

# ACTA BIOLOGICA VENEZUELICA

*Fundada en 1951*



**VOL. 45**  
**N° 2**

**UNIVERSIDAD CENTRAL DE VENEZUELA**

**FACULTAD DE CIENCIAS**

**INSTITUTO DE ZOOLOGÍA Y ECOLOGÍA TROPICAL**

# ACTA BIOLOGICA VENEZUELICA

*Fundada en 1951*

UNIVERSIDAD CENTRAL DE VENEZUELA

FACULTAD DE CIENCIAS

INSTITUTO DE ZOOLOGÍA Y ECOLOGÍA TROPICAL

VOL. 45 N° 2

## **PORTADA**

Cañizales, I. Figura 3. Comparison of average body length between captive and free-living male and female jaguars.



UNIVERSIDAD CENTRAL DE VENEZUELA  
FACULTAD DE CIENCIAS  
INSTITUTO DE ZOOLOGÍA Y ECOLOGÍA TROPICAL



***Acta Biologica Venezuelica***

VOLUMEN XLV      No. 2      JULIO-DICIEMBRE 2025

---

VE ISSN 001-5326      Depósito Legal 195102DF414

---

Publicada por el Instituto de Zoología y Ecología Tropical,  
Facultad de Ciencias, Universidad Central de Venezuela

**Directora – Editora**

Dra. Ana Bonilla  
Instituto de Zoología y Ecología Tropical, UCV

**Editores**

Dr. Héctor López Rojas  
Instituto de Zoología y Ecología Tropical, UCV  
Dra. María Eugenia Grillet  
Instituto de Zoología y Ecología Tropical, UCV  
Dr. Juan Carlos Navarro  
Instituto de Zoología y Ecología Tropical, UCV.  
Dr. Antonio Machado-Allison  
Instituto de Zoología y Ecología Tropical, UCV  
Dr. Nelson Ramírez  
Instituto de Biología Experimental, UCV  
Dra. Leidi Herrera  
Instituto de Zoología y Ecología Tropical, UCV  
Dra. Evelyn Tineo  
Instituto de Zoología y Ecología Tropical, UCV  
Dra. Elisabeth Gordon Colón  
Instituto de Zoología y Ecología Tropical, UCV



## LA BIODIVERSIDAD EN VENEZUELA: DEL MICROCOSMOS PLANCTÓNICO A LOS GRANDES FELINOS

Ana Bonilla

Instituto de Zoología y Ecología Tropical, Facultad de Ciencias, Universidad  
Central de Venezuela. acta.biol.ven@gmail.com

Venezuela es reconocida globalmente como uno de los países megadiversos del planeta. Sin embargo, esta riqueza natural no es un inventario estático, sino un ecosistema dinámico y complejo que exige un esfuerzo constante de documentación, análisis y protección. La presente entrega de ABV reúne un conjunto de investigaciones que, desde diversas escalas y disciplinas, profundizan en el conocimiento de nuestro patrimonio natural, recordándonos que la ciencia básica es el cimiento insustituible de cualquier estrategia de conservación efectiva.

En el ámbito marino, el trabajo de Vera *y col.*, presenta una actualización crítica sobre la distribución de los pastos marinos. Estos ecosistemas no solo son sumideros de carbono vitales, sino refugios de biodiversidad; el estudio subraya una realidad latente: la necesidad de continuar con los inventarios de nuestra biota y la urgencia de nuevas prospecciones ante la degradación ambiental que amenaza con borrar especies antes de que alcancemos a comprender su distribución total. Por su parte, Rodríguez *y col.* reportan nuevos registros de crustáceos decápodos en la Isla de Coche, demostrando que incluso en áreas geográficas aparentemente conocidas, la biodiversidad sigue revelando sorpresas taxonómicas. Finalmente, el estudio de Morales *y col.*, en el Archipiélago de Los Roques, nos provee de indicadores clave para medir el flujo de energía en ambientes oligotróficos, esenciales para la estabilidad de los arrecifes de coral, mediante los análisis del fito y zooplancton.

La ictiología venezolana, siempre prolífica, aporta dos trabajos fundamentales sobre la variabilidad y la sistemática. Machado-Allison y Vanegas abordan las notas sobre el patrón de coloración y ubicación taxonómica de *Pristobrycon maculipinnis*, destacando la importancia de los cambios ontogenéticos en la descripción de las especies. En una línea similar, Kohn *y col.*, utilizan morfometría tradicional y geométrica para evaluar la variación en el complejo *Bryconops melanurus*. Ambos estudios convergen en una premisa: la biodiversidad subestimada solo puede ser clarificada mediante el rigor taxonómico y el uso de técnicas modernas que permitan tomar decisiones de gestión de conservación basadas en datos precisos.

La biodiversidad no se limita a la enumeración de especies; reside en sus interacciones. El trabajo de Ramírez *y col.* sobre la ecología de la

polinización por esfingidos en un remanente de bosque en Caracas, ilustra la fragilidad y especificidad de las redes de vida que persisten incluso en contextos urbanos. La correlación entre la morfología floral y la probóscide de los polinizadores es un recordatorio de la coevolución que sostiene la reproducción de nuestra flora. En otro contexto, Borregales y Guédez resaltan el papel clave de las microvariaciones ambientales y la calidad del sustrato, en la dinámica de los nutrientes que condicionan la productividad primaria neta, al evaluar el comportamiento de la caída y la descomposición de la hojarasca en un bosque seco tropical.

Finalmente, el estudio de Cañizales sobre el jaguar (*Panthera onca*) traslada la discusión hacia la gestión de la fauna silvestre. Al comparar las diferencias morfométricas entre ejemplares cautivos y silvestres, el autor no solo aporta datos valiosos para la biometría de la especie, sino que enfatiza la importancia de las prácticas de manejo óptimas para la integridad morfológica y la conservación de este icono de nuestra fauna.

Los trabajos aquí presentados, desde el análisis del plancton microscópico hasta la morfometría del jaguar, envían un mensaje común: Venezuela posee una biodiversidad excepcional que enfrenta desafíos crecientes. La degradación ambiental, el cambio climático y los vacíos de información exigen una comunidad científica activa y apoyada. Este conjunto de investigaciones no solo enriquece nuestros herbarios y museos, sino que proporciona la hoja de ruta necesaria para validar, complementar y proteger la vida en todas sus formas. La importancia de la biodiversidad en nuestro país no es solo un motivo de orgullo nacional, es la garantía de nuestra resiliencia ecológica y el legado más valioso que podemos asegurar para las futuras generaciones.

### **Hacia el 75 aniversario de *Acta Biologica Venezuelica***

## DINÁMICA DE HOJARASCA EN UN BOSQUE SECO DE LA CUENCA DEL RÍO GÜEY, ESTADO ARAGUA

*Fabiola Borregales y Yajaira Guédez*

Laboratorio de Ecología Agrícola. Facultad de Agronomía, Universidad Central de Venezuela.\*fborregales@gmail.com

### RESUMEN

La productividad primaria neta de los Bosques Secos Tropicales (BST) está ligada al ciclo de nutrientes mediado por la caída y descomposición de la hojarasca. Dada la criticidad de esta dinámica, el objetivo de este estudio fue evaluar el comportamiento de la caída y la descomposición de la hojarasca en dos parcelas de BST estacional ubicadas en la Cuenca del Río Güey, estado Aragua, y determinar la incidencia de la estacionalidad climática en ellos. Se registraron producciones anuales estimadas en 7,17 y 11,1 Mg ha<sup>-1</sup>, estos valores están dentro del rango reportado para BST. El patrón temporal de la caída de hojarasca evidenció un control hídrico dominante, no obstante, el análisis estadístico (correlación de Spearman) no estableció una dependencia directa de la caída con la precipitación, sugiriendo que la defoliación es primariamente impulsada por umbrales de estrés hídrico específicos de las especies, aunque el viento y el efecto mecánico de las lluvias puedan actuar como factores moduladores. La descomposición de la hojarasca fue evaluada en cuatro especies, mostrando una cinética de pérdida de masa no lineal; este patrón indica una aceleración de la degradación a lo largo del tiempo, impulsada por los pulsos de precipitación y la lixiviación inicial de nutrientes. Las tasas anuales de descomposición variaron significativamente ( $k = 0,61$  a  $1,92$  año<sup>-1</sup>), con la calidad química foliar, particularmente el alto contenido de N y K en especies como *Capparis indica*, como un fuerte predictor de la tasa. La influencia de las relaciones N:P elevadas en algunas fracciones sugiere una potencial limitación por fósforo, lo que podría afectar la eficiencia microbiana en etapas sucesivas. La variabilidad entre especies y parcelas enfatiza el rol clave de las microvariaciones ambientales y la calidad del sustrato en la dinámica de nutrientes del BST.

**Palabras clave:** bosque seco tropical, descomposición, estacionalidad climática, hojarasca.

### Leaf litter dynamics in a dry forest in the Güey River Basin, Aragua State

#### ABSTRACT

The net primary productivity of Tropical Dry Forests (TDF) is inherently linked to the nutrient cycle mediated by litterfall and decomposition. Given the criticality of these dynamics, the objective of this study was to evaluate the behavior of litterfall and decomposition across two seasonal TDF plots in the Güey River Basin, Aragua state, and to determine the influence of climatic seasonality on these processes. Annual litterfall productions, estimated at 7,17 y 11,1 Mg ha<sup>-1</sup> fall within the established range for TDFs. The temporal pattern of litterfall exhibited a dominant hydric control; however, statistical analysis (Spearman's correlation) did not establish a direct dependence on precipitation, suggesting that defoliation is primarily driven by species-specific drought stress thresholds, with wind and the mechanical effect of rainfall acting as modulating factors. Litter decomposition, assessed across four species, displayed a non-linear mass loss kinetic. This pattern indicates an acceleration of degradation over time, fueled by precipitation pulses and the initial leaching of nutrients. Annual decomposition rates varied significantly ( $k = 0,61$  a  $1,92$  year<sup>-1</sup>), with foliar chemical quality, specifically the high N and K content in species like *Capparis indica*, serving as a strong rate predictor. The influence of elevated N:P ratios in certain fractions suggests a potential phosphorus limitation, which could impair microbial efficiency in subsequent stages. The variability observed between species and plots underscores the crucial role of environmental microvariations and substrate quality in regulating nutrient dynamics within the TDF.

**Keywords:** Tropical dry forest, decomposition, climatic seasonality, litterfall.

## INTRODUCCIÓN

La hojarasca en un ecosistema boscoso establece un vínculo directo con la productividad primaria neta (PPN), siendo su caída y el crecimiento de la biomasa aérea las formas más utilizadas para estimar la productividad de un ecosistema (Quinto *y col.*, 2007; Staelens *y col.*, 2011). Esta producción es un componente esencial de la ecología forestal que refleja la salud y el funcionamiento del sistema, aunque los componentes subterráneos son frecuentemente subestimados en la literatura (Jaramillo *y col.*, 2011).

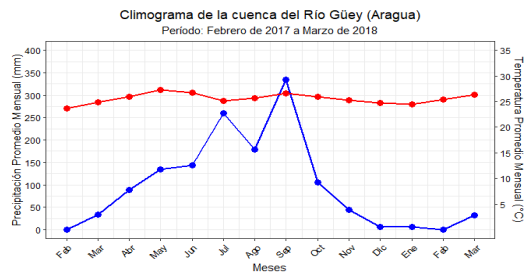
En los Bosques Secos Tropicales (BST), la fenología está fuertemente marcada por la estacionalidad hídrica. A diferencia de los bosques siempreverdes, donde la caída es continua, en los BST la sequía induce una pérdida masiva de hojas que culmina en la acumulación de hojarasca en el suelo (Murphy y Lugo, 1986). Aunque la tendencia común es un pico de producción de hojarasca durante el periodo de estrés hídrico (Sanches *y col.*, 2003), también se ha reportado que la acción mecánica de las tormentas, la velocidad del viento y los pulsos de lluvia pueden generar aumentos considerables en la caída de hojas y ramas (Huber y Oyarzun, 1983). Otros factores como la edad del ecosistema, la densidad de especies y la altitud también modulan esta dinámica (Castellanos-Barliza *y col.*, 2018; Montañez *y col.*, 2023).

Una vez en el suelo, la hojarasca ejerce un rol fundamental al determinar el microclima edáfico, reducir la evaporación, minimizar la erosión y controlar la escorrentía superficial (Kumar y Tewari, 2013). El destino final de esta materia orgánica es su descomposición, un proceso que devuelve carbono orgánico y nutrientes vitales (principalmente nitrógeno y fósforo) al sistema suelo-planta (Olson, 1963). Este ciclaje es esencial y está regulado por una compleja interacción de factores: las características del suelo, temperatura, humedad, y la composición química intrínseca de la hojarasca (Coûteaux *y col.*, 1995). En los BST, donde las condiciones climáticas son altamente cambiantes durante el ciclo anual, la cinética de descomposición no es constante; tiende a ser más lenta a medida que se degradan los componentes más lábiles, un patrón que puede exhibir altos y bajos sincrónicos con los pulsos de lluvia (Álvarez-Sánchez y Naranjo, 2003). Dado que la función y la supervivencia de los BST dependen de la eficiencia con la que se recuperan los nutrientes de la biomasa caída, y considerando la variabilidad fenológica y la dinámica compleja de la descomposición, se vuelve crucial cuantificar ambos procesos de manera integrada. El objetivo principal de este trabajo es, evaluar el comportamiento de la caída y la descomposición de la hojarasca en dos parcelas de bosque seco tropical y determinar la incidencia de la estacionalidad climática en la dinámica de estos procesos vitales.

## MATERIALES Y MÉTODOS

**Área de estudio.** El estudio se focalizó en dos relictos de Bosque Seco Tropical (BST) ubicados en la vertiente sur de la Cordillera de la Costa, en terrenos de la Facultad de Agronomía, Universidad Central de Venezuela, campus Maracay, municipio Mario Briceño Irigaray del estado Aragua. Ubicadas dentro de la cuenca del Río Güey (1.922 ha), donde el 33% está representado por una zona de valle que cubre 638 ha y el 67% por la zona montañosa.

La altitud de la cuenca está entre 440-580 m s. n. m. y la vegetación ha sido descrita como selva decidua montano baja (Ponce y Trujillo, 1985; Riera, 1991). Los criterios para la selección de las áreas están basados en que éstas corresponden a relictos de bosques estacionales bien conservados dentro de la cuenca que no han sido estudiados. El clima es bimodal, con un período de lluvia (mayo-octubre) y uno seco (noviembre-abril), con una precipitación media anual de 950 mm y una temperatura promedio de 24.6°C (Figura 1). Los suelos en las laderas tienen pendientes del 18 al 70%, de textura franca y pH alcalino (7 a 8 aproximadamente), con profundidades variables (20 a 70 cm) y un contenido de materia orgánica que varía entre 4 a 6% (Marín y Riera, 1992; Silva, 2014).



**Figura 1.** Climograma de la cuenca del Río Güey.

**Área de muestreo.** Se seleccionaron dos áreas en la zona premontana ubicada en el Instituto de Producción Animal. La primera ubicada en la Sección de Ovinos (10°16'52"N 67°35'51"W); la zona tiene un dosel cerrado, con poca presencia de claros boscosos, encontrándose diferentes especies arbóreas como *Bursera simaruba*, *Gyrocarpus americanus*, *Guapira pacurero*, *Capparis indica*, *Capparidastrum tenuisiliquum*. La segunda área es un camino abierto entre la vegetación de 1,2 Km, conocido como sendero Giovanni Capobianco (10°16'19"N 67°36'10"W), donde se pueden distinguir unidades de vegetación de bosque deciduo y herbazales, dominado por especies deciduas, como *Croton niveus*, *C. fragilis*, *Albizia niopoides*, *Calliandra* sp. *B. simaruba*, *Lasiacis* sp. (Riera, 1991; Silva, 2014).

**Cuantificación de hojarasca.** Para estimar la caída de hojarasca se instalaron 10 cestas permanentes, elaboradas con malla plástica con poros de 3 mm y con dimensiones de 100x50x5 cm, por área, siguiendo lo indicado por Quinto *y col.* (2007) y Soler *y col.* (2008;), distribuidas aleatoriamente a nivel del suelo. La hojarasca se recolectó mensualmente durante 14 meses (febrero de 2017 a marzo de 2018) para cubrir la estacionalidad hídrica. La hojarasca fue llevada al Laboratorio de Ecología Agrícola, del Instituto de Botánica Agrícola de la UCV, secado en una estufa a 70°C por 72 horas hasta conseguir un peso constante; el material colectado fue clasificado en hojas, flores, frutos y misceláneos, esto de acuerdo con el método utilizado por Kumar y Tewari (2013). Finalmente, la relación entre la producción de hojarasca y las precipitaciones fue determinada mediante la correlación de rangos de Spearman.

**Contenido de nutrientes y descomposición de la hojarasca.** Se colectaron muestras de hojarasca recién caída, fueron secadas en estufa, molidas y posteriormente procesadas en el Laboratorio General de Suelos, del Instituto de Edafología de FAGRO - UCV para evaluar las concentraciones de N, P, K y Ca. Las especies usadas para esto fueron *Cynophalla flexuosa*, *Croton niveus*, *Capparis indica*, *Gyrocarpus americanus* y *Aspidosperma cuspa*, además de una muestra compuesta de hojarasca.

Para estimar las tasas de descomposición, se empleó la técnica de bolsas de descomposición; estas se construyeron con dimensiones de 20x20 cm, con malla plástica de 2 mm de poro, para evitar pérdidas de material por la fragmentación y también la exclusión de algunos descomponedores importantes (Riera, 1991; Castellanos-Barliza y León, 2011, Montañez *y col.*, 2023). La estimación de las tasas de descomposición se realizó con una muestra de hojarasca compuesta, a la cual se ha nombrado como hojarasca general y otras monoespecíficas, seleccionando las especies por su representatividad fenológica: en el sendero G. Capobianco se utilizaron las especies *Aspidosperma cuspa* (siempreverde) y *Croton niveus* (decidua); en la Sección de Ovinos, se emplearon *Capparis indica* (siempreverde) y *Gyrocarpus americanus* (decidua). Para la preparación de las bolsas de descomposición, las muestras de hojarasca se secaron en estufa a 70°C durante 72 horas. Posteriormente, se pesaron 10 gr de material seco con una balanza analítica Kern EW 320-ENM para llenar cada unidad.

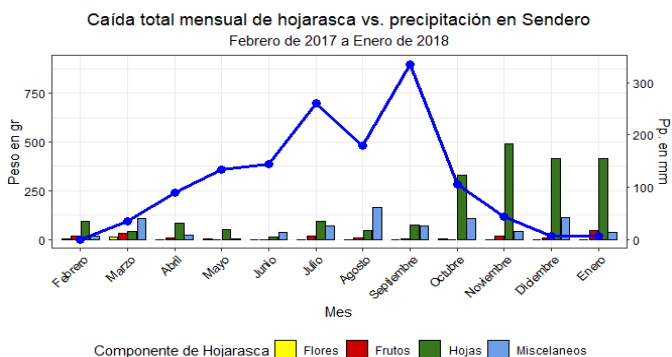
En cada parcela se colocaron un total de 126 bolsas de descomposición (42 de hojarasca general y 42 por cada una de las dos especies) de forma aleatoria, asegurando la cobertura del área. El muestreo se realizó mensualmente de forma al azar a lo largo de 14 meses (febrero de 2017 a marzo de 2018), con tres repeticiones por unidad en cada ocasión. El material recolectado fue secado en estufa a 70°C hasta obtener peso constante. El Peso Remanente (PR) fue calculado como el porcentaje del peso final (XT) con respecto al peso inicial (X0):  $PR = (XT/X0) = 100$ .

La tasa de descomposición ( $k$ ) se estimó usando el modelo exponencial simple de Olson (1963), empleando la fórmula:  $X_t = X_0 \cdot e^{-k \cdot t}$ , donde  $X_t$  representa el porcentaje de masa remanente en el tiempo  $t$ ,  $X_0$  es la masa inicial (100%), y  $k$  es la constante de la tasa de descomposición anual. Posteriormente, se aplicó el modelo de Weibull (1951) para incorporar la complejidad inherente de los procesos de degradación biótica y abiótica, los cuales rara vez siguen una tasa estrictamente constante. La formulación utilizada fue:  $X_t = e^{-(t/a)^b}$ .

En esta expresión,  $a$  representa la escala o vida media característica de la hojarasca, y  $b$  es el parámetro de forma. Valores de  $b > 1$  indican una descomposición acelerada con el tiempo (fase de fácil lavado seguida de degradación microbiana), mientras que  $b = 1$  reduce la función a la cinética de Olson. Para ello, se ajustaron las curvas de pérdida de masa mediante regresión no lineal. Finalmente, se aplicó un ANOVA para comparar las tasas entre sitios y especies. Los datos fueron procesados usando el software R Studio. Los datos climáticos fueron obtenidos de la Unidad de Servicios Climáticos de FAGRO- UCV.

## RESULTADOS Y DISCUSIÓN

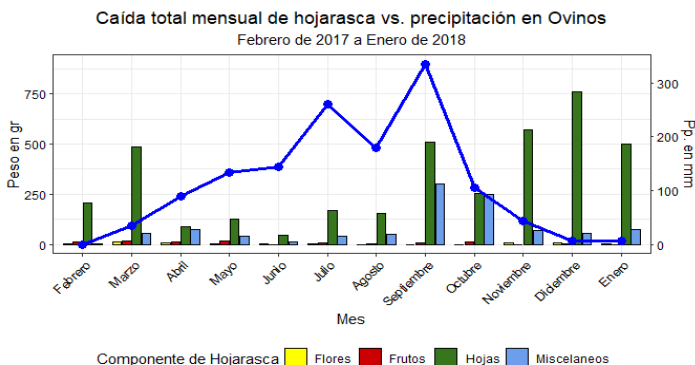
En el sendero Giovanni Capobianco la hojarasca total neta recolectada fue 3,58 kg en 5 m<sup>2</sup>, lo cual permitió estimar en 7,17 Mg ha<sup>-1</sup> la caída de hojarasca en ese bosque. La contribución fraccionada de esto fue 2428,588 g de hojas (70,03%), 31,842 g de flores (0,91%), 164,34 g en frutos (4,73%) y 843,815 g en misceláneos (24,33%) (Figura 2).



**Figura 2.** Caída total mensual de la hojarasca en el sendero Giovanni Capobianco.

En la parcela de la Sección de Ovinos los resultados fueron superiores; la totalidad de hojarasca caída fue de 5,55 kg/5 m<sup>2</sup>; la extrapolación es de 11,1 Mg ha<sup>-1</sup>. De este material las hojas

representaron el componente principal con 4454,252 g (80,2%), seguida de las flores con 55,575 g (1%), mientras que los frutos y misceláneos fueron 115,569 (1%), y 933,954 g (16,8%) respectivamente (Figura 3).



**Figura 3.** Caída total mensual de la hojarasca en la Sección Ovinos.

Al hacer las proyecciones de estimación de caída de follaje, las áreas evaluadas en ambos sitios son diferentes. El bosque ubicado en el sendero Giovanni Capobianco las especies dominantes son árboles micrófilos, con una distribución homogénea, más o menos continua. En Ovinos, las especies dominantes eran árboles mesófilos con escasa presencia de micrófilos, con una distribución discontinua ya que hay individuos muy grandes que cubren gran parte del terreno, y también algunos claros en donde se originan los procesos de sucesión ecológica.

La cantidad de hojarasca caída en ambos sitios es similar a lo obtenido en un bosque seco tropical en el estado Guárico con 6,10 Mg ha<sup>-1</sup>, (Soler *y col.*, 2008), en bosques secos ubicados en Agustín Codazzi, donde se recolectaron 5,37 Mg ha<sup>-1</sup> de hojarasca (Bonilla *y col.*, 2008), en Tolima con un promedio entre 4.45 a 8.46 Mg ha<sup>-1</sup> (Montañez *y col.*, 2023), ambos en Colombia; y en un bosque semideciduo en Mato Grosso, Brasil, con un promedio de entre 8 a 10,50 Mg ha<sup>-1</sup> (Sanches *y col.*, 2008).

Según Bray y Gorham (1964) la producción promedio anual en las zonas árticas es de 1 t ha<sup>-1</sup>, en las templadas es de 3,5 t ha<sup>-1</sup>, mientras que en los ecosistemas ecuatoriales es de 11 t ha<sup>-1</sup>. Por otra parte, Takeda (1996 en Sanches *y col.*, 2003) propone para bosques tropicales un rango de 5 y 15 t ha<sup>-1</sup>, lo que ubica a las dos zonas estudiadas dentro de ese promedio.

Sin embargo, González y Parra (1981) señalan que las altas estimaciones dadas por Bray y Gorham (1964) para los ecosistemas ubicados en la línea ecuatorial se deben principalmente a que los

promedios de productividad se construyeron basándose en valores obtenidos para los bosques lluviosos, los cuales típicamente se categorizan entre esos niveles de productividad. Tomando en cuenta esto, y haciendo comparaciones con bosques húmedos, Murphy y Lugo (1986) estimaron que la producción de hojarasca fina anual en algunos bosques secos estaría entre 3 y 10 t ha<sup>-1</sup>, valores que se ajustan más a la realidad de los bosques secos estacionales estudiados.

En ambos sitios evaluados, la tendencia de caída foliar se mantuvo más o menos constante desde noviembre hasta marzo. Durante los 14 meses de evaluación, la mayor caída de hojas ocurrió entre noviembre y diciembre tanto en el sendero G. Capobianco (655,647 g/5 m<sup>2</sup>), como en la Sección Ovinos (828 g/5 m<sup>2</sup>), respectivamente; lo cual se corresponde directamente con la caída drástica de la pluviosidad. Se pudo observar que a partir del mes de septiembre hubo mayor cantidad de material vegetal en el suelo, generando una capa de aproximadamente 2,5 a 4 cm.

Los meses con menor cantidad de hojarasca recolectada en las cestas fueron abril, mayo y junio, siendo en este último mes el de menor aporte. Aunque en junio las precipitaciones eran relativamente elevadas, la poca cantidad de hojarasca recolectada puede deberse a que en este mes muchas especies estaban en plena renovación foliar, según observaciones fenológicas realizadas en el sitio.

Por otro lado, en el análisis de la correlación de Spearman se encontró que ninguna de las fracciones de hojarasca (hojas, flores, frutos, misceláneos) presentó una correlación estadísticamente significativa con la cantidad de precipitación, en ninguno de los periodos (lluvia o sequía) o sectores analizados; por lo que la caída de hojarasca estadísticamente no obedece a las precipitaciones, sino a umbrales de estrés específicos de cada especie (Tabla 1). Sin embargo, esto podría obedecer al corto período de evaluación.

**Tabla 1.** Correlación existente entre la caída de fracciones de hojarasca y las precipitaciones durante las temporadas de lluvia y sequía.

| Fracciones  | Sección de Ovinos |              | Sendero G. Capobianco |              |
|-------------|-------------------|--------------|-----------------------|--------------|
|             | Lluvia            | Sequía       | Lluvia                | Sequía       |
| Hojas       | 0,37 (0,41)       | 0,06 (0,89)  | -0,09 (0,85)          | -0,14 (0,73) |
| Flores      | -0,38 (0,46)      | 0,54 (0,17)  | -0,52 (0,29)          | -0,37 (0,37) |
| Frutos      | -0,43 (0,34)      | -0,25 (0,54) | 0,72 (0,10)           | -0,32 (0,43) |
| Misceláneos | 0,14 (0,75)       | 0,64 (0,09)  | 0,09 (0,85)           | 0,14 (0,73)  |

Correlación de variables a través de Spearman ( $p < 0,05$ ). \*media correlación, \*\*alta correlación, ns: no significativo.

En el tipo de bosque estudiado, como en casi todos los bosques tropicales, la producción de hojarasca es continua a lo largo del año; sin embargo, en general, se considera que la mayor caída de hojarasca se genera durante el inicio de la sequía y la menor en la temporada lluviosa (Bray y

Gorham, 1964; Maass *y col.*, 2002). Se ha afirmado que la producción de hojarasca está influenciada por factores como la disponibilidad de agua y nutrientes, o la temperatura (Jorgensen *y col.*, 1975).

Los resultados presentados anteriormente coinciden con lo obtenido en un bosque de Charallave por González y Parra (1981), quienes indicaron que un patrón de caída de hojas está relacionado directamente con el estrés hídrico que caracteriza a la estación seca; no obstante, se han reportado aumentos en la cantidad de hojarasca durante las lluvias, tal es el caso de un bosque decíduo de Brasil, en donde Sanches *y col.* (2003) observaron un aumento en la producción de hojarasca simultáneamente con la precipitación, cuyos valores máximos se presentaron entre diciembre y abril (en esta zona de la región de San Pedro el registro pluvial fue el más elevado entre esos meses); según los autores esto puede explicarse por el efecto mecánico de las lluvias, además de los fuertes vientos los cuales aparentemente son particulares en la región. Se ha señalado que ambos factores abióticos tienen una relación directa con el aumento de la caída de hojarasca en bosques tropicales, especialmente después de una tormenta (Bray y Gorham, 1964; Sánchez y Álvarez-Sánchez, 1995; citado en Sanches *y col.*, 2003; Wafar *y col.*, 1997).

Contenido de nutrientes. Las fracciones de hojarasca mono-específicas y mixtas difirieron en sus propiedades químicas iniciales. La especie con mayor cantidad de los nutrientes evaluados fue *Capparis indica* (Tabla 2). La hojarasca de *Aspidosmera cuspa* tuvo alto contenido de N, mientras que los mayores porcentajes de K y Ca fueron encontrados en *Gyrocarpus americanus*. Con respecto al P, el mayor porcentaje de este elemento se encontró en las especies decíduas de ambos sitios, *C. niveus* y *G. americanus*. La muestra compuesta de la hojarasca general del sendero, tuvo mayor contenido de nutrientes, siendo el K, el de mayor aporte, en contraparte a la mayor cantidad de N hallada en la hojarasca general de Ovinos. Aunque en este trabajo no fueron evaluados el carbono y el nitrógeno orgánicos totales, los cuales son parámetros importantes para la estimación del proceso de descomposición, se puede inferir que la estimación del contenido de otros nutrientes presente en las diferentes fracciones jugó un papel fundamental en el entendimiento de la relación con la descomposición y los modelos aplicables para fracción de hojarasca.

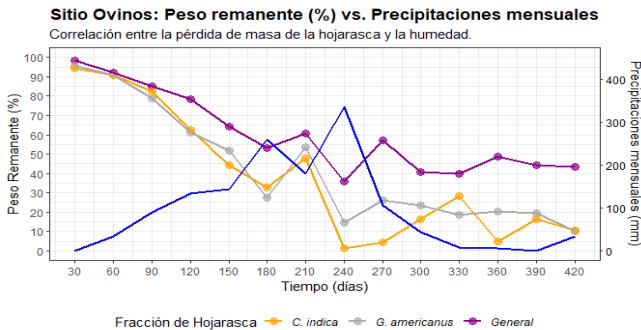
**Tabla 2.** Contenido de nutrientes y tasas de descomposición registradas en las fracciones de hojarasca.

| Fracción de Hojarasca | Contenido de nutrientes % |      |      |      |       | n Final (días) | β Final | Tasa de Descomposición (k <sup>-1</sup> /año <sup>-1</sup> ) | Tiempo de Residencia (T50 días) | Tiempo de Residencia (T99 días) | SEC    | Modelo        |
|-----------------------|---------------------------|------|------|------|-------|----------------|---------|--|---------------------------------|---------------------------------|--------|---------------|
|                       | Ca                        | N    | P    | K    | N:P   |                |         |  |                                 |                                 |        |               |
| General Ovinos        | 1,17                      | 1,85 | 0,25 | 1,65 | 7,4   | 300,0          | 1,00    | 1,22   | 207,94                          | 1381,55 (3,78 años)             | 0,1949 | Olson (β-1)   |
| <i>G. americanus</i>  | 2,62                      | 1,54 | 0,37 | 1,43 | 4,16  | 215,0          | 1,31    | 1,70   | 162,53                          | 689,82 (1,89 años)              | 0,1080 | Weibull (β-1) |
| <i>C. indica</i>      | 1,31                      | 3,67 | 0,24 | 2,66 | 15,29 | 190,0          | 1,59    | 1,92   | 150,88                          | 496,47 (1,36 años)              | 0,1720 | Weibull (β-1) |
| General sendero       | 1,17                      | 1,59 | 0,5  | 2,32 | 3,18  | 600,0          | 1,00    | 0,61   | 415,89                          | 2763,10 (7,57 años)             | 0,0260 | Olson (β-1)   |
| <i>A. cuspa</i>       | 0,69                      | 2,17 | 0,18 | 1,17 | 12,05 | 468,0          | 1,33    | 0,78   | 355,28                          | 1475,46 (4,04 años)             | 0,0667 | Weibull (β)   |
| <i>C. niveus</i>      | 1,26                      | 1,33 | 0,25 | 1,76 | 5,32  | 500,0          | 1,00    | 0,73   | 346,57                          | 2302,59 (6,31 años)             | 0,1358 | Olson (β-1)   |

Nota: La tasa anual k se calcula como (1/a) × 365 días/año.

Descomposición y pérdida de peso de la hojarasca. La pérdida de masa de la hojarasca en ambos sitios de estudio estuvo determinada por la estacionalidad hídrica, patrón característico de los bosques secos tropicales. La dinámica general mostró una disminución gradual del peso remanente a lo largo del tiempo, con una clara aceleración sincrónica a los pulsos de precipitación.

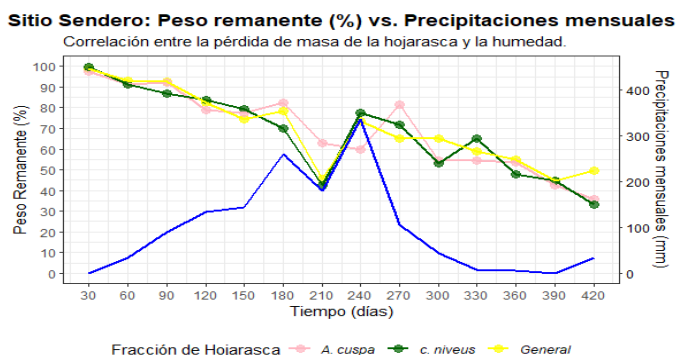
Descomposición en la Sección de Ovinos. La descomposición inicial en la Sección de Ovinos fue lenta en la muestra compuesta, registrando un promedio de 1.70% de pérdida de peso mensual hasta junio, lo que coincide con el inicio del aumento de las precipitaciones (Figura 4, Tabla 2). No obstante, las especies exhibieron una lixiviación temprana, ya que la pérdida de peso a los 30 días fue significativamente mayor en *G. americanus* (~4%) y *C. indica* (~5%). El proceso de degradación se aceleró notablemente tras el aumento de la humedad (Figura 4), resultando en un peso remanente inferior al 60% a los 210 días para todas las muestras, bajo la influencia de las elevadas precipitaciones estacionales (~250 mm).



**Figura 4.** Peso remanente mensual de la hojarasca en la Sección Ovinos.

Descomposición en el sendero Giovanni Capobianco. El sendero Giovanni Capobianco (Figura 5) mostró una tendencia general de pérdida de masa similar a la de Ovinos. La pérdida promedio de la hojarasca general fue del ~2%, con variaciones en las especies individuales. La pérdida de masa a los 30 días fue porcentualmente menor en este sitio, especialmente en *Croton niveus* (0.2%) y *Aspidosperma cuspa* (2.5%), siendo inferiores a los valores de Ovinos. Esta disparidad en la fase de lixiviación inicial se puede atribuir a las microvariaciones en las condiciones abióticas del ecosistema, las cuales inciden directamente en la disponibilidad de humedad y la actividad biológica temprana. A los 210 días, el peso remanente era inferior al 45% en la muestra compuesta y en *C. niveus*, mientras que *A. cuspa* conservaba el 62% de su peso original (Figura 5, Tabla 2).

Contrario a lo esperado de que la especie decidua (*G. americanus*), que generalmente posee hojarasca más lábil, tuviera una mayor descomposición que la siempreverde (*C. indica*), acá se observó lo opuesto en Ovinos, aunque con diferencias menores, *C. indica* descompuso el 61% de su material, mientras que *G. americanus* descompuso el 57.7%. Al desestimar la influencia de las condiciones morfoanatómicas foliares y las variaciones ambientales, la diferencia resultante permite inferir que *C. indica* posee una mayor apetencia para los organismos desfragmentadores de la zona debido a su alta calidad química inicial (mayor contenido de N y K); lo cual ha sido considerado por otros autores en sus evaluaciones (Staelens *y col.*, 2011; Leal *y col.*, 2023; Montañez *y col.*, 2023; Kaźmierczak *y col.*, 2024).



**Figura 5.** Peso remanente mensual de la hojarasca en el sendero G. Capobianco.

Adicionalmente, la hojarasca compuesta general mostró el menor porcentaje de descomposición en ambos sitios (remanente del 61% en Ovinos y 70% en el sendero) en comparación con las especies puras. Este resultado es consistente con un efecto de dilución, donde la mezcla de material altamente lábil con hojarasca más recalcitrante de otras especies reduce la tasa de descomposición neta del conjunto.

Las diferencias generales entre parcelas, que incluyen mayor pendiente en el sendero G. Capobianco, predominancia de especies deciduas y microfilas, suelos más calcáreos, dosel más bajo y abierto; así como la variabilidad entre especies y la fotodegradación, enfatizan el rol de las microvariaciones ambientales, sobre la dinámica de la hojarasca del suelo (Morffi-Mestre *y col.*, 2023; Muñoz *y col.*, 2023; Abril *y col.*, 2024). Es importante destacar que los bosques secos tropicales los factores abióticos (climáticos y edáficos) pueden actuar como controles de primer orden, modulando directamente la actividad biológica (microfauna y microflora) que ejecuta la descomposición, por consiguiente, cualquier cambio en la estacionalidad hídrica o la química del suelo tendrá un impacto inmediato sobre la biota y, por ende, sobre la tasa de liberación

de nutrientes. Respecto a lo anterior, se ha mencionado que el efecto de la fauna del suelo en las tasas de descomposición en los bosques húmedos tropicales, es más fuerte que en los bosques secos tropicales, estando modulados por el clima (Yang *y col.*, 2022).

Tasa de descomposición de la hojarasca. La dinámica de descomposición de la hojarasca, fue ajustada al modelo exponencial negativo de Olson ( $\beta = 1$ ) y el modelo Weibull ( $\beta > 1$ ). Los resultados muestran que especies como *G. americanus*, *C. indica* y *A. cuspa* se ajustan mejor al modelo Weibull, con valores de  $\beta$  superiores a 1 (1.31–1.59), lo que indica una aceleración en la tasa de descomposición conforme avanza el tiempo (Tabla 2). La tasa de descomposición anual varió entre 0.61 y 1,92 año<sup>-1</sup>, con tiempos de residencia ( $T_{90}$ ) entre 150 y 415 días (Tabla 2), lo que refleja diferencias funcionales entre especies. La especie *Capparis indica* presentó la mayor tasa de descomposición ( $k = 1.92$  año<sup>-1</sup>), asociada a un contenido de N: 3.67%; K: 2.66% y P: 0,24 y una relación N:P de 15.29, lo que sugiere una alta calidad foliar pero también una posible limitación por fósforo. No se esperaba que esta especie siempreverde tuviera la tasa de descomposición más alta; no obstante, Yang *y col.* (2022) explican que las altas concentraciones iniciales de P en la hojarasca pueden aumentar las tasas de degradación de la lignina y promover las actividades relacionadas de las enzimas que degradan la lignina. Las relaciones N:P altas (>20) o inclusive superiores a 10 pueden restringir la eficiencia microbiana en ecosistemas tropicales (Aerts y Chapin, 1984, Güsewell, 2004).

En contraste, la hojarasca general del sendero mostró la menor tasa de descomposición ( $k = 0.61$  año<sup>-1</sup>) y el mayor tiempo de residencia de  $T_{90} = 2763$  días (Tabla 2), a pesar de tener un contenido relativamente alto de K (2.32%) y P (0.5%), lo que sugiere que las especies y los materiales que componen esa fracción de hojarasca, son más recalcitrantes estructuralmente, lo que puede estar limitando la descomposición, como también lo reportan Castellanos-Barliza y León (2011), para algunas especies del bosque seco colombiano. Montañez *y col.* (2023) registraron un amplio rango de tasas de descomposición que oscilaron entre  $k = 0,45$  y  $2,5$  año<sup>-1</sup> en varias especies de un bosque seco colombiano en diferentes estadios sucesionales.

Morffi-Mestre *y col.* (2023), reportaron especies con altas tasas de descomposición como *C. gaumeri* ( $k = 2.50$  año<sup>-1</sup>), *N. emarginata* ( $k = 1.16$  año<sup>-1</sup>), *B. simaruba* ( $k = 0.973$  año<sup>-1</sup>), mientras que la más baja fue en *G. floribundum* ( $k = 0.694$  año<sup>-1</sup>), en un bosque seco de Yucatán en México; por su parte, Castellanos-Barliza *y col.* (2018) encontraron ratios de descomposición de  $k = 3,5$  y  $4,6$  año<sup>-1</sup> en un bosque seco secundario urbano en Santa Marta, Colombia, los cuales son muy superiores a los registrados en este trabajo. Aerts y Chapin (1984) han señalado que algunas especies pueden tener altos niveles de N y P, y aun así tener bajas tasas de descomposición, siendo influenciadas por el fuerte control climático de la

zona; de igual forma, Yang *y col.* (2022), encontraron que las tasas de descomposición de la hojarasca para algunas especies de clima monzónico, fueron controladas principalmente por la calidad de la hojarasca, luego por la fauna del suelo y el sitio de descomposición de la hojarasca.

Se infiere que la concentración inicial de K >2.0% en *Capparis indica* y la hojarasca general del sendero podría potenciar la pérdida de masa inicial por lixiviación, un mecanismo clave que impulsa la cinética acelerada ( $\beta > 1$ ), lo cual ha sido observado en bosques secos tropicales, donde la calidad de la hojarasca es un fuerte predictor de las tasas de descomposición (Yang *y col.*, 2022). Sin embargo, el contenido de P <0.25% como en *A. cuspa* y *C. indica*, podrían experimentar inmovilización temporal, afectando la eficiencia del proceso. Aunque no hay un umbral crítico establecido, se ha estimado que proporciones elevadas de N:P, pueden afectar negativamente la descomposición, especialmente en las etapas tempranas de la misma debido a la limitación del P, propiciando cambios en la composición de la comunidad microbiana que probablemente influyen en la eficiencia del proceso (Vitousek, 1984; Güsewell y Gessner, 2009), en los bosques secos tropicales, esto también estaría condicionado por la edad del bosque (Montañez *y col.* 2023).

Los análisis de varianza para las fracciones de hojarasca evaluadas en la Sección Ovinos y del sendero G. Capobianco, revelaron que la tasa de descomposición de la hojarasca no fue estadísticamente significativamente afectada por el factor periodo (sequía vs. lluvioso), ni por el factor Repetición (ns,  $\alpha = 0.05$ ) (Tabla 3). En *Aspidosperma cuspa*, aunque el factor periodo, no alcanzó la significancia estadística, tiene la mayor proporción de la varianza explicable por los tratamientos, lo que sugiere que estadísticamente la descomposición de esta especie es la más dependiente de la humedad estacional o que su composición química es particularmente sensible a la lixiviación inicial por las lluvias.

**Tabla 3.** ANOVA de las fracciones de hojarasca de la Sección Ovinos y del sendero G. Capobianco y el periodo (sequía vs. lluvioso).

| Factor de Variación    | Fracciones de hojarasca de Ovinos |         |                      |                  | Fracciones de hojarasca del sendero G. Capobianco |               |                 |                  |
|------------------------|-----------------------------------|---------|----------------------|------------------|---|---------------|-----------------|------------------|
|                        | gl                                | General | <i>G. americanus</i> | <i>C. indica</i> | gl  | General       | <i>A. cuspa</i> | <i>C. niveus</i> |
| Sumas de Cuadrados     |                                   |         |                      |                  |   |               |                 |                  |
| Modelo (Periodo + Rep) | 3                                 | 1,38    | 5,59                 | 12,73            | 3   | 0,58          | 8,16            | 3,11             |
| Periodo                | 1                                 | 1,14    | 3,14                 | 11,85            | 1   | 3,7 e-03      | 7,60            | 3,7 e-03         |
| Replica (Rep)          | 2                                 | 0,25    | 2,45                 | 0,85             | 2   | 0,57          | 0,56            | 0,59             |
| Error                  | 38                                | 188,63  | 380,14               | 470,57           | 38  | 138,69        | 158,97          | 173,14           |
| Cuadrado Medio         |                                   |         |                      |                  |   |               |                 |                  |
| Modelo                 | 3                                 | 0,46 ns | 1,86 ns              | 4,24 ns          | 3   | 0,19 (ns)     | 2,72 (ns)       | 1,24 ns          |
| Periodo                | 1                                 | 1,14 ns | 3,14 ns              | 11,88 ns         | 1   | 3,7 e-03 (ns) | 7,60 (ns)       | 3,11 ns          |
| Replica (Rep)          | 2                                 | 0,12 ns | 1,22 ns              | 0,42 ns          | 2   | 0,29 (ns)     | 0,28 (ns)       | 0,30 ns          |
| Error                  | 38                                | 4,96 ns | 10 ns                | 12,38 ns         | 38  | 3,65          | 4,18            | 4,56 ns          |

Se conoce que en el trópico el promedio de vida de la hojarasca es de algunas semanas, ya que la actividad microbiológica depende del clima, tipo de minerales del suelo, así como de las características físicas y

químicas de la hojarasca (Díaz, 2009); sin embargo, algunos autores (González y Seastedt, 2000) señalan que en ecosistemas tropicales los factores climáticos no son tan determinantes como factiblemente lo sea la biota del suelo. La descomposición en moléculas más sencillas es uno de los servicios ecosistémicos más importantes realizados por organismos que viven en la hojarasca y otras zonas de los ecosistemas (Díaz, 2009).

## CONCLUSIONES

Este estudio ratifica la alta productividad del Bosque Seco Tropical (BST), con tasas de caída de hojarasca que oscilan entre 7,17 y 11,1 Mg ha<sup>-1</sup>. Se ratifican los patrones de caída foliar para bosques estacionales secos, en donde la mayor caída se genera durante la estación seca; confirmando que la ausencia de agua es el factor determinante en la caída de follaje, tomándose también en cuenta el viento y las lluvias como participantes de los eventos de defoliación y caída de hojarasca. Durante la recolección de la hojarasca se encontraron hojas y flores de especies que no estaban registradas dentro de las parcelas, pero que pudieran estar en laderas cercanas, lo que nos permitió reconocer la dispersión foliar y floral de los individuos como una forma de dinámica y aporte de elementos a la hojarasca del bosque. La cantidad inicial de nutrientes en la hojarasca analizada jugó un papel fundamental en la descomposición, aunque no fue el propósito de este trabajo, se puede inferir que el ratio N:P interfiere en la dinámica de la descomposición de las fracciones evaluadas y probablemente de los organismos presentes en este proceso.

La descomposición de la hojarasca siguió un patrón diferente al tradicionalmente propuesto por diferentes autores, con tasas de descomposición inicialmente lentas, que luego se aceleraron. Esta cinética de pérdida de masa se ajusta al Modelo de Weibull ( $\beta > 1$ ), indicando que ecológicamente la degradación podría estar impulsada principalmente por las precipitaciones, la alta lixiviación de nutrientes y la calidad química inicial del sustrato, así como a las características micro climáticas del sitio. De igual forma, se muestra que el modelo de descomposición de Olson, no es aplicable para todas las dinámicas de descomposición ecosistémicas y que estas, aunque compartan hábitat, varían de forma inespecífica.

## LITERATURA CITADA

- Abril, M., Muñoz, I., y Menéndez, M. 2023. Descomposición de la hojarasca en ríos intermitentes: una visión general. *Ecosistemas*. 33(1):2684-2684.
- Aerts, R. y F.S. Chapin III. 1999. The mineral nutrition of wild plants revisited: a re-evaluation of processes and patterns. *Adv. Ecol. Res.* 30: 1-67.
- Álvarez-Sánchez, J. y E. Naranjo-García. 2003. *Ecología del suelo en la selva tropical húmeda de México*. Editorial UNAM. Distrito Federal, México. 302 p.
- Bonilla, R., B. Roncallo, J. Jimeno y T. García. 2008. Producción y descomposición de la hojarasca en bosques nativos y de *Leucaena* sp., en Codazzi, Cesar. *Cienc. Tecnol. Agropecuaria*. 9(2):5-11.

- Bray, J. R. y E. Gorham. 1964. Litter production in forests of the world. *Adv. Ecol. Res.* 2:101-157.
- Castellanos-Barliza, J. y J.D. León. 2011. Descomposición de hojarasca y liberación de nutrientes en plantaciones de *Acacia mangium* (Mimosaceae) establecidas en suelos degradados de Colombia. *Rev. Biol. Trop.* 59(1):113-128.
- Castellanos-Barliza, J., J. León-Peláez, R. Armenta-Martínez, W. Barranco-Pérez y W. Caicedo-Ruiz. 2018. Contributions of organic matter and nutrients via leaf litter in an urban tropical dry forest fragment. *Rev. Biol. Trop.* 66(2), 571-585.
- Coûteaux, M., P. Bottner y B. Berg. 1995. Litter decomposition, climate and litter quality. *Trees* 10 (2):63-66.
- Díaz, M. 2009. Producción-descomposición de hojarasca y macroinvertebrados fragmentadores en cuatro agroecosistemas de la cuenca del Río La Vieja. Tesis de maestría. Facultad de Ciencias Ambientales, Universidad Tecnológica de Pereira. Pereira, Colombia. 113 p.
- González, N. y N. Parra. 1981. Contribución al estudio del funcionamiento y descripción del bosque deciduo tropical de la región de Cúa – Edo. Miranda. Trabajo de grado. Universidad Central de Venezuela. Facultad de ciencias, Caracas, Venezuela. 143 p.
- González, G. y T. R Seastedt. 2000. Comparison of the abundance and composition of litter fauna in tropical and subalpine forests. *Pedobiologia.* 44:545-555.
- Güsewell, S. 2004. N: P ratios in terrestrial plants: variation and functional significance. *New Phytol.* 164(2):243-266.
- Güsewell, S. y M.O Gessner. 2009. N: P ratios influence litter decomposition and colonization by fungi and bacteria in microcosms. *Funct. Ecol.* 23(1):211-219.
- Huber, A. y C. Oyarzún. 1983. Producción de hojarasca y sus relaciones con factores meteorológicos en un bosque de *Pinus radiata* D. Don. *Bosque.* 5:1-11.
- Jaramillo, V., A. Martínez-Yrizar y R. Sanford. 2011. Primary productivity and biogeochemistry of seasonally dry tropical forests. En: *Seasonally dry tropical forests. Ecology and Conservation.* (R. Dirzo, S.H. Young, G. Ceballos y H. Mooney, Eds.), Island Press. Washington, USA. pp 109-128.
- Jorgensen, J., C. G. Wells y L. J. Metz. 1975. The Nutrient Cycle: Key to Continuous Forest Production. *J. For.* 73(7):400-403.
- Kaźmierczak, M., E. Błońska y J. Lasota. 2024. Effect of litter decomposition and nutrient release from shrub litter on enzymatic activity and C/N/P stoichiometry of soils in a temperate pine forest. *Acta Oecologica*, 124, 104020.
- Kumar, S. y L. M. Tewari. 2013. Pattern of litter fall and litter decomposition in a *Quercus leucotrichophora*, *A. camus* forest in Kumaun Himalaya. *Int. J. Biodivers. Conserv.* 6(1):108-114.
- Leal, F., F. Aburto, N. Aguilera, C. Echeverría, y P. Gatica-Saavedra. 2023. Forest degradation modifies litter production, quality, and decomposition dynamics in Southern temperate forests. *Front. Soil Sci.* 3, 1111694.
- Maass, J.M., V. Jaramillo, A. Martínez-Yrizar, F. García-Oliva, A. Pérez-Jiménez y J. Sarukhán. 2002. Aspectos funcionales del ecosistema de selva baja caducifolia en Chamela, Jalisco. En: *Historia Natural de Chamela* (F. Noguera, J.H. Vega Rivera, A.N. García-Aldrete y M. Quesada Avendaño, Eds.), UNAM. México. pp: 525-542.
- Marín, D. y V. Riera. 1992. Algunas características climáticas, edáficas y florísticas de la selva decidua del Jardín Botánico Universitario de Maracay (JABUM); Venezuela. *Ernstia.* 2(3-4):95-103.
- Montañez, A., A. Avella, y R. López-Camacho. 2023. Litterfall and nutrient transfer dynamics in a successional gradient of tropical dry forest in Colombia. *Rev. Biol. Trop.* 71(1): e52278.
- Morffi-Mestre, H., G. Ángeles-Pérez, J.S. Powers, J.L. Andrade, R.E. Feldman, F. May-Pat, F. Chi-May y J.M. Dupuy-Rada. 2023. Leaf litter decomposition rates:

- influence of successional age, topography and microenvironment on six dominant tree species in a tropical dry forest. *Front. For. Glob. Change*. 6, 1082233.
- Muñoz, R., F. Enriquez, M., Bongers, R.D. López-Mendoza, C. Miguel-Talonia, y J.A. Meave. 2023. Lithological substrates influence tropical dry forest structure, diversity, and composition, but not its dynamics. *Front. For. Glob. Change*. 6, 1082207.
- Murphy, P. y A. Lugo. 1986. Ecology of tropical dry forest. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 17:67-88.
- Olson, J. 1963. Energy storage and the balance of producers and decomposers in ecological systems. *Ecology* 44(2):322-331.
- Ponce, M. y B. Trujillo. 1985. Composición florística y vegetacional de la selva decidua montano-baja del Jardín Botánico Universitario, Maracay, Venezuela. *Ernstia* 35:30-44.
- Quinto, H., Y.A. Ramos Palacios y D. Abadía Bonilla. 2007. Cuantificación de la caída de hojarasca como medida de la productividad primaria neta en un bosque pluvial tropical en Salero, Chocó, Colombia. *Revista Institucional Universidad Tecnológica del Chocó*. 26:28-41.
- Riera, V. 1991. Fenología de las especies más importantes y dinámica del comportamiento de la hojarasca, en la selva decidua del Jardín Botánico Universitario de Maracay. Trabajo de grado. Facultad de Agronomía, Universidad Central de Venezuela. Maracay, Venezuela. 69 p.
- Sanches, M., D. Prieto, F. Peral, C. Tamburi, R. Caseri y R. Berazain. 2003. Producción de hojarasca en un bosque semideciduo estacional en Sao Pedro, Potirendaba, estado de Sao Paulo, Brasil. *Revista Jard. Bot. Nac.* 24 (1-2):173-176.
- Sanches, L., C. Abido Valentini, O. Borges Pinto Junior, J. de Souza Nogueira, G.L. Vourlitis, M. Sacardi Biudes, C. Da Silva, P. Bambi, y F. de Almeida Lobo. 2008. Seasonal and interannual litter dynamics of a tropical semideciduous forest of the southern Amazon Basin, Brazil. *J. Geophys. Res-Bioge.* 113, G04007 doi:10.1029/2007JG000593: 1-9.
- Silva, O. 2014. El sendero de interpretación ambiental Giovanni Capobianco: el camino del bosque deciduo. Guía de estudio. Cátedra Conservación de Suelos y Aguas. Facultad de Agronomía, Universidad Central de Venezuela. Maracay.
- Soler, P., J.L. Berroterán, J.L. Gil y R. Acosta. 2008. Producción de hojarasca de la vegetación nativa en los Llanos altos centrales de Venezuela. *Zootec. Tropic.* 26(3):265-268.
- Staelens, J., N. Ameloot, L. Almonacid, E. Padilla, P. Boeckx, D. Huygens, K. Verheyen, C. Oyarzún, y R. Godoy. 2011. Litterfall, litter decomposition and nitrogen mineralization in old-growth evergreen and secundar y deciduous nothofagus forests in south-central Chile. *Rev. Chil. Hist. Nat.* 84(1):125-141.
- Vitousek, P. M. 1984. Litterfall, nutrient cycling, and nutrient limitation in tropical forests. *Ecology*. 65(1):285-298.
- Wafar, S., A. G. Untawale y M. Wafar. 1997. Litter fall and energy flux in a mangrove ecosystem. *Est. Coast. Shelf Sci.* 44(1):111-124.
- Yang, K., J. Zhu, W. Zhang, Q. Zhang, D. Lu, Y. Zhang, X. Zheng, X. Shuang, y G. Wang. 2022. Litter decomposition and nutrient release from monospecific and mixed litters: Comparisons of litter quality, fauna and decomposition site effects. *Journal of Ecology*, 110(7), 1673-1686.

ABV

## ACTUALIZACIÓN DE LA INFORMACIÓN SOBRE LA DISTRIBUCIÓN DE LOS PASTOS MARINOS EN LAS COSTAS DE VENEZUELA

Beatriz Vera<sup>1\*</sup>, Celia Moreno<sup>1</sup>, Cesar Paz-Villarraga<sup>1</sup>, Sheila M. Pauls<sup>2</sup>, Omaira Hokche<sup>3</sup>, María del Carmen Eizaguirre<sup>4</sup>, Andrea Rodríguez-Guía<sup>5</sup>, Guliana Farci<sup>6</sup>, Carmen Rodríguez<sup>7</sup>, Julio Rodríguez Reyes<sup>8</sup>, Jorge Barrios-Montilla<sup>9</sup>, Ricardo Bitter<sup>10</sup> y Joxmer Scott-Frias<sup>11</sup>

<sup>1</sup>Laboratorio de Ecología y Taxonomía de Macrofitas Marinas, IBE, Universidad Central de Venezuela (UCV). <sup>2</sup>Escuela de Biología, Facultad de Ciencias, UCV. <sup>3</sup>Laboratorio de Biosistemática y Citogenética Vegetal, IBE, UCV. <sup>4</sup>Escuela de Biología y Química, Universidad Católica Andrés Bello. <sup>5</sup>Postgrado en Ecología, IZET, UCV. <sup>6</sup>Universidad Pedagógica Experimental Libertador de Barquisimeto, Lara. <sup>7</sup>Departamento de Biología, FACyT, Universidad de Carabobo, Valencia, Carabobo. <sup>8</sup>Centro Regional de Investigaciones Ambientales (CRIA), Universidad de Oriente, Núcleo Nueva Esparta. <sup>9</sup>Instituto Oceanográfico, Universidad de Oriente, Núcleo Sucre, Cumaná. <sup>10</sup>CICIMAR, Universidad Francisco de Miranda, Coro, Falcón. <sup>11</sup>Laboratorio de Ecología de Sistemas Acuáticos, IZET, UCV. \*esverabe@gmail.com.

### RESUMEN

Los pastos marinos son un grupo de plantas acuáticas que viven sumergidas en aguas marinas o estuarinas. Se establecen en fondos arenosos o areno-fangosos como los encontrados en muchos sectores de la costa venezolana. Con el fin de determinar la diversidad de especies de estas plantas y su distribución geográfica en Venezuela, se realizó una revisión bibliográfica desde 1956 y se examinaron las exsicatas depositadas en el Herbario Nacional de Venezuela (VEN). Se registraron nueve especies de tres familias: Hydrocharitaceae (*Halophila baillonis*, *H. decipiens*, *H. stipulacea* y *Thalassia testudinum*), Cymodoceaceae (*Halodule beaudettei*, *H. wrightii* y *Syringodium filiforme*) y Ruppiaaceae (*Ruppia didyma* y *R. maritima*), estas últimas generalmente en ambientes estuarinos. Las especies están presentes en localidades de aguas someras y fondos blandos como en el interior de bahías, ensenadas, lagunas o estuarios. *T. testudinum* es la especie más común y con la más amplia distribución en Venezuela. En géneros donde las especies son muy parecidas como en *Halodule* y *Syringodium*, la distribución reportada de algunas especies puede ser inexacta debido a problemas de identificación. Asimismo, la distribución de las especies de *Halophila* posiblemente esté subestimada. Debido a que pueden establecerse hasta 80 m de profundidad y los estudios realizados en el país no sobrepasaron los 10 m, se hace necesario explorar aguas más profundas en busca de praderas de estas especies. Además, debido a la degradación ambiental en las costas de Venezuela se requiere realizar nuevas prospecciones para validar y complementar la distribución de las especies con recolección de muestras y contribuir así con el enriquecimiento de los herbarios.

**Palabras clave:** Mar Caribe, fanerógamas marinas, biogeografía, comunidades costeras, especies introducidas.

### Update the information about distribution of seagrasses in coastal Venezuelan

### ABSTRACT

Seagrasses are a group of aquatic plants that live submerged in marine and estuarine waters. They establish themselves in sandy or sandy-mud bottoms such as those found in many sectors of the Venezuelan coast. To determine the diversity of species of these plants and their geographic distribution in Venezuela, a bibliographic review was carried out from 1956 and the exsicata deposited in Herbario Nacional de Venezuela (VEN) were reviewed. Nine species have been recorded,

distributed in three families: Hydrocharitaceae (*Halophila baillonis*, *H. decipiens*, *H. stipulacea* and *Thalassia testudinum*), Cymodoceaceae (*Halodule beaudettei*, *H. wrightii* and *Syringodium filiforme*) and Ruppiaceae (*Ruppia didyma* and *R. maritima*), the later from estuarine environments. The species are present in locations with rather calm waters and soft bottoms such as inside bays, inlets, lagoons or estuaries. *T. testudinum* is the most common species with the widest distribution in Venezuela. In genera where species are very similar to *Halodule* and *Syringodium*, the reported distribution of some species may be inaccurate due to misidentification problems. Likewise, the distribution of *Halophila* species may also be underestimated. Since they can settle down to 80 m depth and the studies carried out so far in the country have not gone beyond 10 m, it is necessary to explore deeper waters in search of meadows of these species. Furthermore, due to environmental degradation on the coasts of Venezuela, new surveys are required to validate and complement the distribution of the species with the collection of samples to contribute to the enrichment of the herbaria.

**Keywords:** Caribbean Sea, seagrasses, biogeography, coastal communities, introduced specie.

## INTRODUCCIÓN

Los pastos marinos son un grupo funcional de plantas acuáticas que producen flores y tienen su ciclo de vida enteramente sumergidas en las aguas (Green y Short, 2003; Hogarth, 2015). Muchas poseen una apariencia similar al de gramíneas y colonizan fondos arenosos y arena-fangosos. Se distribuyen a lo largo de las costas tropicales y templadas del planeta en ambientes marinos y estuarinos, donde muchas especies forman extensas praderas, mientras que otras crecen en pequeños parches aislados (e.g. Short y col., 2016).

Tradicionalmente las especies de pastos marinos han sido agrupadas en tres familias (Hydrocharitaceae, Potamogetonaceae y Ruppiaceae) considerando las características morfológicas, pero actualmente por genética molecular se reconocen al menos seis familias (Cymodoceaceae, Hydrocharitaceae, Posidonaceae, Ruppiaceae, Zannichelliaceae y Zosteraceae) (Kuo y den Hartog, 2001; den Hartog y Kuo, 2006; Hogarth, 2015). De estas, en el Atlántico oeste tropical y en el Caribe están presentes las familias Cymodoceaceae, Hydrocharitaceae y Ruppiaceae (van Tussenbroek y col., 2010).

Representantes de estas tres familias de pastos marinos han sido registradas en las costas de Venezuela, las cuales comenzaron a ser reportadas a partir de la década de los 50 en estudios botánicos y ecológicos (e.g. Aristeguieta, 1956; Rodríguez, 1959, 1963; Ginés y Yépez, 1960; Hammer y Gessner, 1967). La diversidad de especies señalada para el país ha sido recopilada a partir de publicaciones de diversa índole como catálogos de la flora venezolana (e.g. Hoyos, 1985; Ganesan, 1989; Steyermark, 1994; Velásquez, 1994; Hokche y col., 2008; Velásquez-Boadas y Rodríguez, 2012), artículos de ficoflora, ecología de comunidades vegetales o animales y otras fuentes bibliográficas (e.g. Hambrook, 1979; Ganesan, 1983; Vera, 1992, 2008; Medina y col., 2008; Medina, 2016). Recientemente se ha iniciado la revisión de las muestras de pastos marinos depositadas en herbarios del país con el fin de validar y complementar la información sobre la diversidad y distribución de las especies presentes en Venezuela.

El propósito de este estudio es proporcionar una lista actualizada de las especies de pastos marinos y estuarinos reportadas en las costas de Venezuela basada en publicaciones y muestras depositadas en el Herbario Nacional de Venezuela (VEN) con el fin de conocer la distribución de estas plantas.

## MATERIALES Y MÉTODOS

Se realizó una revisión bibliográfica con el fin de reunir información sobre la presencia y distribución de las distintas especies de pastos marinos y estuarinos reportadas en el país. Para ello, fueron consultados libros, artículos publicados en revistas, tesis de grado, informes y otras fuentes bibliográficas. Los resúmenes de reuniones científicas (congresos, simposios, etc.) no fueron considerados, a excepción de uno, porque no constituyen publicaciones formales. Las referencias consultadas abarcan el periodo de 1956 a 2024. Además, como soporte, se revisaron exsicatas de ejemplares con identificación confirmada a nivel de especie depositadas en el Herbario Nacional de Venezuela (VEN).

## RESULTADOS

En las costas de Venezuela se han registrado hasta el presente cinco géneros y nueve especies de pastos marinos y estuarinos incluidos en tres familias: Hydrocharitaceae, Cymodoceaceae y Ruppiaceae. Las especies no están distribuidas uniformemente a lo largo de la costa, más bien están limitadas a ambientes con aguas relativamente tranquilas con fondos blandos (arenosos, fangosos) localizados principalmente en el interior de bahías, ensenadas, lagunas o estuarios.

La familia Hydrocharitaceae está representada por dos géneros: *Halophila*, con tres especies (*H. baillonis*, *H. decipiens* y *H. stipulacea*) y *Thalassia testudinum* (Tabla 1, Figura 1). De todos los pastos marinos, las especies de *Halophila* son las que poseen las menores tallas y son de vida corta, mientras que *T. testudinum* es la de mayor tamaño y persistente en el tiempo.

***Halophila baillonis*** Aschers. ex Dickie. Plantas pequeñas, frágiles y adaptadas a bajos niveles de intensidad lumínica. Pueden formar parches debajo de la copa de los manglares o desarrollarse en fondos arenofangosos hasta los 30 m de profundidad (Díaz-Piferrer, 1972; Kuo, 2020). Esta especie fue registrada hasta ahora solo en Morrocoy, isla de Margarita y en Los Totumos en la costa central, donde fue encontrada entre 7-8 m de profundidad formando parches monoespecíficos (Tabla 1, Figura 1A).

***Halophila decipiens*** Ostenf. Plantas de constitución delicada, pequeñas y con bajos requerimientos de luz. Pueden ser encontradas en aguas someras tranquilas poco iluminadas y turbias asociadas a

manglares y estuarios hasta los 85 m de profundidad (den Hartog, 1970; van Tussenbroek *y col.*, 2010; Kuo, 2020). La mayoría de los registros de esta especie corresponden a la costa central del país, desde Morrocoy a la laguna de Unare, además de la isla de Margarita, formando pequeños parches en ambientes de aguas calmadas (Tabla 1, Figura 1B).

**Tabla 1.** Distribución de especies de pastos marinos y estuarinos en distintas localidades de la costa de Venezuela, basada en referencias bibliográficas y ejemplares del Herbario Nacional de Venezuela (VEN). Las referencias de *Thalassia testudinum* fueron seleccionadas, debida al gran número de publicaciones existentes.

| ESPECIES                    | LOCALIDADES  | REFERENCIAS  | NO. REGISTRO VEN                                    |
|-----------------------------|--|--|---|
| <b>HYDROCHARITACEAE</b>     |  |  |   |
| <i>Halophila baillonis</i>  | P.N. Morrocoy  |  | 107.855   |
|                             | Los Totumos  | Acosta 1974, Conde y Carmona 2003  | 101.440   |
|                             | Isla de Margarita  | Velásquez 1994, Haynes 2008b, Velásquez-Boadas y Rodríguez 2012  |   |
| <i>Halophila decipiens</i>  | Golfete de Cuare   | Steyermark 1994  |   |
|                             | P.N. Morrocoy  | Velásquez 1994, Pérez y Galindo 2000, Conde y Carmona 2003, Vera <i>y col.</i> 2005, Haynes 2008b  | 108.862   |
|                             | Bahía de Patanemo  |  |   |
|                             | Laguna de Unare  | Velásquez 1994, Conde y Carmona 2003   |   |
|                             | Isla de Margarita  | Morales-Benavides <i>y col.</i> 2018   |   |
| <i>Halophila stipulacea</i> | Laguna de Yapascua   | Hurtado-Palencia 2017, Rodríguez-Guía 2017, Rodríguez-Guía <i>y col.</i> 2018  |   |
|                             | Ciénaga de Ocumare de la Costa   | Albornoz 2022, Bolívar 2022  |   |
|                             | Chichiriviche de la Costa  |  | 449.326   |
|                             | Ensenada Club Puerto Azul  | Vera <i>y col.</i> 2014, Vera y Pauls 2014   | 171.332<br>171.341                                  |
|                             | Archipiélago Los Roques  | Bello-Pulido <i>y col.</i> 2024  |   |
| <i>Thalassia testudinum</i> | Península de la Guajira  | Velásquez 1994, Reyes <i>y col.</i> 2007, Wildermann 2012  |   |
|                             | Península de Paraguaná: Amuay  | Petuch 1976, Carmona y Conde 1989, Conde y Carmona 2003  |   |
|                             | Península de Paraguaná: Mangle Lloroso   | Carmona y Conde 1989, Conde y Carmona 2003   |   |
|                             | Península de Paraguaná: El Supí, Buchuaco, Adicora   | Carmona y Conde 1989, Conde y Carmona 2003, Carmona 2007, Mariño <i>y col.</i> 2018  | 18.351<br>18.352<br>106.239                         |
|                             | P.N. Médanos de Coro   | Wingfield 2009b  |   |
|                             | Chichiriviche, Falcón  |  | 104.758<br>105.770                                  |
|                             | P.N. Morrocoy  | Steyermark 1994, Bitter 1999, Pérez y Galindo 2000, Rodríguez y Villamizar 2000, Bone <i>y col.</i> 2001, Vera <i>y col.</i> 2005, Pérez <i>y col.</i> 2006, Chollett <i>y col.</i> 2007, Sánchez 2013 | 104.759<br>263.368<br>263.369<br>263.370<br>353.295 |
|                             | Golfo Triste   | Hambrook 1979, Mahieu 1989, Conde y Carmona 2003   |   |
|                             | Isla Alcatraz, P.N. San Esteban  |  | 260.269   |
|                             | Bahía de Patanemo  | Conde y Carmona 2003, Hurtado-Palencia 2017, Rodríguez <i>y col.</i> 2018  |   |
|                             | Laguna de Yapascua   | Hurtado-Palencia 2017, Rodríguez-Guía 2017   |   |
|                             | Ciénaga de Ocumare de la Costa   | Pauls 1998, Albornoz 2022, Bolívar 2022  |   |
|                             | Los Totumos  | Acosta 1974, Paz 2007  |   |
|                             | Carenero: Isla de Buche  | Alfonso <i>y col.</i> 2008   |   |
|                             | Laguna de Unare  | Ganesan 1983, Conde y Carmona 2003   |   |
| P.N. Mochima                | Vera 1978, 1992, Díaz y Liñero-Araña 2007, Barrios y Díaz 2005, Alfonso <i>y col.</i> 2008 | 18.350<br>94.554<br>382.726  |   |
| Isla la Tortuga             | den Hartog 1970, Sievers 1971, Conde y Carmona 2003, Mónaco <i>y col.</i> 2010             |  |   |
| Golfo de Cariaco            | Vera 1978, 1992, Conde y Carmona 2003, López <i>y col.</i> 2009                            |  |   |
| Península de Araya          | Conde y Carmona 2003, Bello-Pulido 2021  |  |   |
| Golfo de Paria              | Lemus 1979, Senior y Liñero 2006   |  |   |

Vera y col.: Actualización de Pastos Marinos en Venezuela

|                      |  |  |   |
|----------------------|--|--|---|
|                      | Isla de Margarita  | Rodríguez 1959, Hoyos 1985, Cervigón y Gómez 1986, Delascio y González 1988, Velásquez 1994, Varela y col. 1998, Conde y Carmona 2003, Haynes 2008b, Velásquez-Boadas y Rodríguez 2012 | 198.839<br>198.840  |
|                      | Isla de Cubagua  | Cervigón 1997, Conde y Carmona 2003, Velásquez-Boadas y Rodríguez 2012   |   |
|                      | Isla Caribe, Isla Los Lobos                                  | Ramírez-Villaruel 1997   |   |
|                      | Archipiélago Los Roques                                      | Aristeguieta 1956, Work 1969, Stoner y Lewis 1985, Amend 1992, Cervigón 1992, 1995, Villamizar y Zamarro 2001, Conde y Carmona 2003, Schweizer y col. 2005                             | 29.901<br>44.859  |
|                      | Archipiélago Las Aves  | Ginés y Yépez 1960, Conde y Carmona 2003   |   |
|                      | Isla La Blanquilla   | Guada y col. 1996  | 241.155   |
|                      | Isla La Orchila  | Aristeguieta 1956, Granado y col. 2012   |   |
| <b>CYMODOCEACEAE</b> |  |  |   |
|                      | <i>Halodule beaudettei</i>                                   | Golfete de Cuare   | Steyermark 1994   |
|                      |  | P.N. Los Roques  | den Hartog 1970, Conde y Carmona 2003   |
|                      | <i>Halodule wrightii</i><br>(= <i>Diplanthera wrightii</i> ) | Península de Paraguaná: El Supi, Adicora   | Mario y col. 2018   |
|                      |  | P.N. Médanos de Coro   | Wingfield 2009b   |
|                      |  | P.N. Morrocoy  | Vera y col. 2005  |
|                      |  | Ensenada Club Puerto Azul  | Vera y col. 2014b   |
|                      |  | Carenero: Bahía de Buche   | Ganesan 1983, Conde y Carmona 2003  |
|                      |  | Isla de Margarita  | Cervigón y Gómez 1986, Conde y Carmona 2003, Scelzo 2018  |
|                      |  | Isla de Coche  | Hammer y Gessner 1967, Conde y Carmona 2003, Velásquez-Boadas y Rodríguez 2012  |
|                      |  | P.N. Los Roques  | López-Ordaz y col. 2009   |
|                      | <i>Syringodium filiforme</i>                                 | Península de la Guajira  | Barrios-Garrido y col. 2016   |
|                      |  | Península de Paraguaná: Ens. Cardón  | Lemus y Balza 1995  |
|                      |  | Golfete de Cuare   | Steyermark 1994   |
|                      |  | P.N. Morrocoy  | Vera y col. 2005  |
|                      |  | Golfo de Cariaco   | Vera 1978, 1992, Conde y Carmona 2003   |
|                      |  | Isla La Tortuga  | Ganesan 1983, Conde y Carmona 2003  |
|                      |  | Isla de Margarita  | Rodríguez 1959, Delascio y González 1988, Velásquez 1994, Conde y Carmona 2003, Haynes 2008a, Velásquez-Boadas y Rodríguez 2012 |
|                      |  | Isla de Coche  | Hammer y Gessner 1967, Conde y Carmona 2003, Velásquez-Boada y Rodríguez 2012   |
|                      |  | P.N. Los Roques  | Amend 1992, Cervigón 1992, 1995, Villamizar y Zamarro 2001  |
|                      |  | Isla La Orchila  | Cervigón 1992   |
| <b>RUPPIACEAE</b>    |  |  |   |
|                      | <i>Ruppia didyma</i>   | Estuario de Maracaibo: Isla Zapara (lagunas temporales)  | Villarreal y col. 2014, Gil y col. 2017   |
|                      |  | Falcón: riachuelo cerca de Coro  | Rodríguez y Wingfield 2013  |
|                      | <i>Ruppia maritima</i>                                       | Laguna Las Cocinetas   | Velásquez 1994, Conde y Carmona 2003  |
|                      |  | Lago de Maracaibo: estuario y El Estrecho  | Rodríguez 1963, 1973, Velásquez 1994, Rodríguez y Morales 2000, Conde y Carmona 2003, Vitoria y col. 2021                       |
|                      |  | Península de Paraguaná: quebrada Guaranao  | Wingfield 2009a   |
|                      |  | Península de Paraguaná: Las Cumaraguas   | Velásquez 1994, Conde y Carmona 2003  |
|                      |  | P.N. Médanos de Coro   | Wingfield 2009b   |
|                      |  | San Juan de Los Cayos  | Steyermark 1994   |
|                      |  | Chichiriviche, Falcón  | 148.874<br>324.569  |
|                      |  | Golfete de Cuare   | 148.755   |
|                      |  | Isla Alcatraz, P.N. San Esteban  | Vera 1992, González y Vera 1994, Velásquez 1994, Conde y Carmona 2003   |
|                      |  | Los Totumos  | 268.076   |
|                      |  | Laguna de Unare  | Acosta 1974   |
|                      |  | Cumaná: Laguna de los Patos  | Hammer y Gessner 1967, Velásquez 1994, Conde y Carmona 2003   |
|                      |  |  | Carvajal 1965, Velásquez 1994, Conde y Carmona 2003, Cumana 2010  |
|                      |  | Península de Araya   | 94.821<br>106.105   |
|                      |  | Isla de Margarita  | Vera 1992, Bello-Pulido 2021  |
|                      |  |  | Velásquez 1994, Haynes 2008c, Velásquez-Boadas y Rodríguez 2012   |

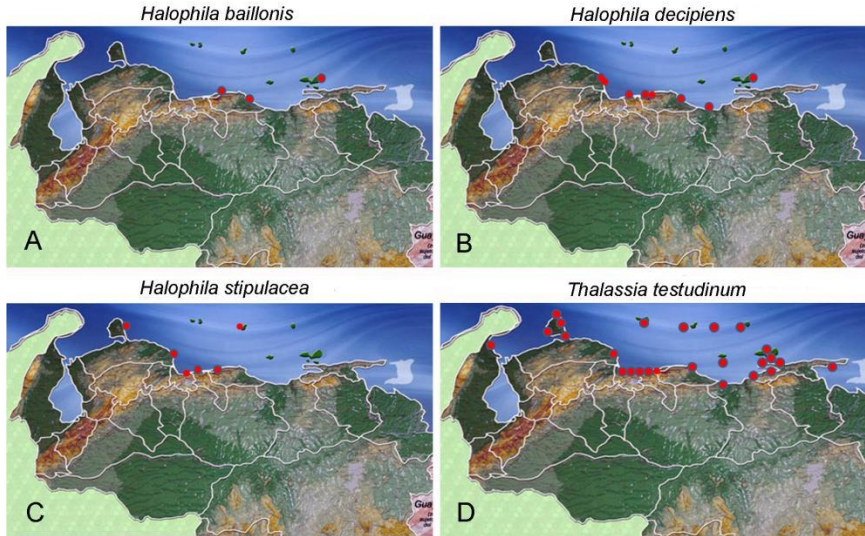
col.: colaboradores, P.N.: Parque Nacional

***Halophila stipulacea*** (Forsk.) Aschers. Especie exótica proveniente del mar Rojo y océano Índico. Posee una estructura delicada, cuyas hojas elongadas son mayores que las de las otras especies de *Halophila* del Caribe, además poseen dos escamas grandes cubriendo los pecíolos de las hojas. Los rizomas penetran muy superficialmente en el sedimento o están expuestos, por lo que, para subsistir requieren de aguas tranquilas, donde generalmente forman praderas monoespecíficas que pueden alcanzar grandes dimensiones (van Tussenbroek *y col.*, 2010; Winters *y col.*, 2020). Actualmente en el país existen varios registros de esta especie introducida, desde la laguna de Yapascua hasta la ensenada del Club Puerto Azul en la costa central, además del Archipiélago Los Roques, todos localizados en aguas tranquilas como lagunas y ensenadas (Tabla 1, Figuras 1C y 2F).

***Thalassia testudinum*** König. Es la especie más común, formando las praderas más extensas y con la más amplia distribución en el país, encontrada desde el Golfo de Venezuela hasta el Golfo de Paria, además de las islas costeras y oceánicas. Se establece en áreas someras hasta una profundidad máxima de aproximadamente 10 m, dependiendo de la transparencia del agua y penetración de la luz. Es la más robusta de los pastos marinos del Caribe y, por tener un sistema de raíces y rizomas muy desarrollados puede ser encontrada tanto en ambientes de aguas tranquilas como moderadamente agitadas (e.g. Hemminga y Duarte, 2004). Generalmente forma praderas monoespecíficas muy extensas, aunque puede coexistir mezclada con otras especies, principalmente con *Halodule wrightii* o *Syringodium filiforme*, como ocurre en la Península de Paraguaná (El Supí y Adícora), en el Archipiélago Los Roques, etc. (Tabla 1, Figura 1D).

En la familia Cymodoceaceae se registraron tres especies: *Halodule beaudettei*, *H. wrightii* y *Syringodium filiforme*. La distribución de *H. beaudettei* posiblemente puede estar subestimada, debido a que las especies de *Halodule* y *Syringodium filiforme* son confundidas muy a menudo por la similitud de sus hojas estrechas y delgadas, aunque *Halodule* posee hojas planas en forma de cinta y las de *S. filiforme* son cilíndricas. Asimismo, la diferencia entre las dos especies de *Halodule* es muy sutil y controversial.

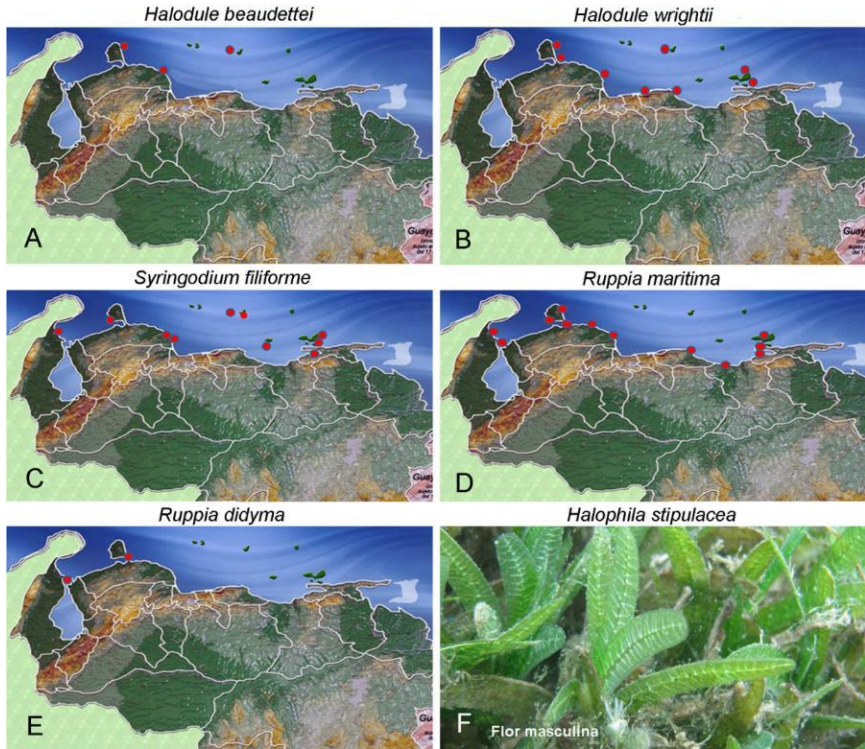
***Halodule beaudettei*** den Hartog. Planta con hojas terminando en un solo diente central prominente. Generalmente es confundida con *Halodule wrightii*, la cual posee en el ápice de las hojas dos diminutos dientes laterales y a veces un pequeño diente mediano obtuso (van Tussenbroek *y col.*, 2010). Debido a la similitud de ambas especies y la confusión en la identificación de las mismas, su distribución en el país no es exacta y ha sido registrada solo en unas pocas localidades: Golfete de Cuare y Parque Nacional Los Roques (Tabla 1, Figura 2A).



**Figura 1.** Distribución en las costas de Venezuela de las especies de la familia Hydrocharitaceae: (A) *Halophila baillonis*, (B) *Halophila decipiens*, (C) *Halophila stipulacea* y (D) *Thalassia testudinum*.

***Halodule wrightii*** Ascherson. Es una especie pionera en la colonización de áreas perturbadas por ser tolerante a variaciones extremas de salinidad y temperatura (Zieman, 1982; Green y Short, 2003; van Tussenbroek y col., 2010). Se encuentra desde la zona intermareal hasta aproximadamente 20-30 m de profundidad. Forma praderas monoespecíficas en sitios de aguas tranquilas como en el interior de lagunas y también parches en el medio de praderas de *Thalassia* o de *H. stipulacea*, como lo observado en la ensenada del Club Puerto Azul. Ha sido registrada en ambientes de aguas calmadas en la Península de Paraguaná, en la costa central y en las islas de Margarita, Coche y Los Roques. En algunas publicaciones de la isla de Margarita la especie sigue siendo reportada todavía como *Diplanthera wrightii* (e.g. Cervigón y Gómez, 1986; Scelzo, 2018), así como en otras localidades del Caribe (Tabla 1, Figura 2B).

***Syringodium filiforme*** Kütz. Especie que le sigue en importancia a *T. testudinum*, por su abundancia y distribución en las costas de Venezuela. Puede formar pequeñas praderas monoespecíficas o crecer mezclada con *T. testudinum* y a veces con *H. wrightii*. Se desarrolla desde aguas someras hasta una profundidad de 20-30 m. En ensenada Cardón (Península de Paraguaná) fue registrada entre 2 y 4 m de profundidad (Lemus & Balza, 1995) y en la mayoría de las localidades del país se desarrolla en aguas muy someras (Tabla 1, Figura 2C).



**Figura 2.** Distribución en las costas de Venezuela de las especies de la familia Cymodoceaceae (A-E): A) *Halodule beaudettei*, B) *Halodule wrightii*, C) *Syringodium filiforme* y de la familia Ruppiaceae: D) *Ruppia maritima*, E) *Ruppia didyma*. F) *Halophila stipulacea* con una flor masculina, especie dioica introducida en Venezuela (fotografía Sheila M. Pauls).

En la familia Ruppiaceae se registraron dos especies: *Ruppia maritima* y *R. didyma*, típicas de ambientes estuarinos, aunque *R. maritima* puede ser encontrada también en aguas marinas hipersalinas.

***Ruppia didyma*** Sw. ex. Wikstr. Es una especie adaptada a cuerpos de agua dulce continentales alcalinos o salobres, no encontrándose directamente en aguas marinas (Rodríguez y Wingfield, 2013). En Venezuela fue registrada en lagunas temporales, formadas en suelos inundables, entre dunas activas de isla de Zapara (Estuario de Maracaibo), coexistiendo con *Ruppia maritima* y el alga *Chara longifolia* (Villarreal y col., 2014; Gil y col., 2017). Además, fue recolectada en un riachuelo cerca de Coro (estado Falcón) en 1980 por Wingfield y Lemus (Tabla 1, Figura 2E).

***Ruppia maritima*** L. Es una especie con gran tolerancia a extremos de salinidad (0 a 35 psu) y por ello puede vivir tanto en ambientes de aguas dulces, como salobres o marinos. Puede encontrarse esporádicamente en aguas de baja salinidad y es una especie oportunista y pionera (Cho y col., 2009). Ha sido registrada de forma puntual a lo largo de la costa del país, desde el Sistema de Maracaibo hasta la región oriental, principalmente en estuarios de ríos y lagunas costeras (Tabla 1, Figura 2D). En el litoral central (Los Totumos) fue reportada en hábitat marino formando una franja junto a la costa en las cercanías de las bocas de lagunas (Acosta, 1974). En el estuario de Maracaibo se registró la presencia de una extensa formación de *R. maritima* en Punta Capitán Chico, aledaña a los manglares y en fondos mayoritariamente fangosos (Rodríguez, 1973), además en Santa Rosa de Agua junto a la orilla en la proximidad de los palafitos (Viloria y col., 2021).

## DISCUSIÓN

La diversidad y distribución de las especies de pastos marinos en Venezuela se obtuvo a partir de información extraída de publicaciones y ejemplares de herbario. Algunas de las especies reportadas en trabajos que no son taxonómicos, podrían no estar bien identificadas, principalmente en los que mencionan especies de géneros que son fácilmente confundidas entre ellas, como las de *Halodule* con *Syringodium filiforme*. Por ello, en un futuro, se hace necesario corroborar la presencia e identificación de las especies de estos géneros en las localidades donde se reportaron previamente.

Otro problema que influye en la presencia y distribución de las especies a lo largo de las costas del país se debe a la actual degradación ambiental por acción antrópica y natural. En muchas localidades, la extensión de las praderas ha disminuido o las poblaciones han desaparecido por completo debido, principalmente al incremento de actividades humanas como perturbaciones mecánicas, dragados para eliminación de las plantas, construcción de infraestructura turística, descargas de aguas servidas, eutrofización de las aguas, derrames de hidrocarburos o de otras sustancias químicas, sedimentación, introducción de especies exóticas, etc. Esta situación de degradación de los ecosistemas y expansión de las actividades humanas en las zonas costeras durante los últimos años, está ocurriendo tanto en Venezuela como en muchas otras áreas del Caribe (e.g. Short y Wyllie-Echeverria, 1996; Duarte, 2002; Cho y col., 2009; Grech y col., 2012).

Una de las especies donde es más evidente el efecto de la degradación ambiental es en *Thalassia testudinum*, la cual es la especie más abundante y con la más amplia distribución a lo largo de toda la costa venezolana (e.g. Vera, 1978; Bitter, 1999; Velásquez-Boadas y Rodríguez, 2012), en las tres islas neerlandesas (Aruba, Bonaire y Curazao) y en toda el área caribeña (van Tussenbroek y col., 2010). Se ha observado en

algunas localidades de Venezuela una disminución de su cobertura relacionada con evidencias de actividades antrópicas. Como ejemplo, se puede mencionar las praderas de *T. testudinum* y *R. maritima* reportadas para Los Totumos por Acosta (1974), de las cuales, actualmente, solo quedan pequeños parches de *T. testudinum* debido a las perturbaciones que produjeron modificaciones en el ecosistema por la tala de manglares lo que cambió las corrientes locales, también por el relleno de algunos sectores de la playa con grava, etc. (Carrero de Blanco y García, 2009). En el Golfo de Cariaco, en aguas someras de los balnearios de Cachamaure, Mariguitar, Golindano, Quetepe, entre otros, hay evidencias de la disminución de la cobertura o erradicación total de *Thalassia* en una franja de aproximadamente 50 m de distancia de la costa, como producto del acondicionamiento de las áreas más someras para el turismo. La eliminación de las plantas en estos sectores representa riesgos para la reproducción sexual de *T. testudinum*, debido en parte, a que la época de floración y fructificación en el oriente del país se extiende de mayo a septiembre (e.g Velásquez y González, 1991) y ocurre principalmente en aguas someras, en los primeros metros de distancia de la costa, donde el movimiento del agua es más intenso y donde se da el transporte de las cargas de polen hidrófilo que se dispersan para alcanzar y fecundar las flores femeninas (van Tussenbroek *y col.*, 2009, 2010; Hemminga y Duarte, 2000). Además, en estas y otras localidades, redes de pesca, anclas y hélices de embarcaciones son responsables de la disminución de la cobertura de *T. testudinum* por el daño mecánico directo a las plantas (Hernández-Delgado, 2023). Aunque la especie posee alta resistencia fisiológica, su habilidad de recuperación ante perturbaciones es baja en comparación con otras especies de pastos marinos (Kilminster *y col.*, 2015). Actualmente, también ha surgido una nueva problemática, por la invasión del coral blando exótico *Unomia stolonifera*, especie oportunista que sobrecrece las plantas de *T. testudinum* en el Parque Nacional Mochima, bloqueando la luz solar y causando mortalidades localizadas en las praderas (Ruiz-Allais *y col.*, 2021).

La distribución geográfica de algunos géneros posiblemente también esté subestimada debido a otros motivos. Por ejemplo, las especies de *Halophila* nativas del Caribe, tienen bajos requerimientos de luz y se desarrollan generalmente en ambientes poco iluminados. En aguas someras pueden crecer debajo de la copa de los manglares y también llegar hasta los 80 m de profundidad o más, donde los niveles lumínicos son muy bajos (den Hartog, 1970; Phillips y Meñez, 1988; van Tussenbroek *y col.*, 2010). Son especies pequeñas, de vida corta y con una rápida capacidad de recuperación tras perturbaciones debido al rápido recambio de brotes (Kilminster *y col.*, 2015). En Venezuela, la distribución batimétrica de estas especies es todavía desconocida, debido a la necesidad de realizar inmersiones submarinas con equipo de buceo autónomo en fondos blandos (arenosos o fangosos), hasta por lo menos 50 m de profundidad. Estos sitios normalmente no son frecuentados por

buzos, debido a la ausencia casi total de fauna y flora que observar en estos ambientes. Por lo tanto, se hace necesario explorar estos hábitats de aguas más profundas, con apoyo de buzos expertos, en busca de parches o praderas de las especies de *Halophila*, ya que la mayoría de las muestras recolectadas hasta ahora provienen de aguas someras. En el caso de *H. stipulacea*, especie exótica recientemente introducida en el país (Vera y col., 2014; Rodríguez-Guía y col., 2018, Bello-Pulido y col. 2024), tampoco se conoce hasta que profundidad se han establecido las praderas en las costas del país. Otro problema a considerar son las muestras mal identificadas de especies de *Halophila*, como es el caso de *H. engelmannii*, que en la literatura está reportada para Golfo Triste e isla de Margarita (Velásquez, 1994), pero las muestras de herbario identificadas corresponden a *H. baillonis* (Haynes, 2008b).

De igual forma, las especies de la Familia Cymodoceaceae posiblemente tienen la distribución geográfica subestimada en las costas de Venezuela, también por problemas de identificación taxonómica. Existen dudas, por parte de algunos investigadores, sobre la validez taxonómica de *Halodule beaudettei* (e.g. Phillips y Meñez, 1988; van Tussenbroek y col., 2010; Magalhaes y Barros, 2017; Wheeler y col., 2020), quienes alegan que el uso de la morfología del ápice de las hojas es insuficiente para diferenciar *H. beaudettei* de *H. wrightii*, debido a la plasticidad que esta característica presenta. Además, supuestamente no se han encontrado las estructuras reproductoras de *H. beaudettei* y en *H. wrightii* rara vez se aprecian las flores (den Hartog, 1964, Kuo y den Hartog, 2001; van Tussenbroek y col., 2010). Por ello, muchos investigadores consideran ambas especies como sinónimos, sin tener en cuenta el estudio de otras posibles características morfológicas del tallo y/o rizomas. Por lo tanto, el estatus taxonómico de estas dos especies requiere ser verificado por análisis genéticos. Asimismo, la presencia de *Syringodium filiforme* debe ser reevaluada y corroborada en muchas localidades del país, porque en los herbarios venezolanos se han evidenciado confusiones en cuanto a la identificación de muestras con las especies de *Halodule*. Estas especies son parecidas, pero pueden ser diferenciadas en campo, ya que las hojas alargadas y estrechas de *Halodule* son aplanadas en forma de cintas y las de *S. filiforme* son cilíndricas (den Hartog, 1970; van Tussenbroek y col., 2010).

Dentro de la familia Ruppiaceae se han registrado en el país dos especies, *Ruppia maritima* y *R. didyma*. Esta última fue observada inicialmente en un riachuelo cercano a la Vela de Coro por Wingfield y Lemus en 1980 (Rodríguez y Wingfield, 2013) y luego registrada en el Estuario de Maracaibo (Villarreal y col., 2014; Gil y col., 2017). Posiblemente se encuentre presente en otras localidades de la costa de los estados Zulia y Falcón, por lo que se hace necesaria la revisión de las exsiccatas del Herbario de Coro (Instituto Universitario de Tecnología Alonso Gamero), que es el depositario de la mayoría de las muestras de la

flora de Falcón. Este herbario es un referencial nacional por la labor de Robert Wingfield desde 1970 hasta 2018 (año de su fallecimiento). La familia Ruppiales es la menos estudiada dentro de los pastos marinos y estuarinos, posiblemente debido a la falta de información y diferenciación entre las especies. *R. maritima* tolera un amplio intervalo de variación de salinidad, se desarrolla muy bien en ambientes enriquecidos y, por tener raíces y rizomas no muy robustos, se encuentra generalmente en ambientes de aguas someras y tranquilas protegidos del oleaje intenso (Cho *y col.*, 2009; van Tussenbroek *y col.*, 2010). *R. didyma* es la especie menos conocida debido a que fue registrada en el país solo en la región occidental, y puede que en el pasado haya sido confundida con *R. maritima*, por falta de un estudio comparativo de ambas especies en las costas de Venezuela. Actualmente se está poniendo en duda el estatus taxonómico de algunas especies del género *Ruppia*, por ejemplo, el de *R. maritima* que es considerada una especie cosmopolita, pero estudios recientes indican que en realidad es un complejo de varias especies crípticas que requieren de una revisión taxonómica completa con estudios morfológicos y genéticos moleculares a la vez, así como el resto de las especies del género (e.g. den Hartog, 2016; Triest *y col.*, 2018).

El presente estudio de la distribución de los pastos marinos en Venezuela se encuentra en una fase de recopilación de información documentada y revisión de muestras en los herbarios nacionales. Sin embargo, debido a la gran extensión de la costa del país, se requiere realizar todavía prospecciones y levantamientos en nuevas localidades que contengan ambientes propicios para el establecimiento de pastos marinos con fondos arenosos y areno-fangosos, con el fin de registrar praderas o parches todavía desconocidos. Además, se requiere de una documentación fotográfica y recolección de muestras para ser depositadas en los herbarios nacionales e internacionales, ya que las mismas son la evidencia de la presencia de las especies en una localidad dada. Actualmente, se están utilizando nuevas metodologías para estudiar las praderas del Caribe, mapearlas y cuantificar su biomasa por medio de sensores de satélites (e.g. Landsat), y entre las localidades donde ya se realizaron algunos estudios se encuentra el Archipiélago Los Roques (e.g. Schweizer *y col.*, 2005; Wabnitz *y col.*, 2008). Esta herramienta es ideal para estimar las dimensiones de praderas ubicadas en aguas claras y someras (profundidades inferiores a 10 m), con el fin de monitorearlas temporalmente de forma sistemática y repetitiva (Green *y col.*, 2000). Como son plantas perennes que reflejan las condiciones ambientales de forma integrada, son excelentes indicadores de las condiciones locales de las zonas costeras (Borum *y col.*, 2004), lo que es de gran utilidad para los nuevos tiempos de cambios ambientales que se avecinan y, a la vez, generar información para futuros estudios de manejo y conservación.

## AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen a todas aquellas personas e instituciones que contribuyeron y suministraron información para la realización de este trabajo, en especial a Neida Avendaño por facilitar la revisión de las muestras depositadas en el Herbario Nacional de Venezuela (VEN). A los revisores anónimos por los comentarios y sugerencias que permitieron mejorar el manuscrito.

## LITERATURA CITADA

- Acosta, J.M. 1974. Estudio de las comunidades vegetales en la Bahía de Los Totumos. *Bol. Soc. Venez. Ci. Nat.* 31(128/129): 79-112.
- Albornoz, O. 2022. *Valoración económica de los servicios ecosistémicos de La Ciénaga Ocumare de la Costa, Aragua, Venezuela*. Trabajo Especial de Grado, Coordinación de Biología, Universidad Simón Bolívar, 116 pp.
- Alfonso, J.A., J. Azocar, J.J. LaBrecque, B. García, D. Palacios y Z. Benzo. 2008. Trace metals in bivalves and seagrass collected from Venezuelan coastal sites. *Rev. Biol. Trop.* 56(Suppl. 1): 215-222.
- Amend, T. 1992. Medio ambiente y recursos naturales del archipiélago de Los Roques. En: *Parque Nacional Archipiélago de Los Roques* (T. Amend, Ed.), Fundación Polar e INPARQUES, Caracas. Pp: 162-184.
- Aristeguieta, L. 1956. Flórida de la región. En: *El Archipiélago de Los Roques y La Orchila*, Sociedad de Ciencias Naturales La Salle, Caracas, Venezuela. Pp: 47-67.
- Barrios, J. y O. Díaz. 2005. Algas epifitas de *Thalassia testudinum* en el Parque Nacional Mochima, Venezuela. *Bol. Centro Invest. Biol.* 39: 1-14.
- Barrios-Garrido, H., M.J. Petit-Rodríguez, F. Vera, M.G. Montiel-Villalobos, L. Morán y N. Wildermann. 2016. Riqueza y distribución de corales pétreos en la costa noroccidental del Golfo de Venezuela. *Ciencia, Maracaibo* 24(1): 28-40.
- Bello-Pulido J.A. 2021. Caracterización florística de un corredor semiárido en la vertiente norte de la península de Araya, Venezuela nororiental. *Acta Bot. Venez.* 43(1/2): 1-41.
- Bello-Pulido J.A., J. Barrios-Montilla, A. Quintero y J.F. Gamboa-Márquez. 2024. Registro de la fanerógama marina introducida *Halophila stipulacea* (Forsskal) Ascherson 1867 en el Archipiélago de Los Roques, Venezuela. *Mem. Fund. La Salle Cienc. Nat.* 82(192): 71-80.
- Bitter, R. 1999. Benthic communities associated to *Thalassia testudinum* (Hydrocharitaceae) at three localities of Morrocoy National Park, Venezuela. *Rev. Biol. Trop.* 47(3): 443-452.
- Bolívar, O.D. 2022. *Composición y estructura de la comunidad de pastos marinos en La Ciénaga (Estado Aragua)*. Trabajo Especial de Grado, Coordinación de Biología, Universidad Simón Bolívar, 87 pp.
- Bone, D., A. Croquer, E. Klein, D. Pérez, F. Losada, A. Martín, C. Bastidas, M. Rada, L. Galindo y P. Penchaszadeh. 2001. Programa CARICOMP: Monitoreo a largo plazo de los ecosistemas marinos del Parque Nacional Morrocoy, Venezuela. *Interciencia* 26: 457-462.
- Borum, J., C.M. Duarte, D. Krause-Jensen y T.M. Greve (Eds.). 2004. *European seagrasses: an introduction to monitoring and management*. Monitoring and Managing of European Seagrasses (M&MS) project, 88 pp.
- Carmona, C. 2007. Spatial distribution, density, and relative growth of *Microphrys bicornutus* (Latreille, 1826) (Brachyura: Majidae) in five biotopes in a *Thalassia* complex. *Scientia Marina* 71(1): 5-14.

- Carmona, C. y J.E. Conde. 1989. Caracterización de las costas del estado Falcón, Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela* 28(1/2):127-133.
- Carrero de Blanco, A. y M. García. 2009. Caracterización ambiental del sector Los Totumos - Bahía de Buche ubicado en el humedal Laguna Grande zona costera del Estado Miranda: Opciones de solución para los problemas detectados. *Revista de Investigación, Caracas* 33(66): 119-146.
- Carvajal Rojas, J. 1965. Estudio ecológico de las lagunas litorales vecinas a la ciudad de Cumaná. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela* 4(2): 266-311.
- Cervigón, F. 1992. *Las dependencias federales*. Editorial Ex Libris, Caracas, Venezuela, 159 pp.
- Cervigón, F. 1995. *Las dependencias federales*. Academia Nacional de Historia, ser. Historias Regionales, Caracas, Venezuela, 170 pp.
- Cervigón, F. 1997. *Cubagua 500 años*. Fundación Museo del Mar, Caracas, Venezuela, 143 pp.
- Cervigón, F. y A. Gómez. 1986. *Las lagunas litorales de la Isla de Margarita*. Fundación Científica Los Roques, Caracas, 88 pp.
- Cho, H.J., P. Biber y C. Nica. 2009. The rise of *Ruppia* in seagrass beds: changes in coastal environment and research needs. En: *Handbook on environmental quality* (E. Drury y T. Pridgen, Eds.), Nova Science Publishers Inc., New York. Cap. 12: 333-348.
- Chollett, I., D. Bone y D. Pérez. 2007. Effects of heavy rainfall on *Thalassia testudinum* beds. *Aquatic Bot.* 87(3): 189-195.
- Conde, J.E. y C. Carmona. 2003. Ecosistemas marino-costeros. En: *Biodiversidad en Venezuela*. Vol. 2 (M. Aguilera, A. Azócar y E. González, Eds.), Fundación Polar y Ministerio de Ciencia y Tecnología, Caracas. Cap. 51: 862-883.
- Cumana, L.J. 2010. Composición florística del Parque Litoral Laguna de los Patos (Cumaná, estado Sucre, Venezuela). *Saber, Universidad de Oriente* 22(2): 127-140.
- Delascio, F. y A. González. 1988. *Flórula del Monumento Natural Tetás de María Guevara, Isla de Margarita, Estado Nueva Esparta*. Instituto Nacional de Parques, Jardín Botánico de Caracas, Herbario Nacional de Venezuela, Caracas, 135 pp.
- den Hartog, C. 1964. An approach to the taxonomy of the seagrass genus *Halodule* Endl. (Potamogetonaceae). *Blumea* 12(2): 289-312.
- den Hartog, C. 1970. *The Seagrasses of the World*. North-Holland Publishing Co., Amsterdam. 275 pp.
- den Hartog, C. 2016. Sea-grass communities: structure, distribution and classification. *Phytocoenologia* 46(4): 397-414.
- den Hartog, C. y J. Kuo. 2006. Taxonomy and biogeography of seagrasses. En: *Seagrasses: Biology, Ecology and Conservation* (A.W.D. Larkum, R.J. Orth, C.M. Duarte, Eds.), Springer, Cap. 1: 1-23.
- Díaz, O.D. e I. Liñero-Araña. 2007. Biomass and density of *Thalassia testudinum* beds in Mochima bay, Venezuela. *Acta Bot. Venez.* 30(1): 217-226.
- Díaz-Piferrer, M. 1972. Las algas superiores y fanerógamas marinas. En: *Ecología marina*. Fundación La Salle de Ciencias Naturales, Editorial Dossat S.A., Caracas. Cap. 9: 273-307.
- Duarte, C.M. 2002. The future of seagrass meadows. *Environ. Conserv.* 29: 192-206.
- Ganesan, E.K. 1983. Evaluación de la flora macrobentónica (macroalgas y fanerógamas marinas) de la cuenca Tuy-Cariaco, Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela* 22(1/2): 145-175.
- Ganesan, E.K. 1989. *A catalog of benthic marine algae and seagrasses of Venezuela*. Fondo Editorial CONICIT, Caracas, 237 pp.
- Gil, B., J.C. Rodríguez, A. Villarreal, A.J. Guilarte, A.M. Marcano y A. Velásquez-Boadas. 2017. Aportes al conocimiento de las características morfológicas y

- estructuras reproductivas de *Chara longifolia* (Charophyta) en Venezuela. *Acta Bot. Venez.* 40(2): 127-141.
- Ginés, H. y G. Yépez. 1960. Aspectos de la naturaleza de las islas Las Aves, Venezuela. *Mem. Soc. Cienc. Nat. La Salle* 20(55): 5-53.
- González, A. y B. Vera. 1994. Algas. En: *Flora del Parque Nacional Morrocoy* (B. Manara, Ed.), Fundación Instituto Botánico de Venezuela y Agencia Española de Cooperación Internacional (AECI), Caracas. Pp: 63-126.
- Granado, P., P. Velozo, H. Briceño, A. Ruiz, L.E. Sánchez-Arias, L. Parra y G. Martín Morales. 2012. Distribución de áreas coralinas someras en el archipiélago de La Orchila (Caribe Venezolano) empleando herramientas geomáticas. *Interciencia* 37(3): 221-226.
- Grech, A., K. Chartrand-Miller, P. Erftemeijer, M. Fonseca, L. McKenzie, M. Rasheed, H. Taylor y R. Coles. 2012. A comparison of threats, vulnerabilities and management approaches in global seagrass bioregions. *Environ. Res. Lett.* 7 (2012): 024006.
- Green, E.P. y F.T. Short. 2003. World Atlas of Seagrasses. UNEP World Conservation Monitoring Centre, University of California Press, Berkeley, USA.
- Green, E.P., P.J. Mumby, A.J. Edwards y C.D. Clark. 2000. *Remote sensing handbook for tropical coastal management*. Paris, France: UNESCO, 353 pp.
- Guada, H.J., L. García, J.C. Díaz, G. Rodríguez, M. Albornoz y J.F. Penoth. 1996. Leatherback nesting at La Blanquilla island, Venezuela. *Mar. Turtle News.* 72:18-19.
- Hambrook, J. 1979. Distribución y abundancia de algas y fanerógamas marinas de la región de Punta Morón y cayos de la zona del Parque Morrocoy, Tucacas. En: *Ecología del ambiente marino costero de Punta Morón (Termoeléctrica Planta Centro, Estado Carabobo, Venezuela)* (P.E. Penchaszadeh, Ed.), Informe Final de la Fase I del Proyecto por contrato CADAFE-Universidad Simón Bolívar, INTECMAR, Caracas. Pp: 233-268.
- Hammer, L. y F. Gessner. 1967. La taxonomía de la vegetación marina en la costa oriental de Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela* 6(2): 186-265.
- Haynes, R.R. 2008a. Cymodoceaceae. En: *Nuevo catálogo de la flora vascular de Venezuela* (O. Hokche, P.E. Berry y O. Huber, Eds.), Fundación Instituto Botánico de Venezuela Dr. Tobias Lasser, Caracas, Venezuela. Pp: 719.
- Haynes, R.R. 2008b. Hydrocharitaceae. En: *Nuevo catálogo de la flora vascular de Venezuela* (O. Hokche, P.E. Berry y O. Huber, Eds.), Fundación Instituto Botánico de Venezuela Dr. Tobias Lasser, Caracas, Venezuela. Pp: 743-744.
- Haynes, R.R. 2008c. Ruppiaceae. En: *Nuevo catálogo de la flora vascular de Venezuela* (O. Hokche, P.E. Berry y O. Huber, Eds.), Fundación Instituto Botánico de Venezuela Dr. Tobias Lasser, Caracas, Venezuela. Pp: 821.
- Hemminga, M.A. y C.M. Duarte. 2000. *Seagrass ecology*. Cambridge University Press. Cambridge, UK.
- Hernandez-Delgado, E.A. 2023. Long-term persistence of propeller and anchor damage to seagrass canopy and demersal biodiversity in Puerto Rico. *Open Journal of Ecology* 13: 671-710.
- Hogarth, P.J. 2015. *The biology of mangroves and seagrasses*. 3rd Ed. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Hokche, O., P.E. Berry y O. Huber (Eds.). 2008. *Nuevo catálogo de la flora vascular de Venezuela*. Fundación Instituto Botánico de Venezuela Dr. Tobias Lasser, Caracas, Venezuela, 859 pp.
- Hoyos, J. 1985. *La Flora de la Isla Margarita, Venezuela*. Sociedad y Fundación La Salle de Ciencias Naturales, Caracas. Monografía 34: 1-927
- Hurtado-Palencia, E. 2017. *Estudio de los litorales arenosos del Parque Nacional San Esteban como zonas de anidación de tortugas marinas y los potenciales*

- hábitats de alimentación de Eretmochelys imbricata y Chelonia mydas*. Trabajo Especial de Grado, Departamento de Biología, Facultad de Ciencia y Tecnología, Universidad de Carabobo, Valencia, Venezuela, 174 pp.
- Kilminster, K., K. McMahon, M. Waycott, G.A. Kendrick, P. Scanes, L. McKenzie, K.R. O'Brien, M. Lyons, A. Ferguson, P. Maxwell, T. Glasby y J. Udy. 2015. Unravelling complexity in seagrass systems for management: Australia as a microcosm. *Sci. Total Environ.* 534: 97-109.
- Kuo, J. 2020. Taxonomy of the genus *Halophila* Thouars (Hydrocharitaceae): A review. *Plants* 2020, 9, 1732; doi:10.3390/plants9121732
- Kuo, J. y C. den Hartog. 2001. Seagrass taxonomy and identification key. En: *Global seagrass research methods* (F.T. Short y R.G. Coles, Eds.), Elsevier Science, Amsterdam. Cap 2: 31-58.
- Lemus, A. 1979. Las algas marinas del Golfo de Paria, Venezuela. I. Chlorophyta y Phaeophyta. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela* 18(1/2): 17-36.
- Lemus, A. y J. Balza. 1995. Composición estacional y biomasa de arribazones de macroalgas verdes en la Península de Paraguaná, Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela* 34(1/2): 87-93.
- López, M., L.J. Ruiz y A. Prieto. 2009. Abundancia y riqueza de peces en dos praderas de *Thalassia testudinum* en la zona costera de Cumaná, Estado Sucre, Venezuela. *Bol. Centro Invest. Biol.* 43(1): 29-46.
- López-Ordaz, A., M. Ortaz y J.G. Rodríguez-Quintal. 2009. Trama trófica de una comunidad de peces en una pradera marina en el Caribe Venezolano. *Rev. Biol. Trop.* 57(4): 963-975.
- Magalhaes, K.M. y K.V. Barros. 2017. *Halodule* genus in Brazil: A new growth form. *Aquatic Bot.* 140: 38-43.
- Mahieu, G. 1989. Les peuplements macrobenthiques de deux herbiers de *Thalassia testudinum* du Vénézuéla soumis ou non a des rejets thermiques. *Mésogée* 49: 71-89.
- Mariño, J., M.D. Mendoza y B. López-Sánchez. 2018. Composition and abundance of decapod crustaceans in mixed seagrass meadows in the Paraguaná Peninsula, Venezuela. *Iheringia, ser. Zool.* 108: e2018004, 10 pp.
- Medina, E. 2016. Physiological ecology of psammophytic and halophytic plant species from coastal plains in Northern South America. En: *Sabkha ecosystems Volume V: The Americas* (M.A. Khan, B. Boer, M. Ozturk, M. Clusener-Godt, B. Gul, S. Breckle, Eds.), Tasks for Vegetation Science 48, Springer International Publishing, Switzerland. Pp: 29-56.
- Medina, E., A.M. Francisco, R. Wingfield y O.L. Casanas. 2008. Halofitismo en plantas de la costa Caribe de Venezuela: Halófilas y halotolerantes. *Acta Bot. Venez.* 31(1): 49-80.
- Mónaco, C. del, E. Giménez, S. Narciso, F. Alfonso y F. Bustillos. 2010. Caracterización de los bosques de manglar y las praderas de *Thalassia testudinum* de la Isla La Tortuga y cayos adyacentes, Venezuela. *Bol. Centro Invest. Biol.* 44(3): 297-316.
- Morales-Benavides, D., P. Rodríguez-Rodríguez, L. Valerio-González y Y. García-González. 2018. *Halophila decipiens* Ostenf. (Hydrocharitaceae), nueva adición a la flora marina del estado Nueva Esparta, Venezuela. *Saber, Univ. Oriente* 30: 211-215.
- Pauls, S.M. 1998. Estudio sistemático y biodiversidad de Porifera y Cnidaria en la Bahía Ciénaga de Ocumare de la Costa, Parque Nacional Henri Pittier. Trabajo de Ascenso, Escuela de Biología, Universidad Central de Venezuela, 339 pp.
- Paz, C.A. 2007. Estudio de la comunidad de moluscos asociada a *Thalassia testudinum* en la Bahía de Los Totumos, Estado Miranda. Trabajo Especial de Grado, Escuela de Biología, Universidad Central de Venezuela, Caracas, 88 pp.

- Pérez, D. y L. Galindo. 2000. Efectos de la hiposalinidad en *Thalassia testudinum* (Hydrocharitaceae) del Parque Nacional Morrocoy, Venezuela. *Rev. Biol. Trop.* 48(supl. 1): 251-160.
- Pérez, D., M. Guevara y D. Bone. 2006. Temporal variation of biomass and productivity of *Thalassia testudinum* (Hydrocharitaceae) in Venezuela, Southern Caribbean. *Rev. Biol. Trop.* 54(2): 329-339.
- Petuch, E.J. 1976. An unusual molluscan assemblage from Venezuela. *The Veliger* 18(3): 322-325.
- Phillips, R.C. y E.G. Meñez. 1988. Seagrasses. *Smith. Contr. Mar. Sci.* 34: 1-104.
- Ramírez-Villarroel, P. 1997. Estructura de la comunidad de peces en una pradera de *Thalassia* de la playa Los Gallos, Islote Caribe, Venezuela. En: *Islotes Caribe y Los Lobos* (P. Ramírez Villarroel, Ed.), Gobernación del Estado Nueva Esparta, La Asunción, Venezuela. Pp: 63-79.
- Reyes, J.L., A. Flores-Sánchez, J. Carruyo-Noguera, C.L. Casler, S. Narciso, M. Nava y A. Guerra-Gómez. 2007. Moluscos gasterópodos y bivalvos de la alta Guajira, estado Zulia, Venezuela. *Bol. Centro Invest. Biol.* 41(3): 376-393.
- Rodríguez, C. y E. Villamizar. 2000. Fauna bentónica asociada a una pradera de *Thalassia testudinum* (Hydrocharitaceae) en el Parque Nacional Morrocoy, Venezuela. *Rev. Biol. Trop.* 48(1): 243-249.
- Rodríguez, C.T., E. Hurtado, D. Artigas, D. Gámez y J. Rodríguez-Quintal. 2018. Caracterización de una pradera de *Thalassia testudinum* (Hydrocharitaceae) en la laguna de La Bocaína, Parque Nacional San Esteban, Carabobo, Venezuela. *Bol. Inst. Oceanog. Venez.* 57(2): 73-80.
- Rodríguez, G. 1959. The marine communities of Margarita Island, Venezuela. *Bull. Mar. Sci. Gulf Carib.* 9(3): 237-280.
- Rodríguez, G. 1963. The intertidal estuarine communities of Lake Maracaibo, Venezuela. *Bull. Mar. Sci. Gulf Carib.* 13(2): 197-218.
- Rodríguez, G. 1973. *El sistema de Maracaibo, biología y ambiente*. Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas (IVIC), Caracas, 395 pp.
- Rodríguez, G. y F. Morales. 2000. Las comunidades bentónicas del Sistema de Maracaibo. En: *El Sistema de Maracaibo* (G. Rodríguez, Ed.), 2da ed., Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas (IVIC), Caracas. Pp: 75-85.
- Rodríguez, J.R. y R. Wingfield. 2013. *Ruppia didyma* Sw. (Ruppiales) especie nueva para Sur América y en peligro de extinción. *XX Congreso Venezolano de Botánica*, San Cristóbal. Libro de Resúmenes p: 173.
- Rodríguez-Guía, A. 2017. *Macrofauna asociada a la pradera de fanerógamas marinas de la laguna de Yapascua, Parque Nacional San Esteban, Venezuela*. Trabajo Especial de Grado, Facultad Experimental de Ciencia y Tecnología, Universidad de Carabobo, Valencia, Venezuela, 117 pp.
- Rodríguez-Guía, A., C. Rodríguez y J.G. Rodríguez-Quintal. 2018. *Halophila stipulacea* (Hydrocharitaceae) en la Laguna de Yapascua, Parque Nacional San Esteban, Carabobo, Venezuela. *Acta Bot. Venez.* 41(1): 109-121.
- Ruiz-Allais, J.P., Y. Benayahu y O.M. Lasso-Alcalá. 2021. The invasive octocoral *Unomia stolonifera* (Alcyonacea, Xeniidae) is dominating the benthos in the Southeastern Caribbean Sea. *Mem. Fund. La Salle Cienc. Nat.* 79(187): 63-80.
- Sánchez, R. 2013. *Análisis espacial y temporal de comunidades de megabentos asociadas a praderas de Thalassia testudinum en el Parque Nacional Morrocoy, Venezuela*. Trabajo Especial de Grado, Escuela de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad Central de Venezuela, Caracas, 83 pp.
- Scelzo, M. 2018. Biodiversidad, abundancia y densidad de ejemplares juveniles de camarones peneidos capturados en la Laguna la Restinga, Isla de Margarita, Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela* 57(1): 125-156.
- Schweizer, D., R.A. Armstrong y J. Posada. 2005. Remote sensing characterization

- of benthic nationals and submerged vegetation biomass in Los Roques Archipelago National Park, Venezuela. *Int. J. Remote Sens.* 26(12): 2657-2667.
- Senior, W. y I. Liñero (Eds.). 2006. *Estudio integrado de las características ambientales del medio marino costero en la Plataforma Norte de la Península de Paria y Sector Norte del Golfo de Paria*. Estudio de línea base ambiental, socioeconómica y de salud del Proyecto Mariscal Sucre. Vol. 2 Componente Biótico. Consultora Ambiental de la Universidad de Oriente (CAMUDOCA), Cumaná, 364 pp.
- Short, F.T., C.A. Short y A. Novak. 2016. Seagrasses. En: *The wetland book: II. Distribution, description and conservation* (C.M. Finlayson, G.R. Milton, R.C. Prentice y N.C. Davidson, Eds.), Springer Science, Dordrecht, Pp: 1-19.
- Short, F.T., y S. Wyllie-Echeverria. 1996. Natural and human-induced disturbance of seagrasses. *Environ. Conserv.* 23(1): 17-27.
- Sievers, W. 1971. Las islas frente a la costa norte de Venezuela. *Bol. Inform. A.V.G.M.P.* 14(4): 88-100.
- Steyermark, J.A. 1994. *Flora del Parque Nacional Morrocoy* (B. Manara, Ed.), Fundación Instituto Botánico de Venezuela y Agencia Española de Cooperación Internacional (AECI), Caracas. 415 pp.
- Stoner, A.W. y F.G. Lewis III. 1985. The influence of quantitative and qualitative aspects of habitat complexity in tropical sea-grass meadows. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 94: 19-40.
- Triest, L., T. Sierens, D. Menemenlis y T. van der Stocken. 2018. Inferring connectivity range in submerged aquatic populations (*Ruppia* L.) along European coastal lagoons from genetic imprint and simulated dispersal trajectories. *Front. Plant Sci.* 9: 806. doi: 10.3389/fpls.2018.00806
- van Tussenbroek, B.I., M. Guadalupe, J.G. Ricardo Wong, J.K. van Dijk y M. Waycott. 2010. *Guía de los pastos marinos tropicales del Atlántico oeste*. Universidad Nacional Autónoma de México, México, 78 pp.
- van Tussenbroek, B.I., J. Márquez Guzmán, J.G. Ricardo Wong. 2009. Phenology of marine angiosperms (seagrasses): reproductive synchrony in the sea. En: *Functional Diversity of Plant Reproduction* (A. Gamboa-deBuen, A. Orozco-Segovia y F. Cruz-García, Eds.), Research Signpost, Kerala, India. Cap. 2: 17-46.
- Varela, R., M. Llano, J.C. Capelo y Y. Velásquez. 1998. Punta de Mangle, Isla de Margarita, Venezuela. En: *CARICOMP - Caribbean coral reef, seagrass and mangrove sites*. Coastal region and small island papers 3 (B. Kjerfve, Ed.), UNESCO, Paris. Pp: 161-170.
- Velásquez, J. 1994. *Plantas acuáticas vasculares de Venezuela*. Consejo de Desarrollo Científico y Humanístico, Universidad Central de Venezuela, Caracas, 992 pp.
- Velásquez, Y. y L.V. González 1991. Reproducción sexual de *Thalassia testudinum* Banks ex Koning en el estado Nueva Esparta, Venezuela. *Mem. Fund. La Salle Cienc. Nat.* 60(135-136): 205-212.
- Velásquez-Boadas, A. y J.C. Rodríguez. 2012. Catálogo: macroalgas y macrofitas acuáticas del Estado Nueva Esparta, Venezuela. *Ecocria* 12/13 (ed. especial): 1-145.
- Vera, B. 1978. *Introducción al conocimiento taxoecológico de la comunidad de Thalassia en las aguas costeras de la región noroccidental del Estado Sucre*. Trabajo de Grado, Departamento de Biología, Universidad de Oriente, Cumaná, 103 pp.
- Vera, B. 1992. Seagrass of Venezuelan coast: Distribution and community components. En: *Coastal plant communities of Latin America* (U. Seeliger, Ed.), Academic Press, San Diego. Pp: 135-140.
- Vera, B. 2008. Contribution of seagrass ecosystems to the Venezuelan coastline vegetation. En: *Mangroves and halophytes: Restoration and utilization* (H.

- Lieth, M. García, B. Herzog, Eds.), Springer Science & Business Media B.V. Pp: 65-75.
- Vera, B., L. Collado-Vides, C. Moreno y B.I. van Tussenbroek. 2014. *Halophila stipulacea* (Hydrocharitaceae): A recent introduction to the continental waters of Venezuela. *Caribb. J. Sci.* 48(1): 66-70.
- Vera, B., S. Gómez y M. García. 2005. Macroalgas marinas bénticas colectadas después de la mortandad masiva de los arrecifes coralinos en el Parque Nacional Morrocoy, Estado Falcón, Venezuela. En: *Estudio integral del sistema Parque Nacional Morrocoy con vías al desarrollo de planes de uso y gestión para su conservación* (D. Bone, Ed.), Informe Final para FONACIT, Caracas. Cap. 8: 425-486.
- Vera, B. y S.M. Pauls. 2014. *Biodiversidad de organismos presentes en diferentes hábitats de Playa Mansa, Club Puerto Azul*. Informe de Avance 1 para el Club Puerto Azul, 11 pp.
- Villamizar, A. y J. Zamarro. 2001. La vegetación. En: *Guía del Parque Nacional Archipiélago Los Roques* (J. Zamarro, Ed.), Agencia Española de Cooperación Internacional, Madrid, España. Pp: 99-107.
- Villarreal, A., B. Gil, D. Bastidas, R. Winfield y J. Rodríguez. 2014. Composición florística, ambientes y vegetación de la isla Zapara, estado Zulia, Venezuela. *Bol. Centro Invest. Biol.* 48(1): 1-20.
- Viloria, C., D. Polanco-Marín, R. Mora y J. Reyes-Lujan. 2021. Fitoplancton asociado a un floramiento de *Ruppia maritima* en el sistema del lago de Maracaibo, Venezuela. *REDIELUZ* 11(2): 114-121.
- Wabnitz, C.C., S. Andrefouet, D. Torres-Pulliza, F.E. Muller-Karger y P.A. Kramer. 2008. Regional-scale seagrass habitat mapping in the wider Caribbean region using Landsat sensors: Applications to conservation and ecology. *Remote Sens. Environ.* 112: 3455-3467.
- Wheeler, M.E., B.T. Furman y M.O. Hall. 2020. Leaf-tip morphology does not support species status for the seagrass *Halodule beaudettei* in Florida, USA. *Gulf Caribb. Res.* 31: SC31-SC35.
- Wildermann, N. 2012. *Distribución y estructura comunitaria de esponjas marinas en parches arrecifales y pastos marinos del Golfo de Venezuela*. Tesis de Maestría, Facultad Experimental de Ciencias, Universidad del Zulia, Maracaibo, Venezuela, 98 pp.
- Wingfield, R. 2009a. Lista preliminar de plantas de la quebrada de Guaranao. *Invest. Iutagista* 2(2): 17-29.
- Wingfield, R. 2009b. Parque Nacional Médanos de Coro, lista anotada de plantas. *Invest. Iutagista* 2(2): 30-51.
- Winters G, S. Beer, D.A. Willette, I.G. Viana, K.L. Chiquillo, P. Beca-Carretero, B. Villamayor, T. Azcarate-García, R. Shem-Tov, B. Mwabvu, L. Migliore, A. Rotini, M.A. Oscar, J. Belmaker, I. Gamliel, A. Alexandre, A.H. Engelen, G. Procaccini y G. Rilov. 2020. The tropical seagrass *Halophila stipulacea*: Reviewing what we know from its native and invasive habitats, alongside identifying knowledge gaps. *Front. Mar. Sci.* 7:300. doi: 10.3389/fmars.2020.00300
- Work, R.C. 1969. Systematics, ecology and distribution of the mollusks of Los Roques, Venezuela. *Bull. Mar. Sci.* 19(3): 614-711.
- Zieman, J.C. 1982. *The ecology of the seagrasses of south Florida: A community profile*. U.S. Fish and Wildlife Services, Office of Biological Services, Washington, D.C. FWS/OBS-82/25, 158 pp.

ABV

## LA POLINIZACIÓN POR ESFÍNGIDOS (LEPIDÓPTERA) EN UN REMANENTE DE BOSQUE DECIDUO SECUNDARIO EN CARACAS, VENEZUELA

Nelson Ramírez\*<sup>1</sup>, Herbert Briceño<sup>1</sup>, Maris López<sup>1</sup> y José Clavijo<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Universidad Central de Venezuela, Facultad de Ciencias, Instituto de Biología Experimental, Centro Botánica Tropical. Caracas 1041A. Caracas, Venezuela.

<sup>2</sup>Universidad Central de Venezuela, Facultad de Agronomía, Museo del Instituto de Zoología Agrícola, Maracay, Venezuela. \*nramirez220252@gmail.com

### RESUMEN

Un total de 11 especies de esfíngidos fueron encontradas transportando polen de 17 de especies de plantas en un remanente de bosque deciduo secundario en Caracas, Venezuela. La metodología empleada consistió en observaciones de campo e identificación de los granos de polen que transportaban los esfíngidos capturados mensualmente en una trampa de luz durante más de diez años. El polen es principalmente transportado sobre la proboscis, cabeza, ventral tórax y alas anteriores. La relación especies de plantas/especie de esfíngido fue 1.54 y el promedio fue de 4.36 y la relación especie de esfíngidos/especie de planta fue 0.65 y el promedio fue de 2.82. La conectancia de la red de interacción resultó relativamente alta (25.67%). La mayoría de las especies polinizadas por esfíngidos fueron encontradas durante el periodo lluvioso. Los mayores promedios de especificidad de polinización fueron encontrados durante los periodos de transición climáticos y el menor promedio fue registrado durante el periodo lluvioso. El largo del cuerpo de los esfíngidos estaba negativamente correlacionado con el índice de especificidad de polinización. La longitud del cuerpo y la proboscis de los esfíngidos resultaron positivos y significativamente correlacionados con el largo de la flor y unidad de polinización. El valor promedio de especificidad incrementó con el diámetro externo de la unidad de polinización. Plantas polinizadas por esfíngidos de largas proboscis mostraron mayor valor promedio de especificidad de polinización. En conclusión, la especificidad del sistema de polinización por esfíngidos estaba positivamente relacionada con la fenología de floración, morfometría floral y tipo morfológico floral.

**Palabras clave:** Bosque urbano, Conectancia, Especificidad de polinización, Fenología de floración, Morfometría floral.

### Pollination by sphinx moths (Lepidoptera) in a remnant of secondary deciduous forest in Caracas, Venezuela

#### ABSTRACT

A total of 11 species of sphinx moths were found transporting pollen from 17 plants in a secondary deciduous forest remnant in Caracas, Venezuela. The plant species/sphinx moth species ratio was 1.54 and the average was 4.36. In contrast, the sphinx moth species/plant species ratio was 0.65 and the average was 2.82. The connectivity of the interaction network was relatively high (25.67%). The methodology used consisted of field observations and the identification of pollen grains carried by the sphinx moths, which were captured in a light trap on a monthly basis and for more than ten years. Pollen was transported mainly on the proboscis, head, ventral thorax and forewings. Most of the sphinx moth-pollinated species were found during the rainy period. The highest averages of pollination specificity were found during climatic transition periods, while the lowest average value was recorded during the rainy season. The body length of the sphinx moths was negatively correlated with the pollination specificity index. Body length and proboscis of sphinx moths were positively and significantly correlated with flower length and pollination unit length. The mean value of pollination specificity increased with the external diameter of the pollination unit, while it decreased with increasing tube length of the pollination unit. Plants pollinated by long-proboscis sphinx moths showed higher mean value of pollination specificity. In conclusion, the specificity of the sphinx moth pollination system was positively related to flowering phenology, floral morphometry and floral morphological type.

**Keywords:** Urban forest, Connectance, Pollination specificity, Flowering phenology, Floral morphometry.

## INTRODUCCIÓN

Los esfingidos (Lepidoptera: Sphingidae) representan un grupo de aproximadamente 1500 especies a nivel mundial, con hábito predominantemente nocturno, los cuales pueden polinizar un número importante de especies de plantas (Haber y Frankie, 1989; Ramírez, 1989; 2004; Primo *y col.*, 2013; Diogo *y col.*, 2016; Barrios y Ramírez, 2020; Nóbrega y Quirino, 2020; Genini *y col.*, 2021; Ramírez y Briceño, 2021; Borgiani *y col.*, 2022; Barták y Tropek, 2025). Registros menores al 10% de especies de plantas polinizadas por esfingidos a nivel comunitario parecen subestimar el número de especies polinizadas por esfingidos, así como la riqueza de esfingidos presentes en las comunidades de plantas. Estudios sobre la riqueza de especies de esfingidos en comunidades tropicales revelan un número de especies de esfingidos mayor al reportado en estudios sobre el espectro de los diversos tipos o modos de polinización a nivel comunitario (Haber y Frankie, 1989; Beccacece *y col.*, 2011; Primo *y col.*, 2013; Flores y Cañamero, 2015; Cavalheiro *y col.*, 2023; Lautenschleger *y col.*, 2020; Mertens *y col.*, 2021). De manera similar, los estudios enfocados en las comunidades de plantas y sus esfingidos polinizadores muestran un mayor número de plantas polinizadas por esfingido que los reportados en trabajos de comunidades de plantas (Haber y Frankie, 1989; Primo *y col.*, 2013).

Las plantas polinizadas por esfingidos y los esfingidos polinizadores representan un importante gremio en las interacciones generales que se suceden entre plantas y polinizadores a nivel comunitario y pueden mostrar variaciones temporales significativas (Ramírez, 2006; Genini *y col.*, 2021; Cavalheiro *y col.*, 2023). En algunas comunidades de plantas, la mayor cantidad de especies de plantas polinizadas por esfingidos están relacionadas con los periodos de mayor humedad y precipitación climática (Haber y Frankie, 1989; Ramírez, 2006; Genini *y col.*, 2021; Primo *y col.*, 2013), aunque algunas redes de interacción no necesariamente exhiben patrones estacionales (Mertens *y col.*, 2021). Más aun, las variaciones fenológicas muestran que las frecuencias de las interacciones entre plantas y esfingidos incrementan, así como incrementa la sobreposición fenológica (Cavalheiro *y col.*, 2023). El aumento en las interacciones durante los periodos fenológicos más favorables para el crecimiento y desarrollo de las plantas, sugiere que la especificidad de los sistemas de polinización debe experimentar cambios sustanciales con relación a los periodos de menor interacción entre especies.

La importancia de la especificidad de los sistemas de polinización está estrechamente relacionada con la reproducción exitosa de las especies de plantas. La eficiencia reproductiva y los niveles de entrecruzamiento de las especies con flores son dependientes del proceso de polinización. La calidad y cantidad de polen transportado, así como la efectividad del movimiento de polen depende de la especificidad del sistema de polinización. De acuerdo a lo anterior, todos aquellos factores que

incrementan la especificidad del sistema de polinización determinan el éxito reproductivo de las plantas. Entre los múltiples factores que afectan la especificidad de la polinización y en consecuencia el éxito reproductivo de las especies de plantas encontramos: 1- las variaciones temporales en la ocurrencia de los periodos de floración y la presencia de las especies polinizadoras, 2- la morfología floral o tipos morfológicos florales y 3- la morfometría de las flores y polinizadores que condicional el proceso exitoso de la polinización.

La separación temporal de los periodos de floración representa una de las principales estrategias de las plantas para evitar la sobreposición de los sistemas de polinización, lo cual promueve que especies de plantas con especies polinizadoras similares evadan las interacciones negativas relacionadas con el transporte de polen heteroespecifico. En este contexto, la separación temporal de las especies de plantas que comparten polinizadores alcanza mayores niveles de especificidad de polinización (Vidal y Ramírez, 2005). Diferentes periodos fenológicos en la floración de las plantas permiten el uso de sistemas de polinización compuesto por especies polinizadoras similares, que podrían estar sobrepuestos si ocurriesen en simultáneo. Muchos de los cambios temporales en la floración de las especies de plantas y la ocurrencia de los polinizadores obedecen a variaciones climáticas.

Las dimensiones florales o morfometría de las flores representan otro factor importante implicado en la especificidad de polinización. Estudios previos han demostrado que el incremento del diámetro floral reduce la especificidad de la polinización y el incremento en el largo floral aumenta la especificidad del sistema de polinización (Ramírez, 1988). La relación entre el tamaño de las flores y el tamaño de los polinizadores tiene particular importancia en los sistemas de polinización, tal como la relación tamaño flor y longitud de la proboscis de los esfingidos (Haber y Frankie, 1989; Johnson *y col.*, 2017; Mertens *y col.*, 2021; Cavalheiro *y col.*, 2023). Así, la especificidad está influenciada por las relaciones de tamaños flores-polinizadores. Flores con tubos cortos son visitadas por numerosas especies de esfingidos, mientras que flores con tubos florales más largos excluyen a los esfingidos con proboscis cortas (Haber y Frankie, 1989; Johnson *y col.*, 2017).

Otro determinante de la especificidad de los sistemas de polinización es la morfología floral y tipo de unidad de polinización. Diferentes tipos florales puede evitar la sobreposición de los sistemas de polinización entre especies y en consecuencia impedir la contaminación de polen heterospecifico entre plantas que comparten polinizadores, lo cual es alcanzado por la posición de diferentes cargas de polen en diferentes sitios sobre el cuerpo de los polinizadores y en consecuencia la deposición diferencial de las cargas de polen en las flores visitadas. Las características florales condicionan la forma como y donde el polen es transportado y en consecuencia la efectividad del proceso de transporte de polen (Vidal y Ramírez. 2005; More *y col.* 2014).

Uno de los métodos usados para describir las relaciones entre especies de plantas y polinizadores son las llamadas redes de interacción. Entre los parámetros incluidos en las redes de interacción encontramos la conectancia y su valor porcentual. La conectancia es uno de los descriptores ampliamente utilizado e interpretado como indicativo del nivel de especificidad de las redes de interacción. El valor porcentual de la conectancia tiene implicaciones sobre la especificidad (Jordano y *col.*, 2009) y estabilidad de las interacciones (Gilbert, 2009), sin embargo, el uso del valor de la conectancia está limitado por estar inversamente relacionada con el tamaño y número de interacciones de la red (Beccacece y *col.*, 2011). Los análisis de redes de interacción también incluyen información sobre el grado de especialización de las plantas y de los animales, los cuales son expresados por las relaciones entre especies de animales/especies de plantas y la relación inversa, especies de plantas/especies de animales. El primer caso muestra cuantas especies de animales interactúan con las especies de plantas evaluadas, mientras que la relación inversa revela cuantas plantas están relacionadas con los animales observados.

El presente estudio examina la riqueza de especies de plantas y especies de esfingidos presentes en un remanente de bosque deciduo secundario urbano. Además, determina la matriz de interacción entre especies de plantas-especies de esfingidos y el grado de especialización. Los análisis de las redes de interacción y los niveles de especialización en gremios particulares de polinizadores y su relación con la fenología de floración permiten examinar los niveles de especificidad y si la especialización de la polinización por esfingidos está influenciada por la fenología de floración de las especies de plantas. Además, evaluamos si la forma de las flores, forma de transporte de polen, y la morfometría de las flores y esfingidos afectan los niveles de especificidad y especialización de la polinización por esfingidos en un remanente de bosque deciduo secundario urbano.

## **MATERIALES Y MÉTODOS**

**Área de Estudio.** Esta investigación fue realizada en el bosque deciduo secundario de la Escuela de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad Central de Venezuela, Colinas de Bello Monte, Distrito Capital (10° 29'N; 66° 33'W). El área comprende más de dos hectáreas de superficie con una altitud entre 1050 y 1100 m s. n. m. El clima es isotérmico, con una temperatura media anual entre 18 y 24°C. La precipitación media anual varía desde 550 a 1100mm. El área de estudio comprende sitios con perturbaciones recientes y otras donde no se evidencian alteraciones de la vegetación (López y Ramírez, 2004). Un total de 308 especies de plantas han sido registradas en el área de estudio, siendo Asteraceae, Fabaceae, Poaceae, Euphorbiaceae, Malvaceae y Rubiaceae las familias más abundantes (López y Ramírez, 2004). En la

composición florística también reveló la presencia de un grupo importante de especies exóticas (N=38, 12.3%) y plantas nativas introducidas de otras áreas de Venezuela (N= 22, 7.2%). Un estudio previo sobre la fenología reproductiva de las plantas en el área de estudio permitió establecer cuatro categorías fenológicas de floración para las especies de plantas y para la presencia de los esfingidos. Los períodos climáticos fueron los siguientes: (1) lluvioso (entre abril y noviembre), (2) seco, (desde diciembre hasta marzo), (3) periodo transicional lluvia-sequía, y (4) periodo transicional sequía-lluvia (López y Ramírez, 2013).

**Especies de esfingidos y plantas.** Las especies de esfingidos fueron capturadas e identificadas siguiendo dos tipos de procedimientos: (1) capturas directas durante el periodo de antesis floral. Las observaciones y capturas fueron realizadas a distintas horas a partir de los registros de las visitas de los esfingidos (Vidal y Ramírez, 2005); (2) El segundo procedimiento consistió en la captura de los esfingidos en una trampa de luz, representada por una pared blanca que colindaba con el área de vegetación. Esta trampa permanecía iluminada con luz blanca durante toda la noche. Las mariposas fueron colectadas a intervalos semanales o mensuales durante más de diez años (2000-2010). Los ejemplares fueron medidos en longitud, observados bajo el microscopio estereoscópico para determinar cargas de polen y finalmente preparados para su identificación. La información sobre la longitud de la proboscis fue registrada como el promedio de dos reportes previos para las especies (Haber y Frankie 1989; Primo y col. 2013).

Las especies de plantas fueron identificadas por medio de los granos de polen transportados por las mariposas. Muestras de polen de todas las especies con antesis nocturna fueron preparadas en láminas permanentes para su observación, caracterización y comparación con las cargas de polen registradas sobre el cuerpo de las especies de esfingidos. Los registros fenológicos de floración (López y Ramírez, 2013) facilitaron la identificación de las especies de plantas.

La unidad de polinización (flor, inflorescencia o flor-inflorescencia) fue establecida de acuerdo a la organización de las flores en las inflorescencias (Ramírez y col., 1990). Las dimensiones de la unidad de polinización (UP) fueron determinadas usando los criterios previamente establecidos (Ramírez y col., 2010). En un mínimo de diez unidades de polinización provenientes de al menos cuatro individuos diferentes fue determinado: el diámetro externo de la unidad de polinización, largo flor, largo de la unidad de polinización y largo tubo de la unidad de polinización. El tipo floral usado corresponde con la clasificación propuesta por Faegri y van der Pij (1979): (1) cepillo, está definida por sí misma y la superficie externa esta exclusivamente o parcialmente formada por los órganos sexuales, (2) bandera, unidades de polinización actinomorfas o zigomorfas con los órganos sexuales en la parte inferior de la unidad de

polinización y el polen es depositado en la parte ventral del polinizador, (3) tazón, unidades de polinización actinomorfas con los órganos reproductivos están más o menos en el centro de la unidad de polinización, (4) tubulares, flores actinomorfas o zigomorfas con tubos largos y angostos, céntricos o subcéntricos y (5) multitubulares, unidades de polinización compuesta por muchas flores tubulares. Adicionalmente, los órdenes y linajes de las especies de plantas (APG IV, 2016) fueron también incluidos para detectar la posible influencia filogenéticas de las especies de plantas polinizadas por esfingidos.

**Procesamiento de datos.** De acuerdo a las especies de plantas y especies de esfingidos identificados se determinaron los siguientes descriptores de la red de interacción: especies de plantas-especies de esfingidos: (1) número de especies polinizadoras, (2) número de especies de plantas, (3) número total de asociaciones potenciales entre el número de especies de plantas, y el número de especies de mariposas, (4) número total de asociaciones registradas entre especies de plantas y especies polinizadoras, (5) las relaciones entre especies de polinizadoras y especies de plantas.

**Conectancia y especialización.** La relación entre especies de plantas y especies de esfingidos permitió determinar la conectancia de la red de interacción, la cual es definida como el porcentaje de asociaciones respecto al total posibles asociaciones potenciales (Jordano, 1987). Además, la interacción entre especies fue determinada para cada especie de planta (número de especies de esfingidos/especie de planta) y para cada especie de esfingido (número de especies de plantas/especie de esfingido). El número promedio de especies de esfingidos por especie de planta y el número promedio de especies de plantas por especie de esfingidos representan medidas de especialización. El número de especies de plantas por especie de mariposa expresa una medida del grado de especialización: mayor promedio, menor especialización (Vázquez y Aizen, 2004). Con la finalidad de establecer las variaciones temporales en los niveles de interacción, el número de especies de plantas por especie de esfingido y el número de especies de esfingidos por especie de planta fue determinado para cada uno de los cuatro periodos fenológicos descritos.

**La especificidad de polinización.** La especificidad de las especies de esfingidos polinizadores fue determinada por el índice de especificidad de polinización (IEP) y la especificidad del sistema de polinización por esfingidos fue determinada por el valor promedio de especificidad de polinización (VPE) de acuerdo a (Ramírez, 1988). El índice de especificidad del polinizador ( $IEP_i = 1/N_i$ ) fue calculado dividiendo 1 entre el número de especies de plantas polinizadas por cada especie de esfingido ( $N_i$  = número de especies de plantas polinizadas por la especie de esfingido  $i$ ) en cada periodo fenológico. Posteriormente fue calculado el IEP promedio (IEP para cada especie de esfingido entre periodos

fenológicos. El valor promedio de especificidad (VPE) para cada especie de planta fue calculado como el promedio de los IEP de las especies de esfingidos que polinizan a cada especie de planta ( $VPE_a = (\sum IEP_i) / N_a$ ), donde  $N_a$  es el número de especies de esfingidos que polinizan a la especie de planta a).

Los valores promedios de especies de plantas por especie de esfingido y la relación inversa observada, así como los índices de polinización fueron comparadas entre los períodos fenológicos usando una prueba de ANOVA (Sokal y Rohlf, 1998). Los valores de especificidad (IEP y VPE), las dimensiones florales y el tamaño del cuerpo y longitud de la proboscis de los esfingidos fueron normalizados antes de realizar los análisis estadísticos. Los índices de especificidad fueron transformados usando el arcoseno de la raíz cuadrada. Las dimensiones florales y de los esfingidos (cuerpo y proboscis) fueron transformadas por la raíz cuadrada. Posteriormente los diferentes grupos fueron comparados usando análisis de varianza y los análisis a posteriori (Sokal y Rohlf 1998). Las relaciones entre la longitud del cuerpo de los esfingidos, longitud de la proboscis y las dimensiones florales fueron establecidas usando los coeficientes de Spearman ( $P < 0.05$ ).

## RESULTADOS

Un total de 11 especies de esfingidos fueron encontradas transportando polen de 17 especies de plantas en el remanente del bosque deciduo secundario (Tabla 1).

**Tabla 1.** Especies de esfingidos y lugar de transporte de las cargas de polen de las especies de plantas visitadas.

| Especies esfingidos                      | Especies de plantas y cargas de polen sobre el cuerpo <sup>1</sup>   |
|--|--|
| <i>Aellopus titan</i> Cramer             | <i>Lantana canescens</i> (P); <i>Lantana caracasana</i> (P); <i>Randia dioica</i> (P); <i>Rondeletia mollis</i> (P)  |
| <i>Cocytius antaeus</i> (DC.)            | <i>Bauhinia aculeata</i> (P,Ca,Vto); <i>Ceiba pentandra</i> (P, Ca)  |
| <i>Erinyis ello</i> (L.)                 | <i>Capparis flexuosa</i> (P,Ca, AA); <i>Chloroleucon mangense</i> (Ca,AA); <i>Lantana canescens</i> (P); <i>Lantana caracasana</i> (P); <i>Randia dioica</i> (P); <i>Tillandsia utriculata</i> (P); Zapoteca caracasana (Ca,AA)  |
| <i>Eumorpha anchemola</i> Cramer         | <i>Cereus hexagonus</i> (P,Ca,AA); <i>Chloroleucon mangense</i> (P,Ca,AA); <i>Guettarda roupalifolia</i> (P); Zapoteca caracasana (P,Ca,AA)  |
| <i>Eumorpha labruscae labruscae</i> (L.) | <i>Cereus hexagonus</i> (P,Ca, AA); <i>Chloroleucon mangense</i> (P,Ca); <i>Coutarea hexandra</i> (P,Ca); <i>Tillandsia utriculata</i> (P)   |
| <i>Eumorpha vites</i> (L.)               | <i>Cereus hexagonus</i> (P,Ca,Vto,AA); <i>Chloroleucon mangense</i> (Ca,AA); <i>Coutarea hexandra</i> (P,Ca,AA); <i>Lueha speciosa</i> (P,Ca,AA); <i>Randia dioica</i> (P); <i>Tillandsia utriculata</i> (P); <i>Zapoteca caracasana</i> (P,Ca,AA)   |
| <i>Isognathus xpron</i> Cramer           | <i>Bauhinia aculeata</i> (Ca,Vto,AA); <i>Calliandra riparia</i> (Ca,AA); <i>Calliandra glomerculata</i> (Ca,AA); <i>Capparis flexuosa</i> (P,AA); <i>Guettarda roupalifolia</i> (P); <i>Lueha speciosa</i> (P,Ca,AA); <i>Randia dioica</i> (P); <i>Rondeletia mollis</i> (P); <i>Zapoteca caracasana</i> (P,Ca,AA) |
| <i>Manduca ochus</i> Klug                | <i>Bauhinia aculeata</i> (Ca,Vto); <i>Capparis flexuosa</i> (P,Ca,AA); <i>Cestrum alternifolium</i> (P); <i>Lueha speciosa</i> (P,AA)  |
| <i>Manduca sexta paphus</i> Linnaeus     | <i>Capparis flexuosa</i> (P,Ca,AA); <i>Ceiba pentandra</i> (P,Ca, Vto); <i>Cestrum alternifolium</i> (P)   |
| <i>Xylophanes chiron nechus</i> Cramer   | <i>Chloroleucon mangense</i> (Ca,AA); <i>Zapoteca caracasana</i> (Ca,AA)   |
| <i>Xylophanes tersa</i> (L.)             | <i>Bauhinia aculeata</i> (P,Ca,Vto); <i>Rondeletia mollis</i> (P)  |

<sup>1</sup> Ubicación de las cargas de polen sobre el cuerpo del esfingido. P = proboscis, Ca = cabeza, Vto = ventral tórax, AA = alas anteriores

El polen era transportado principalmente en la proboscis, cabeza, ventral tórax y alas anteriores. El período de actividad de los esfingidos es predominantemente nocturno con la excepción de *Aellopus titan*, el cual fue observado durante el día. Las plantas visitadas por esfingidos pertenecen a ocho familias y ocho órdenes (Tabla 2), las cuales corresponden a cuatro líneas evolutivas (APG IV 2016). Tal distribución taxonómica sugiere que no hay un efecto filogenético importante en las especies ni en la muestra analizada.

**Tabla 2.** Grupo taxonómico, fenología y características florales de las especies de plantas visitadas por esfingidos en el remanente de bosque deciduo secundario.

| FAMILIA (Orden y Clade)<br>Especie   | Fenología de<br>floración <sup>1</sup> | Unidad de<br>polinización<br>(UP) | Tipo unidad<br>de<br>polinización <sup>2</sup> | Dimensiones (cm)          |               |             |                     | VPE <sup>3</sup><br>X(ds) |
|--|--|-----------------------------------|--|---------------------------|---------------|-------------|---------------------|---------------------------|
|  |  |                                   |  | Diámetro<br>externo<br>UP | Largo<br>Flor | Largo<br>UP | Largo<br>Tubo<br>UP |                           |
| BROMELIACEAE (Poales, Commelinides)<br><i>Tillandsia utriculata</i> L.                 | Lluvia                                 | Flor                              | Tubular  | 0.86                      | 3.52          | 3.52        | 2.11                | 0.21(0.04)                |
| CACTACEAE (Caryophyllales, Malvides)<br><i>Cereus hexagonus</i> (L.) Miller            | Lluvia                                 | Flor                              | Tubular  | 2.10                      | 5.90          | 5.90        | 4.40                | 0.22(0.05)                |
| CAPPARACEAE (Brassicales, Malvides)<br><i>Capparis flexuosa</i> (L.) L.                | Secuía-lluvia                          | Flor                              | Cepillo  | 3.09                      | 3.91          | 3.91        | 0.72                | 0.71(0.34)                |
| FABACEAE (Fabales, Fabides)<br><i>Bauhinia aculeata</i> L.                             | Secuía-lluvia                          | Flor                              | Bandera  | 7.38                      | 6.42          | 6.42        | 1.70                | 0.75(0.29)                |
| FABACEAE (Fabales, Fabides)<br><i>Calliandra glomerata</i> H. Karst.                   | Lluvia-secuía                          | Inflorescencia                    | Cepillo  | 1.97                      | 3.51          | 2.96        | 0.24                | 1.00(0.00)                |
| FABACEAE (Fabales, Fabides)<br><i>Calliandra riparia</i> Pittier                       | Lluvia-secuía                          | Inflorescencia                    | Cepillo  | 2.98                      | 4.01          | 4.47        | 1.00                | 1.00(0.00)                |
| FABACEAE (Fabales, Fabides)<br><i>Chloroleucon mangense</i> (Jacq.) Britton<br>& Rose  | Lluvia                                 | Inflorescencia                    | Cepillo  | 1.67                      | 1.38          | 1.55        | 0.32                | 0.53(0.43)                |
| FABACEAE (Fabales, Fabides)<br><i>Zapoteca caracasana</i> (Jacq.) H.M. Herr.           | Lluvia                                 | Inflorescencia                    | Cepillo  | 1.95                      | 1.49          | 2.01        | 0.09                | 0.62(0.36)                |
| MALVACEAE (Malvales, Malvides)<br><i>Caiba pentandra</i> (L.) Gaertn.                  | Secuía                                 | Flor                              | Tazón  | 2.37                      | 4.23          | 4.23        | 0.97                | 0.42(0.12)                |
| MALVACEAE (Malvales, Malvides)<br><i>Lueha speciosa</i> Wild.                          | Lluvia-secuía                          | Flor                              | Tazón  | 5.22                      | 2.86          | 2.86        | 0.00                | 0.78(0.38)                |
| RUBIACEAE (Gentianales, Malvides)<br><i>Coutarea hexandra</i> (Jacq.) K. Schum.        | Lluvia                                 | Flor                              | Tubular  | 2.96                      | 5.55          | 5.55        | 3.56                | 0.21(0.06)                |
| RUBIACEAE (Gentianales, Malvides)<br><i>Guetardia roupaiifolia</i> Rusby               | Lluvia                                 | Flor                              | Tubular  | 1.13                      | 1.59          | 1.59        | 1.52                | 0.29(0.06)                |
| RUBIACEAE (Gentianales, Malvides)<br><i>Randia diviaca</i> H. Karst.                   | Lluvia                                 | Flor                              | Tubular  | 1.48                      | 1.01          | 1.01        | 0.70                | 0.26(0.09)                |
| RUBIACEAE (Gentianales, Malvides)<br><i>Rondeletia mollis</i> S.F. Blake ex Steyerf.   | Lluvia-secuía                          | Flor                              | Tubular  | 0.51                      | 0.65          | 0.65        | 0.52                | 0.75(0.43)                |
| SOLANACEAE (Solanales, Lamides)<br><i>Cestrum alternifolium</i> (Jacq.) O.E.<br>Schulz | Secuía-lluvia                          | Flor                              | Tubular  | 0.96                      | 2.13          | 2.13        | 1.78                | 0.67(0.47)                |
| VERBENACEAE (Lamiales, Lamides)<br><i>Lantana canescens</i> Kunth                      | Lluvia                                 | Flor-<br>Inflorescencia           | Multitubular                                   | 2.03                      | 0.90          | 0.81        | 0.49                | 0.42(0.12)                |
| VERBENACEAE (Lamiales, Lamides)<br><i>Lantana caracasana</i> Turcz.                    | Lluvia                                 | Flor-<br>Inflorescencia           | Multitubular                                   | 2.01                      | 1.16          | 1.22        | 0.74                | 0.42(0.12)                |

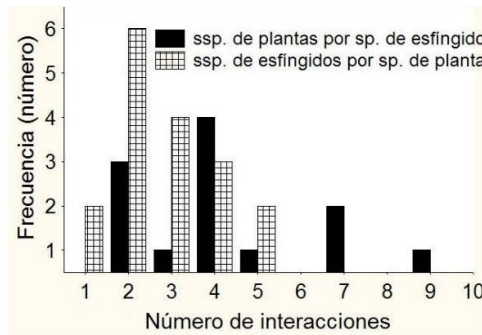
<sup>1</sup> Fenología de floración de acuerdo a López & Ramirez (2013). <sup>2</sup> Tipos florales de acuerdo a Faegri & van der Pijl (1979). <sup>3</sup> VPE = Valor Promedio de Especificidad de Polinización.

La relación especies de plantas/especie de esfingido fue 1.54 y el promedio fue de 4.36 (ds=2.34). Por el contrario, la relación especies de esfingidos/especie de planta fue 0.65 y el promedio fue de 2.82 (ds=1.24).

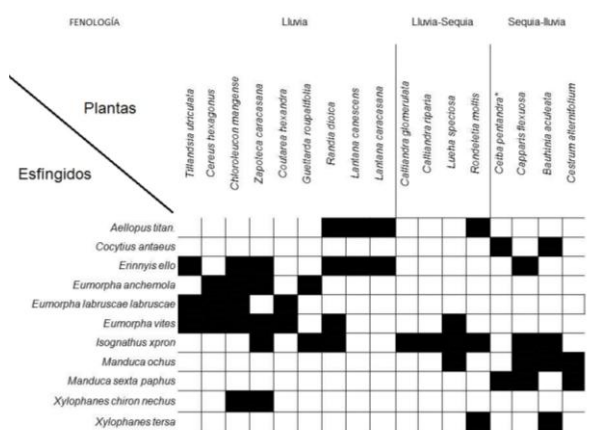
La conectancia entre especies de plantas y especies de esfingidos resultó relativamente alta (25.7%). El número de las especies de esfingidos por especie de planta mostro una tendencia decreciente de dos a cinco interacciones, mientras que la distribución de las interacciones de las especies de plantas por especie de esfingido estaba entre dos y nueve, y sin un patrón definido (Figura 1).

La fenología de polinización por esfingidos. La red de interacción entre especies de plantas y esfingidos y su relación con la fenología mostró cambios importantes entre los periodos climáticos (Figura 2). La mayoría

de las especies de plantas polinizadas por esfingidos fueron encontrados durante el período lluvioso (52.9%), seguido por la transición lluvia-sequia (23.5%), la transición sequia-lluvia (17,6%) y solo una especie de esfingido (5.9%) fue encontrada en el período seco (Tabla 3). La estacionalidad de las especies de esfingidos fue menos pronunciada entre los periodos climáticos comparados con las especies de plantas (Tabla 3). Las especies de esfingidos fueron más abundantes durante el período lluvioso, la transición sequía-lluvia y la transición lluvia-sequia; el menor número de especies de esfingidos fue encontrado en sequía.



**Figura 1.** Distribución de frecuencia del número de interacciones entre las especies de esfingidos y especies de plantas.



**Figura 2.** Red de interacción entre especies de plantas y esfingidos y su relación con la fenología.

La fenología de las interacciones mostró que la relación especies de plantas por especie de esfingido incrementó desde los periodos de sequía y transición sequia-lluvia hasta el período lluvioso; luego decrece en la

transición lluvia-sequia (Tabla 3). Lo opuesto ocurrió para la relación especies de esfingidos por especie de planta: los valores decrecen desde los periodos de sequía y transición sequía-lluvia hasta el período lluvioso; luego incrementa en la transición lluvia-sequia (Tabla 3). La relación y el promedio de plantas por esfingido determinados para todas las especies de plantas, independientemente de los periodos climáticos, son mayores a los valores encontrados para la relación y el promedio de plantas por esfingido en cada uno de los cuatro periodos climáticos. En contraste, la relación y el promedio de esfingidos por plantas determinados para todas las especies de esfingidos, independientemente de los periodos climáticos, son mayores a los valores encontrados para la relación y el promedio de esfingidos por planta en cada uno de los cuatro periodos climáticos (Tabla 3).

**Tabla 3.** Número de especies de plantas, especies de esfingidos, descriptores de las interacciones y valor promedio de especificidad de acuerdo a la fenología de floración. Los resultados de los análisis de varianza están al final de cada columna.

| Fenología        | Número spp. plantas | Número spp. esfingidos | spp. plantas / spp. esfingidos |  | spp. esfingidos / spp. plantas |                                     | Valor promedio de especificidad (VPE) |
|------------------|---------------------|------------------------|--------------------------------|--|--------------------------------|-------------------------------------|---------------------------------------|
|                  |                     |                        | Relación                       | X(DS)                                  | Relación                       | X(DS)                               | X(DS)                                 |
| Sequia (S)       | 1                   | 2                      | 0.50                           | 1.00(0.00)                             | 2.00                           | 2.00(-)                             | 0.42(-)                               |
| Transición S-II  | 3                   | 6                      | 0.50                           | 1.67(1.82)                             | 2.00                           | 3.33(1.15)                          | 0.71(0.04)                            |
| Lluvia (ll)      | 9                   | 7                      | 1.28                           | 4.00(1.53)*                            | 0.78                           | 3.11(1.27)                          | 0.35(0.15)*                           |
| Transición ll-S  | 4                   | 5                      | 0.80                           | 1.60(1.34)                             | 1.25                           | 2.00(1.15)                          | 0.88(0.14)                            |
| Resultados ANOVA |                     |                        |                                | F <sub>(3,16)</sub> = 6.7<br>(P=0.004) |                                | F <sub>(3,13)</sub> = 1.2<br>(n.s.) | F <sub>(3,13)</sub> = 13.05, P=0.0003 |
| Valores totales  | 17                  | 11                     | 1.54                           | 4.36(2.34)                             | 0.65                           | 2.82(1.24)                          | 0.56(0.26)                            |

\*= Promedio estadísticamente diferentes a los otros promedios de acuerdo al test *a posteriori*

El valor promedio de especificidad del sistema de polinización (VPE) por esfingidos es significativamente mayor durante los periodos de transición lluvia-sequia y sequía-lluvia, y menor durante el periodo lluvioso (Tabla 3). La contrastación entre el valor promedio de especificidad determinado independientemente a la fenología y los valores promedio de especificidad calculada para cada periodo climático, evidenció que la distribución fenológica de floración es un elemento que reduce la sobreposición e incrementa la especificidad de polinización.

**Morfología y morfometría de flores y esfingidos.** Las características morfológicas y morfométricas de la unidad de polinización y el valor promedio de especificidad de las plantas polinizadas por esfingidos están en la tabla 2. La mayoría de las especies de plantas polinizadas por esfingidos tienen unidades de polinización representadas por la flor, seguida por inflorescencias y las unidades de polinización menos abundantes fueron las flores-inflorescencias en la muestra examinada. Los tipos de unidad de polinización más frecuente en la muestra examinada fueron tubulares seguida por unidades de polinización tipo cepillo. El análisis morfométrico de las flores y unidades de polinización reveló que el diámetro externo de la unidad de polinización es mayor a un centímetro en la mayoría de las especies polinizadas por esfingidos (Tabla 2). Con la excepción de *Rondeletia mollis* y

*Lantana canescens*, el largo floral y largo de la unidad de polinización son mayores a un centímetro. Por el contrario, diez de las especies polinizadas por esfingidos tienen una longitud del tubo de la unidad de polinización menor a un centímetro y solo tres especies tienen longitudes del tubo de la unidad de polinización mayor a dos centímetros.

**Especificidad de los esfingidos polinizadores y sus características morfométricas.** La relación entre el largo del cuerpo y el largo de la proboscis de los esfingidos resultó positiva y significativa ( $r = 0.43$   $P < 0.05$ ). El índice de especificidad de las especies polinizadoras (IEP) varió entre baja especificidad ( $IEP < 0.33$ ) como en las especies de *Eumorpha* y máxima especificidad ( $IEP = 1$ ), como en *Xylophanes tersa* (Tabla 4). El IEP decreció con el incremento del largo del cuerpo de los esfingidos ( $r = -0.61$ ,  $P < 0.05$ ) y no estaba correlacionado significativamente con el largo de la proboscis de los esfingidos ( $r = 0.11$ , N.S.). El valor promedio de especificidad del sistema de polinización (VPE) incrementó positiva y significativamente con el largo de la proboscis, pero fue independiente del largo del cuerpo de los esfingidos (Tabla 5).

**Tabla 4.** Especies de esfingidos, longitud promedio del cuerpo, longitud proboscis e índice de especificidad de las especies de esfingidos (polinizadores).

| Especie de esfingido                | Largo cuerpo<br>(cm) | Largo proboscis <sup>1</sup><br>(cm) | IEP <sup>2</sup><br>X(ds) |
|-------------------------------------|----------------------|--------------------------------------|---------------------------|
| <i>Aellopus titan</i>               | 3.6                  | 2.3                                  | 0.67(0.47)                |
| <i>Cocytius antaeus</i>             | 7.0                  | 12.2                                 | 0.50(0.00)                |
| <i>Erinnyis ello</i>                | 3.7                  | 3.8                                  | 0.60(0.57)                |
| <i>Eumorpha anchemola</i>           | 7.0                  | 5.8                                  | 0.25(0.00)                |
| <i>Eumorpha labruscae labruscae</i> | 5.9                  | 5.5                                  | 0.25(0.00)                |
| <i>Eumorpha vites</i>               | 5.5                  | 3.7                                  | 0.58(0.59)                |
| <i>Isognathus xpron</i>             | 4.3                  | ND                                   | 0.36(0.13)                |
| <i>Manduca ochus</i>                | 4.9                  | 13.6                                 | 0.67(0.47)                |
| <i>Manduca sexta paphus</i>         | 4.8                  | 8.8                                  | 0.33(0.00)                |
| <i>Xylophanes chiron nechus</i>     | 5.1                  | 4.6                                  | 0.50(0.00)                |
| <i>Xylophanes tersa</i>             | 3.7                  | 3.2                                  | 1.00(0.00)                |

<sup>1</sup> Estimado como promedio de las medidas reportadas por Haber y Frankie (1989) y Primo y col.(2013). ND = no disponible.

<sup>2</sup> IEP = índices de especificidad de las especies de esfingidos expresados como promedios de los periodos fenológicos.

**Relaciones morfométricas entre esfingidos y unidades de polinización.** La longitud del cuerpo y la proboscis de los esfingidos mostraron correlaciones positivas y significativas con el largo de la flor y el largo de la unidad de polinización (UP). El diámetro externo de la UP solo incrementó significativamente con el largo de la proboscis (Tabla 5).

**Tabla 5.** Coeficientes de correlación entre las características morfométricas de las flores, esfingidos y el valor promedio de especificidad de polinización (VPE).

|                                       | Diámetro externo UP | Largo Flor | Largo UP | Largo tubo UP | Valor promedio de especificidad VPE |
|---------------------------------------|---------------------|------------|----------|---------------|-------------------------------------|
| Largo cuerpo esfingidos               | 0.12                | 0.38*      | 0.41*    | 0.24          | -0.17                               |
| Largo proboscis esfingidos            | 0.39*               | 0.45*      | 0.45*    | 0.08          | 0.34*                               |
| Valor promedio de especificidad (VPE) | 0.41*               | -0.11      | -0.08    | -0.59*        | -                                   |

\*Valores estadísticamente significativos ( $P < 0.05$ )

Los valores morfométricos promedios de los esfingidos y las flores mostraron los siguientes valores para la muestra analizada. El largo promedio del cuerpo ( $X = 2.23$ ,  $ds = 0.26$ ) y la proboscis ( $X = 2.42$ ,  $ds = 0.73$ ) de los esfingidos resultaron estadísticamente mayores ( $F_{(82,5)} = 11.67$ ,  $P < 0.00$ ) que el diámetro de la unidad de polinización ( $X = 1.40$ ,  $ds = 0.57$ ), largo flor ( $X = 1.52$ ,  $ds = 0.54$ ), largo unidad de polinización ( $X = 1.40$ ,  $ds = 0.49$ ) y largo tubo de la unidad de polinización ( $X = 0.90$ ,  $ds = 0.41$ ).

**Las características morfológicas florales.** La unidad de polinización fue la flor ( $N = 11$ , 64.7%), seguido por la inflorescencia ( $N = 4$ , 23.5%) y la flor-inflorescencia ( $N = 2$ , 11.8%) en la muestra analizada. Las frecuencias de los tipos morfológicos de la unidad de polinización fueron: tubular ( $N = 7$ , 41.2%), cepillo ( $N = 5$ , 29.4%), multitubular ( $N = 2$ , 11.8%), tazón ( $N = 2$ , 11.8%) y bandera ( $N = 1$ , 5.9%).

**La especificidad de la polinización por esfingidos.** El valor promedio de especificidad (VPE) varió notablemente entre las especies de plantas (Tabla 2). Los menores promedios o menores niveles de especificidad promedio fueron registrados en *Coutarea hexandra* y *Tillandsia utriculata* y los mayores promedios de especificidad fueron encontrados en *Calliandra* spp.

Por otra parte, los valores promedios de especificidad (VPE) variaron significativamente de acuerdo al tipo de unidad de polinización ( $F_{(2,14)} = 3.88$ ,  $P = 0.045$ ). Las inflorescencias mostraron mayores valores promedios de especificidad ( $X = 0.79$ ,  $ds = 0.24$ ) que flores individuales ( $X = 0.48$ ,  $ds = 0.25$ ) y flores-inflorescencias ( $0.42$ ,  $ds = 0$ ). En contraste, el VPE resultó no significativo entre los tipos morfológicos florales ( $F_{(4,12)} = 2.73$ , n.s.). No obstante, los mayores VPE fueron encontrados en formas florales tipo cepillo ( $X = 0.77$ ,  $ds = 0.21$ ), bandera ( $X = 0.75$ ) y tazón ( $X = 0.59$ ,  $ds = 0.25$ ), y los menores en tipos florales multitubulares ( $X = 0.42$ ,  $ds = 0$ ) y tubulares ( $X = 0.37$ ,  $ds = 0.23$ ).

**Morfometría de esfingidos, flores y valor promedio de especificidad (VPE).** La especificidad de la polinización por esfingidos está influenciada por el tamaño de la unidad de polinización (UP). El valor promedio de especificidad por esfingidos (VPE) incrementó con el diámetro externo de la UP ( $N = 39$ ,  $r = 0.41$ ,  $P < 0.0009$ ), mientras que disminuyó con el incremento

en el largo del tubo de la UP ( $N = 39$ ,  $r = -0.59$ ,  $P < 0.0001$ ). El largo de la proboscis de los esfingidos también está relacionado con la especificidad del sistema de polinización. El VPE incrementó con el largo de las proboscis de los esfingidos ( $N = 39$ ,  $r = 0.39$ ,  $P < 0.0141$ ), es decir, plantas polinizadas por esfingidos con largas proboscis tienen mayor valor promedio de especificidad.

## DISCUSIÓN

El número de especies de esfingidos registrados en el bosque deciduo secundario es comparable con algunos censos (Beccacece y col., 2011; Cavalheiro y col., 2023), aunque la mayoría de estudios de comunidades de esfingidos muestran una riqueza mucho mayor (Haber y Frankie, 1989; Primo y col., 2013; Flores y Cañamero, 2015; Mertens y col., 2021). La baja riqueza de especies de esfingidos en el bosque deciduo secundario puede ser explicada por la condición urbana de vegetación alterada y fragmentada. La perturbación de estas áreas desde más de cincuenta años podría también afectar a las orugas de muchas especies de esfingidos que se alimentan de plantas huéspedes para completar sus ciclos de vida (Ballesteros Mejía y col., 2020). En este contexto, la riqueza actual de esfingidos en el remanente de bosque secundario puede ser el resultado de procesos históricos, perturbaciones y fragmentación del hábitat.

El número de especies de plantas utilizadas por esfingidos polinizadores en el bosque deciduo secundario es superior a otros estudios de áreas tropicales (Ramírez, 1989; 2004; Ramírez, 1989; Ramírez y Briceño, 2014; Diogo y col., 2016; Barrios y Ramírez, 2020; Nóbrega y Quirino, 2020; Borgiani y col., 2022; Ramírez y Briceño, 2021; Barták, y Tropek, 2025). Sin embargo, otros registros muestran mayor número de especies de plantas polinizadas por esfingidos (Haber y Frankie, 1989; Genini y col., 2021; Haber y Frankie, 1989; Haber y Frankie, 1989; Primo y col., 2013). Al considerar la frecuencia a nivel comunitario, encontramos que, para un total de 173 especies de plantas evaluadas en el sistema de polinización, 11.5% de las especies de plantas son polinizadas por esfingidos en el bosque deciduo secundario (M. López, no publicado), lo cual representa un porcentaje superior a muchos de los reportes previos (Ramírez, 1989; 2004; Diogo y col., 2016; Barrios y Ramírez, 2020; Nóbrega y Quirino, 2020; Borgiani y col., 2022; Ramírez y Briceño, 2014; 2021). Por otra parte, los esfingidos no representan la principal adaptación de polinización en algunas de las especies. Un estudio exhaustivo de los sistemas de polinización en el bosque deciduo secundario ( $N = 173$  especies de plantas), muestra que los esfingidos pueden ser polinizadores secundarios o adjuntos de otros sistemas de polinización. Por ejemplo, los polinizadores principales de *Ceiba pentandra* y *Cereus hexagonus* son murciélagos, las especies de *Calliandra* son principalmente polinizadas por aves y las especies de *Lantana* son también polinizadas por mariposas diurnas y otros insectos. Es importante agregar que algunas especies de esfingidos fueron

observados en *Agave cocui*, *Nicotiana glauca* y *Cleome spinosa*, pero no fueron capturados ni identificados. La riqueza de especies de plantas y esfingidos presentes en el remanente de bosque urbano resalta la necesidad de proteger estas áreas para la conservación de la biodiversidad de plantas esfingófilas y las especies de esfingidos.

La conectancia de la red de interacción registrada en el presente estudio puede ser considerada alta comparada con otras redes de plantas y esfingidos (Lautenschleger *y col.*, 2020), lo cual indica una alta conectividad y sugiere altos niveles de interacción entre las especies de esfingidos y plantas en el remanente de bosque secundario estudiado. Sin embargo, el reducido tamaño de la red y el número de interacciones entre especies de plantas y esfingidos limita el alcance del valor de conectancia (Jordano *y col.*, 2009). Al considerar que la robustez, esta correlacionada con la conectancia (Dunne *y col.*, 2002) y que la robustez tiene consecuencias para la estabilidad (Gilbert, 2009), entonces el alto valor de conectancia podría conferir mayor estabilidad a la red de interacción plantas-esfingidos en el bosque deciduo secundario.

Las relaciones entre especies de plantas por especie de esfingido y las relaciones entre las especies de esfingidos por especie de planta son indicativos del grado de especialización de cada uno de los grupos de especies. Bajos valores de interacciones (1-2) indican altos niveles de especialización, mientras que mayores valores de interacciones ( $\geq 3$ ) muestran menores niveles de especialización. Además, la frecuencia con la cual ocurren las interacciones (1, 2, 3, ...etc.) es importante para establecer la especialización del sistema de interacciones. En este contexto, la alta frecuencia de las interacciones entre uno y dos especies de esfingidos por especie de planta indica que las especies de plantas pueden tener altos niveles de especialización, pero también muchas otras especies de plantas presentan mayor número de interacciones ( $\geq 3$ ) y menores niveles de especialización. Frecuencias de interacciones mayores de dos indican menores niveles de especialización que difieren de lo esperado para la mayoría de las redes de interacción planta-animal (Jordano, 1987; Ramírez, 1989; Jordano *y col.*, 2009; Ramírez y Briceño, 2014). Así que las especies de plantas estudiadas exhibieron diferentes niveles de especialización. El mayor rango de especies de plantas por especie de esfingido sin tendencia definida, indica que las especies de esfingidos muestran bajos niveles de especialización en los patrones de interacción. Los cálculos generales de los descriptores de las interacciones para el gremio de plantas polinizadas por esfingidos en el bosque secundario también revelaron mayor especialización de las especies de plantas (relaciones y promedios) que las especies de esfingidos. La alta especialización de las especies de plantas a la polinización por esfingidos permite destacar la fragilidad de este sistema de polinización y enfatiza la necesidad de la conservación de los esfingidos y plantas para mantener el equilibrio reproductivo de las especies de plantas y proteger la diversidad de gremios polinizadores en relictos de vegetación.

La fenología floral de especies polinizadas por esfingidos representa un parámetro importante para entender la organización de la polinización a nivel comunitario. Mayores valores de la relación y promedio de especies de plantas por especie de esfingido para el total de la muestra analizada indican que más de una especie de planta es visitada por cada especie de esfingido y en consecuencia hay sobreposición de los polinizadores utilizados por las especies de plantas. La fenológica mostró que la relación y el promedio de especies de plantas por especie de esfingido fueron mayores durante el período lluvioso, lo cual indica mayores niveles de sobreposición comparado con los otros períodos climáticos. Una baja relación entre el número de especies de esfingidos por especie de planta para el total de la muestra, indica una condición de baja especificidad de las especies de esfingidos, además, muchas especies de esfingidos deben ser compartidos entre el mayor número de especies de plantas. Sin embargo, la fenología de floración reveló cambios estacionales de la relación entre especies de esfingidos por especie de planta: encontramos una baja especialización durante el lluvioso, el cual resulta de la mayor sobreposición de las especies de plantas que comparten esfingidos polinizadores. En contraste, los promedios de especies de esfingidos por especie de planta en el bosque deciduo secundario, no exhibieron cambios significativos a lo largo de los períodos fenológicos, lo cual indica bajos y similares niveles de especialización de las plantas con relación a las especies de esfingidos que las polinizan.

El mayor número de especies de plantas y esfingidos durante el período lluvioso concuerda con estudios previos sobre la distribución temporal de plantas y esfingidos (Haber y Frankie, 1989; Genini *y col.*, 2021; Mertens *y col.*, 2021; Primo *y col.*, 2013). Los menores niveles de especificidad de polinización acontecen durante el período lluvioso, donde convergen un mayor número de especies de plantas y especies de esfingidos polinizadores. Sin embargo, la sobreposición de las especies de plantas polinizadas por las mismas especies de esfingidos puede evadir la sobreposición efectiva por medio de diferentes mecanismos: 1- separación temporal de la floración en diferentes meses del período lluvioso. 2- Separación espacial y sucesional de las especies de plantas que pueden presentar diferentes nichos ecológicos en cuanto a la estratificación vertical y hábitat (secundario o primario). 3- Estrategias morfológicas florales que permitan el transporte de polen en diferentes partes del cuerpo de los esfingidos. La especificidad de transporte de polen es una estrategia importante para evadir la contaminación de las cargas del polen en especies que solapan los periodos fenológicos de floración y polinizadores (Ramírez, 1992; Vidal y Ramírez, 2005). Por ejemplo, en el caso de las plantas estudiadas con flores tipo cepillo (e.g. *Chloroleucon* y *Zapoteca*) tienden a depositar polen en la cabeza y alas anteriores, mientras que las especies con flores tubulares (e.g. *Guettarda* y *Tillandsia*) depositan polen principalmente en la proboscis de los esfingidos. Así, la ubicación diferencial de las cargas de polen sobre el cuerpo de los polinizadores

representa una estrategia a considerar en los estudios de especificidad de polinización, aunque algunos estudios en comunidades de esfingidos no muestran una tendencia firme en cuanto a la deposición diferencial de las cargas de polen sobre el cuerpo de los esfingidos (More *y col.*, 2014). El transporte de polen en diferentes partes del cuerpo de los polinizadores compartidos por diferentes especies de plantas incide directamente en la reproducción de las especies de plantas.

La mayor especificidad del sistema de polinización por esfingidos ocurrió durante los periodos fenológicos con menor número de especies de plantas y esfingidos, meses climáticamente menos favorables para la reproducción de las plantas y para la disponibilidad de follaje del cual se alimentan las larvas de los esfingidos. La floración durante los periodos de transición: lluvia-sequía y sequía-lluvia, podría ser interpretada como una estrategia fenológica de floración que reduce la interferencia por medio del menor número de especies de plantas que comparten esfingidos polinizadores durante estos cortos periodos climáticos. Florecer durante estos periodos fenológicos de transición climática, en los cuales hay menor disponibilidad de los recursos hídricos, corresponden con estrategias de las plantas que poseen características estructurales adecuadas para reproducirse en periodos fenológicos adversos para la reproducción.

La morfometría de las flores y esfingidos representan atributos significativos en el proceso de polinización y la especificidad del transporte de polen. Nuestros resultados revelan que los esfingidos de mayor longitud visitan mayor número de especies de plantas, es decir tienen menor índice de especificidad de polinización (IEP). Sin embargo, la longitud de la proboscis no estaba correlacionada con el número de especies de plantas visitadas por los esfingidos, lo cual contrasta con estudios previos en donde se demuestran que los esfingidos con largas proboscis tienden a visitar un gran número de especies de plantas (Haber y Frankie, 1989; Martins *y col.*, 2013; Johnson *y col.*, 2017). Aunque la longitud de la proboscis de los esfingidos no estaba correlacionada con el índice de especificidad de polinización (IEP), la correlación significativa entre la longitud del cuerpo y la proboscis de los esfingidos apoya la condición polífaga de las especies de esfingidos de mayor longitud.

Las relaciones entre las dimensiones de las flores y los polinizadores frecuentemente corresponden a acoplamientos que armonizan el proceso de transporte de polen y en muchos casos la accesibilidad a la recompensa que ofrecen las flores, lo que últimamente determina la especificidad de polinización. En nuestro estudio, las especies de plantas con flores de mayor longitud tienden a ser más especializadas. Las mayores dimensiones del cuerpo y proboscis de los esfingidos en comparación con los valores morfométricos florales sugieren alta especialización en la polinización por esfingidos. Estudios previos han destacado la importancia de la relación entre el tamaño flor y longitud de

la proboscis de los esfingidos (Haber y Frankie, 1989; More y col., 2014; Cavalheiro y col., 2023). Sin embargo, esta correlación no es válida entre la longitud de la proboscis y para todas las medidas florales. La ausencia de concordancia entre el largo del tubo de la unidad de polinización y el largo de la proboscis de los esfingidos en nuestro estudio coincide con otros estudios (e.g. Martins y col., 2013; Johnson y col., 2017; Mertens y col., 2021). Por el contrario, las relaciones entre la morfometría de los esfingidos con el largo floral, y el largo y diámetro externo de la unidad de polinización (UP) concuerdan con la preferencia de flores grandes y profundas reportadas para los esfingidos (Mertens y col., 2021), lo cual parece estar asociada con la atracción de especies de esfingidos de mayor tamaño, los cuales muestran mayores niveles de especificidad de polinización. Además, la longitud de la proboscis de los esfingidos también está relacionada con el valor promedio de especificidad del sistema de polinización. Aunque los esfingidos con proboscis más largas tienden a ser generalistas en sus hábitos de alimentación, las plantas muestran mayor especialización a esfingidos con proboscis de mayor longitud que el tubo floral (Johnson y col., 2017). Tales tendencias son corroboradas porque el valor promedio de especificidad de polinización (VPE) incrementó con el largo de las proboscis de los esfingidos.

La especificidad de polinización por esfingidos también está influenciada por las características morfológicas de las unidades de polinización. El mayor valor promedio de especificidad de polinización (VPE) en inflorescencias comparado con flores y flores-inflorescencias contrasta con la idea de que los mayores niveles de especificidad ocurren en flores tubulares. Tal tendencia es corroborada por mayor valor promedio de especificidad de polinización (VPE) en tipos florales tipo cepillo, los cuales corresponden principalmente con inflorescencias y los más bajos valores promedio de especificidad en tipos florales multitubulares y tubulares. No obstante, el tamaño de la unidad de polinización influencia la especificidad de la polinización por esfingidos. Contrariamente a lo esperado, el incremento en el VPE incrementa con el diámetro externo de la unidad de polinización, mientras que el VPE disminuye con el incremento en el largo del tubo de la unidad de polinización. Esto último puede ser explicado porque flores con largos tubos son polinizadas por esfingidos de proboscis más largas que tienden a ser más generalistas en sus hábitos de alimentación (Johnson y col., 2017). De acuerdo a lo anterior, la morfometría de flores y la de los esfingidos representan variables determinantes en la especificidad del sistema de polinización por esfingidos en el bosque deciduo secundario.

## **CONCLUSIONES**

El número de esfingidos registrado en el bosque deciduo secundario es relativamente bajo en comparación con otras comunidades tropicales, aunque el número de plantas es relativamente alto. La red de interacción

planta-esfingido mostro alta conectividad, lo que sugiere elevados niveles de interacción y podría conferir mayor estabilidad a la relación esfingidos-plantas. La fenología de floración contribuye con una reducción en los niveles de sobreposición de las especies de plantas, lo cual conlleva a mayor especificidad del sistema de polinización. La relación entre morfometría de las unidades de polinización y el tamaño del cuerpo y proboscis de los esfingidos muestra que los esfingidos de mayor longitud visitan mayor número de especies de plantas y en consecuencia son menos específicos. Las especies de plantas con flores de mayor longitud tienden a ser más especializadas en la polinización. El valor promedio de especificidad de polinización incrementó con el largo de las proboscis de los esfingidos. La especificidad de los sistemas de polinización por esfingidos no difiere entre tipos morfológicos de las de las unidades de polinización, sin embargo, la diversidad morfológica de las unidades de polinización favorece el transporte diferencial de las cargas de polen sobre el cuerpo de los esfingidos.

## LITERATURA CITADA

- APG, IV. 2016. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. *Bot. J. Linnean Soc.* 181: 1–20.
- Ballesteros Mejia, L., P. Arnal, W. Hallwachs, J. Haxaire, D. Janzen, I.J. Kitching y R. Rougerie. 2020. A global food plant dataset for wild silkmoths and hawkmoths and its use in documenting polyphagy of their caterpillars (Lepidoptera: Bombycoidea: Saturniidae, Sphingidae). *Biodiversity Data Journal* 8:e60027.
- Barrios, Y. y N. Ramírez. 2020. Biología floral y solapamiento fenológico de las angiospermas de un bosque inundable, cuenca del lago de Maracaibo, Venezuela. *Acta Bot. Mex.* 127: e1704.
- Barták, M. y R. Tropek 2025. When the day ends: Review on the importance of nocturnal moths as pollinators in tropical ecosystems. *J. Trop. Ecol.* 41(e5):1-12.
- Beccacece, H.M., A.I. Zapata, N.A. Villafañe, A. Zarco, M.P. Cherini, y M.E. Drewniak. 2011. Riqueza de esfingidos (Lepidoptera: Sphingidae) en el Bosque Serrano de la Reserva Hídrica Natural “Parque La Quebrada” y sus alrededores (Córdoba, Argentina). *Rev. Soc. Entomol. Arg.* 70(1-2):137-140.
- Borgiani, R., M.T. Grombone-Guaratini, B.C.Vargas, A.E. Martins, M.G.G. Camargo, y L.P.C. Morellato. 2022. Floristic composition, pollination and seed-dispersal systems in a target cerrado conservation area. *Biota Neotr.* 22(2): e20211318.
- Cavalheiro L.B.D., J. Vizentin-Bugoni, R. Spaniol, y C.A. Iserhard. 2023. Hawkmoths' evolutionary history structures plant-pollinator interactions frequency, beyond its effect through ecological traits. DOI: 10.22541/au.167285904.43333980/v2.
- Diogo I.F.S., F.R. Martins, C.F. Verola y I.R. da Costa 2016. Variation in plant-animal interactions along an elevational gradient of moist forest in a semiarid area of Brazil. *Acta Bot. Brasil.* 30(1):27-34.
- Dunne J.A., R.J. William, y N.D. Martínez. 2002. Network structure and biodiversity loss in food webs: robustness increases with connectance. *Ecol. Lett.* 5:558–567.
- Faegri, K. y L. van der Pijl. 1979. *The principles of pollination ecology*. Oxford: Pergamon Press.

- Flores, D.D.C. y A.B. Cañamero. 2015. Diversidad de los ensambles de esfingidos (Lepidoptera: Sphingidae) de un bosque siempreverde mesófilo, Sierra del Rosario, Cuba. *Rev. Cubana Cienc. Biol.* 4: 27-35.
- Genini, J., P.R. Guimarães Jr, M. Sazima, I. Sazima, y L.P.C. Morellato. 2021. Temporal organization among pollination systems in a tropical seasonal forest. *The Sci. Nat.* 108:34.
- Gilbert, A.J. 2009. Connectance indicates the robustness of food webs when subjected to species loss. *Ecol. Ind.* 9:72-80.
- Haber, W.A. y G.W. Frankie. 1989. A tropical hawkmoth community: Costa Rican dry forest Sphingidae. *Biotropica* 21:155-172.
- Johnson, S.D., M. More, F.W. Amorim, W.A. Haber, G.W. Frankie, D.A. Stanley, A.A. Cocucci, y R.A. Raguso. 2017. The long and the short of it: a global analysis of hawkmoth pollination niches and interaction networks. *Funct. Ecol.* 31: 101-115.
- Jordano, P. 1987. Patterns of mutualistic interactions in pollination and seed dispersal: connectance, dependence asymmetries, and coevolution. *Amer. Nat.* 129: 657-667.
- Jordano, P., D. Vázquez, y J. Bascompte. 2009. *Redes complejas de interacciones mutualistas planta-animal*. Ecología y evolución de las interacciones planta-animal: conceptos y aplicaciones. Editorial Universitaria, Santiago, Chile. 17-41.
- Lautenschleger, A., J. Vizentin-Bugoni, L. Cavalheiro, y C.A. Iserhard. 2020. Morphological matching and phenological overlap promote niche partitioning and shape a mutualistic plant-hawkmoth network. *Ecol. Entomol.* 46(2):292-300.
- López, M. y N. Ramírez. 2004. Composición florística y abundancia de las especies en un remanente de bosque deciduo secundario. *Acta Biol. Venez.* 24:29-71.
- López, M. y N. Ramírez. 2013. Fenología reproductiva de un remanente de bosque deciduo secundario. *Acta Biol. Venez.* 33:1-22.
- Martins, D.J. y S.D. Johnson. 2013. Interactions between hawkmoths and flowering plants in East Africa: polyphagy and evolutionary specialization in an ecological context. *Biol. J. Linn. Soc.* 110:199-213.
- Mertens, J.E.J., L. Brisson, Š. Janeček, Y. Klomberg, V. Maicher, S. Sáfian, S. Delabye, P. Potocký, I.N. Kobe, T. Pyrcz y R. Tropek. 2021. Elevational and seasonal patterns of butterflies and hawkmoths in plant-pollinator networks in tropical rainforests of Mount Cameroon. *Sci. Rep.* 11:9710.
- More, M., S. Benitez-Vieyra, A.N. Sersic, y A.A. Cocucci. 2014. Patrones de depósito de polen sobre el cuerpo de los polinizadores en comunidades esfingófilas de Argentina subtropical. *Darwiniana* 2(1):174-196.
- Nóbrega, S.R. y Z.G.M. Quirino. 2020. Sistemas de Polinização em um remanescente de Mata Atlântica Paraibana. *Res. Soc. Devel.*, 9(9):e444997611.
- Primo, L.M., J.A. Duarte y A.I.C. Machado. 2013 Hawkmoth fauna (Sphingidae, Lepidoptera) in a semi-deciduous rainforest remnant: composition, temporal fluctuations, and new records for northeastern Brazil. *Anais Acad. Brasil. Ciênc.* 85: 1177-1188.
- Ramírez, N. 1988. Como evaluar el sistema de polinización a nivel comunitario. *Acta Cient. Venez.* 39:304-305.
- Ramírez, N. 1989. Biología de polinización en una comunidad arbustiva tropical de la Alta Guayana venezolana. *Biotropica* 21:319-330.
- Ramírez, N., C. Gil, O. Hokche, A. Seres y Y. Brito. 1990. Biología floral de una comunidad arbustiva tropical en la Guayana venezolana. *Ann. Miss. Bot. Gard.* 77:383-397.
- Ramírez, N. 1992. Especificidad de los Sistemas de polinización en una comunidad arbustiva de la Guayana Venezolana. *Ecotropicos* 5:1-19.

- Ramírez, N. 2004. Ecology of pollination in a tropical Venezuelan savanna. *Pl. Ecol.* 173:171-189.
- Ramírez, N. 2006. Temporal variation of pollination classes in a tropical Venezuelan plain: the importance of habitats and life-forms. *Canadian J. Bot.* 84(3):443-452.
- Ramírez, N., J.M. Nassar, L. Valera, V. Garay, H. Briceño, M. Quijada, Y.A. Moret y J. Montilla. 2010. Variación Morfométrica floral en *Pachira quinata* A.W. Alverson (Bombacaceae). *Acta Bot. Venez.* 33:83-102.
- Ramírez, N. y H. Briceño. 2014. Interacciones polinizador-planta en sabana natural y perturbada. *Mem. Inst. Biol. Exp.* 7:125-128.
- Ramírez, N. y H. Briceño. 2021. Pollination types and plant reproductive systems of two areas of Venezuelan cloud forests. *Inter. J. Pl. Repr. Biol.* 13(2):176-197.
- Sokal, R. y F. Rohlf. 1998. *Biometry*. San Francisco, CA: WH Freeman.
- Vázquez, P.D. y M.A. Aizen. 2004. Asymmetric specialization: a pervasive feature of plant-pollinator interactions. *Ecology* 85:1251-1257.
- Vidal, M.C. y N. Ramírez. 2005. Especificidad y nicho de polinización de especies de plantas de un bosque deciduo secundario. *Ecotropicos* 18(2):73-88.

# CRUSTÁCEOS DECÁPODOS LITORALES DE LA PLAYA EL AMPARO, ISLA DE COCHE, VENEZUELA.

## III. INFRAORDEN BRACHYURA

*Pedro Rodríguez\*, Carlos Lira, Norman Muñoz y Dilcia Morales*

Laboratorio de Zoología y Carcinología. Grupo de Investigación en Carcinología, Universidad de Oriente, Núcleo Nueva Esparta, Calle Principal - La Marina, Boca del Río, Isla de Margarita, Venezuela. Apdo.6304. \*pedrodriguezr34@gmail.com.

### RESUMEN

Un total de 144 ejemplares de crustáceos pertenecientes al infraorden Brachyura fueron analizados, correspondientes a 13 familias, 23 géneros y 26 especies, de las cuales 22 constituyen primeros registros para la isla de Coche. Se señala por primera vez la presencia de *Panopeus lacustris* en aguas venezolanas, aunque es probable que todos los registros de *Panopeus herbstii* para el país, realizados durante más de 150 años, se correspondan realmente con la primera de estas especies.

**Palabras clave:** biodiversidad, taxonomía, cangrejos, mar Caribe, Panopeidae.

### Littoral decapod crustaceans of El Amparo Beach, Coche Island, Venezuela. III. Infraorder Brachyura

### ABSTRACT

A total of 144 specimens of crustaceans belonging to the infraorder Brachyura were analyzed, corresponding to 13 families, 23 genera and 26 species, of which 22 constitute the first records for the Coche Island. The presence of *Panopeus lacustris* in Venezuelan waters is reported for the first time, although it is likely that all records of *Panopeus herbstii* for the country, made for more than 150 years, actually correspond to the first of these species.

**Keywords:** biodiversity, taxonomy, crabs, Caribbean Sea, Panopeidae.

### INTRODUCCIÓN

Dentro del orden de los decápodos, los cangrejos verdaderos (infraorden Brachyura Latreille, 1802), son los que presentan una mayor riqueza taxonómica, con más de 7.250 especies descritas y válidas agrupadas en 104 familias (Wang *y col.*, 2021).

Este grupo, cuyo origen puede ubicarse a principios del Jurásico (Tsang *y col.*, 2014), contiene a organismos que, en líneas generales, se caracterizan por tener un caparazón robusto, corto y ancho, fusionado al epistomio, el primer par de pereiópodos quelados, los pereiópodos restantes simples, algunas veces subquelados o, en ocasiones, el quinto par reducido y en posición subdorsal, o aplanado y adaptado para la natación. Típicamente poseen un abdomen pequeño y corto, que se pliega bajo el gran cefalotórax (Thatje y Calcagno, 2014). Aunque este plan corporal básico es muy conservativo, la morfología del caparazón es

altamente variable y frecuentemente puede presentar surcos o depresiones que delimitan las regiones del mismo, las cuales se corresponden con la posición de varios órganos y estructuras internas (Ng *y col.*, 2008).

La alta diversidad morfológica y especialización de los braquiuros les ha permitido conquistar casi todos los ambientes del planeta (Davie *y col.*, 2015), habitando principalmente en ambientes marinos, desde el supralitoral (Thurman *y col.*, 2023) hasta las profundidades abisales, e incluyendo ambientes extremos como las fuentes hidrotermales (Martin y Haney, 2005); ambientes dulceacuícolas (Rodríguez y Herrera, 1994; López, 2005; Campos, 2014) y ambientes terrestres, aunque en este último caso deben regresar ocasionalmente al agua para liberar a sus larvas (Ng *y col.*, 2008). Aunque la gran mayoría son de vida libre, en algunos casos pueden ser simbioses altamente especializados (Anker *y col.*, 2005; Hernández-Ávila y Campos, 2006; van der Meij y Schubart, 2014; Hernández *y col.*, 2017; Vera-Caripe *y col.*, 2017).

En Venezuela, este grupo de organismos ha sido ampliamente estudiado, totalizando hasta la fecha poco más de 250 especies de cangrejos braquiuros marinos reportados (Rodríguez, 1980; Taissoun, 1985; Marcano, 1995; Carmona-Suárez y Conde, 1996; Bolaños *y col.*, 2006; Lira *y col.*, 2010, 2013; Fernández y Lira, 2017; Rodríguez *y col.*, 2025; Lira *y col.*, 2025).

Hasta la presente investigación solo 28 especies de cangrejos braquiuros habían sido reportados en aguas marinas de la isla de Coche (Rodríguez, 1980; Taissoun 1985, 1988; Ng y Rodríguez, 1986; Sánchez, 1997; Marturet *y col.*, 2008; Palacios-Thiel *y col.*, 2009; Castro y Ng, 2010; Fernández y Lira, 2017; Hernández *y col.*, 2017), un número relativamente bajo si se compara con otras islas venezolanas, como La Tortuga (Rodríguez 1980; Lira 2004), Margarita (Marcano, 1987; Hernández *y col.*, 1999, Lira *y col.*, 2013, 2025) y Cubagua (Marcano, 1995; Hernández-Ávila *y col.*, 2007).

En un esfuerzo por contribuir al conocimiento de los crustáceos decápodos de este territorio insular, se planteó realizar un inventario de las especies de cangrejos braquiuros recolectados en playa El Amparo, isla de Coche, Venezuela.

## **MATERIALES Y MÉTODOS**

El presente trabajo es el tercero de una serie de inventarios de crustáceos decápodos de la isla de Coche. La descripción del área de estudio, así como de los materiales y métodos empleados, están ampliamente descritos en Rodríguez *y col.* (2020; 2022a). La sinonimia presentada no es exhaustiva. se emplean las siguientes abreviaturas: AC = ancho del caparazón; LC = largo del caparazón.

## RESULTADOS

Fueron analizados 144 ejemplares de crustáceos pertenecientes al infraorden Brachyura, correspondientes a 13 familias, 23 géneros y 26 especies, siendo la familia Mithracidae MacLeay, 1838 la que presentó mayor riqueza específica (6 spp.), seguida de Epialtidae MacLeay, 1838, Portunidae Rafinesque, 1815 y Xanthidae MacLeay, 1838 con tres especies cada una. De las especies identificadas, 20 constituyen primeros registros para la isla de Coche (Tabla 1).

### **Orden Decapoda Latreille, 1803**

#### **Infraorden Brachyura Latreille, 1802**

##### **Familia Calappidae De Haan, 1833**

*Calappa cinerea* Holthuis, 1958

*Calappa cinerea* Holthuis, 1958: 166, Figs. 41-45; Rodríguez, 1980: 262, Fig. 58, Lám 15A.

Material examinado: 06/05/2017, 1 macho: 104,5 mm AC y 69,8 mm LC, en litoral arenoso, a 1,5 m de profundidad.

Distribución geográfica: Puerto Rico; San Martín; Santo Tomás; Bonaire y Venezuela (Rodríguez, 1980).

Registros previos en la isla de Coche: ninguno.

Registros previos en Venezuela: islas de Aves (García y col., 1998), isla de Margarita (localidad tipo) (Holthuis, 1958; Marciano, 1987) y La Tortuga (Lira, 2004); estados Miranda (Rodríguez, 1980) y Sucre (Lares, 1983).

Comentarios: esta especie es consumida ocasionalmente por las comunidades locales, no contando con una pesquería dirigida (Rojas, com pers, 2024).

##### **Familia Aethridae Dana, 1851**

*Hepatus pudibundus* (Herbst, 1785)

*Cancer pudibundus* Herbst, 1785: 199

*Cancer princeps* Herbst, 1794: 154, Fig. 2, Lám. 38

*Hepatus pudibundus* Rodríguez, 1980: 264, Fig. 59, Lám. 15B.

Material examinado: 06/05/2017, 1 hembra: 68,8 mm AC y 49,5 mm LC, en litoral arenoso, a 1,5 m de profundidad.

Distribución geográfica: Georgia, EE. UU.; golfo de México; Antillas; Venezuela; Guyana y Brasil (Abele y Kim, 1986; Almeida y col., 2007).

Registros previos en la isla de Coche: Sánchez (1997).

Registros previos en Venezuela: golfo de Venezuela; estados Falcón (Carmona-Suárez y Conde, 1996), Miranda (Rodríguez, 1980), Sucre (Lares, 1983) y Nueva Esparta en las islas de Margarita (Marciano, 1987) y Cubagua (Hernández-Ávila y col., 2007).

##### **Familia Inachoididae Dana, 1851**

##### ***Stenorhynchus seticornis* (Herbst, 1788)**

*Cancer seticornis* Herbst, 1788: 229, Fig. 91, Lám. 16.

*Stenorhynchus seticornis* Rodríguez, 1980: 169, Lám. 17; Williams, 1984: 304, Figs. 240- 241.

Material examinado: 23/08/2017, 1 macho: 11,2 mm AC y 37,3 mm LC, en rocas con corales, a 1 m de profundidad.

Distribución geográfica: Atlántico occidental: Carolina del Norte, EE. UU.; Antillas; Colombia; Venezuela; Guyana y Brasil (desde Amapá hasta Rio Grande do Sul); Uruguay y Argentina. Atlántico oriental: desde Madeira y las islas Canarias, hasta Angola (Rodríguez, 1980; Rodrigues-Alves *y col.*, 2012).

Registros previos en la isla de Coche: Rodríguez *y col.* (2022b).

Registros previos en Venezuela: islas La Blanquilla (Scelzo y Varela, 1988) y La Tortuga (Lira, 2004); archipiélagos de Los Roques (Chace, 1956; Ramos, 1986) y Los Frailes (Tagliafico *y col.*, 2005); golfo de Venezuela; estados Miranda (Rodríguez, 1980), Sucre (Lares, 1983), Falcón (Carmona-Suárez y Conde, 1996) y Nueva Esparta, en las islas de Margarita (Hernández *y col.*, 1999) y Cubagua (Hernández-Ávila *y col.*, 2007).

### **Familia Epialtidae MacLeay, 1838**

#### ***Macrocoeloma trispinosum* (Latreille, 1825)**

*Pisa trispinosa* Latreille, 1825: 422, Fig. 2, Lám. 48.

*Macrocoeloma trispinosum* Rodríguez, 1980: 292, Lám. 29; Williams, 1984: 328, Figs. 264-275i; Lira, 2004: 124.

Material examinado: 06/07/2018, 3 machos: macho menor: 20,3 mm AC - 22,5 mm LC; macho mayor: 38,3 mm AC - 43,9 mm LC. 1 hembra: 14,1 mm AC y 15,8 mm LC, en fondos rocosos con abundantes algas y esponjas, a 1 m de profundidad. 23/08/2018, 1 hembra ovigera: 35,6 mm AC y 37,5 mm LC, en fondos rocosos con abundantes algas y esponjas, a 1 m de profundidad.

Distribución geográfica: desde Carolina del Norte, Florida, EE. UU.; hasta Brasil (Rodríguez, 1980).

Registros previos en la isla de Coche: ninguno.

Registros previos en Venezuela: islas de La Blanquilla (Scelzo y Varela, 1988) y La Tortuga (Lira, 2004); archipiélago Los Roques (Ramos, 1986); estados Miranda (Rodríguez, 1980), Sucre (Lares, 1983) y Nueva Esparta, en las islas de Margarita (Marcano, 1987; Marcano y Bolaños, 2001) y Cubagua (Marcano y Bolaños, 2001; Hernández-Ávila *y col.*, 2007).

#### ***Stenocionops furcatus* (Olivier, 1791) (Fig. 1B)**

*Cancer furcatus* Olivier, 1791: 148, 174.

*Pericera coelata* Milne-Edwards, 1878: 224.

*Stenocionops furcata coelata* Rodríguez, 1980: 290, Lám. 27; Williams, 1984: 338, Figs. 273-275i.

*Stenocionops furcatus* Colavite *y col.* 2016: 520, Figs. 1B, D, F; 2B; 3A-B; 4A-D.

Material examinado: 06/05/2017, 1 macho: 55,2 mm AC y 81,5 mm LC, sobre pradera de *Thalassia testudinum* K. D. Koenig, 1805, a 3 m de profundidad. 06/07/2018, 3 machos: macho menor: 8,8 mm AC - 10,8 mm LC; macho mayor: 33,5 mm AC - 48,8 mm LC, sobre pradera de *T. testudinum*, a 3 m de profundidad.

Distribución geográfica: desde Georgia, EE. UU. hasta el golfo de México; Bahamas; Colombia; Venezuela y Brasil (desde Ceará a Rio Grande do Sul) (Colavite y col., 2016).

Registros previos en la isla de Coche: ninguno.

Registros previos en Venezuela: isla La Tortuga (Lira, 2004); archipiélago Los Roques (Ramos, 1986); estados Sucre (Lares, 1983) y Nueva Esparta, en isla de Cubagua (Hernández-Ávila y col., 2007).

***Apiomithrax violaceus* (A. Milne-Edwards, 1867)**

*Micropisa violacea* Milne-Edwards, 1867a: 33, pl XXI.1-2; 1868:50, Figs. 3-6, Lám. 16; Rathbun, 1925: 303, Figs. 5-8, Lám. 101, 241.

*Apiomithrax violaceus* Melo, 1996: 253; Lira y col. 2010: 419, Fig. 1A, B; 2A, B.

Material examinado: 29/04/2017, 1 macho: 22,8 mm AC y 34 mm LC, en fondo rocoso con cobertura de algas pardas, a 1 m de profundidad.

Distribución geográfica: Atlántico oriental: desde Mauritania hasta Angola; Atlántico central: isla Ascensión; Atlántico occidental: Venezuela y Brasil (Lira y col., 2010).

Registros previos en la isla de Coche: ninguno.

Registros previos en Venezuela: delta del Orinoco (Mora-Day y col., 2008), estados Sucre y Nueva Esparta, en isla de Margarita (Lira y col., 2010).

**Familia Mithracidae MacLeay, 1838**

***Omalacantha bicornuta* (Latreille, 1825)**

*Pisa bicornuta* Latreille, 1825: 141.

*Microphrys bicornutus* Rodríguez, 1980: 293, Lám. 30.

Material examinado: 29/04/2017, 4 machos: macho menor: 8,9 mm AC - 12,4 mm LC; macho mayor: 27,5 mm AC - 33,9 mm LC. 1 hembra ovígera: 20,5 mm AC y 26,9 mm LC, en fondo rocoso con cobertura de algas y esponjas, a 1 m de profundidad.

Distribución geográfica: cerca de Beaufort, desde Carolina del Norte, EE. UU., a través del golfo de México, hasta Brasil (Florianópolis, Santa Catarina); Bermuda (Abele y Kim, 1986).

Registros previos en la isla de Coche: ninguno.

Registros previos en Venezuela: como *Microphrys bicornutus* (Latreille, 1825) en: archipiélago Los Roques (Chace, 1956); estados Falcón (Carmona-Suárez y Conde, 1996); Sucre (Lares, 1983) y Nueva Esparta, en las islas de Margarita (Soler, 1984) y Cubagua (Rodríguez, 1980; Hernández-Ávila y col., 2007); como *Omalacantha bicornuta* en estados Falcón (Mariño y col., 2018) y Nueva Esparta en isla de Margarita (Velásquez y col., 2017).

***Mithrax hispidus* (Herbst, 1790) (Fig. 1C)**

*Cancer hispidus* Herbst, 1790: 245, Fig. 100, Lám. 18.

*Mithrax hispidus* Rodríguez, 1980: 287; Pequegnat y Ray, 1974: 236, Figs. 5-10; Windsor y Felder, 2009: Fig. 2A.

*Mithrax (Mithrax) hispidus* Williams, 1984: 333 Figs. 268, 275d.

*Damithrax hispidus* Windsor y Felder, 2014: 160.

Material examinado: 06/05/2017, 2 machos: macho menor: 47,4 mm AC - 37 mm LC; macho mayor: 62,2 mm AC - 51,8 mm LC, bajo rocas en pradera de *Thalassia testudinum*, a 2 m de profundidad. 23/07/2018, 1 macho: 84,5 mm AC y 69,1 mm LC, bajo roca en pradera de *T. testudinum*, a 1 m de profundidad.

Distribución geográfica: desde Delaware hasta el sur de Florida, EE. UU.; golfo de México; Antillas y Brasil (desde Pará hasta Santa Catarina) (Rodrigues-Alves *y col.*, 2012).

Registros previos en la isla de Coche: ninguno.

Registros previos en Venezuela: como *Mithrax caribbaeus* Rathbun, 1920, archipiélago Los Frailes (Tagliafico *y col.*, 2005); estados Sucre (Rodríguez, 1980; Lares, 1983) y Nueva Esparta, en las islas de Margarita (Rathbun, 1925; Wagner, 1990; Hernández *y col.*, 1999) y Cubagua (Hernández-Ávila *y col.*, 2007).

### ***Mithraculus forceps* A. Milne-Edwards, 1875**

*Mithraculus forceps* Milne-Edwards, 1875: 109, Fig. 1, Lám. 23.

*Mithrax forceps* Rodríguez, 1980: 288, Lám. 25.

*Mithrax (Mithraculus) forceps* Rathbun, 1925: 431, Lám. 156; Williams, 1984: 337, Figs. 272-275l.

Material examinado: 16/04/2017, 6 machos: macho menor: 10,6 mm AC - 9,6 mm LC; macho mayor: 25,6 mm AC - 22,8 mm LC. 1 hembra: 18,9 mm AC y 17,1 mm LC. 8 hembras ovígeras: hembra ovígera menor: 16,8 mm AC - 14,9 mm LC; hembra ovígera mayor: 23,5 mm AC - 21,1 mm LC, en *Millepora* sp. Linnaeus, 1758, a 1 m de profundidad. 29/04/2017, 3 machos: macho menor: 6,3 mm AC - 5,8 mm LC; macho mayor: 9,2 mm AC - 8,4 mm LC, en anémona *Stichodactyla* sp. Brandt, 1835, a 2 m de profundidad. 06/05/2017, 11 machos: macho menor: 7,7 mm AC - 7,3 mm LC; macho mayor: 23,1 mm AC - 20,9 mm. 2 hembras ovígeras: hembra ovígera menor 16,1 mm AC - 14,1 mm LC; hembra ovígera mayor: 20,9 mm AC - 18,5 mm LC, en banco de *Arca zebra* Swainson, 1833, a 3 m de profundidad. 23/08/2017, 6 machos: macho menor: 7,1 mm AC - 6,8 mm LC; macho mayor: 26,5 mm AC - 24,1 mm LC. 2 hembras: hembra menor: 9,4 mm AC - 8,9 mm LC; hembra mayor: 12 mm AC - 11,4 mm LC, en pradera de *Thalassia testudinum*, a 1 m de profundidad. 16/08/2017, 2 machos: macho menor: 8,4 mm AC - 8,2 mm LC; macho mayor: 9,7 mm AC - 9,8 mm LC. 2 hembras ovígeras: hembra ovígera menor: 17 mm AC - 15,1 mm LC; hembra ovígera mayor: 18,4 mm AC - 15,4 mm LC en *Millepora* sp., a 1 m de profundidad.

Distribución geográfica: Carolina del Norte hasta Florida, EE. UU.; golfo de México; Venezuela y Brasil (archipiélago de São Pedro y São Paulo, Fernando de Noronha, Atol das Rocas, y desde Maranhão hasta Santa Catarina) (Abele y Kim, 1986).

Registros previos en la isla de Coche: Rodríguez, (1980); Rodríguez *y col.* (2022b).

Registros previos en Venezuela: como *Mithrax forceps* (A. Milne-Edwards, 1875), en archipiélagos de Los Roques (Chace, 1956; Ramos, 1986) y Los Testigos (Wagner, 1990); islote Caribe (Marcano, 1997); isla La Tortuga (Lira, 2004); estados Aragua (Rodríguez, 1980), Falcón (Rodríguez, 1980; Carmona-Suárez y Conde, 1996; Carmona-Suárez, 2000), Sucre (Lares, 1983) y Nueva Esparta, en las islas de Margarita (Soler, 1984; Marcano, 1987; Hernández y col., 1999) y Cubagua (Hernández-Ávila y col., 2007). Como *Mithraculus forceps* en archipiélago Los Frailes (Tagliafico y col., 2005).

### ***Mithraculus coryphe* (Herbst, 1801)**

*Cancer coryphée* Herbst, 1801: 8.

*Mithrax coryphe* Wagner, 1990: 43, Fig. 40-43; Lira, 2004: 113-116.

Material examinado: 15/08/2018, 1 hembra ovígera: 16,2 mm AC y 12,7 mm LC, entre rocas con abundante *Sargassum* sp. C. Agardh, 1820, a 0,30 m de profundidad.

Distribución geográfica: Miami, EE. UU.; Puerto Rico; Santo Thomas; St. Croix; hasta el sur de Brasil (Abele y Kim, 1986).

Registros previos en la isla de Coche: ninguno.

Registros previos en Venezuela: como *Mithrax coryphe* en el archipiélago Los Roques (Chace, 1956; Ramos, 1986); islas de Aves (García y col., 1998), La Tortuga (Lira, 2004), La Blanquilla (Scelzo y Varela, 1988) e islote Lobos (Marcano, 1997); estado Nueva Esparta, isla de Margarita (Rodríguez, 1980). Como *Mithraculus coryphe* en el estado Falcón (Carmona-Suárez y Conde, 1996; Carmona-Suárez, 2000), archipiélago de Los Frailes (Tagliafico y col., 2005) y la isla de Margarita (Marcano, 1987; Velásquez y col., 2017).

### ***Pitho laevigata* (A. Milne-Edwards, 1875) (Fig. 1A)**

*Othonia laevigata* Milne-Edwards, 1875: 116.

*Pitho laevigata* Rodríguez, 1980: 276, Fig. 64, Lám. 14; Lira, 2004: 110.

Material examinado: 06/05/2017, 1 macho: 41 mm AC y 34 mm LC. 1 hembra ovígera: 44 mm AC y 37,5 mm LC en pradera de *Thalassia testudinum*, a 1,80 m de profundidad. 23/06/2018, 1 hembra ovígera, medidas: 37,7 mm AC y 36,4 mm LC, en pradera de *T. testudinum*, a 1 m de profundidad.

Distribución geográfica: Florida, EE. UU.; Colombia; Venezuela y Trinidad (Abele y Kim, 1986; Lira, 2004).

Registros previos en la isla de Coche: ninguno.

Registros previos en Venezuela: isla La Tortuga (Lira, 2004); estados Sucre (Lares, 1983) y Nueva Esparta, en las islas de Margarita (Rodríguez, 1980; Marcano, 1987; Hernández y col., 1999) y Cubagua (Hernández-Ávila y col., 2007).

### ***Pitho Iherminieri* (Desbonne en Desbonne y Schramm, 1867)**

*Othonia Iherminieri* Schramm en Desbonne y Schramm, 1867: 20.

*Pitho Iherminieri* Rathbun, 1925: 362, Figs. 116a, 117b; Lám. 128, Figs. 1-2; Lám. 129, Figs. 1-2; Lám. 252, Fig. 2; Rodríguez, 1980: 274, Fig. 62, Lám. 18; Williams, 1984: 311, Figs. 246, 259a; Lira, 2004: 111.

Material examinado: 23/06/2018, 3 machos: macho menor: 27,5 mm AC - 27,3 mm LC; macho mayor: 32,1 mm AC - 32 mm LC, en pradera de *Thalassia testudinum*, a 1 m de profundidad.

Distribución geográfica: Carolina del Norte, oeste de Florida, EE. UU., hasta Brasil (São Paulo) (Williams, 1984).

Registros previos en la isla de Coche: ninguno.

Registros previos en Venezuela: archipiélago Los Roques (Ramos, 1986); isla La Tortuga (Lira, 2004); islotes Caribe y Lobos (Marcano, 1997); estados Falcón (Carmona-Suárez y Conde, 1996) y Nueva Esparta, en la isla de Margarita (Rodríguez, 1980; Marcano, 1987; Hernández *y col.*, 1999).

### **Familia Portunidae Rafinesque, 1815**

#### ***Charybdis (Charybdis) hellerii* (A. Milne-Edwards, 1867)**

*Goniosoma Helleri* Milne-Edwards, 1867b: 263, Fig. 2.

*Charybdis helleri* Campos y Türkay, 1989: 119; Lira, 2004: 127.

Material examinado: 06/05/2017, 1 macho: 69,9 mm AC y 44,9 mm LC, bajo roca en litoral arenoso, a 1 m de profundidad.

Distribución geográfica: Indo-Pacífico: Japón; Filipinas; Nueva Caledonia; Australia; Hawái; y a lo largo de las costas del océano Índico, incluyendo el mar Rojo (Dineen *y col.*, 2001). Atlántico occidental: Florida, EE. UU.; Cuba; Colombia; Venezuela (Hernández y Bolaños, 1995; Lira y Vera-Caripe, 2016) hasta Brasil (McMillen-Jackson, 2008).

Registros previos en la isla de Coche: Marturet *y col.* (2008).

Registros en Venezuela: isla La Tortuga (Lira, 2004); estados Falcón (Morán y Atencio, 2006) y Nueva Esparta, en isla de Margarita (Hernández y Bolaños, 1995; Vera-Caripe y Lira, 2023).

Comentarios: *C. helleri* es una especie invasora, originaria del Indo-Pacífico occidental, la misma se halla establecida en varias localidades de la costa venezolana (Morán y Atencio, 2006; Lira y Vera-Caripe, 2016; Vera-Caripe y Lira, 2023).

#### ***Achelous spinimanus* (Latreille, 1819)**

*Portunus spinimanus* Latreille, 1819: 47; Rodríguez, 1980: 303; Williams, 1984: 393, Fig. 309; Marcano, 1987: 40, Figs. 5F-10F; Lira, 2004: 131.

Material examinado: 06/05/2017, 1 macho: 104,9 mm AC y 61,2 mm LC, en litoral arenoso, a 1,5 m de profundidad.

Distribución geográfica: Bermuda; desde Nueva Jersey hasta el sur de Florida, EE. UU.; golfo de México; Venezuela; Guyana y Brasil (desde Pernambuco hasta Rio Grande do Sul) (Almeida *y col.*, 2007).

Registros previos en la isla de Coche: ninguno.

Registros previos en Venezuela: como *Portunus spinimanus* en el archipiélago Los Roques (Ramos, 1986); isla La Tortuga (Lira, 2004); islotes Caribe y Lobos (Marcano, 1997); estados Sucre (Moreno *y col.*, 2011) y Nueva Esparta, en las islas de Margarita (Marcano, 1987; Hernández *y col.*, 1999) y Cubagua (Hernández-Ávila *y col.*, 2007).

***Callinectes danae* Smith, 1869**

*Callinectes danae* Smith, 1869: 7; Rodríguez, 1980: 323, Fig. 69, Lám. 38; Williams, 1984: 367, Figs. 293d, 295.

Material examinado: 16/04/2017, 1 macho: 40,6 mm AC y 18,5 mm LC. 1 hembra: 42,8 mm AC y 20,1 mm LC, en litoral arenoso.

Distribución geográfica: Bermuda; Florida, EE. UU.; golfo de México; Antillas; Colombia; Venezuela y Brasil (desde Pará hasta Rio Grande do Sul) (Almeida y col., 2007).

Registros previos en la isla de Coche: ninguno.

Registros previos en Venezuela: archipiélago Los Roques (Ramos, 1986); islote Caribe (Marcano, 1995); isla La Tortuga; estados Zulia, Falcón (Rodríguez, 1980; Carmona-Suárez y Conde, 1996; Carmona-Suárez, 2009), Sucre (Moreno y col., 2011); Nueva Esparta, en isla de Margarita (Marcano, 1987; Castillo y col., 2011).

**Familia Panopeidae Ortmann, 1893**

***Panopeus lacustris* Desbonne en Desbonne y Schramm, 1867 (Fig. 1F-G, 2A - B)**

*Panopeus lacustris* Desbonne, en Desbonne y Schramm, 1867: 28; Williams, 1983: 868, Fig 4; Oliveira-Rogeri y col. 2023: 104, Fig. 1D, 7A-H.

*Panopeus herbstii* Rodríguez, 1980: 358 (clave, en parte); Williams, 1984: 412 (en parte).

Material examinado: 08/05/2017, 1 macho: 27,3 mm AC y 18,4 mm LC. 1 hembra: 13,1 mm AC y 9,5 mm LC, en pradera de *Thalassia testudinum*, a 1,5 m de profundidad.

Distribución geográfica: Bermuda; Florida, EE. UU.; Antillas; Colombia y Brasil (desde Pará hasta Rio de Janeiro) (Almeida y col., 2007).

Registros previos en la isla de Coche: ninguno.

Registros previos en Venezuela: probablemente bajo el nombre *P. herbstii* H. Milne Edwards, 1834, en el archipiélago Los Roques (Chace, 1956; Ramos, 1986); estados Sucre (Lares, 1983; Prieto y col., 2000; Cedeño y col., 2010) y Nueva Esparta en las islas de Margarita (Soler, 1984; Marcano, 1987) y Cubagua (Hernández-Ávila y col., 2007, 2013) (Ver discusión).

***Acantholobulus caribbaeus* (Stimpson, 1871) (Fig. 2C - D)**

*Micropanope caribbaea* Stimpson, 1871: 108.

*Hexapanopeus caribbaeus* Rathbun, 1898: 273; Mantelatto y col. 2020: 73, Fig. 20C.

*Acantholobulus caribbaeus* Thoma y col. 2009: 561.

Material examinado: 16/04/2017, 4 machos: macho menor: 2,9 mm AC - 2,6 mm LC; macho mayor: 5,9 mm AC - 4,6 mm LC. 1 hembra: 6,25 mm AC y 4,6 mm LC en esponja no identificada, a 0,5 m de profundidad.

Distribución geográfica: mar Caribe, Antillas hasta Brasil (Santa Catarina) (Rodríguez, 1980; Rodrigues-Alves y col., 2012).

Registros previos en la isla de Coche: ninguno.

Registros previos en Venezuela: Como *Hexapanopeus caribbaeus* en la isla de Margarita, laguna La Restinga (Soler, 1984).

**Familia Xanthidae MacLeay, 1838**

***Heteractaea ceratopus* (Stimpson, 1860)**

*Pilumnus ceratopus* Stimpson, 1860: 215.

*Heteractaea ceratopus* Rodríguez, 1980: 368, Lám. 52; Lira, 2004: 142.

Material examinado: 11/09/2018, 1 hembra: 18 mm AC y 11,5 mm LC; en *Millepora* sp. a 2 m de profundidad.

Distribución geográfica: desde Florida, EE. UU., hasta Brasil (Lira, 2004).

Registros previos en la isla de Coche: Rodríguez *y col.* (2022b).

Registros previos en Venezuela: archipiélagos de Los Roques (Chace, 1956; Ramos, 1986) y Los Frailes (Tagliafico *y col.*, 2005); islas La Blanquilla (Scelzo y Varela, 1988) y La Tortuga (Lira, 2004); estados Falcón, Sucre (Rodríguez, 1980) y Nueva Esparta, en las islas de Margarita (Marcano, 1987) y Cubagua (Hernández-Ávila *y col.*, 2007).

***Cataleptodius floridanus* (Gibbes, 1850) (Fig. 1D)**

*Chlorodius floridanus* Gibbes, 1850: 175.

*Leptodius floridanus* Rathbun, 1930: 297, Lám. 137, 138; Rodríguez, 1980: 356, Lam. 46; Lira, 2004: 143.

Material examinado: 16/08/2018, 1 macho: 11,7 mm AC y 8,7 mm LC, en litoral arenoso junto a rocas, a 0,3 m de profundidad.

Distribución geográfica: Atlántico occidental: Florida, EE. UU.; golfo de México; Bermuda; Antillas; América central, noreste y Suramérica y Brasil (Fernando de Noronha, y desde Ceara hasta Rio Grande do Sul). Atlántico oriental: desde Guinea hasta Gabón (Rodrigues-Alves *y col.*, 2012).

Registros previos en la isla de Coche: ninguno.

Registros previos en Venezuela: archipiélagos de Los Roques (Chace, 1956; Ramos, 1986) y Los Frailes (Tagliafico *y col.*, 2005); isla La Tortuga (Lira, 2004); estados Zulia (Rodríguez, 1980), Sucre (Lares, 1983) y Nueva Esparta, en las islas de Margarita (Soler, 1984; Marcano, 1987; Hernández *y col.*, 1999) y Cubagua (Hernández-Ávila *y col.*, 2007).

***Etisus maculatus* (Stimpson, 1860)**

*Chlorodius maculatus* Stimpson, 1860: 210.

*Phymodius maculatus* Rodríguez, 1980: 356, Lám. 45; Lira, 2004: 147.

Material examinado: 16/08/2018, 2 machos: macho menor: 16,7 mm AC - 10,8 mm LC; macho mayor: 26,6 mm AC - 17,9 mm LC, en litoral arenoso junto a rocas, a 0,3 m de profundidad.

Distribución geográfica: desde las Bahamas hasta el mar Caribe (Rodríguez, 1980; Diez, 2014).

Registros previos en la isla de Coche: ninguno.

Registros previos en Venezuela: archipiélagos de Los Roques (Ramos, 1986) y Los Frailes (Tagliafico *y col.*, 2005); isla La Tortuga (Lira, 2004); estados Sucre (Cedeño *y col.*, 2010) y Nueva Esparta, en la isla de Cubagua (Rodríguez, 1980; Hernández-Ávila *y col.*, 2007).

**Familia Menippidae Ortmann, 1893**

***Menippe nodifrons* Stimpson, 1859 (Fig. 1E)**

*Menippe nodifrons* Stimpson, 1859: 53; Rodríguez, 1980: 366, Lám. 51; Zanetti-Marochi y Masunari, 2011: 22, Fig. 4

Material examinado: 06/05/2017, 1 hembra: 42,5 mm AC y 28,8 mm LC, bajo roca en pradera de *Thalassia testudinum*, a 1 m de profundidad. 06/07/2018, 1 macho: 35,9 mm AC y 24,1 mm LC, bajo roca en litoral arenoso, a 1 m de profundidad.

Distribución geográfica: Atlántico occidental: Florida, EE. UU.; golfo de México; América Central; Antillas; norte de América del Sur; Guayanas y Brasil (desde Maranhão hasta Santa Catarina). Atlántico oriental: desde Cabo Verde hasta Angola (Melo, 1996).

Registros previos en la isla de Coche: ninguno.

Registros previos en Venezuela: islote Lobos (Marcano, 1997); estados Zulia (Rodríguez, 1980), Sucre (Lares, 1983) y Nueva Esparta, en las islas de Margarita (Rodríguez, 1980; Marcano, 1987; Velásquez y col., 2017) y Cubagua (Hernández-Ávila y col., 2007).

**Familia Pilumnidae Samouelle, 1819**

***Pilumnus dasypodus* Kingsley, 1879**

*Pilumnus dasypodus* Kingsley, 1879: 155; Rodríguez, 1980: 367; Williams, 1984: 425, Fig. 335, 340a; Abele y Kim, 1986: 612, Figs. 641d, e; Marcano, 1987: 79, Figs. 71, 121; Zanetti-Marochi y Masunari, 2011: 22, Fig. 2.

Material examinado: 16/04/2017, 3 machos: macho menor: 7,5 mm AC - 4,6 mm LC; macho mayor: 9,4 mm AC - 6,7 mm LC. 1 hembra: 9,6 mm AC y 7,2 mm LC. 1 hembra ovígera: 9 mm AC y 6,7 mm LC. 06/05/2017, 3 hembras: hembra menor: 9 mm AC - 6,2 mm LC; hembra mayor: 9,9 mm AC - 6,4 mm LC, en banco de *Arca zebra*. 23/07/2018, 3 machos: macho menor: 6,9 mm AC - 4,9 mm LC; 9,3 mm AC - 6,6 mm LC. 1 hembra: 11,3 mm AC y 7,2 mm LC, en banco de *A. zebra*, a 3 m de profundidad.

Distribución geográfica: desde Carolina del Norte, EE. UU. hasta Brasil (Zanetti-Marochi y Masunari, 2011).

Registros previos en la isla de Coche: ninguno.

Registros previos en Venezuela: isla La Tortuga (Lira, 2004); estados Falcón (Carmona-Suárez y Conde, 1996) y Nueva Esparta, en las islas de Margarita (Soler, 1984; Marcano, 1987; Hernández y col., 1999; Velásquez y col., 2017) y Cubagua (Hernández-Ávila y col., 2007).

***Pilumnus gemmatus* Stimpson, 1860**

*Pilumnus gemmatus* Stimpson, 1860: 214, Figs. 9-10; Rodríguez, 1980: 368; Abele y Kim, 1986: 612, Fig. 641a; Ramos, 1986: 199, Fig. 30, Lám. 20.

Material examinado: 23/07/2018, 1 hembra ovígera: 10 mm AC y 7 mm LC, en banco de *Arca zebra*, a 2 m de profundidad.

Distribución geográfica: desde Florida, EE. UU., hasta Curazao (Abele y Kim, 1986); Venezuela (Ramos, 1986).

Registros previos en la isla de Coche: ninguno.

Registros previos en Venezuela: archipiélago de Los Roques (Ramos, 1986); isla La Tortuga (Lira, 2004) y estado Nueva Esparta, en isla de Cubagua (Hernández-Ávila *y col.*, 2007).

**Familia Pinnotheridae De Haan, 1833**

***Tumidotheres maculatus* (Say, 1818)**

*Pinnotheres maculatum* Say, 1818: 450.

*Pinnotheres maculatus* Rathbun, 1918: 74, Figs. 35-36 en texto, Fig. 3-6, Lám. 17.

*Tumidotheres maculatus* Campos, 1989: 672-679.

Material examinado: 16/04/2017, 1 hembra: 10,6 mm AC y 9,5 mm LC, en *Atrina* sp., a 2 m de profundidad. 29/04/2017, 1 macho: 4,9 mm AC y 5,1 mm L; 1 hembra: medidas no estimadas\*, en *Atrina* sp. Gray, 1842, a 3 m de profundidad. 06/05/2017, 2 machos: macho menor: 5,2 mm AC - 5,4 mm LC; macho mayor: 6,2 mm AC - 5,9 mm LC; 1 hembra: 9,2 mm AC y 8,7 mm LC; 1 hembra ovígera: 9,7 mm AC y 8,9 m LC, en *Atrina* sp., a 2 m de profundidad. 20/05/2017, 1 macho: 3,6 mm AC y 3,9 mm LC; 1 hembra ovígera: 8,4 mm AC y 8,3 mm LC, en *Atrina* sp., a 2 m de profundidad. 23/06/2018, 3 machos: macho menor: 4,9 mm AC - 5,7 mm LC; macho mayor: 8,2 mm AC - 8,5 mm LC; 1 hembra: medidas no estimadas\*, en *Atrina* sp., a 2 m de profundidad. 06/07/2018, 4 machos: macho menor: 5,7 mm AC - 5,8 mm LC; macho mayor: 7,1 mm AC - 7,3 mm LC; 19 hembras: hembra menor: 5 mm AC - 4,7 mm LC; hembra mayor: 11,4 mm AC - 9,9 mm LC; 2 hembra ovígeras: hembra ovígera menor: 9,8 mm AC - 8,9 mm LC; hembra ovígera mayor: 10,4 mm AC - 9,1 mm LC, en *Atrina* sp., a 3 m de profundidad.

(\*): Caparazón deformado por la presencia de un isópodo bopírido, presumiblemente *Dactylokepon* sp. Stebbing, 1910.

Distribución geográfica: desde Massachusetts hasta Florida, EE. UU.; golfo de México; Antillas; Venezuela y Brasil (desde Maranhão hasta São Paulo); Uruguay y Argentina (Rodrigues-Alves *y col.*, 2012).

Registros previos en la isla de Coche: Palacios-Thiel *y col.* (2009).

Registros previos en Venezuela: estado Nueva Esparta, en las islas de Margarita (Marcano, 1987) y Cubagua (Hernández-Ávila *y col.*, 2007).

Comentarios: Dos machos y dos hembras presentaron un abultamiento en la cámara branquial, indicativo de parasitismo por un isópodo bopírido, posiblemente *Dactylokepon* sp., único género de bopírido parásito reportado para *T. maculatus* (Wells y Wells, 1966; McDermott, 2009), aunado a esto, una de las hembras parasitadas, presentó un briozoo no identificado, adherido a la superficie dorsal del caparazón, al respecto, McDermott (2009) señala estas relaciones briozoo-pinnotéridos, como de tipo hipersimbiosis no parasítica.

**Familia Plagusiidae Dana, 1851**

***Plagusia depressa* (Fabricius, 1775)**

*Cancer depressus* Fabricius, 1775: 406.

*Plagusia depressa* Rathbun, 1918: 332, Fig. 154, Lám. 101; Rodríguez, 1980: 397, Fig. 109, Lám. 64; Lira, 2004: 160.

Material examinado: 16/04/2017, 1 hembra ovígera: 29 mm AC y 25 mm LC, en litoral rocoso, supralitoral.

Distribución geográfica: Atlántico occidental: Carolina del Sur y Florida, EE. UU.; Bahamas; Jamaica; Santo Domingo; Puerto Rico; Santo Thomas; Santa Cruz; Curazao; Venezuela; Brasil; Bermudas. Atlántico oriental: Madeira, Azores, Marruecos, el norte de Angola; isla Santa Helena (Abele y Kim, 1986; Lira, 2004).

Registros previos en la isla de Coche: ninguno.

Registros previos en Venezuela: archipiélagos de Los Roques (Ramos, 1986) y Los Frailes (Tagliafico y col., 2005); islas La Blanquilla (Scelzo y Varela, 1988), La Tortuga (Lira, 2004) y de Aves (García y col., 1998); islotes Caribe y Lobos (Marcano, 1997); estados Anzoátegui (Rodríguez, 1980), Sucre (Lares, 1983), Falcón (Carmona-Suárez y Conde, 1996) y Nueva Esparta, en las islas de Margarita (Soler, 1984; Marcano, 1995; Hernández y col., 1999) y Cubagua (Hernández-Ávila y col., 2007).

### **Familia Grapsidae Dana, 1851**

#### ***Grapsus grapsus* (Linnaeus, 1758)**

*Cancer grapsus* Linnaeus, 1758: 630.

*Grapsus grapsus* Rathbun, 1918: 227, Fig. 135, Láms. 53-54; Rodríguez, 1980: 375, Lám. 55; Lira, 2004: 165.

Material examinado: 29/08/2018, 1 macho: 47,6 mm AC y 40,35 mm LC, en litoral rocoso, supralitoral.

Distribución geográfica: Atlántico occidental: desde Florida, EE. UU., hasta Brasil (Pernambuco). Atlántico oriental: desde Portugal hasta Angola; islas de Cabo Verde, Azores; Santa Helena y Ascensión. Pacífico oriental: desde California, EE. UU., hasta Chile y las islas Galápagos (Diez-García y Capote, 2015).

Registros previos en la isla de Coche: ninguno.

Registros previos en Venezuela: archipiélagos de Los Roques (Ramos, 1986) y Los Frailes (Tagliafico y col., 2005); islas de La Blanquilla (Scelzo y Varela, 1988); de Aves (García y col., 1998) y La Tortuga (Lira, 2004); islotes Lobos y Caribe (Marcano, 1997); estados Falcón (Carmona-Suárez y Conde, 1996), La Guaira (Rathbun, 1918), Sucre (Rodríguez, 1980) y Nueva Esparta, en las islas de Margarita (Soler, 1984; Marcano, 1995; Hernández y col., 1999) y Cubagua (Hernández-Ávila y col., 2007).

## **DISCUSIÓN**

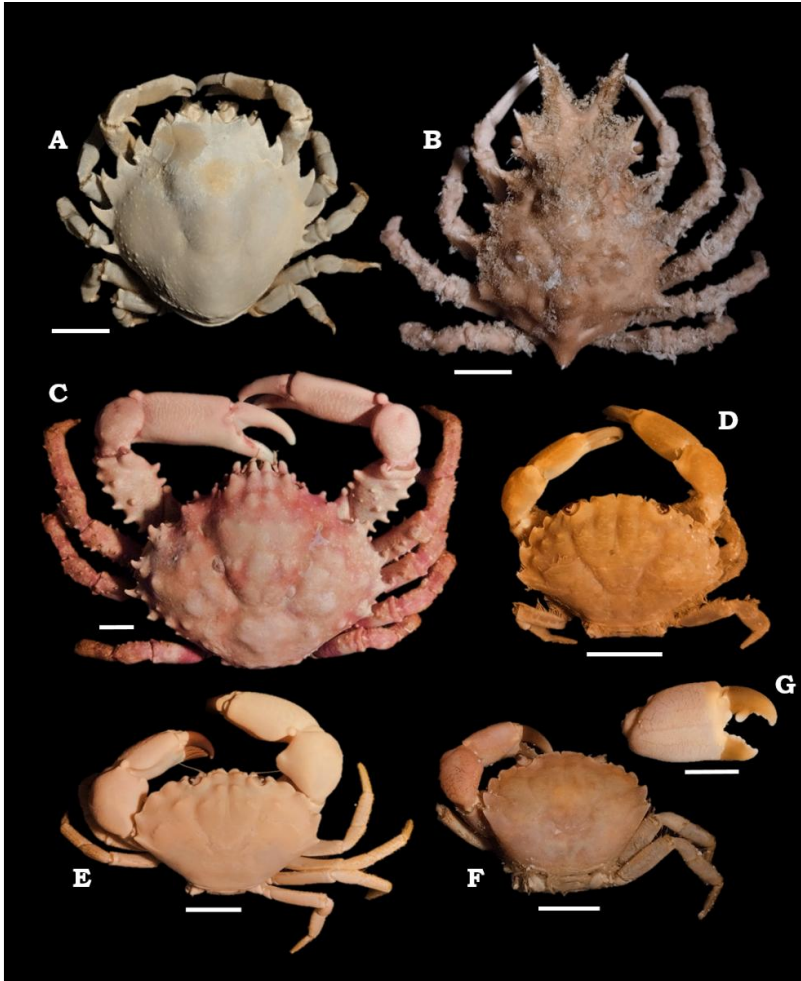
El número de especies de cangrejos pertenecientes al infraorden Brachyura, previamente conocidos para la isla de Coche ascendía a 28, por lo que los nuevos hallazgos realizados en la presente investigación, permiten incrementar a 48 el número de especies de este grupo reportados para la isla.

**Tabla 1.** Lista histórica de las especies de braquiuros presentes en la isla de Coche, estado Nueva Esparta, Venezuela. 1. Haig, (1956); 2. Rodríguez, (1980); 3. Taissoun, (1985); 4. Ng y Rodríguez, (1986); 5. Taissoun, (1988); 6. Sánchez, (1997); 7. Marturet *y col.* (2008); 8. Palacios-Thiel *y col.* (2009); 9. Castro y Ng, (2010); 10. Fernández y Lira, (2017); 11. Hernández *y col.* (2017); 12. Rodríguez *y col.* (2022b).

| <b>Especies</b>   | <b>Especies reportadas</b> | <b>Presente estudio</b> |
|---|----------------------------|-------------------------|
| <i>Calappa cinerea</i> Holthuis, 1958                           |                            | X                       |
| <i>Calappa flammea</i> (Herbst, 1794)                           | 3                          |                         |
| <i>Calappa nitida</i> Holthuis, 1958                            | 3                          |                         |
| <i>Calappa ocellata</i> Holthuis, 1958                          | 3                          |                         |
| <i>Calappa sulcata</i> Rathbun, 1898                            | 6                          |                         |
| <i>Hepatus pudibundus</i> (Herbst, 1785)                        | 6                          | X                       |
| <i>Stenorhynchus seticornis</i> (Herbst, 1788)                  | 12                         | X                       |
| <i>Anasimus latus</i> Rathbun, 1894                             | 1                          |                         |
| <i>Macrocoeloma trispinosum</i> (Latreille, 1825)               |                            | X                       |
| <i>Stenocionops furcatus</i> (Olivier, 1791)                    |                            | X                       |
| <i>Apiomithrax violaceus</i> (A. Milne-Edwards, 1867)           |                            | X                       |
| <i>Mithrax hispidus</i> (Herbst, 1790)                          |                            | X                       |
| <i>Mithraculus forceps</i> (A. Milne Edwards, 1875)             | 2, 12                      | X                       |
| <i>Mithraculus coryphe</i> (Herbst, 1801)                       |                            | X                       |
| <i>Pitho laevigata</i> (A. Milne Edwards, 1875)                 |                            | X                       |
| <i>Pitho Iherminieri</i> (Desbonne en Desbonne y Schramm, 1867) |                            | X                       |
| <i>Omalaacantha bicornuta</i> (Latreille, 1825)                 |                            | X                       |
| <i>Mithraculus sculptus</i> (Lamarck, 1818)                     | 6                          |                         |
| <i>Hypoconcha parasitica</i> (Linnaeus, 1763)                   | 2                          |                         |
| <i>Callinectes danae</i> Smith, 1869                            |                            | X                       |
| <i>Achelous spinimanus</i> (Latreille, 1819)                    |                            | X                       |
| <i>Charybdis (Charybdis) helleri</i> (A. Milne-Edwards, 1867)   | 7                          | X                       |
| <i>Achelous ordwayi</i> Stimpson, 1860                          | 6                          |                         |
| <i>Cronius ruber</i> (Lamarck, 1818)                            | 6                          |                         |
| <i>Lupella forceps</i> (Fabricius, 1793)                        | 6                          |                         |
| <i>Etisus maculatus</i> (Stimpson, 1860)                        |                            | X                       |
| <i>Cataleptodius floridanus</i> (Gibbes, 1850)                  |                            | X                       |
| <i>Heteractaea ceratopus</i> (Stimpson, 1860)                   | 12                         | X                       |
| <i>Speocarcinus carolinensis</i> Stimpson, 1859                 | 6                          |                         |
| <i>Euryplax nitida</i> Stimpson, 1859                           | 9                          |                         |
| <i>Persephona mediterranea</i> (Herbst, 1794)                   | 10                         |                         |
| <i>Persephona punctata</i> (Linnaeus, 1758)                     | 6                          |                         |
| <i>Iliacantha liodactylus</i> Rathbun, 1898                     | 5                          |                         |
| <i>Mimilambrus wileyi</i> Williams, 1979                        | 4                          |                         |
| <i>Leiolumbrus nitidus</i> Rathbun, 1901                        | 6                          |                         |
| <i>Platylambrus serratus</i> (H. Milne Edwards, 1834)           | 6                          |                         |
| <i>Raninoides laevis</i> (Latreille, 1825)                      | 6                          |                         |
| <i>Raninoides louisianensis</i> Rathbun, 1933                   | 6                          |                         |
| <i>Tetraxanthus bidentatus</i> (A. Milne-Edwards, 1880)         | 6                          |                         |
| <i>Panopeus lacustris</i> Desbonne en Desbonne y Schramm, 1867  |                            | X                       |
| <i>Acantholobulus caribbaeus</i> (Stimpson, 1871)               |                            | X                       |
| <i>Menippe nodifrons</i> Stimpson, 1859                         |                            | X                       |
| <i>Pilumnus dasypodus</i> Kingsley, 1879                        |                            | X                       |
| <i>Pilumnus gemmatus</i> Stimpson, 1860                         |                            | X                       |
| <i>Tumidotherees maculatus</i> (Say, 1818)                      | 8                          | X                       |
| <i>Orthotheres strombi</i> (Rathbun, 1905)                      | 11                         |                         |
| <i>Plagusia depressa</i> (Fabricius, 1775)                      |                            | X                       |
| <i>Grapsus grapsus</i> (Linnaeus, 1758)                         |                            | X                       |

El cangrejo *Mithrax hispidus* (familia Mithracidae) pertenece a un complejo de especies que lleva su nombre y que alberga todos los representantes recientes del género (*M. hispidus*, *M. pleuracanthus* Stimpson, 1871 y *M. tortugae* Rathbun, 1920). Los miembros de este complejo pueden ser identificados morfológicamente por la ornamentación del carpo y mero de los quelípedos. En *M. hispidus* estos artejos están armados con dientes y espinas prominentes (mero) y con algunos

tubérculos bajos (carpo) (Figura 1C) (Windsor y Felder, 2009), caracteres que estaban presentes en los especímenes evaluados. Aunque las tres especies del complejo *M. hispidus* han sido reportadas en distintas zonas de Venezuela (Chace, 1956; Rodríguez, 1980; Lares, 1983; Ramos, 1986; Scelzo y Varela, 1988; Hernández-Ávila y col., 2007), esta es la única reportada hasta la fecha para la isla de Coche. Es importante señalar que la presencia de *M. tortugae* en el país debe ser reevaluada, pues se basa en un solo registro sin localidad definida (*vide* Melo, 1996).



**Figura 1.** (A) *Pitho laevigata* (A. Milne Edwards, 1875); (B) *Stenonionops furcatus* (A. Milne Edwards, 1878); (C) *Mithrax hispidus* (Herbst, 1790); (D) *Cataleptodius floridanus* (Gibbes, 1850); (E) *Menippe nodifrons* Stimpson, 1859; (F) *Panopeus lacustris* Desbonne en Desbonne y Schramm, 1867; (G) *P. lacustris*, quela mayor. Barras de escala = 10 mm.

La especie *Mithraculus forceps*, fue una de las especies más abundantes en el área de estudio, la misma ha sido registrada como la más abundante de otros ecosistemas y localidades costeras de Venezuela (Chace, 1956; Carmona-Suarez, 2000; Tagliafico *y col.*, 2005; Hernández-Ávila *y col.*, 2007; Hernández-Ávila *y col.*, 2013); así como de otras localidades del Atlántico occidental (Rodrigues-Alves *y col.*, 2012). Esta especie fue hallada en diversos sustratos, tales como corales, anémonas, bancos de bivalvos, praderas de fanerógamas, aunque también puede habitar en fondos arenosos, rocosos, esponjas, manglares (Williams, 1984; Hernández-Reyes *y col.*, 2001), algas (Quirós *y col.*, 2012), e incluso asociada a equinodermos (Vera-Caripe *y col.*, 2017). Quizás esta alta capacidad de colonizar diversos sustratos, así como su amplia distribución en el Caribe sean la causa de tal abundancia.

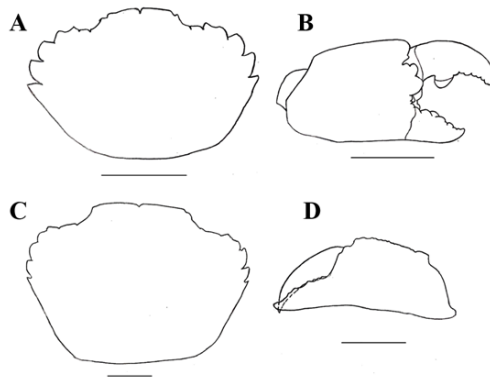
De los braquiuros identificados, la mayoría son considerados comunes en los inventarios carcinológicos nacionales (Lares, 1983; Soler, 1984; Ramos, 1986; Marcano, 1987; Hernández *y col.*, 1999; Lira, 2004; Tagliafico *y col.*, 2005; Hernández-Ávila *y col.*, 2007), sin embargo, resulta oportuno acotar que el cangrejo *Panopeus lacustris*, no aparece señalado para Venezuela lo cual probablemente se deba a que su presencia en el país ha sido confundida con *P. herbstii* H. Milne Edwards, 1834, especie que ha sido documentada en el país desde hace más de 150 años (von Martens, 1872; Rathbun, 1930; Chace, 1956; Rodríguez, 1980).

Williams (1983), realizó una revisión del complejo de especies *Panopeus herbstii*, indicando que está conformado al menos por seis especies, y concluyó que, de estas, solo *P. lacustris* se encuentra en el mar Caribe, extendiéndose hasta Rio de Janeiro, Brasil; y que *P. herbstii*, se distribuye en aguas de la costa este de los Estados Unidos, desde Massachusetts hasta el sureste de Florida (Williams, 1983; Abele y Kim, 1996) y actualmente también en Hawái (introducida) (Ng *y col.*, 2008).

Investigaciones posteriores siguieron reportando la presencia de *Panopeus herbstii* en el país (Lares, 1983; Soler, 1984; Ramos, 1986; Marcano, 1987; Prieto *y col.*, 2000; Hernández-Ávila *y col.*, 2007, 2013; Cedeño *y col.*, 2010; Vera-Caripe y Lira, 2023), debido quizás al uso de claves taxonómicas, como las elaboradas por Rodríguez (1980) o Williams (1984), que no incluían a *P. lacustris*, aunque Williams (1983), indicó que la descripción de *P. herbstii* propuesta por Williams (1984), corresponde en parte a *P. lacustris*. Casos similares ocurren en el Caribe colombiano, donde también se cita la presencia de *P. herbstii*, (Quirós *y col.*, 2012).

La presencia de *Panopeus lacustris* (y otras especies del género) bajo el nombre de *P. herbstii* había sido demostrada en varias localidades de Brasil (Melo, 1995; Almeida *y col.*, 2007; Coelho *y col.*, 2008). Sin embargo, investigaciones recientes basadas en taxonomía integrativa, empleando técnicas morfológicas y moleculares, determinaron efectivamente la ausencia de *P. lacustris* en aguas brasileras, siendo confundido con *P.*

*austrobesus* Williams, 1983 (Oliveira-Rogeri y col., 2023). Las causas de tan extendida confusión son debidas a que las diferencias morfológicas entre las especies de este género son muy sutiles, aunado a esto, las relaciones filogenéticas del grupo no son claras (Mantelatto y col., 2020), ya que el género no es monofilético (Oliveira-Rogeri y col., 2023). Los ejemplares hallados en la presente investigación concuerdan con los caracteres descritos para *Panopeus lacustris* y establecen la presencia de esta especie en Venezuela; es necesaria una revisión taxonómica que permita aclarar la presencia o ausencia de *P. herbsti* en el país (ver Figura 2).



**Figura 2.** *Panopeus lacustris* Desbonne en Desbonne y Schramm, 1867: (A) caparazón en vista dorsal; (B) quela mayor. *Acantholobulus caribbaeus* (Stimpson, 1871): (C) caparazón en vista dorsal; (D) quela mayor. Barras de escala: A-C = 10 mm, B-D = 1 mm.

En el presente trabajo, el pinnotérico *Tumidotheres maculatus* fue hallado comúnmente en parejas de macho y hembra, aunque también fueron halladas hembras y machos solitarios, y un único caso de una hembra y dos machos habitando un mismo hospedero. Adicionalmente, fueron hallados ejemplares machos, diferentes del patrón morfológico típico de los machos de la especie, y que asemejaban hembras en cuanto a la coloración y estructura de las patas caminadoras. De acuerdo a Williams (1984), casos similares se observan en individuos de hábitos comensales o parásitos.

El número de especies de cangrejos braquiuros señalados hasta ahora para la isla de Coche, es mayor al hallado por García y col. (1998), para la isla de Aves (22 especies), sin embargo, es menor al señalado del Parque Nacional Archipiélago Los Roques por Ramos (1986), quien identificó 116 especies de cangrejos braquiuros; también es menor al número de especies registradas para la isla de Margarita, donde Marcano (1987), realizó el inventario de los cangrejos Brachyura, logrando identificar 75 especies, a las cuales se han sumado nuevos hallazgos desde entonces (Bolaños y col., 2006; Lira y col., 2010, 2013, 2025; Rodríguez y col.,

2025). Las especies de cangrejos braquiuros de la isla de Cubagua (83 especies) también exceden en número a las de la isla de Coche, según lo reportado por Hernández-Ávila *y col.* (2007). Entre las posibles causas del menor número de braquiuros en Coche, con respecto a estas últimas islas se encuentran un menor esfuerzo de muestreo aplicado en la isla de Coche, así como a una menor extensión geográfica evaluada. Es necesario ampliar el rango batimétrico de muestreo, así como explorar otros ambientes y sustratos, tales como ambientes semiterrestres y manglares, con la finalidad de tener un mejor conocimiento de la diversidad real de crustáceos de la isla de Coche.

## AGRADECIMIENTOS

A José Rojas (Balín), Cruz y Randolhd Amundaray, por su ayuda en el trabajo de campo.

## LITERATURA CITADA

- Abele, L., y W. Kim. 1986. *An Illustrated Guide to the Marine Decapod Crustaceans of Florida*. State of Florida Department of Environmental Regulation, Tallahassee, 8(1): 760 pp.
- Almeida, A., M. Guerrazzi y P. Alves-Coelho. 2007. Stomatopod and decapod crustaceans from Camamu Bay, state of Bahia, Brazil. *Zootaxa* 1553: 1-14.
- Anker, A., G. Murina, C. Lira, J. Vera-Caripe, A. Palmer y M. Jeng. 2005. Macrofauna associated with Echiuran burrows: a review with new observations of the innkeeper worm, *Ochetostoma erythrogrammon* Leuckart and Rüppel, in Venezuela. *Zool. Stud.* 44(2): 157-190.
- Bolaños, J., C. Lira, G. Hernández y R. López. 2006. El cangrejo *Heterocrypta tommasii* (Decapoda: Parthenopidae): adición a la carcinofauna venezolana. *Rev. Biol. Trop.* 54: 131-134.
- Campos, E. 1989. *Tumidotheres*, a new genus for *Pinnotheres margarita* Smith, 1869, and *Pinnotheres maculatus* Say, 1818 (Brachyura: Pinnotheridae). *J. Crust. Biol.* 9: 672-679.
- Campos, M. 2014. *Crustáceos Decápodos de agua dulce de Colombia*. Biblioteca José Jerónimo Triana No. 27 del Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá. 692 pp.
- Campos, N., y M. Türkay. 1989. On a record of *Charybdis hellerii* from the Caribbean coast of Colombia (Crustacea: Decapoda: Portunidae). *Senckenbergiana Maritima* 20: 119-123.
- Carmona-Suárez, C. A. 2000. Differences between *Mithraculus* spp. communities in exposed and sheltered shallow-water *Thalassia* beds in Venezuela. *Crust. Issues.* 12: 419-430.
- Carmona-Suárez, C. A. 2009. Swimming crab community ecology in an estuarine complex in western Venezuela (Decapoda, Portunidae). *Nauplius* 17(1): 19-27.
- Carmona-Suárez, C., y J. Conde. 1996. Litoral brachyuran crabs (Crustacea: Decapoda) from Falcón, Venezuela, with biogeographical and ecological remarks. *Rev. Bras. Biol.* 56: 725-747.
- Castro, P., y P. Ng. 2010. Revision of the family Euryplacidae Stimpson, 1871 (Crustacea: Decapoda: Brachyura: Goneplacoidea). *Zootaxa* 2375: 1-130.

- Cedeño, J., M. Jiménez, L. Pereda y T. Allen. 2010. Abundancia y riqueza de moluscos y crustáceos asociados a las raíces sumergidas del mangle rojo (*Rhizophora mangle*) en la laguna de Bocaripo, Sucre, Venezuela. *Rev. Biol.Trop.* 58: 213–226.
- Chace, F.A.Jr. 1956. Crustáceos decápodos y estomatópodos del archipiélago Los Roques e isla de La Orchila. En: *El Archipiélago de Los Roques y de La Orchila*. Caracas. Sociedad de Ciencias Naturales La Salle. 145-168, pp.
- Coelho, P. A., A. Almeida y L. E. Arruda Bezerra. 2008. Checklist of the marine and estuarine Brachyura (Crustacea: Decapoda) of northern and northeastern Brazil. *Zootaxa* 1956: 1–58 <http://doi.org/10.11646/zootaxa.1956.1.1>.
- Colavite, J., W. Santana y M. Tavares. 2016. Morphological differences between *Stenocionops furcatus* (Olivier, 1791) and *S. coelatus* (A. Milne-Edwards, 1878) (Crustacea, Decapoda, Brachyura, Majoidea). *Zootaxa* 4184(3): 517–528 <http://doi.org/10.11646/zootaxa.4184.3.6>.
- Davie, P. J. F., D. Guinot y P. K. L. Ng. 2015. Anatomy and functional morphology of Brachyura. En: *Treatise on Zoology - Anatomy, Taxonomy, Biology. Decapoda: Brachyura*. (P. Castro, P.J.F. Davie, D. Guinot, F.R. Schram y J.C. von Vaupel Klein, Eds.), Brill, Leiden, The Netherlands. Cap. 71-2: 11-163.
- Desbonne, I. y A. Schramm. 1867. *Crustacés de la Guadeloupe, d'après un manuscrit du Docteur Isis Desbonne comparé avec les échantillons de Crustacés de sa collection et les dernières publications de M. M. Henri de Saussure et William Stimpson*. Première partie. Brachyures. Imprimerie du Gouvernement, Basse-Terre. 60 pp.
- Diez García, Y. L., y A. J. Capote. 2015. List of marine crabs (Decapoda: Anomura and Brachyura) of shallow littoral of Santiago de Cuba, Cuba. *Check List* 11: <http://doi.org/10.15560/11.2.1601>.
- Diez, Y. L. 2014. Lista actualizada de los cangrejos braquiuros (Decapoda: Brachyura) de Cuba. *Rev. Investig. Mar.* 34(2): 74–93.
- Dineen, J., P. Clark, A. Hines, S. Reed y H. Walton. 2001. Life history, larval description, and natural history of *Charybdis helleri* (Decapoda, Brachyura, Portunidae) an invasive crab in the western Atlantic. *J. Crust. Biol.* 21: 774-805.
- Fabricius, J. C. 1775. *Systema Entomologiae, sistens Insectorum Classes, Ordines, Genera, Species, adjectis Synonymis, Locis, Descriptionibus, Observationibus*. [A System of Entomology, containing the Classes, Orders, Genera, and Species of Insects, with added Synonyms, Locali. 832 pp.
- Fernández, D., y C. Lira. 2017. Crustáceos Leucosiidae (Decapoda: Brachyura) de Venezuela. *Bol. Inst. Ocean. Venez.* 56: 97–114.
- García, L., G. Hernández y J. Bolaños. 1998. Anomura y Brachyura de isla de Aves. *Saber* 10: 26–31.
- Gibbes, L. 1850. On the carcinological collections of the cabinets of Natural History in the United States, with an enumeration of the species therein and descriptions of new species. *Proc. Amer. Ass. Sci. Charlest.* 3: 167–199.
- Herbst, J. 1782-1804. Versuch einer Naturgeschichte der Krabben und Krebse nebst einer systematischen Beschreibung ihrer verschiedenen. *Arten.* (1782-1790). 1: 1-274; (1791-1796). 2: 1-225; (1799-1804). 3: 1-66.
- Hernández-Ávila, I., y E. Campos. 2006. *Calyptraeotheres hernandezii* (Crustacea: Brachyura: Pinnotheridae), a new crab symbiont of the West Indian cup-and-saucer *Crucibulum auricula* (Gmelin) (Mollusca: Gastropoda: Calyptraeidae) off Cubagua Island, Venezuela. *Proceedings Biol. Soc. Washingt.* 119: 43–48.
- Hernández-Ávila, I., A. Gómez, C. Lira y L. Galindo. 2007. Benthic decapod crustaceans (Crustacea: Decapoda) of Cubagua Island, Venezuela. *Zootaxa* 1537: 33–45.

- Hernández-Ávila, I., A. Tagliafico y N. Rago. 2013. Composición y estructura de la macrofauna asociada con agregaciones de dos especies de bivalvos en isla de Cubagua, Venezuela. *Rev. Biol. Trop.* 61: 669–682.
- Hernández-Reyes, I., J. Palazón-Fernández, J. Bolaños-Curvelo y J. Hernández. 2001. Aspectos reproductivos de *Mithrax forceps* (A. Milne-Edwards, 1875) (Crustacea: Decapoda: Majidae). *Ciencias Mar.* 27: 21–34.
- Hernández, G. y J. Bolaños. 1995. Additions to the decapod crustaceans fauna of northeastern venezuelan islands, with the description of the male of *Pinnotheres moseri* Rathbun, 1918 (Decapoda: Brachyura: Pinnotheridae). *Nauplius* 3: 75–81.
- Hernández, G., L. Lares, J. Bolaños y J. Hernández. 1999. Crustáceos decápodos bentónicos del monumento natural Laguna de las Marites, isla de Margarita, Venezuela. *Bol. Inst. Ocean. Venez.* 38: 25–31.
- Hernández, J., C. Lira, G. Hernández y J. Bolaños. 2017. Primer reporte de *Orthotheres strombi* (Rathbun, 1905) y nuevos hallazgos de *Tunicotheres moseri* (Rathbun, 1918) en costas orientales venezolanas (Crustacea: Brachyura: Pinnotheridae). *Bol. Inst. Ocean. Venez.* 56: 16–23.
- Holthuis, L. 1958. West indian crabs of the genus *Calappa* with a description of three new species. *Stud. fauna Curazao other Caribb. Islands* 8: 146–186.
- Kingsley, J. 1879. Notes on North American Decapoda. *Proc. Bost. Soc. Nat. Hist.* 20: 145–160.
- Lares, L. 1983. Distribución y taxonomía de los oxystomatos, xanthidos, grapsidos y Oxyrhynchos (Decápodos, Brachyuras) de las costas del estado Sucre, Venezuela Trabajo de Ascenso Profesor Asociado. Universidad de Oriente. Cumana, Venezuela. 135 pp.
- Latreille, P. 1819. *Nouveaux dictionnaire d'Histoire Naturelle appliquée aux arts, a l'agriculture, al'economie rural et domestique, a la Médecine, etc... Nouvelle édition presqu'entièrement refondue et considerablement augmentée, avec des figures tirées des trois regne.* 28: 40–55.
- Latreille, P. 1825-1828. *Histoire Naturelle. Entomologie, ou Histoire naturelle des Crustacés, des Arachnides et des Insectes. Encyclopédie Méthodique.* Agasse Imprimeur-Libraire, Paris. Vol. 10. 833 pp.
- Linnaeus, C. 1758. *Systema naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis*, ed. 10, 1. 824. pp.
- Lira, C. 2004. *Crustáceos decápodos bentónicos litorales de la isla la Tortuga, Venezuela* Boca del Río: Universidad de Oriente – FONACIT, [Informe presentado ante el FONACIT como requisito del Programa PIN y del Proyecto S1-99000932]. 230 pp.
- Lira, C., J. Bolaños, G. Hernández, J. Hernández y R. López. 2010. Primer hallazgo de *Apiomithrax violaceus* (A. Milne-Edwards) (Brachyura: Epialtidae: Pisinae) para el Caribe. *Bol. Invest. Mar. Cost.* 39: 417–425.
- Lira, C., D. Fernández, J. Bolaños, G. Hernández y I. Hernández-Ávila. 2013. Contribuciones al conocimiento de la biodiversidad de crustáceos decápodos de Venezuela. I. Primeros registros de *Macrocoeloma concavum* Miers 1886 y *Microphrys interruptus* Rathbun 1920 (Brachyura: Majoidea: Majidae). *Bol. Cent. Invest. Biol.* 47: 47–62.
- Lira, C., J. Vera-Caripe, D. Fernández, J. Bolaños, J. Hernández, W. Santana y R. López. 2025. Contributions to the knowledge of the biodiversity of crustacean decapods of Venezuela. II.- First records of *Eucinetops blakianus* and *Inachoides forceps* (Decapoda: Brachyura: Majoidea) with key to species. *Acta Biol. Venez* 44(2): 179-190.

- Lira, C. y J. Vera-Caripe. 2016. Alien marine decapod crustacean in the Caribbean: a review with first record of *Athanas dimorphus* Ortmann, 1894 (Caridea: Alpheidae). *Acta Biol. Venez.* 36: 1-17.
- López, B. 2005. Los cangrejos de agua dulce (Crustacea: Brachyura: Pseudothelphusidae) de la vertiente sur del Parque Nacional el Ávila, Venezuela. *Mem. la Fund. La Salle Ciencias Nat.* 161-162: 113-123.
- Mantelatto, F. L., A. F. Tamburus, T. Magalhães, R. C. Buranelli, M. Terossi, M. Negri, A. L. Castilho, R. C. Costa y F. J. Zara. 2020. Checklist of decapod crustaceans from the coast of the São Paulo state (Brazil) supported by integrative molecular and morphological data: III. Infraorder Brachyura Latreille, 1802. *Zootaxa* 4872(1):1-108.
- Marcano, J. 1987. Cangrejos Brachyura de la isla de Margarita, estado Nueva Esparta. Trabajo de grado para optar al título de Magister Scientiarum en Ciencias Marinas mención Biología Marina, Instituto Oceanográfico de Venezuela, Universidad de Oriente. Cumaná, Venezuela. 123 pp.
- Marcano, J. 1995. Cangrejos Brachyura de las islas de Margarita y Cubagua y de los islotes Lobos y Caribe. Trabajo de Ascenso a Profesor Titular. Universidad de Oriente. Cumaná, Venezuela. 122 pp.
- Marcano, J. 1997. Fauna carcinológica de los islotes Caribe y Los Lobos. En: Ramirez-Villaruel P, editor. *Islotes Caribe y Los Lobos*. Porlamar, isla de Margarita. pp. 173-199.
- Marcano, J., y J. Bolaños. 2001. Cangrejos májidos (Decapoda: Brachyura: Majidae) de las aguas someras marinas venezolanas. *Bol. Inst. Ocean. Venez.* 40: 71-82.
- Mariño, J., M. D. Mendoza y B. López. 2018. Composition and abundance of decapod crustaceans in mixed seagrass meadows in the Paraguaná Peninsula, Venezuela. *Iheringia Ser. Zool.* 108: 1-10.
- von Martens, E. 1872. Über cubanische Crustaceen nach den Sammlungen. *Dr. J. Gundlach's. Arch. für Naturgeschichte* 38(1): 77-147.
- Martin, J. W. y T. A. Haney. 2005. Decapod crustaceans from hydrothermal vents and cold seeps: a review through 2005. *Zool. J. Linn. Soc.* 145: 445-522.
- Marturet, L., E. Aguilera, H. Boadas, Y. Fernández, J. Lunar, A. Pérez, C. Lira y J. Bolaños. 2008. Crustáceos decápodos de Bajo Culebra, isla Coche, estado Nueva Esparta, Venezuela. VII Congreso Científico de la Universidad de Oriente. Guatamare. CD de Resúmenes.
- McDermott, J. J. 2009. Hypersymbioses in the pinnotherid crabs (Decapoda: Brachyura: Pinnotheridae): A review. *J. Nat. Hist.* 43: 785-805.
- McMillen-Jackson, A. 2008. First record of the Indo-Pacific swimming crab *Charybdis helleri* (A. Milne-Edwards, 1867) in the Gulf of Mexico. *Crustaceana* 81: 889-894.
- van der Meij, S. E. T. y C. D. Schubart. 2014. Monophyly and phylogenetic origin of the gall crab family Cryptochiridae (Decapoda: Brachyura). *Invertebr. Syst.* 28: 491-500.
- Melo, G. 1995. Taxonomia e padrões distribucionais e ecológicos dos Brachyura (Crustacea, Decapoda) do litoral sudeste do Brasil. Dissertação de doutorado. Universidade de São Paulo. São Paulo, Brasil. 109 pp.
- Melo, G. 1996. *Manual de identificação dos Brachyura (Caranguejos e Siris) do litoral brasileiro*. São Paulo, Brasil: Editora Plêiade. pp. 603.
- Milne-Edwards, A. 1873-1880. Etudes sur les Xiphosures et les Custacés de la Region Mexicaine. *Miss. Sci. au Mexique. Rech. Zool.* 1: 1-362.
- Milne-Edwards, A. 1867a. Descriptions des espèces nouvelles de Crustacés provenant de Saint-Vincent du Cap Vert. En: *Les Fonds de la Mer. Étude internationale sur les particularités nouvelles, 1867-1872* (L. Folin y L. Périer, Eds.), Paris, France. Vol. 1, Capitulo IX: 32-44, pls. 11-11bis.

- Milne-Edwards, A. 1867b. Description de quelques espèces nouvelles de Crustacés Brachyures. *Ann. la Soc. Entomol. Fr. Ser. 4* 7:263–288.
- Milne-Edwards, A. 1868. Observations sur le faune carcinologique des îles du Cap Vert. *Nouv. Arch. Mus. d'Hist. Nat. Paris* 4(7):49–68.
- Mora-Day, J., L. Mesa y J. Capelo. 2008. Crustáceos decápodos. En: *Biodiversidad animal del caño Macareo, Punta Pescador y áreas adyacentes, delta del Orinoco*. (C. Lasso y J. Señaris, Eds.), StatoiHydro Venezuela AS-Fundación La Salle de Ciencias Naturales, Caracas: 53–72.
- Morán, R., y M. Atencio. 2006. *Charybdis hellerii* (Crustacea: Decapoda: Portunidae), especie invasora en la Península de Paraguaná, estado Falcón, Venezuela. *Multiciencias* 6: 202–209.
- Moreno, C., C. Graziani, J. G. Núñez y E. Villaroel. 2011. Caracterización bioecológica y poblacional de tres comunidades de crustáceos decápodos en la costa noroccidental del estado sucre, Venezuela. *Zootec. Trop.* 29(1): 29–47.
- Ng, P. K. L., D. Guinot y P. J. F. Davie. 2008. Systema brachyurorum: part I. An annotated checklist of extant brachyuran crabs of the world. *Raffles Bull. Zool.* 17: 1–286.
- Ng, P. y G. Rodríguez. 1986. New records of *Mimilambrus wileyi* Williams, 1979 (Crustacea: Decapoda: Brachyura), with notes on the systematics of the Mimilambridae Williams, 1979, and Parthenopidae MacLeay, 1838, *sensu* Guinot, 1978. *Proc. Biol. Soc. Wash.* 99(1): 88–99.
- Oliveira-Rogeri, L., N. F. C. França, P. A. Peres y F. L. Mantelatto. 2023. Cleaning the mud: Integrative approach clarifies the taxonomy of mud crabs of the genus *Panopeus* H. Milne Edwards, 1834 (Decapoda: Brachyura: Panopeidae) along the Southwestern Atlantic. *Zool. Anz.* 307:96–124.
- Olivier, A.G. 1791. *Encyclopédie Méthodique. Histoire Naturelle. Insectes*. Paris: Chez Panckoucke. 6: 1–704.
- Palacios-Thiel, E., J. Cuesta, E. Campos y D. Felder. 2009. Molecular genetic re-examination of subfamilies and polyphyly in the family Pinnotheridae (Crustacea: Decapoda). En: *Decapod Crustacean phylogenetics* (J. Martin, K. Crandall, D. Felder, Eds.), CRC Press, Boca Raton: 447–472.
- Pequegnat, L. y J. Ray. 1974. Crustacea and other arthropods. En: *Biota of the west Flower Garden Bank*. (T. Brighth, y L. Pequegnat Eds.), Gulf Publishing Co. Pp: 231–288.
- Prieto, A., C. Tineo, L. Ruiz y N. García. 2000. Moluscos asociados a sustratos someros en la laguna de Bocaripo, estado Sucre, Venezuela. *Bol. Cent. Invest. Biol.* 40:1–19.
- Quirós, J., P. Dueñas y N. Campos. 2012. Crustáceos decápodos asociados a ensamblajes macroalgales en el litoral rocoso de Córdoba, Caribe colombiano. *Rev. MVZ Cordoba* 17:2834–2845.
- Ramos, H. 1986. Los cangrejos Brachyura del parque nacional archipiélago de Los Roques. Disertación grado licenciado en Biología. Universidad Central de Venezuela Caracas, Venezuela. 281 pp.
- Rathbun, M. 1898. The Brachyura of the biological expedition to the Florida Keys and the Bahamas in 1893. *Bull. Lab. Nat. Hist. State Univ. Iowa* 4(3): 250–294, Pls. I–IX.
- Rathbun, M. 1918. The grapsoid crabs of America. *Bull. U. S. Nat. Mus.* 97: 461.
- Rathbun, M. 1925. The spider crabs of America. *Bull. U. S. Nat. Mus.* 129: 1–613.
- Rathbun, M. 1930. The cancrivora crabs of the families Euryalidae, Portunidae, Ateleyclidae, Cancridae and Xanthidae. *Bull. U. S. Nat. Mus.* 152: 1–609.
- Rodrigues-Alves, D., S. Barros-Aves, V. Cobó, D. J. Marcondes Lima y A. Fransozo. 2012. Checklist of the brachyuran crabs (Crustacea: Decapoda) in the rocky subtidal of Vitória Archipelago, southeast coast of Brazil. *Check List* 8: 940–950.

- Rodríguez, G. 1980. *Crustáceos decápodos de Venezuela* Caracas, Venezuela: IVIC. 496 p.
- Rodríguez, G. y F. Herrera. 1994. A new troglomorphic crab, *Chaceus turikensis*, from Venezuela, and additional notes on the stygobiont crab *Chaceus caecus* Rodríguez and Bosque, 1990 (Decapoda: Brachyura: Pseudothelphusidae). *Mem. Biospeologie* 21: 121–126.
- Rodríguez, P., C. Lira, N. Muñoz y D. Morales. 2020. Crustáceos decápodos de la playa El Amparo, isla de Coche, Venezuela. I. Suborden Dendrobranchiata e Infraordenes Stenopodidea y Caridea. *Acta Biol. Venez.* 40:171–209.
- Rodríguez, P., C. Lira, N. Muñoz y D. Morales. 2022a. Crustáceos decápodos de la playa El Amparo, isla de Coche, Venezuela. II.- Infraorden Anomura. *Acta Biol. Venez.* 42(2):113–130.
- Rodríguez, P., C. Lira, N. Muñoz y D. Morales. 2022b. Crustáceos decápodos asociados a *Millepora* spp. (Cnidaria: Hydrozoa) en playa El Amparo, isla de Coche, estado Nueva Esparta, Venezuela. *Bol. Inst. Ocean. Venez.* 147–152.
- Rodríguez, P., C. Lira y W. Santana. 2025. First record of *Paulita tuberculata* (Brachyura, Majoidae, Inachoididae) in the Caribbean Sea. *Bol. Invest. Mar. Cost.* 54(1):175–184.
- Sánchez, L. 1997. Crustáceos presentes en la pesca industrial de arrastre al norte del estado Sucre y alrededores de la isla de Margarita, Venezuela. Disertación Maestría en Ciencias Marinas. Universidad de Oriente. Cumaná, Venezuela. 154 pp.
- Say, T. 1818. An account of the Crustacea of United States. 1 (part 2 No 5). *J. Acad. Nat. Sci. Phila* 445–458.
- Scelzo, M., y R. Varela. 1988. Crustáceos decápodos litorales de la isla la Blanquilla. *Mem. Soc. Cien. Nat. La Salle* 47:33–53.
- Smith, S. 1869. Notice of the Crustacea collected by Prof. C. F. Hartt on the coast of Brazil in 1867. *Trans. Connect. Acad. Arts. Sci* 2:1–42.
- Soler, M. 1984. Crustáceos decápodos de la laguna La Restinga, isla de Margarita, Venezuela. Disertación Grado Licenciado en Biología. Universidad de Oriente. Cumaná, Venezuela. 139 pp.
- Stimpson, W. 1859. Notes on North American Crustacea I. *Ann. Lyceum Nat. Hist. New York, New York* 7:49–93.
- Stimpson, W. 1860. Notes on North American Crustacea II. *Ann. Lyceum Nat. Hist. New York* 7: 176–246.
- Stimpson, W. 1871. Notes on American Crustacea III. *Ann. Lyceum Nat. Hist. New York, New York* 10:92–136.
- Tagliafico, A., J. Gassman, C. Fajardo, Z. Marcano, C. Lira y J. Bolaños. 2005. Decapod crustaceans inventory of La Pecha Island, Archipiélago Los Frailes, Venezuela. *Nauplius* 13:80–94.
- Taissoun, E. 1985. Los cangrejos decápodos Brachyura de las costas de Venezuela. II. Familia Calappidae Dana, 1896. *Bol. Centro Invest. Biol.* 15:49–66 (1984/1985).
- Taissoun, E. 1988. Los cangrejos decápodos Brachyura de las costas de Venezuela. III. Familias Leucosiidae Dana 1852 y Geryonidae (Beurlen 1930). *Bol. Centro Invest. Biol.* 17:121–140 (1987/1988).
- Thatje, S., y J. Calcagno. 2014. Brachyura. En: *Los Invertebrados Marinos* (J. Calcagno, Eds.), Vázquez Mazzini Editores, Fundación de Historia natural Félix de azara: 205–212.
- Thoma, B., C. Schubart y D. Felder. 2009. Molecular phylogeny of Western Atlantic representatives of the genus *Hexapanopeus* (Decapoda. *Crustac. Issues* 18:551–565.

- Thurman, C. L., H. Shih y J. C. Mcnamara. 2023. *Minuca panema* (Coelho, 1972): Resurrection of a fiddler crab species from Brazil closely related to *Minuca burgersi* (Holthuis, 1967). *Zool. Stud.* 62(45): 1–26.
- Tsang, L. M., C. D. Schubart, S. T. Ahyong, J. C. Y. Lai, E. Y. C. Au, T. Chan, P. K. L. Ng y K. H. Chu. 2014. Evolutionary history of true crabs (Crustacea: Decapoda: Brachyura) and the origin of freshwater crabs. *Mol. Biol. Evol.* 31(5): 1173–1187.
- Velásquez, M., J. Vera-Caripe y C. Lira. 2017. Crustáceos decápodos asociados a arrecifes de *Phragmatopoma* sp. (Polychaeta: Sabellariidae) en playa El Horcón, isla de Margarita, Venezuela. *Saber* 29:249–266.
- Vera-Caripe, J. y C. Lira. 2023. Crustáceos decápodos del canal de entrada de la laguna de Punta de Piedras, isla de Margarita, Venezuela. *Anartia* 37:47–55.
- Vera-Caripe, J., D. Oscar, C. Lira y J. Bolaños. 2017. Crustáceos decápodos asociados a *Tripneustes ventricosus* (Lamarck, 1816) (Echinodermata; Echinoidea) de la isla La Borracha, Parque Nacional Mochima, Venezuela. *Bol. Inst. Ocean. Venez.* 56:61–68.
- Wagner, H. 1990. The genera *Mithrax* (Latreille, 1818) and *Mithraculus* (White, 1847) (Crustacea: Brachyura: Majidae) in the western Atlantic Ocean. *Zool. Verh.* 1-66.
- Wang, Q., J. Wang, Q. Wu, X. Xu, P. Wang y Z. Wang. 2021. Insights into the evolution of Brachyura (Crustacea: Decapoda) from mitochondrial sequences and gene order rearrangements. *Int. J. Biol. Macromol.* 170:717–727.
- Wells, M. J., y H. W. Wells. 1966. *Dactylokepon hunterae* and *Bopyrina pontoniae* two new species of bopyrid isopod from North Carolina. *Crustaceana* 11: 53–60.
- Williams, A. 1983. The mud crab, *Panopeus herbstii*, S. L. partition into six species (Decapoda: Xanthidae). *Fish. Bull.* 81:863–882.
- Williams, A. 1984. *Shrimps, lobsters, and crabs of the Atlantic coast of the eastern United States, Maine to Florida*. En: Ed. Fisher, D. Washington, D.C., U.S.A.: Smithsonian Institution Press. 550 p.
- Windsor, A. M., y D. L. Felder. 2009. Re-evaluation of species allied to *Mithrax hispidus* (Decapoda: Brachyura: Majoidea: Mithracidae) based on three mitochondrial genes. *Zootaxa* 61-68.
- Windsor, A. M., y D. L. Felder. 2014. Molecular phylogenetics and taxonomic reanalysis of the family Mithracidae MacLeay (Decapoda: Brachyura: Majoidea). *Invertebr. Syst.* 28: 145–173.
- WoRMS Editorial Board. 2023. *World Register of Marine Species* Disponible en línea en: <http://www.marinespecies.org>.
- Zanetti-Marochi, M. y S. Masunari. 2011. Os caranguejos Eriphiidae, Menippidae, Panopeidae e Pilumnidae (Crustacea Brachyura) de águas rasas do litoral do Paraná, com chave pictórica de identificação para as espécies. *Biota Neotrop* 11:21–33.

## MORPHOMETRIC DIFFERENCES BETWEEN CAPTIVE AND WILD JAGUARS (*Panthera onca*) IN VENEZUELA

Israel Cañizales

Independent Researcher, Madrid Metropolitan Area, Spain.  
ORCID ID: <http://orcid.org/0000-0001-6553-9494>.  
[israel.canizales.mv.phd@gmail.com](mailto:israel.canizales.mv.phd@gmail.com)

### RESUMEN

In Venezuela, the earliest anecdotal record of a captive jaguar (*Panthera onca*) dates to a male housed in Maracay between 1918 and 1935. From 1996 to 2009, body measurements of 22 captive jaguars in Venezuelan zoos were recorded and compared with data from 25 wild jaguars published by Hoogesteijn and Mondolfi (1992). Morphometric analysis focused on head-and-body length (HBL), tail length (TL), total body length (TBL = HBL + TL), and body weight (BW). Measurements were obtained under anesthesia using a clock scale for BW. Sexes were analyzed separately, and descriptive statistics and Student's t-tests ( $p < 0.05$ ) were applied to detect significant differences. Captive males exhibited 8.78% and 12.13% shorter TBL and HBL, respectively, compared to wild males, while no significant differences in BW were observed among females. Principal component analysis revealed distinct morphometric patterns between captive and wild populations. Body mass index (BMI) further highlighted body condition variations, with some captive males underweight, possibly due to dietary issues, while others exhibited excess fat, likely due to reduced physical activity. Simple linear regression and correlation analyses indicated that body weight variability explained by body length was 8.55% for males and 9.83% for females. These findings emphasize captivity's impact on jaguar morphology and underscore the importance of optimal husbandry practices. This study provides essential insights for captive management and conservation efforts aimed at maintaining physical and morphological integrity in jaguar populations.

**Keywords:** Biometry, Jaguar, Sex, Venezuela, Zoo.

### Diferencias morfológicas entre jaguares cautivos y silvestres (*Panthera onca*) en Venezuela

### ABSTRACT

En Venezuela, el registro anecdótico más antiguo de un jaguar (*Panthera onca*) en cautiverio corresponde a un macho en Maracay entre 1918 y 1935. Entre 1996 y 2009 se tomaron mediciones corporales de 22 jaguares en zoológicos venezolanos, comparándolas con datos de 25 jaguares silvestres publicados por Hoogesteijn y Mondolfi (1992). El análisis morfométrico incluyó longitud cabeza-cuerpo (HBL), longitud de la cola (TL), longitud total (TBL = HBL + TL) y peso corporal (BW). Las mediciones se realizaron bajo anestesia, usando una balanza de precisión para BW. Los datos se analizaron por sexo mediante estadísticas descriptivas y pruebas t de Student ( $p < 0,05$ ) para detectar diferencias significativas. Los machos cautivos presentaron TBL y HBL un 8,78% y 12,13% menores, respectivamente, que los machos silvestres, mientras que no se observaron diferencias significativas en BW entre las hembras. Un análisis de componentes principales reveló patrones morfométricos distintos entre las poblaciones cautivas y silvestres. El índice de masa corporal (IMC) evidenció variaciones en la condición corporal, con algunos machos cautivos por debajo de su peso, posiblemente por dietas inadecuadas, y otros con exceso de grasa debido a la reducción de actividad física. El análisis de regresión lineal simple y los coeficientes de correlación mostraron que la variabilidad del peso explicada por la longitud corporal fue del 8,55% en machos y del 9,83% en hembras. Estos hallazgos destacan el impacto del cautiverio en la morfología del jaguar y subrayan la importancia de prácticas óptimas de manejo para la conservación de su integridad física y morfológica.

**Palabras clave:** Biometría, Jaguar, Sexo, Venezuela, Zoológico.

## INTRODUCCIÓN

*Panthera onca* (Linnaeus, 1758), the largest felid of the Americas and the third largest of the genus *Panthera* Oken 1816, after the tiger (*P. tigris*) and the lion (*P. leo*), is classified as Vulnerable in Venezuela's Red Book of Fauna (Jedrzejewski *et al.*, 2015). The species exhibits a broad weight range, from 31 to 158 kg, and total body length ranging from 154 to 241 cm (Emmons, 1997). Specifically, in Venezuela, Hoogesteijn and Mondolfi (1992) reported that males have a mean weight of  $96 \pm 18$  kg (range: 68 – 121 kg) and a mean length of  $212 \pm 18$  cm (range: 181 – 234 cm), while females have a mean weight of  $56 \pm 7$  kg (range: 43 – 65 kg) and a mean length of  $186 \pm 7$  cm (range: 176 – 196 cm). Similarly, Linares (1998) observed comparable weight and length values.

Jaguars have been maintained in zoos globally for over a century, with the first recorded captive jaguar being a female at the Philadelphia Zoo in 1875 (Johnson, 2013; McMillan, 1995). As of 1999, the International Species Information System (ISIS) documented 239 jaguars across 111 zoos worldwide, with 86.2% of these individuals born in captivity. Recent records, including those by Jiménez González *et al.* (2020), document 38 jaguars in 8 Colombian zoos.

In Venezuela, the first documented captive jaguar appeared in January 1946 at El Pinar Zoo in Caracas (Johnson, 2013; McMillan, 1996), although anecdotal evidence suggests a male was housed in the private zoo of President Juan Vicente Gómez in Maracay between 1918 and 1935. Boher and Trebbau (1992) reported a total of 43 jaguars (22 males, 21 females) in Venezuelan zoological collections, with reproduction being relatively successful, often producing surplus animals. The latest available inventory by the National Foundation of Zoological Parks and Aquariums (FUNPZA) in 1998 lists 35 individuals (16 males, 19 females).

The enclosures housing jaguars in Venezuelan zoos are typically limited in size and spatial complexity compared to their wild habitats. Factors such as noise, lighting, temperature, humidity, enclosure surface, substrate types, and exposure to environmental elements are potential stressors that may affect the health and behavior of captive jaguars. In response to these stressors, the release of adrenocorticotrophic hormone (ACTH) stimulates the adrenal cortex, leading to increased production of glucocorticoids (GC) and androgens. Elevated GC levels may result in altered behaviors, including increased aggression or depression, excessive grooming, hyperactivity, and alterations in appetite, potentially leading to immunosuppressive effects, such as autoimmune conditions (Koscinczuk, 2014).

Diet and nutrition also significantly influence the physical condition of captive jaguars. Unlike their wild counterparts, many zoo-housed jaguars are fed meat-based diets supplemented with vitamins but lacking organs, skin, or connective tissues. Such dietary differences may contribute to

morphological variations in body structure and dimensions. Studies of other pantherine felids suggest that skull shape differences between captive and wild individuals are linked to dietary differences that impact chewing loads (Hartstone-Rose *et al.*, 2014; Zuccarelli, 2004). An imbalanced calcium-to-phosphorus ratio in captivity may further exacerbate these differences.

Despite the documented morphological variations between wild and captive animals, few studies have specifically focused on the impact of captivity on the anatomy of jaguars and other felids (Hartstone-Rose *et al.*, 2014; O'Regan and Kitchener, 2005). Research on this topic has predominantly targeted primates (Altmann *et al.*, 1993; Bolter and Zihlman, 2003; Lewton, 2017; Phillips-Conroy and Jolly, 1988; Turner *et al.*, 2016), carnivores (Zuccarelli, 2004; Hailemariam *et al.*, 2015; Saragusty, 2014; Weber Rosas *et al.*, 2009), and mice (Courtney Jones *et al.*, 2018; McPhee, 2004).

A common physical alteration observed in generations of captive-born animals is a reduction in sexual dimorphism, potentially linked to altered rates or ages of sexual maturity. Alternatively, morphological changes in captivity may arise from shifts in selection pressures, favoring traits that maximize fitness in the confined environment (Mathews *et al.*, 2005; Schulte-Hostedde and Mastro Monaco, 2015). However, these changes should not be interpreted as “adaptive” in an evolutionary sense, as insufficient time for selective pressures to act precludes true evolutionary adaptation, though phenotypic responses to the captive environment may occur.

On the other hand, obtaining accurate data on external measurements and weight in live jaguars both in captivity and in the field is perhaps the main difficulty to overcome. The difficulty in handling and obtaining reliable data in jaguars will depend on the immobilization techniques and the experience of the recorder to reduce the risk of accidents and measurement errors. For some researchers, the skins deposited in museums should not be measured. Because skins can be affected by the processes of preparation and fixation of the tissues, with some influence of the statistical analyses commonly used.

Based on the above, this study provides biometric data of captive jaguars collected between 1996 and 2009 and its comparison with the data published of free-living ones by other authors to assess whether significant morphological differences exist between captive and wild populations in Venezuela.

## **MATERIALS AND METHODS**

The morphometric analysis was conducted on 47 jaguars all originating from Venezuela. This included 22 individuals housed in captivity across 10 facilities (nine zoos and one private) (Figure 1). Of these captive jaguars, 10 were confirmed to have been born in captivity based on zoo records. The

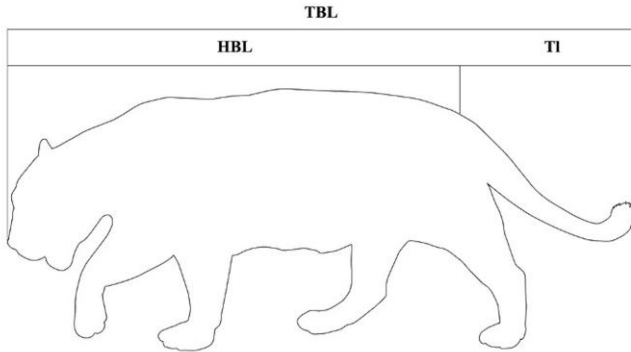
remaining 12 were likely wild caught, as many were confiscated or donated without detailed provenance records; specific geographic origins and capture histories were unavailable for most, and when reported, relied on anecdotal information from the facilities. All these animals were adults, ranging from 3 to 17 years of age. For individual details, see Appendix I. Also, data on 25 free-living jaguars (data published earlier by Hoogesteijn and Mondolfi, 1992) were used for the comparison.



**Figure 1.** Relative geographic location of sampling localities. Red = Zoos, Blue = Private collection. 1 = Metropolitano del Zulia, 2 = Chorros de Milla, 3 = Paraguaná, 4 = Bararida, 5 = Association of Cattle Breeders of Valencia, 6 = Las Delicias, 7 = Caricuao, 8 = El Pinar, 9 = Generalísimo Francisco de Miranda, 10 = La Guaricha.

This study was conducted in strict adherence to ethical and welfare standards for animal research. Informed consent was obtained from the administrative representatives of each participating facility prior to the study's commencement. All protocols were designed and executed following the principles of good veterinary practice and animal welfare, as stipulated by the Law on the Practice of Veterinary Medicine (Official Gazette No. 28.737, 24 September 1968) and the Law on the Protection of Wild Fauna (Official Gazette No. 28.289, 11 August 1970). Ethical approval was granted by the Animal Research Ethics Committee, and all efforts were made to minimize the number of animals used while ensuring the generation of scientifically robust and reliable data.

**Linear Morphometry.** The evaluation of morphometric variation in this study focused on three body measurements and body weight. The point-to-point measurements were Head-and-body length (HBL) = from the tip of the muzzle/nose to the base of the tail, and Tail length (Tl) = from the base of the tail to the end of the last caudal vertebra, excluding the terminal tuft of hair. Total body length (TBL) was calculated by adding HBL and Tl (Figure 2). The measurements were taken by the author on anesthetized animals following an anesthetic protocol using a xylazine-ketamine combination as described by Cañizales (2019), with calibrated tape measures in centimeters (cm) and two or three repetitions for an accuracy level of  $\pm 1.0$  cm to minimize recorder error. Body weight (BW) was recorded using a clock scale, which can weigh up to 200 kg.



**Figure 2.** Schematic drawing showing external body measurement points in jaguars. (TBL) total body length, (HBL) head-body length, (TI) tail length.

All data were used to calculate descriptive statistics (Mean, Standard Deviation, Minima, Maxima, Coefficient of Variation). The sexes were analyzed separately. Student's t-test ( $p \leq 0.05$ ) was used to determine if there were significant differences in morphometric data between males and females, both in captivity and in the wild, as well as between animals of the same sex in both situations. Violin plots were generated to illustrate size differences. Additionally, as an exploratory descriptive tool, a principal component analysis (PCA) was performed. This multivariate technique considers different variables to determine patterns of morphometric variation between groups, as well as to evaluate the degree of separation between them, aiming to achieve maximum homogeneity so that forms are grouped according to their degree of similarity. The graphs were obtained using the PAST 4.03 program (Hammer *et al.*, 2001).

**Body Condition.** The following scoring systems were employed to assess and assign the degree of body symmetry and muscle development: the Body Condition Score (BCS), which evaluates body fat coverage by visual estimation on a 1–9 scale (1 = Very thin, No detectable body fat; 9 = Obese, Heavy fat cover), and the Muscle Condition Score (MCS), which evaluates the firmness or turgidity of the muscle masses around the temporal bones, scapulae, lumbar vertebrae, and pelvic bones by palpation on a 1–4 scale (1 = No muscle wasting, normal muscle mass; 4 = Marked muscle wasting). Both scoring systems were based on the criteria outlined by AZA (2016), Baldwin *et al.* (2010), and Laflamme (1997).

To contrast the body mass ratio between captive and free-living animals, a Body Mass Index (BMI) was calculated. The formula used for this calculation is as follows:

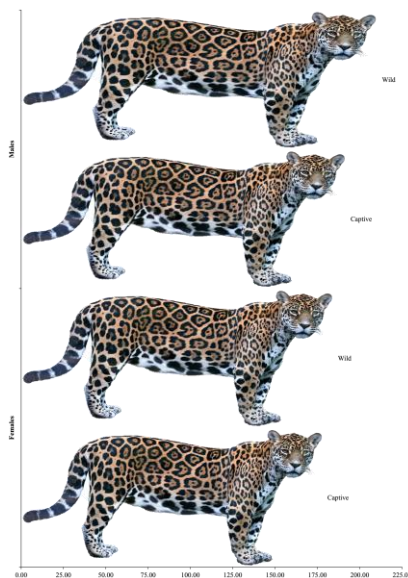
$$BMI = (\bar{X}_1 - \bar{X}_2) / [(\bar{X}_1 + \bar{X}_2) / 2]$$

where  $\bar{x}_1$  is the mean weight in sample 1 (captive animals) and  $\bar{x}_2$  is the mean weight in sample 2 (wild animals). This formula provides the difference in mass relative to the average mass of the individuals (De La Torre and Rivero, 2017). To model potential differences between males and females, body weight and length measurements were analyzed using linear regression.

## RESULTS

A total of 47 jaguars (combined captive or wild) were included in this study, comprising 27 males and 20 females. Among the males, 12 were captive and 15 were free-living. For the females, 10 individuals were of captive origin, and 10 were wild.

**Linear morphometry.** The morphometric comparison between captive and free-living jaguars revealed notable differences in body measurements and variability. Figure 3 illustrates the average body length of jaguars differentiated by sex.



**Figure 3.** Comparison of average body length between captive and free-living male and female jaguars.

Total body length (TBL) was higher on average for free-living males ( $211.67 \pm 18.34$  cm) compared to captive males ( $193.08 \pm 20.51$  cm), showing a 9% greater mean value (Table 1). The largest TBL was recorded in a free-living male, measuring 234 cm. Similarly, free-living females

exhibited a longer mean TBL ( $185.60 \pm 6.69$  cm) compared to their captive counterparts ( $179.40 \pm 9.56$  cm, Table 1). Captive males also showed lower mean values for head-body length (HBL), and body weight (BW) compared to their free-living counterparts. In contrast, captive females exhibited a slightly higher mean HBL compared to free-living females.

**Table 1.** Mean and standard deviation of morphometric measurements and body mass of captive and free-living jaguars by sex. All measurements are in centimeters, and body mass is in kg. TBL, Total body length; HBL, Head-body length; TL, Tail length; BW, Body mass; SD, Standard deviation, Min, Minimum; Max, Maximum; (n), sample size; CV, coefficient of variation (Bold values indicate lower variation).

| Variable | Captive jaguars<br>This study |                |              |                   |                |              | Free-living jaguars<br>Hoogsteijn and Mondolfi (1992) |                |              |                   |                |              |
|----------|-------------------------------|----------------|--------------|-------------------|----------------|--------------|---|----------------|--------------|-------------------|----------------|--------------|
|          | Males                         |                |              | Females           |                |              | Males   |                |              | Females           |                |              |
|          | Mean $\pm$ SD                 | Min - Max (n)  | CV           | Mean $\pm$ SD     | Min - Max (n)  | CV           | Mean $\pm$ SD   | Min - Max (n)  | CV           | Mean $\pm$ SD     | Min - Max (n)  | CV           |
| TBL      | 193.08 $\pm$ 20.51            | 138 - 216 (12) | 0.106        | 179.40 $\pm$ 9.56 | 161 - 196 (10) | <b>0.053</b> | 211.67 $\pm$ 18.34                                    | 181 - 234 (15) | <b>0.087</b> | 185.60 $\pm$ 6.69 | 176 - 196 (10) | <b>0.036</b> |
| HBL      | 131.25 $\pm$ 21.19            | 70 - 152 (12)  | 0.161        | 127.30 $\pm$ 7.18 | 115 - 138 (10) | <b>0.056</b> | 149.36 $\pm$ 12.68                                    | 126 - 170 (15) | <b>0.085</b> | 126.70 $\pm$ 5.54 | 116 - 134 (10) | <b>0.044</b> |
| TL       | 61.83 $\pm$ 4.11              | 56 - 70 (12)   | <b>0.066</b> | 52.10 $\pm$ 7.75  | 41 - 62 (10)   | 0.149        | 60.79 $\pm$ 9.89                                      | 33 - 71 (15)   | 0.163        | 58.90 $\pm$ 5.13  | 50 - 66 (10)   | <b>0.087</b> |
| BW       | 65.90 $\pm$ 11.33             | 45 - 87 (12)   | 0.173        | 52.30 $\pm$ 9.56  | 40 - 70 (10)   | 0.183        | 93.87 $\pm$ 17.61                                     | 68 - 121 (15)  | 0.184        | 55.89 $\pm$ 6.86  | 43 - 63 (9)    | 0.123        |

The significance of differences in all morphometric variables between captive and free-living males was confirmed by t-test:

TBL:  $t = 2.451$ ;  $DF = 22$ ;  $p = 0.011$

HBL:  $t = 2.590$ ;  $DF = 17$ ;  $p = 0.010$

BW:  $t = 5.423$ ;  $DF = 24$ ;  $p < 0.001$

In contrast, no significant differences were found between captive and free-living females for any variable:

TBL:  $t = 1.681$ ;  $DF = 16$ ;  $p = 0.056$

HBL:  $t = -0.209$ ;  $DF = 17$ ;  $p = 0.418$

BW:  $t = 0.947$ ;  $DF = 16$ ;  $p = 0.179$

The coefficient of variation (CV) did not differ significantly between captive and free-living jaguars for either sex. Among males, CV comparisons yielded no statistical significance [ $t = -0.0910$ ,  $DF = 6$ ,  $p = 0.4652$ ; captivity (all three variables  $\geq 10\%$ ); free-living (two variables  $\geq 10\%$ )]. Similarly, no significant differences were observed among females [ $t = 0.9769$ ,  $DF = 5$ ,  $p = 0.1867$ ; captivity (two variables  $\geq 10\%$ ); free-living (one variable  $\geq 10\%$ )].

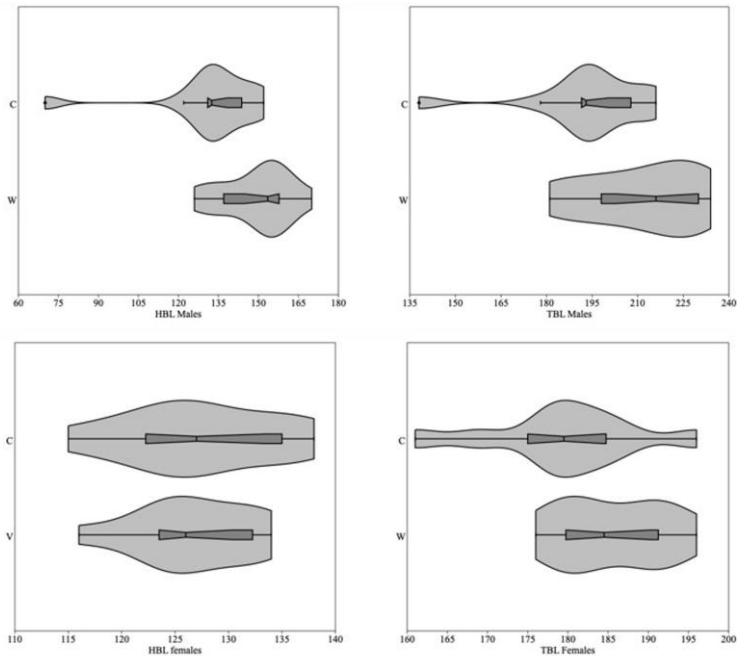
**Sex-Based Morphometric Differences.** Among captive jaguars, males exhibited a significantly longer total body length (TBL) compared to females ( $t = 2.058$ ;  $DF = 16$ ;  $p = 0.028$ ). Additionally, the mean body weight (BW) of captive males was significantly higher than that of females ( $t = -2.965$ ;  $DF = 20$ ;  $p = 0.004$ ). However, no significant difference was found in head-body length (HBL) between captive males and females ( $t = -0.605$ ;  $DF = 14$ ;  $p = 0.277$ ). In free-living jaguars, all morphometric variables measured were significantly greater in males than in females:

TBL:  $t = 5.305$ ;  $DF = 18$ ;  $p < 0.001$

HBL:  $t = 6.092$ ;  $DF = 19$ ;  $p < 0.001$

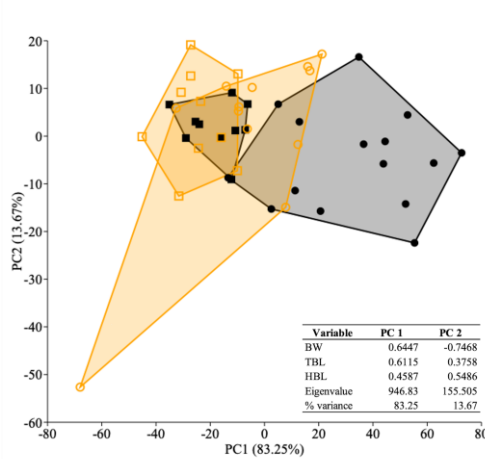
BW:  $t = 7.835$ ;  $DF = 20$ ;  $p < 0.001$

**Morphometric Variation.** The violin plot (Figure 4) illustrates the distribution and size differences by sex for both captive and wild jaguars, highlighting the multimodal nature of the data. Captive males displayed significantly lower mean total body length (TBL) and head-body length (HBL) compared to free-living males (TBL:  $t = 2.451$ ;  $DF = 22$ ;  $p = 0.011$ ; HBL:  $t = 2.590$ ;  $DF = 17$ ;  $p = 0.010$ ). In contrast, no significant differences were observed between captive and free-living females for these variables (TBL:  $t = 1.681$ ;  $DF = 16$ ;  $p = 0.056$ ; HBL:  $t = -0.209$ ;  $DF = 17$ ;  $p = 0.418$ ).



**Figure 4.** Violin plot of HBL and TBL of captive (c) and free-living (w) jaguars. The central thick black bar represents the interquartile range. The left and right thin black lines extending from it represent the 95 % confidence intervals. The grey areas represent the distribution of all values.

The principal component analysis (PCA) explained 96.93% of the total variance within the first two components (Fig. 5). PC1 accounted for 83.25% of the variance, primarily driven by total body weight and length, and separated free-living males along with some larger captive males from females and smaller captive males. PC2 explained 13.67% of the variance and primarily differentiated individuals by body length. The observed overlap between captive and wild specimens underscores a continuum of morphometric variation rather than distinct population clusters.



**Figure 5.** Bivariate plot of principal component analysis. (●) free-living males, (■) free-living females, (○) captive males, (□) captive females. Lines were drawn around each group to aid visualization. The loadings, eigenvalues and % variance of the variables are shown.

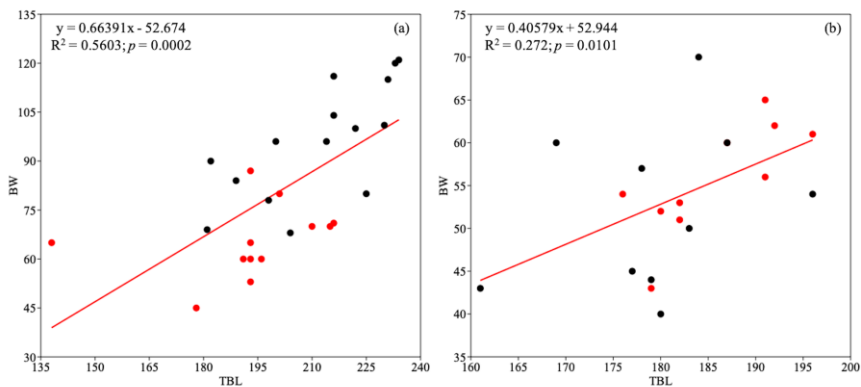
**Body Condition and Morphometric Relationships.** The maximum recorded body weight (BW) for captive jaguars in this study was 87 kg for males and 70 kg for females. In contrast, free-living jaguars reported by Hoogesteijn and Mondolfi (1992) exhibited higher maximum weights: 121 kg for males and 65 kg for females. The BW of captive females did not differ significantly from that of their wild counterparts ( $t = 0.947$ ;  $DF = 16$ ;  $p = 0.179$ ). However, captive males were significantly lighter than free-living males ( $t = 5.423$ ;  $DF = 24$ ;  $p = 0.000$ ).

Among the 22 captive jaguars, body condition scores (BCS) ranged from 3 to 5, while muscle condition scores (MCS) ranged from 2 to 3. Both sexes were evenly distributed across BCS categories, except for a slight but significant overrepresentation of males with a BCS of 5 compared to females (Table 2). The body mass index (BMI) comparison revealed that free-living males were 0.38 times heavier than their captive counterparts. Free-living females showed a smaller difference, being 0.07 times heavier than captive females.

**Table 2.** Body Condition Scores (BCS) and Muscle Condition Scores (MCS) of captive Jaguars by sex. BCS is based on visual and palpatory evaluation, where 1 = emaciated, 5 = ideal, and 9 = grossly obese. MCS ranges from 1 = severe muscle wasting to 4 = no muscle wasting.

|            | BCS   |         | MCS        |         |
|------------|-------|---------|------------|---------|
|            | Males | Females | Males      | Females |
| 3 (n = 3)  | 1     | 2       | 2 (n = 9)  | 5       |
| 4 (n = 3)  | 1     | 2       | 3 (n = 13) | 7       |
| 5 (n = 16) | 10    | 6       |            | 6       |

The relationship between total body length (TBL) and body weight (BW) is illustrated in Figure 6 (a and b) for males and females, respectively. Both sexes exhibited a moderate heterogeneous distribution with a positive upward slope, though some points deviated from the regression line. Captive males (red dots) consistently showed lower BW values compared to free-living males (black dots).



**Figure 6.** Linear regression between BW and TBL of male (a) and female (b) jaguars. The red dots represent captive animals. The black dots represent free-living animals. The values of the slope, intercept and correlation coefficients are reported.

Linear regression analyses indicated that total body length (TBL) explained a substantial proportion of the variability in body weight (BW) in males ( $R^2 = 0.5603$ ), accounting for 56.03% of the variation. In females, the relationship was weaker, with body length explaining 27.2% of the variation in body weight ( $R^2 = 0.272$ ).

## DISCUSSION

For many endangered mammal species, captive individuals represent the only available subjects for studies on reproduction, behavior, diet, and morphology. While sample sizes in captivity may often fall short of meeting statistical assumptions, they can still provide valuable insights into biological phenomena. In contrast, field studies involving elusive species such as jaguars face considerable logistical, financial, and personnel challenges, including the need for chemical immobilization and specialized equipment. Additionally, the quality and availability of museum specimens are often variable, and the collection of new biological material is increasingly constrained by ethical and legal considerations. Nonetheless, studies have reported morphological differences between free-living and captive adult mammals across various species (Courtney Jones *et al.*, 2018; O'Regan and Kitchener, 2005; Turner *et al.*, 2016).

**Linear Morphometry.** In this study, captive male jaguars exhibited mean total body length (TBL) and head-body length (HBL) values that were 8.78% and 12.13% lower, respectively, compared to wild counterparts reported by Hoogesteijn and Mondolfi (1992). However, no significant differences were observed among females. These differences may be attributable to biological (e.g., intrinsic growth rates, age) and environmental factors (e.g., housing conditions, diet) or could reflect population differences and measurement variability.

Age determination in most terrestrial mammals typically relies on external criteria such as fur color, tooth eruption, and secondary sexual characteristics. In captivity, additional indicators such as lens opacity, ossification of ear ossicles, and radiographic evaluation of bone development may be employed. Proper intake of essential nutrients, hormonal balance, and overall health status are critical for ossification and final body dimensions (Zoran, 2002). Jaguars in Venezuelan zoos are typically fed meat (beef, chicken, horse, or pork) without organ supplementation, with feeding schedules every two days. This contrasts with the more diverse and organ-inclusive diets observed in the wild.

It is worth noting that some length measurements reported in earlier studies (e.g., Emmons, 1997; Linares, 1998) were obtained from skins, which are prone to distortion during preservation and tanning processes. Historically, measurements often followed the curvilinear body contour, yielding longer values compared to the standard straight-line method. These discrepancies likely explain some reported differences. Interestingly, female lengths were consistent with wild measurements from Hoogesteijn and Mondolfi (1992).

Given that free-living male jaguar, originating from diverse Venezuelan ecoregions, displayed significant morphometric variability, the reduced total body length (TBL) and head-body length (HBL) observed in captive males may be partially attributable to captivity-related factors, as supported by O'Regan and Kitchener (2005), who highlight the impact of constrained environments on felid morphology. The mixed birth origins within the captive sample—comprising approximately 45% (10/22) confirmed captive-born, and the remainder likely wild-caught—introduce additional complexity to these morphometric differences. Captive-born individuals may exhibit accentuated generational effects of captivity, such as diminished body size resulting from dietary inconsistencies (e.g., lack of diverse prey tissues) or restricted enclosure space limiting physical development, as noted by O'Regan and Kitchener (2005). However, given the lack of definitive birth origin data for all specimens, these generational influences remain speculative and warrant further investigation with genetic validation.

**Body Condition.** Captive males in this study exhibited a mean body mass (BW) of 65.50 kg, 31.68% lower than free-living males reported by Hoogesteijn and Mondolfi (1992). This finding is somewhat unexpected, as captive animals generally tend to be fatter and less muscular than their wild counterparts. Although, this is more often observable in developed countries where the food supply is guaranteed all the year-round, it is important to consider that Venezuelan zoos typically base food allocation on 3% of an animal's live weight, with rations provided every other day. In contrast, captive females were 6.42% heavier than their wild counterparts, possibly due to reduced physical activity in captivity. Larger female body sizes may also provide an advantage in protecting offspring and deterring infanticide. While no statistically significant differences in female BW were found, the relationship between TBL and BW did not exhibit a meaningful increase, likely due to the limited sample size. Additionally, differences in weighing methods may have contributed to the observed variability.

**Body and Muscle Condition Scoring.** A limitation of the Body Condition Score (BCS) and Muscle Condition Score (MCS) systems is the potential for investigator bias. These two assessments are not directly correlated, as overweight animals may still exhibit substantial muscle loss. Nevertheless, BCS assessments have demonstrated good inter-assessor consistency despite their subjective nature (AZA, 2016; Baldwin *et al.*, 2010; Laflamme, 1997).

In this study, most captive jaguars were categorized within BCS category 5 and MCS category 3. Due to the absence of reference values for captive jaguars in Venezuela, these scores likely represent the highest observed conditions for this population. Comparative studies conducted in European zoos indicate that jaguars (*Panthera onca*) tend to exhibit higher BCS values across multiple facilities, with an average BCS of 6 (range: 3-8) (Kleinlugtenbelt *et al.*, 2023). These observations suggest variations in management practices, nutritional regimens, and environmental factors influencing body condition patterns in captive large carnivores across different regions.

**Morphometric Variability and Captivity Effects.** The BMI for captive males and females compared to their wild counterparts was 0.38 and 0.07, respectively. Free-living Venezuelan jaguars reported by Hoogesteijn and Mondolfi (1992) exhibited a BMI of 0.53, slightly higher than the 0.42 reported by De La Torre and Rivero (2017) for Mexican jaguars. These variations may reflect differences in prey availability (Hoogesteijn and Mondolfi, 1992).

The differences observed in the values associated with BMI between captive and free-living animals could be based on the availability of food resources and physical activity. In captivity activity levels differ markedly

from those in nature. Although the variables of size and type of soil or substrate of enclosures were not evaluated in this work, they partly determine the degree of activity and consequently the muscular development or fat accumulation of the animals. Captive animals, on the other hand, are routinely supplied and do not need to spend energy searching for food.

Finally, this study confirms the existence of significant morphological differences between captive and wild adult jaguars in Venezuela. Captive males exhibited shorter total body length (TBL), head-body length (HBL), and lower body weight (BW) compared to their wild counterparts, with differences likely attributable to a multifaceted interplay of dietary deficiencies, enclosure-related environmental constraints, and potentially underlying genetic factors. The elevated morphometric variability in captive males may stem from heterogeneous captive management practices, including inconsistent nutrition and limited genetic diversity within zoo populations, which can exacerbate phenotypic plasticity or founder effects. Conversely, the relatively stable morphological measurements in wild jaguars are probably shaped by consistent ecological pressures, such as predation dynamics and resource availability, that select for size homogeneity within populations.

These findings underscore the critical need to account for captivity-induced effects when interpreting morphometric data in conservation biology and ecological research contexts. They emphasize the imperative for enhanced dietary protocols -incorporating organ meats and balanced calcium-phosphorus ratios- and more expansive, enriched enclosures to approximate the physical demands of free-living habitats, thereby promoting the health, welfare, and reintroduction potential of these Vulnerable felids. Although primarily ascribed to environmental influences of captivity (e.g., suboptimal diets lacking diverse tissues and reduced locomotor activity leading to adiposity or muscle atrophy), the observed differences could also reflect inherent genetic variability. As evidenced by Hoogesteijn and Mondolfi (1992) and Lorenzana *et al.* (2020), jaguar populations across Venezuelan ecoregions exhibit clinal morphometric and genetic differentiation, with larger-bodied individuals in the nutrient-rich Llanos contrasting smaller forms in the Amazon basin, driven by local adaptations to prey abundance and habitat productivity. Given the heterogeneous and often undocumented origins of the captive jaguars (e.g., mixed wild-caught and captive-born individuals from diverse regions), a genetic component cannot be discounted, necessitating genomic approaches -such as whole-genome sequencing or microsatellite genotyping- in future investigations to parse environmental versus heritable contributions (Schulte-Hostedde and Mastromonaco, 2015). This interpretive caution does not negate the demonstrated impacts of captivity but refines our understanding, advocating for integrated genetic-morphometric studies to bolster *ex situ* conservation strategies.

## ACKNOWLEDGEMENTS

To Venezuelan zoos for allowing access to their facilities. To A. Blanco, D. García (†), A. Henríquez, R. López, J.M. Pernalet, A. Quintero and M. Santana for their support and assistance in all these years of work. To the memory of my beloved son Armando.

## CITED LITERATURE

- Altmann, J., D. Schoeller, S.A. Altmann, P. Muruthi and R.M. Sapolsky. 1993. Body size and fatness of free-living baboons reflect food availability and activity levels. *Am J Primatol.* 30:149-161.
- Association of Zoos and Aquariums (AZA) Jaguar Species Survival Plan. 2016. *Jaguar Care Manual*. Silver Spring, MD.
- Baldwin, K., J. Bartges, T. Buffington, L.M. Freeman, M. Grabow, J. Legred and D. Ostwald. 2010. Guía para la evaluación nutricional de perros y gatos de la Asociación Americana Hospitalaria de Animales (AAHA). *J. Am. Animal Hospital Ass.* 46:285-297.
- Boher, S. and P. Trebbau. 1992. El papel de los parques zoológicos modernos en la conservación de los Yaguares en Venezuela. In: *Felinos de Venezuela. Biología, Ecología y Conservación* (Fundación para el Desarrollo de las Ciencias Físicas, Matemáticas y Naturales, Ed.) 301-305.
- Bolter, D.R. and A.L. Zihlman. 2011. Brief communication: Dental development timing in captive *Pan paniscus* with comparison to *Pan troglodytes*. *Am J Phys Anthropol.* 145:647-652.
- Camelo, V. 2014. Studbook Nacional de Jaguar (*Panthera onca*). 23 pp.
- Cañizales I., 2019. Inmovilización química, hematología y química sanguínea de jaguares (*Panthera onca*) en zoológicos de Venezuela: estudio retrospectivo, 1996-2009. *Rev Med Vet.* 38:47-62.
- Courtney Jones, S.K., J. Munn Adam and P.G. Byrne. 2018. Effect of captivity on morphology: negligible changes in external morphology mask significant changes in internal morphology. *R. Soc. Open Sci.* 5172470172470 <http://doi.org/10.1098/rsos.172470>.
- De La Torre, J.A. and M. Rivero. 2017. A morphological comparison of jaguars and pumas in southern Mexico. *THERYA* 8:117-122.
- Emmons, L. 1997. *Neotropical Rainforest Mammals*. A Field Guide 2<sup>nd</sup> Ed. The University of Chicago Press. Chicago. EE.UU.
- Hailemariam, D., L. Alemayehu and T. Yilma. 2015. Reproductive Characteristics and Body Morphometry of Captive Lions (*Panthera leo*) at Addis Ababa Zoo. *World J. Zool.* 10 (3):226-232.
- Hammer, Ø., D.A.T. Harper and P.D. Ryan. 2001. PAST: Paleontological Statistic software package for education.
- Hartstone-Rose, A., H. Selvey, J.R. Villari, M. Atwell and T. Schmidt. 2014. The three-dimensional morphological effects of captivity. *PLoS ONE* 9(11): e113437.
- Hoogesteijn, R. and E. Mondolfi E. 1992. *El Jaguar*. Armitano Publishers. Caracas. Venezuela.
- International Species Information System (ISIS). 1999. Animal record keeping system. Apple Valley, Minnesota. EE. UU.
- Jiménez, S., H. Monsalve, M.A. Moreno and C. Jiménez. 2020. Demographic analysis for the reproductive management of captive jaguars (*Panthera onca*) in Colombian zoos. *Biota Colombiana* 21(1):86-103.

- Johnson, S. 2013. Association of Zoos and Aquariums (AZA) Regional studbook jaguar (*Panthera onca*). EE. UU.
- Kleinlugtenbelt, C., A. Burkevica and M. Clauss. 2023. Body condition scores of large carnivores in 44 European zoos. *J. Zoo Aqua Res.* 11(4): 414–421.
- Koscinczuk, P. 2014. Ambiente, adaptación y estrés. *Revista Veterinaria* 25:67-76.
- Laflamme, D. 1997. Development and validation of a body condition score system for cats: a clinical tool. *Feline Practice* 25:13-18.
- Lewton, K.L. 2017. The effects of captive versus wild rearing environments on long bone articular surfaces in common chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Peer J* 5:e3668; DOI 10.7717/peerj.3668.
- Linares, O. 1998. *Mamíferos de Venezuela*. Sociedad Conservacionista Audubon de Venezuela. Caracas. Venezuela.
- Lorenzana, G., L. Heidtmann, T. Haag, E. Ramalho, G. Dias, T. Hrbek, I. Farias and E. Eizirik. 2020. Large-scale assessment of genetic diversity and population connectivity of Amazonian jaguars (*Panthera onca*) provides a baseline for their conservation and monitoring in fragmented landscapes. *Biol. Conserv.* 242, 108417.
- Mathews, F., M. Orros, G. McLaren, M. Gelling and R. Foster. 2005. Keeping fit on the ark: assessing the suitability of captive-bred animals for release. *Biol. Conserv.* 121:569–577.
- McMillan, G. 1996. Jaguar North American regional studbook. USA
- McPhee, M.E. 2004. Morphological change in wild and captive old-field mice *Peromyscus polionotus subgriseus*. *J. Mammal.* 85:1130-1137.
- O'Regan, H.J. and A.C. Kitchener. 2005. The effects of captivity on the morphology of captive, domesticated and feral mammals. *Mammal Review* 35:215–230.
- Phillips-Conroy, J.E. and C.J. Jolly. 1988. Dental eruption schedules of wild and captive baboons. *Am J Primatol.* 15:17–29.
- Jedrzejewski, W., M.R. Abarca-Medina, E.O. Boede, R. Hoogesteijn, E. Isasi-Catalá, R. Carreño, A.L. Viloría, H. Cerda, D. Lew, A.J. González-Fernández, L. Perera and M.F. Puerto Carrillo. 2015. Jaguar, *Panthera onca*, In: *Libro Rojo de la Fauna Venezolana*. Cuarta edición (Rodríguez, J.P., A. García-Rawlins and F. Rojas-Suárez, Eds.).
- Saragusty, J., A. Shavit-Meyrav, N. Yamaguchi, R. Nadler, T. Bdoлах-Abram *et al.* 2014. Comparative Skull Analysis Suggests Species-Specific Captivity-Related Malformation in Lions (*Panthera leo*). *PLoS ONE* 9(4): e94527. DOI: 10.1371/journal.pone.0094527
- Schulte-Hostedde, A.I. and G.F. Mastro Monaco. 2015. Integrating evolution in the management of captive zoo populations. *Evol. Appl.* 8:413–422.
- Turner, T.R., J.D. Cramer, A. Nisbett and J. Patrick Gray. 2016. A comparison of adult body size between captive and wild vervet monkeys (*Chlorocebus aethiops sabaues*) on the island of St. Kitts. *Primates. J. Primatol.* 57(2):211-220.
- Weber Rosas, F.C., C. Soares da Rocha, G.E. de Mattos and S.M. Lazzarini. 2009. Body weight-length relationships in giant otters (*Pteronura brasiliensis*) (Carnivora, Mustelidae). *Brazilian Arch. Biol. and Tech.* 52(3):587-591.
- Zoran, D.L. 2002. The carnivore connection to nutrition in cats. *J Am Vet Med Ass.* 221:1559-1567.
- Zuccarelli, D. 2004. Comparative morphometric analysis of captive vs. wild African lion (*Panthera leo*) skulls. *Bios* 75:131-138.

**APPENDIX I**

Individual Morphometric Data and Origin Details of Captive Jaguars (*Panthera onca*) from Venezuelan Zoos and Facilities, 1996–2009.

| ID | Sex    | Age (years, months) <sup>1</sup> | Zoo                     | Origin                   | HBL (cm) | TL (cm) | TBL (cm) | BW (kg) |
|----|--------|----------------------------------|-------------------------|--------------------------|----------|---------|----------|---------|
| 1  | Male   | 3                                | Metropolitano del Zulia | Captive-born             | 150      | 60      | 210      | 70      |
| 2  | Male   | 6,8                              | Metropolitano del Zulia | Captive-born             | 131      | 62      | 193      | 65      |
| 3  | Female | 7,1                              | Metropolitano del Zulia | Captive-born             | 125      | 62      | 187      | 60      |
| 4  | Female | 9                                | Metropolitano del Zulia | Captive-born             | 123      | 55      | 178      | 57      |
| 5  | Female | 10                               | Paraguaná               | Captive-born             | 126      | 53      | 179      | 44      |
| 6  | Male   | 17                               | Bararida                | Captive-born             | 131      | 62      | 193      | 87      |
| 7  | Female | 5,9                              | Bararida                | Captive-born             | 115      | 54      | 169      | 60      |
| 8  | Female | 4,6                              | Bararida                | Captive-born             | 135      | 61      | 196      | 54      |
| 9  | Male   | 6                                | Chorros de Milla        | Wild-caught <sup>a</sup> | 138      | 58      | 196      | 60      |
| 10 | Male   | 9                                | Valencia                | Wild-caught <sup>b</sup> | 145      | 70      | 215      | 70      |
| 11 | Male   | 11                               | Las Delicias            | Wild-caught <sup>b</sup> | 140      | 61      | 201      | 80      |
| 12 | Male   | 6                                | Las Delicias            | Wild-caught <sup>b</sup> | 152      | 64      | 216      | 71      |
| 13 | Male   | 16                               | Las Delicias            | Wild-caught <sup>b</sup> | 131      | 62      | 193      | 60      |
| 14 | Female | 9,11                             | Las Delicias            | Wild-caught <sup>b</sup> | 128      | 56      | 184      | 70      |
| 15 | Female | 3                                | Las Delicias            | Wild-caught <sup>b</sup> | 128      | 55      | 183      | 50      |
| 16 | Male   | 9                                | Caricuao                | Wild-caught <sup>b</sup> | 70       | 68      | 138      | 65      |
| 17 | Female | 4                                | Caricuao                | Wild-caught <sup>b</sup> | 135      | 42      | 177      | 45      |
| 18 | Female | 5                                | Caricuao                | Wild-caught <sup>b</sup> | 138      | 42      | 180      | 40      |
| 19 | Male   | 5                                | El Pinar                | Captive-born             | 131      | 62      | 193      | 53      |
| 20 | Female | 8                                | El Pinar                | Captive-born             | 120      | 41      | 161      | 43      |
| 21 | Male   | 12                               | Francisco de Miranda    | Wild-caught <sup>c</sup> | 134      | 57      | 191      | 60      |
| 22 | Male   | 11                               | La Guaricha             | Wild-caught <sup>d</sup> | 122      | 56      | 178      | 45      |

**Footnote:**<sup>1</sup>For jaguars with Wild-caught origin, the age represents the number of years maintained in captivity following their initial capture, as precise wild age at capture was not determinable due to lack of documentation. For captive-born individuals, age reflects their total lifespan in captivity. Approximate geographic origins for wild-caught individuals are indicated with superscripts: <sup>a</sup> = Barinas, <sup>b</sup> = Cojedes, <sup>c</sup> = Guárico, <sup>d</sup> = Monagas, reflecting the federal entity of origin based on anecdotal zoo reports.

# FITOPLANCTON Y BIOMASA ZOOPLANCTÓNICA COMO INTEGRANTES DE LA ESTRUCTURA TRÓFICA EN EL ARCHIPIÉLAGO LOS ROQUES, MAR CARIBE, VENEZUELA

Josefa Morales-Esparragoza<sup>1</sup>, Brightdoom Márquez-Rojas<sup>2\*</sup>,  
Luis Troccoli<sup>3</sup>, Jesús Gamboa<sup>4</sup>, Jorge Barrios-Montilla<sup>2</sup> y  
Antonio Quintero<sup>5</sup>

<sup>1</sup>Centro Nacional de Investigaciones de Pesca y Acuicultura (CENIPA), Venezuela; <sup>2</sup>Dpto. de Biología Marina, Instituto Oceanográfico de Venezuela, Universidad de Oriente, Sucre, Venezuela; <sup>3</sup>Universidad de Oriente, Nueva Esparta, Boca de Río – Venezuela, Instituto de Investigaciones Científicas, Facultad de Ciencias del Mar; <sup>4</sup>Centro de Investigaciones Agropecuarias del Estado Sucre (FONAIAP), Cumaná, Sucre; <sup>5</sup>Dpto. de Oceanografía, Instituto Oceanográfico de Venezuela, Universidad de Oriente, Núcleo de Sucre, Cumaná. \*bmarquez2001@gmail.com

## RESUMEN

El estudio de la densidad del fitoplancton y la biomasa del zooplancton constituyen un indicador importante para medir el flujo de energía en ecosistemas acuáticos. Se planteó como objetivo estudiar la variación espacial y temporal de la abundancia fitoplanctónica y la biomasa zooplanctónica en 12 estaciones alrededor del archipiélago de Los Roques (PNALR), un parque nacional oceánico al norte de Venezuela, entre marzo y septiembre de 2023. Las muestras fueron recolectadas desde una embarcación tipo peñero, utilizando una red tipo Bongo con malla de 300  $\mu\text{m}$ . Se midieron temperatura y salinidad superficial del mar con una sonda multiparamétrica (YSI). Así mismo, fueron estimadas la densidad del fitoplancton y biomasa volumétrica (volumen sedimentado) y gravimétrica (masa húmeda) del zooplancton. Se detectaron diferencias temporales significativas en la temperatura superficial del agua (26,1 - 29,5°C en marzo y septiembre) y salinidad (35,45-37,58‰ en mayo y marzo). La densidad fitoplanctónica fue baja (0-15,62 cel.ml<sup>-1</sup>) sin variaciones temporales ni espaciales, a diferencia de la biomasa volumétrica (0,01-0,60 ml.m<sup>-3</sup>) y gravimétrica (0,004-0,117 mg m<sup>-3</sup>) del zooplancton, que variaron temporal y espacialmente con valores más altos en las estaciones ubicadas en el Este, caracterizadas por ser zonas menos profundas, con una topografía plana y lagunas rodeadas de manglares y bancos de arena. Los resultados muestran que el PNALR es un ambiente oligotrófico de la zona costera venezolana con baja densidad fitoplanctónica y biomasa zooplanctónica.

**Palabras clave:** Caribe sur, Parque Nacional Archipiélago de Los Roques, mar Caribe, oligotrófico, zooplancton.

## Phytoplankton and Zooplankton Biomass as members of the trophic structure in the Los Roques Archipelago, Caribbean Sea, Venezuela

### ABSTRACT

The study of phytoplankton density and zooplankton biomass is an important indicator for measuring energy flow in aquatic ecosystems. The objective was to study the spatial and temporal variation of phytoplankton density and zooplankton biomass at 12 stations around the Los Roques Archipelago (PNALR), an oceanic national park in northern Venezuela, between March and September 2023. Samples were collected from a fishing boat using a Bongo net with a 300  $\mu\text{m}$  mesh. Sea surface temperature and salinity were measured with a multiparameter sounding probe (YSI). Phytoplankton density and volumetric (sedimented volume), and gravimetric (wet mass) zooplankton biomass were estimated. Significant temporal differences were detected in surface water temperature (26.1-29.5°C in March and September) and salinity (35.45-37.58‰ in May and March). Phytoplankton density was low (0-15.62 cells/ml<sup>-1</sup>) with no temporal or spatial variations, unlike volumetric (0.01-0.60 ml/m<sup>-3</sup>) and gravimetric (0.004-0.117 mg/m<sup>-3</sup>) zooplankton biomass, which varied temporally and spatially, with higher values at the eastern stations, characterized by shallower areas with flat topography and lagoons surrounded by mangroves and sandbanks. The results show that the PNALR is one of the oligotrophic environments in the Venezuelan coastal zone with low phytoplankton density and zooplankton biomass.

**Keywords:** Southern Caribbean, Los Roques Archipelago National Park, Caribbean Sea, oligotrophy, zooplankton.

## INTRODUCCIÓN

El zooplancton ha sido reconocido como un importante eslabón en la trama trófica acuática; tiene una gran influencia en los procesos de transferencia de energía de la producción primaria a niveles superiores (Shropshire *y col.*, 2019; Márquez y Scott, 2024). En ese sentido, el zooplancton carnívoro sirve como alimento a la gran mayoría de larvas y juveniles de peces, incluyendo a los adultos planctívoros de las comunidades neríticas (Landry *y col.*, 2019), mientras el zooplancton herbívoro es tradicionalmente considerado como regulador de la abundancia de fitoplancton mediante herbivoría (Hernández-Trujillo *y col.*, 2007; Torres-Ariño, 2012). Por ello, en los sistemas marinos y estuarinos es importante considerar la estimación de la biomasa zooplanctónica (Denman y Powell, 1984; Navarro-Rodríguez y Flores-Vargas, 2022), integrada por un conjunto heterogéneo de taxones con diversos tamaños y morfologías (Bathmann *y col.*, 2001; García-Córdova, 2011).

Para estudiar el zooplancton, se emplean tanto métodos cualitativos como cuantitativos, los que se complementan para obtener una visión integral de su composición y abundancia. Los análisis cuantitativos se enfocan en determinar la densidad, distribución de las especies y biomasa, mientras que los cualitativos se centran en la identificación y descripción de las especies presentes (Postel *y col.*, 2000). La biomasa es la métrica más común utilizada para medir toda la comunidad de zooplancton y puede determinarse de diversas maneras, cada una con unidades diferentes (Boltoskoy, 1981; Postel *y col.*, 2000; McEnnulty *y col.*, 2020). La biomasa del zooplancton puede calcularse a partir del peso (p. ej., masa húmeda, masa seca o masa de carbono) o del biovolumen del zooplancton (p. ej., volumen de desplazamiento, volumen sedimentado). Al comparar los valores de biomasa, se acostumbra estandarizarlos al volumen de agua filtrada durante la recolección de la muestra (Postel *y col.*, 2000; Bowen, 2017; McEnnulty *y col.*, 2020).

Para calcular la biomasa de las comunidades zooplanctónicas, se toma en cuenta el volumen, la extensión, las ornamentaciones, entre otras, que constituyen propiedades de estos organismos que no pueden ser solamente apreciadas a través de números. Estas características están íntimamente ligadas al tamaño. Para muchos propósitos, en estudios del zooplancton, la medida de la biomasa es muy importante, aunque puede suplementar y complementar, pero nunca sustituir, la información sobre composición taxonómica y abundancia numérica dentro del ecosistema (Boltovskoy, 1981; Décima, 2022).

En general, las zonas costeras se han reconocido como áreas de reproducción y crianza de muchos organismos, que incluyen invertebrados y en especial peces como insumos de la productividad pesquera (Cushing, 1975). Por su parte, en las zonas oceánicas los estudios de distribución del zooplancton han sido pobremente

estudiados, y menos aún se han estudiado los mecanismos que regulan la distribución y biomasa (Gardner, 1982). Esto no difiere de los estudios en Venezuela, donde existe información escasa en zonas insulares, y sobre todo en aquellas separadas de la plataforma continental por canales de gran profundidad y bañadas por aguas oceánicas, cálidas y transparentes, como es el caso del Parque Nacional Archipiélago de Los Roques (PNADLR).

A pesar de su acceso remoto, el PNADLR constituye el sistema arrecifal oceánico con la más alta diversidad de corales en Venezuela, y posiblemente con mayor riqueza de especies y mejor calidad del agua en el Caribe (Eakin y col., 2014). En esa zona se han llevado a cabo varios estudios sobre la riqueza de especies de corales y en particular de la condición de salud en que los mismos se encuentran (Rodríguez y col., 2010; Bastidas y col., 2012; Villamizar y col., 2008, 2014), a los que se le asocia una elevada fauna ictiológica presente en el archipiélago, registrando cerca de 370 especies (Ramírez y Cervigón, 2004).

Es importante mencionar que, de las comunidades bióticas representadas en las aguas del archipiélago, los manglares presentan los índices de productividad más elevados, seguidos por los arrecifes de coral y las praderas de fanerógamas marinas (MARN, 2000). Estas características, asociadas a la estacionalidad de la circulación de los vientos alisios y el régimen de corrientes, hacen que estos ecosistemas marinos desarrollen migraciones de organismos en búsqueda de alimentación, reproducción y refugio, incluyendo los estadios larvales y juveniles que conforman el meroplancton (Amend, 1992). No obstante, existen pocas investigaciones de las comunidades planctónicas en este archipiélago y las que existen se han limitado al área de Cayo Dos Mosquises, donde se ubica la principal estación biológica de investigación.

En Los Roques, las primeras investigaciones en comunidades fitoplanctónicas del PNADLR son las de González (1989), Gamboa-Márquez y col. (1994) y Sánchez (1995), las cuales fueron realizadas solamente en el Cayo Dos Mosquises. Posteriormente, Pérez-Castresana y col. (2014) realizaron una caracterización de la comunidad fitoplanctónica alrededor de seis arrecifes coralinos del PNADLR, indicando que independientemente de las variaciones espaciales en la densidad fitoplanctónica, los valores registrados reflejan la condición oligotrófica de sus aguas.

Con relación al componente zooplanctónico, se citan los primeros trabajos de Madera y Furderer (1997) en el cayo Dos Mosquises, indicando a los copépodos y larvas de bivalvos como los grupos dominantes durante el día, en comparación con los gasterópodos y larvas de decápodos que mostraron mayor abundancia durante la noche. Zoppi de Roa y Alonso (1997), estudiaron la distribución y algunos aspectos ecológicos de *Mysidium integrum* en ambientes coralinos de las costas de Venezuela, incluyendo Los Roques. Figueroa (2002), estudió la



Entre las principales islas del archipiélago destacan, al norte, los cayos Madrisquí, Nordisquí y la isla Gran Roque. En la zona central del archipiélago se encuentran los cayos Espenquí, Crasquí, Noronquises, isla Larga, Carenero y Cuchillo, que delimitan la laguna central por el norte. El límite sur de la laguna está constituido por los cayos Sal, Nube Verde, Grande y Gresquí, y el límite oeste está conformado por Cayo de Agua, Cayo Bequeve y Dos Mosquises (Amend, 1992; Ughi y col., 2018; Aponte y Salas, 2022). La batimetría en el archipiélago de Los Roques es predominantemente somera, lo que facilita la proliferación de una rica biota carbonática (Ughi y col., 2018). La temperatura del agua fluctúa entre 25 y 30°C, registrándose valores mínimos entre enero y febrero y máximos entre julio y octubre (Amend, 1992). Otra característica destacable de este archipiélago es el capital económico históricamente importante como es la pesca artesanal, tanto de subsistencia como comercial (Amend, 1992; Aponte y Salas, 2022).

**Recolección de las muestras.** Para la visualización cartográfica y batimétrica del área de estudio, se empleó el programa MapSource versión 6.12.4 (Garmin Ltd., 2008), junto con el conjunto de mapas digitales BlueChart Americas v9.5 (Garmin Ltd.). Esta combinación permitió la representación precisa del área del archipiélago Los Roques y el establecimiento de las estaciones de muestreo. Sin embargo, y a manera de comprobar las profundidades en las estaciones designadas y para complementar el trabajo de otros equipos, se empleó una sonda de sonar de mano Fish Ray, modelo FR300 (Fish Ray Instruments, 2008), adecuada para registros portátiles en campo. La georreferenciación y tareas de navegación a los puntos de muestreo se realizaron mediante un receptor GPS portátil Magellan MAP 330 (Magellan Systems, 2000).

La toma de las muestras se realizó en marzo, mayo, junio, julio y septiembre 2023, mediante una embarcación tipo peñero, en 12 estaciones alrededor del archipiélago (Figura 1, Tabla. 1). Se utilizó una red tipo Bongo de 2,5 m de largo, equipada con una malla de 300 µm de abertura de poro, con 36 cm de diámetro de boca, ambas dotadas de un flujómetro acoplado digital (General Oceanic), previamente calibrado, aplicando el método estándar propuesto por Postel y col. (2000). El calado se realizó de manera oblicua, a una velocidad de 2 nudos durante 10 min. Se midió la temperatura y salinidad superficial por medio de una sonda multiparamétrica (YSI incorporated) modelo 556mps.

Una vez finalizados los calados, se vació el material biológico contenido en la red de zooplancton en envases plásticos, y para su fijación se utilizó *in situ* una solución de formaldehído diluido al 4% v/v, preparado con agua de mar filtrada y tamponado con tetraborato de sodio como agente preservante y fijador (Postel y col., 2000). Luego, las muestras fueron trasladadas al Laboratorio de Zooplancton del Centro Nacional de Investigación de Pesca y Acuicultura (CENIPA), Cumaná, estado Sucre. Simultáneamente, en cada

estación se recolectaron muestras de agua superficial para determinar la abundancia microalgal en botellas de polietileno (1000 ml) y se fijaron *in situ* con solución de Lugol.

**Tabla 1.** Ubicación geográfica y profundidad de las estaciones de muestreo en el Parque Nacional Archipiélago Los Roques, Venezuela (Zona: E, Este; C, Central y O, Oeste).

| Estaciones | Latitud      | Longitud     | Profundidad (m) | Zona |
|------------|--------------|--------------|-----------------|------|
| 1          | 11°56'19.91" | 66°38'45.96" | 20              | E    |
| 2          | 11°55'17.15" | 66°41'30.89" | 38              | C    |
| 3          | 11°52'34.07" | 66°44'42.41" | 8               | C    |
| 4          | 11°55'14.40" | 66°46'58.55" | 27              | C    |
| 5          | 11°52'51.66" | 66°49'51.44" | 20              | O    |
| 6          | 11°54'26.01" | 66°50'51.56" | 15              | O    |
| 7          | 11°52'14.59" | 66°54'37.70" | 30              | O    |
| 9          | 11°49'48.17" | 66°54'57.21" | 11              | O    |
| 13         | 11°50'03.28" | 66°50'05.44" | 6               | O    |
| 17         | 11°52'14.90" | 66°49'09.70" | 5               | E    |
| 19         | 11°51'33.16" | 66°35'85.89" | 18              | E    |
| 20         | 11°54'33.16" | 66°38'03.11" | 25              | E    |

**Procesamiento de las muestras.** En el laboratorio, las muestras de fitoplancton se concentraron eliminando el exceso de líquido y luego una alícuota de 50 ml se trasvasó a una columna de sedimentación acoplada a una cámara de sedimentación, que permaneció en reposo por 24 horas hasta su análisis en microscopio invertido Carl Zeiss (Utermöhl, 1958). Se estimó la abundancia total fitoplanctónica a través del conteo de las especies del microfitoplancton con el objetivo de 10X y del conteo específico del nanofitoplancton con el objetivo de 40X. Los resultados se presentan como densidad total fitoplanctónica ( $\text{Cel.ml}^{-1}$ ). Se midió la biomasa total de cada muestra de zooplancton empleando el método de volumen sedimentado y masa húmeda (Beers, 1981; Postel *y col.*, 2000), sin separar en este proceso a los organismos gelatinosos. Se eligieron estas técnicas en virtud de que el material biológico puede emplearse para estudios cualitativos; los datos se expresan en  $\text{ml.m}^{-3}$  y  $\text{mg.m}^{-3}$ , respectivamente.

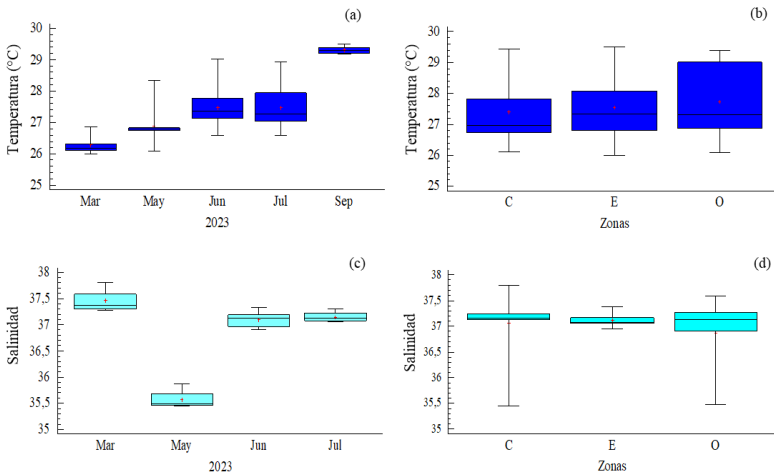
**Análisis estadísticos.** Para determinar posibles diferencias temporales (meses) y espaciales (zonas), en la densidad fitoplanctónica y biomasa zooplanctónica, se aplicó una prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis (K-W, Wiedenhöfer, 1993), con un nivel de significancia  $\alpha = 0,05$ , luego de comprobar que no se cumplieron los supuestos de normalidad de Kolmogorov-Smirnov y homocedasticidad de Levene (Sheskin, 2004). Posteriormente se procedió a dividir las estaciones en tres grupos, de acuerdo con su ubicación, correspondiendo a la zona Este (estaciones 1, 17, 19, 20), zona Central (estaciones 2, 3, 4) y zona Oeste (5, 6, 7, 9, 13) del archipiélago (Figura 1, Tabla 1). En los casos donde se encontraron diferencias significativas se realizó una prueba *a posteriori* de Dunn para evaluar las diferencias entre cada par de niveles de los factores, en relación con las variables de interés (Sokal y Rohlf, 1995). Los resultados fueron expresados con diagramas de cajas y bigotes

(boxplots) de acuerdo con las recomendaciones de Boyer *y col.* (1997). Además, las relaciones entre las variables fisicoquímicas y biológicas se determinaron con un Análisis de Componentes Principales (ACP) a partir de una matriz de correlación múltiple (Johnson y Wichern, 1992). Los análisis estadísticos fueron realizados con el programa Statgraphics Plus versión 5.1.

## RESULTADOS

**Temperatura y Salinidad.** La temperatura superficial del agua fluctuó entre 26,1 y 29,5°C con una media de 27,2 ± 1,1°C. En marzo se registró la menor temperatura (26,1°C), mientras que en septiembre se detectaron los mayores registros de temperatura (29,2-29,5°C; Figura 2a); se observaron diferencias significativas de la temperatura entre los meses de muestreo (K-W = 31,27,  $p < 0,05$ ). La prueba de Dunn indicó diferencias estadísticas de la temperatura entre marzo y septiembre ( $p < 0,05$ ), y entre mayo y septiembre ( $p < 0,05$ ). Con respecto a las zonas, no se hallaron diferencias significativas (K-W = 0,80,  $p > 0,05$ ; Figura 2b).

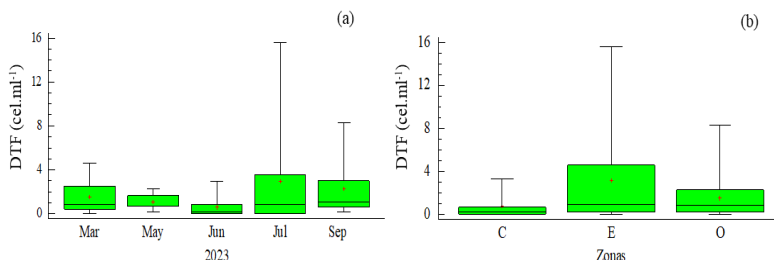
La salinidad varió entre 35,45 y 37,8‰ con una media de 36,97 ± 0,54; el menor registro se detectó en mayo y el mayor en marzo (Figura 2c). Se observaron diferencias significativas de la salinidad entre los meses de muestreo (K-W= 13,06;  $p < 0,05$ ). En la prueba de Dunn se observaron diferencias estadísticas ( $p < 0,05$ ) de la salinidad entre mayo y el resto de los meses estudiados. Al igual que la temperatura, esta variable no mostró diferencias significativas entre las zonas (K-W = 2,24,  $p > 0,05$ ; Figura 2d).



**Figura 2.** Variación temporal y por zonas de la temperatura (°C) superficial del agua (a,b) y de la salinidad (c,d) en el Parque Nacional Archipiélago Los Roques, Venezuela.

C = Centro, E = Este y O = Oeste.

**Densidad fitoplanctónica.** La densidad total fitoplanctónica (DTF) varió entre 0 y 15,62 cel.ml<sup>-1</sup> (Figura 3); el valor más alto se registró en la estación 1 durante julio. En marzo y mayo se obtuvieron valores bajos ( $\bar{x} = 1,50 \pm 1,56$  cel.ml<sup>-1</sup> y  $\bar{x} = 1,07 \pm 0,85$  cel.ml<sup>-1</sup>, respectivamente, Figura 3), mientras en junio se registraron los menores valores del estudio ( $\bar{x} = 0,60 \pm 0,94$  cel.ml<sup>-1</sup>) a diferencia de los registros en julio y septiembre, cuando se contabilizaron valores elevados ( $\bar{x} = 2,94 \pm 4,75$  cel.ml<sup>-1</sup> y  $\bar{x} = 2,28 \pm 2,69$  cel.ml<sup>-1</sup>, respectivamente, Figura 3). No se detectaron diferencias significativas entre los meses ni las zonas (K-W = 6,21; K-W = 3,10,  $p > 0,05$ ).

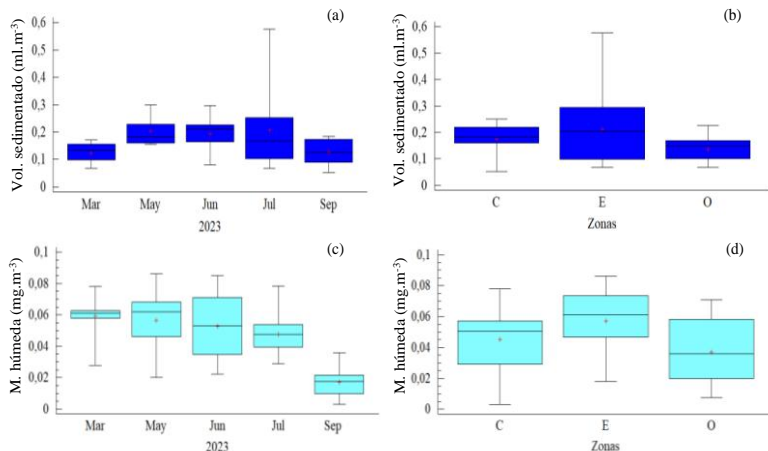


**Figura 3.** (a) Variación temporal y (b) por zonas de la densidad total fitoplanctónica (DTF, cel.ml<sup>-1</sup>) en el Parque Nacional Archipiélago Los Roques, Venezuela. C = Centro, E = Este y O = Oeste.

**Biomasa zooplanctónica. Volumen sedimentado.** El volumen sedimentado (VS) por mes varió entre 0,05 ml.m<sup>-3</sup> en septiembre y 0,60 ml.m<sup>-3</sup> en julio. Se detectaron diferencias significativas temporales (K-W = 14,03;  $p < 0,05$ ; Figura 4a); la prueba de Dunn mostró diferencias entre el VS de marzo y septiembre con las estimaciones bajas ( $< 0,18$  ml.m<sup>-3</sup>), en relación a mayo, junio y julio con los mayores registros de biomasa ( $> 0,22$  ml.m<sup>-3</sup>). Espacialmente, esta biomasa volumétrica también mostró diferencias significativas (K-W = 6,30;  $p < 0,05$ ; Figura 4b); en la prueba de Dunn se observaron diferencias estadísticas ( $p < 0,05$ ) del VS entre las estaciones que se encuentran en la zona Este con valores altos ( $\bar{x} = 0,21 \pm 0,13$  ml m<sup>-3</sup>) en relación a la zona Central ( $\bar{x} = 0,18 \pm 0,05$  ml m<sup>-3</sup>) y Oeste ( $\bar{x} = 0,14 \pm 0,04$  ml m<sup>-3</sup>) con estimaciones bajas.

**Masa húmeda.** En la escala mensual los valores de masa húmeda (MH) fluctuaron entre 0,004 mg.m<sup>-3</sup> en septiembre y 0,087 mg m<sup>-3</sup> en mayo; se detectaron diferencias temporales significativas (K-W = 26,67;  $p < 0,05$ ; Figura 4c); en el test de Dunn se demostró diferencias significativas en septiembre por los menores valores, en relación con los otros meses del estudio. La MH por zona fue más elevada en las estaciones de la zona Este (0,087 mg.m<sup>-3</sup>), mientras las más bajas se detectaron en las estaciones de la zona Central del Archipiélago (0,004 mg.m<sup>-3</sup>). La distribución espacial de biomasa también demostró diferencias significativas entre las zonas en que se dividió el estudio (K-W = 8,89;  $p > 0,05$ ; Figura 4d); en el test de Dunn se observaron diferencias estadísticas de la MH entre las estaciones que se encuentran en la zona

Este con valores altos ( $\bar{x} = 0,06 \pm 0,02 \text{ mg m}^{-3}$ ) en relación a la zona Central ( $\bar{x} = 0,04 \pm 0,01 \text{ mg m}^{-3}$ ) y Oeste ( $\bar{x} = 0,03 \pm 0,02 \text{ mg m}^{-3}$ ) con estimaciones bajas.

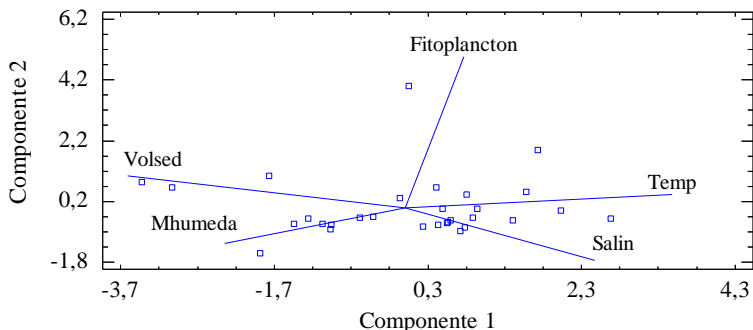


**Figura 4.** (a, b) Variación temporal y por zonas del volumen sedimentado ( $\text{ml.m}^{-3}$ ) y (c, d) de la masa húmeda ( $\text{mg.m}^{-3}$ ) en el Parque Nacional Archipiélago Los Roques, Venezuela. C = Centro, E = Este y O = Oeste.

El análisis de componentes principales (ACP) mostró en los tres primeros componentes un porcentaje acumulado de 77,79% de la varianza total del sistema multidimensional original (Tabla 2). En el primer componente principal (40,47% de varianza total) se observaron claramente correlaciones positivas entre la temperatura y la salinidad, en relación inversa con la biomasa zooplanctónica (volumen sedimentado y masa húmeda). En el segundo componente principal (20,50% de la varianza total) constituido por la abundancia fitoplanctónica, se observa que la misma prácticamente es independiente de las demás variables (Figura 5).

**Tabla 2.** Porcentajes de varianza total explicada por los tres primeros componentes del análisis de componentes principales (ACP) aplicados a las variables medidas en el Parque Nacional Archipiélago Los Roques, Venezuela.

| Número de Componentes | Valor | % de Varianza | % Acumulado |
|-----------------------|-------|---------------|-------------|
| 1                     | 2,023 | 40,47         | 40,47       |
| 2                     | 1,024 | 20,49         | 60,97       |
| 3                     | 0,841 | 16,82         | 77,79       |



**Figura 5.** Proyección ortogonal de los dos primeros componentes del Análisis de Componentes Principales (ACP), de las variables bióticas y abióticas en el Parque Nacional Archipiélago Los Roques, Venezuela.

## DISCUSIÓN

El ecosistema marino depende fundamentalmente de factores oceanográficos (abióticos y bióticos) y climatológicos que influyen en la productividad de las aguas en el sureste del mar Caribe (Corredor *y col.*, 2004). La temperatura superficial del agua mostró variaciones temporales significativas. Sin embargo, las aguas fueron cálidas (26-29,5°C) durante todos los muestreos. Estos resultados coinciden con el trabajo de González (1989) y Casanova *y col.* (2007) quienes estudiaron la producción primaria del fitoplancton y la variación temporal del zooplancton en el PNADLR, registrando valores promedios de 27, 5 y 26°C en mayo, con incrementos marcados en agosto y noviembre alcanzando 29°C y 29,15°C, respectivamente. Este comportamiento térmico no ocurre en la costa nororiental de Venezuela, donde hay influencia del fenómeno de surgencia costera, que se refleja en la disminución de la temperatura. En Los Roques no se evidencia este fenómeno, sin embargo, se detecta un patrón que responde más bien a la interacción con el Caribe central, donde se forman remolinos (eddies) que son impulsados por un gradiente de salinidad regional y la acción directa tanto del rizo como del estrés del viento (Andrade y Barton, 2000).

La salinidad registrada en la presente investigación es similar a la reportada por Casanova *y col.* (2007), quienes midieron valores entre 34 y 36 ‰. Por otra parte, González (1989) observaron valores similares en este mismo archipiélago en Cayo Dos Mosquises, considerando que esta mayor salinidad se debe a una alta tasa de evaporación debido a la alta incidencia de vientos. Estos valores de salinidad están dentro de los intervalos registrados para cuerpos de agua abiertos u oceánicos, que no se encuentran influenciados por descargas de agua servidas, desembocadura de ríos y escorrentías, como es el caso del PNADLR, donde no hay fuentes naturales de agua dulce y las precipitaciones durante el año son excepcionales.

En general, hubo variaciones temporales de los parámetros fisicoquímicos estudiados en el PNADLR, las cuales fueron causadas principalmente por las condiciones climáticas presentes en el sureste del Mar Caribe (Corredor *y col.*, 2004). La relación positiva y significativa de la temperatura y la salinidad del agua durante el periodo de estudio está influenciada por el régimen temporal dominante de vientos. La disminución de la salinidad detectada en mayo es debida a la precipitación, mientras que el aumento de la temperatura se asocia más bien con la disminución de la velocidad del viento.

A pesar de que los organismos planctónicos constituyen los principales productores primarios (fitoplancton) y secundarios (zooplancton) de la columna de agua, y por ende los cambios en su composición, abundancia, y biomasa regulan la transferencia de energía hacia los niveles tróficos superiores, escasos estudios han evaluado la variación estacional y espacial del plancton en PNADLR. En la presente investigación la densidad fitoplanctónica fue baja y no presentó diferencias temporales ni espaciales. Los valores registrados en las distintas zonas del PNADLR demuestran la condición oligotrófica de sus aguas, no excediendo el máximo a 16 cel.ml<sup>-1</sup>. No obstante, estos resultados son extremadamente bajos cuando se comparan con los de Pérez-Castresana *y col.* (2014), quienes registraron la menor densidad fitoplanctónica (14.925 cel/l) en la estación Dos Mosquises. Probablemente estas bajas densidades se deban a lo mencionado por González (1989) en su estudio en el cayo Dos Mosquises, en el que sugieren que las bajas concentraciones de nutrientes y pigmentos fotosintetizadores, así como la producción primaria baja permiten afirmar que dichas aguas son de carácter altamente oligotrófico, lo cual es característico de los sistemas de arrecifes coralinos. Por lo tanto, esta zona de estudio presenta condiciones predominantemente oligotróficas debido a la ausencia de procesos de surgencia costera intensa y persistente, siendo su dinámica oceanográfica controlada principalmente por los procesos físicos del Caribe central y sur, como la Corriente del Caribe, los vientos alisios y la variabilidad asociada al Caribbean Low-Level Jet (CLLJ), los cuales inducen mezcla vertical y horizontal de carácter ocasional (Rueda-Roa y Muller-Karger, 2013). En este contexto, la ocurrencia de surgencias secundarias es esporádica, de alcance espacial mediano y asociada al ascenso de masas de Agua Subtropical Subsuperficial con una carga de nutrientes relativamente baja, lo que limita el enriquecimiento sostenido de la zona eufótica (Correa-Ramírez *y col.* 2020). Además, la naturaleza dispersiva del sistema favorece la rápida advección y mezcla de las aguas afloradas con aguas superficiales cálidas y pobres en nutrientes, restringiendo el desarrollo de eventos prolongados de alta productividad primaria (Andrade-Amaya y Barton, 2005). Como resultado, estos eventos solo generan incrementos temporales y moderados en la disponibilidad de nutrientes y la productividad, insuficientes para modificar de manera persistente el carácter oligotrófico del sistema (Franco-Herrera *y col.* 2008).

Resultados comparables fueron reportados por Rodríguez-Centeno *y col.* (2010) en la isla La Tortuga, ubicada en el nororiente de Venezuela, donde se registraron bajas densidades fitoplanctónicas dentro del intervalo establecido por Marshall (1991) para aguas oligotróficas de origen oceánico, a pesar de que esta isla se localiza en el límite noroccidental de la principal zona de surgencia del nororiente venezolano. Asimismo, la proximidad de la Fosa de Cariaco, una de las cuencas anóxicas más extensas del mundo, caracterizada por una marcada estratificación y ausencia de mezcla vertical profunda, refuerza la heterogeneidad oceanográfica regional y contribuye a explicar la limitada influencia de los procesos de surgencia sobre la productividad superficial en áreas adyacentes, manteniendo el carácter oligotrófico del sistema.

La densidad fitoplanctónica obtenida en la presente investigación es inapreciable cuando se compara con las densidades de las aguas productivas del nororiente del país (costa norte del estado Sucre, isla de Margarita, golfo de Paria), las cuales se enriquecen tanto por la surgencia como por la descarga del río Orinoco (Varela *y col.*, 2003). Sin embargo, Muller-Karger y Castro (1994) y Varela *y col.* (2003) concluyeron en su estudio del fitoplancton en la plataforma nororiental de Venezuela que la densidad fitoplanctónica en aguas oceánicas es baja (aguas cercanas a la isla La Blanquilla y zona oceánica del noreste venezolano, que podría incluir a Los Roques). Los autores antes mencionados, indicaron que los principales focos de producción que se presentan en la costa norte de Sucre, alrededor de la isla de Margarita y golfo de Paria, favorecen la producción de las áreas oceánicas del Caribe suroriental; por lo tanto, el gradiente de concentración, que es superior cerca de la costa, se propaga hacia el norte, noroeste y oeste, transportado por efecto del viento y las corrientes. Por consiguiente, es de suponer entonces que la densidad fitoplanctónica en el PNADLR sea menor que el fitoplancton de aguas oceánicas del noreste del país, debido a su ubicación geográfica y la baja posibilidad de enriquecimiento de las aguas de dicho archipiélago. Por ende, las aguas de Los Roques son pobres, reforzando la típica oligotrofia de las aguas del mar Caribe, con predominio de formaciones coralinas (Gómez y García, 2015; Rossi *y col.*, 2020) y niveles tróficos superiores como las comunidades de peces.

Las variaciones mensuales de la biomasa zooplanctónica, tanto volumen sedimentado como masa húmeda, estudiadas en la presente investigación no coincide con el patrón típico de mayor biomasa durante la época de surgencia característico de la región nororiental de Venezuela (Rueda-Roa *y col.*, 2018), ya que los máximos registros de biomasa se reportaron en junio y julio. En ese sentido, la biomasa zooplanctónica puede ser afectada por los pulsos en el régimen hidrográfico, considerando que la carga de nutrientes es baja según lo mencionado por González (1989), en su estudio en el cayo Dos Mosquises, que afecta en primera instancia al fitoplancton, para luego ejercer patrones de respuesta en el zooplancton (Liess *y col.*, 2016). Esta

discrepancia apoya la necesidad de proyectos de investigación con mayores recursos para tratar de establecer de series de tiempo de larga duración. A este respecto, Steinberg *y col.* (2015) y Giraldo *y col.* (2019) señalaron que las series de tiempo son cruciales para estudiar la biomasa del zooplancton porque permiten analizar cómo cambia la biomasa a lo largo del tiempo, identificando patrones, tendencias y variaciones estacionales que son importantes para entender el funcionamiento de los ecosistemas acuáticos, ya que el zooplancton es un componente clave de las redes tróficas marinas y su biomasa afecta a otros niveles tróficos, incluyendo peces y sus larvas.

En general, la biomasa zooplanctónica durante el período de estudio fue baja en comparación con los valores obtenidos en otras regiones del nororiente de Venezuela (Márquez-Rojas *y col.* 2006, 2016). No obstante, cuando se comparan con los resultados de volumen sedimentado de Gómez (2018) en su estudio de 15 años (2002-2016) en otra isla insular de Venezuela, la costa este de la isla Margarita, se observan valores similares. El mismo señala que los promedios anuales bajos se determinaron en los años 2002 a 2004 y 2014 a 2016 (rango 0,02-0,12 ml.m<sup>-3</sup>) y valores superiores (rango 0,17-0,43 ml.m<sup>-3</sup>) durante el periodo 2006 a 2012. El mismo autor, Gómez (2021), en estudios más recientes en el sureste de la isla de Margarita, sigue reportando estimaciones bajas tanto en el 2017 (0,01-0,32 ml m<sup>-3</sup>) como en el 2018 (0,03-0,72 ml m<sup>-3</sup>).

El mismo patrón de valores bajos se halló en las estimaciones de biomasa zooplanctónica expresada como masa húmeda. Márquez *y col.* (2018) en la costa Arapito-Santa Fe, estado Sucre, reportó valores muy superiores (0,14 y 0,71 mg m<sup>-3</sup>). Estas diferencias pueden darse por variaciones en la dinámica de la comunidad zooplanctónica, dado que existen cambios en los ciclos biológicos de las poblaciones y modificaciones en las condiciones oceanográficas que pueden intervenir en la biomasa zooplanctónica en un período determinado.

Las diferencias espaciales en cuanto a la biomasa zooplanctónica se deben probablemente a la ubicación de las estaciones. Los mayores valores de biomasa volumétrica y gravimétrica en la zona Este se deben posiblemente a la baja profundidad, presencia de una topografía plana y amplia constituidas por salinas, llanuras arenosas, playas extendidas y lagunas rodeadas de manglares y bancos de arena. La laguna central, por ejemplo, posee una profundidad promedio de agua de 3,7 a 5,5 m, con algunas zonas entre los principales cayos que pueden alcanzar entre 11 y 20 m (Ughi *y col.*, 2018). Posiblemente los manglares actúan como barreras que debilitan las corrientes y permiten una elevada sedimentación unida con las praderas de fanerógamas marinas, determinando así el establecimiento de larvas meroplanctónicas en estas comunidades marinas costeras. No obstante, la diferencia de la menor biomasa contabilizada en la zona Oeste, se debe claramente a la morfología de la isla; la zona Oeste está más expuesta a las corrientes

oceánicas, la topografía es más estrecha y escarpada, con acantilados en casi todo el borde norte. Fuera de la barrera exterior de arrecifes, la batimetría aumenta significativamente hasta alcanzar entre 30 y 100 m cerca del talud arrecifal, desde donde se acentúa abruptamente desde los 350 hasta los 500 m de profundidad (Ughi *y col.*, 2018).

A través del ACP se pudo observar que el fitoplancton y el zooplancton no se correlacionan directamente. Esto posiblemente indica un "time lag" o desfase de tiempo entre el fitoplancton y el zooplancton en respuesta a los cambios fisicoquímicos (forzantes), como variaciones en la temperatura, salinidad, nutrientes, o disponibilidad de luz (Venegas *y col.*, 2024), que ocurre primero con el fitoplancton y a continuación, por efecto de cascada trófica de abajo hacia arriba (bottom-up), la respuesta del zooplancton (Mackas y Beaugrand, 2010; Wei *y col.*, 2022).

Aunque el PNADLR es un complejo arrecifal insular ubicado a más de 150 km al norte franco del litoral central venezolano, las variaciones estacionales y espaciales tanto para la hidrografía como para las comunidades planctónicas reportadas en la presente investigación, confirman que los procesos regionales y locales tienen un gran dominio sobre las condiciones ambientales y en consecuencia, sobre las comunidades que allí residen. Por esta razón, es de gran importancia que en el Parque Nacional Archipiélago de Los Roques se consolide una línea base, no solo de parámetros ambientales como la temperatura y salinidad, sino también de la concentración del fitoplancton y zooplancton, ya que en su conjunto constituyen un sistema de monitoreo y prevención ante procesos atmosféricos interanuales y de mayor escala como el cambio climático, que de acuerdo a su intensidad y duración pueden llegar a tener un efecto negativo sobre el ecosistema (Rhombous y Deneudt, 2024).

## **CONCLUSIONES**

Las magnitudes de la densidad fitoplanctónica y biomasa zooplanctónica obtenidas en este estudio son relativamente bajas en comparación con la observada en otros ecosistemas marinos de Venezuela y al sur del mar Caribe, con valores que son típicos de sistemas arrecifales donde el agua tiende a ser oligotrófica. Las diferencias espaciales de la biomasa zooplanctónica estuvieron relacionados con la topografía y cercanía con diferentes ecosistemas marinos.

## **AGRADECIMIENTOS**

Al Sistema de Propuestas Contra la Crisis Climática (SIGEPROCC) del Ministerio del Poder Popular para el Ecosocialismo (MINEC) de Venezuela por el financiamiento, en el marco del Proyecto "Deterioro del sistema marino-costero producto del cambio climático en el Archipiélago de los

Roques: Proyecto MAR” a cargo de Antonio Quintero. A los funcionarios del Territorio Insular Miranda, José Duarte, Marco Fuentes, Juan Ramos (INPARQUES-Los Roques), Norma Guillen (SITSSA S.A.), Anna Suárez (INEA), Johanna Guillen (Círculo Militar Mamo), cuyos apoyos y compenetración con el proyecto ha sido fundamental para la realización del presente estudio.

## LITERATURA CITADA

- Amend, A. 1992. Parque Nacional Archipiélago Los Roques. Fundación Científica Los Roques, Caracas, Venezuela, editorial Torino. 223 pp.
- Andrade, C.A. y E.D. Barton. 2000. Eddy development and motion in the Caribbean Sea. *J. Geophys. Res. Oceans* 105(C11):26191-26201.
- Aponte, C. y B. Salas. 2022. Estado de conservación del Parque Nacional Archipiélago Los Roques en: “Bioparques: Asociación civil para la conservación de los parques nacionales”. Programa observadores de parques ([https://es.slideshare.net/slideshow/parque-nacional-archipiélago-los-roques-2002/7707483?from\\_search=6](https://es.slideshare.net/slideshow/parque-nacional-archipiélago-los-roques-2002/7707483?from_search=6)).
- Bathmann, U., M. Bundy y M. Clarke. 2001. Future marine zooplankton research a perspective. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 222:297-308.
- Bastidas, C., D. Bone, A. Cróquer, D. Debrot, E. García, A. Humanes, R. Ramos y S. Rodríguez. 2012. Massive hard coral loss after a severe bleaching event in 2010 at Los Roques, Venezuela. *Rev. Biol. Trop.* 60(1):29-37.
- Beers, J.R. 1981. Determinación de la biomasa del zooplancton. En: *Atlas del zooplancton del Atlántico Sudoccidental y métodos de trabajo con el zooplancton marino* (D. Boltovskoy, Ed). Publicación especial del INIDEP, Mar del Plata, Argentina. Cap.2: 133-140.
- Boltovskoy, D. 1981. Atlas del zooplancton Atlántico Sudoccidental y métodos de trabajo con el zooplancton marino. Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesqueros (INDEP), Mar de Plata, Argentina. 936 pp.
- Boyer, J., R. Fourqurean y R. Jones. 1997. Spatial characterization of the water quality in Florida Bay and Whitewater Bay by multivariate analyses: Zones of similar influence. *Estuaries* 20:743-758.
- Bowen, K.L. 2017. Methods for the determination of zooplankton density, biomass and secondary production. *Canadian manuscript report of Fisheries and Aquatic Sciences* 1488-5387: 3119.
- Casanova, E., E. Zoppi de Roa y E. Montiel. 2007. Caracterización espacial y temporal del zooplancton en el Archipiélago Los Roques, Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Venez.* 46 (1):51-65.
- Corredor, J.E., J. Morel, J. López y A. Armstrong. 2004. Cyclonic eddy entrains Orinoco River plume in Eastern Caribbean. *EOS*, 85 (20):197-208.
- Cushing, D.H. 1975. Marine ecology and fisheries. Cambridge University Press, Cambridge, 200 pp.
- Décima, M. 2022. Zooplankton trophic structure and ecosystem productivity. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 692:23-42.
- Denman, K. L. y T. M. Powell. 1984. Effects of physical processes on planktonic ecosystems in the coastal ocean. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* 22:125-168
- Eakin, H.C., M.C. Lemos y D.R. Nelson. 2014. Differentiating capacities as a means to sustainable climate change adaptation. *Glob. Environ. Change* 27:1-8.
- Figueroa, D. 2002. Zooplancton de formaciones coralinas: composición y distribución espacial en dos ambientes neríticos. Trab. Grad. Lic. Biología, Universidad de Oriente, Cumaná, Venezuela. 150 pp.

- Gamboa-Márquez, J., I. Sánchez-Suárez y A. La Barbera de Oliveros. 1994. Dinoflagelados (Pyrrhophyta) del Archipiélago de Los Roques, Venezuela: familias Prorocentraceae y Ostreopsidaceae. *Acta Cient. Venez.* 45:140-152.
- García-Córdova, E.A. 2011. Variación espacial del ensamblaje del zooplancton y su relación con las condiciones oceanográficas superficiales y de contaminantes en el sur del golfo de México (Otoño, 2009). *Trab. Grad. Lic. Biología, Universidad de Guadalajara, México.* 101 pp.
- Gardner, G.A. 1982. Patterns in the distribution and abundance of selected zooplankton species from the coast of British Columbia. *Biol. Oceanogr.* 1(3): 255-270.
- Giraldo, A., M.I. Criales-Hernández, M. Jeréz-Guerrero y D. Mojica-Moncada. 2019. Biomasa del mesozooplancton y ensamblaje de copépodos epipelágicos en el estrecho de Gerlache (Antártica) durante el verano austral de 2015. *Bol. Investig. Mar. Costeras* 48(1): 9-26.
- Gómez, A. 2018. Crisis de la pesca de sardina en Venezuela: posible causa un cambio de régimen. *Bol. Inst. Oceanogr. Venez.* 57(1): 70-82.
- Gómez, A. 2021. Variación temporal del zooplancton durante 2017 y 2018 en el sureste de Isla Margarita, Venezuela. *Intropica* 16(2):180-190.
- Gómez, R.A. y O.S. García. 2015. Characterization of the western Caribbean Sea waters through in vivo chlorophyll fluorescence. *Revista Ciencias Marinas y Costeras* 7:9-26.
- González, E. 1989. Producción primaria del fitoplancton y caracterización fisicoquímica de las aguas del cayo Dos Mosquises, Los Roques, Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Venez.* 28 (1-2): 35- 45.
- Hernández-Trujillo S., A. Zárata-Villafranco, R. Pacheco-Chávez, G. Esqueda-Escárcega, J. Reyes Hernández-Alfonso y G. Aceves-Medina. 2007. Pastoreo del mesozooplancton sobre el fitoplancton en la Bahía de La Paz, B. C. S., México. *Hidrobiológica* 17 (3): 225-231.
- Johnson, R. y D. Wichern. 1992. Applied multivariate statistical analysis. Prentice-Hall, New York, 642 pp.
- Landry, M.R., L.E. Beckley y B.A. Muhling. 2019. Climate sensitivities and uncertainties in food-web pathways supporting larval Bluefin tuna in subtropical oligotrophic oceans, *ICES J. Mar. Sci.*, 76:359–366.
- Liebs, A., O. Rowe, S. N. Francoeur, J. Guo, K. Lange, A. Schröder y C. L. Faithfull. 2016. Terrestrial runoff boosts phytoplankton in a Mediterranean coastal lagoon, but these effects do not propagate to higher trophic levels. *Hydrobiologia*, 766(1):275-291.
- Mackas, D.L. y G. Beaugrand. 2010. Comparisons of zooplankton time series. *J. Mar. Syst.*, 79(3-4): 286-304.
- Madera, F. y H. Furdere. 1997. Iniciación al estudio de migración del zooplancton asociado a los arrecifes coralinos circundantes a la estación biológica de Dos Mosquises y su relación con la fauna ictícola. Informe preliminar Fundación Científica Los Roques, 12 pp.
- Márquez, B. y J. Scott. 2024. Zooplancton: la diminuta e importante fauna desconocida. *Revista Cenipa Ciencia* 4: 11-23.
- Márquez-Rojas, B.; Marin, B.; Zoppi, E. y Moreno, C. 2006. Zooplancton del golfo de Cariaco. *Bol. Inst. Oceanogr. Venez.* 45(1):61-78.
- Márquez-Rojas, B., M. Benítez-Brito y L. Troccoli. 2016. Hidrografía y cambios estructurales del mesozooplancton en el golfo de Cariaco, en dos períodos contrastantes. *Rev. Biodivers. Neotrop.* 6(2):135-46.
- Márquez, B., L. Troccoli, B. Marin y J. R. Diaz-Ramos. 2018. Abundancia y distribución del zooplancton superficial de la zona costera Arapito-Santa Fé, Estado Sucre, Venezuela. *Bol. Inv. Mar. Cost.* 44(3):737-749.

- Marshall, D. 1991. Biología de las algas, enfoque fisiológico. Ed. Limusa, México. 160 pp.
- McEnnulty, F., C. Davies, A. Armstrong, N. Atkins, F. Coman, L. Clementson, S. Edgar, R. Eriksen, J. Everett, A. Koslow, C. Lønborg, A. McKinnon, M. Miller, T. O'Brien, S. Pausina, J. Uribe-Palomino, W. Rochester, P. Rothlisberg, A. Slotwinski, J. Strzelecki, I. Suthers, K. Swadling, M. Tonks, P. Van Ruth, J. Young y A. Richardson. 2020. A database of zooplankton biomass in Australian marine waters. *Sci. Data* 7:1-9.
- Ministerio del Ambiente y de los Recursos Naturales (MARN). 2000. Primer informe de País para la Convención sobre la Diversidad Biológica. Chrome-extension://efaidnbnmnnibpcajpcgclcfndmkaj/https://www.cbd.int/doc/world/ve/ve-nr-01-es.pdf.
- Muller-Karger, F.E. y Castro, R.A. 1994. Mesoscale processes affecting phytoplankton abundance in the southern Caribbean Sea. *Cont. Shelf Res.* 14(2-3): 199-221.
- Navarro-Rodríguez, M.D. y R. Flores-Vargas. 2022. Xola-Paramán: caracterización de una laguna costera Ramsar en Jalisco. *Acta Pesquera* 8(15).
- Pérez-Castresana, G., E. Villamizar, R. Varela y Y. Fuentes. 2014. Descripción preliminar del fitoplancton en seis arrecifes coralinos del Parque Nacional Archipiélago de Los Roques. *Acta Biol. Venez.* 34(2):293-309.
- Postel, L., H. Fock y W. Hagen. 2000. Biomass and abundance. *En: ICES Zooplankton Methodology Manual* (R. P. Harris, P.H. Wiebe, J. Lenz, H. R. Skjoldal y M. Huntley, Eds.). San Diego, California. pp. 83-174.
- Ramírez, H.N. y F. Cervigón. 2004. Los peces del Archipiélago Los Roques. Agencia Española de Cooperación. Caracas, Venezuela. 200 pp.
- Rodríguez, S., A. Cróquer., D. Bone y C. Bastidas. 2010. Severity of the 1998 and 2005 bleaching events in Venezuela, Southern Caribbean. *JTBC* 8(3):189-196.
- Rodríguez-Centeno, M. E., J.R. Díaz-Ramos, L. Charzeddine, S. Subero-Pino y L.E. Troccoli-Ghinaglia. 2010. Biomasa y abundancia del fitoplancton en la isla la tortuga, Dependencia Federal, Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Venez.* 49 (1): 77-86.
- Rombouts, I. y Deneudt, K. 2024. Changes in phytoplankton and zooplankton communities (PH1). Indicator report. *In: Mariene Strategie Deel 1 voor de Belgische mariene wateren. Staat van Belgische mariene wateren, goede milieutoestand en milieudoelen. Kaderrichtlijn Mariene Strategie*, (Belgische Staat, Ed.). Brussel, België. Available [https://odnature.naturalsciences.be/msfd\\_media/documents/D1-6-ANS-BE-PH1-PCI-2024Changes\\_plankton\\_communities.pdf](https://odnature.naturalsciences.be/msfd_media/documents/D1-6-ANS-BE-PH1-PCI-2024Changes_plankton_communities.pdf).
- Rossi, S., N. Schubert, D. Brown, A. Gonzalez-Posada y M. O. Soares. 2020. Trophic ecology of Caribbean octocorals: autotrophic and heterotrophic seasonal trends. *Coral Reefs* 39:433-449.
- Rueda-Roa, D., T. Eze y F. Müller-Karger. 2018. Description and mechanisms of the mid-year upwelling in the Southern Caribbean Sea from remote sensing and local data. *Jour. Mar. Sci. Engin.* 6(2): 36.
- Sánchez, I. 1995. Ecología y dinámica del fitoplancton en arrecifes coralinos: un estudio en los Islotes Dos Mosquises, Parque Nacional Archipiélago Los Roques, Venezuela. Trab. Grad. Doctoral, Universidad Central de Venezuela, Facultad de Ciencias. Caracas, Venezuela. 200 pp.
- Shropshire, T., S. Morey, E. Chassignet, A. Bozec, V. Coles, M. Landry, R. Swalethorp, G. Zapfe y M. Stukel. 2019. Quantifying spatiotemporal variability in zooplankton dynamics in the Gulf of Mexico with a physical-biochemical model. *Biogeosciences* 463: 1-45.

- Sheskin, D.J. 2004. Handbook of parametric and nonparametric statistical procedures (4th ed.). Boca Raton, FL: Chapman & Hall/ CRC.
- Sociedad de Ciencias Naturales La Salle. 1956. El archipiélago de Los Roques y La Orchila. Editorial Sucre, Caracas, 257 pp.
- Sokal, R. y F. Rohlf. 1995. Biometry, the principles and practice of statistics in biological research. W.H. Freeman. San Francisco, USA. 887 pp.
- Steinberg, D.K., K.E. Ruck, M.R. Gleiber, L.M. Garzio, J.S. Cope, K.S. Bernard, S.E. Stammerjohn, O.E.M. Schofield, L.B. Quetin y R.M. Ross. 2015. Long-term (1993-2013) changes in microzooplankton off the western Antarctic Peninsula. *Deep-Sea Res. Part I Oceanogr. Res. Pap.* 101: 54-70.
- Torres-Ariño, A. 2012. Biodiversidad y Vulnerabilidad de ecosistemas costeros en Baja California Sur. Aportaciones de estudiantes de pregrado, postgrado y postdoctorado 2008-2012. En: *Publicación de divulgación del Centro de Investigaciones Biológicas del Noreste, S.C. La Paz* (M. Pérez-Ramírez y S. Luch-Cota, Eds). Baja California Sur, México.
- Ughi, A., M. Azancot y J. González. 2018. Estudio de la morfología de los depósitos carbonáticos de la isla Gran Roque a partir de datos sísmicos y geológicos. *Geociencias Aplicadas Latinoamericanas* 1:19-27.
- Utermöhl, H. 1958. Zur vervollkommung der quantitativen phytoplankton methodik. *Mitt. Verein. Theor. Angiew. Limnol.* 9:1-38.
- Varela, R., F. Carvajal y F. Muller-Karger. 2003. El fitoplancton en la Plataforma Nororiental de Venezuela. En: *La Sardina (Sardinella aurita) Su medio ambiente y explotación en el Oriente de Venezuela*. (Freon, P. y J. Mendoza, Eds.). pp: 263-294.
- Venegas, A., A. Pierre-Amaël, R. Escribano y C. Parada. 2024. Understanding seasonal variability of mesozooplankton biomass in the upwelling system of central-southern Chile: A modelling approach. *Prog. Oceanogr.*, 220: 103193.
- Villamizar, E., H. Camisotti., B. Rodríguez., J. Pérez y M. Romero. 2008. Impacts of the 2005 Caribbean bleaching event at Archipiélago de Los Roques National Park, Venezuela. *Rev. Biol. Trop.* 56(Supl.1):255-270.
- Villamizar, E., A. Yranzo, M. González, A. T. Herrera, J. Pérez y H. Camisotti. 2014. Diversidad y condición de salud de corales pétreos en algunos arrecifes del Parque Nacional Archipiélago Los Roques, Venezuela. *Acta Biol. Venez.* 34(2): 257-279.
- Wei, Y., D. Ding, T. Gu, T. Jiang, K. Qu, J. Sun y Z. Cui. 2022. Different responses of phytoplankton and zooplankton communities to current changing coastal environments. *Environ. Res.* 215:114426.
- Wiedenhöfer, H. 1993. Pruebas no paramétricas para las ciencias agropecuarias. Muestras pequeñas. Fondo Nacional de Investigaciones Agropecuarias. Oficina de Estadística e Informática. Maracay, Venezuela. 75 pp.
- Zoppi de Roa, E. y P. Alonso. 1997. Distribution of *Mysidium integrum* (Tattersall) (Crustacea, Mysidacea) in Venezuelan coral habitats. *Studies Nat. Hist. Caribb. Reg.* 73: 55-62.

## VARIACIÓN DE LA FORMA DEL CUERPO EN EL COMPLEJO *Bryconops melanurus* (CHARACIFORMES: IGUANODECTIDAE) UTILIZANDO MORFOMETRÍA TRADICIONAL Y GEOMÉTRICA

Grace Kohn<sup>1</sup>, Antonio Machado-Allison<sup>1\*</sup> y Barry Chernoff<sup>1,2,3</sup>

<sup>1</sup>Bailey College of the Environment, Wesleyan University, Middletown, CT, USA.

<sup>2</sup>Department of Biology, Wesleyan University, Middletown, CT, USA. <sup>3</sup>Department of Earth & Environmental Sciences, Wesleyan University, Middletown, CT.

\*machado.allison@gmail.com

### RESUMEN

La diversidad a nivel de especies del tetra de agua dulce *Bryconops melanurus* está subestimada y aún es relativamente desconocida. Un mayor nivel de comprensión de la distribución de las especies dentro del género *Bryconops* y la diversidad a nivel de especie de *B. melanurus* permitirá tomar decisiones de gestión de la conservación más efectivas y basadas en datos. Aunque existe literatura sobre *B. melanurus*, no ha habido un examen exhaustivo de la morfometría y los patrones de las diferencias en la forma del cuerpo a nivel continental. Analizamos los efectos de la variación geográfica en la forma del cuerpo en especies dentro del grupo “*melanurus*” en América del Sur utilizando técnicas modernas de morfometría. Se examinaron 554 ejemplares de 16 cuencas hidrográficas y 59 localidades de América del Sur. Los resultados sugieren que existe una amplia variabilidad morfológica. Esta variabilidad en forma, aparentemente es proporcional al tamaño de la muestra. Sin embargo, a pesar de esta limitación, el estudio identifica la presencia de una posible nueva especie de *Bryconops* en el Pantanal (*Bryconops* cf. *melanurus*), así como se redescubre a *B. melanurus*.

**Palabras clave:** *Bryconops*, Carácidos, Morfometría, Variación Geográfica, Taxonomía.

### Body shape variation in the *Bryconops melanurus* Complex (Characiformes: Iguanodectidae) using traditional and geometric morphometrics

### ABSTRACT

Species-level diversity of the freshwater tetra *Bryconops melanurus* is underestimated and still relatively unknown. A greater level of understanding of species distribution within the genus *Bryconops* and species-level diversity of *B. melanurus* will allow for more data driven and effective conservation management decisions. Although there is literature on *B. melanurus*, there has not been a thorough examination of morphometrics and patterns of body shape differences at continental level. We analyze the effects of geographic variation on body shape within the *melanurus* species-group across South America using modern techniques of morphometrics. 554 specimens from 16 river basins and 59 localities in South America were examined. The results suggest that there is a wide morphological variability. This variability in form is apparently proportional to the size of the sample. However, despite this limitation, the study identifies the presence of a possible new species of *Bryconops* in the Pantanal (*Bryconops* cf. *melanurus*), as well as redescrives *B. melanurus*.

**Keywords:** *Bryconops*, Characids, Morphometrics, Geographic Variation, Taxonomy.

## INTRODUCCIÓN

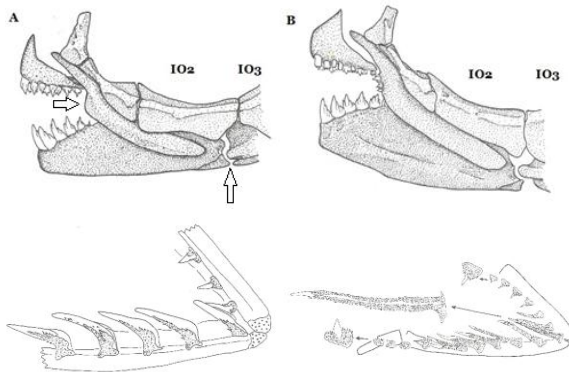
Actualmente, el género *Bryconops* (Kner, 1858) contiene 27 especies descritas (Tabla 1), lo que lo convierte en el género más rico en especies de la familia Iguanodectidae (Chernoff y Machado-Allison, 1999; 2005; Silva-Oliveira *y col.*, 2020; 2021). El género incluye especies de pequeño tamaño (Guedes *y col.*, 2016; Silva-Oliveira *y col.*, 2018, 2019a); Wingert *y col.*, 2018) de las cuencas fluviales cis-andinas de agua dulce de América del Sur (incluidos el Orinoco, la Amazonía y Paraguay), así como de pequeños drenajes costeros atlánticos que van desde Venezuela hasta el río Parnaíba en Brasil (Fricke *y col.*, 2022; Silva-Oliveira *y col.*, 2020, 2021; van der Sleen y Moreira, 2018). Las especies de *Bryconops* se encuentran típicamente en hábitats lóticos con aguas ácidas y claras o negras, muchas especies también se pueden encontrar en hábitats de morichal, veredas o aguajal (Chernoff y Machado-Allison, 2005). El género *Bryconops* contiene especies que pueden reconocerse por tres caracteres sinapomórficos: (i) el borde ventral del maxilar se curva bruscamente hacia atrás, casi 90 grados, extendiéndose hasta la cavidad cuadrática del articular; (ii) antorbital con canal sensorial infraorbitario bien desarrollado; y (iii) canal sensorial supraorbitario que se extiende hasta las escamas nucales (Chernoff y Machado-Allison, 1999; Silva-Oliveira *y col.*, 2020).

**Tabla 1.** Especies válidas del género *Bryconops* (subgéneros *Bryconops* y *Creatochanes*).

| Especies  | Autor(es)  |
|---|--|
| <i>Bryconops</i> (subgénero <i>Bryconops</i> )    |  |
| <i>Bryconops alburnoides</i>                      | Kner, 1858   |
| <i>Bryconops allisoni</i>                         | Silva-Oliveira, Canto & Ribeiro, 2019                      |
| <i>Bryconops caudomaculatus</i>                   | (Günther, 1864)  |
| <i>Bryconops collettei</i>                        | Chernoff & Machado-Allison, 2005                           |
| <i>Bryconops cyrtogaster</i>                      | Norman, 1926 (since, Silva-Oliveira, <i>y col.</i> , 2020) |
| <i>Bryconops disruptus</i>                        | Chernoff & Machado-Allison, 1997                           |
| <i>Bryconops durbini</i>                          | (Eigenmann, 1908)  |
| <i>Bryconops florenceae</i>                       | Silva-Oliveira <i>y col.</i> , 2021                        |
| <i>Bryconops gracilis</i>                         | (Eigenmann, 1908)  |
| <i>Bryconops hexalepis</i>                        | Guedes, Oliveira & Lucinda 2019                            |
| <i>Bryconops magoi</i>                            | Chernoff & Machado-Allison, 2005                           |
| <i>Bryconops piracolina</i>                       | Wingert & Malabarba, 2011                                  |
| <i>Bryconops rheorubrum</i>                       | Silva-Oliveira, Sabaj Pérez, Ota & Rapp Py-Daniel, 2019    |
| <i>Bryconops tocartinensis</i>                    | Guedes, Oliveira & Lucinda 2016                            |
| <i>Bryconops</i> (subgénero <i>Creatochanes</i> ) |  |
| <i>Bryconops affinis</i>                          | (Günther, 1864)  |
| <i>Bryconops chemoffi</i>                         | Silva-Oliveira, <i>y col.</i> 2018                         |
| <i>Bryconops colanegra</i>                        | Chernoff & Machado-Allison, 1999                           |
| <i>Bryconops colaraja</i>                         | Chernoff & Machado-Allison, 1999                           |
| <i>Bryconops giacoptinii</i>                      | (Fernández-Yépez, 1950)                                    |
| <i>Bryconops humeralis</i>                        | Machado-Allison, Chernoff & Backup, 1996                   |
| <i>Bryconops imitator</i>                         | Chernoff <i>y col.</i> , 2002                              |
| <i>Bryconops inpai</i>                            | Knöppel, Junk & Géry, 1968                                 |
| <i>Bryconops marabaixo</i>                        | Silva-Oliveira, <i>y col.</i> , 2020                       |
| <i>Bryconops melanurus</i>                        | (Bloch, 1974)  |
| <i>Bryconops munduruku</i>                        | Silva-Oliveira, Canto & Ribeiro, 2015                      |
| <i>Bryconops transitoria</i> <sup>1</sup>         | (Steindachner, 1915)                                       |
| <i>Bryconops sapezal</i>                          | Wingert, <i>y col.</i> 2018                                |
| <i>Bryconops vibex</i>                            | Machado-Allison, Chernoff & Backup, 1996                   |

<sup>1</sup> el estatus de *B. transitoria* es incierto. Posible sinónimo de *B. melanurus*.

*Bryconops* incluye especies que se han agrupado en dos subgéneros: *Bryconops* y *Creatochanes* (Gery, 1977; Chernoff y Machado-Allison, 1999; Silva-Oliveira y col., 2021). Chernoff y Machado-Allison (1999) categorizaron los dos con base en tres criterios: (i) número de dientes maxilares; (ii) extensión posterior del maxilar; y (iii) existencia o ausencia de un espacio en forma de “V” entre la unión del segundo y tercer hueso infraorbitario (SO<sub>2</sub>, SO<sub>3</sub>) (Figura 1). El subgénero *Bryconops* (i) típicamente carece de diente maxilar o posee un pequeño diente cónico, (ii) el margen posterior del maxilar no alcanza la unión de SO<sub>2</sub> y SO<sub>3</sub>, creando un espacio en forma de “V” y (iii) branquispinas poco numerosas, cortas, débiles y con pocas espinulas. Por otro lado, el subgénero *Creatochanes* tiene: (i) maxilar con 1-3 dientes, amplios con 3-5 cúspides, (ii) la extensión posterior del maxilar alcanza la unión de SO<sub>2</sub> y SO<sub>3</sub>, sin espacio entre estos huesos suborbitarios y (iii) branquispinas numerosas, largas, bien osificadas y cubiertas de espinulas (Machado-Allison y col 1993; Chernoff y Machado-Allison, 1999; Silva-Oliveira y col., 2019a).



**Figura 1.** A. *Bryconops* (B.) *caudomaculatus*; B. *Bryconops* (C.) *affinis*. Mostrando el espacio formado entre el segundo y tercer hueso infraorbitario, forma y distancia maxilar, distribución de los dientes maxilares y morfología de branquispinas en especies de los subgéneros *Bryconops* y *Creatochanes*.

Dentro del subgénero *Creatochanes*, el “grupo de especies de *melanurus*” es particularmente interesante de estudiar porque la diversidad a nivel de especie está subestimada y todavía es relativamente desconocida. Si *B. melanurus* es una sola especie ampliamente distribuida o múltiples especies geográficamente aisladas sigue abierto a debate. Por otro lado, *B. cyrtogaster* ya no se considera sinónimo de *B. melanurus* (Silva-Oliveira y col., 2020). Este estudio confirma las dudas anteriores de Géry y col. (1991) y Planquette y col. (1996) de que *B. cyrtogaster* es una especie válida. *B. cyrtogaster* y *B. melanurus* pertenecen a dos subgéneros diferentes y, por lo tanto, no pueden ser sinónimos. *B. cyrtogaster* tiene una abertura en forma de V en la unión de SO<sub>2</sub> y SO<sub>3</sub>, así como un maxilar más corto (Figura 1A), una característica

definitoria del género *Bryconops* (subgénero *Bryconops*) (Chernoff y Machado-Allison, 1999; Silva-Oliveira *y col.*, 2019a). Sin embargo, a pesar de este progreso, es posible que otras especies distintas todavía sean consideradas erróneamente sinónimas de *B. melanurus*.

Sidlauskas *y col.* (2005) encontraron determinantes ambientales significativos en la forma corporal de *B. cf. melanurus* en el Pantanal brasileño, lo que sugiere que puede haber una variación importante entre las poblaciones ampliamente distribuidas de *B. melanurus* (Sidlauskas *y col.*, 2005). En su estudio utilizaron la morfometría para analizar la diferencia en la forma del cuerpo, siguiendo a otros que emplearon técnicas modernas de morfometría y ADN para distinguir especies únicas de poblaciones ampliamente distribuidas (Chernoff *y col.*, 1999; 2002; Chernoff y Machado-Allison, 2005; Sidlauskas *y col.*, 2011; Silva-Oliveira *y col.*, 2019b; 2020). Sidlauskas *y col.* (2005) realizaron análisis morfométricos de 220 ejemplares de *Bryconops cf. melanurus*. El estudio se centró en individuos en diferentes regiones geográficas del Pantanal para analizar el efecto de las condiciones ambientales en la forma corporal. En última instancia, descubrieron que la velocidad del agua probablemente contribuye a la diferencia de forma corporal (Sidlauskas *y col.*, 2005). Los peces que viven en aguas rápidas necesitan nadar más durante periodos sostenidos de tiempo, lo que se ve facilitado por la aerodinámica del cuerpo, ya que aumenta el rendimiento y reduce la resistencia (Bisson *y col.*, 1988; Sidlauskas *y col.*, 2005; Webb, 1984). Por lo tanto, no es de extrañar que Sidlauskas *y col.* (2005) encontraran que los peces en aguas más rápidas eran más aerodinámicos, delgados y tenían cuerpos poco profundos con pedúnculos caudales más largos y estrechos (Chernoff, 1982; Claytor *y col.*, 1991; Imre *y col.*, 2002; McLaughlin y Grant, 1994; Sidlauskas *y col.*, 2005). En contraste, los peces en grandes ríos, remansos y pantanos tenían cuerpos más profundos y pedúnculos caudales más cortos (Sidlauskas *y col.*, 2005). Estos resultados, que establecen una correlación entre la forma corporal y los determinantes ambientales, reflejan otros estudios sobre este fenómeno (Chernoff, 1982; Marcil *y col.*, 2006).

Aunque existen estudios previos sobre *Bryconops melanurus*, aún no ha producido un examen exhaustivo de la variación morfométrica en la forma del cuerpo a lo largo de su distribución geográfica. Por lo tanto, analizamos la variación de la forma del cuerpo dentro del grupo de especies reconocidas como “*melanurus*” en varias localidades de América del Sur utilizando técnicas modernas de morfometría. Este trabajo tiene como objetivos:

- (i) Describir los cambios morfométricos de poblaciones identificadas como *B. melanurus* en diferentes cuencas en América del Sur;
- (ii) Diagnosticar y describir adecuadamente a *B. melanurus* proveniente de su localidad tipo, y
- (iii) Diagnosticar y describir la población del Pantanal como *Bryconops cf. melanurus* en espera de una revisión adecuada del género.

## MÉTODOS

Después de excluir a los individuos muy contorsionados, medimos 554 ejemplares de *Bryconops melanurus* con una longitud estándar (LE) entre 15,47 mm a 83,74 mm. Se incluyeron ejemplares de 59 localidades en 6 países diferentes de América del Sur (Guyana, Surinam, Guayana Francesa, Bolivia, Brasil y Perú) donde esta especie había sido señalada. Las 59 localidades de muestreo se clasificaron en 3 regiones geográficas (cuenca de los ríos de las Guyanas, Amazonas y Paraguay) y 16 cuencas hidrográficas diferentes (Figura 2, Tabla 2 y Apéndice I).

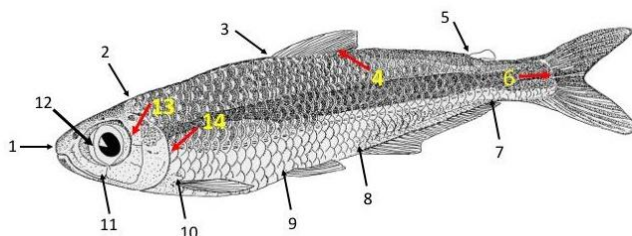


**Figura 2.** Mapa de América del Sur mostrando la distribución de las colecciones de *Bryconops melanurus*. Los círculos amarillos representan las localidades utilizadas y clasificadas de acuerdo con las cuencas (Tabla 2).

**Tabla 2.** Clasificación de las 59 localidades incluidas en 3 regiones geográficas y 16 cuencas utilizadas en este estudio (detalles en Apéndice I).

| Guyanas       |               | Amazonas      |         | Paraguay |        |
|---------------|---------------|---------------|---------|----------|--------|
| Cuenca        | País          | Cuenca        | País    | Cuenca   | País   |
| Essequibo     | Guyana        | Itenez-Mamoré | Bolivia | Paraguay | Brasil |
| Demerara      | Guyana        | Madre de Dios | Bolivia |          |        |
| Mahaica       | Guyana        | Branco        | Brasil  |          |        |
| Berbice       | Guyana        | Araguari      | Brasil  |          |        |
| Maroni        | Suriname      | Xingu         | Brasil  |          |        |
| Nickeri       | Surinam       | Madre de Dios | Perú    |          |        |
| Saramacca     | Surinam       | Amazonas      | Perú    |          |        |
| Maroni (Sup.) | French Guiana |               |         |          |        |

**Puntos de referencia y colección de datos.** Para cuantificar la variación fenotípica de los ejemplares de *Bryconops melanurus*, utilizamos el análisis de deformación relativa (GM) (Bookstein, 1989, 1991; Rohlf, 1993) en 14 puntos (hitos) de referencia digitalizados por ejemplar (Figura 3) y análisis de componentes principales (PCA) en 28 mediciones entre puntos de referencia (Apéndice II). Nuestra elección de puntos de referencia refleja los estudios sobre otras especies (Chernoff *y col.*, 2020) y de *Bryconops* (Chernoff y Machado-Allison, 1999; Machado-Allison *y col.*, 1996; Machado-Allison y Chernoff, 1997).



**Figura 3.** Contorno de *B. melanurus* que muestra la ubicación de los 14 puntos de referencia digitalizados. Los puntos de referencia digitalizados: 1 punta de hocico; 2 supraoccipital; 3 origen de la aleta dorsal; 4 final de la aleta dorsal; 5 origen aleta adiposa; 6 base hipural; 7 final de la aleta anal; 8 origen de la aleta anal; 9 inserción de la aleta pélvica; 10 origen de la aleta pectoral; 11 extremo posterior del maxilar; 12 margen anterior de la órbita; 13 margen de la posterior órbita; 14 margen óseo posterior del opérculo (parte posterior de la cabeza).

Once de los 14 puntos de referencia morfológicos se identificaron en los ejemplares utilizando alfileres entomológicos (0000). La punta del hocico y el diámetro del ojo no estaban fijados. Las muestras se suspendieron en una cuna poco profunda justo encima de la superficie de un escáner Epson de pantalla plana. Una pequeña regla actuó como escala. El color y el contraste de las imágenes se ajustaron para obtener claridad según fuera necesario (Chernoff *y col.*, 2020).

Se tomaron coordenadas de pantalla 2D de 14 puntos de referencia morfológicos digitalizando imágenes de cada ejemplar en tpsDIG2 ver. 2.31 (Chernoff *y col.*, 2005, 2020; Rohlf, 2006). Los archivos TpsDIG se ejecutaron a través del programa informático Rstudio llamado CoordProc. CoordProc escaló las coordenadas de la pantalla en mm y produjo tres archivos de datos utilizados para la comparación de la forma del cuerpo de todos los ejemplares: (i) proporciones que se utilizaron para el análisis descriptivo; (ii) 28 distancias lineales entre los 14 puntos de referencia fueron calculadas. Los registros de estas distancias se utilizaron para las pruebas de PCA; y (iii) Las coordenadas escaladas en mm se utilizaron directamente para GM (Chernoff *y col.*, 2005; Chernoff y Machado-Allison, 1999).

**Análisis Descriptivo.** Se calcularon el mínimo, el máximo, la media y la desviación estándar (DE) de las 28 distancias lineales medidas con PAST versión 4.0 para cada cuenca hidrográfica individual. Sin embargo, aunque la mayoría de las cuencas se calcularon individualmente y se agruparon por país, estos análisis también se calcularon por separado solo para las Guayanas (Apéndice III, Tablas III.1-III.5). La distancia entre puntos de referencia desde el extremo posterior del maxilar hasta la inserción de la aleta pélvica (Maxt-Oripel) no produjo resultados en PAST.

**Análisis de componentes principales (PCA).** Utilizando la matriz de covarianza implementada por la versión 4.0 de PAST, se calcularon los componentes principales (PC) para dos subgrupos de datos diferentes: (i) las 16 cuencas hidrográficas; y (ii) las 16 cuencas hidrográficas, excluyendo la cuenca del Río Paraguay. El ACP produjo cuatro resultados que se utilizaron: varianza porcentual de cada PC, coeficientes de PC, valores y diagramas de dispersión. Solo se utilizaron los tres primeros PC para el análisis (PC1-3), ya que representaron el mayor porcentaje de varianza (Apéndice IV, Tablas IV.1 y IV.2). Se trazaron los valores de PCA y se delinearón las poblaciones utilizando polígonos que incluyen todos los valores para cada cuenca. Para el análisis comparativo se utilizaron diagramas de dispersión de PC1-3 en el eje x-y. Los gráficos demostraron los principales patrones de varianza y fueron útiles para evaluar la estructura del grupo (Figuras 5,7, 9 y 13) (Chernoff y col., 2005). Los coeficientes de PC se utilizaron para crear ilustraciones de PC1-3 en los contornos de los peces. Sirvieron como ayuda para ayudar a visualizar las formas del cuerpo en los extremos del eje PC (Figuras 6 y 8).

**Análisis de Deformación Corporal (RWA) o Morfometría Geométrica (GM).** Las formas de todos los ejemplares se compararon a partir de sus configuraciones de referencia utilizando GM, calculado en la versión 4.0 de PAST (Chernoff y col., 2002). Antes del análisis, las configuraciones de puntos de referencia 2D se procesaron utilizando el análisis de "Procrustes" para eliminar el efecto del escalado, la rotación y la orientación en los datos de coordenadas (Chernoff y col., 2005). Después de la superposición, las coordenadas de "Procrustes" de cada ejemplar se proyectaron en un solo punto en un espacio de forma común (Cooke y Terhune, 2014). En otras palabras, la transformación de "Procrustes" eliminó el "factor" tamaño del análisis al descartar el tamaño del centroide y crear variables sin tamaño. GM produjo tres resultados que se utilizaron en este estudio: valores RW, diagramas de dispersión y gráficos de deformación. Solo se utilizaron los tres primeros componentes del RW para el análisis (RW1-3), ya que describieron el mayor porcentaje de varianza (Apéndice VI, Tablas VI.1 y VI.2). Los valores del RW se trazaron y circunscribieron mediante un polígono para cada grupo de cuencas hidrográficas. Estos diagramas de dispersión proporcionaron información sobre la distribución de los datos desde la forma media sobre el intervalo de la variable (Cabuga, 2016). Al graficar

los principales patrones de varianza, se pudo evaluar la estructura del grupo y las hipótesis (Chernoff *y col.*, 2005). Se crearon rejillas de deformación de configuraciones emblemáticas y se utilizaron para mostrar las diferencias en la forma del cuerpo entre todos los ejemplares (Chernoff *y col.*, 2005). GM mapeó una configuración de referencia de puntos de referencia (la forma promedio del cuerpo del ejemplar de la muestra total) con la que se podrían comparar los puntos de referencia de los ejemplares bajo estudio. En cada coordenada de referencia, los puntos de referencia de los ejemplares de estudio se deformarían positiva o negativamente en comparación con la configuración de referencia. Estas diferencias se visualizaron como una flexión o deformación de la rejilla (Cooke y Terhune, 2014; Marcus *y col.*, 2013). Utilizando los valores de los diagramas de dispersión, se utilizaron rejillas de deformación de las formas del cuerpo de los peces en los extremos negativos y positivos de los ejes RW para el análisis. Se activaron los factores de expansión, que colocaron un degradado de color (rojo a azul) sobre estas. El gradiente ilustraba visualmente la velocidad del cambio en cada punto de referencia, siendo el rojo el más rápido y el azul oscuro el más lento.

## RESULTADOS Y DISCUSIÓN

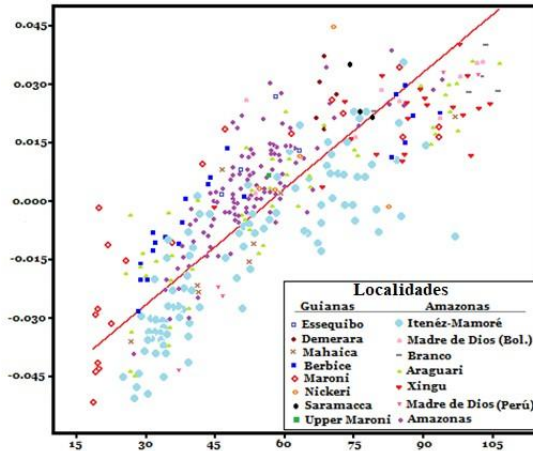
**1. Análisis estadísticos (Análisis de Regresión de Ejes Mayores AREM/ANCOVA).** Utilizando la versión 4.0 de PAST, se calculó la regresión del eje mayor reducido (AREM) en tamaño (LE; longitud estándar) y PC1 para probar si diferentes poblaciones estaban creciendo a la misma velocidad. Se utilizó AREM en lugar de regresión de mínimos cuadrados porque ambos ejes se midieron con error. La cuenca del río Paraguay se eliminó de este análisis debido a que era muy distinta en la primera regresión. Se realizó una segunda regresión excluyendo el río Paraguay. Los resultados de la segunda regresión indicaron que PC1 fue un vector alométrico (Figura 4, Tabla 3). Por lo tanto, se realizó un análisis de covarianza (ANCOVA) para probar si los valores de PC1 y RW1 cambiaban de forma alométricamente con respecto a LE de la misma manera entre las poblaciones de cuencas hidrográficas.

**Tabla 3.** Resultados de la Regresión/AREM para determinar la correlación del PC1 con tamaño (LE). Río Paraguay excluido.

| Correlación |                |        |             |                |
|-------------|----------------|--------|-------------|----------------|
| r           | r <sup>2</sup> | t      | p (uncorr). | permutación p. |
| 0,81693     | 0,66737        | 27,135 | 9,6876E-90  | 0,0001         |

Se ejecutó un ANCOVA unidireccional tal como se implementó en la versión 4.0 de PAST. Este análisis analizó la relación entre PC1 y RW1 con respecto a la LE con el fin de probar las diferencias alométricas de pendientes para 9 poblaciones de cuencas hidrográficas diferentes (Demerara, Mahaica, Berbice, Maroni, Itenez-Mamoré, Madre de Dios,

Paraguay, Araguari y Xingú). Las cuencas fluviales con menos de 7 ejemplares se eliminaron del análisis debido al pequeño tamaño de la muestra. El análisis comparó pares de poblaciones de cuencas, probando pendientes y grandes medias de manera jerárquica. La relación entre el tamaño y PC1 y el tamaño y RW1 se probó en dos análisis separados (Apéndice V, Tablas. V.1 y V.2).



**Figura 4.** Resultados del Análisis de Regresión (RMA) PC1 vs tamaño (LE). Cuenca del Río Paraguay excluida.

**2. Transformación Logarítmica de Datos (Log transform data). Análisis de covarianza (ANCOVA).** El método de Regresión (AREM) de PC1 y Largo Estándar (LE) SL de todas las cuencas estudiadas exceptuando el sistema del Paraguay fue utilizado para este análisis. Las poblaciones de las Guayanas (Guianas) mostraron la tendencia de colocarse por encima de la línea de regresión, mientras aquellas del Amazonas mostraron estar por debajo (Tabla 3, Figura 4.). Estos resultados indican dos cosas: (i) PC1 es un vector alométrico; y (ii) las poblaciones de las cuencas hidrográficas son probablemente distintas porque demuestran que el cambio de forma dependiente del tamaño, inherente a PC1 y en relación con LE, difiere significativamente entre cuencas. También se analizaron los residuos y no hubo desviación de la distribución logarítmica normal.

Se calculó un ANCOVA de 9 cuencas hidrográficas debido a los resultados significativos de la regresión. Se realizaron dos análisis separados para ver si los valores de PC1 y RW1 cambiaban con respecto al tamaño de manera similar en todas las cuencas con tamaños de muestra mayores de 7 individuos. Se trata de un análisis jerárquico en el

que se compararon pares de poblaciones de cuencas. Probamos la homogeneidad de las pendientes y, si eran homogéneas, ajustamos las medias generales, en ese orden respectivo (Apéndice V Tablas V.1 y V.2).

La cuenca del río Paraguay fue la única población que rechazó la hipótesis nula de homogeneidad para todas las pruebas (PC1 vs LE y RW1 vs LE) con respecto a cada población de la cuenca hidrográfica (Apéndice V Tablas V.1 y V.2). A veces las pendientes eran homogéneas, sin embargo, las medias ajustadas siempre fueron significativamente diferentes ( $P < 0,05$ ). En el análisis entre PC1 y LE se rechazó la homogeneidad de pendientes 5 de 8 de las pruebas comparativas (62,5%). En el análisis entre RW1 y SL, solo se rechazó la homogeneidad de pendientes 2 de 8 de las pruebas comparativas (25%), sin embargo, se rechazó la homogeneidad de medias ajustadas para cada una de estas pruebas.

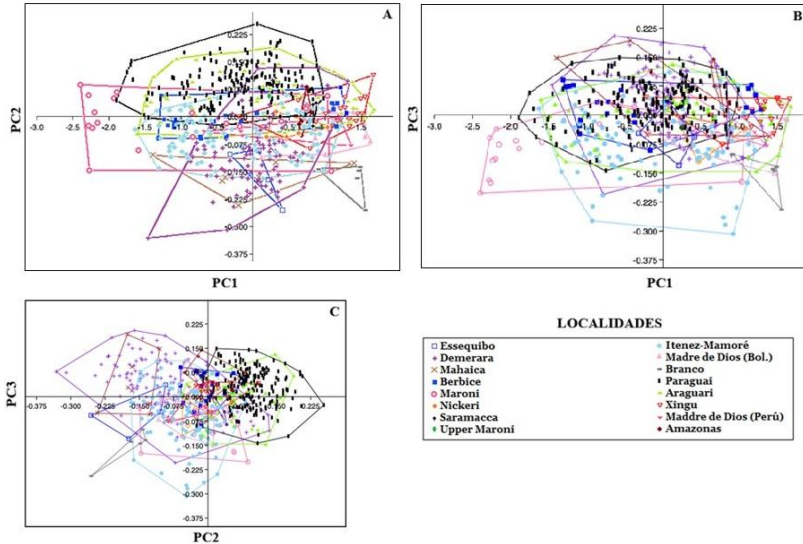
Al igual que la cuenca del Paraguay, la cuenca del río Iténez-Mamoré rechazó la hipótesis nula de homogeneidad para todas las pruebas de cuenca pareadas de PC1 vs LE (Tabla V.1). Sin embargo, el Iténez-Mamoré no rechazó la hipótesis nula de homogeneidad con RW vs LE cuando se comparó con la Cuenca del Río Mahaica (Tabla V.2). Si bien hubo muchas diferencias significativas entre las pendientes o las medias ajustadas entre las comparaciones de cuencas, no hubo necesariamente un patrón en estas diferencias.

**3. Análisis de componentes principales (PCA).** Se calculó el PCA para dos subgrupos diferentes de datos: (i) las 16 cuencas hidrográficas; y (ii) las 16 cuencas hidrográficas, excluyendo la cuenca del Río Paraguay. Los PC1-3 fueron los únicos PC comparados para el análisis.

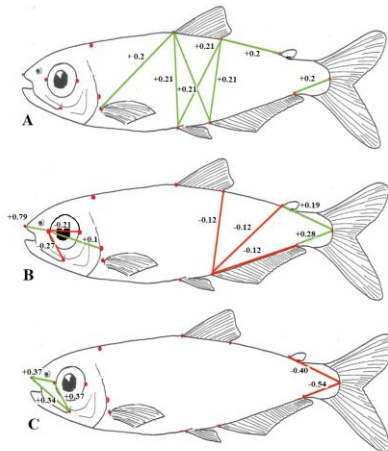
*Resultados del subgrupo 1:* En conjunto, el PC1-3 resumió el 97,4% de la variación total de la forma, con un 94,9% en el PC1, un 1,5% en el PC2 y un 0,96% en el PC3. Es probable que el PC1 todavía esté relacionado con el tamaño, ya que representó el mayor porcentaje de varianza (Valor propio: 0,64) (Apéndice IV, Tabla IV.1). Se graficaron los valores de PC1-3 para comparar su efecto en la variación de la forma corporal (Figura 5 A, B y C). Los polígonos representan el espacio más pequeño que contiene todos los valores de individuos en una cuenca fluvial y se utilizaron para evaluar la estructura del grupo. Las superposiciones en el diagrama de dispersión sugerirían que los grupos no se distinguen entre sí.

Examinamos los diagramas de dispersión y encontramos grandes cantidades de superposición. Aunque hubo cierta correlación entre la distribución geográfica y la variación de la forma del cuerpo, ninguna población ocupó consistentemente su propio espacio de forma distintiva. En general, no hubo mucho patrón de separación en las 16 cuencas hidrográficas analizadas.

Los Coeficientes de Componentes Principales (PPC) se utilizaron para crear ilustraciones de PC1-3 en los contornos de los peces (Figura 6 A, B y C) para ayudar a la visualización de la versión más positiva y negativa de la forma del cuerpo de los peces.



**Figura 5.** Diagramas de dispersión de PC1-PC2 (A), PC1-PC3 (B) y PC2-PC3 (C) categorizados por cuenca hidrográfica. Resultados para las 16 cuencas hidrográficas.



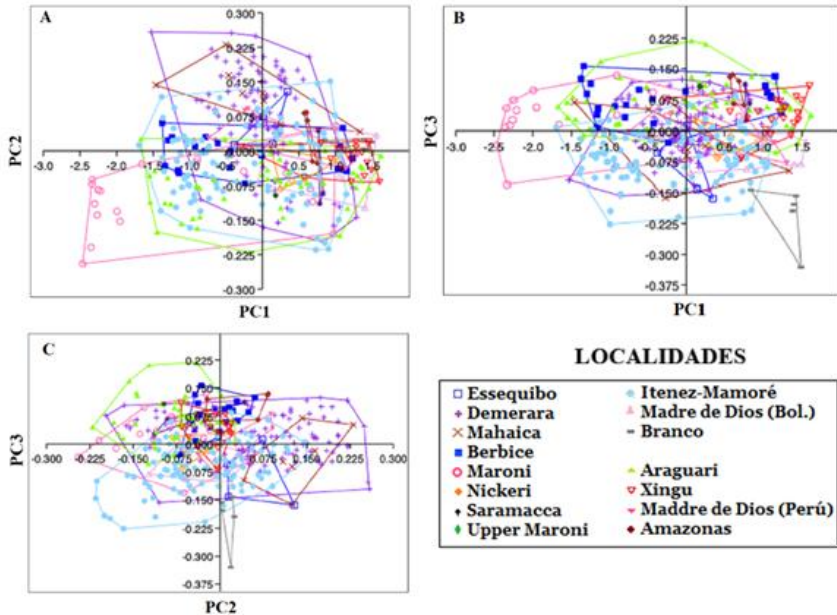
**Figura 6.** Dibujo de contornos mostrando los coeficientes en PC1 a PC3 (A-C). Resultados de las 16 cuencas. (Valores del Apéndice IV, Tablas IV.1 y IV.2). Alometrias positivas en verde; Alometrias negativas en rojo.

PC1 describió principalmente la variación en la profundidad de la región del cuerpo medio (Dor-Pelv, Dorter-Origanal, Dorter-Origpelv, Origidor-Origanal, Origidor-Origpec), la longitud del extremo de la aleta dorsal hasta el origen adiposo (Dorter-Origadi) y la longitud del pedúnculo caudal (CaudPed L.). A medida que los valores aumentaban en PC1, el cuerpo se hacía más grande y profundo, la distancia entre el extremo de la aleta dorsal y el origen de la aleta adiposa aumentaba, y el pedúnculo caudal se alargaba. A medida que los valores disminuyeron en PC1, el cuerpo se hizo más y más estrecho, la distancia entre el extremo de la aleta dorsal y el origen de la aleta adiposa disminuyó y el pedúnculo caudal se acortó (Figura 6A).

El PC2 describió principalmente la variación en la longitud del hocico (SnoutL), el diámetro del ojo (Eyediam), la longitud de la mandíbula (Orborig-Maxt), la longitud de la cabeza (HeadL), la profundidad de la región media del cuerpo (Dorter-Origanal y Origadi-Origanal), la longitud de la base de la aleta anal (Baseanal) y la longitud del pedúnculo caudal (CaudPed L. y Origadi-Caudpedt). A medida que los valores aumentaban en PC2, la cabeza se alargaba y expandía (hocico más largo, diámetro del ojo más ancho, longitud de la mandíbula más larga), el cuerpo se volvía más profundo y largo, la base de la aleta anal se alargaba y el pedúnculo caudal se alargaba. A medida que los valores disminuyeron en PC2, la cabeza se volvió más estrecha y pequeña (hocico más corto, diámetro del ojo más pequeño, longitud de la mandíbula más corta), el cuerpo se volvió más estrecho y corto, la base de la aleta anal se acortó y el pedúnculo caudal se acortó (Figura 6B).

PC3 describe principalmente la variación en la longitud del hocico (SnoutL), la longitud de la mandíbula (MaxL y Orborig-Maxt) y la longitud del pedúnculo caudal (CaudPed L. y Origadi-Caudpedt). A medida que los valores aumentaron en PC3, la cabeza se expandió y la longitud del hocico, la mandíbula y el pedúnculo caudal aumentaron. A medida que los valores disminuyeron en PC3, la cabeza se encogió y la longitud del hocico, la mandíbula y el pedúnculo caudal disminuyeron (Figura 6C).

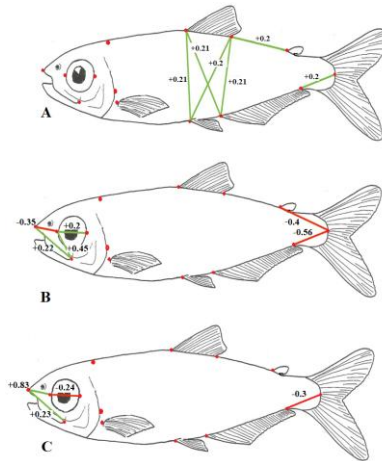
*Resultados del subgrupo 2* (sin cuenca del Paraguay): En conjunto, el PC1-3 resumió el 97,9% de la variación total de la forma, con un 95,9% en el PC1, un 1,2% en el PC2 y un 0,77% en el PC3. Es probable que el PC1 todavía esté relacionado con el tamaño, ya que representó el mayor porcentaje de varianza (Valor propio = 0,77) (Apéndice IV, Tabla IV.2). Los valores de PC1-3 se trazaron entre sí para comparar su efecto en la variación de la forma del cuerpo (Figura 7 A, B y C). Los polígonos delinearon cada grupo de cuenca fluvial con el fin de evaluar la estructura del grupo y probar que solo había un grupo estadístico presente.



**Figura 7.** Diagramas de dispersión de: PC1-PC2 (A), PC1-PC3 (B) y PC2-PC3 (C) Categorizados por cuencas. Cuenca del Río Paraguay excluida.

Encontramos que, sin la cuenca del Río Paraguay en este análisis, los diagramas de dispersión estaban menos comprimidos debido a que la varianza explicada no era ortogonal a la varianza explicada con las poblaciones del Río Paraguay incluidas. Examinamos los diagramas de dispersión para la superposición de las poblaciones de las cuencas fluviales, lo que sugeriría que los grupos pueden no distinguirse entre sí. A pesar de cierta correlación entre la distribución geográfica y la variación de la forma corporal, la mayoría de las poblaciones ocuparon consistentemente su propio espacio de forma.

A pesar de cierta correlación entre la distribución geográfica y la variación de la forma corporal, la mayoría de las poblaciones ocuparon consistentemente su propio espacio de forma. Sin embargo, PC3 identificó un patrón de variación en el que la población del río Branco ocupaba una sección distinta del espacio de forma (Figura 7B y C). Se utilizaron coeficientes PC para crear ilustraciones de peces de PC1-3 para ayudar en la visualización de la versión más positiva y negativa de la forma del cuerpo del pez (Figura 8A-C).



**Figura 8.** Esquemas mostrando los coeficientes de PC1 a PC3. Río Paraguay excluido.

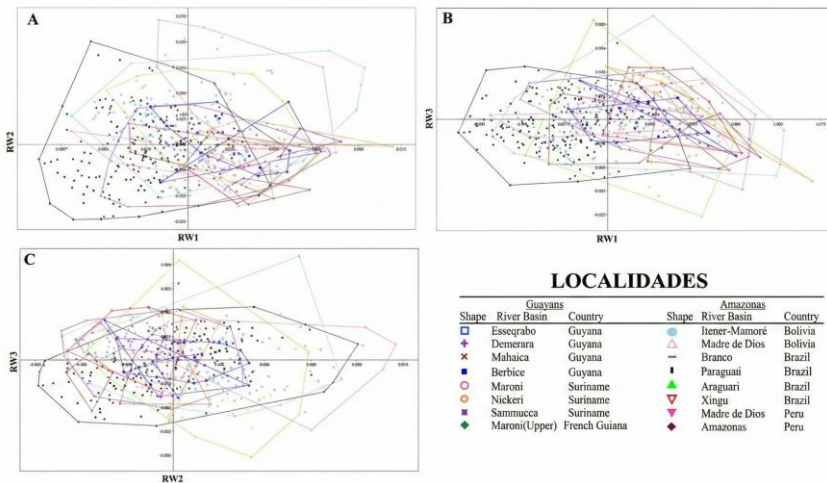
PC1 (Figura 8A) describió variación principalmente en la profundidad de la región media del cuerpo (Dor-Pelv, Dorter-Origanal, Dorter-Origpelv y Origidor-Origanal), la longitud del extremo de la aleta dorsal hasta el origen adiposo (Dorter-Origadi) y la longitud del pedúnculo caudal (CaudPed L.). A medida que los valores aumentaban en PC1, el cuerpo se volvía más grande y profundo, con un pedúnculo caudal más largo. A medida que los valores disminuyeron en PC1, el cuerpo se hizo más pequeño y estrecho, con un pedúnculo caudal más corto.

El PC2 (Figura 8B) describió principalmente la variación en la longitud del hocico (SnoutL), el diámetro del ojo (Eyediam), la longitud de la mandíbula (MaxL y Orborig-Maxt) y la longitud del pedúnculo caudal (CaudPed L. y Origadi-Caudpedt). A medida que los valores aumentaron en PC2, el hocico se hizo más largo, el diámetro del ojo más ancho, la longitud de la mandíbula más larga y la longitud del pedúnculo caudal más larga. A medida que los valores disminuyeron en PC2, el hocico se hizo más corto, el diámetro del ojo más pequeño, la longitud de la mandíbula más corta y el pedúnculo caudal más corto.

PC3 (Figura 8C) describe principalmente la variación en la longitud del hocico (SnoutL), el diámetro del ojo (Eyediam), la longitud de la mandíbula (MaxL) y la longitud del pedúnculo caudal (CaudPed L.). A medida que los valores aumentaban en PC3, el hocico se alargaba, el diámetro del ojo se ensanchaba, la longitud de la mandíbula se alargaba y la longitud del pedúnculo caudal. A medida que los valores disminuyeron en PC3, el hocico se acortó, el diámetro del ojo se hizo más pequeño, la longitud de la mandíbula más corta y el pedúnculo caudal más corto.

**4. Análisis de Deformación Corporal (RWA) o Morfometría Geométrica (GM):** los RWA se calculó para dos subgrupos diferentes de datos: (i) las 16 cuencas hidrográficas; y (ii) 15 cuencas hidrográficas, excluyendo la cuenca del Río Paraguay. Los RW1-3 fueron los únicos PC comparados para el análisis.

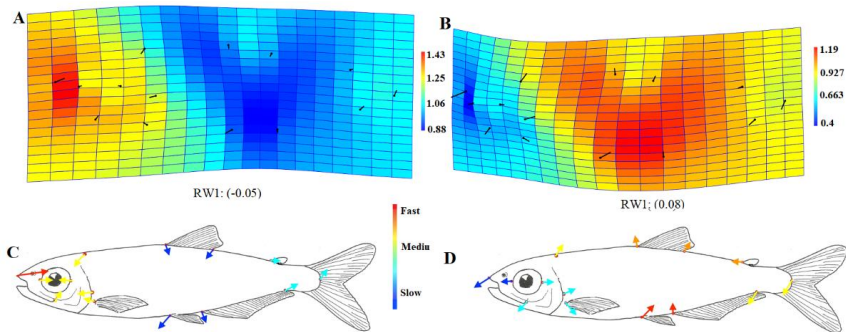
*Resultados del subgrupo 1 (todas las cuencas incluyendo el Paraguay):* En conjunto, el RW1-3 resumió el 52,3% de la variación total de la forma, con un 21,5% en el RW1, un 17,8% en el RW2 y un 13% en el RW3 (Apéndice VI, Tabla VI.1). Los valores de RW1-3 se trazaron entre sí para comparar su configuración de hito en el plano tangente para dar forma al espacio (Figura 9). Se utilizaron polígonos para distinguir cada grupo de cuencas hidrográficas y para probar las hipótesis de que solo había un solo grupo estadístico presente. Si hay superposiciones en el diagrama de dispersión, es posible que los grupos no se distinguan entre sí. Si bien hubo grandes cantidades de superposición entre las poblaciones, la cuenca del Río Paraguay tendió a ocupar su propio espacio de forma, aparte de otras poblaciones. Como resultado, se calcularon los PCA's y los GM's sin la cuenca del Río Paraguay para eliminar la compresión del diagrama de dispersión y analizar más de cerca las otras poblaciones.



**Figura 9.** Diagramas de dispersión de: A. RW1 vs RW2; B. RW1 vs RW3; and C. RW2 vs RW3 categorizadas por cuencas.

Se utilizaron rejillas de deformación (Figura 10 A y B) para ilustrar el intervalo de variación descrito por RW1-3. Las deformaciones ilustran el cambio en la morfología (el movimiento de los puntos de referencia) descrito por cada uno de los RW. Cada círculo negro en las rejillas de

deformación es la ubicación del punto de referencia de la forma media del pez, y la línea describe la dirección y la cantidad de desplazamiento de los puntos de referencia (Chernoff *y col.*, 2020).



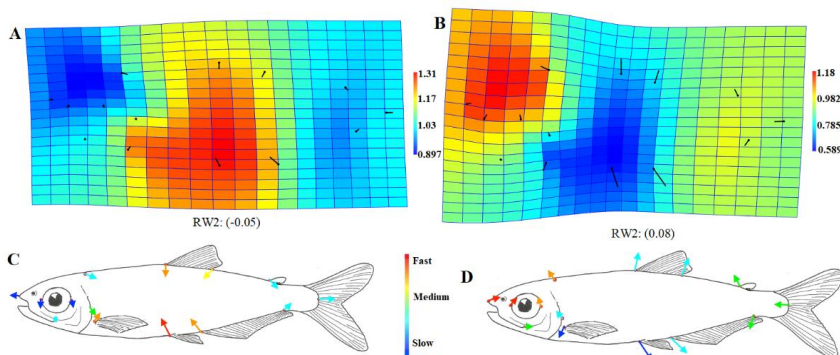
**Figura 10.** A y B. Visualizaciones del intervalo de variación descrito por RW3. Las imágenes representan las posiciones de las coordenadas asociadas con los extremos positivos y negativos aproximados observados de la distribución de los valores de deformación. Los valores indican los valores diagramados de los vectores propios (Sidlauskas *y col.*, 2005); C y D. Ilustraciones de gráficos de deformación RW1. Imágenes para los extremos positivos y negativos observados de la distribución de los valores de deformación.

El gradiente de color en la rejilla (rojo a azul) ilustra visualmente la velocidad del cambio en cada punto de referencia, siendo el rojo el más rápido y el azul oscuro el más lento. Las imágenes representan las posiciones de las coordenadas asociadas con los extremos positivos y negativos aproximados observados de la distribución de los valores de deformación. Los valores indican los valores diagramados de los vectores propios (Sidlauskas *y col.*, 2005). Se crearon ilustraciones de RW1-3 en los contornos de los peces (Figura 10 C y D) para ambos subgrupos que se corresponden con los gráficos de deformación y ayudan en su interpretación. Las flechas muestran la dirección del movimiento y la longitud muestra cuánto movimiento tiene lugar en cada punto de referencia. Una vez más, el color se corresponde con la velocidad de movimiento, siendo el rojo el más rápido y el azul oscuro el más lento. El cuadro 1A muestra un resumen de los cambios morfológicos. En resumen, los movimientos más rápidos ocurrieron en la cabeza y los más lentos en la región media del cuerpo. El resumen de cambios en RW1 con valores positivos es mostrado en el Cuadro 1B. En resumen, los movimientos más rápidos ocurrieron en la región media del cuerpo y el pedúnculo caudal, mientras que el más lento fue en la cabeza.

**Cuadro 1.** Resumen de los cambios alométricos detectados en los ejemplares del Subgrupo 1. Cuenca Paraguay presente.

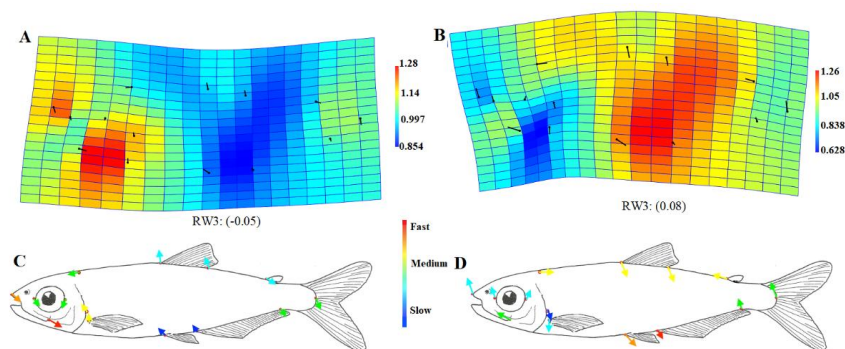
|                      | REGIÓN CORPORAL   |   |                  |
|----------------------|---|---|------------------|
|                      | Cabeza  | Cuerpo  | Pedúnculo        |
| <b>A.</b> RW1(-0.05) | Cabeza pequeña<br>Hocico corto<br>Ojos reducidos                  | Profundo<br>Base D. comprimidos<br>vientre redondo                                  | Largo            |
| <b>B.</b> RW1(0.05)  | Cabeza grande<br>Hocico largo<br>Ojos grandes                     | Estrecho<br>Base D. expandido<br>Vientre comprimido<br>Espacio interdorsal reducido | Profundos        |
| <b>C.</b> RW2(-0.05) | Cabeza grande<br>Hocico largo                                     | Largos  | Largo y delgado  |
| <b>D.</b> RW2(0.05)  | Cabeza pequeña<br>Hocico corto                                    | Profundo  | Profundo y corto |
| <b>E.</b> RW3(-0.05) | Cabeza pequeña<br>Hocico largo<br>Ojos grande<br>Mandibula larga  | Profundo<br>Base D. expandida<br>Espacio interdorsal amplio<br>Vientre comprimido   | Profundo y corto |
| <b>F.</b> RW3(0.05)  | Cabeza grande<br>Hocico corto<br>Ojos pequeños<br>Mandibula corta | Profundo<br>Base D. comprimida<br>Espacio interdorsal amplio                        | Delgado y largo  |

En RW2 (Figura 11 A – D). Los peces con valores negativos cuyo resumen de cambios se muestran en Cuadro 1C. Acá notamos que los movimientos más rápidos ocurrieron en la región media del cuerpo y el más lento en la cabeza. Mientras que los peces con valores positivos (Cuadro 1D) mostraron un movimiento más rápido en la cabeza y el más lento en la región media del cuerpo.



**Figura 11.** A y B. Visualización del intervalo de variación descrito por RW2. Las imágenes representan las posiciones de las coordenadas asociadas con los extremos positivos y negativos aproximados observados de la distribución de los valores de deformación. Los valores indican los valores diagramados de los vectores propios (Sidlauskas *y col.*, 2005); C y D. Ilustración de gráficos de deformación RW2. Imágenes para los extremos positivos y negativos observados de la distribución de los valores de deformación.

En RW3 (Figura 12 A-D). Los peces con valores negativos cuyo resumen de cambios se muestran en Cuadro 1E. Los movimientos más rápidos ocurrieron en la cabeza y los más lentos en la región media del cuerpo. Mientras que en los peces con valores positivos (Cuadro 1F), los movimientos más rápidos ocurrieron en la región media del cuerpo y el más lentos en la cabeza.

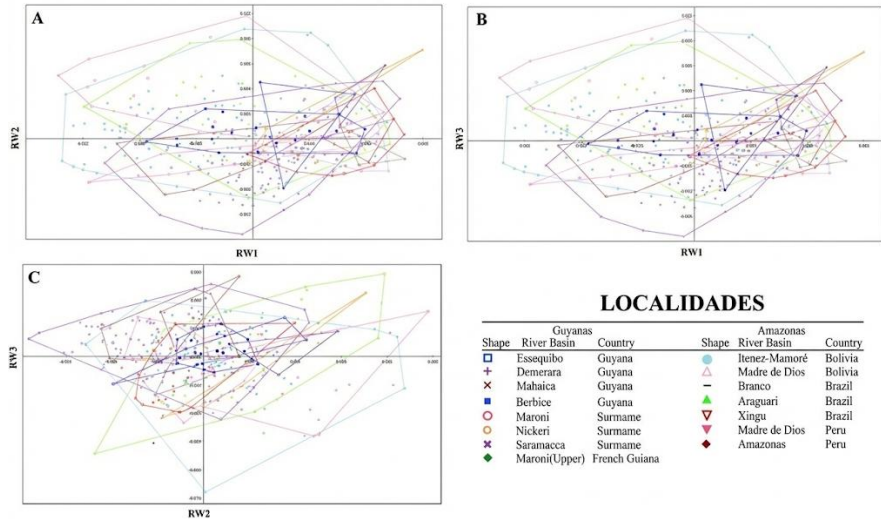


**Figura 12.** A y B. Visualización del intervalo de variación descrito por RW3. Las imágenes representan las posiciones de las coordenadas asociadas con los extremos positivos y negativos aproximados observados de la distribución de los valores de deformación. Los valores indican los valores diagramados de los vectores propios (Sidlauskas *y col.*, 2005); C y D. Ilustración de gráficos de deformación RW3. Imágenes para los extremos positivos y negativos observados de la distribución de los valores de deformación.

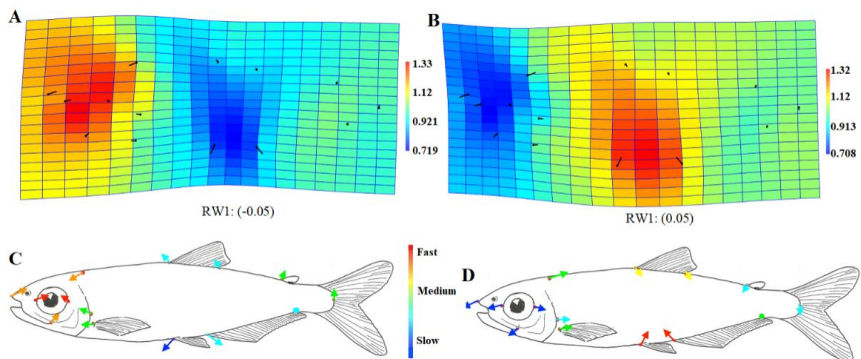
*Resultados del subgrupo 2* (sin la Cuenca del Río Paraguay): En conjunto, RW1-3 resumió el 54,8% de la variación total de la forma, con un 21,5% en RW1, un 20,1% en RW2 y un 13,2% en RW3 (Apéndice VI, Tabla VI.2, Figura 13A-C). Los valores de RW1-3 se graficaron para comparar su efecto en la variación de la forma del cuerpo. Los polígonos delinearon cada grupo de cuencas hidrográficas con el fin de evaluar la estructura del grupo. Examinamos los diagramas de dispersión para la superposición de las poblaciones de las cuencas hidrográficas. Sin la cuenca del Río Paraguay en este análisis, el diagrama de dispersión fue menos comprimido debido a que la varianza explicada no fue ortogonal a la varianza explicada con las poblaciones del Río Paraguay incluidas. A pesar de cierta correlación entre la distribución geográfica y la variación de la forma corporal, ninguna de las poblaciones ocupó consistentemente su propio espacio de forma. En general, no se detectó un patrón de separación entre en las 15 cuencas hidrográficas analizadas.

Una vez más, se utilizaron rejillas de deformación para ilustrar el intervalo de variación descrito por RW1-3. Las imágenes de la Figura 14 A y B representan las posiciones de coordenadas asociadas con los extremos positivos y negativos aproximados observados de la distribución de los

valores de deformación en cada eje de deformación relativo. Los valores indican los valores diagramados de los vectores propios (Sidlauskas y col., 2005). Las mismas ilustraciones correspondientes de RW1-3 en los contornos de los peces se crearon para ambos subgrupos para ayudar en la interpretación de los gráficos de deformación (Figuras 14 C y D).



**Figure 13.** Diagramas de dispersión de: **A.** RW1 vs RW2; **B.** RW1 vs RW3; y **C.** RW2 vs RW3 categorizados por cuenca hidrográfica excluyendo la cuenca del río Paraguay.



**Figura 14.** A y B. Visualización del intervalo de variación descrito por RW1. Las imágenes representan las posiciones de las coordenadas asociadas con los extremos positivos y negativos aproximados observados de la distribución de los valores de deformación. Los valores indican los valores diagramados de los vectores propios (Sidlauskas y col., 2005); C y D. Ilustración de gráficos de deformación RW1. Imágenes para los extremos positivos y negativos observados de la distribución de los valores de deformación.

En RW1 (Figura 14 A y C), los peces con valores negativos muestran el resumen de cambios en el Cuadro 2A. Es estos los movimientos más rápidos ocurrieron en la cabeza y los más lentos en la región media del cuerpo. Mientras que peces con valores positivos (Figura 14 B y D y Cuadro 2B), los movimientos más rápidos ocurrieron en la región media del cuerpo y los más lentos en la cabeza.

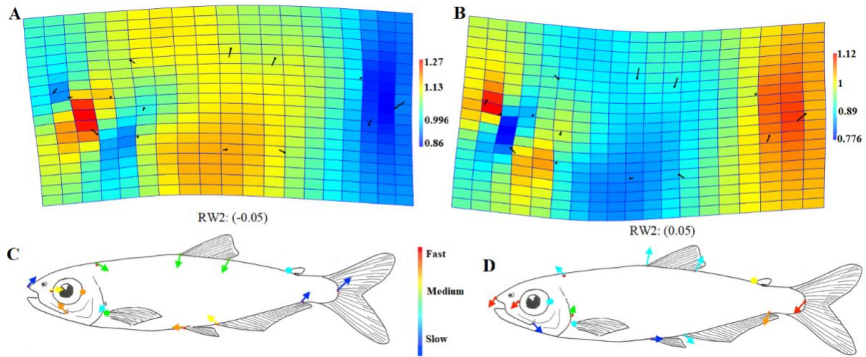
**Cuadro 2.** Resumen de los cambios alométricos detectados en los ejemplares del Subgrupo 2. Cuenca Paraguary ausente.

|                      | <b>REGIÓN CORPORAL</b>   |  |                   |
|----------------------|--|--|-------------------|
|                      | <b>Cabeza</b>  | <b>Cuerpo</b>  | <b>Pedúnculo</b>  |
| <b>A.</b> RW1(-0.05) | Cabeza pequeña<br>Hocico corto<br>Ojos reducidos                   | Profundo   | Profundo<br>Corto |
| <b>B.</b> RW1(0.05)  | Cabeza grande<br>Hocico largo<br>Ojos grandes                      | Delgado  | Delgado           |
| <b>C.</b> RW2(-0.05) | Cabeza pequeña<br>Mandíbula corta<br>Ojos reducidos                | Delgado  | Largo<br>Delgado  |
| <b>D.</b> RW2(0.05)  | Cabeza grande<br>Hocico largo<br>Ojos grandes<br>Mandíbula larga   | Profundo   | Profundo<br>Corto |
| <b>E.</b> RW3(-0.05) | Cabeza grande<br>Hocico largo<br>Ojos grandes                      | Delgado<br>Base D. comprimida<br>Espacio interdorsal corto<br>Área ventral expandida   | Delgado y corto   |
| <b>F.</b> RW3(0.05)  | Cabeza pequeña<br>Hocico corto<br>Ojos pequeños<br>Mandíbula larga | Profundo<br>Base D. expandida<br>Espacio interdorsal amplio<br>Área ventral comprimida | Delgado y largo   |

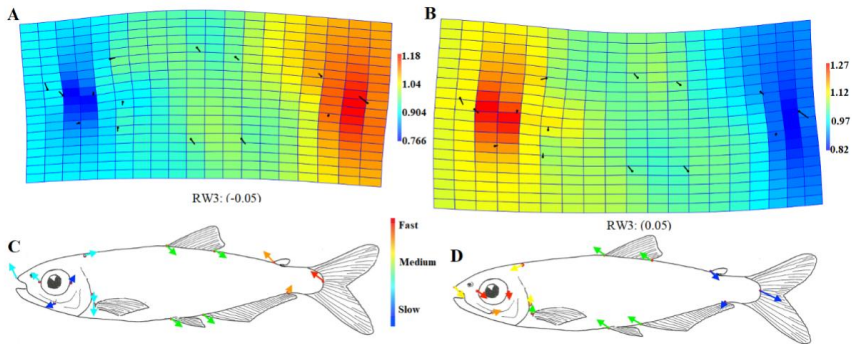
En RW2 (Figura 15 A-C), los peces con valores negativos mostraron cambios resumidos en el Cuadro 2C. En estos los movimientos más rápidos ocurrieron en la región del ojo y la parte media del cuerpo y los más lentos en el hocico y el pedúnculo caudal.

En RW2 (Figura 15 B y D), los peces con valores positivos cuyo resumen se muestra en el Cuadro 2D, los movimientos más rápidos ocurrieron en el hocico, el ojo y el pedúnculo caudal, y los más lentos en la región media del cuerpo.

En RW3 (Figura 16 A y C), los peces con valores negativos muestran cambios en el Cuadro 2E. Los movimientos más rápidos ocurrieron en el pedúnculo caudal y los más lentos en la cabeza.



**Figura 15.** A y B. Visualización del intervalo de variación descrito por RW2. Las imágenes representan las posiciones de las coordenadas asociadas con los extremos positivos y negativos aproximados observados de la distribución de los valores de deformación. Los valores indican los valores diagramados de los vectores propios (Sidlauskas *y col.*, 2005); C y D. Ilustración de gráficos de deformación RW2. Imágenes para los extremos positivos y negativos observados de la distribución de los valores de deformación.



**Figura 16.** A y B. Visualización del intervalo de variación descrito por RW3. Las imágenes representan las posiciones de las coordenadas asociadas con los extremos positivos y negativos aproximados observados de la distribución de los valores de deformación. Los valores indican los valores diagramados de los vectores propios (Sidlauskas *y col.*, 2005); C y D. Ilustración de gráficos de deformación RW3. Imágenes para los extremos positivos y negativos observados de la distribución de los valores de deformación.

En RW3 (Figura 16 B y D), los peces con valores positivos mostraron cambios resumidos en el Cuadro 2F. Los movimientos más rápidos se produjeron en la cabeza y los más lentos en el pedúnculo caudal.

**5. Correlación del tamaño de la muestra y la varianza dentro de las poblaciones:** las poblaciones con tamaños de muestra más pequeños tendían a tener el espacio de forma más distinto y la menor cantidad de variación (Esequibo, N= 4; Mahaica, N= 8; Berbice N= 21; Nickeri, N= 6; Saramacca, N= 3; Madre de Dios, N= 9; Branco, N= 5; Xingú, N= 21; Madre de Dios, N= 6; Amazonas, N= 5; Maroni (superior), n=1). Las poblaciones con tamaños de muestra más grandes tendían a tener grandes cantidades de variación (Demerara, N=113; Itenez-Mamoré, N=100; Paraguay, N=185; Araguari, N=48). Estos hallazgos son consistentes con la prueba de correlación no paramétrica, Spearman Rho, que encontró correlación positiva significativa ( $P < 0,01$ ) entre el tamaño de la muestra y la desviación estándar. La única excepción a esta tendencia general es la cuenca del Río Maroni, que tuvo 20 ejemplares. Sin embargo, su variación fue más parecida a la del Demerara (N=113), que a la de las cuencas del río Berbice y del Xingú, que tienen tamaños de muestra similares (Figuras 7, 9 y 13, es decir, 1/2. Diagramas de dispersión RW).

## DISCUSIÓN

Los análisis estadísticos y morfométricos sugieren la separación de los ejemplares en dos grandes grupos regionales: *Bryconops melanurus*, que se extiende desde Guyana hasta Bolivia y Brasil, y una especie denominada *Bryconops* cf. *melanurus*, que se puede encontrar en la cuenca del río Paraguay. Utilizando la regresión (AREM) sobre tamaño (NM) y PC1 en todas las poblaciones del primer grupo mostró que las poblaciones Guayanesas tienden a distribuirse por encima de la línea de regresión, mientras que las poblaciones del Amazonas tendían a estar por debajo (Figura 4). Esto sugiere que PC1 es un vector alométrico porque el cambio de forma se produjo con el aumento de tamaño. El análisis también demuestra que el cambio de forma dependiente del tamaño difiere significativamente entre cuencas, lo que indica que las 15 poblaciones de las cuencas fluviales no son iguales. Sin embargo, mientras que los vectores alométricos son significativamente diferentes, la diferencia en la forma del cuerpo no es suficiente para considerar la posibilidad de ser especies distintas. Por lo tanto, es probable que estas poblaciones (sin la cuenca del Paraguay) sean significativamente diferentes debido a la variación fenotípica como resultado de la distribución geográfica, la variación genética, la falta de mestizaje y los determinantes ambientales, como se observa en otra literatura (Chernoff *y col.*, 1999, 2002, 2005; Sidlauskas *y col.*, 2005, 2011; Silva-Oliveira *y col.*, 2019b, 2020).

Se ejecutó, además, un ANCOVA unidireccional para probar la hipótesis nula de homogeneidad en todas las poblaciones de cuencas hidrográficas. Se trató de una prueba jerárquica en la que se compararon pares de poblaciones con más de 7 ejemplares, entre los que se encuentra la cuenca del Río Paraguay. La cuenca del Paraguay fue la única población

que rechazó la hipótesis nula para todas las pruebas (PC1 vs. SL y RW1 vs. SL). Estos resultados indican que la cuenca del río Paraguay es probablemente distinta de todas las demás poblaciones de cuencas hidrográficas. La cuenca Itenez-Mamoré también fue muy variable cuando se comparó con cada población. Sin embargo, a diferencia de la Cuenca del Río Paraguay, no rechazó la hipótesis nula de homogeneidad en comparación con la Cuenca del Río Mahaica. Esto sugiere además que, aunque hay variación entre poblaciones, la cuenca del Río Paraguay es la única población que es significativamente diferente.

El análisis lineal, PCA, no rechazó la hipótesis nula de homogeneidad para ninguno de los subgrupos de datos. Los dos subgrupos son los siguientes: (i) las 16 cuencas hidrográficas; y (ii) las 15 cuencas hidrográficas, excluyendo la cuenca del Río Paraguay. Se utilizaron diagramas de dispersión de los valores de PC para comparar la variación de la forma corporal entre las cuencas fluviales. En el primer subgrupo no mostró claramente separación en los diagramas de dispersión, lo que indicó superposición de variación de la forma del cuerpo en todas las cuencas fluviales. En el segundo subgrupo, que excluyó la cuenca del río Paraguay, tampoco mostró un patrón de separación claro. Si bien PC3 creó una variación en la cuenca del río Branco, esta cuenca tiene solo 5 ejemplares, por lo que el aumento del tamaño de la muestra probablemente eliminaría la separación distintiva de esta cuenca en el espacio de forma (Figura 7). En resumen, el análisis lineal de nuestros datos no pudo rechazar la hipótesis nula de homogeneidad, GM, sin embargo, esto sugirió que probablemente hay una nueva especie presente en la cuenca del río Paraguay. Los diagramas de dispersión del primer subgrupo (todas las cuencas hidrográficas) estaban muy comprimidos, lo que indicaba una gran variación. Sin embargo, la cuenca del Río Paraguay tendió a ocupar su propio espacio de forma y se destacó de la compresión en el resto del gráfico (Figura 9). Por otro lado, la mayor variación de la cuenca podría deberse al gran tamaño de la muestra, o la variabilidad también podría atribuirse a la presencia de una especie nueva y única en la cuenca del río Paraguay. Sin embargo, debido a que la cuenca del Río Paraguay ocupó la mayor parte de la varianza y restringió el análisis del espacio de forma, las restricciones de ortogonalidad impidieron el descubrimiento de vectores que son estadísticamente diferentes entre las otras poblaciones. En consecuencia, estos hallazgos dictaron la decisión de calcular tanto los ACP como los APR para los dos subgrupos antes mencionados.

Al realizar un análisis separado sin la cuenca del Río Paraguay, se redujo la compresión del diagrama de dispersión y se pudieron analizar más de cerca los patrones de variación de la forma del cuerpo entre las otras 15 cuencas fluviales. La disminución en la compresión del espacio de forma indicó que hubo menos variación en el segundo subgrupo (excluida la cuenca del Río Paraguay). Además, ninguna población tendía a ocupar

consistentemente su propio espacio de forma. Por lo tanto, aunque los diagramas de dispersión sugieren alguna diferencia en la forma del cuerpo debido a la distribución geográfica, las poblaciones no fueron lo suficientemente distintas como para sugerir la presencia de más de una especie en este subgrupo (Figura 7). En otras palabras, estos diagramas de dispersión son evidencia de la presencia de solo dos potenciales especies en este estudio: *Bryconops (Creatochanes) melanurus* Bloch, 1794 (que se extiende desde las Guayanas hasta Bolivia y Brasil) y una posible nueva especie, *Bryconops (Creatochanes) cf. melanurus*, que se puede encontrar en la cuenca del Río Paraguay (Pantanal, Brasil). Nuestros hallazgos son consistentes con el estudio de Sidlauskas *y col.*, (2005), quienes también sugirieron la existencia de una especie de pez no descrita en el Pantanal de Mato Grosso do Sul, Brasil, a la que llamaron *Bryconops cf. melanurus*. Esta población, distinta de *B. melanurus* Bloch 1794 es probablemente la misma nueva especie propuesta en nuestro estudio. Sidlauskas *y col.*, (2005) describieron las similitudes y diferencias fenotípicas entre *B. melanurus* y *B. cf. melanurus*. Según su estudio, ambas especies se pueden distinguir de otros miembros del género *Bryconops* por la coloración de su aleta caudal, que tiene una franja central oscura. Sin embargo, en *B. melanurus* la banda es central en la aleta caudal con áreas claras por encima y por debajo esta. Mientras tanto, en *B. cf. melanurus*, la banda de la aleta cubre la mayor parte del lóbulo dorsal, si no todo. Sidlauskas *y col.*, (2005) sugirieron además que difieren en el grosor de la banda lateral, la ubicación de la inserción de la aleta pélvica y la denticulación de las branquiespinas (Sidlauskas *y col.*, 2005). La Tabla III.5, proporciona una nueva lista de valores utilizados en la descripción morfométrica de *B. cf. melanurus*.

Aunque este estudio apoya gran parte de sus análisis morfométricos, Sidlauskas *y col.*, (2005) sugirieron que *B. melanurus* solo se encuentra en las Guayanas, pero esta nueva revisión demuestra una distribución más amplia de *B. melanurus* que se extiende a Brasil y Bolivia. Sin embargo, tanto Sidlauskas *y col.* (2005) como este estudio coinciden en que la distribución de *B. cf. melanurus* se restringe al Pantanal de Brasil.

Una posible “restricción” en este estudio es el tamaño desigual de las muestras de cada cuenca hidrográfica. Las muestras más numerosas tendían a tener mayor variación en la forma corporal que las muestras con menor número de ejemplares. De esta manera, nuestros resultados sugieren también que, dentro de las poblaciones, la variación en la forma es proporcional al tamaño de la muestra. Estos hallazgos son consistentes con el Rho no paramétrico de Spearman, una prueba de correlación, que encontró significativas ( $Rho = 0.83$ ;  $P < 0,01$ ), correlación positiva entre el tamaño de la muestra y la desviación estándar.

Dado que las diferencias entre *B. melanurus* y *B. cf. melanurus* se basan en un tamaño de muestra comparativamente pequeño en algunas localidades, este estudio podría resultar más eficaz si se aumentara el tamaño de algunas de las muestras. Una demostración concluyente de

una diferencia fenotípica entre las poblaciones de *B. melanurus* y *B. cf. melanurus* probablemente requeriría la adición de muchos ejemplares adicionales en las localidades dadas, así como múltiples localidades nuevas (Sidlauskas y col., 2005).

Sin embargo, es importante señalar que las poblaciones de las cuencas de los ríos Maroni, Berbice y Xingú tuvieron tamaños de muestra similares (20, 21 y 21 respectivamente) y, a pesar de esto, los ejemplares del Río Maroni mostraron mucha más variabilidad que en los otros dos. De hecho, la variación de la cuenca del Río Maroni es comparable a la de poblaciones de cuencas fluviales más grandes, con tamaños de muestra que oscilan entre 48 y 185. Estos resultados, sin embargo, contradicen la tendencia general antes mencionada de que, dentro de las poblaciones, la variación en la forma es proporcional al tamaño de la muestra.

Comprender la distribución y la diversidad de especies en *Bryconops melanurus*, y en todos los peces de agua dulce en general, es importante para tomar decisiones de gestión de conservación efectivas y basadas en datos. En última instancia, no podemos proteger lo que no conocemos y la diversidad de especies dentro del género *Bryconops* sigue aparentemente subestimada (Silva Oliveira, 2021). Como muestra nuestro estudio, hay mucha más diversidad de especies dentro de *Bryconops* de lo que se entendía anteriormente y es probable que estudios posteriores amplíen esto y distingan aún más especies de *Bryconops*.

Sin una comprensión correcta de la diversidad de especies, no toda la biodiversidad puede protegerse adecuadamente; si una especie no es un objetivo conocido de un plan de conservación, es probable que las áreas protegidas sean deficientes. De hecho, los estudios han demostrado que muchas áreas protegidas no son lo suficientemente grandes como para conservar los peces de agua dulce porque no son el objetivo principal (Azevedo-Santos y col., 2019; Barletta y col., 2010; Casarim y col., 2020; Herbert y col., 2010; Hermoso y col., 2016; Pompeu y col., 2009). Aunque esto se refiere a la priorización de las especies terrestres sobre las especies marinas, estos estudios respaldan la idea de que una especie debe ser un objetivo principal de la planificación de la conservación para proporcionar una protección exitosa, algo que no se puede hacer si nadie sabe que la especie existe. Este estudio ayuda a distinguir mejor la diversidad de especies de *Bryconops* y, al hacerlo, ayuda a informar mejor a los conservacionistas sobre la distribución de las especies para que puedan crear planes de conservación más efectivos.

## CONCLUSIONES

A pesar de las limitaciones del tamaño de la muestra, este estudio proporciona un comienzo prometedor para comprender la diversidad de grupos de especies y la distribución de *Bryconops melanurus* en América del Sur.

Se utilizaron morfometrías tradicionales y geométricas para analizar la variación de la forma corporal de *B. melanurus* mediante el estudio de 554 ejemplares provenientes de 59 localidades de muestreo en 6 países diferentes de América del Sur (Guyana, Surinam, Guayana Francesa, Bolivia, Brasil, Perú) correspondientes a 16 cuencas.

Estos hallazgos indican la presencia de una posible nueva especie en la cuenca del Río Paraguay: *Bryconops* cf. *melanurus*. Aunque otras poblaciones demostraron cierta correlación entre la variación de la forma del cuerpo y la variación geográfica, los resultados no proporcionan suficiente evidencia para sugerir que son distintas.

Solo hay dos especies presentes en las muestras de este estudio: *Bryconops melanurus* (que se extiende desde las Guayanas hasta Bolivia y Brasil) y *Bryconops* cf. *melanurus*, que se encuentra en la cuenca del Río Paraguay.

Para mejorar la efectividad de este estudio, se debe aumentar el tamaño de la muestra en cada localidad. Esto probablemente apoyaría aún más las conclusiones al mostrar una mayor superposición de la variación de la forma corporal entre todas las poblaciones y mostrar un espacio de forma más distinto para la cuenca del río Paraguay.

La morfometría tradicional y geométrica demostró ser una forma exitosa de estudiar los patrones de variación de la forma corporal en diferentes regiones geográficas.

Este estudio respalda la literatura previa de que la diversidad a nivel de especie dentro del género *Bryconops* sigue estando subestimada (Silva Oliveira, 2021). Así que, se deben realizar más estudios que utilicen la morfometría no solo en el género *Bryconops*, sino también en otros peces de agua dulce en América del Sur.

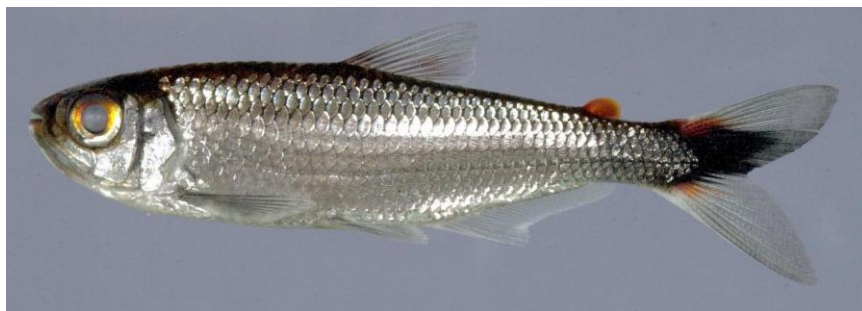
La incertidumbre en torno a la diversidad de especies del género *Bryconops* refleja el limitado conocimiento de la diversidad de especies de la mayoría de los peces de agua dulce en América del Sur. Aunque este estudio parece ser de nivel micro, estos hallazgos amplían nuestra comprensión más amplia de la diversidad de especies en América del Sur.

Una mayor comprensión de la diversidad y distribución a nivel de especie de todos los peces de agua dulce ayudará a informar mejor las decisiones de gestión de la conservación.

## DESCRIPCIONES

A continuación, presentamos las descripciones de *Bryconops (Creatochanes) melanurus* Bloch, 1794 proveniente de la localidad tipo y cuencas cercanas en la guayanas y de *Bryconops (Creatochanes) cf. melanurus* proveniente del Pantanal brasileiro.

### ***Bryconops (Creatochanes) melanurus* Bloch, 1794**



**Figure 17.** *Bryconops melanurus* proveniente del Río Coppename aguas arriba de Raleighvalen, Suriname. Foto: B. Chernoff.

**Descripción.** Datos morfométricos presentados en el Apéndice III Tabla III.1. Cuerpo comprimido, pero ligeramente más delgado desde la porción posterior de la región media del cuerpo hasta el final del pedúnculo caudal. Mayor profundidad corporal (26-28% LE), justo anterior al origen de la aleta dorsal. Perfil dorsal levemente convexo desde el hocico hasta la región interorbital, ascendiendo gradualmente hasta el origen de la aleta dorsal; luego, descendiendo linealmente hasta el origen de la aleta adiposa y cóncavo superficialmente desde la aleta adiposa hasta la aleta caudal. Perfil ventral convexo desde la mandíbula inferior hasta el origen de la aleta anal, ascendiendo linealmente desde el origen de la aleta anal hasta la base de la aleta anal, luego superficialmente convexo hasta la aleta caudal. Cabeza corta (23,4% LE). Hocico romo y corto (24% LE). Ojo situado dentro de los 2/3 anteriores de la cabeza. Boca terminal, abriéndose aproximadamente en la línea horizontal a través del punto medio del ojo. La mandíbula inferior y superior alineadas. La extensión posterior del maxilar (40% LC) alcanza la unión entre el segundo y el tercer hueso infraorbitario. El origen de la aleta dorsal está ligeramente por delante de la mitad del cuerpo (47,7% LE) y aproximadamente vertical a través del origen de la aleta pélvica. Origen de la aleta adiposa ligeramente anterior al extremo de la aleta anal. Margen posterior de la aleta pectoral alcanzando el origen de la aleta dorsal. El origen de la aleta pélvica se encuentra aproximadamente en la línea vertical a través del origen de la aleta dorsal. La punta de la aleta

pélvica casi alcanza el origen de la aleta anal. Origen de la aleta anal (60,7% LE) anterior a la línea vertical a través de la punta de la aleta dorsal. Margen distal de la aleta anal cóncavo. Pedúnculo caudal más largo que profundo (14,0 vs 10,3% LE). Aleta caudal ahorquillada; lóbulos puntiagudos, superior levemente más grande. Escamas grandes 46 series longitudinales. Línea lateral curva anteriormente con 44 escamas perforadas. 7 escamas arriba y 4 bajo la línea lateral. 12-13 escamas en la región predorsal. Branquias largas, espinosas similares (Figura 1B) a otras especies dentro del subgénero *Creatochanes*.

**Pigmentación en alcohol.** cuerpo marrón claro. La mayor parte del pigmento está contenido en la franja lateral. Más oscuro en las porciones dorsales de la cabeza y el cuerpo. Más claro iridiscente por debajo de la línea lateral. Parte superior de la cabeza con techo de cráneo oscuro. Hocico y premaxilar oscuros densamente cubiertos por melanóforos. Narinas claras. Órbita con banda negra. Región opercular plateada. Franja lateral de color marrón oscuro a negro. Profundidad de la franja lateral más pequeña en el opérculo y creciente en profundidad e intensidad justo después del origen de la aleta dorsal; su ancho más profundo justo después del origen de la aleta dorsal a aproximadamente  $1/2-3/4$  de la órbita. Márgenes de las escamas delineadas formando un patrón reticular. Aleta pectoral y pélvica sin gran pigmentación en las membranas y radios de color marrón oscuro. Radios anteriores de la aleta dorsal de color marrón oscuro a lo largo de sus bases. Aleta adiposa con motas dispersas de color marrón claro; El color no se extiende hasta el margen de la aleta. Aleta anal con membranas clara y más oscura en los radios. Aleta caudal con una banda ancha claramente definida que cubre la mitad del lóbulo superior y 2 a 3 radios del lóbulo inferior; su ancho aproximadamente igual a la pupila. Pigmentación distal de los lóbulos dorsal y ventral clara a ligera con radios oscuros en su base y delineados en los márgenes.

**Coloración en vida.** Cuerpo plateado, más oscuro en las porciones dorsales de la cabeza y el cuerpo con un tono rojizo. Área posterior de la boca oscura. Ojo de color naranja amarillento en ambos lados de la pupila. Región opercular plateada. Aleta pectoral y pélvica con membranas hialinas y radios oscuros. Los radios de la aleta dorsal están ligeramente cubiertos por un marrón rojizo, más oscuro cerca de su base, márgenes delineados. Aleta adiposa generalmente roja. La aleta anal hialina con margen blanco, una línea negra difusa en su base. Aleta caudal con dos manchas rojas desde el final del pedúnculo caudal hasta aproximadamente la mitad de la horquilla caudal y una franja negra claramente definida que atraviesa el medio; ancho de la raya aproximadamente igual a la pupila y asimétrico desde los radios centrales de la aleta hasta el lóbulo dorsal; lóbulos dorsal y ventral con pigmentación clara y radios delineados por encima y por debajo de la

banda medial; lóbulos puntiagudos con margen oscuro. Sin ocelo en el lóbulo dorsal de la aleta caudal.

**Distribución y hábitat.** *B. melanurus* se encuentra en las guayanas (Guyana, Surinam y Guayana Francesa) desde el río Esequibo hacia el sur y el este hasta el río Oyapock (Chernoff y Machado-Allison, 1999; Chernoff *y col.*, 1994; Machado *y col.*, 1993). También es abundante en la Amazonia inferior, media y alta (Planquette *y col.*, 1996). Habita en hábitats de agua dulce con aguas rocosas y rápidas. (Guedes *y col.*, 2016; Mol, 2007; Silva-Oliveira *y col.*, 2018, 2019a; Wingert *y col.*, 2018). El grupo de especies suele vivir en aguas abiertas o en hábitats costeros (Mol, 2007). Se alimenta de zooplancton, pupas de Culicinae e invertebrados terrestres (Mol, 2007). Utiliza su cuerpo alargado y su boca inclinada hacia arriba para facilitar la captura de alimentos (típicamente, insectos) de la superficie del agua (Fujimoto *y col.*, 2018; Gama y Halbooth, 2003). La información sobre los hábitos reproductivos es escasa; juveniles pequeños que se encuentran típicamente en hábitats costeros después de la temporada de lluvias (Mol, 2007). Importancia económica: Especie que no es relevante para las pesquerías debido a su pequeño tamaño. (Silvano *y col.*, 2020). Sin embargo, al igual que otras especies del género *Bryconops*, tiene un uso potencial como especie comercial de acuario (Machado-Allison *y col.*, 2020).

### ***Bryconops (Creatochanes) cf. melanurus***



**Figure 18.** *Bryconops cf. melanurus*. Pantanal Mato Grosso Do Sul, Brasil.

Foto: B. Chernoff.

**Descripción.** Datos morfométricos presentados en el Apéndice III Tabla III.5. Cuerpo comprimido, pero ligeramente más alargado desde el extremo de la aleta dorsal hasta el final del pedúnculo caudal. Profundidad (26,5% LE) en la región media del cuerpo a nivel del origen de la aleta dorsal. El perfil dorsal recto y se extiende linealmente hasta la región interorbital, arqueándose gradualmente hasta el origen de la aleta dorsal. Luego, desciende linealmente hasta el origen de la aleta adiposa y es levemente cóncavo desde el origen de la aleta adiposa hasta la aleta caudal. Perfil ventral ligeramente convexo desde la mandíbula inferior hasta el origen de la aleta anal, ascendiendo linealmente desde el origen

de la aleta anal hasta la base de la aleta anal, luego poco convexo hasta la aleta caudal. Cabeza corta (23,4% LE). Hocico romo (20% LC). Ojo grande (40% LC) situado dentro de los 2/3 anteriores de la cabeza. Boca terminal, abriéndose aproximadamente en la línea horizontal a través del punto medio del ojo. La mandíbula inferior y superior alineadas. Hueso maxilar largo (33-35% LC), extendiéndose hasta la unión entre el segundo y tercer hueso infraorbitario. Origen de la aleta dorsal cerca de la mitad del cuerpo (47% LE) a nivel del origen de la aleta pélvica. Su base corta (28% LE). Origen aleta adiposa ligeramente anterior al extremo de la aleta anal. Punta de la aleta pectoral ligeramente anterior al origen de la aleta dorsal. La punta de la aleta pélvica casi alcanza el origen de la aleta anal. Origen de la aleta anal (62-63% LE), aproximadamente vertical a través de la punta de la aleta dorsal. Margen distal de la aleta anal cóncavo. Aleta caudal ahorquillada; lóbulos distal y ventral puntiagudos. Lóbulo superior un poco más desarrollado. Escamas grandes. 46 series longitudinales. Línea lateral curvada anteriormente con 44 escamas perforadas. 7 escamas sobre y 4 escama bajo la línea lateral. 11 escamas predorsales. Branquispinas similares a otras especies dentro del subgénero *Creatochanes*.

**Pigmentación en alcohol.** Coloración general cobrizo, con mayor intensidad (oscuro) en la franja lateral y el área superior de la cabeza. Más claro por debajo de la línea lateral. Parte superior de la cabeza oscura, extendiéndose hasta el hocico y el premaxilar. Tanto el lado dorsal como el ventral de la boca son oscuros anteriormente; extremo posterior de la mandíbula clara. Órbita con banda negra. Región opercular más clara, similar a la coloración de la región inferior y media del cuerpo. Algunos ejemplares con manchas negras en la región opercular. Franja lateral de color marrón oscuro a negro. Profundidad de la franja lateral más pequeña en el opérculo y creciente en profundidad e intensidad justo después del origen de la aleta dorsal; Ancho de la franja más profundo justo después del extremo de la aleta dorsal a aproximadamente 1/2-3/4 de la órbita. Escamas con los márgenes delineados formando un patrón reticular. Márgenes menos marcados debajo de la línea lateral y en la mayoría de los individuos muy tenues desde aproximadamente el origen de la aleta dorsal hasta el final del pedúnculo caudal. Franja de color marrón oscuro desde la base de la aleta anal hasta la aleta caudal.

Pedúnculo caudal oscuro a negro. Aleta pectoral y pélvica hialina; algunos individuos con radios de aleta de color marrón oscuro. Los radios de la aleta dorsal tienden a ser parduscos; más oscuros en su base. Aleta adiposa con motas dispersas de color marrón claro. Aleta anal hialina y a veces más oscura en el contorno de los radios. Aleta caudal con una banda ancha medial compuesta de un área más clara en su base y otras más oscura posteriormente que se curva para cubrir casi todo el margen distal del lóbulo superior de la aleta. Ambas áreas claramente definidas;

pigmentación de los radios de color marrón oscuro a negro Lóbulo ventral immaculado, en ocasiones con el margen ligeramente más oscuro.

**Coloración en la vida.** Descripción basada en fotografías de *Bryconops* cf. *melanurus* (Figura 19). Color general del cuerpo plateado con un tono ligeramente azulado metálico; más oscuro en las áreas dorsales de la cabeza y el cuerpo. Banda lateral con pigmentación clara, destacada del resto del cuerpo. Parte superior de la cabeza negra, extendiéndose hasta el hocico. Boca oscura anteriormente; extremo distal de las mandíbulas clara. Ojo con naranja amarillento en la parte superior de la pupila. Órbita con banda suborbital negra. Región opercular plateada; mancha marrón a negra en el margen del extremo dorsal del opérculo en algunos individuos. Aleta pectoral y pélvica hialinas con pigmentación clara a ligera delineando los radios. Aleta dorsal generalmente roja, más clara cerca de su base. Aleta adiposa de un marrón ladrillo. La aleta anal immaculada, la porción basal oscura. Aleta caudal con un patrón complejo en su lóbulo dorsal; una mancha roja grande y brillante que va desde la región postero-dorsal del pedúnculo caudal hasta aproximadamente la mitad del lóbulo caudal; un área clara cuadrada a rómbica por debajo de la mancha roja; resto posterior del lóbulo impregnado de negro, rodeando el parche de color rojo. Lóbulo ventral immaculado sin pigmento; radios delineados y margen un poco más oscuro.

**Distribución y hábitat.** *Bryconops* cf. *melanurus* se encuentra en el Pantanal de Mato Grosso do Sul, Brasil (Willink y col., 2000). La especie reside en cuatro hábitats principales: canales fluviales, remansos (ciénagas y lagunas), pantanos (marismas fangosas de aguas negras con vegetación sumergida) y arroyos estrechos con aguas rocosas y rápidas. Habita tanto en áreas de tierras altas como de tierras bajas (Sidlauskas y col., 2005). Son omnívoros alimentándose principalmente de insectos acuáticos y terrestres y de plancton. Se reproducen durante la época de lluvias. La especie tiene un uso potencial como especie comercial de acuario.

## AGRADECIMIENTOS

Estamos agradecidos por Lina Rodríguez (Universidad Wesleyan, Clase del '24) y su ayuda en la recopilación de datos. Robert Kabacoff escribió el programa CoordProc utilizado para este proyecto, sin el cual no podría haber calculado ninguno de nuestros análisis. También nos gustaría agradecer a los curadores de los siguientes museos por el préstamo de material a su cuidado: La Academia de Ciencias Naturales de la Universidad de Drexel (anteriormente conocida como "de Filadelfia") (ANSP), Colección Boliviana de Fauna (CBF), Museo Field de Historia Natural (FMNH), Museo de Historia Natural de Illinois (INHS), Museo de Historia Natural de la Universidad de San Marcos, Perú (MUSM), el

Museo de Zoología de la Universidad de São Paulo, Brasil (MZUSP), y el Museo de Zoología de la Universidad de Michigan (UMMZ). Finalmente, agradecemos los acertados comentarios de revisores y evaluadores.

## LITERATURA CITADA

- Azevedo-Santos, V.M., R.G. Frederico, C.K. Fagundes, P.S. Pompeu, F. M. Pelicice, A.A. Padiál, M.G. Nogueira *y col.* 2019. Protected areas: A focus on Brazilian freshwater biodiversity. *Diversity and Distributions* 25(3): 442-448.
- Barletta, M., A.J. Jaureguizar, C. Baigun, N. Ferreira Fontoura, A.A. Agostinho, V.M.F de Almeida-Val, A. Luis Val *y col.* 2010. Fish and aquatic habitat conservation in South America: a continental overview with emphasis on neotropical systems. *Journal of Fish Biology* 76(9): 2118-2176.
- Bisson, P. A., K. Sullivan, y J.L. Nielsen. 1988. Channel hydraulics, habitat use, and body form of juvenile coho salmon, steelhead, and cutthroat trout in streams. *Transactions of the American Fisheries Society* 117(3): 262-273.
- Bloch, M.E. 1794. Naturgeschichte der ausländischen Fische. Berlin. v. 8: i-iv + 1-174, Pls. 361-396.
- Bookstein, F. 1991. *Morphometric Tools for Landmark Data: Geometry and Biology*. Cambridge University Press
- Cabuga, C.C. 2016. Relative warp analysis in determining morphological variation and sexual dimorphism between sexes of flathead goby (*Glossogobius giuris*). *Computational Ecology and Software* 6(3): 95.
- Casarim, R., Y. Malta Caldeira y P.S. Pompeu. 2020. Representativeness of national parks in protecting freshwater biodiversity: A case of Brazilian savanna. *Ecology of Freshwater Fish* 29(4): 705-721.
- Chernoff, B. y A. Machado-Allison. 1999. *Bryconops colaroja* and *B. colanegra*, two new species from the Cuyuní and Caroní drainages of South America (Teleostei:Characiformes). *Ichthyological Exploration of Freshwaters* 10(4):355-370.
- Chernoff, B., 1982. Character variation among populations and the analysis of biogeography. *American Zoologist*, 22(2): 425-439.
- Chernoff, B. y A. Machado-Allison. 2005. *Bryconops magoi* and *Bryconops collettei* (Characiformes: Characidae), two new freshwater fish species from Venezuela, with comments on *B. caudomaculatus* (Günther). *Zootaxa* 1094(1): 1-23.
- Chernoff, B., A. Machado-Allison, P.A. Buckup y R. Royero León. 1994. Systematic status and neotype designation for *Autanichthys giacopinii* Fernández-Yépez with comments on the morphology of *Bryconops melanurus* (Bloch). *Copeia* 2: 238-242.
- Chernoff, B., A. Machado-Allison, F. Provenzano, P. W. Willink y P. Petry. 2002. *Bryconops imitator*, a new species from the Río Caura basin of Venezuela (Teleostei: Characiformes). *Ichthyological Exploration of Freshwaters* 13(3): 193-202.
- Chernoff, B., A. Machado-Allison, J. Escobedo, M. Freiburger, E. Henderson, A. Hennessy, G. Kohn, N. Neri, A. Parikh, S. Scobell, B. Silverstone y E. Yong 2020. Two new miniature silverside fishes of the genus *Membras Bonaparte* (Atheriniformes, Atherinopsidae) from the Tropical North Atlantic Ocean. *Zootaxa* 4852(2): 191-202.
- Claytor, R.R., H.R. MacCrimmon y B.L. Gots. 1991. Continental and ecological variance components of European and North American Atlantic salmon (*Salmo salar*) phenotypes. *Biological Journal of the Linnean Society* 44(3): 203-229.
- Cooke, S.B. y C.E. Terhune. 2015. Form, function, and geometric morphometrics. *The Anatomical Record* 298(1): 5-28.

- Eigenmann, C. 1908. Preliminary descriptions of new genera and species of tetragonopterid characins (Zoological Results of the Thayer Brazilian expedition.). *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* 52(6): 91-106.
- Fernández-Yépez, A. 1950. Ictiología. Algunos peces del Rio Autana. *Nov. Cien. Mus. Hist. Nat. La Salle. Ser. Zoologia* No. 2:1-18.
- Fricke, R., W.N. Eschmeyer y R. Van der Laan (eds). 2022-2024. Eschmeyer's catalog of fishes: genera, species, references. (<http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>). Electronic version accessed 10 April 2022.
- Fujimoto, R.Y., M.V. Silva do Couto, N. da Costa Sousa, R. Riscala, J. Costa Eiras y M. Laterça. 2018. Sazonalidade da infecção por *Procamallanus (spirocamallanus) inopinatus* (nematoda: camallanidae) em *Bryconops melanurus* (characiformes: iguanodectidae). *Boletim do Instituto de Pesca* 44(4): 331-338.
- Gama, C.S. y D.A. Halboth, 2003. Ictiofauna das Ressacas das Bacias do Igarapé da Fortaleza e do Rio Curiaú (pp. 23-52). En: Takiyama, L.R.; Silva, A.Q. da (orgs.). Diagnóstico das Ressacas do Estado do Amapá: Bacias do Igarapé da Fortaleza e Rio Curiaú, Macapá-AP, CPAQ/IEPA e DGEO/SEMA.
- Gery, J. 1977. *Characoids of the world*. T.F.H publications Inc. Ltd. USA.
- Géry, J., P. Planquette y P.-Yves Le Bail. 1991. Faune characoïdes de l'Oyapock, l'Approuague et la rivière de Kaw (Guyane française). *Cybium: Revue Internationale d'Ichtyologie* 1:1-69.
- Guedes, T., L.O. E.F. Oliveira y P.H.F. Lucinda. 2016. A new species of *Bryconops* (Ostariophysi: Characiformes: Characidae) from the upper rio Tocantins drainage, Brazil. *Neotropical Ichthyology* 14(2): e150176.
- Günther, A. 1864 *A Catalogue of Fishes in the British Museum*. Vol. 5 London, xxii+455 pp.
- Herbert, M.E., P.B. McIntyre, P.J. Doran, J.D. Allan y R. Abell. 2010. Terrestrial reserve networks do not adequately represent aquatic ecosystems. *Conservation Biology* 24(4):1002-1011.
- Hermoso, V., R. Abell, S. Linke y P. Boon. 2016 The role of protected areas for freshwater biodiversity conservation: challenges and opportunities in a rapidly changing world. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 26: 3-11.
- Imre, I., R.L. McLaughlin y D.L.G. Noakes. 2002. Phenotypic plasticity in brook charr: changes in caudal fin induced by water flow. *Journal of Fish Biology* 61(5):1171-1181.
- Kner, R. 1858. Beitrage zur familie der characinen. *Sitzungsberichte der Akademie der Wissenschaften* 30:75-80.
- Knöppel, H.A., W. Junk y J. Géry. (1968). *Bryconops (Creatochanes) inpai*, a new characoid fish from the Central Amazon Region, with a review of the genus *Bryconops*. *Amazoniana: Limnologia et Oecologia Regionalis Systematis Fluminis Amazonas*, 1(3): 231-246.
- Machado-Allison, B. Chernoff y P. Buckup. 1996. *Bryconops humeralis* y *Bryconops vibex* dos nuevas especies del género *Bryconops* Kner (1858) para Venezuela. *Acta Biol. Venez.* 16(2): 43-58.
- Machado-Allison, A., P.A. Buckup, B. Chernoff y R. Royero. 1993. Las especies del género *Bryconops* Kner, 1858 en Venezuela (Teleostei, Characiformes). *Acta Biologica Venezuelica* 14(3):1-20.
- Machado-Allison, A. y B. Chernoff. 1997. *Bryconops disruptus* (Characiformes-Characidae), una Nueva Especie de pez de la Cuenca del Rio Negro en Brasil y Venezuela. *Acta Biologica Venezuelica* 17(2):67-75.

- Machado-Allison, A., R. De La Fuente e I. Mikolji. 2020. *Los Peces del Llano de Venezuela: un ensayo sobre su Historia Natural*. (4ta. Edición y 1ª. Edición Digital). Consejo Desarrollo Científico y Humanístico (UCV) y Academia de Ciencias Físicas, Matemáticas y Naturales (ACFIMAN), Caracas. 399 p.
- Marcil, J., D.P. Swain y J.A. Hutchings. 2006. Genetic and environmental components of phenotypic variation in body shape among populations of Atlantic cod (*Gadus morhua* L.). *Biological Journal of the Linnean Society* 88(3): 351-365.
- Marcus, L.F., M. Corti, A. Loy, G.J.P Naylor y D.E. Slice, eds. 2013. *Advances in morphometrics*. Vol. 284. Springer Science & Business Media.
- McLaughlin, R.L. y J.W.A Grant. 1994. Morphological and behavioural differences among recently-emerged brook charr, *Salvelinus fontinalis*, foraging in slow - vs. fast- running water. *Environmental Biology of Fishes* 39(3):289-300.
- Mol, J.H., B. de Mérona, P.E. Ouboter y S. Sahdew. 2007. The fish fauna of Brokopondo Reservoir, Suriname, during 40 years of impoundment. *Neotropical Ichthyology* 5(3): 351-368.
- Norman, J.R. 1926. XI. Descriptions of nine new freshwater fishes from French Guiana and Brazil. *Annals and Magazine of Natural History* 18(103): 91-97.
- Oliveira, C., G.S. Avelino, K.T. Abe, T.C. Mariguela, R.C. Benine, G. Ortí y R.P. Vari. 2011. Corrêa e Castro RM Phylogenetic relationships within the speciose family Characidae (Teleostei: Ostariophysi: Characiformes) based on multilocus analysis and extensive ingroup sampling. *BMC Evolutionary Biology* 11:275.
- Planquette, P., P. Keith y P. Yves Le Bail. 1996. *Atlas des poissons d'eau douce de Guyane*. INRA Editions
- Pompeu, P. dos S., L. Sisi dos Reis, C.V. Gandini, R.C. Rosa de Souza y J. Menegassi del Favero. 2009 The ichthyofauna of upper rio Capivari: defining conservation strategies based on the composition and distribution of fish species. *Neotropical Ichthyology* 7(4):659-666.
- Rohlf, F.J. 1993. Relative warp analysis and an example of its application to mosquito wings. *Contributions to morphometrics*, 8: 131-159.
- Rohlf, F.J. 2006. Tpsdig. Version 2.10. SUNY, Stony Brook, New York.
- Sidlauskas, B., B. Chernoff y A. Machado-Allison. 2005. Geographic and environmental variation in *Bryconops* sp. cf. *melanurus* (Ostariophysi: Characidae) from the Brazilian Pantanal. *Ichthyological Research* 53(1): 24-33.
- Sidlauskas, B., J.H. Mol y R.P. Vari. 2011. Dealing with allometry in linear and geometric morphometrics: a taxonomic case study in the *Leporinus cylindriformis* group (Characiformes: Anostomidae) with description of a new species from Suriname. *Zoological Journal of the Linnean Society* 162(1):103-130.
- Silva-Oliveira, C., F.C.T. Lima y J.D. Bogota-Gregory. 2018. A new species of *Bryconops* kneri (characiformes: Iguanodectidae) from the Rio Maicuru, lower Amazon basin, Brazil. *Zootaxa* 4514(3): 372-382.
- Silva-Oliveira, C., A. L.C. Canto y F.R.V. Ribeiro. 2019a. A new tailspot tetra of the genus *Bryconops* (Teleostei: Iguanodectidae) from the lower rio Tapajós basin, Brazil. *Ichthyological Exploration of Freshwaters*, IEF-1087:1-9.
- Silva-Oliveira, C., M.H. Sabaj, R.P. Ota y L.H. Rapp Py-Daniel. 2019b. *Bryconops rheorubrum* (Characiformes: Iguanodectidae), new species from the Rio Xingu rapids, Brazil. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 166(1):1-21.
- Silva-Oliveira, C., C.R. Moreira, F.C.T. Lima y L. Rapp Py-Daniel. 2020. The true identity of *Bryconops cyrtogaster* (Norman), and description of a new species of *Bryconops* Kner (Characiformes: Iguanodectidae) from the Rio Jari, lower Amazon basin. *Journal of Fish Biology* 97(3):860-868.

- Silva-Oliveira, C., R.P. Ota, M.H. Sabaj y L.H. Rapp Py-Daniel. 2021. A new species of *Bryconops* (Characiformes: Iguanodectidae) from Atlantic coastal drainages of Suriname and French Guiana. *Neotropical Ichthyology* 19(4): e210113.
- Silvano, R.A.M., P.P. Nitschke, K.C. Vieira, P. Nagl, A.T.R. Martínez, J.A. Chuctaya, M.C.F. Dutra, F.W. Keppeler, A.R.P. Rowedder y M.C. Andrade. 2020. Atlas of Fish of Tapajós and Negro Rivers I: Characiformes (pp. 41-196). En: *Fish and Fisheries in the Brazilian Amazon: People, Ecology and Conservation in Black and Clear Water Rivers*. Springer, Cham, Switzerland.
- Steindachner, F. 1915. Beiträge zur Kenntnis der Flussfische Sudamerikas. *Denks. Akad. Wiss. Wien* 93:15-106.
- Van der Sleen, P., C.R. Moreira. 2018. Family Iguanodectidae-Iguanodectid characiforms (pp. 163-165). En: P. Van der Sleen and J.S. Albert (Eds.), *Field Guide to the Fishes of the Amazon, Orinoco and Guianas* Oxford, UK: Princeton University Press.
- Webb, P.L.W. 1984. Body form, locomotion and foraging in aquatic vertebrates. *American Zoologist* 24(1):107-120.
- Willink, P.W., B. Chernoff, L.E. Alonso, J.R. Montambault y R. Lourival (eds). 2000. *A biological assessment of the aquatic ecosystems of the Pantanal, Mato Grosso do Sul, Brasil*. *RAP Bulletin of Biological Assessment* 18:1-305.
- Wingert, J.M., J. Chuctaya y L.R. Malabarba. 2018. A new species of *Bryconops* (Characiformes: Iguanodectidae) from the Rio Tapajós basin, Brazil. *Zootaxa* 4418(4):379-387.

## APÉNDICES

**Apéndice I.** Tabla de muestras. Abreviaciones: No. Cat.= Número de catálogo; Lat.= latitud; Long.= longitud; N= número de ejemplares; R.= Rio.

| Museo                   | No. Cat. | Localidad                                      | Lat.          | Long.         | N  |
|-------------------------|----------|--|---------------|---------------|----|
| <i>Pantanal, Brazil</i> |          |  |               |               |    |
| MZUSP                   | 61087    | Fazenda Buriti, High Paraguai                  | 13° 51' 52" S | 56° 11' 36" W | 40 |
| MZUSP                   | 34579    | Rio Amapá, Araguaí                             | -2.166666     | 51            | 39 |
| MZUSP                   | 34381    | Rio Xingu, Igarape do Santo Antonio            | -3.116666     | 51.7          | 16 |
| FMNH                    | 108418   | Rio Abrobal, Lower Rio Negro                   | 19° 25' 52" S | 55° 19' 25" W | 30 |
| FMNH                    | 108402   | Corrego Sao Joao Rio Taboco                    | 19° 56' 11" S | 55° 19' 25" W | 14 |
| MZUSP                   | 78869    | Rio Jaurú /Salto Fumaca                        | 15° 11' 4" S  | 58° 43' 45" W | 53 |
| FMNH                    | 108398   | Rio da Prata, Upper Miranda                    | 21° 26' 9" S  | 56° 25' 45" W | 15 |
| FMNH                    | 108414   | Rio Abrobal, Lower Rio Negro                   | 19° 27' 22" S | 55° 14' 37" W | 2  |
| FMNH                    | 108407   | Braço Morto Fazenda Rio Negro, Rio Negro       | 19° 34' 32" S | 56° 14' 37" W | 2  |
| FMNH                    | 108419   | Rio Negro Swamp, Rio Negro                     | 19° 20' 17" S | 56° 57' 42" W | 1  |
| FMNH                    | 108420   | Rio Olho de Agua, Rio da Prata, Upper Miranda  | 21° 26' 18" S | 56° 26' 43" W | 1  |
| FMNH                    | 108408   | Fazenda San Pedro, Rio Negro                   | 19° 36' 42" S | 56° 2' 47" W  | 30 |
| FMNH                    | 108421   | Rio Baía Bonita, Rio Formoso, Upper Miranda    | 21° 9' 48" S  | 56° 26' 23" W | 2  |
| MZUSP                   | 51121    | Rio Amapa, Araguaí                             | -2.166666     | 51            | 11 |
| <i>Brazil</i>           |          |  |               |               |    |
| MZUSP                   | 16896    | Igarape Apeu, Para Boa Vista, Rio Branco       | 2° 45' N      | 60° 45' W     | 5  |
| ANSP                    | 195485   | Xingu River, Porto do Moz                      | 0° 43' 55" S  | 52° 15' 15" W | 1  |
| ANSP                    | 199694   | Penatecua R. Trib Xingu                        | 3° 27' 21" S  | 52° 55' 33" W | 4  |
| <i>Guyana</i>           |          |  |               |               |    |
| UMMZ                    | 251642   | Cat Creek, Berbice R.                          | 6° N          | 58° 10' W     | 21 |
| UMMZ                    | 251743   | Mahaica, Demerara R.                           | 6° 30' N      | 58° 15' W     | 16 |
| FMNH                    | 52956    | Christianburg Canal, Demerara R.               | 6° 10' N      | 58° 20' W     | 5  |
| FMNH                    | 52955    | Christianburg, Demerara R.                     | 6° 10' N      | 58° 10' W     | 5  |
| FMNH                    | 52958    | Maduni Creek, Mahaica                          | 6° 40' N      | 57° 50' W     | 3  |
| FMNH                    | 52954    | Wiamar, Demerara R.                            | 6° N          | 58° 20' W     | 10 |
| FMNH                    | 50150    | Rockstone, Essequebo R.                        | 6° N          | 58° 30' W     | 1  |
| FMNH                    | 52953    | Malali, Demerara R.                            | 5° 40' N      | 58° 20' W     | 6  |
| FMNH                    | 69622    | Christianburg Canal Demerara R.                | 6° 10' N      | 58° 20' W     | 8  |
| FMNH                    | 69701    | Wiamar, Demerara River                         | 6° 10' N      | 58° 20' W     | 17 |
| FMNH                    | 71294    | Christianburg, Mud Flats Demerara R.           | 6° 10' N      | 58° 20' W     | 5  |
| FMNH                    | 69786    | Christianburg, Demerara R.                     | 6° 10' N      | 58° 20' W     | 6  |
| FMNH                    | 52957    | Friendship, Demerara R.                        | 6° 10' N      | 58° 20' W     | 7  |
| UMMZ                    | 216855   | Haurarum R., Demerara R.                       | 6° 30' N      | 58° 25' W     | 1  |
| UMMZ                    | 216865   | Madini R., Demerara R.                         | 6° 40' N      | 57° 50' W     | 1  |
| FMNH                    | 59452    | Lama Stop, Mahaica R.                          | 6° 40' N      | 58° 10' W     | 5  |
| FMNH                    | 52734    | Demerara R.                                    | 6° N          | 58° 30' W     | 1  |
| FMNH                    | 50151    | Rockstone, Essequebo R.                        | 6° N          | 58° 30' W     | 4  |
| INHS                    | 49135    | Demerara River, Linden                         | 6.00507       | -58.29855     | 30 |
| <i>Surinam</i>          |          |  |               |               |    |
| UMMZ                    | 216837   | Paloemeu, Tapanahoni R. Marowinie R.           | 3° 9' N       | 55° 44' W     | 1  |
| FMNH                    | 82639    | Witte Creek, Brownawegtromed, Nickery R.       | 5.0167°       | 56.8167°      | 5  |
| UMMZ                    | 251808   | Saranacca, Latambo R. Tributary                | 5° 30' N      | 56° W         | 3  |
| ANSP                    | 188693   | Lawa River (Marowinie)                         | 3° 19' 12" N  | 54° 3' 41" W  | 1  |
| ANSP                    | 188675   | Lawa River (Marowinie)                         | 3° 18' 40" N  | 54° 3' 33" W  | 3  |
| ANSP                    | 188687   | Lawa River (Marowinie)                         | 3° 19' 31" N  | 54° 3' 48" W  | 10 |
| ANSP                    | 188694   | Lawa River (Marowinie)                         | 3° 19' 32" N  | 54° 4' 20" W  | 3  |
| ANSP                    | 189268   | Litane R. Tributary of Lawa R. (Marowinie)     | 3° 17' 29" N  | 54° 4' 38" W  | 2  |
| <i>Guyana Francesa</i>  |          |  |               |               |    |
| ANSP                    | 112222   | Tampok-Opaqui R. Trib. Lawa R.                 | 3° 27' N      | 53° 59' W     | 1  |
| <i>Bolivia</i>          |          |  |               |               |    |
| CBF                     | 02690    | Santa Cruz, Pacerna R. Itenez- Mamoré Basin    | 17° 30' S     | 62° 45' W     | 60 |
| CBF                     | 00914    | Manauripi, Pando, Mamoré R.                    | 11° 12' S     | 69° 48' W     | 2  |
| CBF                     | 00166    | Rio Blanco, Itenez, Mamoré R.                  | 13° 37' 59" S | 63° 23' 35" W | 8  |
| CBF                     | 00886    | Manauripi, Pando, Arroyo Pozo, Beni, Mamoré R. | 11° 26' S     | 69° 05' W     | 4  |
| UMMZ                    | 204211   | Beni, Rio Itenez, Madeira                      | 12.4916       | 64.25         | 16 |
| UMMZ                    | 204951   | Beni, Rio Itenez, Madeira                      | 12.54         | 64.211        | 4  |
| UMMZ                    | 205024   | Arroyo Grande, Beni, Itenez- Mamoré            | 10° 49' 30" S | 65° 25' 24" W | 2  |
| UMMZ                    | 204346   | Beni, Rio Itenez, Madeira                      | 12.49499      | 64.24833      | 1  |
| CBF                     | 02689    | Santa Cruz, Pacerna R. Itenez- Mamoré Basin    | 17° 30' S     | 62° 45' W     | 5  |
| CBF                     | 00894    | Beni, Madre de Dios                            | 11° 15' S     | 66° 15' W     | 3  |
| CBF                     | 00112    | Rio Blanco, Itenez, Mamoré R.                  | 13° 37' 59" S | 63° 23' 35" W | 5  |
| CBF                     | 02691    | Arroyo Las Torres, Santa Cruz, Itenez-Mamoré   | 17° S         | 62° 30' W     | 5  |
| <i>Perú</i>             |          |  |               |               |    |
| MUSM                    | 7324     | Tambopata, Qda Potoyacus, Madre de Dios        | 12° 57' S     | 69° 12' W     | 11 |
| ANSP                    | 136913   | Rio Nanay, Trib. R. Amazonas                   | 3° 42' S      | 73° 16' W     | 5  |

ANSP: Academia de Ciencias Naturales de la Universidad de Drexel (anteriormente conocida como "de Filadelfia"); CBF: Colección Boliviana de Fauna. FMNH: Museo Field de Historia Natural; INHS: Museo de Historia Natural de Illinois; MUSM: Museo de Historia Natural de la Universidad de San Marcos, Perú; MZUSP: Museo de Zoología de la Universidad de São Paulo, Brasil; UMMZ: Museo de Zoología de la Universidad de Michigan.

**Apéndice II.** Definición de las 28 distancias entre los hitos del cuerpo.

| Hitos | Nombre de la distancia                                  | Abreviación      |
|-------|---|------------------|
| 1-6   | Standard length   | SL               |
| 1-2   | Snout to supraoccipital                                 | Sn-Suproc        |
| 1-3   | Snout to dorsal-fin origin                              | Sn-Origdor       |
| 1-10  | Snout to pectoral-fin origin                            | Sn-Origpect      |
| 1-9   | Snout to pelvic-fin insertion                           | Sn-Origpelv      |
| 1-8   | Snout to anal-fin origin                                | Sn-Original      |
| 3-9   | Dorsal-fin origin to pelvic-fin insertion               | Dor-Pelv         |
| 3-4   | Dorsal-fin base length                                  | Basedorsal       |
| 7-8   | Anal-fin base length                                    | Baseanal         |
| 4-5   | Dorsal-fin terminus to adipose origin                   | Dorter Origadi   |
| 6-7   | Caudal peduncle length                                  | CaudPed L.       |
| 5-7   | Adipose origin to anal-fin terminus                     | Origadip-Analt   |
| 4-8   | Dorsal-fin terminus to anal-fin origin                  | Dorter Original  |
| 4-9   | Dorsal-fin terminus to pelvic-fin insertion             | Dorter Origpelv  |
| 3-8   | Dorsal-fin origin to anal-fin origin                    | Origdor-Original |
| 5-8   | Adipose-fin origin to anal-fin origin                   | Origadi-Original |
| 5-6   | Adipose-fin origin to hypural base                      | Origadi-Caudpedt |
| 4-7   | Dorsal-fin terminus to anal-fin terminus                | Dorter-AnalT     |
| 3-10  | Dorsal-fin origin to pectoral-fin origin                | Origdor-Origpec  |
| 9-10  | Pelvic-fin insertion to pectoral-fin origin             | Origdor-Origpel  |
| 1-14  | Head length   | HeadL            |
| 12-13 | Eye diameter  | Eyediam          |
| 1-12  | Snout length  | SnoutL           |
| 1-11  | Maxillary length  | MaxL             |
| 13-14 | Posterior margin orbit to opercle bony posterior margin | Postorb          |
| 11-12 | Posterior end of maxilla to anterior margin orbit       | Orborig-Maxt     |
| 11-13 | Posterior end of maxilla to posterior margin orbit      | Orbt-Maxt        |
| 11-9  | Posterior end of maxilla to pelvic fin insertion        | Maxt-Oripel      |

**Apéndice III.1.** Datos morfométricos de *Bryconops melanurus* proveniente de ríos de las Guayanas. N=175. Cuencas del: Essequibo, Demerara, Mahaica, Berbice, Maroni, Nickeri, Saramacca, Maroni (Arriba). LE en mm. Todos los valores en milésimas de Largo Estándar (LE) o Largo de la Cabeza (LC). Abreviaciones: D.S. = Desviación Estándar.

| Distancias       | Media | Intervalo   | D.S.  |
|------------------|-------|-------------|-------|
| SL               | 41.34 | 15.47-76.19 | 12.99 |
| Sn-Suproc        | 239   | 195-307     | 0.019 |
| Sn-Origdor       | 511   | 464-550     | 0.019 |
| Sn-Origpect      | 271   | 223-310     | 0.015 |
| Sn-Origpelv      | 508   | 454-562     | 0.021 |
| Sn-Original      | 665   | 583-714     | 0.025 |
| Dor-Pelv         | 274   | 184-318     | 0.019 |
| Basedorsal       | 127   | 79-153      | 0.012 |
| Baseanal         | 288   | 244-345     | 0.018 |
| Dorter Origadi   | 254   | 217-302     | 0.013 |
| CaudPed L.       | 102   | 70-133      | 0.014 |
| Origadip-Analt   | 126   | 89-144      | 0.010 |
| Dorter Original  | 251   | 157-293     | 0.020 |
| Dorter Origpelv  | 291   | 225-327     | 0.017 |
| Origdor-Original | 306   | 215-350     | 0.024 |
| Origadi-Original | 319   | 274-352     | 0.014 |
| Origadi-Caudpedt | 141   | 106-184     | 0.015 |
| Dorter-AnalT     | 327   | 281-360     | 0.014 |
| Origdor-Origpec  | 356   | 312-398     | 0.017 |
| Origdor-Origpel  | 247   | 201-292     | 0.016 |
| HeadL            | 256   | 217-319     | 0.017 |
| Eyediam          | 111   | 82-150      | 0.012 |
| SnoutL           | 42    | 32-76       | 0.009 |
| MaxL             | 159   | 105-195     | 0.015 |
| Postorb          | 99    | 75-129      | 0.009 |
| Orborig-Maxt     | 113   | 63-149      | 0.016 |
| Orbt-Maxt        | 109   | 76-137      | 0.011 |
| Maxt-Oripel      | 376   | 330-416     | 0.017 |

**Apéndice III.2.** Datos morfométricos de *Bryconops melanurus* de Bolivia. N= 109. Cuencas: Itenez-Mamoré y Madre de Dios. Todos los valores en LE en mm. Todos los valores en milésimas de Largo Estándar (LE) o Largo de la Cabeza (LC) Abreviaciones: D.S.= Desviación Estándar.

| Distancias       | Itenez-Mamoré |             |       | Madre de Dios |             |       |
|------------------|---------------|-------------|-------|---------------|-------------|-------|
|                  | Media         | Intervalo   | D.S.  | Media         | Intervalo   | D.S.  |
| SL               | 41.54         | 20.53-76.16 | 14.93 | 65.46         | 41.20-80.65 | 15.17 |
| Sn-Suproc        | 243           | 192-296     | 0.024 | 201           | 189-232     | 0.013 |
| Sn-Origdor       | 499           | 460-537     | 0.018 | 484           | 468-501     | 0.012 |
| Sn-Origpect      | 273           | 239-324     | 0.015 | 263           | 247-286     | 0.012 |
| Sn-Origpelv      | 512           | 459-547     | 0.019 | 505           | 487-519     | 0.011 |
| Sn-Original      | 655           | 607-702     | 0.019 | 669           | 648-688     | 0.015 |
| Dor-Pelv         | 251           | 199-291     | 0.020 | 289           | 275-317     | 0.016 |
| Basedorsal       | 121           | 88-157      | 0.012 | 126           | 114-149     | 0.011 |
| Baseanal         | 273           | 237-322     | 0.018 | 266           | 256-286     | 0.009 |
| Dorter Origadi   | 257           | 219-324     | 0.020 | 264           | 235-283     | 0.016 |
| CaudPed L.       | 116           | 82-158      | 0.015 | 121           | 101-149     | 0.014 |
| Origadip-Analt   | 118           | 90-144      | 0.012 | 126           | 115-137     | 0.008 |
| Dorter Original  | 230           | 189-273     | 0.019 | 261           | 235-293     | 0.017 |
| Dorter Origpelv  | 260           | 214-300     | 0.019 | 296           | 277-322     | 0.015 |
| Origdor-Original | 290           | 243-339     | 0.022 | 328           | 311-358     | 0.015 |
| Origadi-Original | 300           | 265-338     | 0.015 | 304           | 291-317     | 0.009 |
| Origadi-Caudpedt | 149           | 110-180     | 0.014 | 157           | 140-170     | 0.010 |
| Dorter-AnalT     | 322           | 273-371     | 0.019 | 337           | 307-365     | 0.018 |
| Origdor-Origpec  | 338           | 279-379     | 0.019 | 345           | 317-374     | 0.017 |
| Origdor-Origpel  | 250           | 209-283     | 0.016 | 249           | 228-271     | 0.014 |
| HeadL            | 261           | 210-289     | 0.017 | 241           | 227-256     | 0.009 |
| Eyediám          | 118           | 72-141      | 0.014 | 108           | 99-120      | 0.006 |
| SnoutL           | 48            | 33-63       | 0.006 | 46            | 42-53       | 0.004 |
| MaxL             | 149           | 96-191      | 0.019 | 145           | 132-164     | 0.009 |
| Postorb          | 102           | 75-130      | 0.009 | 97            | 88-107      | 0.006 |
| Orborig-Maxt     | 106           | 62-146      | 0.016 | 100           | 91-111      | 0.006 |
| Orbt-Maxt        | 107           | 71-131      | 0.012 | 100           | 85-116      | 0.009 |
| Maxt-Oripel      | 388           | 346-438     | 0.020 | 384           | 369-408     | 0.015 |

**Apéndice III.3.** Datos morfométricos de *Bryconops melanurus* de Brasil. N=74 Cuencas: Branco, Araguari, Xingu. Todos los valores en LE en mm. Todos los valores en milésimas de Largo Estándar (LE) o Largo de la Cabeza (LC) Abreviaciones: D.S. = Desviación Estándar. Tabla continua en la página siguiente.

| Distancias       | Branco |             | Araguari |       |             | Xingu |       |             |       |
|------------------|--------|-------------|----------|-------|-------------|-------|-------|-------------|-------|
|                  | Media  | Intervalo   | D.S.     | Media | Intervalo   | D.S.  | Media | Intervalo   | D.S.  |
| SL               | 76.38  | 61.93-82.74 | 8.27     | 47.15 | 20.52-83.77 | 19.50 | 69.43 | 35.74-83.74 | 10.98 |
| Sn-Suproc        | 197    | 187-211     | 0.009    | 232   | 199-266     | 0.019 | 215   | 195-258     | 0.013 |
| Sn-Origdor       | 483    | 473-492     | 0.007    | 493   | 459-543     | 0.015 | 491   | 467-510     | 0.012 |
| Sn-Origpect      | 238    | 227-255     | 0.011    | 276   | 243-317     | 0.020 | 254   | 230-291     | 0.013 |
| Sn-Origpelv      | 510    | 498-532     | 0.013    | 507   | 474-538     | 0.015 | 503   | 485-534     | 0.013 |
| Sn-Original      | 676    | 660-688     | 0.013    | 659   | 595-686     | 0.019 | 667   | 650-685     | 0.009 |
| Dor-Pelv         | 291    | 281-302     | 0.008    | 262   | 218-319     | 0.023 | 281   | 255-311     | 0.013 |
| Basedorsal       | 131    | 127-135     | 0.003    | 128   | 89-162      | 0.014 | 129   | 110-152     | 0.010 |
| Baseanal         | 258    | 249-265     | 0.007    | 276   | 244-358     | 0.019 | 266   | 245-281     | 0.011 |
| Dorter Origadi   | 275    | 270-282     | 0.005    | 251   | 222-277     | 0.013 | 265   | 242-287     | 0.011 |
| CaudPed L.       | 120    | 113-133     | 0.009    | 113   | 85-132      | 0.009 | 118   | 108-135     | 0.007 |
| Origadip-Analt   | 122    | 114-132     | 0.008    | 120   | 110-132     | 0.006 | 119   | 108-138     | 0.006 |
| Dorter Original  | 262    | 248-270     | 0.008    | 233   | 188-277     | 0.018 | 253   | 232-276     | 0.010 |
| Dorter Origpelv  | 291    | 280-302     | 0.008    | 276   | 235-331     | 0.023 | 287   | 259-316     | 0.013 |
| Origdor-Original | 337    | 324-342     | 0.007    | 295   | 243-330     | 0.022 | 322   | 300-342     | 0.010 |
| Origadi-Original | 303    | 289-318     | 0.012    | 300   | 262-355     | 0.016 | 307   | 278-321     | 0.011 |
| Origadi-Caudpedt | 145    | 135-155     | 0.009    | 153   | 129-175     | 0.009 | 148   | 129-159     | 0.008 |
| Dorter-AnalT     | 338    | 332-343     | 0.004    | 321   | 290-341     | 0.013 | 327   | 311-340     | 0.008 |
| Origdor-Origpec  | 364    | 351-382     | 0.012    | 340   | 288-408     | 0.026 | 360   | 348-380     | 0.008 |
| Origdor-Origpel  | 283    | 267-318     | 0.022    | 243   | 202-280     | 0.016 | 261   | 243-285     | 0.014 |
| HeadL            | 218    | 204-234     | 0.011    | 256   | 204-292     | 0.020 | 236   | 214-256     | 0.009 |
| Eyediám          | 103    | 97-114      | 0.007    | 101   | 78-126      | 0.011 | 94    | 85-108      | 0.006 |
| SnoutL           | 31     | 23-36       | 0.005    | 62    | 44-85       | 0.009 | 53    | 41-63       | 0.005 |
| MaxL             | 125    | 115-131     | 0.006    | 155   | 126-187     | 0.014 | 159   | 146-173     | 0.008 |
| Postorb          | 94     | 89-97       | 0.004    | 101   | 70-116      | 0.011 | 94    | 86-107      | 0.006 |
| Orborig-Maxt     | 94     | 90-98       | 0.003    | 102   | 70-124      | 0.012 | 113   | 101-128     | 0.006 |
| Orbt-Maxt        | 100    | 92-104      | 0.005    | 110   | 87-139      | 0.011 | 109   | 96-126      | 0.008 |
| Maxt-Oripel      | 411    | 399-438     | 0.016    | 385   | 341-440     | 0.017 | 375   | 348-409     | 0.017 |

**Apéndice III.4.** Datos morfométricos de *Bryconops melanurus* de Perú. N=11. Cuencas: Madre de Dios, Amazonas. Todos los valores en milésimas de Largo Estándar (LE) o Largo de la Cabeza (LC) Abreviaciones: D.S. = Desviación Estándar.

| Distancias       | Madre de Dios |             | Amazonas |           | D.S.        |       |
|------------------|---------------|-------------|----------|-----------|-------------|-------|
|                  | Media         | Intervalo   | Media    | Intervalo |             |       |
| SL               | 54.59         | 30.20-79.89 | 22.16    | 53.76     | 52.34-56.41 | 1.69  |
| Sn-Suproc        | 237           | 199-281     | 0.039    | 231       | 224-240     | 0.006 |
| Sn-Origdor       | 500           | 474-536     | 0.025    | 503       | 489-512     | 0.008 |
| Sn-Origpect      | 281           | 247-312     | 0.030    | 277       | 266-286     | 0.008 |
| Sn-Origpelv      | 528           | 501-553     | 0.019    | 529       | 512-541     | 0.013 |
| Sn-Original      | 683           | 671-696     | 0.009    | 700       | 670-712     | 0.017 |
| Dor-Pelv         | 271           | 235-291     | 0.022    | 298       | 284-311     | 0.010 |
| Basedorsal       | 127           | 93-152      | 0.019    | 130       | 112-146     | 0.016 |
| Baseanal         | 266           | 255-278     | 0.009    | 279       | 261-290     | 0.013 |
| Dorter Origadi   | 259           | 247-267     | 0.008    | 258       | 248-271     | 0.010 |
| CaudPed L.       | 109           | 89-124      | 0.013    | 102       | 89-116      | 0.012 |
| Origadip-Analt   | 126           | 122-131     | 0.004    | 129       | 125-134     | 0.004 |
| Dorter Original  | 255           | 239-268     | 0.012    | 270       | 263-277     | 0.005 |
| Dorter Origpelv  | 274           | 235-293     | 0.021    | 304       | 289-319     | 0.011 |
| Origdor-Original | 323           | 286-343     | 0.021    | 340       | 334-347     | 0.006 |
| Origadi-Original | 300           | 291-309     | 0.007    | 314       | 307-325     | 0.007 |
| Origadi-Caudpedt | 143           | 125-159     | 0.013    | 133       | 127-152     | 0.011 |
| Dorter-AnalT     | 333           | 322-344     | 0.009    | 338       | 324-359     | 0.018 |
| Origdor-Origpec  | 342           | 334-354     | 0.008    | 362       | 356-369     | 0.005 |
| Origdor-Origpel  | 257           | 230-281     | 0.018    | 263       | 243-281     | 0.015 |
| HeadL            | 265           | 231-298     | 0.029    | 259       | 244-279     | 0.016 |
| Eyediám          | 119           | 100-139     | 0.016    | 97        | 88-116      | 0.012 |
| SnoutL           | 50            | 40-57       | 0.008    | 60        | 54-67       | 0.006 |
| MaxL             | 153           | 138-174     | 0.015    | 163       | 151-170     | 0.008 |
| Postorb          | 102           | 95-110      | 0.006    | 108       | 99-122      | 0.011 |
| Orborig-Maxt     | 108           | 98-124      | 0.010    | 112       | 104-118     | 0.007 |
| Orbt-Maxt        | 110           | 94-123      | 0.011    | 114       | 109-121     | 0.005 |
| Maxt-Oripel      | 400           | 384-415     | 0.011    | 395       | 376-407     | 0.013 |

**Apéndice III.5.** Datos morfométricos de *Bryconops cf. melanurus* del Pantanal. N=185 (Cuenca del Río Paraguay). Todos los valores en milésimas de Largo Estándar (LE) o Largo de la Cabeza (LC) Abreviaciones: D.S. = Desviación Estándar.

| Distancias       | Media | Intervalo   | D.S.  |
|------------------|-------|-------------|-------|
| SL               | 39.16 | 17.33-62.48 | 9.50  |
| Sn-Suproc        | 254   | 201-305     | 0.018 |
| Sn-Origdor       | 504   | 469-547     | 0.014 |
| Sn-Origpect      | 285   | 252-308     | 0.011 |
| Sn-Origpelv      | 524   | 480-566     | 0.019 |
| Sn-Original      | 668   | 623-711     | 0.016 |
| Dor-Pelv         | 267   | 197-318     | 0.023 |
| Basedorsal       | 129   | 82-160      | 0.014 |
| Baseanal         | 260   | 222-305     | 0.014 |
| Dorter Origadi   | 247   | 206-287     | 0.018 |
| CaudPed L.       | 115   | 85-147      | 0.011 |
| Origadip-Analt   | 122   | 92-145      | 0.010 |
| Dorter Original  | 239   | 171-282     | 0.019 |
| Dorter Origpelv  | 273   | 219-315     | 0.019 |
| Origdor-Original | 304   | 229-358     | 0.023 |
| Origadi-Original | 292   | 260-319     | 0.011 |
| Origadi-Caudpedt | 153   | 108-192     | 0.014 |
| Dorter-AnalT     | 319   | 287-352     | 0.013 |
| Origdor-Origpec  | 344   | 301-388     | 0.017 |
| Origdor-Origpel  | 250   | 191-291     | 0.019 |
| HeadL            | 277   | 240-312     | 0.014 |
| Eyediám          | 106   | 87-123      | 0.007 |
| SnoutL           | 70    | 49-85       | 0.007 |
| MaxL             | 159   | 126-193     | 0.014 |
| Postorb          | 105   | 84-125      | 0.008 |
| Orborig-Maxt     | 106   | 75-138      | 0.011 |
| Orbt-Maxt        | 119   | 83-148      | 0.012 |
| Maxt-Oripel      | 394   | 333-454     | 0.028 |

**Apéndice IV.1.** Cargas de los Eigenvalores y Eigenvectores para PC1-3. Resultados para todas las 16 cuencas. Abreviaciones: LM= landmarks.

|                       |                  | PC1                | PC2   | PC3   |
|-----------------------|------------------|--------------------|-------|-------|
| Eigenvalue            |                  | 0.64               | 0.01  | 0.01  |
| Porcentaje Eigenvalue |                  | 94.9               | 1.5   | 0.96  |
| LM                    | Distancia        | Cargas Eigenvector |       |       |
|                       |                  | PC1                | PC2   | PC3   |
| 1-6                   | SL               | 0.19               | 0.00  | -0.10 |
| 1-2                   | Sn-Suproc        | 0.15               | 0.05  | 0.07  |
| 1-3                   | Sn-Origdor       | 0.18               | -0.04 | 0.00  |
| 1-10                  | Sn-Origpect      | 0.17               | 0.07  | 0.06  |
| 1-9                   | Sn-Origpelv      | 0.19               | 0.01  | 0.00  |
| 1-8                   | Sn-Original      | 0.19               | -0.02 | 0.01  |
| 3-9                   | Dor-Pelv         | 0.22               | -0.05 | 0.04  |
| 3-4                   | Basedorsal       | 0.20               | 0.01  | 0.01  |
| 7-8                   | Baseanal         | 0.18               | -0.12 | -0.13 |
| 4-5                   | Dorter Origadi   | 0.20               | -0.07 | -0.10 |
| 6-7                   | CaudPed L.       | 0.20               | 0.29  | -0.55 |
| 5-7                   | Origadip-Analt   | 0.19               | -0.08 | 0.04  |
| 4-8                   | Dorter Original  | 0.22               | -0.13 | 0.05  |
| 4-9                   | Dorter Origpelv  | 0.21               | -0.09 | 0.02  |
| 3-8                   | Origdor-Original | 0.22               | -0.07 | 0.05  |
| 5-8                   | Origadi-Original | 0.20               | -0.13 | -0.08 |
| 5-6                   | Origadi-Caudpedt | 0.19               | 0.20  | -0.41 |
| 4-7                   | Dorter-AnalT     | 0.20               | -0.07 | -0.06 |
| 3-10                  | Origdor-Origpec  | 0.20               | -0.07 | -0.02 |
| 9-10                  | Origdor-Origpel  | 0.20               | -0.04 | -0.07 |
| 1-14                  | HeadL            | 0.17               | 0.10  | 0.12  |
| 12-13                 | Eyediam          | 0.16               | -0.22 | 0.04  |
| 1-12                  | SnoutL           | 0.16               | 0.80  | 0.38  |
| 1-11                  | MaxL             | 0.17               | -0.03 | 0.34  |
| 13-14                 | Postorb          | 0.19               | 0.04  | 0.05  |
| 11-12                 | Orborig-Maxt     | 0.18               | -0.28 | 0.37  |
| 11-13                 | Orbt-Maxt        | 0.17               | 0.07  | 0.18  |
| 11-9                  | Maxt-Oripel      | —                  | —     | —     |

**Apéndice IV.2.** Cargas de los Eigenvalores y Eigenvectores para PC1-3. Río Paraguay excluido. Abreviaciones: LM= landmarks.

|                       |                  | PC1               | PC2   | PC3   |
|-----------------------|------------------|-------------------|-------|-------|
| Eigenvalue            |                  | 0.77              | 0.01  | 0.01  |
| Porcentaje Eigenvalue |                  | 95.9              | 1.2   | 0.77  |
| LM                    | Distancia        | Carga Eigenvector |       |       |
|                       |                  | PC1               | PC2   | PC3   |
| 1-6                   | SL               | 0.19              | -0.08 | -0.05 |
| 1-2                   | Sn-Suproc        | 0.15              | 0.03  | -0.02 |
| 1-3                   | Sn-Origdor       | 0.18              | 0.03  | -0.03 |
| 1-10                  | Sn-Origpect      | 0.17              | 0.00  | 0.05  |
| 1-9                   | Sn-Origpelv      | 0.19              | 0.01  | -0.04 |
| 1-8                   | Sn-Original      | 0.19              | 0.02  | -0.03 |
| 3-9                   | Dor-Pelv         | 0.22              | 0.08  | 0.05  |
| 3-4                   | Basedorsal       | 0.20              | 0.01  | 0.05  |
| 7-8                   | Baseanal         | 0.18              | -0.08 | 0.02  |
| 4-5                   | Dorter Origadi   | 0.20              | -0.08 | -0.07 |
| 6-7                   | CaudPed L.       | 0.20              | -0.57 | -0.31 |
| 5-7                   | Origadip-Analt   | 0.19              | 0.12  | 0.00  |
| 4-8                   | Dorter Original  | 0.21              | 0.15  | 0.00  |
| 4-9                   | Dorter Origpelv  | 0.21              | 0.06  | 0.08  |
| 3-8                   | Origdor-Original | 0.22              | 0.12  | -0.01 |
| 5-8                   | Origadi-Original | 0.19              | -0.02 | 0.01  |
| 5-6                   | Origadi-Caudpedt | 0.19              | -0.40 | -0.19 |
| 4-7                   | Dorter-AnalT     | 0.20              | -0.02 | -0.04 |
| 3-10                  | Origdor-Origpec  | 0.20              | 0.04  | -0.02 |
| 9-10                  | Origdor-Origpel  | 0.20              | 0.01  | -0.14 |
| 1-14                  | HeadL            | 0.17              | 0.02  | 0.05  |
| 12-13                 | Eyediam          | 0.15              | 0.02  | -0.24 |
| 1-12                  | SnoutL           | 0.17              | -0.35 | 0.83  |
| 1-11                  | MaxL             | 0.18              | 0.22  | 0.24  |
| 13-14                 | Postorb          | 0.19              | 0.02  | -0.02 |
| 11-12                 | Orborig-Maxt     | 0.18              | 0.45  | 0.02  |
| 11-13                 | Orbt-Maxt        | 0.16              | 0.11  | 0.06  |
| 11-9                  | Maxt-Oripel      | —                 | —     | —     |

**Apéndice V.1.** Análisis ANCOVA de los valores de PC1 vs. LE para las poblaciones de cuencas hidrográficas con más de 7 individuos. Hay dos pruebas de homogeneidad: i.) Pendientes; y ii.) Medias ajustadas. Solo si las pendientes son homogéneas se comparan las medias ajustadas de los dos grupos: Y= yes,  $P > 0.05$ ; N= no; – = no aplicable; \* =  $P \leq 0.05$ ; \*\* =  $P \leq 0.01$ ; Pendientes= Homogeneidad de laderas; Adj. Medias= Homogeneidad de medias ajustadas. Cuencas: 2=Demerara, 3=Mahaica, 4=Berbice, 5=Maroni, 8=Itenez-Mamoré, 9=Madre de Dios, 11=Paraguay, 12=Araguari, 13=Xingu.

| Cuencas | Pendientes | Adj. Medias | Cuencas | Pendientes | Adj. Medias |
|---------|------------|-------------|---------|------------|-------------|
| 2 v 3   | Y          | Y           | 4 v 11  | Y          | N           |
| 2 v 4   | N**        | –           | 4 v 12  | Y          | Y           |
| 2 v 5   | N**        | –           | 4 v 13  | Y          | Y           |
| 2 v 8   | Y          | N           | 5 v 8   | N**        | –           |
| 2 v 9   | Y          | Y           | 5 v 9   | Y          | Y           |
| 2 v 11  | N**        | –           | 5 v 11  | Y          | N           |
| 2 v 12  | N**        | –           | 5 v 12  | Y          | N           |
| 2 v 13  | Y          | Y           | 5 v 13  | Y          | Y           |
| 3 v 4   | N**        | –           | 8 v 9   | Y          | N           |
| 3 v 5   | N*         | –           | 8 v 11  | N**        | –           |
| 3 v 8   | Y          | N           | 8 v 12  | N*         | –           |
| 3 v 9   | N*         | –           | 8 v 13  | Y          | N           |
| 3 v 11  | N**        | –           | 9 v 11  | Y          | N           |
| 3 v 12  | N*         | –           | 9 v 12  | Y          | Y           |
| 3 v 13  | Y          | Y           | 9 v 13  | Y          | Y           |
| 4 v 5   | Y          | N           | 11 v 12 | N*         | –           |
| 4 v 8   | Y          | N           | 11 v 13 | N*         | –           |
| 4 v 9   | Y          | Y           | 12 v 13 | Y*         | Y           |

**Apéndice V.2.** Análisis ANCOVA de los valores de RW1 vs. LE para las poblaciones de cuencas con más de 7 individuos. Hay dos pruebas de homogeneidad: i.) Pendientes; y ii.) Medias ajustadas. Solo si las pendientes son homogéneas se comparan las medias ajustadas de los dos grupos. Abreviaciones: Y= yes,  $P > 0.05$ ; N= no; – = no aplicable; \* =  $P \leq 0.05$ ; \*\* =  $P \leq 0.01$ . Cuencas: 2=Demerara, 3=Mahaica, 4=Berbice, 5=Maroni, 8=Itenez-Mamoré, 9=Madre de Dios, 11=Paraguay, 12=Araguari, 13=Xingu.

| Cuencas | Pendientes | Adj. Medias | Cuencas | Pendientes | Adj. Medias |
|---------|------------|-------------|---------|------------|-------------|
| 2 v 3   | Y          | Y           | 4 v 11  | Y          | N**         |
| 2 v 4   | N**        | –           | 4 v 12  | Y          | Y           |
| 2 v 5   | N**        | –           | 4 v 13  | Y          | N**         |
| 2 v 8   | Y          | N**         | 5 v 8   | N**        | –           |
| 2 v 9   | N**        | –           | 5 v 9   | Y          | Y           |
| 2 v 11  | N**        | –           | 5 v 11  | Y          | N**         |
| 2 v 12  | N**        | –           | 5 v 12  | Y          | N**         |
| 2 v 13  | Y          | N**         | 5 v 13  | Y          | N**         |
| 3 v 4   | Y          | N**         | 8 v 9   | N**        | –           |
| 3 v 5   | Y          | N**         | 8 v 11  | N**        | –           |
| 3 v 8   | Y          | Y           | 8 v 12  | N**        | –           |
| 3 v 9   | Y          | Y           | 8 v 13  | Y          | N*          |
| 3 v 11  | Y          | N*          | 9 v 11  | Y          | N**         |
| 3 v 12  | Y          | N*          | 9 v 12  | Y          | Y           |
| 3 v 13  | Y          | Y           | 9 v 13  | Y          | Y           |
| 4 v 5   | Y          | N**         | 11 v 12 | Y          | N**         |
| 4 v 8   | N**        | –           | 11 v 13 | Y          | N**         |
| 4 v 9   | N*         | –           | 12 v 13 | Y          | Y           |

**Apéndice VI.1.** Cargas de los Eigenvalues y Eigenectores para RW1-3. Resultados para todas las 16 cuencas.

|                       |                   | RW1               | RW2    | RW3    |
|-----------------------|-------------------|-------------------|--------|--------|
| Eigenvalue            |                   | 0.0004            | 0.0003 | 0.0002 |
| Percentage Eigenvalue |                   | 21.5              | 17.8   | 13.0   |
| LM                    | Distancia         | Cargas Eigenector |        |        |
|                       |                   | RW1               | RW2    | RW3    |
| 1-6                   | SL                | 0.45              | -0.14  | 0.09   |
| 1-2                   | Sn-Suproc         | 0.19              | -0.02  | -0.27  |
| 1-3                   | Sn-Origidor       | -0.19             | 0.27   | -0.33  |
| 1-10                  | Sn-Origpect       | -0.27             | -0.08  | -0.03  |
| 1-9                   | Sn-Origpelv       | 0.02              | 0.00   | -0.07  |
| 1-8                   | Sn-Origanal       | -0.19             | -0.32  | 0.33   |
| 3-9                   | Dor-Pelv          | -0.07             | -0.13  | -0.05  |
| 3-4                   | Basedorsal        | -0.16             | -0.26  | 0.25   |
| 7-8                   | Baseanal          | 0.13              | 0.11   | 0.27   |
| 4-5                   | Dorter Origadi    | 0.05              | -0.13  | -0.08  |
| 6-7                   | CaudPed L.        | 0.11              | 0.31   | 0.05   |
| 5-7                   | Origadip-Analt    | 0.27              | 0.01   | -0.33  |
| 4-8                   | Dorter Origanal   | 0.18              | 0.14   | 0.05   |
| 4-9                   | Dorter Origpelv   | 0.17              | 0.11   | -0.13  |
| 3-8                   | Origidor-Origanal | 0.02              | -0.40  | -0.07  |
| 5-8                   | Origadi-Origanal  | -0.17             | 0.36   | 0.07   |
| 5-6                   | Origadi-Caudpedt  | -0.32             | -0.20  | -0.30  |
| 4-7                   | Dorter-AnalT      | -0.18             | 0.39   | 0.19   |
| 3-10                  | Origidor-Origpec  | -0.18             | 0.11   | 0.00   |
| 9-10                  | Origidor-Origpel  | 0.11              | 0.16   | 0.22   |
| 1-14                  | HeadL             | 0.15              | -0.05  | 0.39   |
| 12-13                 | Eyediam           | 0.20              | 0.01   | -0.11  |
| 1-12                  | SnoutL            | 0.14              | -0.09  | 0.05   |
| 1-11                  | MaxL              | 0.05              | -0.09  | -0.16  |
| 13-14                 | Postorb           | -0.12             | 0.03   | -0.04  |
| 11-12                 | Orborig-Maxt      | 0.01              | -0.10  | -0.11  |
| 11-13                 | Orbt-Maxt         | -0.31             | 0.03   | -0.04  |
| 11-9                  | Maxt-Oripel       | -0.09             | -0.06  | 0.17   |

**Apéndice VI.2.** Cargas de los Eigenvalues y Eigenectores para RW1-3. Río Paraguay excluido.

|                       |                   | RW1               | RW2     | RW3     |
|-----------------------|-------------------|-------------------|---------|---------|
| Eigenvalue            |                   | 0.00044           | 0.00041 | 0.00027 |
| Percentage Eigenvalue |                   | 21.5              | 20.1    | 13.3    |
| LM                    | Distancia         | Cargas Eigenector |         |         |
|                       |                   | RW1               | RW2     | RW3     |
| 1-6                   | SL                | 0.41              | 0.14    | -0.14   |
| 1-2                   | Sn-Suproc         | 0.13              | 0.18    | 0.30    |
| 1-3                   | Sn-Origidor       | -0.37             | 0.21    | 0.27    |
| 1-10                  | Sn-Origpect       | -0.13             | -0.15   | 0.06    |
| 1-9                   | Sn-Origpelv       | -0.08             | -0.40   | 0.17    |
| 1-8                   | Sn-Origanal       | 0.11              | -0.40   | -0.19   |
| 3-9                   | Dor-Pelv          | -0.04             | -0.15   | 0.18    |
| 3-4                   | Basedorsal        | 0.07              | -0.33   | -0.14   |
| 7-8                   | Baseanal          | 0.04              | -0.06   | -0.15   |
| 4-5                   | Dorter Origadi    | 0.08              | -0.03   | 0.14    |
| 6-7                   | CaudPed L.        | 0.01              | 0.42    | -0.43   |
| 5-7                   | Origadip-Analt    | 0.14              | 0.27    | 0.31    |
| 4-8                   | Dorter Origanal   | 0.04              | 0.11    | 0.04    |
| 4-9                   | Dorter Origpelv   | 0.06              | 0.23    | 0.08    |
| 3-8                   | Origidor-Origanal | 0.28              | -0.25   | 0.21    |
| 5-8                   | Origadi-Origanal  | -0.31             | 0.12    | -0.25   |
| 5-6                   | Origadi-Caudpedt  | -0.19             | -0.17   | 0.20    |
| 4-7                   | Dorter-AnalT      | -0.40             | -0.01   | -0.24   |
| 3-10                  | Origidor-Origpec  | -0.22             | -0.01   | -0.01   |
| 9-10                  | Origidor-Origpel  | -0.01             | -0.01   | -0.18   |
| 1-14                  | HeadL             | 0.15              | -0.25   | -0.14   |
| 12-13                 | Eyediam           | 0.14              | 0.22    | -0.03   |
| 1-12                  | SnoutL            | 0.29              | 0.15    | -0.20   |
| 1-11                  | MaxL              | 0.06              | 0.04    | 0.17    |
| 13-14                 | Postorb           | -0.11             | 0.01    | 0.02    |
| 11-12                 | Orborig-Maxt      | 0.04              | 0.00    | 0.12    |
| 11-13                 | Orbt-Maxt         | -0.20             | -0.06   | -0.01   |
| 11-9                  | Maxt-Oripel       | 0.02              | -0.11   | -0.15   |

## NOTAS SOBRE EL PATRÓN DE COLORACIÓN DE *Pristobrycon maculipinnis* (CHARACIFORMES, SERRASALMIDAE)

Antonio Machado-Allison<sup>1,2\*</sup> y Cristian Vanegas<sup>3</sup>

<sup>1</sup>College of the Environment. Wesleyan University. Middletown, Ct. USA.

<sup>2</sup>Centro Museo. Instituto de Zoología y Ecología Tropical. Universidad Central de Venezuela, Caracas. <sup>3</sup>Empresario Turístico y Guía de Excursiones Pesca en Colombia Pesca - Fishing Trips. \*amachado@wesleyan.edu.

### RESUMEN

El trabajo complementa la descripción original de *Pristobrycon maculipinnis* con base en un nuevo ejemplar macho, adulto y maduro capturado en el río Pasimoni, Venezuela. Se detalla un patrón de coloración en vivo que incluye manchas negras irregulares sobre un fondo que varía del rojo fuego al amarillo oro, y aletas con combinaciones de bandas negras y colores como amarillo ocre y rojo intenso. Este estudio amplía la distribución geográfica conocida de la especie y mejora la comprensión de sus características morfológicas y aborda la escasez de descripciones detalladas de patrones de coloración y cambios ontogenéticos en peces Neotropicales.

**Palabras clave:** *Pristobrycon maculipinnis*, Patrón de Coloración, Peces Neotropicales.

## Notes on the color pattern of *Pristobrycon maculipinnis* (Characiformes, Serrasalminidae)

### ABSTRACT

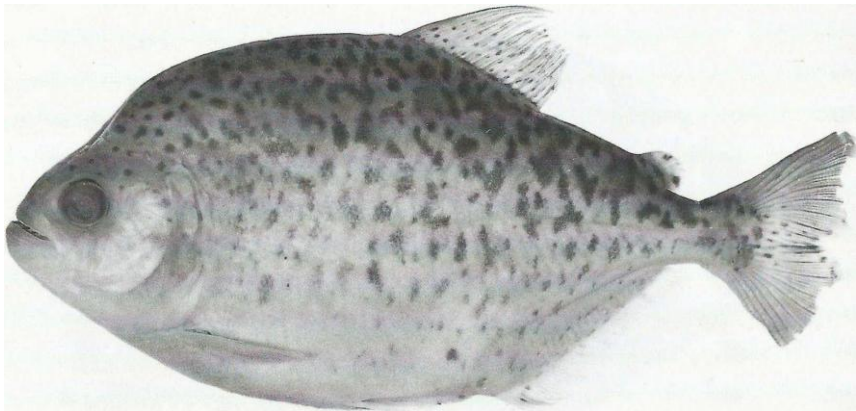
The paper complements the original description of *Pristobrycon maculipinnis* based on a new adult male specimen captured in the Pasimoni River, Venezuela. A detailed live color pattern is provided, featuring irregular black spots on a background ranging from fiery red to golden yellow, and fins with combinations of black bands and colors like ochre yellow and intense red. This study expands the known geographical distribution of the species and enhances the understanding of its morphological characteristics and addresses the scarcity of detailed descriptions of coloration patterns and ontogenetic changes in Neotropical fish.

**Keywords:** *Pristobrycon maculipinnis*, Coloration Pattern, Neotropical fish.

### INTRODUCCIÓN

Una de las particularidades sistemático-históricas referente al conocimiento de un gran número de especies de peces de aguas continentales neotropicales, es la carencia de buenas series de desarrollo, incluyendo ilustraciones precisas de los cambios ontogenéticos o dimórficos presentes en estas especies. Fink y Machado-Allison (1992) y Machado-Allison y Fink (1996) indicaron que estas faltas caracterizaron en la descripción de algunas de las especies de peces de la Familia Serrasalminidae. Por esta razón, se hace necesario complementar aquellos casos detectados y que nos interesan desde el punto de vista sistemático y filogenético (Machado-Allison *y col.*, 2021).

*Pristobrycon maculipinnis* Fink y Machado-Allison, 1992, (Figura 1) es una especie descrita basada en ejemplares depositados en los museos de la Universidad Central de Venezuela (Holotipo: MBUCV-16421) proveniente del Río Atabapo y del Museo de Guanare de Ciencias Naturales; Paratipos; MCNG-21757; (2 ejemplares) colectados en los ríos Atacavi y Chimita afluentes del Río Atabapo. En su descripción original se establecía: “una especie de pez serrasalmino que presenta la única combinación de caracteres que incluían puntos oscuros sobre las aletas verticales y puntos diseminados irregulares sobre el cuerpo y la cabeza; la carencia de espina preanal; y la ausencia de manchas similares a pimienta sobre el cuerpo”.



**Figura 1.** *Pristobrycon maculipinnis*. Holotipo, MBUCV 16421, 194.7 mm SL. Tomado de Fink y Machado-Allison 1992.

**Sobre el Patrón de Coloración.** En el citado trabajo original se indicaba que su coloración en vivo, con base en una fotografía a color presumiblemente de un ejemplar en fase reproductiva, era: “Lados del cuerpo gris plateado con matices azulados y violáceos. Las manchas negras algo agrandadas dorsoventralmente se colocan irregularmente en todos los lados del cuerpo, produciendo una apariencia moteada. El dorso, el hocico y la mandíbula inferior son muy oscuros. Lado de la cabeza como en el cuerpo, pero con algo de rojizo en la porción posteroventral del opérculo. Algún pigmento rojizo puede estar presente en el vientre. El ojo es plateado-dorado, con una barra vertical oscura que atraviesa la pupila. Las sierras ventrales del vientre están manchadas oscuras. La aleta dorsal es oscura, con manchas prominentes en la membrana interradaial; Las puntas de los rayos son rojas. La aleta adiposa es oscura, manchada y con un estrecho borde posterior hialino. La aleta caudal es de color grisáceo oscuro, las membranas interradaiales manchadas; El borde posterior es rojo. La aleta anal es roja sobre un fondo oscuro, con radios oscuros y

algunas manchas en la membrana interradaial. La aleta pélvica es roja; La aleta pectoral es hialina, con pequeñas manchas oscuras. Un ejemplar del río Atabapo. (MCNG 21757) es similar en la mayoría de los aspectos al espécimen anterior; pero carece de los tonos más oscuros de la coloración reproductiva: el cuerpo es de color dorado anaranjado, con manchas de color gris oscuro, colocadas irregularmente, formando una apariencia moteada. El manchado es menos intenso en el vientre y en la zona dorsal al fin anal, y parece faltar en la zona entre las aletas pareadas. El vientre tiene la coloración anaranjada-dorada más intensa que el resto del cuerpo. La aleta pectoral tiene un tono rojo”.

La captura y fotografía por Cristian Vanegas de un nuevo ejemplar (280 mm. Largo Total), macho, adulto y maduro. Capturado con anzuelo proveniente del río Pasimoni (Sistema de Río Casiquiare), de aguas negras y transparentes, nos permite complementar su patrón de coloración en vivo y aumentar la distribución geográfica de esta especie para incluir esta nueva localidad.

## RESULTADOS Y DISCUSIÓN

**Patrón de coloración.** El cuerpo presenta manchas irregulares ampliamente extendidas y cubriendo la región anterodorsal desde la región posttemporal y borde superior de la apertura opercular hasta la base de la aleta adiposa. En la región dorsal la banda negra ocupa gran parte (2/3) de la aleta dorsal. En la región media-lateral hay series de manchas irregulares grandes; mayores anteriormente y disminuyendo en tamaño y dejando más espacio libre hacia el pedúnculo caudal donde se disemina en manchas pequeñas. Región ventrolateral con pocas manchas dispersas. Todo ese patrón cubre un fondo variable desde el rojo fuego, anaranjado y amarillo oro. Aletas dorsal anal y caudal con una combinación de banda negra en sus bases y membranas distales de colores variados amarillo ocre (dorsal) y rojo (anal y caudal). Aleta pélvica oscura. Aleta pectoral roja, sin machas. Borde externo de la aleta caudal hialino. Aleta adiposa con la base negra la mitad central roja y el borde negro. Cabeza con la región lateral (opercular y mejilla) y dorsal cubierta de manchas negras sobre un fondo rojizo. Hocico, mandíbulas y región ventral-opercular, rojo intenso. Iris plateado-cobrizo con una gran ceja negra (Figura 2).

En comparación con especies del género *Pristobrycon*, *P. maculipinnis* tiene mayor cantidad y manchas más grandes, que a menudo se superponen dando un aspecto marmolado; *P. maculipinnis* no tienen las pequeñas manchas parecidas a la pimienta como en *P. striolatus*. *Pristobrycon maculipinnis* se diferencia de *P. careospinus* por tener abundantes y extensas manchas irregulares sobre el cuerpo y manchas en las aletas, mientras que *P. careospinus* posee manchas moderadas, circulares y regularmente distribuidas sobre el cuerpo; las aletas sin puntos oscuros.



**Figura 2.** *Pristobrycon maculipinnis*. (280 mm LT), Rio Pasimoni, Rio Casiquiare, Venezuela.  
Foto Cristian Vanegas.

## LITERATURA CITADA

- Fink, W. y A. Machado-Allison. 1992. Three new species of piranhas from Brazil and Venezuela (Teleostei: Characiformes). *Ichth. Explor. Freshwaters* 3(1):55-71.
- Machado-Allison, A. y W. L. Fink. 1996. *Los Peces Caribes de Venezuela: Diagnósis, claves, aspectos ecológicos y evolutivos*. Colección Monografías. Universidad Central de Venezuela, Consejo de Desarrollo Científico y Humanístico. Caracas, Venezuela.
- Machado-Allison. A., F. Magallanes e I. Mikolji. 2021. Notas sobre el patrón de coloración y aspectos ecológicos de *Pristobrycon careospinus* Fink y Machado-Allison, 1992 (Serrasalminidae). *Memoria de la Fundación La Salle de Ciencias Naturales* 79(187):95-104.



*ACTA BIOLOGICA VENEZUELICA*, Vol. 45 (2) 2025

Diagramación: Ana Bonilla  
Febrero de 2026  
Instituto de Zoología y Ecología Tropical - UCV

Publicación electrónica de libre acceso  
mediante el portal SABER-UCV:

[http://saber.ucv.ve/ojs/index.php/revista\\_abv](http://saber.ucv.ve/ojs/index.php/revista_abv)

y la página web del Instituto de Zoología y Ecología Tropical:

[izt.ciens.ucv.ve](http://izt.ciens.ucv.ve)

## INSTRUCCIONES A LOS AUTORES

**INFORMACIÓN GENERAL.** *Acta Biologica Venezuelica* es una revista científica, especializada, arbitrada e indizada, editada por el Instituto de Zoología y Ecología Tropical, Facultad de Ciencias, Universidad Central de Venezuela. *Tiene por objeto la publicación de trabajos originales de investigación en las diferentes áreas de la Biología.* Los manuscritos remitidos a la revista deberán ser inéditos y no estar siendo considerados para su publicación en otros medios. Se consideran (a) Artículos escritos en español, inglés y portugués, (b) Revisiones Invitadas, (c) Revisiones libres, (d) Trabajos Seriados, cuando el autor(es) remita la serie completa de manuscritos, (e) Notas Científicas, de menos de 10 páginas y (f) Trabajos y/o Revisiones producto de eventos científicos o Jornadas de investigación. La revista se edita en dos números que constituyen un volumen anual.

**PREPARACIÓN DE MANUSCRITOS.** Los manuscritos estarán escritos en español, inglés o portugués, tamaño carta y a doble espacio. Cada trabajo constará de: Título (español e inglés), Autor(es), Resúmenes (español e inglés), Palabras clave (español e inglés), Introducción, Materiales y Métodos, Resultados, Discusión, Agradecimientos y Literatura Citada. Los trabajos que carezcan de alguna(s) de dichas secciones también seguirán ese orden. Se deberá enviar el manuscrito completo (texto, tablas y figuras) en versión electrónica al correo: [acta.biol.ven@gmail.com](mailto:acta.biol.ven@gmail.com).

**Título.** La primera página del manuscrito incluirá el título del trabajo en el mismo idioma que el texto, además deberá incluir el título en inglés o español dependiendo del idioma utilizado en el cuerpo del trabajo. El título debe ser breve (máximo 15 palabras), específico y dar una idea clara del propósito del trabajo; no contendrá nombres de autoridades ni fechas de los nombres científicos. Deberá incluir igualmente el nombre del autor(es), correo electrónico, título abreviado (running head) e indicar el autor de correspondencia.

**Palabras clave.** Se deberán suministrar un máximo de 5 palabras en español e inglés, diferentes de las que aparecen en el título.

**Resumen.** Se requiere un resumen en español y otro en inglés, cada uno de 250 palabras como máximo. Deberán aparecer en ese orden y en ellos deberá indicarse el objetivo, los principales resultados y las conclusiones del trabajo.

**Texto.** Se deberá utilizar letra Times New Roman de 12 puntos. Los márgenes deberán ser al menos 2.5 cm. Todas las páginas del trabajo deberán numerarse en forma consecutiva y toda medida deberá referirse al Sistema Métrico Decimal Internacional. Los nombres científicos en itálicas (cursivas). Ninguna porción del texto deberá subrayarse. Se recomienda no usar notas al pie de página. Trate de evitar el uso de caracteres especiales y/o de difícil reproducción. Las Tablas y Figuras deberán incluirse en el texto en el lugar de la cita.

**Tablas.** Las tablas deberán presentarse incluidas en el texto en el lugar de su cita, en arte final, numeradas en orden consecutivo, sin líneas verticales. La información contenida en las tablas no deberá repetirse en el texto o las figuras.

**Figuras.** Las figuras deberán presentarse incluidas en el texto en el lugar de su cita, se numerarán en el texto en orden consecutivo (ejemplo: Figura 1, Figura 2a), en formato de imagen (escalas de grises o color). Todo mapa, foto o dibujo debe incluir una escala gráfica. Evitar caracteres especiales o de difícil reproducción para indicar áreas en las figuras. Las leyendas de las figuras deberán ser explícitas, escritas a doble espacio dentro del Manuscrito.

Agradecimientos y apéndices. Los agradecimientos (si los hubiere) se colocarán al final del manuscrito y anterior a la literatura citada. Sólo se publicarán apéndices si es estrictamente indispensable y si su contenido se discute en el texto. Los mismos se ubicarán al final del trabajo.

Citas. Se utilizará el sistema internacional o método de citas en el texto, por ejemplo, (Scorza, 1968); Scorza (1968); (Menezes y Vanzoler, 1992); Menezes y Vanzoler (1992); (Scorza y col., 1998); Scorza y col. (1998), citados en orden cronológico desde el más antiguo.

Literatura citada. Se incluirán en esta sección sólo los trabajos citados en el texto, según los siguientes formatos:

Revistas:

Scorza, J.V. 1968, Observaciones sobre las aves del Parque Canaima. *Acta Biol. Venez.* 15(2):1-14.

Scorza, J.V., R. Ramírez y F. Tejero. 1998. *Culex* un problema de salud en el Valle de Caracas. *Acta Biol. Venez.* 20(3):23-30.

Libros: Pearsall, N.H. 1950. Mountains and Moorlands. London, Collins Publ., 375 pp.

Capítulos de libros: Menezes, N. y P. Vanzoler, 1992. Reproductive Characteristics of Characiformes. En: *Reproductive Biology of South American Vertebrates* (W. Hamnlett, Ed.), Springer Verlag. Cap. 4:60-70.

Publicaciones electrónicas: Parliament of South Australia. 2000. Inquiry into Tuna Feedlots at Louth Bay. Environment, Resources, and Development Committee, 38th Report, 3rd Session of 49th Parliament. Adelaide, South Australia. [www.parliament.sa.gov.au](http://www.parliament.sa.gov.au).

COSTO DE PÁGINA Y SEPARATAS. *Acta* no solicita ningún cobro por concepto de publicación.

CORRESPONDENCIA Y DIRECCIÓN: Toda la correspondencia deberá dirigirse a: Dra. Ana Bonilla, Directora-Editora *Acta Biologica Venezuelica*. Instituto de Zoología y Ecología Tropical, Facultad de Ciencias, Universidad Central de Venezuela. Caracas 1041-A, Venezuela. Correo: [acta.biol.ven@gmail.com](mailto:acta.biol.ven@gmail.com).



**CONTENIDO**

**CONTENTS**

**EDITORIAL**

**EDITORIAL**

Bonilla. La Biodiversidad en Venezuela: del microcosmos planctónico a los grandes felinos. xi

Bonilla. Biodiversity in Venezuela: from the planktonic microcosm to the big cats. xi

**ARTÍCULOS**

**ARTICLES**

Borregales y Guédez. Dinámica de la Hojarasca en un Bosque Seco. 437

Borregales & Guédez. Leaf Litter Dynamics in a Dry Forest. 437

Vera *y col.* Actualización de Pastos Marinos en Venezuela. 453

Vera *et al.* Seagrass Update in Venezuela. 453

Ramírez *y col.* Polinización por Esfingidos en un Bosque Deciduo. 473

Ramírez *et al.* Pollination by Sphinx Moths in a Deciduous Forest. 473

Rodríguez *y col.* Crustáceos Decápodos de la Isla de Coche. 493

Rodríguez *et al.* Decapod crustaceans of Coche Island. 493

Cañizales. Morphometry of Jaguars in Venezuela. 517

Cañizales. Morfometría de los jaguares en Venezuela. 517

Morales *y col.* Fitoplancton y biomasa zooplanctónica en el Archipiélago Los Roques. 533

Morales *et al.* Phytoplankton and Zooplankton Biomass in the Los Roques Archipelago. 533

Kohn *y col.* Variación de la forma corporal en el complejo *Bryconops melanurus*. 551

Kohn *et al.* Body shape variation in the *Bryconops melanurus* Complex. 551

**NOTA CIENTÍFICA**

Machado-Allison y Venegas. Patrón de coloración de *Pristobrycon maculipinnis*. 593

Machado-Allison & Venegas. Patrón de coloración de *Pristobrycon maculipinnis*. 593

