



**UNIVERSIDAD CENTRAL DE
VENEZUELA
FACULTAD DE CIENCIAS
ESCUELA DE BIOLOGÍA**

**Dinámica poblacional e historia de vida de las especies de
cangrejos de agua dulce *Orthothelphusa venezuelensis* y
Rodriguezus iturbei (Crustacea: Brachyura:
Pseudothelphusidae) presentes en dos quebradas del Instituto
Venezolano de Investigaciones Científicas (IVIC), estado
Miranda**

TRABAJO ESPECIAL DE GRADO

Presentado ante la Ilustre Universidad
Central de Venezuela, por la bachiller
Cassandra Vanesa Pereira Henríquez
como requisito parcial para optar al título
de Licenciado en Biología

Tutora: Dra. Beatriz López Sánchez

Caracas, Venezuela
OCTUBRE - 2018

AGRADECIMIENTOS

A mi familia, mi mamá María Auxiliadora, mi papá Victor y mi hermana Dayanna por apoyarme siempre durante toda mi carrera e impulsarme a completarla, a mi tutora Beatriz por orientarme y confiar en mí, a Enrique, Sergio y Manuela por brindarme apoyo técnico y académico para lograr aplicar las metodologías y técnicas empleadas, a la profesora Hedelvy por ser tan atenta conmigo durante todo mi proceso en este trabajo de investigación, a mis amigas Herimar, Oriana, Oriana Ochoa, Anny y a mi novio Ricardo por siempre ayudarme a lograr este objetivo y a mi perrito Gonner por acompañarme durante las noches de desvelo. A mi universidad por ser el lugar donde me formé para ser la mejor profesional que puedo ser.



UNIVERSIDAD CENTRAL DE VENEZUELA

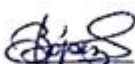
FACULTAD DE CIENCIAS

ESCUELA DE BIOLOGÍA



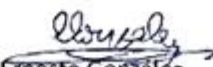
VEREDICTO

Quienes suscriben, miembros del jurado designados por el Consejo de Escuela de Biología de la Facultad de Ciencias de la Universidad Central de Venezuela, para evaluar el Trabajo Especial de Grado titulado "Dinámica poblacional e historia de vida de las especies de cangrejos de agua dulce *Orthothelphusa venezuelensis* y *Rodriguezus iturbei* (Crustacea: Brachyura: Pseudothelphusidae) presentes en dos quebradas del Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas (IVIC), estado Miranda", presentado por la Br. Cassandra Vanesa Pereira, titular de la cédula de identidad N° 21.120.766, a los fines de cumplir con el requisito para optar al título de Licenciado en Biología, consideramos que este trabajo cumple con los requisitos exigidos por esta Casa de Estudios y es aprobado en nombre de la Universidad Central de Venezuela en la ciudad de Caracas, a los 11 días del mes de octubre de 2018.


Beatriz López
(Tutora – IVIC)


Hedelvi Guada
(Asesora Académica)


Jonathan Vera
(Jurado)


Ernesto González
(Jurado)

RESUMEN

El conocimiento que se tiene acerca de la dinámica poblacional e historia de vida de las poblaciones de cangrejos Pseudothelphusidae en el Neotrópico es escaso y en Venezuela los estudios sobre esta familia se han centrado en inventarios de especies y trabajos taxonómicos. Por lo tanto en este estudio se evaluó la dinámica poblacional y aspectos de la historia de vida de las especies de cangrejos de agua dulce *Orthothelphusa venezuelensis* y *Rodriguezus iturbei* presentes en dos quebradas ubicadas en el IVIC. Para ello fueron realizados muestreos manuales utilizando la captura por unidad de esfuerzo (2 personas por media hora) como método de muestreo desde enero de 2017 a febrero de 2018. En la quebrada Manantial (qM) los individuos *R. iturbei* fueron recolectados en su mayoría en la zona de mayor altitud, mientras que los cangrejos *O. venezuelensis* fueron encontrados con mayor frecuencia en la zona de menor altitud. Por otra parte en la quebrada Fernández Morán (qFM) las abundancias mensuales registradas para cada especie fueron menores en comparación con la qM. Dichos resultados fueron debido a la progresiva pérdida del hábitat en la qFM. Los parámetros fisicoquímicos no tuvieron una influencia aparente en el número de cangrejos, en contraste, las características del hábitat constituyeron la principal fuente de variación en la abundancia de *O. venezuelensis* y *R. iturbei*. Por otra parte, según los resultados obtenidos en la distribución de frecuencias de tallas de las especies, las zonas muestreadas presentaron en su mayoría individuos juveniles, por lo tanto dichas zonas pueden considerarse guarderías. Por último el patrón de crecimiento para las relaciones morfométricas analizadas fue positivamente alométrico, tanto en la etapa juvenil como en la etapa adulta de ambos sexos de *R. iturbei* y *O. venezuelensis*.

Palabras claves: captura por unidad de esfuerzo, estructura poblacional, crecimiento relativo, quebradas, Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas.

ÍNDICE

RESUMEN.....	4
ÍNDICE.....	5
ÍNDICE DE TABLAS.....	7
ÍNDICE DE FIGURAS.....	8
1. INTRODUCCIÓN.....	10
1.1 Cangrejos de agua dulce.....	10
1.2 Familia Pseudothelphusidae.....	12
2. ANTECEDENTES.....	17
2.1 Antecedentes taxonómico.....	17
2.2 Antecedentes ecológicos	18
3. OBJETIVOS	24
3.1 Objetivo general.....	24
3.2 Objetivos específicos.....	24
4. MATERIALES Y MÉTODOS	25
4.1 Área de estudio	25
4.1.1 Quebradas seleccionadas.....	27
4.2 Muestreo de las poblaciones de cangrejos	27
4.2.1 Captura por unidad de esfuerzo	27
4.2.2 Trampas “Sherman”.....	28
4.3 Identificación taxonómica y medidas morfométricas.	29
4.4 Determinación de variables fisicoquímicas	31
4.4.1 Variables <i>in situ</i> (temperatura del aire y del agua, humedad relativa y oxígeno disuelto en agua)	31
4.4.2 Variables <i>ex situ</i>	32
4.4.2.1 Recolección de muestras de agua	32
4.4.2.2 pH y conductividad	32

4.5 Caracterización del lecho de las quebradas	33
4.5.1 Muestreo.....	33
4.5.2 Medidas de fragmentos de roca superficiales.....	34
4.5.3 Recolección de muestras de sedimentos.....	34
4.5.4 Determinación del porcentaje de materia orgánica (% MO).....	34
4.5.5 Análisis granulométrico	35
4.6 Análisis estadístico.....	36
5. RESULTADOS.....	43
5.1 Variables fisicoquímicas.....	43
5.2 Caracterización del lecho de las quebradas.....	55
5.3 Abundancia mensual de <i>Orthothelphusa venezuelensis</i> y <i>Rodriguezus iturbei</i>	63
5.3.1 Efecto de los parámetros fisicoquímicos, el hábitat y la variación temporal sobre la abundancia de <i>Orthothelphusa venezuelensis</i>	68
5.3.2 Efecto de los parámetros fisicoquímicos, el hábitat y la variación temporal la sobre la abundancia de <i>Rodriguezus iturbei</i>	73
5.4 Estructura poblacional.....	80
5.5 Fecundidad.....	85
5.6 Crecimiento relativo.....	86
6. DISCUSIÓN.....	91
6.1 Abundancia de <i>Orthothelphusa venezuelensis</i> y <i>Rodriguezus iturbei</i>	91
6.2 Estructura poblacional.....	98
6.3 Fecundidad.....	101
6.4 Crecimiento relativo.....	102
7. CONCLUSIONES.....	107
8. RECOMENDACIONES.....	110
9. BIBLIOGRAFÍA	110

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Características morfológicas básicas de un cangrejo de agua dulce.....	11
Figura 2. <i>Orthothelphusa venezuelensis</i> y <i>Rodriguezus iturbei</i>	14
Figura 3. Distribución de las especies <i>Rodriguezus iturbei</i> y <i>Orthothelphusa venezuelensis</i> en Venezuela.....	15
Figura 3. Quebradas del IVIC seleccionadas para el estudio.....	27
Figura 4. Quebrada Fernández Morán y quebrada Manantial.....	28
Figura 5. Determinación del sexo de los cangrejos.....	30
Figura 6. Medidas morfométricas tomadas en los cangrejos.....	31
Figura 7. Cuadrata empleada para la caracterización del lecho de las quebradas.....	33
Figura 8. Temperatura del aire registrada durante los meses de muestreo.....	45
Figura 9. Humedad relativa (%HR) registrada durante los meses de muestreo.....	45
Figura 10. Precipitación Altos Mirandinos.....	46
Figura 11. Temperatura del agua registrada durante los meses de muestreo.....	47
Figura 12. Oxígeno disuelto en agua registrado durante los meses de muestreo.....	49
Figura 13. pH del agua registrado durante los meses de muestreo.....	50
Figura 14. Conductividad del agua registrada durante los meses de muestreo.....	51
Figura 15. Correlación entre las variables fisicoquímicas con CP1 y CP2	53
Figura 16. Análisis de ordenamiento ACP en función de las variables fisicoquímicas.....	54
Figura 17. Distribución de la variabilidad entre los componentes principales.....	56
Figura 18. Correlación entre las variables del hábitat con CP1 y CP2.....	57
Figura 19. Análisis de ordenamiento ACP en función de las variables del hábitat	58
Figura 20. Porcentaje de cobertura dado por hojarasca, troncos y FRS.....	59
Figura 21. Porcentaje de granulometría.....	61
Figura 22. <i>Orthothelphusa venezuelensis</i> y <i>Rodriguezus iturbei</i>	63
Figura 23. Abundancia mensual de cada especie de cangrejo de agua dulce recolectada...	65
Figura 24. Abundancia mensual de <i>Orthothelphusa venezuelensis</i> y <i>Rodriguezus iturbei</i> en cada zona de muestreo de la qM.....	66
Figura 25. Abundancia mensual de <i>Orthothelphusa venezuelensis</i> y <i>Rodriguezus iturbei</i> en cada zona de muestreo de la qFM.....	67

Figura 26. Análisis de los residuales.....	72
Figura 27. Abundancia de <i>O. venezuelensis</i> en la qFM y Manantial qM.....	73
Figura 28. Análisis de los residuales.....	77
Figura 29. Abundancia mensual de <i>R. iturbei</i> en la qFM y qM.....	79
Figura 30. Abundancia de <i>R. iturbei</i> en cada zona de muestreo de la qFM y qM.....	79
Figura 31. Gráfico caja y bigote del ancho de caparazón (AC) de las especies encontradas en las quebradas.....	81
Figura 32. Gráfico caja y bigote del ancho de caparazón de hembras y machos de <i>O. venezuelensis</i> y <i>R. iturbei</i>	82
Figura 33. Distribución de frecuencias de tallas (AC) de <i>R. iturbei</i> en la quebrada Fernández Morán y Manantial.....	83
Figura 34. Distribución de frecuencias de tallas (AC) de <i>O. venezuelensis</i> en la quebrada Fernández Morán y Manantial.....	84
Figura 35. Hembras y sus crías (A) <i>R. iturbei</i> y (B) <i>O. venezuelensis</i>	85
Figura 36. Regresión lineal entre las variables morfométricas analizadas en hembras y machos de <i>O. venezuelensis</i>	87
Figura 37. Regresión lineal entre las variables morfométricas analizadas en hembras y machos de <i>R. iturbei</i>	88

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla I. Numeración y abertura de tamices.....	36
Tabla II. Autovalor y porcentaje de varianza asociado a cada componente (variables fisicoquímicas).....	52
Tabla III. Autovalor y porcentaje de varianza asociado a cada componente (hábitat).....	56
Tabla IV. Porcentaje de materia orgánica (% MO).....	60
Tabla V. Número de rocas superiores a 5 cm de longitud y ancho máximo.....	60
Tabla VI. Coeficientes de Correlación de Pearson entre la abundancia de <i>R. iturbei</i> y los parámetros fisicoquímicos.....	68
Tabla VII. Análisis de devianza y criterio de información de Akaike modelos 1 y 2.....	69
Tabla VIII. Análisis de devianza y criterio de información de Akaike modelos 2 y 3.....	69
Tabla IX. Modelo lineal generalizado Poisson para la abundancia de <i>O. venezuelensis</i>	70
Tabla X. Coeficientes de Correlación de Pearson entre la abundancia de <i>R. iturbei</i>	73

Tabla XI. Análisis de devianza y criterio de información de Akaike modelos 1 y 2.....	74
Tabla XII. Análisis de devianza y criterio de información de Akaike modelos 2, 3 y 4.....	75
Tabla XIII. Modelo lineal generalizado Poisson para la abundancia de <i>R. iturbei</i>	76
Tabla XIV. Proporción de sexo de las especies encontradas en cada quebrada.....	80
Tabla VX. ANOVA de dos vías para el ancho del caparazón de las especies encontradas..	82
Tabla VXI. Estadística de las relaciones lineales entre la longitud de la quela mayor (LQM) y el ancho del caparazón (AC) en machos, y entre el ancho del abdomen (AA) de las hembras.....	89
Tabla XVII. Prueba F entre las pendientes (<i>b</i>) de las líneas rectas de cada etapa de desarrollo (juvenil y adulto) para hembras y machos de <i>O. venezuelensis</i> y <i>R. iturbei</i>	90

1. INTRODUCCIÓN

1.1 Cangrejos de agua dulce

Los cangrejos de agua dulce (Decapoda: Heterotremata) son un grupo grande y diverso de braquiuros que completan sus ciclos de vida independientemente de los ambientes marinos (Cumberlidge y col., 2014) y comprenden alrededor de 1400 especies pertenecientes a las familias Pseudothelphusidae, Trichodactylidae, Potamonautidae, Potamidae y Gecarcinucidae (Cumberlidge y Ng, 2009; Kawai y Cumberlidge, 2016). Estas especies son los macroinvertebrados de mayor talla que habitan las aguas continentales, como ríos y quebradas, de los bosques húmedos de tierras bajas y montañas de las regiones tropicales de América, África, Asia y Australia (Álvarez y col., 2012; Álvarez y col., 2014; Kawai y Cumberlidge, 2016). Por otro lado algunas especies son de hábito semi-terrestre o mayormente terrestre. En los ambientes que habitan estos cangrejos intervienen en el intercambio de materia y energía entre el sistema acuático y el terrestre, por lo tanto son un componente importante de estos ecosistemas (Álvarez y col., 2012; Herrera y col., 2013).

El patrón morfológico de los cangrejos de agua dulce, al igual que el resto de los cangrejos decápodos, consiste en un caparazón ensanchado y un abdomen reducido el cual se encuentra plegado por debajo del caparazón (Álvarez y col., 2012) (figura 1). Los decápodos poseen 8 pares de apéndices torácicos de los cuales 3 pares están modificados como maxilípedos, asociados a la cavidad bucal, permitiendo la manipulación del alimento y a su vez crean corrientes de agua que llegan a la cámara branquial. El resto de los pares de apéndices poseen funciones de locomoción y también son usados con fines reproductivos (Álvarez y col., 2012; Herrera y col., 2013; Da Silva y col., 2014).

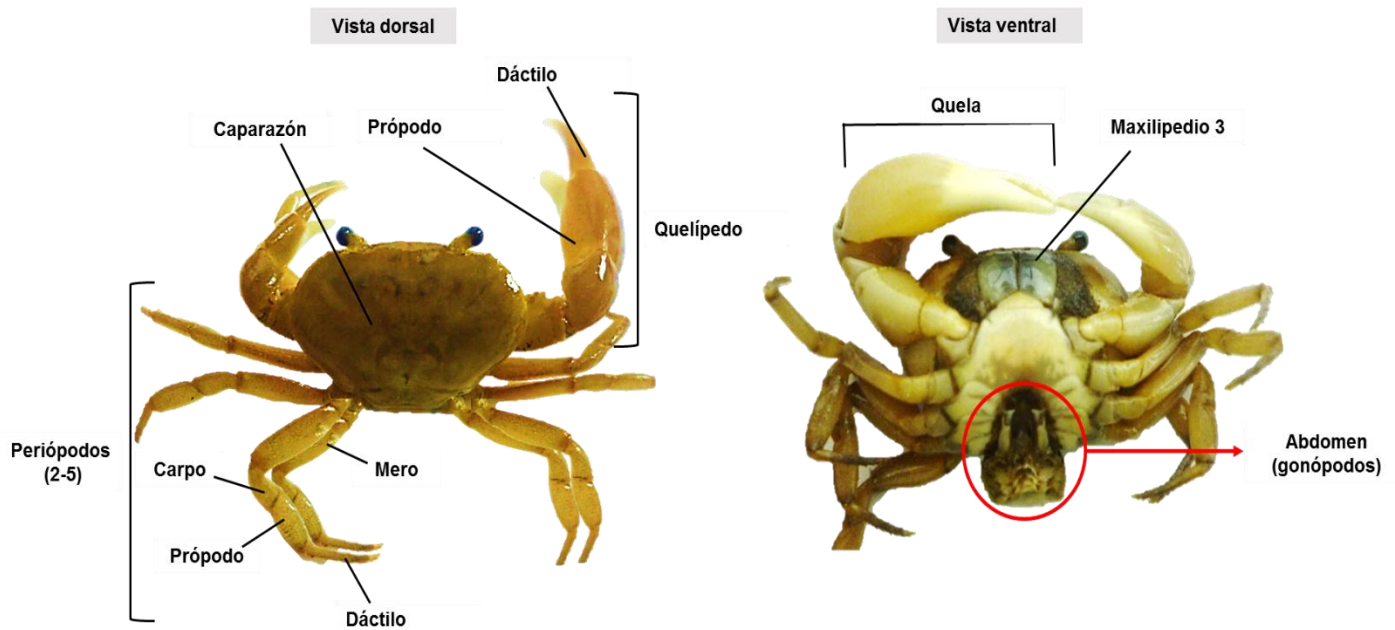


Figura 1. Características morfológicas básicas de un cangrejo de agua dulce. Se muestra un cangrejo macho.

Por otra parte, los cangrejos de agua dulce primarios se caracterizan por presentar un desarrollo directo (sin etapas larvales de vida libre) donde los embriones utilizan la yema de huevo como fuente de energía metabólica y como materia prima para la organogénesis, después de lo cual emergen del huevo como cangrejos juveniles semejantes a los adultos y permanecen cerca de la hembra, recibiendo cuidado parental (Davanzo, col., 2013; Herrera y col., 2013; Kawai y Cumberlidge, 2016). El desarrollo directo y el cuidado de huevos y crías se encuentran entre las adaptaciones evolutivas clave de los cangrejos decápodos a la vida en el agua dulce (Kawai y Cumberlidge, 2016). Luego de eclosionar, los cangrejos presentan un momento de transición durante las fases de crecimiento hasta conseguir su madurez sexual. Como en todos los crustáceos, el crecimiento ocurre de manera discontinua, debido a la exocutícula rígida que se elimina en cada proceso de muda. El cambio entre éstas ocurre por medio de mudas críticas

hasta llegar a la muda de pubertad (Mansur y col., 2002; Da Silva y col., 2014; Kawai y Cumberlidge, 2016).

La maduración sexual se caracteriza por variaciones morfológicas, fisiológicas y por cambios en el rol social de los individuos en la población, así mismo influye en la aparición de nuevos hábitos y comportamientos (Herrera y col., 2013; Da Silva y col., 2014). Las variaciones en la morfología ocurren en los patrones de crecimiento relativo de ciertas partes del crustáceo, como los quelípedos en los machos y el abdomen en las hembras con respecto al tamaño corporal. Estas dimensiones son caracteres sexuales secundarios estrechamente relacionados con las actividades reproductivas de cada sexo, por lo tanto pueden crecer a diferentes tasas dependiendo de la etapa en la cual se encuentre el cangrejo (Hartnoll, 1974; 1982; Herrera y col., 2013; Da Silva y col., 2014). Cuando la estructura en cuestión presenta un crecimiento más lento que el tamaño corporal se llama alometría negativa; en cambio, si la estructura crece a una mayor velocidad comparado con el tamaño corporal el crecimiento es alométrico positivo. De igual manera la estructura puede crecer al mismo ritmo que el cuerpo, siendo el crecimiento isométrico (Hartnoll, 1974; 1982).

El estudio del crecimiento relativo en cangrejos de agua dulce puede utilizarse como una herramienta para deducir el tamaño en que una especie alcanza su madurez sexual morfológica (Hartnoll, 1974; 1982; Araújo y col., 2012; Brandt y col., 2013).

1.1 Familia Pseudothelphusidae

La familia Pseudothelphusidae comprende una serie de cangrejos conspicuos presentes en los ríos y quebradas del Neotrópico con un rango altitudinal que va de los 300 a los 3000 m.s.n.m., con algunas especies por debajo de los 300 m.s.n.m. (Rodríguez, 1980; 1982). Estos

cangrejos, al igual que otros grupos de cangrejos de agua dulce, poseen un epitelio especializado y altamente vascularizado llamado pseudo-pulmón, el cual recubre la cámara branquial y permite la respiración aérea mientras ésta se conserve húmeda (Díaz y Rodríguez, 1977; Cumberlidge, 1991; Álvarez y col., 2012). Utilizando las ventajas que les provee esta estructura, los Pseudothelphusidae son capaces de vivir desde las orillas de un cuerpo de agua hasta en zonas húmedas del suelo de bosques y selvas (Álvarez, 2012).

La clasificación sistemática de los cangrejos Pseudothelphusidae se basa principalmente en la morfología externa de los gonópodos (primer par de pleópodos transformados del macho) (figura 1), ya que las características morfológicas externas de esta familia, tales como la forma del caparazón y la presencia de dientes o tubérculos presentan alta variabilidad, por lo que son utilizadas como caracteres secundarios en la descripción de algunas especies (Rodríguez, 1966; 1980; 1982). El estudio de los gonópodos masculinos permitió dividir la familia Pseudothelphusidae en dos subfamilias, Epilobocerinae y Pseudothelphusinae, la primera con dos géneros (*Epilobocera* y *Neoepibolocera*) y la segunda con cinco Tribus: Strengerianini, Hypolobocerini, Potamocarcinini, Pseudothelphusini y Kingsleyini (Rodríguez, 1980, 1982; De Grave y col., 2009). Su distribución geográfica se extiende desde Sonora en el Norte de México, hasta los Andes peruanos, y desde el Amazonas brasileiro, hasta las costas occidentales de América (Rodríguez, 1982) y las islas continentales (Rodríguez y López, 2003). Además posee representantes en Cuba, las Antillas Menores y Mayores (Cumberlidge y col., 2014; Arias-Pineda y col., 2015).

Venezuela es el tercer país neotropical más rico en especies de cangrejos Pseudothelphusidae con 11 géneros y 46 especies, todas pertenecientes a la subfamilia Pseudothelphusinae (Tribus Hypolobocerini, Kingsleyini, y Strengerianini) (Kawai y

Cumberlidge, 2016). Estos cangrejos habitan pequeños arroyos y otros cuerpos de agua situados en todo el territorio venezolano, principalmente en la cordillera de Los Andes, la cordillera de La Costa y la región montañosa de Guayana (Rodríguez, 1980, 1982).

Entre los cangrejos Pseudothelphusidae que habitan los cuerpos de aguas venezolanos se encuentran las especies *Orthothelphusa venezuelensis* y *Rodriguezus iturbei*, pertenecientes a la Tribu Kingsleyini (figura 2). La especie *Orthothelphusa venezuelensis* se encuentra presente en la vertiente sur del ramal litoral de la cordillera de La Costa y vertiente norte del ramal interior, particularmente alrededor del valle de Caracas y los Altos Mirandinos, abarcando un rango altitudinal de 600 a 2000 m.s.n.m. (figura 3) (Rodríguez, 1966; 1982; 1992; López, 2004).

La distribución de la especie *Rodriguezus iturbei* abarca la cuenca del río Tuy y los estados Guárico, Miranda y el Distrito Federal, incluyendo tanto zonas bajas y altas, como los Altos Mirandinos, con un intervalo altitudinal que va de los 100 a los 1400 m.s.n.m. (figura 3) (Rodríguez, 1966; 1982; 1992; López, 2004).

(A)



(B)



Figura 2. (A) *Orthothelphusa venezuelensis* (B) *Rodriguezus iturbei*

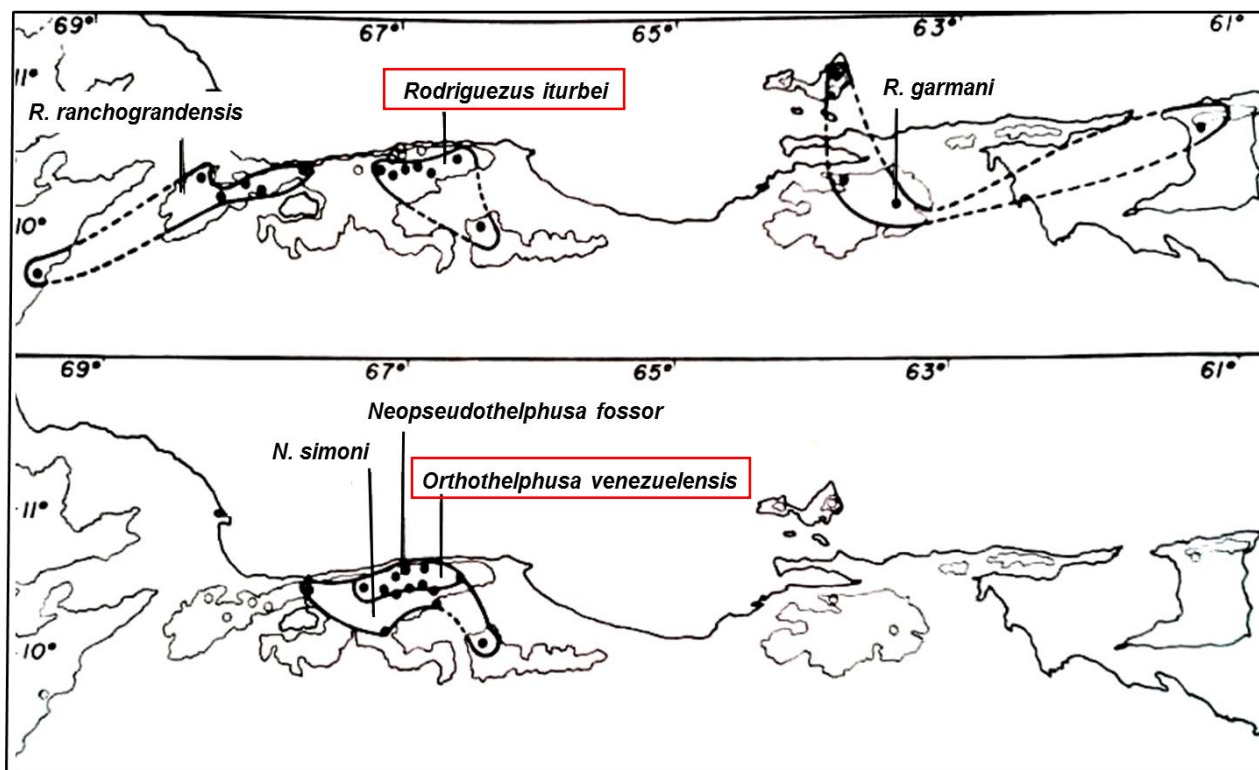


Figura 3. Distribución de las especies *Rodriguezus iturbei* y *Orthothelphusa venezuelensis* en Venezuela. Modificado de Rodríguez (1996)

Estas especies, al igual que el resto de la familia Pseudothelphusidae, se caracterizan por presentar un alto grado de endemismo (Cumberlidge y Ng, 2009; Cumberlidge y col., 2014; Taddei y col., 2015; Tejana, 2017). Esto se debe en parte a su baja capacidad de dispersión y fecundidad, por lo tanto son susceptibles a ser afectadas negativamente por eventos que modifiquen su hábitat característico. Las consecuencias de esto dependerán de los tamaños poblacionales de cada población y en la posibilidad de migración de los individuos (López, 2004; Cumberlidge y Ng, 2009; Cumberlidge y col., 2014).

La rápida degradación de los cuerpos de agua y la intensa sobreexplotación han alertado a los investigadores sobre la necesidad de monitorear las especies Pseudothelphusidae que

habitan en estos ambientes (Cumberlidge y col., 2009; Teodósio y Masunari 2009; Cumberlidge y col., 2014; Taddei y col., 2015). Sin embargo el conocimiento que se tiene acerca de la dinámica poblacional e historia de vida de las poblaciones de cangrejos Pseudothelphusidae en el Neotrópico es escaso (Delgai y Brasher, 2008; Lara y col., 2013; Arias-Pineda y col., 2015; Mamián y Zamora, 2016; Tejada, 2017) y en Venezuela los estudios sobre esta familia se han centrado en inventarios de especies y trabajos taxonómicos (Rodríguez, 1966a; 1966b; 1980; 1982; Rodríguez y Estévez, 1972; Rodríguez y López, 2003; López y Pereira, 1994; 1996, 1998; López 2004; Magalhães y Türkay, 2008; Suárez, 2015).

En vista de lo anteriormente descrito es necesario la realización de estudios ecológicos sobre esta familia, por lo tanto en este trabajo se evaluó la dinámica poblacional y aspectos de la historia de vida de las especies de cangrejos de agua dulce *Orthothelphusa venezuelensis* y *Rodriguezus iturbei* presentes en dos quebradas ubicadas en el Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas (IVIC). La información obtenida en esta investigación es de importancia, ya que permitiría evaluar a futuro los posibles impactos hacia las poblaciones de estas especies, causados por la pérdida de hábitat y los cambios ambientales, bien sea naturales o inducidos por los humanos. Cabe destacar que este estudio representa el primer análisis sobre la dinámica poblacional de las especies de cangrejos de agua dulce *Orthothelphusa venezuelensis* y *Rodriguezus iturbei* realizado en Latinoamérica, siendo un trabajo pionero y un referente de comparación para futuras investigaciones.

2. ANTECEDENTES

2.1 Antecedentes taxonómicos

Rodríguez (1966) durante un estudio sobre los cangrejos de agua dulce del norte de Venezuela identificó todas las especies, conocidas hasta el momento, del género *Pseudothelphusa*, entre ellas *Pseudothelphusa venezuelensis* y *P. garmani iturbei* (actualmente *Orthothelphusa venezuelensis* y *Rodriguesus iturbei*). Varios ejemplares examinados de *P. venezuelensis* fueron encontrados en las quebradas ubicadas en Altos de Pipe, estado Miranda a 1300 m.s.n.m. La especie *P. venezuelensis* fue recolectada por primera vez en La Colonia Tovar, estado Aragua y descrita por Rathbum en 1898 como *P. fossor*, posteriormente Rathbum en 1905 clasificó esta especie como *P. venezuelensis*. Por otra parte *P. garmani iturbei* fue hallada por primera vez en 1916 en el Río Guaire y clasificada como *P. iturbei* por Rathbum. En el estudio realizado por Rodríguez en 1966 esta especie fue descrita como *P. garmani iturbei*.

Rodríguez (1980a) realizó la descripción preliminar de catorce especies de cangrejos de agua dulce Pseudothelphusidae de América tropical y a su vez estableció cuatro nuevos géneros, entre ellos al género *Orthophelphusa*. En ese mismo año este autor presentó una monografía sobre los crustáceos decápodos de Venezuela, exponiendo entre otros, los caracteres diagnósticos de las especies de la familia Pseudothelphusidae presentes en el país, así como su distribución y hábitats asociados. Entre los crustáceos decápodos descritos se encuentra la especie *Orthophelphusa venezuelensis* y la especie *P. garmani iturbei* es clasificada dentro del género *Eudaniela* como *Eudaniela iturbei*, establecido por Pretzamm anteriormente en 1971 (Rodríguez, 1980b). Posteriormente Campos y Magalhaes (2004) introducen el género *Rodriguesus*, incluyendo dentro de este a las especies *R. garmani*, *R. trujillensis*, *R. ranchograndensis* y *R. iturbei*.

Por otro parte, López (2004) realizó un estudio que, además de la sistemática de las especies *O. venezuelensis*, *R. iturbei* y *Microthelphusa racenisi*, abarca aspectos ecológicos de estas especies, como el hábitat de recolección y tallas alcanzadas. Esta autora, con el propósito de caracterizar la fauna de cangrejos de agua dulce que habitan la vertiente sur del Parque Nacional El Ávila, cordillera de La Costa, realizó muestreos en once quebradas, durante 1993 y 1994. La especie *R. iturbei* fue recolectada con mayor frecuencia, hallada en siete quebradas de mediano a gran caudal. La máxima talla observada en machos fue de 91,2 mm de ancho de caparazón, de un ejemplar encontrado en la quebrada Quintero y en hembras fue de 80,5 mm de ancho de caparazón, hallada en la quebrada Pajaritos. López señala que en 1969 y 1971 esta especie fue recolectada en la quebrada Anauco y Maripérez, pero en este estudio no se logró encontrar ejemplares en estas quebradas por lo que esto pone en manifiesto que en el pasado *R. iturbei* poseía una distribución más amplia. Por otra parte en la especie *O. venezuelensis* la máxima talla observada en machos y hembras fue de 29,5 y 44 mm de ancho de caparazón recolectados en las quebradas Caurimare y Gamboa, respectivamente. Estas especies fueron encontradas en simpatría en cuatro quebradas, sin embargo, la primera especie tiende a ocupar mayores altitudes. La especie *M. racenisi* fue recolectada en la quebrada Caurimare, representando un nuevo registro para la vertiente sur del Parque Nacional El Ávila (actual Waraira Repano).

2.2 Antecedentes ecológicos

Como fue mencionado anteriormente, en Venezuela no se han realizado estudios referentes a la ecología de la familia Pseudothelphusidae, en consecuencia no se tienen registros de los niveles poblacionales de las especies *O. venezuelensis* y *R. iturbei*. Por lo tanto serán

descritos a continuación los aportes ecológicos de mayor relevancia para este estudio realizados en el Neotrópico.

Delgai y Brasher (2008), determinaron por medio de captura-recaptura la distribución espacial y abundancia de cangrejos Pseudothelphusidae en relación con las características físicas de tres quebradas ubicadas en la Reserva de Investigación Biológica Las Cruces, Costa Rica. Para ello, colocaron diez trampas en la quebrada Culvert, quebrada Wilson y la quebrada Java. En cada quebrada realizaron medidas de velocidad de la corriente, tamaño (longitud, ancho y profundidad), temperatura del agua, sustrato y además clasificaron el cuerpo de agua en cada sitio de muestreo como pozo o rápido. Un total de 102 cangrejos Pseudothelphusidae con 12 recapturas fueron encontrados. En la quebrada Culvert y Wilson encontraron un lecho conformado principalmente por arena, mientras que en la quebrada Java reportaron rocas mayores a 240 cm. Por otra parte, se registraron valores más altos de profundidad, velocidad de la corriente y tamaño en la quebrada Java, en comparación con la quebrada Wilson y Culvert. En estas corrientes pequeñas fue capturado un mayor número, comprendidos en su mayoría por juveniles, mientras que en la quebrada Java reportaron ejemplares adultos. De acuerdo con sus resultados, los autores señalan que los cuerpos de agua pequeños son más adecuados para la supervivencia de las etapas juveniles de los cangrejos en comparación a los grandes arroyos, a donde se dirigen una vez que son adultos.

Rostant y col. (2008) realizaron un estudio sobre los patrones de crecimiento relativo de la especie *R. garmani* en Trinidad. Para ello fueron usados análisis de punto de inflexión de datos recolectados en el campo para determinar la madurez sexual morfológica de hembras y machos. Las dimensiones evaluadas fueron la longitud de la quela mayor en machos y el ancho del abdomen en hembras. Durante el desarrollo de esta especie la longitud de la quela mayor y

el ancho del abdomen crecieron a un ritmo mayor que el ancho del caparazón, es decir, tuvo un crecimiento alométrico positivo tanto en la etapa juvenil como en la etapa adulta. La madurez sexual morfológica se inició aproximadamente a 42 y 47 mm de ancho de caparazón en hembras y machos, respectivamente. Según estos datos los autores señalaron que la especie *R. garmani* alcanza la madurez sexual a un tamaño inusualmente grande y, por implicación, a una edad relativamente avanzada. Los patrones de crecimiento relativo en las estructuras analizadas pueden estar relacionados con el comportamiento territorial en los machos y el uso del abdomen como cámara de incubación en las hembras (Da Silva y col., 2014; Taddei y col., 2015).

Venâncio y Leme (2010) caracterizaron los aspectos de la ecología poblacional del cangrejo de agua dulce *Trichodactylus petropolitanus*, perteneciente a la familia Trichodactylidae, en una pequeña quebrada en el Bosque Atlántico ubicado en la ciudad de Caçapava, São Paulo, Brasil. Además de esto, los autores estudiaron la posible relación entre la temperatura del aire y el número de cangrejos encontrados en la quebrada. El muestreo manual fue llevado a cabo mensualmente durante un año. En el laboratorio, los ejemplares fueron clasificados en juveniles (animales no sexados), hembras adultas y hembras juveniles, machos adultos y machos juveniles. Un total de 260 cangrejos *T. petropolitanus* fueron encontrados. De éstos, 71 eran machos, 79 hembras y 110 juveniles. Los machos adultos mostraron un ancho promedio del caparazón de $16,4 \pm 4,5$ mm, el promedio en las hembras adultas fue de $16,7 \pm 4,5$ mm y los juveniles alcanzaron un promedio de $7,8 \pm 1,5$ mm. La mayoría de estos individuos se encontraron asociados con raíces de *Hedychium coronarium*. La distribución general de frecuencia de tallas mostró un número decreciente de individuos en las clases más grandes. Asimismo este estudio indicó que las hembras crecieron más rápido que los machos. El análisis de la relación entre el ancho del abdomen y ancho del caparazón evidenció alometría positiva

para machos juveniles y hembras juveniles, mientras que los adultos de ambos sexos mostraron isometría (prueba t, $p < 0,05$). Lo mismo ocurrió para la relación entre la longitud del gonópodo y el ancho del caparazón en los machos juveniles y adultos. En cuanto a la temperatura, fue obtenida una buena correlación entre el número de cangrejos y este parámetro (correlación de Pearson, $r = 0.73$, $p < 0,05$), la cual indicó que los cangrejos son más activos en los meses más cálidos, correspondiendo a la estación lluviosa en el sureste de Brasil.

Lara y col. (2013) con el objetivo de ampliar la información existente sobre la fauna de cangrejos Pseudothelphusidae en Costa Rica, realizaron un estudio en la cuenca del Río Grande de Térraba determinando tanto la distribución espacial como la diversidad de cangrejos presentes en la zona. Los autores realizaron un muestreo manual en 39 localidades clasificadas según su altitud en cuenca baja (entre 20 y 310 m s.n.m.), cuenca media-baja (entre 311 y 600 m s.n.m.) y cuenca medio-alta (entre 601 y 1.225 m s.n.m.). Un total de 661 cangrejos Pseudothelphusidae fueron capturados, agrupados en tres géneros y ocho especies. De éstos, 309 (47,7%) eran hembras, 319 (48,3 %) machos y el sexo de 33 (4 %) ejemplares no pudo ser identificado. *Ptychophallus* fue el género con mayor número de especies encontradas (5 especies), seguido por *Allacanthos* (2 especies) y una especie de *Potamocarcinus*. Este estudio presentó el primer reporte de *Ptychophallus colombianus* y *P. uncinatus* en Costa Rica. Con base en estos resultados los autores observaron que la diversidad taxonómica aumentó con la altitud, la cuenca inferior abrigó dos especies de cangrejos, la cuenca medio-baja cinco especies y la cuenca media-alta seis especies. Por otro lado los cangrejos de agua dulce se encontraron con mayor frecuencia en la región medio-baja de la cuenca. Asimismo los investigadores señalaron que los lugares de muestreo donde se encontraron cangrejos fueron en secciones bien oxigenadas de los ríos.

Arias-Pineda y col. (2015), estimaron la diversidad, abundancia y asociación de los cangrejos de agua dulce presentes en cinco quebradas de Icononzo, Tolima, Colombia, basándose en el material recolectado, manualmente y con trampas, en 110 estaciones durante los meses de Junio y Julio en 2009 y 2010. Los investigadores realizaron mediciones de temperatura del agua, oxígeno disuelto en agua, carbonatos, compuestos de nitrógeno, pH y altura sobre el nivel del mar en cada punto de muestreo, para observar la asociación directa de los cangrejos con dichas características fisicoquímicas. Fue registrado un total de cinco especies de cangrejos pertenecientes a la familia Pseudothelphusidae *Phallangothelpusa distar*, *Hypolobocera bouvieri*, *Strengeriana cajaensis*, *Neostrengeria lindigiana* y *Neostrengeria binderi*. Los análisis de diversidad mostraron que en la zona estudiada la abundancia de cangrejos es alta y la riqueza baja. La especie dominante entre los cangrejos recolectados fue *P. distar* ya que fue encontrada en cuatro de las cinco quebradas muestreadas, además presentó la mayor abundancia con un 60% del total de los individuos. Por otro lado todas las especies se encontraron asociadas a aguas con un pH neutro a ligeramente ácido (6,0 a 7,0), un nivel alto de oxígeno disuelto (6,0 a los 7,7mg/l), niveles bajos de carbonatos y de compuestos del nitrógeno y temperaturas que oscilan entre 19 °C y 22 °C.

Mamián y Zamora (2016) estudiaron, por medio de captura-recaptura, una población de cangrejos de agua dulce *Hypolobocera* sp. (Decapoda: Pseudothelphusidae) presentes en la quebrada Mano de Oso, Cauca, Colombia, durante seis meses, con el fin de determinar aspectos de la ecología de estos cangrejos. Para ello, fueron seleccionados cinco tramos de muestreo y en cada uno de ellos se colocaron trampas. Adicionalmente a la captura de cangrejos, en cada tramo y en época de baja y alta pluviosidad, se realizaron mediciones de parámetros fisicoquímicos, como temperatura del aire y agua, oxígeno disuelto en agua, pH, contenido de

nitratos y amonio, dureza total y alcalinidad, para caracterizar el cuerpo de agua y además estudiar las relaciones entre estos parámetros y la abundancia de cangrejos. Se encontró un total de 86 individuos (56% hembras, 44% machos), de los cuales 68 fueron recapturados en los mismos tramos y 2 recapturados en tramos diferentes, indicando baja migración (2,32%). Los autores evidenciaron un patrón asociado con la estacionalidad, ya que la mayoría de los cangrejos se encontraron durante la época de baja pluviosidad. Por otra parte, fue observado que tanto en época de lluvia como en época de sequía los valores de nitratos y amonio se encontraron en el límite entre un ecosistema mesotrófico y eutrófico, señalando que esta acumulación de nutrientes fue debido a la poca circulación del agua en las zonas de remansos donde fueron encontrados la mayoría de los cangrejos. A pesar de estos resultados, las correlaciones de Spearman y Pearson no mostraron relación entre los parámetros fisicoquímicos medidos y la abundancia de cangrejos *Hypolobocera* sp.

3. OBJETIVOS

3.1 OBJETIVO GENERAL:

Evaluar la dinámica poblacional y aspectos de la historia de vida de las especies de cangrejos de agua dulce *Orthothelphusa venezuelensis* y *Rodriguezus iturbei* presentes en dos quebradas ubicadas en el Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas (IVIC), estado Miranda.

3.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS:

En cuanto al hábitat

- Caracterizar el hábitat natural a lo largo de cada quebrada dentro de los tramos examinados.
- Determinar los parámetros fisicoquímicos en cada muestreo: temperatura (aire, agua), humedad relativa, oxígeno disuelto en agua, pH y conductividad.

En cuanto a las especies de cangrejos Pseudothelphusidae

- Estimar la abundancia mensual de cada especie de cangrejo de agua dulce.
- Determinar la proporción de sexos de cada especie cangrejo de agua dulce.
- Describir la distribución de tallas para cada especie y por sexo.
- Determinar la fecundidad en hembras.
- Examinar la existencia de relaciones alométricas en machos y hembras de cada especie.
- Determinar el efecto de los parámetros fisicoquímicos, el hábitat y la variación temporal sobre la abundancia de las especies de cangrejos de agua dulce.

4. MATERIALES Y MÉTODOS

4.1 Área de estudio

Este estudio fue conducido en dos quebradas ubicadas en el Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas (IVIC) (10°25' N, 66°56' O), Altos de Pipe (figura 3), las cuales se encuentran rodeadas por un bosque nublado situado en el ramal interior de la cordillera de la Costa. Este bosque abarca un área de 832 hectáreas y posee un rango altitudinal de 1000 a 1750 m s.n.m., con un clima templado lluvioso típico de una zona montañosa (Villalobos y Ramírez, 2010). Los registros de precipitación desde 1964 hasta 1986 indican que esta zona tiene un periodo seco (enero-abril) y un periodo lluvioso (junio-noviembre), con un promedio anual de lluvias de 1010 mm y temperatura mensual promedio de 16,1°C (máximo de 22°C y mínimo de 12°C) (Sanhueza, 2002; Casañas y Jauregui, 2011). En esta zona se ha establecido que la neblina juega un papel fundamental en el microclima, ya que la formación de neblina contribuye con 35% de la entrada de agua al ecosistema (Casañas y Jauregui, 2011).

La vegetación se encuentra dominada por las especies arbóreas, siendo las más comunes *Cecropia obtusifolia*, *Croton xanthochlorus*, *Vochysia ferruginea*, *Heliocarpus americanus*, *Richeria grandis*, *Zinowiewia australis*, *Syzygium sp.*, *Ficus maxima*, *Persea caerulea*, *Turpinia occidentalis* y varias especies del género *Clusia* (Sanhueza, 2002; Flores, 2010; Medina y col., 2013). Los árboles que componen el bosque nublado son perennes, es decir, poseen hojas vivas durante todo el año (Medina y col., 2013). Entre las plantas herbáceas, *Crotalaria micans*, *Danaea moritziana* y *Oyedaea verbesinoides* presentan la mayor abundancia. *C. micans* generalmente habita zonas perturbadas, especialmente los borde de caminos y riberas de las quebradas (Sanhueza, 2002; Flores, 2010; Villalobos y Ramírez, 2010). Por otra parte, los suelos

de este bosque se clasifican como inceptisoles (Gordon y col., 1994), acumulan arcillas amorfas y presentan un pH ácido (Jaramillo, 1999).

4.1.1 Quebradas seleccionadas

Como primera fase fueron efectuadas salidas de reconocimiento para evaluar la presencia de los cangrejos en las quebradas del IVIC. Para ello, en el 2016 fueron realizados recorridos a pie a lo largo de varias quebradas. En dos de las quebradas recorridas se observó un flujo de agua permanente y la presencia de cangrejos de agua dulce, por lo que fueron seleccionadas (figura 3). Para el muestreo mensual de los cangrejos en el área de estudio, las quebradas fueron divididas en tres segmentos longitudinales, siendo cada segmento relativamente homogéneo en el tipo de sustrato y vegetación.

La quebrada Fernández Morán (qFM) (figura 3) ($10^{\circ} 23'26.6''N$, $66^{\circ} 58'44.6''O$), posee un rango altitudinal de 1480 a 1487 m.s.n.m. El primer segmento de esta quebrada corresponde a un pozo pequeño (segmento de mayor altura) y el tercero se encuentra embaulado (figura 4a) donde grandes fragmentos de roca están adheridos al sustrato tanto en los márgenes como dentro del lecho de la quebrada. Posee una longitud de 47 m y corresponde al segmento de menor altitud. Por otra parte el segundo segmento posee una longitud de 43 m. En general cada segmento se encuentra cercano a zonas de siembra (figura 4a).

La quebrada Manantial (qM) (figura 3) ($10^{\circ} 23'27.7''N$, $66^{\circ} 58'44.1''O$) posee un rango altitudinal de 1416 a 1421 m.s.n.m. En el segmento de mayor altura, correspondiente al primer segmento de muestro, se encuentra una naciente de agua (figura 4b) y posee una longitud de 18 m. El tercero corresponde a la zona menor altura en la quebrada y poseen 35,2 m de longitud. Por otra parte el segundo segmento posee 34 m de longitud.



Figura 3. Quebradas del IVIC seleccionadas para el estudio.

4.2 Muestreo de las poblaciones de cangrejos

4.2.1 Captura por unidad de esfuerzo (CPUE)

La recolección de cangrejos fue manual y se realizó mediante captura por unidad de esfuerzo (2 personas por media hora) desde enero de 2017 a febrero de 2018. En la búsqueda de los cangrejos, fueron levantadas rocas, hojarasca y troncos presentes en la interfase (tierra-agua) o dentro del cauce, así como también fueron revisadas las madrigueras. Los cangrejos recolectados fueron colocados en bolsas plásticas o en cavas y posteriormente fueron trasladados temporalmente al laboratorio de Ecología Acuática ubicado en el Centro de Ecología del IVIC para su procesamiento. Por otra parte en el pozo de la quebrada Fernández Morán sólo

aquellos cangrejos avistados dentro del pozo fueron capturados manualmente o empleando redes de mano.

(A) Quebrada Fernández Morán



(B) Quebrada Manantial

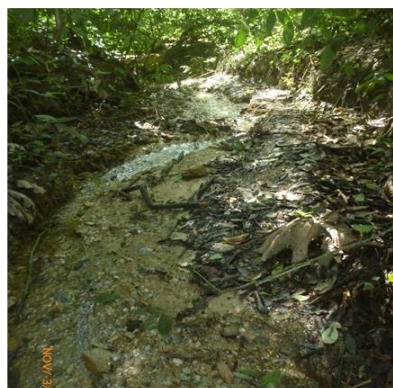


Figura 4. (A) quebrada Fernández Morán (B) quebrada Manantial.

4.2.2 Trampas *Sherman*

En la sección más alta de la quebrada Manantial, correspondiente al primer segmento, adicionalmente a la captura manual de los cangrejos fueron colocadas cinco trampas de aluminio tipo *Sherman* de 8,5 centímetros de alto con sardinas como cebo, dispersas alrededor del cauce, cercanas a las madrigueras o en los sitios adyacentes al cuerpo de agua. Estas trampas fueron dejadas durante siete días consecutivos, una vez por mes. Transcurrido este tiempo, fueron recogidas y aquellos ejemplares contenidos en su interior fueron trasladados temporalmente al

laboratorio para su procesamiento. De igual manera, en el pozo de la quebrada Fernández Morán fueron colocadas cinco trampas *Sherman* dispersas alrededor del pozo durante siete días consecutivos, una vez por mes. Las trampas fueron colocadas en las quebradas con el fin de complementar el muestreo de cangrejos de mayores tallas que según la literatura poseen hábitos nocturnos, saliendo de las madrigueras o refugios para alimentarse durante la noche (López y Pereira, 1994; López 2004; Yeo y col., 2008; Cumberlidge y col., 2014). Cabe destacar que dichas trampas fueron ubicadas solamente en una de las secciones de las quebradas debido a que el laboratorio consta de pocas trampas.

4.3 Identificación taxonómica y medidas morfométricas

En el laboratorio, los cangrejos fueron colocados en peceras con bombas de oxigenación. Cada ejemplar fue examinado bajo una lupa estereoscópica para su identificación a nivel de especie, por medio de las descripciones proporcionadas por Rodríguez (1980, 1982) para la morfología externa de los gonópodos (primer par de pleópodos transformados del macho), así como también de la forma del caparazón y quelas, presencia de dientes o tubérculos en las quelas, coloración, etc. El sexo de los cangrejos fue determinado inspeccionando la morfología del abdomen. En los machos el abdomen es generalmente estrecho y puntiagudo, mientras que las hembras presentan un abdomen amplio (figura 5) (Williams, 1984; Rodríguez, 1980). Sin embargo, esta diferencia en el abdomen solo se observa en individuos sexualmente maduros ya que los juveniles presentan un abdomen de tamaño similar, por lo que además de la morfología del abdomen, el sexo de los cangrejo fue determinado por igual mediante la presencia de gonópodos masculinos (figura 5). En los cangrejos con un ancho de caparazón menor a 5 mm no fue posible la observación de los gonópodos y no se pudo determinar si se trataban de ejemplares hembras o machos, por lo tanto fueron clasificados como juveniles sin sexar.

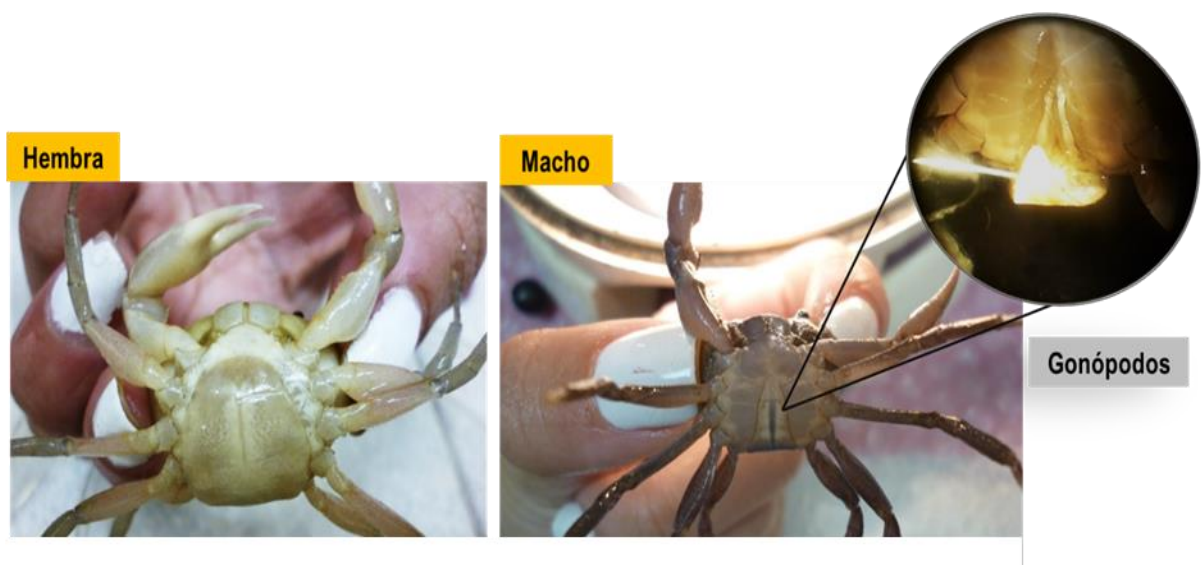


Figura 5. Determinación del sexo de los cangrejos

Con la ayuda de un vernier de apreciación 0,01 mm fue medido el ancho del caparazón (AC: distancia a través del caparazón en su punto más ancho), longitud del caparazón (LC: distancia a lo largo de la línea media, desde el margen frontal al margen posterior), ancho del abdomen (AA: distancia a través del abdomen en el tercer segmento), longitud del abdomen (LA: distancia desde la base del abdomen hasta la punta del telson), altura quela izquierda y derecha (AQI, AQD: distancia a través de la palma en su punto más ancho) y longitud quela izquierda y derecha (LQI, LQD: distancia desde la base de la quela a la punta del dedo fijo de la misma) (figura 6) (Magalhães y col. 2010; Venâncio y Leme 2010; Lara y col., 2013). En el caso de las hembras portando crías en el abdomen, fue registrado el número de crías y se procedió a obtener las medidas morfométricas de los juveniles siguiendo la metodología anterior.

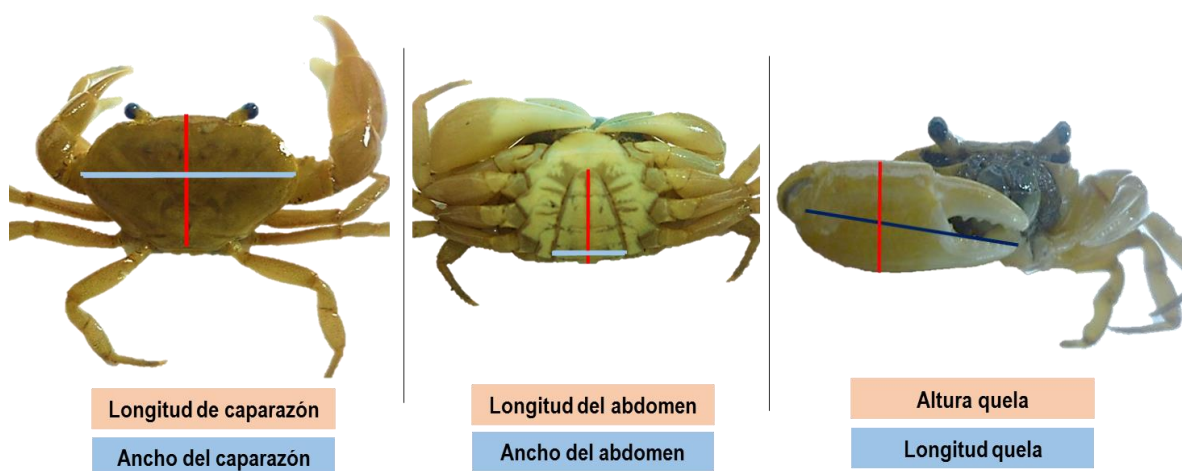


Figura 6. Medidas morfométricas tomadas en los cangrejos.

Por último, los ejemplares fueron pesados utilizando una balanza digital de apreciación 0,01 g. Una vez procesado, cada ejemplar fue liberado en el lugar de captura para no alterar los niveles poblacionales de las especies estudiadas. Como fue mencionado anteriormente, las especies de la familia Pseudothelphusidae se caracterizan por presentar altas tasas de endemismo a consecuencia de lo cual son más vulnerables a la extinción local.

Adicionalmente, los cangrejos fueron fotografiados (durante su liberación y en el laboratorio) para construir un archivo de imágenes de los ejemplares.

4.4 Determinación de variables fisicoquímicas

4.4.1 Variables *in situ* (temperatura del aire y del agua, humedad relativa y oxígeno disuelto en agua)

En cada mes de muestreo se procedió a realizar mediciones de parámetros fisicoquímicos como la temperatura del aire, temperatura del agua y oxígeno disuelto en agua, utilizando una

sonda multiparamétrica YSI ProODO. Estas mediciones fueron realizadas en tres puntos de cada segmento a muestrear, para la obtención de tres réplicas de cada parámetro.

Fue colocado un sensor Hygrochron iButton DS1923 en cada segmento seleccionado de las quebradas para el registro de la humedad relativa y temperatura del aire. Los dispositivos fueron programados para registrar dichos parámetros en intervalos de 30 minutos. Mediante el software *One Wire Viwer* fueron obtenidos los datos almacenados en los sensores. Adicionalmente en cada muestreo fue descrito de manera general el tiempo atmosférico (día soleado o lluvioso) y las condiciones a la cual se encuentra la zona a muestrear (tipo de cauce, signos de crecida, etc.).

Cabe destacar que fueron obtenidos los datos de precipitación mensual para los Altos Mirandinos, registrados por el Centro virtual de Meteorología, cuya estación se encuentra en Urb. Parque El Retiro a 1.426 m.s.n.m (Datos suministrados por el Dr. Raúl Padrón, Esp. Marco-Luis Salcedo, Ing. Hidrometeorologista Estatio Gutiérrez, Centro virtual de Meteorología).

4.4.2 Variables *ex situ*

4.4.2.1 Recolección de muestras de agua

Posteriormente a las mediciones de parámetros fisicoquímicos *in situ*, fue tomada una muestra de agua en tres puntos de cada segmento de la quebrada utilizando botellas de plástico. Previo a la toma de muestra, cada botella fue curada tres veces con agua de la quebrada.

4.4.2.2 pH y conductividad

En el laboratorio fue determinado el pH y conductividad de cada muestra de agua utilizando un medidor de pH y conductividad *Thermo Scientific Orion 3 star*.

4.5 Caracterización del lecho de las quebradas

4.5.1 Muestreo

La caracterización del lecho de las quebradas fue realizada en cada segmento seleccionado anteriormente para el muestreo de las poblaciones de cangrejos. Se procedió a efectuar un muestreo aleatorio empleando seis cuadratas de 50 cm x 50 cm (figura 7), abarcando aproximadamente el 10 % de cada segmento de las quebradas estudiadas. Se asignó al azar la ubicación de la cuadrata a lo largo del cauce y la posición de la misma con respecto al lecho de la quebrada, es decir, margen derecho, margen izquierdo y dentro del lecho. En el pozo de la quebrada Fernández Morán, fueron colocadas tres cuadratas en la orilla del mismo y tres cuadratas en el medio, posteriormente se procedió a medir la profundidad del agua.

En cada cuadrata inicialmente fue tomada una fotografía y con ayuda del programa de procesamiento de imágenes digitales *Image J* fue determinado el porcentaje de cobertura de hojarasca, troncos y fragmentos de roca suelta (FRS) (figura 7) (método modificado de Rincón y col., 2012). En el pozo de la quebrada Fernández Morán no fue determinado el porcentaje de cobertura ya que en el momento del muestro el agua se encontraba turbia impidiendo la toma de fotografías.



Figura 7. Cuadrata empleada para la caracterización del lecho de las quebradas

4.5.2 Medidas de fragmentos de roca superficiales

Con una cinta métrica o un vernier de apreciación 0,01 mm fue medido el ancho máximo y longitud máxima de los fragmentos de rocas sueltas, superiores a cinco cm de cada medida, correspondiente a gravas de mayor tamaño y cantos rodados, encontrados en la superficie del lecho dentro de las cuadratas (Bain y Stevenson, 1999).

4.5.3 Recolección de muestras de sedimentos

Posteriormente a la toma de las medidas de los fragmentos de roca superficiales, en cada cuadrata fue recolectada una muestra de sedimento para el análisis granulométrico. En los ríos y quebradas el muestreo de sedimentos generalmente se toma superficial y manual (Elosegui y Sabater, 2009), por lo que fue tomada una muestra en cada cuadrata empleando una pala pequeña y colocadas en una bolsa plástica.

De igual forma fue recolectada en cada cuadrata una pequeña cantidad de sedimentos para la determinación del porcentaje de materia orgánica. Se obtuvieron por lo tanto 36 muestras por quebrada, las cuales fueron colocadas en un congelador a una temperatura de 4 a 7 °C para evitar la pérdida de MO (Jaramillo, 1999).

4.5.4 Determinación del porcentaje de Materia orgánica (% MO)

Las muestras de sedimentos recolectadas para la determinación del porcentaje de materia orgánica (% MO) fueron colocadas en bandejas de aluminio y secadas en una estufa a 105 °C durante 48 horas. Fue determinado el % MO mediante el método de calcinación o pérdida por ignición (*loss on ignition*, LOI) (Jaramillo, 1999; Wang y col. 2011). Para ello fueron pesados 18 crisoles de porcelana de 30 ml en una balanza con apreciación 0,01 g. Las muestras secas fueron tamizadas a través de una malla metálica de 2 mm y colocadas en el crisol

correspondiente para luego ser pesadas. El conjunto (la muestra y el crisol) fue puesto a calcinar en una mufla a 500 °C durante 12 horas (Wang y col. 2011). Posteriormente fue registrado el peso nuevamente.

El cálculo del % MO fue realizado por diferencia de peso en las distintas temperaturas; esta diferencia equivale a la cantidad de materia orgánica que se perdió de la muestra por efecto de la calcinación y se expresa con respecto al peso inicial de la muestra seca (a 105 °C) según (Jaramillo, 1999; Eyherabide y col. 2014):

$$\% \text{ MO} = \frac{(\text{Peso } 105^{\circ}\text{C} - \text{peso crisol}) - (\text{Peso } 500^{\circ}\text{C} - \text{peso crisol})}{\text{Peso } 105^{\circ}\text{C} - \text{peso crisol}} \times 100$$

4.5.5 Análisis granulométrico

Las muestras recolectadas para el análisis de granulometría fueron colocadas en bandejas y secadas al aire durante una semana. Posteriormente las bandejas fueron trasladadas a una estufa a 60 °C durante 72 horas. En el análisis granulométrico se empleó una serie de tamices de abertura (mm) indicada en la tabla I (Lewis y McConchie, 1994).

Inicialmente, cada muestra fue pesada utilizando una balanza digital de apreciación 0,01 g. Se depositó el material en el tamiz superior del juego de tamices, el cual contenía una tapa en la parte superior y una bandeja de residuos en la inferior. Mediante un agitador mecánico, el cual fue proporcionado por la Escuela de Biología de la Facultad de Ciencias UCV, se agitó el conjunto durante aproximadamente diez minutos, tiempo después del cual se procedió a pesar el material retenido en cada tamiz de forma individual (Lewis y McConchie, 1994). Con ayuda del programa GRADISTAT fueron determinados los porcentajes de gravas, arenas y fangos presentes en cada muestra tamizada (Blott, 2010).

Tabla I. Numeración y abertura de tamices

Abertura (mm)	Tipo de sustrato
22200	GRAVA GRUESA
16000	
9520	GRAVA MEDIA
6350	
4000	GRAVA FINA
3360	GRAVA MUY FINA
2000	ARENA MUY GRUESA
1400	
1000	ARENA GRUESA
710	
500	ARENA MEDIA
350	
250	ARENA FINA
180	
125	ARENA MUY FINA
90	
63	
<63	FANGO: LIMO ARCILLAS

4.6 Análisis estadístico

Variables fisicoquímicas y caracterización del hábitat

Para las variables temperatura del aire, humedad relativa y precipitación fueron tomados en cuenta los valores registrados durante la semana en la cual fue realizado cada muestreo. Se procedió a realizar un análisis de componentes principales (ACP) basado en matrices de correlaciones; de esta forma se pudieron determinar visualmente los posibles agrupamientos y a su vez fueron obtenidas las principales fuentes de variabilidad (Legendre y Legendre, 1998). Los descriptores utilizados fueron la temperatura del aire y agua, humedad relativa, oxígeno disuelto en agua, pH y conductividad.

La contribución de cada eje a la variabilidad explicada fue evaluado mediante los autovalores, siendo los componentes con un autovalor mayor a 1 aquéllos con un mayor porcentaje de varianza y seleccionados para la representación de los objetos en el espacio

reducido. Posteriormente se procedió a evaluar la contribución relativa de cada variable a la formación de los ejes mediante los valores de correlación de cada parámetro (Legendre y Legendre, 1998).

De igual manera fue realizado un ACP para la caracterización del lecho de las quebradas. Las variables o descriptores utilizados fueron: número de rocas superiores a 5 cm de ancho y longitud, porcentaje de materia orgánica (% MO), porcentaje de cobertura de hojarasca, troncos y fragmentos de roca suelta (FRS) y granulometría (% de grava, % de arena, % de fango). Los objetos representaron el conjunto de cuadratas en cada zona de muestreo. Cabe destacar que en la zona III de la quebrada Fernández Morán no fueron determinados los porcentajes de cobertura.

Efecto de los parámetros fisicoquímicos, el hábitat y la variación temporal sobre la abundancia de *Orthothelphusa venezuelensis* y *Rodriguezus iturbei*

Fue explorado el grado de covariación entre la abundancia de las especies de cangrejos de agua dulce y los parámetros fisicoquímicos mediante los coeficientes de correlación de Pearson. Aquellos parámetros con un coeficiente superior a 0,5 fueron seleccionados para la realización de los modelos.

Los datos fueron modelados mediante el modelo lineal generalizado de regresión de Poisson utilizando la distribución de Poisson como la más adecuada para una variable de respuesta de recuento (abundancia) y empleando la función de enlace logarítmica propia de este modelo (función de enlace $\log(\mu)$) (Quinn y Keough, 2002; Puig y col., 2005; López y Ruiz, 2011). Los parámetros fisicoquímicos seleccionados mediante el coeficiente de correlación de

Pearson (covariables) así como también los factores mes, quebrada y zona (factores fijos) conformaron el conjunto de variables independientes.

El modelo lineal generalizado de regresión de Poisson con una variable explicativa X viene dado por (Quinn y Keough, 2002):

$$\log(\mu_i) = b_0 + b_1 X_{1i}$$

donde μ_i es la media de la variable respuesta bajo una distribución de Poisson, b_0 es la intercepción, b_1 es el coeficiente de regresión y X_{1i} es el valor de la variable explicativa para la observación i . Por otra parte para obtener los valores estimados de la variable respuesta fue aplicada la función inversa, es decir, la función exponencial. El modelo predice que un aumento de una sola unidad en X da como resultado un aumento de Y en un factor de $e^{b_{1i}}$ (Quinn y Keough, 2002):

$$\mu = e^{b_0} e^{b_{1i} X_{1i}} \text{ (Modelo lineal generalizado de regresión de Poisson)}$$

Los modelos planteados para cada especie fueron puestos a prueba mediante un análisis de devianza (ANOVA) para detectar diferencias significativas entre los modelos. Fue utilizada la devianza residual como una medida de bondad de ajuste, por lo tanto valores pequeños de este término indicaron un mejor ajuste de los datos (López y Ruiz, 2011). De igual manera el ajuste del modelo matemático fue verificado de acuerdo con el coeficiente D^2 , el cual indica la cantidad de devianza explicada por el modelo, y por el criterio de información de Akaike (AIC). Este índice evalúa tanto el ajuste del modelo a los datos como la complejidad. Cuanto más pequeño fue el AIC mejor fue el ajuste (Quinn y Keough, 2002; López y Ruiz, 2011).

Por otra parte fue utilizada la proporción devianza residual entre los grados de libertad residuales para evaluar el grado de dispersión en cada modelo. En la regresión de Poisson la media y la varianza son iguales, lo cual implica que la devianza residual dividida entre los grados de libertad debe aproximarse a uno. Valores mayores a uno indicaron sobre-dispersión (López y Ruiz, 2011). De igual manera fue aplicada la prueba de dispersión (*dispersión test*) (H_0 : $\alpha < 0$) donde la sobre-dispersión correspondió a valores de α mayores a cero 0 (Venables y Ripley, 2002; R Core Team, 2018).

Los modelos que presentaron sobre-dispersión fueron adaptados a un modelo de regresión binomial negativa. Dicho modelo utiliza la función de enlace de tipo logarítmica y se puede considerar como una generalización de la regresión de Poisson, ya que tiene su misma estructura de medias y además fue calculado un parámetro adicional *theta* el cual ajusta la sobre-dispersión (Puig y col., 2005; López y Ruiz, 2011; R Core Team, 2018).

Una vez seleccionado el modelo fue realizado un análisis gráfico de los residuales y fue planteada la hipótesis nula $H_0: b=0$; $H_1: b \neq 0$ para determinar si los efectos de las variables independientes fueron significativos para la variable respuesta. Los coeficientes con un valor $p < 0,05$ fueron significativamente distintos de cero (Quinn y Keough, 2002).

Estructura poblacional

Con el fin de detectar diferencias entre el tamaño de hembras y machos, así como también entre quebradas, fue realizado un ANOVA de dos vías para cada especie de cangrejo de agua dulce, teniendo como factores quebrada y sexo. Fueron comprobados los supuestos de este análisis mediante la prueba de normalidad, *Shapiro-Wilks test* ($p > 0,05$) y la prueba *Levene*

de homogeneidad de varianzas ($p > 0,05$). Fue aplicada la prueba *a posteriori Tukey DHS* cuando fue obtenido un valor de p significativo en el ANOVA de dos vías (Sokal y Rohlf, 1995).

De igual manera fue utilizada la estadística descriptiva básica como cálculos de medias, desviaciones estándar y gráficos de caja y bigotes para evaluar la estructura de las poblaciones encontradas. Para la distribución de frecuencias de tallas (AC), se utilizaron los datos obtenidos en este estudio así como también la base de datos del laboratorio de Ecología Acuática de las medidas morfométricas registradas durante los años 2015 y 2016 con el objetivo de contar con un mayor número de datos de las medidas de los ejemplares de las especies estudiadas.

Por otra parte, la proporción de sexos fue evaluada mediante la prueba exacta binomial (para tamaños poblacionales pequeños) (Sokal y Rohlf, 1995).

Crecimiento relativo

Fueron examinadas las relaciones alométricas entre el ancho del abdomen (AA) con respecto al ancho del caparazón (AC) en hembras y entre la longitud de la quela mayor (LQM) con respecto al ancho del caparazón en machos (figura 6). Estas dimensiones fueron elegidas ya que según estudios previos (Hartnoll, 1974; Araújo y col., 2012; Brandt y Masunari, 2013, Herrera y col. 2013; Frigotto y col 2013; Da Silva y col., 2014) entre todas las variables morfométricas investigadas (como longitud del abdomen, ancho de la quela mayor, longitud del gonópodo, entre otros), la longitud de la quela mayor en machos y el ancho del abdomen en las hembras mostraron los mayores coeficientes de crecimiento alométrico. Cabe destacar que se entiende por quela mayor a aquella de mayor tamaño. Muchos decápodos muestran asimetría en las quelas (diferencias en tamaño, forma y función entre las quelas derecha e izquierda),

característica conocida como heteroquelas (*heterochely*) (Hartnoll, 1974, 1982; Daniels, 2001; Scalici, y Gherardi, 2008; Copatti y col. 2015).

El crecimiento alométrico fue descrito mediante la ecuación alométrica (Hartnoll, 1974; Conde y Díaz, 1989; Díaz, y Conde 1989; Venâncio y Leme 2010; Brandt y Masunari, 2013):

$$Y = aX^b$$

donde a es la intersección de Y , y b es el coeficiente de crecimiento alométrico. Los valores de b corresponden a un crecimiento isométrico cuando $b = 1$, alometría positiva cuando $b > 1$ o alometría negativa cuando $b < 1$ (Hartnoll, 1982; Díaz, y Conde 1989; Venâncio y Leme 2010; Brandt y Masunari, 2013). El ancho del caparazón fue considerado la variable independiente X , ya que es la dimensión más representativa del tamaño corporal de los crustáceos (Hartnoll, 1974; 1982; Brandt y Masunari, 2013; Herrera y col. 2013; Frigotto, 2013). Las dimensiones restantes representaron las variables dependientes Y . Para este análisis fueron utilizados los datos obtenidos en este estudio, así como también la base de datos del laboratorio de Ecología Acuática de las medidas morfométricas registradas durante los años 2015 y 2016.

Los datos fueron representados en diagramas de dispersión y ajustados a la ecuación alométrica, la cual fue expresada en forma lineal ($\log Y = \log a + b \log X$) y los parámetros de cada ecuación fueron estimados a partir de la regresión lineal de los datos transformados logarítmicamente. El punto de inflexión en los gráficos de dispersión fue calculado con la ayuda del software WOLFRAM MATHEMATICA 10. Este punto de inflexión indica el tamaño del inicio de la madurez sexual morfológica en crustáceos decápodos (Hartnoll, 1974, 1982; Rostant y col., 2008; Brandt y Masunari, 2013; Frigotto, 2013).

El coeficiente de crecimiento alométrico b de la ecuación, el cual expresa la relación entre las dimensiones analizadas, fue probado mediante una prueba t de *Student* ($H_0: b=1$) para verificar si el crecimiento alométrico fue positivo, negativo o isométrico. El ajuste del modelo matemático fue verificado de acuerdo con el coeficiente de determinación (r^2). Las diferencias entre las pendientes (b) de las líneas rectas de cada etapa de desarrollo (juvenil y adulto) para hembras y machos fueron analizadas mediante una prueba F (Sokal y Rohlf, 1995). De igual manera con base en este análisis, fue posible determinar si los datos para cada relación deberían representarse por una sola línea recta o representarse mediante diferentes ecuaciones lineales para las epatas juveniles y adultos.

5. RESULTADOS

5.1 Variables fisicoquímicas

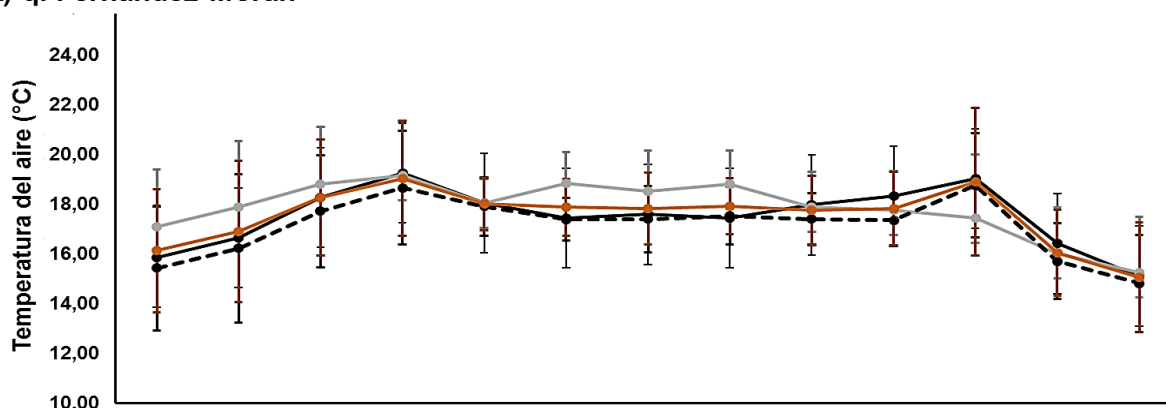
5.1.1 Temperatura del aire y humedad relativa

En la figura 8 y 9 se tienen las variables obtenidas por medio de los sensores colocados en las zonas de las quebradas. Fueron tomados en cuenta los valores promedios de temperatura del aire y humedad relativa registrados durante la semana en la cual fue realizado cada muestreo.

En ambas quebradas tanto la temperatura del aire como la humedad relativa no presentaron variaciones notables entre las zonas de muestreo (figuras 8 y 9). En la quebrada Fernández Morán (qFM) se observó un mínimo y máximo de temperatura del aire promedio en los meses de febrero 2018 y abril 2017 con 15,06 y 19,03 °C, respectivamente (figura 8A). Por otra parte la temperatura se mantuvo relativamente constante entre los meses de mayo 2017 y octubre 2017. La humedad relativa promedio registrada en esta quebrada presentó un mínimo y máximo en los meses de enero 2017 y mayo 2017 con 88,77 % y 98,15 %, respectivamente y al igual que la temperatura del aire, la humedad no presentó variaciones significativas entre los meses de mayo y octubre 2017 (figura 9A). En la quebrada Manantial (qM) la temperatura del aire promedio oscilo entre 15,34 y 24,23 °C en los meses de febrero y marzo de 2017, representando la mínima y máxima temperatura promedio alcanzada, posteriormente disminuyó en el mes de abril y se mantuvo con pocas variaciones hasta el mes de octubre. La mínima y máxima humedad relativa promedio (84,93-99,28 %) fueron observadas en los meses de marzo y febrero, correspondiendo a los cambios de temperatura del aire registrados en estos meses (figura 8B; 9B).

Según los resultados obtenidos entre las quebradas de estudio no se observaron diferencias significativas de temperatura del aire y porcentaje de humedad, mostrando las quebradas un comportamiento similar desde mayo 2017 a febrero de 2018. Cabe destacar que en enero y febrero de 2018 se observó en la qFM un aumento de la humedad del 10% con respecto a enero y febrero del año 2017 (figura 9A).

(A) q. Fernández Morán



(B) q. Manantial

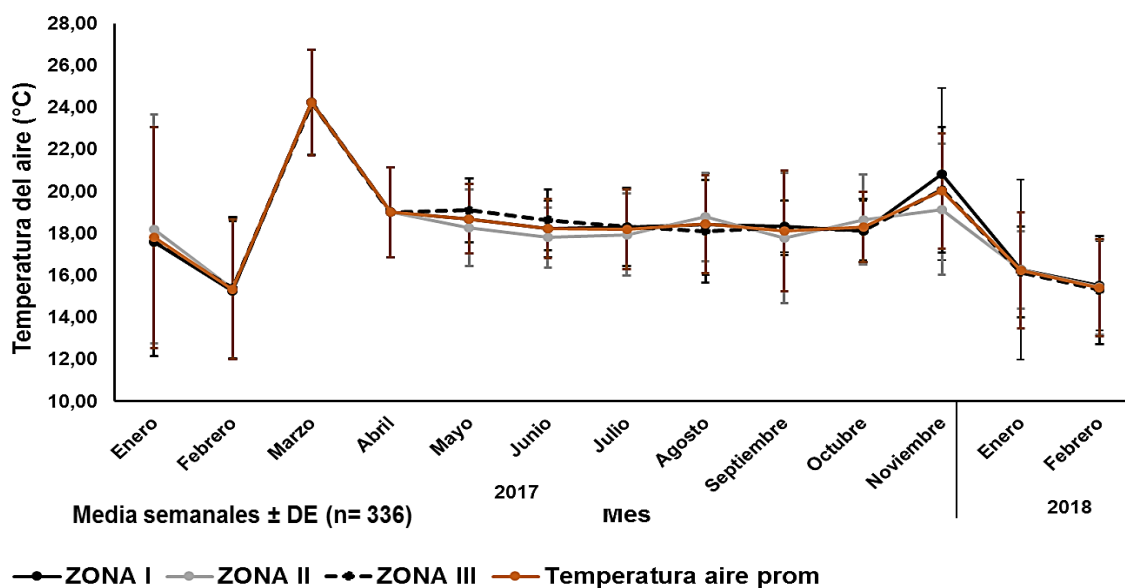
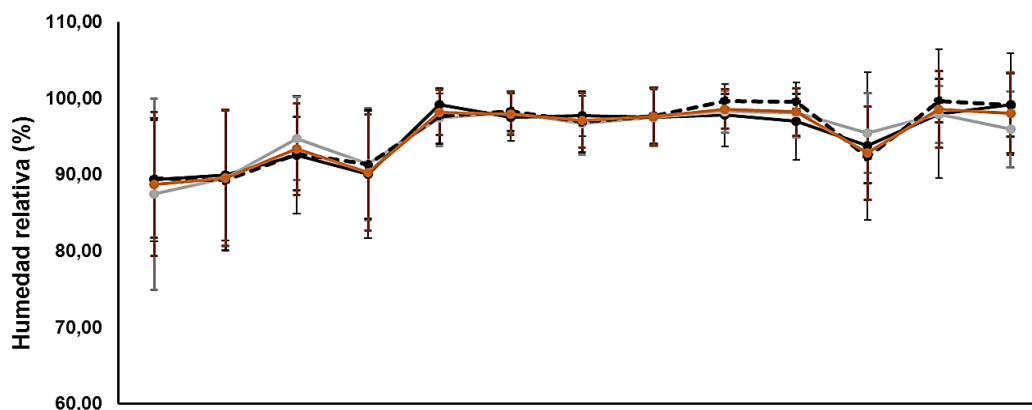


Figura 8. Temperatura del aire registrada durante los meses de muestreo. (A) q. Fernández Morán. (B) q. Manantial. Se muestran los datos tomados en cada zona de muestreo (ZONA I, ZONA II, ZONA III) y el promedio de la temperatura (Temperatura del aire prom).

(A) q. Fernández Morán



(B) q. Manantial

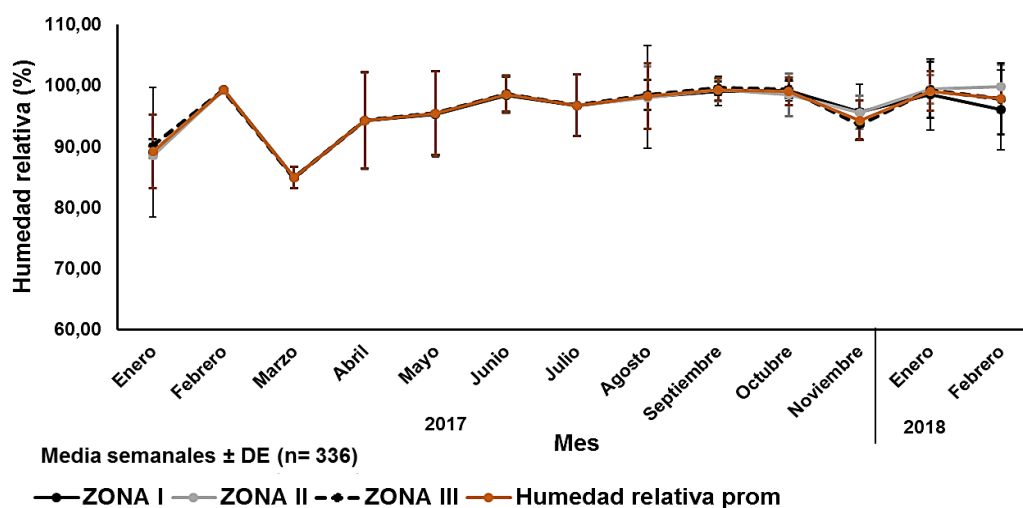


Figura 9. Humedad relativa (%HR) registrada durante los meses de muestreo. (A) q. Fernández Morán. (B) q. Manantial. Se muestran los datos tomados en cada zona de muestreo (ZONA I, ZONA II, ZONA III) y el promedio de la humedad (Humedad relativa prom).

5.1.2 Precipitación

Los registros de precipitación obtenidos de la estación Urb. Parque El Retiro a 1.426 m.s.n.m indicaron un periodo seco de enero a mayo y un periodo lluvioso de junio a octubre durante el periodo de muestreo. En el mes de mayo 2017 el registro de precipitación fue de 0 mm representando el mes más seco, mientras que la máxima precipitación fue obtenida en junio 2017 con 55,70 mm (figura 10).

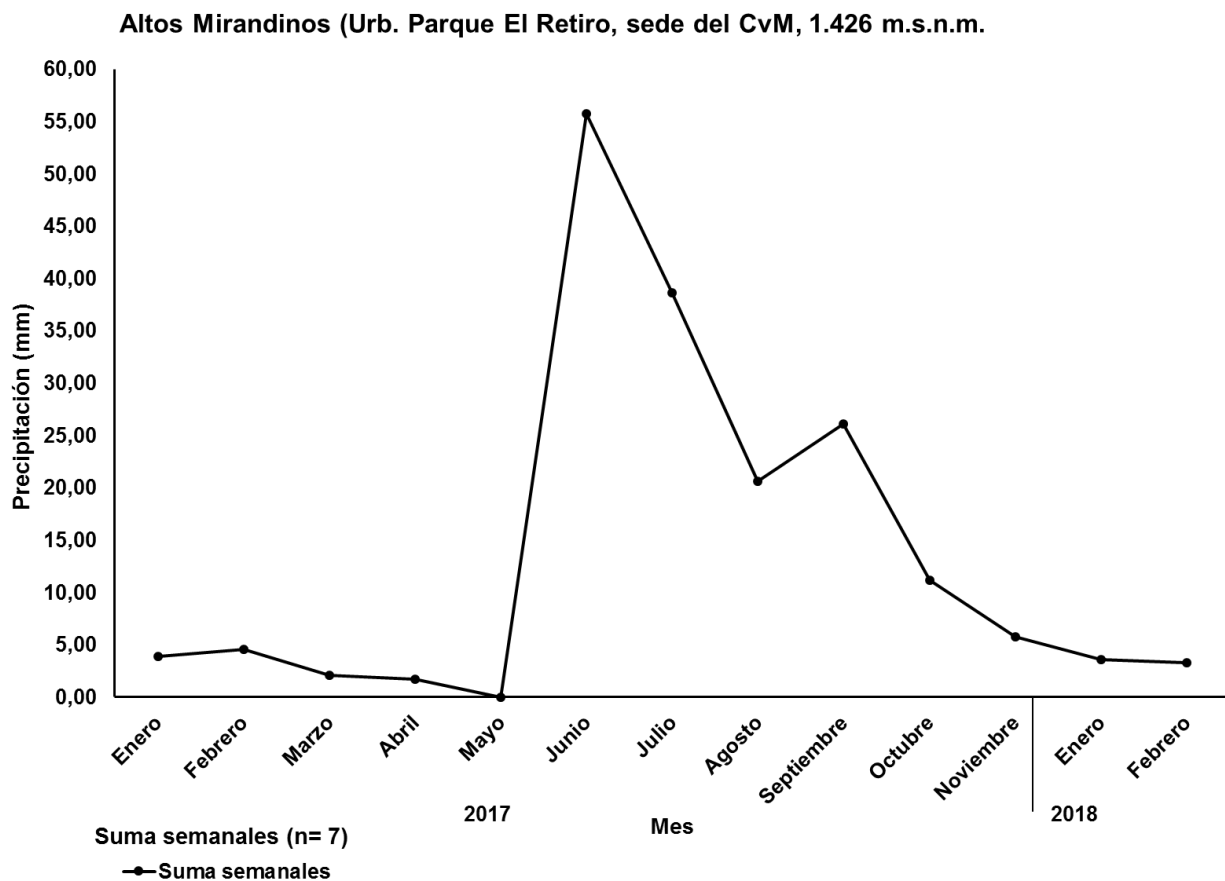


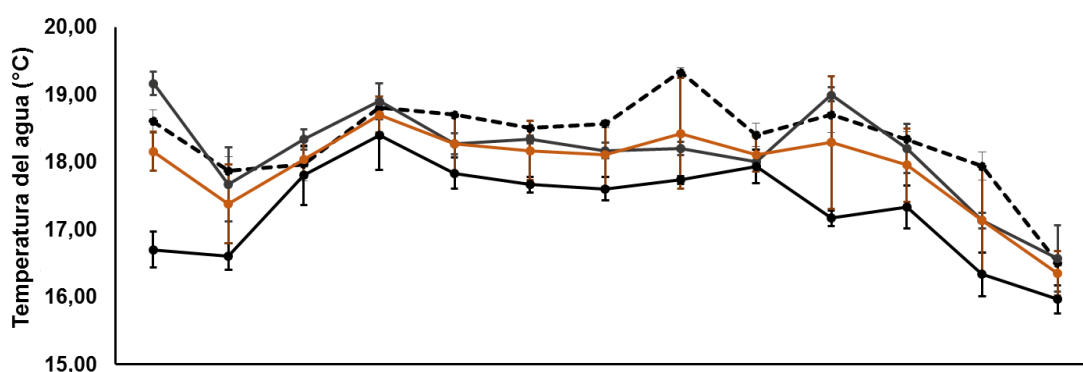
Figura 10. Precipitación Altos Mirandinos. (Datos suministrados por el Dr. Raúl Padrón, Esp. Marco-Luis Salcedo, Ing. Hidrometeorologista Estatio Gutiérrez, Centro virtual de Meteorología)

5.1.3 Temperatura del agua

La temperatura del agua en la qFM presentó pocas variaciones entre las zonas de muestreo, observándose una menor temperatura en la zona I de la quebrada (figura 11A). La temperatura mínima y máxima promedio fue observada en el mes de febrero 2018 y abril 2017 con 16,34 °C y 18,70 °C respectivamente, correspondiendo al máximo y mínimo de temperatura del aire promedio registrados en esta quebrada. En la qM se obtuvo un comportamiento similar en la temperatura del agua durante los meses de muestreo, presentando un valor máximo en el mes de abril 2017 con 22,77 °C (figura 11B). Por otra parte la temperatura promedio disminuyó progresivamente de noviembre a febrero de 2018 cuando se hizo registro de la menor

temperatura promedio alcanzada (19,73 °C). De igual forma en esta quebrada los valores de temperatura del agua entre las zonas de muestreo presentaron pequeñas variaciones, siendo la temperatura en la zona III menor. Como se observa en la figura 11 la qM presentó una mayor temperatura promedio del agua durante todo el periodo de muestreo en comparación con la qFM, siendo la temperatura promedio en la qM alrededor de 3 °C superior a la registrada en la qFM.

(A) q. Fernández Morán



(B) q. Manantial

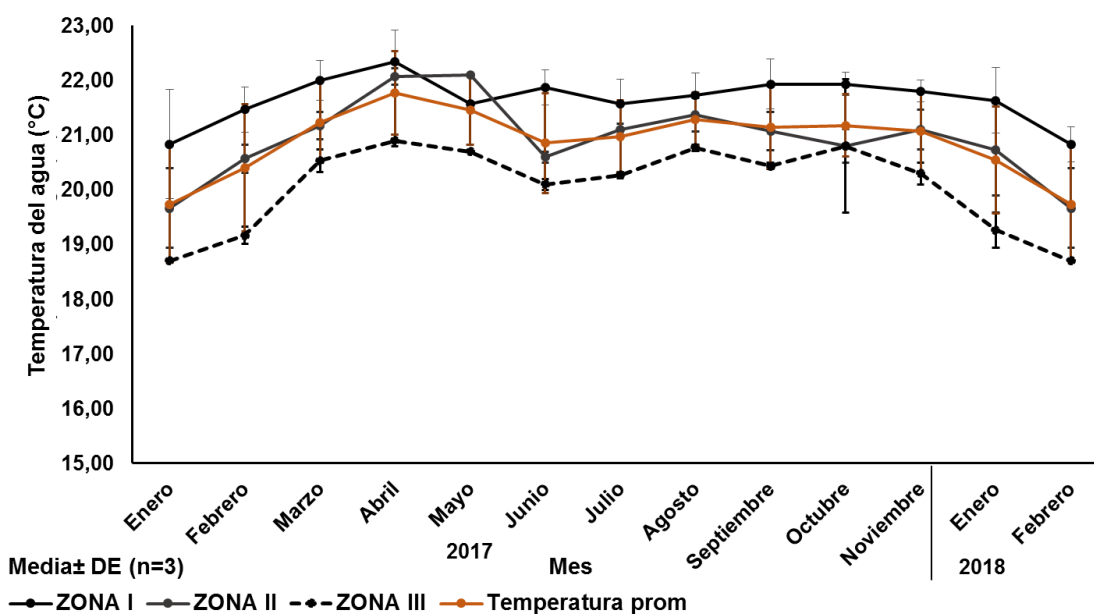


Figura 11. Temperatura del agua registrada durante los meses de muestreo. (A) q. Fernández Morán. (B) q. Manantial. Se muestran los datos tomados en cada zona de muestreo (ZONA I, ZONA II, ZONA III) y el promedio de temperatura (Temperatura prom)

5.1.4 Oxígeno disuelto en agua y pH

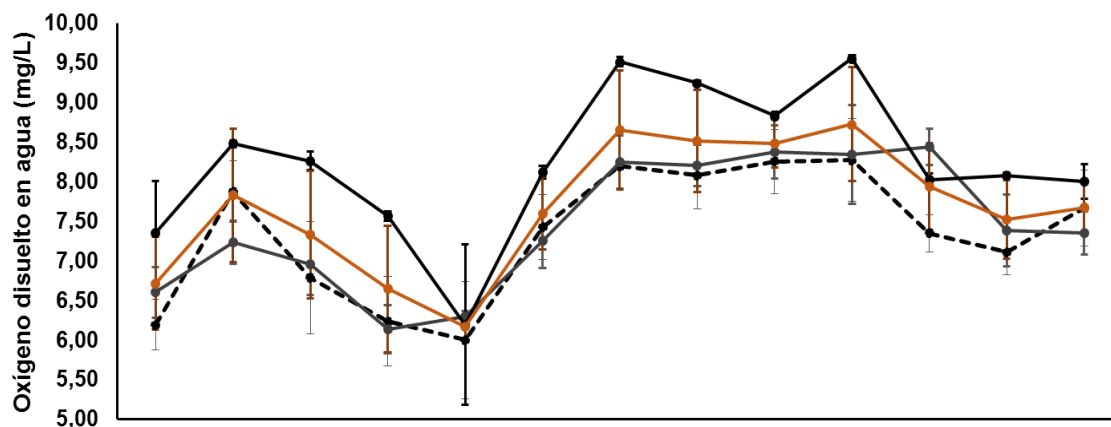
La qFM y qM presentaron una mayor concentración de oxígeno disuelto en agua en la zona de muestreo en la cual fue registrada una menor temperatura (figura 11; 12), sin embargo los valores de oxígeno disuelto entre las zonas presentaron pocas variaciones (figura 12). Entre los meses de marzo y abril 2017 se observó en ambas quebradas una rápida disminución hasta el mes de mayo, siendo registrados los valores más bajos de oxígeno disuelto promedio (6,16 mg/L qFM; 6,07 mg/L qM), los cuales corresponden con la disminución en la precipitación (figura 10). Posteriormente presentó un aumento durante el periodo lluvioso, reflejando la qFM mayores valores de dicha variable (figura 12A), sin embargo en la qM se observaron menores variaciones entre los valores de oxígeno disuelto en cada mes de muestreo (figura 12B). El máximo valor registrado en la qFM fue 8,72 mg/L en octubre de 2017 y en la qM fue 7,60 mg/L en febrero 2018.

El pH promedio reflejó en la qFM mayores variaciones entre los meses de evaluación en comparación con el resto de las variables evaluadas (figura 13A). Se observó una rápida disminución entre los meses de abril y mayo 2017 donde se hizo registro del menor pH promedio alcanzado (5,82), el cual corresponde con el mes más seco (figura 10). Por otra parte en junio 2017 el pH fue neutro (6,9) y se mantuvo en aumento, registrándose en febrero 2018 un valor de pH básico 8,12 (máximo valor alcanzado).

En la qM el pH también presentó marcadas fluctuaciones entre los meses, sin embargo se observó una menor variación entre los valores de pH registrados en cada mes de muestreo en comparación con la qFM (figura 13 A). Entre los meses de agosto y noviembre se registraron los valores más altos de pH promedio, alcanzando un máximo en septiembre de 2017 con 8,07. Posteriormente disminuyó siendo el pH en febrero ligeramente ácido (6,4). Como se observa en

la figura 13B la qM presentó un mayor pH promedio entre los meses de febrero 2017 y noviembre 2017 en comparación con la qFM, siendo el pH promedio en la qM más básico. Por otra parte entre las zonas de muestreo no se observó una importante variación de los valores obtenidos.

(A) q. Fernández Morán



(B) q. Manantial

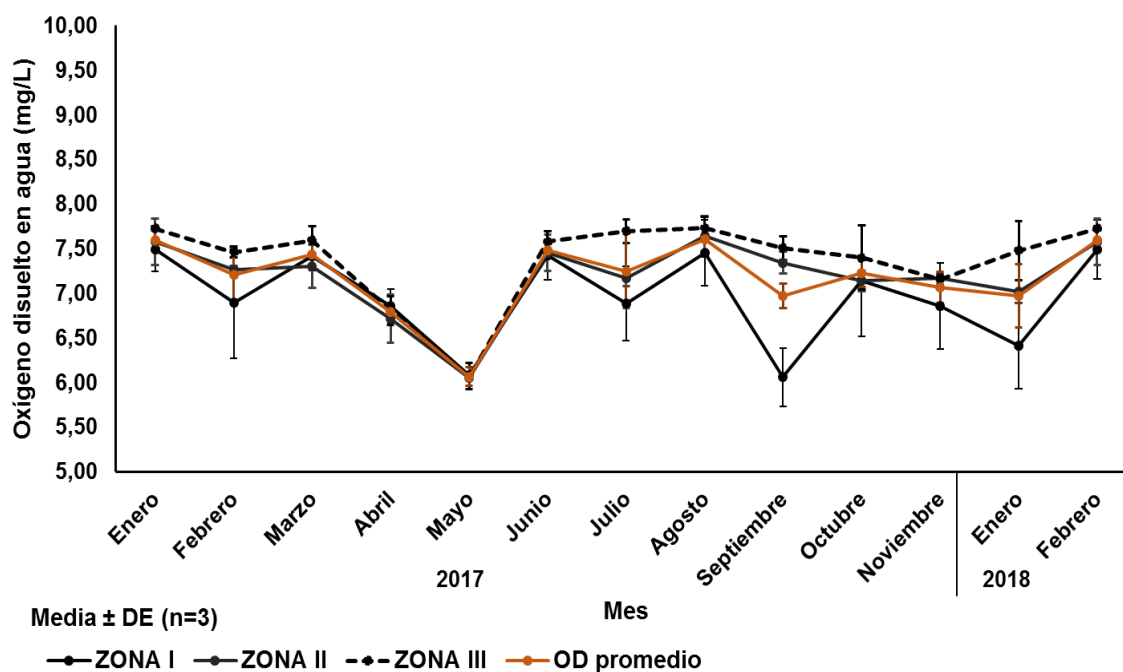
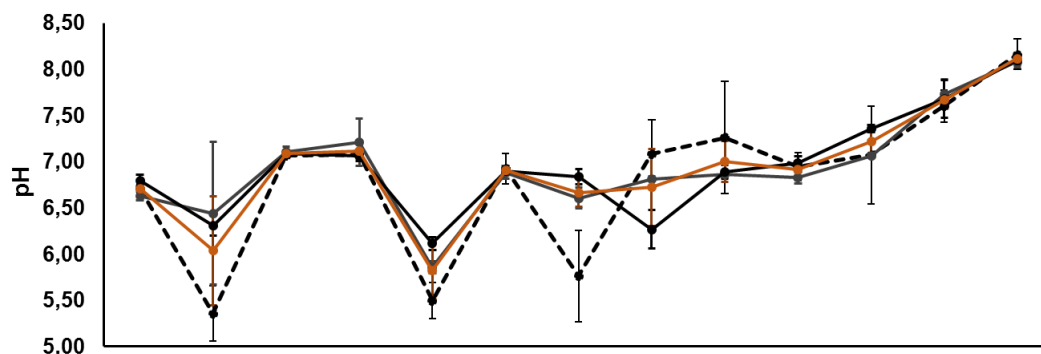


Figura 12. Oxígeno disuelto en agua registrado durante los meses de muestreo. (A) q. Fernández Morán. (B) q. Manantial. Se muestran los datos tomados en cada zona de muestreo (ZONA I, ZONA II, ZONA III) y el promedio de oxígeno disuelto (OD promedio)

(A) q. Fernández Morán



(B) q. Manantial

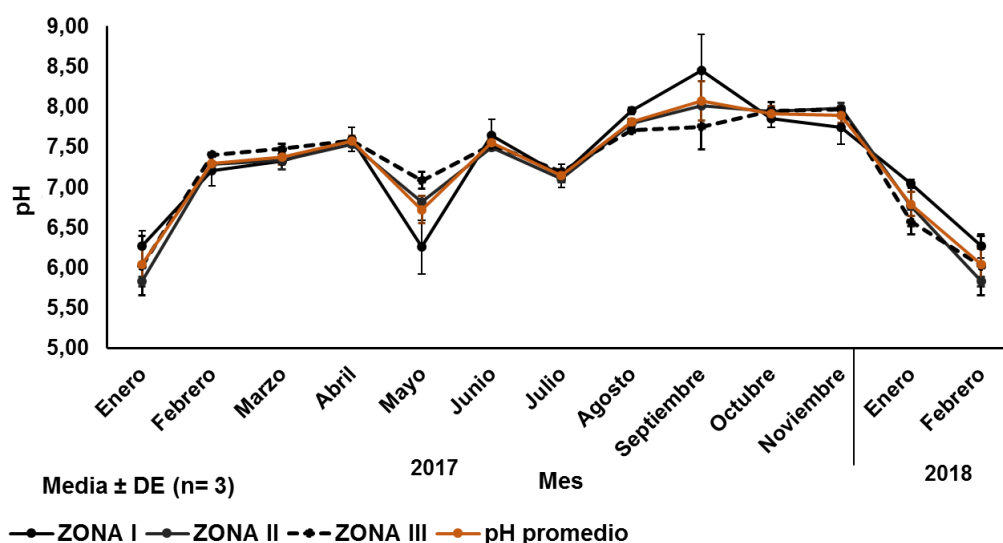


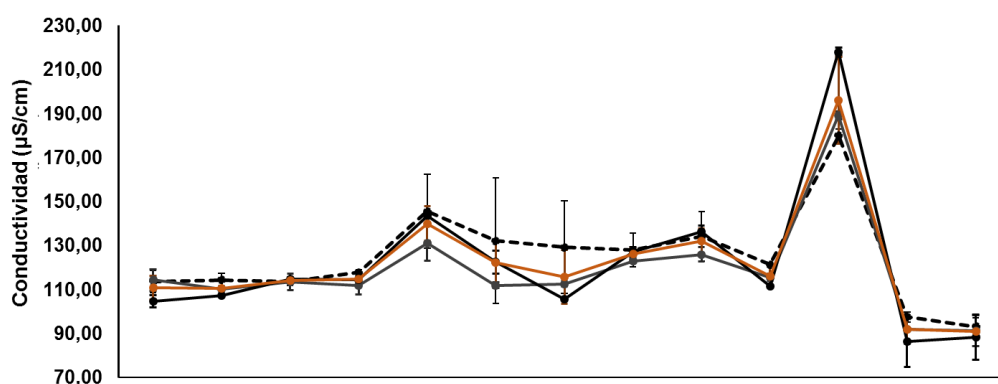
Figura 13. pH del agua registrado durante los meses de muestreo. (A) q. Fernández Morán. (B) q. Manantial. Se muestran los datos tomados en cada zona de muestreo (ZONA I, ZONA II, ZONA III) y el promedio de pH (pH promedio)

5.1.5 Conductividad del agua

La conductividad promedio del agua en la qFM fue relativamente constante entre los primeros meses de muestreo aumentando su valor en el mes de mayo, sin embargo en la figura 14A se observa que en noviembre de 2017 la conductividad promedio reflejó un rápido incremento, registrándose un valor máximo de 196 $\mu\text{S}/\text{cm}$. Por otra parte los valores más bajos de conductividad se obtuvieron posteriormente a este aumento, en enero y febrero de 2018 con

91,92 y 90,96 $\mu\text{S}/\text{cm}$. La qM presentó valores de conductividad promedio más estables durante el tiempo de estudio y además se observa una menor variación entre los valores de conductividad en cada mes de muestreo (figura 14B). La conductividad máxima promedio fue observada en el mes de febrero 2017 con 240,63 $\mu\text{S}/\text{cm}$ y al igual que en la qFM, los valores mínimos de conductividad fueron registrados en enero y febrero de 2018 con 194,90 y 187,88 $\mu\text{S}/\text{cm}$. Cabe destacar que la qM presentó una mayor conductividad del agua durante todo el periodo de muestreo en comparación con la qFM, siendo la conductividad promedio en la qM alrededor de 100 $\mu\text{S}/\text{cm}$ superior a la registrada en la qFM.

(A) q. Fernández Morán



(B) q. Manantial

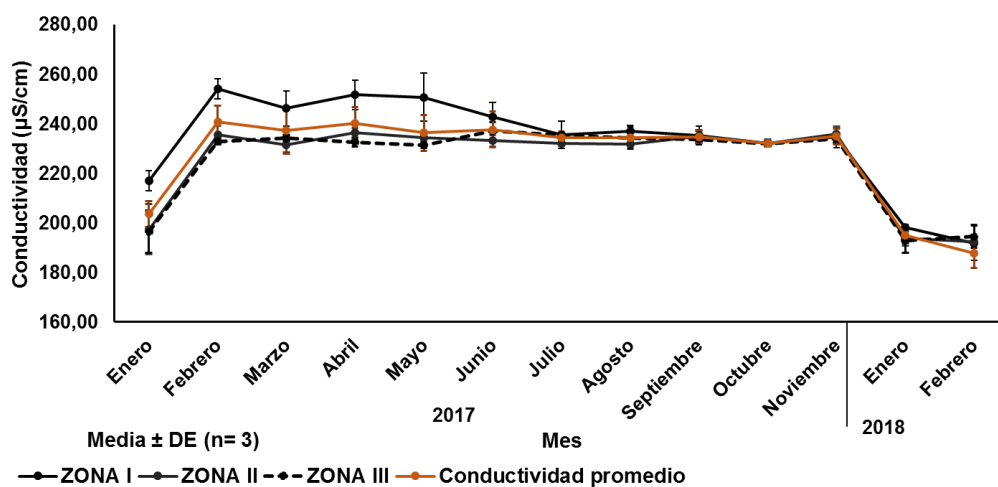


Figura 14. Conductividad del agua registrada durante los meses de muestreo. (A) q. Fernández Morán. (B) q. Manantial. Se muestra los datos de cada zona y la conductividad promedio

Para una caracterización más completa de las quebradas de estudio con respecto a las variables fisicoquímicas fue realizado un análisis de componentes principales (ACP), tomando como objetos los valores registrados durante los meses en cada zona de muestreo.

En la tabla II se muestran los autovalores y el porcentaje de varianza correspondiente a cada componente principal. La mayor variación en la distribución de los datos se reflejó en los componentes principales 1 y 2, los cuales tienen autovalores mayores a 1. El primero explicó el 51,89 % de la varianza total y el segundo el 29,75 %, presentando una varianza acumulada de 81,64 %.

Tabla II. Autovalor y porcentaje de varianza asociado a cada componente.

Componente	Autovalor	% Varianza
1	2,51336	51,889
2	1,42503	29,751
3	0,740969	8,683
4	0,696232	5,604
5	0,322089	2,3681
6	0,202324	1,7054

Las variables que describen al componente principal 1 (CP 1) de manera positiva fueron la temperatura del agua y la conductividad. De igual manera, en este componente se observó una alta correlación negativa con la variable oxígeno disuelto en agua (figura 15A). Por otro parte, el segundo componente principal (CP 2) posee una mayor correlación positiva con la variable humedad relativa y pH, además la temperatura del aire presentó una alta correlación negativa con dicho componente (figura 15B).

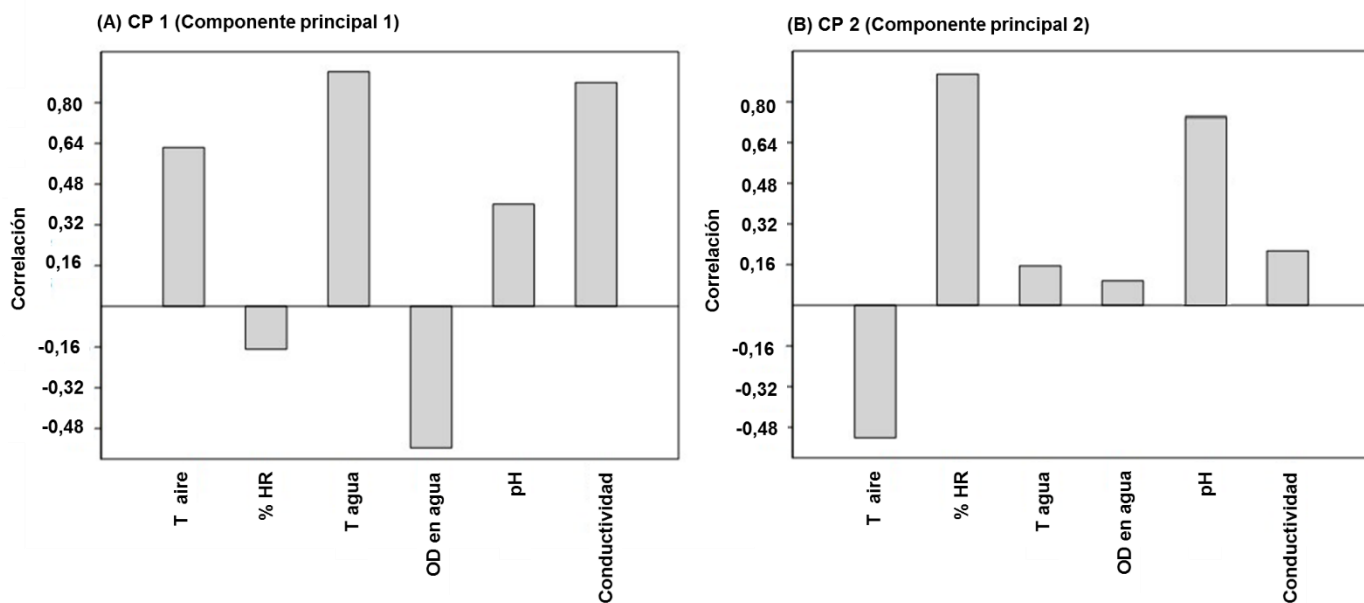


Figura 15. Correlación entre las variables fisicoquímicas y (A) primer componente principal (CP 1), (B) segundo componente principal (CP 2)

Dada las correlaciones obtenidas para cada variable con los componentes, el ACP permitió dividir las quebradas, observándose que los valores registrados en la qM ocuparon casi en su totalidad el cuadrante 1, el cual sugiere una menor dispersión de los datos (conjunto rojo), mientras que la qFM se ubicó en el cuadrante 2 y 3 (figura 16).

Según el diagrama generado por el análisis en la qM no se observó una importante variación entre las zonas durante el tiempo de estudio, las cuales fueron caracterizadas por una mayor temperatura del agua, conductividad y menor oxígeno disuelto en agua (CP 1), además se encontró asociada a mayores valores de pH (CP 2). Los meses de junio, agosto, septiembre y octubre 2017 presentaron puntuaciones similares dentro del cuadrante 1, el cual refleja que entre dichos meses no se observaron variaciones notables en cuanto a temperatura del agua, conductividad y pH (figuras 11B; figura 13B; figura 14B). Por otra parte se evidenció que el

La qFM fue caracterizada por mayores valores de oxígeno disuelto, menor conductividad y temperatura del agua (CP 1) en comparación con la qM. Por otra parte, según el análisis de componentes principales, esta quebrada presentó un menor pH. El mes de febrero de 2018 aportó

la mayor variación al conjunto de valores registrados (cuadrante 2), ya que a pesar de mostrar un alto valor de oxígeno disuelto, durante este mes fueron registradas las menores temperaturas del aire y agua (figuras 8A; 11A). Cabe destacar que en esta quebrada se obtuvo una mayor dispersión de los datos en el cuadrante 3, los cuales corresponden a los meses de mayores fluctuaciones en el contenido de oxígeno disuelto en agua (figura 12A). Por otro lado, al igual que en la qM no se observaron variaciones significativas entre las zonas de muestreo.

5.2 Caracterización del lecho de las quebradas

Para caracterizar adecuadamente el lecho de la quebrada Fernández Morán (qFM) y la quebrada Manantial (qM), así como también evaluar la existencia de agrupamientos entre las zonas de muestreo, fue realizado un análisis de componentes principales (ACP). Las variables o descriptores utilizados para la caracterización del hábitat fueron: número de rocas superiores a 5 cm de ancho y longitud máxima, correspondientes a gravas de mayor tamaño y cantos rodados, porcentaje de materia orgánica (% de MO), % de cobertura de hojarasca, de troncos, de fragmentos de roca suelta (FRS) y granulometría (% de grava, % de arena, % de fango).

Los autovalores y los componentes principales correspondientes se encuentran ordenados en la tabla III en función de la cantidad de la variabilidad que representaron. Los dos primeros componentes principales tienen autovalores mayores a 1 y la representación de la variabilidad mediante estos componentes fue adecuada, ya que explican el 80,14 % de la varianza de la información contenida en los datos. De igual manera, en la figura 17 se muestra el número de componentes significativos. Después del punto de inflexión dado por el autovalor del componente tres la curva comienza a estabilizarse, por lo tanto, dichos componentes explican una proporción pequeña de la variabilidad.

Tabla III. Autovalor y porcentaje de varianza asociado a cada componente.

Componente	Autovalor	% Varianza
1	2,51	52,37
2	1,82	27,77
3	0,94	5,25
4	0,81	4,14
5	0,61	3,67
6	0,51	2,52
7	0,20	2,31
8	0,16	1,98

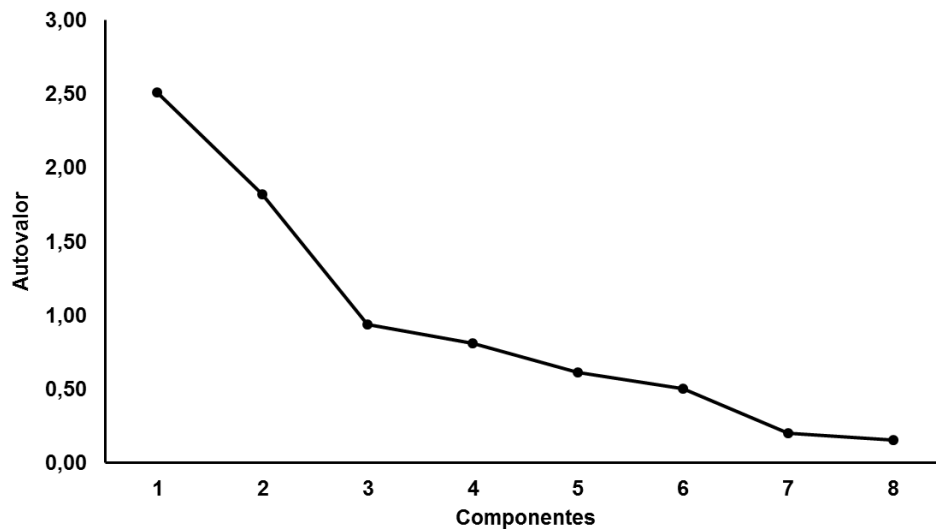


Figura 17. Distribución de la variabilidad entre los componentes principales

El primer componente principal (CP 1) posee una mayor correlación positiva con las variables % de MO, número de rocas superiores a 5 cm y % de troncos. De igual manera, posee una alta correlación negativa con la variable % de arena (figura 18A). Estas variables o descriptores contribuyen en mayor medida a la formación del CP 1. Por otro lado, las variables que describieron al componente principal 2 (CP 2) de manera positiva fueron el % de hojarasca y % de fango, además el % de grava presentó una alta correlación negativa con dicho componente (figura 18B).

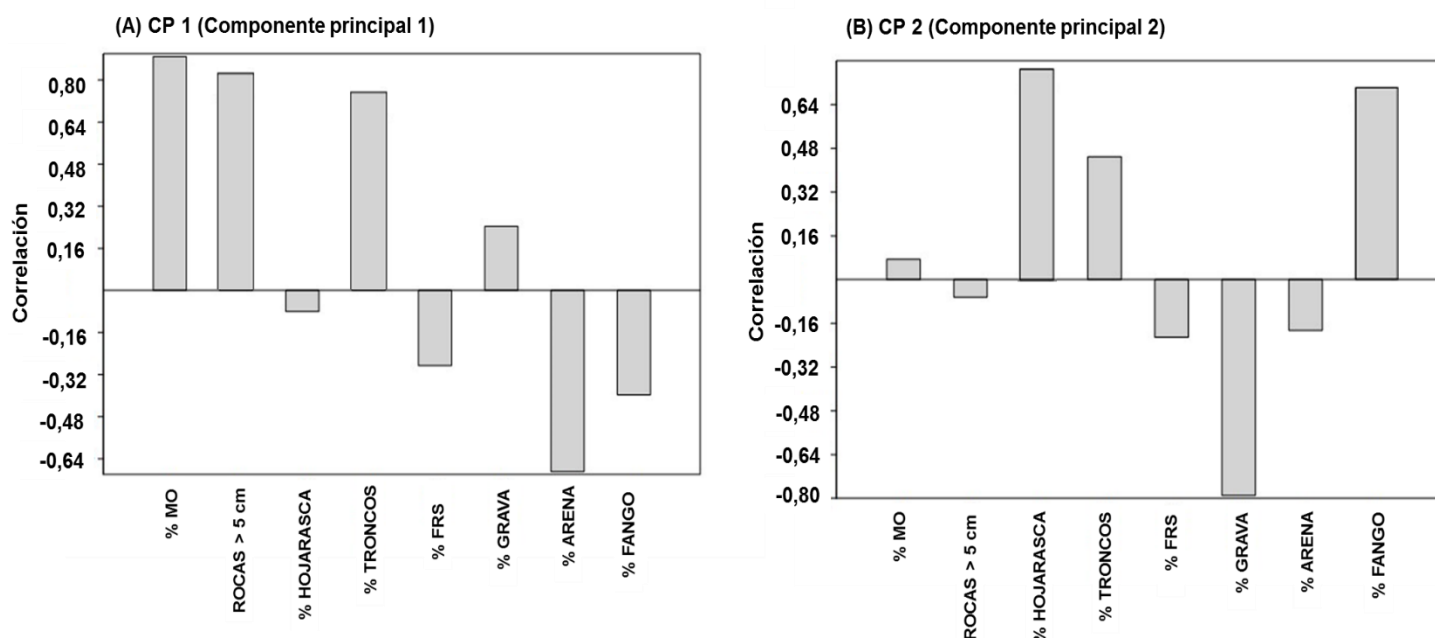


Figura 18. Correlación entre las variables estudiadas y (A) primer componente principal (CP 1), (B) segundo componente principal (CP 2)

La representación de las zonas de muestreo y las variables según las dos primeras componentes se observa en la figura 19. Dada las correlaciones obtenidas para cada variable con respecto a los componentes, el análisis de ordenamiento permitió dividir las quebradas, ocupando la qM el primer y segundo cuadrante (conjunto rojo) y la qFM el tercer y cuarto cuadrante (conjunto amarillo). Por otra parte, se pueden observar varias cuadratas ubicadas hacia el centro del diagrama las cuales no se inclinaron hacia ninguno de los conjuntos formados. Cabe destacar que la variable % de FRS posee baja correlación con el CP 1 y CP 2 (figura 18) contribuyendo poco a la formación del espacio reducido estudiado y, por tanto, esta variable no tuvo peso significativo sobre la distribución de las zonas de muestreo en el diagrama (figura 19).

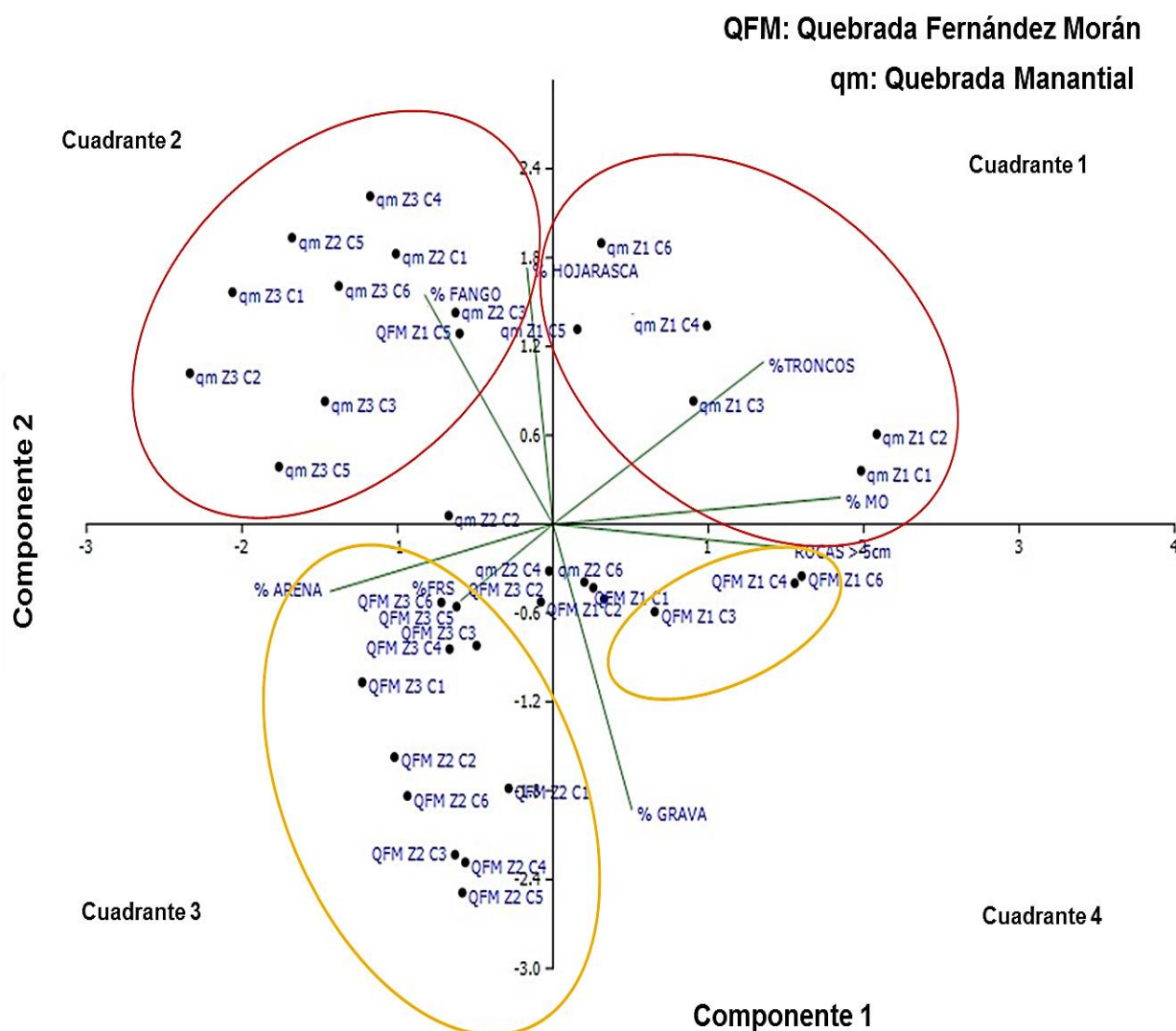


Figura 19. Análisis de ordenamiento ACP en función de las variables estudiadas

En el cuadrante 1 de la figura 19 se encuentran las cuadratas de la zona I de la qM, las cuales fueron caracterizadas por el % de MO, número de rocas superiores a 5 cm, % de troncos (CP 1) y % de hojarasca (CP 2). La zona III de la qM se caracterizó por un mayor % de arena, bajo contenido de MO y de rocas mayores a 5 cm (CP 1) (figura), además esta zona se encontró asociada al % hojarasca y % fango (CP 2). En el cuadrante 2 junto con la zona III se tienen tres

cuadratas de la zona II (cuadratas 1,3 y 5), el cual podría indicar que este sitio de muestreo posee características similares a la zona III, sin embargo, para el resto de las cuadratas no se encontró una inclinación clara hacia alguno de los conjuntos formados (figura 19).

Las tres zonas de muestreo de la qM fueron caracterizadas por la cobertura de hojarasca, presentando una mayor cobertura la zona II (figura 20A). El bosque que rodea el cauce de esta quebrada es cerrado por lo que aumenta el contenido de hojarasca en el sustrato. Por otra parte se obtuvo un mayor % de troncos en la zona I.

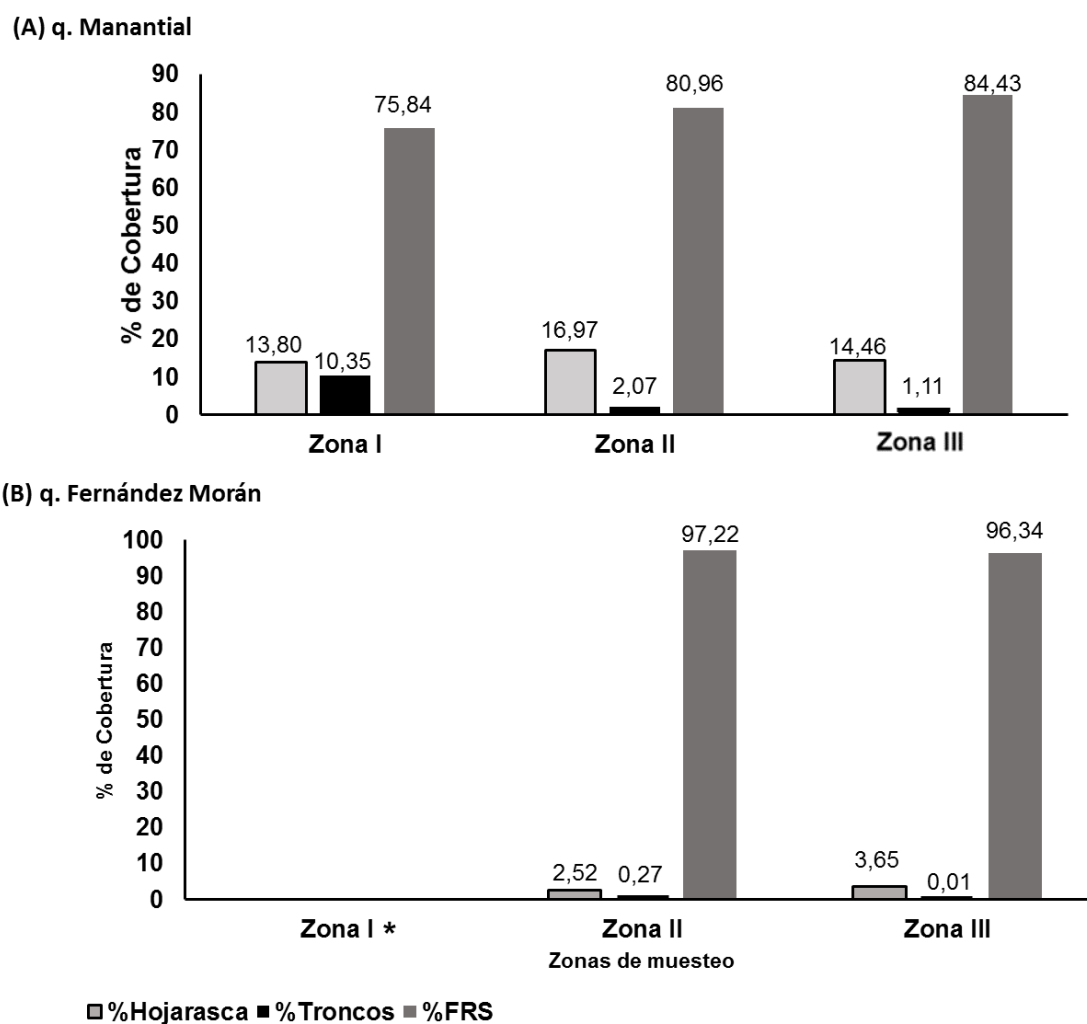


Figura 20. Porcentaje de cobertura dado por hojarasca, troncos y fragmentos de roca suelta (FRS) en (A) quebrada Manantial y (B) quebrada Fernández Morán. Se muestra el porcentaje de cobertura total encontrado en las 6 cuadratas de cada zona de muestreo. (* No fue posible determinar el % cobertura)

El contenido de MO disminuyó entre las zonas de muestreo, observándose un mayor contenido en la zona I (tabla IV). De igual manera, en la zona I se obtuvo un mayor número de rocas, presentando además mayor longitud y ancho promedio (tabla V). El número de rocas y el tamaño disminuyeron progresivamente hasta la zona III donde el % de arena fue mayor en comparación con el resto de las zonas (tabla V; figura 21A). El % de grava siguió el patrón inverso, observándose un mayor contenido en la zona I. Por otra parte los % de fango obtenidos fueron bajos en comparación con el contenido de grava y arena, encontrándose en la zona III un mayor porcentaje de este (figura 21A).

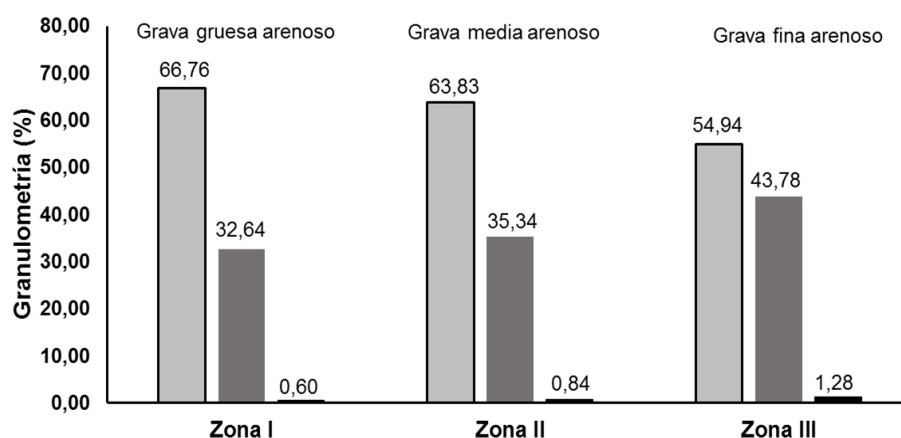
Tabla IV. Porcentaje de materia orgánica (% MO). Se muestran el % MO total encontrado en las 6 cuadratas de cada zona de muestreo

	Zona	% Materia Orgánica
Manantial	Zona I	5,38
	Zona II	2,38
	Zona III	1,96
Fernández Morán	Zona I	3,79
	Zona II	2,57
	Zona III	2,55

Tabla V. Número de rocas superiores a 5 cm de longitud y ancho máximo. Se muestran el número total de rocas recolectadas en las 6 cuadratas de cada zona de muestreo

			Longitud máxima (cm)		Ancho máximo (cm)	
Quebrada	Zona	N° rocas > 5 cm	Media ± DE	Máx- Mín	Media ± DE	Máx- Mín
Manantial	Zona I	64	10,08 ± 6,37	28,4-5,3	8,248 ± 4,45	21,50-5,00
	Zona II	34	9,73 ± 4,79	27,50-5,90	6,92 ± 2,88	15,50-4,00
	Zona III	15	7,65 ± 1,88	12,20-5,50	5,69 ± 0,91	8,1-5,00
Fernández Morán	Zona I	49	9,95 ± 3,66	23,50-5,50	7,91 ± 2,21	12,70-5,00
	Zona II	38	8,04 ± 2,79	16,20-5,50	5,98 ± 1,45	11,50- 5,00
	Zona III	25	9,54 ± 3,63	28,00-5,20	7,35 ± 3,22	25,00-5,00

(A) q. Manantial



(B) q. Fernández Morán

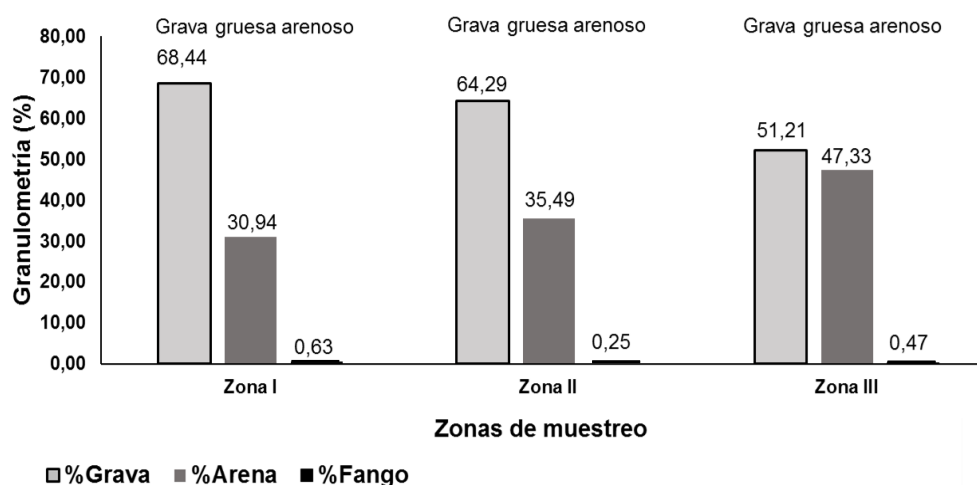


Figura 21. Porcentaje de granulometría en (A) quebrada Manantial y (B) quebrada Fernández Morán. Se muestra el porcentaje de granulometría total encontrado en las 6 cuadratas de cada zona de muestreo.

En el cuadrante 3 del diagrama de ordenamiento (figura 19) se tiene la zona II y zona III de la qFM, las cuales fueron caracterizadas por el % de arena (CP 1) y grava (CP 2). Por otra parte, según el análisis de componentes principales, estas dos zonas presentaron un menor % de hojarasca, troncos y MO en comparación con la qM. La zona I, correspondiente al pozo, fue asociado a un mayor % de grava (CP 2), mayor número de rocas y contenido de MO (CP 1) (cuadrante 4, figura 19).

A pesar de que la zona II y III fueron ordenadas en el mismo cuadrante, en la zona III se obtuvo un mayor contenido de arena en comparación con la zona II, donde el % de grava fue superior (figura 21B). Sin embargo los porcentajes de grava y arena registrados en la zona III presentaron pocas variaciones entre sí (figura 21B). Por otro lado, el % de arena disminuyó progresivamente hacia la zona del pozo donde el % de grava y la cantidad de rocas superiores a 5 cm fueron mayores en comparación con el resto de las zonas de muestreo en la qFM (figura 21B; tabla V).

En la qFM la cobertura de hojarasca y troncos fueron menores en comparación con la qM, registrándose porcentajes inferiores al 4 % en la zona II y III predominando por lo tanto los fragmentos de roca suelta como cobertura del cauce (figura 20B). Dichos resultados son debidos en parte a que el bosque que rodea la quebrada es abierto. Por otro lado, según los resultados obtenidos, la zona I de la qM y la zona I de la qFM comparten características similares. Los porcentajes de grava, arena y fango presentaron pocas variaciones entre estas dos zonas y en dichos sitios de muestreo fue registrado el mayor contenido de MO y rocas superiores a 5 cm de tamaño.

Cabe agregar que durante el muestreo para la caracterización del hábitat en el pozo fue registrada una profundidad máxima y mínima de 46 y 15 cm, respectivamente con un promedio de $37,75 \pm 13,96$ cm.

5.3 Abundancia mensual de las especies *Orthothelphusa venezuelensis* y *Rodriguezus iturbei*

En ambas quebradas se encontraron ejemplares de *Orthothelphusa venezuelensis* y *Rodriguezus iturbei*. En la figura 22 se muestran algunas fotografías de los cangrejos recolectados. Nótese las variaciones en la coloración observada en la especie *Orthothelphusa venezuelensis*.

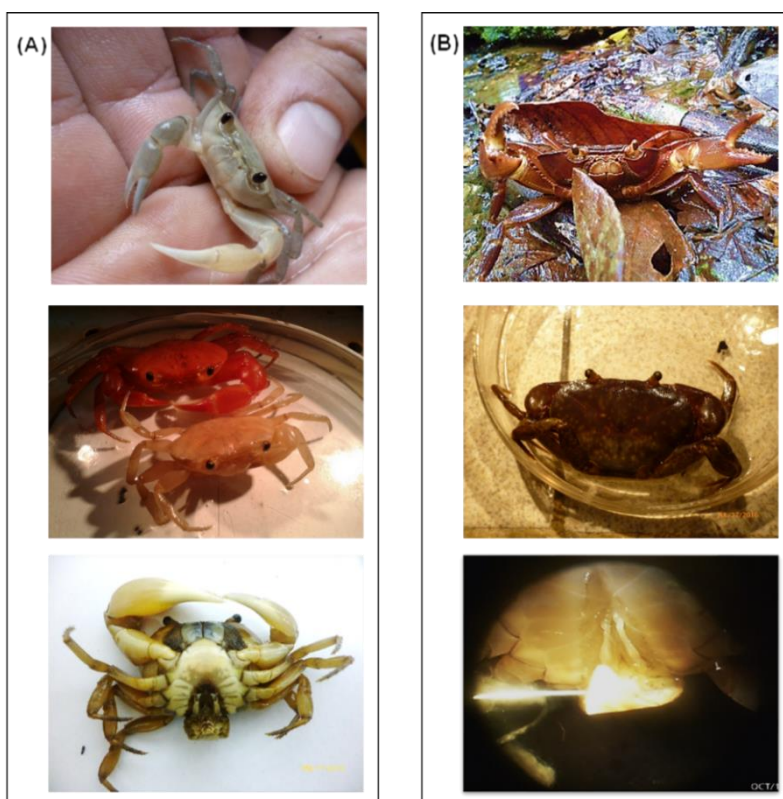


Figura 22. (A) *Orthothelphusa venezuelensis* (B) *Rodriguezus iturbei*

En la quebrada Manantial (qM) la especie *O. venezuelensis* presentó una mayor abundancia en febrero de 2017 con 17 ejemplares. Por otra parte, fue recolectado un solo individuo de esta especie en los meses de marzo y mayo de 2017, representando la menor abundancia (figura 23A; 24A). La especie *R. iturbei* presentó un mínimo y máximo de abundancia en los meses de enero y septiembre de 2017, con 1 y 20 individuo, respectivamente

(figura 23A; 24B). Durante todo el período de muestreo los individuos *R. iturbei* fueron recolectados en su mayoría en la zona de mayor altitud de la quebrada, correspondiente a la zona I, mientras que los cangrejos *O. venezuelensis* fueron encontrados con mayor frecuencia en la zona de menor altitud, es decir, la zona III (figura 24).

En la quebrada Fernández Morán (qFM) las abundancias mensuales registradas para cada especie fueron menores en comparación con la qM (figura 23; 25). Los meses de mayor abundancia para la especie *O. venezuelensis* correspondieron a enero, mayo y septiembre de 2017, encontrándose 9 individuos en cada mes, mientras que en agosto 2017 y febrero 2018 se registraron 2 individuos. No se recolectaron ejemplares de esta especie en el pozo de la quebrada, correspondiente a la zona I de muestreo (figura 25A). La especie *R. iturbei* presentó una baja abundancia durante todo el período de muestreo en esta quebrada, encontrándose un máximo de individuos en septiembre de 2017 con 4 ejemplares (figura 23B). Los individuos de ambas especies fueron recolectados con mayor frecuencia en la zona II (figura 25). Cabe destacar que en octubre de 2017 hubo un fuerte cambio en el uso de la tierra en la qFM (ocurrió un intenso movimiento de tierra en terreno adyacente a la quebrada y deforestación de la vegetación en sus márgenes), en días previos a la fecha de muestreo. El resultado fue que en ese mes (octubre) y en los siguientes tres meses no se recolectaron ejemplares del cangrejo *R. iturbei*, aunque al siguiente mes si aparecieron ejemplares de la otra especie de cangrejo de menor tamaño *O. venezuelensis* (figura 23; figura 25).

Adicionalmente a la captura manual de los cangrejos, en la qM fueron capturados 4 machos *R. iturbei* mediante el uso de trampas, en los meses abril, mayo, agosto y septiembre de 2017. Por otra parte en el pozo de la qFM no fueron encontrados individuos en las trampas.

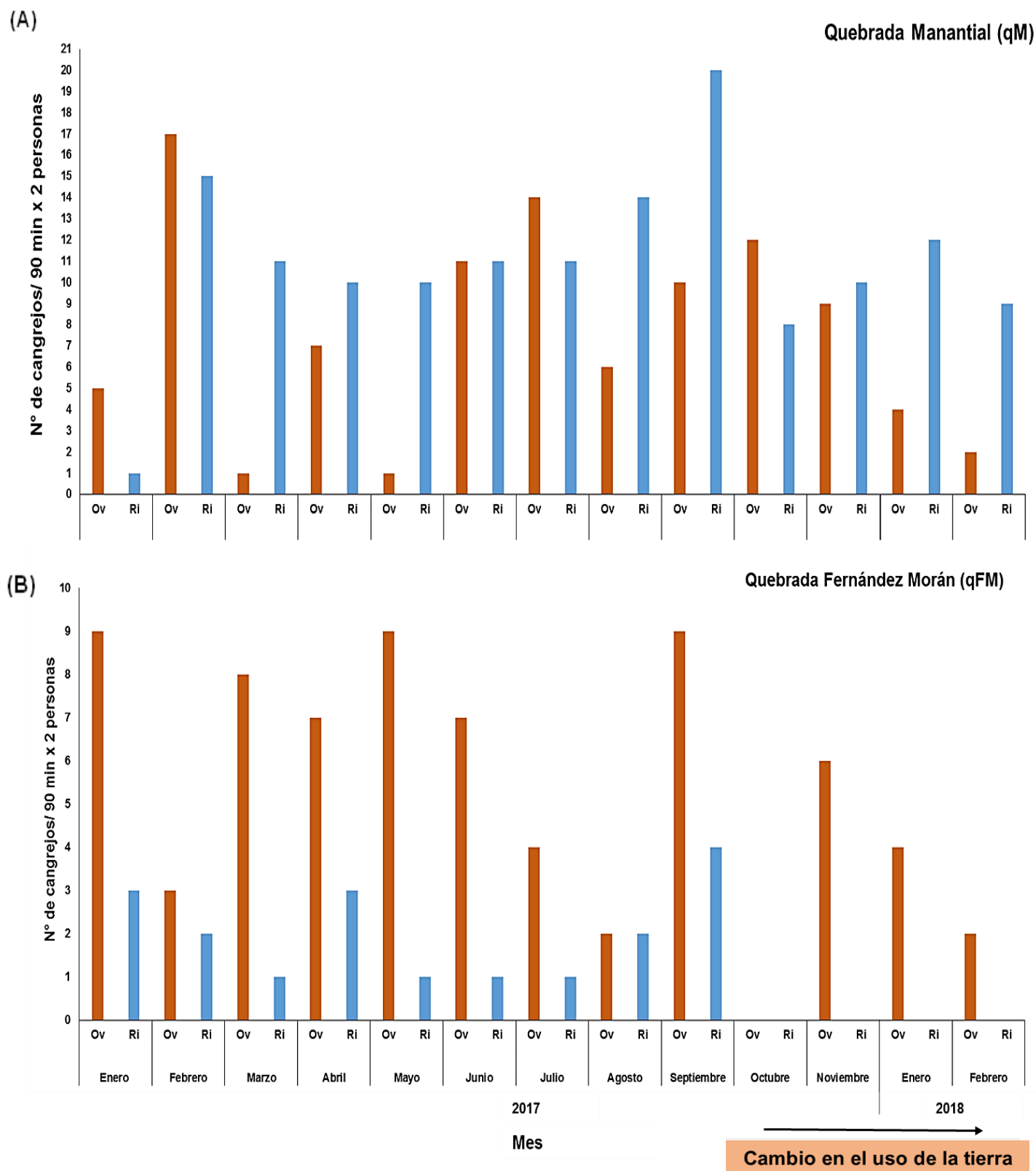


Figura 23. Abundancia mensual de cada especie de cangrejo de agua dulce recolectada durante el periodo de muestreo. (A) quebrada Manantial; (B) quebrada Fernández Morán. Color naranja: *O. venezuelensis*, color azul: *R. iturbei*

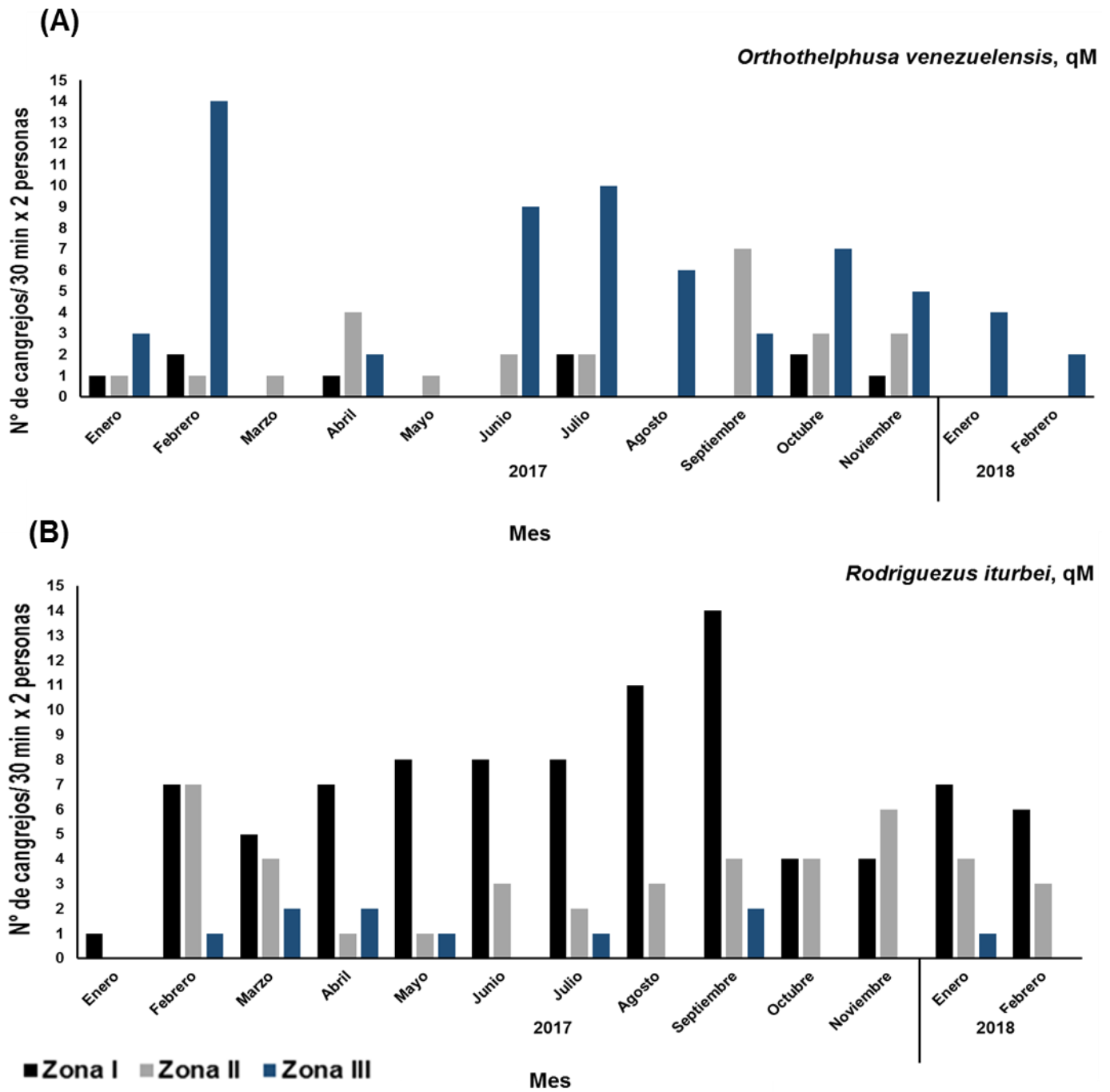


Figura 24. Abundancia mensual de (A) *Orthothelphusa venezuelensis* (B) *Rodriguezus iturbei* en cada zona de muestreo de la quebrada Manantial

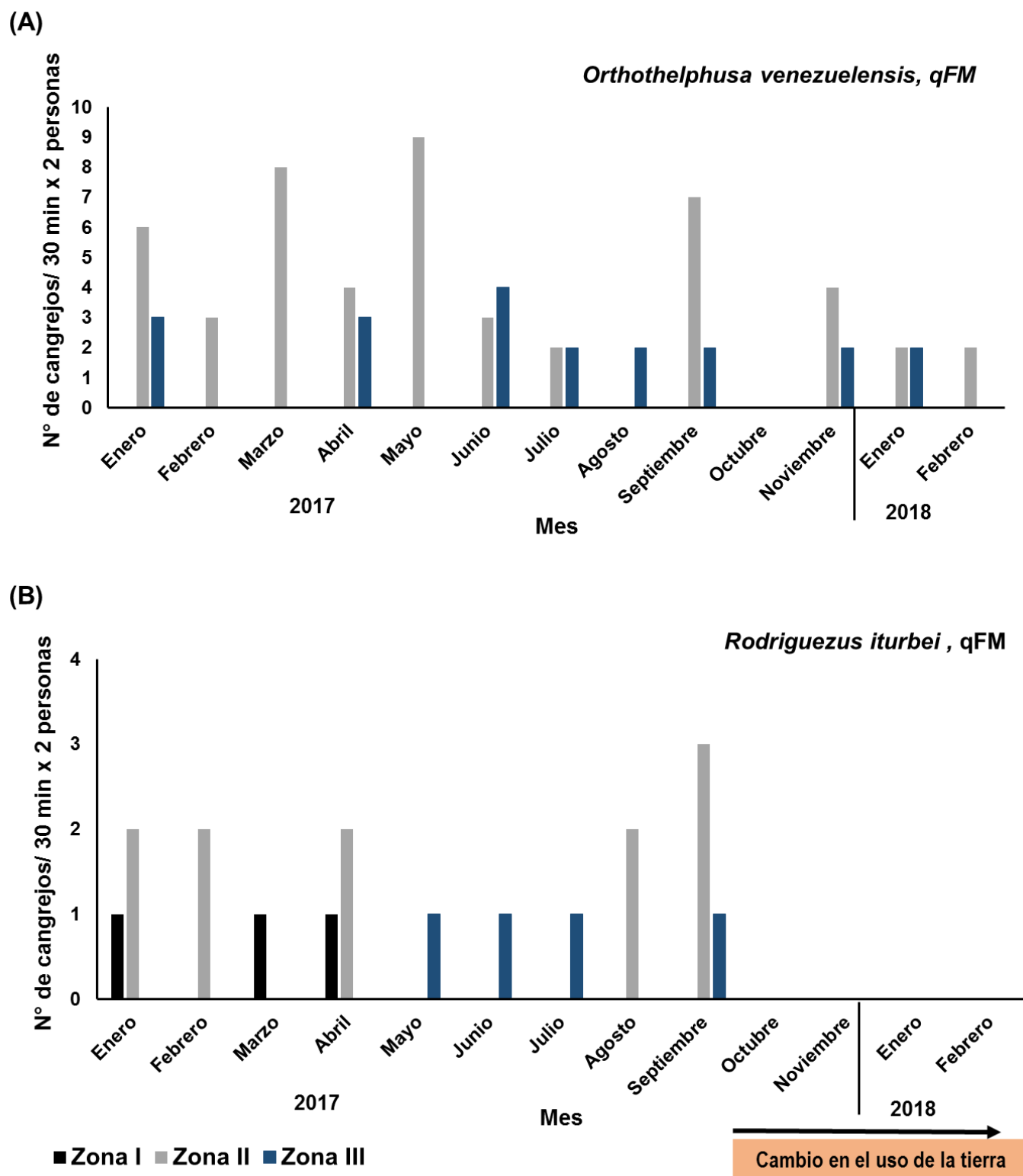


Figura 25. Abundancia mensual de (A) *Orthothelphusa venezuelensis* (B) *Rodriguezus iturbei* en cada zona de muestreo de la quebrada Fernández Morán

5.3.1 Efecto de los parámetros fisicoquímicos, el hábitat y la variación temporal sobre la abundancia de *Orthothelphusa venezuelensis*

Antes de construir el modelo lineal generalizado, fue explorado el grado de covariación entre la abundancia de la especie *O. venezuelensis* y los parámetros fisicoquímicos. La variable temperatura del agua presentó un coeficiente de correlación mayor a 0,5 por lo que fue seleccionada para la realización del modelo (tabla VI).

Tabla VI. Coeficientes de Correlación de Pearson entre la abundancia de *R. iturbei* y los parámetros fisicoquímicos (* $p < 0,05$)

	Abundancia de <i>O. venezuelensis</i>
Temperatura del aire	-0,052021
Humedad	0,11508
Temperatura del agua	0,67286 *
Oxígeno disuelto en agua	-0,12857
pH	0,12694
Conductividad	0,15976
Precipitación	0,14051

Fue planteado un primer modelo considerando los efectos principales de los factores mes, quebrada, zona y la variable temperatura del agua utilizando una distribución de Poisson. Por otra parte en este modelo se obtuvo que la proporción devianza residual entre los grados de libertad residuales fue 2,45, lo cual indica que la varianza es mayor a la media y por lo tanto el modelo presentó sobre-dispersión. Debido a estos resultados los datos fueron adaptados a un modelo de regresión binomial negativa (modelo 1; tabla VII).

Por otra parte fue considerado un segundo modelo de Poisson donde fueron incluidas las interacciones entre los factores mes, quebrada y zona (interacciones espacio-temporal) el cual fue puesto a prueba junto con el modelo 1 (tabla VII). Cabe agregar que la prueba de dispersión (*dispersion test*) reflejó un valor de alfa menor a 0 ($p < 0,05$) en el modelo 2, indicando ausencia de sobre-dispersión.

El análisis de devianza reflejó que el modelo 2 mostró un mejor ajuste de los datos en comparación con el modelo 1, ya que además de presentar una menor devianza residual dicho modelo explicó el 94,73 % de la devianza encontrada en el conjunto de datos (D^2). De igual manera el modelo 2 presentó un menor valor de criterio de información de Akaike (tabla VII).

Tabla VII. Análisis de devianza y criterio de información de Akaike (AIC) de los modelos 1 y 2. (gl= grados de libertad, tagua= temperatura del agua, * $p < 0,05$)

Modelo	gl residuales	Devianza residual	Pr(>Chi)	D^2 (%)
1	61	78,756		42,61
2	24	14,121	0,01461 *	94,73

Modelo 1: abundancia ~ mes + quebrada + zona + tagua AIC: 297,98				
Modelo 2: abundancia ~ mes * quebrada + mes * zona + quebrada * zona AIC: 258,5				

Teniendo en cuenta los resultados obtenidos en la tabla VII fue planteado un tercer modelo incluyendo tanto las interacciones espacio-temporal como la variable temperatura del agua (tabla VIII).

Tabla VIII. Análisis de devianza y criterio de información de Akaike (AIC) de los modelos 2 y 3. (gl= grados de libertad, t agua= temperatura del agua)

Modelo	gl residuales	Devianza residual	Pr(>Chi)	D^2 (%)
2	24	14,121		94,73
3	23	12,109	0,1561	95,37

Modelo 2: abundancia ~ mes*quebrada + mes*zona + quebrada*zona AIC: 258,5				
Modelo 3: abundancia ~ mes*quebrada + mes*zona + quebrada*zona + t agua AIC: 258,49				

Al comparar el modelo 2 y 3 el análisis de devianza no mostró diferencias significativas entre los modelos y a su vez fueron obtenidos valores de AIC similares, sin embargo, el modelo 3 presentó una menor devianza residual y explicó una mayor proporción de la devianza encontrada (tabla VIII). Estos resultados sugieren que el modelo 3 se ajusta mejor a los datos en

comparación con el modelo 2, por lo tanto fue seleccionado para su posterior análisis. En la tabla IX se observan los coeficientes de los parámetros que conforman dicho modelo.

Tabla IX. Modelo lineal generalizado Poisson para la abundancia de *O. venezuelensis*. Modelo 3: abundancia ~ mes*quebrada + mes*zona + quebrada*zona + t agua (Los meses fueron enumerados del 1 al 13 siendo enero 2017 el mes 1 y febrero de 2018 el mes 13; qM= quebrada Manantial, *p < 0,05)

Variables	Coeficientes	Valor Z	Pr(> z)	Variables	Coeficientes	Valor z	Pr(> z)
(Intercept)	7,801	0,001	0,999	mes13:qM	4,537	1,485	0,138
mes2	-3,235	-1,562	0,118	mes2:zona2	-0,132	-0,088	0,930
mes3	-22,141	-0,001	0,999	mes3:zona2	21,230	0,001	0,999
mes4	-2,160	-1,117	0,264	mes4:zona2	1,780	0,986	0,324
mes5	-24,163	-0,001	0,999	mes5:zona2	23,275	0,001	0,999
mes6	-23,067	-0,001	0,999	mes6:zona2	21,112	0,001	0,999
mes7	-2,909	-1,378	0,168	mes7:zona2	0,440	0,282	0,778
mes8	-23,290	-0,001	0,999	mes8:zona2	-1,639	0,000	1,000
mes9	-24,073	-0,001	0,999	mes9:zona2	22,631	0,001	0,999
mes10	-24,081	-0,001	0,999	mes10:zona2	-0,114	-0,076	0,940
mes11	-2,979	-1,389	0,165	mes11:zona2	1,208	0,735	0,462
mes12	-23,126	-0,001	0,999	mes12:zona2	18,871	0,001	0,999
mes13	-25,739	-0,001	0,999	mes13:zona2	20,238	0,001	0,999
qM	25,282	0,004	0,997	mes2:zona3	0,793	0,575	0,565
zona2	24,301	0,004	0,997	mes3:zona3	-1,825	0,000	1,000
zona3	23,065	0,003	0,997	mes4:zona3	1,559	0,812	0,417
tagua	-1,588	-1,328	0,184	mes5:zona3	0,468	0,000	1,000
mes2:qM	4,945	2,109	0,035 *	mes6:zona3	23,014	0,001	0,999
mes3:qM	2,726	0,993	0,321	mes7:zona3	2,140	1,160	0,246
mes4:qM	4,542	1,553	0,121	mes8:zona3	23,817	0,001	0,999
mes5:qM	4,180	1,090	0,276	mes9:zona3	22,487	0,001	0,999
mes6:qM	3,647	1,685	0,092	mes10:zona3	2,036	1,025	0,305
mes7:qM	4,777	1,894	0,058	mes11:zona3	1,836	0,997	0,319
mes8:qM	3,747	1,706	0,088	mes12:zona3	21,481	0,001	0,999
mes9:qM	4,900	1,738	0,082	mes13:zona3	20,681	0,001	0,999
mes10:qM	26,521	0,001	0,999	qM:zona2	25,576	-0,004	0,997
mes11:qM	4,520	1,690	0,091	qM:zona3	25,643	-0,004	0,997
mes12:qM	3,106	1,423	0,155				

Devianza: 261,577; 77 grados de libertad. Devianza residual: 12,109; 23 grados de libertad

Una vez obtenidos los coeficientes fueron construidos los modelos propios de la regresión de Poisson. Primero, se tiene el modelo aditivo dado por:

$$\log(\mu_i) = b_0 - b_1X_{1i} - b_2X_{2i} - b_3X_{3i} - b_4X_{4i} - b_5X_{5i} - b_6X_{6i} - b_7X_{7i} - b_8X_{8i} - b_9X_{9i} \\ - \dots + b_{53}X_{53i} + b_{54}X_{54i}$$

al sustituir los coeficientes:

$$\log(\mu_i) = 7,8016 - 3,235(\text{mes } 2) - 22,141(\text{mes } 3) - 2,160(\text{mes } 4) - 24,163(\text{mes } 5) - \\ 23,067(\text{mes } 6) - 2,909(\text{mes } 7) - 23,290(\text{mes } 8) - 4,073(\text{mes } 9) - \dots + \\ 25,576(\text{qM:zona } 2) + 25,643(\text{qM:zona } 3)$$

Este modelo representa la función vínculo, por lo tanto las unidades calculadas no se corresponden con la medida de la variable original. Para volver a los valores originales de la variable respuesta fue construido el modelo multiplicativo, que representa la inversa de la función vínculo. Es decir, fue calculada la función exponencial inversa a la logarítmica:

Modelo lineal generalizado de Poisson para la abundancia de *O. venezuelensis*:

$$\mu_i = e^{(7,8016)} \times e^{(-3,235(\text{mes } 2))} \times e^{(-22,141(\text{mes } 3))} \times e^{(-2,160(\text{mes } 4))} \times e^{(-24,163(\text{mes } 5))} \times \\ e^{(-23,067(\text{mes } 6))} \times e^{(2,909(\text{mes } 7))} \times e^{(-23,290(\text{mes } 8))} \times e^{(-4,073(\text{mes } 9))} \times \dots \times \\ e^{(-25,576(\text{qM:zona } 2))} \times e^{(25,643(\text{qM:zona } 3))}$$

El gráfico de residuos frente a valores predichos (figura 26A) muestra como los residuos se distribuyen de manera horizontal alrededor de la línea que representa un error residual cero, por lo tanto los residuos presentan una tendencia a la media y la condición de independencia de los errores se cumple. En la figura 26B se observa que los residuos se sitúan en su mayoría

cercanos a la recta, lo cual implica que la dispersión vertical de los residuos es pequeña y se distribuyen normalmente. Al igual que los resultados obtenidos en el análisis de devianza para el modelo 3 (tabla VIII), los gráficos de los residuales muestran un ajuste adecuado del modelo.

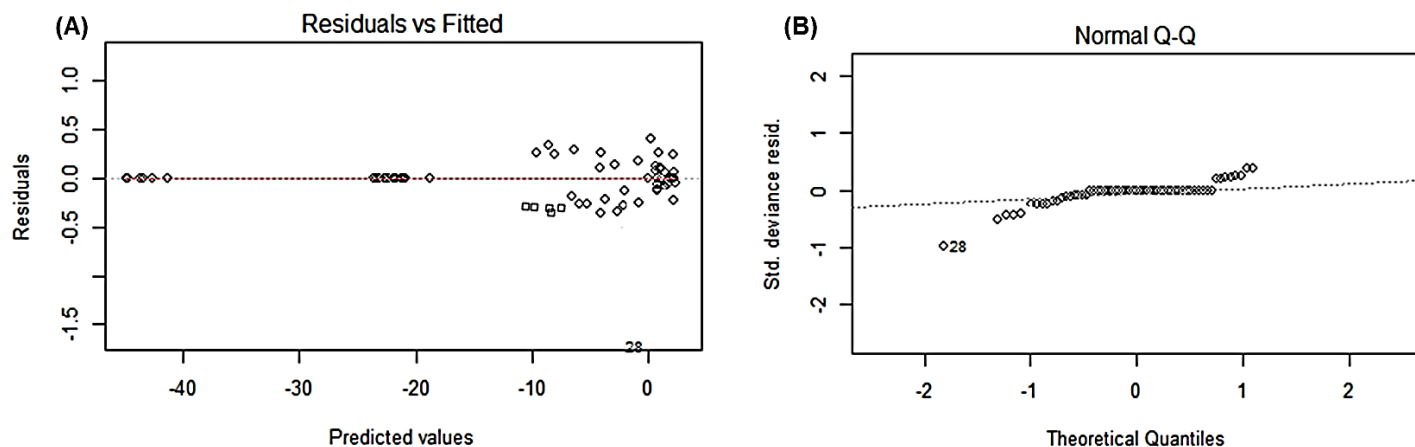


Figura 26. Análisis de los residuales. (A) Residuos frente a valores predichos (B) Gráfico probabilístico de normalidad (*q-q plot*)

Para determinar si los efectos de las variables independientes fueron significativos para la variable respuesta, fue planteada la siguiente hipótesis nula para cada uno de los parámetros del modelo 3: $H_0: b=0$; $H_1: b \neq 0$. Según los resultados obtenidos (tabla IX) solo el coeficiente de la interacción entre la qM y el mes de febrero 2017 fue significativamente distinto de cero, ejerciendo por lo tanto un efecto positivo sobre la abundancia de la especie *O. venezuelensis*. Como fue mencionado anteriormente, en la qM fue recolectado un mayor número de cangrejos de esta especie en el mes de febrero de 2017, representando la máxima abundancia (figura 27).

Cabe destacar que en ambas quebradas de estudio se observó que la abundancia de esta especie presentó marcadas variaciones a lo largo de los meses (figura 27), sin embargo no se obtuvo un efecto significativo de la variable temperatura del agua sobre la abundancia. Por otra parte en la qM la abundancia fue mayor en la zona III disminuyendo hacia la zona de mayor

altura, es decir, la zona I (figura 24A). A pesar de dicha observación los coeficientes de las interacciones entre las zonas de muestreo con la qM no fueron significativos (tabla IX).

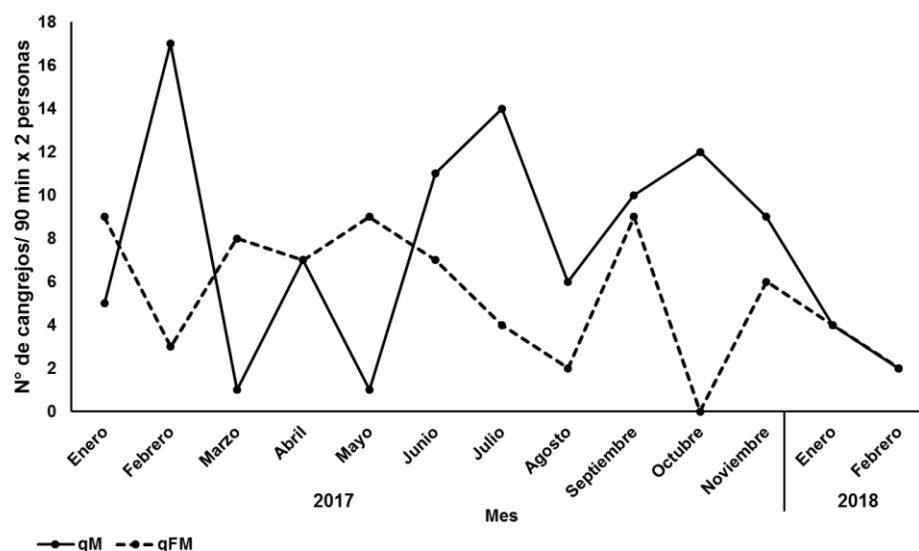


Figura 27. Abundancia de *O. venezuelensis* en la quebrada Fernández Morán (qFM) y Manantial (qM).

5.3.2 Efecto de los parámetros fisicoquímicos, el hábitat y la variación temporal sobre la abundancia de *Rodriguezus iturbei*

El análisis de correlación de Pearson reflejó que las variables temperatura del agua y conductividad presentaron un coeficiente superior a 0,5 ($p < 0,05$) por lo que fueron seleccionados para la realización del modelo (tabla X)

Tabla X. Coeficientes de Correlación de Pearson entre la abundancia de *R. iturbei* y los parámetros fisicoquímicos (* $p < 0,05$)

	Abundancia de <i>R. iturbei</i>
Temperatura del aire	0,11212
Humedad	0,12061
Temperatura del agua	0,6734 *
Oxígeno disuelto en agua	-0,34524
pH	0,29078
Conductividad	0,557 *
Precipitación	0,072418

Posteriormente fueron planteados dos modelos de Poisson. En el primer modelo (modelo1, tabla XI) fueron considerados los efectos principales de las variables, es decir, de los factores mes, quebrada y zona así como también de los parámetros temperatura del agua y conductividad. En el segundo modelo (modelo 2, tabla XI) fueron consideradas las interacciones espacio-temporal.

En el análisis de devianza (tabla XI) se puede observar que los modelos difieren significativamente, presentando el modelo 2 una menor devianza residual, lo cual indica un mejor ajuste de los datos en comparación con el modelo 1. De igual manera se obtuvo que el modelo 2 explica el 92,7 % de la devianza encontrada en el conjunto de datos (D^2).

Tabla XI. Análisis de devianza y criterio de información de Akaike (AIC) de los modelos 1 y 2. (gl= grados de libertad, tagua= temperatura del agua, * $p < 0,05$)

Modelo	gl residuales	Devianza residual	Pr(>Chi)	D^2 (%)
1	60	75,449		73,03
2	24	20,337	0,02168 *	92,73

Modelo 1: abundancia ~ mes + quebrada + zona + tagua + conductividad AIC: 268,5
Modelo 2: abundancia ~ mes * quebrada + mes * zona + quebrada * zona AIC: 255,39

Cabe destacar que las proporciones devianza residual entre los grados de libertad residuales en los modelos 1 y 2 fueron 1,23 y 0,85 respectivamente. Debido a que dichos valores se aproximan a 1 se infiere que la media y la varianza son iguales, por lo tanto los datos no sufren de sobre-dispersión y no fue necesario adaptar los modelos a una distribución binomial negativa. De igual manera se obtuvieron valores de alfa menores a 0 en ambos modelos (*dispersion test* $p > 0,05$) indicando la ausencia de sobre-dispersión.

Por otra parte, con base a los resultados obtenidos en la tabla XI fueron planteados dos modelos más, teniendo en cuenta tanto las interacciones espacio-temporal como la variables temperatura del agua y conductividad (modelos 3 y 4). Dichos modelos fueron puestos a prueba junto con el modelo 2 (tabla XII)

Tabla XII. Análisis de devianza y criterio de información de Akaike (AIC) de los modelos 2, 3 y 4. (gl= grados de libertad, t agua= temperatura del agua)

Modelo	gl residuales	Devianza residual	Pr(>Chi)	D ² (%)
2	24	20,337		92,73
3	22	20,203	0,9355	92,79
4	23	20,255	0,816	92,75

Modelo 2: abundancia ~ mes*quebrada + mes*zona + quebrada*zona AIC: 255,39
Modelo 3: abundancia ~ mes*quebrada + mes*zona + quebrada*zona + t agua + conductividad AIC: 259,25
Modelo 4: abundancia ~ mes*quebrada + mes*zona + quebrada*zona + t agua AIC: 257,31

No se observaron diferencias significativas entre los valores de devianza residual de los modelos 2, 3 y 4 ($p > 0,05$; tabla XII). De igual manera fueron obtenidos valores de D² similares entre los modelos. Sin embargo el criterio de información de Akaike (AIC) reflejó que el modelo 2 presentó un menor valor (AIC= 255,39) en comparación con los modelos 3 y 4, por lo tanto dicho modelo representa un mejor ajuste de los datos y fue seleccionado para su posterior análisis. En la tabla XIII se observan los coeficientes de los parámetros que conforman el modelo 2.

Tabla XIII. Modelo lineal generalizado Poisson para la abundancia de *R. iturbei*. Modelo 2: abundancia ~ mes*quebrada + mes*zona + quebrada*zona (Los meses fueron enumerados del 1 al 13 siendo enero 2017 el mes 1 y febrero de 2018 el mes 13; qM= quebrada Manantial, *p < 0,05)

Variables	Coeficientes	Valor Z	Pr(> z)	Variables	Coeficientes	Valor z	Pr(> z)
(Intercept)	9,66E+01	0,11	0,92	mes13:qM	2,38E+04	0,002	1,00
mes2	-2,36E+03	-1,65	0,10	mes2:zona2	2,24E+03	1,565	0,12
mes3	-2,79E+03	-1,73	0,08	mes3:zona2	1,63E+03	1,093	0,27
mes4	-8,43E+02	-0,64	0,52	mes4:zona2	5,88E+02	0,399	0,69
mes5	-1,84E+03	-1,14	0,25	mes5:zona2	-1,70E+02	-0,100	0,92
mes6	-2,09E+03	-1,32	0,19	mes6:zona2	9,83E+02	0,656	0,51
mes7	-2,12E+03	-1,33	0,18	mes7:zona2	5,84E+02	0,376	0,71
mes8	-1,16E+03	-0,84	0,40	mes8:zona2	1,02E+03	0,715	0,47
mes9	-8,66E+02	-0,68	0,49	mes9:zona2	1,10E+03	0,790	0,43
mes10	-2,23E+04	0,00	1,00	mes10:zona2	2,18E+03	1,434	0,15
mes11	-2,25E+04	0,00	1,00	mes11:zona2	2,59E+03	1,732	0,08
mes12	-2,26E+04	0,00	1,00	mes12:zona2	1,62E+03	1,092	0,27
mes13	-2,19E+04	0,00	1,00	mes13:zona2	1,49E+03	0,978	0,33
qM	-2,04E+02	-0,16	0,88	mes2:zona3	2,07E+04	0,002	1,00
zona2	5,45E+02	0,48	0,63	mes3:zona3	2,16E+04	0,002	1,00
zona3	-2,00E+04	0,00	1,00	mes4:zona3	2,08E+04	0,002	1,00
mes2:qM	4,40E+03	2,68	0,00742 *	mes5:zona3	2,11E+04	0,002	1,00
mes3:qM	4,67E+03	2,60	0,00941 *	mes6:zona3	2,05E+04	0,002	1,00
mes4:qM	2,97E+03	1,88	0,06	mes7:zona3	2,12E+04	0,002	1,00
mes5:qM	4,00E+03	2,20	0,0279 *	mes8:zona3	-5,84E+02	0,000	1,00
mes6:qM	4,26E+03	2,37	0,01758 *	mes9:zona3	2,09E+04	0,002	1,00
mes7:qM	4,29E+03	2,38	0,01748 *	mes10:zona3	1,49E+03	0,000	1,00
mes8:qM	3,63E+03	2,24	0,02537 *	mes11:zona3	1,55E+03	0,000	1,00
mes9:qM	3,58E+03	2,33	0,01964 *	mes12:zona3	2,09E+04	0,002	1,00
mes10:qM	2,38E+04	0,00	1,00	mes13:zona3	1,10E+03	0,000	1,00
mes11:qM	2,40E+04	0,00	1,00	qM:zona2	-2,73E+03	-3,263	0,0011 *
mes12:qM	2,46E+04	0,00	1,00	qM:zona3	-2,88E+03	-2,944	0,00324 *

Devianza: 279,709; 77 grados de libertad. Devianza residual: 20,337; 24 grados de libertad

Dado los coeficientes de los parámetros obtenidos fue construido el modelo, considerando tanto el modelo aditivo como el multiplicativo:

Modelo lineal generalizado de Poisson para la abundancia de *R. iturbei*:

$$\mu_i = e^{(9,66e+01)} \times e^{(-2,36e+03(\text{mes } 2))} \times e^{(-2,79e+03(\text{mes } 3))} \times e^{(-8,43e+02(\text{mes } 4))} \times$$

$$e^{(-1,84E+03(\text{mes } 5))} \times e^{(-2,09E+03(\text{mes } 6))} \times e^{(-2,12E+03(\text{mes } 7))} \times e^{(-1,16E+03(\text{mes } 8))} \times$$

$$e^{(-8,66E+02(\text{mes } 9))} \times \dots \times e^{(-2,73E+03(\text{qM:zona } 2))} \times e^{(-2,88E+03(\text{qM:zona } 3))}$$

En el gráfico de residuos frente a valores predichos (figura 28A) los residuos manifestaron una tendencia a la media cumpliéndose la condición de independencia de los errores. Igualmente la dispersión vertical de los residuos fue pequeña lo cual sugiere una distribución normal (figura 28B). Dichos resultados reflejan un ajuste adecuado del modelo, por lo tanto las variables independientes describen adecuadamente a la variable respuesta.

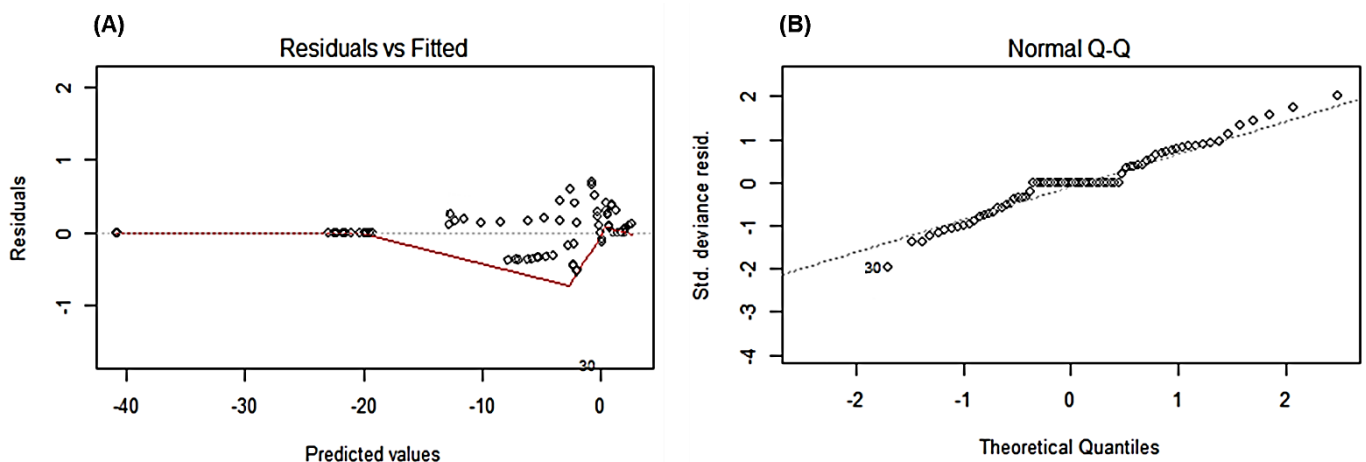


Figura 28. Análisis de los residuales. (A) Residuos frente a valores predichos (B) Gráfico probabilístico de normalidad (*q-q plot*)

Por otra parte los coeficientes de los parámetros obtenidos en el modelo de Poisson fueron puestos a prueba bajo la hipótesis nula $H_0: b=0$; $H_1: b \neq 0$. Como puede observarse en la tabla XIII los coeficientes de las interacciones entre la qM con los meses de febrero, marzo, mayo, junio, julio, agosto y septiembre 2017 así como también de las interacciones entre las zonas II y III con la qM presentaron un valor p inferior al nivel de significancia establecido, es decir, los valores de los coeficientes son significativamente distintos de cero y, por tanto, cada uno de estos parámetros tienen un efecto sobre la abundancia encontrada de *R. iturbei*.

Los efectos de las interacciones entre los meses de febrero, marzo, mayo, junio, julio, agosto y septiembre 2017 con la qM fueron positivos, lo cual indica que en estos meses la abundancia encontrada fue mayor en comparación con el resto de los meses de muestreo (tabla XIII; figura 29). Dichos resultados permiten sugerir que en la qM la abundancia de esta especie depende de la temporalidad. Cabe destacar que a pesar de encontrar una correlación superior a 0,5 entre la abundancia y la temperatura del agua y conductividad (tabla X), dichos parámetros en los modelos planteados anteriormente no mostraron efectos significativos en la variable respuesta, lo cual sugiere que la variación temporal encontrada en la abundancia de esta especie no se encuentra relacionada con estos parámetros.

Las interacciones entre las zonas II y III con la qM presentaron coeficientes significativos pero negativos, lo cual muestra que en estas zonas el número de cangrejos *R. iturbei* fueron menores en comparación con la zona I de la qM. Dichos resultados permiten inferir que la abundancia de esta especie depende de la zona de la quebrada (figura 30), encontrándose una menor abundancia en la zona de menor altura, es decir, zona III.

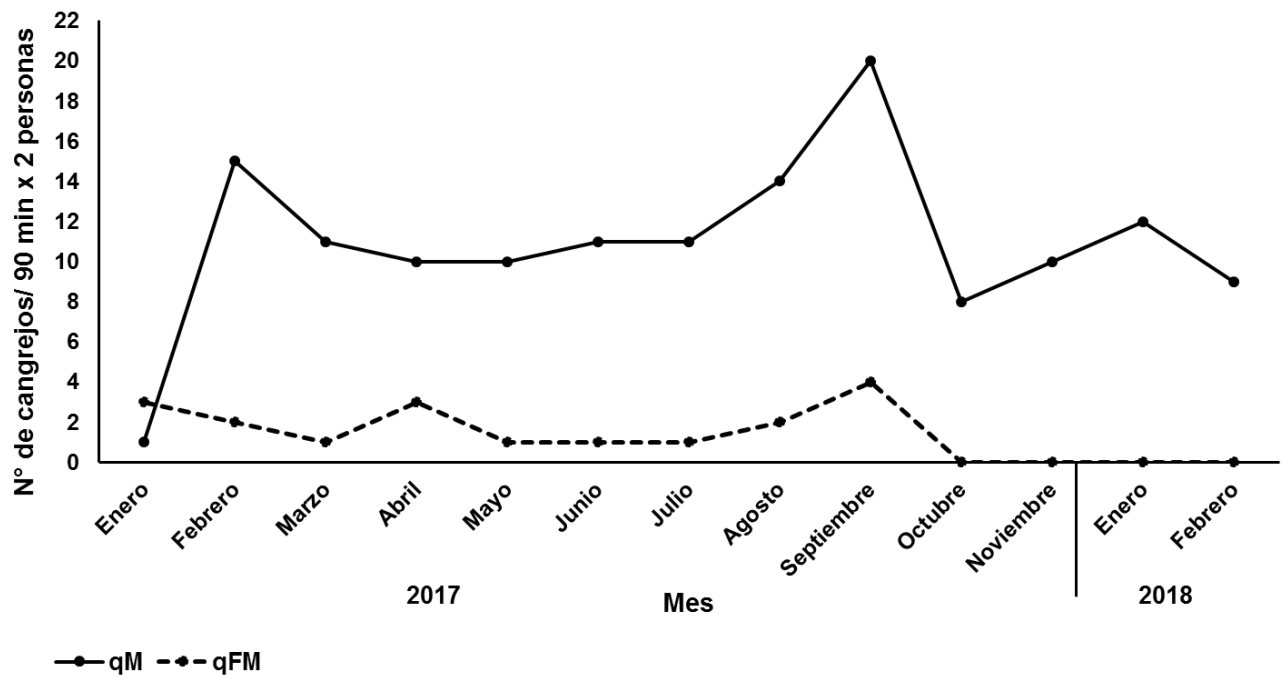


Figura 29. Abundancia mensual de *R. iturbei* en la quebrada Fernández Morán (qFM) y Manantial (qM)

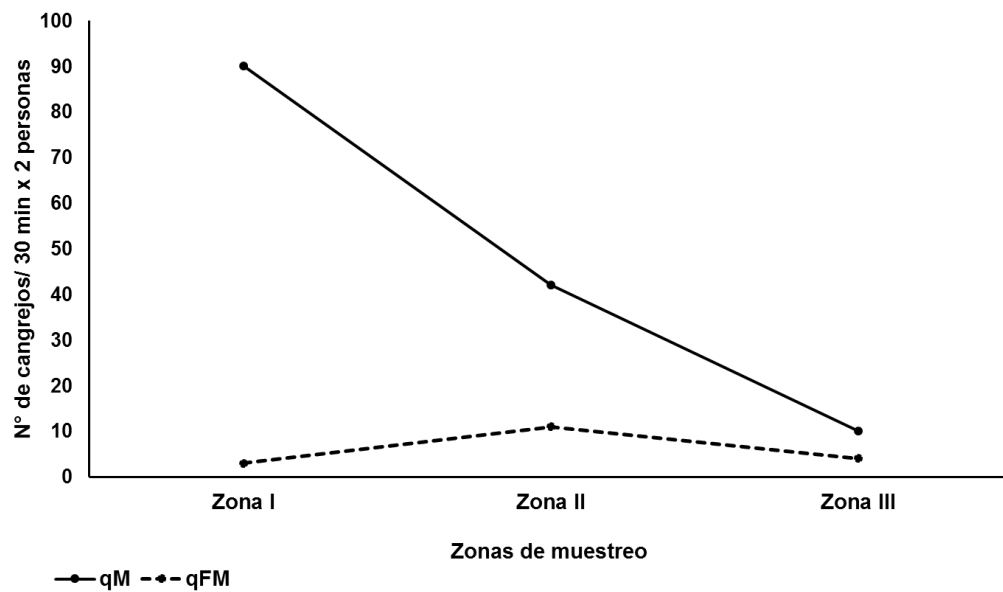


Figura 30. Abundancia de *R. iturbei* en cada zona de muestreo de la quebrada Fernández Morán (qFM) y Manantial (qM)

5.4 Estructura poblacional

La proporción de sexos de las poblaciones encontradas no fue significativamente diferente de una relación 1:1 (Prueba exacta binomial, $p > 0,05$), con excepción de los ejemplares *R. iturbei* recolectados en la qFM, siendo las hembras significativamente más abundantes que los machos en una proporción 2,6:1 (tabla XIV).

Tabla XIV. Proporción de sexo de las especies encontradas en cada quebrada (* p significativo)

Quebrada	Especie	Hembras	Machos	Proporción de sexo H:M	Prueba exacta binomial
Fernández Morán	<i>R. iturbei</i>	13	5	2,6:1	$p < 0,05$ *
	<i>O. venezuelensis</i>	31	39	0,80:1	$p > 0,05$
Manantial	<i>R. Iturbei</i>	74	72	1,02:1	$p > 0,05$
	<i>O. venezuelensis</i>	48	38	1,26:1	$p > 0,05$

En la figura 31 se muestra el gráfico caja y bigote del ancho de caparazón (AC) de las poblaciones encontradas en las quebradas de estudio. Estas medidas permiten la determinación de la estructura de tallas en las especies de cangrejos estudiadas, así como también establecer diferencias entre los tamaños de hembras y machos. Los ejemplares *R. iturbei* recolectados en la qFM mostraron un AC mínimo y máximo de 7,02-76,50 mm, mientras que para los cangrejos *O. venezuelensis* el AC estuvo entre 5,90 y 27,1 mm. Por otra parte, en la qM el tamaño mínimo y máximo de *R. iturbei* fue 6-75 mm y en *O. venezuelensis* 5,50-27 mm, respectivamente (figura 31).

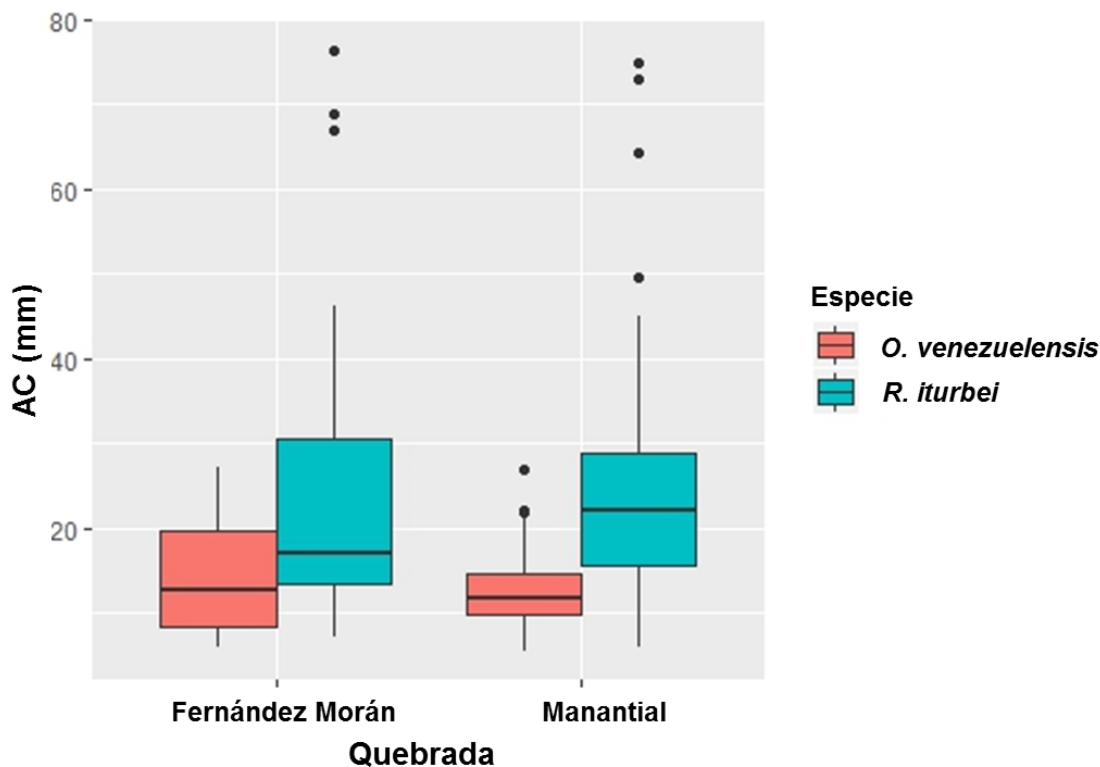


Figura 31. Gráfico caja y bigote del ancho de caparazón (AC) de las especies encontradas en las quebradas

Los valores de AC para *R. iturbei* mostraron una interacción significativa de los factores quebrada y sexo (ANOVA_{quebrada*sexo} $p < 0,05$) (tabla XV), la prueba *a posteriori* reflejó que en la qFM el tamaño promedio de las hembras (AC= $32,37 \pm 23,91$ mm) fue significativamente mayor que el de los machos (AC= $11,10 \pm 4,01$ mm) (DHS, $p < 0,05$) (figura 32A). De igual manera, la prueba *a posteriori* reflejó que el tamaño promedio de las hembras recolectadas en la qFM fue significativamente mayor que el de los machos recolectados en la qM (AC= $22,26 \pm 11,76$ mm). En la especie *O. venezuelensis* el tamaño promedio de los individuos recolectados en la qFM fue significativamente mayor que el de los recolectados en la qM (ANOVA_{quebrada} $p < 0,05$) (figura 31; tabla XV). Por otra parte no se encontraron diferencias significativas entre los sexos de esta especie.

Tabla XV. ANOVA de dos vías para el ancho del caparazón de las especies encontradas (* $p < 0,05$)

Especie	Factor	Valor F	Pr(>F)
<i>R. iturbei</i>	Quebrada	1,031	0,311
	Sexo	3,106	0,079 *
	Interacción	7,468	0,007 *
<i>O. venezuelensis</i>	Quebrada	3,718	0,056 *
	Sexo	0,147	0,701
	Interacción	0,006	0,937

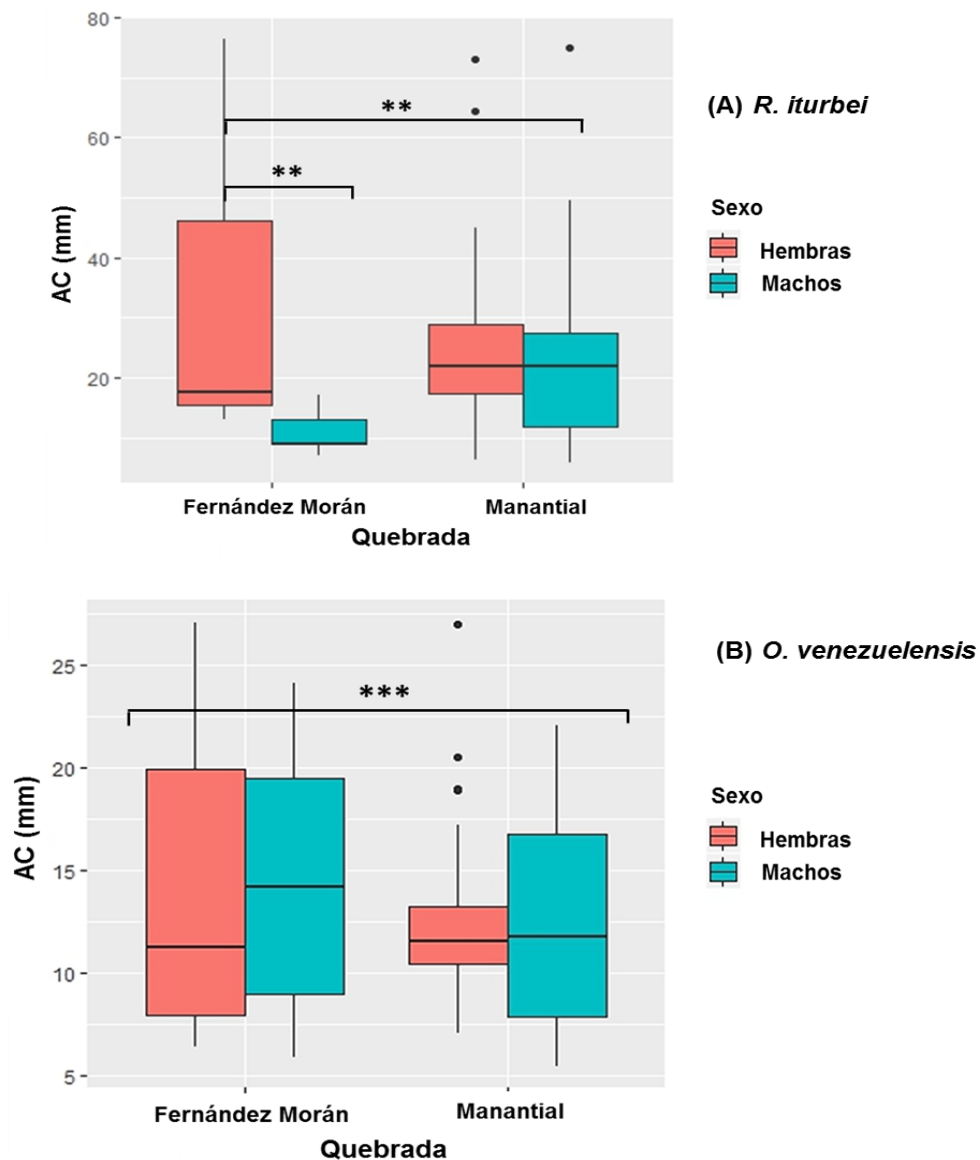
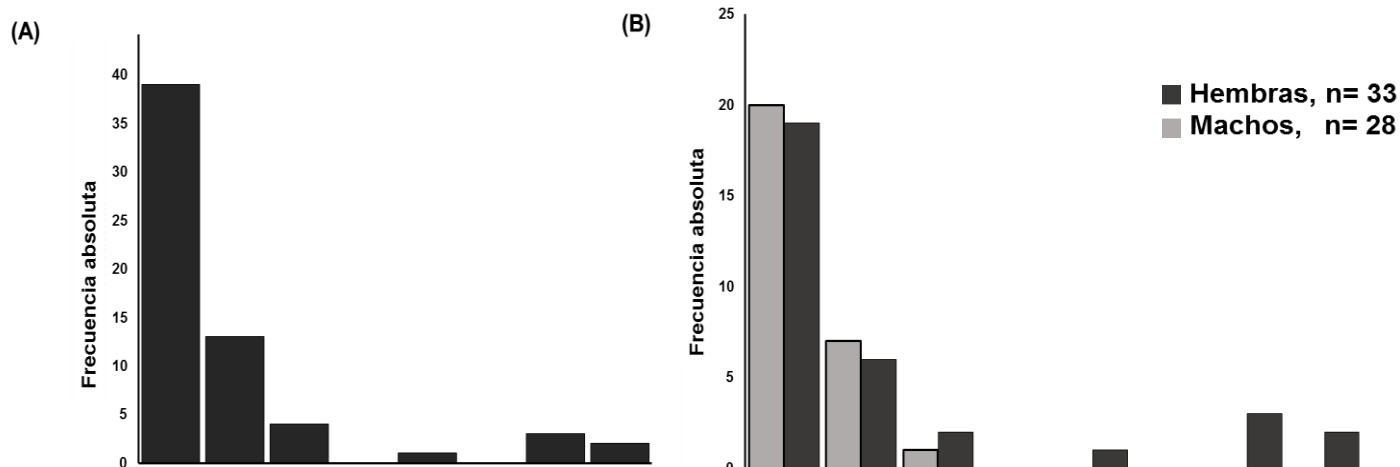


Figura 32. Gráfico caja y bigote del ancho de caparazón (AC) de hembras y machos de (A) *O. venezuelensis* y (B) *R. iturbei*. (** Prueba *a posteriori* Tukey DHS, $p < 0,05$; ***ANOVA_{quebrada} $p < 0,05$).

La distribución de frecuencia de tallas (AC) para la población de *R. iturbei* en ambas quebradas presentó una marcada asimetría con una desviación hacia la derecha, con las clases de tamaño más pequeñas mejor representadas que las más grandes (figura 33). En la qFM el 15 % de las hembras capturadas fueron mayores a 56 mm de AC, siendo 86,2 mm la máxima talla encontrada, mientras que en los machos no fueron registrados individuos en estas tallas. La moda estuvo entre 6-16 mm en hembras y machos. En la qM solo el 2,6 % de los individuos fueron mayores a 56 mm de AC y la moda estuvo entre 16-26 mm.

q. Fernández Morán



q. Manantial

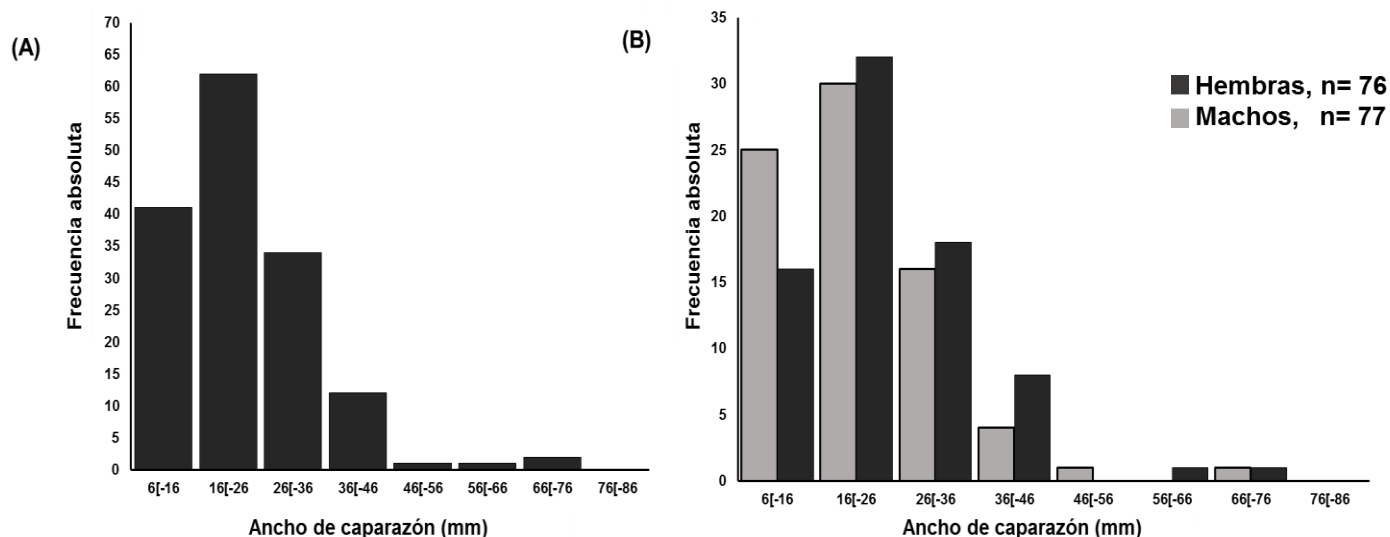
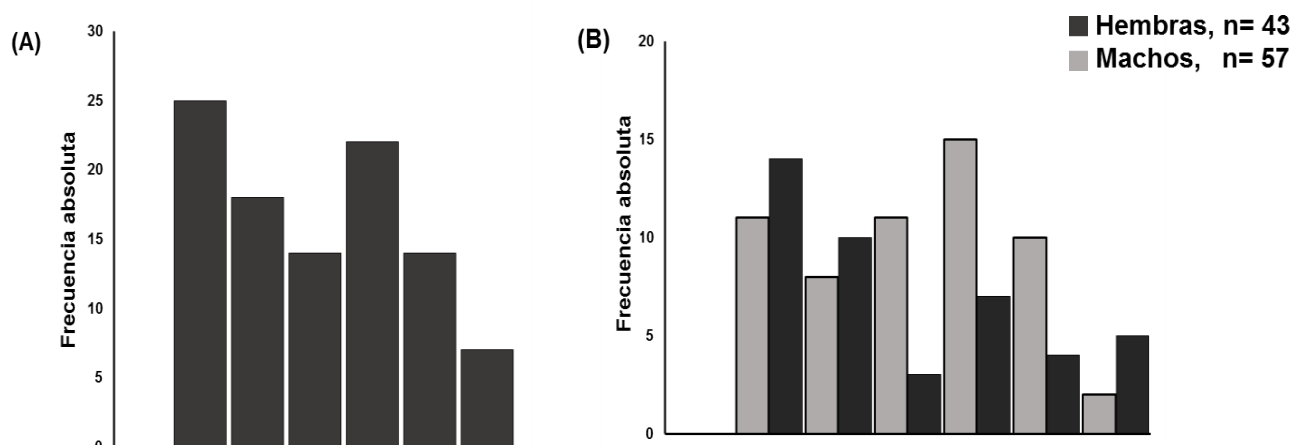


Figura 33. Distribución de frecuencias de tallas (AC) de *R. iturbei* en la quebrada Fernández Morán y Manantial. (A) Población total. (B) Machos y hembras

Por otra parte, la distribución de frecuencias de tallas de los machos *O. venezuelensis* en ambas quebradas fue polimodal, observándose al menos dos picos (figura 34B). Las hembras de esta especie en la qFM presentaron por igual una distribución polimodal, mientras que las hembras recolectadas en la qM presentaron una distribución de tallas en forma de campana con una ligera desviación hacia la derecha, donde la moda se encontró entre 9-13 mm (figura 34B).

q. Fernández Morán



q. Manantial

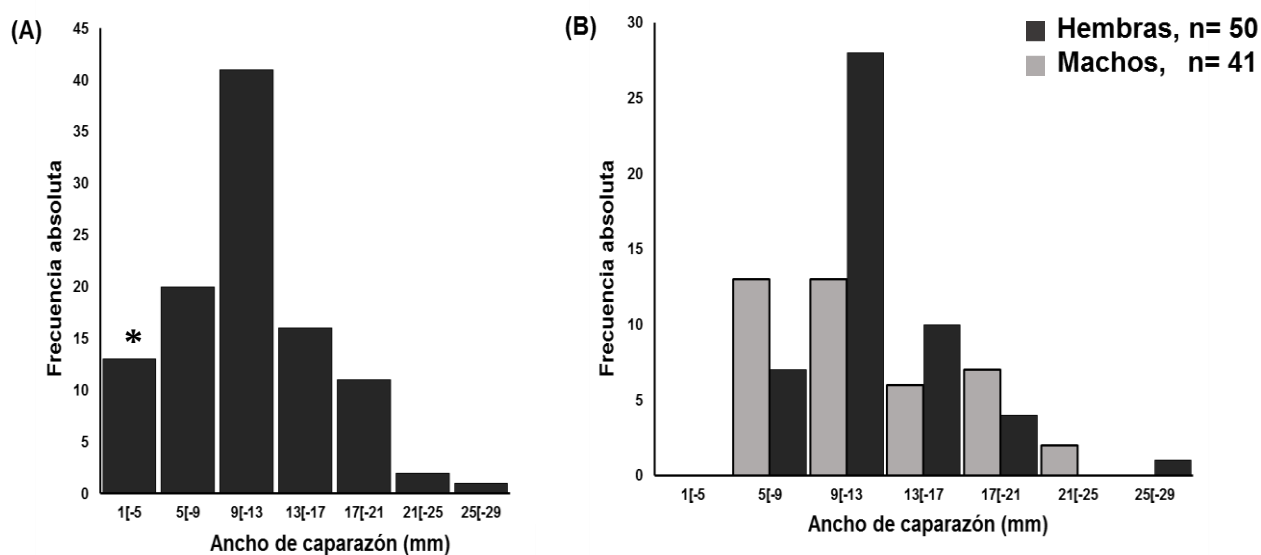


Figura 34. Distribución de frecuencias de tallas (AC) de *O. venezuelensis* en la quebrada Fernández Morán y Manantial. (A) Población total. (B) Machos y hembras (*juveniles sin sexar)

5.5 Fecundidad

No fueron registradas hembras ovígeras durante el periodo de muestreo, sin embargo, en julio de 2016 durante salidas exploratorias fue encontrada en el pozo de la qFM una hembra de *R. iturbei* con 292 crías. Esta hembra fue recolectada en la sección de mayor profundidad del pozo. Por otra parte, en febrero de 2017 en la zona III de la qM fue recolectada debajo de la hojarasca una hembra de *O. venezuelensis* portando 13 crías (figura 35)

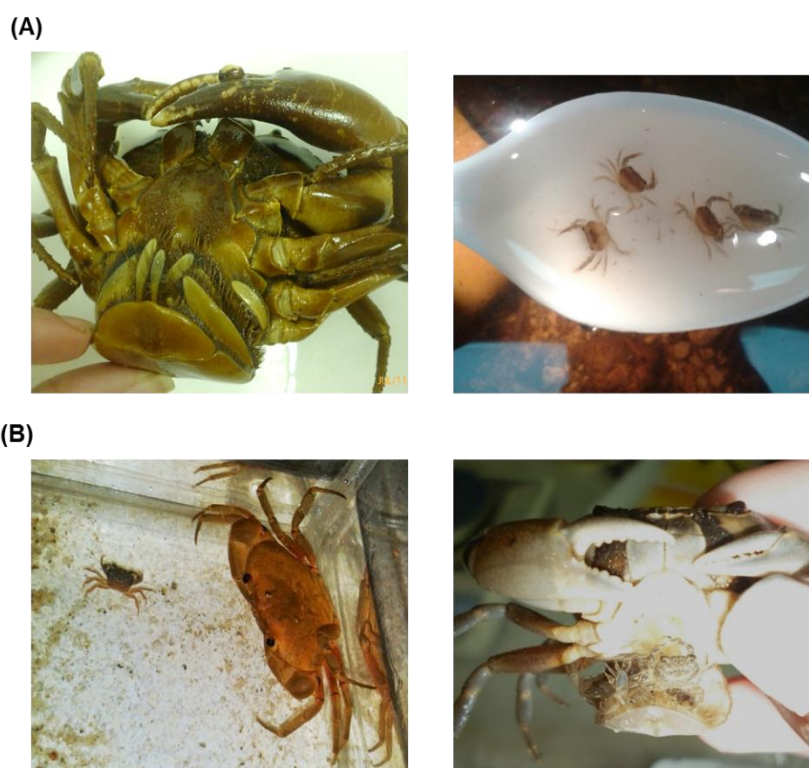


Figura 35. Hembras y sus crías (A) *R. iturbei* (B) *O. venezuelensis*

Las crías de la hembra *O. venezuelensis* recolectadas en la qM mostraron un AC mínimo y máximo de 3,9-4,9 mm con un tamaño promedio de $4,14 \pm 0,28$ mm siendo la hembra, la cual portaba dichas crías, alrededor de seis veces superior en ancho de caparazón (AC hembra = 27 mm).

5.6 Crecimiento relativo

Los análisis del crecimiento relativo fueron llevados a cabo para determinar el tamaño en que cada especie alcanza su madurez sexual morfológica y los patrones de crecimiento entre las estructuras analizadas. Fue realizada una regresión lineal para cada etapa de crecimiento (juvenil y adulto) y todos los parámetros de la ecuación alométrica, expresada en forma lineal, se muestran en la tabla XVI.

Para la especie *O. venezuelensis* fue analizado un total de 85 hembras y 83 machos. En el gráfico de dispersión de los puntos empíricos entre el ancho del caparazón (AC) y ancho de abdomen (AA) de las hembras *O. venezuelensis* fue encontrado un punto de inflexión a 18,8 mm de AC (figura 36A; tabla XVI). El punto de inflexión corresponde al tamaño del inicio de la madurez sexual morfológica en crustáceos decápodos, por lo que este resultado implica que los cangrejos con un AC menor a este valor son sexualmente inmaduros (juveniles), mientras que los que tienen un AC mayor a este valor son sexualmente maduros (adultos). Este punto discriminó el subconjunto de juveniles a la izquierda con 69 individuos y el de los adultos a la derecha con 16 individuos (figura 36A). En el desarrollo de las hembras, el AA tuvo un crecimiento alométrico positivo ($b > 1$), tanto en la etapa juvenil (prueba t, $p < 0,05$) como en la edad adulta (prueba t, $p < 0,05$) (tabla XVI). Esta alometría indicó que el AA creció a un ritmo mayor que el AC en ambas etapas.

Durante el desarrollo de los machos de esta especie la longitud de la quela mayor (LQM) también creció más rápido que el AC, es decir, tuvo un crecimiento alométrico positivo ($b > 1$) en ambas etapas (prueba t, $p < 0,05$) (tabla XVI). El punto de inflexión se encontró a 19,9 mm de AC con 67 individuos juveniles y 16 individuos adultos (figura 36B).

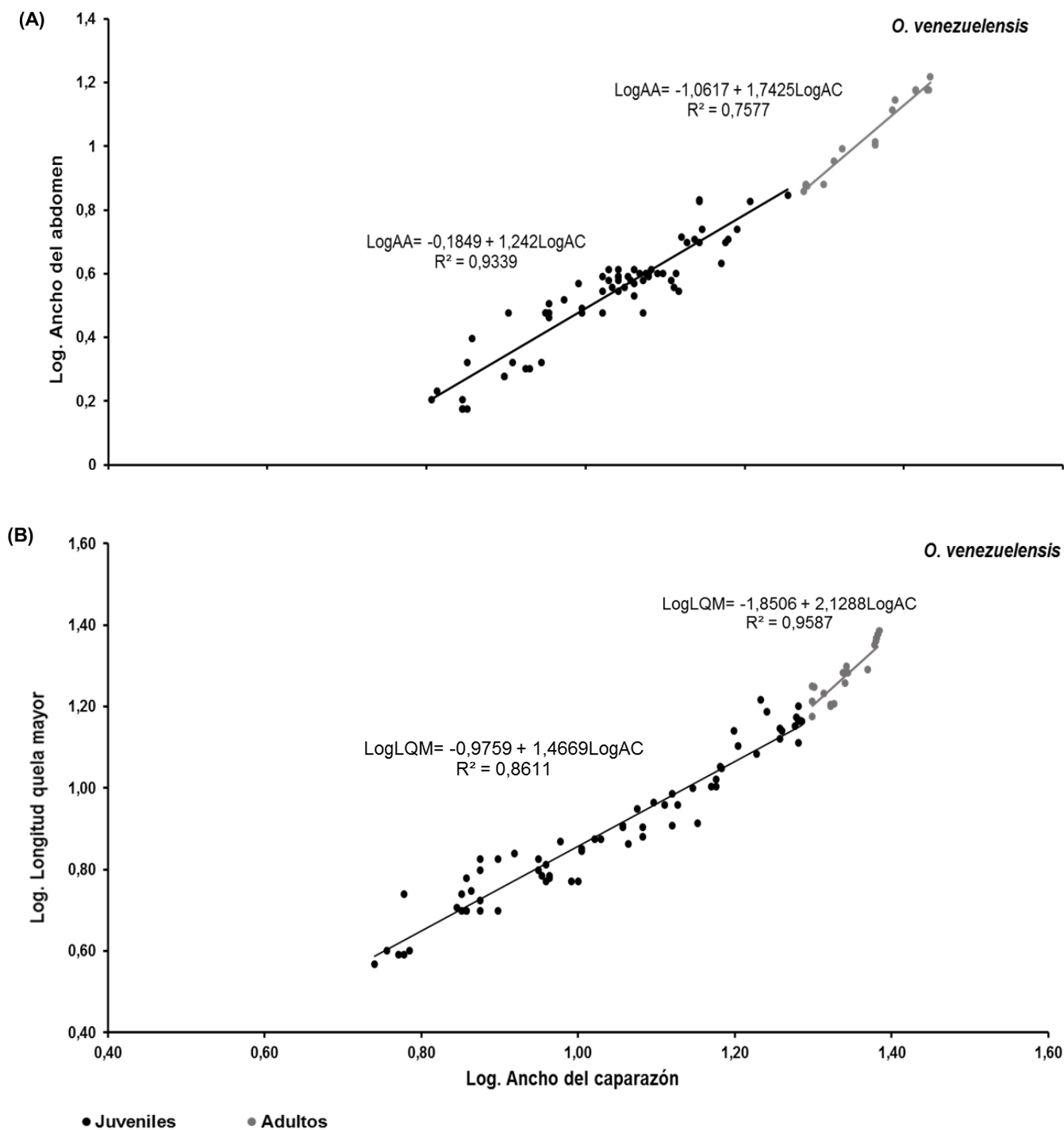


Figura 36. Regresión lineal entre las variables morfométricas analizadas en (A) hembras y (B) machos de *O. venezuelensis* (Log.: logaritmo).

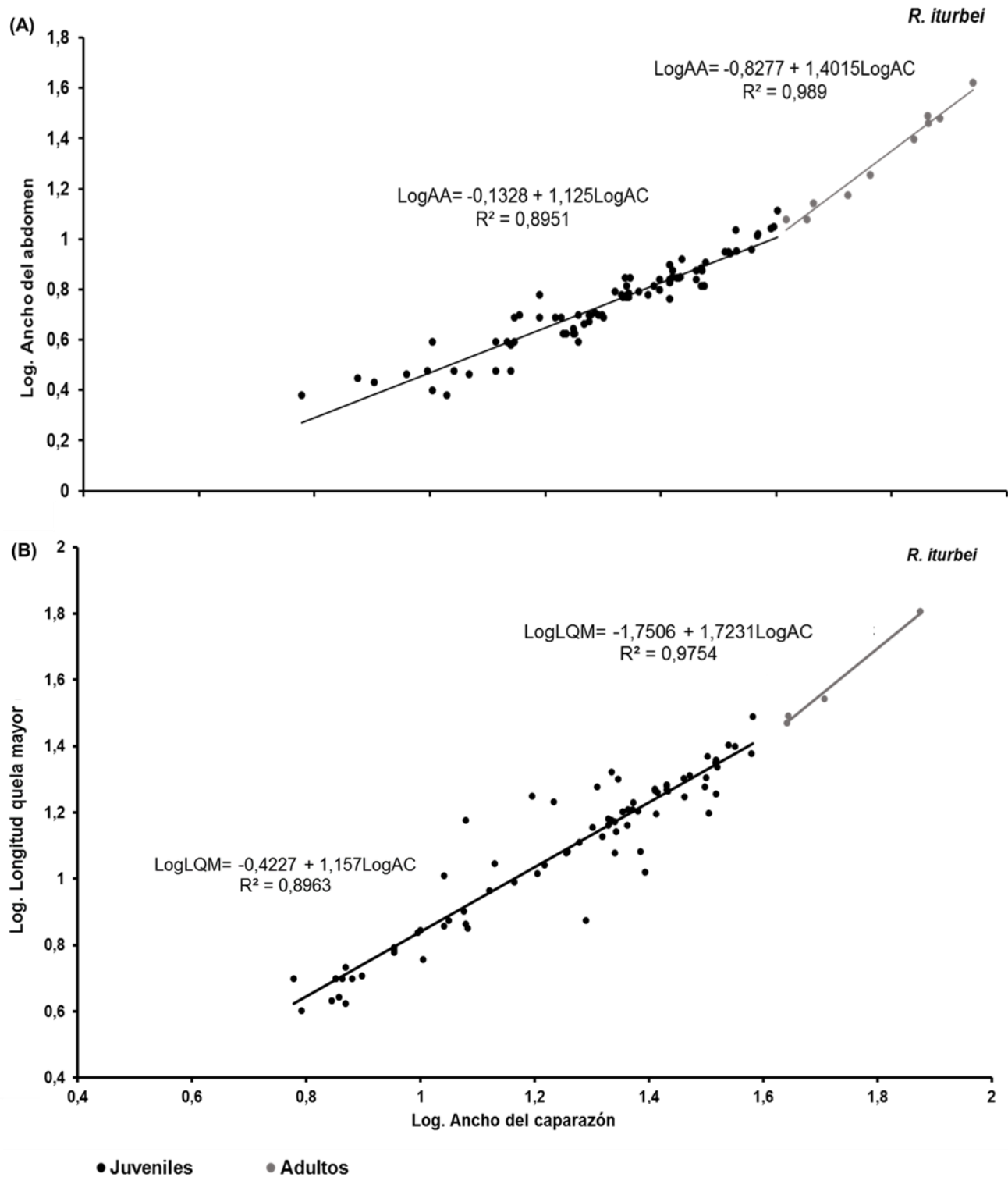


Figura 37. Regresión lineal entre las variables morfométricas analizadas en (A) hembras y (B) machos de *R. iturbei* (Log.: logaritmo).

En la especie *R. iturbei* fueron analizados 93 hembras y 82 machos. El punto de inflexión obtenido en las hembras de esta especie fue 41,4 mm de AC, el cual discriminó un subconjunto de 83 individuos juveniles a la izquierda y 10 adultos a la derecha (figura 37A). Por otra parte, en los machos se obtuvo 78 juveniles y 4 adultos, encontrándose el punto de inflexión a 43,8 mm de AC (figura 37B). Al igual que en la especie *O. venezuelensis* el patrón de crecimiento para las relaciones morfométricas analizadas fue positivamente alométrico tanto en la etapa juvenil como en la etapa adulta de ambos sexos ($b > 1$), siendo estos valores de b significativamente diferentes a 1 (prueba t, $p < 0,05$) (tabla XVI).

Tabla XVI. Estadística de las relaciones lineales entre la longitud de la quela mayor (LQM) y el ancho del caparazón (AC) en machos, y entre el ancho del abdomen (AA) de las hembras. (Pi: punto de inflexión, N: tamaño de la muestra, r^2 : coeficiente de determinación, T: prueba t de *Student* para la alometría, +: alometría positiva).

Especie	Relación	Categoría	N	pi (AC mm)	Ecuación alométrica linealizada	r^2	T (H0: $b=1$)	Alometría
<i>O. venezuelensis</i>	Hembras (AAxAC)	Juveniles	69	18,8	$\text{LogAA} = -0,1849 + 1,242\text{LogAC}$	0,9339	$t = 20,38; p < 0,05$	+
		Adultos	16		$\text{LogAA} = -1,0617 + 1,7425\text{LogAC}$	0,7577	$t = 19,76; p < 0,05$	+
	Machos (LQMxAC)	Juveniles	67	19,9	$\text{LogLQM} = -0,9759 + 1,4669\text{LogAC}$	0,8611	$t = 30,31; p < 0,05$	+
		Adultos	16		$\text{LogLQM} = -1,8506 + 2,1288\text{LogAC}$	0,9587	$t = 6,61; p < 0,05$	+
<i>R. iturbei</i>	Hembras (AAxAC)	Juveniles	83	41,4	$\text{LogAA} = -0,1328 + 1,125\text{LogAC}$	0,8951	$t = 28,61; p < 0,05$	+
		Adultos	10		$\text{LogAA} = -0,8277 + 1,4015\text{LogAC}$	0,989	$t = 19,64; p < 0,05$	+
	Machos (LQMxAC)	Juveniles	78	43,8	$\text{LogLQM} = -0,4227 + 1,157\text{LogAC}$	0,8963	$t = 25,46; p < 0,05$	+
		Adultos	4		$\text{LogLQM} = -1,7506 + 1,7231\text{LogAC}$	0,9754	$t = 13,41; p < 0,05$	+

Las variaciones en el grado de alometría de las estructuras analizadas (b) reflejan los cambios en la tasa de crecimiento entre los juveniles y adultos. Los coeficientes de crecimiento alométrico (pendiente de la recta) obtenidos en las hembras y machos de cada especie fueron

mayores en los individuos adultos, lo cual indica mayores tasas de crecimiento del AA y LQM en esta etapa (tabla XVI). Esta diferencia encontrada es significativa ya que la prueba F mostró diferencias significativas en las pendientes entre juveniles y adultos en todas las relaciones morfométricas analizadas ($p < 0,001$) (tabla XVII). De igual manera, estos resultados obtenidos en la prueba F justifican la elaboración de gráficos y ecuaciones por separado para cada etapa de desarrollo evaluada.

Tabla XVII. Prueba F entre las pendientes (b) de las líneas rectas de cada etapa de desarrollo (juvenil y adulto) para hembras y machos de *O. venezuelensis* y *R. iturbei*.

		<i>F</i>	<i>p</i>
<i>O. venezuelensis</i>	Hembras (J vs A)	856,678	$p < 0,001$
	Machos (J vs A)	1099,561	$p < 0,001$
<i>R. iturbei</i>	Hembras (J vs A)	573,209	$p < 0,001$
	Machos (J vs A)	983,166	$p < 0,001$

Fueron observadas diferencias entre los tamaños de las quelas de los machos. La quela derecha fue más grande que la quela izquierda en un 80,6 % de los juveniles y en un 93,9 % de los machos adultos de *O. venezuelensis*. En *R. iturbei* la quela derecha fue más grande que la quela izquierda en un 84,6 % de los juveniles, mientras que en todos los adultos fue observada esta característica. Cabe destacar que en el resto de los machos analizados de ambas especies fue observada la condición opuesta, es decir, mayor magnitud de la quela izquierda.

6. DISCUSIÓN

6.1 Abundancia de *O. venezuelensis* y *R. iturbei*

En este estudio fueron recolectados un total de 99 cangrejos *O. venezuelensis* y 142 cangrejos *R. iturbei* en la quebrada Manantial (qM), mientras que en la quebrada Fernández Morán (qFM) fueron recolectados 70 individuos de *O. venezuelensis* y 18 de *R. iturbei*. Posteriormente los análisis realizados mostraron una correlación inicial entre la abundancia de la especie *O. venezuelensis* y la temperatura del agua, mientras que para los cangrejos *R. iturbei* esta variable y la conductividad mostraron los mayores coeficientes de correlación. Sin embargo, en los modelos lineales de Poisson planteados para cada especie estos parámetros fisicoquímicos no reflejaron un efecto potencial sobre el número de cangrejos recolectados. En la especie *R. iturbei* los resultados obtenidos indicaron que la abundancia encontrada en la qM puede depender de la temporalidad y la zona de muestreo.

López (2004) reportó la presencia de las especies *R. iturbei* y *O. venezuelensis* en las quebradas del P. N. El Ávila, además de la especie *Microthelphusa racenisi*. Esta autora señala que en el pasado las poblaciones de estas especies poseían una distribución más amplia que seguramente abarcaba los alrededores del Valle de Caracas, incluyendo las montañas de los Altos Mirandinos, como lo indican los primeros registros de recolección de la especie *R. iturbei* realizado por el Dr. Iturbe en 1916 en el río Guaire (Rodríguez 1982). Sin embargo, esta autora señala por igual que estas poblaciones de cangrejos pueden considerarse relictos, debido a que en la actualidad se encuentran aisladas por la ciudad de Caracas y la contaminación del río Guaire, los cuales han funcionado como una barrera a la dispersión de los cangrejos hacia otros

cuerpos de agua, por lo tanto esa extensa población que existía en el pasado se encuentra fragmentada en sub-poblaciones aisladas entre sí.

Esta fragmentación del hábitat que resulta en un aislamiento puede atribuirse a que las poblaciones encontradas en las quebradas de estudio sean pequeñas en comparación con otras especies de cangrejos de agua dulce. Lara y col. (2013) reportaron 661 cangrejos Pseudothelphusidae en el río Grande de Térraba, Costa Rica, capturados por el método de muestreo implementado en este trabajo. Los cangrejos recolectados estaban representados por 8 especies, siendo *Ptychophallus paraxanthusi* la especie de mayor abundancia con 332 ejemplares capturados. Cabe destacar que en dicho estudio los muestreos fueron realizados en 39 localidades a altitudes entre 20 y 1225 m. s. n. m.

En relación con la abundancia mensual de *O. venezuelensis* y *R. iturbei*, en las quebradas de estudio se observaron marcadas variaciones en el número de cangrejos capturados a lo largo de los meses, sin embargo, los parámetros fisicoquímicos no tuvieron una influencia aparente sobre la abundancia. Venâncio y Leme (2010) reportaron un aumento de la abundancia de la especie *Trichodactylus petropolitanus* durante los meses más cálidos, correspondiendo a la estación lluviosa en el sureste de Brasil. De igual forma para la especie *Potamon fluviatile* fue observado un patrón asociado a la estacionalidad, encontrándose un mayor número de cangrejos en la época de alta pluviosidad (Gherardi y col., 1988). No obstante los cangrejos de agua dulce, durante los periodos de lluvia, pueden desplazarse hacia otras zonas ya que se ha reportado que los cangrejos son más activos durante dichos periodos (Rostant y col., 2008). Tal comportamiento pudo haber ocurrido durante el tiempo de muestreo, modificando por lo tanto la abundancia que pueda encontrarse durante los meses en las quebradas.

Por otra lado, como fue mencionado anteriormente, los análisis realizados en este trabajo mostraron una correlación inicial entre la temperatura del agua y la abundancia de las especies de cangrejos de agua dulce, lo cual sugiere que la temperatura del agua es una variable potencial que podría estar ejerciendo algún tipo de efecto, el cual no pudo ser comprobado mediante los análisis empleados. Es necesario por lo tanto realizar estudios a una mayor escala temporal para determinar en qué medida esta variable puede afectar la abundancia de las especies de cangrejo de agua dulce.

Además de las características fisicoquímicas del agua, la temperatura del aire y la humedad son variables de gran importancia ya que los cangrejos Pseudothelphusidae poseen un pseudo-pulmón, el cual les permite habitar las orillas del cauce y las zonas húmedas del suelo de bosques y selvas, siendo más independientes del agua en comparación con otros cangrejos de agua dulce. Por lo tanto las especies de la familia Pseudothelphusidae al ser semiterrestres, pueden verse afectados mayormente por las variaciones en las condiciones del aire (temperatura y humedad), sin embargo, en ambas quebradas la temperatura del aire y la humedad no presentaron diferencias notables entre los meses y además estas variables mostraron un comportamiento similar entre los cuerpos de agua.

Cabe considerar que los cangrejos de agua dulce poseen hábitos nocturnos, saliendo de las madrigueras o refugios para alimentarse durante la noche (Yeo y col., 2008; Cumberlidge y Ng, 2009; Venâncio y Leme, 2010; Cumberlidge y col., 2014). López (2004) reportó un mayor número de individuos de *R. iturbei* en horas nocturnas, estando de día los ejemplares de esta especie escondidos en madrigueras dificultando la recolección de los individuos. Rostant y col. (2008) señalaron que la naturaleza críptica de la especie *Rodriguezus garmani* afectó la captura durante el día y los cangrejos generalmente solo emergían de las madrigueras en la noche.

En este estudio el comportamiento críptico de los cangrejos dificultó por igual la captura de los individuos durante el día, lo cual podría atribuirse a las variaciones encontradas en las abundancias de las especies a lo largo de los meses, no obstante fueron colocadas trampas para superar este tipo de comportamiento siendo capturados 4 machos *R. iturbei* en la qM, y a su vez, cuando fueron detectadas las madrigueras los ejemplares fueron extraídos. A pesar de esto, en la mayoría de los muestreos las trampas fueron encontradas sin el cebo y en dos ocasiones fueron capturados roedores mediante el uso de este método. Davanzo y col. (2013) sugieren realizar muestreos nocturnos para la captura de cangrejos de agua dulce ya que por observaciones anteriores tales muestreos presentaron una mayor eficiencia que los realizados en horas del día.

A pesar de lo expuesto anteriormente, en la qFM las abundancias mensuales registradas para cada especie fueron menores en comparación con la qM. La qFM se encuentra cercana a zonas de siembra y el hábitat ha cambiado respecto a la vegetación de las orillas de la quebrada, incrementado la radiación solar que llega al lecho por la deforestación, lo cual ha podido cambiar la temperatura en los microhábitats de los cangrejos. De igual manera la deforestación ocurrida en esta quebrada puede disminuir la disponibilidad de recursos que brinda la vegetación de las riberas través de las hojas, frutos y otros detritos que caen al agua. Esta progresiva pérdida del hábitat o microhábitats adecuados para los cangrejos podría afectar a las poblaciones de Pseudothelphusidae. Los cangrejos de agua dulce son omnívoros por lo que la deforestación de las riberas puede disminuir las fuentes de alimentación y a su vez la vegetación puede proveer una mayor cantidad de refugios para los cangrejos. Tejana (2017) reportó una disminución de la población de cangrejos *Hypolobocera sp* en una quebrada de las Lomas de Atiquipa, Perú, alegando que la siembra y otras actividades como la agricultura dieron como resultado la baja abundancia encontrada para la especie. Así mismo Cumberlidge y col. (2014) y Taddei y col.

(2015) destacaron que el riesgo de extinción de muchas especies de cangrejos Pseudothelphusidae es significativo, debido a la pérdida de hábitat y los cambios ambientales inducidos por el hombre.

De igual manera la disminución brusca de la abundancia ocurrida en la qFM en el mes de octubre representó una evidencia de que el cambio de uso de la tierra y deforestación asociada, pueden ocasionar una alteración a la población de Pseudothelphusidae presente, sobre todo en los cangrejos *R. iturbei*, ya que no se recolectaron individuos de esta especie en los siguientes tres meses. Dicho esto, las especies en estudio pueden considerarse bioindicadores ambientales y a su vez se infiere que los cambios en las características del hábitat constituyeron la principal fuente de variación en la abundancia de *O. venezuelensis* y *R. iturbei* en la qFM. Dobson y col. (2007) durante un estudio sobre la distribución y abundancia de las especies del género *Potamonautes* en el este de África, señalaron que las variables temperatura del agua, pH y conductividad no tuvieron una influencia aparente en el número de cangrejos, en contraste, el tipo de hábitat fue un fuerte predictor de la abundancia ya que fue encontrado un menor número de individuos en los sitios cercanos a siembras, donde los árboles y la vegetación ribereña estaban principalmente ausentes, en comparación a los sitios sin ningún tipo de perturbación. Estos autores indicaron que la vegetación puede proveer una mayor cantidad de refugios y fuentes de alimento siendo por lo tanto un componente de importancia en el ciclo de vida de los cangrejos de agua dulce. Resultados similares fueron encontrados por Zimmerman y Covich (2008) para la especie *Epilobocera sinuatifrons* en Puerto Rico.

Además de las diferencias encontradas en la abundancia con respecto a las quebradas, fue observado por igual que el número de cangrejos varió entre las zonas de muestreo. El modelo de Poisson para la especie *R. iturbei* mostró un efecto significativo de las zonas II y III de la

qM, donde la abundancia de esta especie fue menor en comparación con la zona de mayor altura, es decir, la zona I. Este comportamiento puede ser atribuido a las diferencias encontradas en la caracterización del lecho de las quebradas. En zona I de la qM el porcentaje de materia orgánica fue superior y a su vez se encontró asociada a un mayor contenido de cantos rodados y grava, lo cual proporciona, según lo observado, una mayor cantidad de hábitats idóneos para el refugio de los cangrejos. El número de cantos rodados y grava disminuyeron progresivamente hasta la zona de menor altura (zona III) donde el contenido de arena fue superior. Según Rostant y col. (2008) la especie *Rodriguezus garmani* fue encontrada en la cabecera de los ríos en el oeste de Trinidad y dichos autores alegan que debido al gran tamaño que puede alcanzar esta especie y a su comportamiento críptico, los cantos rodados proveen una mayor disponibilidad de microhábitats aptos para el refugio. Esta observación fue reportada por igual para esta especie en la isla de Tobago (Maitland, 2003).

Por otra parte, Velásquez (2003) y Ramírez y Pringle (1998) señalaron que la materia orgánica proveniente de la vegetación ribereña atrapada en el lecho de las quebradas es un recurso energético rápidamente explotado por los insectos acuáticos, por lo tanto estos hábitats tendrían una mayor diversidad y abundancia de dichos macroinvertebrados, lo cual sugiere una mayor cantidad de fuentes de alimento para los cangrejos. De igual manera estudios realizados por Moog y Janecek (1991) indicaron que en los ríos y quebradas de montaña la riqueza y abundancia de los insectos acuáticos depende en gran medida de la heterogeneidad del hábitat a nivel del sustrato, siendo superior en los hábitats de grava y cantos rodados.

En la especie *O. venezuelensis* fue observado el patrón inverso ya que fue encontrado un mayor número de cangrejos en la zona III de la qM, lo cual sugiere una separación espacial. En esta sección los cangrejos *O. venezuelensis* se encontraron generalmente debajo de hojarasca y

rocas pequeñas en los márgenes de la quebrada. El sustrato de esta zona puede ser ideal para el hábitat de esta especie ya que podría tener un menor impacto durante crecidas o perturbaciones en el lecho de la quebrada aumentando la tasa de supervivencia de los cangrejos (Delgai y Brasher, 2008). Sin embargo en este estudio se observó la depredación de esta especie por parte de los cangrejos *R. iturbei* cuando fueron colocados en la misma cava luego de la recolección de los individuos. Este tipo de interacción pudiera ocurrir en condiciones naturales e influir en la abundancia y distribución de *O. venezuelensis*. Cabe destacar que López (2004) reportó por igual una separación espacial entre estas especies en las quebradas del P. N. El Ávila, sin embargo, *O. venezuelensis* fue encontrada a mayores altitudes.

En el pozo de la qFM no fueron recolectados individuos *O. venezuelensis* en este estudio, lo cual puede ser atribuido a la depredación ya mencionada y a su vez esta zona presentó características del hábitat similares a la zona I de la qM predominando, por lo tanto, los cangrejos *R. iturbei*. La zona III de la qFM presentó un sustrato con un bajo contenido de cantos rodados debido a que esta zona fue modificada, encontrándose grandes fragmentos de roca adheridos al sustrato. Dicho esto, esta zona posee por lo tanto una menor cantidad de microhábitats que pudieren servir de refugio para los cangrejos y en consecuencia la abundancia observada fue menor en comparación con la zona II, la cual no presenta ese tipo de modificación en el lecho. Cabe mencionar que en estas zonas la abundancia de *O. venezuelensis* fue superior a la encontrada en *R. iturbei* y según lo observado durante este estudio, puede ser debido a que esta última especie posee una mayor sensibilidad a las perturbaciones en el hábitat disminuyendo por lo tanto su abundancia y la depredación hacia *O. venezuelensis*.

6.2 Estructura poblacional

La alteración a la población de cangrejos *R. iturbei* en la qFM ocasionada por las actividades antrópicas, también puede verse reflejada en la proporción de sexos obtenida para esta especie, donde las hembras fueron más abundantes. De igual manera en esta quebrada fue encontrado que el tamaño promedio de las hembras fue significativamente mayor al tamaño de los machos. Estos resultados sugieren que los machos de mayor tamaño pueden ser más susceptibles ante perturbaciones en el hábitat y migrar hacia zonas menos impactadas, siendo por lo tanto la abundancia y tamaño de las hembras superiores. Zanabria (2004) afirma que las diferencias en la abundancia y tamaños de machos y hembras de la especie *Hypolobocera sp* en las Lomas de Atiquipa, Perú, fue debido a la canalización de los cuerpos de agua y la destrucción del hábitat. Los cambios en el entorno inducidos por tales actividades pueden causar restricción de alimentos, diferencias en el comportamiento de los individuos, migración y uso diferencial del hábitat entre los géneros (Díaz y Conde 1989; Zanabria, 2004; Davanzo y col., 2013).

Resultados similares fueron observados por Da Silva y col. (2014) para la especie *Trichodactylus fluviatilis* en Brasil, sin embargo estos autores resaltaron que en los cangrejos de agua dulce los machos suelen demostrar un comportamiento de juego agresivo y permanecen expuestos durante un período de tiempo más prolongado para disputar y cortejar a las hembras, estando expuestos a depredación y adversidad ambiental, lo cual podría aumentar la mortalidad de los machos de mayores tallas. De igual manera Collins y col. (2016) señalaron que las diferencias en la proporción sexos observada para *T. borellianus* podría atribuirse a la pérdida de los machos más grandes debido a la lucha o la depredación.

Por otra parte, en el estudio realizado por López (2004) en las quebradas del P. N. El Ávila, no se encontraron diferencias significativas entre los tamaños de hembras y machos de

la especie *R. iturbei*. Las hembras de esta especie mostraron un ancho de caparazón (AC) mínimo y máximo de 25,6-80,5 mm con un promedio de 52,7 mm, mientras que para los machos el AC estuvo entre 18,6 y 91,2 mm con un promedio de 50,1 mm.

En la distribución de frecuencias de tallas de *R. iturbei* se observó tanto en machos como en hembras, un mayor número de individuos en las clases de tamaños más pequeñas, Venâncio y Leme (2010) durante un estudio sobre la estructura poblacional de *Trichodactylus petropolitanus* señalaron que este comportamiento en la distribución de tallas fue resultado de la alta tasa de mortalidad de cangrejos debido a depredación o restricción de alimentos y a su vez podría indicar la migración de los individuos a otros microhábitats a medida que crecen, ya que fue observado que los cangrejos pequeños ocupaban un microhábitat diferente al de los individuos de mayores tallas. Tal partición del hábitat puede ser el resultado de la competencia activa y el dominio de los cangrejos más grande sobre los pequeños. En la qFM las hembras de mayor tamaño fueron capturadas únicamente en el pozo lo cual puede sugerir la migración de los individuos cuando alcanzan mayores tallas. Dicho esto, se infiere que los cangrejos de gran tamaño pueden encontrarse en las secciones más altas de las quebradas, las cuales no fueron muestreadas.

La polimodalidad obtenida en la distribución de tallas de la población de *O. venezuelensis* recolectada en la qFM puede estar reflejando la existencia de más de una cohorte. Esta característica generalmente se debe a pulsos de reclutamiento, mortalidad, migración o preferencias de hábitats específicos (Díaz y Conde 1989). Según Davanzo y col. (2013) esta distribución es común en las poblaciones de cangrejos de agua dulce tropicales y subtropicales, el cual indica que la reproducción es estacional.

Sin embargo en la qM la distribución de tallas de la población de *O. venezuelensis* fue unimodal, observándose un menor número de cangrejos en las clases de tamaños más grandes en comparación con los individuos encontrados en la qFM. Como fue expuesto anteriormente, en este estudio se observó la depredación de esta especie por parte de *R. iturbei* y según los resultados obtenidos, los cangrejos *R. iturbei* podrían estar depredando en mayor medida a los individuos *O. venezuelensis* de mayores tallas, influyendo por lo tanto en el tamaño de esta especie. En la qFM este tipo de interacción pudiera verse disminuida debido al menor número de cangrejos *R. iturbei* encontrados, observándose mayores tallas en *O. venezuelensis*.

Cabe considerar que la distribución en el tamaño de estas especies puede explicarse por igual sobre la base del estilo de vida críptico de los individuos, dificultando la captura de cangrejos de mayores tallas. Como fue mencionado, en el estudio llevado a cabo en las quebradas del P. N. El Ávila (López, 2004) se recolectaron cangrejos *R. iturbei* de mayores tallas en comparación a las encontradas en las quebradas del IVIC. De igual manera esta autora reporta tallas superiores para la especie *O. venezuelensis* ya que las hembras mostraron un AC mínimo y máximo de 7,8-44,0 mm con un promedio de 19,2 mm, mientras que para los machos el AC estuvo entre 6,5 y 29,5 mm con un promedio de 18,3 mm. Estas diferencias pueden atribuirse a que los muestreos realizados en las quebradas del Ávila fueron realizados tanto en horas del día como en la noche, abarcando una mayor área en diversas cuencas y además las quebradas presentaron un mayor caudal en comparación con las quebradas del IVIC.

Debido a lo expuesto anteriormente, se infiere que los cangrejos de tallas superiores a las observadas en este estudio pueden encontrarse en las secciones de mayor altitud de las quebradas, por lo tanto es de necesidad realizar muestreos en dichas zonas y a su vez establecer diferencias entre los hábitats, ya que Delgai y Brasher (2008) y Taddei y col. (2015)

establecieron que además de la competencia y el dominio de los cangrejos más grande sobre los pequeños, las características físicas del hábitat como el tamaño del sustrato, la velocidad de la corriente y la presencia de pozos pueden influir en la distribución de tallas de los cangrejos de agua dulce.

De igual manera cabe destacar que los resultados obtenidos en los análisis del punto de inflexión realizados para determinar el tamaño de la madurez sexual morfológica permitieron confirmar que las zonas muestreadas, a excepción del pozo, presentaron en su mayoría individuos juveniles, por lo tanto, dichas zonas de las quebradas pueden considerarse “guarderías”, entendiéndose como guarderías a zonas con predominio de juveniles.

Es importante resaltar que hasta donde se pudo indagar en la literatura no se han realizado trabajos referentes a la dinámica poblacional de estas especies de cangrejos de agua dulce, siendo éste un trabajo pionero y un referente de comparación para futuras investigaciones.

6.3 Fecundidad

El número de hembras con crías recolectadas en este estudio fue bajo y a su vez no se registraron hembras ovígeras durante el periodo de muestreo. Wehrtmann y col. (2010) mencionaron que el bajo número de hembras con huevos o juveniles en las colecciones analizadas de las especies *Kingsleya latifrons* y *K. ytipora* sugieren que estas hembras son aún más difíciles de capturar que las hembras sin huevos o crías. Mansur y Hebling (2002), estudiando la reproducción de dos cangrejos de la familia Trichodactylidae, también destacaron la dificultad para recolectar hembras con juveniles.

Senkman (2006) señaló que durante el período de incubación, las hembras de la familia Trichodactylidae son más sensibles a los estímulos externos, observándose que ante cualquier

evento de perturbación pueden liberar espontáneamente los huevos, disminuyendo por lo tanto la fecundidad. Esta situación permite hipotetizar que durante la incubación de los huevos las hembras tengan hábitos que les permitan resguardarse. De este modo se dificulta encontrar hembras ovígeras en el ambiente natural. Disney (1971) argumentó que este hecho es debido a que pueden retraerse aún más en sus madrigueras y disminuir el forrajeo durante la incubación de los huevos.

Por otra parte Rostant y col. (2008) indicaron que las hembras ovadas y con crías de la especie *Rodriguezus garmani* fueron observadas en las secciones de mayor altitud de los ríos en el oeste de Trinidad. En este estudio la hembra *R. iturbei* con crías fue recolectada en el pozo y por lo tanto se puede inferir que al igual que la especie *R. garmani*, las hembras ovadas o con crías de *R. iturbei* pueden encontrarse en zonas más altas a las muestreadas. Estas secciones de las quebradas o ríos pueden presentar una menor cantidad de depredadores para los juveniles y a su vez mayor disponibilidad alimentos (Disney, 1971; Rostant y col., 2008).

Cabe destacar que no existen en la literatura registros de la fecundidad de las especies *O. venezuelensis* y *R. iturbei*, sin embargo para la especie *R. garmani* se han observado hembras con 200 a 300 crías en el abdomen (Rostant y col., 2008), siendo el número de crías similar a la reportada para la especie *R. iturbei* en este estudio (292 crías).

6.4 Crecimiento relativo

La diferencia en el tamaño de la madurez sexual morfológica entre machos y hembras de *O. venezuelensis* (18,8 y 19,9 mm de AC para hembras y machos, respectivamente) es consistente con el patrón propuesto por Shine (1988) para Brachyura. Según este autor, la diferencia en el tamaño de la madurez sexual morfológica se explica por los requisitos de

reproducción de cada sexo. Debido a que las hembras deben asignar una mayor energía para fines reproductivos, como el desove y la incubación de huevos, tienden a madurar en tamaños más pequeños que los machos, es decir, alcanzan la madurez sexual antes que los machos, mientras que éstos invierten sus recursos en el crecimiento somático y alcanzan la madurez en tamaños mayores. Venâncio y Leme (2010) afirman que un crecimiento más rápido en las hembras puede ser ventajoso para los cangrejos de agua dulce, ya que puede permitirles aumentar su rendimiento reproductivo.

De igual manera, esta diferencia en el tamaño de la madurez sexual morfológica fue observada en la especie *R. iturbei*, ya que se obtuvo un punto de inflexión a 41,4 mm de AC para hembras y 43,8 mm de AC para los machos, es decir, las hembras alcanzaron la madurez sexual antes que los machos. Estos valores se encuentran cercanos a los reportados por Rostant y col. (2008), donde fueron analizados los patrones de crecimiento de una población de *Rodriguezus garmani* en Trinidad. En este estudio la madurez sexual morfológica se inició aproximadamente a 42 y 47 mm de AC en las hembras y machos, respectivamente. Estos datos sugieren que esta especie alcanza la madurez sexual a un tamaño inusualmente grande. Otros estudios en especies de Brachyura han mostrado resultados similares (Gherardi y Micheli, 1989; Daniels, 2001; Carmona-Suárez, 2003; Araújo y col. 2012; Brandt y Masunari, 2013; Herrera y col., 2013; Frigotto, 2013; Da Silva y col., 2014).

El crecimiento alométrico positivo registrado en ambas dimensiones analizadas en cada etapa de desarrollo de *O. venezuelensis* y *R. iturbei* concuerda con la predicción de Hartnoll (1982) para los cangrejos Brachyura: alometría positiva en la fase juvenil y un aumento del nivel de alometría en la edad adulta. Por lo tanto, en estas especies tanto el ancho del abdomen (AA) como la longitud de la quela mayor (LQM) crecen más rápido que el AC en toda su ontogenia,

con mayor intensidad en la adultez. Rostant y col. (2008) reportaron aumentos en el nivel de alometría de la LQM y el AA de *R. garmani* en la edad adulta. Resultados similares fueron encontrados en estudios sobre el crecimiento relativo de la familia Trichodactylidae, como los realizados por Herrera y col. (2013) sobre una población de *Dilocarcinus pagei* en Brasil. Estos autores señalaron que la alometría positiva en el período previo a la pubertad permite desarrollar la estructura a un tamaño funcional. Por otra parte el cambio en el nivel de alometría en la edad adulta corresponde al aumento en el potencial reproductivo. De igual manera Lima y col. (2013) y Da Silva y col. (2014) reportaron aumentos en los patrones de crecimiento en la edad adulta de la especie *Trichodactylus fluviatilis*. Esta característica en la adultez también se ha verificado en otras especies de Brachyura (Carmona-Suárez, 2003; Araújo y col. 2012; Frigotto y col. 2013; Brandt y Masunari, 2013; Da Silva y col., 2014; Copatti y col., 2016).

El abdomen de las hembras y sus pleópodos presentan una función reproductiva importante, especialmente para la mayoría de los cangrejos de agua dulce, debido a que forman una "cámara incubadora" con la función de retener los huevos y juveniles recién eclosionados (Herrera y col., 2010; Venancio y Leme 2010; Da Silva y col., 2014). En los cangrejos de agua dulce, una mayor alometría en el abdomen aumenta el volumen de la cámara de incubación de manera que esta cámara pueda contener un mayor número de huevos y crías (Hines, 1982; Herrera y col., 2010; Venâncio y Leme 2010). El crecimiento alométrico positivo de la quela mayor en machos puede asegurar el éxito reproductivo ya que se utiliza en defensa del territorio, interacciones agonísticas, cortejo, cópula y así mismo puede actuar como una señal de vitalidad sexual y vigor reproductivo, siendo de importancia funcional para el cangrejo (Hartnoll, 1974; 1982; Herrera, 2010; Brandt y Masunari, 2013, Da Silva y col., 2014).

Los niveles de alometría registrados en el crecimiento relativo de la LQM de *O. venezuelensis* ($b=1,47$ para machos juveniles y $b=2,13$ para adultos) fueron más altos en comparación con los del AA ($b=1,24$ para hembras juveniles y $b=1,74$ para adultos). Según Hartnoll (1974; 1982), las diferencias en el patrón de crecimiento entre estas estructuras se pueden correlacionar con la medida en que deben interactuar con otras estructuras para funcionar de manera efectiva. Las quelas son apéndices básicamente independientes ya que sus actividades no están estrechamente integradas con otros órganos, su tamaño relativo puede aumentar ventajosamente aún más después de la pubertad y el límite se establece únicamente por consideraciones mecánicas y con respecto a la utilización de recursos. Por otro lado, el abdomen funciona junto con el esternón para proporcionar una cámara de incubación, y cualquier aumento desproporcionado en el AA reduciría la eficiencia de los movimientos corporales y la marcha. En la especie *R. iturbei* se obtuvo este mismo comportamiento, siendo los valores de alometría en machos ($b=1,16$ para juveniles y $b=1,72$ para adultos) mayores que en las hembras ($b=1,12$ para juveniles y $b=1,40$ para adultos).

Estas diferencias entre el patrón de crecimiento de las estructuras analizadas en este estudio fueron encontradas por igual en varias especies de cangrejos de agua dulce como *R. garmani* (Rostant y col. 2008), en poblaciones brasileñas de *T. fluviatilis* (Lima y col., 2013; Da Silva y col., 2014) y en *D. pagei* (Davanzo y col. 2013; Herrera y col. 2013).

La característica conocida como heteroquelas fue observada en los machos de ambas especies, siendo la quela derecha más grande que la quela izquierda en la mayoría de los machos. El predominio de la quela derecha como la de mayor magnitud suele ser una condición común en cangrejos Brachyura (Hartnoll, 1974; Daniels, 2001; Scalici, y Gherardi, 2008; Brandt y Masunari, 2013; Da Silva, 2014; Copatti y col. 2015). Esta condición se ha registrado en los

cangrejos de agua dulce de las familias Potamidae y Potamonautidae (Gherardi y Micheli 1989, Daniels 2001) así como en varias especies de la familia Trichodactylidae (Davanzo y col., 2013; Herrera y col. 2013; Lima y col., 2013; Da Silva y col. 2014), sin embargo el significado de esta tendencia de una mayor magnitud en la quela derecha es desconocido (Scalici, y Gherardi, 2008; Da Silva, 2014; Frigotto y col. 2013). En muchos crustáceos decápodos, generalmente la quela mayor se asocia con la defensa y reproducción, mientras que la quela de menor magnitud se usa para la alimentación y limpieza de las partes del cuerpo (Hartnoll, 1974; Araújo, 2012; Brandt y Masunari, 2013; Herrera y col., 2013; Da Silva y col., 2014).

Por último, según estudios previos, (Hartnoll, 1974; Araújo y col., 2012; Brandt y Masunari, 2013, Herrera y col. 2013; Frigotto y col 2013; Da Silva y col., 2014) entre todas las variables morfométricas investigadas la longitud de la quela mayor en machos y el ancho del abdomen en las hembras han mostrado los mayores coeficiente de crecimiento alométrico. Estos resultados revelan las diferencias en la asignación de recursos (energía) entre machos y hembras. Las hembras desvían la energía al crecimiento abdominal, mientras que los machos priorizan el crecimiento de las quelas, como fue discutido anteriormente, siendo estas estructuras por lo tanto elementos de dimorfismo sexual en la edad adulta.

7. CONCLUSIONES

1. En la qFM las abundancias mensuales registradas para cada especie fueron menores en comparación con la qM, lo cual puede ser debido a la progresiva pérdida del hábitat observada en la qFM.
2. La disminución brusca de la abundancia ocurrida en la qFM en el mes de octubre representó una evidencia de que el cambio de uso de la tierra y deforestación asociada puede ocasionar una alteración a la población de Pseudothelphusidae, sobre todo en los cangrejos *R. iturbei*, por lo tanto las especies en estudio pueden considerarse bioindicadores ambientales.
3. En la qM los individuos *R. iturbei* fueron recolectados en su mayoría en la zona de mayor altitud mientras que los cangrejos *O. venezuelensis* fueron encontrados con mayor frecuencia en la zona de menor altitud; dicho comportamiento puede ser atribuido a las diferencias encontradas en la caracterización del lecho de las quebradas y a la depredación observada.
4. La temperatura del agua mostró una correlación positiva con la abundancia de ambas especies, sin embargo, al aplicar los modelos lineales esta variable no presentó un efecto significativo. No obstante, debe continuar considerándose este parámetro y otros ya que posiblemente ejerzan un efecto en sinergia, que pueda verse en estudios a largo plazo.
5. En la qM la abundancia de la especie *R. iturbei* puede depender de la temporalidad y del hábitat. Por otra parte en la qFM los cambios en las características del hábitat constituyeron la principal fuente de variación en la abundancia de *O. venezuelensis* y *R. iturbei*.
6. Las hembras *R. iturbei* recolectadas en la qFM fueron significativamente más abundantes que los machos (2,6:1) y a su vez presentaron tamaños superiores, lo cual puede indicar que los machos de mayores tallas son más susceptibles ante perturbaciones en el hábitat y migran hacia

zonas menos impactadas. Por otra parte la proporción de sexos del resto de las poblaciones encontradas no fue significativamente diferente de una relación 1:1.

7. La distribución de frecuencias de tallas de *O. venezuelensis* en la qFM fue polimodal lo cual refleja la existencia de más de una cohorte.

8. En la qM la distribución de frecuencias de tallas de *O. venezuelensis* fue unimodal con un menor número de cangrejos en las clases de tamaños más grandes, lo cual puede deberse a la depredación de *R. iturbei* hacia esta especie y por migración de los individuos de mayores tallas.

9. Según los resultados obtenidos en la distribución de tallas de las especies, así como también en los análisis del punto de inflexión, en las zonas estudiadas de las quebradas (con excepción del pozo en la qFM) hay un predominio de juveniles de ambas especies, por lo tanto dichas zonas pueden considerarse “guarderías”.

10. En *O. venezuelensis* y *R. iturbei* el patrón de crecimiento para las relaciones morfométricas analizadas fue positivamente alométrico, tanto en la etapa juvenil como en la etapa adulta y a su vez fue observado un aumento del nivel de alometría en la adultez. Por lo tanto en estas especies el ancho del abdomen y la longitud de la quela mayor crecieron más rápido que el ancho del caparazón en toda su ontogenia, con mayor intensidad en etapa adulta. Este patrón de crecimiento concuerda con la predicción de Hartnoll para los cangrejos Brachyura (1982).

11. Los niveles de alometría registrados en el crecimiento relativo de la longitud de la quela mayor de ambas especies fueron más altos en comparación con los del ancho del abdomen.

12. La característica conocida como heteroquelas fue observada en los machos de ambas especies, siendo la quela derecha más grande que la quela izquierda en la mayoría de los machos.

8. RECOMENDACIONES

A partir de los principales resultados de este trabajo, se sugiere realizar muestreos tanto en horas del día como en la noche para la captura de los cangrejos de agua dulce y a su vez se recomienda abarcar mayores rangos altitudinales, ya que los cangrejos de mayores tallas pueden encontrarse en las secciones más altas de las quebradas.

Para el manejo de los cangrejos en el laboratorio es necesario mantenerlos en acuarios o cavas con bombas de oxigenación y manipularlos el menor tiempo posible durante las mediciones morfométricas, debido a que los cangrejos pueden estresarse durante dichos procedimientos.

Por otra parte se debe continuar monitorizando las variables fisicoquímicas como la temperatura del agua, conductividad, humedad, entre otras y hacer estudios que abarquen escalas de tiempo mayores a un año.

Por último cabe destacar que es necesario continuar con los estudios ecológicos sobre esta familia, en vista de que este trabajo demostró que las especies Pseudothelphusidae son susceptibles a ser afectadas negativamente por perturbaciones que modifiquen su hábitat característico. De igual manera es necesario la aplicación de medidas que permitan la conservación de los cuerpos de agua, para asegurar la supervivencia de las especies y la recuperación de la población en los próximos años.

9. BIBLIOGRAFÍA

- Alarcon, D.; Leme, M y Cobo, V. 2002. Population structure of the freshwater crab *Trichodactylus fluviatilis* Latreille, 1828 (Decapoda, Trichodactylidae) in Ubatuba, Northern Coast of Sao Paulo, p. 179-182. *En: F. Escobar-Briones (Orgs.). Modern approaches to the study of Crustacea.* New York, Kluwer Academic, Plenum Publishers, 376 p.
- Álvarez, F., Villalobos, J., Armendáriz, G. y Hernández, G. 2012. Biogeographic relationship of freshwater crabs and crayfish along the Mexican transition zone: reevaluating Rodríguez (1986) hypothesis. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, **83**: 1073-1083.
- Álvarez F., Villalobos J., Armendáriz G. y Hernández C. 2012. Relación biogeográfica entre cangrejos dulceacuícolas y acociles a lo largo de la zona mexicana de transición: revaluación de la hipótesis de Rodríguez (1986). *Revista Mexicana de Biodiversidad*, **83**: 1073-1083.
- Álvarez, F., Villalobos, J., Hendrick, M., Escobar-Briones, E., Rodríguez-Almaraz, G. y Campos, E. 2014. Biodiversity of decapod crustaceans (Crustacea: Decapoda) in Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, **85**: 208-219.
- Anderson M. 2001. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Australia Ecology*, **26**: 32-46.
- Anderson M., Gorley R., Clarke K. 2008. PERMANOVA+for PRIMER: guide to software and statistical methods. PRIMERE, Plymouth, UK, 214 pp.
- Araújo M., Petrônio A. Coelho, H. y Castiglioni, D. 2012 Relative growth and determination of morphological sexual maturity of the fiddler crab *Uca thayeri* Rathbun (Crustacea, Ocypodidae) in two mangrove areas from Brazilian tropical coast. *Pan-American Journal of Aquatic Sciences*, **7**(3):156-170.
- Arias-Pineda, J. 2013. Nuevo registro del cangrejo sabanero *Neostrengeria macropa* (Decapoda: Pseudothelphusidae) para el suroriente de la sabana de Bogotá (Colombia). *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa (S.E.A)*, **53**: 263-265.
- Arias-Pineda, J., García A. y Campos M. 2015. Ensamblaje de los cangrejos montanos (Decapoda: Pseudothelphusidae) en un bosque nublado en Tolima, Colombia. *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa*, 293-303.
- Bain, M. y Stevenson, N. 1999. Aquatic hábitat assessment: common methods. *American Fisheries Society*, Bethesda, Maryland.
- Bolker B., Brooks, M., Clark, C., Geange, S. Poulsen J., Stevens H. y White, J. 2008. Generalized linear mixed models: a practical guide for ecology and evolution. *Trends in Ecology and Evolution* Vol.24 No.3.
- Blott, S. 2010. GRADISTAT. Versión 8.0. Kenneth Pye Associates Ltd.

- Brandt, S. y Masunari, S. 2013. Relative growth in the fiddler crab *Uca uruguayensis* Nobili, 1901 (Brachyura, Ocypodidae) from Garças River mangrove, Guaratuba Bay, southern Brazil. *Nauplius*, **21**(1): 35-41, 2013.
- Campos, M. y Magalhaes, C. 2004. *Achagua* Campos, 2001, a new synonym of *Eudaniela* Pretzmann, 1971, and the description of *Rodriguezus* gen. nov. (Decapoda: Brachyura: Pseudothelphusidae). *Nauplius*, **12**(2), 95-97.
- Carmona-Suárez, C. 2003. Reproductive biology and relative growth in the spider crab *Maja crispata* (Crustacea: Brachyura: Majidae). *Scientia Marina*, **67**(1): 75-80.
- Casañas, O. y Jauregui, D. 2011. Morfoanatomía foliar de epífitas presentes en un bosque nublado, Altos de Pipe, estado Miranda, Venezuela. *Acta Botánica Venezuela*, **34**(1): 153-175.
- Collins, P., Giri, F. y Williner, 2016. Population dynamics of *Trichodactylus borellianus* (Crustacea Decapoda Brachyura) and interactions with the aquatic vegetation of the Paraná River (South America, Argentina). *Annales de Limnologie - International Journal of Limnology*. **42**(1), 19-25.
- Conde, J. y Díaz, H. 1989. The mangrove tree crab *Aratus pisonii* in a tropical estuarine coastal lagoon. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **28**: 639-650.
- Conde, J., Tognella, M., Paes, E., Soares, M., Louro, I. y Schaeffer Y. 2000. Population and life history features of the crab *Aratus pisonii* (Decapoda: Grapsidae) in a subtropical estuary. *Interciencia* 25, pp. 151-158.
- Copatti, E.; Jobert V.; Machado, V y Trevisan, A. 2015. Morphological variation in the sexual maturity of three sympatric *Aeglids* in a river in Southern Brazil. *Journal of Crustacean biology*, **35**(1), 59-67.
- Copatti, E., Legramanti, R., Trevisan, A. y Santos, S. 2016. Growth, sexual maturity and sexual dimorphism of *Aegla georginae* (Decapoda: Anomura: Aeglidae) in a tributary of the Ibicuí River in southern Brazil. *Zoologia* **33**(3) 1984-4689.
- Cumberlidge, N. 1991. The respiratory system of *Globonautes macropus* (Rathbun, 1898), a terrestrial freshwater crab from Liberia (Gecarcinucoidea, Gecarcinucidae), *Crustaceana*, **61**:69-80.
- Cumberlidge, N., Alvarez, F., y Villalobos, J. 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.
- Cumberlidge, N. y Ng, P. 2009. Systematics, evolution, and biogeography of freshwater crabs. In J. W. Martin, K. A. Crandall, & D. L. Felder (Eds.), Systematics, evolution, and biogeography of freshwater crabs (pp. 491–508). Boca Raton: CRC Press, Taylor & Francis Group.
- Cumberlidge N, Ng P., Yeo D, Magalhães C, Campos M, Alvarez F, Naruse T, Daniels S, Esser L, Attipoe F. 2009. Freshwater crabs and the biodiversity crisis: importance, threats, status, and conservation challenges. *Biological Conservation*, **142**:1665–1673.

- Daniels, S. 2001. Allometric growth, handedness, and morphological variation in *Potamonautes warreni* (Calman, 1918) (Decapoda, Brachyura, Potamonautidae) with a redescription of the species. *Crustaceana* **74**(3): 237-253.
- Datos suministrados por el Dr. Raúl Padrón, Esp. Marco-Luis Salcedo, Ing. Hidrometeorologista Estatio Gutiérrez, Centro virtual de Meteorología. URL: <http://www.meteoven.org>.
- Da Silva, T., Rocha, S., y Costa, E. 2014. Relative growth, sexual dimorphism and morphometric maturity of *Trichodactylus fluviatilis* (Decapoda: Brachyura: Trichodactylidae) from Santa Terezinha, Bahia, Brazil. *Zoologia* **31** (1): 20–27.
- Davanzo, T., Taddei, F., Simões, S., Fransozo, A. y Costa, R. 2013. Population dynamics of the freshwater crab *Dilocarcinus pagei* in tropical waters in southeastern Brazil. *Journal of Crustacean Biology* **33**(2):235-243.
- Delgai, S. y Brasher A. 2008. Microhabitat of Pseudothelphusidae: An Analysis of Costa Rican Freshwater Crabs and their Preferred Microhabitat. Native American and Pacific Islander Research Experience U.S. Geological Survey Water Science Center.
- De Grave, S., Pentcheff, D., Ahyong, S., Chan, T., 2009. A classification of living and fossil genera of Decapod crustaceans. *Raffles Bulletin of Zoology*, **21**: 1–109.
- Delgai, S. y Brasher A. 2008. Microhabitat of Pseudothelphusidae: An Analysis of Costa Rican Freshwater Crabs and their Preferred Microhabitat. Native American and Pacific Islander Research Experience U.S. Geological Survey Water Science Center.
- Díaz, H, y Conde, J. 1989. Population dynamics and life history of the mangrove crab *Aratus pisonii* (brachyura, grapsidae) in a marine environment. *Bulletin of marine science*, **45**(1): 148-163.
- Díaz, H. y G. Rodríguez. 1977. The branchial chamber of some terrestrial and semiterrestrial crabs. *Biological Bulletin*, **153**:485-506.
- Disney, R. 1971. Notes on *Simulium ovazzae* Grenier and Mouchet (Diptera: Simuliidae) and river crabs (Malacostraca: Potamidae) and their association. *Journal of Natural History* **5**: 677-689.
- Dobson, M., Magana, A., Mathooko, J. y Ndegwa, F. 2007. Distribution and abundance of freshwater crabs (*Potamonautes* spp.) in rivers draining Mt Kenya, East Africa. *Archiv für Hydrobiologie*. **168**/3: 271-279.
- Elosegui, A y Sabater S. 2009. Conceptos y técnicas de ecología fluvia. Editorial Rudes, Fundación BBVA, España.
- Eyherabide M., Saínz h., Barbieri P. y Echeverría E. 2014. Comparación de métodos para determinar carbono orgánico en suelo. *Ciencias del suelo*, **32**(1): 13-19.
- Flores, C. 2010. Respuesta micorrízica de siete especies leñosas pertenecientes a diferentes etapas sucesionales del bosque nublado de Altos de Pipe, Venezuela. *Interciencia*, vol. 35 n°11.
- Frigotto, S., Marochi, M y Masunari, S. 2013 Relative growth of *Acantholobulus schmitti* (Rathbun, 1930) (Crustacea, Brachyura, Panopeidae) at Guaratuba Bay, southern Brazil. *Brazilian Journal of Biology*. **73**(4): 863-870.

- Gherardi, F. y Micheli, F. 1989. Relative growth and population structure of the freshwater crabs, *Potamon potamios palestinesis*, in the Dead Sea area. *Israel Journal of Zoology*, **36**: 133-145.
- Gherardi, F., Micheli, F., Monaci, F. & Tarducci, F. 1988. Note sulla biologia ed ecologia del granchio di fiume, *Potamon fluviatile*. *Bolletino del Museo di Storia Naturale della Lunigiana*, 6-7:169-174.
- Gordon, C., Herrera, R. y Hutchinson, T. 1994. Studies of fog events at two cloud forests near Caracas, Venezuela - I. Frequency and duration of fog. *Atmospheric Environment* **28**: 317-322.
- Hartnoll, R. 1974. Variation in growth pattern between some secondary sexual characters in crabs (Decapoda, Brachyura). *Crustaceana*, **27**(2): 151-156.
- Hartnoll, R. 1982. Growth. *En*: D.E. BLISS (Ed.), p. 111-196. *The Biology of Crustacea: Embryology, Morphology and Genetics*. New York, Academic Press.
- Herrera, D., Davanzo, T., Costa R. y Taddei., F. 2013. The relative growth and sexual maturity of the freshwater crab *Dilocarcinus pagei* (Brachyura, Trichodactylidae) in the northwestern region of the state of São Paulo. *Série Zoologia*, **103**(3):232-239.
- Hines, A. 1982. Allometric constraints and variables of reproductive effort in Brachyura crabs. *Marine Biology*, **69**:309-320.
- Jaramillo, D. 1999. Caracterización química de Andisoles repelentes al agua del oriente antioqueño. *Rev. Facultad Agropecuaria. Med.*, **52** (2): 657-673.
- Kawai, T. y Cumberlidge, N. (eds.). 2016. *A Global Overview of the Conservation of Freshwater Decapod Crustaceans*, Springer International Publishing.
- Lara, L. Wehrtmann I., Magalhães C. y Mantelatto L. 2013. Species diversity and distribution of freshwater crabs (Decapoda: Pseudothelphusidae) inhabiting the basin of the Rio Grande de Térraba, Pacific slope of Costa Rica. *Latin American Journal of Aquatic Research*, **41**(4): 685-695.
- Legendre, P. y Legendre, L. 1998. *Numerical Ecology*. Second English Edition.
- Lewis, D y McConchie, D. 1994. *Analytical sedimentology*. Springer Science Business Media Dordrecht
- Lima, D., Cobo, V., Alves, D., Barros-Alves, S. y Fransozo, V. 2013. Onset of sexual maturity and relative growth of the freshwater crab *Trichodactylus fluviatilis* (Trichodactyloidea) in south-eastern Brazil. *Invertebrate Reproduction & Development* **57**(2):1-8.
- López, B. 2004. Los cangrejos de agua dulce (Crustacea: Brachyura: Pseudothelphusidae) de la vertiente sur del Parque Nacional El Ávila, Venezuela. *Memorias de la Fundación La Salle de Ciencias Naturales*, 161-162.
- Lopez, B. y Pereira, G. 1994. Contribución al conocimiento de los crustáceos y moluscos de la península de Paria: Crustacea: Decapoda. *Memorias de la Fundación La Salle de Ciencias Naturales*. 141.

- López, B. y Pereira, G. 1996. Inventario de los crustáceos Decápodos de las zonas altas y medias del Delta del río Orinoco, Venezuela. *Acta Biológica Venezuela*, **16**(3): 45-64.
- López, B. y Pereira, G. 1998. Actualización del inventario de crustáceos decápodos del Delta del Orinoco. *Memorias de las Primeras Jornadas Venezolanas de Investigación sobre el río Orinoco, Universidad central de Venezuela, Facultad de Ingeniería*: 75-85.
- López, E. y Ruiz, M. 2011. Análisis de datos con el Modelo Lineal Generalizado. Una aplicación con R. *Revista española de pedagogía*, **248** 59-80.
- Magalhães, C y Türkay, M. 2008. A new species of *Kingsleya* from the Yanomami Indians área in the upper Rio Orinoco, Venezuela (Crustacea, Decapoda, Brachyura, Pseudothelphusidae) *Senckenbergiana biológica*, **(2)**231-237.
- Magalhães C., Lara L. y Wehrtmann I. 2010. A new species of freshwater crab of the genus *Allacanthos* Smalley, 1964 (Crustacea, Decapoda, Pseudothelphusidae) from southern Costa Rica, Central America. *Zootaxa*, **26**(04): 52–60.
- Maitland, D. 2003. Predation on Snakes by the Freshwater Land Crab *Eudaniela Garmani*. *Journal of Crustacean Biology*, 2003, 241-46.
- Mamián, L y Zamora H. 2016. Ecological study of the river crab, *Hypolobocera* sp (Crustacea, decapoda) in the mano de oso stream, Popayán botanical garden, municipality of Timbío, Cauca – Colombia. *Revista Colombiana Ciencias Animales*, **8**(2):142-150.
- Mansur, C. y Hebling, N. 2002. Análise comparativa entre a fecundidade de *Dilocarcinus pagei* Stimpson e *Sylviocarcinus australis* Magalhães & Türkay (Crustacea, Decapoda, Trichodactylidae) no Pantanal do Rio Paraguai, Porto Murtinho, Mato Grosso do Sul. *Revista Brasileira de Zoologia* **19**(3): 797-805
- Medina E., Huber, O., Nassar J. y Navarro, P (Eds.) (2013) Recorriendo el paisaje vegetal de Venezuela. Ediciones IVIC, Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas (IVIC). Caracas, Venezuela.
- Moog, O. y Janecek, B. 1991. River flow, substrate type and *Hydrurus* density as major determinants of macroinvertebrate abundance, composition and distribution. *Verhandlungen des Internationalen Verein Limnologie*. **24**:1888-1896.
- Puig, X., Ginebra, J. y Gispert, R. 2005. Análisis de la evolución temporal de la mortalidad mediante modelos lineales generalizados. *Gaceta Sanitaria*, **9**(6):481-5.
- Quinn, G. y Keough, M. 2002. Experimental design and Data Analysis for Biologists. Cambridge university press.
- R Core Team 2018. An Introduction to R Notes on R: A Programming Environment for Data Analysis and Graphics Version 3.4.3. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0.
- Ramírez, A. y Pringle, C. 1998. Structure and production of a benthic insect assemblage in a Neotropical stream. *Journal of the North American Benthological Society*. **17**:443-461.

- Rincón, N., Olarte, M. y Pérez, J. 2012. Determinación del Área Foliar en Fotografías Tomadas con una Cámara Web, un Teléfono Celular o una Cámara Semiprofesional. *Revista Facultad Agropecuaria Medellín*, **65**(1): 6399-6405.
- Rodríguez, G. 1966. The freshwater crabs of the genus *Pseudothelphusa* from Northern Venezuela and Trinidad (Brachyura, Potamonidae). *Zoologische Mededelingen*, **41** (6): 111-135.
- Rodríguez, G. 1980a. Description préliminaire de quelques espèces et genres nouveaux de Crabes d'eau douce de l'Amérique tropicale (Crustacea, Decapoda, Pseudothelphusidae). *Bulletin Muséum National d'Histoire Naturelle*, (3): 889-894.
- Rodríguez, G. 1980b. Crustáceos Decápodos de Venezuela. Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas, Caracas, Venezuela.
- Rodríguez, G. 1982. Les crabes d'eau douce d'Amerique. Famille des Pseudothelphusidae. Faune Tropicale 22. ORSTOM, Paris.
- Rodríguez, G. 1992. The freshwater crabs of America. Family Trichodactylidae and supplement to the family Pseudothelphusidae. Faune Tropicale 31, ORSTOM. Paris.
- Rodríguez, G. y Esteves, A. 1972. Una nueva especie de cangrejo de agua dulce (Decapoda, Pseudothelphusidae) del centro de Venezuela. *Memorias de la Sociedad de Ciencias Naturales La Salle*, **32**: 133–137.
- Rodríguez, G. y López, B. 2003. Insular species of Neotropical freshwater crabs (Crustacea: Brachyura). *Journal of Natural History*, **37**, 2599-2614.
- Rodríguez, G. y Magalhães, C. 2005. Recent advances in the biology of the neotropical freshwatercrab family Pseudothelphusidae (Crustacea, Decapoda, Brachyura). *Rev. Bras. Zool.* **22**(2):354-365.
- Rodríguez, G. y Pereira G. 1992. New species, cladistic relationships and biogeography of the genus *Fredius* (Crustacea: Decapoda: Pseudothelphusidae) from South America. *Journal of Crustacean Biology*, **12**: 298-311.
- Rostant, L., Alkins-Koo, M. y Maitland, D. 2008. Growth and maturity in the manicou crab *Eudaniela Garmani* (Brachyura: Pseudothelphusidae) from Trinidad, west indies. *Journal of crustacean biology*, **28**(3): 485–493.
- Sanhueza, E. 2002. Un recuento de los estudios de química atmosférica en el bosque nublado de Altos de Pipe (IVIC). En: Flores, S. (ed). Contribución al conocimiento de la ecología, química ambiental y otros aspectos importantes del bosque nublado de Altos de Pipe, Venezuela, pp. 1-8. Ministerio de Ciencia y Tecnología, IVIC, Centro de Ecología. Altos de Pipe, Venezuela.
- Scalici, M y Gherardi, F. 2008. Heterochely and handedness in the river crab, *Potamon potamios* (Oliver, 1804) (Decapoda, Brachyura). *Crustaceana*, **81**: 507-511.

- Shine, R. 1988. The Evolution of Large Body Size in Females: A Critique of Darwin's "Fecundity Advantage" Model. *The American Naturalist* **131**(1):124-131.
- Soil Survey Division STAFF (SSDS). 1993. Soil survey manual. Handbook No. 18. United States Department of Agriculture (USDA). Washington D. C.
- Sokal, R. y Rohlf, F. 1995. *Biometry*. Third Edition (Third Printing). Freeman, New York.
- Suarez, H. 2015. Six New Species of Freshwater Crabs from Pantepui, Venezuela (Crustacea: Decapoda: Pseudothelphusidae). *Anartia*, **25**: 64 – 94.
- Taddei, F., Davanzo T., Castiglioni, L., Herrera, D., Fransozo, D. y Da Costa, R. 2015. Population structure, recruitment, and mortality of the freshwater crab *Dilocarcinus pagei* Stimpson, 1861 (Brachyura, Trichodactylidae) in Southeastern Brazil. *Invertebrate Reproduction & Development*.
- Taddei, F. y Herrera, D., 2010. Crescimento do caranguejo *Dilocarcinus pagei* na represa Barra Mansa, Mendonça, SP. *Boletim do Instituto de Pesca*, **35** (2): 99-110.
- Tejada, C. 2017. Estudio taxonómico y tamaño poblacional de la pancora (*Hypolobocera sp.* ortmann 1897) en las quebradas húmedas de conchara, los chivos y parcanajon de las lomas de Atiquipa, Arequipa. Tesis.
- Teodósio E. y Masunari S. 2009. Estrutura populacional de *Aegla schmitti* (Crustacea: Anomura: Aeglidae) nos Reservatórios dos Mananciais da Serra Piraquara, Paraná, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*. **26**:19–24.
- Velásquez, S. 2003. Análisis de la materia orgánica alóctona y organización funcional de macroinvertebrados en relación con el tipo de hábitat en ríos de montaña de Patagonia. *Asociación Argentina de Ecología*. **13**:67-82.
- Venâncio, F y Leme, M. 2010. The freshwater crab *Trichodactylus petropolitanus* (Goeldi, 1886) (Decapoda, Trichodactylidae) associated with roots of *Hedychium coronarium* Koenig (Zingiberaceae). *Pan-American Journal of Aquatic Sciences*, **5**(4):501-507.
- Venables, W. y Ripley, B. 2002. *Modern Applied Statistics with S*. Fourth edition. Springer.
- Villalobos S., y Ramírez, N. 2010. Biología reproductiva de *Crotalaria micans* Link (Fabaceae): Especie colonizadora de amplia distribución geográfica. *Acta bot. venez.* **33**(1): 67-81.
- Wang Q., Li, Y. y Wang. Y. 2011. Optimizing the weight loss-on-ignition methodology to quantify organic and carbonate carbon of sediments from diverse sources. *Environmental Monitoring and Assessment*, **174**(1–4):241–257.
- Wehrtmann, I., Magalhães, C., Hernáez P. y Mantelatto, F. 2010. Production of eggs and juveniles in three freshwater crab species (Brachyura: Pseudothelphusidae) from Amazon region and Central America. *Zoologia* **27**(6): 965–972.
- Williams, A. 1984. Shrimps, lobsters and crabs of the Atlantic coast of the eastern United States Maine to Florida. Smithsonian Institution. Washington, D.C.

- Yeo, J., P. Ng, N. Cumberlidge, C. Magalhães, Daniels S, y Campos, M. 2008. Global diversity of crabs (Crustacea: Decapoda: Brachyura) in freshwater. *Hydrobiologia* 595: 275-286.
- Zanabria U. 2004. Alcances Biológicos, descripción ecología y conservación de la Pancora *Hypolobocera* sp. (Decapoda: Pseudothelphusidae) en las Lomas del Sur del Perú. *Revista de investigación Dilloniana*, 4(2): 29-39.
- Zimmerman, J. y Covich, A. 2003. Distribution of juvenile crabs (*Epilobocera sinuatifrons*) in two Puerto Rican headwater streams: effects of pool morphology and past land-use legacy. *Archiv für Hydrobiologie*. 158: 343-357.