

Desarrollo morfológico del apéndice masculino del camarón de agua dulce *Macrobrachium caementarius* (Molina, 1782)

Morphological development of appendix masculina of the freshwater prawn *Macrobrachium caementarius* (Molina, 1782)

Walter Reyes-Avalos^{1,*}, Marco Medina Morillo² & José Vásquez Mori²

¹Universidad Nacional del Santa. Laboratorio de Acuicultura Ornamental. Departamento Académico de Biología, Microbiología y Biotecnología. Facultad de Ciencias. Av. Universitaria s/n Urb. Bellamar, Nuevo Chimbote, Perú.

²Escuela Profesional de Biología en Acuicultura, Universidad Nacional del Santa, Perú.

*E-mail: wreyes@uns.edu.pe

RESUMEN

El objetivo del estudio fue describir el desarrollo morfológico del apéndice masculino del camarón de agua dulce *Macrobrachium caementarius*. Los camarones se colectaron en el río Lacramarca, Perú. Se analizaron 56 camarones de entre 13 y 32 mm de longitud total. Luego, cada camarón fue sometido a shock frío para inmovilización y eutanasia. El segundo par de pleópodos de los camarones se extrajo por disección y se mantuvo en solución fisiológica e inmediatamente fue realizada la descripción. El desarrollo del apéndice masculino en el endopodito del segundo par de pleópodos permitió diferenciar seis estados morfológicos. En el Estado 0 se considera a los indiferenciados sexualmente. En el Estado I aparece como una yema. En el Estado II hay crecimiento de la yema. El Estado III posee espinas apicales. El Estado IV presenta espinas subapicales. En el Estado V el apéndice masculino está completamente desarrollado. Los camarones de < 16,21 mm de longitud total no tuvieron apéndice masculino (Estado 0), en cambio aquellos de entre 16,21 mm (Estado I) y 21,60 mm (Estado V) de longitud total fueron diferenciados como camarones machos. El crecimiento del apéndice masculino hasta completar su desarrollo incrementó linealmente con la longitud total del camarón. Los camarones $\geq 16,21$ mm de longitud total que no mostraron apéndice masculino observable se consideraron como individuos hembras. La postlarva se diferencia del juvenil y este del adulto (no funcional) por el desarrollo del apéndice masculino y por el tamaño del animal.

Palabras clave: juvenil, madurez sexual, pleópodos, postlarva, reproducción.

ABSTRACT

This study aimed to describe the morphological development of the appendix masculina of the freshwater prawn *Macrobrachium caementarius*. Freshwater prawns were collected in the Lacramarca River (Ancash, Peru). Fifty-six individuals ranging from 13 to 32 mm total length were analyzed. Each prawn was subjected to cold shock for immobilization and euthanasia. The second pair of pleopods from each individual was dissected and kept in a physiological solution and immediately described. The development of the appendix masculina in the endopodite of the second pair of pleopods allowed us to differentiate six distinct morphological stages. Stage 0 includes sexually undifferentiated individuals. In Stage I it appears as a bud. In Stage II the bud starts to grow. In Stage III the apical spines are visible. Stage IV has subapical spines. In Stage V the appendix masculina is fully developed. Prawn individuals whose size was < 16.21 mm total length did not have an appendix masculina (Stage 0), while those between 16.21 mm (Stage I) to 21.60 mm (Stage V) total length were differentiated as male prawns. The growth of the appendix masculina until full development increased linearly with the total length of the prawn. Prawn individuals with total length ≥ 16.21 mm that did not show an observable appendix masculina were considered as female individuals. The postlarva differs from the juvenile and the latter from the adult (non-functional) by the development of the appendix masculina and by the size of the animal.

Keywords: juvenile, sexual maturity, pleopods, postlarva, reproduction.

INTRODUCCIÓN

El desarrollo ontogenético de los crustáceos decápodos involucra una serie de eventos fisiológicos con cambios morfológicos y de comportamiento que distinguen un estado de otro. Las larvas a través de un proceso de metamorfosis se desarrollan en postlarvas y estas a su vez en juveniles; todos los estadios subsecuentes son considerados juveniles hasta la última muda, donde el individuo es sexualmente maduro y por lo cual se le considera adulto (Martin *et al.* 2014).

El tamaño de madurez sexual en crustáceos se define de acuerdo con criterios de madurez morfométrica (o alométrica o morfológica), gonadal (o histológica) y funcional (Viau *et al.* 2006). En *Nematopalaemon schmitti* y *Macrobrachium iheringi*, el cambio abrupto del crecimiento relativo del apéndice masculino con el tamaño del camarón es indicador de madurez morfométrica (Herrera *et al.* 2017; Nogueira *et al.* 2019a). En *M. rosenbergii*, el sexado de los animales se realiza por las características morfológicas y morfométricas de los quelípodos, por la amplitud de las pleuras y por la separación de las coxas entre el tercer y quinto par de periópodos (New 2002). Así, en los ejemplares machos pequeños no se distinguen de los juveniles indiferenciados por el crecimiento relativo, sino por la presencia de gonóporos con opérculos sobre la base del quinto par de periópodos (Kuris *et al.* 1987). Además, los camarones machos se categorizan por la presencia de gonóporos complejos, apéndice masculino y quelípodos maduros (Nagamine & Knight 1980; Tan *et al.* 2020).

El apéndice masculino está presente únicamente en el segundo par de pleópodos en los machos de camarones carídeos (Bauer 1986). El brote de apéndice masculino en la unión entre el apéndice interno y el endopodito del segundo par de pleópodos es indicador del dimorfismo sexual (Tombs & Foster 1979; Nagamine & Knight 1980; Brown *et al.* 2010). El apéndice masculino completamente desarrollado es uno de los caracteres sexuales secundarios permanentes, que permite reconocer a los machos sexualmente maduros y diferenciarlos de las hembras (Almeida *et al.* 2010; Brown *et al.* 2010; Bauer & Thiel 2011; Sharma *et al.* 2016).

La madurez sexual en machos de *Macrobrachium caementarius* Molina 1782 (= *Cryphiops caementarius*, ver Mantelatto *et al.* 2021) determinado mediante cortes histológicos de las gónadas muestran relación directa entre el crecimiento del apéndice masculino y la espermatogénesis (Lip 1976; Viacava *et al.* 1978; Moreno *et al.* 2012). Sin embargo, no se tiene bien establecidas las características del desarrollo morfológico del apéndice masculino en su proceso de diferenciación, ni se conoce la relación del desarrollo del apéndice masculino con el tamaño del camarón. Las

características morfológicas del apéndice masculino tienen importancia como una medida de la distancia filogenética de la condición ancestral en los decápodos (Bauer 1986) y en taxonomía (Short 2004; Christodoulou & Anastasiadou 2017) por ser la estructura más variable entre especies (Torati & Mantelatto 2012) como lo descrito en *Macrobrachium* (Mantelatto *et al.* 2021).

Los seis camarones *Macrobrachium* anteriormente considerados en el género *Cryphiops* (ver Mantelatto *et al.* 2021), lo conforman *M. luscus* Holthuis 1973, *M. perspicax* Holthuis 1977, *M. alevillalobosi* Villalobos *et al.* 1980, y *M. sbordonii* Baldari *et al.* 2010, que habitan arroyos de cuevas del sur de México; y *M. brasiliensis* Gomes 1973, habita un arroyo del Distrito Federal de Brasil. En cambio, *M. caementarius* Molina 1782, habita en los ríos de la costa del Pacífico de Perú y Chile (Méndez 1981; Moscoso 2012). Sin embargo, por el tamaño de los ejemplares y la abundancia poblacional, solo *M. caementarius* tiene importancia económica, comercial (Pinazo *et al.* 2021) y científica dado los estudios poblacionales (Wasiw & Yépez 2015), reproductivos (Moreno *et al.* 2012), ecológicos (Reyes-Avalos *et al.* 2023), nutricionales (Gallardo-Carril & Reyes-Avalos 2020) y de cultivo (Morales *et al.* 2006; Reyes 2016), entre otros. Aun así, en Latinoamérica existe escasos estudios en crustáceos de agua dulce, lo cual no obedece a falta de importancia, sino a vacíos en las estrategias de investigación. En este sentido, el estudio de la ontogenia del apéndice masculino de los crustáceos es usado en la identificación de los machos (Torati & Mantelatto 2012), para establecer la talla mínima sexable (Anger & Moreira 1998) y para evaluar los resultados de reversión sexual (Tan *et al.* 2020). Por consiguiente, el objetivo fue describir el desarrollo morfológico del apéndice masculino del camarón de agua dulce *M. caementarius*.

MATERIALES Y MÉTODOS

Las postlarvas de camarones fueron colectadas de la desembocadura del río Lacramarca, Ancash, Perú (9°07' S, 78°33' O) y se transportaron en baldes con agua del mismo río. En laboratorio, la especie *M. caementarius* fue identificada con la clave taxonómica (Méndez 1981) y mantenidas en acuarios (20 L) donde se alimentaron con una dieta balanceada (28 % de proteína cruda). Las postlarvas seleccionadas (n = 56) fueron aquellas que tuvieron el cuerpo sin signos de oscurecimiento ni laceraciones, y con apéndices cefalotorácicos y abdominales completos. El tamaño de las postlarvas estuvo entre 13 y 32 mm de longitud total (LT = desde la punta del rostro hasta el extremo posterior del telson) medidos con vernier digital Truper ($\pm 0,01$ mm) con los

animales posicionados ventralmente.

En este estudio, se tuvo en cuenta la Ley peruana (Ley 27265, Ley de protección a los animales domésticos y a los animales silvestres mantenidos en cautiverio) y se siguieron los protocolos éticos de sacrificio a fin de minimizar el sufrimiento de los individuos durante el proceso de eutanasia. La descripción morfológica fue iniciada en camarones de mayor tamaño y para ello, cada camarón se sometió a shock frío ($\approx 2\text{ }^{\circ}\text{C}$) para inmovilización y muerte. Luego, el segundo par de pleópodos se extrajo por disección, se mantuvo en solución fisiológica e inmediatamente se realizó la descripción bajo microscopio óptico Carl Zeiss. El desarrollo morfológico del apéndice masculino y del apéndice interno del segundo par de pleópodos se describió de acuerdo con Lip (1976) y Garm & Watling (2013). La longitud del apéndice masculino (se excluyeron las espinas apicales) y del apéndice interno se midieron con ocular micrométrico (EM-15X Lomo) bajo microscopio óptico. Los estados del desarrollo morfológicos del apéndice masculino se fotografiaron con cámara digital de 13 MP de resolución y con $f/2,0$ de apertura, acoplado a uno de los tubos oculares del microscopio.

Los datos de longitud del apéndice masculino y del tamaño de los camarones se expresaron como media \pm desviación estándar y se evaluaron mediante correlación de Pearson con significancia del 1 %, y la ecuación mediante análisis de regresión lineal simple. El análisis estadístico se realizó con el Software SPSS versión 23 para Windows.

RESULTADOS

SEGUNDO PAR DE PLEÓPODOS

El segundo par de pleópodos de *M. caementarius*, presenta un basipodito traslúcido de borde externo con tres setas plumosas y de borde interno liso y desnudo. El extremo distal del basipodito tuvo dos carillas de inserción donde se articulan el exopodito y el endopodito, ambos laminares, traslúcidos, y con bordes festoneados donde se insertan largas setas plumosas. El endopodito presenta cerca de su base al apéndice interno que es una estructura tubular y traslúcida cuyo extremo distal tuvo ganchos pequeños (cincinnuli). El apéndice masculino estuvo presente en el endopodito y se desarrolla desde la base del apéndice interno. El endopodito es de menor tamaño que el exopodito.

ESTADOS MORFOLÓGICOS DEL APÉNDICE MASCULINO

La diferenciación morfológica durante el desarrollo del apéndice masculino en el endopodito del segundo par de pleópodos de *M. caementarius* (Fig. 1), permitió determinar un estado morfológico indiferenciado sexualmente (Estado 0) y cinco estados morfológicos que corresponden a machos (Estado I al Estado V), cuyas características fueron las siguientes:

Estado 0 (Indiferenciado sexualmente): Endopodito del segundo par de pleópodos solo con apéndice interno tubular, desnudo, en cuyo extremo distal presenta diez ganchos pequeños (cincinnuli) (Fig. 1a).

Estado I (Esbozo de apéndice masculino): En la base del apéndice interno junto al endopodito del segundo par de pleópodos se observa una pequeña protuberancia de extremo distal redondeado, que corresponde al esbozo de apéndice masculino (Fig. 1b).

Estado II (Crecimiento del esbozo de apéndice masculino): El esbozo de apéndice masculino en su crecimiento es desnudo, traslúcido, de extremo distal redondeado y liso; dicho esbozo crece hasta 0.8 veces del tamaño del apéndice interno (Fig. 1c).

Estado III (Apéndice masculino con espinas apicales): En el extremo distal y apical del apéndice masculino hubo dos espinas largas y lisas de similar tamaño. El apéndice masculino crece hasta alcanzar similar tamaño que el apéndice interno (Fig. 1d).

Estado IV (Apéndice masculino con espinas sub apicales): En el extremo distal del apéndice masculino hubo tres espinas largas, pero en el tercio superior hubo dos hileras con tres espinas sub apicales en cada hilera. El tamaño del apéndice masculino es 0,8 veces más grande que el apéndice interno (Fig. 1e).

Estado V (Apéndice masculino completamente desarrollado): El apéndice masculino es tubular recto, opaco, en cuyo extremo distal se insertan seis espinas largas; y a lo largo del borde externo, hasta cerca de su base, se insertan 14 pares de espinas dispuestas en dos hileras perpendiculares. El tamaño del apéndice masculino es dos veces más largo que el apéndice interno, pero más pequeño que el endopodito del segundo par de pleópodos. El apéndice masculino es casi el doble de grosor que el apéndice interno (Fig. 1f).

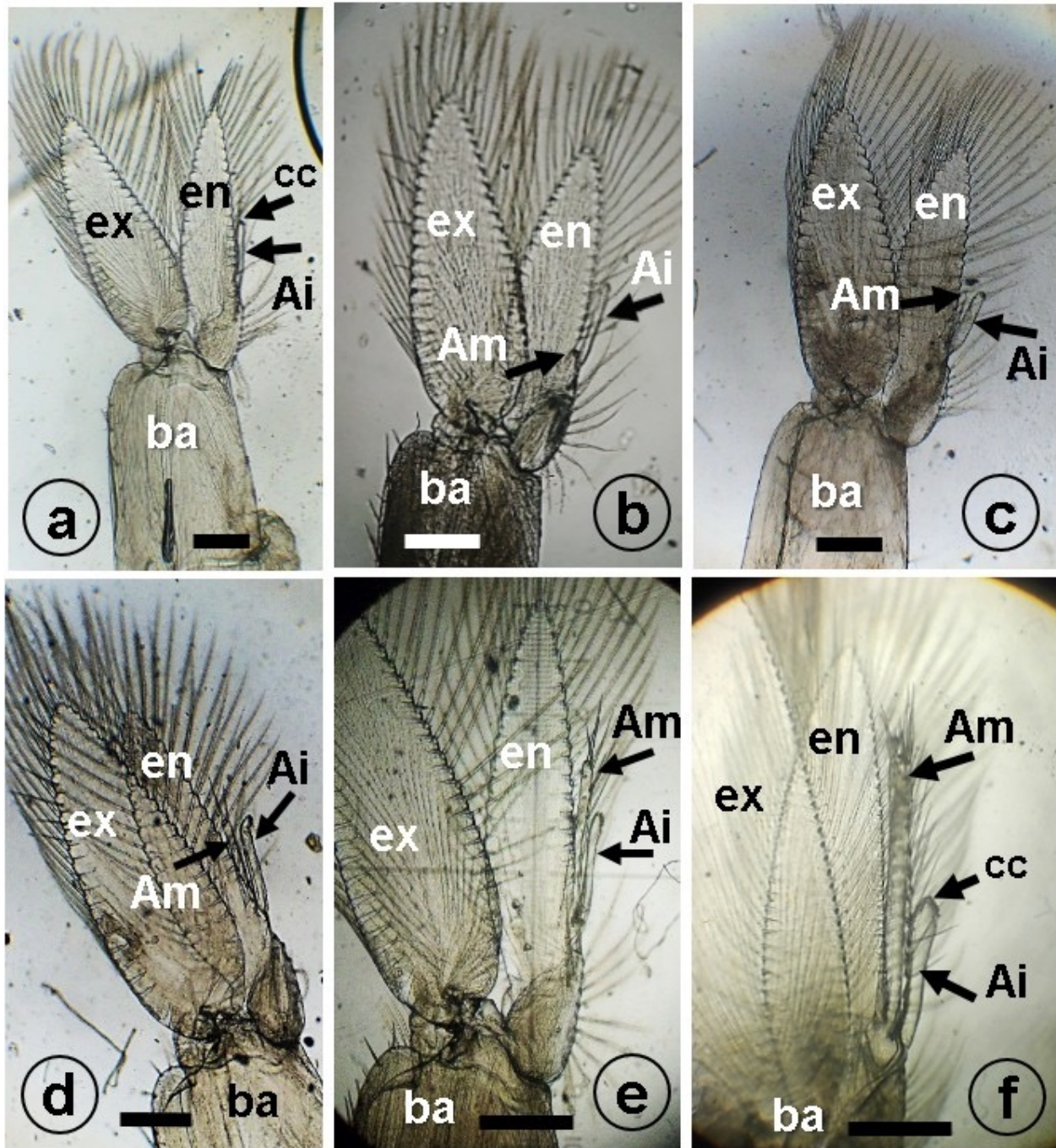


FIGURA 1. Estados de diferenciación morfológica del apéndice masculino en el endopodito del segundo par de pleópodos de *M. caementarius*. a) Estado 0. b) Estado I. c) Estado II. d) Estado III. e) Estado IV. f) Estado V. Am: Apéndice masculino. Ai: Apéndice interno. ex: exopodito. en: endopodito. ba: basipodito. cc: cincinnuli. La barra negra o blanca = 0,5 mm. / Stages of morphological differentiation of the appendix masculina in the endopodite of the second pair of pleopods of *M. caementarius*. a) Stage 0. b) Stage I. c) Stage II. d) Stage III. e) Stage IV. f) Stage V. Am: appendix masculina. Ai: internal appendix. ex: exopodite. in: endopodite. ba: basipodite. cc: cincinnuli. The black or white bar = 0.5 mm.

DIFERENCIACIÓN SEXUAL MORFOLÓGICA

Los camarones de < 16,21 mm de LT (n = 12) fueron morfológicamente indiferenciados sexualmente, porque el borde interno del endopodito del segundo par de pleópodos presentó solo apéndice interno (Fig. 1a). Los camarones de ≥ 16,21 mm de LT (n = 32), se identificaron como machos por la presencia de un esbozo de apéndice masculino en la base del

apéndice interno del segundo par de pleópodos (Fig. 1b) el cual empezó a diferenciarse hasta que completó su desarrollo (Fig. 1f), y en este estado los individuos fueron de 21,60 mm de LT (Tabla 1). En cambio, los camarones ≥ 16,21 mm de LT que no presentaron apéndice masculino se consideraron como hembras (n = 12).

TABLA 1. Estado morfológico del apéndice masculino, longitud del apéndice interno y longitud del apéndice masculino de *M. caementarius* de diferente longitud total (Media ± desviación estándar). / Morphological stage of the appendix masculina, length of the internal appendix and length of the appendix masculina of *M. caementarius* of different total length (Mean ± standard deviation).

Longitud total (mm)	n	Estado Morfológico del apéndice masculino	Longitud del apéndice interno (mm)	Longitud del apéndice masculino (mm)
13,02 ± 0,12	6	0	0,36 ± 0,01	-
15,61 ± 0,41	6	0	0,37 ± 0,01	-
16,21 ± 0,10	6	I	0,40 ± 0,04	0,06 ± 0,00
17,03 ± 0,22	8	II	0,45 ± 0,00	0,12 ± 0,01
18,82 ± 0,74	6	III	0,46 ± 0,00	0,44 ± 0,04
19,90 ± 0,51	6	IV	0,46 ± 0,00	0,66 ± 0,03
21,60 ± 0,40	6	V	0,51 ± 0,00	1,28 ± 0,01



FIGURA 2. Ejemplar macho de *M. caementarius* de 34 mm de longitud total. Observe el grosor del propodo del segundo par de pereiópodos (flecha roja) en comparación con el del izquierdo. / Male specimen of *M. caementarius* with a total length of 34 mm. Note the thickness of the propodus of the second pair of pereiopods (red arrow) compared to that of the left one.

En los camarones machos de *M. caementarius* evaluados en la investigación, no se realizó el seguimiento del desarrollo y diferenciación de los quelípodos de todos los animales, pero en 10 ejemplares de entre 32,53 y 35,04 mm de LT se observó que el propodo del segundo par de uno de los periópodos empezó a engrosarse (Fig. 2).

LONGITUD APÉNDICE MASCULINO VS LONGITUD DE CAMARONES

La longitud del apéndice masculino (LAM) de *M. caementarius* hasta completar su desarrollo incrementó linealmente con la longitud total, cuya ecuación resultante fue: $LAM = 2,1122 LT - 3,4378$ con $r = 0,976$ altamente significativa ($p < 0,01$) (Fig. 3).

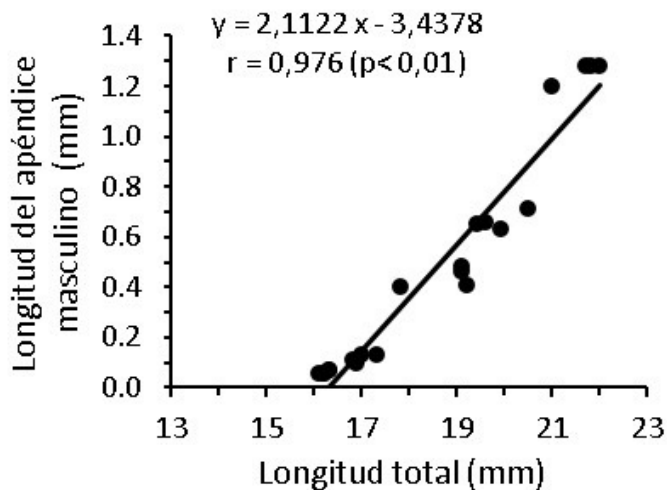


FIGURA 3. Relación de la longitud total con la longitud del apéndice masculino de *M. caementarius*. / Relationship of the total length with the length of the appendix masculina of *M. caementarius*.

DISCUSIÓN

En el presente estudio, se diferenció por primera vez en *M. caementarius*, seis estados morfológicos del desarrollo del apéndice masculino en el endopodito del segundo par de pleópodos. El primer estado morfológico (Estado 0) fue asignado a camarones indiferenciados sexualmente debido a que solo tuvieron apéndice interno en el endopodito del segundo par de pleópodos. El Estado 0, lo presentaron

ejemplares desde 13,02 mm hasta $< 16,21$ mm de LT, donde el menor tamaño coincide con el tamaño del primer estado de postlarva de *M. caementarius* (13,65 mm de LT) reportado por Morales *et al.* (2006).

El esbozo del apéndice masculino (Estado I) al costado de la base del apéndice interno del segundo par de pleópodos de *M. caementarius*, fue observado en ejemplares de 16,21 mm de LT, lo que corrobora lo reportado previamente en la especie (15 a 17 mm de LT, Lip 1976), pero en comparación con otros palaemónidos, los machos de *M. caementarius* se diferencian sexualmente en un tamaño menor, aunque de acuerdo con Hayd & Anger (2013), las altas densidades de población, las condiciones nutricionales y otros factores ecológicos afectan al tamaño corporal que se alcanza en una población; y también influyen los factores genéticos (Ying *et al.* 2022). Por ejemplo, en especies de zonas tropicales como *M. rosenbergii* los machos se diferencian a los 30 mm de LT (Tombs & Foster 1979), en *M. brasiliense* a los 19,2 mm de LT (Pereira & Chacur 2009) y en *M. amazonicum* a los 19 mm de LT (Hayd & Anger 2013); en cambio, en la especie de clima templado como *M. inca* entre los 20 y 22 mm de LT (Pérez 1976).

En el segundo par de pleópodos de *M. caementarius*, el crecimiento y desarrollo del apéndice masculino hasta alcanzar dos veces más el tamaño del apéndice interno, la secuencia de aparición de espinas apicales (6 espinas) y el número de espinas laterales (14 pares de espinas) permitió establecer estados morfológicos (Estado I al Estado V). Estos resultados complementan a lo descrito previamente en la misma especie (Lip 1976), y se adiciona el número y la secuencia en la aparición de espinas apicales y marginales del apéndice masculino. En los camarones carídeos como *Rhynchocinetes typus* y *R. durbanensis*, la naturaleza espinosa del apéndice masculino y la presencia de cincinnuli con ganchos de acoplamiento en el extremo apical del apéndice interno están involucrados en la transferencia de espermatozoides hacia las hembras durante el apareamiento (Martínez & Dupré 2010; Prakash *et al.* 2016). En *Potimirin brasiliense*, el par de apéndices masculinos toca el área esternal de la hembra para facilitar el depósito de la masa de esperma cerca de los gonóporos, y garantizar que esta no se desvíe en el agua (Costa *et al.* 2020). En el presente estudio, las características morfológicas del apéndice masculino y del apéndice interno descritos en *M. caementarius*, sugieren similar función que otros camarones carídeos, pero aún no hay evidencia de estar involucrados en la reproducción.

La longitud del apéndice masculino de *M. caementarius* incrementó linealmente con la longitud total, pero la pendiente de la recta fue mayor ($b = 2,1122$) que aquella reportada hace 46 años en la misma especie ($b = 0,1357$, Lip 1976), pero del río Moche en Perú ($08^{\circ}09' S$), aunque no muy distante del río

Lacramarca (≈ 120 km, $09^{\circ}07$ S). La reducción evidenciada de la talla a la cual *M. caementarius* alcanza la madurez sexual podría ser una respuesta poblacional para la preservación de la especie a la presión ambiental durante este periodo. No hay reportes que sostengan esta suposición en especies de camarones que habitan los ríos de la vertiente occidental del Pacífico. Sin embargo, en juveniles de *M. tenellum* de la costa tropical del Pacífico Mexicano el cambio climático ocasionó que la especie incremente su preferencia termal en $4,25$ °C más de lo registrado en los últimos 16 años (Rodríguez *et al.* 2012) y probablemente en estas condiciones se afecten otros procesos fisiológicos. En *M. nipponense*, el proceso del desarrollo sexual masculino es regulada por hormonas y por factores ambientales (Jin *et al.* 2022). En *M. rosenbergii*, la precocidad sexual es causada por factores genéticos y los individuos no solo se estancan en el crecimiento, sino que también producen descendencia de baja calidad (Ying *et al.*, 2022).

En los camarones carídeos, el tamaño mínimo sexable no es necesariamente idéntico al tamaño del inicio de la madurez sexual (Anger & Moreira 1998). En *M. caementarius* los machos se reconocieron con certeza por la presencia del apéndice masculino en ejemplares desde $16,21$ mm de LT (Estado I), siendo este el tamaño mínimo sexable. Sin embargo, se conoce que conforme el apéndice masculino del segundo par de pleópodos de *M. caementarius* se diferencia hasta que obtiene característica morfológica permanente, las células masculinas se dividen y diferencian hasta producir las primeras generaciones de espermatozoides (Lip 1976). En el presente estudio, el apéndice masculino completamente desarrollado lo obtuvieron ejemplares de $21,60$ mm de LT, lo que se considera como la talla del inicio de la madurez sexual morfológica que es menor a la talla de madurez sexual gonadal de la especie ($22,5$ y $24,5$ cm de LT, Lip 1976). La madurez sexual morfológica en crustáceos decápodos no siempre corresponde con la madurez sexual funcional (Oh & Hartnoll 1999). La madurez sexual funcional corresponde a la fase adulta donde los machos tienen capacidad de aparearse e inseminar a las hembras (Factor 1995). No hay estudios que evidencien que *M. caementarius* macho de $21,60$ mm de LT tenga condiciones de aparearse e inseminar a una hembra. Es conveniente comprobar la funcionalidad reproductiva de los camarones machos pequeños, mediante apareamientos con hembras receptivas de diferentes tamaños, con la finalidad de precisar el inicio de la fase adulta funcional en la especie. En *M. brasiliense*, el tamaño corporal y el tamaño de los quelípodos está relacionado con el éxito reproductivo (Nogueira *et al.* 2019b). En cambio, en *M. amazonicum* se demostró que ni la madurez fisiológica ni la morfológica expresan realmente el momento en que los machos más grandes son capaces

de copular y transferir sus gametos y/o defender hembras y territorios (Paschoal & Zara 2020).

En algunos machos de *M. caementarius* evaluados, el propodo de uno de los periópodos del segundo par empezó a engrosarse cuando los ejemplares tuvieron un tamaño de entre $32,53$ y $35,04$ mm de LT, siendo este el primer registro del tamaño en que la especie adquiere capacidad para la interacción y la reproducción. En la misma especie de camarón, los machos adultos > 50 mm de LT poseen uno de los quelípodos del segundo par de periópodos más desarrollado, pero ambos periópodos los utilizan para la interacción y el canibalismo (Reyes 2020), y por observaciones en laboratorio, también los emplean en el proceso de apareamiento, donde el camarón macho utiliza sus quelípodos para proteger a la hembra, con muda pre-apareamiento, del acecho de sus congéneres, y luego con su cuerpo y sus periópodos voltea a la hembra para depositar espermátóforos entre las coxas del tercer y quinto par de periópodos. Los machos de *M. rosenbergii* utilizan los quelípodo del segundo par de periópodos para acceder al alimento, disputar un refugio, en el combate (Barki *et al.* 1997), y también para el proceso de apareamiento, pero en este caso se requiere que tengan los quelípodos maduros (Nagamine & Knight 1980; Karplus & Barki 2019). Sin embargo, en *M. caementarius* no se registró el tamaño donde ocurre el máximo engrosamiento del propodo del segundo par de periópodos para que se considere como quelípodo maduro. Una investigación sobre la funcionalidad reproductiva de la especie es necesaria para dilucidar esta función. Además, el engrosamiento del propodo de un periópodo del segundo par de *M. caementarius* es evidencia de que hay inversión de energía para desarrollar dicho periópodo, y esto es de importancia para la elaboración de dietas acorde con el tamaño del camarón. En *M. iheringi* (Nogueira *et al.* 2019a) y en *M. candango* (Nogueira *et al.* 2022), el macho adulto invierte más energía que el juvenil para el desarrollo y conformación del periópodo más grande porque está relacionado con el éxito reproductivo.

Los resultados de la investigación con el camarón *M. caementarius* permiten definir a una postlarva como aquella que no está diferenciada sexualmente y corresponde a tamaños menores de $16,21$ mm de LT. El camarón juvenil macho, sería aquel que está en proceso de diferenciación y desarrollo del apéndice masculino juntamente con la maduración gonadal y son de tamaños $\geq 16,21$ mm de LT. En cambio, los camarones $\geq 16,21$ mm de LT que no presentan apéndice masculino corresponden a hembras. El camarón adulto macho (aunque no funcional) es aquel que posee apéndice masculino completamente desarrollado y son de tamaños $\geq 21,60$ mm de LT, y que de acuerdo con Lip (1976) son los que tienen espermátóforos en las ampollas terminales.

AGRADECIMIENTOS

A Lidia Huertas Vásquez técnica del Laboratorio de Biología y Ecología de la Universidad Nacional del Santa, por el apoyo con la preparación de reactivos, materiales y equipos necesarios para desarrollar la investigación.

REFERENCIAS

- Almeida, A.O., Mossolin, E.C., Luz, J.R. 2010. Reproductive biology of the freshwater shrimp *Atya scabra* (Leach, 1815) (Crustacea: Atyidae) in Ilhéus, Bahia, Brazil. *Zoological Studies* 49(2): 243-252.
- Anger, K., Moreira, G.S. 1998. Morphometric and reproductive traits of tropical caridean shrimps. *Journal of Crustacean Biology* 18(4): 823-838. <https://doi.org/10.1163/193724098x00674>
- Barki, A., Harpaz, S., Karplus, I. 1997. Contradictory asymmetries in body and weapon size, and assessment in fighting male prawns, *Macrobrachium rosenbergii*. *Aggressive Behavior* 23: 81-91. [https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1098-2337\(1997\)23:2%3C81::AID-AB1%3E3.0.CO;2-W](https://doi.org/10.1002/(SICI)1098-2337(1997)23:2%3C81::AID-AB1%3E3.0.CO;2-W)
- Bauer, R.T. 1986. Phylogenetic trends in sperm transfer and storage complexity in decapod crustaceans. *Journal of Crustacean Biology* 6(3): 313-325. <https://doi.org/10.1163/193724086X00181>
- Bauer, R.T., Thiel, M. 2011. First description of a pure-search mating system and protandry in the shrimp *Rhynchocinetes uritai* (Decapoda: Caridea). *Journal of Crustacean Biology* 31(2): 286-295. <https://doi.org/10.1651/10-3378.1>
- Brown, J.H., New, M.B., Ismael, D. 2010. Biology. En: New, M.B., Valenti, W.C., Tidwell, J.H., D'Abramo, L.R., Kutty, M.N. (Eds) *Freshwater prawns: Biology and farming*: 18-39. Wiley-Blackwell. <https://doi.org/10.1002/9781444314649.ch3>
- Christodoulou, M., Anastasiadou, C. 2017. Sexual dimorphism in the shrimp genus *Atyaephyra* De Brito, 1867 (Caridea: Atyidae): the case study of *Atyaephyra thymisensis* Christodoulou, Antoniou, Magoulas & Koukouras, 2012. *Journal of Crustacean Biology* 37(5): 588-601. <https://www.doi.org/10.1093/jcbiol/rux062>
- Costa, M.M., Hoffmann, H., Gonçalves, G.R.L., Negreiros-Fransozo, M.L. 2020. Sexual maturity of the small shrimp *Potimirim brasiliiana* Villalobos, 1959 (Crustacea, Atyidae), from the southeastern coast of Brazil. *Revista de Biología Neotropical* 17(1): 1-14. <https://doi.org/10.5216/rbn.v17i1.60646>
- Factor, L.R. 1995. Introduction, anatomy and life history. En: Factor, J.R. (Ed) *Biology of the lobster *Homarus americanus**: 1-11. Academic Press, New York. <https://doi.org/10.1016/b978-012247570-2/50023-2>
- Gallardo-Carril, J., Reyes-Avalos, W.E. 2020. Dietas con ensilado biológico de harina de maíz mejoran el desempeño productivo del camarón de río *Cryphiops caementarius* (Crustacea: Palaemonidae). *Scientia Agropecuaria* 11(3): 409-417. <http://dx.doi.org/10.17268/sci.agropecu.2020.03.13>
- Garm, A., Watling, L. 2013. The crustacean integument: setae, setules, and other ornamentation. In: Watlin, L., Thiel, M. (Eds) *Functional Morphology and Diversity*: 167-198. Oxford University Press. <https://doi.org/10.1093/acprof:osobl/9780195398038.001.0001>
- Hayd, L., Anger, K. 2013. Reproductive and morphometric traits of *Macrobrachium amazonicum* (Decapoda: Palaemonidae) from the Pantanal, Brazil, suggests initial speciation. *Revista de Biología Tropical* 61(1): 39-57. <https://doi.org/10.15517/rbt.v61i1.10881>
- Herrera, D.R., Davanzo, T.M., Costa, R.C. 2017. Relative growth and morphological sexual maturity of the caridean shrimp *Nematopalaemon schmitti* (Decapoda: Caridea: Palaemonidae) in an upwelling region in the Western Atlantic. *Invertebrate Reproduction & Development* 62(1): 56-62. <https://doi.org/10.1080/07924259.2017.1398190>
- Jin, S., Zhang, W., Xiong, Y., Fu, H. 2022. Recent progress of male sexual differentiation and development in the oriental river prawn (*Macrobrachium nipponense*): A review. *Reviews in Aquaculture* 15(1): 305-317. <https://doi.org/10.1111/raq.12718>
- Karpus, I., Barki, A. 2019. Male morphotypes and alternative mating tactics in freshwater prawns of the genus *Macrobrachium*: a review. *Reviews in Aquaculture* 11(3): 925-940. <https://doi.org/10.1111/raq.12273>
- Kuris, A.M., Ra'anan, Z., Sagi, A., Cohen, D. 1987. Morphotypic differentiation of male Malaysian giant prawns, *Macrobrachium rosenbergii*. *Journal of Crustacean Biology* 7(2): 219-237. <https://doi.org/10.2307/1548603>
- Lip, G.B. 1976. Primera madurez sexual del camarón de río *Cryphiops caementarius* Molina, 1782 (Natantia: Palaemonidae) en el río Moche. Tesis de Bachiller. Universidad Nacional de Trujillo, Perú.
- Mantelatto, F.J., Pileggi, L.G., Pantaleão, J.A.F., Magalhães, C., Villalobos, J.L., Álvarez, F. 2021. Multigene phylogeny and taxonomic revision of American shrimps of the genus *Cryphiops* Dana, 1852 (Decapoda, Palaemonidae) implies a proposal for reversal of precedence with *Macrobrachium* Spence Bate, 1868. *ZooKeys* 1047: 155-198. <https://doi.org/10.3897/zookeys.1047.66933>
- Martin, J.W., Olesen, J., Høeg, J.T. 2014. Introduction. En: Martin, J.W., Olesen, J., Høeg, J.T. (Eds) *Atlas of crustacean larvae*: 1-7. Johns Hopkins University Press: Baltimore. <https://doi.org/10.1086/681469>
- Martínez, R., Dupré, E. 2010. Transferencia de espermátóforos en el camarón roca *Rhynchocinetes typus* (Caridea:

- Rhynchocinetidae). *Latin American Journal Aquatic Research* 38(2): 265-269. <https://doi.org/10.3856/vol38-issue2-fülltext-11>
- Méndez, M. 1981. 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.
- Morales, M.C., Rivera, M., Meruane, J., Galleguillos, C., Hosokawa, H. 2006. Morphological characterization of larval stages and first juvenile of the freshwater prawn *Cryphiops caementarius* (Molina, 1782) (Decapoda: Palaemonidae) under laboratory conditions. *Aquaculture* 261: 908-931. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2006.07.042>
- Moreno, J.E., Méndez, C.A., Meruane, J.A., Morales, M.C. 2012. Descripción histológica y caracterización de los estados de madurez gonadal de hembras de *Cryphiops caementarius* (Molina, 1782) (Decapoda: Palaemonidae). *Latin American Journal Aquatic Research* 40(3): 668-678. <http://dx.doi.org/10.3856/vol40-issue3-fulltext-15>
- Moscoso, V. 2012. Catálogo de crustáceos decápodos y estomatópodos del Perú. *Boletín del Instituto del Mar del Perú* 27(1-2): 8-207.
- Nagamine, C.M., Knight, A.W. 1980. Development, maturation, and function of some sexually dimorphic structures of the Malaysian prawn, *Macrobrachium rosenbergii* (De Man) (Decapoda, Palaemonidae). *Crustaceana* 39(2): 141-152. <https://doi.org/10.1163/156854080X00049>
- New, M.B. 2002. Freshwater prawn farming. A manual for the culture of the giant river prawn (*Macrobrachium rosenbergii*). FAO Fisheries Technical Paper. 428: 1-212.
- Nogueira, C.D.S., Perroca, J.F., Costa, R.G., Taddei, F.G., Fransozo, A. 2019a. Relative growth and population dynamics of *Macrobrachium iheringi* (Decapoda, Palaemonidae). *Papéis Avulsos de Zoologia* 59: e20195908. <http://doi.org/10.11606/1807-0205/2019.59.08>
- Nogueira, C.D.S., Oliveira, M.S., Jacobucci, G.B., Almeida, A.C. 2019b. Relative growth of freshwater prawn *Macrobrachium brasiliense* (Decapoda, Palaemonidae) and its implications for reproduction. *Iheringia, Série Zoologia* 109: e2019005. <https://doi.org/10.1590/1678-4766e2019005>
- Nogueira, C.S., Mossolin, E.C., Brito, M.C.L., Mantelatto, F.L. 2022. Filling gaps in the biology of the endemic and threatened freshwater shrimp *Macrobrachium candango* (Caridea: Palaemonidae) through basic morphometric and reproductive approaches. *Nauplius* 30: e2022004. <https://doi.org/10.1590/2358-2936e2022004>
- Oh, C., Hartnoll, R.G. 1999. Size at sexual maturity, reproductive output, and seasonal reproduction of *Philocheras trispinosus* (Decapoda) in Port Erin Bay, Isle of Man. *Journal of Crustacean Biology* 19(2): 252-259. <https://doi.org/10.1163/193724099X00051>
- Paschoal, L.R.P., Zara, F.J. 2020. Size at onset of sexual maturity in *Macrobrachium amazonicum* (Heller, 1862) phenotypes: an integrative approach. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 92(Suppl. 2): e20180560. <https://doi.org/10.1590/0001-3675202020180560>
- Pereira, M.G.C., Chacur, M.M. 2009. Estrutura populacional de *Macrobrachium brasiliense* (Crustacea, Palaemonidae) do Córrego Escondido, Batayporã, Mato Grosso do Sul, Brasil. *Revista de Biologia Neotropical* 6(1): 75-82. <https://doi.org/10.5216/rbn.v6i1.12630>
- Pérez, S.O. 1976. Primera madurez sexual del camarón de río *Macrobrachium inca* Holthius, 1950 (Natantia: Palaemonidae) en el río Moche. Tesis de Bachiller. Universidad Nacional de Trujillo. Perú.
- Pinazo, K.F.P., Berrú, J.M.A., Bocado, E.F. 2021. Economic-fishing analysis of the prawn *Cryphiops caementarius* (Molina, 1782) in the Majes-Camaná river Arequipa-Perú (2019). *Boletim do Instituto de Pesca* 47: e627. <https://doi.org/10.20950/1678-2305/bip.2021.47.e627>
- Prakash, S., Ajithkumar, T.T., Bauer, R., Thiel, M., Subramoniam, T. 2016. Reproductive morphology and mating behaviour in the hingebeak shrimp *Rhynchocinetes durbanensis* Gordon, 1936 (Decapoda: Caridea: Rhynchocinetidae) in India. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 96(6): 1331-1340. <https://doi.org/10.1017/S0025315415001083>
- Reyes, W. 2016. Effect of culture container on the survival and growth of male *Cryphiops caementarius* in individualized systems. *Revista Bio Ciencias* 3(4): 311-325. <https://doi.org/10.15741/revbio.03.04.06>
- Reyes, W. 2020. Management of the interaction and cannibalism of postlarvae and adults of the freshwater shrimp *Cryphiops caementarius* (Molina, 1782). En: Diarte-Plata, G., Escamilla-Montes, R. (Eds) *Crustacea*: 51-64. IntechOpen. United Kingdom. <http://dx.doi.org/10.5772/intechopen.87438>
- Reyes-Avalos, W., Melgarejo-Velásquez, G., Yzásiga-Barrera, C., Ferrer-Chujutalli, K. 2023. Thermal tolerance of the male freshwater prawn *Cryphiops caementarius* exposed to different acclimation temperatures. *Journal of Thermal Biology* 113: 103494. <https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2023.103494>
- Rodríguez, R., Lazareno, M., Espinoza, L.D., Basto, M.E.R., Vega, F. 2012. Temperatura óptima y preferencia térmica del camarón de río *Macrobrachium tenellum* en la costa tropical del Pacífico Mexicano. *Boletim do Instituto de Pesca, São Paulo* 38(2): 121-130.
- Sharma, A., Langer, S., Sharma, N. 2016. Description of appendages characterizing sex differentiation in Himalayan prawn, *Macrobrachium dayanum*. *International Journal of Recent Scientific Research* 7(6): 12071-12075.
- Short, J.W. 2004. A revision of Australian river prawns,

- Macrobrachium* (Crustacea: Decapoda: Palaemonidae). *Hydrobiologia* 525: 1-100. <https://doi.org/10.1023/B:HYDR.0000038871.50730.95>
- Tan, K., Jiang, H., Jiang, D., Wang, W. 2020. Sex reversal and the androgenic gland (AG) in *Macrobrachium rosenbergii*: A review. *Aquaculture and Fisheries* 5: 283-288. <https://doi.org/10.1016/j.aaf.2019.11.004>
- Tombes, A.S., Foster, M.W. 1979. Growth of appendix masculina and appendix interna in juvenile *Macrobrachium rosenbergii* (De Man) (Decapoda, Caridea). *Crustaceana*, Suppl 5. *Studies on Decapoda (Biol Ecol Morphol Systematics)*: 179-184.
- Torati, L.S., Mantelatto, F.L. 2012. Ontogenetic and evolutionary change of external morphology of the neotropical shrimp *Potimirim* (Holthuis, 1954) explained by a molecular phylogeny of the genus. *Journal of Crustacean Biology* 32(4): 625-640. <https://doi.org/10.1163/193724012X635322>
- Viacava, M., Aitken, R., Llanos, J. 1978. Estudio del camarón en el Perú 1975-1976. *Boletín del Instituto del Mar de Perú*. 3(5): 161-233.
- Viau, V.E., López, L.S., Bond-Buckup, G., Rodríguez, E.M. 2006. Size at the onset of sexual maturity in the anomuran crab, *Aegla uruguayana* (Aeglidae). *Acta Zoologica* 87: 253-264. <https://doi.org/10.1111/j.1463-6395.2006.00239.x>
- Wasiw, J., Yépez, V. 2015. Evaluación poblacional del camarón *Cryphiops caementarius* en ríos de la costa sur del Perú. *Revista de Investigaciones Veterinarias del Perú*. 26(2): 166-181. <http://doi.org/10.15381/rivep.v26i2.11103>
- Ying, N., Wang, Y., Song, X., Qin, B., Wu, Y., Yang, L., Fang, W. 2022. Transcriptome analysis of *Macrobrachium rosenbergii*: Identification of precocious puberty and slow-growing information. *Journal of Invertebrate Pathology* 190: 107752. <https://doi.org/10.1016/j.jip.2022.107752>

Received: 29.04.2023

Accepted: 02.08.2023