

03067



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

UNIDAD ACADEMICA DE LOS CICLOS
PROFESIONALES Y DE POSGRADO
DEL COLEGIO DE CIENCIAS Y HUMANIDADES
COORDINACION DE PROYECTO ACADEMICO, MAESTRIA
Y DOCTORADO EN CIENCIAS DEL MAR

INDUCCION DE LA ECDISIS EN EL ACOCIL *Procambarus digueti* BAJO DISTINTOS FOTOPERIODOS EN CONDICIONES DE LABORATORIO

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE:

MAESTRO EN CIENCIAS DEL MAR

P R E S E N T A :

SERGIO CORONA GARCIA

ICMYL, UNAM

FAC. MEDICINA, UNAM

MEXICO, D. F.

1993

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas Tesis Digitales Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS © PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis está protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

INDICE

TEMA	PÁGINA
Resumen	1
Introducción	2
Ecdisis o muda	2
Fotoperiodo	3
Antecedentes	4
I. Descripción de las fases del ciclo de la muda	4
II. Estructura de la cutícula	4
A. Características generales de la cutícula	5
1. Epicutícula	6
2. Procutícula	6
3. Epidermis	7
4. Glándulas del tegumento	7
Constitución y organización de la cutícula	8
1. Quitina	8
2. Lípidos	9
3. Las proteínas cuticulares	9
B. Síntesis de proteínas	11
C. Síntesis de lípidos	11
D. Síntesis de ácidos nucleicos	12
III. Sistema endocrino	12
Órganos neurohémicos	13
Tipos de hormonas	13
A. Organización funcional del sistema neurosecretor del tallo ocular	14
B. Hormonas y órganos asociados con la muda	14
IV. Reproducción y desarrollo de los acociles	18
A. Ecdisonas	18
B. Identidad de los organismos maduros sexualmente	19
V. Factores que determinan la muda	23
A. Factores internos que influyen en la muda	23
B. Factores externos que influyen en la muda	23
Disponibilidad y hábitos alimentarios de la especie	24
Temperatura	24
Fotoperiodicidad	25

Problema	26
Hipótesis	27
Material y método	27
Resultados	30
A. Sobrevida	30
B. Mudaz	30
C. Ciclos LO	31
Discusión	43
Literatura Citada	59
No. de Figuras	13
No. de Tablas	4

Wär nicht das Auge sonnenhaft,
Die Sonne könnt es nie erblicken;
Läg nicht in uns des Gottes eigne Kraft,
Wie könnt uns Göttliches entzücken?

Si el ojo no fuera solar,
no podría ver jamás el sol;
Si en nosotros no hubiera la fuerza propia de Dios,
¿Cómo podría extasiarnos lo divino?

Goethe

RESUMEN.

Se sabe que la ecdisis en los Crustáceos es un proceso que se encuentra influido por un gran número de factores externos e internos, entre los primeros destacan, por su importancia, la temperatura y la luz. El efecto de esta última, sin embargo, no ha sido suficientemente estudiado, en particular en organismos juveniles, lo que ha dado como resultado que en la literatura se encuentren datos controversiales referentes a su acción.

El objetivo de este trabajo fue conocer la influencia que ejerce el fotoperiodo sobre la ecdisis de acociles juveniles de la especie *Procambarus digueti*. Para ello se aplicaron distintos regimenes de luz y oscuridad (LO), en los que la duración de la fotofase se varió desde 4 hasta 20 horas aplicadas en ciclos de 24 horas. El seguimiento de cada experimento se hizo durante los primeros seis meses de vida del animal. El porcentaje de sobrevivientes y la frecuencia de muda de la población bajo el régimen LO 12:12, se emplearon como referencia y permitieron comparar la acción ejercida por los demás regimenes de iluminación sobre estos dos parámetros. Con base en estas comparaciones se encontró que el mayor porcentaje de sobrevivientes se dio bajo el régimen LO 8:16, mientras que la mayor frecuencia de muda correspondió al régimen LO 12:12.

Los resultados obtenidos apoyan la idea de que el incremento de la fotofase desde 4 hasta 12 de las 24 horas del día, favorece la frecuencia de la muda y que las fotofases mayores de 12 horas, es decir con duraciones comprendidas desde 14 hasta 20 de las 24 horas del día, reducen la probabilidad de vida del animal.

INTRODUCCION.

Ecdisis o Muda.

En el sentido histórico, la palabra "muda" incluye todos los cambios morfológicos envueltos en la preparación y en la recuperación de la ecdisis. En este contexto, términos tales como premuda, muda o postmuda, aunque son poco exactos, han sido utilizados por muchos autores. Otros investigadores, sin embargo, prefieren llamar a las distintas etapas del ciclo proecdisis, postecdisis, y metecdisis. (Carlisle, 1960; Carlisle y Knowles, 1959; Highnam y Hill, 1977; Passano, 1960; Stevenson, 1968). Aún más, hay una tendencia a utilizar connotaciones más amplias tales como el ciclo de la muda o la fisiología de la muda (Alken, 1980).

En común con todos los artrópodos, el acocil incrementa su tamaño de manera conspicua sólo mediante el cambio del exoesqueleto durante el proceso de la muda aunque el incremento real de tamaño (entendido éste como el resultado de la síntesis de proteínas y la división celular) es continuo y está bajo el control de la hormona de la muda (HM): conjunto de ecdisteroides cuya base es el colesterol (Charles y Skinner, 1991). Hoy se conocen una amplia familia de ecdisteroides cuya polaridad es variable y que se asocian estrechamente al ciclo de la muda. Entre ellos, se hallan la ponasterona, la makisterona A, la inokosterona; aunque la que predomina es la 20-OH ecdisona.

El ciclo de la muda ha sido dividido en cinco estadios que se designan de la siguiente manera: A, con caparazón suave; B, con caparazón en vías de endurecimiento; C, de intermuda o anecdisis que puede ser terminal (C_T) según la especie. La C_T puede ser inhibida en forma experimental y por ende, continuar el ciclo, por la ablación de los tallos oculares o por la aplicación de la HM (Carlisle, 1957); D, de premuda; E, de muda (Huner y Barr, 1984).

Cada etapa muestra a su vez subetapas como la A1, A2, B1, B2, etcétera. Estas etapas han sido bien caracterizadas en el acocil por Stevenson (1968) y Aiken (1980).

En la Tabla 1, se proporciona un resumen de las características de la muda en sus diferentes estadios en los acociles de las especies *Orconectes virilis* y *Astacus leptodactylus*.

Fotoperiodo

El término de fotoperiodo alude a la relación que hay entre el tiempo de luz (fotofase) y el tiempo de oscuridad (escotofase) durante un ciclo o periodo determinado (Beck, 1968). También ha sido definido como el periodo de iluminación durante un ciclo determinado. La forma más usual de designar las características de un cierto fotoperiodo (FP) es la de definir el tiempo de iluminación (L), el tiempo de oscuridad (O) y la duración del intervalo de tiempo considerado. Así, un régimen fotoperiódico LO 20:4, por ejemplo, significa que en un ciclo de 24 horas, 20 horas son de luz y 4 son de oscuridad. La idea de que hay factores que actúan como un verdadero marcapaso del proceso de muda se puede aplicar con toda propiedad a la acción que ejercen los ciclos de luz y oscuridad (fotofase y escotofase), sobre este proceso.

Hasta hoy son relativamente pocos los trabajos sobre la relación que guarda el ciclo de la muda con la duración de los ciclos de luz y oscuridad en organismos adultos. Aún más, hasta hoy son muy pocos los datos aislados obtenidos de organismos prepúberes (Aiken, 1969).

ANTECEDENTES

I. Descripción de las Fases del Ciclo de la Muda.

El periodo de interecdisis, anecdisis o fase C, es aquél en el que domina la disolución de las capas más profundas del exoesqueleto y la síntesis del nuevo. En la fase C4 de este periodo, las cuatro capas principales del caparazón han sido completadas: la epicutícula, la exocutícula, la endocutícula y la capa membranosa (Fig 1). En esta etapa la astaxantina, un carotenoide que no es sintetizado por los Crustáceos, se conjuga con las proteínas. La etapa siguiente (proecdisis o fase D), contempla en gran parte, la disolución total de las viejas capas membranosas, de la endocutícula y de la exocutícula. Al mismo tiempo, las nuevas capas de endocutícula y exocutícula están en pleno proceso de síntesis. Durante la fase E, se realiza el proceso de la ecdisis propiamente dicha, la cuál se complementa en, aproximadamente, una hora. Durante la fase A o fase suave, el nuevo exoesqueleto ajusta sus dimensiones al tamaño del animal, que absorbe agua. Se inicia el endurecimiento de la epicutícula y la exocutícula por la síntesis de proteínas y la incorporación de Ca^{2+} . La fase postecdisial comprende desde la etapa B1 hasta la C3 y es el periodo durante el cual la exocutícula queda calcificada y la nueva endocutícula es depositada en forma de capas dentro de una matriz de proteína-quitina. (Huner, *op cit.*)

II. Estructura de la Cutícula.

La estructura de la cutícula de los artrópodos ha sido mejor estudiada en unos grupos que en otros. Los lípidos que la forman, por ejemplo, han sido mejor estudiados en los insectos que en ningún otro artrópodo, mientras que la calcificación es un proceso del que se conoce muy poco y que básicamente ha sido abordado en los Crustáceos. Sin embargo, la descripción general de la cutícula fue hecha por Waterman desde 1960 aun cuando a la fecha existen dudas de la funcionalidad en la distribución de las fibras quitinosas de la procutícula, o el origen de la membrana

ocidial, además de la falta de información sobre la forma de almacenamiento de los fenoles estructurales, el proceso de esclerotización y la función real de las glándulas tegumentarias (Fig 1). Las siguientes características son atribuidos en general a los Crustáceos y no a la especie de estudio en particular.

A. Características generales de la cutícula.

Durante la proecdisis, las capas internas de la vieja cutícula, son digeridas y reabsorbidas casi al mismo tiempo que es secretada la nueva cutícula. En la ecdisis, lo que resta de la vieja cutícula se desecha, lo que constituye la exuvia o caparazón cambiado. Durante la ecdisis, la nueva cutícula muestra apolisis y liberación del cefalotórax, finalmente el resto del cuerpo se libera con la apolisis de la cutícula abdominal dorsal y ventral. Este proceso implica renovación de apéndices ambulatorios y natatorios. Inmediatamente posterior a la ecdisis, las primeras partes en endurecerse son las mandíbulas (para alimentarse, dado el ayuno prolongado al que se someten) y las uniones de los pereiópodos por calcificación y esclerotización, en contraste con las membranas artrodiales que son suaves y flexibles.

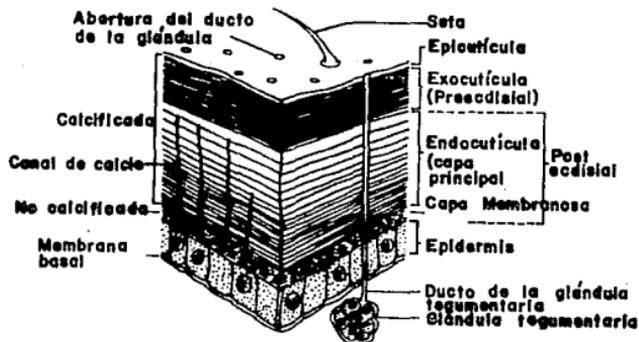


Figura 1. Sección vertical del integumento del acocil.
Tomado de Holdich, 1988.

1. Epicutícula.

La epicutícula consta de al menos dos capas: una delgada membrana y una capa interior de escaso grosor, misma que será obscurecida. Puede haber más de dos capas, seis, por ejemplo como sucede en *Uca sp* (Green y Neff, 1972).

2. Procutícula.

Según Holdich y Lowery (1988) y Stevenson (1985) la procutícula puede ser subdividida en exocutícula, endocutícula y capa membranosa; la exocutícula es a veces referida como la capa pigmentada en los Crustáceos cuando esta presente la melanina.

Existen dos teorías con respecto a la estructura de la procutícula. Una, enunciada por Dennell (1973) habla de un ordenamiento de láminas fibrosas paralelas a la superficie. Otra, propuesta por Bouligand (1965, 1969, 1972) dice que las fibrillas se distribuyen en forma de hélice y aunque se ordenan en forma paralela unas con respecto a las otras, rotan con un pequeño ángulo comparado con sus planos adyacentes. Cualquiera que sea la forma, lo que está bien establecido es que las fibrillas se componen de quitina y están rodeadas por una matriz proteica.

Otras características de la procutícula es que presenta prismas, mismos que son secretados por las células epidérmicas y pueden ser pigmentados por calcificación. La matriz entre las microfibrillas es ocupada generalmente por cristales de calcio, y pocas proteínas.

Las capas de crecimiento diario se hallan en las cutículas de los insectos, así como en las escamas de los peces. Hasta ahora no se sabe si sucede lo mismo en los Crustáceos, con excepción de algunos reportes en gastrolitos.

Existen en la procutícula dos procesos que marcan la construcción a su vez, de dos capas: el primero es la secreción de la procutícula proecdisial o procutícula primaria; como su

nombre lo indica, se secreta en la proecdisis; algunos autores la denominan exocutícula y en ella el espacio laminar es más pequeño que en la procutícula postecdisial o procutícula secundaria; la segunda porción consta de dos capas más. Una, es la capa principal o calcificada y otra es una capa membranosa delgada y no calcificada. En el momento de la apolisis o separación entre el exoesqueleto viejo y el cuerpo, se secreta un fluido que contiene enzimas o proenzimas que se utilizan en la digestión de las capas internas de la vieja cutícula.

3. Epidermis.

Esta es una sólo capa de células que muestra signos de fuerte actividad secretora. Al parecer secreta la epicutícula, la procutícula y el fluido de muda. Las células de la epidermis crecen durante la proecdisis. Algunas células de pigmentos y de tejido conectivo pueden mezclarse con células epidérmicas. Además, algunas células epidérmicas se diferencian en células sensoriales. Bajo la epidemis yace la membrana basal.

Entre las células epidérmicas y la capa cuticular, se localizan microtúbulos que a su vez se unen con fibras intracuticulares por medio de hemidesmosomas. Estas fibras se cambian durante la ecdisis.

4. Glándulas del Tegumento.

Bajo la epidermis se localizan las glándulas del tegumento, aun en las paredes del intestino y se concentran en las patas y partes bucales.

Quizás por la conspicua penetración de ductos de estas glándulas en la cutícula se les atribuyó un papel importante en la secreción de la misma. Sin embargo, una objeción de peso a esta teoría proviene de que las glándulas son distribuidas de manera irregular, y la epicutícula es de un grosor uniforme. Aunque las glándulas no parecen tener gran importancia en la

secreción cuticular se ha propuesto que tienen que ver con los procesos de conservación de la cutícula (Yonge, 1932; Costlow, 1956; Rieder, 1977). Así, en Crustáceos cuando menos, aquellas regiones del exoesqueleto que están sujetas a una constante abrasión son objeto de ardua y extensiva pigmentación fenólica, como ocurre en el dactilo de un apéndice ambulatorio de *Cancer pagurus*. Aun antes del conocimiento de la pigmentación, ya se sabía de una estrecha relación entre la resistencia a la abrasión y la abundancia de glándulas tegumentales. Se sabe que las glándulas tegumentales de *Carcinus maenas* contienen una enzima oxidativa de fenoles, aunque sorprendentemente, ésta no se manifiesta en el momento de la ecdisis, sino que aparece más tarde, es decir una vez que se ha completado la pigmentación. Su presencia parece estar relacionada con la formación de melanina en la capa pigmentada mas que en la formación de la exocutícula como tal.

Stevenson (1985) propone que las glándulas tegumentales podrían contribuir a la cementación de la capa de huevos cuando éstos son ovipositados; también es posible que se empleen en la construcción de nidos o en la cementación de balanos al sustrato.

Otro tipo de glándulas tegumentales secretan mucopolisacáridos, quizás para lubricación, y en *Palaeomonetes pugio* se han encontrado estructuras ciliares temporales asociadas con la presencia de glándulas.

Constitución y Organización de la cutícula.

1. Quitina.

La quitina es un polímero de alto peso molecular, con residuos de *N*-acetilglucosamina enlazados en forma horizontal, sin ramificaciones, con 10-20% de glucosamina en su contenido. La estructura espacial de la quitina se lleva a cabo con enlaces del tipo b 1-4.

Parece ser que la quitina de la exuvia puede volver a utilizarse en la formación de la nueva cutícula, la síntesis de la quitina y la obtención de energía para el metabolismo. En la síntesis de la quitina se tiene como precursor a la glucosa.

2. Lípidos.

A pesar de no ser sintetizado *de novo* por los Crustáceos, el colesterol se encuentra en los gasterolitos de *Orconectes virilis*, así como en la epidermis del camarón *Penaeus japonicus*, además de estar en la cutícula del acocil. Por otro lado, parece ser que parte de la función de los lípidos, es la de impermeabilizar la cutícula, sin embargo en los Crustáceos la epicutícula contiene pocos lípidos al contrario de lo que sucede en los insectos, consecuentemente -el exoesqueleto- no es a prueba de agua como en los insectos. Existe cierto grado de protección contra la pérdida de agua conferida por las lipoproteínas. Waterman (1960) propone que al igual que en los insectos, en los Crustáceos existe un complejo esterol-proteico que forma parte de la cutícula

3. Las proteínas cuticulares.

Hay gran diversidad de proteínas que forman parte de la estructura de la cutícula. Aun cuando no han sido establecidas con toda precisión se conoce su diversidad por la variedad de disolventes que permite romper enlaces proteicos de muy distinta naturaleza. Así, por ejemplo, para la remoción de proteínas adsorbidas se puede utilizar agua fría; los puentes de hidrógeno de las proteínas se extraen con urea acuosa 6 ó 7M, HCl de guanidina saturada, LiCl, o LiI; los puentes disulfuro de las proteínas pueden ser removidos por la reducción de los enlaces en la parte de cisteína con tioglicolato alcalino o urea al 6M y 1% de ácido tioglicólico, o al oxidar los puentes disulfuro con ácido perbórmico fresco.

Durante el proceso de esclerotización, una fenol oxidasa oxida los difenoles a sus correspondientes quinonas. Se han

encontrado distintos tipos de fenol oxidasas en varios Crustáceos, tal es el caso de la epicutícula interna de *Cancer pagurus*, *Carcinus maenas*, y *Homarus gammarus*, la epicutícula y la procutícula primaria externa de *Orconectes obscurus*, la epicutícula cefálica del cangrejo ermitaño *Clibanarius olivaceus* y el nuevo exoesqueleto de *Balanus eburneus*.

Algunos fenoles han sido identificados y estudiados en la cutícula de los insectos, y de sólo unos cuantos Crustáceos. Dentro de estos fenoles, se conoce la N-acetildopamina en *Uca pugnax* y el b-glucósido de N-acetildopamina así como la N-acetilnoradrenalina y su b-glucósido en *Uca pugilator*. En los insectos, los fenoles son protegidos o mejor, conservados por su combinación con b-glucósidos y se liberan para su utilización por una b-glucosidasa. Otra posible forma de almacenamiento para los fenoles esclerotizados además de los 4-O-b-glucósidos, son sus ésteres sulfúricos.

Una vez que los fenoles son oxidados a quinonas, éstas pueden reaccionar con los grupos sulfhidrilos libres de las proteínas cuticulares, grupos amino N-terminal, o grupos e-amino de residuos de lisina, de acuerdo con algunos modelos experimentales *in vitro*. También es posible que las quinonas reaccionen unas con otras y que los polímeros así formados, llenen los espacios entre las cadenas de proteínas.

La cutícula esclerotizada puede ser incolora o coloreada. El color es un color ámbar translúcido, a menos que se halle presente un pigmento de melanina, como en muchas cutículas de insectos, en tal caso el color será más obscuro. En los Crustáceos, las patas, las quelas y las partes bucales, se esclerotizan fuertemente y se colorean de ámbar.

La secreción de la nueva cutícula implica un alto consumo de energía, además de un estado de anorexia. Por ende, no es sorprendente que el animal almacene glucosa para la subsecuente formación de quitina. Así, durante el lapso de la intermuda y de la muda inicial, el glucógeno es guardado en el hepatopáncreas

y los músculos, la epidermis y el tejido conectivo subepidérmico.

B. Síntesis de proteínas.

La síntesis de proteínas se ha medido en diferentes estadios del ciclo de la muda en *Gecarcinus lateralis*, *Orconectes virilis* y *Orconectes sanborni*. En general, la síntesis es baja en los estadios D₀ y D₁, un poco antes de que la síntesis de la nueva cutícula empiece. Luego alcanza un pico en el estado D₂, justo cuando la síntesis de la nueva cutícula ha empezado. Inmediatamente después, la síntesis parece bajar, quizá porque mucha de la nueva proteína es exportada a la cutícula durante la última premuda y la postmuda inmediata.

En las células epidérmicas de *O. sanborni*, el contenido de proteína intracelular decrece durante la postmuda, tiempo durante el cual la nueva cutícula es secretada más lentamente y las células tienden a ser más pequeñas. El contenido de proteína alcanza su estado más bajo durante la fase ecdisial D₀. Aquí las células alcanzan su mayor tamaño aunque quizás ello se deba al ingreso intracelular de agua. Después del estado D₀, se incrementan tanto la tasa de síntesis de proteínas como el contenido proteico por célula. Durante este periodo, las células sintetizan enzimas para la digestión de la vieja cutícula y para la producción de la nueva; en el estado D₁, las células también sintetizan nueva proteína cuticular.

C. Síntesis de Lípidos.

Poca investigación se ha hecho con respecto a la síntesis de lípidos, sin embargo con la inyección de [¹⁴C] colesterol, se ha observado que éste aparece en la epidermis y en la cutícula.

El tejido conectivo subepidérmico contiene células lipoproteicas con un retículo endoplásmico liso lo que sugiere la presencia de mecanismos relativos a la síntesis de lípidos o su secreción. Se ha propuesto que son estas células las que secretan

ecdisonas o las convierten del tipo a al tipo b. También hay evidencias histoquímicas e histológicas de que las células lipoproteicas surten de lípidos a la cutícula en desarrollo.

D. Síntesis de Ácidos Nucleicos.

DNA. La división celular en la epidermis se lleva a cabo durante el lapso posterior a la apolisis. En *Palaemon serratus*, se efectúa en los estadios D0', D1', y D1''.

III. Sistema endocrino.

Muchos procesos fisiológicos y de comportamiento en los Crustáceos son regulados por neurohormonas. Estos procesos incluyen la ritmicidad circadiana, la locomoción, el movimiento durante las mareas, la postura, la adaptación cromática, además de una gran variedad de funciones metabólicas como el metabolismo del glucógeno y de los lípidos, el balance del agua, la muda, el crecimiento somático, la regeneración, el desarrollo gonádico, la fisiología reproductiva, la digestión y la actividad cardíaca. El número y la identidad de las sustancias que subyacen a estas funciones no son aún completamente conocidos; hasta hoy se han descrito en los Crustáceos más de 20 sustancias que son candidatos a ser considerados factores neurohémicos.

De acuerdo con una definición clásica, las neurohormonas difieren de los neurotransmisores de varias maneras: 1) los sitios de liberación de las neurohormonas se localizan de manera general en la periferia, cerca de la circulación; 2) hay una distancia considerable entre los sitios de la liberación de las neurohormonas y sus órganos blanco; 3) las neurohormonas muestran frecuentemente un curso de tiempo prolongado en cuanto a su acción (minutos u horas); 4) las neurohormonas tienen mayor potencia que los transmisores; y 5) las neurohormonas ejercen frecuentemente acciones múltiples sobre una variedad de elementos celulares neurales y no neurales. Sin embargo las diferencias tradicionales entre las neurohormonas y los transmisores está

desapareciendo: la evidencia actual muestra que muchos péptidos y aminas que una vez fueron considerados como neurohormonas -tanto en sistemas de vertebrados como de invertebrados- son compuestos extremadamente versátiles que pueden actuar como transmisores en un área del SNC y como neurohormonas en otra, y como alguna sustancia neuromoduladora en alguna otra (Beltz, 1988).

Los sitios donde suelen acumularse las neurohormonas son, con frecuencia, los órganos neurohémicos. Estos órganos de vertebrados y de invertebrados se componen típicamente de terminales axónicas las cuales se hallan por lo general, a una distancia de 1 a 5 μm del espacio sanguíneo y están separadas de éste por una membrana limitante y fibras de tejido conectivo. En los Crustáceos su tamaño oscila entre 2 y hasta 30 μm de diámetro; Cooke (1977) reporta que la glándula sinusal de *Cardisoma cardifex* tiene justamente este último valor.

Órganos neurohémicos

En el acocil y otros Crustáceos hay tres órganos neurohémicos importantes en relación con el almacenaje de las hormonas antes de su liberación hacia la hemolinfa;

1. La glándula sinusal (GS) en la *medulla terminalis*.
2. Los órganos post-comisurales atrás de la comisura tritocerebral,
3. Los órganos pericárdicos cercanos al corazón.

Tipos de hormonas.

Los principales tipos de hormonas en los Crustáceos son:

- a) Neurohormonas del SNC
- b) Hormonas procedentes de glándulas epiteliales como el órgano-Y (OY), las glándulas androgénicas, el ovario; y el órgano mandibular (OM).

c) Las feromonas.

El principal sitio de producción de las neurohormonas

(polipéptidos) es el tallo ocular; su extirpación o su lesión tiene efectos muy marcados sobre aspectos variados de la fisiología y el comportamiento del acocil. Así, por ejemplo, se sabe que como resultado de su extirpación se acelera la muda en los organismos juveniles y se incrementa el desarrollo gonadal en los organismos maduros cualquiera que sea su sexo. Un grupo de neuronas agrupadas en el órgano-X (OX), secretan neurohormonas las cuales migran a lo largo de los axones que se dirigen a la GS donde quedan almacenadas. hasta que un estímulo adecuado las libere hacia la hemolinfa.

A. Organización funcional del sistema neurosecretor del tallo ocular.

Desde trabajos muy antiguos siempre se ha considerado a la GS como una estructura terminal común a todas las neuronas secretoras del tallo ocular e incluso a las fibras aferentes de otros centros ganglionares. Sin embargo, experimentos recientes con cobalto han demostrado un origen más restringido de las fibras que desembocan en la GS, y consideran que en la fuente de fibras neurosecretoras que finalizan en la GS hay un grupo de 100 a 150 cuerpos celulares agrupados en el OX (Fig.2). También se sabe que estos cuerpos celulares existen en una gran variedad de formas y que con frecuencia son neuronas monopolares con profusas ramificaciones hacia la *medulla terminalis*.

Las hormonas producidas en el complejo OX-GS regulan varios procesos fisiológicos entre los que se incluyen la dispersión de pigmentos en los cromatóforos, el nivel de azúcar sanguíneo, los niveles de agua corporal además de la inhibición de la muda y el desarrollo gonádico en los adultos (Kleinholz, 1976).

B. Hormonas y órganos asociados con la Muda.

Durante la quinta y la sexta décadas del siglo veinte, se postuló el control bihormonal de la muda para los Crustáceos. Se

propuso que el ciclo de la muda está regido por dos hormonas: la hormona inhibidora de la muda (HIM), proveniente del sistema OX-GS; y la hormona de la muda (HM), proveniente de una glándula epitelial, denominada Órgano Y (OY) por Gabe (1953) y Echallier (1954, 1955, 1959). El OY de los Crustáceos es un cuerpo pareado situado en la región posterior del esófago cerca de la base de cada maxila (Fig. 3). En la actualidad se sabe que es el responsable de la iniciación de la ecdisis debido a la liberación de la ecdisona. En un animal intacto, la muda puede ser inhibida por la secreción de la hormona inhibidora de la muda proveniente del complejo OX-GS que se encuentra en el tallo ocular (Fig. 2). La extirpación del tallo ocular de un animal en la fase de intermuda (C4) da como resultado la liberación de la ecdisona desde el OY lo que inicia la ecdisis en estos organismos, aunque se sabe que generalmente los organismos destallizados mueren pronto. Por otro lado, se ha propuesto que la autotomía (pérdida de apéndices), puede inducir el principio de la muda (Passano y Jysaum, 1963), aunque el cambio de caparazón no es propiciado necesariamente por la pérdida de grandes cantidades de masa muscular, grandes cantidades de exoesqueleto o de hemolinfa, sino mas bien por regeneración nerviosa, pues al causar daño al nervio, la frecuencia de la muda es mayor (Bittner y Kopanda, 1973).

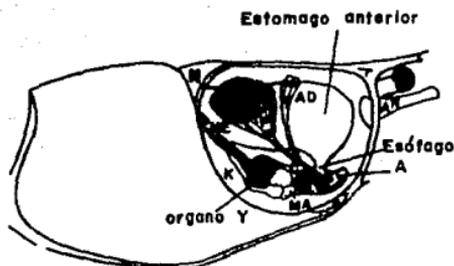


Figura 3. Localización del órgano Y en *Orconectes limosus*. A, músculo aductor de la mandíbula; AD, músculo dorso-ventral anterior; AN, antena; C, apodema cefálico; ME, músculo atractor epidérmico; K, cámara branquial; M, músculo mayor abductor de la mandíbula; MA, mandíbula; N, surco entre el caparazón posterior y el anterior (surco cervical); P, músculo aductor posterior de la mandíbula. (Según Burghause, 1975).

No obstante el establecimiento de la participación del OY, y el complejo OX-GS en los procesos del inicio y la inhibición de la muda existe una gran controversia entre los autores acerca de la forma como interactúan estas dos estructuras, los factores que determinan la liberación o la prevención de sus respectivas hormonas, etc.

Se ha demostrado la presencia de algunas de las hormonas responsables del desarrollo de las gonadas, y del crecimiento del organismo. Ambos fenómenos presentan antagonismo entre sí, lo que ha llevado a hablar de crecimiento gonádico y crecimiento somático. Así, cuando éste se lleva a cabo las gonadas permanecen quiescentes. (Adiyodi y Adiyodi, 1970; Burns et al., 1984 a, b; Horn, et al., 1968). Los dos procesos implican una gran demanda de energía así como un órgano blanco para la formación de lípidos y la formación de vitelogeninas. El almacenamiento del complejo hidroxilado de la hormona de la muda a partir del colesterol, se lleva a cabo fundamentalmente en el hepatopáncreas en

Macrobrachium rosenbergii (Veith y Malecha, 1983). La hormona ingresa como colesterol por el alimento y se hidroxila en los tejidos periféricos. El OY es necesario para el desarrollo ovárico. Tanto los ovarios como los testículos producen hormonas esteroideas sexuales que regulan el ciclo reproductivo. Estos hechos sugieren que existe un antagonismo entre el proceso de la muda y el proceso reproductivo. En el caso del fenómeno reproductivo, se ha observado la influencia que ejerce la testosterona exógena sobre los testículos y la glándula androgénica de *Parapenaeopsis hardwicki* (Nagabhushanam y Kulkarni, 1981), la progesterona sobre los ovarios de *Metapenaeus ensis* (Yano, 1985), y una gonadotropina sobre la liberación de vitelogeninas en *Idotea balthica* (Souty y Picaud, 1984).

El OM es más pequeño en tamaño que el OY en los cangrejos verdaderos, pero en Macruros, lo inverso es verdadero. En *Homarus*, el OM es una estructura foliácea, verde oscura adherida a la parte posterior de la mandíbula, en machos grandes, puede pesar más de 2 gramos y de acuerdo a sus propiedades ultraestructurales es un órgano que sintetiza progesterona (Byard y col, 1975; Couch et al., citados por Aiken, 1980).

Además de las neurohormonas y las hormonas producidas por las estructuras epiteliales, existe un tercer grupo de hormonas, las feromonas, cuyo origen aún se desconoce y que han sido relacionadas con la comunicación entre los individuos de la misma especie. Una de estas hormonas es usada por las hembras que están criando para atraer a sus crías dispersas hacia la parte interna de su abdomen (cámara de incubación). Después de dos mudas las crías suelen ser más territoriales y responden menos a la feromona. Aparentemente, la acción intraespecífica de esta hormona se restringe a su acción entre la madre y sus crías, aun cuando parece ser interespecífica, por lo menos en *Procambarus clarki*, *Orconectes sanborni* y *Cambarus virilis*. También se sabe que los organismos eclosionados pueden ser fuertemente atraídos hacia su madre, y por otras hembras conespecíficas que estén criando. La feromona que induce este comportamiento puede

localizarse quizás, en los pleópodos maternos.

IV. Reproducción y desarrollo de los acociles.

Los organismos de la especie *Procambarus digueti*, al igual que la mayoría de los acociles, se desarrollan a partir de los oocitos los cuales pasan por dos vitelogenésis hasta que descienden por el conducto que los lleva al gonoporo y son depositados en la cámara de incubación materna que se localiza en la parte ventral del abdomen. En este trayecto es que son, con frecuencia, fecundados. El espermatóforo es colocado por machos activos de la forma I, en la parte ventral más distal del cefalotórax de la hembra. Los huevos maduros y aun los infértiles son incubados en los pleópodos y mantenidos bajo aereación por el movimiento mecánico constante al que son sometidos por las hembras cargadas. La eclosión se produce, bajo la forma de organismos juveniles, después de aproximadamente 14 días de incubación.

Huner y Barr (1984) mencionan que a partir del momento de la eclosión, todos los juveniles poseen un tipo de comportamiento que consiste en regresar siempre bajo el vientre materno. Este comportamiento es crucial para su desarrollo y sobrevivencia y está regido por feromonas las que, aun cuando tienen un origen incierto, se encuentran en el moco que mantiene unidos a los organismos durante la incubación. Con respecto a las feromonas también se ha propuesto que provienen de la cutícula de los huevos o que se encuentran en las primeras mudas, algunas de ellas autoconsumidas, del organismo post-ocisial (Holdich, 1988).

A. Ecdisonas.

Las ecdisonas son derivadas del colesterol con su base en el ciclopentanoperhidrofenantreno. El colesterol no es sintetizado por el acocil, sino que es tomado por medio de la dieta (Lowery *op cit.*)

El primer intento para aislar una hormona de la muda fue hecho por Echaliier (1954). La primera hormona que propicia la muda aislada e identificada, fue la 20-hidroxicecdisona (Fig. 4), crustaecdisona, b-ecdisona o ecdisterona y es idéntica a la hormona correspondiente en el insecto *Bombyx mori* (Snyder y Chang, 1991). Posteriormente se descubrieron tres hormonas más: la makisterona "A", la desoxi-inokosterona y la ponasterona. La presencia de estas tres hormonas se ha comprobado en *Callinectes sapidus*. Del camarón de roca *Crangon vulgaris* se ha logrado obtener trazas de una hormona no identificable (Bebbington y Morgan, 1977). Gracias a las técnicas de radioinmunoensayo (RIE) y a la cromatografía líquida de alta presión (CLAP) Snyder y Chang. (1991) han logrado diferenciar al menos 7 compuestos de alta y baja polaridad en *Homarus americanus*, especie en la que los niveles de HM son similares en machos y hembras. Hasta ahora se acepta la posibilidad de que en esta langosta haya al menos ponasterona, ecdisona y otros metabolitos no identificables.

La presencia de la HIM ha sido demostrada por función y se sabe que regula negativamente la síntesis de ecdisteroides y que en el caso de *Cancer antennarius* parece relacionarse con la vasopresina y como ésta última, también promueve el incremento de AMPc en el OY (Mattson y Spaziani, 1985a; Mattson y Spaziani, 1985b; Webster, 1986 citados por Huberman, 1990).

B. Identidad de los organismos maduros sexualmente.

Los machos forma I (MI) se pueden identificar, según Villalobos (1946), por las siguientes características:

a) Los inquirípodos de los pereiópodos del tercer par presentan ganchos que son más bien tuberculiformes, de superficie convexa y con una ligera concavidad en la parte interna, la cual se encuentra provista de pelos.

b) Los pleópodos del primer par son cortos y robustos, su

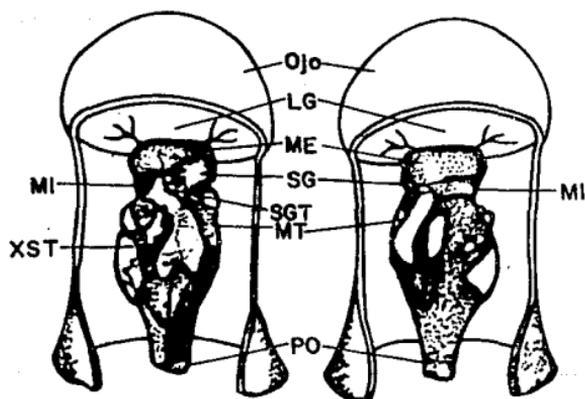


Figura. 2. Vistas dorsal (izquierda) y ventral (derecha) de las estructuras neurosecretoras del tallo ocular derecho de *Orconectes virilis*. (XST) órgano-X; (LG) lamina ganglionaris; (ME) medulla externa; (MI) medulla interna; (MT) medula terminalis; (PO) pedúnculo ocular; (SG) glándula sinusal; (SGT) tracto de la glándula sinusal. [Tomado de Bliss, Durand y Welsh, *Z. Zellforsch. Mikroskop. Anat. Abt. Histochem.* 39:520 (1954)]

región apical truncada y sus ramas presentan una estrecha relación.

La rama interna del pleópodo presenta un diente de forma triangular claramente quitinizado cuyo borde interno es recto, mientras que el externo es convexo y termina insensiblemente en la parte anterior de la rama externa -proceso cefálico-; la rama interna además, posee en el borde externo y a cierta distancia de la punta, un proceso espiniforme recto y delgado cuya longitud rebasa la región apical del pleópodo -proceso mesial.

La rama externa termina en un diente de forma trapezoidal que, si se logra hacer transparente permite ver en su parte quitinizada una línea que lo divide en dos partes; la pieza triangular que queda en la parte interna corresponde al proceso centro-caudal, y la otra, que está situada en la región externa, es el proceso centro-cefálico que recibe este nombre por estar en íntima relación con el proceso cefálico de la rama interna. Ambas piezas forman la típica proyección central. La proyección caudal está representada por una cresta pequeña que se encuentra en la superficie caudal y externa del pleópodo (Fig. 5).

Las hembras sexualmente activas o en proceso de oogénesis se identifican por poseer manchas blanquecinas en la parte posterior del abdomen ventral y de forma conspicua a la altura del telson y los urópodos.

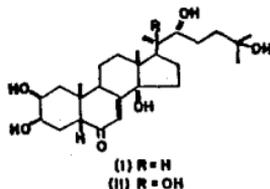


Figura 4. Hormona de la muda en su forma de ecdisona (I) e hidroxilada (II). (Según Horn et al, 1968)

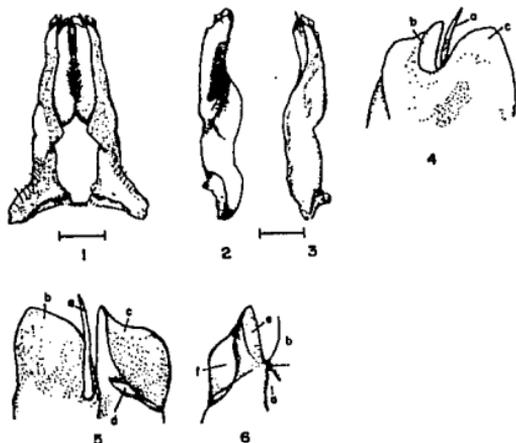


Figura 5. 1. Vista posterior de los pleópodos del primer par (forma I); 2. Vista mesial del pleópodo del primer par (forma I); 3. Vista lateral del pleópodo del primer par (forma I); 4. Vista cefálica de la región apical del pleópodo del primer par (forma I); 5. Vista caudal de la región apical del pleópodo del primer par (forma I); a. Proceso mesial, b. Proceso cefálico, c. Proceso central, d. Proceso caudal 6. Vista externa de la región apical del pleópodo del primer de la forma I; a. Proceso mesial, b. Proceso cefálico. e. Proceso centrocaudal, f. Proceso centrocefálico. (Según Villalobos, 1946).

V. Factores que determinan la muda

A. Factores internos que influyen en la muda.

Los procesos internos determinantes en la síntesis de la nueva cutícula, la reabsorción y el desecho de la vieja cutícula en los Crustáceos en general, están regidos por los ciclos de: a) los lípidos como el colesterol -para lo que existe una vasta literatura en insectos- el cual y pese a que no es sintetizado *de novo* por los Crustáceos, se ha encontrado en los gastrolitos de *Orconectes virilis*, y en la epidermis de *Panaeus japonicus*. Una de las funciones del colesterol es contribuir a la impermeabilización de la cutícula (en Crustáceos existe cierta gradación en la permeabilidad, Waterman, 1960) la cual presupone a su vez, la existencia de un complejo proteína colesterol, transformada en HM; b) la quitina, polímero de alto peso molecular que se sintetiza a base de residuos de N-acetilglucosamina enlazados en forma horizontal, sin ramificaciones, con 10-20% de glucosamina y cuya función es estructurar la cutícula; c) las proteínas cuya fuerza de unión es variable ya que presentan fuerzas de Van der Waals, puentes de hidrógeno, enlaces electrovalentes, enlaces covalentes y doble covalentes o bases de Schiff. Paulson y Skinner (1991) probaron que en el hepatopáncreas hay inhibición de la síntesis de proteínas *in vitro* cuando éstas se tratan con HM; d) los fenoles, elementos necesarios en algunos procesos de pigmentación y esclerotización.

B. Factores externos que influyen sobre la muda.

Debido a lo difícil que es asignarle una edad biológica determinada a los organismos capturados en el campo, resulta muy útil establecer un patrón de desarrollo de los organismos con base en estudios llevados a cabo bajo condiciones controladas de laboratorio. Hasta hoy, son relativamente pocos los experimentos que se han realizado con dicho fin.

En el ámbito de la relación de los organismos con el medio, se han llevado a cabo experimentos de diversa índole. Ejemplos de estos experimentos son la disponibilidad del alimento y los hábitos alimentarios de la especie, la variación de la temperatura del medio, la modificación de la duración de la luz, así como de su intensidad, etc.

Disponibilidad de alimento y hábitos alimentarios de la especie.

Holdich (1988) menciona que el acocil ocupa una serie de niveles tróficos bajos, y que se alimenta primeramente de vegetaciones acuática y subacuática, así como de invertebrados bénticos y detritus asociados. A lo largo de su evolución, el acocil ha mantenido sus hábitos omnívoros de alimentación lo que ha hecho que haya sido definido como un organismo politrófico con características de herbívoro, depredador y detritivo. Sin embargo aún es poca la información disponible para poder establecer con precisión la dieta que consume en su ámbito natural.

Temperatura.

Si se parte del hecho de que el metabolismo en los organismos poiquiloterms y aun en los homeoterms, se ve fuertemente influido por la temperatura, resulta evidente que ésta ejerce un papel importante sobre la tasa de crecimiento y por ende sobre la ecdisis de los Crustáceos (Lowery, 1988). También se conoce que algunos factores internos como el almacenaje y la movilización de las reservas orgánicas en el hepatopáncreas, la síntesis de proteínas y el crecimiento celular son controlados por las estaciones del año (Adiyodi, 1969a, b; Charles y Skinner, 1991).

Por otro lado, sabemos que el cambio del exoesqueleto, es el resultado de que se hayan conjuntado una serie de factores metabólicos en interacción con factores del medio externo. Así,

por ejemplo, el antagonismo o el sinergismo entre la hormona propiciadora de la muda y la hormona propiciadora del desarrollo gonádico propuesto por Adiyodi y Adiyodi (1970); la disposición de calcio en el medio para la formación de gastrolitos y para la sobrevivencia misma de los organismos (Bowers y Rosemark, 1981); la presencia del colesterol en el alimento para la síntesis de los ecdisteroides durante el ciclo de la muda (Snyder y Chang, 1991; Chang y Bruce, 1980; Durlat *et al*, 1988), la salinidad del medio y su relación con la concentración de oxígeno y los cambios de pH son factores, todos ellos, que pueden ser considerados, en un momento determinado, como factores que propician los ciclos metabólicos involucrados en el inicio de la muda.

Fotoperiodicidad.

El uso del término fotoperiodicidad ha llevado a algunas confusiones ya que los distintos autores no han logrado ponerse de acuerdo acerca de su significado. A pesar de ello muchos coinciden en aplicar el término a la periodicidad con la que cambia la duración de la fase de iluminación durante las distintas estaciones del año y los fenómenos biológicos que se derivan de tales cambios. Entre los muchos fenómenos que dependen de tal periodicidad destacan la floración, la eclosión, la ecdisis, la hibernación, las migraciones animales, la reproducción. Es evidente que gran número de funciones depende de la cantidad de luz que reciben los organismos, así como del momento en que ésta les llega (amanecer) o en que disminuye hasta un punto en el que organismo ya no la detecta (anochecer).

El amanecer y el anochecer son dos momentos del día altamente predecibles, por una parte, y los seres vivos muestran diariamente cambios en su capacidad de respuesta, definidos a su vez, por la presencia de un reloj biológico de tipo circadiano, por lo que no es de extrañar que de las longitudes relativas de las fases de luz y oscuridad -fotoperiodo- propias de cada día y variantes durante los 365 días del año, los organismos obtengan la información que requieren para ajustar sus funciones a una

determinada época del año.

El término de fotoperiodicidad tiene su origen en el trabajo de Garner y Allard (1920). La sugerencia de estos autores de que algunas plantas florecen en respuesta a ciclos de días largos no fue bien recibida en su tiempo dado que se pensaba de manera general que la floración era "controlada" por la temperatura. Marcovitch (1924) demostró que las formas sexuales en los áfidos, eran reguladas por procesos fotoperiódicos. Más tarde Rowen (1925) reforzó la idea acerca del fotoperiodicidad, en el estudio que hizo sobre las migraciones de las aves. Aunque los estudios hasta hoy son extensos, la mayor parte del trabajo con animales, ha sido hecho en aves e insectos. En contraste, los Crustáceos han sido muy poco estudiados.

Bliss (1954) y Stephens (1955), fueron los primeros en estudiar las relaciones entre la luz y el ciclo de la muda de los decápodos. Los datos de Stephens son complicados de analizar por las pocas mudas y la excesiva mortalidad que tuvo en las poblaciones estudiadas. No obstante, sus resultados mostraron la influencia que ejerce el régimen de iluminación empleado sobre el proceso de la ecdisis.

Varios autores han investigado el papel de la longitud del día (fotoperiodo) sobre los ciclos de la muda y el desarrollo gonadal, en organismos adultos (Lowery, *ibid.*, Skinner, 1985)

PROBLEMA.

El problema que nos planteamos es el de conocer la influencia que ejerce la cantidad de luz que se aplica durante un ciclo de 24 horas, sobre la sobrevida y la frecuencia de la muda de formas juveniles de acocil.

HIPÓTESIS.

Si la cantidad de luz influye en la sobrevivencia y en la frecuencia de la muda de organismos jóvenes, entonces la aplicación de distintos regímenes fotoperiódicos a formas juveniles de acocil inducirá cambios detectables en estos dos parámetros.

MATERIAL Y MÉTODO.

El desarrollo experimental de este trabajo se llevó a cabo con individuos de la especie *Procambarus digueti* procedentes de Zamora, Michoacán. La primera etapa del trabajo se inició con el aislamiento y el cuidado de hembras ovígeras, indispensables en la obtención de animales recién eclosionados.

La obtención de las hembras ovígeras se lograba por medio de la separación inicial de grupos de 2 ó 3 machos y una hembra con lo que se inducía el apareamiento. A partir del momento en el que las hembras presentaban las manchas características de cuando se tornan ovígeras, se las colocaba en ciclos LO 12:12, es decir de 12 horas de luz (de las 7 a.m. a las 7 p.m.) y 12 horas de oscuridad (de las 7 p.m. a las 7 a.m.) y a temperatura ambiental de aproximadamente $21^{\circ}\text{C} \pm 2$. Se las aislaba en forma individual y se las alimentaba ad libitum con pescado, huevo, zanahoria, calabaza. Se pudo observar que conforme avanzaba el desarrollo de los huevos, mantenían por sí mismas un ayuno constante. La observación y el cuidado de estas hembras se prolongaba hasta el momento en el que los juveniles eclosionaran.

Las mismas condiciones de iluminación y temperatura se prolongaron hasta el momento en que los organismos hubieran alcanzado la tercera etapa de su desarrollo (3er instar), lo que sucede aproximadamente 10 días después de la eclosión. A partir de este momento la población de juveniles de una misma camada se distribuía en forma proporcional en los distintos grupos experimentales.

Se construyeron acuarios de 10 cm de altura por 20 cm de largo y 10 cm de ancho. Cada acuario se dividió en dos partes por medio de una lámina de poliestireno con agujeros pequeños que sólo permitían el paso del agua y del aire y evitaban que los acociles pudieran desplazarse de un compartimiento a otro. La iluminación de los acuarios se dio por medio de focos de luz blanca de 25 Watts los que estaban conectados a un reloj (timer) el cual los encendía y apagaba de acuerdo con el régimen de iluminación seleccionado. En cada sección del acuario se colocó un animal de experimentación el cual era alimentado diariamente con una dieta variada similar a la que se daba a las hembras ovígeras y de la que se cuidaba que contuviera huevo en forma regular.

En una primera fase, los acuarios se colocaron sobre tres entrepaños de un estante de acero y se introdujeron 10 acuarios por división y por fotoperiodo. De esta manera se tuvieron 30 acuarios con un total de 60 organismos y con 20 organismos por fotoperiodo. Los primeros fotoperiodos que se aplicaron fueron los fotoperiodos extremos, LO 4:20, LO 20:4 y el intermedio LO 12:12. Esta primera fase experimental se llevó a cabo del mes de febrero al de septiembre de 1990.

La segunda fase experimental tuvo lugar de julio de 1991 a enero de 1992. Para esta etapa se construyeron dos entrepaños más lo que permitió repetir los primeros experimentos y trabajar dos grupos experimentales por cada uno de los fotoperiodos faltantes, es decir, los ciclos LO 8:16, 10:14, 14:10 y 16:8.

Si los animales morían dentro de los primeros diez días del experimento eran reemplazados por organismos de la misma camada o de una camada distinta pero que hubieran eclosionado en un lapso cercano al experimento y que hubieran sido mantenidos bajo las mismas condiciones previas al experimento, que se encontraran en el límite de los diez días posteriores a la eclosión y hubieran alcanzado la 3a etapa de su desarrollo.

El método empleado para la obtención de datos fue la observación directa de la exuvia o, en su caso, de los organismos muertos, observación que se llevó a cabo diariamente durante los seis meses siguientes a partir de que los organismos fueron introducidos en el fotoperiodo correspondiente.

Los resultados obtenidos durante siete días fueron promediados ya que la semana fue utilizada como la unidad de la medida de tiempo, lo que significa que todos los resultados fueron graficados con respecto a ella. Para hacer comparables los resultados, se normalizaron los valores de frecuencia de muda y sobrevida obtenidos con cada uno de los fotoperiodos utilizados, de tal manera que, en lo que respecta a la sobrevida, el 100% correspondió al número total de animales que había inicialmente en cada fotoperiodo.

Con los porcentajes de sobrevivencia a lo largo de las 24 semanas que permanecieron los acociles en cada fotoperiodo se obtuvo, por regresión, la recta que mejor describe la tasa de mortandad de la población bajo ese régimen. De esta manera se midió el efecto que ejerce la cantidad de luz que día con día le llega a la población con el fin de hacer comparaciones objetivas entre las distintas poblaciones trabajadas y sometidas a distintos regímenes luminosos. El 100% de las mudas correspondió al mayor número de mudas observado, con respecto al número total de organismos vivos también en cada fotoperiodo, durante las 24 semanas que duraba el experimento. Los resultados de todos y cada uno de los fotoperiodo se compararon por medio de la prueba de Student (prueba de "t") con una p menor de 0.05 con los resultados obtenidos bajo el régimen de 12 horas de luz y 12 horas de oscuridad (LO 12:12), por considerar que es éste el régimen de iluminación aplicado que más se asemeja a las condiciones de luz y oscuridad que existen en el ambiente en el que se desenvuelven los organismos de manera natural.

RESULTADOS.

Los experimentos se realizaron de acuerdo con las épocas reproductivas que tiene la especie de experimentación *Procambarus digueti*. Estas épocas se presentan entre abril y mayo y desde fines de octubre hasta principios de diciembre. Por tanto, los organismos juveniles fueron introducidos durante los meses de febrero y marzo (en dos ocasiones) y junio y julio en una ocasión. En cada uno de los fotoperiodos estudiados fue introducido un mínimo de 40 organismos.

A. Sobrevida

Los resultados referentes a la sobrevida ponen de manifiesto que, en términos generales, los organismos sobreviven más cuando las fotofases aplicadas duran menos de 12 de las 24 horas del fotoperiodo. Esa afirmación se ve confirmada en las figuras de la 6 a la 8 las cuales corresponden a los resultados obtenidos bajo los fotoperiodos 4:20, 8:16 y 10:14 los que muestran que las respectivas pendientes de caída de la sobrevida en las poblaciones colocadas bajo cada uno de esos regímenes de iluminación (Tabla 4), durante los 6 meses del experimento, tienen valores menores que el valor que se registró con el régimen LO 12:12 (Fig. 9).

Cuando la fotofase aumenta a valores mayores de 12 horas de cada 24 (lo que en nuestros experimentos corresponde a los regímenes LO 14:10, 16:8 y 20:4), sucede lo contrario a lo que describimos inmediatamente antes, esto es, durante los seis meses del experimento aumenta la pendiente de caída (se hace más negativa) de la población, con respecto a la que se observa bajo el régimen LO 12:12 (Figuras de la 10 a la 12) (Tabla 2).

B. Mudas

La frecuencia de muda medida bajo cada uno de los regímenes de luz aplicados a lo largo de las 24 semanas que duró el

experimento, muestra dos características interesantes, ya que la cantidad de luz influye en el número de mudas que muestra la población, y también parece afectar el tiempo que transcurre desde que se inicia la aplicación del régimen de iluminación hasta el momento en que aparece el pico que marca la mayor cantidad de mudas registradas bajo ese fotorégimen. No es fácil, sin embargo, determinar con precisión lo que sucede ante los distintos fotoregímenes, sobre todo por la relación que se establece en forma intrínseca entre el número de sobrevivientes y el número de organismos que muda en cada población. Sólo mediante la aplicación de pruebas estadísticas fue posible desglosar el efecto de la duración de la fotofase sobre la frecuencia de muda, al tomar como base el valor que muestra ésta durante la aplicación del LO 12:12 (Tabla 3).

A diferencia de lo que sucede con la sobrevida poblacional la cual se incrementó con fotofases menores de 12 horas, la aplicación del régimen 4:20, por ejemplo, produjo un retraso en la aparición del pico que denota el mayor número de mudas en la población hasta la décimo cuarta semana a partir del momento en que se inició el experimento (Fig. 6). También se puede afirmar que con fotofracciones menores a 12 horas de las 24 que duraba cada fotoperiodo, la frecuencia de muda es baja comparada con la que se observa bajo la condición LO 12:12, aunque una excepción parece ser la fotofase de 10 horas de duración donde coinciden una sobrevida relativamente grande y un régimen de mudas relativamente alto. Con fotofracciones mayores de 12 horas hay también una reducción en la frecuencia de muda, excepto con el régimen de 14:10 bajo el cual se detecta que a pesar de que no hay un alto valor en la sobrevida, hay una proporción relativamente elevada de mudas. Con el ciclo 4:20, por otra parte, existe un retraso en la aparición de las primeras mudas. Sin embargo y a pesar de que algunos picos son más conspicuos que otros, es difícil estimar las diferencias entre ellos.

C. Ciclos LO

La sobrevida en la población colocada bajo el régimen LO

4:20 (Figura 6) muestra un tasa de reducción, durante las 24 semanas del experimento, que puede representarse por medio de una línea de regresión con un coeficiente de -0.96 . Al comparar esta figura con la que se obtuvo del régimen LO 12:12 se pueden observar diferencias en la sobrevivida (la cual es mayor con la fotofase corta), aun cuando estas diferencias no muestran valores significativos desde el punto de vista estadístico (Tabla 2). En lo que se refiere a la frecuencia de muda bajo este fotorégimen se debe anotar que hay una reducción en este parámetro cuando se compara con los resultados que se obtienen bajo el LO 12:12 aunque, de nueva cuenta, estas diferencias tampoco resultaron significativas desde el punto de vista estadístico. Por último, la comparación entre los resultados obtenidos con el LO 4:20 y el LO 12:12 (Figuras 6 y 9) hace patente un atraso en el tiempo de aparición del pico mayor de la frecuencia de muda bajo el LO 4:20.

El LO 8:16 (Figura 7) es el que representa la mejor condición de iluminación en lo que se refiere a la sobrevivencia. De hecho, bajo este régimen la pendiente estimada tiene un valor de -3.012 y un coeficiente de correlación de -0.98 que puede interpretarse como la expresión de que no hay reducciones bruscas en el número de individuos durante ninguna de las semanas del experimento. Al comparar estos resultados con los que se obtienen con el régimen LO 12:12 se comprueba que con este régimen el porcentaje de animales vivos es menor y que las diferencias entre ambos regímenes son estadísticamente significativas con una p menor de 0.003 . En cuanto a la frecuencia de las mudas es de notarse que bajo este fotoperiodo el porcentaje de ésta se mantiene menor a 50 lo que hace que en ningún momento sobrepase la línea que describe la sobrevivencia. Sin embargo no hubo diferencias significativas entre la frecuencia de muda con el fotoperiodo LO 8:16 y la frecuencia de muda con el régimen LO 12:12.

Bajo el LO 10:14 (Figura 8) la pendiente de la sobrevivida tiene un valor de -3.05 con un coeficiente de regresión de -0.93 .

El valor de la pendiente es mayor que el que muestra la sobrevivencia de la población bajo el régimen LO 12:12 (-2.5), lo que se podría interpretar como que la tasa de reducción de la población es más acentuada con la fotofase de 10 horas que con la fotofase de 12 horas. Sin embargo, debe hacerse notar que el bajo valor de la pendiente con la fotofase de 12 horas obedece a que la tasa de mortandad fue relativamente alta durante las primeras semanas y que a partir de la 8a. semana se mantuvo con bajo cambio (alrededor del 30%). Con la fotofase de 10 horas hubo una mortandad menor, pero la caída se sostuvo durante las 24 semanas del experimento, razón por la cual la pendiente de la curva con la que se hizo el ajuste fue mayor. Estas diferencias se expresan también en los coeficientes de correlación de las curvas de sobrevivencia cuyos valores son de -0.82 con el régimen 12:12 y de -0.93 con el régimen 10:14.

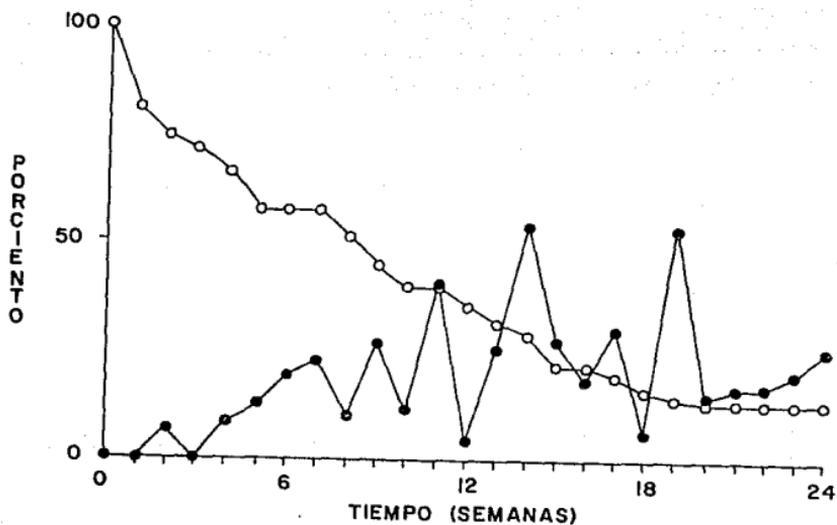


Figura 6. Efecto del fotoperiodo LO 4:20. La figura muestra en las ordenadas el porcentaje de organismos vivos (-o-) y de la frecuencia de la muda de la población (-●-). Note que la máxima frecuencia de la muda se presenta durante el cuarto mes. (Ver detalles en el texto).

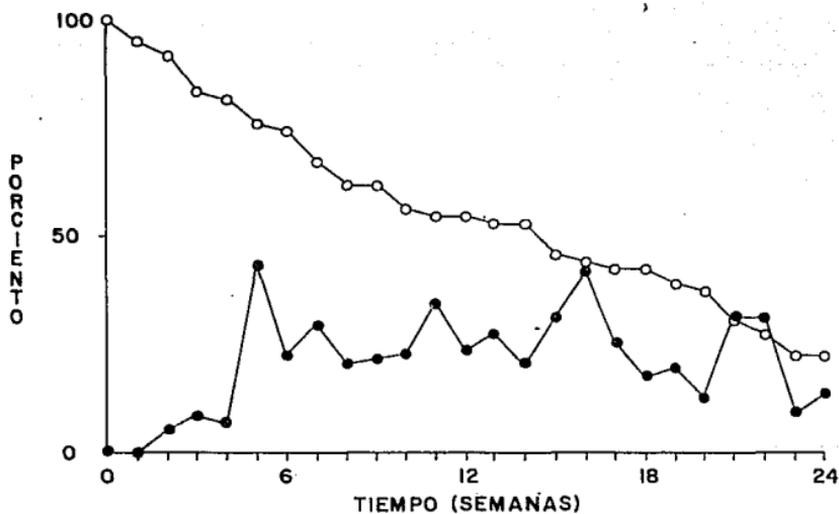


Figura 7. Efecto del fotoperiodo LO 8:16. Los ejes de coordenadas son los mismos que en la Figura 6. Note la baja tasa de mortalidad que se presenta con este régimen de iluminación. (Ver detalles en el texto).

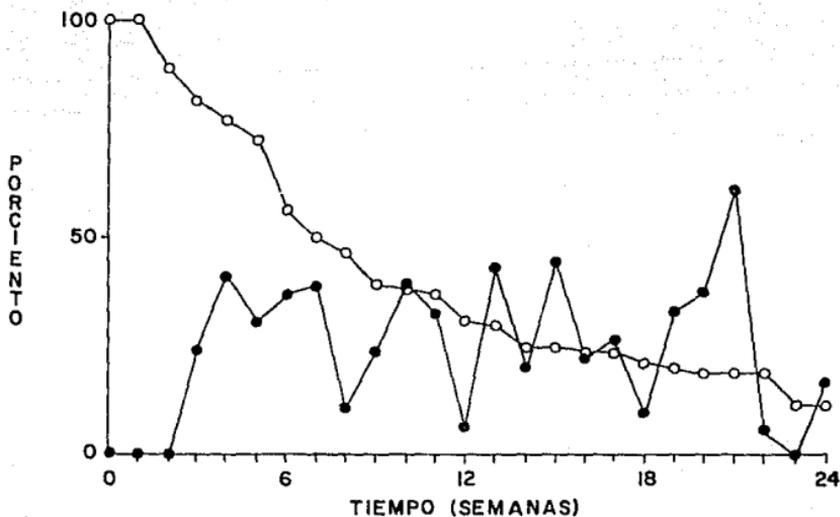


Figura 8. LO 10:14. Los ejes de coordenadas son los mismos que en la Figura 6. Al comparar la sobrevivencia de los organismos con este régimen con la que presentan con el LO 12:12 se aprecia gran similitud entre las pendientes las dos curvas. (Ver detalles en el texto).

En lo que respecta a la frecuencia de muda, el régimen LO 10:14 parece haber resultado de los más adecuados ya que mientras el valor promedio quedó sólo ligeramente por abajo del que se obtiene con el régimen 12:12, el valor de la mediana fue, inclusive, un poco mayor con la fotofase de 10 horas. Sin embargo, las diferencias entre los efectos observados con cada régimen luminoso no fueron significativas desde el punto de vista estadístico.

El régimen LO 12:12 (Figura 9) fue utilizado como patrón comparativo con respecto a cada uno de los regímenes fotoperiódicos implementados. Es evidente que la aplicación alternada de 12 horas de luz y 12 horas de oscuridad representa por sí misma una frontera entre las fotofases cortas y las fotofases largas. Esta división se manifiesta en forma importante en la sobrevida ya que por medio de este parámetro resulta evidente la importancia que tiene para los organismos recibir una cantidad de luz relativamente baja, por lo menos durante los primeros seis meses de vida. En lo que se refiere a la frecuencia de las mudas, los resultados muestran que con el régimen 12:12 existe en la población una tendencia relativamente alta a que los organismos muden, tendencia que se expresa por las frecuentes ocasiones en que el porcentaje de mudas sobrepasa la línea que marca la sobrevida de la población. Este hecho es particularmente notable en la fase final del experimento, lo que indica que la frecuencia de mudas en esa etapa fue relativamente elevada.

En lo que se refiere al fotoperiodo LO 14:10 (Figura 10) se puede apreciar que la población que lo recibe muestra un cambio drástico en su régimen de sobrevida si se le compara con el régimen que se observa cuando se aplican los ciclos de LO 12:12; en efecto, el número de organismos vivos decrece bruscamente durante las cinco primeras semanas del experimento lo que hace que durante ese tiempo la población llegue al 20% del valor original. La población siguió en descenso lo que significa que al término del experimento la población prácticamente se había extinguido. (Fig. 10). La pendiente de la curva que describe este

comportamiento tiene un valor de -3.06 , y un coeficiente de correlación de -0.79 que indica que una sola curva no describe bien las dos fases que muestra la mortandad de la población ante el régimen LO 14:10. En lo que respecta a la frecuencia de muda, llama la atención la gran proporción de mudas que se registra durante la quinta, la undécima y la décimo novena semanas del experimento, a pesar de lo mermada que está la población desde la quinta semana y, sobre todo, hacia el final del experimento (Fig. 10).

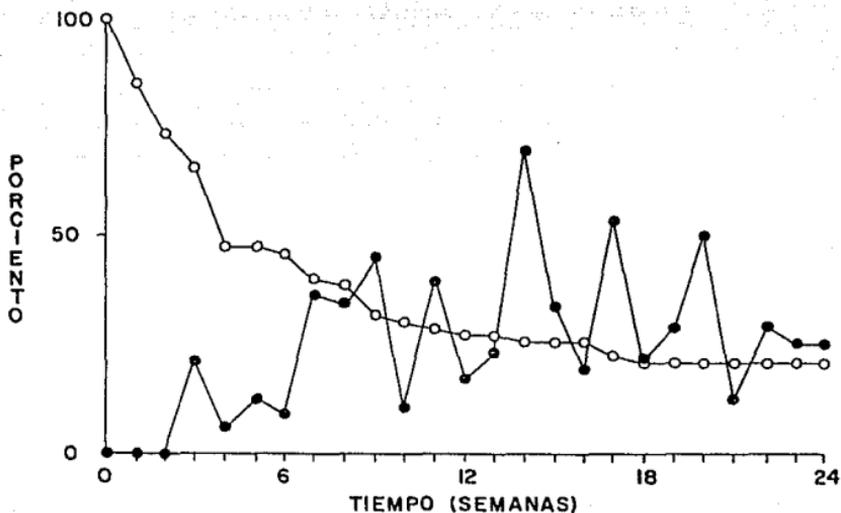


Figura 9. Efecto del fotoperiodo LO 12:12. Ambos ejes son los mismos que en la Figura 6. Este régimen de iluminación se utilizó como punto de referencia para comparar los resultados de todos y cada uno de los regímenes fotoperiódicos restantes (Ver detalles en el texto).

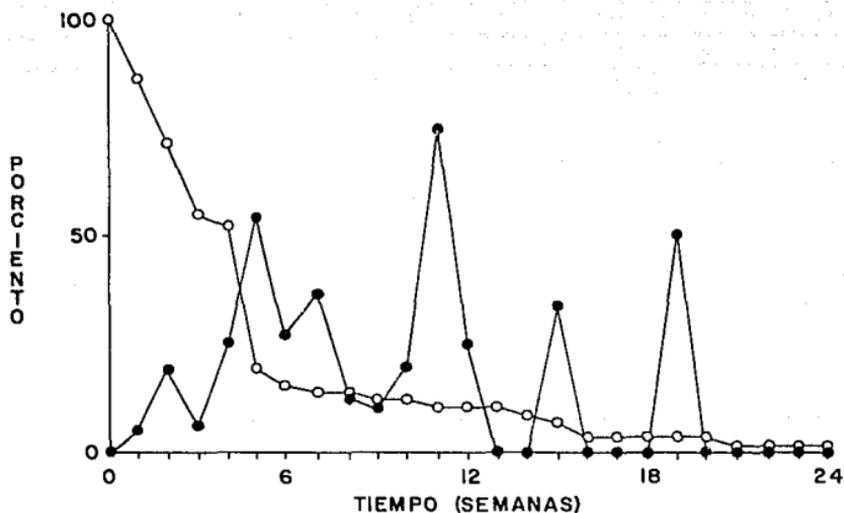


Figura 10. Efecto del fotoperiodo LO 14:10. Los ejes de las coordenadas son los mismos que en la Figura 6. Nótese la baja tasa de sobrevida que muestra la población. (Ver detalles en el texto).

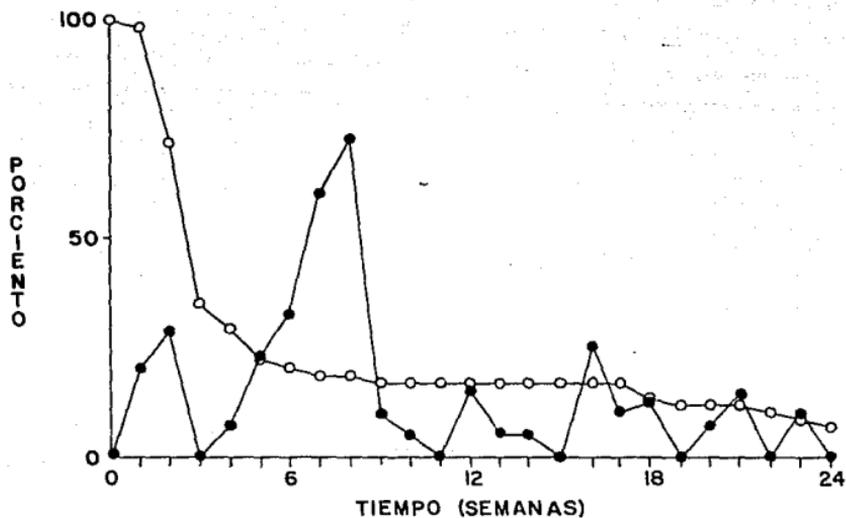


Figura 11. Efecto del fotoperiodo LO 16:8. Ambos ejes de coordenadas son los mismos que en la Figura 6. Bajo este régimen, la tasa de mortalidad fue muy elevada y similar a la del régimen LO 14:10. (Ver detalles en el texto).

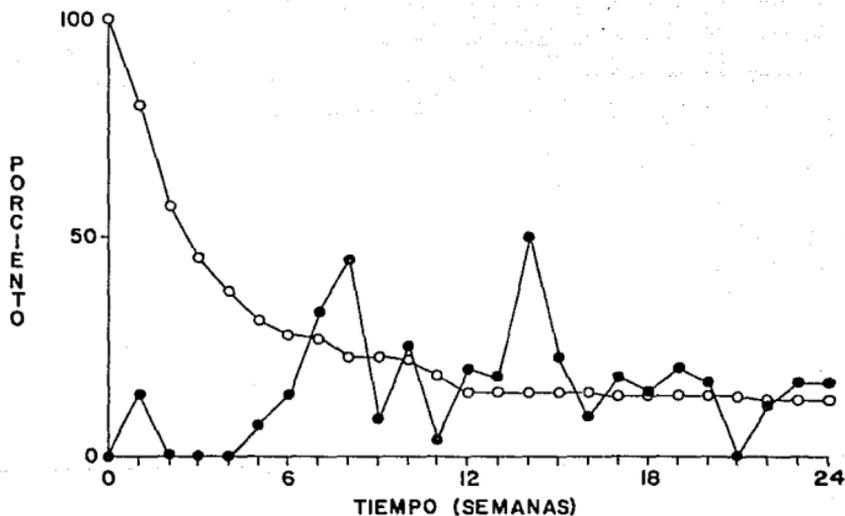


Figura 12. Efecto del fotoperiodo LO 20:4. Los ejes de coordenadas son los mismos que en la Figura 6. Al igual que los otros regimenes de fotofases mayores de 12 horas la población muestra una reducción abrupta durante las primeras semanas del experimento. (Ver detalles en el texto).

Bajo el LO 16:8 la población muestra una drástica reducción hasta el 20% de su valor inicial durante las tres a cuatro primeras semanas. A partir de este momento la caída se suaviza y la población se mantiene, aunque baja, relativamente estable hasta el fin del experimento. (Fig.11). La pendiente de la curva que mejor describe este comportamiento es de -2.46 y su coeficiente de correlación de -0.71 (Tabla 4). Bajo este régimen la frecuencia de muda presenta un incremento brusco que empieza en la tercera semana, asciende hasta alcanzar su máximo hacia la octava semana y desciende bruscamente durante la novena semana. Es de hacerse notar que la frecuencia de la muda alcanza, en el pico, más del 70% lo cual resulta interesante si se considera que en ese tiempo la población ya había descendido al 20% del valor original.

En lo que respecta al fotorégimen LO 20:4, la sobrevivencia tiene una caída inicial brusca hasta la cuarta semana del experimento. De ahí en adelante se suaviza el descenso de la población la que llega, al término del experimento, al 20% del valor inicial. La pendiente de la curva que corresponde a estos resultados es de -2.35 y su coeficiente de correlación de -0.77. No muestra diferencias significativas por estimación estadística al compararlo con el LO 12:12. En cuanto a la frecuencia de la muda bajo el régimen LO 20:4, muestra dos picos por arriba del 50% durante la séptima y la décimocuarta semanas del experimento. Sin embargo la comparación con los resultados que se obtienen con el LO 12:12, muestra que hay diferencias significativas entre las mudas que se obtienen bajo cada fotorégimen.

DISCUSION.

Las hembras ovigeras obtenidas en el laboratorio fueron relativamente fecundas con un promedio de 60 a 120 huevos ovipositados, aunque de los 120 huevos no todos fueron fértiles. Cabrera y cols. (1979) encuentran que muchos de los huevecillos de *Macrobrachium tenellum* son infértiles lo que los autores relacionan con la posibilidad de que parte del esperma que llegue

a las hembras sea infértil.

Cabrera (1979) también contempla la posibilidad de que existan distintas etapas durante el desarrollo larval de *N. tenellum*, la primera con el saco vitelino aún presente y baja mortalidad durante las primeras dos intermudas, la segunda con alta mortalidad desde la tercera hasta la sexta intermudas y la tercera etapa con mortalidad baja desde la séptima intermuda en adelante. Al respecto es bueno mencionar que *N. tenellum* tiene mayor número de estados de desarrollo posteriores a la eclosión que *Procambarus digueti* el cual eclosiona ya como juvenil. Es posible quizás establecer una analogía entre el desarrollo de *Procambarus digueti* y de *Macrobrachium tenellum*. En efecto, la primera etapa de desarrollo del langostino parece corresponder, en el acocil, a las dos primeras instar donde los organismos aún se encuentran dentro del saco vitelino. La segunda etapa de desarrollo del langostino que menciona Cabrera correspondería a la etapa de desarrollo del acocil durante la cual se introdujeron los organismos al régimen de LO experimentado. Esto nos daría una explicación al porqué hay un descenso tan brusco de la población durante las primeras semanas de cada experimento. Ver las figuras de la 10 a la 12.

Siguiendo con la analogía entre el régimen de desarrollo de las dos especies, las siguientes semanas de vida del acocil, corresponderían a la tercera etapa del desarrollo de *Macrobrachium* la cual se caracteriza por su alta tasa de sobrevivencia. Este hecho, aunado a la circunstancia de que durante ese tiempo el acocil ya se adaptó al régimen de iluminación impuesto, nos ayudaría a entender por qué los mayores picos asociados con la frecuencia de la muda se presentan precisamente durante ese lapso.

Las dos variables que se midieron durante el desarrollo de la fase experimental, es decir, la sobrevivencia y la frecuencia de aparición de la muda en la población, nos permitieron aproximarnos al conocimiento del papel que desempeña la cantidad

de luz que reciben los organismos en una función sumamente compleja como es el crecimiento. Por medio de la gama de fotoperiodos que trabajamos, intentamos reproducir en forma experimental algunas de las situaciones que se presentan en la naturaleza referentes a la cantidad de luz que reciben los organismos durante las distintas épocas del año. Sin embargo, nuestro punto de referencia fue el efecto que produce, sobre las variables consideradas, la alternancia de 12 horas de luz y 12 horas de oscuridad. La razón de usar este fotoperiodo como punto de comparación obedece a la necesidad de fijar un patrón que se aproxime a lo que son las condiciones naturales más frecuentes en las que se desarrolla esta especie, y al mismo tiempo establecer comparaciones válidas entre los distintos grupos experimentales.

Es importante hacer notar que los regímenes de luz y oscuridad con los que se trabajó, en todos los casos tuvieron un periodo de 24 horas. La razón de esto es el conocimiento previo que se tiene acerca de la posibilidad de que los relojes biológicos responsables de la actividad circadiana del acocil puedan ser sincronizado por fotoperiodos de 24 horas, cualquiera que sea la duración de la fotofase (Fuentes Pardo y cols, en preparación). Por otra parte, el encendido de la luz se llevaba a cabo a las 7 de la mañana, por lo que el apagado se producía tantas horas después como correspondiera, de acuerdo con el fotoperiodo que se estudiara, lo que aseguraba que la fase de oscuridad del ciclo LO siempre coincidiera al menos con parte de la noche externa. Aun cuando no se llevó un registro de la hora del día en la que se producía la muda, es probable que, dados los hábitos nocturnos de la especie estudiada, sea precisamente durante la noche que el fenómeno se presente, es decir, que el reloj biológico que ha sido atribuido como el responsable de que las mudas se produzcan de acuerdo con un ritmo diario (Lipcius y Herrnkind, 1982), estaría en condiciones de operación adecuadas, aunque también se encontraron algunos organismos mudando durante el transcurso del día. Por otra parte, no se puede descartar la presencia de un ritmo circanual que sea la expresión de algún mecanismo endógeno que en condiciones naturales se exprese de

acuerdo con las estaciones del año pero que dadas las condiciones de luz y oscuridad que manejamos en el laboratorio se manifieste como algún factor de dispersión en los resultados que obtuvimos.

Algunos autores han propuesto que la frecuencia de muda en algunas especies de crustáceos incluido el acocil depende, entre otros factores, de la densidad de la población, de tal manera que cuando hay un gran número de individuos reunidos hay una tendencia a que se inhiba la muda. Más que una explicación, que no se tiene, se piensa que las causas de este hecho radican en la indefensión que ante los depredadores (incluidos los organismos de la misma especie que muestran en muchas ocasiones claras tendencias al canibalismo) tienen los animales durante la época de muda, lo que hace que durante este periodo busquen estar tan aislados como sea posible (Holdich, 1988; Aiken, 1980). Con estos antecedentes, en nuestros experimentos los organismos fueron colocados de manera individual en cada acuario, tratando así de asegurar la mejor condición posible para que se llevara a cabo el proceso. A pesar de ello, en todas las poblaciones estudiadas hubo un alto índice de mortalidad que no podemos atribuir a causas específicas.

Algunos autores mencionan que en la mayoría de los organismos juveniles y en algunos crustáceos decápodos, la ablación del tallo ocular o más específicamente la extirpación del complejo *pars ganglionaris-OX*, produce mudas precoces en los organismos jóvenes mientras que en las hembras adultas favorece el depósito prematuro de vitelo en el ovario (Panouse, 1943; Adiyodi y Adiyodi, 1970). La identidad de una hormona inhibidora de la vitelogénesis (HIV) ha sido demostrada por Aguilar y col (1992); su caracterización fué hecha gracias a la CLAP y los autores proponen estrecha semejanza de ella con la Hormona Hiperoglucemiante de los Crustáceos (HHC) en sus dos isoformas (HHC-B y HHC-C) y con la HIM. El antagonismo entre estas funciones y en general el que han propuesto muchos autores entre el crecimiento somático adjudicado a la muda y el crecimiento gonádico, no lo presentan aún los organismos prepúberes con los

que trabajamos por su obvia inmadurez sexual. Esto asegura que el efecto de los fotoperiodos en la frecuencia de aparición de la muda no se vea influido por posibles acciones de la luz sobre el elemento del desarrollo gonádico así que tal proceso es incapaz de antagonizar con la muda como tal.

El análisis de los resultados que hicimos tuvo como base el comportamiento de la población ante los distintos regímenes de iluminación utilizados. Es evidente, sin embargo, que la frecuencia de muda está determinada no solamente por tales regímenes sino, en forma importante, por la capacidad de sobrevivencia que presente la población bajo cada fotoperiodo. En este punto, hay que hacer notar la gran dificultad que se tuvo para interpretar los resultados, ya que no es sencillo el desglosamiento (con fines interpretativos) de la acción que ejerce la luz sobre la sobrevida del animal, de la que ejerce sobre la capacidad de que éste mude, sobre todo si consideramos que la muda, como tal, es un proceso que entraña un alto riesgo de muerte para el sujeto. En un intento por aclarar esta interdependencia fue que las mudas quedaron expresadas como un porcentaje dado en función del número de sobrevivientes de la población. En apoyo a la fuerte relación que guardan la muda y la probabilidad de muerte, está el trabajo de Bowser y Rosemark (1980) quienes consideran que los depósitos de calcio (Ca^{2+}) embebidos en la superficie interna del exoesqueleto provocan lo que denominaron un síndrome de la muerte por muda en *Homarus americanus*. Existen además una serie de enfermedades que pueden ser por sí mismas causantes de la muerte en los Crustáceos. Una de ellas es semejante al síndrome de muerte por muda i.e. la llamada enfermedad de la concha cuya característica es que organismos quitinoclásticos atacan y erosionan la superficie externa de la cutícula (Hess, 1978).

La tasa de mortalidad de una población es considerada por la mayoría de los autores como una variable de respuesta y una medida del comportamiento fisiológico de los organismos que redunda en el ámbito poblacional en el que se desenvuelven.

A pesar de que se trató de mantener bajo un control riguroso el mayor número posible de variables, nuestros resultados mostraron gran dispersión, la que queda expresada en el alto número de casos en los que no fue posible rechazar la hipótesis nula de las comparaciones entre los grupos.

Una causa posible de esta dispersión puede radicar en el hecho de que las poblaciones de animales con las que se trabajó fueron de dos tipos ya que algunos animales ecllosionaron durante el invierno (aquellos con los que se iniciaron los experimentos en el mes de febrero) y otros, lo hicieron durante el verano (los que fueron trabajados a partir de mes de julio). Es posible que entre las dos poblaciones haya diferencias asociadas con su "historia genética", ya que procedían de hembras distintas (ninguna hembra fué usada dos veces para reproducción) que ovipositaron en épocas del año en las que las cantidades de luz son completamente diferentes. Tomemos en consideración el hecho de que los periodos reproductivos de las hembras están determinados por niveles hormonales particulares, entre los cuales destaca, por su importancia, una relación inversa entre la cantidad de hormonas ecdisteroideas y de hormona inhibidora de la muda. Consideremos también, que la producción de estas dos hormonas depende a su vez, de la susceptibilidad a la luz del sistema endocrino. Con estos dos antecedentes en mente, no es aventurado suponer que las hembras que ovipositan en verano y las que ovipositan en invierno posean diferente susceptibilidad a la luz, susceptibilidad que podrían heredar a sus descendientes en los cuales se expresaría desde las primeras etapas de la vida por medio de un patrón de muda determinado según la cantidad de luz (época del año) que reciban.

Los procesos asociados con el crecimiento en las distintas especies animales y en particular en los crustáceos se ven afectados por múltiples factores externos. Entre ellos destaca, por su importancia, la cantidad de luz que reciben día con día (fotoperíodo) la cual, al ser detectada por el sistema nervioso,

regula en buena medida la síntesis y la liberación de los distintos factores hormonales que participan en el crecimiento. Debe hacerse notar, sin embargo, que los efectos del fotoperiodo sobre la muda en los crustáceos están lejos de haber sido establecidos y que los datos que aparecen en la literatura sugieren una amplia variedad de posibles acciones que incluyen desde la estimulación hasta la inhibición del proceso (Aiken, 1969).

En 1969 Aiken propuso que la diapausa de los insectos depende de que existan las condiciones propicias de luz y oscuridad. El mismo autor propone un modelo en el que la relación inversa que muestran los niveles circulantes de la HM y la HIM depende de la cantidad e intensidad de luz que recibirían los organismos. El mejor ajuste al modelo se obtiene cuando la luz que se aplica en forma experimental, se asemeja a la que hay desde el equinoccio de primavera hasta finales de septiembre (Pianka, 1978). La mayor cantidad de HM coincide con la mayor duración de la fotofase. La hipótesis que se desprende obligadamente de esta conclusión es que la luz inhibe la síntesis o la liberación de la HIM al activar estructuras que directa o indirectamente influyen en el funcionamiento del complejo OX-GS o bien que propicia la liberación de la HM al actuar vía el SNC o el órgano Y directamente. También es plausible la hipótesis de que las fotofases largas de la primavera coinciden con las temperaturas adecuadas para que se lleve a cabo la muda con más frecuencia.

Nuestros resultados sugieren que cuando se mantienen constantes factores como la temperatura, el régimen alimenticio y el área de la que dispone el animal para su desarrollo, la cantidad de luz que reciben los organismos se convierte en un factor determinante, tanto en lo que se refiere a la sobrevida de los organismos como a la frecuencia de aparición de la muda.

El análisis de la acción del régimen LO 12:12 usado como referencia, pone de manifiesto que con este fotoperiodo parece

haber, en efecto, un cierto equilibrio entre el número de sobrevivientes y la frecuencia de muda de la población, lo que se infiere del hecho de que con algunas fotofases mayores la sobrevida es más baja y la frecuencia de muda más alta (LO 14:10, por ejemplo) mientras que con otras fotofases menores sucede exactamente lo contrario (LO 8:16, por ejemplo). Estos casos sugieren que puede haber una relación inversa entre la acción que tiene la luz sobre la sobrevida y la que tiene sobre la frecuencia de la muda. Así, la población se ve considerablemente reducida desde las primeras semanas durante las que los organismos reciben fotofases relativamente largas (ver Figuras 10 a la 12) mientras que con fotofases por debajo de las 12 horas por día, la proporción de animales vivos es significativamente mayor. Aun cuando la relación entre la duración de la fotofase y la mortandad producida en la población no es lineal ya que con el régimen LO 20:4 hubo una menor proporción de animales muertos que con el régimen LO 14:10, por ejemplo y con el régimen LO 8:16 hubo mayor número de sobrevivientes que con 4:20 (Figura 13), es evidente el efecto negativo de la exposición prolongada a la iluminación durante el ciclo de 24 horas sobre los acociles juveniles. Es posible que la luz induzca un incremento en la producción de la hormona de la muda que lleve al animal a reducir su etapa de intermuda y acelere su llegada a la etapa de muda con el consiguiente aumento en la probabilidad de muerte. Cabe también la posibilidad de una acción deletérea del exceso de luz directamente sobre algunos procesos vitales no determinados en estos organismos.

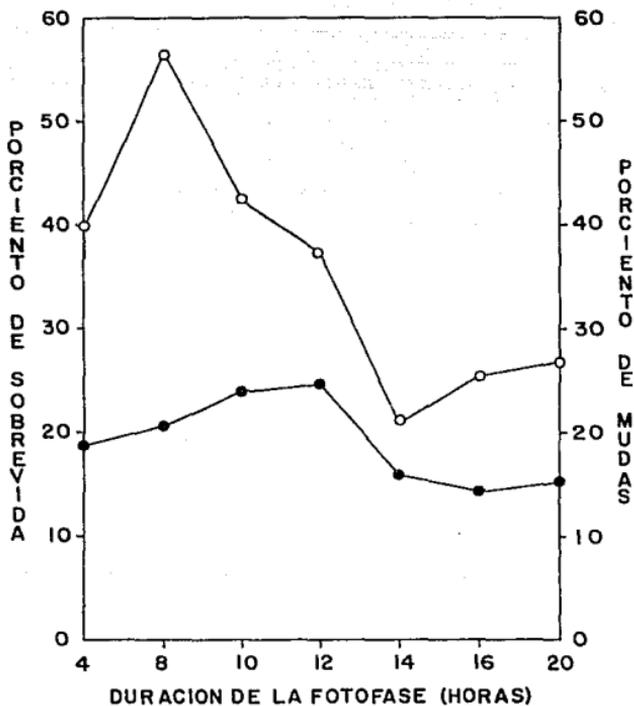


Figura 13. Resumen del efecto de la aplicación de los distintos fotoperíodos utilizados sobre la supervivencia (○) y la frecuencia de la muda (●) de la población. En las ordenadas se muestran los valores porcentualizados de las dos variables consideradas. La abscisa corresponde a los valores LO utilizados. (Ver detalles en el texto).

La frecuencia con la que muda un organismo, determina en gran medida el comportamiento de la población a la que pertenece lo que la ha convertido en el objeto de estudio de muchos autores.

Holdich (1988) menciona cuatro métodos para determinar la tasa de crecimiento natural en los decápodos, entre los que destaca la frecuencia de la muda registrada en animales cautivos. El mismo autor hace notar que si bien es cierto que el crecimiento en los crustáceos es continuo, es necesario estimar la frecuencia de la muda para tener una idea del crecimiento macroscópico de los sujetos. McConaughy (1991) utiliza el corte de apéndices de *Rhithropanopeus harrisi* para cuantificar el tiempo de regeneración a través de mudas subsecuentes.

Es evidente que la frecuencia con la que muda un organismo está regida por sucesos que acontecen en su medio externo y en su medio interno. Aiken (1969) estudió la frecuencia de la muda con respecto al fotoperiodo y concluyó que hay una relación inversa entre la cantidad de luz que reciben los organismos y el número de mudas que presentan.

Siendo la luz uno de los factores externos que más influyen sobre la frecuencia de muda, la activación de los fotorreceptores es el proceso con el que se inicia la serie de sucesos que culminan con la regulación que este fenómeno muestra lo mismo en condiciones naturales que bajo los fotoperiodos impuestos en el laboratorio. Zahid y cols. (1982) mencionan que una luz de 100 watts de intensidad aplicada por lapsos únicos de 4 a 48 horas, fomenta la disminución del material de neurosecreción de las células Y del lóbulo óptico en *Porcellio Evansi* lo que propicia un crecimiento acelerado de los isópodos terrestres (Bayer, 1965). Lipcius y Herrnkind (1982) hacen mención de un ritmo diario de alimentación y de comportamiento (agresividad) relacionado con la aparición de la muda la cual se lleva a cabo principalmente durante la noche, hecho que los autores interpretan como medida de protección y sobrevivencia de la

especie.

Una de las formas más comunes de incrementar la frecuencia de muda de los Crustáceos es la de dañar la glándula sinusal o cortar por completo los tallos oculares. Estas maniobras reducen en forma importante los niveles de las hormonas producidas y liberadas por el complejo órgano X-glándula sinusal, lo que pone de manifiesto la participación de algunas de estas hormonas en el proceso de crecimiento (Brody y Samocha, 1985; Adiyodi y Adiyodi, 1970)

Nuestros resultados referentes a la acción de la luz sobre la frecuencia de la muda, ponen de manifiesto que el valor porcentual promedio de muda más elevado en todas las poblaciones estudiadas se obtuvo con el régimen LO 12:12 (Figura 13). Sin embargo el incremento progresivo de las fotofases menores de 12 horas (es decir, la aplicación de los regímenes LO 4:20. 8:16 y 10:14), produjo un incremento proporcional en este parámetro. Algo similar, aunque no tan marcado, se observa con los incrementos de las fotofases por arriba de las 12 horas (Figuras de la 10 a la 12). Nuestros resultados apoyan los reportados por Holdich (1988) para *Orconectes virilis*. El autor menciona que la oscuridad continua reduce la producción de gastrolitos los cuales subrayan el inicio de la época de muda y que, en cambio, la extensión de la fotofase a 20 horas, hace que el 54 por ciento de los organismos entre en estado Do o premuda y desarrolle gastrolitos.

Por otra parte, debe insistirse en que el número de mudas está limitado por la tasa de mortandad de la población. En este contexto resulta muy significativa la gran separación que muestran los valores de sobrevivencia y de frecuencia de muda ante las fotofases cortas y la proximidad de estos mismos parámetros ante las fotofases prolongadas. Estos hechos parecen hacer válida la afirmación de que a mayor cantidad de luz, mayor tendencia de la población a mudar, de acuerdo con lo postulado por algunos autores como el ejemplo de *Orconectes virilis*, estudiado por

Aiken, 1969. Los resultados obtenidos implican que la luz participa en el balance que existe entre la síntesis de la hormona de la muda (HM) y la síntesis de la hormona inhibidora de la muda (HIM), de tal suerte que cuando la cantidad de luz que recibe el organismo cambia en un sentido o en otro, el equilibrio se rompe y prevalece la acción de la HM si la cantidad de luz fue relativamente elevada, o la acción de la HIM cuando la cantidad de luz quedó por debajo de un determinado valor. Esta podría ser una explicación al hecho que se observa cuando el acocil está en condiciones naturales referente a la presencia de mayor cantidad de mudas durante la época del año en la que los días son largos.

ORCONECTES VIRILIS
(1035)

ESTADO A
INTEGUMENTO SUAVE
REDUCCIÓN DE CÉLULAS EPIDÉRMICAS
EPI Y EXOCUTÍCULA FORMADAS

ESTADO B
INTEGUMENTO COMO PERGAMINO
CALCIFICACIÓN DE LA EXOCUTÍCULA

ESTADO C
ENDURECIMIENTO DE LA CUTÍCULA
EPIDERMIS Y CUTÍCULA EN CONTACTO
C1
C2
C3 ENDOCUTÍCULA COMPLETA, FORMA-
CIÓN DE LA CAPA MEMBRANOSA
C4 CALCIFICACIÓN DE LA CUTÍCULA
COMPLETA

ESTADO DE INTERMUDA

ESTADO D
PREPARACIÓN PARA LA MUDA
D0 SEPARACIÓN DE LA EPIDERMIS

D1 AGRANDAMIENTO DE LAS CÉLULAS
EPIDÉRMICAS
D2 REABSORCIÓN DE LA CAPA MEMBRANA-
NOSA, FORMACIÓN DE LA EPICUTÍCULA
Y SECRECIÓN DE LA ENDOCUTÍCULA
D3 REABSORCIÓN DE LA VIEJA CUTÍCULA,
ENGROSAMIENTO DE LA EPICUTÍCULA.
D4 IGUAL QUE D3

ESTADO E
ECDISIS O MUDA

ASTACUS LEPTODACTYLUS
(1057)

ESTADO A
INTEGUMENTO SUAVE
A1 PEREÍÓPODOS SUAVES
A2 PEREÍÓPODOS MÁS RÍGIDOS

ESTADO B
INTEGUMENTO COMO PERGAMINO
B1 PRÓPODOS Y MEROS FLEXIBLES
B2 PRÓPODOS Y MEROS QUEBRADIZOS,
PRINCIPIA LA SECRECIÓN ENDOCUTICULAR

ESTADO C

C1 CAPARAZÓN FLEXIBLE
C2 CAPARAZÓN RÍGIDO
C3 CAPARAZÓN CALCIFICADO, FORMACIÓN
DE LA CAPA MEMBRANOSA

ESTADO D
PREPARACIÓN PARA LA MUDA
D0 APOLISIS DE LA CUTÍCULA, FORMACIÓN
DE LA EPICUTÍCULA
D1 DEPÓSITO DE LA EPICUTÍCULA

D2 BORDE FLEXIBLE DE LOS BRAQUIOSTE-
GITOS, SECRECIÓN DE LA EXOCUTÍCULA

D3 BORDE SUAVE DE LOS BRAQUIOSTEGITOS

D4 SEPARACIÓN ENTRE EL TÓRAX Y EL
ABDÓMEN

ESTADO E
ECDISIS O MUDA

Tabla 1. Criterios para determinar los estadios del ciclo de la muda en Astacoides. (Tomado de Holdich, 1988).

FOTOPERIODO LO	No INICIAL DE ANIMALES	No FINAL DE ANIMALES	PROMEDIO	MEDIANA	ERROR ESTANDAR
4:20	40	9	39.79	35.28	5.06
8:16**	40	11	56.62	54.44	4.49
10:14	40	11	42.42	30.54	5.62
12:12*	40	12	37.31	27.03	4.38
14:10***	40	1	21.02	10.59	5.66
16:8	40	4	25.46	16.67	5.09
20:4	40	8	26.85	14.55	4.46

Tabla 2. Acción del fotoperiodo sobre la sobrevivencia de la población.

* Valor del fotoperiodo utilizado como referencia.

** 8:16 vs 12:12 Diferencia significativa en la sobrevivencia ($p < 0.003$).

8:16 Propicia un aumento en el número de sobrevivientes.

*** 14:10 vs 12:12 Diferencia significativa en la sobrevivencia ($p < 0.03$).

14:10 Propicia la muerte de los organismos.

FOTOPERIODO LO	No INICIAL DE ANIMALES	No FINAL DE ANIMALES	PROMEDIO	MEDIANA	ERROR ESTANDAR
4:20	40	9	18.76	16.65	2.94
8:16	40	11	20.65	21.35	2.35
10:14	40	11	23.94	23.75	3.37
12:12*	40	12	24.73	22.75	3.53
14:10	40	1	15.95	6.25	4.12
16:8**	40	4	14.45	9.10	3.68
20:4***	40	8	15.26	15.00	2.60

Tabla 3. Acción del fotoperiodo sobre la frecuencia de mudas de la población.

* Valor del fotoperiodo utilizado como referencia.

** 16:8 vs 12:12 Diferencia significativa en la frecuencia de mudas.

16:8 Propicia un decremento en la frecuencia ($p < 0.05$).

*** 20:4 vs 12:12 Diferencia significativa en la frecuencia de mudas.

20:4 Propicia un decremento en la frecuencia ($p < 0.04$).

FOTOPERIODO LO	INTERCEPCIÓN (B)	PENDIENTE (M)	CORRELACIÓN (R)
4:20	79.62	-3.32	-0.96
8:16**	92.77	-3.01	-0.99
10:14	85.37	-3.58	-0.94
12:12*	67.86	-2.55	-0.85
14:10***	57.82	-3.07	-0.80
16:8	55.06	-2.47	-0.71
20:4	55.06	-2.35	-0.78

Tabla 4. Análisis de regresión lineal de la sobrevida.

* Fotoperiodo utilizado como referencia.

** Con este fotoperiodo, hay un aumento significativo en la sobrevida de la población con respecto al valor de ésta con el LO 12:12 ($p < 0.003$).

*** Con este fotoperiodo, hay una reducción significativa en la sobrevida, respecto al valor de ésta con el LO 12:12 ($p < 0.03$).

LITERATURA CITADA.

- AGUILAR, B.M.; L.S. QUACKENBUSH; D.T. HUNT; J. SHABANOWITZ y A. HUBERMAN. 1992.
Identification, purification and initial characterization of the vitellogenesis-inhibiting hormone from the mexican crayfish *Procambarus bouvieri* (Ortmann). *Comp. Biochem. Physiol.* 102B(3):491-498.
- ADITYODI, K.G., y R.G. ADITYODI. 1970.
Endocrine control of reproduction in decapod crustacea. *Biol. Rev.* 45:121-165.
- ADITYODI, R.G. 1969a.
On the storage and mobilization of organic resources in the hepatopancreas of a crab (*Paratelphusa hydrodromus*). *Experientia.* 25:43-4
- ADITYODI, R.G. 1969b.
Gliosecretion in the crab *Paratelphusa hydrodromus* (Herbst) *Gen. Comp. Endocrinol.* 13:306-8.
- AIKEN, D.E. 1969.
Photoperiod, endocrinology and the crustacean molt cycle. *Science*, 164:149-156.
- AIKEN, D.E. 1980.
The biology and management of the lobster Vol. II *Physiology and growth.* Capitulo 2 Molting and Growth. pp 91-163.
- BEBBINGTON, P.M., y D. MORGAN. 1977.
Detection and identification of moulting hormone (Ecdysones) in the barnacle *Balanus balanoides* *Comp. Biochem. Physiol.* Vol 56A: 77-79.
- BECK, S.D. 1968.
Insect photoperiodism, pp 288 Nueva York y Londres: Academic Press.
- BELTZ, B.S. 1988.
Crustacean neurohormones Cap.1 Ed: Endocrinology in selected invertebrates types pages: 235-258. Alan R. Liss, Inc.
- BEYER, R. 1965.
Über den einfluss des liches auf die Entwicklung der Landaseen (Crustacea: Isopoda). *Pedobiologia* 5:122-130.
- BITTNER, G.D. y RICHARD KOPANDA. 1973.
Factors influencing molting in the crayfish *Procambarus clarki*. *J. Exp. Zool.* 186:7-16.
- BLISS, D.E. y J.R. WELSH. 1954.
The neurosecretory system of the brachyuran Crustacea. *Z. Zellforsch.* 39:520-536.

ESTA TESIS NO DEBE
SALIR DE LA BIBLIOTECA

- BOWSER, P.R., y R. ROSEMARK. 1981.
Mortalities of cultured lobsters, *Homarus*, associated with a molt death syndrome. *Aquaculture*. 23:11-18.
- BOULIGAND, Y. 1965.
Sur une architecture torsadée répandue dans de nombreuses cuticules d'arthropodes. *C.R. Acad. Sci. Paris*. 261:3665-3668.
- BOULIGAND, Y. 1969.
Sur l'existence de "psudomorphoses cholestérique" chez diverses organismes vivants. *J. Phys. (Suppl. C4)*. 30:90-103.
- BOULIGAND, Y. 1972.
Twisted fibrous arrangements in biological materials and cholesteric mesophases. *Tissue Cell*. 4:189-217.
- BRODY, C.L. y T.M. SAMOCHA. 1985.
The effect of eyestalk ablation on spawning, molting and mating of *Penaeus semisulcatus* de Haan. *Aquaculture* 49:19-29.
- BURNS, B.G.; G.B. SANGALANG; H.C. FREEMAN; y M. MCHENEMY. 1984a.
Isolation and identification of Testosterone from Serum and Testes of the American Lobster (*Homarus americanus*). *Gen. Comp. Endocrinol.* 54: 429-432.
- BURNS, B.G.; G.B. SANGALANG; H.C. FREEMAN; y M. MCHENEMY. 1984b.
Bioconversion of Steroids by Testes of the American Lobster *Homarus americanus*, *In Vitro*. *Gen. Comp. Endocrinol.* Vol. 54: 422-428.
- CABRERA JIMÉNEZ, JORGE A.; CRISTINA CHÁVEZ y CARLOS MARTÍNEZ. 1979.
Fecundidad y cultivo de *Macrobrachium terellum* (Smith). *An. Inst. Biol. Univ. Nat. Autón. México* 50, Ser Zoología (1):127-152, 7 láms.
- CARLISLE, D.B. 1957
On the hormonal inhibition of moulting in Decapod Crustacea. II. The terminal anecdyosis in crabs. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* 36:291-307
- CARLISLE, D.B. 1960
Molting cycles in Crustacea. *Symp. Zool. Soc. London*. 2:109-120
- CARLISLE, D.B. y KNOWLES, F.G.W. 1959.
Endocrine control in Crustaceans, pp 120 Cambridge University Press, Londre y Nueva York.
- CHANG, E.S., y BRUCE, M.J. 1980.
Ecdysteroid titers of juvenile lobster following molt induction. *J. Exp. Zool.* 214:157-160.
- CHARLES, R. PAULSON Y DOROTHY M. SKINNER. 1991.

- Effects of 20-Hydroxyecdysone on protein synthesis in tissues of the land crab *Gecarcinus lateralis*. *J. Exp. Zool.* 257:70-79. 79.
- COSTLOW, J.D. 1956.
Shell development in *Balanus improvisus* Darwin, *J. morphol.* 99:359-415.
- COOKE, I.M. 1977.
Electrical activity of neurosecretory terminals and control of peptide hormone release. Ed: Beltz, S.B. Crustacean Neurohormones Cap 1 de Endocrinology of selected invertebrate types. págs. 245-258.
- DENNELL, R. 1973.
The structure of the cuticule of the shore crab *Carcinus maenas* (L.) *Zool. J. Linn. Soc.* 52:159-161.
- DURLIAT, M., MORINIÈRE, M. y PORCHERON, P. 1988.
Changes in ecdysteroids in *Astacus leptodactylus* during the molting cycle. *Comp. Biochem. Physiol.* 89A(2):223-229.
- ECHALIER, G. 1954.
Recherches expérimentales sur le rôle 'l'organe Y' dans la mue de *Carcinus maenas* (L.) Crustacé décapode. *C.R. Acad. Sci., Paris, T.* 238:523-5.
- ECHALIER, G. 1955.
Rôle de l'organe Y dans le déterminisme de la mue de *Carcinides (Carcinus) maenas* (L.) (Crustacés décapodés). Expériences d'implantation. *C.R. Acad. Sci. Paris*, 240:1581-3.
- ECHALIER, G. 1959.
L'organe Y et le déterminisme de la croissance et de la mue chez *Carcinus maenas* (L.), Crustacé Décapode. *Ann. Sci. Nat. Zool. Biol. Animale* (12e série) 1:1-57
- GARNER, W. y ALLARD, H.A. 1920.
Effect of the relative length of day and night and other factors of the environment on growth and reproduction in plants. *J. Agr. Res.* 18:553-606.
- GABE, M. 1953.
Sur l'existence, chez quelques Crustacés Malacostracés, d'un organ comparable à la glande de la mue des Insectes, *C.R. Acad. Sci. Paris* 237:1111-1113.
- GREEN, J.P. y NEFF, M.R. 1972.
A survey of the fine structure of the integument of the fiddler crab. *Tiss. Cell.* 4:137-171.
- HESS, E. 1937.
A shell disease in lobster (*Homarus americanus*) caused by a chitinovorous bacteria. *J. Biol. Board. Can.* 3:358-362.

- HIGHNAM, K.C. y HILL, L. 1977.
The comparative endocrinology of the invertebrates. Arnold
Londres.
- HOLDICH, DAVID MALCOM. y ROGER, S. LOWERY. 1988.
Freshwater crayfish : biology, management, and exploitation.
Timber Press. USA.
- HORN, D.H.S.; S.FABBRI; F.HAMPSHIRE y M.E. LOWE. 1968.
Isolation of Crustaecdysone (20R - Hydroxyecdysone) from a
Crayfish (*Jasus lalandei* H. Milne-Edwards). *Biochem.*
J. 109:399-406.
- HUBERMAN, A. 1990.
Hormonal Control of molting in Crustaceans. En: Progress in
Comparative Endocrinology, págs: 205 a 210. Wiley-Liss.
- HUNER, J.V. y J.E.BARR. 1984.
Red Swamp Crawfish: Biology and Exploitation. Louisiana Sea
Grant College Program (Publish.) 135 pp.
- KLEINHOLZ, L.H. 1976.
Crustacean neurosecretory hormones and physiological
specificity *Amm. Zool.* 16:151-166.
- LIPCIUS, R.N. y W.F.HERRNKIND. 1982.
Molt cycle alterations in behavior, feeding and diel rhythms
of a Decapod Crustacean, the spiny lobster *Panulirus argus*.
Mar. Biol. 68:241-252
- LOWERY, R.S., 1988
Growth, Moulting and Reproduction. En: Holdich, M.D. y
R.S.Lowery. Freshwater crayfish: biology, managment and
exploitation. Timber Press. 481 pp.
- MARKOVITCH, S. 1924.
The migration of Aphide and the appearance of sexual forms
as affected by the relative length of daily lighth exposure.
J. Agr. Res. 27:513-522.
- MATTSON, M.P. y SPANZIANI, E. 1985a.
Characterization of molt-inhibiting hormone (MIH) action on
crustacean Y-organ segments and dispersed cells in culture
and a bioassay for MIH activity. *J. Exp. Zool.* 236:93-101.
- MATTSON, M.P. y SPANZIANI, E. 1985b.
Functional relations of crab molt-inhibiting hormone and
neurohypophysial peptides. *Peptides* 6:635-640.
- MC CONAUGHA, JOHN R. 1991.
Limb regeneration in juveniles of the mud crab
Rhithropanopeus harrisi following removal of developing
limb buds. *J. Exp. Zool.* 257:64-69.

- NAGABHUSHANAM, R. y G.K.KULKARNI. 1981.
Effect of exogenous testosterone on the androgenic gland and testis of a marine penaeid prawn, *Parapenaeopsis hardwickii* (Miers) (Crustacea, Decapoda, Penaeidae). *Aquaculture* 23: 19-27.
- PANOUSE, J.B. 1943.
Influence de l'ablation du pédoncule oculaire sur la croissance de l'ovaire chez la crevette *Leander serratus*. *C.r.Acad.Sci., Paris* 217:553-555.
- PAULSON CHARLES, R. y D.M., SKINNER. 1991.
Effects of 20-Hydroxyecdysone on protein synthesis in tissues of the Land Crab *Gecarcinus lateralis*. *J.Exp.Zool.* 257:70-79.
- PASSANO, L.M. 1960
Molting and its control. In *The physiology of Crustacea* (Edited by Waterman, T.H.) Vol. 1, cap. 15 pp. 473-536. Academic Press, Nueva York.
- PASSANO, L.M., y SIDSEL, JYSSUH. 1963.
The role of the Y-Organ in crab proecdysis and limb regeneration. *Comp. Biochem. Physiol.* 9:195-213.
- PIANKA, ERIC R. 1978.
Evolutionary Ecology. Harper and Row, Publishers, Nueva York. 2a Ed. 397 pp.
- PITTENDRIGH, C.S. Y MINIS, D.H. 1964
The entrainment of circadian oscillations by light and their role as photoperiodic clocks. *Amer.Nat.* 98:261-294.
- RIEDER, N. 1977.
Ultrastruktur und funktion der Hautdrüsen von *Triops cancriformis* Bosc. (Crustacea, Notostraca). *Zoomorphologie.* 88:133-143.
- SKINNER, M.D. 1985.
Molting and Regeneration. Ed: Blies, D.E. *The Biology of Crustacea.* Vol. 9. Academic Press.
- SNYDER, MARK J. y ERNEST, S.CHANG. 1991.
Ecdysteroids in relation to the molt cycle of the American Lobster *Homarus americanus*. I. Hemolymph Titters and Metabolites. *Gen.Comp.Endocrinol.* 81:133-145.
- SOUTY, C. y J.L., PICAUD. 1984.
Effect de l'injection d'une gonadotropine humaine sur la synthèse et la libération de la vitellogénine par le tissu adipeux du Crustacé Isopode marin *Idotea balthica* Basteri Audouin. *Gen. Comp. Endocrinol* 54: 418-421.
- STEPHENS, G.D. 1955.
Induction of molting in the crayfish, *Cambarus* by modification of daily photoperiod. *Biol.Bull.* 108:235-241.

- STEVENSON, J.R. 1968.
Metecdyslal molt staging and changes in the cuticle in the crayfish *Orconectes sanborni* (Faxon). *Crustaceana*. 14:169-177.
- STEVENSON, J.R. 1985.
Dynamics of the integument. Ed: Blise, D.E. *The Biology of Crustacea*. (Vol.9). Academic Press. ss.
- VEITH, W.J. y S.R. HALECHA. 1983.
Histochemical study of the distribution of lipids, 3 α - and 3 β -Hydroxysteroid Dehydrogenase in the Androgenic Gland of the cultured prawn *Macrobrachium rosenbergii* (De Man) (Crustacea; Decapoda). *Science*. 79: 84-85.
- VILLALOBOS, A. 1946.
Estudios de los Cambarinos Mexicanos. IV. Consideraciones acerca de la posición sistemática y redescrpción de *Procambarus digueti* (BOUVIER) y *Procambarus bouvieri* (ORTHANN). *Sobretiro de los An.Inst.Biol.*, T.XVII, Nos. 1 y 2. México, D.F.
- WATERMAN, T.H. 1960
The physiology of Crustacea (Vol. I Metabolism and Growth). Academic Press, 670 p.
- WEBSTER, S.G. 1986.
Neurohormonal control of ecdysteroid biosynthesis by *Carcinus maenas* Y-organs *in vitro*, and preliminary characterization of putative molt-inhibiting hormone (MIH) *Gen.Comp.Endocrinol.* 61:237-247.
- YANO, I. 1985.
Induced ovarian maturation and spawning in greasyback shrimp, *Metapenaeus ensis*, by progesterone. *Aquaculture*, 47: 223-229.
- YONGE, C.M. 1932.
On the nature and permeability of chitin. I. The chitin lining the foregut of decapod Crustacea and the function of the tegumental glands. *Proc.R.Soc.London.Ser.B.* 111:298-329.
- ZAHID, Z.R., H.H.AL-HAMOOD y A.H.AGHA. 1982.
The neurosecretory system of the terrestrial isopod *Porcellio evansi* (Oniscoidea). *Crustaceana* 43(3):241-248.