que puede ocasionarle lesiones graves e incluso la muerte. Se registraron 33 procesos de muda en las hembras, de los cuales 60.6 % fueron mudas predesove.

La determinación visual del estado de madurez sexual en hembras de *M. carcinus* no fue posible, debido a la coloración característica de su caparazón que impide la observación de la forma, tamaño y coloración de las gónadas. Por lo tanto las que mudaron se colocaron con los machos, quienes determinaron su disposición al apareamiento.

La cópula fue observada en 22 ocasiones. En cada una, cuando se introduce a la hembra en el acuario de un macho, la secuencia fue: (a) inmediatamente el macho se aproxima y comienzan la detección y reconocimiento antenular, (b) el macho entra en contacto directo con ella, que se muestra pasiva, y la toma entre sus fuertes segundos quelípedos (Fig. 1a), colocándola debajo de sí y limpiándole activamente los esternitos torácicos con los primeros quelípedos, (c) luego de unos 15 a 20 minutos, él la voltea con la ayuda de los pereiópodos, hasta poner en estrecho contacto sus regiones genitales (Fig. 1b), (d) él agita vigorosamente sus pleópodos y con una repentina vibración del cuerpo, los espermatóforos son expulsados en cuestión de segundos, adhiriéndose en una masa gelatinosa, a la región ventral de la hembra (Fig. 1d).

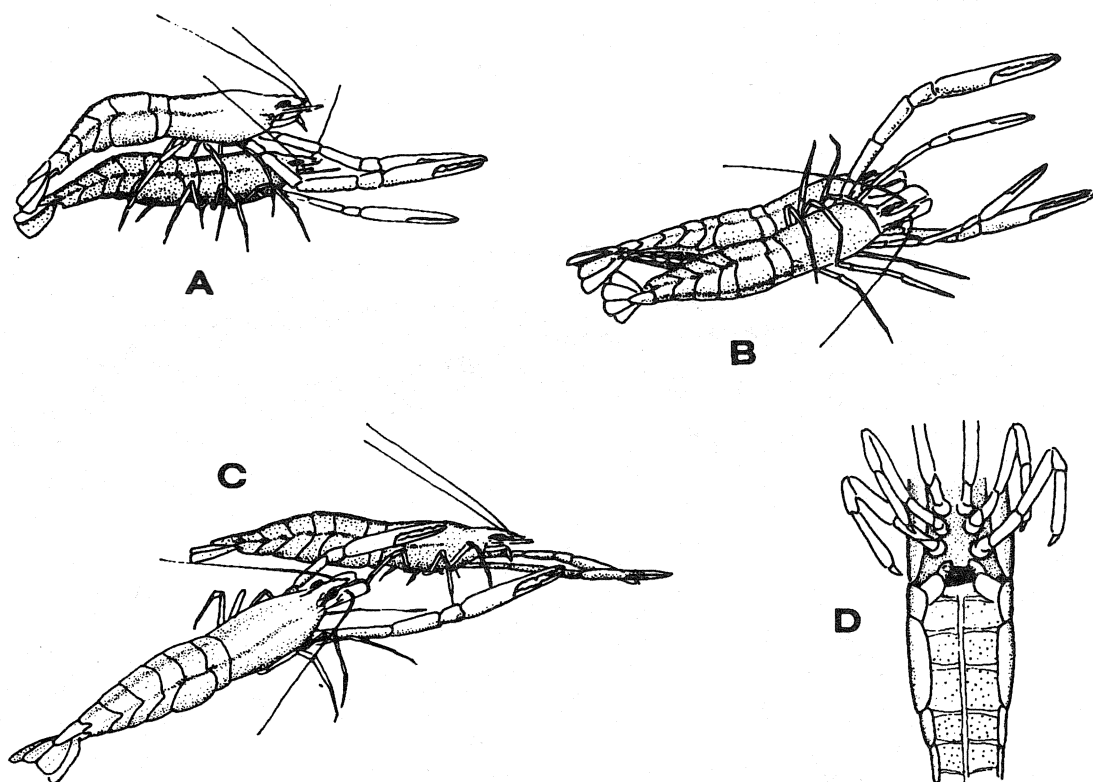


Fig. 1. Proceso de cópula en *Macrobrachium carcinus*. (A) Hembra debajo del macho, después de la muda, (B) cópula íntima con impregnación de espermatozoides, (C) alejamiento del macho, después de la cópula, (D) espermatozoides adheridos a los últimos estemitos torácicos.

Luego de completado el apareamiento, en el 90 % de las ocasiones, la hembra permaneció debajo del macho durante algún tiempo.

El proceso de desove dura alrededor de 25 minutos y ocurre entre una y doce horas después de haber finalizada la cópula. Durante la expulsión de los huevos la hembra dobla su abdomen hacia la región ventral del cefalotórax y extiende los pleópodos en lo que pareciera ser una postura para facilitar el paso y la adhesión de los huevos (Fig. 2). Al momento del desove los huevos son de color anaranjado intenso y ligeramente elípticos, con un diámetro promedio de  $0.66 \pm 0.05$  mm ( $N = 65$ ).

En un seguimiento llevado a cabo en dos hembras, durante cuatro desoves consecutivos, se determinó que el lapso entre puestas fue de 42 días promedio (oscilando entre 30 y 72 días), ocurriendo cuatro puestas en ambas hembras en períodos de 113 y 141 días respectivamente. En estas hembras, así como en las otras que desovaron en más de una ocasión, hubo una disminución en el número de

zoeas producidas con cada desove consecutivo (Fig. 3).

El período de incubación fue de 19 días promedio, manteniendo a la hembra a unos  $26 \pm 1^\circ\text{C}$ . Durante este tiempo la hembra utiliza constantemente las quelas del primer par de pereópodos para limpiar y remover de la masa ovígera cualquier partícula extraña. Para el cuarto día la masa ovígera adquiere una coloración menos intensa que al inicio (Cuadro 1). Para el décimo son de color crema-pardo, observándose puntos negruzcos correspondientes al ojo naupliano, y para finales del período de incubación (días 15-19) son de color pardo-marrón y los ojos se observan con mayor nitidez.

Todas las eclosiones ocurrieron en la noche y siempre fueron precedidas en la tarde por un aumento evidente de la frecuencia de vibración de los pleópodos. En los 22 desoves registrados (en hembras de 58.7 g y de 12.2 cm promedio) se obtuvo entre 7 000 y 54 000 larvas y se produjo un total de 594 000 zoeas, con un promedio de 27 000 zoeas/hembra/desove (Cuadro 2).

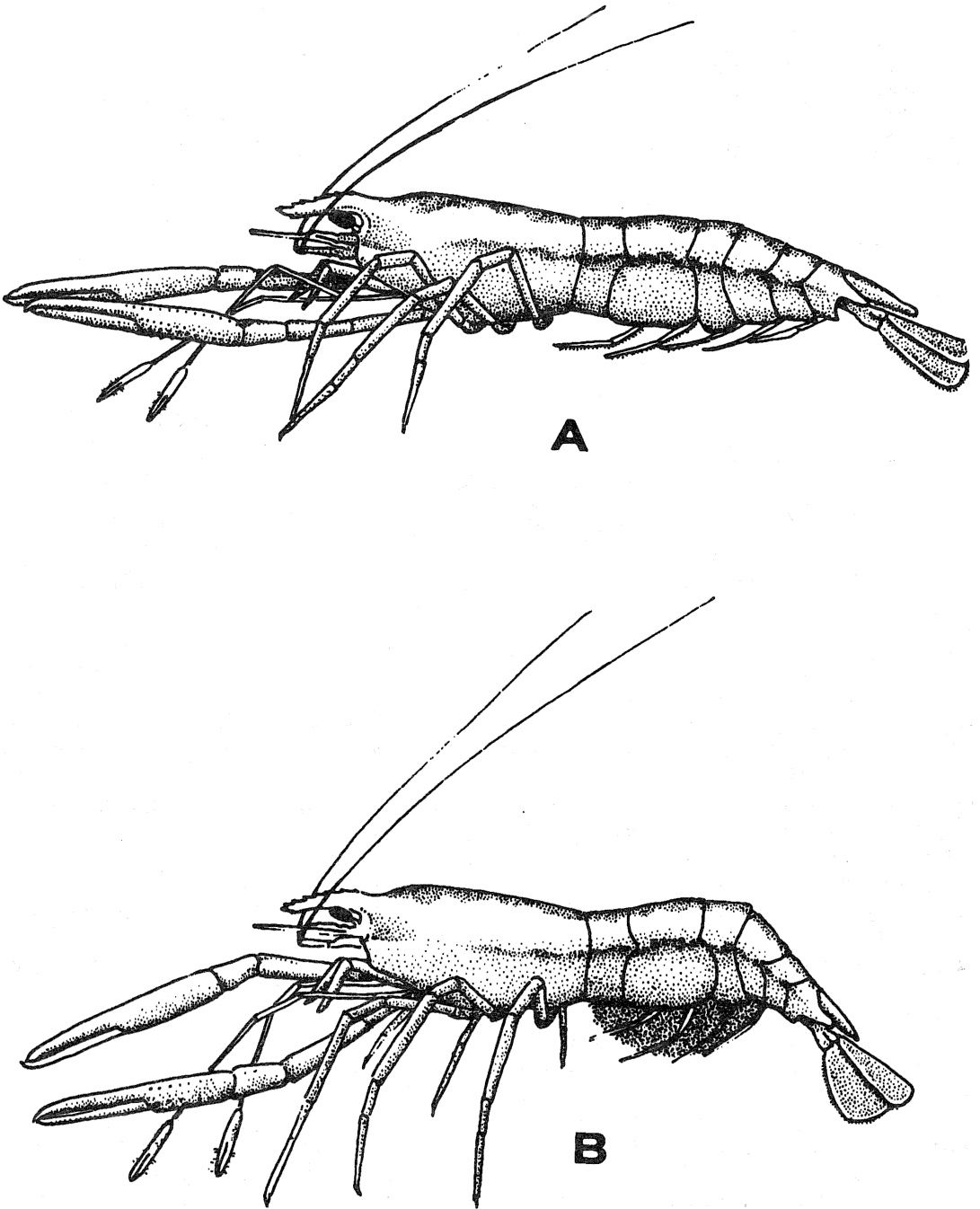


Fig. 2. Desove en *Macrobrachium carcinus*. (A) Posición normal de la hembra antes del desove, (B) cuerpo levantado, pleópodos extendidos y abdomen flexionado para facilitar el paso y adhesión de los huevos.

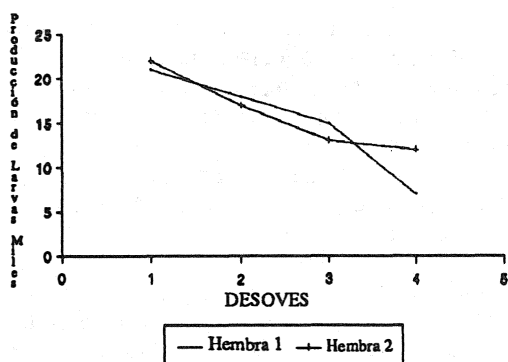


Fig. 3. Desoves consecutivos y número de larvas producidas por hembras de *Macrobrachium carcinus*.

#### CUADRO 1

Evolución del color en la masa ovígera de *Macrobrachium carcinus* durante el desarrollo embrionario

Duración (días)	Etapas	Coloración de la masa ovígera.
1 - 4	I	Anaranjado intenso.
4 - 10	II	Anaranjado tenue.
10 - 15	III	Crema-pardo, manchas oculares visibles.
15 - 19	IV	Pardo-marrón, manchas oculares nitidas.

#### CUADRO 2

Parámetros biométricos y reproductivos de *Macrobrachium carcinus*

	P.H.	L.C.	T.E.D.	D.H.	N.Z.
Promedio	58.7	12.2	42	0.66	27.3
Ambito	38.4-5.5	10.1 - 4.5	30 - 72	0.61 - 0.71	7 - 54

P.H.: peso húmedo (g), L.C.: longitud corporal (cm), T.E.D.: tiempo entre desoves (días), D.H.: diámetro de huevos (mm) y N.Z.: número de zoeas (miles)

En ocasiones, hembras que se habían considerado inmaduras, mudaron y desovaron sin haber copulado con el macho. Ocurrido el desove, la hembra comenzaba a manipular los huevos no fecundados con los primeros quelípedos, en un ir y venir hacia la boca y después de 2-4 días los ingirió todos.

#### DISCUSION

De las observaciones realizadas sobre el comportamiento de machos y hembras durante los procesos de muda y desove, parece confirmarse lo estimado por algunos autores (Welsh 1961, Lockwood 1968), quienes suponen que en la muda intervienen hormonas que provocan la agresividad de los otros ejemplares. Por su parte, Ling (1969) señala que la hembra, al momento de llevar a cabo una muda predesove, libera al medio hormonas específicas para la reproducción de modo que los machos se sientan atraídos.

Con excepción de *M. americanum* (Monaco 1975), donde la cópula se realiza muy rápidamente (45 segundos) una vez que la hembra muda, las especies del género *Macrobrachium* presentan actividades de cortejo. En *M. australiense* el cortejo se lleva a cabo durante la muda, donde el macho construye un nido y ayuda a la hembra a salir del caparazón (Ruello et al. 1973, Lee y Fielder 1982). Por su parte, en *M. rosenbergii* tiene lugar un cortejo previo al contacto (10-20 minutos de duración) donde el macho realiza movimientos específicos para que la hembra le permita acercarse. Una vez en contacto, ocurren actividades de limpieza y manipulación de la hembra (10-15 minutos) (Ling 1969). En *M. carcinus* no ocurrió un cortejo previo al contacto, pero al igual que en *M. rosenbergii* ocurren actividades de limpieza y manipulación de la hembra (15-20 minutos) (Graziani 1987).

Después de realizada la cópula, los machos de *M. carcinus* continuaron estimulados a permanecer sobre la hembra. Algo similar fue señalado por Choudhury (1971) para *M. acanthurus*, atribuyéndolo a que el macho le ofrece protección mientras la hembra endurece su caparazón. En cambio, en *M. rosenbergii* el macho no permanece sobre la hembra después de ocurrida la cópula (Ling 1969).

El hecho de no poder observar el estado de madurez en la hembra de *M. carcinus* no representó ningún problema, ya que se esperaba que ocurriera la muda, y ésta en la mayoría de los casos fue para desovar. Además, la técnica de inmovilizar las que las del macho fue muy eficaz: no se presentó ningún percance entre los machos y hembras no fértiles.

Pereira y de Pereira (1982) señalan que en Venezuela la época reproductiva de *M. carcinus* es entre los meses de octubre y marzo. El hecho de haber capturado hembras ovígeras durante el período octubre-marzo y además en los meses mayo y agosto (fuera de la época reproductiva señalada) parece indicar que la reproducción de *M. carcinus*, al menos en esta región de Venezuela, ocurre durante todo el año.

Controni, et al. (1986) señalan que en Brasil tanto *M. acanthurus* como *M. carcinus* presentan un ciclo periódico de reproducción anual, con los mayores desoves en los meses diciembre-enero y febrero-marzo respectivamente. La disminución en el número de larvas, obtenidas con cada desove consecutivo, indicaría que existen períodos donde ocurren mayores desoves y los cuales deberán ser establecidos. Sin embargo, otro factor que pudiera estar incidiendo en esto, podría ser que las hembras en laboratorio estuvieran sometidas a una dieta que no les aportó las reservas nutricionales suficientes para una reproducción plena. En tal sentido, Quijada y Pereira (1990) señalan que *M. carcinus*, *M. acanthurus* y *M. amazonicum* son básicamente omnívoros, siendo sus principales alimentos detrito, plantas e invertebrados (e.g. larvas de insectos y postlarvas de camarones). Sin embargo, existe muy poco sobre la alimentación de reproductores de camarones de río y sería un punto a considerar en futuras investigaciones.

Billard y Pauw (1989) informan sobre la presencia de espermatogénesis continua en machos de *M. carcinus* y de cinco estadios de actividad gonadal durante el período reproductivo de las hembras, lo que explicaría la disposición de los primeros a aparearse en todo momento. En este sentido, Ling (1969) señala que las hembras de *M. rosenbergii* pueden desovar dos o tres veces al año en el medio natural, mientras que Pereira y de Pereira (1982) señalan que hembras de *M. carcinus* pueden desovar tres veces en un lapso de tres meses. Esto coincide con los resultados de esta investigación, donde se observó que dos hembras de *M. carcinus*, en

el laboratorio, realizaron cuatro desoves en un período entre cuatro y cinco meses (Fig. 3). En otras hembras también se observaron varios desoves consecutivos, pero no fueron controlados por no formar parte de los objetivos iniciales. Sin embargo, nos dan una idea de la frecuencia de desoves que se podría esperar de esta especie para cultivo.

La duración del período de incubación es característica de cada especie, aunque suele ser afectada por los factores del ambiente, entre los que está la temperatura. Guest (1979) señala que la duración del período de incubación en *M. amazonicum* es de 12 a 15 días a  $30 \pm 1$  °C y de 19 a 24 días a  $24 \pm 2$  °C. En este estudio, se determinó que el período de incubación en *M. carcinus* es de 19 días a  $26 \pm 1$  °C, similar al señalado por Ling (1962) para *M. rosenbergii* (18 días a  $25 \pm 2$  °C).

La forma y el tamaño de los huevos fue similar a los reportados para *M. rosenbergii* (Ling 1969) e incluso para las especies más pequeñas, *M. amazonicum* (Guest 1979) y *M. lanceifrons* (Rasalan, et al. 1969), por lo se cree que éste es un carácter más o menos constante en el género y no depende del tamaño de la especie. La evolución del color de la masa ovígera, en hembras de *M. carcinus*, coincide con lo señalado para la misma especie por Lewis, et al. (1966) y Dugan, et al. (1975), aunque ellos sólo señalaron la coloración al inicio y al final del período de desarrollo embrionario. En *M. rosenbergii* el color evolucionó de forma similar, pero en *M. acanthurus* éste cambió desde el verde al gris (Dugan, et al. 1975), al igual que en *M. amazonicum* (Guest 1979) y en *M. lanceifrons* varió del verde al naranja. Este carácter es muy importante si se piensa en el cultivo de estas especies, ya que nos indica el tiempo aproximado de eclosión.

El ámbito de producción de 7 000-54 000 zoeas con promedio de 27 000 larvas/hembra, obtenidas en este trabajo (en hembras de *M. carcinus* de 58.7 g y 12.2 cm de largo promedio) pone de manifiesto la capacidad productiva de esta especie con respecto a otras pertenecientes al mismo género (Cuadro 3). A su vez, fue mayor que la indicada por Pereira y de Pereira (1982), quienes señalan que hembras de esta especie pueden llegar a producir hasta 23 000 huevos en una sola postura. Sin embargo, aún podría esperarse producciones mayores, si se tiene en cuenta que en Colombia, el

CUADRO 3

Producción de larvas por desove, en varias especies de camarones dulceacuícolas del género *Macrobrachium*

Especie	Long(cm) adultos	Larvas (Nº)	Referencias
<i>M. rosenbergii</i>	18	80 000	Ling 1969
	10 - 25	15 000	Dugan, Hagood & Frakes 1975
	-	35 000	Hagood & Willis 1976
	13 - 18	80 000	New 1990
<i>M. carcinus</i>	10 - 20	70 000	Dobkin, Azzinaro & Van Mont 1974
	10 - 15	50 000	Dugan, hagood & Frakes 1975
	-	23 000	Pereira & de Pereira 1982
	10 - 15	27 000	Graziani & De Donato 1992
<i>M. americanum</i>	12.5	80 000	Monaco 1975
<i>M. acanthurus</i>	6 - 12	10 000	Dugan, Hagood & Frakes 1975
	-	14 500	Hagood & Willis 1975
<i>M. nobilii</i>	3 - 5	2 094	Padian & Balasundaram 1982
<i>M. ohione</i>	-	1 000	Dugan, Hagood & Frakes 1975
	-	11 000	Corey & Reid 1991
<i>M. amazonicum</i>	5 - 11	565	Guest 1979
<i>M. lanceifrons</i>	3 - 6	420	Rasalan, Delmendo & Reyes 1969

grupo Inderena-Misión China (1978) señala (en hembras de *M. carcinus* de 69 g de peso y 13.1 cm de largo) producciones de 10 000 a 100 000 larvas/hembra y Dobkin *et al.* (1974) obtuvieron producciones de 70 000 larvas/hembra.

Dugan *et al.* (1975) informan que las hembras de *M. carcinus* produjeron un promedio de 140 000 huevos/puesta y sólo 50 000 larvas, y sugieren que muchos huevos se pierden durante la gestación o la eclosión de las larvas. Por su parte, Lynn y Clark (1983) señalaron que en *M. rosenbergii* había una relación de tres a cinco espermatozoides por óvulo, lo cual nos hace suponer que muchos óvulos podrían quedarse sin fertilización o se unirían a espermatozoides no viables y serían desechados por la hembra en el transcurso del desarrollo embrionario, lo que explicaría, en parte, el constante manipuleo de la masa ovígera y esta pérdida de los huevos.

En estos organismos la fecundidad está estrechamente ligada a la edad, aumentando a medida que la hembra se hace más adulta. Ling (1969) obtuvo en *M. rosenbergii* (hembras de 80 g y 18 cm promedio), camadas que oscilaron entre 60 000 y 100 000 huevos; en tanto que Hagood y Willis (1976) y Dugan *et al.* (1975) obtuvieron 35 400 y 15 000 larvas promedio (en hembras de 10-15 cm de longitud).

New y Singholka (1984) señalan que en su primer año de vida *M. rosenbergii* produce entre 5 000 y 20 000 huevos. En este estudio se obtuvo el mayor número de zoeas con la hembra más grande. Sin embargo, el análisis de regresión no relacionó la talla con la producción de larvas, ya que con hembras de tamaño semejante, se obtuvieron bajas producciones de zoeas, lo cual pudo deberse a que no fueran sus primeros desoves en el laboratorio.

Los datos obtenidos en este trabajo, así como los de otras investigaciones, con respecto a las características reproductivas de *M. carcinus* muestran el inmenso potencial de esta especie para el cultivo comercial. Entre estas características favorables podemos citar las siguientes: considerable tamaño de los organismos adultos, disponibilidad de reproductores en el medio natural, disposición a aparearse en el laboratorio, periodicidad de los desoves en cada hembra durante todo el año, incubación de los huevos por la hembra quien se encarga de su cuidado y alto número de larvas por desove con respecto a otras especies. Además, para nuestra región *M. carcinus* posee ventajas de adaptación al medio y resistencia a enfermedades presentes en su hábitat, sobre otras especies exóticas. Sin embargo, para el desarrollo

de cultivos comerciales, es necesario profundizar estudios sobre las diferentes etapas del ciclo de vida y resolver el problema que representa la agresividad de esta especie.

### AGRADECIMIENTOS

Nuestro reconocimiento al Consejo de Investigación de la Universidad de Oriente, por haber financiado, en parte, este trabajo (CI: 5-19-174/86-87). Agradecemos a William Lampe, José G. Ojeda e Ildelfonso Liñero por la lectura crítica del manuscrito y a Alexis Bellorín por su colaboración con las ilustraciones.

### RESUMEN

El camarón "gigante" de agua dulce *Macrobrachium carcinus* se encuentra presente en Venezuela tanto en pequeños ríos litorales como en ríos más caudalosos. En el presente trabajo, seis machos y 22 hembras capturados en el río Manzanares del Edo. Sucre, fueron mantenidos durante 14 meses en el laboratorio con el objeto de hacer observaciones sobre el proceso de muda, apareamiento, desove, período de incubación, eclosión de los huevos y número de zoeas/hembra. De los 33 procesos de muda observados en hembras de *M. carcinus*, 60.6 % fueron mudas predesove. El lapso promedio entre desoves fue de 42 días, en tanto que el período de incubación fue de unos  $19 \pm 1$  días. La coloración de la masa ovígera evolucionó desde el anaranjado, al inicio del período de incubación, hasta el pardo-marrón, al final de éste. Todas los procesos de eclosión ocurrieron durante la noche, obteniéndose como promedio 27 mil zoeas por hembras de 58.7 g de peso húmedo.

### REFERENCIAS

- Alfaro, Y. 1979. Algunos aspectos de la biología de la especie *Macrobrachium amazonicum* (Heller 1862) (Crustacea: Decapoda). Tesis de Grado, Universidad de Oriente, Cumaná, Venezuela. 56p.
- Billard, R. & N. Pauw. 1989. Aspects of reproduction of *Macrobrachium* in different sexual proportion. Sp. Pub. Eur. Aquacul. Soc. 10: 177-178.
- Chace, F. Jr. & H. Jr. Hobs. 1969. The fresh water and terrestrial Decapod Crustaceans of the West Indies, with special references to Dominica. Smiths. Biol. Surv. Dominica Bull. 292: 1-258.
- Choudhury, P. C. 1970. Complete larval development of the palaemonid shrimp *Macrobrachium acanthurus* (Wiegman 1836) reared in the laboratory (Decapoda: Palaemonidae). Crustaceana 18: 113-132.
- Choudhury, P. C. 1971. Complete larval development of the palaemonid shrimp *Macrobrachium carcinus* (L) reared in the laboratory (Decapoda: Palaemonidae). Crustaceana 20: 51-69.
- Controni, W, J. Cardoso & V. Lobao 1986. Reproductive dynamics in *Macrobrachium acanthurus* (Wiegmann 1836) and *M. carcinus* (Linnaeus 1758) populations from rivers of Iguapo River (Sao Paulo, Brazil) (Crustacea: Decapoda: Palaemonidae). Cienc. Cult. 37: 1256-1262.
- Corey, S. & D. M. Reid. 1991. Comparative fecundity of decapod crustaceans. I The fecundity of thirty-three species of nine families of caridean shrimp. Crustaceana 60 (3): 270-294.
- Dugan, C. C., R. W. Hagoood & 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.
- Dobkin, S, W. P. Azzinaro & J. Van Mont Frans. 1974. Culture of *Macrobrachium acanthurus* and *M. carcinus* with notes on the selective breeding and hybridization of these shrimps. Proc. World Mar. Soc. 5: 51-62.
- Gamba, A. L. 1981. Desarrollo larval abreviado del camarón de agua dulce *Macrobrachium jelskii* (Miers 1877). Mem. Simp. Comm., del X Aniv. USB, Caracas. 22 p.
- Graziani, C. A. 1987. Contribución al cultivo del camarón de río *Macrobrachium carcinus* L. (Decapoda: Palaemonidae). Tesis de Maestría. Universidad de Oriente, Cumaná, Venezuela. 48 p.
- Guest, W. C. 1979. Laboratory life history of the Palaemonid shrimp *Macrobrachium amazonicum* (Heller) (Decapoda: Palaemonidae). Crustaceana 37: 141-152.
- Hagoood, R. W. & S. A. Willis. 1976. Cost comparisons of rearing larvae of freshwater shrimp, *Macrobrachium acanthurus* and *M. rosenbergii*, to juveniles. Aquaculture 7: 59-74.
- Holthuis, L. B. & H. J. Rosa. 1965. List of species of shrimps and prawns of economic value. FAO Fish. Tech. Paper 52: 1-21.
- Inderena-Misión China. 1978. Obtención de estados larvales y postlarvales del camarón de agua dulce *Macrobrachium carcinus* (L) en el laboratorio. Proyecto para el desarrollo de la acuicultura marina, Inderena-República China (Taiwan) 1: 1-47.



- Ingle, R. M. & B. Eldred 1960. Notes on the artificial cultivation of fresh water shrimp. West Indies Fish Bull. 4: 1-5.
- Lee, C. L. & D. R. Fielder 1982. Maintenance and reproductive behaviour in the freshwater prawn *Macrobrachium australiense* Holthuis (Crustacea: Decapoda: Palaemonidae). Aust. J. Mar. Freshw. Res. 33: 629-646.
- Lewis, J. B., J. Ward & A. Mc Iver 1966. The breeding cycle, growth and food of the fresh water shrimp *Macrobrachium carcinus* (L.). Crustaceana 10: 48-52.
- Ling, S. W. 1962. Studies on the rearing of larvae and juveniles and culturing of adults of *Macrobrachium rosenbergii* (De Man). Indo-pacif. Fish. Conn. Curren Affair Bull. 35: 1-11.
- Ling, S. W. 1969. The general biology and development of *Macrobrachium rosenbergii*. FAO Fish. Rep. 57: 589-606.
- Lockwood, A. P. M. 1968. Hormones, p. 77-98. In Oliver & Boyd LTD (ed.). Aspects of the physiology of crustacea. Aberdeen University Press, London.
- Lynn, J. W. & W. H. Clark Jr. 1983. A morphological examination of sperm-egg interaction in the freshwater prawn, *Macrobrachium rosenbergii*. Biol. Bull. 164: 446-458.
- Monaco, G. 1975. Laboratory rearing of larvae of palaemonid shrimp *Macrobrachium americanum* (Bate). Aquaculture 6: 368-375.
- New, M. B. 1990. Freshwater prawn culture: a review. Aquaculture 88: 99-143.
- New, M. B. & S. Singholka. 1984. Cultivo del camarón de agua dulce. Manual para el cultivo de *Macrobrachium rosenbergii*. FAO, Doc. Téc. Pesca 225: 1-118.
- Novoa, D. & F. Ramos. 1978. Las pesquerías comerciales del Río Orinoco. CVG. División de Desarrollo Agrícola. Ciudad Bolívar, Venezuela. 161 p.
- Pandian, T. J. & C. Balasundaram. 1982. Moulting and spawning cycle in *Macrobrachium nobilii*, p. 59-71. In M. B. New (ed.). Giant prawn farming. Elsevier, Amsterdam.
- Pereira, G. 1982. Los camarones del género *Macrobrachium* (Decapoda: Palaemonidae) de Venezuela. Taxonomía y Distribución. Act. Cient. Venezolana 33 (supl.1): 420.
- Pereira, G. & M. E. de Pereira. 1982. El camarón gigante de nuestros ríos (*Macrobrachium carcinus*). Natura 72: 22-24.
- Quijada, A. & G. Pereira. 1990. Análisis comparativo de la dieta de tres especies de camarones del género *Macrobrachium* (Crustacea: Palaemonidae) de Venezuela. Act. Cient. Venezolana 41 (supl.1): 381.
- Rasalan, S. B., M. N. Delmendo & T. G. Reyes. 1969. Some observations on the biology of the freshwater prawn *Macrobrachium lanceifrons* (Dana), with notes on the fishery. FAO Fish. Rep. 3 (57): 923-933.
- Rodríguez, G. 1980. Los Crustáceos Decápodos de Venezuela. Ed. Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas, Caracas. 494 p.
- Rodríguez, G. 1982. Fresh-water shrimp (Crustacea: Decapoda, Natantia) of the Orinoco Basin and the Venezuelan Guayana. J. Crustacean Biol. 2: 378-391.
- Ruello, N. V., P. F. Moffitt & S. G. Phillips 1973. Reproductive behaviour in captive freshwater shrimp *Macrobrachium australiense* Holthuis. Aust. J. Mar. Freshwat. Res. 24: 197-202.
- Silva, J. O. 1980. Morfología e índice de fecundidad en *Macrobrachium amazonicum* (Heller 1862) y *M. jelskii* (Miers 1877). Resum. Cong. Lat. Zool., Mérida, Venezuela 1: 1-427.
- Vásquez, L. E. 1980. Contribución al conocimiento de la biología del camarón de río *Macrobrachium amazonicum* (Heller) (Decapoda: Palaemonidae) en función de su potencial de cultivo. Mem. Soc. Cienc. Nat. La Salle 113: 139-157.
- Welsh, J. H. 1961. Neurohumors and neurosecretion, p. 281-311. In T. H. Waterman (ed.). The physiology of crustacea. Academic Press London.