

PONTIFICIA UNIVERSIDAD CATÓLICA DEL ECUADOR

FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES

ESCUELA DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

Bioecología del camarón de río amazónico *Macrobrachium brasiliense*

**Monografía previa a la obtención del título de Licenciado en Ciencias
Biológicas**

OSCAR EMILIO BASTIDAS ACOSTA

Quito, 2015

CERTIFICACIÓN

Certifico que la Monografía de Licenciatura en Ciencias Biológicas del Sr. Oscar Emilio Bastidas Acosta ha sido concluida de conformidad con las normas establecidas; por lo tanto, puede ser presentada para la calificación correspondiente.

Dra. María Verónica Crespo

Directora de la monografía

Quito, 27 de marzo del 2015

TABLA DE CONTENIDOS

1. RESUMEN	1
2. ABSTRACT	3
3. INTRODUCCIÓN	5
4. DESARROLLO TEÓRICO	8
4.1 JERARQUÍA TAXONÓMICA.....	8
4.1.1 FILO ARTHROPODA.....	8
4.1.2 SUPERCLASE CRUSTACEA.....	9
4.1.3 CLASE MALACOSTRACA	11
4.1.4 ORDEN DECAPODA.....	12
4.1.5 INFRAORDEN CARIDEA	13
4.1.6 FAMILIA PALAEMONIDAE.....	14
4.1.7 GÉNERO <i>Macrobrachium</i>	15
4.2 DISTRIBUCIÓN DEL GÉNERO <i>Macrobrachium</i> EN EL ECUADOR	16
4.3 BIOECOLOGÍA DE <i>Macrobrachium brasiliense</i>	21
4.3.1 HÁBITAT Y TIPO DE ALIMENTACIÓN	22
4.3.3 POLIMORFISMO SEXUAL.....	26
4.3.4 COMPORTAMIENTO	30
4.3.5 PERÍODO REPRODUCTIVO.....	31
4.3.6 DESARROLLO LARVAL.....	33
4.4 PASO DE AGUA SALADA A AGUA DULCE	40
4.4.1 ADAPTACIONES FISIOLÓGICAS.....	42
4.5 PRESENCIA DE <i>Macrobrachium brasiliense</i> EN EL ECUADOR.....	49
5. CONCLUSIONES	53
6. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	55
7. FIGURAS	59
8. TABLAS	66
9. ANEXOS	67

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Morfología externa de un camarón cárido con las principales estructuras.....	59
Figura 2. Macho y hembra de <i>Macrobrachium brasiliense</i>	60
Figura 3. Hembra de <i>Macrobrachium brasiliense</i> , vista dorsal.....	61
Figura 4. Macho morfotipo 1 de <i>Macrobrachium brasiliense</i> , vista dorsal.....	62
Figura 5. Macho morfotipo 2 de <i>Macrobrachium brasiliense</i> , vista lateral.....	63
Figura 6. Hembra ovígera de <i>Macrobrachium brasiliense</i> , vista lateral.....	64
Figura 7. Larva de <i>Macrobrachium brasiliense</i>	65

LISTA DE TABLAS

Tabla 1. Listado de especies del género <i>Macrobrachium</i> registrados para el Ecuador.....	66
--	----

LISTA DE ANEXOS

Anexo 1.	Desarrollo larval de <i>Macrobrachium brasiliense</i>	67
-----------------	---	----

1. RESUMEN

El camarón de agua dulce de la Amazonia Ecuatoriana, *Macrobrachium brasiliense*, es una especie de crustáceo de la Familia Palaemonidae sobre la cual no se han realizado estudios formales previos en nuestro país. Entre los años 2000 y el 2002 el Proyecto Gran Sumaco y la GTZ (Cooperación Técnica Alemana) financiaron una investigación para analizar el potencial de su cría en cautiverio y favorecer a comunidades de la nacionalidad Kichwa, asentadas en la zona de influencia del Parque Nacional Sumaco. En dicho estudio se obtuvieron datos sobre la biología y ecología de camarones en ríos de la provincia del Napo.

En esta monografía se realiza una actualización de esta información, se recopilan y sistematizan nuevos datos. También se establecen comparaciones bioecológicas con otras especies del género *Macrobrachium*. Así mismo se establecen los mecanismos fisiológicos para el equilibrio hídrico y osmótico y se plantean escenarios para explicar las adaptaciones al agua dulce y la posible procedencia e invasión a la Amazonia Ecuatoriana.

Al parecer existe una sola especie: *Macrobrachium brasiliense* registrada para el Ecuador, pero con la posibilidad de que también esté presente *Macrobrachium amazonicum* en las zonas más bajas y orientales. En las poblaciones de *M. brasiliense* se encontraron dos morfotipos de machos. Esta especie de camarón presenta una reproducción continua que posiblemente esté asociada a las

estaciones lluviosas, también posee huevos de gran tamaño y desarrollo directo, características que están relacionadas a las estrategias reproductivas para el tipo de vida en agua dulce exclusivamente. Para alcanzar el equilibrio hídrico y osmótico tiene que expeler agua y retener iones, para esto se vale de un mecanismo de transporte activo de iones en las lamelas de las branquias. El origen de la especie probablemente se encuentre en la parte oriental de América del Sur, a partir de un ancestro de agua salobre con mucha tolerancia y adaptabilidad a los cambios en la concentración salina.

PALABRAS CLAVE: Amazonia Ecuatoriana, Bioecología, *Macrobrachium brasiliense*, origen evolutivo, paso de agua salada a agua dulce

2. ABSTRACT

The freshwater shrimp from the Ecuadorian Amazon, *Macrobrachium brasiliense*, is a species of crustacean from the Family Palaemonidae with no previous formal studies conducted in Ecuador. Between 2000 and 2002 the Gran Sumaco Project and the GTZ (Deutsche Gesellschaft für Technische Zusammenarbeit) financed a research project to analyze the potential of captive breeding these species by Kichwa communities settled in the area near of Sumaco National Park. In this study data on the biology and ecology of fresh water shrimp in the Napo province were obtained.

In this paper I update this information with new data. I identified biological analogies with other species of the genus *Macrobrachium*. The physiological mechanisms for water and osmotic equilibrium are established and scenarios are proposed to explain adjustments to freshwater and the possible origin of invasion of the Ecuadorian Amazon.

Apparently there is only one species recorded for Ecuador, *Macrobrachium brasiliense*, but there is the possibility that *Macrobrachium amazonicum* is also present in the lower areas in the East. Two types of males were found. *M. brasiliense* has a continuous reproduction possibly associated with the rainy season and has large eggs and direct development, that are related to reproductive strategies to life in fresh water. To maintain water and osmotic balance the shrimp must expel water and retain ions. This shrimp uses a mechanism of active transport of solutes in the

lamellae of the gills. The species probably originated in the eastern part of South America, from an ancestor in brackish water with tolerance and adaptability to changes in salt concentration.

KEYWORDS: *Bioecology*, freshwater shrimp, *Macrobrachium brasiliense*, *distribution*, *step saltwater to freshwater*

3. INTRODUCCIÓN

Los estudios de los crustáceos en el Ecuador se han enfocado principalmente en la zona costera, con especial atención en los camarones de interés comercial de la Familia Penaeidae, debido a que representan un importante recurso económico para el país. El estudio de crustáceos para la zona amazónica está en constante desarrollo por parte de investigadores del Brasil y en un menor grado de Colombia y Perú, pero en el Ecuador la situación ha sido diferente con poca información en esta rama de la zoología. Para una buena comprensión de los procesos ecológicos en ecosistemas riparios es necesario realizar estudios sobre la biología de un grupo tan importante como los camarones de río.

Entre los años 2000 y 2002 se realizó un estudio del camarón de río en la zona de amortiguamiento del Parque Nacional Sumaco Napo-Galeras y ríos aledaños a la ciudad del Tena, para evaluar la potencialidad del cultivo de este crustáceo, por parte de comunidades Kichwas asentadas en el sector; para realizar esta evaluación era necesario conocer los aspectos fundamentales sobre la biología del grupo, principalmente orientados a un posible manejo en cautiverio. Había que determinar las especies posiblemente se hallaban presentes en la zona, si eran muy vulnerables al manejo, los tamaños máximos que alcanzaban, las preferencias alimenticias, si eran de comportamiento agresivo, podían producir muchas crías, tenían reproducción continua o eran estacionales, eran de desarrollo lento o rápido, etc.

En ese entonces la información bibliográfica relacionada a los crustáceos, y sobre todo a los camarones de la Amazonia ecuatoriana era ínfima, con claves de identificación de 1952, se caminaba sobre territorio casi desconocido. Se llegó a determinar que había una sola especie presente en la zona: *Macrobrachium brasiliense*, también se pudo conocer parte de su biología, el polimorfismo sexual, la época de reproducción, el nicho trófico y se describió superficialmente el desarrollo larvario. Si bien la especie no presentó las cualidades necesarias para un cultivo comercial si brindó la oportunidad de observar características interesantes desde un punto de vista biológico.

El presente trabajo tiene como objetivo principal actualizar esta información, recopilando y sistematizando estudios más recientes sobre *Macrobrachium brasiliense*.

Los objetivos específicos de la presente monografía son:

1. Recopilar información bibliográfica del camarón de río *Macrobrachium brasiliense*.
2. Actualizar los datos de la investigación del 2000-2002.
3. Determinar la distribución geográfica de *Macrobrachium brasiliense* en el Ecuador.
4. Describir y comparar algunos aspectos bioecológicos importantes de *M. brasiliense*.

5. Analizar las adaptaciones de *M. brasiliense* para la vida en agua dulce y su posible procedencia.

El desarrollo teórico de esta monografía se divide en cinco partes:

- 1) Una breve revisión de las características de los grupos taxonómicos superiores en los que están incluidos los camarones de río, desde el filo *Arthropoda* hasta el género *Macrobrachium*.
- 2) Distribución, tanto de *Macrobrachium brasiliense* como de otras especies del mismo género, presentes en el país.
- 3) Datos biológicos y ecológicos de *M. brasiliense*. Morfología, polimorfismo sexual, hábitat, comportamiento, estrategias reproductivas como período reproductivo y fases larvales.
- 4) Análisis de las adaptaciones fisiológicas de *M. brasiliense* para la vida en agua dulce.
- 5) Análisis de la posible procedencia de *M. brasiliense*.

4. DESARROLLO TEÓRICO

4.1 JERARQUÍA TAXONÓMICA

Para comenzar con el estudio del camarón de río de la amazonia ecuatoriana es necesario determinar su árbol filogenético y conocer las características de las categorías taxonómicas a las que pertenece. Comparando las jerarquías de diferentes fuentes se mantiene la misma nomenclatura de las categorías, con excepción de la Superclase Crustacea que en algunas fuentes consta como Subfilo Crustacea.

4.1.1 FILO ARTHROPODA

Con 750.000 especies descritas, los artrópodos son probablemente el grupo de animales que ha tenido más éxito en conquistar el hábitat terrestre. El grupo es tan grande que podría llegar a ser más de tres veces el número del resto de especies animales combinadas (Ruppert y Barnes, 1995).

En la morfología de los artrópodos se pueden encontrar ciertas características propias del grupo, como por ejemplo el cuerpo segmentado cubierto por un sofisticado exosqueleto articulado, un celoma muy reducido, pero también una extensa cavidad corporal que se denomina hemoceloma, y apéndices pareados y

articulados. A parte de la cabeza y el tronco el cuerpo se divide en regiones y en muchas especies se pueden encontrar dos regiones diferenciadas del tronco, el abdomen y el tórax, que están agrupadas en segmentos. (Freeman, 2009).

Según Curtis *et al.* (2008) existió una separación entre artrópodos y anélidos y seguidamente se produjo una divergencia de linajes, que en el caso de los primeros dio lugar a tres grupos principales: los quelicerados, los mandibulados acuáticos y los mandibulados terrestres. Entre estas tres ramas existen grandes diferencias en la forma de los apéndices. En los mandibulados acuáticos (Clase Malacostraca) y los mandibulados terrestres (Clase Insecta y cuatro clases más pequeñas) los apéndices más anteriores se encuentran conformados por uno o dos pares de antenas y posteriormente les siguen un par de mandíbulas y uno o dos pares de maxilas. Los quelicerados por otro lado, no poseen ni antenas ni mandíbulas y su primer par de apéndices son pinzas o colmillos denominados quelíceros.

4.1.2 SUPERCLASE CRUSTACEA

La mayoría de las 67.000 especies de crustáceos identificadas se encuentran relacionadas con ambientes acuáticos, y viven principalmente en medios marinos y de agua dulce. También existen especies terrestres, como por ejemplo cangrejos y algunos isópodos (las cochinillas). Los crustáceos cumplen funciones ecológicas importantes, son consumidores y también son animales de pasto y predadores en medios bénticos y son comunes en aguas superficiales (Freeman, 2009).

Las diferencias morfológicas entre crustáceos e insectos (mandibulados terrestres) son las siguientes: los crustáceos poseen apéndices birrámeos, que algunas veces pueden perder una de las ramas, tienen patas o apéndices semejantes a patas tanto en el abdomen como en el tórax y también presentan dos pares de antenas; en tanto que los insectos presentan apéndices unirrámeos, patas solamente en el tórax y un par de antenas. Los crustáceos pueden presentar un cefalotórax formado por la fusión de segmentos de la cabeza con el tórax, muchos grupos pueden poseer caparazones. (Ruppert y Barnes, 1995 y Curtis *et al.*, 2009).

El crecimiento de los crustáceos es muy discontinuo y está asociado con las mudas, el mayor desarrollo del tamaño ocurre inmediatamente después de producirse la muda. Por otra parte, durante la intermuda, puede ocurrir un pequeño crecimiento porque las membranas que unen a las placas del exosqueleto son muy flexibles. (Cotroni *et al.*, 1987).

Existe una característica que diferencia a la cutícula de la mayoría de los grandes crustáceos de la de la mayor parte de los artrópodos restantes, es que se encuentra calcificada en la mayor parte de los casos. Generalmente tanto la epicutícula como la procutícula están calcificadas y la capa externa de esta última posee pigmentos y proteínas curtidas (Ruppert y Barnes, 1995).

4.1.3 CLASE MALACOSTRACA

La Clase Malacostraca es un grupo importante dentro de los crustáceos porque incluye alrededor de la mitad de todas las especies, incluidas las especies más grandes y conocidas del grupo como los cangrejos, langostas y camarones (Ruppert y Barnes, 1995).

Según la descripción de Brusca y Brusca (2005), el cuerpo de un malacostráceo posee de 19-20 segmentos, agrupados en regiones separadas: un céfalon con 5 segmentos, un tórax con 8 y un pleón con 6, más el telson. El caparazón puede estar presente o ausente y recubre una parte o la totalidad del tórax. De esta estructura se desprenden de 0 a 3 pares de maxilípedos, los toracópodos primitivamente birrámeos, anténulas y antenas que generalmente también son birrámeas.

Los apéndices torácicos, pereiópodos o más comúnmente denominadas patas son similares en todo el grupo, siendo el endopodio la rama más desarrollada de las dos y la encargada de la reptación o la prensión. Los tres primeros pares de apéndices torácicos, en la mayoría de los malacostráceos se han girado hacia adelante para formar maxilípedos que se emplean para la alimentación (Ruppert y Barnes, 1995).

Usualmente los cinco primeros pares de apéndices abdominales anteriores, o pleópodos son similares entre sí y birrámeos. Estas estructuras pueden cumplir

diversas funciones, como por ejemplo: natación, excavación, ventilación, acarreamiento de huevos en el caso de las hembras, y algunas veces para el intercambio gaseoso. El primero o segundo par de pleópodos en los machos suele estar modificado para formar los órganos copuladores. Cada rama del sexto apéndice abdominal o urópodos puede estar formada de una pieza grande y junto con el telson, que tiene una forma también aplanada, forma una cola a modo de abanico que se utiliza en casos de escape rápido (Ruppert y Barnes, 1995).

4.1.4 ORDEN DECAPODA

Tanto camarones, cangrejos, langostas o cangrejos de río se reconocen dentro del grupo de los decápodos (Brusca y Brusca, 2005). De acuerdo a Ruppert y Barnes (1995) la mayoría son marinos, pero también pueden ser de agua dulce, como los cangrejos de río, y algunos camarones. Existen grupos que han invadido hábitats de tierra firme, como los cangrejos terrestres. Los decápodos se distinguen de los otros malacostráceos, en que los tres primeros pares de apéndices torácicos se han transformado en maxilípedos (empleados en la alimentación). Los cinco pares restantes son patas, de esta última característica proviene el nombre del orden: Decapoda.

También se diferencian de los otros órdenes de eucáridos en las siguientes características estructurales. Siempre tienen tres pares de maxilípedos, poseen cinco pares de pereiópodos funcionales que pueden ser unirrámeos, o ligeramente birrámeos y uno o más de pares de pereiópodos anteriores terminados en pinza que

también se denominan quelas. (Brusca y Brusca, 2005). Los principales órganos nadadores son los pleópodos, que son gruesos y festoneados. Aunque en caso de escape pueden desplazarse con un rápido movimiento en el que flexionan el abdomen ventralmente y con el abanico de la cola se impulsan hacia atrás (Ruppert y Barnes, 1995).

De acuerdo a Rodríguez (1981) los decápodos de agua dulce de la zona tropical de América del Sur están representados por camarones, cangrejos y anomuros, pertenecientes a las siguientes familias: Sergestidae, Atyidae y Palaemonidae, son camarones con especies en aguas dulces y marinas. Trichodactylidae y Pseudothelphusidae, son dos familias de cangrejos de agua dulce. Grapsidae, una familia de cangrejos marinos con algunos géneros en hábitats dulceacuícolas. Parastacidae, otra familia de cangrejos de río y Aeglidae una familia de anomuros de agua dulce endémica de América del Sur.

4.1.5 INFRAORDEN CARIDEA

Existen casi 2.500 de especies actuales de cáridos. Con respecto a las patas, el primero, o los dos primeros pares de pereiópodos, pueden ser quelados y con un crecimiento distinto, es decir el uno crece más que el otro. Un rasgo distintivo del grupo es que la segunda pleura abdominal se sobrepone a la primera y a la tercera pleura (Figura 1). Los primeros pleópodos pueden encontrarse algo reducidos, aunque en los machos no presentan muchas modificaciones (Brusca y Brusca, 2005).

Los camarones cáridos de agua dulce pertenecen a las familias Atyidae y Palaemonidae. Según Ruppert y Barnes (1995) los átidos tienen como característica ser filtradores de materia desprendida cuando desprenden el sustrato por raspadura del sustrato, habitan en arroyos, estanques y lagos de las partes tropicales y subtropicales del mundo. Los palaemónidos, por otro lado, incluyen muchas especies que son marinas y de aguas salobres poco profundas, y especies de agua dulce que comprenden a habitantes de ríos, arroyos y estanques.

4.1.6 FAMILIA PALAEMONIDAE

La Familia Palaemonidae incluye a varios géneros importantes de agua dulce aunque está representada por individuos de hábitos predominantemente marinos, incluyen a más de 930 especies (De Grave *et al.*, 2009 previamente descrito en Botello y Álvarez, 2013). La familia está dividida en las Subfamilias Pontoniinae y Palaemoninae. Esta última se encuentra representada por 26 géneros y más de 370 especies. Además los miembros de esta subfamilia son de hábitats de agua marina o de agua dulce, y se pueden encontrar presentes en cuerpos de agua epigeos e hipogeos (Jayachandran, 2001 y De Grave *et al.*, 2009, previamente descritos por Botello y Álvarez, 2013).

Se pueden encontrar camarones palaemónidos tanto en la vertiente del Golfo de México (*Macrobrachium acanthurus*, *M. olfersii* y *M. carcinus*), como a lo largo del Océano Pacífico (*M. americanum*, *M. digueti*, *M. acanthochirus*, *M. olfersii* y *M.*

tenellum) (Contreras, 1978). La evolución de la Familia Palaemonidae se vio influenciada por el hecho de que los estados larvales de camarones epigeos fueran dependientes hasta cierto grado de agua marina o salobre para completar su desarrollo larval (Botello y Álvarez, 2013).

4.1.7 GÉNERO *Macrobrachium*

Según las descripciones de Holthuis (1952) el género *Macrobrachium* se caracteriza por tener el rostro bien desarrollado, comprimido y con dientes o denticulos. En el cefalotórax se encuentran presentes las espinas antenal y hepática. Las mandíbulas presentan palpos de tres artejos, los últimos tres pares de pereiópodos con dactilos simples, el primer par de pleópodos sin apéndice sexual interno y el telson presenta dos pares de espinas sobre el margen posterior.

Para determinar el sexo en el género *Macrobrachium* se puede emplear la característica de que la quela, o segundo pereiópodo, es más desarrollada y de mayor tamaño en los machos y el poro genital se encuentra en el segmento basal del quinto par de pereiópodos, en tanto que en las hembras se encuentra en el tercer par (Holthuis, 1952 y Román, 1979, previamente descritos por Gutiérrez, 2008).

El género *Macrobrachium* es el grupo más grande dentro de la familia Palaemonidae (Valencia y Campos, 2007). Tiene una distribución pantropical, se encuentra presente en casi todos los continentes: África, Asia, Oceanía, Norte, Centro y Sudamérica. Están presentes sobre todo en tierras bajas y la mayoría son

especies de agua dulce, pero también se pueden encontrar cerca de la costa en agua salobre. A nivel mundial existen más de 243 especies registradas dentro del género *Macrobrachium* (De Grave y Fransen, 2011, previamente descrito por Silveira de Melo y Makoto, 2013).

Existen 26 especies del género *Macrobrachium* en América del Sur, todas estas se encuentran asociadas con agua dulce y algunas de estas también se relacionan con agua salobre (Holthuis, 1952). Según Valencia y Campos (2007) en Colombia se registran 20 especies del género *Macrobrachium*. De acuerdo al listado de especies del Museo de Ciencias Naturales Gustavo Orcés V. (MHNGO) de la Escuela Politécnica Nacional (2015) para el Ecuador se han registrado 12 especies.

4.2 DISTRIBUCIÓN DEL GÉNERO *Macrobrachium* EN EL ECUADOR

En la revisión del material colectado en Ecuador, en el Museo de Invertebrados de la Pontificia Universidad Católica del Ecuador (QCAZ-I) y en el Museo de Historia Natural Gustavo Orcés V. (MHNGO), de la Universidad Politécnica Nacional, se determinó que la única especie de camarón de agua dulce para la región amazónica presente en las colecciones correspondía a *Macrobrachium brasiliense*. Para la identificación taxonómica de especies dentro del género *Macrobrachium* se emplean los machos adultos bien desarrollados (Magalhães, 1999). Las estructuras morfológicas más importantes que se utilizan para la identificación son el rostrum, por la forma y el número de dientes; y el segundo par de periópodos, por las

dimensiones y forma de los segmentos (Valencia y Campos, 2007). Para la identificación de los ejemplares, en el estudio del 2000 al 2002, se empleó la clave de Holthuis (1952), en el presente trabajo se utilizó la clave taxonómica de Valencia y Campos (2007).

Los especímenes de museo de *Macrobrachium brasiliense* estaban registrados en el Ecuador en ríos de las provincias de Sucumbíos, Orellana, Napo, Pastaza y Morona Santiago, con un rango altitudinal entre los 214 msnm y los 1.100 msnm. Con respecto a la distribución de esta especie en América del Sur se puede decir que es de una gran presencia en los cuerpos de agua de la zona oriental de la región (Holthuis, 1952). Según los trabajos de Magalhães (1999, 2000 y 2001) y Pileggi *et al.* (2013) es posible encontrar a *M. brasiliense* en áreas costeras del norte y noreste de América del Sur las cuencas del río Orinoco, del río Amazonas, del río San Francisco, Sudoeste del Mato Grosso, en las subcuencas de los ríos Apa y La Paz en Paraguay; en los ríos Nareuda y Tahuamanu en Bolivia; en la zona alta del río Taquari, río Cuiabá, río Miranda y río Negro en Brasil. También se reporta *M. brasiliense* en países como Surinam, Guyana Francesa, Venezuela, Colombia y Perú.

En los datos provistos por el Museo de Historia Natural Gustavo Orcés V. (MHNGO) de la Universidad Politécnica Nacional, en el género *Macrobrachium* se registran 2 especies para la Amazonia (*M. brasiliense* y *M. amazonicum*) y 10 especies en la zona occidental (Tabla 1):

- *M. gallus*
- *M. digueti*
- *M. americanum*
- *M. tenellum*
- *M. inca*
- *M. hancocki*
- *M. transandicum*
- *M. panamense*
- *M. rathbunae*
- *M. carcinus*

M. americanum y *M. hancocki* también se encuentran presentes en las Islas Galápagos. Probablemente llegaron a este archipiélago tan alejado de la costa, por dispersión de larvas en el océano (Peck, 1994).

Los datos acerca de la presencia de *Macrobrachium amazonicum* en la amazonia ecuatoriana son contradictorios: El Museo de Invertebrados de la Universidad Politécnica Nacional registra *M. amazonicum* para la zona oriental del Ecuador. Sin embargo este dato podría ser incorrecto pues según Pileggi *et al.* (2013), quienes realizaron una recopilación de datos bibliográficos de varios museos del Brasil sobre la distribución de varias especies de camarones, esta especie se encuentra presente en las tierras adentro y las costas de Venezuela, Colombia, Suriname, Guyana, Perú, Bolivia, Paraguay, Argentina y Brasil. En los trabajos de Magalhães (1999, 2000)

se hace referencia la distribución de *M. amazonicum* y tampoco está registrada para Ecuador.

Por otro lado de acuerdo a Valencia y Campos (2007) sí existen registros de *M. amazonicum* en el Ecuador. Hay mapas de distribución de especies del género *Macrobrachium* para Colombia y Perú en los que *M. amazonicum* se encuentra presente en la cuenca amazónica de ambos países. Por lo tanto posiblemente se pueda encontrar a esta especie en la Amazonia ecuatoriana, en las zonas más bajas y orientales. Otras especies que también podrían estar presentes en ríos al sur del Ecuador son *M. jelskii* y *M. depressimanum*, porque de acuerdo a los mapas de distribución de camarones de agua dulce, de García-Davila y Magalhães (2003), existen registros de estas especies en zonas cercanas de la Amazonia Peruana al territorio ecuatoriano.

La distribución de los decápodos marinos del Neotrópico es muy interesante porque no se encuentran las mismas especies en la costa del océano Atlántico que en la costa del océano Pacífico. Se pueden observar, sin embargo, especies con características similares en ambas regiones costeras, a las que se les denominan especies gemelas. En el pasado los dos océanos se encontraban unidos, pero cuando emergió el istmo de Panamá se formó una barrera que los separó definitivamente. Por esta razón antes de que las poblaciones quedaran aisladas a ambos lados del continente debió existir un ancestro común, del cual evolucionaron los dos grupos. En las zonas internas de América del Sur también puede observarse

esta característica entre especies exclusivas del oriente y del occidente, en camarones de agua dulce de las familias Atyidae y Palaemonidae (Rodríguez, 1981).

Como se mencionó anteriormente en el Ecuador se pueden encontrar especies del género *Macrobrachium* a los dos lados de la cordillera, tanto en la zona costera, como en la cuenca amazónica. En ambos casos las especies tienen relación con el agua dulce, con la diferencia de que las especies occidentales necesitan del agua salobre para el desarrollo larvario y pasan su vida adulta en agua dulce, mientras que las especies del oriente son totalmente independientes del agua salobre.

Según Rodríguez (1981), la fauna de decápodos de agua dulce de América del Sur tropical puede dividirse en dos conjuntos claramente diferenciables: a) Grupo de tierras bajas que raramente sobrepasa los 300 metros de altitud, cuyos representantes más característicos son camarones de río del género *Macrobrachium* y cangrejos de la familia Trichodactylidae y b) Grupo montano, que habita en pequeños cuerpos de agua en mayores altitudes, desde los 300 msnm hasta los 3.000 msnm. Teniendo como principales representantes a los cangrejos de la familia Pseudothelphusidae. De acuerdo a la información obtenida de los especímenes en los museos de la Pontificia Universidad Católica del Ecuador (QCAZ-I) y de la Universidad Politécnica Nacional (MHNGO), esta caracterización de la zona sería incorrecta porque se ha registrado *M. brasiliense* hasta altitudes de 1.100 msnm.

De acuerdo a Magalhães (1999) en la cuenca amazónica existen pequeñas diferencias en la estructura de la comunidad de decápodos entre subcuencas, razón

por la que se puede decir que todas las especies de decápodos están ampliamente distribuidas en la zona tropical de América del Sur. En base a esta información se esperaría encontrar una composición similar de especies en grandes extensiones de la cuenca amazónica, con una distribución solapada. En el caso de *M. brasiliense*, que tiene una gran presencia a lo largo de la Sudamérica tropical como se mencionó anteriormente, esta situación es cierta. Se encuentra en ríos de varios países y en algunos ríos conviviendo con otras especies de camarones.

En el caso de que en el Ecuador solo estuviera presente *M. brasiliense*, esta constituiría una situación especial, muy diferente a la observada en la región amazónica de Perú y Colombia donde existen varias especies de camarón de río conviviendo juntas. Por otra parte, también es interesante notar que debido a la gran distribución, que *M. brasiliense* presenta, las poblaciones apartadas en las subcuencas de diferentes países, podrían tener un cierto grado de variación morfológica. Observación que también es compartida por Pantaleão *et al.* (2011).

4.3 BIOECOLOGÍA DE *Macrobrachium brasiliense*

En esta parte de la monografía se realiza un compendio de las principales observaciones realizadas entre los años 2000 y 2002, en individuos colectados en ríos de la zona de amortiguamiento del Parque Nacional Sumaco y el río Pano cerca de la ciudad del Tena. Además se hace una breve descripción del tipo de hábitat y alimentación, la morfología, el polimorfismo sexual, el comportamiento, el período

reproductivo y el desarrollo larval. En algunos casos la información será meramente descriptiva y en otros casos se realizará un análisis más detallado, dependiendo del interés del dato.

4.3.1 HÁBITAT Y TIPO DE ALIMENTACIÓN

En las observaciones del tipo de hábitat que la especie prefería se pudo notar que se encontraban preferentemente a las orillas de riachuelos, en el bentos debajo de materia vegetal como hojarasca y troncos muertos en proceso de descomposición donde abundaban detritos, o sea partículas finas de materia orgánica, los que se asumió constituían su principal fuente de alimento. Prefieren ríos de bajo caudal y aguas calmadas. Estas observaciones coinciden con las de otras investigaciones llevadas a cabo por diferentes autores.

En su estudio para caracterizar las comunidades de crustáceos decápodos Magalhães (1999 y 2000) señala que *Macrobrachium brasiliense* se encuentra en hábitats en las riberas de ríos y riachuelos, entre la vegetación. Prefiere restos vegetales y leñosos como hojas y troncos muertos. Además, se los puede encontrar bajo piedras. Silveira de Melo y Makoto (2013) describen que *M. brasiliense* es una especie de camarón, que por las diversas maneras en que puede utilizar los recursos, se puede encontrar en hábitats muy diversos como canales de grandes ríos, riachuelos y lagos.

También existen datos sobre la presencia de *M. brasiliense* en ríos de aguas negras, se les puede encontrar en quebradas típicas de terrenos de altura que están constituidos por agua de color marrón oscuro, con presencia de abundante materia orgánica en descomposición, de origen alóctono, es decir que proceden de otros lugares alejados, con un pH ligeramente ácido y pobres en nutrientes. El suelo en el que estas aguas están asentadas es de naturaleza areno-arcillosa con poca pendiente. También se reporta que *M. brasiliense* tiene una amplia tolerancia a la variación de las condiciones ambientales y su distribución es independiente de las características físico químicas del agua del río (Vásquez *et al.* 2000).

Con respecto al tipo de alimentación, en un estudio sobre la evaluación de los hábitos alimenticios de *M. brasiliense*, Silveira de Melo y Makoto (2013) llegan a determinar que es de hábito omnívoro. En el contenido estomacal encontraron restos de insectos, algas, oligoquetos, pequeños crustáceos, hongos, plantas y materia orgánica sin identificar. Llegaron a determinar que el contenido de las dietas entre machos y hembras eran las mismas. Dentro de los insectos se pudieron identificar a quironómidos, efemerópteros y tricópteros principalmente. Otros órdenes presentes fueron coleópteros, plecópteros, odonatos e himenópteros. En los crustáceos encontraron al género *Daphnia* que pertenece al Orden Cladocera.

Parece ser que el nicho trófico ocupado por los camarones de río de parte oriental de América del Sur es bastante similar. La mayoría de especies de camarones en la Cuenca Amazónica se alimentan de las larvas acuáticas de artrópodos, especialmente de los órdenes Diptera, Plecoptera, Ephemeroptera y Trichoptera.

Además dentro de su dieta se pueden encontrar cladóceros, ostrácodos, oligoquetos, hongos, materia vegetal y esponjas (Kensley y Walker, 1982, previamente descrito por Valencia y Campos, 2007).

4.3.2 MORFOLOGÍA

A continuación se realiza una descripción de la morfología externa e interna de *Macrobrachium brasiliense*, con énfasis en las estructuras principales, basada en las características propuestas por Holthuis (1952) y Curtis (2009) tomando como referencia a un individuo macho adulto colectado en el río Pingullo en la zona de amortiguamiento del Parque Nacional Sumaco, cercano a la comunidad de Wawa Sumaco. El cuerpo se divide en dos partes claramente diferenciables: el cefalotórax (fusión de la cabeza y el tórax), y el abdomen. En el cefalotórax se encuentran órganos importantes para el metabolismo y otros procesos fisiológicos como el hepatopáncreas, corazón, estómago branquias y gónadas. Envolviendo y protegiendo estas estructuras se halla el caparazón que es una cubierta muy dura. En el caparazón se hallan las espinas antenal y hepática, características del género *Macrobrachium*. En la parte anterior se encuentra el rostrum que es una extensión rígida del caparazón, posee de 7 a 8 espinas, no tiene una punta alargada. También se encuentran presentes los órganos sensoriales: un par de ojos, dos pares de antenas que son de muy extendida longitud y 2 pares de anténulas largas y un par de anténulas cortas.

Del cefalotórax se desprenden ocho pares de apéndices. Los tres primeros pares se denominan maxilípedos, que se utilizan como piezas bucales. Después vienen más de cinco pares de apéndices, los pereiópodos. El segundo par de pereiópodos son los más desarrollados y se les denomina quelas y son de una forma y longitud similar entre ellas. Los segmentos que conforman la quela son de longitudes características de la especie, el mero es más corto que el carpo y la palma es el segmento más largo de la pata. Las pinzas ocupan una pequeña porción de la palma, aproximadamente un tercio de la misma y en los bordes internos se encuentran espinas de un tamaño similar.

El abdomen está constituido principalmente por músculo, está conformado por seis segmentos y tiene una cubierta más delgada que el caparazón. Cada segmento se sobrepone al posterior, con excepción del segundo que se sobrepone al primero y al tercero. Los primeros cinco segmentos tienen cada uno un par de pleópodos, que son apéndices en la parte ventral, tienen la forma de paletas y se utilizan para nadar hacia adelante. En la época reproductiva las hembras emplean el espacio entre los pleópodos como una cámara donde acarrear los huevos. El sexto segmento termina en el telson que está rodeado por dos pares de apéndices denominados urópodos y permiten al camarón a nadar hacia atrás.

En base a mediciones realizadas en individuos de las colecciones del Museo de Historia Natural de la Universidad Politécnica del Ecuador Gustavo Orcés V. (MHNGO) (5 machos y 10 hembras), siguiendo la metodología de medición de Pantaleão *et al.* (2014), se obtuvieron los siguientes datos sobre la morfometría de

Macrobrachium brasiliense. Longitud total (LT), desde la órbita ocular hasta la punta del telson de un macho adulto en promedio es de $5,5 \pm 0,65$ cm; el de una hembra es de: $3,9 \pm 0,49$ cm. La longitud del caparazón (LC), desde la órbita ocular hasta el extremo cóncavo del caparazón, en promedio para un macho adulto es de $2,1 \pm 0,4$ cm y el de la hembra es de $1,5 \pm 0,21$ cm. La longitud del segundo pereiópodo derecho (L2pd) en promedio, desde la base hasta la punta de la palma, fue de $8,3 \pm 1,53$ cm y la longitud del segundo pereiópodo izquierdo (L2pi) en promedio era de $8,1 \pm 1,61$ cm para el macho. Y para la hembra la L2pd promedio era de $3,7 \pm 0,57$ cm y la L2pi promedio, $3,6 \pm 0,47$ cm. El tamaño (LT) más grande registrado correspondió a un macho de 6,3 cm, con una LC de 2,6 cm, la L2pd de 9,3 cm y la L2pi de 9 cm.

4.3.3 POLIMORFISMO SEXUAL

Las hembras y machos adultos de *Macrobrachium brasiliense* presentan caracteres sexuales muy diferenciados, que los permiten distinguir fácilmente (Figura 2). Esta característica es constante en todo el género. Contreras (1978) describe que en *M. tenellum* el macho es de mayor tamaño, con el cefalotórax más ensanchado y la longitud de las quelas mayor que la hembra, razón por la que es muy fácilmente distinguirlos entre sí. Rodríguez de la Cruz (1968) e Hinostroza *et al.* (1988) mencionan iguales características distintivas entre ambos sexos para *M. americanum*.

Para diferenciar entre machos y hembras también se recurre a la observación de la presencia del apéndice masculino en el segundo par de pleópodos (Dornelles y Ferreira, 1995). En los individuos de *Macrobrachium brasiliense*, de la amazonia ecuatoriana se puede observar que la hembra es más pequeña, con quelas menos desarrolladas y el cuerpo de coloración café oscura un tanto rojiza. Además en la zona dorsal presenta una mancha amarillenta que va desde el cefalotórax hasta el abdomen (Figura 3).

En cambio en los machos se pudo observar una característica interesante, no había un solo morfotipo, sino dos. Macho morfotipo 1, con características sexuales bien marcadas, mayor tamaño, quelas bien desarrolladas y una coloración café muy fuerte (Figura 4). Macho morfotipo 2, con características sexuales poco marcadas, tamaño mediano, quelas poco desarrolladas y coloración casi café en un tono más bajo (Figura 5).

En otra especie que habita en la cuenca amazónica también se reportó la presencia de diferentes tipos de machos. Pantaleão *et al.* (2014) en su trabajo con *M. amazonicum* llegaron a establecer cuatro morfotipos de machos, basados en diferencias morfológicas y morfométricas. Estas cuatro clases de machos presentaban diferencias en el tamaño del cuerpo, el tamaño y color de las quelas, la morfología, la fisiología y el comportamiento. A diferencia de *M. brasiliense*, que es estrictamente de hábitats de agua dulce, *M. amazonicum* posee poblaciones que pueden estar relacionadas con aguas salobres y otras poblaciones completamente de agua dulce. Los cuatro morfotipos de machos identificados se registran más

frecuentemente en poblaciones costeras que están estrechamente relacionadas con aguas salobres.

La presencia de varios morfotipos puede estar asociada con factores ambientales como la disponibilidad de recursos, en un estudio llevado a cabo en un río de Brasil en el año 2012 por Pantaleão *et al.* (descrito previamente por Pantaleão *et al.*, 2014) con poblaciones aisladas de agua salobre, solamente encontró un morfotipo, pero en el 2014 encontró los 4 morfotipos en el mismo río, en un lugar con diferentes características, donde había mayor cantidad de recursos alimenticios.

La explicación del por qué existen varias clases de machos dentro de la población todavía no es muy clara. Los machos más grandes y con quelas más fuertes, en el momento de competir por una hembra, serían por lógica los más favorecidos para reproducirse. Por esto los machos pequeños quedarían relegados de esta función. Los camarones de río son gregarios, pero aparentemente no funcionan como una comunidad estructurada, en la que cada miembro cumple un rol específico. Por lo tanto la explicación de que cada morfotipo tiene una diferente función en la población y en el ambiente en el que vive, como lo sugieren Pantaleão *et al.* (2014) sería incorrecta. Por otro lado de acuerdo Pantaleão *et al.* (2012, previamente descrito en Pantaleão *et al.*, 2014) sugieren que *M. amazonicum* posee un sistema de apareamiento promiscuo, en la que todos los tipos de machos podrían reproducirse con interacciones precopulatorias rápidas, por lo que los individuos más pequeños no tendrían la necesidad de competir con machos de quelas más grandes.

La proporción de los sexos en *M. brasiliense*, en ríos de Brasil, es de 26,05% machos y 73,95% hembras, lo que lleva a una proporción de 1:3 (Silveira de Melo y Makoto, 2013). Estudios similares no se han realizado en los ríos del Ecuador, pero se puede asumir que tendrían una proporción similar. En muestreos de campo y revisando colecciones de museo, sin ningún tipo de metodología, se puede notar que las hembras son más abundantes que los machos.

Realizando una comparación con otras especies del mismo género se nota que las proporciones entre sexos son muy variables y generalmente predomina la presencia de hembras en las poblaciones, por ejemplo Gutiérrez (2008) determinó los siguientes porcentajes para las hembras: *M. panamense* 78.5%, *M. americanum* un 50.4% y *M. tenellum* un 58.7%. Dentro de su estudio también señala los datos obtenidos por otros autores de *M. carcinus*, en los cuales se observa la predominancia de hembras sobre machos.

Una explicación para este tipo de proporciones, en las cuales predominan hembras sobre machos dentro de una población, podría ser la ventaja en el momento de la reproducción, en la que pocos machos, que deberían ser de conducta promiscua, fecunden a varias hembras. Los camarones son por lo general de características agresivas y un tanto territorialistas, mientras menor número de machos exista, menor será la posibilidad de que se produzcan encuentros de batalla entre ellos. Por otra parte, la proporción de hembras sobre la de machos no es una regla para todas las especies del género. En el caso de *Macrobrachium potiuna*, una especie endémica del Brasil y con un ciclo de vida totalmente de agua dulce, en un

muestreo mensual durante un año se registraron 1141 machos y 934 hembras. (Dornelles y Ferreira, 1995).

4.3.4 COMPORTAMIENTO

Las observaciones realizadas sobre el comportamiento de *Macrobrachium brasiliense* en ríos de la Amazonia ecuatoriana coinciden con las de otros investigadores como Magalhães (1999) y Vásquez *et al.* (2000). Se encuentra que esta especie, por ser de hábitos crípticos, presenta mayor actividad nocturna y se pueden observar individuos adultos y juveniles alimentándose o desplazándose en el bentos del río. Esta especie es un tanto agresiva y territorialista, usando sus largas quelas para defenderse o atacar. En observaciones realizadas en acuarios se registraron comportamientos de canibalismo de adultos hacia las larvas recién eclosionadas. Araujo y Valenti (2005, previamente descrito en Silveira de Melo y Makoto, 2013) indican que las especies de *Macrobrachium* son competitivas y pueden tener un posible comportamiento de canibalismo cuando entran en un estado de estrés al tener que competir por comida, pareja sexual, o por defender su territorio. Por otro lado Silveira de Melo y Makoto (2013) sugieren que el canibalismo puede darse con la función de obtener carbonato de calcio para formar un nuevo caparazón.

4.3.5 PERÍODO REPRODUCTIVO

En los camarones cáridos se define a la hembra ovígera como aquella que transporta los huevos externamente (Méndez, 1981). En el estudio realizado en *M. brasiliense*, entre los años 2000 y 2002, se registró la presencia de hembras ovígeras durante todos los meses del año, tanto en las localidades de la zona de amortiguamiento del Parque Nacional Sumaco, como en los ríos aledaños a la ciudad del Tena. Estos datos son opuestos a lo observado por Taddei (2006, previamente descrito por Pantaleão *et al.* 2011), quien menciona que la reproducción de *M. brasiliense* es marcadamente estacional, muy relacionada con épocas lluviosas y las hembras ovígeras son consideradas muy raras. Otros estudios también mencionan la presencia de hembras ovígeras todos los meses del año, en diferentes especies de *Macrobrachium*. Cotroni *et al.* (1986) llegaron a analizar el comportamiento de poblaciones de *M. acanthurus* y *M. carcinus* en el río Iguape en Brasil y determinaron su período reproductivo. Las dos especies tenían una reproducción periódica anual con mayor intensidad entre los meses de diciembre y enero, para la primera y entre febrero y marzo para la segunda. La época de desove más intensa de las dos poblaciones coincidía con el período lluvioso y con la temperatura del agua más alta del año.

Ejemplos de períodos reproductivos continuos también se observan en camarones de la vertiente del Caribe-Atlántica como *Macrobrachium carcinus* (Graziani *et al.*, 1993; Lara, 2006, previamente descrito por Gutiérrez, 2008), *M. acanthurus* (Mejía.Ortíz *et al.*, 2001, previamente descrito por Gutiérrez, 2008) y *M.*

offersi (Mossolin y Bueno, 2002, previamente descrito por Gutiérrez, 2008) y *M. amazonicum*, una especie de la cuenca amazónica (Cotroni *et al.*, 1986). Especies de camarones de la vertiente del Pacífico también se reproducen todo el año, como *M. tenellum* que también tiene una época cuando se registran mayor número de hembras ovígeras (Cotroni *et al.*, 1986).

Este patrón de comportamiento reproductivo continuo no es compartido por todas las especies del género *Macrobrachium*. En un estudio llevado a cabo por Gutiérrez (2008) en Costa Rica, determinó que los períodos reproductivos de tres especies (*M. tenellum*, *M. americanum* y *M. panamense*) eran estacionales y existían meses en los que no era posible encontrar ninguna hembra ovígera. Las épocas cuando se hallaban presentes estaban relacionadas con los períodos de mayor cantidad de lluvias. Como los camarones se reproducen en agua dulce, las larvas eclosionan en el río y necesitan llegar al agua salobre para poder continuar con su ciclo de desarrollo, lo que demostraba la dependencia de estas especies a ambientes con altos caudales para la liberación y arrastre de las larvas.

Volviendo al caso de *M. brasiliense*, las observaciones sobre una reproducción continua son similares a las de *M. amazonicum*, que es una especie más cercana geográficamente y tal vez filogenéticamente. Aunque estas características al parecer no son del todo determinantes para definir ciclos reproductivos, sino que intervienen otros factores. De acuerdo a los ejemplos enumerados anteriormente es muy posiblemente *M. brasiliense* también tenga picos reproductivos asociados con los períodos de más lluvia.

4.3.6 DESARROLLO LARVAL

En la revisión de la colección del Museo de Historia Natural Gustavo Orcés V. (MHNGO), de la Escuela Politécnica Nacional, en un conteo del número de huevos de 4 hembras provenientes de ríos de diferentes provincias de la Amazonia ecuatoriana, se registró como promedio $82 \pm 41,8$ huevos y el número máximo encontrado fue de 137 unidades. Los huevos son de color naranja y de forma elíptica, se encuentran unidos por medio de secreciones de las glándulas de cemento que se localizan en la base de los pleópodos y los urópodos de la hembra ovígera (Figura 6). Las medidas de los huevos, llevadas a cabo con un calibrador Weyeserberg 0,1 mm, fueron las siguientes. El diámetro mayor fue de $1,5 \pm 0,13$ mm y el diámetro menor de fue de $1,0 \pm 0$ mm (Tabla 1).

En el año 2001 se obtuvieron tres hembras ovígeras del río Pingullo, en la zona de amortiguamiento del Parque Nacional Sumaco. Se procedió a seleccionar la hembra, cuyos embriones se encontraran en la etapa menos avanzada de desarrollo y se asumió que tenían poco tiempo de fecundados, porque solamente existían agrupaciones de células sin diferenciar distribuidas en todo el huevo. Desde este momento hasta que eclosionaron las larvas pasaron aproximadamente 3 meses, se realizaron observaciones con un estereomicroscopio y se graficaron algunos detalles de la morfología de los embriones (Anexo 1). El tamaño de los huevos no varió desde la etapa más temprana hasta la más avanzada.

Si se comparan las características de los huevos y las larvas de *Macrobrachium brasiliense* con otras especies del mismo género se pueden realizar dos observaciones muy interesantes:

- 1) El reducido número de huevos y de gran tamaño
- 2) Un desarrollo larval abreviado

En primer lugar se debe hacer una aclaración sobre lo que se va considerar como un huevo. De acuerdo a Méndez (1981), en los decápodos, el huevo es un óvulo fecundado formado por el embrión (primer estadio larval o nauplio) y la yema que le provee de alimento. Por otra parte Da Silva *et al.* y Parra *et al.* (2010, previamente descritos en Aya y Velasco, 2013) mencionan que se debe diferenciar entre fecundidad y fertilidad. La fecundidad son todos los huevos formados durante la época reproductiva. Como no todos estos huevos llegan a formar embriones y desarrollarse completamente, al número de larvas producidas se le denomina fertilidad. En este caso el término huevo propuesto inicialmente sería el correcto. En los datos de las publicaciones revisadas, sin embargo, se hace referencia a la fecundidad y toman en cuenta a todos los huevos, incluso los que no portan embriones. Razón por la cual en este trabajo se va a emplear el dato del número de huevos totales y no solo el de embriones.

Con respecto al primer punto (reducido número de huevos y de gran tamaño), comparando el número de huevos de dos especies de la cuenca amazónica, *M. brasiliense* (hasta 137 huevos) y *M. amazonicum* de 917 a 1277 huevos (Kensley y

Walker, 1982), con el de otras especies del mismo género de la zona occidental, se puede notar que es un número sumamente bajo. Por ejemplo, Contreras (1978) registró hembras ovadas en *M. tenellum* de hasta 10.800 huevos, con fluctuaciones entre 900 y 6.000 unidades. Gutiérrez (2008) determinó que *M. americanum* puede producir hasta 124.000 huevos (Tabla 1).

Como también se puede observar las variaciones del número de huevos dentro de una especie son muy grandes. De acuerdo a la información recopilada estas cifras tienen variaciones entre diferentes autores, por ejemplo para *M. americanum*, Gutiérrez (2008) reporta hasta 124.000 huevos, mientras que Rodríguez de la Cruz (1968) registra entre 200.000 y 500.000 huevos para la misma especie (Tabla 1). Aunque las variaciones de datos son grandes, lo importante es marcar la diferencia con el número de huevos entre especies de camarones de agua dulce y de agua salobre.

Las especies del género *Macrobrachium* que habitan en aguas dulces continentales presentan dos estrategias reproductivas que están relacionadas con el tipo de ciclo de vida. Especies en las que el desarrollo larval es dependiente de aguas salobres y especies cuyo ciclo de vida se restringe al agua dulce, incluso las fases larvales. Comparado con las especies que dependen de hábitats de agua salobre, las especies estrictas de agua dulce han desarrollado como estrategia disminuir el volumen y el número de huevos, (Gutiérrez, 2008).

En otras palabras mientras menor sea la dependencia del agua salobre más grandes son los huevos (Gutiérrez, 2008). *Macrobrachium panamense* y *M. tenellum* poseen huevos de mayor volumen comparados con otras especies del mismo género cuyas fases larvarias no se encuentran tan relacionadas con un hábitat de agua dulce (Odinetz-Collart y Rabelo, 1996, previamente descrito por Gutiérrez, 2008) (Tabla 1). Es interesante notar que esta relación también se puede observar en la misma especie, en poblaciones con diferentes tipos de hábitats, Mashiko (1990, previamente descrito por Gutiérrez, 2008) observó en *M. nipponense*, que en los estuarios las hembras producían huevos de menor volumen comparados con los huevos de hembras que vivían en agua dulce ya fuera en lagos o ríos.

Como se mencionó anteriormente los huevos de *Macrobrachium brasiliense* permanecen del mismo tamaño y volumen durante todo su desarrollo, sin embargo esta característica no es compartida por algunas especies de hábitats en agua salobre. Gutiérrez (2008), en su estudio sobre tres especies de camarones, del género *Macrobrachium*, determinó que los huevos aumentaron de volumen durante la incubación, con porcentajes que variaban entre las especies. En *M. panamense* el volumen se incrementó en un 51%, en *M. americanum*, en un 15% y en *M. tenellum*, en un 36%. El aumento de volumen se presentó en todas las fases de desarrollo del huevo.

Con respecto al segundo punto, en los eucáridos el desarrollo larval puede ser directo (abreviado), con embriones de los que eclosionan individuos muy desarrollados con forma similar al de un adulto, con todos los apéndices funcionales

y se denominan poslarvas (megalopas en camarones cáridos), las cuales todavía no son sexualmente maduras. El desarrollo también puede ser metamórfico (mixto), en el que los individuos eclosionados de los embriones atraviesan por varios estadios, que difieren en su estructura antes de llegar a asemejarse a la forma adulta. Las cinco fases de este tipo de desarrollo son. Nauplio (de vida nadadora libre, presenta antenas, anténulas y mandíbulas), metanauplio, protozoea (posee ojos compuestos sésiles y apéndices cefálicos), zoea (con ojos pedunculados tres pares de toracópodos y ocho pares de apéndices que le permiten nadar) y poslarva. La mayoría de camarones eclosionan en estado de zoea, este estadio es el que presenta mayores variaciones de forma (Méndez, 1981; Ruppert y Barnes, 1995 y Brusca y Brusca, 2005).

En un estudio de la morfología sobre el estadio larval de *Macrobrachium brasiliense*, en poblaciones del Brasil, Pantaleão *et al.* (2011) encontraron que las larvas recién eclosionadas presentaban desarrollo abreviado, poseían estructuras morfológicas muy avanzadas. Todavía no presentaban todas las características propias de un camarón, sin rostrum, algunos pereiópodos no estuvieron completamente formados, partes de la boca todavía sin ser funcionales, los urópodos se encontraban fusionados, el telson espatulado sin punta (Figura 7). Debido a que la descripción de la larva de *M. brasiliense* es muy similar a la de *M. nattereri*, este grupo de investigadores, también propusieron que estas dos especies deben tener una relación filogenética muy cercana. Las observaciones de las características larvales de *M. brasiliense* realizadas por Pantaleão *et al.* (2011) son similares a las obtenidas en el estudio del 2000 – 2002, con individuos de la Amazonia ecuatoriana,

con la diferencia de que en los individuos del segundo grupo todos los pereiópodos se encontraban ya desarrollados (Anexo 1).

En las especies de *Macrobrachium* de la costa, en cambio, se registran varias etapas metamórficas en el desarrollo larval, cuyo número difiere de una especie a otra, por ejemplo Guerra *et al.* (1986, previamente descrito por Gómez *et al.*, 1991) mencionan que *M. panamense* posee 12 estadíos larvales y *M. inca*, 15 estadíos. Gómez *et al.* (1991) establece para *M. gallus* 12 estadíos. En especies costeras de *Macrobrachium* en otras regiones del mundo también se reporta el desarrollo larval con varios estadíos. New y Singholka (1984) en su trabajo sobre *M. rosenbergii* (especie comercial del Asia) mencionan la presencia de 12 fases larvales.

La forma de larva planctónica es la más común de la mayoría de especies de crustáceos marinos y de agua dulce y la forma más básica de larva es el nauplio (Ruppert y Barnes, 1995). Las especies que tienen huevos con poco vitelo suelen tener nauplios nadadores y las que tienen huevos ricos en vitelo muestran un desarrollo embrionario más largo (o un largo período de incubación) donde el nauplio es solo un estadío entre muchos otros. Cuando se agota el vitelo del huevo las larvas nauplio se liberan y usualmente llegan a ser de comportamiento planctotrófico (Brusca y Brusca, 2005).

De acuerdo a Magalhães y Walker (1988, previamente descrito por Magalhães y Medeiros, 1998) la mayoría de especies de camarones palaemónidos de la región amazónica tienen desarrollo larval abreviado. Como una posible explicación a este

tipo de desarrollo Magalhães y Walker (1988 previamente descrito por Valencia y Campos, 2007) señalan que los hábitats de agua salobre son ricos en producción primaria, razón por la que las especies presentan una metamorfosis extendida. En tanto que los hábitats de agua dulce de tierras adentro son pobres en plancton y la presión selectiva ha provocado que las especies tengan una metamorfosis abreviada. También mencionan que estas características ya han sido señaladas por varios autores.

En el caso de un camarón de la zona occidental del Ecuador como *Macrobrachium gallus*, Gómez *et al.* (1991) realizan una breve descripción del comportamiento de la fase larval en agua salobre. Los primeros estadios de zoea son gregarios y pelágicos, de comportamiento planctónico, muy activos cuando nadan se mantienen con el rostro dirigido hacia abajo y son atraídos con mucha fuerza hacia la luz. Después de una serie de fases larvales los juveniles dejan el hábito pelágico y adquieren un comportamiento bentónico, cuando existe el paso del agua salobre hacia el agua dulce se muestran resistentes a la disminución brusca de la salinidad del agua. En cambio las larvas de *M. brasiliense* son de características bentónicas, es decir que no se encuentran en las columnas de agua, sino en el piso o bentos del río (Pantaleão *et al.*, 2011).

De acuerdo a Duellman y Trueb (1994) existen mecanismos biológicos que las especies emplean para producir un número óptimo de descendencia, a este grupo de mecanismos fisiológicos, morfológicos y etológicos, que actúan conjuntamente, se les denominan estrategias reproductivas. Algunos componentes de la estrategias

reproductivas pueden ser. La fecundidad, el tamaño de los huevos, la proporción de hembras reproductoras y la duración del desarrollo larval. En *Macrobrachium brasiliense* se podrían mencionar como características de sus estrategias reproductivas a las siguientes: 1) Mayor proporción de hembras que machos en sus poblaciones. 2) Reproducción continua (presenta hembras ovígeras durante todo el año). 3) Pocos huevos y de gran tamaño. 4) Desarrollo larval abreviado. 5) Larvas de comportamiento bentónico.

De acuerdo a lo mencionado anteriormente estas estrategias estarían relacionadas principalmente con el tipo de vida de *M. brasiliense*, adaptada por completo al agua dulce y por las restricciones del ambiente en el que vive, que es bajo en nutrientes. Se podría especular que el hecho que produzcan larvas más desarrolladas que se escondan en el bentos sería un mecanismo para compensar el poco número de individuos que procrean, así estas tendrían mejores posibilidades de sobrevivir que si fueran larvas inmaduras de comportamiento planctotrófico, completamente expuestas en el agua.

4.4 PASO DE AGUA SALADA A AGUA DULCE

En las observaciones del estudio entre el año 2000 y 2002 se pudo observar que tanto las fases larvales como las fases adultas transcurrían completamente en agua dulce. Sin embargo de acuerdo a varios autores, los camarones de agua dulce de la cuenca amazónica provienen de ancestros marinos, Rodríguez (1981); Freire *et al.* (2003) y Botello y Álvarez (2013), mencionan como pruebas de esta afirmación el

hecho de que en estas especies se encuentran en el continente en hábitats de aguas con un amplio rango de concentraciones salinas, desde el agua salada de mar pasando por el agua salobre de los estuarios hasta el agua dulce de riachuelos, ríos y lagunas. Las especies de agua salada y salobre presentan una mayor adaptabilidad al cambio en las concentraciones salinas, por otro lado en las especies de agua dulce tienen más limitada esta capacidad.

Al contrario de ser un hecho excepcional, el paso de agua salada a dulce, parece ser un recurso que varias especies de camarones han implementado. De acuerdo a Rodríguez (1981), los camarones de Familia Atyidae probablemente fueron los primeros decápodos en establecerse en hábitats de agua dulce. En un estudio con camarones palaemónidos en México, Botello y Álvarez (2013) sugieren que la invasión hacia el agua dulce ocurrió al menos cuatro veces de manera independiente. En otras palabras, el hecho de que un solo grupo ancestral haya ingresado exitosamente en hábitats de agua dulce y a partir de este se produjera una radiación adaptativa con la formación de todas las especies dulceacuícolas, parece improbable.

Dentro de la familia Palaemonidae existen numerosos géneros que han conquistado exitosamente hábitats de agua dulce, como por ejemplo: *Creaseria*, *Cryphiops*, *Macrobrachium*, *Palaemon*, *Palaemonetes* y *Neopalaemon* (Botello y Álvarez, 2013). En el género *Macrobrachium* se encuentran otras especies, además de *Macrobrachium brasiliense*, que han conseguido independizarse de aguas salobres, como *M. amazonicum*, *M. jelskii* y *M. nattereri* (Rodríguez, 1981). Con

respecto *M. amazonicum* Pantaleão *et al.* (2014) señalan un dato interesante, este camarón posee dos tipos de poblaciones, unas que se encuentran muy lejos de las costas Atlánticas y que tiene todo su ciclo biológico en agua dulce, y otras poblaciones que están cerca de estuarios y utilizan el agua salobre para el desarrollo de sus larvas.

Como ya se ha mencionado con anterioridad, *M. brasiliense* está completamente restringido a hábitats de agua dulce. Para evolucionar de un ancestro de agua de mar, o más probablemente de agua salobre, debió implementar una serie de adaptaciones fisiológicas, para el paso al agua dulce. Entre estas adaptaciones la más importante sería la regulación del equilibrio hídrico y osmótico.

Para poder explicar estas adaptaciones, es necesario establecer los mecanismos que en la actualidad *M. brasiliense* lleva a cabo para mantener la homeostasis con su medio. Y es necesaria también la explicación, un poco extensa, de algunos conceptos físicos y fisiológicos para poder comprender estos procesos.

4.4.1 ADAPTACIONES FISIOLÓGICAS

Los animales necesitan mantener constante la cantidad de agua en sus cuerpos, en otras palabras la ingesta debe ser igual a la pérdida, entonces se alcanza el equilibrio hídrico. De la misma manera debe mantener una concentración equilibrada de solutos o iones en el organismo. Para un funcionamiento normal las células necesitan concentraciones precisas de Na^+ , Cl^- , K^+ y Ca^{++} . Ya sea en un organismo o

en una célula, cuando ingresa agua la concentración de iones baja y por otra parte cuando el agua sale, por excreción, la concentración de iones aumenta (Freeman, 2009).

De acuerdo a Freeman, (2009) si existe una membrana selectivamente permeable que separe a dos medios con diferentes concentraciones de solutos, para mantener el equilibrio van a ocurrir dos procesos. La difusión, en la que los iones se mueven desde medios de mayor concentración de solutos a medios de menor concentración, y la ósmosis, en la que el agua se mueve desde áreas de mayor concentración de agua a áreas de menor concentración.

La mayoría de invertebrados marinos, como las esponjas, las medusas y los gusanos planos mantienen la concentración de las sales de sus cuerpos igual a la del agua del mar (sus tejidos son isotónicos), razón por la cual no necesitan realizar ningún tipo de regulación y se les denomina osmoconformadores (Freeman, 2009). La mayoría de crustáceos se encuentran en un medio que tiene la mismas concentraciones de sales que su cuerpo, por lo tanto producen una orina isosmótica con respecto a la sangre (Ruppert y Barnes, 1995).

En cambio, al estar expuestos a medios de diferente concentración de solutos, para mantener el equilibrio interno de las cantidades de agua y solutos, otros organismos implementan mecanismos de osmoregulación, en los cuales controlan la concentración de agua y sal en su interior y se les denomina osmoreguladores. Por ejemplo los peces marinos viven en un medio donde las sales se encuentran en

mayor concentración, por lo que los iones tienden a entrar al cuerpo y el agua tiende a salir. Pero en los animales de agua dulce ocurre lo contrario, pierden sal y obtienen agua, porque se encuentran en un medio donde las sales están en menor concentración. Es entonces cuando los mecanismos de osmoregulación se manifiestan para mantener el equilibrio en el organismo (Freeman, 2009).

Un organismo es hipertónico cuando la concentración de solutos en su cuerpo es mayor a la del medio, el epitelio de las branquias de los peces de agua dulce es hipertónico y en las células comienza a entrar agua por ósmosis. El pez podría entrar en estrés osmótico (concentración de sustancias disueltas en una célula o en un tejido es anormal) al acumular agua y sus células podrían reventar, es entonces cuando entran en acción los mecanismos de osmoregulación, que en este caso serían excretar grandes cantidades de agua a través de la orina y no beber (Freeman, 2009).

De acuerdo a Freeman (2009) los animales de agua dulce podrían experimentar simultáneamente estrés osmótico porque pierden iones que pasan desde las células de las branquias hacia el medio. En este caso los mecanismos de osmoregulación serían reemplazar los electrolitos que se pierden a través de la comida o transportándolos de manera activa desde el agua que les rodea, normalmente a través de las branquias. A pesar de que en los ejemplos se hace referencia a peces de agua dulce, el caso de *Macrobrachium brasiliense* es exactamente el mismo. Es hipertónico con relación al agua que le rodea, es decir que posee una cantidad de solutos o iones mayor al medio. Por esta razón tiende a ganar agua y a perder iones

(McNamara *et al.*, 2015). Para contrarrestar estas situaciones no debe ingresar mucha agua por la boca y debe recuperar iones por transporte activo (Ruppert y Barnes, 1995).

De acuerdo a la descripción de McNamara *et al.* (2015) *M. brasiliense* realiza el intercambio iónico a través de las lamelas branquiales, que consisten en células apicales agrupadas en dos capas opuestas que pueden tener un espesor variable, recubriendo estas estructuras se encuentra una fina cutícula de 200 a 700 nm de espesor. Las lamelas están separadas por un septum muy alargado y se encuentran formadas por profundas invaginaciones de la membrana con un abundante número de mitocondrias. La hemolinfa tiene contacto directo con las membranas celulares y fluye a través de cada lamela, es en estos lugares donde se produce el transporte de iones y el intercambio gaseoso con el agua proveniente del medio externo. Estos gases e iones pasan de la hemolinfa, o fluido extracelular, al citoplasma de las células epiteliales y de aquí al resto del cuerpo.

Macrobrachium brasiliense es una especie que en sus lamelas branquiales posee más invaginaciones y mayor cantidad de mitocondrias, vesículas, microtúbulos y ribosomas, comparado con otras especies de agua salobre (McNamara *et al.*, 2015). Esta adaptación es importante porque para captar iones a través de las branquias necesita una bomba iónica que requiere de energía, ya que al ser hipertónico necesita ingresar iones de un medio menos concentrado a uno más concentrado. Esta característica también se observa en *M. olfersi* y *M. potiuna*, dos especies que también provienen de medios salinos más diluidos. También hay que destacar que la

capacidad de reabsorción de iones es más baja en especies de camarones marinos y estuarinos, comparada con la capacidad de especies hololimnéticas de agua dulce, debido a que en el medio donde se desarrollan las primeras no es necesario captar iones, sino por el contrario, deshacerse de ellos (McNamara *et al.*, 2015).

Para el desarrollo larval las especies de camarones muestran diferentes grados de dependencia a la concentración salina del agua (Pereira & García, 1995; Murphy & Austin, 2005, previamente descrito por McNamara *et al.*, 2015), y de acuerdo a los tipos de ciclos de vida y de hábitats, que estén o no relacionados con aguas con concentraciones salinas, pueden presentar gran variación de modelos de mecanismos osmoregulatorios, (Freire *et al.*, 2003; Augusto *et al.*, 2007, 2009; Faleiros *et al.*, 2010; Faria, Augusto & McNamara, 2011 previamente descrito por McNamara *et al.*, 2015).

En un estudio que medía los modelos adaptativos de regulación iónica y osmótica de camarones palaemónidos (de distintos géneros y de hábitats con diferente concentración de salinidad), Freire *et al.* (2003) llegaron a determinar que los palaemónidos de hábitats salinos mostraban una mejor capacidad osmoregulatoria que las especies de hábitats de agua dulce. Y también sugieren que las especies ancestrales debieron tener una gran capacidad para la osmoregulación, sin embargo en el presente esta plasticidad regulatoria ha ido disminuyendo, o se ha perdido por completo en algunas especies de agua dulce. Un ejemplo de camarón cuyas larvas pueden tolerar cambios en la salinidad del medio es *Macrobrachium gallus* (Gómez *et al.*, 1991) pueden alcanzar el estadio juvenil en aguas con una gran variación de

concentraciones salinas, lo que demuestra que esta especie no es tan dependiente de este factor.

De acuerdo a Freire *et al.* (2003) *Macrobrachium brasiliense* ha perdido la capacidad de tolerar moderadas concentraciones salinas, presenta mortalidad total ya en agua salobre que tiene alrededor de 21‰ de salinidad. Su capacidad para osmoregular es limitada, hiper-regula (recupera iones) bien cloro en agua dulce pero se hiperconforma en agua salobre e inclusive ya no regula cloro cuando está expuesto a medio salino. Esto indica que su adaptación al agua dulce ha sido completa y ha perdido la plasticidad que tienen otras especies, de hábitats salobres, para adaptarse a distintas concentraciones salinas.

Los principales órganos por los que los camarones palaemónidos excretan son las glándulas antenales, cuya estructura y función no se encuentra todavía bien definida (McNamara *et al.*, 2015). Se las puede considerar como el sistema renal de un camarón, básicamente está conformado por un saco celomal ultrafiltrante (Schmidt-Nielsen *et. al.*, 1968 previamente descrito por McNamara *et al.*, 2015) y unos túbulos nefridiales que salen de la glándula hasta el nefrora. El filtrado se va modificando en su paso por los túbulos hasta el ducto terminal y finalmente se expele al exterior del organismo (Mantel & Farmer, 1983; Péqueux, 1995; Freire *et al.*, 2008; Charmantier *et al.*, 2009 previamente descrito por McNamara *et al.*, 2015). El principal producto de desecho de los crustáceos es el amoníaco (Ruppert y Barnes, 1995).

Dentro de la familia Palaemonidae existen diferentes mecanismo para eliminar sustancias de desecho y mantener la homeostasis del organismo, *Macrobrachium equidensn* vive en agua salobre y excreta una orina hiposmótica (Denne, 1968, previamente descrito por McNamara *et al.*, 2015), de esta manera elimina los iones excedentes. En cambio otras especies de aguas salobres como *Palaemonetes varians* y *Palaemon longirostris* pueden producir orina isosmótica inclusive en agua dulce (Parry, 1957, previamente descrito por McNamara *et al.*, 2015). Especies estrictas de agua dulce producen una orina diluida, por ejemplo *Macrobrachium australiense* (Denne, 1968 previamente descrito por McNamara *et al.*, 2015). Este podría ser un recurso que *M. brasiliense* puede haber adoptado para mantener su equilibrio hídrico y osmótico, al excretar una orina muy diluida se deshace del agua sobrante y expulsa muy pocos iones.

Las adaptaciones fisiológicas y morfológicas que debe incorporar un camarón para pasar de un medio salobre a uno completamente de agua dulce, debieron producirse principalmente en las fases larvales de especies ancestrales, ya que los adultos no se encuentran tan dependientes de aguas salobres. Por esta razón una larva expuesta a una concentración salina es hipotónica, gana iones y pierde agua, mientras que una larva en agua dulce es hipertónica y sucede todo lo contrario, gana agua y pierde iones.

En especies ancestrales de *Palaemon* y *Macrobrachium* debieron existir importantes mecanismos fisiológicos que contribuyeron a la exitosa invasión hacia el agua dulce, como por ejemplo la disminución de la permeabilidad del integumento de

las branquias y un eficiente proceso de transporte activo para la absorción de iones (Freire *et al.*, 2003). Por esta razón se podría suponer que aunque los cambios fisiológicos y morfológicos, para el paso de agua salobre hacia agua dulce sean muy grandes, las especies costeras siempre han tenido la plasticidad para realizar estas adaptaciones.

4.5 PRESENCIA DE *Macrobrachium brasiliense* EN EL ECUADOR

Cuando se realizó el estudio de *M. brasiliense*, entre los años 2000 – 2002, en los ríos de la zona oriental del Ecuador, una pregunta un poco coloquial se hizo relevante: ¿Cómo llegaron los camarones aquí? Se registran poblaciones de especies de *Macrobrachium* tanto en la costa Pacífica como en la costa Atlántica de Sudamérica. Por lo que el origen de *M. brasiliense* pudo evolucionar de una especie ancestral de cualquiera de las dos zonas costeras.

Una alternativa que se propuso entonces, con mucha menor información que la que se cuenta ahora, fue la de si las especies continentales de camarones dieron origen a las especies costaneras de oriente y occidente. Pero como ya se mencionó anteriormente esta posibilidad tenía que ser descartada porque se ha establecido, con mucho fundamento, que las especies continentales provienen de especies costeras.

De acuerdo a Van der Hammen y Hooghiemstra (2001) existieron una serie de inundaciones provenientes del Océano Pacífico, antes de la formación completa de

la Cordillera de los Andes, entre el Oligoceno Tardío y el Mioceno Medio Temprano que llegaron hasta la cuenca amazónica, por lo que gran parte de la zona se encontraba sumida en aguas salobres. Esta podría haber sido una gran oportunidad para la invasión de especies acuáticas desde el occidente, entre ellos incluidos poblaciones de camarones.

Estas condiciones se mantuvieron hasta el Mioceno tardío cuando la cordillera de los Andes se desarrolló completamente, formando una barrera impenetrable con el occidente (Van der Hammen y Hooghiemstra, 2001). De haber sido el caso de que poblaciones de camarones de agua salobre hubieran entrado por esta zona, y después hubiera sucedido una radiación adaptativa, se esperaría una mayor cantidad de especies actuales en la cuenca amazónica ecuatoriana. Pero por el contrario se registra una sola especie *M. brasiliense* y posiblemente *M. amazonicum*.

Por otra parte la amplia distribución de *M. brasiliense* en la cuenca amazónica, podría sugerir que la formación de la especie ocurrió en poblaciones cercanas a la costa Atlántica, en un río importante como el Amazonas, donde confluyen muchos sistemas hídricos y desde allí se pudo distribuir por toda la cuenca.

Como se mencionó anteriormente *M. amazonicum* tiene poblaciones en la zona costera del Atlántico y en la zona continental, esta podría también ser una prueba indirecta de que la procedencia de *M. brasiliense* es occidental, porque si *M. amazonicum* pudo tener un rango de distribución tan amplio, desde las zonas costeras hasta zonas tan orientales, que probablemente también se registre en

Ecuador. No es ilógico pensar que *M. brasiliense* pudiera haber seguido el mismo camino, el hecho de que no conserve poblaciones cercanas al mar podría también sugerir que la conquista de los hábitats de agua dulce pudo haber sido anterior a la de *M. amazonicum*.

Es importante enfatizar la convergencia evolutiva presentada por diferentes especies exclusivas de agua dulce del género *Macrobrachium* que llegaron a establecerse en ríos de tierra adentro de América del Sur de manera independiente. Murphy y Austin (2005, previamente descrito por Botello y Álvarez, 2013) encontraron que el desarrollo larval abreviado se presentaba en muchas especies de *Macrobrachium*, pero esta característica no se encontraba relacionada con la filogenia del grupo, es decir que especies más emparentadas podían tener diferentes tipos de desarrollo, y especies alejadas podían presentar desarrollo directo.

Si se compara *Macrobrachium brasiliense* con *Pseudopalaemon amazonensis* (Magalhães y Medeiros, 1998), que también es un camarón exclusivo de agua dulce de la familia Palaemonidae, se puede observar que tienen características similares como el tamaño, el desarrollo larval abreviado, el tamaño de los huevos, aunque estas dos especies se encuentran filogenéticamente distantes.

De acuerdo a Botello y Álvarez, (2013) otros cinco géneros de la familia Palaemonidae también presentan especies que tienen desarrollo larval abreviado y grandes huevos, y también comparten esta convergencia evolutiva. Por estas razones se puede asumir que el ancestro de todos estos grupos debió tener una gran

plasticidad fisiológica para poder invadir los hábitats de agua dulce. Esta invasión pudo haberse dado probablemente en el Cretácico temprano (Porter *et al.*, 2005, previamente descrito por Botello y Álvarez, 2013).

Al parecer el medio podría jugar un papel importante en la expresión de características fisiológicas que permitan a individuos con ciclos de vida en agua salobre volverse completamente de agua dulce. La invasión pudo haberse dado de manera gradual y en transcurso largo de tiempo. También se puede plantear la idea de que se produjeron eventos drásticos en el cambio de las condiciones ambientales que obligaron a poblaciones enteras a adentrarse en el continente en períodos cortos de tiempo y las especies pudieron sobrevivir debido a su gran plasticidad para adaptarse a diferentes concentraciones de salinidad.

5. CONCLUSIONES

- *Macrobrachium brasiliense* se encuentra ampliamente distribuido en la región amazónica del Ecuador. La presencia, aparentemente exclusiva, de esta especie en la zona oriental ecuatoriana sería una característica muy peculiar, comparado con las regiones amazónicas de Colombia y Perú donde se registran varias especies de camarones de río.
- De acuerdo a la revisión bibliográfica se ha determinado la presencia de 2 especies más de camarones de río, *M. amazonicum* y *M. carcinus* en el Ecuador, la primera en zona oriental y la segunda en la zona costera. De acuerdo a la información recopilada solamente *M. amazonicum* podría estar presente, ya que *M. carcinus* está registrada para la zona occidental de América del Sur.
- La razón biológica o ecológica de la presencia de dos morfotipos de machos en la población todavía no se explica satisfactoriamente.
- Al tener una distribución tan amplia en la cuenca amazónica, existe la posibilidad de que se encuentren variaciones morfológicas en subcuencas aisladas, a menos que exista un flujo génico importante en todo el sistema ripario de la cuenca amazónica.

- *M. brasiliense* podría presentar “picos” en su época reproductiva como es el caso de *M. acanthurus* y *M. carcinus*, es decir una mayor presencia de hembras ovadas en un determinado período.
- El bajo número de huevos y el desarrollo larval directo son adaptaciones relacionadas con las estrategias reproductivas que *M. brasiliense* desarrolló para la vida en hábitats exclusivos de agua dulce. Especies de *Macrobrachium* y de otros géneros de la Familia Palaemonidae, completamente de agua dulce y que no se encuentran tan relacionadas con *M. brasiliense*, presentan una convergencia evolutiva, mostrando estas mismas características.
- Las adaptaciones para el paso de agua salada a agua dulce incluyen modificaciones fisiológicas extremadamente drásticas como el equilibrio hídrico y la osmoregulación. Tal vez sea un caso en que los cambios evolutivos necesarios no se dieron en procesos graduales, sino que se realizaron en períodos cortos y afectó a toda la población.
- La procedencia de *Macrobrachium brasiliense* es un tópico muy interesante para entender el proceso evolutivo de la especie, porque si bien pudo haber venido de un ancestro occidental también existe la posibilidad de que se haya derivado de poblaciones del Brasil.

6. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Aya, E. y Velasco, Y. Fecundidad y fertilidad de *Macrobrachium amazonicum* (Héller, 1862) (Decapoda: Palaemonidae) del Piedemonte Llanero Colombiano. **Revista MVZ Córdoba**, 18(3): 3773-3780, 2013.
- Botello, A. y Álvarez, F. **Phylogenetic relationships among the freshwater genera of palaemonid shrimps (Crustacea: Decapoda) from Mexico: evidence of multiple invasions?** En Wehrtmann S. y Bauer, R.T. (Eds). Studies on Freshwater Decapods in Latin America. Latin American Journal of Aquatic Research, 41(4): 773-780, 2013.
- Brusca, R. C. y Brusca, G. J. **Invertebrados**, 2da. ed. Madrid: McGraw-Hill-Interamericana, 2005. 1005 p.
- Contreras, R. Contribución al conocimiento de la biología y ecología de *Macrobrachium tenellum* (Smith) (Crustacea: Decapoda: Palaemonidae). **Anales del Centro de Ciencias del Mar y Limnología**. 188, 1978.
- Cotroni, W., Cardoso, J. y Lobão, V. Dinâmica da reprodução de *Macrobrachium acanthurus* (Wiegmann, 1836) e *Macrobrachium carcinus* (Linnaeus, 1758) do ribeira de Iguape (Crustacea, Decapoda, Palaemonidae). **Ciência e Cultura**, 38 (7): 1256-1262, 1986.
- Cotroni, W., Cardoso, J. y Lobão, V. Crescimento de *Macrobrachium acanthurus* (Wiegman, 1836) do rio Ribeira de Iguape (Crustacea: Decapoda: Palaemonidae). **Revista Brasileira de Biologia**, 47 (3): 349-355, 1987.
- Curtis, H., Barnes, N., Schnek, A. y Massarini, A. **Biología**. 7ma. ed. Buenos Aires: Editorial Médica Panamericana, 2008. 857 p.
- Dornelles, G. y Ferreira, N. Crescimento de *Macrobrachium potiuna* no arroio Sapucaia, Município de Gravataí, Rio Grande do Sul (Crustacea: Decapoda: Palaemonidae). **Revista Brasileira de Biologia**, 55 (Supl. 1): 51-63, 1995.
- Duellman, W.E., Trueb, L. **Biology of amphibians**. 1era. ed. Baltimore: The Johns Hopkins University Press, 1994. 696 p.
- Figura 1. Morfología externa de un camarón cárido con las principales estructuras. Recuperado de Printable Colouring Pages, [Web en línea]. http://farm5.static.flickr.com/4005/4263625743_21b8677596. [fecha de consulta: 12 de febrero de 2015].
- Freeman, S. **Biología**. 3ra. ed. Madrid: Pearson Educación, S.A., 2009. 1390 p.

- Freire, C., Cavassin, F., Rodrigues, E., Torres, A. y McNamara, J. 2003. Adaptive patterns of osmotic and ionic regulation, and the invasion of fresh water by the palaemonid shrimps. **Comparative Biochemistry and Physiology A.**, 136: 771-778, 2003.
- García-Dávila, C. y Magalhães, C. Revisão taxonômica dos camarões de agua doce (Crustacea: Decapoda: Palaemonidae: Sergestidae) da Amazônia peruana. **Acta Amazonica**, 33(4): 663-686, 2003.
- Gómez, A., Guerra, A., Reyes, W., Velásquez, E. y González, C. Crianza larval de *Macrobrachium gallus* (Holtuis, 1952) "camarón de río", en dos condiciones de salinidad. **Hidrobios**, 15 (1-2): 1-6, 1991.
- Gutiérrez, Y. **Morfometría y reproducción de tres especies de langostinos de la vertiente del Pacífico de Costa Rica: *Macrobrachium panamense*, *M. americanum* y *M. tenellum* (Decapoda: Palaemonidae).** Disertación (Licenciatura en Biología con énfasis en Recursos Acuáticos). San José de Costa Rica, Costa Rica, Universidad de Costa Rica, 2008, 61 p.
- Hinostroza, D., García, A. y Zambrano, I. El camarón de río en el Ecuador. **Cultivos Aquanet**, 10: 25-36, 1988.
- Holtuis, L.B. A general revision of the Palaemonidae (Crustacea: Decapoda: Natantia) of the Americas, II: the Subfamily Palaemoninae. **Allan Hancock Foundation Publications of the University of Southern California**, 1952. 338 p. Occasional paper number 12: 1-79.
- Kensley, B. y Walker, I. Palaemonid shrimps from the Amazon Basin, Brazil (Crustacea: Decapoda: Natantia). **Smithsonian Contributions to Zoology**, 362: 1-28, 1982.
- Magalhães, C. y Medeiros, N. The larval development of palaemonid shrimps from the amazon region reared in the laboratory. VII abbreviated development of *Pseudopalaemon amazonensis* Ramos-Porto, 1979 (Crustacea: Decapoda: Caridea). **Acta Amazonica**, 28(4): 433-448, 1998.
- Magalhães, C. **Diversity and abundance of decapod crustaceans in the rio Tahuamanu and rio Manuripi basins.** En: Chernoff, B. y Willink, P.W. (Eds). A biological assessment of the aquatic ecosystems of the upper rio Orthon basin, Pando, Bolivia. Washington, D.C: Conservation International, 1999. p. 35-38.
- Magalhães, C. **Caracterização da comunidade de crustáceos decápodos do Pantanal, Mato Grosso do Sul, Brasil.** En: Chernoff, B., Alonso, L.E., Montambault, J.R. y Lourival, J.R. (Eds). A biological assessment of the aquatic ecosystems of the Pantanal, Mato Grosso do Sul, Brazil. Washington, D.C.: Conservation International, 2000. p. 175-182.

- Magalhães, C. **Diversity, distribution, and habitats of the macro-invertebrate fauna of the Río Paraguay and Río Apa, Paraguay, with emphasis on Decapod Crustaceans.** En: Chernoff, B., Willink P. y Montambault, J. (Eds.), A biological assessment of the aquatic ecosystems of the río Paraguay basin, Alto Paraguay, Paraguay. Washington, D.C.: Conservation International. 2001.p. 68-72
- McNamara, J., Freire, C., Torres, A. y Faria, S. The conquest of fresh water by the palaemonid shrimps: an evolutionary history scripted in the osmoregulatory epithelia of the gills and antennal glands. **Biological Journal of the Linnean Society**, 114: 673-688, 2015.
- Méndez, M., Claves de identificación y distribución de los langostinos y camarones (Crustacea : Decapoda) del mar y ríos de la costa del Perú. **Boletín del Instituto del Mar del Perú**, 5: 1-170, 1981.
- New, M.B. y Singholka, S. 1984. Cultivo del camarón de agua dulce. Manual para el cultivo de *Macrobrachium rosenbergii*. **Revista de la FAO**, 225: 1-118, 1984.
- Pantaleão, J., Gregati, R., Taddel, F. y Da Costa, R. Morphology of the first larval stage of *Macrobrachium brasiliense* (Heller, 1968) (Caridea: Palaemonidae). **Nauplius**, 19 (1): 79-85, 2011.
- Pantaleão, J., Hirose, G.L. y Costa, R. Occurrence of male morphotypes of *Macrobrachium amazonicum* (Caridea: Palaemonidae) in population with an entirely freshwater life cycle. **Brazilian Journal of Biology**, 74 (3): 223-232, 2014.
- Peck, S.B. Diversity and zoogeography of the non-oceanic Crustacea of the Galapagos Islands, Ecuador (excluding terrestrial Isopoda). **Canadian Journal of Zoology**, 72: 54-69, 1994.
- Pileggi, L., Magalhães, C., Bond-Buckup, G. y Mantelatto, F. New records and extension of the known distribution of some freshwater shrimps in Brazil. **Revista Mexicana de Biodiversidad**, 84: 563-574, 2013.
- Rodríguez, G. **Decapoda.** En: Hurlbert, S. H., Rodríguez, G. y Días, N. (Eds). Aquatic biota of tropical South America. San Diego, California: San Diego State University, 1981. p 41-51.
- Rodríguez de la Cruz, M. C. 1968. Contribución al conocimiento de los palaemónidos de México: III Palaemónidos del Golfo de California, con notas sobre la biología de *Macrobrachium americanum*. **FAO Corporate Document Repository**, 1968.
- Ruppert, E., Fox, R. y Barnes. **Zoología de los invertebrados.** 6ta. ed. México, D.F.: McGraw-Hill Interamericana Editores, S.A., 1995. 1001p.

- Silveira de Melo, M. y Makoto, J. Evaluation of the feeding habits of *Macrobrachium brasiliense* (Heller, 1862) in the Curral de Arame stream (Dourados/Mato Grosso Do Sul, Brazil). **Nauplius**, 21: 25-33, 2013.
- Valencia, D. y Campos, M. Freshwater prawns of the genus *Macrobrachium* Bate, 1868 (Crustacea: Decapoda: Palaemonidae) of Colombia. **Zootaxa**, 1456: 1-44, 2007.
- Van der Hammen, T. y Hooghiemstra, H. **Historia y paleoecología de los bosques montanos andinos neotropicales**. En: Kappelle, M. y Brown, D. (Eds). Bosques nublados del neotrópico. Santo Domingo de Heredia, Costa Rica. Instituto Nacional de Biodiversidad, 2001. p. 63-84.
- Vásquez, E., Chujandama, M., García, C., Alcántara, F. Caracterización del camarón *Macrobrachium brasiliense* en ambientes acuáticos de la carretera Iquitos-Nauta. **Folia Amazónica**, 10(1-2): 57-71, 2000.

7. FIGURAS

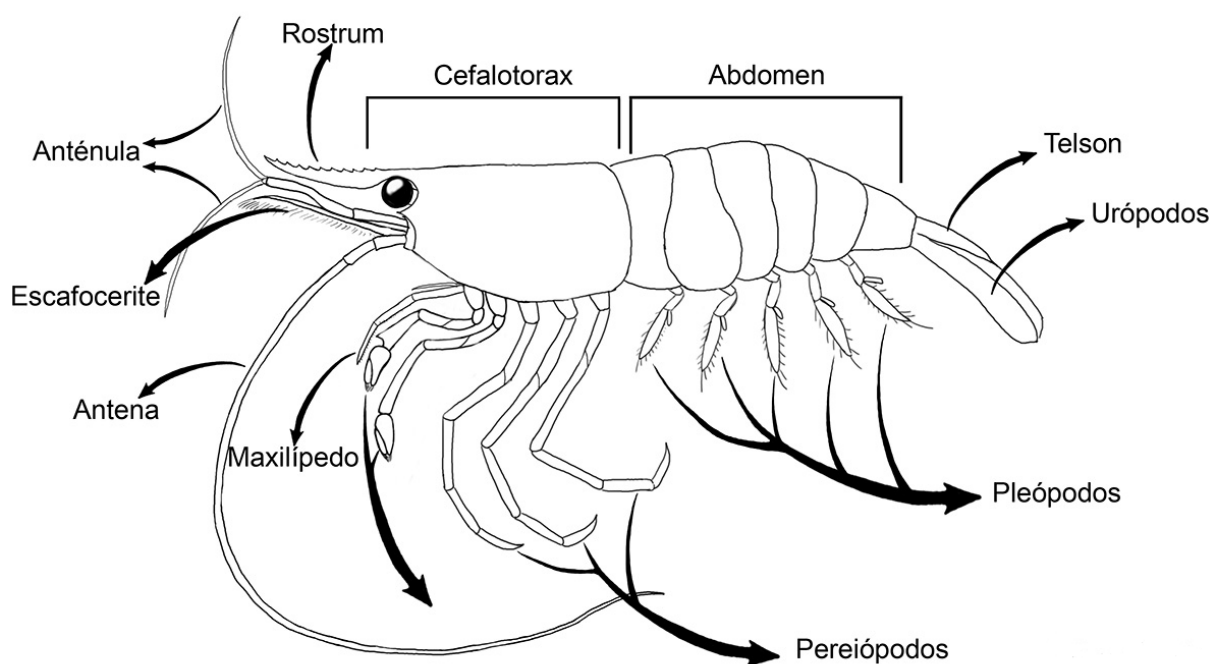


Figura 1. Morfología externa de un camarón cárido con las principales estructuras. Las dos partes principales de un camarón cárido son el cefalotórax y el abdomen. Del cefalotórax se desprenden el rostrum, las antenas y anténulas empleadas como órganos sensoriales, los maxilípedos que sirven para la alimentación y los pereiópodos, para la locomoción en el bentos. En el abdomen destaca como característica de los cáridos el segundo segmento sobrepuesto al primero y tercer segmento. También se encuentran los pleópodos empleados para movimientos de natación y los urópodos y el telson para movimientos de huida rápida hacia atrás.

Fuente: Printable Colouring Pages (2015).



Figura 2. Macho y hembra de *Macrobrachium brasiliense*. Nótese la diferencia tanto del tamaño del cuerpo, como la longitud y grosor de las quelas. El macho no presenta la mancha dorsal característica de la hembra.



Figura 3. Hembra de *Macrobrachium brasiliense*, vista dorsal. Presenta un patrón de coloración más claro en la zona dorsal, con un ensanchamiento en el primer y tercer segmento del abdomen. Las quelas pueden ser de diferente longitud, generalmente son del mismo tamaño.



Figura 4. Macho morfotipo 1 de *Macrobrachium brasiliense*, vista dorsal. Las quelas son de la misma forma y de un tamaño similar.



Figura 5. Macho morfotipo 2 de *Macrobrachium brasiliense*, vista lateral. El tamaño y las quelas son más pequeñas que el macho morfotipo 1.



Figura 6. Hembra ovígera de *Macrobrachium brasiliense*, vista lateral. Los huevos sobresalen de la región abdominal, entre los apéndices natatorios.

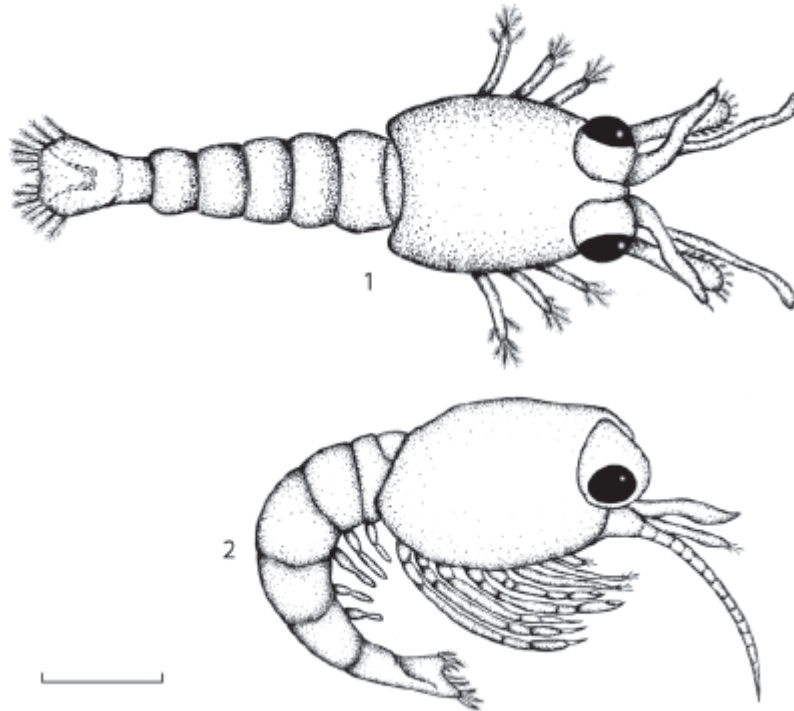


Figura 7. Larva de *Macrobrachium brasiliense*. 1, Vista dorsal; 2, Vista lateral. (Escala = 1 mm). Fuente: tomado de Pantaleão *et al.* (2011).

8. TABLAS

Tabla 1. Listado de especies del género *Macrobrachium* registrados para el Ecuador, distribución, longitud total, número y tamaño de huevos

Especie	E	W	Longitud Total LT (cm)	No. de Huevos	Tamaño de huevos (mm o mm ³)
<i>M. brasiliense</i> ^e	X		6,3 ^e	137 ^e	1,5 mm x 1,0mm ^e
<i>M. amazonicum</i> ^e	X		12 ^a	120-549 ^a	0,97mm x 0,75mm ^a
<i>M. gallus</i> ^e		X	13,5 ^d	-----	-----
<i>M. digueti</i> ^e		X	10,4 ^d	-----	-----
<i>M. americanum</i> ^{e*}		X	23 ⁸	76.900 ^c 200.000–500.000 ^h	0,44mm a 0,67mm ^h 0,039 mm ^{3c}
<i>M. tenellum</i> ^e		X	13,2 ^b	900-6.000 ^b	0,44mm a 0,62mm ^b
<i>M. inca</i> ^e		X	8,7 ^d	-----	-----
<i>M. hancocki</i> ^{e*}		X	6,5 ^d	-----	-----
<i>M. transandicum</i> ^e		X	-----	-----	-----
<i>M. panamense</i> ^e		X	13 ^d	2.400-24.000 ^c	0,083 mm ^{3c}
<i>M. rathbunae</i> ^e		X	8 ^d	-----	-----
<i>M. carcinus</i> ^{e**}		X	23 ^d	14.400-242.000 ^c	-----
<i>M. rosenbergii</i> ^{***}		X	25 ^f	100.000 ^f	-----

**M. americanum* y *M. hancocki* también se encuentran presentes en las Islas Galápagos^g.

***M. carcinus*^b en la actualidad solo está registrado para la costa occidental del continente americano.

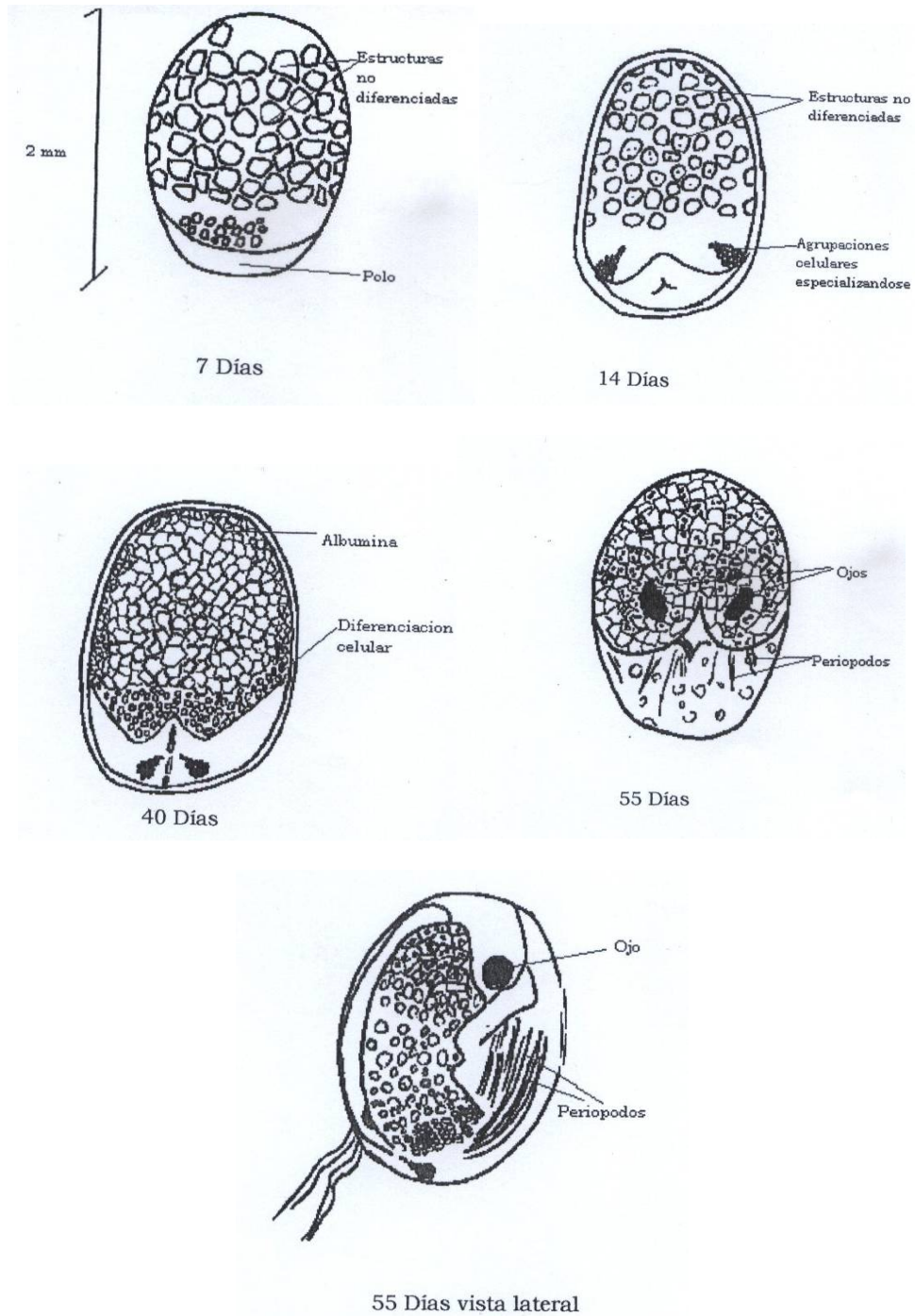
M. rosenbergii^{***} en una especie comercial introducida desde el continente asiático.

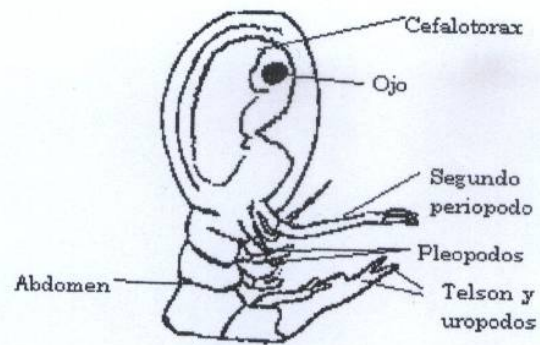
E: Oriente W: Occidente

Fuentes: Aya y Velasco (2013)^a, Contreras (1978)^b, Gutiérrez (1998)^c, Hinostroza *et al.* (1988)^d, datos en el Museo de Ciencias Naturales de la Escuela Politécnica Nacional (2015)^e, New y Singholka (1984)^f, Peck (1994)^g y Rodríguez de la Cruz (1968)^h.

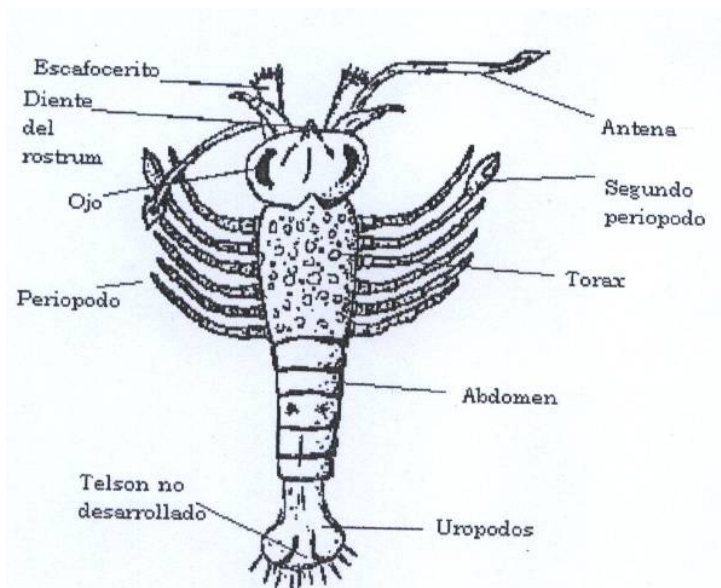
9. ANEXOS

Anexo 1. Desarrollo larval de *Macrobrachium brasiliense*. Las ilustraciones se realizaron con un estereomicroscopio, a partir de huevos obtenidos de una hembra ovígera del río Pingullo, en el Parque Nacional Sumaco.





80 Días vista lateral



90 días(larva libre nadadora)

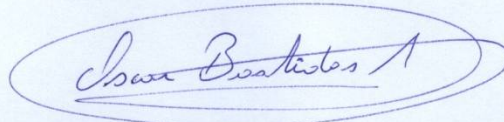
PARA GRADOS ACADÉMICOS DE LICENCIADOS (TERCER NIVEL)
PONTIFICIA UNIVERSIDAD CATÓLICA DEL ECUADOR

DECLARACIÓN y AUTORIZACIÓN

Yo, Oscar Emilio Bastidas Acosta, C.I. 1710015031, autor del trabajo de graduación intitulado: "Bioecología del camarón de río amazónico *Macrobrachium brasiliense*", previa a la obtención del grado académico de **LICENCIADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** en la Facultad de **Ciencias Exactas y Naturales**:

1. Declaro tener pleno conocimiento de la obligación que tiene la Pontificia Universidad Católica del Ecuador, de conformidad con el artículo 144 de la Ley Orgánica de Educación Superior, de entregar a la SENESCYT en formato digital una copia del referido trabajo de graduación para que sea integrado al Sistema Nacional de Información de la Educación Superior del Ecuador para su difusión pública respetando los derechos de autor.
2. Autorizo a la Pontificia Universidad Católica del Ecuador a difundir a través de sitio web de la Biblioteca de la PUCE el referido trabajo de graduación, respetando las políticas de propiedad intelectual de Universidad.

Quito, 27 de marzo del 2015



Sr. Oscar Emilio Bastidas Acosta
C.I.1710015031