

RÍOS QUE DESEMBOCAN AL MAR: BIODIVERSIDAD Y ECOLOGÍA DE CAMARONES

Beatriz López-Sánchez^{1,4}, Enrique Quintero-Torres¹,
José V. Montoya^{1,2} y Katusca González³

¹Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas (IVIC). Centro de Ecología. Laboratorio de Ecología Acuática. ²Grupo de Investigación en Biodiversidad, Medio Ambiente y Salud (BIOMAS), Universidad de las Américas. Quito, Ecuador. ³Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas (IVIC). Centro de Ecología. Laboratorio de Ecología y Genética de Poblaciones. ⁴Dirección actual: Instituto de Ecología, Genética y Evolución de Buenos Aires (IEGEB-CONICET)-Instituto de Geocronología y Geología Isotópica (INGEIS). Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires. Ciudad Universitaria. Buenos Aires, Argentina. *bealopezsanchez@gmail.com

RESUMEN

El Neotrópico es la segunda región más diversa del planeta en cuanto a fauna de camarones y cangrejos de agua dulce. Estas especies constituyen eslabones fundamentales en la trama trófica de ríos costeros. La propuesta de este trabajo es contribuir al conocimiento de la biodiversidad y ecología de los camarones de agua dulce, en particular de dos especies con importancia pesquera: *Macrobrachium carcinus* (Mc) y *M. acanthurus* (Ma) en ríos que drenan al mar Caribe, estado Aragua, Venezuela. Entre 2012 y 2013 fueron estudiados cuatro ríos: Cuyagua, Cata, Ocumare y San Miguel. Para la recolección de los camarones fueron empleadas redes de mano y nasas (5 nasas/ microhábitat). Fueron evaluados parámetros fisicoquímicos del agua y del sedimento. Nueve especies de camarones fueron identificadas: 5 Palaemonidae y 4 Atyidae. Juveniles de la especie *Atya dressleri* fueron observados en San Miguel y Cuyagua; esta especie no había sido registrada desde su primer hallazgo en 1991. La especie Ma presentó mayor frecuencia en San Miguel y Cata, mientras que Mc fue más frecuente en Ocumare (prueba exacta de Fisher-PEF, $P < 0,001$). Los menores valores de oxígeno disuelto fueron observados en los ríos Cata y Ocumare, donde se detectaron las menores abundancias. La asociación especie-microhábitat resultó significativa, con una fuerte asociación entre Ma y los remansos (PEF, $P < 0,05$). En ambas especies la proporción de sexos esperada no se desvió de la proporción 1:1 (χ^2 , $P > 0,05$). Los individuos de Ma presentaron menores tallas en Cata (Anova, $P < 0,001$); mientras que la especie Mc no mostró diferencias (Anova, $P > 0,05$). La presencia de hembras ovadas, juveniles y adultos sugiere que los procesos de intercambio de energía entre río y mar suceden apropiadamente. La existencia de un corredor “río-desembocadura-mar” en óptimas condiciones, es vital para la permanencia de las especies de camarones que requieren agua salobre para completar su desarrollo.

Palabras clave: langostinos de río, microhábitats, tallas, crustáceos decápodos, cordillera de la Costa.

Rivers that drain into the sea: Shrimp biodiversity and ecology

ABSTRACT

The second most diverse region on the planet in terms of freshwater shrimps and crabs is the Neotropical region; this fauna constitutes fundamental links in the food web of these ecosystems, being important ecologically as well as in the fisheries. This study aims to contribute to the knowledge on the biodiversity and ecology of freshwater shrimp, in particular of two species with fishing importance: *Macrobrachium carcinus* (Mc) and *M. acanthurus* (Ma) in rivers that drain to the Caribbean Sea in northern Venezuela. Between 2012 and 2013, four rivers were studied: Cuyagua, Cata, Ocumare, and San Miguel located in Aragua State. For the collection, hand nets and pots were used (5 pots/microhabitat). Water and sediment physicochemical parameters were evaluated. Nine species of shrimp were identified: 5 Palaemonidae, and 4 Atyidae. Juveniles of the species *Atya dressleri* were observed in San Miguel and Cuyagua; this species had not been recorded since its first discovery in 1991. The Ma species was more frequent in San Miguel and Cata, while Mc was more frequent in Ocumare (Fisher's exact test-PEF, $P < 0.001$). The lowest dissolved oxygen values were observed in Cata and Ocumare rivers, where the lowest abundances were detected. The species-microhabitat association was significant, with a strong association between Ma and backwaters (PEF, $P < 0.05$). In both species the expected sex ratio did not deviate from the 1:1 ratio (χ^2 , $P > 0.05$). Ma individuals had smaller sizes in Cata (Anova, $P < 0.001$); while the Mc species did not show differences in size (Anova, $P > 0.05$). The presence of both, ovate females, and juvenile and adult specimens, suggests that the processes of energy exchange between river and sea are taking place properly. The existence of a "river-mouth-sea" corridor in optimal environmental conditions is vital for the permanence of shrimp species that require brackish water to complete their development.

Keywords: River prawns, microhabitats, size, decapod crustaceans, Coastal Mountain chain.

INTRODUCCIÓN

La diversidad conocida de crustáceos decápodos se acerca a las 15.000 especies en el mundo, de éstas, alrededor del 20% están representadas por especies de agua dulce. La segunda región más diversa del planeta en cuanto a la fauna de camarones y cangrejos de agua dulce es la región Neotropical, encontrando los máximos de riqueza en Sur América (De Grave *y col.*, 2008; Cumberlidge *y col.*, 2014; Magalhães *y col.*, 2016). Si bien la diversidad en el agua dulce no es la más alta, sus representantes constituyen eslabones fundamentales en la trama trófica de estos ambientes, pudiendo actuar como depredadores o presas de otros organismos, representando un aporte importante de proteínas y otros nutrientes en la dieta de peces y otros vertebrados (Pereira *y col.*, 2009; Vega-Villasante *y col.*, 2014; López-Sánchez *y col.*, 2019).

Los langostinos de la familia Palaemonidae con casi 900 especies, son los crustáceos más diversos del orden Decapoda. Entre éstos, casi 300 especies viven en ambientes de agua dulce y salobre (Anger, 2013). El género más diverso en esta familia es *Macrobrachium* (De Grave *y col.*, 2008), coloquialmente llamados langostinos, camarones de río, camacutos, acamayás, cauques o gambas. Este género lo integran al menos 238 especies que se distribuyen en la franja tropical y subtropical de todo el mundo (De Grave *y col.*, 2008). Los langostinos del género *Macrobrachium* Spence Bate, son organismos muy adaptables a diferentes ambientes, pueden localizarse tanto en ríos, arroyos, estuarios, pantanos, así como en lagunas costeras (Valencia y Campos, 2007). Son bentónicos y suelen esconderse en diversos microhábitats tales como, cuevas, grietas, debajo de rocas, entre hojas del fondo y en raíces sumergidas, donde encuentran refugio y alimento (Pereira, 1982b; Montoya, 2003). En los grandes ríos y estuarios de Venezuela, existe una riqueza y abundancia importante de especies de este género (Rodríguez, 1980, 1982; López y Pereira, 1994, 1996, 1998; Pereira 1982a, 1982b, 1985, 1986, 1991; Pereira y Lasso, 2007; Pereira *y col.*, 1996; 2006; 2009; Moreno *y col.*, 2012; Montoya *y col.*, 2014).

Dentro del género *Macrobrachium* se encuentran las especies que alcanzan las mayores tallas, razón por la cual poseen importancia comercial en muchos países del mundo, sobre todo en el sudeste asiático (New, 1990). Constituyen un renglón muy importante en la red trófica dado que son omnívoros y fragmentan la materia orgánica contribuyendo con el ciclaje de nutrientes en estos ecosistemas (Sukumaran y Kutty, 1979; Albertoni *y col.*, 2003; Collins *y col.*, 2007). Además, constituyen el alimento de una gran variedad de vertebrados depredadores (Odgen *y col.*, 1976; Casariego *y col.*, 2008). Resalta su importancia en las pesquerías y economía de las regiones donde habitan, ya que componen un recurso explotado tanto por comunidades de pobladores locales, poblaciones indígenas, así como por el hombre de la ciudad a través de las pesquerías y la camaronicultura (Magalhães *y col.*, 2006; Lasso, 2009; Pereira *y col.*, 2009; Vega-Villasante *y col.*, 2014).

En Venezuela han sido pocos los estudios ecológicos realizados en especies de camarones de agua dulce (Gamba, 1982; Moreno *y col.*, 2012; Montoya *y col.*, 2014). Se ha estudiado principalmente aspectos reproductivos y de cultivo (Graziani *y col.*, 1993; Mago-Leccia, 1995; Moreno *y col.*, 2000; Urbano *y col.*, 2010). Teniendo en cuenta esta situación se ha planteado el estudio de las poblaciones de camarones en cuatro ríos de la costa central de Venezuela para responder las siguientes inquietudes: ¿Existe asociación entre especies y microhábitats? ¿Entre especies y ríos? ¿Existe variación en las tallas de las especies de camarones entre los ríos examinados? La propuesta de este trabajo es contribuir al conocimiento de los crustáceos decápodos que habitan los ríos costeros de Venezuela, en particular conocer las especies asociadas y abordar aspectos relacionados con la ecología de dos especies de langostinos, como son *Macrobrachium carcinus* (Linnaeus) y *Macrobrachium acanthurus* (Wiegmann), las cuales revisten importancia económica y pesquera en Latinoamérica (García-Guerrero *y col.*, 2013).

MATERIALES Y MÉTODOS

Muestreo. Entre marzo 2012 y febrero 2013 fueron estudiadas las poblaciones de camarones en cuatro ríos de la Cordillera de la Costa, estado Aragua, Venezuela (Figura 1). Los muestreos fueron realizados en la zona de la planicie costera de los ríos Cuyagua, Cata, Ocumare y San Miguel, con una frecuencia cada dos meses. Fue examinada una longitud de tramo de 250 m por río, entre 0 y 150 m s.n.m. Los puntos de muestreo fueron localizados en la zona de vegetación litoral, excepto aquellos del río San Miguel que se encuentran en la zona de bosques tropófilos basimontanos según la clasificación de Huber y Alarcón (1988) (Figura 1B, 1C).

Las nasas fueron construidas con material reciclable (polietileno tereftalato, capacidad 5 L) (Figura 2A) a las cuales se le introducía un cebo a base de sardinas en conserva (*Sardinella aurita* Valenciennes), además de sedimento que funcionó como lastre. El muestreo se complementó mediante el uso de redes de mano; durante media hora dos personas recolectaban camarones entre la vegetación y otros microhábitats en ambas orillas del río. Las nasas fueron colocadas durante toda una noche en diferentes hábitats (5 nasas/ microhábitat): zonas de remanso, rápidos, pozos, palos y cárcavas. Los pozos eran las zonas del río donde la profundidad supera los 50 cm. Los remansos correspondieron a las áreas someras con muy baja velocidad de corriente. En la zona de palos se acumulaban troncos y ramas que flotaban sobre la superficie del agua. En la zona de rápidos la velocidad de la corriente era la máxima. Finalmente, las cárcavas correspondieron a zonas en las márgenes del río que, debido a la presencia de raíces de bambú *Bambusa vulgaris* Schrad. ex J.C.Wendl (Tracheophyta, Poaceae), se entretejía una solapa lateral que encubría bajo ésta pequeñas cuevas sumergidas donde los camarones se refugian.

Los ejemplares grandes de las especies *M. carcinus* y *M. acanthurus* fueron identificados *in situ*, de acuerdo con la coloración y características morfológicas diagnósticas del rostro y del segundo par de pereiópodos detectadas a simple vista. Luego de medirlos y pesarlos se liberaron en su hábitat natural. Aquellos ejemplares de pequeñas tallas que no fue posible identificarlos *in situ*, se trasladaron al laboratorio para su identificación bajo la lupa estereoscópica y el uso de claves especializadas (Chace y Hobbs, 1969; Abele, 1975; Hobbs y Hart, 1982; Rodríguez, 1980; Pereira, 1982b). Se recolectaron todos los camarones de diversas especies atrapados en trampas y con redes de mano, y los que se trasladaron al laboratorio fueron depositados en la colección de referencia de las especies de crustáceos de esta zona geográfica. Fueron tomadas la longitud total (lt) medida desde el margen orbital hasta la punta del telson, y la longitud del cefalotórax (lc) desde el margen orbital hasta el límite posterior del cefalotórax.

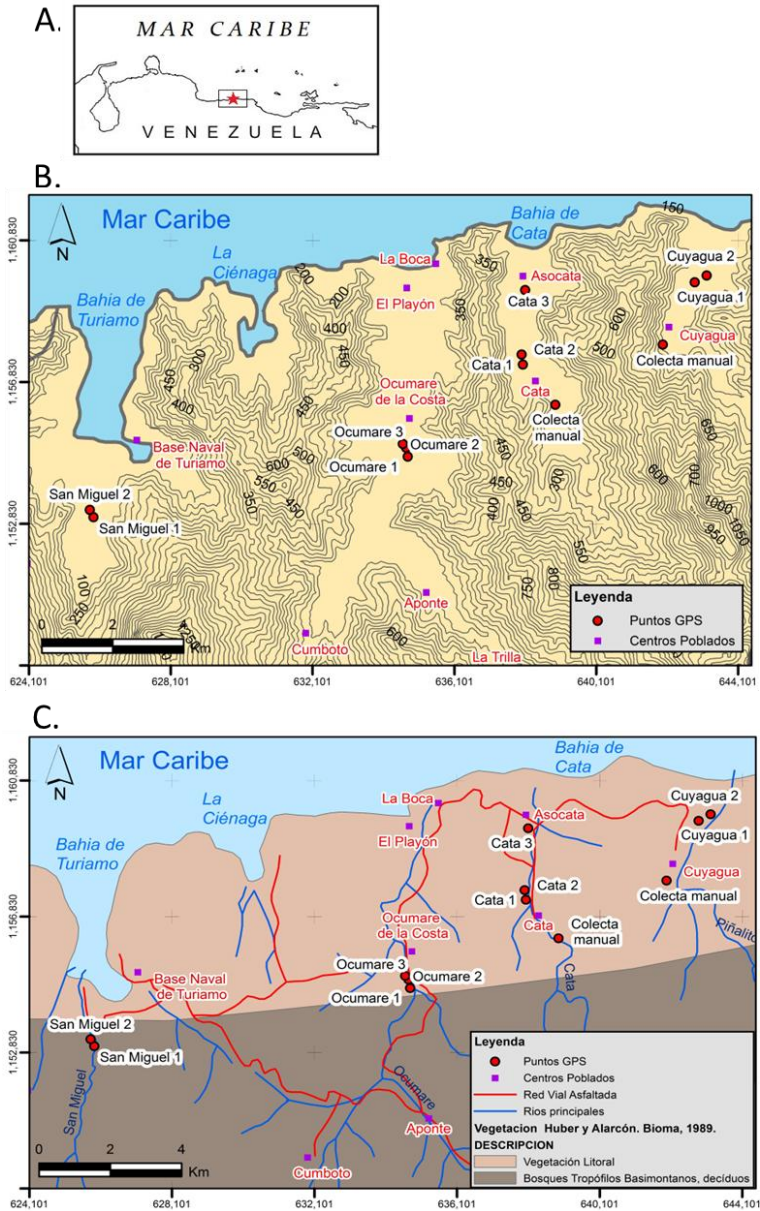


Figura 1. A) Ubicación relativa del área de estudio, estado Aragua, Venezuela. B) Puntos de muestreo (puntos rojos levantados con Sistema de Posicionamiento Global), centros poblados y curvas de nivel (líneas grises). C) Red vial e hidrográfica y demarcación del cambio de la vegetación a medida que aumenta la distancia a la costa.

Parámetros físico-químicos del agua y sedimento. La temperatura, el oxígeno disuelto, pH, y la conductividad del agua fue medida *in situ* usando sensores multiparámetro marca YSI. Estas medidas fueron realizadas en la mitad del cauce, donde se presentaba corriente en el agua. Adicionalmente, fueron tomadas muestras de agua y filtradas en campo con una bomba manual, usando filtros de fibra de vidrio tipo Whatman GF/F (apertura nominal de 0.7 μm) previamente calcinados. Las muestras de agua filtrada fueron colocadas en botellas previamente lavadas con agua ácida y fueron trasladadas en frío hasta su llegada al laboratorio y posterior procesamiento. En éstas fue determinada la fracción soluble de fósforo inorgánico (fósforo reactivo soluble, FRS) y de nitratos en el laboratorio empleando métodos colorimétricos estándares (métodos 4500-P-E y 4500-NO₃⁻ E, respectivamente) (APHA, 2005). La alcalinidad fue determinada con el método de titulación de Gran (Wetzel y Likens, 2000). Los filtros usados fueron almacenados bajo refrigeración para la determinación gravimétrica de los sólidos suspendidos totales según método estándar (método 2540D) (APHA, 2005). En el sedimento fue determinado el pH y la materia orgánica por ignición a 550 °C por 3h (Lewis y McConchie, 1994).

Análisis de datos. Para evaluar la influencia de los meses, los ríos y las variables físicoquímicas sobre la abundancia total de camarones recolectados, se aplicó una regresión binomial negativa, que es apropiada para datos de tipo recuento cuando existe sobredispersión (Lindén y Mäntyniemi, 2011). La selección de variables y el mejor modelo se obtuvo a partir del modelo saturado, utilizando el procedimiento híbrido *backward stepwise* y el criterio de información de Akaike (AIC) (Vanegas *y col.*, 2023).

Con los datos de las variables especie, microhábitat y río fueron obtenidas tablas de contingencias y gráficos de variables categóricas nominales para describir la relación entre especie-microhábitat, especie-río y sexo-microhábitat. Para evaluar la asociación entre estos pares de variables fue empleada la prueba exacta de Fisher, debido a que las frecuencias esperadas fueron menores a cinco. Fue realizada una prueba de bondad de ajuste *ji cuadrado* (χ^2) con los datos de proporción de sexo por especie, con el fin de evaluar si la proporción observada (machos:hembras) presentaba una desviación significativa de la proporción teórica o esperada (1:1). A partir de las medidas de *It*, *lc* fueron obtenidos estadísticos descriptivos de cada especie para cada río. Para el análisis de estas variables se ignoró el factor microhábitat, ya que en la combinación de niveles río-microhábitat los *n* fueron muy bajos y en algunos casos fue cero. La normalidad fue evaluada mediante la prueba de Kolmogorov-Smirnov con corrección de Lilliefors (*n*>50) y con la prueba de Shapiro-Wilk (*n*<50); y la homocedasticidad de varianzas fue determinada con la prueba de Levene. Fue realizado un ANOVA no paramétrico de Transformación de Rangos Alineados (Kay *y col.*, 2021; Rodríguez, 2021), ya que los supuestos de homocedasticidad y normalidad solo se

cumplieron parcialmente para algunas variables. Cuando fueron obtenidas diferencias significativas se procedió a realizar la prueba *a posteriori* de Tukey. Todos los análisis fueron realizados en el lenguaje de programación R (R Core Team, 2022).



Figura 2. A) Nasa empleada para capturar camarones. B) Dos ejemplares de la especie *Macrobrachium carcinus* (Mc) en proceso de liberación, luego de medidos y pesados.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Fueron recolectados un total de 870 individuos, repartidos en nueve especies de camarones, cinco de la familia Palaemonidae y cuatro de la familia Atyidae (Tabla 1, Figura 3). De este total, 582 individuos fueron atrapados en las nasas, el número restante (288 ind.) fue recolectado mediante redes de mano. En este trabajo se presenta principalmente lo relacionado con las dos especies de importancia pesquera: *M. carcinus* que asciende a un total de 41 individuos y *M. acanthurus* con 74 individuos recolectados.

Las especies de camarones encontradas en los ríos estudiados, pertenecientes a la familia Palaemonidae y Atyidae, no son restrictas al agua dulce, ya que requieren de cierta salinidad para completar su ciclo de vida (Hunte, 1978; Pereira, 1991; Bauer, 2013). A estas especies cuyos adultos viven, se aparean y desovan en agua dulce, pero tienen un extenso desarrollo larval en aguas marinas, se les dice que tienen un ciclo de vida anfídromo (Bauer, 2013). Los camaroncitos de la familia Atyidae son predominantemente pequeños (< 3,5 cm) habitan en quebradas, arroyos o ríos de montaña con fuertes pendientes, de corrientes rápidas, donde raspan y filtran detritos empleando una estructura en forma de abanico ubicada en sus quelíceros (Hobb y Hart, 1982; López y Pereira, 1994).

Se encontraron ejemplares juveniles de *Atya dressleri* Abele (lt. 15-20 mm) en la planicie costera de los ríos San Miguel y Cuyagua. Esta especie había sido registrada por primera vez en la vertiente del Atlántico por Pereira (1991), en ríos costeros de Venezuela. Hobbs & Hart (1982) observan que *A. dressleri* ocupa una posición que retiene características ancestrales y posee una posición basal en la filogenia del grupo. Además, es considerada una especie con una población muy localizada y escasa (Abele, 1975). Pereira (1991), la consigue a 800 m s.n.m en la cuenca del río Ocumare (Parque Nacional Henri Pittier, estado Aragua), allí encuentra una población muy localizada y escasa, planteando la posibilidad de que esta especie se encuentre restringida a hábitats muy específicos sobre los 500 m s.n.m., proponiendo que su distribución podría responder a una separación espacial que evade la competencia con su congénere de un origen más reciente *A. scabra* Leach, quien ocupa la parte baja de los ríos hasta los 400 m.s.n.m. El hallazgo de juveniles de esta especie en la planicie costera de dos de los ríos evaluados, en alturas que no superan los 150 m s.n.m., sugiere que estos ejemplares podrían estar en proceso de migración río arriba para acceder a los hábitats de los adultos y unirse a la población, lo cual ofrece un panorama alentador ante la categoría de vulnerable que le otorga el Libro Rojo de la Fauna Venezolana (Pereira y López, 2015). Después del desarrollo larval en el mar, las postlarvas de las especies anfídomas entran en la desembocadura de un río y migran río arriba hacia los hábitats de los adultos (Bauer, 2013).

Tabla 1. Listado de especies de camarones identificadas; entre paréntesis los ríos donde fueron encontradas. Clasificación de acuerdo con De Grave y Fransen (2011). Abreviaciones, SM, San Miguel; CU, Cuyagua, CA, Cata; OC, Ocumare.

Superfamilia ATYOIDEA De Haan, 1849

Family ATYIDAE
De Haan, 1849

Atya dressleri Abele, 1975 (SM, CU)
A. scabra (Leach, 1816b) (CA)
Potimirim potimirim (Müller, 1881) (CU, SM, OC)
P. glabra (Kingsley, 1878) (CU, SM, OC)

Superfamilia PALAEMONOIDEA Rafinesque, 1815

Familia PALAEMONIDAE
Rafinesque, 1815

Macrobrachium faustinum (de Saussure, 1857) (CU, CA, SM, OC)
M. crenulatum Holthuis, 1950b (CU, SM)
M. carcinus (Linnaeus, 1758) (CU, CA, SM, OC)
M. acanthurus (Wiegmann, 1836) (CU, CA, SM, OC)
M. olfersi (Wiegmann, 1836) (CU, SM, OC)

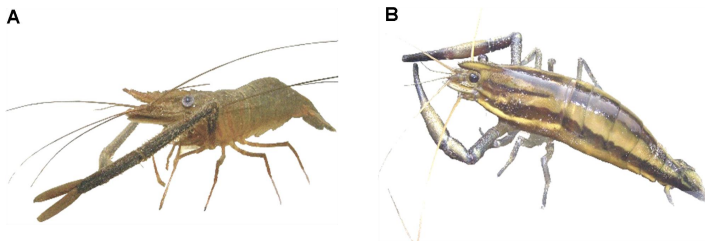


Figura. 3. Fotografía de las especies A) *Macrobrachium acanthurus* (Ma), llamado coloquialmente como “manos largas” B) *M. carcinus* (Mc) llamado “castayón o pintado”. Ejemplares recolectados en el río Grande de Cuyagua y río San Miguel de la bahía de Turiamo, respectivamente.

VARIABLES FÍSICO-QUÍMICAS. La temperatura del agua fluctuó entre 22°C en el río Cuyagua y un máximo de 30°C en el Ocumare. Durante la temporada de lluvias fueron observados los máximos valores de sólidos en suspensión, principalmente en los ríos Cuyagua y Ocumare, correspondiente con los ríos de mayor orden en consonancia con una mayor área de la cuenca de captación. Fueron encontrados valores de hasta 46,9 mg.L⁻¹ en Cuyagua, durante el mes de octubre 2012, coincidiendo con el paso por la costa venezolana de la tormenta tropical “Rafael” la cual ocasionó fuertes inundaciones en las poblaciones costeras. Fue registrado un incremento de los niveles de fósforo soluble reactivo (FSR) en el agua durante la temporada de lluvias, muy marcado en los ríos Ocumare y Cata (Tabla 2). Esto podría estar reflejando el potencial aporte de fósforo debido al lavado o escorrentía superficial desde terrenos cercanos donde fueron observados sembradíos.

Tabla 2. Variables fisicoquímicas (F-Q). Abreviaciones, OD: oxígeno disuelto, pHa: pH agua, SST: sólidos suspendidos totales, FSR: fósforo soluble reactivo, NO₃: nitrato, MOS: materia orgánica sedimentado, pHs: pH sedimento. Media ± error estándar (n).

Temporada seca	Ocumare	Cuyagua	Cata	San Miguel
Temperatura (°C)	26,8 ± 0,2 (6)	22,6 ± 0,2 (3)	26,2(1)	24,5 ± 0,4(4)
OD (mg/l)	7,44 ± 0,22(3)	8,27 ± 0,44(3)	6,95 ± 0,05(3)	8,21 ± 0,29(3)
Alcalinidad (m eq. L ⁻¹)	0,64 ± 0,07(3)	0,38 ± 0,22 (3)	0,42 ± 0,18 (3)	0,23± 0,07(3)
pHa	ND	ND	ND	7,00
SST (mg. L ⁻¹)	1,8 ± 1,8 (3)	1,1 ± 1,1 (3)	0,4 ± 0,4 (3)	1,5 ± 0,5(3)
FSR (µg P. L ⁻¹)	28,8 ± 7,2 (9)	18,0 ± 5,0 (7)	21,7 ± 3,4 (7)	23,8 ± 8,2(9)
NO ₃ (mg. L ⁻¹)	0,4 ± 0,03 (9)	0,5 ± 0,1 (9)	0,2 ± 0,03 (9)	0,2 ± 0,02(9)
MOS (g/m ²)	245,6 ± 198,3	94,1 ± 26,7 (5)	44,6 ± 3,1 (5)	92,3 ± 26,7(9)
pHs	6,5 ± 0,5 (5)	6,95 ± 0,59 (6)	6,96 ± 0,58 (6)	7,18 ± 0,38(5)
Temporada de lluvia	Ocumare	Cuyagua	Cata	San Miguel
Temperatura agua (°C)	29,8 ± 0,1 (6)	24,7(1)	27,3 ± 0,6 (10)	26,1 ± 0,4 (5)
OD (mg/l)	6,67 ± 0,48(3)	7,62 ± 0,16 (3)	6,12 ± 0,45(3)	7,23 ± 0,43(3)
Alcalinidad (m eq. L ⁻¹)	0,60 ± 0,06(3)	0,35 ± 0,05(3)	0,43 ± 0,08(3)	0,29± 0,02(3)
pHa	ND	7,4 (1)	7,2 ± 0,1 (6)	7,1 (1)
SST en agua (mg. L ⁻¹)	8,2 ± 6,4 (3)	46,9 ± 44,9 (3)	0,04 ± 0,04 (3)	2,4 ± 1,6 (3)
FSR (µg P. L ⁻¹)	42,9 ± 1,5 (3)	22,9 ± 0,4 (3)	33,3 ± 3,2 (9)	24,5 ± 1,6 (9)
NO ₃ (mg/L)	0,5 ± 0,02 (9)	0,5 ± 0,1 (9)	0,4 ± 0,1 (9)	0,2 ± 0,03 (9)
MOS (g/m ²)	49,5 ± 13,2 (6)	48,6 ± 14,4 (9)	36,3 ± 3,6 (9)	61,3 ± 6,8 (9)
pHs	6,34 ± 0,14 (5)	6,79 ± 0,14 (5)	6,70 ± 0,52 (5)	6,96 ± 0,26(5)

ND: no detectado

Influencia de los meses, los ríos y las variables fisicoquímicas (F-Q) sobre la abundancia total. El modelo seleccionado (con menor AIC) incluyó las variables río, temperatura, oxígeno disuelto (OD) y alcalinidad del agua; sin embargo, solo los coeficientes de río y OD resultaron significativos (Tabla 3). Los ríos Cuyagua y San Miguel mostraron diferencias significativas con respecto a Cata que presentó la menor abundancia, y la variable OD obtuvo un coeficiente negativo, lo cual significa que por cada aumento de una unidad en OD, el recuento logarítmico esperado de la abundancia disminuye en -1.52 (Tabla 3). La relación entre la abundancia y OD presentó diferencias entre ríos, observando en Cuyagua una relación directamente proporcional entre la abundancia y el OD, siendo contraria en los otros ríos evaluados. Los menores valores de OD fueron observados en los ríos Cata y Ocumare, donde se detectaron las menores abundancias (Figura 4).

Tabla 3. Modelo lineal generalizado ajustado a una distribución binomial negativa para datos de abundancia.

Predictores	Abundancia		
	Log-Media	CI	p
(Intercepto)	20,87	2,68 – 40,34	0,013
Río [Cuyagua]	2,28	0,39 – 4,16	0,002
Río [Ocumare]	1,26	-0,53 – 3,06	0,151
Río [San Miguel]	3,04	0,93 – 5,15	<0,001
Alcalinidad	3,35	-0,35 – 7,32	0,053
Temperatura	-0,36	-0,80 – 0,04	0,065
OD	-1,52	-2,95 – -0,14	0,008

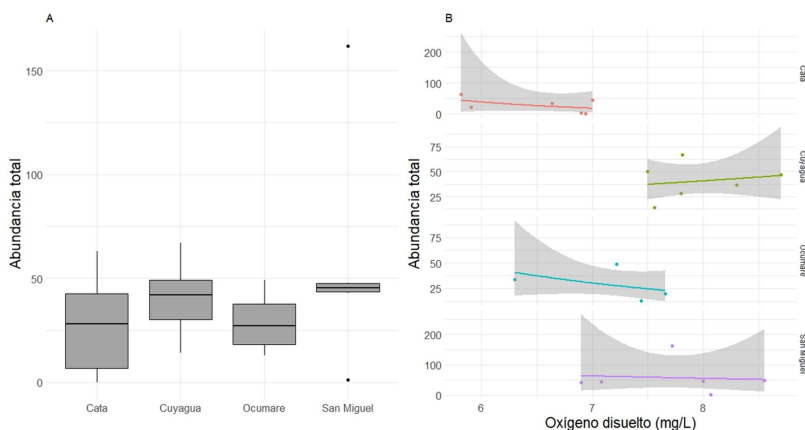


Figura 4. A) Media de la abundancia total de camarones a través de los ríos evaluados en las costas del estado Aragua. B) Curvas de regresión binomial negativa de la relación entre abundancia total y oxígeno disuelto. Las áreas sombreadas sobre las líneas de regresión indican intervalos de confianza del 95%.

El oxígeno disuelto en el agua, la temperatura, la conductividad son variables mencionadas en la literatura que influyen en la abundancia y distribución de los camarones de agua dulce (Hunte, 1978; Yasser *y col.*, 2018). La tolerancia a los niveles de OD en el agua puede variar entre especies de camarones, así la literatura menciona para camarones en Jamaica, en el Caribe, que aquellas especies que habitan las zonas bajas de los ríos toleran mejor bajos niveles de OD, que las que habitan en zonas altas donde se registran mayores velocidades de corrientes, menor temperatura, menor profundidad (Hunte, 1978). En un estudio realizado en Australia sobre la distribución de camarones Atyidae (Yasser *y col.*, 2018), fue detectado dentro del complejo de especies crípticas de *Caridina indistincta* Calman, que hubo diferencias en su respuesta a las variables de calidad del agua, donde *C. indistincta* sp. A presentó una asociación negativa con el OD y la elevación, mientras que *C. indistincta* sp. B pareció ocurrir a mayores elevaciones, y *C. indistincta* sp. D prefirió valores de rango de OD más altos (Yasser *y col.*, 2018). En el presente estudio, estamos exponiendo los resultados relacionados principalmente con las especies de importancia pesquera y algunas tendencias generales relacionadas con la abundancia total de individuos observada, habrá que continuar analizando el resto de los grupos de especies encontradas para ofrecer resultados más específicos del efecto de las variables F-Q sobre la distribución de especies en estos ríos costeros.

Asociación entre la abundancia de *Macrobrachium carcinus* (Mc) y *M. acanthurus* (Ma), los microhábitas y los ríos de recolección. La especie Ma presentó una mayor frecuencia en los ríos San Miguel y Cata, mientras que la especie Mc obtuvo la mayor frecuencia en el río Ocumare (Figura 5). Fue observada una asociación significativa entre especies y ríos (prueba exacta de Fisher, $P = 0,0001$).

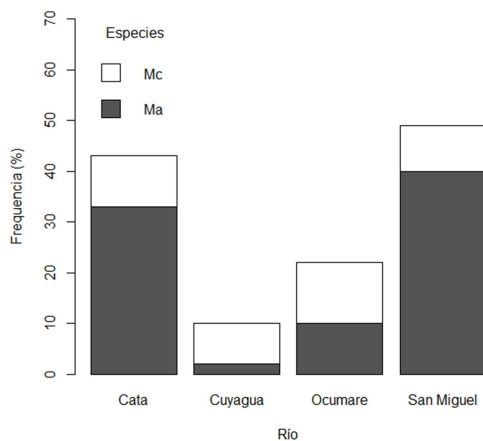


Figura 5. Asociación de las especies *Macrobrachium acanthurus* (Ma) y *M. carcinus* (Mc) con los ríos evaluados.

Considerando todos los ríos evaluados fue encontrada una asociación significativa entre las variables “especie vs microhábitats” (prueba exacta de Fisher, $P = 0,018$). La especie Ma presentó mayores frecuencias de aparición que Mc exhibiendo la mayor frecuencia asociada con el microhábitat de remansos (rem) (Figura 6). La especie Mc no mostró preferencia por los hábitats evaluados. La zona de rápidos presentó las menores frecuencias de aparición de ambas especies.

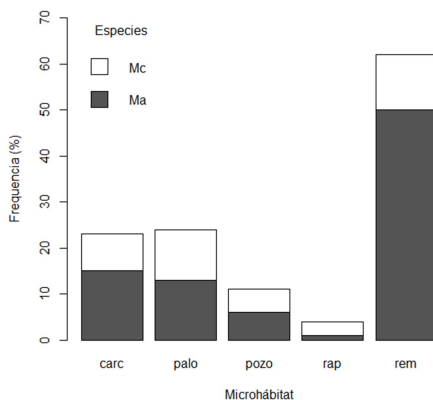


Figura 6. Asociación de las especies *Macrobrachium acanthurus* (Ma) y *M. carcinus* (Mc) con los microhábitats: cárcava (carc), palo, pozo, rápido (rap) y remanso (rem) considerando todos los ríos evaluados.

Las variables relacionadas con la calidad del agua (oxígeno disuelto, temperatura, conductividad, velocidad de corriente) son mencionadas en la literatura que influyen la distribución de las especies de camarones en los ríos (Hunte 1978; Yasser *et al.* 2018).

Macrobrachium acanthurus mostró su mayor frecuencia de individuos en la zona de los remansos, mientras que *M. carcinus* no mostró preferencias por algún microhábitat particular (Figura 6), aunque sí mostró una asociación con el río Ocumare, de mayor cuenca y caudal entre los ríos evaluados. Gamba (1982) menciona que *M. carcinus* fue recolectado detrás de grandes rocas en la zona de rápidos en un intervalo altitudinal entre los 10 a 140 m s.n.m., aunque en su estudio evaluó principalmente las diferentes alturas donde ocurren las diversas especies de camarones en ríos de la costa norte de Venezuela.

Los segmentos examinados de los ríos Cata y San Miguel fueron similares, ambos presentaron un lecho arenoso y con presencia de bambú en sus márgenes, lo cual parece favorecer la presencia de *M. acanthurus*. En los remansos la velocidad de corriente es baja, lo cual favorece la acumulación de hojarasca y por ende de potenciales recursos alimenticios,

insectos y otros invertebrados. Los camarones de agua dulce son principalmente omnívoros (García-Guerrero *y col.*, 2013) y algunas especies pueden procesar la hojarasca acumulada en el lecho de los ríos en beneficio de otras especies y del ciclo de nutrientes (March *y col.*, 2002). Por otro lado, según Montoya *y col.* (2014) la presencia de vegetación sumergida y la ausencia de topografía de crestas y valles en las playas de arena del río Cinaruco en los llanos del Orinoco, fueron los factores más fuertemente asociados con una alta abundancia de camarones palaemónidos; estos autores concluyen que el régimen de flujo estacional y geomorfología crean la heterogeneidad hidráulica de hábitats que es esencial para los movimientos diarios de camarones entre áreas utilizadas para alimentación nocturna y refugio diurno. Estas asociaciones con los microhábitats estimulan a continuar investigando sobre la ecología trófica de estas especies.

Proporción de machos y hembras. En total fueron recolectados 35 machos y 39 hembras de *M. acanthurus*, y 14 machos y 27 hembras de *M. carcinus*. En ambas especies no se encontraron desviaciones de la proporción de sexos esperada 1:1 (Ma: $\chi^2 = 0,12162$; g.l. = 1; P = 0,7273 y Mc: $\chi^2 = 3,5122$, g.l. = 1, P = 0,06092). No fueron encontradas relaciones significativas entre el sexo y los microhábitats para ninguna de las especies (prueba exacta de Fisher, Ma: P = 0,7518; Mc: P = 0,1902) (Figura 7). En la estructura poblacional, una proporción sexual de 1:1 es un indicativo del equilibrio biológico de la población, de manera que se maximiza el encuentro entre machos y hembras (Fisher, 1930); sin embargo, diversos factores como la depredación, competencia, reproducción, supervivencia, etc. pueden conducir la dominancia de individuos de uno u otro sexo. Son pocas las especies de camarones de agua dulce donde se han estudiado estos aspectos reproductivos de la historia de vida, se menciona que para *Macrobrachium brasiliense* (Heller) no se encontraron desviaciones de la proporción 1:1 (Graça y Mungia, 2009; citado por García-Guerrero *y col.* 2013) similar a lo encontrado en este estudio. No obstante, Montoya (2003) observó proporciones machos:hembras muy variables entre especies de *Macrobrachium* en el Delta del Orinoco, pero siempre mostrando valores por debajo de 1,0 (*M. surinamicum* 1:1,5; *M. jelskii* 1:10; *M. amazonicum* 1:2). En poblaciones naturales de *Macrobrachium amazonicum* de Brasil, se ha observado una proporción (machos:hembras) por debajo de 1.0, en ambos ejemplos fue encontrado una preponderancia de hembras (Pantaleão *y col.*, 2012; Hayd y Anger, 2013). Se necesitan más estudios de campo para analizar las relaciones entre las variaciones en la proporción de sexos y los sistemas de apareamiento en las diversas especies de camarones de agua dulce.

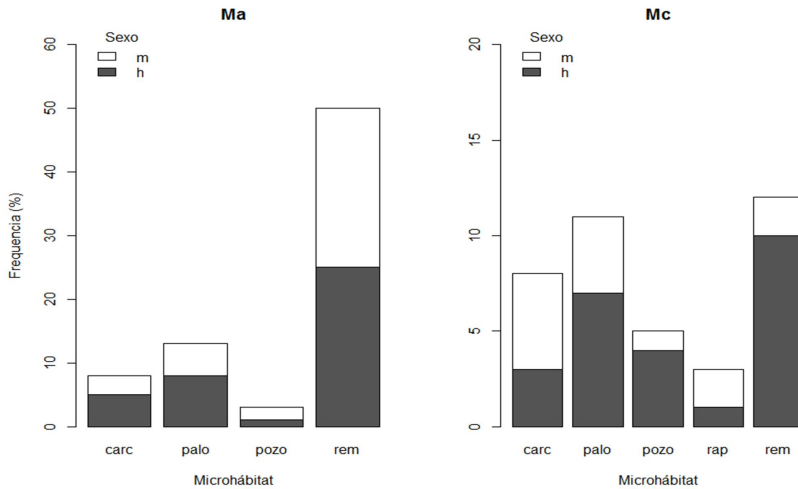


Figura 7. Relación entre la frecuencia relativa, en hembras y machos de ambas especies, y el microhábitat de recolección, *Macrobrachium acanthurus* (Ma) y *M. carcinus* (Mc).

Variables biométricas. Para la especie Ma fueron encontradas diferencias significativas entre ríos, en las variables biométricas analizadas (Tabla 4). Los ejemplares de Ma encontrados en el río Cata fueron diferenciados del resto de los ríos, mostrando los valores significativamente más bajos de longitud (lt, lc) (Figura 8A). Mientras que la especie Mc no mostró diferencias en las variables biométricas entre los ríos evaluados (Figura 8B). Los valores de longitud total (lt) promedio en Mc fueron de $145,8 \pm 4,7$ mm (toda la población), $155,8 \pm 8,3$ mm (machos), $140,0 \pm 5,4$ mm (hembras), con un máximo en hembras ovadas de 181,4 mm y en machos de 208,1 mm; no se capturaron animales por debajo de $lt = 56,3$ mm.

Tabla 4. Resultados del Anova de transformación alineada de rangos. Abreviaturas: g.l. grados de libertad; lt: longitud total; lc: longitud del cefalotórax. *Macrobrachium acanthurus* (Ma), *M. carcinus* (Mc).

Especie	Variable	g.l.	g.l. residual	F	P
Ma	lt	3	82	13,002	<0,001
	lc	3	82	12,338	<0,001
Mc	lt	3	34	2,2358	>0,05
	lc	3	34	3,0827	>0,05

Las menores tallas de Ma observadas en el río Cata pueden estar reflejando la presión de pesca artesanal para consumo local por parte de las comunidades asentadas en estas zonas. En encuestas realizadas a miembros de las comunidades que viven en estos pueblos de la costa, revelaron que en el río Cata para conseguir camarones de grandes tallas deben ir a pescar en zonas de mayor altura, hacia las cabeceras del río, situación que en el pasado no sucedía de acuerdo a estos relatos (López-Sánchez *com. personal*). Algunas de las especies de *Macrobrachium* tienen un alto valor económico sobre la base de su sabor, alto contenido de proteína y atractivo visual, siendo un producto bien cotizado como alimento para consumo humano (Kent, 1995). En todos los países de Latinoamérica la pesca de este género es principalmente artesanal o de subsistencia por parte de comunidades asentadas en las márgenes de los ríos; con frecuencia ejercida de manera informal o ilegal y, en la mayoría de los casos, su captura no es reportada o documentada oficialmente (García-Guerrero *y col.*, 2013).

Los valores máximos de longitud total son similares a los citados por Maggo-Leccia (1995) para *M. carcinus* en el río Neverí al oriente de Venezuela. Este autor registró un largo total máximo en machos de 215 mm (medido desde la punta del rostro hasta el extremo posterior del telson) y 193 mm en las hembras. Es importante mencionar que las tallas encontradas podrían no diferenciarse de las tallas registradas para el río Neverí, considerando que, en nuestro estudio la medida del largo total fue realizada desde el borde posterior de la órbita hasta la punta del telson, es decir no se consideró el largo del rostro.

Para los ríos de Nicaragua se han registrado tallas mayores a las observadas en este estudio, en hembras y machos de la especie *M. carcinus* (lt = 223 mm y 278 mm, para hembras y machos respectivamente) (Pascual, 2005). Esto apunta hacia la posibilidad de encontrar ejemplares de tallas similares en ríos de Venezuela; sobre todo, si se considera un posible sesgo por tamaño en los resultados del presente trabajo, debido a las limitaciones impuestas por el diámetro de la boca de las nasas empleadas (40,55 mm) que excluirían a ejemplares de mayor tamaño. En general, aún falta seguir investigando sobre los aspectos ecológicos y de cultivo de los langostinos nativos de Venezuela. Sin embargo, existen estudios realizados en el país sobre la biología y ecología de *M. carcinus* (Quijada y Pereira, 1990, Graziani *y col.*, 1993), *M. amazonicum* (Alfaro, 1979; Silva, 1980; Vásquez, 1980) y *M. jelskii* (Gamba, 1981; 1982; 1984; 1997; Urbano *y col.*, 2010) para los cuales, a pesar de su talla y potencial de aprovechamiento, aún se carece de programas de cultivo o manejo a nivel nacional.

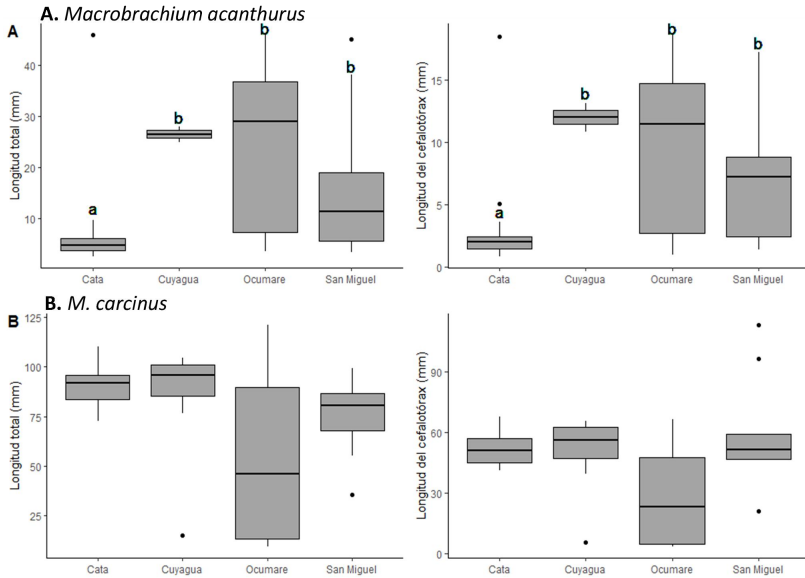


Figura 8. Medidas de variables biométricas de las especies *Macrobrachium acanthurus* (A) y *M. carcinus* (B), a través de cuatro ríos muestreados. Las letras minúsculas diferentes indican grupos con diferencias significativas entre ríos según la prueba post hoc de Tukey ($P < 0,05$).

Como conclusión general se puede decir que la presencia de adultos y juveniles de varias especies de camarones en la zona de la planicie costera de estos ríos, donde fue realizado este trabajo, sobre todo el hallazgo de juveniles de *Atya dressleri* resulta de suma importancia, porque señala el buen estado de conservación del corredor “río-desembocadura-mar”. Este corredor es de vital importancia para el mantenimiento del intercambio y prosecución de las diversas fases del ciclo de vida de estas especies anfídomas, muchas de las cuales representan un importante recurso para las pesquerías de las comunidades humanas que habitan a lo largo de la costa de Venezuela. Se debe continuar investigando para incrementar el conocimiento sobre los procesos que subyacen a las relaciones entre las abundancias de especies de camarones y las variables ambientales y biológicas, de manera de incrementar la comprensión del funcionamiento de estos ecosistemas.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen al MINEC y la oficina de Diversidad Biológica por el permiso de captura de invertebrados silvestres otorgado (N° 0034, 30/12/2011). Al FONACIT por el financiamiento Proyecto de Estímulo a la Investigación PEI

N°2011001100. A la Comandancia General de la Armada, República Bolivariana de Venezuela por permitir el acceso al Apostadero Naval Tomás Vega. A los árbitros anónimos quienes con sus observaciones contribuyeron a mejorar el manuscrito. A los colegas Carlos Carmona, Sergio Cobarrubia, María T. Moreno y Wilmer Rojas quienes contribuyeron en la recolección del material biológico. A Bruno Mattern y Rafael Aponte por apoyo logístico en Ocumare de La Costa.

LITERATURA CITADA

- Abele, L.G. 1975. A new species of freshwater shrimp (Genus *Atya*) from the Pacific drainages of Panama. *Proceedings of the Biological Society of Washington*. 88(6): 51–58.
- Albertoni, E., C. Palma y F. Esteves. 2003. Overlap of dietary niche and selectivity of three shrimp species (Crustacea, Decapoda) in a tropical coastal lagoon (Rio de Janeiro, Brazil). *Revista Brasileira de Zoologia*. 20(1): 395-403.
- Alfaro, Y. 1979. Algunos aspectos de la biología de la especie *Macrobrachium amazonicum* (Heller 1862) (Crustacea: Decapoda). Tesis de Grado, Universidad de Oriente, Cumaná, Venezuela. 56p.
- Anger, K. 2013. Neotropical *Macrobrachium* (Caridea: Palaemonidae): on the biology, origin, and radiation of the freshwater-invading shrimp. *Journal of Crustacean Biology*. 33(2): 151-183.
- APHA, AWWA, WEF. 2005. *Standard methods for the examination of water and wastewater*. APHA WEF AWWA. Washington, D.C.
- Bauer, R. 2013. Amphidromy in shrimps: a life cycle between rivers and the sea. *Latin American Journal of Aquatic Research*, 41 (4): 633-650.
- Casariago, A., R. List y G. Ceballos. 2008. Tamaño poblacional y alimentación de la nutria de río *Lontra longicaudis* en la costa de Oaxaca. *Acta Zoológica Mexicana*. 24(2): 179-199.
- Chace, F.A., Jr. y H.H., Jr. Hobbs. 1969. The Freshwater and Terrestrial Decapod Crustaceans of the West Indies with reference to Dominica. *Bulletin of the United States National Museum, Smithsonian Institution*. 292: 1-258.
- Collins, P., V. Williner y F. Giri. 2007. Trophic relationships in crustacean decapods of a river with a floodplain. Predation in organisms: a distinct phenomenon, 59-86.
- Cumberlidge, N., F. Alvarez y J.L. Villalobos. 2014. Results of the global conservation assessment of the freshwater crabs (Brachyura, Pseudothelphusidae and Trichodactylidae): The Neotropical region, with an update on diversity. *ZooKeys*. 457: 133-157.
- De Grave, S., Y. Cai y A. Anker. 2008. Global diversity of shrimps (Crustacea: Decapoda:Caridea) in freshwater. *Hydrobiologia*. 595: 287-293.
- De Grave, S. y C.H.J.M. Franssen. 2011. Carideorum Catalogus: The Recent Species of the Dendrobranchiate, Stenopodidean, Procarididean and Caridean Shrimps (Crustacea: Decapoda). *Zoologische Mededeelingen*. 85(9): 195-589.
- Gamba, A.L. 1981. Desarrollo larval abreviado del camarón de agua dulce *Macrobrachium jelskii* (Miers, 1877). *Mem. Simp. Conm. del X Aniv. USB, Caracas*. 22 p.
- Gamba, A.L. 1982. *Macrobrachium*: its presence in estuaries of the northern Venezuelan coast (Decapoda, Palaemonidae). *Caribbean Journal Science*. 18: 23-28.
- Gamba, A.L. 1984. Different egg-associated and larval development characteristics of *Macrobrachium jelskii* and *M. amazonicum* in a Venezuelan continental lagoon. *International Journal of Invertebrate Reproduction*. 7: 135-142.

- Gamba, A.L. 1997. Biología reproductiva de *Macrobrachium jelskii* (Miers, 1877) y *Macrobrachium amazonicum* (Heller, 1862) en Venezuela (Crustacea, Decapoda, Palaemonidae). *Acta Científica Venezolana*. 48: 19- 26.
- García-Guerrero, M.U., F. Becerril-Morales, F. Vega-Villasante y L.D. Espinosa-Chaurand. 2013. Los langostinos del género *Macrobrachium* con importancia económica y pesquera en América Latina: conocimiento actual, rol ecológico y conservación. *Latin American Journal of Aquatic Research*. 41(4): 651-675.
- Graziani, C., K. Chung y M. De Donato. 1993. Comportamiento reproductivo y fertilidad de *Macrobrachium carcinus* (Decapoda: Palaemonidae) en Venezuela. *Revista de Biología Tropical*. 41(3): 657 - 665.
- Hayd, L. y K. Anger. 2013. Reproductive and morphometric traits of *Macrobrachium amazonicum* (Decapoda: Palaemonidae) from the Pantanal, Brazil, suggests initial speciation. *Revista de Biología Tropical*. 61(1): 39-57.
- Hobbs, H.H., Jr. y C.W. Jr. Hart. 1982. The shrimp genus *Atya* (Decapoda: Atyidae). *Smithsonian Contributions to Zoology*. 364: 1-143.
- Huber, O. y C. Alarcón. 1988. *Mapa de Vegetación de Venezuela*. 1:2000000. MARNR-The Nature Conservancy. Caracas, Venezuela.
- Hunte, W. 1978. The distribution of freshwater shrimps (Atyidae and Palaemonidae) in Jamaica. *Zoological Journal of the Linnean Society*. 64(2): 135-150.
- Kay, M., L. Elkin, J. Higgins y J. Wobbrock. 2021. *ARTool: Aligned Rank Transform for Nonparametric Factorial ANOVAs*. R package version 0.11.1. <https://github.com/mjskay/ARTool>. DOI: 10.5281/zenodo.594511.
- Kent, G. 1995. Aquaculture and food security. Proceedings of the PACON Conference on Sustainable Aquaculture June, Honolulu, Hawaii, USA. *Honolulu: Pacific Congress on Marine Science and Technology*. 95: 11-14.
- Lasso, C. 2009. *Consumo de pescado y fauna acuática en la cuenca amazónica venezolana: un análisis de nueve casos de estudio entre las comunidades indígenas*. Informe Técnico preparado para la Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y Alimentación (FAO). Roma, 39 pp.
- Lewis, D.W. y D. Mc Conchie. 1994. *Analytical sedimentology*. Springer Science & Business Media. Dordrecht. 197 pp.
- Lindén, A. y S. Mäntyniemi. 2011. Using the negative binomial distribution to model overdispersion in ecological count data. *Ecology*. 92(7): 1414-1421.
- López, B. y G. Pereira. 1994. Contribución al conocimiento de los crustáceos y moluscos de la Península de Paria / Parte I: Crustacea: Decapoda. *Memoria de la Sociedad de Ciencias Naturales La Salle*. LIV (41): 51-75.
- López, B. y G. Pereira. 1996. Inventario de los crustáceos decápodos de las zonas altas y media del delta del río Orinoco, Venezuela. *Acta Biologica Venezuelica*. 16(3): 45-64.
- López, B. y G. Pereira. 1998. *Actualización del inventario de crustáceos del delta del Orinoco*. En: López, J., Saavedra, I. y Dubois, M. (eds.), *El Río Orinoco: Aprovechamiento Sustentable*, Instituto de Mecánica de Fluidos, Facultad de Ingeniería, Universidad Central de Venezuela. 1998. pp. 76-85.
- López-Sánchez, B., C. Pereira y E. Quintero-Torres. 2019. Primer registro de depredación de *Mannophryne vulcano* (Amphibia, Anura) por el cangrejo de agua dulce *Rodriguezus iturbei* (Crustacea, Brachyura) en Venezuela. *Anartia*. 28: 94-97.
- Magalhães, C., U.C. Barbosa, y V. Py-Daniel. 2006. Decapod crustaceans used as food by the Yanomami Indians of the Balawa-ú village, State of Amazonas, Brazil. *Acta Amazonica*. 36: 369-374.
- Magalhães, C., M.R. Campos, P.A. Collins y F.L. Mantelatto. 2016. *Diversity, distribution and conservation of freshwater crabs and shrimps in South America*.

- En: A global overview of the conservation of freshwater decapod crustaceans. Springer, Cham. pp. 303-322.
- Mago-Leccia, F. 1995. El cultivo del camarón de río *Macrobrachium carcinus*, un potencial desestimado en Venezuela. *FONAIAP Divulgación*. 50, 7pp.
- March, J., M. Pringle, J. Townsend y I. Wilson. 2002. Effects of freshwater shrimp assemblages on benthic communities along an altitudinal gradient of a tropical island stream. *Freshwater Biology*. 47: 377-390.
- Montoya, J.V. 2003. Freshwater shrimps of the genus *Macrobrachium* associated with roots of *Eichhornia crassipes* (Water Hyacinth) in the Orinoco Delta (Venezuela). *Caribbean Journal of Science*. 39(1): 155-159.
- Montoya, J.V., D.A. Arrington, y K.O. Winemiller. 2014. Seasonal and diel variation of shrimp (Crustacea, Decapoda) on sandbanks of a tropical floodplain river. *Journal of Natural History*. 48: 557-574.
- Moreno, C.A., Graziani, C.A. y T.J. Orta. 2000. Reproducción natural y artificial del camarón de río *Macrobrachium carcinus* (L). *Interciencia*. 25(5): 249-253. https://www.researchgate.net/publication/237032995_Reproduccion_natural_y_artificial_del_camaron_de_rio_Macrobrachium_carcinus_L
- Moreno, C.A., Graziani, C.A., Barrios, A.J., Villarroel, E.J. y N.J. Marcano. 2012. Estructura poblacional del camarón exótico *Macrobrachium rosenbergii* de Man, 1879 (Crustacea: Palaemonidae) en el río Morocoto, estado Sucre, Venezuela. *Zootecnia Tropical*. 30(3): 237-250.
- New, M.B. 1990. Freshwater prawn culture: A review. *Aquaculture*. 88: 99-143.
- Ogden, J., J. Kushlan y T. Tilmant. 1976. Prey selectivity by the wood stork. *Condor*. 78(3): 324-330.
- Pantaleão, J.A.F., G.L. Hirose y R.C. da Costa. 2012. Relative growth, morphological sexual maturity, and size of *Macrobrachium amazonicum* (Heller 1862) (Crustacea, Decapoda, Palaemonidae) in a population with an entirely freshwater life cycle. *Inver. Rep. Dev*. 56: (180-190).
- Pascual, J. 2005. *Estudio de la biología y ecología del camarón de río en río San Juan (Macrobrachium carcinus)*. En: Compendio de investigaciones de la ictiofauna de importancia comercial en Río San Juan y el Lago de Nicaragua. Volumen I. Ministerio del Ambiente y los Recursos Naturales, Nicaragua. 112 pp.
- Pereira, G. 1982a. El camarón gigante de nuestros ríos. *Macrobrachium carcinus*. *Natura*. 72: 22-23.
- Pereira, G. 1982b. *Los camarones del género Macrobrachium (Decapoda, Palaemonidae) de Venezuela. Taxonomía y distribución*. Trabajo de Ascenso, Universidad Central de Venezuela. Caracas, 227 pp.
- Pereira, G. 1985. Freshwater shrimps from Venezuela III: *Macrobrachium quelchi* (De Man) and *Euryrhynchus pemoni*, n.sp. (Crustacea: Decapoda: Palaemonidae) from la Gran Sabana. *Proceedings of the Biological Society of Washington*. 98(3): 615-621.
- Pereira, G. 1986. Freshwater shrimps from Venezuela I: seven new species of Palaemoninae (Crustacea: Decapoda: Palaemonidae). *Proceedings of the Biological Society of Washington*. 99 (2): 198-213.
- Pereira, G. 1991. Camarones de agua dulce de Venezuela II. Nuevas adiciones en las familias Atyidae y Palaemonidae (Crustacea, Decapoda, Caridea). *Acta Biológica Venezolánica*. 13(1-2): 75-88.
- Pereira, G., H. Egañez y J.A. Monente. 1996. Primer reporte de una población silvestre, reproductiva de *Macrobrachium rosenbergii* (De Man) (Crustacea, Decapoda, Palaemonidae) en Venezuela. *Acta Biológica Venezolánica*. 16(3): 93-95.
- Pereira G., J. García, A. Marcano, O. Lasso-Alcalá y R. Martínez-Escarbassiere. 2006. *Macroinvertebrados bénticos de la confluencia de los ríos Orinoco y Ventuari, Estado Amazonas, Venezuela*. Pp. 96-106. En: C. Lasso, J. C. Señaris,

- L. Alonso, A. Flores (eds.). RAP Bulletin of Biological Assessment 30. Conservation International, Washington.
- Pereira, G. y C.A. Lasso. 2007. A new species of *Macrobrachium* (Crustacea: Decapoda: Palaemonidae) from the Venezuelan Guayana. *Memoria de la Fundación La Salle de Ciencias Naturales*, 166: 133-139.
- Pereira, G., C.A. Lasso, J. Mora-Day, C. Magalhães, M.A. Morales Betancourt y M.R. Campos. 2009. Lista de los crustáceos decápodos de la cuenca del río Orinoco (Colombia-Venezuela). *Biota Colombiana*. 10(1-2): 75-87.
- Pereira, G. y B. López. 2015. *Camaroncito de río de Rancho Grande, Atya dressleri*. En: J.P. Rodríguez, A. García-Rawlins y F. Rojas-Suárez (eds.) Libro Rojo de la Fauna Venezolana. Cuarta edición. Provita y Empresas Polar, Caracas Venezuela.
- Quijada, A. y G. Pereira. 1990. Análisis comparativo de la dieta de tres especies de camarones del género *Macrobrachium* (Crustacea: Palaemonidae) de Venezuela. *Acta Científica Venezolana*. 41 (supl. 1): 381.
- R Core Team. 2022. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>
- Rodríguez, A.R. 2021. Métodos alternativos ante la violación de supuestos en diseños de experimentos factoriales. *Anales Científicos*. 82(2): 318-335.
- Rodríguez, G. 1980. *Los crustáceos decápodos de Venezuela*. Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas IVIC. Caracas, 494 pp.
- Rodríguez, G. 1982. Fresh-water shrimps (Crustacea, Decapoda, Natantia) of the Orinoco Basin and the Venezuelan Guayana. *Journal of Crustacean Biology*. 2(3): 378-391.
- Silva, J.O. 1980. Morfología e índice de fecundidad en *Macrobrachium amazonicum* (Heller 1862) y *M. jelskii* (Miera 1877). *Resumen Congreso Lat. Zool.*, Mérida, Venezuela 1: 1-427.
- Sukumaran, N. y N. Kutty. 1979. Vulnerability of prey to predation by freshwater prawn, *Macrobrachium malcolmsonii*. *Aquaculture*. 16(4): 363-366
- Urbano, T., A. Silva, L. Medina, C. Moreno, M. Guevara, y C. Graziani. 2010. Crecimiento del camarón de agua dulce *Macrobrachium jelskii* (Miers, 1877), en lagunas de cultivo. *Zootecnia Tropical*. 28(2): 163-172.
- Valencia, D. y M. Campos. 2007. Freshwater prawns of the genus *Macrobrachium* Bate, 1868 (Crustacea: Decapoda: Palaemonidae) of Colombia. *Zootaxa*. 1456: 1-44.
- Vanegas, L., L. Rondón y G. Paula. 2023. glmtoolbox: Set of Tools to Data Analysis using Generalized Linear Models. R package version 0.1.6, <https://CRAN.R-project.org/package=glmtoolbox>
- Vásquez, L. E. 1980. Contribución al conocimiento de la biología del camarón de río *Macrobrachium amazonicum* (Heller) (Decapoda: Palaemonidae) en función de su potencial de cultivo. *Mem. Soc. Cienc. Nat. La Salle*. 113: 139-157.
- Vega-Villasante, F., M.U. García-Guerrero, E. Cortés-Jacinto, S. Yamasaki-Granados, C.E. Montoya-Martínez, M.A. Vargas-Ceballos y H.G. Nolasco-Soria. 2014. Los camarones de agua dulce del género *Macrobrachium*: biología, ecología y explotación. *Temas sobre investigaciones costeras. Universidad de Guadalajara, Jalisco*, 273-315.
- Wetzel, R.G. y G.E. Likens. 2000. *Limnological Analyses*. Third Edition. Springer-Verlag.
- Yasser, A.G., F. Sheldon y J.M. Hughes. 2018. Spatial distributions and environmental relationships of two species complexes of freshwater atyid shrimps. *Ecosphere*. 9(8): e02388. <https://doi.org/10.1002/ecs2.2388>.