

2. BIOLOGIA DE *Macrobrachium rosenbergii* (De Man, 1879)

Marcelo Antonio Amaro Pinheiro &
Nilton José Hebling

1. Sistemática

Segundo Bowman e Abele (1982), a classificação zoológica completa de *M. rosenbergii* é a seguinte:

- Reino Animalia
- Filo Arthropoda
- Subfilo Crustacea Pennant, 1777
- Classe Malacostraca Latreille, 1806
- Subclasse Eumalacostraca Grobben, 1892
- Superordem Eucarida Calman, 1904
- Ordem Decapoda Latreille, 1803
- Subordem Pleocyemata Burkenroad, 1963
- Infra-ordem Caridea Dana, 1852
- Superfamília Palaemonoidea Rafinesque, 1815
- Família Palaemonidae Rafinesque, 1815
- Subfamília Palaemoninae Dana, 1852
- Gênero *Macrobrachium* Bate, 1888
- Espécie *Macrobrachium rosenbergii* (De Man, 1879)

A principal característica do Filo Arthropoda é a presença de apêndices articulados (gr. *arthros*, articulação + *podos*, pé). Os crustáceos diferenciam-se dos demais artrópodos por apresentarem um exosqueleto mais espesso e rígido, (lat. *crusta*, carapaça dura), apêndices birremes (com dois ramos) e dois pares de antenas (tetráceros).

Os crustáceos contam com aproximadamente 38.000 espécies, ocorrendo nos ecossistemas terrestre e aquático (dulcícola, marinho e salobro), das quais cerca de 8.500 são integrantes da Ordem Decapoda (gr. *deca*, dez + *podos*, pé) (Bowman & Abele, 1982). Os decápodos envolvem crustáceos popularmente conhecidos, tais como camarões, lagostas e caranguejos, que são subdivididos nas Subordens Pleocyemata e Dendrobranchiata. Os representantes destas subordens diferem, basicamente, quanto ao tipo de reprodução: as fêmeas dos Pleocyemata incubam os ovos nas cerdas pleopodiais do abdome, enquanto que as dos Dendrobranchiata os liberam diretamente na água e estes se desenvolvem no plâncton, sem nenhum cuidado adicional.

A Subordem Dendrobranchiata é dividida em duas superfamílias: Penaeoidea e Sergestoidea. A Subordem Pleocyemata, por sua vez, é dividida em sete infra-ordens: Stenopodidea, Caridea, Astacidea, Thalassinidea, Palinura, Anomura e Brachyura (Bowman & Abele, 1982). Os representantes da Infra-ordem Caridea encontram-se distribuídos em 22 famílias, das quais a Palaemonidae, que abrange, entre outros, os camarões de água doce, destaca-se pelo grande número de espécies. Cerca de 140 ocorrem no Continente Americano e 60 no Brasil (Melo & Magalhães, com. pessoal).

A Família Palaemonidae é subdividida em três subfamílias: Euryrhynchinae, Pontoniinae e Palaemoninae. Na Subfamília Palaemoninae, algumas espécies atingem grande porte, tais como *M. carcinus*, *M. americanum* e *M. rosenbergii* sendo, por esta razão, mais estudadas quanto à biologia e cultivo (New & Singholka, 1982). Estima-se que 33 espécies do gênero *Macrobrachium* ocorrem no Continente Americano, das quais 15 são registradas para o Brasil (Melo & Magalhães, com. pessoal).

Os camarões carídeos podem ser diferenciados morfologicamente dos peneídeos por apresentarem alongamento da placa tergo-lateral do 2º somito abdominal, recobrimdo, parcialmente, a placa tergo-lateral do 1º e 3º somitos; a escama antenal mais alargada; o 2º par de pereiópodos geralmente mais espesso e desenvolvido que os demais; e o corpo com certa angulação (Bliss, 1990) (Figura 1).

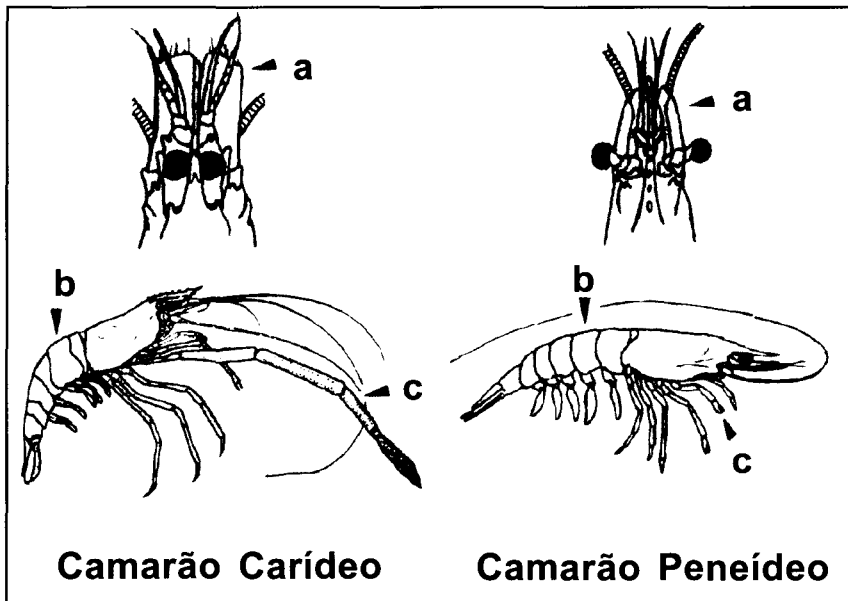


Figura 1 - Diferenciação morfológica entre camarões carídeos e peneídeos (segundo BLISS, 1990) (a = escama antenal; b = placa tergo-lateral do segundo somito abdominal; c = segundo par de pereiópodos).

M. rosenbergii é considerado o maior dos camarões de água doce, podendo atingir 32 cm de comprimento total e 500 gramas de peso (Valenti, 1990). Esta espécie foi descrita em 1879 por De Man, com o nome *Palaemon rosenbergii*. Posteriormente,

foi citada na literatura com outros nomes genéricos, sendo então incluída no gênero *Macrobrachium* por Holthuis (1950). O nome do descritor e o ano da descrição são colocados entre parênteses para indicar que houve troca de gênero.

Segundo este autor, os caracteres diagnósticos do gênero *Macrobrachium* são ausência dos espinhos supraorbital e branquiostegal, presença do espinho hepático e palpo mandibular, e dátilo dos últimos três pereiópodos do tipo simples. *M. rosenbergii* difere das demais espécies do gênero por apresentar rostro longo, curvado para cima, com crista basal distintamente elevada, longa ou com a metade distal da margem superior nua e margem inferior com 8-14 dentes; carpo do quelípodo distintamente maior que o mero; e telso ultrapassando a extremidade dos espinhos posteriores mais longos.

2. Distribuição geográfica

M. rosenbergii ocorre nas regiões tropicais e subtropicais do Indo-Pacífico, com registros confirmados em diversos países do sul e sudeste asiático (Paquistão, Índia, Ceilão, Burma, Tailândia, Malásia, Indonésia, Camboja, Vietnã), bem como no norte da Austrália e em várias ilhas dos oceanos Índico e Pacífico (Holthuis, 1950, 1980; Ling, 1969).

A introdução de *M. rosenbergii* com finalidade de estudos em aquicultura e cultivo ocorreu inicialmente no Havaí e, posteriormente, na África, Caribe, América Central e do Sul, Israel, Japão, Ilhas Maurícius, Tahiti, Taiwan e Reino Unido. No Brasil, foi introduzido na década de 70.

3. Habitat e posição trófica

M. rosenbergii faz parte da macrofauna bentônica de ecossistemas aquáticos, caminhando, com o auxílio dos pereiópodos, junto ao fundo de rios, lagos, reservatórios e regiões estuarinas. Sua presença já foi registrada no oceano a cerca de 200 quilômetros da costa (Holthuis, 1950; Rao, 1967; Ling, 1969). Como outros camarões, essa espécie se utiliza do batimento dos apêndices abdominais (pleópodos) para nadar por curtas distâncias. Em condições de perigo, pode contrair rapidamente a musculatura abdominal e, com o auxílio do batimento do leque caudal, movimentar-se para trás com grande rapidez.

Apresenta preferência por temperaturas na faixa de 28 a 30°C, que é considerada por Valenti (1986) a ideal para seu cultivo. Temperaturas inferiores a 15°C são letais para *M. rosenbergii*, promovendo grande mortalidade, que pode ser minimizada, no ambiente natural, com sua migração para áreas de menor profundidade, onde consegue se expor parcialmente fora d'água, aumentando a temperatura corpórea (Cavalcanti *et al.*, 1986).

Na natureza, sua dieta é onívora, alimentando-se de organismos zoobentônicos (vermes, moluscos, larvas e insetos aquáticos) e vegetais (algas, plantas aquáticas, folhas tenras, sementes e frutas) (Ling & Merican, 1961; Ling, 1969). A procura de alimento

processa-se geralmente nas primeiras horas da manhã, ou durante o anoitecer (Cavalcanti *et al.*, 1986). A insuficiência de alimento pode desencadear comportamento de canibalismo, tornando-se um problema para seu cultivo em densidades elevadas.

4. Morfologia externa

Os camarões apresentam o corpo dividido em duas partes: cefalotórax e abdome. Cada uma delas é constituída por somitos providos de extremidades pares, denominadas apêndices (Figura 2).

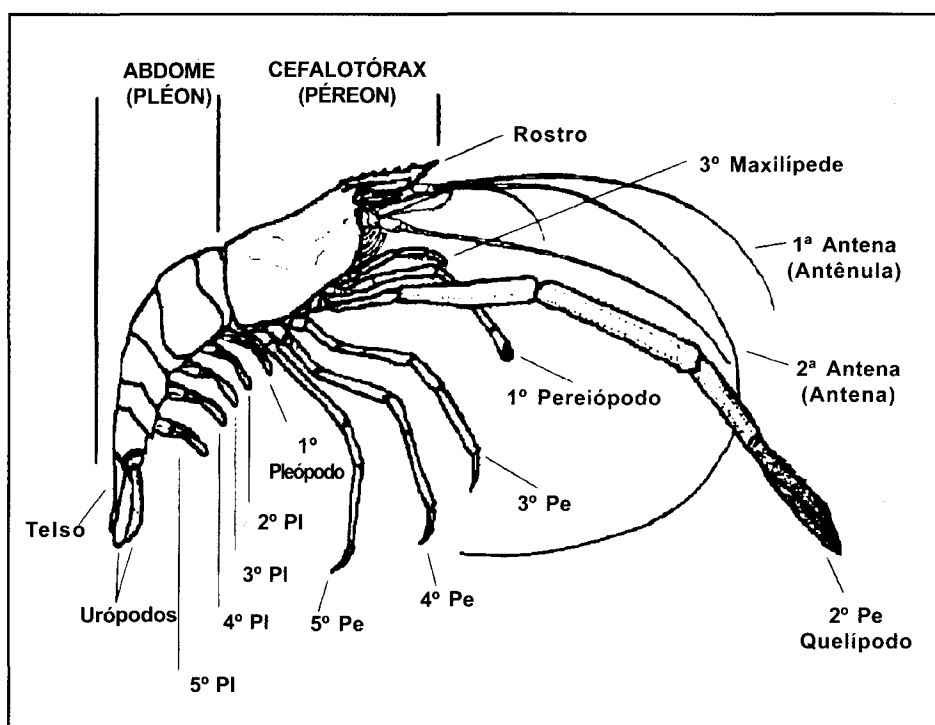


Figura 2 - Esquema da morfologia externa de *M. rosenbergii* mostrando os tagmas, somitos e principais apêndices cefalotorácicos e abdominais (Pe = pereiópodo; PI = pleópodo).

O cefalotórax corresponde à fusão de seis somitos cefálicos e oito torácicos, formando uma peça única - a carapaça. O primeiro somito cefálico é visível apenas nos estágios embrionários, desaparecendo na fase adulta. O abdome apresenta seis somitos nitidamente diferenciados, seguidos de uma estrutura terminal, pontiaguda - o telso. Na região anterior da carapaça encontra-se uma estrutura longa e afilada, denominada rostro, dotada de uma crista basal com 8 a 14 dentes, na margem inferior. À direita e à esquerda do rostro, encontram-se inseridos os dois pedúnculos oculares. As porções laterais da carapaça contribuem na formação das câmaras branquiais, sendo, por esse motivo, denominadas branquiostegitos.

Os apêndices são morfologicamente birremes, com um ramo externo chamado exopodito e um interno, o endopodito. Basicamente, um apêndice típico é constituído por um segmento proximal denominado protopodito, originário da fusão do coxopodito com o basiopodito, ao qual se articulam o exo e o endopodito. O endopodito, por sua vez, é constituído por cinco segmentos que, da região proximal para a distal, recebem as seguintes denominações: ísquio, mero, carpo, própodo e dáctilo (Figura 3). O maior ou menor desenvolvimento evolutivo do exo e do endopodito de um determinado apêndice, e até mesmo a supressão de um desses ramos, na fase adulta, depende da função do apêndice. A distribuição sequencial, as nomenclaturas e as funções conhecidas dos apêndices do camarão são apresentadas na Tabela 1.

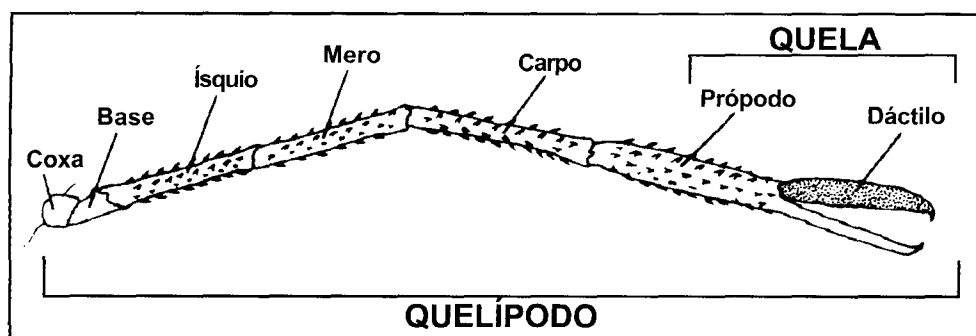


Figura 3 - Localização e nomenclatura dos segmentos componentes de um apêndice locomotor genérico de crustáceo.

De maneira geral, as antênulas e antenas são apêndices sensoriais; com o estatocisto, órgão do equilíbrio, localizado no primeiro segmento das antênulas. As mandíbulas, maxílulas, maxilas e maxilípedes estão, basicamente, a serviço da alimentação. As maxilas, com o batimento contínuo do exopodito (escafnatito), promovem, ainda, um fluxo de água que banha as brânquias (corrente respiratória) e os maxilípedes, com o auxílio de estruturas próprias, podem, também, contribuir nas trocas gasosas.

Os dois primeiros pereiópodos recebem o nome de quelípodos, o que se deve ao própodo se articular com o dáctilo ("dedo" móvel), formando uma quela ou "pinça". O segundo par de quelípodos é mais comprido e espesso que os demais, sendo de suma importância para a alimentação e interações intra e interespecíficas. Os outros três pares de pereiópodos servem como patas locomotoras.

No abdome, os cinco primeiros somitos são providos, respectivamente, de cinco pares de pleópodos, apêndices achatados, tipicamente birremes, com muitas cerdas, responsáveis pela natação do animal. Nas fêmeas adultas, os pleópodos servem, ainda, para a fixação e incubação dos ovos, enquanto que, nos machos, o segundo par transforma-se em estruturas auxiliares na copulação. O sexto somito abdominal apresenta um par de apêndices laminares, denominados urópodos que, juntamente com o telso, formam o leque caudal.

Tabela 1 - Caracterização morfológica de *M. rosenbergii* quanto aos somitos e seus apêndices (modificado de Narchi, 1973 e Cavalcanti *et al.*, 1986).

Divisão corpórea	Somitos	Apêndices	Função
CEFALOTÓRAX	1		Segmento embrionário (não visível no animal adulto)
	2	Antênula	Tátil, olfativa e equilíbrio durante natação e locomoção (estatocisto)
	3	Antena	Tátil
	4	Mandíbula	Corte e trituração do alimento
	5	Maxílula	Manipulação do alimento (direcionamento para as mandíbulas)
	6	Maxila	Manipulação do alimento (direcionamento para as mandíbulas); limpeza branquial; produção de corrente respiratória (escafognatito)
	7	1º Maxilípede	Tato, paladar e manipulação do alimento
	8	2º Maxilípede	
	9	3º Maxilípede	
	10	1º Pereiópodo (quelípodo <)	Apreensão de alimento
	11	2º Pereiópodo (quelípodo >)	Comportamentos agonísticos (ataque-defesa) e reprodutivos (corte, manipulação da fêmea, etc.); apreensão de alimento
	12	3º Pereiópodo (GF)*	
	13	4º Pereiópodo	Locomoção bentônica
	14	5º Pereiópodo (GM)*	
	15	1º Pleópodo	Locomoção natatória
	16	2º Pleópodo	Locomoção natatória e diferenciação sexual (Figura 9)
	17	3º Pleópodo	
	18	4º Pleópodo	Locomoção natatória
	19	5º Pleópodo	
	20	Urópodo	Direcionamento do movimento durante a natação
TELSON	Não é considerado somito (não apresenta apêndices)		

* GF = Gonóporo feminino (base do coxopodito); GM = Gonóporo masculino (base do coxopodito)

5. Morfologia interna

No cefalotórax são encontrados os principais órgãos do camarão, tais como gânglio cerebroides (cérebro), brânquias, coração, gônadas, estômago, aparelho excretor, anexos glandulares e musculatura dos apêndices cefalotorácicos (Figura 4). O abdome é constituído por uma forte musculatura, intestino posterior e artéria aorta posterior na região dorsal, e o cordão nervoso e seus gânglios na região ventral.

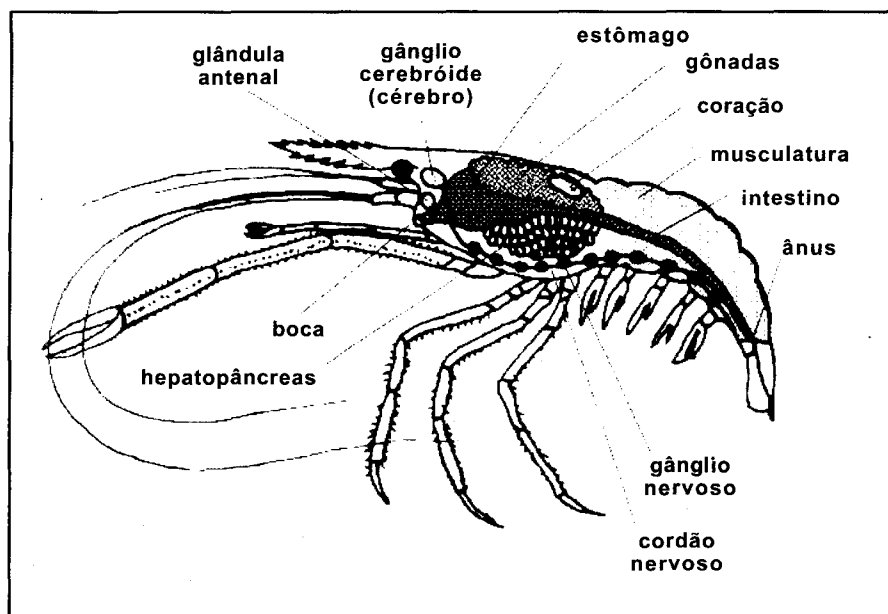


Figura 4 - Esquema da morfologia interna de *M. rosenbergii*, mostrando os principais órgãos e estruturas.

Como não foi encontrada na literatura uma descrição da anatomia interna de *M. rosenbergii*, as informações concernentes aos sistemas apresentados a seguir foram adaptadas a partir da revisão sobre morfologia interna de crustáceos decápodos realizada por McLaughlin (1983).

As brânquias são o principal órgão respiratório dos decápodos. Nos camarões carídeos, bem como na maioria dos braquiúros, elas são do tipo filobranquiadas, constituídas por séries de lamelas achatadas, dispostas seqüencialmente ao longo de um eixo de sustentação. Encontram-se alojadas em câmaras posicionadas lateralmente no cefalotórax, que são fechadas na região dorsal mas abertas ventral e posteriormente. Através dessas aberturas, a água é conduzida às brânquias, nas quais ocorre a hematose e, a seguir, é dirigida para a região anterior da câmara branquial. Nesse local está alojado o exopodito da maxila (escafognatito), cujo batimento promove o estabelecimento da corrente de saída da água pela região anterior do cefalotórax.

De modo geral, os crustáceos apresentam um sistema circulatório aberto, ou seja, o sangue e a hemolinfa fluem através de uma cavidade hemocélica. Nos decápodos,

o fluxo sanguíneo é realizado por um coração unicavitário, posicionado dorsalmente no cefalotórax e envolvido por um seio pericárdico. Duas artérias principais (aortas) partem do coração, sendo uma voltada para a parte anterior e outra para a porção posterior do animal, das quais partem ramificações que irrigam tecidos e órgãos. Depois de ser distribuído para todos os órgãos e tecidos corpóreos, o sangue é canalizado por diversos seios venosos para as brânquias, passa para o seio pericárdico e retorna novamente ao coração por aberturas denominadas óstios. O sangue dos crustáceos decápodos caracteriza-se por apresentar a hemocianina como o único pigmento utilizado no transporte de oxigênio (Mangum, 1983).

Os crustáceos apresentam um par de glândulas verdes, localizadas na região anterior do cefalotórax, responsáveis pela excreção. São constituídas por um túbulo excretor e saco terminal, comunicando-se com o meio externo por um poro que se abre no segmento basal do segundo par de antenas. Por esse motivo recebem, também, o nome de glândulas antenais. Nos crustáceos decápodos, sua função básica é promover a ultrafiltração sanguínea e reabsorção seletiva de substâncias passíveis de serem ainda utilizadas pelo animal, como é o caso da glucose e de aminoácidos (Binns, 1969 a,b).

As glândulas antenais não têm grande importância na excreção de compostos nitrogenados. A amônia, principal produto de excreção dos crustáceos, é captada por células especiais existentes nas brânquias (nefrócitos), que a eliminam, por difusão, na forma de sais. Tem sido demonstrado que a captação e liberação destes sais pelos decápodos pode ocorrer, inclusive, pelo próprio tegumento, explicando porque os grandes crustáceos podem ter uma excreção tão eficiente (Kaestner, 1970).

O centro nervoso dos crustáceos decápodos é composto, basicamente, por um gânglio supra-esofágico ("cérebro"), localizado no cefalotórax, ligado a um cordão nervoso. Este percorre, ventralmente, o corpo do animal e apresenta pares de gânglios associados a cada somito embrionário. Os gânglios correspondentes aos somitos 4 a 9 encontram-se, usualmente, fundidos nos adultos.

O sistema digestivo de *M. rosenbergii* é completo, ou seja, inicia-se com a boca em posição ventral, seguida pelo esôfago, intestino e termina na abertura anal, na região póstero-ventral do abdome, na base do telso. O intestino é, didaticamente, dividido em três porções: intestino anterior, médio e posterior. No primeiro, observa-se uma dilatação conhecida como estômago cardíaco, responsável pelo armazenamento do alimento. O processo de trituração é realizado externamente pelos apêndices bucais, característica peculiar aos carídeos, que apresentam moínho gástrico pouco desenvolvido quando comparado ao dos camarões peneídeos (Patwarden, 1935a,b *apud* Wickins, 1976). No intestino anterior e médio, o alimento sofre a ação de secreções enzimáticas como a protease, amilase e lipase, sintetizadas pela glândula do intestino médio (hepatopâncreas). Esta é de grande importância na absorção e no armazenamento de reservas metabólicas (p. ex. o glicogênio), que são destinadas às gônadas na época da reprodução (Adiyodi & Adiyodi, 1970; Kyomo, 1988). O intestino posterior conduz os resíduos alimentares para o ânus. Forster e Gabbott (1971) *apud* Wickins (1976) mencionam que uma característica comum aos carídeos é a capacidade de regurgitação de fragmentos indigeríveis ou grandes porções de carne.

A percepção do alimento pelos crustáceos é realizada por cerdas quimiorreceptoras responsáveis pelo olfato (estetos), localizadas em grande número no primeiro par de

antenas, além de ocorrerem nos pereiópodos quelados, peças bucais e até mesmo nas paredes das câmaras branquiais (Kaestner, 1970). Com a difusão dos componentes químicos do alimento na água, o animal detecta a fonte de origem e caminha em sua direção, movimentando, avidamente, o 1° e o 2° par de pereiópodos quelados. Estes possuem, também, cerdas de inervação simples com função tátil (Kaestner *op. cit.*). Tais apêndices são utilizados para a apreensão dos alimentos e sua condução até a boca, na qual são manipulados pelos maxilípedes e maxilas, cortados pela mandíbula e ingeridos.

M. rosenbergii é uma espécie dióica, apresentando um par de gônadas localizadas na região dorsal do cefalotórax, facilmente observadas por transparência, quando maduras. O aparelho reprodutor masculino é composto por um par de testículos conectados a ductos espermáticos e glândulas androgênicas, que se abrem externamente em gonóporos. Os dois gonóporos são muito próximos, localizados na superfície mediana da membrana de articulação entre o esterno torácico e a coxa do 5° par de pereiópodos (Figura 5). São recobertos por uma estrutura saliente e achatada (*flap*), que é diminuta nos estágios iniciais de desenvolvimento (Figura 6). As fêmeas apresentam dois ovários com os respectivos ovidutos, que se comunicam com os gonóporos. Os gonóporos femininos são orifícios ovais que se abrem na superfície mediana da coxa do 3° par de pereiópodos (Figura 7 e 8). São cobertos por uma fina membrana, facilmente removível com o auxílio de uma pinça de dissecação (Nagamine e Knight, 1980).

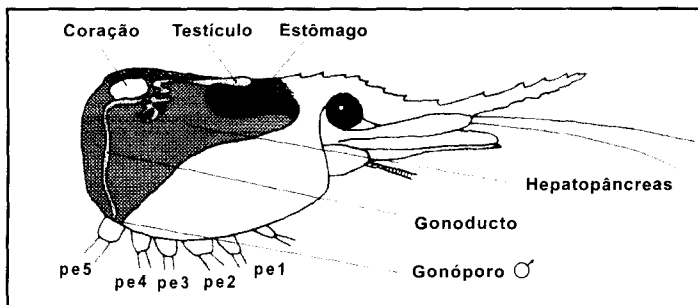


Figura 5 - Caracterização do sistema reprodutor masculino de *M. rosenbergii* (pe = pereiópodo).

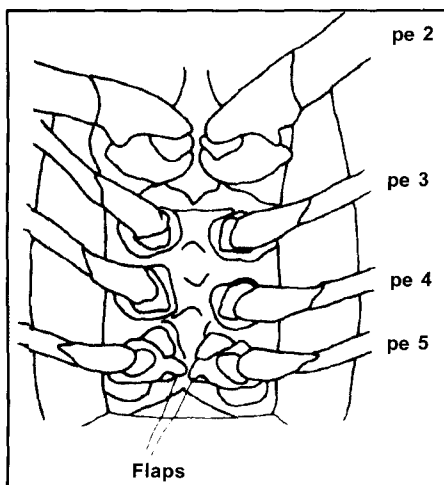


Figura 6 - Vista ventral do cefalotórax de um macho de *M. rosenbergii*, mostrando os flaps que encobrem os gonóporos, existentes na porção proximal do quinto par de pereiópodos (pe = pereiópodo).

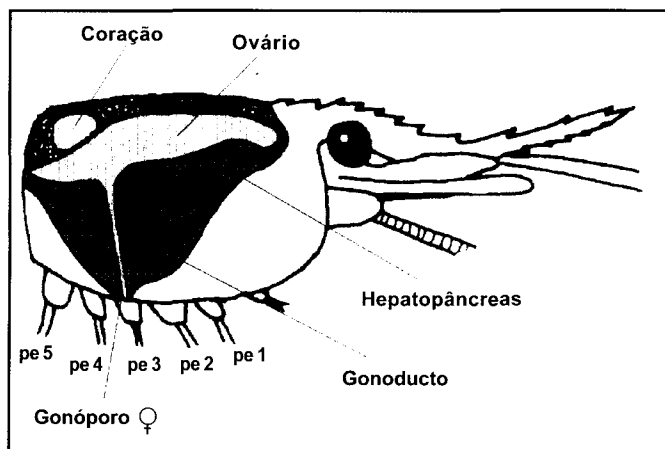


Figura 7 - Caracterização do sistema reprodutor feminino de *M. rosenbergii* (pe = pereiópodo).

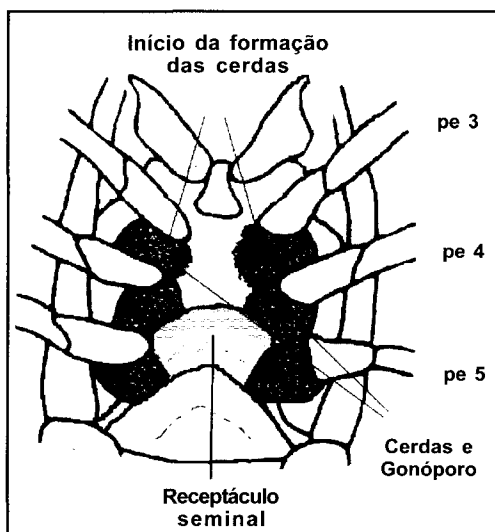


Figura 8 - Vista ventral do cefalotórax de uma fêmea de *M. rosenbergii*, mostrando a localização dos gonóporos e receptáculo do espermatóforo.

6. Caracterização sexual e estrutura social

A diferenciação entre os sexos de *M. rosenbergii* é facilmente conseguida pela observação da morfologia do endopodito do 2º par de pleópodos. Nos machos, essa estrutura apresenta dois apêndices, sendo o de maior tamanho denominado apêndice masculino e o menor de apêndice interno. As fêmeas, por sua vez, possuem somente o apêndice interno nesse endopodito pleopodial (Figura 9).

Nos exemplares jovens, a identificação sexual é dificultada pelo fato de tais estruturas não estarem completamente formadas. No entanto, a constatação de uma protuberância na região mediana ventral do 1º somito abdominal dos jovens evidencia o sexo masculino (Figura 10). A identificação dos gonóporos masculinos ou femininos só pode ser conseguida com o auxílio de um estereomicroscópio.

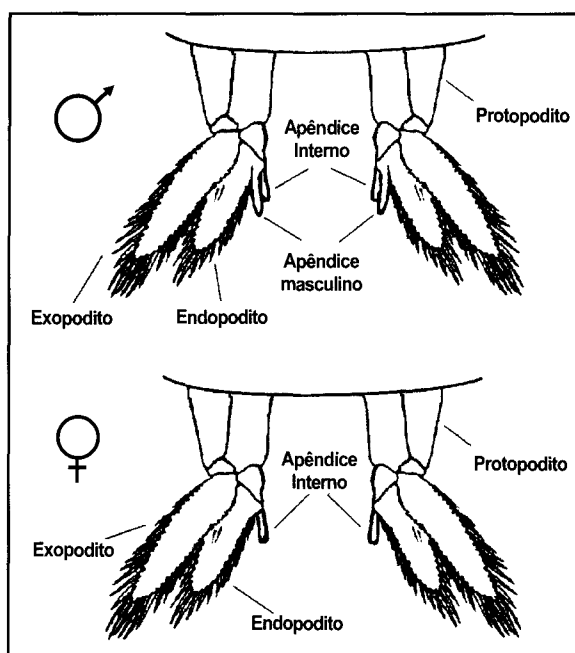


Figura 9 - Segundo par de pleópodos e apêndices utilizados na diferenciação sexual de *M. rosenbergii*.

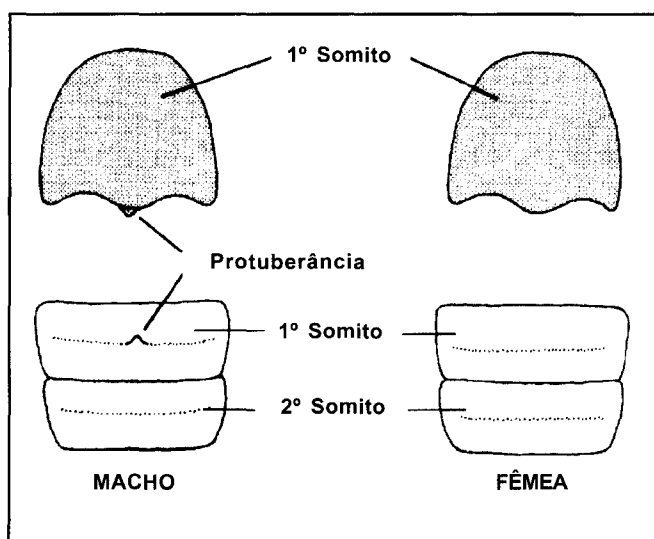


Figura 10 - Caracterização sexual de exemplares imaturos de *M. rosenbergii* pela inspeção da região ventral mediana do primeiro somito abdominal.

Ra'anan e Cohen (1985) e Kuris *et al.* (1987) verificaram que os machos de *M. rosenbergii* apresentam grupos morfologicamente distintos, que foram classificados em três morfotipos: Quela azul (BC = *Blue Claw*); Quela laranja (OC = *Orange Claw*); e Macho pequeno (SM = *Small Male*) (Figura 11).

Os machos BC atingem grande porte e possuem quelípodos alongados, de coloração azul escura, providos de espinhos longos e robustos (dispostos em ângulo de

60-75° com a cutícula), que chegam a aumentar em até 11% sua espessura (Kuris *et al.*, 1987). Este morfotipo é dominante sobre os demais, territorialista, isola-se com fêmeas em pré-muda por ocasião da cópula (Ra'anán & Sagi, 1985) e apresenta baixa taxa de crescimento (Ra'anán *et al.*, 1991).

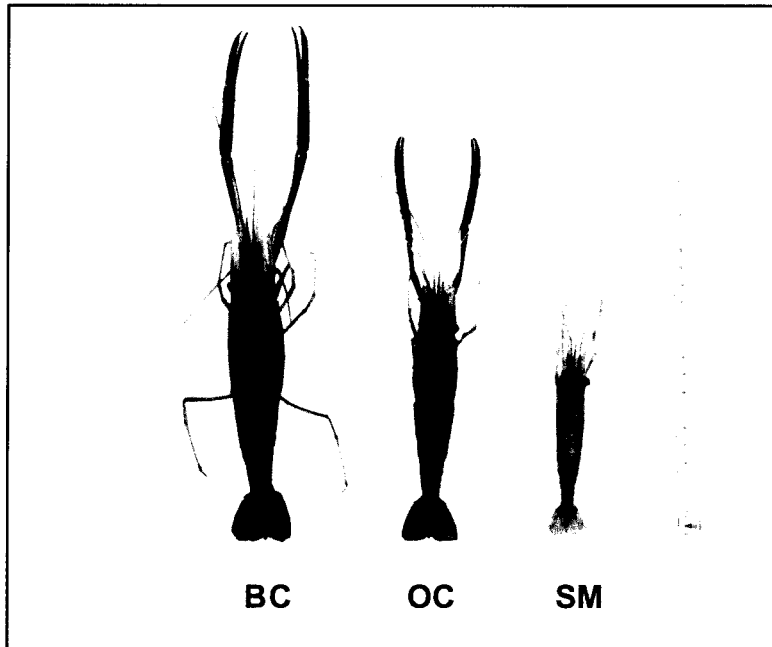


Figura 11 - Vista geral dos morfotipos machos de *M. rosenbergii* (BC= *blue claw*; OC= *orange claw*; e SM= *small male*).

Os machos OC podem atingir tamanho similar ao dos machos BC, mas apresentam as quelas do segundo par de pereiópodos mais curtas e com coloração laranja-esverdeada. Estas são providas de espinhos pequenos e frágeis, formando um ângulo de 30-45° com a cutícula (Kuris *et al.*, 1987). São submissos aos machos BC, não possuem hábito territorial e apresentam alta taxa de crescimento (Ra'anán *et al.*, 1991).

Os machos SM são facilmente identificados por seu pequeno porte. Apresentam os quelípodos do 2° par curtos e translúcidos, com o dedo fixo azulado, uma mácula vermelha sobre o própodo (na articulação com o dedo móvel) e uma banda vermelha na porção distal do carpo (Kuris *et al.*, 1987). São submissos às demais castas sociais, não são territorialistas e apresentam baixa taxa de crescimento (Ra'anán *et al.*, 1991).

De acordo com Ra'anán e Cohen (1985), os três morfotipos machos são adultos e aptos à cópula. Os machos OC mostram baixa probabilidade copulatória, encontrando-se num estágio de desenvolvimento intermediário ao dos machos SM e BC (Ra'anán & Sagi, 1985). Os machos SM apresentam produção de espermatozóides maduros (Sagi *et al.*, 1988), mostrando, inclusive, maior peso gonadal relativo, quando comparado com as demais castas. Como estratégia reprodutiva, esses machos empregam seu reduzido tamanho e alta mobilidade para copular, furtivamente, com as fêmeas protegidas pelos machos BC (*sneak behaviour*).

Os machos OC e BC apresentam peso corpóreo similar, diferindo dos machos SM (Smith *et al.*, 1978; Karplus *et al.*, 1986). Por esse motivo, a distribuição de frequência

do peso dos machos é bimodal, enquanto que, das fêmeas, é unimodal (Ra'anán *et al.*, 1991). Os morfotipos machos também podem ser identificados pela razão entre o comprimento do quelípodo maior e o comprimento corpóreo total, mostrando valores que variam de 0,4 a 0,9 para os SM, 0,8 a 1,4 para os OC e 1,4 a 2,0 para os BC (Ra'anán & Cohen, 1985).

Análises do crescimento relativo de *M. rosenbergii*, realizadas por Kuris *et al.* (1987), evidenciaram a possibilidade de estabelecimento de uma divisão para os machos OC, em Quela laranja robusta (SOC = *strong orange claw*) e Quela laranja frágil (WOC = *weak orange claw*). Esta diferenciação é baseada no crescimento do comprimento do própodo quelar em relação ao comprimento do cefalotórax, não sendo uma classificação facilmente observada em trabalhos de campo.

Em decorrência da grande interação hierárquica entre essas castas sociais, a remoção seletiva dos animais de maior porte (machos BC e OC), nos viveiros de engorda, tem propiciado aos machos SM um crescimento rápido, diferenciando-os em machos OC e BC, aumentando substancialmente a biomassa final, por ocasião da despesca (Smith *et al.*, 1981; Daniels *et al.*, 1995).

A interação entre as castas sociais e o estabelecimento de hierarquia de dominância propicia certa constância entre os morfotipos machos, verificando-se, comumente, uma proporção de 5 SM : 4 OC : 1 BC (Brody *et al.*, 1980; Cohen *et al.*, 1981). No entanto, essa proporção nunca foi observada nos viveiros do Centro de Aquicultura da Unesp, durante dez anos de estudos. Vale ressaltar que a razão entre as castas é dinâmica, com os machos sofrendo transformação de um morfotipo para outro, seguindo sempre a irreversível ordem: SM para OC para BC (Kuris *et al.*, 1987).

7. Ciclo de vida e reprodução

7.1 História evolutiva e ciclo de vida

A Família Palaemonidae compreende numerosas espécies de camarões bentônicos que habitam regiões marinhas, estuarinas e de água doce (Holthuis, 1950, 1952). Enquanto muitas de suas espécies (p. ex., *M. rosenbergii* e *Palaemonetes* spp.) necessitam de águas com maior concentração salina para completar seu desenvolvimento larval, outras habitam ambientes essencialmente de água doce, com total independência da água do mar. Diferentemente das espécies marinhas, as dulcícolas são caracterizadas por possuírem ovos de maior tamanho e em menor número, indicando um desenvolvimento do tipo abreviado (Dobkin, 1967).

Na natureza, *M. rosenbergii* habita rios, lagos e reservatórios que se comunicam com águas salobras, onde o desenvolvimento larval se completa (Fujimura & Okamoto, 1970 *apud* Ra'anán & Cohen, 1985). Durante a época reprodutiva, as fêmeas ovígeras migram para regiões estuarinas, onde ocorre a incubação dos ovos. Após a fase larval, as pós-larvas e primeiros estágios juvenis apresentam baixa tolerância à salinidade, migrando para a água doce (Ra'anán & Cohen, 1985) (Figura 12). Nessa ocasião, os jovens podem chegar a transpor barreiras de até três metros de altura, ocultando-se em fendas e vegetação submersa (Raman, 1964). As grandes variações térmicas e salinas,

registradas nas regiões estuarinas, desencadeiam um estresse metabólico nos indivíduos juvenis de *M. rosenbergii*, sendo precursor do comportamento migratório (Nelson *et al.*, 1977). Além disso, vale destacar a maior taxa de crescimento de exemplares de *M. rosenbergii* mantidos em água doce ou água de baixa salinidade, quando comparados com os mantidos em salinidades próximas ao ponto isomótico (Singh, 1980).

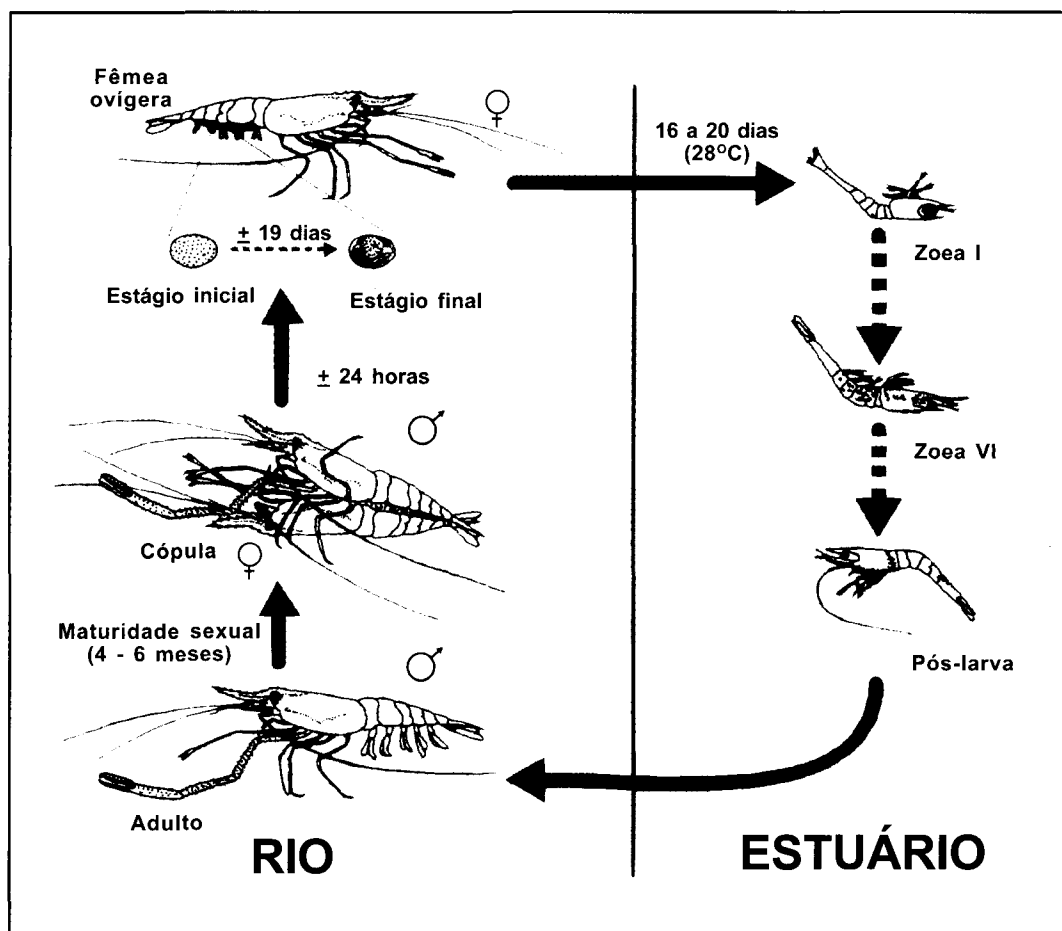


Figura 12 - Ciclo de vida de *M. rosenbergii* em ambiente natural.

Segundo Peebles (1979), *M. rosenbergii* apresenta maior atividade locomotora durante o período noturno, com maior intensidade nas fêmeas. Os machos são mais territorialistas, tendendo a permanecer numa mesma área, enquanto as fêmeas com gônadas maduras percorrem maiores distâncias do que as ovígeras.

7.2. Maturidade sexual

Análises da morfologia externa dos estágios de zoea e pós-larva de *M. rosenbergii* não possibilitam a diferenciação sexual. Esta tem início com a abertura dos gonóporos, que ocorre quando os animais apresentam 5,9 e 7,6 mm de comprimento cefalotorácico, respectivamente, para machos e fêmeas (Nagamine & Knight, 1980).

A primeira evidência de dimorfismo sexual de *M. rosenbergii* só é constatada em animais com comprimento cefalotorácico (CC) maior que 10 mm, quando já é possível observar, nos machos, o rudimento dos apêndices masculinos, no endopodito do 2º par de pleópodos (Nagamine & Knight, 1980). Analisando o crescimento dos segmentos do 2º quelípodo e sua relação com o cefalotórax, esses autores verificaram modificações expressivas para os machos, a partir de CC = 28 mm, o que não foi evidente para as fêmeas. Nestas, no entanto, a maturidade sexual pode ser verificada por volta de CC = 20 mm, quando se inicia o alongamento da 2ª placa tergo-lateral do abdome e forma-se a câmara incubadora de ovos (Nagamine & Knight, 1980). *M. rosenbergii* atinge a maturidade gonadal por volta do quarto mês, após a metamorfose (Provenzano, 1985).

O desenvolvimento gonadal das fêmeas envolve de 15 a 20 dias, contados a partir de exemplares em estágio imaturo (Rao, 1991). Podem ser estabelecidos quatro estágios gonadais para as fêmeas de *M. rosenbergii* (Figura 13): imaturo (transparente, confinado à região mais posterior da cavidade cefalotorácica e de difícil visualização a olho nu); início de maturação (amarelo-claro, ocupando de $\frac{1}{4}$ a $\frac{1}{2}$ do comprimento da cavidade cefalotorácica); em maturação (coloração amarelo-escuro a laranja-claro, ocupando mais de $\frac{3}{4}$ do comprimento da cavidade da carapaça); maturo (coloração laranja-escuro, ocupando toda a cavidade cefalotorácica). Para os machos, pode-se seguir o mesmo esquema, alterando-se apenas o padrão de coloração das gônadas para os estágios em maturação e maturo, que são brancos.

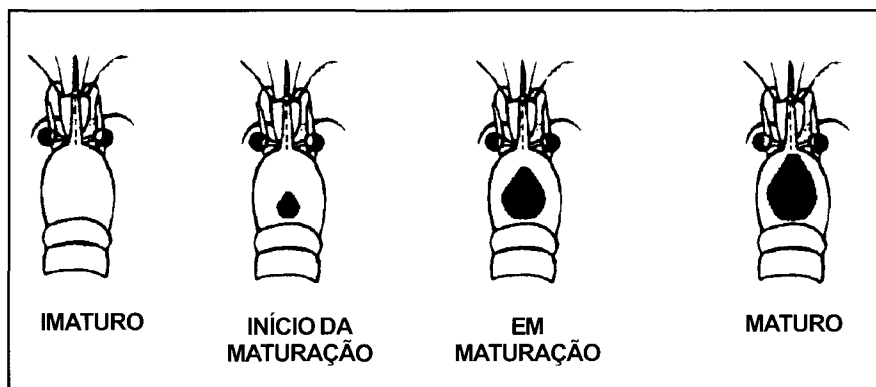


Figura 13 - Região dorsal de uma fêmea de *M. rosenbergii*, mostrando a localização da gônada e seu tamanho em relação ao cefalotórax durante as principais fases de desenvolvimento.

7.3. Comportamento

M. rosenbergii é uma espécie dióica e polígama, mostrando evidente dimorfismo sexual após a maturidade sexual. Seu comportamento reprodutivo foi estudado por alguns autores (Ling & Merican, 1961; Ling, 1969), podendo ser dividido em seis etapas: comportamento pré-copulatório, muda pré-nupcial, cópula, desova, incubação e eclosão.

O macho reconhece as fêmeas que se encontram receptivas tocando-as com suas antenas (Wickins, 1976). Posteriormente, exhibe um comportamento pré-copulatório

característico, flexionando seus quelípodos em “U” ao redor da fêmea, protegendo-a de outros machos ou predadores, até que a muda pré-nupcial se processe (ver item 9). A troca do exosqueleto antigo é realizada em poucos segundos, após a flexão do corpo e ruptura da membrana de articulação existente entre o cefalotórax e abdome. De modo geral, a muda pré-nupcial dos camarões palaemonídeos ocorre durante o período noturno, podendo vir a acontecer também no crepúsculo.

Segundo Valenti (1987), o macho eleva o cefalotórax, ou o corpo todo, imediatamente após a ecdise da fêmea, tocando-a por movimentos ávidos dos quelípodos e antenas. Esta é, então, posicionada com o ventre para cima e o macho procede uma limpeza nos esternitos torácicos, onde o espermatóforo será depositado. O macho coloca-se sobre a fêmea, transferindo o espermatóforo, em poucos segundos, para o receptáculo espermatofórico existente junto à base do 5º par de pereiópodos. O espermatóforo apresenta-se como uma massa de coloração esbranquiçada, facilmente visível.

A desova ocorre cerca de 24 horas após a cópula. A fêmea dobra o abdome sob a região ventral do cefalotórax, para recepção dos óvulos liberados pelos gonóporos. Os óvulos são depositados sobre o espermatóforo e, posteriormente, conduzidos até as cerdas dos endopoditos pleopodiais, nas quais permanecem aderidos. De acordo com Valenti (1987), o tempo de postura dos camarões de água doce pode variar de poucos minutos a uma hora, independentemente da cópula. Caso não tenham sido fecundados, os ovos são eliminados das cerdas pleopodiais dentro de dois a três dias.

Os ovos têm forma ligeiramente ovóide, medindo cerca de 0,7 mm no seu eixo maior e pesando 0,1 mg (Ling & Merican, 1961). No início do desenvolvimento embrionário, apresentam uma coloração laranja-escuro, em decorrência da grande quantidade de vitelo em seu interior. Com o crescimento do embrião, redução do vitelo e surgimento dos olhos compostos e de cromatóforos, os ovos vão, gradativamente, adquirindo uma coloração marrom. Posteriormente, a massa de ovos torna-se acinzentada, quando ocorre o rompimento do córion e a eclosão das larvas.

As fêmeas ovígeras de *M. rosenbergii* apresentam o hábito de oxigenar a massa ovígera durante a incubação, movimentando continuamente seus pleópodos. Além disso, cuidam da limpeza dos ovos retirando partículas arenosas, fragmentos ou outros corpos estranhos que porventura se alojem entre eles.

O tempo de desenvolvimento embrionário dos crustáceos decápodos é inversamente proporcional à temperatura da água (Lindley, 1990; Pinheiro *et al.*, 1994). Segundo Ling e Merican (1961), o período de incubação dos ovos de *M. rosenbergii* em sala climatizada (25 a 28°C) é de aproximadamente 19 dias. De modo geral, a duração do desenvolvimento larval de *M. rosenbergii* envolve cerca de 16 a 20 dias, quando a temperatura da água varia ao redor de 28°C (Dugan *et al.*, 1975).

7.4. Fecundidade

A maioria dos carcinólogos têm conceituado a fecundidade como o número de ovos exteriorizados por fêmea em cada desova. Segundo Sastry (1983), a fecundidade dos crustáceos mostra grande variação entre espécies, refletindo estratégias reprodutivas e ecológicas peculiares.

M. rosenbergii apresenta uma correlação positiva para a relação fecundidade/comprimento, podendo exteriorizar até cerca de 170 mil ovos (Ling & Merican, 1961; Rao, 1991). No entanto, Raman (1967) observou fêmeas com 229 mm de comprimento total e 503 mil ovos. Variações intra-específicas podem ocorrer em virtude da influência de fatores exógenos sobre a reprodução, como por exemplo, temperatura da água e fotoperíodo (Pinheiro & Fransozo, 1995).

7.5. Época reprodutiva

A época reprodutiva dos crustáceos decápodos de água doce está intimamente associada ao regime de chuvas, às variações térmicas e ao fotoperíodo da região onde ocorrem. Segundo Raman (1967) e Rao (1991), a época reprodutiva de *M. rosenbergii* apresenta variação, conforme a região geográfica estudada. Na costa nordeste da Índia, a reprodução está sob a influência direta da monção de inverno, ocorrendo de dezembro a julho, com maior atividade nos meses de primavera; na região sudoeste, essa espécie se reproduz de julho a dezembro, principalmente durante o outono, seguindo a monção de verão. Na região central do país (Lago Korellu), as duas monções atuam sobre o ciclo reprodutivo, condicionando dois picos anuais, embora a reprodução ocorra o ano todo. A reprodução de *M. rosenbergii* na natureza geralmente é contínua durante o ano, mas com maior intensidade nos meses em que os fatores ambientais são mais favoráveis ao desenvolvimento gonadal e sobrevivência da prole.

Em condições de cultivo, a reprodução ocorre o ano todo somente nas regiões tropicais. Em clima subtropical ou temperado, cessa durante o período de inverno. Nesse caso, os reprodutores devem ser mantidos em tanques internos, com temperatura variando entre 28 a 32°C e 14 horas de iluminação diária.

Em alguns casos, torna-se necessário realizar a ablação do pedúnculo ocular, para induzir a reprodução artificialmente. Um dos pedúnculos oculares é então extirpado junto à base, com o auxílio de um bisturi, sendo o local cauterizado “a quente” e tratado com uma mistura das pomadas antibióticas Terramicina® e Furacim®, na proporção 1:1 (ver item 9).

8. Desenvolvimento larval

Como a maioria dos camarões de água doce, *M. rosenbergii* apresenta um desenvolvimento pós-embrionário do tipo anamórfico irregular (ou indireto), eclodindo em um estágio larval denominado zoea, dotado de maior complexidade morfológica e estrutural do que aquele característico dos camarões peneídeos, que é denominado náuplio (Kaestner, 1970). As zoeas apresentam olhos compostos, o corpo tagmatizado e a maioria dos apêndices corpóreos já formados, apesar de muitos deles apresentarem função distinta da observada na fase adulta.

De acordo com Uno e Soo (1969), *M. rosenbergii* apresenta desenvolvimento larval constituído por 11 estágios de zoea, que fazem parte integrante do plâncton e

possuem hábito alimentar carnívoro. Durante toda a fase de zoea, a propulsão é efetuada pelo batimento dos maxilípedes, com a região posterior da larva posicionada para a frente e a face ventral voltada para cima. O comprimento total médio da zoea é de 1,92 mm por ocasião da eclosão, chegando a quadruplicar no décimo primeiro estágio (7,73 mm). A seguir, esta larva sofre uma nova muda, adquirindo características similares às do adulto, principalmente no que se refere à morfologia, locomoção e hábito bentônico.

Cada estágio larval apresenta uma morfologia externa peculiar, com estruturas que vão se desenvolvendo gradativamente no decorrer da metamorfose, permitindo sua identificação com certa margem de segurança. Na Figura 14, pode-se verificar os principais caracteres morfológicos peculiares a cada estágio larval, que serviram para a elaboração da chave de identificação que é apresentada a seguir:

1. Olhos não pedunculados ZOEI I
 - 1'. Olhos pedunculados 2
2. Ausência de urópodos. Telso com 8 pares de cerdas e com ranhura nas laterais (rudimento dos exopoditos dos urópodos) ZOEI II
 - 2'. Presença de urópodos com exo e/ou endopodito já formados 3
3. Presença de somente exopodito nos urópodos (endopódito ainda rudimentar). Um espinho na região dorsal do rostro ZOEI III
 - 3'. Presença do exopodito e endopodito dos urópodos.
 - Dois espinhos na região dorsal do rostro. Telso subquadrangular ZOEI IV
4. Ausência de pleópodos. Telso estreito, alongado e com formato quadrangular ZOEI V
 - 4'. Presença de pleópodos 5
5. Pleópodos rudimentares. $SA^1 = 5$ ZOEI VI
 - 5'. Pleópodos birremes. $SA \geq 6$ 6
6. Ausência de cerdas nos pleópodos. $SA = 6$ ZOEI VII
 - 6'. Presença de cerdas apenas no exopodito dos pleópodos. $SA = 9$ ZOEI VIII
 - 6''. Presença de cerdas no exopodito e endopodito dos pleópodos 7
7. Presença de 10 segmentos na antena ($SA = 10$) ZOEI IX
 - 7'. Primeiro e segundo par de pereiópodos quelados.
 - Região dorsal do rostro com 3 a 4 espinhos. $SA = 14$ ZOEI X
 - 7''. Presença de 15 ou mais segmentos na antena ($SA \geq 15$) 8
8. Região dorsal do rostro apresentando espinhos em mais de sua metade ZOEI XI
 - 8'. Região dorsal e ventral do rostro apresentando espinhos em toda sua extensão. PÓS-LARVA

¹ SA = Número total de segmentos da antena, considerando-se os do pedúnculo e do flagelo antenal.

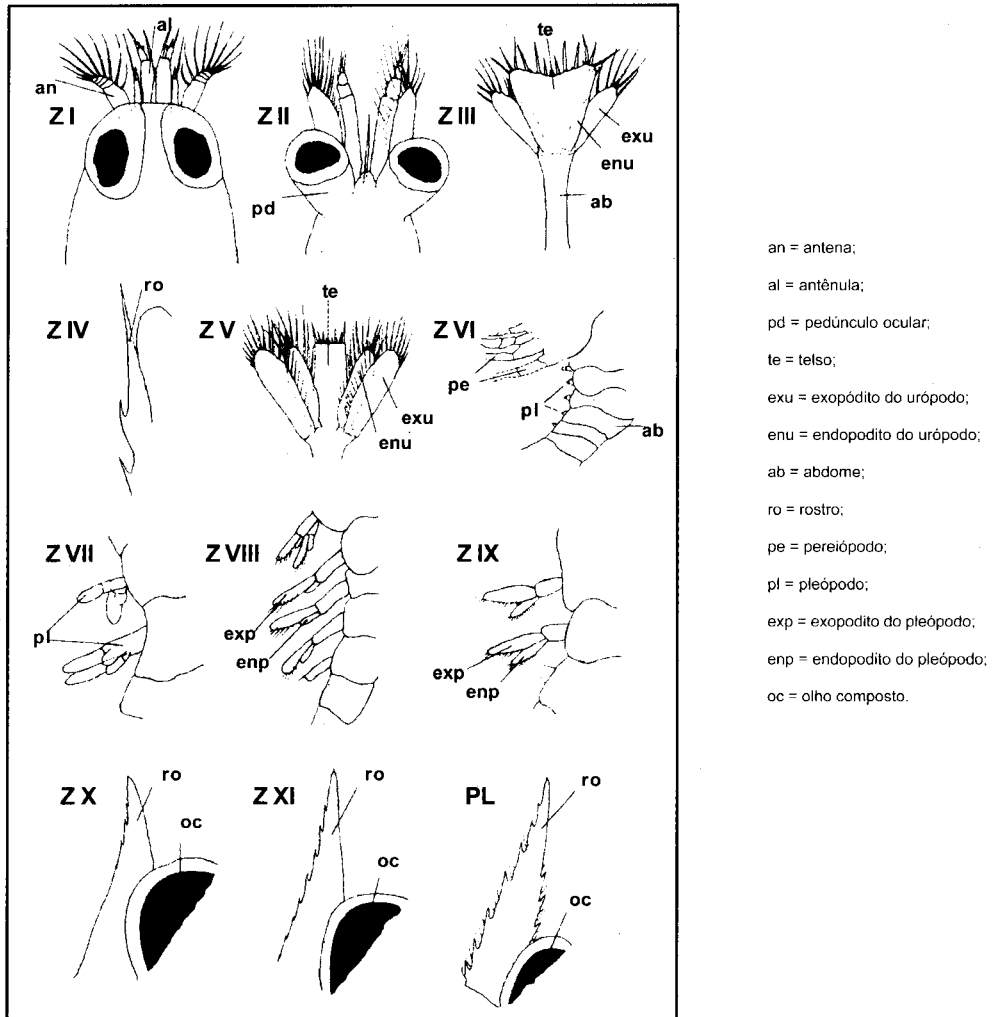


Figura 14 - Principais características morfológicas utilizadas na identificação de cada estágio larval de *M. rosenbergii* (Z I a Z XI = estágios de zoea; PL = pós-larva).

9. Muda, crescimento, autotomia e regeneração

M. rosenbergii apresenta um revestimento cuticular externo (exosqueleto), composto por um polissacarídeo aminado denominado quitina, impregnado de sais cálcios, principalmente o carbonato de cálcio, que lhe dá maior rigidez.

O crescimento somático é do tipo descontínuo, ou seja, para que ele ocorra é necessário que o animal troque regularmente seu exosqueleto antigo, fenômeno este chamado muda ou ecdise. O ciclo de muda dos crustáceos é marcado por características morfofisiológicas peculiares que vão se sucedendo com o tempo, sendo, por esse motivo, dividido em estágios. Com base nos trabalhos de Drach e Tchernigovtzeff (1967), Yamaoka e Scheer (1970) e Peebles (1977), pode-se caracterizar cada um dos estágios e subestágios de *M. rosenbergii*, conforme a Tabela 2.

Tabela 2 - Caracterização dos estágios e respectivos subestágios do ciclo de muda de *M. rosenbergii* (modificado de Peebles, 1977).

Estágio	Subestágio	Características gerais	Duração aproximada
Pós-muda	A	Absorção contínua de água até a exocutícula estar completamente mineralizada. Exosqueleto mole, o rostro pode ser curvado, ausência de cones internos nas cerdas*	1 dia
	B	Início da secreção da endocutícula e crescimento dos tecidos. Exosqueleto flexível, rostro duro, ausência de retração de pigmentos no abdome, formação de cones internos nas cerdas	3 - 5 dias
Intermuda	C	Exosqueleto duro, início da retração de pigmentos nas margens da superfície dorsal do abdome, cones internos das cerdas já formados	29 - 79 dias
Pré-muda	D ₀	Retração completa dos pigmentos nas margens da superfície lateral do abdome, apólise aparente na extremidade dos pleópodos	desconhecido
	D' ₁	Irregularidades superficiais aparentes sobre a epiderme dos pleópodos	3 - 5 dias
	D'' ₁	Invaginação das novas cerdas	
	D'' ₁	Reorganização completa da epiderme, invaginação das cerdas dentro de um "órgão da cerda"	
	D ₂	Retração extensiva dos pigmentos sobre a superfície dorsal e lateral do abdome, desenvolvimento das cerdas não é visível na escama antenal	
	D' ₃	Desenvolvimento das cerdas na escama antenal	2 - 3 dias
	D'' ₃	Retração de pigmentos na superfície da margem dorsal do rostro	2 - 3 dias
	D'' ₃	Exosqueleto torna-se flexível	1 - 2 dias
Muda	E	Momento em que o animal sofre a ecdise	alguns segundos

* Observável sob transparência quando a extremidade do pleópodo é cortada e examinada sob estereomicroscópio.

O crescimento e desenvolvimento gonadal dos crustáceos ocorre por um intrincado processo hormonal antagônico. Os hormônios inibidor da muda (HIM) e inibidor gonadal (HIG) são produzidos pelo complexo órgão-X/glândula do seio, existentes na base dos pedúnculos oculares. A massa ganglionar torácica e o cérebro produzem o hormônio

estimulador gonadal (HEG), bem como os ecdisteróides responsáveis pela promoção dos eventos pró-ecdisiais (HM). A muda só ocorre quando os níveis de HIM e HEG são reduzidos em comparação aos de HIG e HM (Skinner *et al.*, 1985; Adiyodi, 1985).

O primeiro sinal da pré-muda é o início da separação da epiderme do exosqueleto antigo, fenômeno este conhecido como apólise. Por esse motivo, os crustáceos apresentam uma redução nos movimentos nesse período, chegando a cessar por completo sua alimentação, cerca de três dias antes de sofrer a ecdise. O processo de apólise é, geralmente, de fácil constatação nos camarões, quando as escamas antenais ou urópodos são observadas sob lupa (Stevenson, 1972).

Nos camarões, o rompimento da cutícula ocorre ao longo de suturas existentes em sua região dorsal, mais especificamente na membrana de articulação entre o cefalotórax e o 1º somito abdominal. A seguir, o animal sai de seu velho exosqueleto, crescendo em tamanho pela absorção de água do meio, que é incorporada ao sangue, hemocele e, posteriormente, às células de seu corpo. Durante a pós-muda, o animal apresenta seu novo exosqueleto ainda pouco calcificado. Para consolidá-lo, utiliza-se das reservas calcárias da água ou mesmo da ingestão de seu exosqueleto eliminado (exúvia). A fase de intermuda é a mais longa do ciclo de muda, em que a nova cutícula, já enrijecida, é mantida por vários dias, semanas ou meses, até que a próxima ecdise se aproxime novamente.

As ecdises são mais frequentes durante as fases larval e juvenil, diminuindo ou até cessando, em algumas espécies, após a muda da puberdade, quando os animais já se encontram maduros sexualmente. De modo geral, os camarões de água doce continuam a sofrer ecdise após a puberdade, com maior incidência durante o período noturno, quando apresentam maior atividade. No entanto, de acordo com Volpato e Hoshino (1987), indivíduos submissos de *Macrobrachium iheringi* sofrem muda, preferencialmente, durante o período diurno, quando submetidos a maiores densidades, evitando assim os confrontos e até mesmo o canibalismo, por parte dos dominantes.

A alteração de fatores extrínsecos, tais como a elevação da temperatura da água e aumento do fotoperíodo, promovem antecipação da ecdise em diversas espécies de crustáceos. O controle desses fatores, associado à ablação unilateral do pecúnculo ocular, tem induzido, com sucesso, a reprodução de *M. rosenbergii* em cativeiro. Com a aplicação dessa técnica, obtêm-se desovas viáveis após $18,5 \pm 3,9$ dias numa temperatura de $28,0 \pm 1^\circ\text{C}$, reduzindo em cerca de 50% o tempo necessário para obtenção de fêmeas ovígeras.

Autotomia é a denominação dada à auto-amputação de pereiópodos, que comumente ocorre em crustáceos superiores, em decorrência de estímulos externos mais acentuados. Em *M. rosenbergii*, o apêndice mais frequentemente autotomizado é o 2º par de pereiópodos, que é comumente perdido por ocasião de combates, bem como durante o manuseio pelo homem, em condições de cultivo.

A fratura do apêndice ocorre na junção base-ísquio, na qual existe uma prega membranosa dupla que impede o processo hemorrágico nas regiões lesadas. A autotomia é causada pela contração violenta de um músculo locomotor chamado autotomizador, que une a parede torácica à metade proximal do base-ísquio. Com tal contração, o base-ísquio é puxado para baixo da coxa, provocando a separação dessas estruturas.

O processo de autotomia é um mecanismo adaptativo, que permite aos crustáceos a liberação rápida de apêndices danificados, visto possuírem alto grau de regeneração (Bliss, 1960). Após a perda do apêndice, ocorre a formação de uma protuberância no local, que se transforma, gradativamente, em um apêndice rudimentar, cujo crescimento é mais acentuado no final do estágio de pré-muda (Bliss, 1960; Skinner, 1985). Com as ecdises sucessivas, o membro é gradativamente formado e liberado de seu invólucro protetor membranoso, atingindo seu tamanho normal.

Os estudos sobre a interação entre os fenômenos de muda e regeneração indicam que a remoção de um número maior de apêndices pode desencadear o processo de muda (Skinner, 1985).

Agradecimentos

Ao doutor Gustavo Augusto S. de Melo, do Museu de Zoologia da USP (MZUSP) e doutor Célio Ubirajara Magalhães Filho, do Instituto de Pesquisas da Amazônia (INPA/CPBA), pela colaboração valiosa no que se refere às informações de ordem sistemática.

Referências bibliográficas

- ADIYODI, R.G. 1985. Reproduction and its control. Pages 147-215. In: BLISS D.E. & MANTEL L.H. (Editors), *The Biology of Crustacea. Integument, Pigments, and Hormonal Processes*. New York, Academic Press, Inc. v.9, 550p.
- ADIYODI, K.G. & ADIYODI, R.G. 1970. Endocrine control of reproduction in Decapod Crustacea. *Biol. Rev.*, 45:121-165.
- BINNS, R. 1969a. The Physiology of the antennal gland of *Carcinus maenas* (L.). III. Glucose reabsorption. *J. exp. Biol.*, 51: 17-27.
- _____. 1969b. The Physiology of the antennal gland of *Carcinus maenas* (L.). IV. The reabsorption of amino acids. *J. exp. Biol.*, 51: 29-39
- BLISS, D.E. 1960. Autotomy and regeneration. Pages 561-589. In: WATERMAN T.H. (Editor). *The Physiology of Crustacea. Metabolism and growth*. Academic Press, New York, v. 1670p.
- _____. 1990. *Shrimps, lobsters and crabs. Their fascinating Life Story*. Columbia University Press, New York, 242p.
- BOWMAN, T.E. & ABELE, L.G. 1982. Classification of the Recent Crustacea. Pages 1-27. In: ABELE L.G. (Editor). *The Biology of Crustacea: Systematics, the fossil record, and Biogeography*. Academic Press, Inc., New York, v. 1, 319p.

- BRODY, T.; COHEN, D.; BARNES, A.; SPECTOR, A. 1980. Yield characters of *Macrobrachium rosenbergii* in monoculture. *Aquaculture*, 21: 375-385.
- CAVALCANTI, L.B.; CORREIA, E. S.; CORDEIRO, E.A. 1986. *Camarão. Manual de cultivo do Macrobrachium rosenbergii (pitu havaiano - gigante da Malásia)*. Aquaconsult, Recife. 143 p.
- COHEN, D.; RA'ANAN, Z.; BRODY, T. 1981. Population profile development and morphotypic differentiation in the giant freshwater prawn *Macrobrachium rosenbergii* (de Man). *Journal of the World Mariculture Society*, 12(2): 231-243.
- DANIELS, W.H.; D'ABRAMO, L.R.; FONDREN, M.W.; DURANT, M.D. 1995. Effects of stocking density and feed on pond production characteristics and reserve of harvested freshwater prawns *Macrobrachium rosenbergii* stocked as size-graded juveniles. *Journal of the World Aquaculture Society*, 26(1):38-47.
- DOBKIN, S. 1967. Abbreviated larval development in caridian shrimps and its significance in the artificial culture of these animals. *FAO Fishery Report*, 57: 935-946.
- DRACH, P. & TCHERNIGOVTZEFF, C. 1967. Sur la méthode de détermination des stades d'intermue et son application générale aux crustacés. *Vie et Milieu*, 18 (3A): 595-610.
- DUGAN, C.C.; HAGOOD, R.W.; FRANKS, T.A. 1975. Development of spawning and mass larval rearing techniques for brackish freshwater shrimps of the genus *Macrobrachium* (Decapoda, Palaemonidae). *Florida Marine Research Publications*, 12: 1-28.
- HOLTHUIS, L.B. 1950. *The Decapoda of the Siboga-Expedition. Part X. The Palaemonidae collected by the Siboga and Snellius expeditions, with remarks on other species. I. Subfamily Palaemoninae*. Siboga Expedition, monogr. 39a^o: 1-268 +52 figs.
- _____. 1952. *A general revision of the Palaemonidae (Crustacea, Decapoda, Natantia) of the Americas. II. The subfamily Palaemoninae*. Allan Hancock Foundation. Occasional Papers n^o 12, 396 p.+ 55 pls.
- _____. 1980. *FAO species catalogue. Shrimps and Prawns of the World. An annotated catalogue of species of interest to fisheries*. FAO Fisheries Synopsis, v.1, n^o. 125, Rome, XVIII + 271 p.
- KAESTNER, A. 1970. *Invertebrate Zoology*. Interscience Publishers, V. 3, 523 p.
- KARPLUS, I.; HULATA, G.; WOHLFARTH, G.W.; HALEVY, A. 1986. The effect of density of *Macrobrachium rosenbergii* raised in earthen ponds on their population structure and weight distribution. *Aquaculture*, 52: 307-320.
- 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.

- KYOMO, J. 1988. Analysis of the relationship between gonads and hepatopancreas in males and females of the crab *Sesarma intermedia*, with reference to resource use and reproduction. *Marine Biology*, 14: 104 -110.
- LINDLEY, L.A. 1990. Regressions for estimating development times of the pelagic larvae of Paguridae and Porcellanidae. *J. Plankton Res.*, 12(3): 673-678.
- LING, S.W. & MERICAN, A.B.O. 1961. Notes on the life and habits of the adults and larval stages of *Macrobrachium rosenbergii* (De Man). *Proc. Indo-Pacif. Fish. Council.*, 9 (2): 55-60.
- LING, S.W. 1969. The general biology and development of *Macrobrachium rosenbergii* (De Man). *FAO Fish. Rep.*, 3(57): 589-606.
- McLAUGHLIN, P.A. 1983. Internal anatomy. Pages 1-52. In: MANTEL L.H. (Editor). *The Biology of Crustacea. Internal Anatomy and Physiological Regulation*. Academic Press, New York, v. 5, 471 p.
- MANGUM, C.P. 1983. Oxygen transport in the blood. Pages 373-429 In: MANTEL L.H. , (Editor). *The Biology of Crustacea. Internal anatomy and physiological regulation*. Academic Press, New York, v. 5, 471 p.
- 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.
- NARCHI, W. 1973. *Crustáceos*. Ed. Polígono/EDUSP. São Paulo, 116 p.
- NELSON, S.F.; ARMSTRONG, D.A.; KNIGHT, A.W.; LI, H.W. 1977. The effect of temperature and salinity on the metabolic rate of juvenile *Macrobrachium rosenbergii* (Crustacea: Palaemonidae). *Comp. Biochem. Physiol.*, 56A 533-537.
- NEW, M.B. & SINGHOLKA, S. 1982. Freshwater Prawn Farming - A manual for the culture of *Macrobrachium rosenbergii*. *FAO Fisheries Technical Paper*, 225. 116 p.
- PEEBLES, J.B. 1979. Molting, movement, and dispersion in the freshwater prawn *Macrobrachium rosenbergii*. *J. Fish. Res. Board. Can.*, 36: 1080-1088.
- PINHEIRO, M.A.A. & FRANSOZO, A. 1995. Fecundidade de *Pachycheles haigae* Rodrigues da Costa, 1960 (Crustacea, Anomura, Porcellanidae) em Ubatuba (SP), Brasil. *Rev. Brasil. Biol.*, 55(4): 623-631.
- PINHEIRO, M.A.A.; FRANSOZO, A.; NEGREIROS-FRANSOZO, M.L. 1994. Estimativa da duração larval em função da temperatura para a Família Majidae (Crustacea, Decapoda, Brachyura). *Boletim do Instituto de Pesca*, 21(único): 75-81.
- PROVENZANO, A.J. JR. 1985. Commercial Culture of Decapod Crustaceans. Pages 269-314. In: PROVENZANO JR. A.J. (Editor). *The Biology of Crustacea. Economic Aspects: Fisheries and Culture*. Academic Press, Inc., New York, v. 10, 331 p.

- RA'ANAN, Z. & COHEN, D. 1985. Ontogeny of social structure and population dynamics in the giant freshwater prawn, *Macrobrachium rosenbergii* (De Man). Pages 277-311. In: WENNER A.M. (Editor). *Factors in adult growth*. A. A. Balkema, Boston, 362 p.
- RA'ANAN, Z. & SAGI, A. 1985. Alternative mating strategies in males of the freshwater prawn *Macrobrachium rosenbergii* (De Man). *Biological Bulletin*, 69: 592-601.
- RA'ANAN, Z.; SAGI, A.; WAX, Y.; KARPLUS, I.; HULATA, G.; KURIS, A. 1991. Growth, size rank, and maturation of the freshwater prawn, *Macrobrachium rosenbergii*: Analysis of marked prawns in an experimental population. *Biological Bulletin*, 181: 379-386.
- RAMAN, K. 1964. On the location of a nursery ground of the giant prawn *Macrobrachium rosenbergii* (De Man). *Curr. Sci.*, 33: 27-28.
- RAMAN, K. 1967. Observations on the fishery and biology of the giant freshwater prawn *Macrobrachium rosenbergii* De Man. *Proc. Symp. Crustacea, Marine Biology Association of India, Ser. II, Part 2*: 649-669.
- RAO, R.M. 1967. Studies on the biology of *Macrobrachium rosenbergii* (De Man) of the Hooghly estuary with notes on its fishery. *Proc. Natn. Inst. Sci. India*, 33(5/6): 252-279.
- RAO, K.J. 1991. Reproductive biology of the giant freshwater prawn *Macrobrachium rosenbergii* (De Man) from Lake Kolleru (Andhra Pradesh). *Indian Journal of Animal Science*, 61(7): 780-787.
- SAGI, A.; MILNER, Y.; COHEN, D. 1988. Spermatogenesis and sperm storage in the testes of behaviorally distinctive male morphotypes of *Macrobrachium rosenbergii* (Decapoda, Palaemonidae). *Biological Bulletin*, 174: 330-336.
- SASTRY, A.N. 1983. Ecological aspects of reproduction. Pages 179-270. In: VERNBERG F. J.; & VERNBERG W.B. (Editors). *The Biology of Crustacea. Environmental Adaptations*. Academic Press, New York, Inc., v. 8. 383 p.
- SINGH, T. 1980. The isosmotic concept in relation to the aquaculture of the giant prawn, *Macrobrachium rosenbergii*. *Aquaculture*, 20: 251-256.
- SKINNER, D.M. 1985. Molting and Regeneration. Pages 43-46. In: BLISS D.E. & MANTEL L.H. (Editors). *The Biology of Crustacea. Integument, Pigments, and Hormonal Processes*. Academic Press, Inc., New York, v. 9, 550 p.
- SKINNER, D.M.; GRAHAM, D.E.; HOLLAND, C.A.; MYKLES, D.L.; SOUMOFF, C.; YAMAOKA, L.H. 1985. Control of molting in Crustacea. Pages 3-14. In: WENNER A.M. (Editor). *Factors in adult growth*. A.A. Balkema, Boston, 362 p.
- SMITH, T.I.J.; SANDIFER, P.A.; SMITH, M.H. 1978. Population structure of malaysian prawns *Macrobrachium rosenbergii* (De Man) reared in earthen ponds in South Carolina, 1974-1976. *Proc. World Maricult. Soc.*, 9: 21-38.

- SMITH, T.I.J.; SANDIFER, P.A.; JENKINS, W.E. 1981. Effect of population structure and density at stocking of production and commercial feasibility of prawn (*Macrobrachium rosenbergii*) farming in temperate climates. *Journal of World Mariculture Society*, 12(1): 233-250.
- STEVENSON, J.R. 1972. Changing activities of the crustacean epidermis during the molting cycle. *Am. Zoologist*, 12: 373-380.
- UNO, Y & SOO, K.C. 1969. Larval development of *Macrobrachium rosenbergii* (De Man) reared in the laboratory. *Journal of the Tokyo University of Fisheries*, 55(2): 79-190.
- VALENTI, W.C. 1986. *Cultivo de camarões de água doce*. 2ª ed. Ed. Nobel, São Paulo. 81 p.
- _____. 1987. Comportamento reprodutivo de camarões de água doce. In: V ENCONTRO ANUAL DE ETOLOGIA, Jaboticabal, 1987. *Anais...* p. 195-202.
- _____. 1990. Criação de camarões de água doce (*Macrobrachium rosenbergii*). In: REUNIÃO ANUAL DA SOCIEDADE DE ZOOTECCIA, 27 / REUNIÃO DA ASSOCIAÇÃO LATINO-AMERICANA DE PRODUÇÃO ANIMAL, 12, Campinas, 1990. *Anais...* p. 757-785.
- VOLPATO, G.L. & HOSHINO, K. 1987. Diurnal or nocturnal ecdysis determined by population factors in the freshwater prawn *Macrobrachium iheringi* (Ortmann, 1897). *Bol. Fisiol. Anim.*, 11: 113-121.
- WICKINS, J.F. 1976. Prawn Biology and Culture. *Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev.*, 14: 435-507.
- YAMAOKA, L.H. & SCHEER, B.T. 1970. Chemistry of growth and development in crustaceans. Pages 321-341 In: FLORKIN, M. (Editors). *Chemical Zoology - Arthropoda*. Academic Press, New York, v. 5.