

Estados y subestados del ciclo de muda del Camarón de Río (*Cryphiops caementarius* Molina, 1872) (Crustacea: Decapoda: Palaemonidae)

Walter Eduardo Reyes Avalos¹, Henry Lujan Monja²

¹ Laboratorio de Acuicultura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional del Santa (Perú)

² Asociación Acuicultura y Desarrollo (AQUADES) (Perú)

Resumen

Se caracterizaron los estados y subestados del ciclo de muda de *C. caementarius* en base al grado de retracción de la epidermis y a la setogénesis del borde interno del exopodito de los urópodos. Se emplearon 30 camarones de 47.9 ± 1.6 mm de longitud total capturados del ambiente natural. La caracterización del ciclo de muda de *C. caementarius* está de acuerdo a lo descrito para crustáceos Natantia. En postmuda el grado de retracción paulatina de la matriz de las setas permitió caracterizar dos subestados (A y B). En intermuda (C) fue evidente el estuche cónico de la formación columnar. La premuda (D) comenzó con apolisis (D₀), continuó con el subestado D₁ cuyas divisiones tuvieron que ver con la cada vez más ondulada y engrosada epidermis y con el desarrollo de nuevas setas; la presencia de bárbulas en las nuevas setas indicó el subestado D₂ y la formación de conductos tubulares oscuros y definidos fueron característica del D₃. El subestado D₄ fue difícil de diferenciar del D₃. La ecdisis (E) fue similar a otros crustáceos. La consistencia del cefalotórax fue un criterio complementario para determinar los estados de muda. La duración del ciclo de muda fue de 29 días a $20.0 \pm 1.5^\circ\text{C}$.

Summary

Stages and substages of River Prawn moult cycle (*Cryphiops caementarius* Molina, 1872) (Crustacea: Decapoda: Palaemonidae)

On the basis of epidermis retraction grade and genesis of bristles on the inner edge of the uropod exopodite, the stage and substages of the *C. caementarius* moult cycle caught at the natural environment were used. The characterization of the *C. caementarius* moult cycle is according to it was described to Natantia crustacea. At us postmoult, the retraction grade of the setas matrix let us characterize two stages (A and B). During intermoult (C) was evident the conic case of the columnar formation. The premoult (D) started with apolysis (D₀), continued with the substage D₁ which divisions were in relation every time the curlier and thicker epidermis and with the development of new bristles. Presence of barbules on the new setas indicated the substage D₂ and the formation of definite dark tubular conducts was characteristic of the stage D₃. The substage D₄ was difficult to difference from stage D₃. Ecdysis (E) was similar to the other crustaceans. Consistency of the cephalothorax was a complementary criteria to determine the moult stages. The duration of the moult cycle was 29 days to $20.0 \pm 1.5^\circ\text{C}$.

Introducción

La peculiaridad más notoria de los crustáceos es el exoesqueleto quitinoso o cutícula que cubre el cuerpo por completo y representa un problema para el crecimiento, pero cuya evolución ha sido el desprendimiento periódico del exoesqueleto en un proceso denominado ecdisis o muda (1). Sin embargo, ecdisis es el desprendimiento de la exuvia, mientras que muda es un proceso fisiológico y celular que va desde la preparación para la ecdisis hasta el posterior incremento de tamaño e incremento tisular del animal (2, 3 y 4).

En crustáceos, muda y reproducción son eventos sincronizados (5 y 6) de utilidad en estudios de biología reproductiva (7 y 8), en aspectos fisiológicos como osmorregulación, tasa respiratoria, acción hormonal, procesos metabólicos, entre otros (9, 10 y 11), en pesquería (12) y en cultivo. Así, los crustáceos dejan de alimentarse (13, 14, 15 y 16) o muestran disminución del consumo de alimento (17) en estados cercanos a la ecdisis. Además, en el caso de producirse la muda sincronizada de una población en un estanque, se retrasa la cosecha para evitar la presencia de crustáceos de caparazón blando (18) y proteger el valor comercial del producto.

Los cambios morfológicos observados en las partes blandas del animal, ha permitido describir y caracterizar los estados del ciclo de muda en diversas especies de crustáceos

como *Artemesia longinaris* (13), *Penaeus notialis* (19), *Jasus frontalis* (20), *Palaemon serratus* (3), *Metopograpsus messor* (11), *Maja squinado* (12), entre otros. Reyes y cols. (8) realizan una descripción general de los estados del ciclo de muda de *Cryphiops caementarius* que es necesario mejorarlo y a la vez considerar subestados; dado que la especie tiene importancia biológica (21, 22 y 23) y comercial (24 y 25). Por tanto, los objetivos del presente trabajo fueron caracterizar los estados y subestados del ciclo de muda de *C. caementarius*, en base al grado de retracción de la epidermis y a la setogénesis del borde interno del exopodito de los urópodos; así como determinar la duración del ciclo de muda.

Material y métodos

Hembras adultas de *C. caementarius* fueron capturadas del río Lacramarca (Provincia del Santa, Departamento de Ancash). Se emplearon 30 camarones de 47.9 ± 1.6 mm de longitud total (escotadura post orbital hasta el extremo posterior del telson) mantenidos en sistemas de acuarios con 30 litros de agua, aireación constante y renovaciones semanales del 50% del volumen de agua. El alimento no consumido y los productos sólidos de excreción fueron extraídos con sifón a primera hora de la mañana. Los camarones fueron alimentados *ad libitum* con pescado salpreso (*Trachurus picturatos murphyi*) y alimento balanceado. Se realizaron controles interdiarios de temperatura del agua.

Cada camarón realizó por lo menos una ecdisis. Se empleó el diseño descriptivo longitudinal. Los exopoditos de los urópodos de cada camarón fueron seccionados y mantenidos en solución isotónica; luego, mediante microscopio de luz se ubicó el borde interno de la porción distal para caracterizar los estados y subestados del ciclo de muda de acuerdo a la clasificación general dada para crustáceos Natantia por Passano (2). Previamente la consistencia del cefalotórax fue evaluada al tacto. Para las fotomicrografías se empleó una cámara fotográfica Contax 139 montada en un microscopio Carl Zeiss. Los datos cronológicos fueron expresados como media \pm desviación estándar (DS).

Resultados

Estados del ciclo de muda

Los estados y subestados del ciclo de muda de *C. caementarius* fueron claramente distinguibles en la porción distal del borde interno del exopodito de los urópodos, lo cual permitió caracterizarlos por el grado de retracción de la epidermis y por la setogénesis que tiene lugar en dicho apéndice. También se relacionó con la consistencia del cefalotórax (Tabla I).

Estado A: postmuda temprana

Subestado A₁ (Figura 1): En las setas biplumosas, las bases fueron ligeramente anchas; la matriz fue granular y uniforme desde la base hasta el ápice, y en el primer tercio inferior se observaron tenuemente entre dos a tres ganchos, desde donde aparecieron estriaciones transversales que se distribuyeron hasta el ápice. En la cutícula se observó delgadas líneas continuas y refringentes. La epidermis se mantuvo estrechamente asociada a la cutícula. Exoesqueleto del cefalotórax fue muy blando (gelatinoso) al tacto.

Tabla I

Cronología y consistencia del cefalotórax durante los estados y subestados del ciclo de muda de *C. caementarius*.

Estados y subestados del ciclo de muda	N	Duración		Días para la ecdisis	Consistencia del cefalotórax
		Días ± DS	%		
A. postmuda temprana					
A ₁	3	0.4 ± 0.1	1.4	29.1	Muy blando
A ₂	3	1.0 ± 0.0	3.4	28.7	Blando
B. postmuda tardía					
B ₁	6	1.0 ± 0.0	3.9	27.7	Ligeramente blando
B ₂	8	2.3 ± 0.2	7.9	26.7	Ligeramente duro
C. Intermuda	22	2.9 ± 0.3	10.0	24.4	Duro
D. Premuda					
D ₀	25	3.6 ± 0.3	12.4	21.5	Duro
D ₁ D ₁ '	25	5.6 ± 0.5	19.2	17.9	Duro
D ₁ ''	24	5.0 ± 0.3	17.2	12.3	Duro
D ₁ '''	24	3.1 ± 0.3	10.7	7.3	Duro
D ₂	26	2.4 ± 0.2	8.2	4.2	Duro
D ₃	11	1.0 ± 0.2	6.2	1.8	Ligeramente blando
D ₄	5	0.8 ± 0.0	2.7	0.8	Blando
E Muda	2	-	-	-	-

Figura 1
postmuda temprana A: Subestado A₁

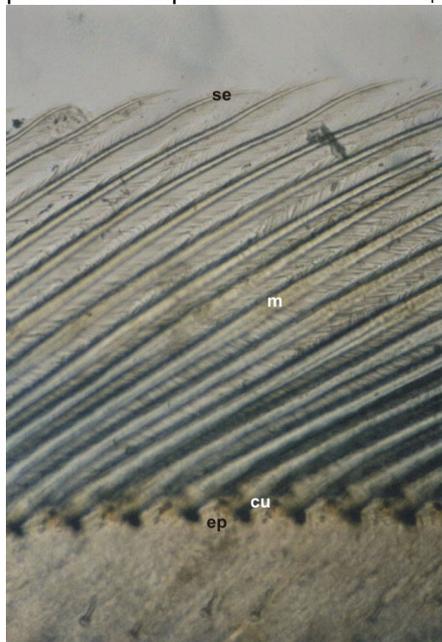
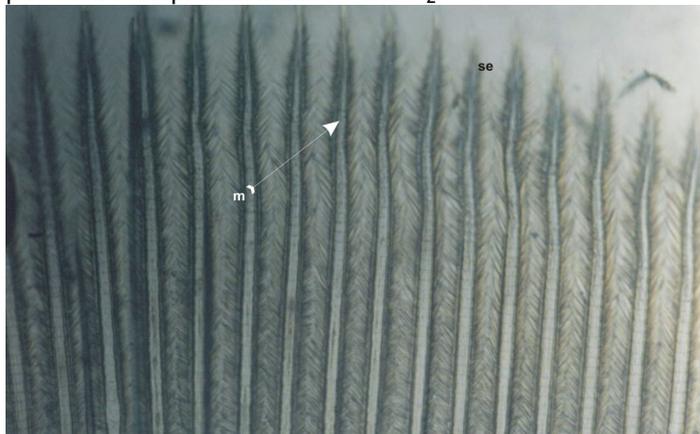


Figura 2
postmuda temprana A: Subestado A₂.



ep: epidermis; cu: cutícula; se: setas biplumosas; m: matriz de las setas

Subestado A₂ (Figura 2): La matriz granular de las setas biplumosas inició retracción paulatina desde el ápice hasta la mitad de la seta, muy cerca de los ganchos; y conforme avanzó la retracción las estriaciones transversales se observaron nítidamente. Exoesqueleto del cefalotórax fue blando al tacto

Estado B: postmuda tardía

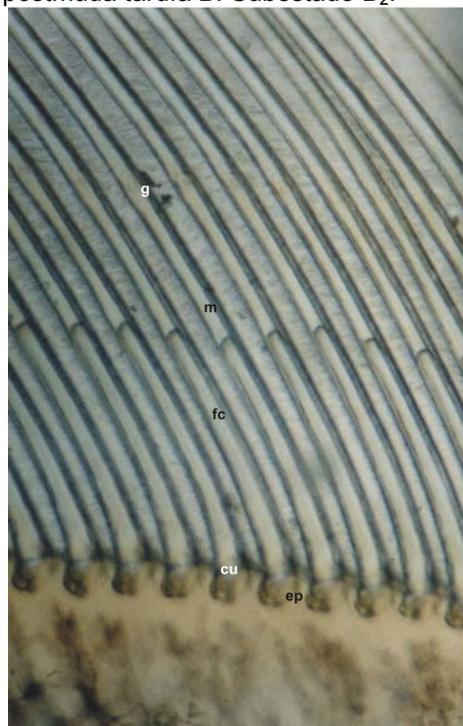
Subestado B₁ (Figura 3): La matriz granular de las setas biplumosas continuó retracción hasta cerca de la base. Exoesqueleto del cefalotórax fue ligeramente blando al tacto.

Subestado B₂ (Figura 4): La matriz de las setas biplumosas, retraída hasta cerca de la base, tuvo apariencia de formación columnar, con extremo superior agudo y con restos de matriz; pero paulatinamente este extremo se volvió convexo. La altura de las formaciones columnares no fue uniforme entre setas contiguas. Exoesqueleto del cefalotórax fue casi duro (en todos sus lados) al tacto.

Figura 3
postmuda tardía B: Subestado B₁.



Figura 4
postmuda tardía B: Subestado B₂.

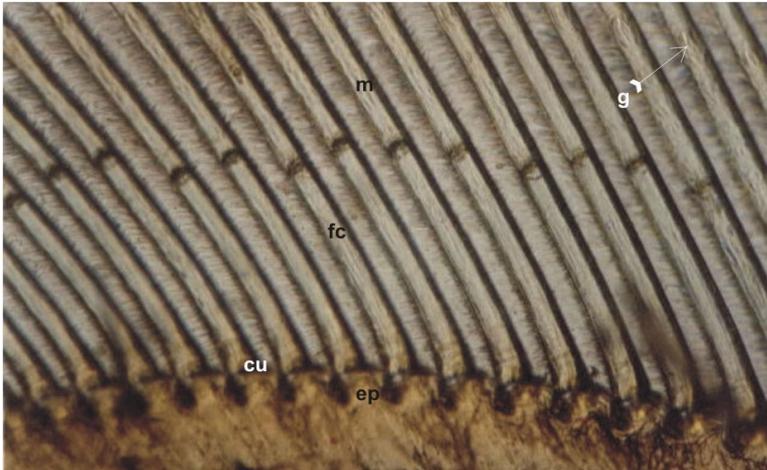


ep: epidermis; cu: cutícula; fc: formación columnar; m: matriz de las setas; g: ganchos; se: setas biplumosas

Estado C: Intermuda (Figura 5)

El estuche cónico terminado de la formación columnar de las setas biplumosas tuvieron bordes gruesos y con extremo superior en forma de corona que en algunos casos se observaron restos digitiformes que se proyectaron hacia dentro. A lo largo de la formación columnar se observaron entre 1 a 3 líneas transversales muy delgadas como si la membrana se hubiera arrugado. En la cutícula se observó una zona transparente que delimitó con la epidermis. Exoesqueleto del cefalotórax fue liso y duro (en todos sus lados) al tacto.

Figura 5
Intermuda C.



ep: epidermis; cu: cutícula; fc: formación columnar; m: matriz de las setas; g: ganchos

Estado D: Premuda

Subestado D₀ (Figura 6): La epidermis inició desprendimiento de la cutícula (apolisis) desde la zona evaginada, hasta la base de la zona invaginada, para formar una línea ligeramente ondulada desde donde se observó levemente las nuevas setas que fueron desnudas.

Figura 6
Premuda D: Subestado D₀.

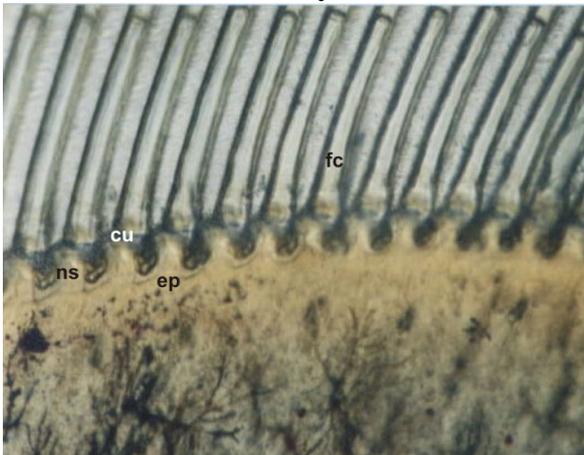
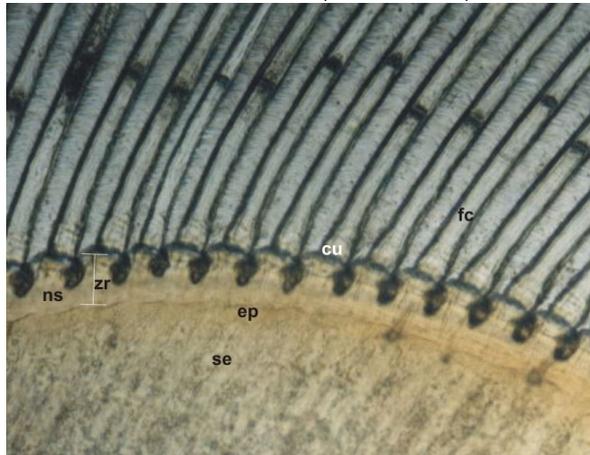


Figura 7
Premuda D: Subestado D₁: División D₁'.



ep: epidermis; cu: cutícula; se: setas biplumosas; zr: zona retraída; ns: nuevas setas; fc: formación columnar

Subestado D₁: Se caracterizó por las modificaciones de la epidermis y por la formación de nuevas setas, lo que permitió describir tres divisiones:

- D₁' (Figura 7): La epidermis se separó completamente de la cutícula y presentó pequeñas invaginaciones que dieron apariencia ondulada. Las nuevas setas fueron desnudas. La zona retraída se amplió paulatinamente desde 1 a 3 veces el ancho de las nuevas setas y se observaron formaciones granulares en el espacio libre de esta zona. Los conductos tubulares a veces fueron ligeramente visibles y a manera de líneas que se proyectaron hacia dentro de la epidermis.

- D_1'' (Figura 8): En la epidermis las invaginaciones fueron notorias y más onduladas, y se observó la formación de doble borde, que fue indicador de la formación de la nueva epicutícula. Los ápices de las nuevas setas no se mostraron claros sino con granulaciones de la matriz en el extremo apical de la formación columnar; pero al final del estado los ápices de las nuevas setas fueron delgadas y deformes. La zona retraída se amplió hasta 4 veces el ancho de la nueva seta y en el espacio libre se observó en detalle formaciones fibrosas y granulares, entre la nueva epicutícula y la evaginación de la vieja cutícula. Los conductos tubulares fueron tenuemente visibles y se proyectaron un poco más desde la nueva cutícula hacia dentro.
- D_1''' (Figura 9): La epidermis con la nueva epicutícula sufrieron invaginaciones pronunciadas en ambos lados de las nuevas setas, que se proyectaron hacia dentro formando conductos tubulares cuyos extremos internos estuvieron abiertos. En las nuevas setas, los ápices fueron delgados y estuvieron separados del extremo apical de la formación columnar; los bordes se observaron con estriaciones transversales que indicó la formación de bárbulas que por su tamaño pequeño se encontraron pegadas a la nueva seta. La zona retraída alcanzó su máxima amplitud a 5 veces el ancho de la base de la nueva seta. Los conductos tubulares fueron visibles y se prolongaron mucho más hacia dentro.

Figura 8

Premuda D: Subestado D_1 : División D_1'' .

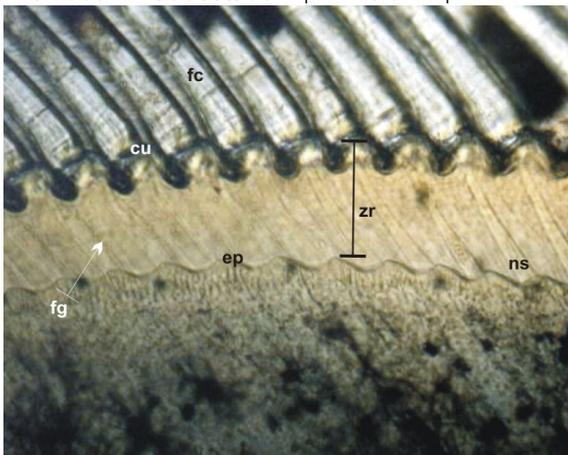
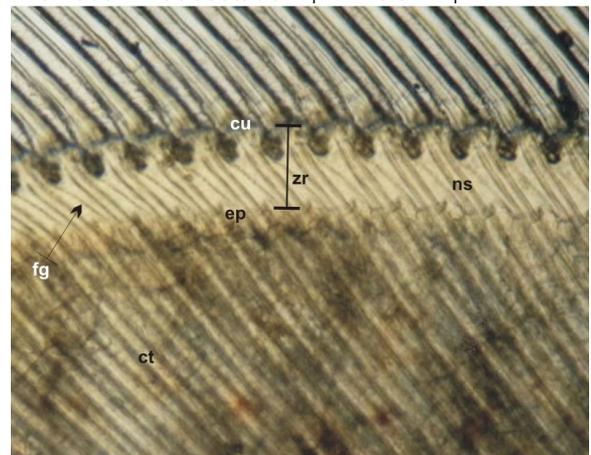


Figura 9

Premuda D: Subestado D_1 : División D_1''' .



ep: epidermis; cu: cutícula; zr: zona retraída; ns: nuevas setas; fg: formaciones granulares; fc: formación columnar

Subestado D_2 (Figura 10): En las nuevas setas las bárbulas de ambos bordes fueron largas y más evidentes, y los ápices se encontraron en la mitad de la formación columnar de la vieja cutícula. Los conductos tubulares fueron más visibles y adquirieron tonalidad amarillenta debido al entrelazado de las bárbulas y el extremo interno todavía estuvo abierto. Los conductos tubulares contiguos no fueron uniformes.

Subestado D_3 (Figura 11): Los ápices de las nuevas setas se encontraron casi por salir del exoesqueleto viejo. Los conductos tubulares fueron muy visibles y de tonalidad marrón amarillento, debido al entrelazado de las bárbulas que alcanzaron su máxima amplitud, y con extremo interior ahora cerrado. Los conductos tubulares contiguos no fueron uniformes. Exoesqueleto del cefalotórax fue ligeramente blando al tacto.

Figura 10

Premuda D: Subestado D₂.

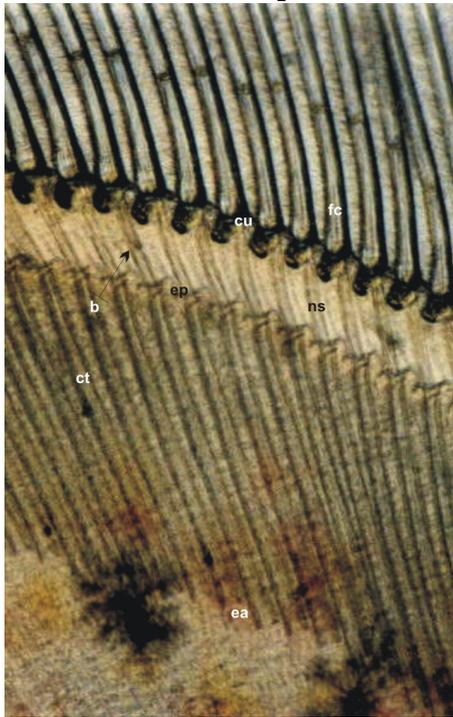
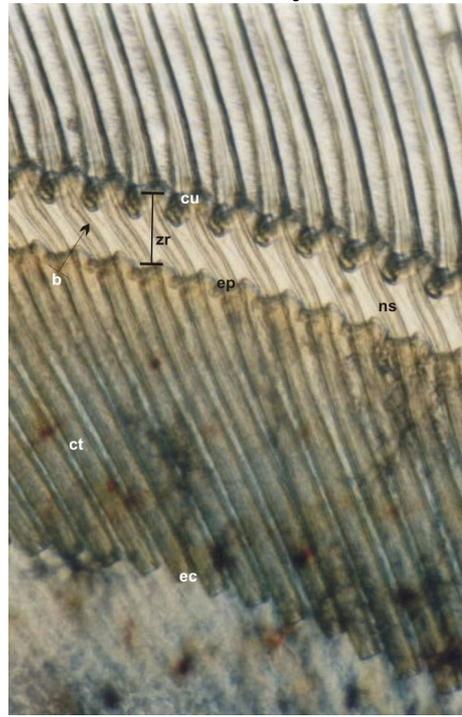


Figura 11

Premuda D: Subestado D₃.

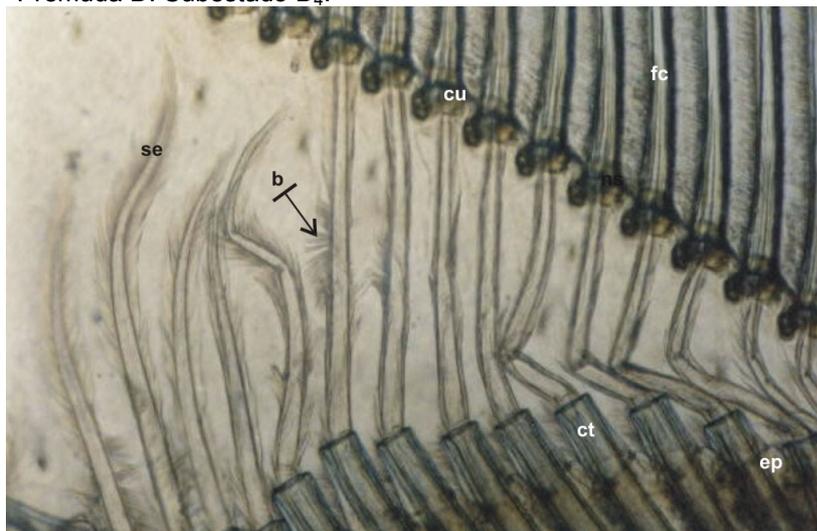


ep: epidermis; cu: cutícula; zr: zona retraída; ns: nuevas setas; b: bárbulas; ct: conductos tubulares; ea: extremo del conducto tubular abierto; ec: extremo del conducto tubular cerrado; fc: formación columnar

Subestado D₄ (Figura 12): Las nuevas setas estuvieron completamente formadas. No hubo diferencia notoria con el subestado D₃, salvo que a ligera presión, el viejo exoesqueleto se separó fácilmente de la nueva cutícula. Exoesqueleto del cefalotórax fue blando al tacto.

Figura 12

Premuda D: Subestado D₄.



ep: epidermis; cu: cutícula; se: setas biplumosas; b: bárbulas; ct: conductos tubulares; fc: formación columnar

Estado E: Muda

Durante el proceso de la ecdisis, el camarón quieto pero apoyado sobre sus pereiópodos realizó movimientos de estiramiento de las antenas y anténulas. Luego, cesó todo movimiento y el exoesqueleto se volvió opaco y en éste momento el camarón se curvó ligeramente en forma de "U" invertida y por la abertura entre el cefalotórax y el primer segmento abdominal se observó la salida del cuerpo del antiguo exoesqueleto; primero la parte anterior conjuntamente con los apéndices y pereiópodos y después fue más fácil la salida del abdomen y telson. Ocurrida la ecdisis el camarón permaneció quieto, pero a los pocos minutos se desplazó con dificultad. La ecdisis fue observada solo en dos camarones.

Duración del ciclo de muda

La duración del ciclo de muda de *C. caementarius* fue de 29.1 días a $20.0 \pm 1.5^\circ\text{C}$. La postmuda (AB) duró 4.7 ± 0.2 días (16.1%) donde el estado A duró menos (4.8%) que el estado B (11.8%). La intermuda (C) duró solamente 2.9 ± 0.3 días (10.0%) y la premuda (D) 21.5 ± 0.3 días (73.9%); de los cuales el subestado D_1 , fue el que duró más (13.7 ± 0.4 días; 47.1%) que los otros subestados (Tabla I).

Discusión

El borde interno del exopodito de los urópodos cuya porción distal por ser laminar, más delgada, libre de espinas y con invaginaciones menos pronunciadas, fue el lugar apropiado para observar, morfológicamente, la apolisis y todo el proceso de setogénesis, que permitió caracterizar con claridad los estados y subestados del ciclo de muda de *C. caementarius*. Las partes blandas donde se caracterizan los estados de muda de los crustáceos difieren entre especies. En *A. longinarius* (13) y en *P. notialis* (19) se emplean los urópodos; en *J. frontalis* los pleópodos (20); en *M. messor* el exopodito de los maxilípedos (11) y en *M. squinado* el endito de la maxila (12). Nosotros empleamos el exopodito de los urópodos porque, además de lo indicado, permitió realizar observaciones *in vivo* con facilidad.

La caracterización de los estados y subestados del ciclo de muda de *C. caementarius* estuvo de acuerdo a lo descrito para crustáceos Natantia (2) y fue similar a *P. serratus* (3). En postmuda los estados A y B se caracterizaron por el grado de retracción paulatina de la matriz de las setas; y en intermuda (C) fue evidente el estuche cónico de la formación columnar. Similar descripción se realiza en *P. notialis* (19) y en *P. serratus* (3); excepto que en la primera especie se subdivide el estado C; sin embargo, nosotros no observamos cambios evidentes como para realizar subdivisiones.

La premuda (D) comenzó con apolisis (D_0), continuó con el subestado D_1 cuyas divisiones tuvieron que ver con la cada vez más ondulada y engrosada epidermis y paralelamente con el desarrollo de las nuevas setas. Luego la presencia de bárbulas en las nuevas setas indicó el subestado D_2 y la formación de conductos tubulares oscuros y definidos fueron característicos del D_3 . El subestado D_4 fue difícil de diferenciar del D_3 . Similar setogénesis es descrita en diversas especies de crustáceos (19, 20, 3). Durante el ciclo de muda, no observamos las capas de la cutícula porque para ello se requiere de cortes histológicos; no obstante, los cambios morfológicos en la epidermis fueron evidentes que indicaron la formación de dichas capas. De acuerdo con Passano (2) en el subestado D_1 se forma la epicutícula, en D_2 la exocutícula y en el estado C la endocutícula y la capa membranosa.

Por otro lado, la consistencia del cefalotórax en *C. caementarius* fue un criterio complementario para determinar los estados de muda, pero requerirá un previo adiestramiento; y con ello predecir la ecdisis de manera práctica, por cuanto el

exoesqueleto recién se torna ligeramente blando al tacto a partir del subestado D₃; aunque, la presencia de formaciones granulares y acintadas en el espacio libre de la zona retraída desde D₁' hasta el final de la premuda, sería consecuencia de la degradación de ciertas capas de la cutícula vieja; pues es conocido que el proceso de setogénesis se lleva a cabo con la participación de enzimas que degradan la vieja cutícula (2, 1, 10). En *J. frontalis*, el reblandecimiento de los márgenes laterales del cefalotórax constituye un método fácil, rápido y seguro tanto para predecir la muda como para detectar hembras potencialmente de ser fecundadas (20). De igual manera, en *M. squinada* hay una estrecha relación entre los cambios morfológicos internos del tegumento con la dureza del caparazón (12). Sin embargo, para predecir la ecdisis con exactitud, en nuestra especie, fue mejor conocer los estados y subestados del ciclo de muda (Tabla I). El comportamiento del camarón durante la ecdisis (E) fue similar a lo descrito en otros crustáceos (14, 13)

La duración del ciclo de muda de *C. caementarius* de 29 días a 20°C, fue similar a lo reportado por Reyes y cols. (8) en la misma especie. Sin embargo, el estado de premuda (D) fue el de mayor duración (73.9%) en todo el ciclo de muda, y dentro de este, el subestado D₁ ocupó las dos terceras partes del tiempo (47.1%), probablemente porque en dicho subestado se producen las principales modificaciones en la epidermis y en la formación de las nuevas setas. La duración del estado D fue superior a lo reportado en hembras de la misma especie (63.4%, 8) y también en otras especies como *P. vannamei* (50%, 26); aunque, Passano (2) considera que la duración de la premuda en crustáceos Natantia es mayor de 60%. La diferente duración de la muda entre crustáceos es atribuida al cautiverio (5) donde las condiciones ambientales y la disponibilidad de alimento son limitadas; así como también a características propias de cada especie.

Referencias

1. BARNES R. *Zoología de los invertebrados*. 5ta Ed. Edit. Interamericana, Mc Graw-Hill, 1989.
2. PASSANO LM. Molting and its control. En: WATERMAN TH (ed). *The Physiology of crustacea*. 1960; Vol I:473-536.
3. VAN WORMHOUDT A, BELLOW-HUMBERT C. Bases biológicas de los cultivos de los crustáceos. En: BARNABÉ G (ed). *Bases biológicas y ecológicas de la acuicultura*. Zaragoza, España: Edit. Acribia, 1996:219-80.
4. EL HAJ A, CLARKE SR, HARRISON P, CHANG E. In vivo muscle protein synthesis rates american lobster *Homarus americanus* during the moult cycle and in response to 20-hydroxyecdison. *J. Exp. Biol.* 1996; 199:579-85.
5. SARDÁ F. La reproducción de los crustáceos. Fisiología: factores de regulación de la reproducción. Potencial reproductivo. En: ESPINOZA J, LABARTA U (eds). *Reproducción en acuicultura*. Madrid, España: Edit. Industria Gráfica España, 1987:251-95.
6. VINUESA JH, LOVRICH GA, COMOGLIO LI. Maduración sexual y crecimiento de las hembras de centolla *Lithodes santolla* (Molina, 1782) en el canal de Beagle. *Biota*. 1991; 7:7-13.
7. SANDIFER PA, SMITH TIJ. A method for artificial insemination of *Macrobrachium* prawns and its potencial use in inheritance and hybridization studies. *Proc. World Maricult. Soc.* 1979; 10:403-18.
8. REYES WE, PILCO M, OLÓRTEGUI K. Efecto de la ablación unilateral del pedúnculo ocular en la maduración ovárica y en el ciclo de muda de *Cryphiops caementarius* (Molina, 1872) (Decapoda: Palaemonidae) en laboratorio. En: *Congreso Iberoamericano Virtual de Acuicultura 2002. CIVA 2002*. Disponible en URL: <http://www.civa2002.org>. 2002:681-7.
9. WILSON JA. *Fundamentos de fisiología animal*. México DF: Edit. Limusa, 1989.
10. HICKMAN CP, ROBERT LS, LARSON A. *Zoología*. Principios integrales. Edit. Mc. Graw-Hill. Interamericana de España, 1994.

11. SUGANTHI AS, ANILKUMAR G. Moulting-related fluctuation on ecdysteroid titre and spermatogenesis in the crab, *Metopograpsus messor* (Brachiura: Decapoda). *Zoological Studies*. 1999; 38:314-21.
12. SAMPEDRO MP, GONZÁLES-GURRIRÁN E, FREIRE J. Moulting cycle growth of *Maja squinado* (Decapoda: Majidae) in coastal habitats of Galicia, north-west Spain. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* 2002; 82:995-1005
13. PETRIELLA AM. Estudio sobre la fisiología de la muda del camarón *Artemesia longinaris* Bate. II Crecimiento y frecuencia de muda. *Rev. Lat. Acuic.* 1986; 29:11-21.
14. WASSEMBERG TJ, HILL BJ. Moulting behaviour of the tiger prawn *Penaeus esculentus* (Haswell). *Aust. J. Mar. Fresh. Res.* 1984; 35:561-71.
15. DALL W. Feeding, digestion and assimilation in Penaeidae. En: ALLAN G, DALL W (eds). *Proc. Aquacultura Nutrition Workshop*. Salamander Bay, Australia. 1992.
16. VEGA-VILLASANTE F, NOLASCO-SORIA H, CIVERA-CERECEDO R, GONZÁLES-VALDÉS R, OLIVA-SUAREZ M. Alternativa para la alimentación del camarón en cultivo: el manejo de la muda. En: CRUZ-SUAREZ, y cols. (eds). *Avances en Nutrición Acuicola V*. Memorias del V Simposio Internacional de Nutrición Acuicola. 19-22 Nov. 2000:313-20.
17. CADENA E. *Relación entre el ciclo de muda y la actividad de las enzimas digestivas y su efecto en la tasa de alimentación y el crecimiento del juvenil Penaeus vannamei*. Tesis de grado. Facultad Ingeniería Marítima y Ciencias del Mar. ESPOL. 2000.
18. LEE DO'C, WICKINS JF. *Cultivo de crustáceos*. Zaragoza, España: Edit. Acriba, 1997.
19. OLIVA M, FERNÁNDEZ J, RAMOS I. Descripción de los estadios y subestadios del ciclo de muda en el camarón rosado *Penaeus notialis* Pérez Farfante, 1967. *Revista Investigaciones Marinas*. 1988; IX(1):91-101.
20. ELORZA A, DUPRÉ E. Determinación de los estados del ciclo de muda de la langosta de Juan Fernandez (*Jasus frontalis*), Milne Edwards, 1837). *Invest. Mar.*, Valparaíso. 1996; 24:67-76.
21. AMAYA J, GUERRA A. *Especies de camarones de los ríos norteños del Perú y su distribución*. Ministerio de Pesquería. Dirección de Investigación Científica y Tecnológica, 1976; 24:1-60.
22. VIACAVA M, AITKEN R, LLANOS J. Estudio del camarón de río en el Perú. 1975-1976. *Bol. Inst. Mar Perú*. 1978; 3(35):161-232.
23. GUERRA A, GOMEZ A, MONTES J, VELÁSQUEZ E. *Desarrollo postembrionario de Cryphiops caementarius, Molina 1872 (Decapoda, Palaemonidae), en condiciones de laboratorio*. Informe Proyecto Dirección Investigación. Universidad Nacional de Trujillo. 1983.
24. GUERRA A, GOMEZ A, REYES W, VELÁSQUEZ E. Obtención de juveniles del "camarón de río" *Cryphiops caementarius* Molina (1872), en eclosión piloto (Resumen). En: *VIII Congreso Nacional de Biología*. Arequipa. Perú. 1986.
25. YÉPEZ V, BANDIN R. Evaluación del recurso camarón de río *Cryphiops caementarius* en los ríos Ocoña, Majes-Camaná y Tambo, Octubre 1997. *Inf. Prog. Inst. Mar Perú*. 1997; 77: 3-25.
26. MOLINA C, CADENA E, ORELLANA F. Alimentación de camarones en relación a la actividad enzimática como una respuesta natural al ritmo circadiano y ciclo de muda. En: CRUZ-SUAREZ, y cols. (eds). *Avances en Nutrición Acuicola V*. Memorias del V Simposio Internacional de Nutrición Acuicola. 19-22 Nov. 2000:358-80.