

UNIVERSIDAD DE ORIENTE- CUMANÁ, VENEZUELA / VOLUMEN 61 / N° 2 - 2022



BOLETIN
DEL
INSTITUTO
OCEANOGRAFICO
DE VENEZUELA



COMITÉ EDITORIAL

ANTONIO BAEZA
Clemson University,
Clemson, United State of America.

ARTURO ACERO P.
Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional
de Colombia, Bogotá, Colombia.

JOSÉ MANUEL VIÉITEZ
Universidad de Alcalá,
Alcalá de Henares, España.

MAURO NIRCHIO
Universidad de Oriente y Universidad Técnica de
Machala, Machala, Ecuador.

LUÍS TROCCOLI
Universidad de Oriente y Universidad Estatal Santa
Elena, Santa Elena, Ecuador.

CARMEN TERESA RODRÍGUEZ
Universidad de Carabobo,
Carabobo, Venezuela.

JULIÁN CASTAÑEDA
Instituto Oceanográfico de Venezuela,
Cumaná, Venezuela.

VÍCTOR HUGO DELGADO BLAS
Universidad Quintana Roo,
México.

ALFREDO GÓMEZ GASPAR
Universidad de Oriente,
Nueva Esparta, Venezuela.

EDGAR ZAPATA VÍVENES
Universidad de Oriente,
Cumaná, Venezuela.

MARIO LONDOÑO MESA
Universidad de Antioquía,
Medellín, Colombia.

JOSÉ GREGORIO RODRÍGUEZ
Universidad de Carabobo,
Carabobo, Venezuela.

JUAN ANTONIO GÓMEZ H.
Universidad de Panamá.

Indizada en :

*EBSCO, Aquatic Sciences & Fisheries Abstracts, Biosis,
Latindex, Periódica, Ulrich's Periodicals Directory,
Wildlife Review Abstracts, Zoological Record.*

*Fondo Nacional de Ciencia, Tecnología e Innovación
(FONACIT)
Nº Reg.- 19990243*

El Instituto Oceanográfico de Venezuela (IOV) constituye el núcleo primigenio de la Universidad de Oriente, creada por el Decreto de la Junta de Gobierno N° 459 de fecha 21 de noviembre de 1958. Sus actividades comenzaron el 12 de octubre de 1959, en la ciudad de Cumaná estado Sucre, Venezuela y han continuado ininterrumpidamente desde entonces.

EL BOLETÍN DEL INSTITUTO OCEANOGRÁFICO DE VENEZUELA es una revista arbitrada que tiene como objeto fundamental difundir el conocimiento científico sobre la oceanografía del Mar Caribe y el Océano Atlántico Tropical.

El Boletín fue editado por primera vez en el mes de octubre del año 1961, siendo publicado con el nombre de "Boletín del Instituto Oceanográfico". A partir del volumen n° 8 publicado en el año 1970, la portada, el formato y las normas editoriales fueron modificadas. En el año 1980 es rebautizado con el nombre actual de "Boletín del Instituto Oceanográfico de Venezuela".

INSTITUTO OCEANOGRÁFICO DE VENEZUELA

MAYRÉ JIMÉNEZ
Directora

IVIS FERMÍN
Jefe Departamento de Oceanografía

NIEVES AGUADO
Jefe Departamento de Biología Pesquera

JORGE BARRIOS
Jefe Departamento de Biología Marina

IVIS FERMÍN
Coordinador Postgrado en Ciencias Marinas

BRIGHTDOOM MÁRQUEZ
Editora Jefe

OSCAR DÍAZ, GEDIO MARÍN, GREGORIO MARTÍNEZ Y
SINATRA SALAZAR
Editores Asociados

EDYMER PARRA
Asistente Técnico

E-mail: jeiovudo@gmail.com
<https://www.iov-udo.com/revista>

CONTENIDO

Página

CERVIGÓN, F. [†] , J.L. MARVAL & A.G. GASPAR. Crisis sardinera y afectación de las especies predadoras en Nueva Esparta, Venezuela.	1
FERNÁNDEZ-MALAVÉ, J., M. JIMÉNEZ-PRIETO, S. VILLAFRANCA & T. ALLEN-PEÑA. Malacofauna bentónica submareal de la Laguna Grande del Obispo, golfo de Cariaco, Venezuela.	46
JIMÉNEZ-PRIETO, M., B. MARÍN [†] , S. VILLAFRANCA, J. FERNÁNDEZ & T. ALLEN-PEÑA. Lista de especies de moluscos de la costa occidental de la península de Araya, estado Sucre, Venezuela.	62
VERA-CARIPE, J., A. BONILLA & C. LIRA. Estado actual del conocimiento de los camarones alféidos (Crustacea: Decapoda: Alpheidae): taxonomía, filogenia y biogeografía.	72
BRITO, L. & M.I. SEGNINI DE B. Actividad biológica del extracto metanólico del alga <i>Gracilaria damaecornis</i> (Gracilariales, Rhodophyta).	135
MORALES-BENAVIDES, D., P. RODRÍGUEZ-RODRÍGUEZ & L. VALERIO-GONZÁLEZ. Prorocentrales epífitos de <i>Thalassia testudinum</i> k.d. köenig, 1805 durante la época de surgencia y relajación, en playa La Maceta, Boca del Río, estado Nueva Esparta, Venezuela.	140
RODRÍGUEZ, P., C. LIRA, N. MUÑOZ & D. MORALES. Crustáceos decápodos asociados a <i>Millepora</i> spp. (Cnidaria: Hydrozoa) en playa El Amparo, isla de Coche, estado Nueva Esparta, Venezuela.	147
RAMÍREZ-LINARES, N.J. & Y. GARCÍA-GONZÁLEZ. Algunos usos de las macroalgas marinas de arribazón.	153
VILLARROEL, J. & M. GETRUDIS. Importancia de la Big Data en las ciencias marinas.	162

CRISIS SARDINERA Y AFECTACIÓN DE LAS ESPECIES PREDADORAS EN NUEVA ESPARTA, VENEZUELA

FERNANDO CERVIGÓN[†], JUAN LUIS MARVAL¹ & ALFREDO GÓMEZ GASPAR²

¹ *Museo Marino de Margarita y Universidad de Oriente (Nueva Esparta) Venezuela; catiremarval@gmail.com*

² *Museo Marino de Margarita y Universidad de Oriente (Nueva Esparta) Venezuela; agomezgaspar@yahoo.com; <https://orcid.org/0000-002-2430-2738>*

RESUMEN: La crisis sardinera venezolana ha causado disminución de la producción pesquera en el mar Caribe, pasando de 554.064 t en 1995 a 274.184 t en 2011; en mismos años en Venezuela decreció de 390.411 t a 125.919 t. En plena crisis, se estudio la producción pesquera del Estado Nueva Esparta con énfasis en peces comercializados que fueron identificados por reconocido ictiólogo marino. Se estimaron capturas de especies pelágicas y bentónicas, consideradas predadores ictiófagos, con apoyo bibliográfico. En total, 152 especies se consideran predadoras de sardina, 66 son pelágicas que se alimentan de la sardina que vive en el pélagos, mientras que 86 especies son bentónicas y/o demersales que consumen postlarvas y juveniles de sardina (< 8 cm LT) que viven en proximidad del sustrato. De ocurrir el colapso o agotamiento de la sardina, esas especies serán afectadas, así como la estructura y función del ecosistema por la importancia de la sardina en la trama trófica y podría causar el colapso de la pesca íctica. En 2006-2007 en promedio los pescadores capturaron 22.701 t de predadores de sardina, esta cifra es 80% menor comparada con las estimadas en 2000 y 2003, la posible causa fue la crisis sardinera iniciada en 2005, porque la sardina es necesaria para la abundancia de sus depredadores. Se comenta sobre modelos tróficos para la transferencia de biomasa, su aplicación y poca utilidad en ecosistemas tropicales con alta diversidad específica y complejidad.

Palabras clave: peces predadores, sardina, pesca, oriente Venezuela, mar Caribe.

ABSTRACT: The Venezuelan sardine crisis has caused a decrease in fishing production in the Caribbean Sea, going from 554,064 t in 1995 to 274,184 t in 2011; in the same years in Venezuela it decreased from 390,411 t to 125,919 t. In the midst of the crisis, the fishing production of the Nueva Esparta State was studied with emphasis on commercialized fish that were identified by a renowned marine ichthyologist. Catches of pelagic and demersal or benthic species, considered ichthyophagous predators, were estimated with bibliographic support. In total, 152 species are considered sardine predators, 66 are pelagic that feed on the sardine that lives in the pelagos, while 86 species are benthic or demersal that can consume sardine postlarvae and juveniles (<8 cm TL) that live in proximity of the substrate. If the collapse or depletion of the sardine occurs, these species will be affected, as well as the structure and function of the ecosystem due to the importance of the sardine in the food web and could cause the collapse of the fishery. In 2006-2007, an average of 22,701 t of sardine predators were captured, this figure is 80% lower compared to those estimated in 2000 and 2003, the possible cause was the sardine crisis that began in 2005, because sardines are essential for the abundance of their predators. It comments on trophic models for biomass transfer, its application and little utility in tropical ecosystems with high specific diversity and complexity.

Keywords: predatory fish, sardine, fishing, eastern Venezuela, Caribbean Sea.

INTRODUCCIÓN

En el mar Caribe, Venezuela tiene 2.718 km de costa continental, en el nororiente (Estados Nueva Esparta y Sucre) se captura ~75% de la producción pesquera nacional, siendo riqueza caribeña excepcional (GÓMEZ 1996, 1999, 2001) por la fertilidad de sus aguas todo el año (GÓMEZ & ACERO 2020). Por volúmenes de pesca la sardina *Sardinella aurita* es la especie más importante, la captura máxima 200.232 toneladas (t) ocurrió en 2004; a mediados de 2005 disminuyó 50% comenzando crisis sardinera y durante una década la pesca < 50.000 t/año. En consecuencia la producción pesquera nacional descendió a 338.670 t en 2006; varió entre 125.919 y 170.819 t en lapso 2008-2015 y de 222.619 a 230.023 t entre 2016 y 2018 (FAO 2020). En el Caribe también disminuyó, pasando de 554.064 t a 274.184 t en el periodo 1995 a 2011 (FAO 1997, 2020) estas cifras incluyen captura en las Antillas y países continentales (Área 31 FAO) con excepción de México (GÓMEZ 1999); en 1995 la producción venezolana fue 70,46% la del Caribe, 46% en 2011 y 61% en 2018 (Tabla 1).

La sardina hace parte de los peces llamados “pequeños pelágicos” casi agotados por la pesca industrial junto a otras poblaciones por la demanda de harina de pescado y aceite (LLUCH-BELDA *et al.* 1989; ALDER *et al.* 2008). También se denominan peces “forraje” porque alimentan a depredadores (peces, calamares, mamíferos y aves marinas) y sostienen pesquerías, además aportan 20% del valor de pesca mundial, sin incluir la recreativa que los utiliza como carnada (PIKITCH *et al.* 2014). En 2018 la captura de pequeños pelágicos fueron 19'820.354 t el 20,6% de pesca mundial (FAO 2020) en el 2000 fue 33% (ALDER *et al.* 2008; PAULY 2009). En el presente siglo las *Sardinella* tienen captura promedio de 1'017.400 t/año, se pescan siete especies (FAO 2020; FROESE & PAULY 2021). Se menciona que la pesca mundial disminuye cada año y en 2014 se cumplieron 100 años del decrecimiento (1,2 millones t/año desde 1996) y colapsará en 2048 (CHRISTENSEN *et al.* 2014; PAULY & ZELLER 2017) por la pesca industrial excesiva, subregistro de capturas, la globalización e ignorar la ciencia, se considera que la pesca artesanal podría suministrar la mayor parte de la captura mundial (PAULY 2019).

En Margarita comenzó pesca y enlatado de sardina en 1927 y 1934 respectivamente (GÓMEZ *et al.* 2008) que también se utiliza como carnada en barcos atuneros, en flota pargo-mero y lanchas llamadas campaneras (>400). En 2017 se cumplieron 90 años de la pesquería de sardina, sorprende que continúe su explotación, porque no tuvo regulación ~50 años (GÓMEZ & PÉREZ 2021; GÓMEZ 2022) pronosticándose su agotamiento en 1993 (FAO 1963) sin embargo las evaluaciones estimaron disponibilidad de 850.000 t (GERLOTTO & GINÉS 1988; STROMME & SAETERSDAL 1989; CÁRDENAS & ACHURY 2002) y biomasa de 1'300.000 t (CÁRDENAS 2003). Por lo cual, afirmaron subexplotación del recurso y que industrializar su pesquería tenía gran potencial (SARPA 1996a). En Nueva Esparta, en 2003-2004 la pesca de sardina fue alrededor de 100.000 t disminuyendo 58% en 2005, continuó el decrecimiento y las capturas bajas durante más de una década (GÓMEZ 2006; GÓMEZ 2018, GÓMEZ 2018a).

Actualmente, por su precio la sardina es la proteína animal más consumida por la población nacional con menores recursos. En países de Asia, África y Latinoamérica, los pequeños pelágicos tienen consumo directo aportando proteínas, calorías y micronutrientes (PAULY 2019). Para aliviar

Tabla 1. Pesca marina en el mar Caribe en 1995, 2011 y 2018 (FAO 1997, 2020).

País	1995		2011		2018	
	toneladas	%	toneladas	%	toneladas	%
Venezuela	390.411	70	125.919	46	227.809	61
Cuba	50.342	9	22.708	8	20.637	6
Colombia	22.771	4	2.067	1	2.536	1
Republica Dominicana	16.153	3	13.032	5	12.019	3
Trinidad-Tobago	13.000	2.5	13.114	5	13.176	4
Jamaica	9.887	1.8	17.458	6	14.133	4
Guadalupe	9.500	1.7	6.000	2	3.100	1.2
Honduras	6.686	1.2	9.081	3	8.500	2
Nicaragua	5.957	1.1	14.133	5	29.402	8
Martinica	5.307	1	5.000	2	783	0.1
Haití	5.000	0.9	15.920	6	15.750	4
Barbados	3.284	0.6	1.818	1	1.732	0.2
Puerto Rico	2.516	0.4	2.024	1	1.649	0.2
Belice	1.931	0.3	5.815	2	4.315	1.5
Islas Vírgenes	1.920	0.3	1.003	0.5	287	0
Islas Caimán	112	0	125	0.1	125	0
Granada	1.486	0.3	2.322	1	2.550	1
Turk-Caicos	1.600	0.3	3.964	1.5	2.231	1
Saint Vicent	1.520	0.2	3.288	1.5	2.364	1
Saint Lucia	1.022	0.2	1.811	1	2.019	1
Antillas Holandesas	1.010	0.2	1.000	0.5	1.000	0.4
Dominica	838	0.2	662	0.3	762	0.2
Antigua	470	0.1	3.055	1.5	3.165	1.2
Costa Rica	426	0.1	416	0.2	655	0.1
Guatemala	390	0.1	440	0.2	372	0.1
Saint Kitts	220	0.06	1.810	1	1.047	0.4
Montserrat	175	0.03	33	0.1	30	0
Aruba	130	0.1	166	0.1	149	0
Total Caribe	554.064		274.184		372.297	

la pobreza sugieren aumentar capturas en niveles tróficos inferiores (GARCÍA *et al.* 2012; KOLDING *et al.*, 2016) pero se limita por el mito que no son aptos para consumo humano, aunque hasta 20% se consumen directamente (ALDER *et al.* 2008).

En década de 1970 por sobreexplotación de pequeños pelágicos se planteó que el manejo tenía que considerar las interacciones entre especies, porque los estudios evalúan capturas máximas (KOEHN *et al.* 2020) sin preguntarse cómo altera al ecosistema la extracción de millones de toneladas (MAY *et al.* 1979; ALDER *et al.* 2008). Se reconoce que la pesca industrial excesiva es responsable del colapso de principales pesquerías mundiales (BEVERTON 1990). En ecosistemas con pequeños pelágicos, es frecuente que una especie de Clupeidae o Engraulidae domine por un tiempo, la alternancia puede durar décadas (BAKUN 1998). Al respecto, no se documenta esta situación en Venezuela, porque cuando la pesquería de sardina se intensificó (década 1960) se cita captura del engráulido *Cetengraulis edentulus* (rabo amarillo) y clupeido *Opisthonema oglinum* (machuelo) usadas para elaborar harina y casi agotadas (SIMPSON & GRIFFITHS 1967). Hasta hace pocos años se aseguraba que la sobrepesca de pequeños pelágicos no afectaba los ecosistemas, pero ocasiona cambios y procesos a gran escala (JENNINGS & KAISER 1998; SZOBOSZLAI *et al.* 2015).

Después de capturas cuantiosas o colapsos de pequeños pelágicos siguen picos de abundancia de sus predadores, sin un patrón claro (CRAWFORD *et al.* 1987; MACCALL 1996). Entre 1960 y 1990 ocurrió variación poblacional de *S. aurita* en el Golfo de Guinea, donde el escómbrido *Scomber japonicus* preda larvas y juveniles de *Sardinella* (PEZENNEC & KORANTENG 1998); la sardina colapsó en 1973 y dos años después su depredador, en 1976 la sardina se recuperó, pero el depredador a los 10 años. En Perú, *Sarda chilensis* se alimenta de anchoveta (PAULY *et al.* 1987) luego de su agotamiento, un año después desapareció el predador, que reapareció cuando de nuevo abundó su presa. Estos ejemplos verifican que colapsos de pequeños pelágicos también afectan a los depredadores los cuales se recuperan pronto o después de décadas, indicando la complejidad de interacciones.

Los ecosistemas con surgencia tienen un nivel trófico intermedio, con pequeños pelágicos planctófagos que ejercen el control trófico (CURY *et al.* 2000) que puede ser de tres tipos: i) el control arriba-abajo (top-down) por el zooplancton mediado por pequeños pelágicos filtradores y ocurre en Suráfrica, Ghana, Japón y mar Negro; ii) el control abajo-arriba (bottom-up) por peces predadores y aves, sucede en Bengala, Guinea y corriente de Humboldt (Perú, Chile) y iii) el control cintura de avispa (wasp-waist) presente en ecosistemas con nivel trófico intermedio dominado por pequeños pelágicos (BAKUN 1966) verificado en Suráfrica, la base de la pirámide trófica tiene mayor número de especies que en la parte superior donde están los predadores pelágicos grandes y entre ambos grupos los pequeños pelágicos (RICE 1995).

En la surgencia del oriente de Venezuela, el patrón cintura de avispa no es claro, porque el fenómeno hidrográfico es costero y la sardina se captura en la superficie, a diferencia de otras regiones donde la pesca industrial captura pequeños pelágicos lejos de la costa y mayor profundidad. Este control tiene dudosa aplicabilidad global, se cuestiona en el Mediterráneo (CARDONA *et al.* 2015). Las interacciones entre pequeños pelágicos y peces bentónicos son poco conocidas (CURY *et al.* 2000) por ejemplo en el Atlántico oriental los cardúmenes de *Sardinella* pueden ser demersales y con relaciones tróficas (LONGHURST & PAULY 1998). En Norteamérica, los predadores demersales tienen más importancia que los pelágicos (ALDER *et al.* 2008).

Importancia de *S. aurita* en la trama trófica y valor ecosistémico: la sardina venezolana es alimento de predadores pelágicos de gran importancia comercial y se ha explotado por más de 90 años (GÓMEZ 1999, 2022; MARVAL & GÓMEZ 2001; GÓMEZ *et al.* 2006). Su ciclo de vida se caracteriza porque postlarvas y juveniles iniciales (hasta ~8 cm LT) viven en proximidad del fondo (demersales) y tienen alimentación selectiva, mientras que las sardinas preadultas (> 8-10 cm) y adultas (>17 cm) son pelágicas y filtradoras de plancton (GÓMEZ 2015). En ambos hábitats, la sardina es alimento de especies de peces y moluscos, por lo que tiene función trófica fundamental en el ecosistema regional (GÓMEZ & PÉREZ 2021).

De ocurrir colapso o agotamiento de la sardina, se afectarían sus predadores, los cuales selecciona el presente trabajo y estima su captura utilizando el detallado estudio sobre la actividad pesquera estatal realizado en años 2006 y 2007 con la correcta identificación de las especies (MARVAL & CERVIGÓN 2009). Se seleccionaron las especies bentónicas y/o demersales que pueden consumir sardina y con apoyo bibliográfico sobre su alimentación, se establece relación trófica. De ocurrir colapso sardinero estas especies serán afectadas, además de las pelágicas conocidas (GÓMEZ 1999; MARVAL & GÓMEZ 2001) y otras incluidas en este estudio. Se enfatiza en la sostenibilidad pesquera de la sardina en Venezuela, que se encuentra en grave peligro por la inminente modificación de ley de pesca, para permitir la pesca industrial de peces pelágicos que ha causado el agotamiento de muchas especies de sardinas del mundo, lo que puede ocurrir localmente, por el uso intensivo de artes denominados “máquinas” (purse seines) para pescarla (GÓMEZ 2018, 2019, 2022; GÓMEZ & PÉREZ 2021). En 2021 arribó de España el primer barco industrial, estiman captura > 2.500 t/año de sardina (Prensa MinPesca 04/06/2021).

Desde finales del pasado siglo, las evaluaciones consideran posible capturar un millón de toneladas de sardina (SARPA 1996a). Pero se olvida que la cifra incluye el alimento de depredadores, que al igual que la sardina, hacen parte del ecosistema. De colapsar o agotar el recurso, es posible que el ecosistema pelágico también colapse desde el punto de vista trófico, porque es sostén alimenticio (energético) de numerosas especies y se afectaría la biodiversidad al desaparecer o disminuir sus predadores. Desde el punto de vista ecosistémico se afectarían especies que se consumen regionalmente y la pesca artesanal que suministra alimento al país y es forma de vida de miles de personas. También cerraría la industria enlatadora y conexas, se afectarían otras industrias (concentrados, fertilizantes, farmacéutica, aceites, alimenticia, laminadoras), la acuicultura, la ganadería, la avicultura, que utilizan harina de pescado en la elaboración de piensos.

MATERIAL Y MÉTODOS

Área estudio y población pesquera: El Estado Nueva Esparta (1.150 km²) constituido por las islas Margarita, Coche y Cubagua (Fig. 1) se localiza en el centro del área de surgencia, la cual en dirección este-oeste se extiende desde la Península de Paria hasta cercanías del Cabo Codera; en dirección norte - sur, desde la línea de costa hasta borde de la plataforma (11° 30' N) que tiene amplitud de 90 km y profundidad media 66 m (HERRERA & FEBRES 1975). Los primeros meses del año es periodo de vientos fuertes (Alisios) las aguas enriquecidas ocupan área de 55.000 km² (GÓMEZ 1996; GÓMEZ & ACERO 2020) por su fertilidad y presencia de fosa anóxica de Cariaco, ha sido objeto de numerosos estudios (GÓMEZ & CHANUT 1988; GÓMEZ & BARCELO 2014).

El agua asciende desde 90-175 metros (HERRERA & FEBRES 1975) son relativamente frías, la temperatura superficial tiene 20-22° C aunque existen registros de 18° en isla Cubagua; con salinidad >36 y sales inorgánicas elevadas (100 veces mayores que en Jamaica y Barbados) que favorecen el crecimiento de plantas y animales microscópicos, que son la base nutritiva que sostiene los recursos pesqueros. La surgencia es notable desde enero hasta mayo y se percibe hasta 100 km al norte de Margarita. Las temperatura más bajas se presentan en marzo, pero en lugares específicos las aguas siempre tienen menor temperatura (GÓMEZ & CHANUT 1993) con efecto en las comunidades (GÓMEZ 1987, 1987a). En el segundo semestre, la surgencia se relaja y el área se enriquece con sílice y materia orgánica del río Orinoco, aportes de fitoplancton de lagunas costeras y otros factores. La plataforma continental tiene gran importancia por presencia de islas y archipiélagos que favorecen la concentración y retención de plancton aumentando la productividad marina (GÓMEZ & ACERO 2020). De esta forma, todo el año se mantiene la fertilidad, evidente por la abundancia de sardina y el molusco bentónico *Arca zebra*, principales recursos marinos del país.

En la región se cita presencia de 11.292 pescadores (SARPA 1996a) pero en Nueva Esparta viven ~20.000 pescadores en > 70 comunidades (Fig. 1) faenan en ~ 6.000 embarcaciones costaneras (peñeros <10 m de eslora), 900 lanchas campañeras (11-14 m) y 450 lanchas de altura (>15 m) todas de construcción artesanal y utilizan 30 artes de pesca (MARVAL & GÓMEZ 2001; MARVAL & CERVIGÓN 2009) la pesca constituye su forma de vida y sostén familiar.



Fig. 1. Estado Nueva Esparta (Venezuela) constituido por las islas Margarita, Coche y Cubagua, se muestran las principales comunidades pesqueras.

Método: En los once municipios de Nueva Esparta se obtuvo información pesquera por visitas periódicas a los mercados, pescaderías (pesas) y lugares de desembarque. Se entrevistaron pescadores y presidentes de Asociaciones, que aportaron datos reales para sincerar deficientes estadísticas oficiales. Semanalmente se obtuvo información cuando los pescadores llegaban de faenar o pesquería, visitándolos en rancherías o casas. Cuando hacían capturas cuantiosas, se obtenía información directa y de compradores (caveros). Se seleccionaron localidades con mayores desembarques diarios: La Guardia (Palotal), Juan Griego, La Galera, Guayacán, Manzanillo, El Tirano, Pampatar (La Caranta), Playa Moreno, Playa Valdez, Los Cocos, El Guamache, Punta de Piedras, Laguna de Raya, Chacachacare, Boca del Río, Barbasco, Guayacancito, El Horcón, Boca chica, Punta Arenas, Boca de Pozo, Robledal, La Pared, El Tunal. Cada semana, se obtuvieron datos en mercados de Porlamar (Los Cocos y Conejeros).

No se utilizaron cifras oficiales por el alto grado de error, no diferenciar especies, equivocar los nombres o utilizar nombres genéricos para especies distintas, sin especificar cantidad. Es difícil identificar correctamente las especies porque el mismo nombre se aplica a otras diferentes, por ejemplo se llama pargo, a diez especies con muy distinta calidad, al igual que tres especies de carite y dos de sierra (MARVAL & CERVIGÓN 2009). Durante 2006 y 2007 se estudio la producción pesquera en Nueva Esparta, identificando las especies que se comercializan, se menciona su nombre común y las cifras de captura en toneladas (t). Esta información se utiliza para actualizar las especies que pueden consumir sardina, siendo la base alimentaria de especies de importancia comercial extraídas por los pescadores. Se realizó búsqueda bibliográfica en instituciones regionales (Universidad de Oriente y Fundación La Salle) sobre alimentación de especies capturadas, en la mayoría de estudios se indica presencia o restos de peces, se asume ictiófagos y alimentarse de sardina, por ser la especie más abundante.

RESULTADOS

En Nueva Esparta se identificaron 152 especies (incluidas en 53 familias) predadoras de sardina que constituyen 73,4% de 207 comercializadas en 2006 y 2007 (MARVAL & CERVIGÓN 2009). Por cuantía de capturas la sardina *S. aurita* es la más importante, en los años indicados se capturaron 10.803 t y 9.230 t (promedio 10.017 t/año) cifras bajas, que tienen relación con la crisis sardinera iniciada en 2005, en el Estado su pesca disminuyó 90% comparada con 2003 y 2004 (GÓMEZ 2008, 2018, 2019, 2022).

Los peces y moluscos predadores de sardina que se comercializan, son estima del volumen de capturas, así en 2006 se pescaron 22.526 t y 22.875 t en 2007 (promedio 22.701 t/año) de especies depredadoras. La Tabla 2 muestra las principales familias y/o grupos que tienen relación trófica con la sardina, su captura en dos años de estudio, el promedio y el hábitat donde viven. Considerando ambos hábitats en conjunto, tres familias pelágicas (Scombridae, Carangidae y Trichiuridae) fueron 59,1% de capturas; dos familias bentónicas y/o demersales (Lutjanidae y Haemulidae) el 14,8% y el grupo tiburones y rayas 6,9%.

Especies pelágicas predadoras de sardina en Nueva Esparta (Tabla 3 y 4)

Familia Scombridae: se identificaron 12 especies, incluye las carachanas o cabañas (negra, pintada y blanca) *Auxis thazard*, *Euthynnus alletteratus* y *Sarda sarda*; los carites (lucio/sierra,

Tabla 2. Captura de depredadores (t) de sardina en Nueva Esparta (años 2006 y 2007)
P= pelágico DB= demersal y/o bentónico

Familia / Grupo	2006 tm	2007 tm	Pesca promedio t	%	Habitat
Scombridae	7.613	6.030	6.822	30,3	P
Carangidae	4.209	4.393	4.301	19,2	P
Trichiuridae	1.294	3.025	2.160	9,6	P
Lutjanidae	1.692	2.432	2.062	9,2	DB
Tiburones – rayas	1.296	1.810	1.553	6,9	P DB
Haemulidae	1.788	718	1.253	5,6	DB
Cephalopodos	662	1.533	1.098	4,9	P DB
Coryphaenidae	1.019	607	813	3,7	P
Peces de pico	1.113	335	724	3,3	P
Ariidae	221	330	276	1,3	DB
Serranidae	232	251	242	1,1	DB
Pomatomidae	139	315	227	1,0	P
Sciaenidae	291	123	207	0,9	DB
Elopidae	201	111	156	0,70	P
Sphyraenidae	139	167	153	0,7	P
Priacanthidae	53	109	81	0,4	P
Tetraodontidae	40	98	69	0,3	DB
Centropomidae	39	65	52	0,3	P
Labridae	58	44	51	0,2	DB
Latilidae	53	39	46	0,3	DB
Gerreidae	45	33	39	0,1	DB
Belonidae	45	31	38	0,2	P
Prionotidae	47	24	36	0,1	DB
Scaridae	30	38	34	0,1	DB
Ephipiidae	23	37	30	0,2	P
Branchiostegidae	42	12	27	0,2	DB
Mullidae	13	39	26	0,1	DB
Sparidae	29	20	25	0,1	DB
Acanthuridae	21	19	20	0,1	DB
Batrachoididae	23	14	19	0,1	DB
Rachycentridae	11	17	14	0,1	P
Holocentridae	13	11	12	0,05	DB

Hemirhamphidae	3	18	11	0,1	P
Stromateidae	9	9	9	0,03	P
Megalopidae	9	9	9	0,03	P
Ostraciidae	7	8	8	0,03	DB
Scorpaenidae	4	1	3	0,02	DB
TOTAL	22.526	22.875	22.701		

pintado y chinigua) *Scomberomorus cavalla*, *S. brasiliensis* y *S. regalis*; la sierra canalera o peto *Acanthocybium solandri*; los atunes: albacora *Thunnus alalunga*; aleta amarilla *T. albacares*; atún ojo gordo *T. obesus*; atún bonito *Katsuwonus pelamis* y la cachorreta *Scomber japonicus*. En 2006 y 2007 la captura de escómbridos fueron 7.613 t y 6.030 t (Tabla 4); las especies más capturadas anualmente son cabañas (>2.300 t), carites (>1.100 t), albacoras (> 800 t) y cachorreta (> 380 t). Las cabañas se alimentan de cardúmenes de clupeidos (DE SYLVA & RATHJEN 1961); en el oriente venezolano, cabañas, carites y atunes en general son predadores de sardina (ETCHEVERS 1976; TORRES 1986; BASHIRULLAH & ACUÑA 1988; RAMÍREZ-ARREDONDO 1994; CERVIGÓN 1994). En 1995 la pesca nacional de escómbridos alcanzó 11.577 t el 80% en el oriente (SARPA 1996). En el 2000 en Nueva Esparta capturaron 25.000 t de escómbridos (MARVAL & GÓMEZ 2001). En modelo trófico estimaron 5.500 t/año la captura de escómbridos y picúas (MENDOZA 2003).

Familia Carangidae: se identificaron 21 especies, más abundantes fueron: el cataco ojón *Selar crumenophthalmus*, lamparosa *Selene setapinnis* y cataco garretón *Trachurus lathami*; también incluye los denominados “atuncito” trompa hierro *Caranx crysos* y “atún” medregal *Seriola rivoliana*; cuatro especies de cojinúas (amarilla, “atún”, listada y negra) *C. bartholomaei*, *Seriola dumerili*, *S. fasciata* y *C. ruber*; palometa *Alectis ciliaris*; jurel *Caranx hippos*; macarela *Decapterus macarellus*; peje rata *Elagatis bipinnulata*; chicharra *Chloroscombrus chrysurus* y huele chicharra *Hemicaranx amblyrhynchus*; los pámpanos (amarillo, ericero, listado y mono) *Trachinotus carolinus*, *T. falcatus*, *T. goodei* y *Peprilus paru* (Stromateidae); chuparaco *Decapterus punctatus* y guaimeque *Seriola zonata*. La mayoría de especies son pelágicas neríticas, forman cardúmenes y carnívoras (BERRY 1977; RANDALL 1968; RODRÍGUEZ 1987; MUNRO 1983). Las capturas en 2006 y 2007 fueron 4.218 y 4.402 t (Tabla 4). En 1995 se capturaron 9.031 t de carángidos (SARPA 1996) y 15.000 t en Nueva Esparta el 2000 (MARVAL & GÓMEZ 2001). En modelo trófico estimaron 9.200 t/año (MENDOZA 2003). Las especies más capturadas anualmente fueron los catacos (>1.900 t) también usados como carnada para atunes y peces de pico (TOBIAS 1987); lamparosa (> 900 t); macarela (> 375 t); jureles, trompa de hierro (> 230 t) y cojinúas (> 120 t). Los carángidos constituyen recursos abundantes y apreciados como alimento; entre mayo y julio el jurel forma enormes cardúmenes que avanzan próximos a las costas, se captura con grandes artes playeros (CERVIGÓN 1993). A pesar de su importancia la biología de la mayoría de especies no ha sido estudiada, con la excepción de los pámpanos y su crecimiento MARTÍNEZ 1980; GÓMEZ & CERVIGÓN 1986).

Familia Trichiuridae: el tajalí *Trichiurus lepturus* tuvo captura de 1.294 t y 3.025 t en 2006 y 2007 (Tabla 4). Al norte de Margarita se pescan (profundidad >100 m) ejemplares de

tajalí de canal *Evoxymetopon taenitus* con dos metros de longitud y peso de 6,3 kg (CERVIGÓN 2011). A partir de 2017 el tajalí se exporta al Asia donde tiene precio alto (\$15/kg). Entre diciembre y mayo se pesca con cordel, cerco playero y máquina de argolla. Es predador de sardina, por la crisis su pesca disminuyó (GUEVARA *et al.* 2014). Se alimenta de peces y calamares, durante el día forma cardúmenes demersales y se encuentra hasta 100 m de profundidad (NAKAMURA & PARIN 1993) pero en Sucre y norte de Margarita, se captura a mayores profundidades, con línea de mano y filete fondero. Los ejemplares grandes se pescan con luz artificial y máquinas de argolla (bolsos), entre noviembre y marzo la captura diaria alcanza 400-500 kg por peñero. En 2010 fue muy abundante en la Península de Paria, cada día tres pescadores con cordel extraían hasta 1.200 kg promedio 300 kg/peñero (FARIÑA *et al.* 2011).

Familia Istiophoridae: son los peces de pico, de gran talla y aguas cálidas. Se identificaron cuatro especies, de familia Istiophoridae dos agujas (azul y blanca) *Makaira nigricans* y *Kajikia albida* y pez vela o palagar *Istiophorus albicans*; de Xiphiidae el pez espada *Xiphias gladius*. Las agujas abundan de noviembre a marzo; el palagar y pez espada de enero a mayo. Se alimentan de sardinas y calamares (BARRETO *et al.* 2005) en la costa central consumen cabañas, catacos, cachorretas y otros peces, incluso bentónicos (GARCÍA DE LOS SALMONES *et al.* 1989; HERNÁNDEZ-GARCÍA 1995; AROCHA 2006; AROCHA & MARCANO 2006). Se pescan con palangre, filete derivante y cordel. En 2006 y 2007 se pescaron 1.113 t y 335 t, las más frecuentes fueron aguja blanca y palagar (Tabla 4). En 1995 se capturaron 1500 t de agujas y 400 t de pez espada (SARPA 1996). Se cita que las capturas máximas ~ 1.150 t se obtuvieron en 2006 (ARROCHA *et al.* 2015).

Familia Coryphaenidae: el dorado *Coryphaena hippurus* tiene gran importancia económica y apreciado como alimento. Es predador de peces y calamares (PALKO *et al.* 1982; OXENFORD & HUNTE 1999; LUCKHURST 2017). En Nueva Esparta se capturaron 1.019 t y 607 t en 2006 y 2007 (Tabla 4), se pesca con cordel, palangre y filete derivante. En Margarita es frecuente entre enero y agosto (captura > 800 t/año) durante el día vive en superficie (10-20 m) y en la noche hasta 200-300 m. En lapso 1991-1997 pescadores artesanales pescaron hasta 697 t (ARROCHA *et al.* 1999).

Tabla 3. Familias y grupos de depredadores pelágicos de sardina en Nueva Esparta. Se muestra el promedio comercializado (toneladas) en años 2006-2007.

Familia	toneladas
Scombridae	6822
Carangidae	4301
Trichiuridae	2160
Coryphaenidae	813
Peces de pico	724
Tiburones y rayas	529
Pomatomidae	227
Elopidae	156
Sphyrnidae	153
Priacanthidae	81
Centropomidae	52
Loliginidae (calamar)	49
Belonidae	36
Ephippidae	30
Rachycentridae	14
Hemirhamphidae	11
Stromateidae	9
Megalopidae	9
TOTAL	16.176 t

Tabla 4. Especies pelágicas predadoras de sardina y capturas (t) en Nueva Esparta (2006/2007).

Familia	Nombre común	Nombre científico	2006 t	2007 t
Scombridae	cabaña negra	<i>Auxis thazard</i>	1.085	2.045
	cabaña pintada	<i>Euthynnus alletteratus</i>	1.549	897
	cabaña blanca	<i>Sarda sarda</i>	790	672
	carite lucio-sierra	<i>Scomberomus cavalla</i>	489	169
	carite pintado	<i>Scomberomorus brasiliensis</i>	807	885
	carite chinigua	<i>Scomberomorus regalis</i>	532	470
	sierra canalera	<i>Acanthocybium solandri</i>	66	31
	atún albacora	<i>Thunnus alalunga</i>	1.394	286
	atún aleta amarilla	<i>Thunnus albacares</i>	327	84
	atún ojo gordo	<i>Thunnus obesus</i>	168	114
	atún bonito	<i>Katsuwonus pelamis</i>	4	2
	cachorreta	<i>Scomber japonicus</i>	402	375
Total (t)			7.613	6.030
Carangidae	cataco ojón	<i>Selar crumenophtalmus</i>	1.982	1.372
	cataco garretón	<i>Trachurus lathami</i>	31	462
	atún trompa hierro	<i>Caranx crysos</i>	359	120
	atún medregal	<i>Seriola rivoliana</i>	33	19
	cojinúa amarilla	<i>Caranx bartholomaei</i>	40	17
	cojinúa atún	<i>Seriola dumerili</i>	37	56
	cojinúa listada	<i>Seriola fasciata</i>	5	7
	cojinúa negra	<i>Caranx ruber</i>	226	89
	lamparosa	<i>Selene setapinnis</i>	802	1.103
	palometa	<i>Alectis ciliaris</i>	53	23
	jurel	<i>Caranx hippos</i>	374	99
	macarela	<i>Decapterus macarellus</i>	125	627
	peje rata	<i>Elagatis bipinnulata</i>	95	87
	chicharra	<i>Chloroscombrus chrysurus</i>	18	231
	huele chicharra	<i>Hemicaranx amblyrhynchus</i>	6	56
	pámpano amarillo	<i>Trachinotus carolinus</i>	18	14
	pámpano ericero	<i>Trachinotus falcatus</i>	1	2
	pámpano listado	<i>Trachinotus goodei</i>	1	7
Stromateidae	pámpano mono	<i>Peprilus paru</i>	9	9
	chuparaco	<i>Decapterus punctatus</i>	1	1

	guaimeque	<i>Seriola zonata</i>	2	1
Total (t)			4.218	4.402
Trichiuridae	tajalí	<i>Trichiurus lepturus</i>	1.294	3.025
Total (t)			1.294	3.025
Istiophoridae	aguja azul	<i>Makaira nigricans</i>	130	41
	aguja blanca	<i>Kajikia albida</i>	390	144
	pez vela- palagar	<i>Istiophorus albicans</i>	538	111
Xiphiidae	pez espada	<i>Xiphias gladius</i>	55	39
Total (t)			1.113	335
Coryphaenidae	dorado	<i>Coryphaena hippurus</i>	1.019	607
Total (t)			1.019	607
Elopidae	malacho	<i>Elops saurus</i>	201	111
Total (t)			201	111
Megalopidae	sábalo	<i>Megalops atlanticus</i>	8,6	8,5
Total (t)			9	9
Sphyraenidae	picúa china	<i>Sphyraena picudilla</i>	14	93
	picúa corsaria	<i>Sphyraena barracuda</i>	97	57
	picúa lista amarilla	<i>Sphyraena guachancho</i>	28	17
Total (t)			139	167
Pomatomidae	anchova	<i>Pomatomus saltatrix</i>	139	315
Total (t)			139	315
Centropomidae	robalo	<i>Centropomus undecimalis</i>	39	64
	robalo maqueque	<i>Centropomus ensiferus</i>		1
Total (t)			39	65
Priacanthidae	catalana	<i>Priacanthus arenatus</i>	53	109
Total (t)			53	109
Tiburones / cazones				
Carcharhinidae	cazón amarillo	<i>Rhizoprionodon porosus</i>	66	28
Carcharhinidae	cazón chino	<i>Rhizoprionodon lalandii</i>	11	
Carcharhinidae	macuira	<i>Carcharhinus limbatus</i>	38	13
Carcharhinidae	tiburón bobo	<i>Carcharhinus spp.</i>	152	46
Carcharhinidae	tintorera	<i>Galeocerdo cuvier</i>	12	11
Lamnidae	tiburón carite	<i>Isurus oxyrinchus</i>	10	
Sphyrnidae	cornua	<i>Sphyrna spp.</i>	15	7
Ginglymostomatidae	tiburón gata	<i>Ginglymostoma cirratum</i>	10	

Squatinae	pez angel	<i>Squatina dumeril - angel</i>	65	37
Squalidae	tiburón puya	<i>Squalus acanthias</i>	26	13
Triakidae	viuda amarilla	<i>Mustelus higmani</i>	325	1235
Triakidae	viuda virma	<i>Mustelus canis</i>	22	31
Subtotal			752	1.421
Rayas				
Rhinobatidae	chola	<i>Pseudobatos percellens</i>	9	7
Myliobatidae	chucho pintado	<i>Aetobatus narinari</i>	79	12
Myliobatidae	chucho blanco	<i>Myliobatis freminvillei</i>	11	3
Mobulidae	manta	<i>Mobula birostris</i>	9	
Dasyatidae	raya blanca	<i>Hypanus americana</i>	195	225
Dasyatidae	raya hocicona	<i>Hypanus guttata</i>	32	39
Rhinopterae	tiravira	<i>Rhinoptera bonasus</i>	209	103
Subtotal			544	389
Total (t)			1.296	1.810
Ephippidae	paguara	<i>Chaetodipterus faber</i>	23	37
Total (t)			23	37
Latilidae	doncella	<i>Lopholatilus chamaeleonticeps</i>	53	39
(Branchiostegidae)	paleta	<i>Caulolatilus chrysops</i>	42	12
Total (t)			95	51
Belonidae	marao machete	<i>Ablennes hians</i>	30	8
	marao ojon	<i>Tylosorus acus</i>	5	3
	marao lisero	<i>Tylosurus crocodilus</i>	7	2
Hemiramphidae	marao blanco	<i>Hyporhamphus unifasciatus</i>	2	11
	marao fosforo	<i>Hemiramphus brasiliensis</i>	1	7
Total (t)			45	31
Rachycentridae	peje negro, bacallao	<i>Rachycentron canadum</i>	11	17
Total (t)			11	17
Cephalopodos	calamar	<i>Doryteuthis plei</i>	52	36
Loliginidae	sepia	<i>Loligo pealei</i>	3	7
Total (t)			55	43

Familias Elopidae y Megalopidae: son los malachos y sábalos, con especies *Elops saurus* y *Megalops atlanticus*. Son ictiófagos (CERVIGÓN 1991) se pescan todo el año con cerco jurelero y máquina de argolla (promedio >150 t) el malacho es frecuente de septiembre a febrero. En Margarita, la pulpa de malacho se aprecia como alimento. En 2006 y 2007 se capturaron 201 t y 111 t de malacho y 9 t de sábalo, en ambos años (Tabla 4).

Familia Sphyrnidae: se pescan tres especies de barracudas o picúas (china, corsaria y lista amarilla) *Sphyrna picudilla*, *S. barracuda* y *S. guachancho*. En 2006 y 2007 pescaron 139 t y 167 t, la picúa corsaria es más capturada (Tabla 4). Son depredadoras de peces y cefalópodos (MOLINET 1982; CERVIGÓN 1993). Abundan todo el año (pesca promedio >100 t) pero de febrero a mayo abunda la *S. picudilla*. Se pescan con cordel, cerco playero, filete fondero, palangre derivante y arpón.

Familia Pomatomidae: la anchova *Pomatomus saltatrix*, es ictiófaga voraz (CERVIGÓN 1993). En 2006 y 2007 se capturaron 139 t y 315 t (Tabla 4) se pesca con cordel y filetes (>220 t/año).

Familia Centropomidae: se captura róbalo *Centropomus undecimalis* y róbalo maqueque *C. ensiferus*. Consumen peces y crustáceos (MARCANO 1976; CERVIGÓN 1991). En 2006 y 2007 se pescaron 39 t y 65 t (Tabla 4) con cerco y filete fondero (>50 t/año) abundan de julio a octubre.

Familia Priacanthidae: la catalana *Priacanthus arenatus* ingiere peces, calamares y camarones (FERNÁNDEZ 1982; NOVOA *et al.* 1998). Abunda de junio a octubre, se pesca con cordel y filete (>80 t/año). En 2006 y 2007 se capturaron 53 t y 109 t (Tabla 4).

Elasmobranquios: se identificaron 12 especies de tiburones (= cazones) y siete de rayas; en 2006 y 2007 se capturaron 1.296 t y 1.810 t (Tabla 4). Los cazones de la familia Carcharhinidae, representados por el cazón amarillo y chino, *Rhizoprionodon porosus* y *R. lalandii*; cazón bobo *Carcharhinus* sp., macuira *Carcharhinus limbatus* y tintorera *Galeocerdo cuvier*; de Lamnidae, tiburón carite *Isurus oxyrinchus*; de Sphyrnidae, cornúa *Sphyrna* spp.; de Ginglymostomatidae, tiburón gata *Ginglymostoma cirratum*; de Squalidae el tiburón puya *Squalus acanthias*; de Squatinidae, tiburón angel *Squatina dumeril* y posible captura de *S. david* (ACERO *et al.* 2016); de Triakidae las viudas, amarilla *Mustelus higmani* y virma *Mustelus canis*. Las especies mas capturadas (>750 t/año) son la viuda *M. higmani*, tiburón ángel y cazón amarillo. Los elasmobranquios pelágicos son ictiófagos y consumen sardina (GÓMEZ & BASHIRULLAH 1984; TAVARES & PROVENZANO 2000). Las rayas y tiburones demersales, como las viudas ingieren moluscos, crustáceos y peces pequeños (CERVIGÓN & ALCALÁ 1999; TAGLIAFICO *et al.* 2015). Se pescan con palangre derivante y fondero, filetes abolladores y ahorcadores. Al norte de Margarita en pesquería de viudas y cazones (*Mustelus* y *Squatina*) por peñero capturan hasta 800 kg usando filete de monofilamento, arte rechazado en varias comunidades (MARVAL & CERVIGÓN 2009).

Las rayas se representaron por la familia Rhinobatidae con la chola *Pseudobatos percellens*; Myliobatidae con chuchos (pintado y blanco) *Aetobatus narinari* y *Myliobatis freminvillei*; Mobulidae con manta raya *Mobula birostris*; Dasyatidae con rayas blanca y hocicona, *Hypanus americana* y *H. guttata*; de Rhinopteridae se identifico la tiravira *Rhinoptera bonasus*. Las rayas se alimentan de invertebrados bentónicos y peces de talla pequeña, el pez sierra (*Pristis*) ataca cardúmenes de sardina (CERVIGÓN & ALCALÁ 1999). Las rayas se pescan todo el año con filete fondero, cerco playero, palangre, filete rayero y arpón. En 2006 en Nueva Esparta se capturaron 752 t de cazones y 544 t de rayas; en 2007 fueron 1421 t y 389 t (Tabla 4). La pesca de elasmobranquios son >1.550 t/año. En el 2000 se capturaron 500 t (MARVAL & GÓMEZ, 2001). En modelo trófico estimaron 500 t/año y mayor abundancia de viuda *M. canis* (MENDOZA 2003), pero en Nueva

Esparita *M. higmani* es más frecuente. En Sucre se pescan 15 especies de tiburones y nueve de rayas, las mas capturadas son viudas *M. higmani* (36,2%) y *M. canis* (18%), las rayas *H. guttatus* (15.1%) y *H. americana* (MÁRQUEZ *et al.* 2019).

Familia Ehipiidae: la paguara *Chaetodipterus faber* ingiere organismos bentónicos y pelágicos (RANDALL 1965; BOHLKE & CHAPLIN 1968). En 2006 y 2007 se capturaron 23 t y 37 t (Tabla 4). Abunda todo el año, se pescan (> 25 t/año) con cordel, chinchorro playero, filete y nasas.

Familia Latilidae (Branchiostegidae): se identificaron la paleta *Caulolatilus chrysops* y doncella amarilla *Lopholatilus chamaeleonticeps*. Son predadores pelágicos o demersales, ingieren peces y crustáceos próximos al sustrato, viven en profundidad >150 m (CERVIGÓN *et al.* 1992; ROSS 1982). En 2006 y 2007 se capturaron 95 t y 51 t (Tabla 4) se pescan todo el año con cordel, palangre y filete fondero.

Familias Belonidae y Hemirhamphidae: incluye los maraos, de Belonidae se identificaron tres especies, el marao machete *Ablennes hians*, el ojon *Tylosorus acus* y lisero *Tylosurus crocodilus*; de Hemirhamphidae el marao blanco *Hyporhamphus unifasciatus* y fósforo *Hemiramphus brasiliensis*. Son planctófagos y carnívoros predadores de Clupeidae, Engraulidae y juveniles de cabañas (BERKELEY & HOUDE 1978; AGUILERA 1985; CERVIGÓN 1991; LONGART *et al.* 2011). En 2006 y 2007 se capturaron 45 t y 31 t. Abundan todo el año, se pescan (>30 t) con chinchorro, filete y cordel. Se utilizan como carnada en palangres y la pesca deportiva.

Familia Rachycentridae: se identifico el peje negro (= bacallao) *Rachycentron canadum*. Es pelágico depredador (CERVIGÓN 1993). En 2006 y 2007 se capturaron 11 t y 17 t. Abunda todo el año, se pesca (>12 t) con cordel, palangre fondero y arpón.

Cefalópodos: se identificaron dos especies comerciales, el calamar *Doryteuthis plei* y la sepia *Loligo pealei*, son predadores de sardina (EHRHARDT 1991). En 2005 y 2006 se capturaron 55 t y 43 t (Tabla 4) utilizando potera, cordel y chinchorro playero. Se pescan de agosto a noviembre (>45 t). En modelo trófico estimaron pesca de 1.600 t/año (MENDOZA 2003).

En resumen, se capturan y comercializan 25 familias y 66 especies de peces pelágicos y parte de cefalópodos predadores de sardina. En Fig. 2 se muestran las principales familias y grupos predadores mostrando su representación porcentual; los peces de pico formado por Istiophoridae y Xiphiidae; tiburones y rayas por Sphyrnidae, Carcharhinidae, Lamnidae, Mobulidae y Myliobatidae (parte). El 82% de capturas pelágicas corresponden a tres familias, Scombridae (42%), Carangidae (27%) y Trichiuridae (13%) la pesca promedio anual por especie, se observa en Fig. 2a y 2b. La Tabla 3 muestra las familias y grupos que tuvieron captura promedio de 16.176 t/año en 2006 y 2007.

Especies de peces bentónicos y/o demersales predadoras de sardinas juveniles (Tabla 5 y 6)

Las familias que se mencionan tienen especies bentónicas o demersales que consumen peces, por lo cual pueden ingerir postlarvas y juveniles de sardina con talla inferior a 8-10 cm que tienen hábitos demersales (GÓMEZ 2015, 2018; GÓMEZ & PÉREZ 2021). Es explicación válida para

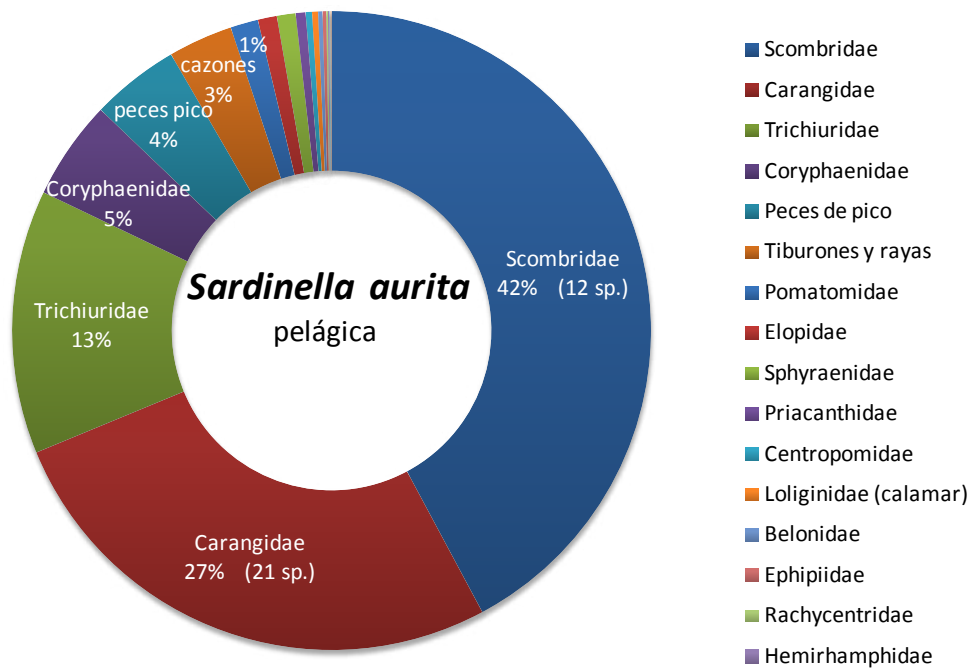


Fig. 2. Familias y grupos de predadores pelágicos de *S. aurita* en Nueva Esparta (Venezuela). Captura promedio 16.176 t/año (2005-2006). (23 familias y 66 especies).

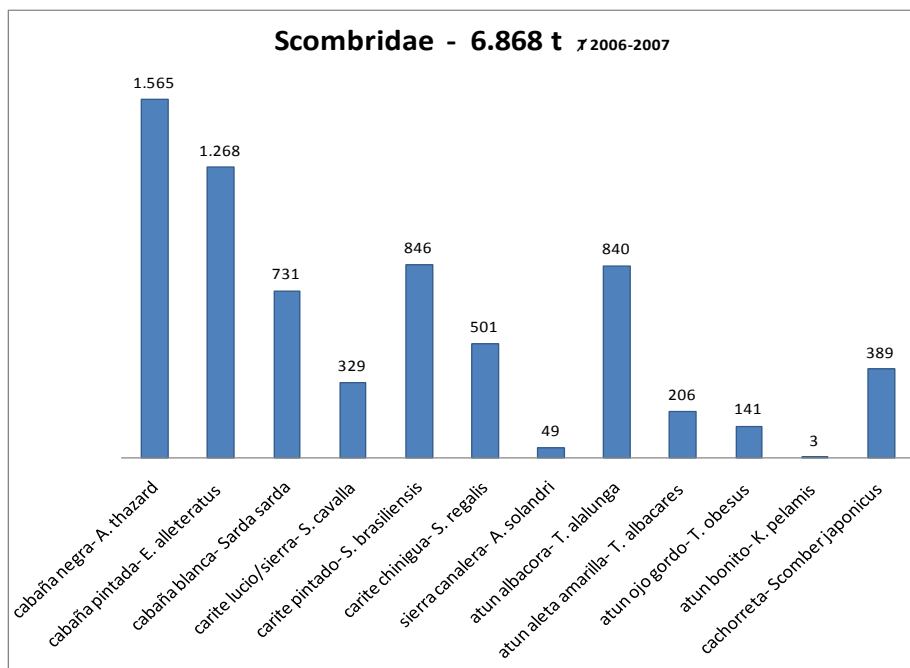


Fig. 2a. Captura promedio (2006-2007) especies de Scombridae en Nueva Esparta (Venezuela).

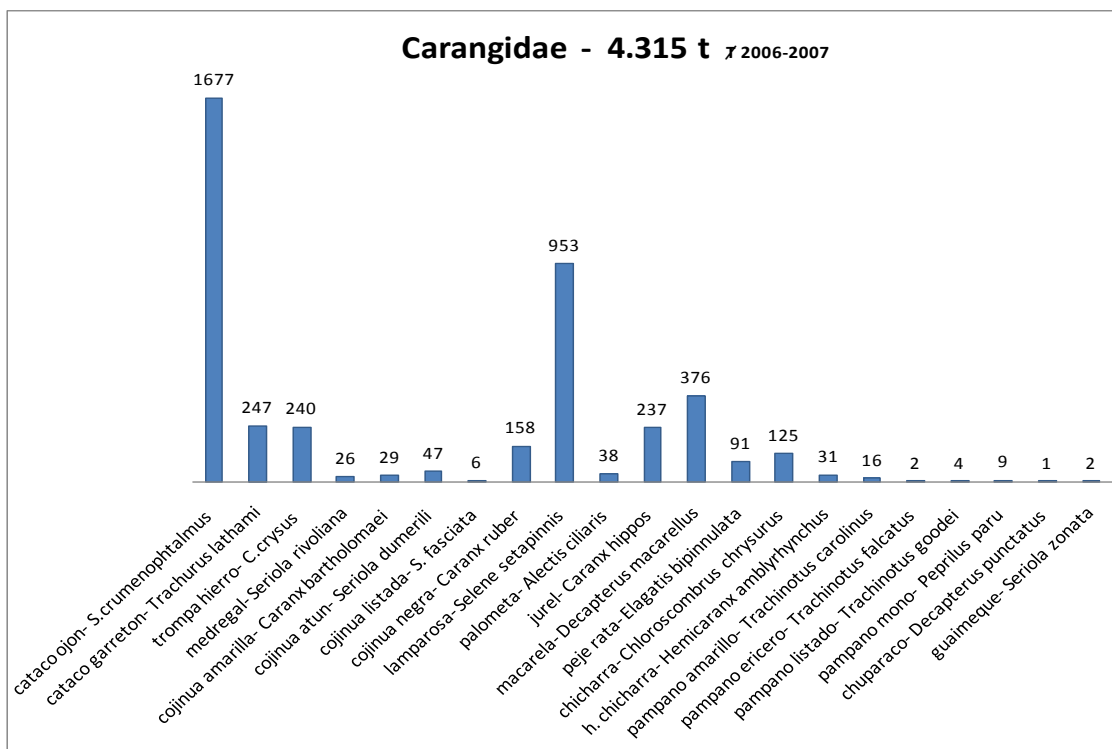


Fig. 2b. Captura promedio (2006-2007) especies de Carangidae en Nueva Esparta (Venezuela).

la abundancia de especies predatoras asociadas al sustrato (bentónicas) o proximidades, que se capturan en Nueva Esparta y en general el nororiente venezolano, realidad no encontrada en otros países del mar Caribe (Tabla 1) por cifras de pesca muy bajas. La Tabla 5 muestra las familias consideradas, su captura promedio (2006-2007) alcanzo 6.751 t/año.

Familia Lutjanidae: se identificaron 13 especies (Tabla 6). El cunaro *Rhomboplites aurorubens* tuvo mayor captura (>770 t/año). Se identificaron diez especies de pargos: el caballo *Lutjanus cyanopterus*; ceibal *L. analis*; colorado *L. purpureus*; cifre *L. buccanella*; dientón *L. griseus*; guanapo *L. synagris*; rosado (mariolo) *L. mahogoni*; yaguario *L. vivanus*; militar *Hemanthias leptus* y pargo conoro *Erythrocles monodi* (Emmelichthyidae). También capturan panchito *Pristipomoides aquilonaris* y rabirrubia *Ocyurus chrysurus*, único pargo pelágico o demersal que se pesca con cerco rabirrubero, abunda desde febrero hasta agosto. Los pargos se alimentan de crustáceos, cefalópodos y peces (HURTADO & BASHIRULLAH 1975; MUNRO 1983; MÉNDEZ 1989; CERVIGÓN 1993); en estómagos de *L. analis*, son frecuentes los Clupeidae (LORENZO 1985). En 2006 y 2007 se capturaron 1.692 t y 2.432 t con diversos artes: cordel, palangre, filete fondero, nasas, chinchorro playero y arpón, se pescan todo el año (>2.000 t). En modelo trófico, de pargos y meros estimaron captura de 5.250 t/año (MENDOZA 2003). Tienen pesquería especial por flota pargo-mero (> 400 lanchas en Nueva Esparta) que faenan en las Guayanas hasta norte del Brasil, en el 2000 se estimo captura >14.000 t gran parte vendida en las Antillas menores (MARVAL & GÓMEZ 2001).

Familia Labridae: representada por el pargo gallo *Lachnolaimus maximus*. En 2006 y 2007 se capturaron 58 t y 44 t (Tabla 6). Se alimenta de moluscos, crustáceos y peces (RANDALL 1968). Se pesca todo el año (>50 t) con nasas, chinchorro playero, arpón y cordel; abunda en el sur de Margarita e isla de Coche, grandes ejemplares se capturan en La Tortuga (CERVIGÓN 2011).

Familia Haemulidae: se identificaron 13 especies, la mayoría son corocoros (Tabla 6). Los más abundantes fueron el corocoro congo *Orthopristis ruber*; cherechere *Haemulon steindachneri*; cuji *H. aurolineatum*; margariteño *H. plumierii*; rayao *H. bonariense*; arara *Brachygenys chrysargyreum*; plateado *H. parra*; pato *H. sciurus*; amarillo *H. flavolineatum* y el queche *H. album*. En isla de Cubagua las especies más abundantes son *H. steindachneri*, *H. aurolineatum*, *O. ruber* y *H. boschmae* (PARRA *et al.* 2007) y en Los Frailes, el arará (GRANADO & GÓMEZ 1994). También se pesca canario *Conodon nobilis*; peje burro *Anisotremus surinamensis* y catalina *A. virginicus*. En 2006 y 2007 se capturaron 1.788 t y 718 t. Los corocoros viven próximos al sustrato o demersales, se alimentan de crustáceos, moluscos y peces pequeños (CUMMINGS *et al.* 1966; CENTENO 1973; GIL & BASTARDO 1975; GONZÁLEZ 1981; GUZMÁN 1989; BARRETO 1990; CERVIGÓN 1993; GRANADO & GÓMEZ 1994). Con excepción del corocoro congo, más abundante desde julio hasta octubre, las otras especies se capturan todo el año (>1.250 t) con nasas, cordel, chinchorro, filete y palangre fondero. En 2000 se pescaron 8.000 t en Nueva Esparta (MARVAL & GÓMEZ, 2001). En modelo trófico estimaron 3.840 t/año (MENDOZA 2003).

Familia Serranidae: entre meros y cunas se identificaron diez especies (Tabla 6) porque la vieja (taparumbo en Sucre) *Paralabrax dewegeri* la venden como “merito”, siendo muy distinta. De los meros, el más capturado es mero fraile *Hyporthodus flavolimbatus* (>100 t/año); también cherna, *Hyporthodus niveatus*; guaza *Epinephelus itajara*; mero batata *E. striatus* y tofia *E. guttatus*. Las cunas frecuentes son la chulinga y cuna blanca, *Mycteroperca interstitialis* y *M. cidi*; también pescan cuna guarei *M. bonaci* y negra *M. acutirostris*. En 2005 y 2006 capturaron 232 t y 251 t. Consumen peces y crustáceos (NAGELKERKEN 1979; CERVIGÓN 1991; PARRA 1992)

Tabla 5. Familias de depredadores demersales y/o bentónicas de sardina en Nueva Esparta. Se muestra el promedio comercializado (toneladas) en años 2006-2007.

Familia	toneladas
Lutjanidae	2062
Haemulidae	1253
Tiburones y rayas	1247
Octopodidae (pulpos)	1049
Ariidae	276
Serranidae	242
Sciaenidae	207
Latilidae	73
Tetraodontidae	69
Labridae	51
Gerreidae	39
Prionotidae	36
Scaridae	34
Mullidae	26
Sparidae	25
Acanthuridae	20
Batrachoididae	19
Holocentridae	12
Ostraciidae	8
Scorpaenidae	3
TOTAL	6.751 t

Tabla 6. Especies demersales y/o bentónicas predadoras de sardina y captura (t) en Nueva Esparta (2006/2007).

Familia	Nombre común	Nombre científico	2006	2007
Lutjanidae	cunaro	<i>Rhomboplites aurorubens</i>	838	715
	panchito	<i>Pristipomoides aquilonaris</i>	6	9
	pargo caballo	<i>Lutjanus cyanopterus</i>	6	5
	pargo cebal	<i>Lutjanus analis</i>	115	115
	pargo colorado	<i>Lutjanus purpureus</i>	336	1.178
	pargo cifre	<i>Lutjanus buccanella</i>	3	5
	pargo dienton	<i>Lutjanus griseus</i>	116	117
	pargo guanapo	<i>Lutjanus synagris</i>	23	18
	pargo militar	<i>Hemanthias leptus</i>	1	
	p. rosado-mariolo	<i>Lutjanus mahogoni</i>	9	4
	pargo yaguaró	<i>Lutjanus vivanus</i>	29	33
	rabirrubia	<i>Ocyurus chrysurus</i>	202	221
Emmelichthyidae	pargo conoro	<i>Erythrocles monodi</i>	8	12
Total (t)			1.692	2.432
Labridae	pargo gallo	<i>Lachnolaimus maximus</i>	58	44
Total (t)			58	44
Haemulidae	corocoro congo	<i>Orthopristis ruber</i>	548	287
	cherechere	<i>Haemulon steindachneri</i>	669	92
	cuji	<i>Haemulon aurolineatum</i>	274	43
	margariteño	<i>Haemulon plumieri</i>	92	117
	rayao	<i>Haemulon bonariense</i>	81	65
	arara	<i>Brachygenys chrysargyreum</i>	33	30
	corocoro amarillo	<i>Haemulon flavolineatum</i>	17	10
	corocoro pato	<i>Haemulon sciurus</i>	3	1
	plateado	<i>Haemulon parra</i>	22	25
	queche	<i>Haemulon album</i>	1	7
	canario	<i>Conodon nobilis</i>	12	8
	peje burro	<i>Anisotremus surinamensis</i>	34	32
	catalina	<i>Anisotremus virginicus</i>	2	1
Total (t)			1.788	718
Serranidae	cuna blanca	<i>Mycteroperca cidi</i>	12	10
	cuna chulinga	<i>Mycteroperca interstitialis</i>	37	8
	cuna guarei	<i>Mycteroperca bonaci</i>	9	8

	cuna negra	<i>Mycteroperca acutirostris</i>	9	
	mero cherna	<i>Hyporthodus niveatus</i>	2	1
	mero fraile	<i>Hyporthodus flavolimbatus</i>	111	173
	mero guaza	<i>Epinephelus itajara</i>	4	3
	mero batata	<i>Epinephelus striatus</i>	1	1
	mero tofia	<i>Epinephelus guttatus</i>	5	16
	vieja	<i>Paralabrax dewegeri</i>	42	31
Total (t)			232	251
Ariidae	bagre cacumo	<i>Bagre marinus</i>	84	45
	bagre cuinche	<i>Cathorops spixii</i>	23	245
	bagre guatero	<i>Sciaedes herzbergii</i>	26	16
	bagre loco	<i>Bagre bagre</i>	8	11
	bagre piedrero	<i>Sciades proops</i>	80	13
Total (t)			221	330
Sciaenidae	cacique	<i>Corvula sanctaeluciae</i>	61	19
	caracare	<i>Bairdiella ronchus</i>	12	10
	lambe	<i>Menticirrhus americanus</i>	28	17
	lambe plateado	<i>Menticirrhus littoralis</i>	22	16
	roncador	<i>Micropogonias furnieri</i>	34	14
	tonquincha plateada	<i>Cynoscion jamaicensis</i>	134	47
Total (t)			291	123
Prionotidae	gallina	<i>Prionotus punctatus</i>	47	24
Total (t)			47	24
Gerreidae	caguicha	<i>Diapterus auratus</i>	4	0,5
	caitipa	<i>Diapterus rhombeus</i>	14	7
	mojarra	<i>Eugerres plumieri</i>	13	7
	muñama blanca	<i>Gerres cinereus</i>	14	18,5
Total (t)			45	33
Tetraodontidae	mondeque, futre	<i>Lagocephalus laevigatus</i>	40	98
Total (t)			40	98
Scaridae	loro colorado	<i>Sparisoma viride</i>	11	11
	loro azul	<i>Sparisoma chrysopteron</i>	11	12
	loro pardo	<i>Sparisoma rubripinne</i>	5	6
	loro picúo	<i>Sparisoma aurofrenatum</i>	3	5
	loro cotorra	<i>Scarus vetula</i>	2	2

Total (t)			32	36
Sparidae	cagalona	<i>Archosargus rhomboidalis</i>	25	15
	cachicato pluma	<i>Calamus penna</i>	2	4
	sanpedra	<i>Diplodus argenteus</i>	2	1
Total (t)			29	20
Batrachoididae	sapo bocón	<i>Amphichthys cryptocentrus</i>	22	13
	sapo cotuero	<i>Batrachoides manglae</i>	1	1
Total (t)			23	14
Acanthuridae	navajón azul	<i>Acanthurus coeruleus</i>	4	9
	navajón comun	<i>Acanthurus chirurgus</i>	17	10
Total (t)			21	19
Mullidae	salmonete charco	<i>Mullus auratus</i>	6	15
	salmonete piedra	<i>Mulloidichthys martinicus</i>	7	24
Total (t)			13	39
Holocentridae	candil	<i>Holocentrus adscensionis</i>	11	10,9
	candil rabúo	<i>Holocentrus rufus</i>	2	0,1
Total (t)			13	11
Ostraciidae	torito	<i>Acanthostracion quadricornis</i>	7	8
Total (t)			7	8
Scorpaenidae	chaznete rojo	<i>Scorpaena plumieri</i>	2	0,50
	chaznete negro	<i>Scorpaena brasiliensis</i>	2	0,50
Total (t)			4	1
Octopodidae	pulpos	<i>Octopus vulgaris</i>	607	1.490
Total (t)			607	1.490

su dieta es bien conocida (RANDALL 1965, 1967, 1968; TOROSI 1982; MUNRO 1983; BRULE & RODRÍGUEZ 1993). Se capturan todo el año (>240 t) con línea de mano, ballestilla, palangre fondero, chinchorro, nasa y arpón.

Familia Ariidae: se identificaron cinco especies de bagre, todas viven próximas al substrato y forman bancos demersales. Las especies más abundantes fueron bagre cuinche *Cathorops spixii*, cacumo *Bagre marinus* y piedrero *Sciades proops*. Otras especies son bagre guatero *Sciaedes herzbergii* y bagre loco *Bagre bagre*. Todas las especies son carnívoras, consumen organismos bentónicos o demersales, principalmente camarones y peces (BULHOSA 1978; ETCHEVERS 1978; ARIAS & BASHIRULLAH 1984; CERVIGÓN 1991). En 2006 y 2007 se capturaron 221 t y 330 t (Tabla 6). En modelo trófico estimaron 2.170 t/año (MENDOZA 2003). Se pescan con filete y palangre fondero, chinchorro, cordel y nasa, se capturan todo el año (>275 t) pero el cuinche y cacumo abundan de junio a octubre.

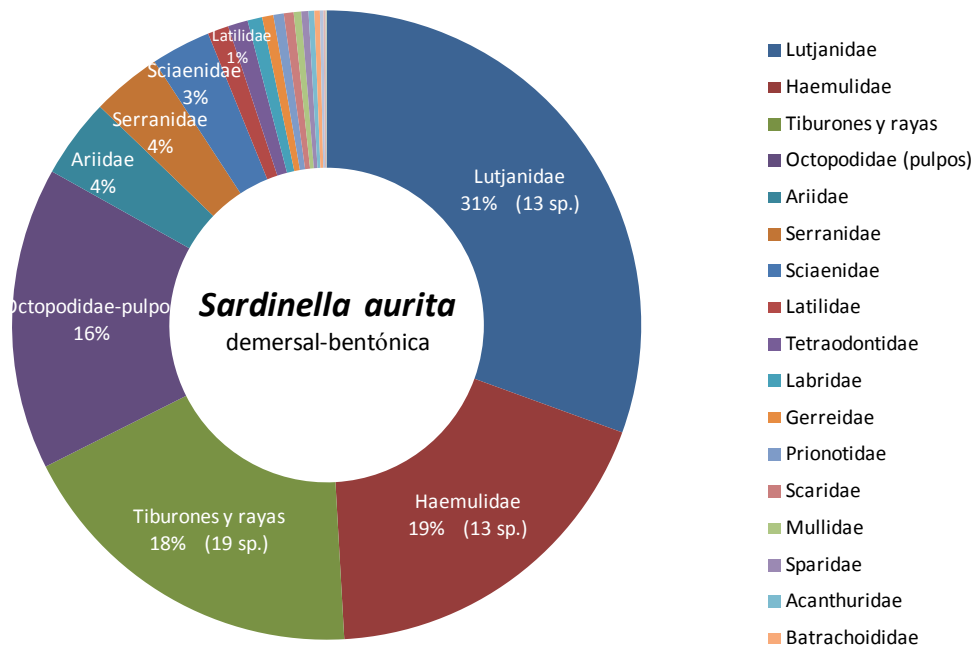


Fig. 3. Familias y grupos de predadores bentónicos y/o demersales de *S. aurita* en Nueva Esparta (Venezuela). 28 familias y 86 especies con captura promedio 6.751 t/año (2005-2006).

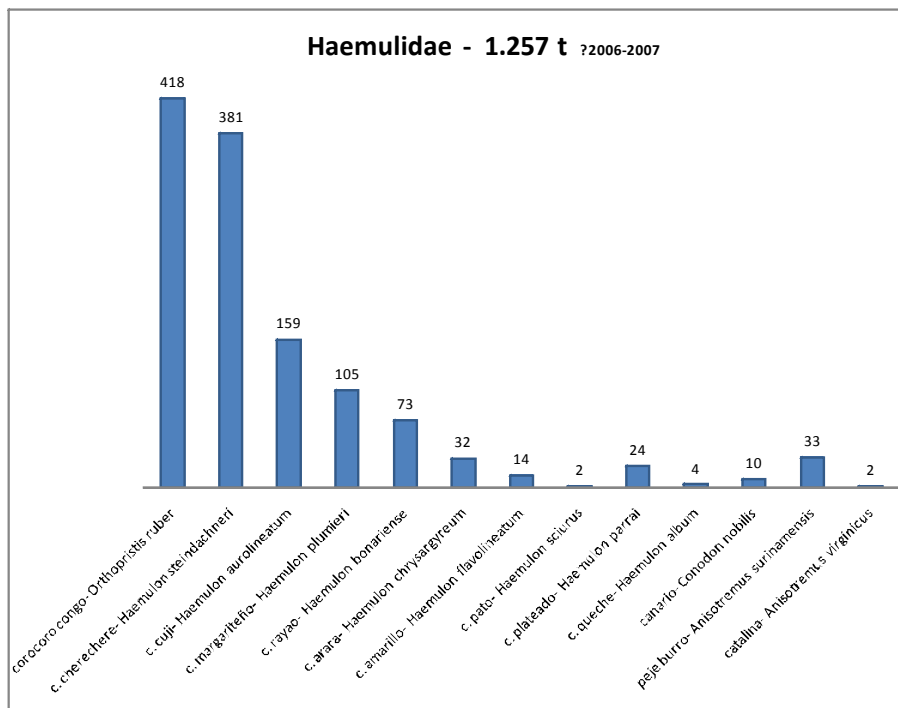


Fig. 3a. Captura promedio (2006-2007) de especies de Lutjanidae en Nueva Esparta (Venezuela).

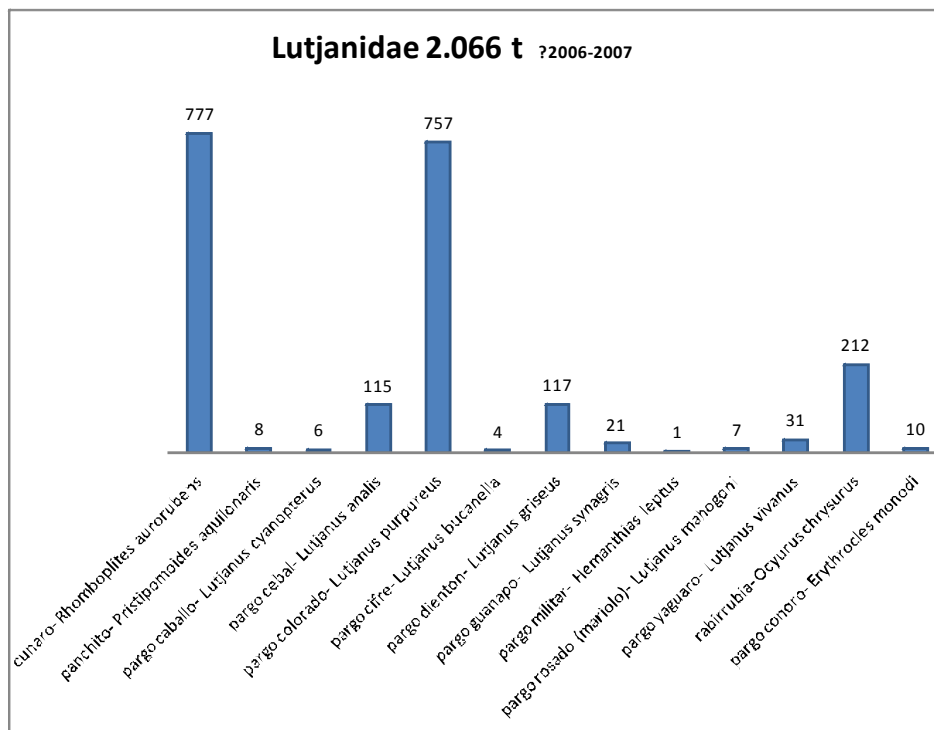


Fig. 3b. Captura promedio (2006-2007) de especies Haemulidae en Nueva Esparta (Venezuela).

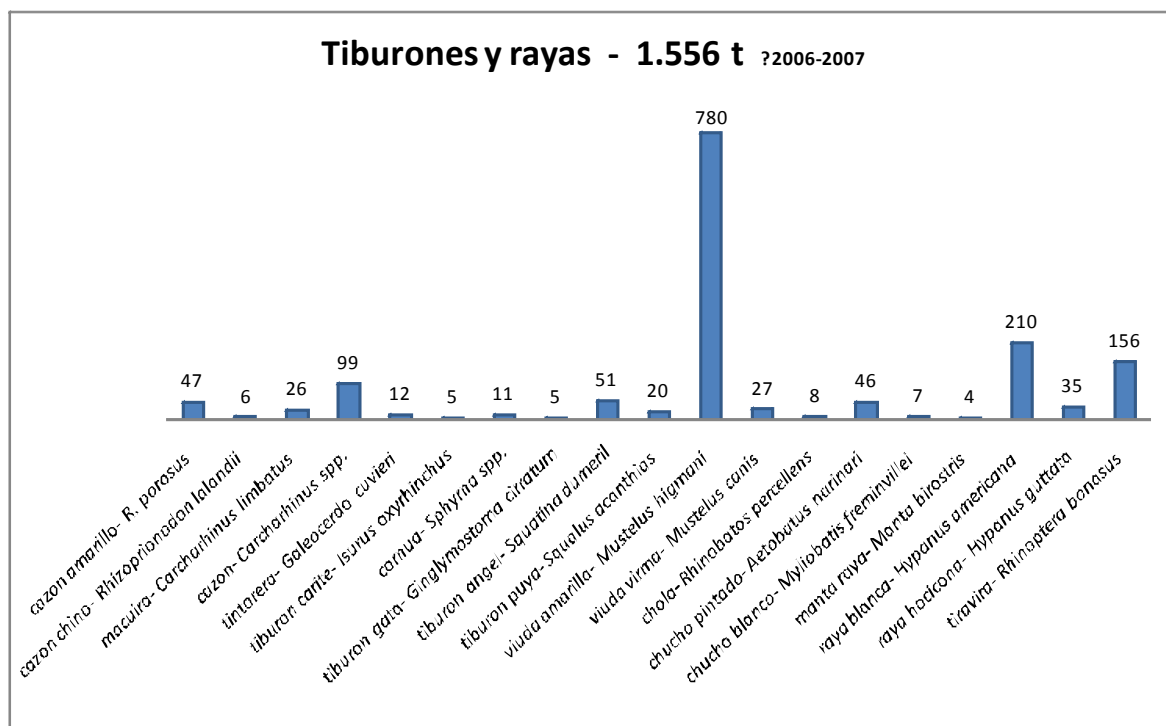


Fig. 3c. Captura promedio (2006-2007) de tiburones y rayas en Nueva Esparta (Venezuela).

Familia Sciaenidae: identificadas seis especies, la tonquincha plateada *Cynoscion jamaicensis* fue más abundante (>90 t/año). También pescan cacique *Corvula sanctaeluciae*; caracare *Bairdiella ronchus*; lambe *Menticirrhus americanus*; lambe plateado *Menticirrhus littoralis* y roncador *Micropogonias furnieri*. Los esciénidos ingieren peces, crustáceos y otros invertebrados (MORENO 1985; RUIZ 1985; CERVIGÓN 1993; NOVOA *et al.* 1998). En 2006 y 2007 se capturaron 291 t y 123 t (Tabla 6) utilizando cordel, filete fondero, chinchorro y nasa; se pescan todo el año (>200 t). En modelo trófico estimaron 2.800 t/año (MENDOZA 2003).

Familia Prionotidae: se identificó la gallina *Prionotus punctatus* que se alimenta de camarones y peces pequeños (CERVIGÓN 1991). En 2006 y 2007 se capturaron 47 t y 24 t (Tabla 6). Se pesca todo el año (>35 t) utilizando chinchorro playero y filete fondero.

Familia Gerreidae: se capturan cuatro especies: la caguicha *Diapterus auratus*; caitipa *D. rhombeus*; mojarra *Eugerres plumieri* y muñama blanca *Gerres cinereus*. En 2006 y 2007 se capturaron 45 t y 33 t (Tabla 6). En dieta de mojarra (32 ítems) se identifican larvas de peces, huevos y escamas (ARENAS-GRANADOS & ACERO 1992; LÓPEZ 1984; VÁSQUEZ 1977). Se capturan todo el año (>38 t) con filete fondero, chinchorros y nasas.

Familia Tetraodontidae: se identificó el futre o mondeque *Lagocephalus laevigatus*, ingiere peces y crustáceos (FROESE & PAULY 2020). En 2006 y 2007 se capturaron 40 t y 98 t (Tabla 6) se pesca todo el año (>70 t) con cordel y chinchorro, abunda de julio a octubre.

Familia Scaridae: se identificaron cinco especies: loro azul *Sparisoma chrysopterum*; colorado *S. viride*; pardo *S. rubripinne*; picúo *S. aurofrenatum* y loro cotorra *Scarus vetula*. En 2006 y 2007 se capturaron 32 t y 36 t (Tabla 6). Los adultos son herbívoros, también ingieren moluscos (BOHLKE & CHAPLIN 1968), invertebrados (GÓMEZ-CANCHONG *et al.* 2004) y corales (CERVIGÓN 1996). Se desconoce alimentación de juveniles, es posible que consuman postlarvas de sardina demersal. Se pescan todo el año (>35 t) con nasas, chinchorro y arpón.

Familia Sparidae: se identificaron tres especies, la cagalona *Archosargus rhomboidalis*; cachicato pluma *Calamus penna* y sanpedra *Diplodus argenteus*. En 2006 y 2007 se capturaron 29 t y 20 t (Tabla 6). La cagalona se alimenta de algas, moluscos, crustáceos y peces pequeños (GONZÁLEZ 1976; VAUGHN 1978; FADRIQUE 1981; CERVIGÓN 1993) se pesca todo el año (> 25 t) con chinchorro, filete y nasas.

Familia Batrachoididae: se identificó el sapo bocón *Amphichthys cryptocentrus* más abundante que el cotuero *Batrachoides manglae*. Se alimentan de crustáceos, moluscos y peces pequeños (GRANADO 1985; CERVIGÓN 1991). En 2006 y 2007 se capturaron 23 t y 14 t (Tabla 6). Se pescan todo el año (>18 t) utilizando nasa, cordel, palangre fondero y garrapiño.

Familia Acanthuridae: se pesca navajón azul *Acanthurus coeruleus* y navajón común *A. chirurgus*. En 2006 y 2007 se capturaron 21 t y 19 t (Tabla 6). Los adultos son herbívoros (RANDALL 1968; CERVIGÓN 1994) se desconoce alimentación de juveniles que podrían consumir presas bentónicas. Se pescan todo el año (>20 t) con nasa, chinchorro y filete.

Familia Mullidae: se identifico salmonete de charco *Mullus auratus* y de piedra *Mulloidichthys martinicus*. En 2006 y 2007 se capturaron 13 t y 39 t (Tabla 6). Se alimentan de organismos bentónicos (RANDALL 1968; CERVIGÓN 1993). Se pescan todo el año (>25 t) utilizando nasa, cordel y filete fondero.

Familia Holocentridae: se captura el candil *Holocentrus adscensionis* y candil rabúo *H. rufus*. Se alimentan de crustáceos y peces pequeños (RANDALL 1967, 1968; CERVIGÓN 1991). En 2006 y 2007 se capturaron 13 t y 11 t (Tabla 6), se pesca todo el año (>11 t) con nasas, cordel y chinchorro.

Familia Ostraciidae: se identifico el torito *Acanthostracion quadricornis*. En 2006 y 2007 se capturaron 7 t y 8 t. Se alimenta de organismos bentónicos (RANDALL 1968; CERVIGÓN 1996). Se pesca todo el año (>6 t) utilizando nasa y chinchorro.

Familia Scorpaenidae: se identifico el sapo chaznete rojo *Scorpaena plumieri* y chaznete negro *S. brasiliensis*. En 2006 y 2007 se pescaron 4 t y 1 t (Tabla 6). Consumen crustáceos y peces (RANDALL 1968; CERVIGÓN 1991) se captura todo el año (>2 t) con cordel, filete y chinchorro.

Cefalópodos: se comercializa el pulpo *Octopus vulgaris*. En 2006 y 2007 se capturaron 607 t y 1.490 t (Tabla 6). Ingieren grandes cantidades de crustáceos, moluscos y peces bentónicos (CORTEZ *et al.* 1995; LÓPEZ-URIARTE *et al.* 2010). Es posible que capture sardinas juveniles, cuando son demersales. Los pulpos se pescan de mayo a octubre (>1000 t) utilizando potera (pata gallina), cordel con anzuelos y nasa.

Se comercializan 28 familias, la Fig. 3 muestra representatividad de las principales y grupos que viven próximos al sustrato y considerados predadores de sardina. Es de notar que 68% de capturas fueron: Lutjanidae (31%), Haemulidae (19%) y grupo tiburones y rayas (18%), la pesca anual de las especies se muestra en Fig. 3a, 3b y 3c. En Lutjanidae se incluye el pargo conoro (Emmelichthyidae), en Latilidae la paleta *Caulolatilus chrysops* (Branchiostegidae); en tiburones y rayas, están Triakidae, Squatinidae, Squalidae, Rhinobatidae, Ginglymostomatidae, Dasyatidae y Myliobatidae (parte). Fueron identificadas 86 especies de predadores bentónicos y/o demersales de sardina que tuvieron captura promedio de 6.751 t en 2006 y 2007 (Tabla 5).

DISCUSIÓN

En Nueva Esparta en 2006 y 2007 en promedio fueron comercializadas 22.701 t/año de predadores de sardina en total 152 especies, 66 son pelágicas y 86 bentónicas y/o demersales, pertenecientes a 53 familias. En el Estado se capturan 207 especies, de las cuales 169 son peces (MARVAL & CERVIGÓN 2009), por lo cual si 152 especies tienen relación trófica con la sardina, significa que 90% de los peces capturados localmente, podrían afectarse por el colapso o agotamiento del recurso. En Fig. 4 se muestran las especies y/o grupos de predadores de sardina que tienen captura anual > 200 t/año, en total 88 especies que serían las más afectadas.

Con base en estadísticas pesqueras de 1994 (SARPA 1996) se considero que los predadores de sardina pertenecían a 12 familias de peces y dos grupos (tiburones-rayas y cefalópodos) en

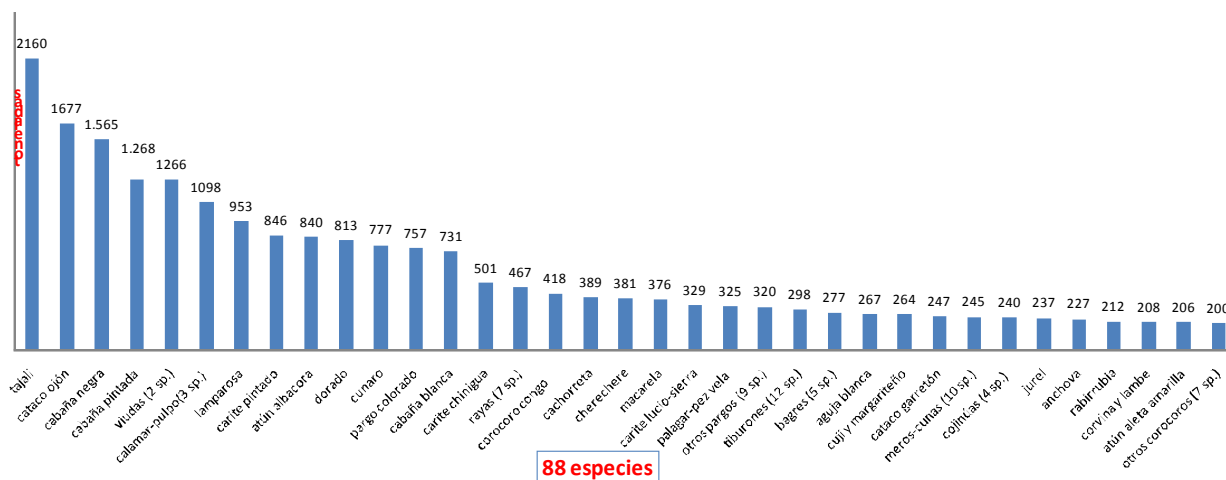


Fig. 4. Especies y grupos de predadores de sardina con captura >200 t/año, 88 especies pueden ser las más afectadas, si colapsa la sardina en Nueva Esparta (Venezuela).

su mayoría epipelágicos que forman cardúmenes y son ictiófagos. Las capturas fueron 43.575 t pero la subestimación puede alcanzar 100% (MENDOZA & FRÉON 1991 a, 1991 b; MENDOZA 2003) en consecuencia la captura real (1994) podría superar 80.000 t (GÓMEZ 1999, 2001). Si esta cifra es 10% del nivel trófico que explotan, los predadores consumen más de 800.000 t de sardina y debe agregarse la captura por pesca (153.000 t en 1994), así la biomasa sardinera podría alcanzar el millón de toneladas, sin incluir mortalidad natural y consumo por cetáceos (delfines, ballenas) y aves (GÓMEZ 1999). En Chile, los predadores pelágicos consumen sardina *Sardinops sagax*, su eficiencia de transferencia es 9,8% valor dentro del 10% calculado para ecosistemas marinos (MEDINA *et al.* 2007).

En Nueva Esparta, por información directa compilada en Instituto de Asistencia al Pescador (Inafinpes) en año 2000 la producción pesquera fueron 264.077 t de las cuales 120.000 t de sardina y 121.500 t de predadores de sardina (MARVAL & GÓMEZ 2001); en 2003 alcanzo 233.645 t (100.000 t sardina) y los depredadores 101.000 t (GÓMEZ *et al.* 2006). En 2006 la producción fue 42.342 t (sardina 10.803 t) y los predadores de sardina 22.526 t; en 2007 la producción alcanzo 36.915 t (sardina 9.230 t) y 22.875 t los predadores (Tabla 7). Comparando estas cifras se concluye que en dos años la pesca estatal disminuyo >60% y la captura de depredadores decreció 80% (Fig. 5) lo cual puede atribuirse a la disminución de la sardina. Su escasez representó gran pérdida para los pescadores, mientras que los administradores pesqueros no dieron soluciones o explicaron que ocurría, sino que responsabilizaron a los pescadores por sobrepesca de sardina (MARVAL & CERVIGÓN 2009) e imponen medidas (aumento de talla mínima de captura y veda) no justificadas (GÓMEZ 2018, 2022). Debe aplicarse medida ecosistémica limitando operatividad de “máquinas” (purse seines) hasta recuperar capturas sostenibles.

Al inicio del siglo, se afirmó que la sardina estaba subexplotada porque evaluaciones indicaban más de un millón de toneladas disponibles e industrializar la pesquería tenía potencial (SARPA 1996; SARPA 1996a). Sin embargo la industria conservera solicito tomar medidas en Sucre,

Tabla 7. Producción pesquera (toneladas t) de Nueva Esparta, pesca de sardina y captura de depredadores de sardina. (Años 2000, 2003, 2006, 2007).

Año	Producción pesquera t	Pesca sardina t	Predadores sardina t	Fuente
2000	264.077	120.000	121.500	MARVAL & GÓMEZ 2001
2003	233.645	100.000	101.000	GÓMEZ <i>et al.</i> 2006
2006	42.342	10.803	22.526	MARVAL & CERVIGÓN 2009
2007	36.915	9.230	22.875	MARVAL & CERVIGÓN 2009

Fuente cifras: 2000-2003 (Inafinpes Nueva Esparta); 2006-2007 (MARVAL & CERVIGÓN 2009).

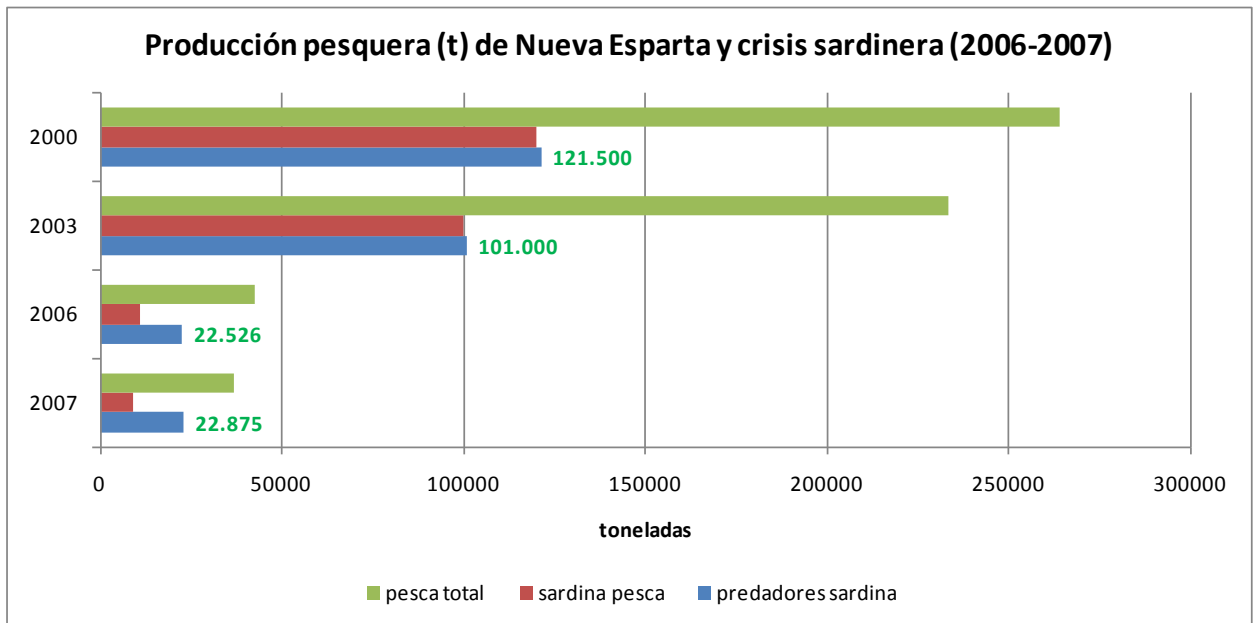


Fig. 5. Producción pesquera (toneladas) de Nueva Esparta, captura de sardina y predadores (azul) en años previos a crisis sardinera (2000-2003) y durante la crisis (2006-2007).

por reducción de capturas (GASTÓN 2003). En 2004 ocurrió la pesca record del recurso (200.232 t) volumen cuatro veces menor al estimado disponible (GÓMEZ 2018, GÓMEZ & PÉREZ 2021). En 2005 inicia crisis sardinera, sin estudio se aseguró que hubo sobrepesca (GONZÁLEZ *et al.* 2007; RUEDA 2012; MENDOZA 2015; RUEDA-ROA *et al.* 2017) pero en Margarita, estudio de 15 años (2002-2016) sobre la talla media de sardina capturada con chinchorro, no verifico sobrepesca (GÓMEZ 2018). La crisis tuvo causas ecológicas (GÓMEZ 2006, 2007, 2015; GÓMEZ *et al.* 2008, 2012, 2014) por cambio de régimen (GÓMEZ 2018a, 2019) y uso intensivo de “máquinas” en el Estado Sucre, de no tomar medidas, llegará el colapso real o su desaparición (GÓMEZ 2022).

Pasados 25 años de asegurar existencia de sardina no explotada y su potencial industrial, ha ocurrido una crisis sardinera y en 2014 aumentan la talla mínima de captura (19 cm LT) y establecen veda. Pero pasados siete años, las capturas no recuperan los niveles de inicios del siglo. Aun así, en 2020 funcionarios y empresarios nuevos, replantean industrializar la actividad pesquera para

aumentar la producción nacional. En 2021 el Ministerio de Pesca informa arribo del primer barco industrial para pescar sardina y contribuir con 5% de la producción (Prensa MinPesca 19/05/2021). Estos barcos utilizan “máquinas” (purse seines) que han agotado sardinas en muchas partes, por lo cual está en alto riesgo la sardina venezolana (GÓMEZ 2018; GÓMEZ & PÉREZ 2021; GÓMEZ 2022).

De capturar un millón de toneladas de sardina nacional, si existen, de colapsar o agotar el recurso, es posible que el ecosistema también colapse desde el punto de vista trófico, porque la sardina es sostén alimenticio (energético) de numerosas especies, 152 según este estudio y afectara la biodiversidad al desaparecer depredadores naturales. Cualquier desbalance trófico puede tener consecuencias insospechadas, de difícil recuperación a corto plazo. En este sentido es difícil aceptar que extraer un millón de toneladas de sardina, pueda calificarse como pesca sostenible y ecosistémica, porque llevaría al cierre de la industria enlatadora y conexas, afectaría la pesca artesanal, las pesquerías que utilizan sardina como carnada y parte importante de la población venezolana que consume gran cantidad de sardina fresca. Además, según la ONU las pesquerías deben ser sustentables entre 2020-2030.

Los administradores pesqueros deben considerar que desde el punto de vista biológico la sardina disponible estimada incluye el alimento de sus predadores naturales que también hacen parte del ecosistema, de permitir extraer ese volumen la trama trófica íctica podría colapsar por agotamiento del alimento de muchas especies (Figs. 2 a 4). Los depredadores son canales por los cuales deriva la energía que suministra la sardina en el nororiente de Venezuela y áreas próximas, en consecuencia el manejo inadecuado afectará no solamente el recurso, sino que causara disminución ó desaparición de predadores de importancia comercial. El costo económico puede cuantificarse en cifras, pero más importante es el costo social, afectando miles de personas que directa ó indirectamente viven de la actividad pesquera regional (GÓMEZ *et al.* 2006).

En las principales surgencias mundiales (Humboldt, Bengala, California, Canarias) la mortalidad natural de pequeños pelágicos es mayor que la pesca (JARRE-TEICHMANN & CHRISTENSEN 1998), así los grandes pelágicos ingieren 31%, los peces demersales 23%, las aves y mamíferos 19% y la pesca captura 27% (CURY *et al.* 2000). En Venezuela, la pesca máxima de sardina (200.232 t) fue ~23,5% de la disponible 850.000 t (GERLOTTO & GINÉS 1988; STROMME & SAETERSDAL 1989; CÁRDENAS & ACHURY 2002) y en 2006-2007 disminuyó a 6,7% cuando la captura promedio fue 59.211 t.

En ecosistemas templado-fríos de Norteamérica (Maine y Georges Bank) estimaron que los predadores consumieron 311.000 t/a de sardina *Clupea harengus*, los peces demersales >200.000 t cifra mayor al consumo por mamíferos (delfines, ballenas y focas), pelágicos grandes (atún aleta azul y dos tiburones) y aves (OVERHOLTZ & LINK 2007; READ & BROWNSTEIN 2003; TSOU & COLLIE 2001). Cada año los peces piscívoros y mamíferos depredan millones de toneladas de sardina (BAX 1991; OVERHOLTZ & FRIEDLAND 2000).

Con relación al ciclo del carbono, en surgencias ocurre la cadena trófica clásica y la microbial (STOCKNER 1988) la primera predomina en la transferencia de biomasa (RYTHER 1969). Los

productores primarios utilizan nutrientes provenientes de aguas profundas, la producción nueva es mayor que la regenerada. Cuando los nutrientes abundan, en el fitoplancton predominan las células grandes que consumen el zooplancton y peces planctófagos. En Perú, cuando se sobreexplotó la anchoveta el carbono fijado por productores fue a los copépodos y la anchoveta (WALSH 1981) pero cuando fue agotada, el flujo fue canalizado por copépodos que alimentaron a los eufáusidos y sardinas, además parte de producción fue al bentos, la exportación planctónica al detrito es >50% (WALSH 1983).

En las surgencias, los pequeños pelágicos utilizan ~30% de la producción primaria (JARRE-TEICHMANN & CHRISTENSEN 1998) según series de tiempo largas en California, Guinea, Japón, mar Negro y Perú, mostrando interacciones con el plancton y variación temporal de hasta 3-5 décadas (CURY *et al.* 2000; CARRASCO & LOZANO 1989). A diferencia de Bengala, en donde el zooplancton modificó su estructura y aumento dos órdenes de magnitud, porque entre 1951-1967 abundó el zooplancton grande (talla >900 μm) pero durante 1988-1996 predominó el pequeño (copépodos ciclopoideos) con talla < 900 μm (VERHEYE & RICHARDSON 1998; VERHEYE *et al.* 1998); el cambio de talla coincidió con sustitución de la sardina (Clupeidae) por la anchovia (Engraulidae). En Perú, entre 1960-1980 disminuyó la biomasa del zooplancton grande colapsando la anchoveta (ALHEIT & BERNAL 1993) se esperaba aumento del zooplancton, pero el efecto opuesto indica cambio en la dieta de predadores y en el sistema (CARRASCO & LOZANO 1989). El aumento de biomasa de sardina causó la disminución del fitoplancton, quedando menos alimento para los copépodos que ingiere la anchoveta. Así, los mecanismos de control no son independientes, actúan en conjunto y difíciles de identificar (VERHEYE *et al.* 1998).

Los biólogos pesqueros estiman la transferencia de biomasa con modelos tróficos de tres tipos: i) de mantenimiento o provisión (budget) ii) de parejas de especies y iii) modelos holísticos (ROSE *et al.* 1996). El primero describe flujos temporales entre grupos de especies, los más utilizados son Ecopath (CHRISTENSEN & PAULY 1992) y Ecosim (WALTERS *et al.* 1997) que asumen intercambio equivalente (CURY *et al.* 2000). En Bengala, modelaron los efectos poblacionales al aumentar la pesca de pequeños pelágicos y diferentes tipos de control trófico (SHANNON *et al.* 2000; RICE 1995) incluyendo al principal depredador (carángido *Trachurus*). Se dedujo mayor efecto con el control cintura de avispa que describe relaciones tróficas cuando hay control arriba-abajo del zooplancton a través de los pequeños pelágicos, que también ejercen el control abajo-arriba sobre predadores grandes, mamíferos, aves y pescadores (RICE 1995; SHANNON *et al.* 2000). Las dificultades obtenidas en ecosistemas templados y fríos, hacen que los modelos no tengan resultados coherentes y aplicación amplia en ecosistemas tropicales con alta diversidad y complejidad. La pesca industrial captura grandes cantidades de pequeños pelágicos y estiman el impacto con modelos inadecuados, al excluir factores importantes (ESSINGTON & PLAGANYI 2013; HILBORN *et al.* 2017). Los manejos basados en el ecosistema, son complejos por la retroalimentación entre pesca y poblaciones de peces. Para lograr relativa predicción, los modelos deben incluir la estructura poblacional de especies explotadas, flujos energéticos y de comunidades, depredación por tallas y capturas (SOUDJN *et al.* 2021), aun así la predicción es muy limitada.

Para la plataforma nororiental de Venezuela, estimaron la biomasa con modelo Ecopath II (MENDOZA 1993, 2003) y ecuaciones lineales (PAULY *et al.* 1993) usaron 16 grupos: tiburones,

escómbridos y barracudas, pargos y meros, calamares, roncadores, carángidos, corocoros, bagres, cachorreta, otros demersales, pequeños pelágicos, bentos heterotrófico, zooplancton, fitoplancton, productores bentónicos y detrito. La entrada de biomasa provino de evaluaciones acústicas y campañas de arrastre (años 1980). La producción primaria para sostenimiento fue 3.290 t/km²/año; la biomasa sin detrito estimada en 122 t/km²/año (78% pelágica y 22% bentónica o demersal) y la total 3.700 t/km²/año (95% pelágica). El consumo por componentes bentónicos y demersales fue 66 t/km²/año. El flujo de biomasa total 7.621 t/km²/año, parte importante se asocia al detrito y sedimento. En el pélagos ocurre mayor consumo de biomasa por el zooplancton, los pequeños pelágicos, carángidos y el bentos. Estos grupos utilizan 75% de la producción total y aportan 40% al detrito. El subsistema pelágico es poco explotado, pero el bentodemersal intensamente explotado por la pesca industrial de arrastre. El modelo concluye que los pequeños pelágicos, carángidos y la cachorreta, tienen baja explotación por la pesca (MENDOZA 2003).

En el modelo, los valores entrada de tiburones (500 t), escómbridos y barracudas (5.500 t) son inferiores a capturas promedio (2006-2007) obtenidas en Nueva Esparta (1.553 t y 6.975 t) pero las entradas de pargos, meros, carángidos, corocoros y cachorreta son ~ el doble de capturas estatales; la pesca de calamares (1.600 t) y bagres (2.170 t) son 27 y 8 veces mayores que en Nueva Esparta. Estiman en 25.000 t la captura de otros peces demersales (mullidos, priacántidos, spáridos, gerreidos y otras familias) cifra muy elevada, comparada con capturas de 152 especies en Margarita (2006-2007).

Las evaluaciones acústicas indican biomasa subexplotada de sardina, al manipular entrada de datos (80.000 t/año en 1994) el modelo deduce que la captura puede aumentarse ~50% sin alterar equilibrio del sistema (MENDOZA 2003) por lo cual la captura podría aumentar hasta 120.000 t/año. Plantearon que la estrategia para la explotación local, es incrementar la captura de sardina y de carángidos; al disminuir la sardina por la pesca, constatan un efecto positivo con mayor producción de biomasa de sardina, porque decrece la competencia intraespecífica (MENDOZA 2003). Lo anterior no es cierto, porque la captura máxima del recurso (200.232 t) fue en 2004, en 2005 inició crisis sardinera y las capturas fueron muy bajas durante >10 años siguientes, sin que aumentaran según la predicción del modelo. También concluyen que aumentar la pesca de sardina, no altera el equilibrio del sistema, lo cual es dudoso, porque el estudio sobre producción pesquera (2006 y 2007) en Nueva Esparta (MARVAL & CERVIGÓN 2009) se realizó en años de crisis, cuando la sardina y sus predadores tenían menor abundancia y fue notable la disminución de la producción pesquera estatal (este trabajo); lo que podría indicar la afectación estructural del ecosistema.

En estudio sobre predadores de sardina (GÓMEZ 1999) utilizando estadísticas 1994 (SARPA 1996) su pesca se estimó en 43.575 t (13 familias o grupos); en 2000 y 2003 la captura de predadores en Nueva Esparta (Fig. 5 y Tabla 7) alcanzó 110.000 t y en 2006-2007 el promedio 22.701 t (53 familias o grupos). Por lo cual, se concluye que desde 2006 ha ocurrido una notable disminución de capturas locales y nacionales, causada por la escasez de sardina. De tal manera que el aumento de capturas hasta 2004 y posterior crisis sardinera, si podría haber afectado el equilibrio del ecosistema, a diferencia de la conclusión del modelo Ecopath para la plataforma nororiental. Al respecto, entre 1992 y 1999 la pesca de sardina varió entre 80.000 t y 186.060 t y en lapso 2000-2004 hasta 200.232 t (GÓMEZ 2022).

En la surgencia local, parte importante de producción primaria llega al sustrato favoreciendo a moluscos sedimentívoros o filtradores, como los pelecípodos *Arca zebra*, *Pinctada imbricata*, *Atrina seminuda* y *Tivela mactroides* (= *Polymesoda arctacta*) (pepitona, ostra perla, “vieira” y guacuco) y el gastrópodo *Strombus pugilis* (vaquita) todos sostienen pesquerías en Nueva Esparta (GÓMEZ 1999a). También, parte de producción se transporta al oeste, depositándose en la cuenca Cariaco y llegar hasta costas de Barlovento. El oriente de Venezuela es la región pesquera más importante del Caribe, sin embargo se desconoce el flujo del carbono hacia los recursos bentónicos citados. Con el modelo trófico utilizado, se menciona que al disminuir la predación de organismos planctónicos (zooplankton, pequeños pelágicos) se aumentaría el flujo de biomasa al detrito (MENDOZA 2003) y después al bentos. Al respecto, en caso del colapso o agotamiento de la sardina y aumentar el flujo de biomasa al bentos, se favorecerían las poblaciones de los moluscos indicados. También, quizás podría ser posible la recuperación de otros pequeños pelágicos como el machuelo *Opisthonema oglinum* (Clupeidae) y la raboamarillo *Cetengraulis edentulus* (Engraulidae) ambas casi agotadas (década 1970) para producir harina de pescado (SIMPSON & GRIFFITHS 1967).

Las interacciones tróficas de los pequeños pelágicos mantienen la estabilidad y persistencia (resiliencia) de la comunidad (McCANN *et al.* 1998) debe tenerse precaución en su manejo y comprender o conocer la ecología en donde vive el recurso, falencia común de los que manejan la pesca en países tropicales, como Venezuela. Por ejemplo, considerar que el recurso tiene un volumen fijo y capacidad de carga permanente, conlleva a graves equivocaciones, con frecuencia se ignora que la pesca se ejerce sobre ecosistemas naturales y ocurren efectos inevitables mayores a los esperados (STEPHENSON 1997). La pesca intensiva de pequeños pelágicos y otros recursos causa incertidumbre, es urgente manejar la pesca con aproximación al ecosistema, que propuso FAO en 1979 pero el avance es lento (GRIMM 1998). Representa nueva actitud hacia la explotación de recursos renovables (JENNINGS & KAISER 1998) y para su manejo deben aportarse puntos de vista basados en conocimientos ecológicos, esenciales para el éxito en políticas de gobernanza. La mayoría de pesquerías se manejan para maximizar la captura de especies individuales, sin considerar consecuencias en el ecosistema (hábitats, comunidades, interacciones con otras especies, etc.), aspectos humanos (culturales, sociales) y económicos (KOEHN *et al.* 2020) que debe tenerse en cuenta en el manejo pesquero.

CONCLUSIONES

1. En Nueva Esparta, entre peces y cefalópodos un total de 152 especies (66 pelágicas y 86 bentónicas y/o demersales) son predadoras de sardina. De ocurrir colapso o desaparición del recurso esas especies serán afectadas, así como la biodiversidad íctica y la estructura y función del ecosistema regional por importancia de la sardina en la trama trófica.

2. En 2006 y 2007 en promedio fueron pescadas y comercializadas 22.701 t de especies pelágicas y bentónicas o demersales predadoras de sardina, esta captura es 80% menor comparada con estimaciones en 2000 y 2003. Su posible causa fue la crisis de la sardina porque es necesaria para la abundancia de sus predadores. De colapsar la sardina o agotarse, la actividad pesquera será muy perjudicada afectando a miles de personas.

3. Los modelos tróficos usados en ecosistemas templados y fríos tienen fuertes cuestionamientos, siendo poca su utilidad predictiva en ecosistemas tropicales con alta diversidad y complejidad.

4. En el oriente de Venezuela, la sardina es fundamental en la estructura trófica regional explica la abundancia de sus predadores y constituir el área pesquera más importante del mar Caribe.

AGRADECIMIENTOS

El Dr. Daniel Novoa (QEPD) primer Presidente de Insopesca, propicio registro de la producción pesquera de Nueva Esparta en años 2000 y 2003, actividad centralizada en el Inafinpes estatal. Se agradece a árbitro por valiosas sugerencias.

REFERENCIAS

- ACERO, A., J. TAVERA, R. ANGUILA & L. HERNÁNDEZ. 2016. A New Southern Caribbean Species of Angel Shark (Chondrichthyes, Squaliformes, Squatinidae), Including Phylogeny and Tempo of Diversification of American Species. *Copeia*. 104 (2): 577-585.
- AGUILERA, L. 1985. *Análisis del contenido estomacal y hábitos alimenticios del marao ojón Tylosurus acus (Lacepede 1803) de la Bahía de Mochima, Estado Sucre*. Trab. Grado Lic. Biología. Universidad de Oriente, Cumana, Venezuela. 76 pp.
- ALDER, J., B. CAMPBELL, V. KARPOUZI, K. KASCHNER & D. PAULY. 2008. Forage Fish: From Ecosystems to Markets. *Ann. Rev. Environ. Res.*, 33:153-166.
- ALHEIT, J. & P. BERNAL. 1993. *Effects of physical and biological changes on the biomass yield of the Humboldt Current ecosystem*. En: *Large Marine Ecosystems: Stress, Mitigation, and Sustainability*, 53–68 pp. Eds. K. Sherman, L. Alexander & B. Gold. Am. Ass. Adv. Sci., Washington, D.C.
- ARENAS-GRANADOS, P. & A. ACERO. 1992. Organización trófica de las mojaras (Pisces: Gerreidae) de la Ciénaga Grande de Santa Marta (Caribe Colombiano). *Rev. Biol. Trop.* 40: 287-302.
- ARIAS, A. & A. BASHIRULLAH. 1984. Estudios biológicos del bagre cuinche *Cathorops spixii* (Fam. Ariidae) en el Golfo de Cariaco, Venezuela. I. Hábitos alimenticios de juveniles. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela. Univ. Oriente*, 23(1-2): 195- 198.
- AROCHA, F., L. MARCANO, A. LAREZ, D. ALTUVE & J. ALIÓ. 1999. The fishery, demographic size structure and oocyte development of dolphinfish, *Coryphaena hippurus*, in Venezuela and adjacent waters. *Sci. Mar.* 63(3-4): 401-409.
- AROCHA, F. 2006. *Los peces de la familia Istiophoridae capturados por las flotas de Venezuela: Aspectos biológicos, pesquerías y gestión pesquera*. Trab. Asc. Prof. Asociado Universidad de Oriente, Cumana, Venezuela. 141 pp.
- AROCHA, F. & L. MARCANO. 2006. *Life history characteristics of Makaira nigricans, Tetrapturus albidus, and Istiophorus albicans from the eastern Caribbean Sea and adjacent waters*. En:

- Fourth World Fisheries Congress: Reconciling Fisheries with Conservation*. Eds. J. Nielsen, J. Dodson, K. Friedland, T. Hamon, N. Hughes, J. Musick & E. Verspoor, Procc. Amer. Fish. Soc. Symp. 49, Bethesda, Maryland.: 587-597.
- AROCHA, F., A. LAREZ, A. PAZOS, X. GUTIÉRREZ, L. MARCANO & J. SILVA. 2015. Billfish catch in the Venezuelan artisanal off-shore pelagic longline fishery: past and present (1986-2013). *Collect. Vol. Sci. Pap. ICCAT*, 71(5): 2203-2216.
- BAKUN, A. 1996. *Patterns in the Ocean: Ocean Processes and Marine Population Dynamics*. University of California Sea Grant, San Diego, California, USA, in cooperation with Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, La Paz, Baja California Sur, México. 323 pp.
- BAKUN, A. 1998. *Ocean triads and radical interdecadal stock variability: bane and boon for fishery management science*. En: *Reinventing Fisheries Management*. Ed. T. Pitcher, P. Hart & D. Pauly. Chapman & Hall, London. 331-358.
- BARRETO, M. 1990. *Alimentación, edad y crecimiento del cherechere Haemulon steindachneri de la costa del edo. Sucre, alrededores de las islas Margarita y Los Testigos*. Trab. Grad. M. Sc. Ciencias Marinas, Universidad de Oriente, Cumana, Venezuela. 100 pp.
- BARRETO, C., L. MARCANO, J. ALIO & X. GUTIÉRREZ. 2005. Análisis preliminar del contenido estomacal del pez espada, *Xiphius gladius*, en el área del Caribe. *Proc. Gulf Caribb. Fish. Inst.*, 47: 665-677.
- BASHIRULLAH, A. & A. ACUÑA. 1988. Análisis del contenido estomacal del carite pintado *Scomberomorus maculatus* Collette, Russo & Zabala, 1978 en el Orinoco de Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela*. 27(1&2): 117-122.
- BAX, N. 1991. A comparison of the fish biomass flow to fish, fisheries, and mammals in six marine ecosystems. *ICES Mar. Sci. Symposia*, 193: 198-208.
- BERKELEY, S. & E. HOUDE. 1978. Biology of two exploited species of halfbeaks, *Hemirhamphus brasiliensis* and *H. balao* from southeast Florida. *Bull. Mar. Sci.*, 28(4): 624-644.
- BERRY, F.H. 1977. Carangidae. In: *FAO Species identification sheets for fishery purposes. Western Central Atlantic (Fishing Area 31)*. Fischer, W. (Ed.). Vol. 2 FAO, Rome.
- BEVERTON, R. J. 1990. Small marine pelagic fish and the threat of fishing; are they endangered? *J. Fish Biol.*, 37 (Supplement A): 5-16.
- BOHLKE, J. & C. CHAPLIN, 1968. *The Fishes of the Bahamas and adjacent Tropical waters*. Academy Natural Sciences Philadelphia. Livingston Publ. Co. Wynnewood, Pa., 771 pp.
- BULHOSA, A. 1978. Alimentación del bagre marino *Selenaspis herzbergii* durante su crecimiento en la laguna de Tacarigua, Venezuela. *Dir. Gral. Desarr. Pesq., MAC.*, 1-17.
- BRULE, T. & L. RODRÍGUEZ. 1993. Food habits of juvenile red grouper *Epinephelus morio* (Valenciennes, 1828) from Campeche Bank, Yucatán, México. *Bull. Mar. Sci.* 52 (2): 772-779.

- CÁRDENAS, J. 2003. *Distribución y cuantificación de la biomasa íctica del mar nororiental venezolano, con énfasis especial en la sardina, determinadas por medios hidroacústicos*. 401-423 pp. En: *La sardina (Sardinella aurita), su medio ambiente y explotación en el oriente de Venezuela*. Eds. P. Freón & J. Mendoza. IRD Editions, París. 549 pp.
- CÁRDENAS, J. & A. ACHURY. 2002. Acústica pesquera de los recursos marinos del nororiente de Venezuela: evaluación y seguimiento espacio-temporal del stock de sardina (*Sardinella aurita* Valenciennes, 1847). *Mem. Soc. Cienc. Nat. La Salle* 154: 39-54.
- CARDONA, L., MARTÍNEZ, L. MATEO, R. & J. GONZÁLEZ. 2015. The role of sardine as prey for pelagic predators in the western Mediterranean Sea assessed using stable isotopes and fatty acids. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 531: 1-14. doi: 10.3354/meps11353
- CARRASCO, S. & O. LOZANO. 1989. *Seasonal and long-term variations of zooplankton volumes in the Peruvian Sea, 1964-1987*. En: *The peruvian upwelling ecosystem: dynamics and interactions*. Eds. D. Pauly, P. Muck, J. Mendo, & I. Tsukiyama. *ICLARM Conference Proceedings 18. IMARPE, GTZ, and ICLARM, Manila*: 82-85.
- CENTENO, R. 1973. *Reproducción y alimentación de Orthopristis ruber (Pisces: Pomadasyidae)*. Trab. Grad. Lic. Biología. Universidad de Oriente, Cumana, Venezuela. 58 pp.
- CERVIGÓN, F. 1991. *Los Peces Marinos de Venezuela Volumen I*. Fundación Científica Los Roques. Impresión Cromotip, Caracas. 431 pp.
- CERVIGÓN, F. 1993. *Los Peces Marinos de Venezuela Volumen II*. Fundación Científica Los Roques. Impresión Cromotip, Caracas. 500 pp.
- CERVIGÓN, F. 1994. *Los Peces Marinos de Venezuela Volumen III*. Editorial Ex Libris, Caracas. 295 pp.
- CERVIGÓN, F. 1996. *Los Peces Marinos de Venezuela Volumen IV*. Editorial Ex Libris, Caracas. 256 pp.
- CERVIGÓN, F. 2011. *Los Peces Marinos de Venezuela Volumen VI*. Editorial Ex Libris, Caracas. 130 pp.
- CERVIGÓN, F. & A. ALCALA. 1999. *Los Peces Marinos de Venezuela Volumen V*. Tiburones y Rayas. Editorial Ex Libris, Caracas. 231 pp.
- CERVIGÓN, F., R. CIPRIANI, W. FISCHER, L. GARIBALDI, M. HENDRICKX, A.J. LEMUS, R. MÁRQUEZ, J.M. POUTIERS, G. ROBAINA & B. RODRÍGUEZ. 1992. Fichas FAO de identificación de especies para los fines de la pesca. Guía de campo de las especies comerciales marinas y de aguas salobres de la costa septentrional de Sur América. *FAO, Rome*. 513 pp.
- CORTEZ, T., B. CASTRO & A. GUERRA. 1995. Feeding dynamics of *Octopus mimus* (Mollusca: Cephalopoda) in northern Chile waters. *Mar. Biol.* 123: 497-503.
- CUMMINGS, W., B. BRAHY & J. SPIRES. 1966. Sound production, schooling and feeding habitats of the margate, *Haemulon album* Cuvier, off north Bimini, Bahamas. *Bull. Mar. Sci.* 16(3): 626-640.

- CURY, P., A. BAKUN, R. CRAWFORD, A. JARRE, R. QUINONES, L. SHANNON & H. VERHEYE. 2000. Small pelagics in upwelling systems: patterns of interaction and structural changes in “wasp-waist” ecosystems. *ICES J. Mar. Sci.* 57: 603–618. doi:10.1006/jmsc.2000.0712
- CHRISTENSEN, V., M. COLL, C. PIRODDI, J. STEENBEEK, J. BUSZOWSKI & D. PAULY. 2014. A century of fish biomass decline in the ocean. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 512: 155-166.
- CHRISTENSEN, V., & D. PAULY. 1992. ECOPATH II: software for balancing steady-state ecosystem models and calculating network characteristics. *Ecological Modelling*. 61: 169-185.
- CRAWFORD, R., L. SHANNON & D. POLLOCK. 1987. *The Benguela Ecosystem. 4. The major fish and invertebrate resources*. En: *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review*. Ed. M. Barnes. Aberdeen University Press. 25: 353-505.
- DE SYLVA, D. & W. RATHJEN. 1961. Life history notes on the little tuna *Euthynnus alletteratus* from the southeastern United States. *Bull. Mar. Sci.* 11(2): 161-190.
- EHRHARDT, N. 1991. Potential impact of a seasonal migratory jumbo squid (*Dosidicus gigas*) stock on a Gulf of California sardine (*Sardinops sagax coerulea*) population. *Bull. Mar. Sci.*, 49(1): 325-332.
- ESSINGTON, T. & E. PLAGANYI. 2013. Pitfalls and guidelines for recycling models for ecosystem-based fisheries management: evaluating model suitability for forage fish fisheries. *ICES J. Mar. Sci.* <http://dx.doi.org/10.1093/icesjms/fst047>.
- ETCHEVERS, S. 1976. Incidencia de clupeoideos en la alimentación de las cabañas *Euthynnus alletteratus* (Rafinesque) y *Auxis thazard* Lacepede, en la costa noreste de Margarita. *Lagena*, 37-38: 9-12.
- ETCHEVERS, S. 1978. Contribution to the biology of the sea catfish, *Arius spixii* south of Margarita Island, Venezuela. *Bull. Mar. Sci.*, 28 (2): 381-385.
- FAO. 1963. Development of the marine fisheries research program. Rep. Govern. Ven. Progr. Techn. Assist. 1606. 61 pp.
- FAO. 1997. Anuario FAO. Estadísticas de Pesca, Capturas y Desembarques 1995. Vol. 80. *Colección FAO Pesca No. 48. Estadística No. 134*.
- FAO. 2020. FAO Yearbook of Fishery and Aquaculture Statistics. En: FAO [online]. [Cited 19 March 2020]. www.fao.org/fishery/statistics/yearbook/en
- FARIÑA, A., L. RUIZ, M. ROJAS, J. PEÑUELA & M. GONZÁLEZ. 2011. Etnobiología marina y aspectos pesqueros en seis comunidades costeras de la Península de Paria, Venezuela. *Interciencia*, 36(4): 256-264.
- FADRIQUE, J. 1981. *Algunos aspectos de la sistemática y contenido estomacal de Archosargus unimaculatus*. Trab. Grad. Lic. Biología, Universidad de Oriente, Cumana, Venezuela. 54 pp.

- FERNÁNDEZ, M. 1982. *Morfología del tubo digestivo y análisis del contenido estomacal de la catalana Priacanthus arenatus en el oriente de Venezuela*. Trab. Grad. Lic. Biología, Universidad de Oriente, Cumana, Venezuela. 45 pp.
- FROESE, R. & D. PAULY. 2020. FishBase. World Wide Web electronic publication. www.fishbase.org. version (12/2020).
- FROESE, R. & D. PAULY. 2021. Fish Base. World Wide Web electronic publication. www.fishbase.org., version (06/2021).
- GARCÍA, S., J. KOLDING, J. RICE, M. ROCHET, S. ZHOU, T. ARIMOTO, J. BEYER, L. BORGES, A. BUNDY, D. DUNN, E. FULTON, M. HALL, M. HEINO, R. LAW, M. MAKINO, A. RIJNSDORP, F. SIMARD & A. SMITH. 2012. Reconsidering the consequences of selective fisheries. *Science* 335: 1045-1047. <http://dx.doi.org/10.1126/science.1214594>.
- GARCÍA DE LOS SALMONES, R., O. INFANTE, & J. ALIO. 1989. Reproducción y alimentación del pez vela, de la aguja blanca y de la aguja azul en la región central de Venezuela. *Collect. Vol. Sci. Pap. ICCAT*, 30: 436-439.
- GASTÓN, F. 2003. Propuestas para el desarrollo integral del sector sardinero venezolano. Inf. Técn. Cavenpesca a Inst. Nal. Pesca Acuicult. (Inapesca). Caracas. 28 pp.
- GERLOTTO, F. & H. GINÉS. 1988. Diez años de ecointegración en EDIMAR referida a la sardina del oriente venezolano (*Sardinella aurita*). *Mem. Soc. Cienc. Nat. La Salle. Suppl.* 3(47):311-324.
- GIL, T. & J. BASTARDO. 1975. Investigación de enterobacterias en el contenido gastrointestinal de corocoro, *Orthopristis ruber* (Pisces: Perciformes). *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela*. 14(2): 149-156.
- GÓMEZ, A. 1987. Estructura de la comunidad de peces en playas arenosas de Bahía de Charagato, Isla de Cubagua, Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela*. 26(1&2): 53-66.
- GÓMEZ, A. 1987a. Estructura de la comunidad de peces en praderas de *Thalassia testudinum* de Bahía de Charagato, Isla de Cubagua, Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela*. 26(1&2): 125-146.
- GÓMEZ, A. 1996. Causas de la fertilidad marina en el Nororiente de Venezuela. *Interciencia* 21(3): 140-147.
- GÓMEZ, A. 1999. Producción pesquera del oriente de Venezuela: una excepción en el mar Caribe. VIII Congreso Latinoamericano sobre Ciencias del Mar, 17-21 octubre 1999. Resúmenes Ampliados I: 251-253. Univ. Nacional de Trujillo, Perú. 562 pp.
- GÓMEZ, A. 1999a. *Los Recursos Marinos Renovables del Estado Nueva Esparta, Venezuela. Tomo I: Invertebrados y Algas*. Organización Gráficas Capriles, Caracas. 208 pp.
- GÓMEZ, A. 2001. Recursos pesqueros: Caribe. *Investigación y Ciencia* (Octubre), 301: 36-38.

- GÓMEZ, A. 2006. Caracterización ecológica del caladero de pesca más importante de Venezuela (Pampatar-La Isleta, Isla de Margarita). Inf. Final Fondo Nal. Invest. Cient. Técn. Ven. (Fonacit Proy. 2000001372). Min. Cienc. Tecnol., Caracas. 648 pp.
- GÓMEZ, A. 2007. Producción primaria al sureste de la isla de Margarita, Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela*. 46 (2): 97-105.
- GÓMEZ, A. 2015. Crisis sardinera en Venezuela: abundancia de huevos de sardina *Sardinella aurita* en el este de Isla Margarita. Once años de estudio (2002-2013) y comentarios sobre muestreo, reproducción y desarrollo. Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela*. 54 (2): 95-108.
- GÓMEZ, A. 2018. Análisis del manejo de la crisis de sardina *Sardinella aurita* en Venezuela y comentario sobre artes de pesca y estadísticas. *Bol. Invest. Mar. Cost.* 47 (1): 85-106.
- GÓMEZ 2018a. Crisis de la pesca de sardina en Venezuela: posible causa un cambio de régimen. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela*. 57 (1): 70-82.
- GÓMEZ, A. 2019. Variación a largo término (2002-2016) de la densidad y composición del zooplankton verifica cambio de régimen ecológico en isla Margarita (Venezuela). *Bol. Invest. Mar. Cost.* 48 (1): 65-87.
- GÓMEZ, A. 2022. Nueve décadas de explotación de sardina *Sardinella aurita* en Venezuela, revisión crítica. *Bol. Invest. Mar. Cost.* 51(1): 171-192.
- GÓMEZ, A., & F. CERVIGÓN. 1986. Crecimiento de *Trachinotus carolinus*, *T. goodei* y *T. falcatus* (Pisces: Carangidae) en jaulas flotantes en la Isla de Margarita, Venezuela. *Fund. Cientif. Los Roques. Contribución* No. 16. 42 pp.
- GÓMEZ, A. & J.P. CHANUT. 1988. Variación estacional de variables ecológicas en la Bahía de Charagato, Isla de Cubagua, Venezuela. *Mem. Soc. Cienc. Nat. La Salle*. XLVIII (3):73-104.
- GÓMEZ, A. & J.P. CHANUT. 1993. Hidrografía, producción y abundancia planctónica al sur de la Isla de Margarita, Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela*. 32 (1-2): 27-44.
- GÓMEZ, A., P. VICENT, J. PÉREZ & W. GONZÁLEZ. 2006. *Captura de sardina Sardinella aurita en Nueva Esparta (Venezuela) durante 2003*. 16-21 pp. En: *Memorias Primera Conferencia de Pesquerías Costeras en América Latina y el Caribe. Evaluando, Manejando y Balanceando Acciones*. Eds. S. Salas, M.A. Cabrera, J. Ramos, D. Flores y J. Sánchez. Mérida, Yucatán, 4-8 Octubre, 2004.
- GÓMEZ, A., E. IZAGUIRRE & O. GÓMEZ. 2008. Ecología de caladeros, aspectos biológicos y pesca (2003-2006) de sardina *Sardinella aurita* (Pisces: Clupeidae) en Nueva Esparta, Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela*. 47(2):113-128.
- GÓMEZ, A. & A. BARCELÓ. 2014. Crisis de la pesca de sardina en Venezuela: hidrografía y nutrientes al este de la Isla de Margarita, una década de estudio (2003-2012). *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela*. 53 (2): 185-203.

- GÓMEZ, A. & A. ACERO. 2020. Comparación de las surgencias de la Guajira colombiana y del oriente venezolano. *Bol. Invest. Mar. Cost.* 49 (2): 131-172.
- GÓMEZ, A. & J. PÉREZ. 2021. Ciclo de vida de la sardina *Sardinella aurita* en Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela.* 60 (1): 32-56.
- GÓMEZ, A., A. BARCELÓ & E. MATA. 2012. Condiciones hidrográficas (2007-2009) al sur de Isla Margarita y Península de Araya como indicio de disminución de la fertilidad regional y posible afectación del recurso sardinero venezolano. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela.* 51 (2): 173-186.
- GÓMEZ, A., E. MATA & O. GÓMEZ. 2014. Crisis de la pesca de sardina en Venezuela: variación de la biomasa del fitoplancton en el este de Margarita, una década de estudio (2003-2012). *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela.* 53 (1): 25-36.
- GÓMEZ, E. & A. BASHIRULLAH. 1984. Relación longitud-peso y hábitos alimenticios de *Rhizoprionodon porosus* Poey 1861 (Familia Cacharhinidae) en el oriente de Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela.* 23(1-2): 49-54.
- GÓMEZ-CANCHONG, P., L. MANJARRES, L. DUARTE & J. ALTAMAR. 2004. *Atlas pesquero del área norte del Mar Caribe de Colombia*. Universidad del Magdalena, Santa Marta. Edit. Gente Nueva Ltda. 230 pp.
- GONZÁLEZ, A. 1976. *Aspectos biológicos de los juveniles de Archosargus rhomboidalis (L.) de la laguna de La Restinga y alrededores*. Trab. Grad. Lic. Biología, Universidad de Oriente, Cumana, Venezuela. 44 pp.
- GONZÁLEZ, L. 1981. Régimen alimentario del corocoro, *Orthopristis ruber* (Cuvier, 1830) (Pisces: Pomadasidae) en las zonas adyacentes a la isla de Margarita, Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela.* 20(1&2): 23-32.
- GONZÁLEZ, L., J. EUÁN, N. ESLAVA & J. SUNIAGA. 2007. La pesca de sardina, *Sardinella aurita* (Teleostei: Clupeidae) asociada con la variabilidad ambiental del ecosistema de surgencia costera de Nueva Esparta, Venezuela. *Rev. Biol. Trop.* 55: 279-286.
- GRANADO, A. 1985. *Aspectos biológicos del sapo bocón Amphichthys cryptocentrus (Valenciennes, 1837) (Pisces: Batrachoididae) de las islas de Margarita y Cubagua, Edo. Nueva Esparta, Venezuela*. Trab. Grad. Lic. Biología, Universidad de Oriente, Cumana, Venezuela. 96 pp.
- GRANADO, A. & A. GÓMEZ. 1994. Reproduction, food habits and length-weight relationship of *Haemulon melanurum* (Haemulidae) from La Blanquilla and Los Frailes Islands, Venezuela. *Acta Cient. Venez.* 45 (1): 45-53.
- GRIMM, V. 1998. To be, or to be essentially the same: the “self-identity of ecological units”. *Trends Ecol. Evol.* 13(8): 298-299.
- GUEVARA, F., N. ESLAVA, W. GONZÁLEZ & L. TROCCOLI. 2014. La pesca artesanal del tahalí (*Trichiurus lepturus*) en Boca del Río, isla de Margarita, Venezuela. *Tecnociencia Chihuahua.* 8(3): 175-182.

- GUZMÁN, R. 1989. *Aspectos biológicos y pesquería del corocoro Orthopristis ruber, en el área de la isla de Margarita y norte del edo. Sucre*. Trab. Grad. M. Sc. Ciencias Marinas, Universidad de Oriente, Cumana, Venezuela. 110 pp.
- HERNÁNDEZ-GARCIA, V. 1995. The diet of swordfish *Xiphias gladius* Linnaeus, 1758, in the central east Atlantic, with emphasis on the role of cephalopods. *Fish. Bull.* 93:403-411.
- HERRERA, L. & G. FEBRES. 1975. Procesos de surgencia y de renovación de aguas en la fosa de Cariaco, mar Caribe. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela*. 14(1): 31-44.
- HILBORN, R., R. AMOROSO, E. BOGAZZI, O. JENSEN, A. PARMA, C. SZUWALSKI & C. WALTERS. 2017. When does fishing forage species affect their predators ?. *Fish. Res.* 191: 211-221.
- HURTADO, G. & A. BASHIRULLAH. 1975. Biología del pargo *Lutjanus griseus* de la Isla de Cubagua, Venezuela. III: AAnálisis del contenido estomacal. *Mem. II Simp. Lat. Oceanogr. Biol. Univ. Oriente, Cumana*. II: 191-205.
- JARRE-TEICHMANN, A. & V. CHRISTENSEN. 1998. *Comparative modelling of trophic flows in four large upwelling ecosystems: global vs. local effects*. En: *From Local to Global Changes in Upwelling Systems*, Eds. M. Durand, P. Cury, R. Mendelsohn, C. Roy, A. Bakun, & D. Pauly. ORSTOM, Paris: 423-443.
- JENNINGS, S. & M. KAISER. 1998. The effects of fishing on marine ecosystems. *Adv. Mar. Biol.* 34: 201-352.
- KOEHN, L., T. ESSINGTON, P.LEVIN, K. MARSHALL, L. ANDERSON, A. BUNDY, C. CAROTHERS, F. COLEMAN, J. GRABOWSKI, E. HOUDE, O. JENSEN, C. MÖLLMANN & A. SMITH. 2020. Case studies demonstrate capacity for a structured planning process for ecosystem-based fisheries management. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 77: 1256–1274. [dx.doi.org/10.1139/cjfas-2019-0202](https://doi.org/10.1139/cjfas-2019-0202)
- KOLDING, J., A. BUNDY, P. VAN ZWIETEN & M. PLANK. 2016. Fisheries, the inverted food pyramid. *ICES J. Mar. Sci.* 73: 697-1713. <http://dx.doi.org/10.1093/icesjms/fsv225>.
- LONGART, Y., V. ACOSTA, B. PARRA, & M. LISTA. 2011. Hábitos alimenticios del marao **fósforo** *Hemirhamphus brasiliensis* de alrededores de Isla de Cubagua, Venezuela. *Zoot. Trop.* 29 (1): 385-398.
- LONGHURST, A. & D. PAULY. 1998. *Ecology of Tropical Oceans*. Academic Press, London. 407 pp.
- LÓPEZ, M. 1984. *Contenido estomacal en juveniles de la mojarra blanca Gerres cinereus (Walbaum, 1972). (Pisces: Gerreidae) del Golfo de Cariaco. Edo. Sucre, Venezuela*. Trab. Grad. Lic. Biología, Universidad de Oriente, Cumana, Venezuela. 52 pp.
- LÓPEZ-URIARTE, E., E. RÍOS-JARA & M. GONZÁLEZ-RODRÍGUEZ. 2010. Diet and feeding habits of *Octopus hubbsorum* Berry 1953, in the Central Mexican Pacific. *The Veliger*. 51 (1): 26-42.
- LORENZO, T. 1985. *Aspectos biológicos del pargo ceibal Lutjanus analis (Cuvier, 1828) (Pisces: Lutjanidae) de la isla de Margarita y zonas adyacentes, Venezuela*. Trab. Grad. Lic. Biología, Universidad de Oriente, Cumana, Venezuela. 124 pp.

- LUCKHURST, B. 2017. Aspects of the migration, seasonality and habitat use of two mid-trophic level predators, dolphinfish (*Coryphaena hippurus*) and wahoo (*Acanthocybium solandri*), in the pelagic ecosystem of the Western Atlantic including the Sargasso Sea. *Collect. Vol. Sci. Pap. ICCAT*. 73(9): 3163-3174.
- LLUCH-BELDA, D., R. CRAWFORD, T. KAWASAKI, A. MACCALL, R. PARRISH, R. SCHWARTZLOSE & P. SMITH. 1989. World-wide fluctuations of sardine and anchovy stocks: the regime problem. *South African J. Mar. Sci.* 8: 195-205.
- MACCALL, A. 1996. Patterns of low frequency variability in fish populations of the California Current. *CalCOFI Report*, 37: 100-110.
- MCCANN, K., A. HASTING & G. HUXEL. 1998. Weak trophic interactions and the balance of nature. *Nature*. 395: 794-798.
- MARCANO J. 1976. *Aspectos biológicos de los juveniles de Centropomus undecimalis (Bloch 1792) de la Laguna de la Restinga y sus alrededores, Estado Nueva Esparta*. Trab. Grad. Lic. Biología, Universidad de Oriente, Cumana, Venezuela. 49 pp.
- MÁRQUEZ, R., R. TAVARES & L. ARIZA. 2019. Elasmobranch species in the artisanal fishery of Sucre State, Venezuela. *Cienc. Mar.* 45(4): 181-188. doi: /10.7773/cm.v45i4.3018.
- MARTÍNEZ, M. 1980. *Algunos aspectos de la biología de tres especies de "pámpanos" (Teleostei, Carangidae, Trachinotus) en la Isla de Margarita*. Trab. Grad. Lic. Biología, Universidad Central de Venezuela, Caracas. 158 pp.
- MARVAL, J.L. & A. GÓMEZ. 2001. Producción Pesquera (2000) del Estado Nueva Esparta (Venezuela). *Memorias IX Congreso Latinoamer. Ciencias del Mar. Isla San Andrés, Colombia*.
- MARVAL, J.L. & F. CERVIGÓN. 2009. *Actividad Pesquera en el Estado Nueva Esparta*. Fundación Museo del Mar, FUDECI y Academia de Ciencias Físicas, Matemáticas y Naturales de Venezuela. Editorial ExLibris, Caracas, 123 pp.
- MAY, R. J. BEDDINGTON, C. CLARK, S. HOLT & R. LAWS. 1979. Management of multispecies fisheries. *Science*. 205: 267-277.
- MEDINA M, H. ARANCIBIA & S. NEIRA. 2007. Un modelo trófico preliminar del ecosistema pelágico del norte de Chile (18°20'S-24°00'S). *Invest. Mar., Valparaíso*. 25(1): 35-38.
- MÉNDEZ, F. 1989. *Contribución al estudio de la biología y pesquería del pargo guanapo Lutjanus synagris (Pisces: Lutjanidae) en el Parque Nacional Archipelago de Los Roques, Venezuela*. Trab. Grad. Lic. Biología, Universidad Central de Venezuela, Caracas. 118 pp.
- MENDOZA, J. & P. FRÉON. 1991 a. Producción y esfuerzo de pesca en Porlamar, Isla de Margarita durante 1986. *Mem. Soc. Cienc. Nat. La Salle*. 51 (135-136): 129-144.
- MENDOZA, J. & P. FRÉON. 1991b. Producción y esfuerzo de pesca de la flota artesanal costanera en Juangriego, Isla de Margarita, durante los años 1983, 1985 y 1986. *Mem. Soc. Cienc. Nat. La Salle*. 51 (135-136): 144-160.

- MENDOZA, J. 1993. *A preliminary biomass budget for the Northeastern Venezuela shelf ecosystem*. En: *Trophic Models of Aquatic Ecosystems*. Eds. V. Christensen & D. Pauly. ICLARM Conf. Proc. 26: 285-297.
- MENDOZA, J. 2003. *Relaciones tróficas y flujo de biomasa en la plataforma continental del oriente venezolano: importancia de la sardina *Sardinella aurita**. 295-327 pp. En: *La sardina (*Sardinella aurita*): su medio ambiente y explotación en el Oriente de Venezuela*. Eds. P. Freón, & J. Mendoza. IRD Editions, París. 549 pp.
- MENDOZA, J. 2015. Rise and fall of Venezuela industrial and artisanal marine fisheries: 1950-2010. *Fish. Centre. Univ. British Columbia. Working Paper Ser. #2015-27*, 15 pp.
- MOLINET, R. 1982. *Contribucion al estudio de la biología de la picua lista amarilla *Sphyraena guachancho* (Pisces Sphyraenidae) en el Golfo Triste, Venezuela*. Trab. Grad. Lic. Biología, Universidad Simón Bolívar, Sartenejas, Venezuela. 163 pp.
- MORENO, N. 1985. *Sistemática, distribución y hábitos alimenticios de juveniles de la Familia Sciaenidae en algunas playas de la Isla de Margarita, Venezuela*. Trab. Grad. Lic. Biología, Universidad de Oriente, Cumaná, Venezuela. 52 pp.
- MUNRO, J. 1983. *Caribbean coral reef fishery resources*. ICLARM Stud. Rev. 7, 276 pp.
- NAGELKERKEN, W. 1979. Biology of the graysby *Epinephelus cruentatus* of the coral reef of Curacao. *Stud. Fauna Curacao*. 60: 1-118.
- NAKAMURA, I. & N. PARIN. 1993. Snake mackerels and cutlassfishes of the world (families Gempylidae and Trichiuridae). An annotated and illustrated catalogue of the snake mackerels, snoeks, escolars, gemfishes, sackfishes, domine, oilfish, cutlassfishes, scabbardfishes, hairtails, and frofishes known to date. *FAO Fish. Synop.* 125: 1-136.
- NOVOA, D., J. MENDOZA, L. MARCANO & J. CÁRDENAS. 1998. *El Atlas Pesquero Marítimo de Venezuela*. Mac-Sarpa y Vecep, Neografica, Caracas. 197 pp.
- OVERHOLTZ, W. & K. FRIEDLAND. 2000. Recovery of the Gulf of Maine / Georges Bank Atlantic herring (*Clupea harengus*) complex: perspectives based on bottom trawl survey data. *Fish. Bull.* 100: 593-608.
- OVERHOLTZ, W. & J. LINK. 2007. Consumption impacts by marine mammals, fish, and seabirds on the Gulf of Maine–Georges Bank Atlantic herring (*Clupea harengus*) complex during the years 1977–2002. *ICES J. Mar. Sci.* 64: 83-96.
- OXENFORD, H. & W. HUNTE. 1999. Feeding habits of the dolphinfish (*Coryphaena hippurus*) in the eastern Caribbean. *Sci. Mar.* 63: 303-315.
- PALCO, B., G. BEARDSLEY & W. RICHARDS. 1982. Synopsis of the biological data on dolphin-fishes, *Coryphaena hippurus* L. and *Coryphaena equiselis* L. *NOAA Tech. Rep. NMFS Circular* 443. 28 pp.

- PARRA, B. 1992. Análisis del contenido estomacal y hábitos alimenticios de *Paralabrax dewegeri* (Pisces Serranidae) de alrededores de isla de Cubagua y Punta de Araya, Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela*. 31(1-2): 73-89.
- PARRA, B., L. RUIZ, L. & A. PRIETO. 2007. Índices ecológicos y parámetros biométricos de Haemulidae (Pisces: Perciformes) en la zona costera de la Isla de Cubagua, Venezuela. *Zoot. Trop.* 25(1): 51-61.
- PAULY, D. 2009. Beyond duplicity and ignorance in global fisheries. *Sci. Mar.* 73(2): 215-224.
- PAULY, D. 2019. *Vanishing fish. Shifting baselines and the future of global fisheries*. Greystone Books. Berkeley, USA. 304 pp.
- PAULY, D. & D. ZELLER. 2017. Comments on FAO's State of World Fisheries and Aquaculture. *Mar. Pol.* 77: 176-181.
- PAULY, D., A. VILDOSO, J. MEJIA, M. SAMANE & M. PALOMARES. 1987. *Population dynamics and estimated anchoveta consumption of bonito *Sarda chiliensis* off Peru, 1953–1982*. En: *The Peruvian Anchoveta and its Upwelling Ecosystem: Three Decades of Change*, 248–267 pp. Eds. D. Pauly & I. Tsukayama. *ICLARM Studies and Reviews* 15. 351 pp.
- PAULY, D., M. SORIANO & M. PALOMARES 1993. *Improved construction, parametrization and interpretation of steady-state ecosystem models*. En: *Trophic Models of Aquatic Ecosystems*. Eds. V. Christensen & D. Pauly. *ICLARM Conf. Proc.* 26: 390 pp.
- PEZENNEC, O. & K. KORANTENG. 1998. *Changes in the dynamics and biology of small pelagic fisheries off Cote d'Ivoire and Ghana: an ecological puzzle*. En: *From Local to Global Changes in Upwelling Systems*. 329-343 pp. Eds. M. Durand, P. Cury, R. Mendelssohn, C. Roy, A. Bakun & D. Pauly. ORSTOM, Paris.
- PIKITCH, E., K. ROUNTOS, T. ESSINGTON, C. SANTORA, D. PAULY, R. WATSON, U. SUMAILA, P. BOERSMA, I. BOYD, D. CONOVER, P. CURY, S. HEPPELL, E. HOUDE, M. MANGEL, E. PLAGANYI, K. SAINSBURY, R. STENECK, T. GEERS, N. GOWNARIS & S. MUNCH. 2014. The global contribution of forage fish to marine fisheries and ecosystems. *Fish Fish.* 15: 43-64.
- RANDALL, J. 1965. Food habits of the Nassau grouper (*Epinephelus striatus*). *Report Assoc. Isi. Mar. Lab. Caribbean, 6th Meeting*. 13-16.
- RANDALL, J. 1967. Food habits of reef fishes of the West Indies. *Stud. Trop. Oceanogr. Miami*, 5: 665-847.
- RANDALL, J. 1968. *Caribbean reef fishes*. Jersey City, N.Y. 318 pp.
- RAMÍREZ-ARREDONDO, I. 1994. Aspectos alimenticios de la carachana pintada, *Euthynnus alletteratus* (Pisces Scombridae) de los alrededores de Isla Picúa, Edo. Sucre, Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela*. 33(1-2): 113-121.
- READ, A. & C. BROWNSTEIN. 2003. Considering other consumers: fisheries, predators, and Atlantic herring in the Gulf of Maine. *Conservation Ecology*. 7: 1-12.

- RICE, J. 1995. *Food web theory, marine food webs, and what climate change may do to northern marine fish populations*. En: *Climate Change and Northern Fish Populations*. Ed. R. Beamish. Canadian Special Publication Fisheries and Aquatic Sciences, 121: 516-568.
- RODRÍGUEZ, J. 1987. *Aspectos biológicos y pesquería del cataco Trachurus lathami en el oriente de Venezuela*. Trab. Grad. M. Sc. Ciencias Marinas, Universidad de Oriente, Cumana, Venezuela. 95 pp.
- ROSE, K., A. TYLER, D. SINGHDERMOT & A. RUTHERFORD. 1996. *Multispecies modeling of fish populations*. En: *Computers in Fisheries Research*. Eds. B. Megrey & E. Moksness. Chapman and Hall, London. 195-221.
- ROSS, J. 1982. Feeding Habits of the Gray Tilefish, *Caulolatilus microps* (Goode and Bean, 1878) from North Carolina and South Carolina Waters. *Bull. Mar. Sci.* 32(2): 448-454.
- RUEDA, D. 2012. *On the spatial and temporal variability of upwelling in the southern Caribbean Sea and its influence on the ecology of phytoplankton and of Spanish sardine (Sardinella aurita)*. Ph.D. Thesis Univ. South Florida, USA. 168 pp.
- RUEDA-ROA, D., J. MENDOZA, F. MÜLLER-KARGER, J. CÁRDENAS, A. ACHURY & Y. ASTOR. 2017. Spatial variability of Spanish sardine (*Sardinella aurita*) abundance as related to the upwelling cycle off the southeastern Caribbean Sea. *PlosOne* 12(6): e0179984.
- RUIZ, L. 1985. *Sistemática y hábitos alimenticios del roncadador Micropogonias furnieri (Pisces: Sciaenidae) en la costa norte del Estado Sucre, Venezuela*. Trab. Asc. Universidad de Oriente, Nueva Esparta, Venezuela. 137 pp.
- RYTHER, J. H. 1969. Photosynthesis and fish production in the sea. *Science*. 166: 72-76.
- SARPA 1996. Estadísticas del Subsector Pesquero y Acuícola de Venezuela. 1990-1995. Servicio Autónomo de Recursos Pesqueros y Acuícolas. Min. Agricultura y Cría, Caracas.
- SARPA 1996a. La actividad pesquera-acuícola en Venezuela. Servicio Autónomo de Recursos Pesqueros y Acuícolas. Ministerio de Agricultura y Cría, Caracas. 105 pp.
- SIMPSON, J. & R. GRIFFITHS. 1967. Los recursos pesqueros de Venezuela y su explotación. Ministerio de Agricultura y Cría. *Ser. Rec. Explot. Pesq.* 1 (5): 171-206.
- SHANNON, L., P. CURY, & A. JARRE. 2000. Modelling effects of fishing in the Southern Benguela ecosystem. *ICES J. Mar. Sci.* 57: 720-722.
- SOUDIJN, F., P. VAN DENDEREN, M. HEINOC, U. DIECKMANN & A. DE ROOS. 2021. Harvesting forage fish can prevent fishing-induced population collapses of large piscivorous fish. *PNAS*. 118, No. 6. e1917079118. <https://doi.org/10.1073/pnas.1917079118>
- STEPHENSON, R. 1997. *The other F: Forage considerations in fisheries management*. En: *Forage Fishes in Marine Ecosystems. Proceedings International Symposium Role Forage Fishes in Marine Ecosystems*. University of Alaska Fairbanks. 645-654.

- STOCKNER, J. 1988. Phototrophic picoplankton: an overview from marine and freshwater ecosystems. *Limn. & Oceanogr.* 33: 765-775.
- STROMME, T. & G. SAETERSDAL. 1989. Prospecciones de los recursos pesqueros de las áreas de la plataforma entre Surinam y Colombia, 1988. Informe Final. Report Surveys R/V Dr. F. Nansen. NORAD/UNDP/FAO. Inst. Mar. Res. Bergen, Noruega. 145 pp.
- SZOBOSZLAI, A., J. THAYER, S. WOOD, W. SYDEMAN & L. KOEHN. 2015. Forage species in predator diets: Synthesis of data from the California Current. *Ecological Informatics*. 29: 45-56.
- TAGLIAFICO A., I. HERNÁNDEZ-ÁVILA, S. RANGEL & N. RAGO. 2015. Size of catch, reproduction and feeding of the small-eye smooth-hound, *Mustelus higmani* (Carcharhiniformes: Triakidae), in Margarita Island, Venezuela. *Sci. Mar.* 79(4): 443-452.
- TAVARES, R. & F. PROVENZANO. 2000. Alimentación de juveniles de tiburón macuira *Carcharhinus limbatus* (Valenciennes, 1839) en Parque Nacional Archipiélago Los Roques. *Acta Biol. Venez.* 20(1): 59-67.
- TOBIAS W. 1987. Resource evaluation of the bigeye scad *Selar crumenophthalmus* in the insular shelf waters around St Croix, US Virgin Islands. *Proc. Gulf. Carib. Fish. Inst.* 40: 82-98.
- TOROSI, S. 1982. Aspectos biológicos y ensayo de cultivo del mero guasa *Epinephelus itajara* (Lichtenstein, 1822) (Pisces: Serranidae) en Laguna La Restinga (Isla de Margarita), Venezuela. Trab. Grad. Lic. Biología, Universidad de Oriente, Cumaná, Venezuela. 87 pp.
- TORRES, M. 1986. Aspectos biológicos del carite lucio *Scomberomorus cavalla* (Cuvier, 1829) Pisces Scombridae, en el Norte del Estado Sucre, Venezuela. Trab. Grad. M. Sc. Ciencias Marinas, Universidad de Oriente, Cumana, Venezuela. 166 pp.
- TSOU, T. & J. COLLIE. 2001. Estimating predation mortality in the Georges Bank fish community. *Can. J. Fish. Aquatic Sci.* 58: 908-922.
- VÁSQUEZ, N. 1977. Aspectos biológicos de la mojarra *Diapterus plumieri* (Cuvier, 1830) en la Laguna de La Restinga, Estado Nueva Esparta (Pisces: Gerreidae). Trab. Grad. Lic. Biología, Universidad de Oriente, Cumaná, Venezuela. 55 pp.
- VAUGHN, F. 1978. Food habits of the sea bream *Archosargus rhomboidalis* (Linnaeus), and comparative growth on plant and animal food. *Bull. Mar. Sci.* 28(3): 527-536.
- VERHEYE, H. & A. RICHARDSON. 1998. Long-term increase in crustacean zooplankton abundance in the southern Benguela upwelling region (1951–1996): bottom-up or top-down control? *ICES J. Mar. Sci.* 55: 803-807.
- VERHEYE, H. A. RICHARDSON, L. HUTCHINGS, G. MARSKA, & D. GIANAKOURAS. 1998. Long-term trends in the abundance and community structure of coastal zooplankton in the southern Benguela system 1951–1996. En: *Benguela Dynamics. Impacts of Variability on Shelf-Sea Environments and Their Living Resources*. 317–332 pp. Ed. S. Pillar, C. Moloney, A. Payne & F. Shillington. *South African J. Mar. Sci.* 19.

- WALSH, J. 1981. A carbon budget for overfishing off Peru. *Nature*. 290: 300-304.
- WALSH, J. 1983. Death in the sea: enigmatic phytoplankton losses. *Prog. Oceanogr.* 12 (1):1-86.
- WALTERS, C., V. CHRISTENSEN, & D. PAULY. 1997. Structuring dynamic models of exploited ecosystems from trophic mass balance assessments. *Rev. Fish Biol. Fish.* 7: 139-172.

RECIBIDO: Abril 2022

ACEPTADO: Septiembre 2022

MALACOFAUNA BENTÓNICA SUBMAREAL DE LA LAGUNA GRANDE DEL OBISPO, GOLFO DE CARIACO, VENEZUELA

JOHANNA FERNÁNDEZ-MALAVÉ^{1*}, MAYRÉ JIMÉNEZ-PRieto², SIOLÍZ VILLAFRANCA² & THAYS ALLEN-PEÑA²

¹ *Museo del Mar, Complejo Cultural Luis Manuel Peñalver, Universidad de Oriente, Cumaná, estado Sucre, Venezuela. *Autor de correspondencia, johnannafer@gmail.com; <http://orcid.org/0000-0001-8116-4581>*

² *Instituto Oceanográfico de Venezuela, Universidad de Oriente, Cumaná, Venezuela. mayrej@gmail.com, <http://orcid.org/0000-0002-8556-5574>. svillafranca@yahoo.com, <http://orcid.org/0000-0002-9782-4326>. thayscor@yahoo.com.*

RESUMEN: Con el objetivo de caracterizar la malacofauna bentónica submareal en la Laguna Grande del Obispo, se realizaron muestreos mensuales durante un año, en 4 estaciones. Para la colecta del material biológico vivo, se utilizó un nucleador de 0,015m² a 1 m de profundidad, paralelamente se tomaron datos de temperatura y salinidad. Los moluscos fueron identificados para la determinación de los parámetros ecológicos y el análisis Permanova para verificar cambios en la malacofauna, además de un Simper para determinar especies que caracterizan estaciones y un Cluster para observar formaciones de grupos. La temperatura presentó el máximo valor durante el periodo de calma, y un comportamiento inverso a la salinidad. Se colectaron 789 moluscos, la clase Bivalvia (19 sp y 461 organismos) y la Gasterópoda (18 sp y 462 organismos). La abundancia mensual varió entre 87 (noviembre) y 12 (septiembre), la riqueza entre 11 (diciembre) y 7 sp (julio), mientras que, la E2 presentó el máximo valor (348 organismos y 20 sp) y el mínimo en la E4 (102 organismos y 13 sp), corroborándose diferencias significativas de la malacofauna entre estaciones ($F=2,4071$; $p=0,0266$). La diversidad y equidad presentaron comportamientos similares, con valores máximos en septiembre (3,01 bits/ind y 0,95) y mínimos en noviembre (1,4 bits/ind y 0,44). *Cerithium lutosum*, *Chione cancellata* y *Lampanella minima* fueron las especies dominantes y constantes, evidenciándose en el análisis Simper mientras que se formaron 8 grupos, según características de especies a fines, según el Cluster. Los resultados muestran que los cambios espaciales pudieran deberse a lo dinámico de este grupo y a la cercanía entre los diferentes ambientes (*Thalassia*, corales, manglar) que pudieron aportar de forma positiva, en términos de riqueza y diversidad a la estructura de la comunidad malacológica.

Palabras clave: molusco, bentos, diversidad, Laguna Grande del Obispo

ABSTRACT: With the objective of characterizing the subtidal benthic malacofauna in Laguna Grande del Obispo, monthly samplings were carried out during a year, in 4 stations. For the collection of living biological material, a 0.015m² corer was used at a depth of 1m, while temperature and salinity data were taken. The molluscs were quantified and identified for the determination of the ecological parameters and the Permanova analysis to verify spatial changes in the malacofauna, in addition to a Simper to determine species that characterize seasons and a Cluster to observe group formations. The temperature presented the maximum value during the calm period, and an inverse behavior to salinity. 789 molluscs were collected, the Bivalvia class (19 sp and 461 organisms) and the Gastropoda (18 sp and 462 organisms). Monthly abundance varied between 87 (November) and 12 (September), richness between 11 (December) and 7 sp (July), while E2 presented the maximum value (348 organisms and 20 sp) and the minimum in the E4 (102 organisms and 13 sp), confirming significant differences in the malacofauna

between stations ($F=2.4071$; $p=0.0266$). Diversity and equity presented similar behaviors, with maximum values in September (3.01 bits/ind and 0.95) and minimum values in November (1.4 bits/ind and 0.44). *Cerithium lutosum*, *Chione cancellata* and *Lampanella minima* were the dominant and constant species, evident in the Simper, while 8 groups were formed, according to the characteristics of the species at the end, according to the Cluster. The results show that the spatial changes could be due to the dynamics of this group and the proximity between the different environments (*Thalassia*, corals, mangroves) that could contribute positively in terms of richness and diversity to the structure of the malacological community.

Key words: mollusk, benthos, diversity, Lagoon Grande of Obispo

INTRODUCCIÓN

Las lagunas costeras, son ecosistemas muy fluctuantes caracterizados por la mezcla de aguas continentales y marinas, cuya intensidad y frecuencia determina en gran parte los cambios estacionales en las características químicas del agua y de las poblaciones biológicas existentes (CONTRERAS & CASTAÑEDA 2004; MEDINA & BARBOZA 2006; ESPINOZA & MORALES 2008).

La Laguna Grande del Obispo (LGO) es un área geográfica bien conocida donde los ecosistemas dominantes son el mangle rojo (*Rhizophora mangle*) bordeando la línea de costa, constituyendo un importante recurso forestal, que sostienen la biodiversidad de los ecosistemas costeros, y las agregaciones de material particulado de sustrato blandos que son, donde el tamaño del grano es de igual o menor tamaño que el de la mayoría de los organismos que allí habitan y que se caracterizan por su poca movilidad o sésiles (CARABALLO 2000; PRIETO *et al.* 2012).

En estos ambientes costeros, la fauna malacológica representa una importante comunidad en el mantenimiento de las cadenas tróficas marino-costeras, como zonas de alimentación, crianza, reproducción y protección. Esta relación organismo–sustrato es el principal factor para su establecimiento y supervivencia, siendo ésta área ecológicamente importante, además de proveer excelentes modelos para el estudio de patrones de biodiversidad y sucesión evolutiva que afectan directamente los procesos biogeoquímicos en el sedimento y la estabilidad del mismo (IANNACONE *et al.* 2003).

La Laguna Grande o Ensenada Grande del Obispo es la única laguna costera dentro del golfo de Cariaco, con aportes de ríos e influencia de corrientes marinas importantes en la productividad primaria y fuente de energía para muchos organismos, bordeada por tupidos manglares, lo que la hace un ecosistema costero valorado, ya que han sido considerados sistemas muy productivos, que conforman una fuente de energía para muchos organismos representando zonas de alimentación, crianza, reproducción y protección para peces, moluscos y crustáceos. Estas características hacen de LGO un sitio de estudios, enfocados a la biología y reproducción de algunas especies de importancia económica, tal es el caso del ostión *Crassostrea rhizophorae* (VÉLEZ & BONILLA 1972; VILLARROEL *et al.* 2004; MONTES *et al.* 2007; NÚÑEZ *et al.* 2012; PRIETO *et al.* 2012), estructura y comunidades de peces (DE GRADO *et al.* 2000, DE GRADO & BASHIRULLAH, 2001; ALLEN *et al.* 2011) y de Fitoplancton (FERRAZ-REYES *et al.* 1987). Mientras que otros estudios se inclinan a la fisicoquímica y condiciones ambientales de la laguna (BONILLA 1998), características hidrobioquímicas y oceanográficas, sedimentológicas y geoquímicas del área (LÓPEZ & OKUDA 1968; CARABALLO 1973; BONILLA & LIN 1979; BENÍTEZ & OKUDA 1985; BONILLA *et al.* 2003).

A pesar de las investigaciones realizadas en LGO, es evidente la poca información de estudios sobre la fauna bentónica, originando un vacío en el registro y conocimiento de las comunidades que allí habitan, por lo que este trabajo tiene como objetivo caracterizar la malacofauna bentónica submareal asociada a sustratos blandos en dicha laguna, golfo de Cariaco, estado Sucre, Venezuela.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de Estudio: Laguna Grande del Obispo se encuentra ubicada en la región centro-occidental de la costa sur de la península de Araya, al noreste del golfo de Cariaco, $10^{\circ} 34' 37''$ Lat. N y $64^{\circ} 03' 53''$ Long. W (DE GRADO *et al.* 2000).

De acuerdo a su estructura y morfología, la LGO está constituida por una serie de fallas tectónicas transversales. Se caracteriza por ser un cuerpo de agua casi rectangular, con el eje principal orientado en sentido noreste-suroeste, con una longitud de 4.815 km. Comunica con el golfo de Cariaco mediante una abertura de aproximadamente 500 m de ancho, localizada en la costa sur. Su superficie es de unos $3,2 \times 10^6 \text{ m}^2$, la profundidad máxima es de 35 m, pero en el 50 % de su área las profundidades son menores a los 10 m. Tradicionalmente se considera que en la región del golfo de Cariaco las condiciones imperantes están determinadas por las estaciones de sequía entre los meses de diciembre a mayo, con mayor intensidad de vientos que producen afloramiento, y la lluviosa entre julio-agosto a diciembre que por el contrario se atenúa los vientos, lo que implica una mayor estabilidad en la columna de agua (CARABALLO 1973; BONILLA *et al.* 1998).

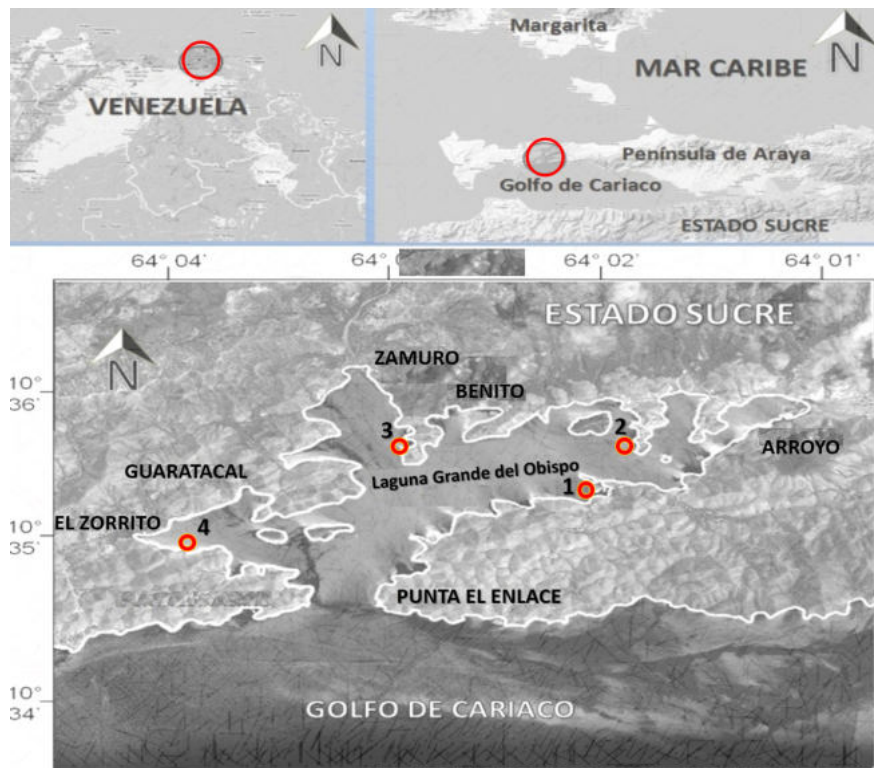


Fig. 1. Ubicación geográfica del área de estudio, mostrando las estaciones de muestreo.

Toma de Muestra y Análisis de Datos: Los muestreos se realizaron mensualmente, entre diciembre 2009 y noviembre 2010. Para esto se propusieron 4 estaciones distribuidas a lo largo y ancho de dicha laguna (Fig. 1), todas bordeadas por una tupida franja de manglares y a la cercanía se observaron formaciones coralinas y parches de *Thalassia testudinum*, sobretodo en la estación 2.

En cada estación se propusieron transectos a 1 m de profundidad. Las muestras fueron tomadas con ayuda de un nucleado (cilindro PVC) de 0,015 m² introduciendo a un 80 % de su capacidad en el sustrato, extrayendo todo el material, el cual fue tamizado (0,5 mm) para la posterior identificación del material malacológico vivo, según bibliografía disponible (ABBOTT 1974, 1994; ABBOTT & MORRIS 1995; DÍAZ & PUYANA 1994; WARMKE & ABBOTT 1962) y corroborada según la página *World Register of Marine Species* (WoRMS). Cabe señalar que previo a la colecta, se tomaron datos de la temperatura superficial del agua (°C) y la salinidad (ups).

Una vez identificadas y cuantificadas las especies de moluscos, se determinaron los parámetros ecológicos: Abundancia número de organismos (A), Diversidad de SHANNON-WIENNER (H'), Equidad (E), Riqueza de especies (R), Índice de Dominancia (ID) según la ecuación de Mc NAUGHTON (1968) y Constancia (C) definida por BALOGH (1958), según KREBS (1989).

A la a la data obtenida se le aplicó análisis de (ANDERSON 2001) para verificar la existencia de diferencias entre la abundancia de especies, entre las estaciones y/o los meses de estudio. Además, se le aplicó un análisis (CLARKE & WARWICK 2001) para determinar que especies caracterizan cada estación y cuales especies las hace diferentes una de otra. Todos los análisis se realizaron con el Software estadístico V6 y *add-on* (CLARKE & GORLEY 2006; ANDERSON *et al.* 2008).

RESULTADOS

Los resultados del promedio mensual de los parámetros abióticos evaluados, mostraron el comportamiento de la temperatura inverso al de la salinidad, presentándose valores entre

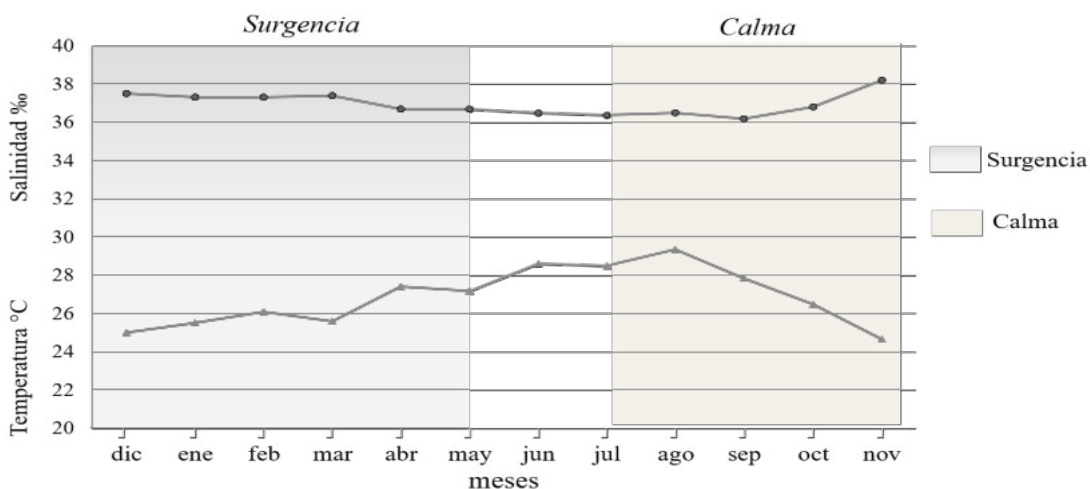


Fig. 2. Variación del promedio mensual de la temperatura (°C) y la salinidad superficial del agua de la LGO, golfo de Cariaco, durante el estudio.

Tabla 1. Lista taxonómica, abundancia, riqueza y constancia de los moluscos bentónicos submareales de la LGO, Golfo de Cariaco, Venezuela, durante el estudio. C: especies constantes. Acc: especies accesorias. Acd: especies accidentales.

CLASE BIVALVIA	E1	E2	E3	E4	TOTAL	C
Familia Mytilidae Rafinesque, 1815						
<i>Brachidontes exustus</i> (Linnaeus, 1758)		2			2	Acd
<i>Leiosolenus aristata</i> (Dillwyn, 1817)		3			3	Acd
Familia Psammobiidae Fleming, 1828						
<i>Asaphis deflorata</i> (Linnaeus, 1758)	4	6		4	14	C
Familia Veneridae Rafinesque, 1815						
<i>Chione cancellata</i> (Linnaeus, 1767)	18	76	27		121	C
<i>Chione granulata</i> Gmelin, 1791		41			41	Acd
<i>Chione intrapurpura</i> (Corad, 1849)		6		9	15	Acc
<i>Pitar arestus</i> (Dall & Simpson, 1901)	15	7			22	Acc
<i>Lamelliconcha circinata</i> (Born, 1778)		11		7	18	Acc
Familia Tellinidae Blainville, 1814						
<i>Eurytellina lineata</i> (Turton, 1819)			2		2	Acd
<i>Macoma</i> sp.		4			4	Acd
Familia Ungulinidae H. A. Adams 1857						
<i>Diplodonta punctata</i> (Say, 1822)			2	2	4	Acc
<i>Diplodonta</i> sp.			1		1	Acd
Familia Solecurtidae d'Orbigny, 1846						
<i>Tagelus divisus</i> (Spengler, 1794)		2		1	3	Acc
Familia Lucinidae J. Fleming, 1828						
<i>Codakia orbicularis</i> (Linnaeus, 1758)	17	15	9		41	C
<i>Divalinga quadrisulcata</i> (d'Orbigny, 1846)	4				4	Acd
Familia Corbulidae Lamarck, 1818						
<i>Cariocorbula dietziana</i> (C.B. Adams), 1852	15			5	20	Acd
<i>Cariocorbula swiftiana</i> (C.B. Adams, 1852)		2	4		6	Acc
<i>Corbula</i> sp.			1		1	Acd
<i>Juliacorbula aequivalvis</i> (Philippi, 1836)	12		19		31	Acc
CLASE GASTEROPODA						
Familia Bullidae Gray, 1827						
<i>Bulla striata</i> Bruguière, 1792	1				1	Acd
Familia Tegulidae Kuroda, Habe & Oyama, 1971						
<i>Tegula excavata</i> (Lamarck, 1822)			3		3	Acd
<i>Tegula lividomaculata</i> (C.B. Adams, 1845)		1			1	Acd
Familia Turbinidae Rafinesque, 1815						
<i>Turbo</i> sp.		1		2	3	Acc
Familia Muricidae Rafinesque, 1815						
<i>Vokesimurex chrysostoma</i> (G. Sowerby II, 1834)	1			1	2	Acc
<i>Murex brevifrons</i> Lamarck, 1822			3		3	Acd

Familia Buccinidae Rafinesque, 1815						
<i>Engoniophos unicinctus</i> (Say, 1826)	1				1	Acđ
<i>Antillophos candei</i> (d'Orbigny, 1842)	3	1	1	1	6	C
<i>Pisania tineta</i> (Conrad, 1846)	1	1	1		3	C
Familia Fascioliidae Gray, 1853						
<i>Leucozonia ocellata</i> (Gmelin, 1791)	1			2	3	Acc
Familia Nassariidae Iredale, 1916						
<i>Phrontis vibex</i> (Say, 1822)		3		1	4	Acc
Familia Cerithiidae Fleming, 1822						
<i>Cerithium lutosum</i> Menke, 1828	54	134	40	48	276	C
<i>Cerithium eburneum</i> Bruguière, 1792		5	3		8	Acc
Familia Batillariidae Thiele, 1929						
<i>Lampanella minima</i> (Gmelin, 1791)	58	2	29	18	107	C
Familia Littorinidae Children, 1834						
<i>Littoraria angulifera</i> (Lamarck, 1822)	3		3		6	Acc
<i>Littoraria</i> sp.			3		3	Acđ
Familia Naticidae Guilding, 1834						
<i>Natica canrea</i> (Linné, 1758)			2	2	4	Acc
Familia Neritidae Rafinesque, 1815						
<i>Nerita peloronta</i> Linnaeus, 1758			2		2	Acđ
Total Abundancia	208	348	156	102	789	
Riqueza de especies	16	20	19	13	37	

29,4 a 24,7 °C, y de 38,2 a 38,2 ups respectivamente para dichos parámetros, lo que indica que la mayor temperatura se presentó durante el periodo de calma, coincidiendo con el mínimo de salinidad (Fig. 2).

La malacofauna estuvo representada por un total de 789 organismos, contenidos en 2 clases, 20 familias y 37 especies. La clase Bivalvia con 19 especies y 461 organismos, siendo Veneridae, Lucinidae y Corbulidae las familias más representativas durante el estudio, mientras que, la clase Gasterópoda presentó 18 especies y 462 organismos, siendo Cerithiidae y Batillariidae las familias más representativas en número de organismos (TABLA 1).

La abundancia mensual de la malacofauna, varió de 87 y 12 organismos, entre noviembre y septiembre, respectivamente. Mientras que la riqueza estuvo entre 11 y 7 especies correspondientes a diciembre y julio. Sin embargo, al comparar la abundancia y riqueza entre las estaciones, observamos que los valores más altos se presentaron en la E2 (348 organismos y 20 especies) y los más bajos en la E4 (102 organismos y 13 especies).

Cerithium lutosum (ID= 46,5 %), *Chione cancellata* (ID= 28,9 %) y *Lampanella minima* (ID= 18,8 %), fueron las especies dominantes y constantes durante el estudio, además de *Asaphis deflorata*, *Codakia orbicularis*, *Antillophos candei* y *Pisania tineta* que también formaron parte de las especies constantes.

La diversidad y equidad exhibieron comportamientos similares, con valores máximos de ambos índices durante septiembre (3,01 bits/ind y 0,95) y valores mínimos en noviembre (1,4 bits/ind y 0,44), (Fig. 3).

El resultado del análisis de Permanova demostró diferencias significativas en la malacofauna bentónica de la LGO submareal entre las estaciones ($F=2,40$; $p=0,02$); no obstante, durante los meses del estudio, no se evidenciaron diferencias estadísticas alguna ($F=0,83$; $p=0,68$) (TABLA 2).

A continuación, en la Tabla 3, se observan las principales especies de moluscos que definen la similitud entre las estaciones, según el 80% acumulativo, y las especies que definen la disimilitud, según el 50 % acumulativo.

Los resultados del Cluster, permitió establecer la asociación de la malacofauna bentónica de la LGO, en las 4 estaciones, observándose la formación de 8 grupos, al 20 % de similitud (Fig. 3), El primer grupo formado es el A, con una sola especie accidental en la E1 (*Bulla striata*). El Grupo B, constituido por 3 especies de bivalvos de ocurrencia accidentales. El grupo C representado por los gasterópodos *Pisania tinctoria* y *Leucozonia ocellata*, comunes en la E1 con baja abundancia. Grupo D, formado por 6 especies de gasterópodos y bivalvos constantes y accidentales, comunes en la E2. El grupo E, agrupa especies accidentales y accesorias, comunes en E3y E4. En el Grupo F solo se encuentran 2 especies comunes en E3. El Grupo G es el más extenso en número de especies (7 especies), representado por las especies constantes y dominantes del estudio, y el Grupo H, conformado especies accesorias y accidentales, de abundancias similares comunes en la E2 y E3 (Fig. 4).

DISCUSIÓN

Los valores promedio tanto de temperatura como de salinidad, presentaron poca fluctuación durante los meses de estudio, lo que coincidió con los resultados de BONILLA *et al.* (1998), De

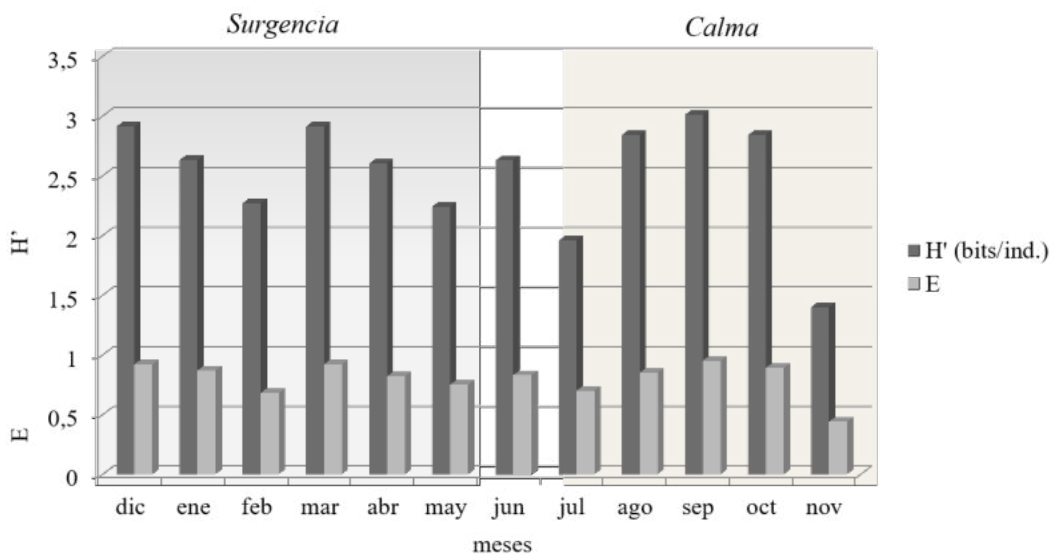


Fig. 3. Valores mensuales de la diversidad (H') y equidad (E) de la malacofauna bentónica submareal de la LGO, Venezuela, durante los meses de estudio.

Tabla 2. Análisis de Permanova en base a las disimilitudes de Bray-Curtis (previa transformación a raíz cuadrada) de los datos de abundancia de moluscos en las 4 estaciones propuestas de LGO, golfo de Cariaco, Venezuela, durante los meses de estudio (considerando época S: surgencia y C: calma). Cada prueba se realizó con 9999 permutaciones. FV: Fuente de variación. GL: Grados de libertad. SC: Suma de cuadrados. CM: Cuadrados medios. F: Pseudo-F. p : Probabilidad. $P(MC)$: Prueba a posteriori MonteCarlo.

FV	GL	SC	CM	F	p	$P(MC)$
Meses	11	6111,8	555,62	0,83	0,68	0,67
Estación	3	4777,2	1592,4	2,40	0,02	0,03
Residual	33	21831	661,55			
Total	47	32720				

Tabla 3. Resultados del análisis Simper mostrando las especies características que definen tanto la similitud, como la disimilitud en la composición de especies que conforman la malacofauna en las 4 estaciones de la LGO, golfo de Cariaco, Venezuela, durante el estudio. AP: abundancia promedio. SP: similitud promedio. S: similitud. SD: desviación estándar. CTB: contribución porcentual. ACM: porcentaje acumulativo. DP: disimilitud promedio. D: disimilitud.

SIMILITUD (80 % ACM)						
Especies	AP	SP	S/SD	CTB %	ACM %	
Grupo 1 (SP= 23,44)						
Lampanella minima	0,75	6,75	0,59	28,78	28,78	
Cerithium lutosum	0,83	5,7	0,59	24,31	53,09	
Codakia orbicularis	0,67	5,36	0,59	22,86	75,95	
Chione cancellata	0,62	3,2	0,49	13,65	89,6	
Grupo 2 (SP= 21,11)						
Chione cancellata	0,96	7,79	0,64	36,92	36,92	
Codakia orbicularis	0,59	4,55	0,44	21,56	58,48	
Chione granulata	0,61	2,5	0,39	11,86	70,34	
Pitar arestus	0,39	2,2	0,31	10,42	80,76	
Grupo 3 (SP= 22,27)						
Cerithium lutosum	1,03	10,66	0,78	47,87	47,87	
Lampanella minima	0,98	7,76	0,79	34,86	82,73	
Grupo 4 (SP= 12,68)						
Cerithium lutosum	0,71	6,29	0,48	49,63	49,63	
Lampanella minima	0,41	2,34	0,29	18,45	68,09	
Codakia orbicularis	0,4	1,91	0,27	15,1	83,19	
DISIMILITUD 50% AMC						
Grupo 1 y 2 (DP= 78,95)	AP Grupo 1	AP Grupo 2	DP	D/SD	CTB %	ACM %
Chione cancellata	0,62	0,96	8,98	1,05	11,38	11,38
Cerithium lutosum	0,83	0,65	8,83	1,06	11,18	22,56
Lampanella minima	0,75	0,45	8,01	1,04	10,14	32,7
Codakia orbicularis	0,67	0,59	6,79	0,94	8,6	41,31
Pitar arestus	0,24	0,39	5,4	0,71	6,84	48,14
Chione granulata	0,2	0,61	5,23	0,79	6,63	54,77

Grupo 1 y 3 (DP= 77,74)

<i>Cerithium lutosum</i>	0,83	1,03	10,17	0,99	13,08	13,08
<i>Lampanella minima</i>	0,75	0,98	9,49	0,93	12,21	25,28
<i>Codakia orbicularis</i>	0,67	0,17	7,05	0,84	9,07	34,35
<i>Chione cancellata</i>	0,62	0,41	6,94	0,91	8,93	43,29
<i>Juliacorbula aequivalvis</i>	0,34	0,19	5,08	0,55	6,53	49,82

Grupo 2 y 3 (DP= 84,91)

<i>Cerithium lutosum</i>	0,65	1,03	10,92	1,09	12,86	12,86
<i>Chione cancellata</i>	0,96	0,41	10,58	0,9	12,46	25,33
<i>Lampanella minima</i>	0,45	0,98	8,81	1,17	10,38	35,71
<i>Codakia orbicularis</i>	0,59	0,17	7,2	0,68	8,48	44,19

Grupo 1 y 4 (DP= 80,82)

<i>Cerithium lutosum</i>	0,83	0,71	10,29	1,04	12,73	12,73
<i>Lampanella minima</i>	0,75	0,41	9,52	0,94	11,78	24,51
<i>Codakia orbicularis</i>	0,67	0,4	8,44	0,9	10,44	34,95
<i>Chione cancellata</i>	0,62	0,11	6,27	0,88	7,76	42,7
<i>Juliacorbula aequivalvis</i>	0,34	0,26	5,78	0,62	7,15	49,86

Grupo 2 y 4 (DP= 86,93)

<i>Chione cancellata</i>	0,96	0,11	11,43	0,97	13,15	13,15
<i>Cerithium lutosum</i>	0,65	0,71	10,17	0,98	11,7	24,86
<i>Codakia orbicularis</i>	0,59	0,4	8,39	0,79	9,65	34,5
<i>Lampanella minima</i>	0,45	0,41	6,66	0,84	7,66	42,16
<i>Chione granulata</i>	0,61	0	5,8	0,73	6,67	48,84

Grupo 3 y 4 (DP= 82,89)

<i>Cerithium lutosum</i>	1,03	0,71	13,53	0,89	16,32	16,32
<i>Lampanella minima</i>	0,98	0,41	11,17	1,02	13,48	29,8
<i>Codakia orbicularis</i>	0,17	0,4	6,73	0,47	8,12	37,92
<i>Asaphis deflorata</i>	0,1	0,19	4,7	0,34	5,66	43,58
<i>Chione cancellata</i>	0,41	0,11	4,44	0,6	5,36	48,94

GRADO & BASHIRULLAH (2001), MONTES *et al.* (2007) y ALLEN *et al.* (2011), quienes señalaron poca variación de estos dos parámetros ambientales para la zona de estudio. Igualmente concuerdan en la tendencia de que, máximos y mínimos valores correspondientes a los mismos meses que se señalan en esta investigación, y muy similar a lo reportado por PRIETO *et al.* (2006) para la Laguna de Bocaripo, ubicada en un área cercana de la zona de estudio, y a lo expuesto por CASTELLANOS *et al.* (2002) en estudios al sur del mar Caribe. No obstante, los valores obtenidos fueron bajos si los comparamos con los reportados por CEDEÑO *et al.* (2010) quienes mostraron valores de temperatura entre 28-35 °C, y 38-42 de salinidad, para la Laguna de Bocaripo.

Con respecto a las estaciones planteadas, el hecho de que los valores de ambos parámetros ambientales (temperatura y salinidad), presenten muy poca variación entre los valores mínimos y máximos, se observa una tendencia a que las aguas sean más frías en las E3 y E4 (en la parte

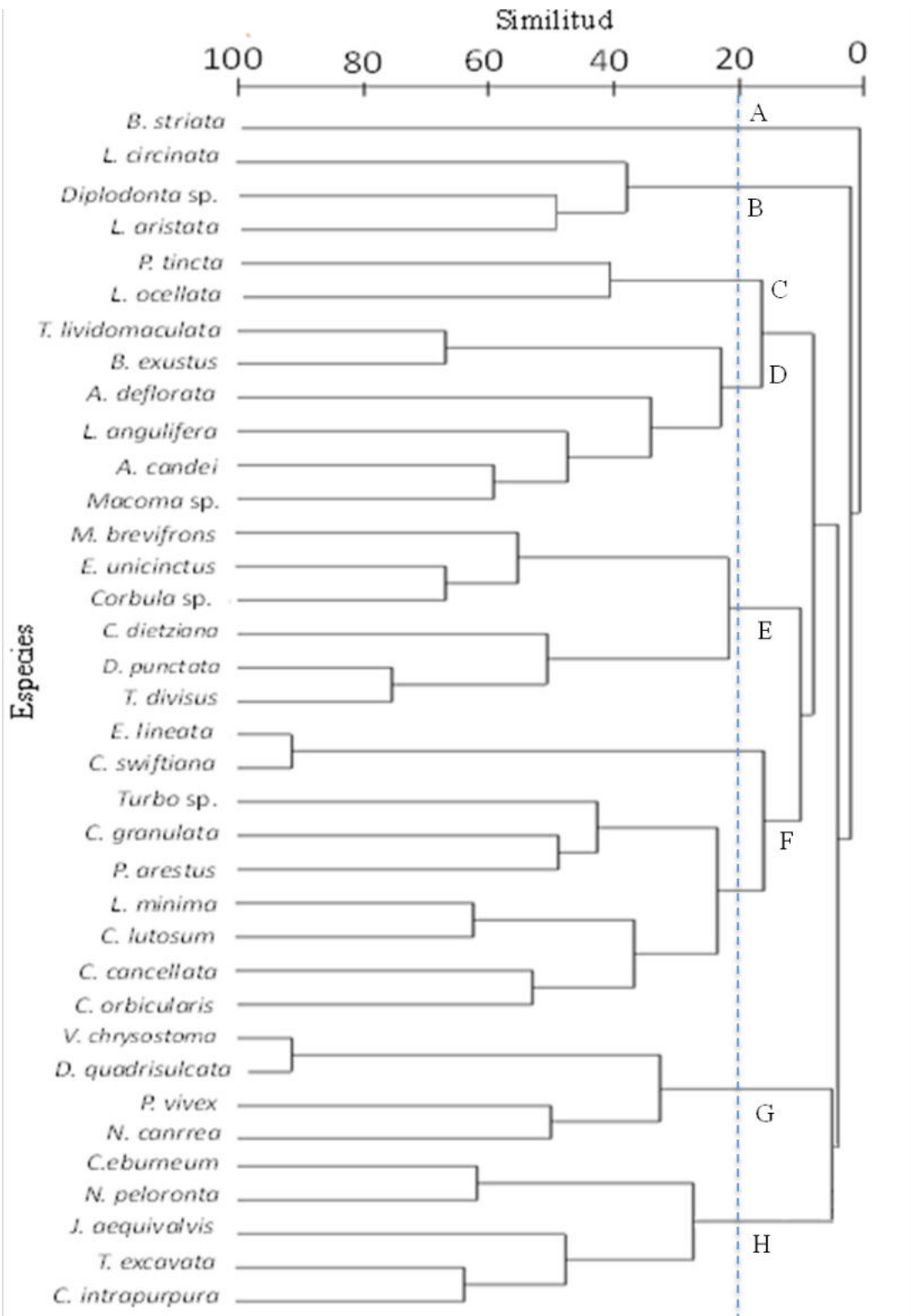


Fig. 4. Cluster que agrupa a la malacofauna bentónica de la LGO, golfo de Cariaco, Venezuela, durante el estudio.

más externa de la laguna), y más cálidas en la parte más interna donde se encuentran las E1 y E2. Estos resultados son discordantes a lo que señala PRIETO *et al.* (2006) en la Laguna de Bocaripo, muestran valores altos de temperatura y salinidad en las estaciones dentro de la laguna y los más bajos fuera de esta. Posiblemente esto debido a las precipitaciones que se produjeron entre junio y diciembre del 2010, que trajo como consecuencias una leve disminución de la salinidad en las estaciones E1 y E2. En general, el hecho de que la temperatura y la salinidad presentaran poca variabilidad tanto en los meses, como en las estaciones, posiblemente se pudiera atribuir a la poca corriente de agua dulce que circula dentro de la laguna.

La LGO constituye el entrante más importante de todo el frente costero septentrional del golfo de Cariaco (DE GRADO *et al.* 2000), permitiendo el establecimiento de los organismos y en particular de moluscos, lo que se refleja en los 471 individuos identificados. Valor elevado en comparación a los pocos trabajos realizados, entre ellos, el de PRIETO *et al.* (2006) en la Laguna de Bocaripo (354). Mientras que, la riqueza de especies reportadas en el presente estudio (37 sp) es similar a las 35sp. reportadas por GARCÍA & DÍAZ (2000) al sur de la plataforma continental del Caribe colombiano, no obstante, el valor es bajo, en comparación con las 54 especies reportadas por JIMÉNEZ-RAMOS *et al.* (2019) en ambientes desprovistos de vegetación del sistema lagunar Bocaripo, Venezuela, e incluso, en comparación con las 97 sp. encontradas por GONZÁLEZ (2021), en los fondos blandos del estero de la isla San José, golfo de California, México. A éste respecto, GARCÍA & REGUERO (2007) indica que los moluscos son un grupo con gran diversidad de hábitos de vida y ocupan la mayoría de los espacios acuáticos.

El hecho de que las clases Bivalvia y Gastropoda sean las únicas clases de moluscos reportadas, coincide con lo expuesto por ORTIZ *et al.* (2009) en la reserva de Pantano de Centla, México y por CEDEÑO *et al.* (2010) en la laguna de Bocaripo, Venezuela. A pesar de que ambas clases presentan números de especies muy similares, la Gastropoda representa una mayor abundancia de organismos (320), en comparación a la Bivalvia (151), lo que posiblemente se deba a la adaptabilidad de estos caracoles al medio arenoso y su gran plasticidad ante los factores ambientales, lo que explica gran abundancia de representantes de las familias Cerithiidae, Buccinidae y Batillariidae, durante el estudio.

Al observar la variación espacial de la abundancia y de la riqueza de especies, pudieran atribuirse a que a pesar de que las condiciones físicas en toda la laguna son bastante similares, la presencia de otros ecosistemas cercanos (*Thalassia*, corales o manglar) en alguna de las estaciones, permiten que el sustrato varíe a lo largo de la laguna, lo cual coincide con lo expuesto por PRIETO *et al.* (2006) y JIMÉNEZ-RAMOS *et al.* (2019) para la laguna de Bocaripo.

Los valores de diversidad y equidad, encontrados son similares a los de otras investigaciones realizadas en sistemas lagunares, tal es el caso de REGUERO & GARCÍA (1993), quienes indican valores de $H' = 2,14 - 2,55$ bits/ind.; $E = 0,43 - 0,80$ en el complejo lagunar en Veracruz, México. No obstante, estos valores se consideran bajos ($H' = 4,17 - 2,22$ bits/ind.; $E = 0,82 - 0,87$) con respecto a lo reportado por PRIETO *et al.* (2006) para un área cercana al estudio (laguna de Bocaripo), quien señala que probablemente se deba a la comunicación directa con otros ambientes adyacentes, lo cual permitiría el asentamiento de larvas que pudieron ser arrastradas el oleaje o las corrientes. Al

respecto, JIMÉNEZ-RAMOS *et al.* (2019) indica que la riqueza depende principalmente de la presencia de otros ambientes.

La influencia que presentan los organismos dominantes dentro de la comunidad, en función de la abundancia de su especie, pudiera deberse a la adaptabilidad de éstos a las condiciones ambientales, ya sea por su tamaño, capacidad defensiva, reproducción, entre otras características, lo cual permite que regulen el recurso del cual depende la mayoría de las especies que conforman la malacofauna, en particular *Cerithium lutosum*, *Chione cancellata*, *C. granulata*, *Codakia orbicularis*, que a diferencia de los resultados de PRIETO *et al.* (2006) presentan muy baja densidad y dominancia de estas especies, para la laguna de Bocaripo.

La interpretación del análisis de Cluster, a juzgar por la alta representatividad y robustez del muestreo, se podría enfocar desde varios puntos de vista, donde la malacofauna puede variar en cuanto a su estructura, abundancia, diversidad y riqueza, dependiendo de la ubicación de las estaciones, y otros ambientes cercanos. En este sentido, el resultado refleja que las especies dominantes y constantes corresponden a los grupos con mayor número de especies. No obstante, las accidentales y menos abundantes, corresponden a grupos más pequeños de especies. A este respecto, KREBS (1989) señala que, si los lotes que componen una comunidad son semejantes, todas las especies deben tener distribuciones geográficas parecidas o por lo menos una gran parte de ellas.

El hecho de que *Cerithium lutosum*, presentara mayor número de interacciones explica que es una especie dominante, constante y generalista, común en aguas litorales y en zonas someras, donde se mantiene enterrado en el sedimento y solo se traslada a las zonas más profundas para el desove (DENADAI *et al.* 2004). Esto evidencia la gran abundancia y dominancia de este pequeño gasterópodo, común en nuestras aguas, con notable grado de variabilidad morfológica, en consecuencia de factores bióticos y abióticos, lo que pudiera estar afectando de forma positiva al establecimiento de dicha especie, lo que coincide con lo indicado por CORTES *et al.* (2012) quien expone que los patrones espaciales y temporales de las especies del bentos asociado a fondos blandos en todas las latitudes están determinados por la producción primaria de la columna del agua, el tipo de sedimento, las condiciones fisicoquímicas asociadas y sus relaciones biológicas que pueden ser respuestas tardías a cambios en factores climáticos tan importantes como la precipitación, que pueden incluso, en conjunto con otras variables ambientales, causar perturbación a la comunidad como la observada en el área de muestreo para el período de estudio.

La escasez de estudios similares en estos ambientes costeros no permitió realizar una mejor comparación en cuanto a la estructura de la comunidad de moluscos, por lo que se considera importante que se lleven a cabo estudios minuciosos para sentar las bases de un inventario de los moluscos en la laguna Grande del Obispo.

CONCLUSIÓN

En términos generales, la malacofaunas bentónicas de la LGO se mantuvieron constantes, con respecto a los meses de estudio. No obstante, cada estación conformó una entidad ecológicamente diferente, debido a éste hecho, se presentaron variaciones espaciales en la composición malacológica, demostrando la dinámica de éste grupo. Además de que la existencia de diferentes ambientes

(*Thalassia*, corales, manglar) cercanos al sitio de muestreo, pudieron aportar positivamente, en cuanto a riqueza y diversidad a la estructura de la comunidad malacológica.

AGRADECIMIENTO

Al Consejo de Investigación de la Universidad de Oriente por el apoyo económico a través del proyecto Ecología del ecosistema de mangle rojo *Rhizophora mangle* y flora íctica en Laguna Grande del Obispo, estado Sucre, Venezuela (CI-2-030700-1564/09).

REFERENCIAS

- ABBOTT, R. 1974. *American Seashells*. 2nd. Van Nostrand Reinhold Company. New York. 541pp.
- ABBOTT, R. 1994. *Conchas Marinas del Mundo*. Trillas. Guías del Saber. México. 173pp.
- ABBOTT, R. & P. MORRIS. 1995. *Shells of the Atlantic and Gulf coast and the West Indies*. Peterson Field Guides. New York. 350pp.
- ALLEN, T., M. JIMÉNEZ, S. VILLAFRANCA, J. FERNÁNDEZ & J. ROMERO. 2011. Estructura comunitaria de los peces en una zona de manglares en ensenada Grande del Obispo, golfo de Cariaco, estado Sucre, Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Venez.* 50(2): 245-254.
- ANDERSON, M. 2001. "A new method for non-parametric multivariate analysis of variance." *Aust. Ecol.* 26: 32-46.
- ANDERSON, M., R. GORLEY & K. CLARKE. 2008. *PERMANOVA+ for PRIMER: Guide to software and statistical methods*. Plymouth, UK., PRIMER-E Ltd.
- BENÍTEZ, J. & T. OKUDA. 1985. Variación estacional de las diversas formas del nitrógeno en el Golfo de Cariaco, Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela*. 24(1&2):185-198.
- BONILLA, J. 1998. Condición ambiental de la Ensenada Grande del Obispo, estado Sucre, Venezuela. *Scient.* 13(1):35-59.
- BONILLA, J. & A. LIN. 1979. Materia Orgánica en los Sedimentos de los Golfos de Paria y Cariaco, Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela*. 18(1&2):37-52.
- BONILLA, J., J. FERMÍN & C. GONZÁLEZ. 1998. Análisis Estadístico Multivariante Aplicado al Grado Textural y a los Aspectos Geoquímicos de los Sedimentos del Ecosistema Marino Costero de Jose, Edo. Anzoátegui, Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela*. 37(1&2):53-62.
- BONILLA, J., D. ARANDA, C. RAMÍREZ, J. MOYA & A. MÁRQUEZ. 2003. Calidad de los sedimentos superficiales de la ensenada Grande del Obispo, estado Sucre, Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela*. 3-27
- CARABALLO, L. 1973. Estudio Fisiográfico – Sedimentológico y Geología Histórica de la Ensenada Grande del Obispo (Estado Sucre, Venezuela.) *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela*. 12(2):29-77.

- CARABALLO, J. 2000. Distribución de *Ecteinascidia turbinata* (Ascidiacea: Perophoridae) en los manglares de la Península de Yucatán, México. *Rev. Biol. Trop.* 48:365-369.
- CASTELLANOS, P., R. VARELA & F. MULLER-KARGER. 2002. Descripción de las áreas de surgencia al sur del Mar Caribe examinadas con el sensor infrarrojo AVHRR. *Mem. Soc. Cien. Naturales La Salle* 164: 55-76.
- CEDENO, J., M. JIMÉNEZ, L. PEREDA & 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(3): 213-226.
- CLARKE, K & R. WARWICK. 2001. *Change in marine communities: An approach to statistical analysis and interpretation*. PRIMER-E Ltd., Plymouth, 82pp.
- CLARKE, K & R. GORLEY. 2006. *PRIMER v6: User Manual/Tutorial*. PRIMER-E: Plymouth 182pp.
- CONTRERAS, E. & O. CASTAÑEDA. 2004. La biodiversidad de las lagunas costeras. *Ciencias*.76: 46-56.
- CORTES, F., O. SOLANO, & J. RUIZ. 2012 Variación espacio-temporal de la fauna macrobentónica asociada a fondos blandos y su relación con factores ambientales en el Parque Nacional Natural Gorgona, Pacífico Colombiano. *Bol. Invest. Mar. Cost.* 41(2): 323-353.
- DE GRADO, A. & A. BASHIRULLAH. 2001. Algunos atributos de la estructura comunitaria de la ictiofauna de la Laguna Grande de Obispo, Golfo de Cariaco, Venezuela. *Acta Cient. Vnzlna.* 52: 3-13.
- DE GRADO, A., A. BASHIRULLAH & A. PRIETO 2000. Spatial and temporal variation of the fish community inhabiting the Laguna Grande de Obispo, Gulf of Cariaco, Sucre State, Venezuela. *Acta Cient. Vnzlna.* 51: 96-103.
- DENADAI, M.R., A.C. AMARAL & A. TURRA. 2004. Biology of a tropical intertidal population of *Cerithium atratum* (Born, 1778) (Mollusca, Gastropoda). *J. Nat. History.* 38: 1695-1710.
- DÍAZ, J. & M. PUYANA. 1994. *Moluscos del Caribe Colombiano*. Un catálogo ilustrado. Colciencias, Fundación Natura e INVEMAR, Bogotá. 367pp.
- ESPINOZA, N. & F. MORALES. 2008. Macrobentónicos de la Laguna de Las Peonías, Venezuela. *Bol. Centr. Invest. Biol.* 42(3): 345-363.
- FERRAZ-REYES, E., E. MANDELLI, & G. REYES. 1987. Fitoplancton de la Laguna Grande del Obispo, Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela.* 26(1 &2): 111:124.
- GARCÍA, C. & J. DÍAZ. 2000. Moluscos y su taxocenosis en los fondos someros del sector sur de la plataforma continental del Caribe Colombiano. *Bol. Invest. Mar. Cost.* 29: 73-80.
- GARCÍA, A. & M. REGUERO. 2007. *Catálogo ilustrativo de moluscos bivalvos del Golfo de México y Mar Caribe*. *An. Inst. Cienc. Mar. Limnol.* UNAM, México, 86p.

- GONZÁLEZ, A. 2021. *Composición y estructura de la comunidad de moluscos de fondos blandos del estero de la isla San José, golfo de California, México*. Trab. Grad. MSc. Cienc. Manejo de Recursos Marinos. Inst. Politec. Nac. La Paz, B.C.S, México. 43pp.
- IANNAONE, J., J. MANSILLA & K. VENTURA. 2003. Macroinvertebrados en las lagunas de Puerto Viejo, Lima, Perú. *Ecología Aplicada* 2(1): 116-124.
- JIMÉNEZ-RAMOS, E., V. ACOSTA-BALBAS, L. HERNÁNDEZ & J. FRONTADO. 2019. Registro malacológico del Sistema Lagunar Bocaripo, costa nororiental de Venezuela. *J. Bol. Cent. Investg. Biol.* 53(3): 250-272.
- KREBS, C. 1989. *Ecological Methodology*. Ed. Harper y Row. New York. 550pp.
- LÓPEZ, L. M. & T. OKUDA. 1968. Algunas observaciones sobre características físico-químicas de los sedimentos y distribución de la fauna macrobentónica de la Laguna Grande del Obispo (Venezuela). *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela*. 7(1): 107-128.
- MEDINA, E. & F. BARBOZA. 2006. Lagunas costeras del Lago de Maracaibo: distribución, estatus y perspectivas de conservación. *Ecotropicos*. 19(2): 128-139.
- MONTES, A., A. PRIETO & L. RUIZ. 2007. Abundancia, biomasa y proporción sexual en una población natural de la ostra (*Crassostrea rhizophorae*) en la Laguna Grande de Obispo, estado Sucre, Venezuela. *Bol. Centr Invest. Biol.* 4: 485-501.
- NÚÑEZ, P. C. LODEIROS, E. RAMÍREZ, N. NARVÁEZ & C. GRAZIANI. 2012. Crecimiento y sobrevivencia de la ostra de mangle *Crassostrea rhizophorae* bajo condición de cultivo intermareal y submareal. *Zootec. Trop.* 28(2): 239-254.
- ORTIZ, O., L. RANGEL & J. GAMBOA. 2009. Diversidad de moluscos bentónicos en la Reserva de la biosfera Pantanos de Centla. *Rev Divulg. Div. Acad. Cienc. Biol.* 15(28): 29-36.
- PRIETO, A., C. TINEO, L. RUIZ & N. GARCÍA. 2006. Moluscos asociados a sustratos someros en la Laguna de Bocaripo, estado Sucre, Venezuela. *Bol. Centro Invest. Biol.* 40(1): 1-19.
- PRIETO, A., A. BARRIOS & L. RUIZ. 2012. Crecimiento y mortalidad del ostión *Crassostrea rhizophorae* en la Laguna Grande del Obispo, golfo de Cariaco, Venezuela. *Bol. Centr Invest. Biol.* 46(4): 405-420.
- REGUERO, M. & A. GARCÍA. 1991- Moluscos del Complejo Lagunar Larga – Redonda – Mandinga, Veracruz, México: Sistemática y Ecología. *Hidrobiológica*. 3(1-2): 41-70.
- VÉLEZ, A. & J. BONILLA. 1972. Variación estacional del engorde del ostión *Crassostrea rhizophorae* de bahía de Mochima y la Laguna Grande. *Bol. Inst. Oceanog. Venezuela*. 11(1): 39-43.
- VILLARROEL, E., E. BUITRAGO & C. LODEIROS. 2004. Identificación de factores que afectan al crecimiento y la supervivencia de *Crassostrea rhizophorae* bajo condiciones de cultivo suspendiendo en el golfo de Cariaco, Venezuela. *Rev. Cient. FCV-LUZ*. 14: 28-35.

WARMKE, G. & T. ABBOTT. 1962. *Caribbean Seashells*. Dover Publications. New York. 233pp.

WoRMS. World Register of Marine Species. En: <http://www.marinespecies.org> 2017.

RECIBIDO: Mayo 2022

ACEPTADO: Noviembre 2022

LISTA DE ESPECIES DE MOLUSCOS DE LA COSTA OCCIDENTAL DE LA PENINSULA DE ARAYA, ESTADO SUCRE, VENEZUELA

MAYRÉ JIMÉNEZ-PRIETO¹, BAUMAR MARÍN^{2†}, SIOLIZ VILLAFRANCA³, JOHANNA FERNÁNDEZ⁴ & THAYS ALLEN⁵

¹ *Instituto Oceanográfico de Venezuela, Universidad de Oriente, Cumaná, Venezuela. mayrej@gmail.com; <http://orcid.org/0000-0002-8556-5574>*

² *Instituto Oceanográfico de Venezuela, Universidad de Oriente, Cumaná, Venezuela.*

³ *Instituto Oceanográfico de Venezuela, Universidad de Oriente, Cumaná, Venezuela. svillafranca@yahoo.com; <http://orcid.org/0000-0002-9782-4326>*

⁴ *Museo del Mar, Complejo Cultural Luis Manuel Peñalver, Universidad de Oriente, Cumaná, estado Sucre, Venezuela. johnannafer@gmail.com; <http://orcid.org/0000-0001-8116-4581>*

⁵ *Instituto Oceanográfico de Venezuela, Universidad de Oriente, Cumaná, Venezuela. thayscor@yahoo.com*

RESUMEN: Se realizó un estudio de la fauna malacológica de fondos blandos en la costa occidental la península de Araya en cinco estaciones distribuidas en tres transeptos paralelos a la línea de costa localizadas entre 2,2 hasta 82,3 m de profundidad. Los resultados mostraron un alto número de especies al compararla con otros trabajos realizados en la zona de estudio, con un total de 54 especies contenidas en tres clases: Bivalvia con 35 especies, 24 géneros y 17 familias, Gastropoda, 12 especies, 9 géneros y 8 familias y Scaphopoda, con 7 especies, 4 géneros y 2 familias. Los resultados amplían el conocimiento de la diversidad de moluscos en la zona oriental de Venezuela.

Palabras claves: Moluscos, fondos blandos, península de Araya

ABSTRACT: A study of the malacological fauna of soft bottoms on the western coast of the Araya peninsula was carried out at five stations distributed in 3 transepts parallel to the coastline located between 2.2 and 82.3 m deep. The results showed a high number of species when compared with other works carried out in the study area, with a total of 54 species contained in three classes: Bivalvia with 34 species, 24 genera and 17 families, Gastropoda, 12 species, 9 genera and 8 families and Scaphopoda, with 7 species, 4 genera and 2 families. The results expand to the knowledge of mollusk diversity in the eastern zone of Venezuela.

Key words: soft bottoms, Mollusk, Araya peninsula

INTRODUCCIÓN

La región nororiental de Venezuela posee algunos de los ecosistemas marinos más productivos del país, donde habita una fauna diversa de gran interés bioecológico-pesquero que van desde lagunas costeras, ambientes arenosos, rocosos, arrecifes coralinos. Todo ello, permite

la existencia de una alta abundancia y diversidad de especies, siendo los moluscos uno de los grupos más numerosos y diversos (JIMÉNEZ- PRIETO *et al.* 2016). La exitosa radiación evolutiva de este grupo, los ha situado en casi todos los ambientes del planeta y, a su vez estar incorporados en tramas tróficas, ejerciendo un papel fundamental en los flujos de energía entre las comunidades planctónicas, bentónicas, neríticas y pelágicas marinas (CASTILLO-RODRÍGUEZ 2014).

En el Oriente de Venezuela son varias las investigaciones realizadas sobre las comunidades de moluscos (PRINCZ 1973, 1982; CARVAJAL & CAPELO 1993; CAPELO & BUITRAGO 1998; MACSOTAY & CAMPOS 2001; CAPELO *et al.* 2008, 2009). Los estudios de la fauna malacológica en el estado Sucre han estado enfocados a la caracterización asociada a determinados ecosistemas como bosques de manglar (MÁRQUEZ & JIMÉNEZ 2002; VILLAFRANCA & JIMÉNEZ 2004; VILLAFRANCA 2006, 2015), parches de pastos marinos o una mezcla de varios de éstos (JIMÉNEZ 1994; PRIETO *et al.* 1999, 2003; DÍAZ & LIÑERO 2004; JIMÉNEZ *et al.* 2005, 2009) en arrecifes coralinos (JIMÉNEZ *et al.* 2014) y litorales rocosos (JIMÉNEZ *et al.* 2004; JIMÉNEZ & FERNÁNDEZ 2009; FERNÁNDEZ 2018). En fondos blandos desnudos, existen pocas investigaciones sobre las comunidades de moluscos en el área (JIMÉNEZ & LIÑERO 1993; JIMÉNEZ *et al.* 2011; JIMÉNEZ-PRIETO *et al.* 2016); siendo más evidentes en la península de Araya, ya que la mayoría han estado enfocadas en moluscos asociados a especies de interés pesquero (PRIETO *et al.* 2001; VILLAFRANCA & JIMÉNEZ 2004; NARCISO *et al.* 2005; ACOSTA *et al.* 2007; LICET *et al.* 2009; DÍAZ & ACOSTA 2018; VILLAFRANCA 2021). Hasta ahora, sólo el trabajo realizado por CAPELO & BUITRAGO (1998), QUIENES ESTUDIARON LA DISTRIBUCIÓN DE MOLUSCOS MARINOS EN EL ORIENTE DE VENEZUELA, SEÑALANDO LA PRESENCIA DE 175 ESPECIES DE LAS CLASES GASTEROPODA, BIVALVIA, POLYPLACOPHORA Y CEPHALOPODA, Y TAMBIÉN EL DE LODEIROS *ET AL.* (2011), quienes realizaron un estudio sobre biota y recursos pesqueros de moluscos en el área que contribuyen con el sustento de muchas comunidades de la región costera, en este trabajo, se reportan 44 especies de las clases Gasteropoda, Bivalvia, Scaphopoda y Cephalopoda. Debido a los antecedentes antes mencionados, y la necesidad de mantener una lista actualizada que contribuya con el conocimiento de la diversidad de moluscos en nuestro país, la presente investigación tuvo como objetivo identificar las especies de moluscos de fondos blandos, uno de los principales componentes de la biota marina en la costa occidental de la península de Araya.

ÁREA DE ESTUDIO

La península de Araya está situada en la parte noroccidental del estado Sucre, Venezuela, (63°32'-64°21'O - 10°30'-10°40'N). Constituye la parte occidental de la cordillera de Araya-Paria, la cual es considerada una prolongación oriental de la Cordillera de la Costa. Posee aproximadamente 84 km de longitud y un ancho variable entre 4 y 20 km. Está formada por una unidad de rocas metamórficas del cretáceo a continuación de la serranía de Paria y hacia el extremo occidental de la punta, se encuentran rocas del plioceno y mioceno superior.

El área de estudio se encuentra situada en la costa occidental de la península de Araya, comprende la zona de influencia marina, que abarca una superficie de aproximadamente 2,4 km² de línea de costa incluyendo el muelle y 1 km mar adentro, limitada a las actividades portuarias del Muelle Salinero de Araya (Fig. 1). En la zona de estudio, se realizó en un muestreo único en junio/2011, estableciéndose diez estaciones de muestreo en el área marina de las adyacencias

del Muelle Salinero de Araya. y una estación situada al oeste del extremo más occidental de la península, localizada desde 2,2 hasta 82,3 m. Para la toma del material biológico, se distribuyeron tres transeptos paralelos a la línea de costa.

MATERIALES Y MÉTODOS

En cada una de las estaciones se tomaron dos réplicas del sedimento con ayuda de una rastra, operada desde la M/N Macabí, perteneciente al Instituto Oceanográfico de Venezuela. El área muestreada por la rastra en cada lance (réplica) fue de 0,4 m², lo que proporciona un total de 0,8 m².

El material recolectado por la draga fue tamizado a través de un tamiz de 0,5 mm y los organismos retenidos en el tamiz fueron colocados en envases con formalina al 7 % en agua de mar.

La identificación de los ejemplares estuvo basada en los caracteres morfológicos externos de la concha en la mayoría de los casos, siguiendo las clasificaciones de WARMKE & ABBOTT (1962), ABBOTT (1974), ABBOTT & MORRIS (1975), HUMFREY (1975), DÍAZ & PUYANA (1994) y POINTER & LAMY (1998). Se realizó una revisión de todas las especies en la página de registro mundial de invertebrados marinos World Register of Marine Species (WoRMS) a fin de actualizar su estatus taxonómico.

RESULTADOS

Se colectó un total de 141 ejemplares agrupados en 53 especies y tres clases: Bivalvia, Gastropoda, y Scaphopoda (TABLA 1). Los Bivalvos estuvieron representados por 17 familias, 24

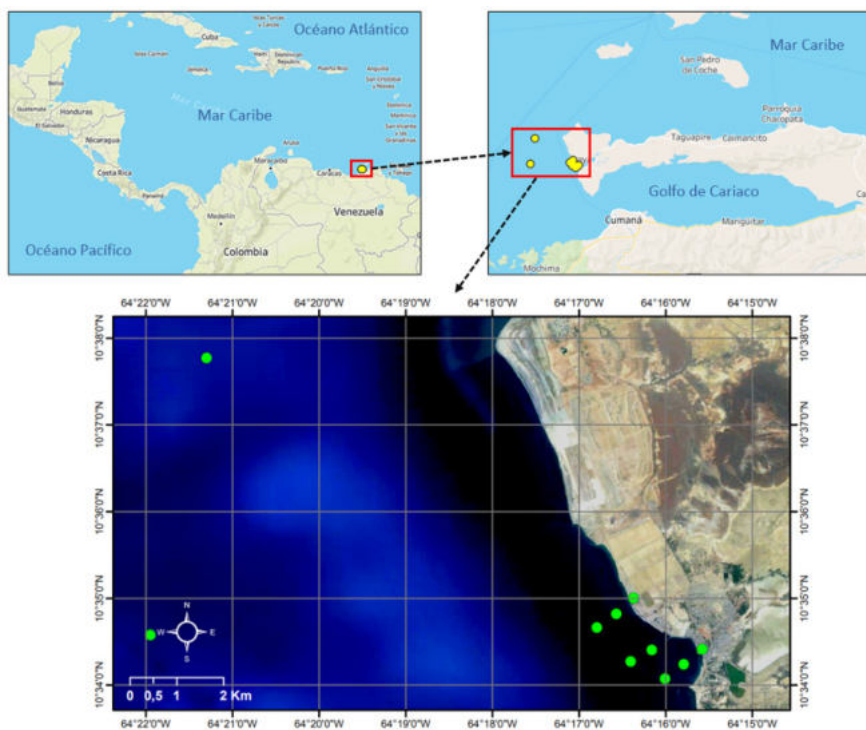


Fig. 1. Localización de las estaciones en la zona de estudio, península de Araya, estado Sucre, Venezuela.

géneros y 34 especies. Los gasterópodos estuvieron contenidos en ocho familias, nueve géneros y 12 especies y los escafópodos por dos familias, cuatro géneros y siete especies. Del total de organismos, los bivalvos fueron los más abundantes con 76 ejemplares lo cual representó el 54 % del total de la colecta, los gasterópodos con 39 (28 %) y los escafópodos con 26 (18 %). En cuanto al número de especies; también los bivalvos fueron los más diversos (Figuras 2 y 3).

Con respecto a la riqueza de especies, para los gasterópodos, *Persicula interruptolineata* con 18 ejemplares fue la más abundante, seguida de los bivalvos *Nuculana acuta* con 11 individuos, *Laevicardium laevigatum* y *Macrocallista maculata* con ocho ejemplares respectivamente, seguidos por el escafópodo *Fustiaria liodom* con 14 organismos. Así mismo, 3 familias de los bivalvos, de los géneros *Tellina*, *Chione* y *Nuculana* presentaron un alto número de especies con 3 cada una, de los gasterópodos, 3 del género *Prunum*, y 3 de escafópodos de la familia Dentalidae, del género *Polyschides*.

DISCUSION

El valor de la riqueza de especies en la zona estudiada (53) es comparable con otras investigaciones realizadas en la zona de estudio y áreas cercanas en fondos blandos. LODEIROS *et al.* (2011) en una zona aledaña (más al norte del muelle salinero) señala la presencia de 44 especies, de las cuales los bivalvos fueron los más diversos, y de estos, los géneros *Chione* y *Tellina*, obtuvieron el mayor número. Estos mismos géneros, fueron reportados por CARVAJAL & CAPELO (1993) para la zona de Araya, donde también los bivalvos aportaron la mayor riqueza de especies. Estos valores, relativamente altos, pueden estar relacionados posiblemente con el tipo de sedimento arenoso y con restos coralinos, lo cual contribuye con una mayor fijación y establecimiento de estas comunidades, así como el aporte de nutrientes por aguas de escorrentías, ya que la toma de muestras se realizó en la época de lluvia. Por otro lado, los resultados del presente estudio, son muy similares con los señalados por MACSOTAY & CAMPOS (2001) para la plataforma de Margarita.

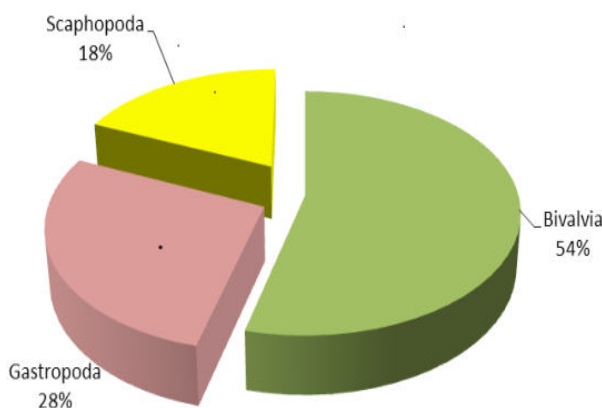


Fig. 2.-Distribución porcentual de la abundancia de los organismos en las clase de moluscos identificados en la península de Araya, estado Sucre, Venezuela

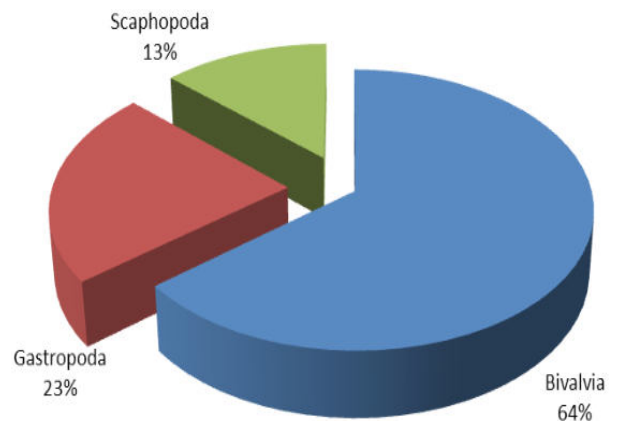


Fig. 3.-Distribución porcentual de las especies en cada clase de moluscos identificados en la península de Araya, estado Sucre, Venezuela .

La presencia de los géneros *Corbula* y *Nuculana*, fueron reportadas por JIMÉNEZ & LIÑERO (1993) para el área de José, estado Anzoátegui, por CAPELO *et al.* (2008, 2009) para el delta del Orinoco y JIMÉNEZ-PRieto *et al.* (2016) para la península y golfo de Paria. Para la costa de Falcón, BITTER & MARTÍNEZ (2001), indican que en Venezuela estos géneros son característicos de fondos blandos. FONTALVO *et al.* (2010), en un estudio de moluscos bentónicos de la plataforma del departamento de la Guajira del Caribe colombiano, reportan la presencia de estos mismos géneros, concordando con otras investigaciones realizadas en diferentes zonas del Caribe colombiano y el Pacífico mexicano. Lo anterior ratifica la presencia de estas especies en la provincia colombo-venezolana (DÍAZ & PUYANA 1994).

En cuanto a los gasterópodos, *Persicula interruptolineata* y *Marginella carnea* fueron las más abundantes, concordando con los estudios realizados por CAPELO & BUITRAGO (1998), para el oriente de Venezuela, y JIMÉNEZ *et al.* (2011) en el golfo de Cariaco, quienes señalan que las especies de la familia Marginellidae son eficientes depredadores de muchos bivalvos. Por otro lado, la presencia de varias especies de la clase Scaphopoda del orden Dentalidae, también son coincidentes con las reportadas por estos dos autores para la península de Paria. Lo anterior pudiera estar relacionado con el tipo de sedimento, ya que estos son moluscos infaunales que pueden ser carnívoros o detritívoros (BILYARD 1974) siendo muy frecuentes en hábitats de sedimentos de fondos blandos, donde constituyen parte de la dieta para muchos gasterópodos.

Al revisar la literatura relacionada con las diferentes especies de moluscos para fondos blandos en la región oriental, se reportan algunas especies que constituyen nuevos registros para esta zona, entre ellas se encuentran el bivalvo *Liocyma fluctuosa*, los gasterópodos *Rimula frenulata* y *Calotrophon velero*, y entre los escafópodos *Polyschides rushii* y *Gadila elongata*.

CONCLUSIÓN

Los resultados obtenidos constituyen un inventario actualizado para incrementar el conocimiento de la diversidad malacológica de fondos blandos en la región oriental de Venezuela.

REFERENCIAS

- ABBOTT, R. 1974. *American seashells*. 2^{ad}. Van Nostrand Reinhold Company. New York, 663pp.
- ABBOTT, R & P. MORRIS. 1975. *Shells of the Atlantic & Gulf Coast & the West Indies*. Peterson Field Guides. 350pp.
- ACOSTA, V., A. PRIETO, L. RUIZ & H. GIL. 2007. Moluscos asociados a la pepitona *Arca zebra* (Mollusca: Bivalvia) en Chacopata, Edo. Sucre, Venezuela. *Saber*. 18 (1):21-26
- BILYAR, G. 1974. The feeding habits and ecology of *Dentalium entale stimpsoni* Henderson (Mollusca: Scaphopoda). *The Veliger* 17:126-138.
- BITTER, R. & R. MARTÍNEZ. 2001. Inventario de los moluscos marinos en las costas del estado Falcón. *Acta Biol. Venez.* 2(1): 21-41.

- CAPELO, J & J. BUITRAGO. 1998. Distribución geográfica de los moluscos marinos en el Oriente de Venezuela. *Mem. Soc. Cienc. Nat. La Salle*, 150 (273): 109-160.
- CAPELO, J., J. GUTIÉRREZ, M. RADA, J. BUTRAGO & J. NARVÁEZ. 2008. Biodiversidad de las comunidades de bentos del sur del golfo de Paria, Venezuela. *Mem. Fund. La Salle de Cienc. Nat.*, 168: 59-81.
- CAPELO, J., J. BUTRAGO, J. GUTIÉRREZ & M. RADA. 2009. Distribución geográfica de los moluscos marinos y estuarinos en el golfo de Paria, Delta del Orinoco y la Plataforma Deltana (Venezuela). *Mem. Soc. Cienc. Nat. La Salle*. 171: 79-80
- CASTILLO-RODRÍGUEZ, Z. G. 2014. Biodiversidad de moluscos marinos en México. 2014. *Rev. Mex. Biod.* 85:419-430.
- CARVAJAL, F. & J. CAPELO. 1993. Los moluscos de la plataforma Margarita-Coche-Tierra Firme (Venezuela) su distribución y abundancia. *Mem. Soc. Cienc. Nat. La Salle* 53 (140): 159-175.
- DÍAZ, J & M. PUYANA. 1994. *Moluscos del Caribe Colombiano*. Un catálogo ilustrado. COLCIENCIAS, Fundación Natura e INVEMAR, Bogotá. 277pp.
- DÍAZ, O & I. LIÑERO. 2004. Comunidad de moluscos asociados a praderas de *Thalassia testudinum* (Bank et Köning, 1805) en la Bahía de Mochima, estado Sucre, Venezuela. *Act. Cienc. Venezuela*. 5 (1): 44-55.
- DÍAZ, R & V. ACOSTA. 2018. Fauna asociada a la pesquería de *Arca zebra* (Mollusca Bivalvia: Arcidae) en Venezuela. *Bol. Inves. Mar. Cost.* 47 (1): 45-66.
- FERNÁNDEZ, J. 2018. Moluscos asociados a sustratos rocosos del Parque Nacional Mochima, estado Sucre, Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Venez.*, 57(2): 57-71.
- FONTALVO, E., A. GRACIA & G. DUQUE. 2010. Moluscos bentónicos de La Guajira (10 Y 50 M de profundidad), Caribe colombiano. *Bol. Invest. Mar. Coast.* 39(2): 1-17.
- HUMFREY, M. 1975. *Sea Shells of The West Indies*. Collings St. James S Place, London. 351pp.
- JIMÉNEZ, M. 1994. Comunidad de moluscos asociada a *Thalassia testudinum* en la Ensenada de Reyes, Bahía de Mochima, Estado Sucre, Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Venez.*, 33: 67-76.
- JIMÉNEZ, M & I. LIÑERO. 1993. Estructura del macrozoobentos del área de José, estado Anzoátegui, Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Venez.* 32 (1&2): 57-68.
- JIMÉNEZ, M., B. MÁRQUEZ & O. DÍAZ. 2004. Jiménez Moluscos del litoral rocoso en cuatro localidades del Estado Sucre, Venezuela. Universidad de Oriente. *Saber*. 16: 8-17.
- JIMÉNEZ, M., D. BONE, G. PEREIRA & I. LIÑERO. 2005. Comunidades de moluscos bivalvos en las praderas de *Thalassia testudinum* en el Golfo de Cariaco, Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Venez.*, 44(1): 41 – 50.

- JIMÉNEZ, M., D. BONE, G. PEREIRA & I. LIÑERO. 2009. Variaciones temporales de la densidad y riqueza de especies de moluscos en una pradera de *Thalassia testudinum* en la localidad de los Cachicatos, Golfo de Cariaco, Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Venez.*, 48(1): 67-78.
- JIMÉNEZ, M & J. FERNÁNDEZ. 2009. Moluscos de ambientes someros del Golfo de Cariaco, Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Venez.*, 48(2): 167-181.
- JIMÉNEZ, M., T. ALLEN, S. VILLA FRANCA & J. FERNÁNDEZ. 2011. Riqueza y abundancia de Moluscos de fondos blandos someros de la costa sur del Golfo de Cariaco, Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Venez.* 50(2): 161-166.
- JIMÉNEZ, M., T. ALLEN, J. FERNÁNDEZ, E. VILLAMIZAR & S. NARCISO. 2014. Moluscos asociados al coral *Montastraea annularis* en el Parque Nacional Archipiélago de los Roques. *Revista: Acta Biol. Venez.* 34(2):233-243.
- JIMÉNEZ-PRieto, M., M. NARVÁEZ, J. FERNÁNDEZ, T. ALLEN & S. VILLA FRANCA. 2016. Cambios estacionales y espaciales en la abundancia y composición de moluscos asociados a fondos blandos arenosos de la costa oriental del estado Sucre, Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Venez.*, 55 (2):39-50.
- LICETT, B., V. ACOSTA, A. PRIETO & N. GARCÍA. 2009. Contribución al conocimiento de los macromoluscos bentónicos asociados a la pepitona, *Arca zebra* (Swainson, 1833), del banco natural de Chacopata, Península de Araya, Venezuela. *Zootec. Trop.* 27 (2): 195-203.
- LODEIROS, C., N. GARCÍA, M. NÚÑEZ & A. MÁRQUEZ. 2011. Diversity and community structure of soft-bottom benthic molluscs in the Araya Península, Venezuela: a baseline for the assessment of environmental impacts. *Mar. Biod. Rec.* 4: 93
- MACSOTAY, O. & R. CAMPOS, 2001. Moluscos representativos de la Plataforma de Margarita, Venezuela. Descripción de 24 especies nuevas. Ed. Rivolta, Valencia, Venezuela. 280 pp.
- MÁRQUEZ, B & M. JIMÉNEZ. 2002. Moluscos asociados a las raíces sumergidas del mangle rojo *Rhizophora mangle* (L.), en el golfo de Santa Fe, estado Sucre, Venezuela. *Rev. Biol. Trop.*, 50: 35-47
- NARCISO, S., A. PRIETO & V. ACOSTA. 2005. Microgasterópodos asociados con el banco natural de la pepitona *Arca zebra* (Swainson, 1833; Mollusca: Bivalvia) ubicado en la localidad de Chacopata, Estado Sucre, Venezuela. *Ciencias Marinas* 31(1A): 119-124.
- POINTIER, J. & D. LAMY. 1998. *Guía de Moluscos y Caracolas de mar del Caribe*. Grupo editorial M & G difusión, S.L. 225 pp.
- PRIETO, A., A. GRATEROL, I. CAMPOS & D. ARRIECHE. 1999. Diversidad de moluscos en dos localidades del Golfo de Cariaco, Edo. Sucre, Venezuela. *Mem. Soc. Cienc. Nat. La Salle.* 59 (151): 117-131.
- _____, L. RUÍZ, N. GARCÍA & M. ÁLVAREZ. 2001. Diversidad malacológica en una comunidad de *Arca zebra* (Mollusca: Bivalvia) en Chacopata, estado Sucre, Venezuela. *Rev. Biol. Trop.* 49 (2): 591-595.

- _____, S. SANT, E. MÉNDEZ & C. LODEIROS. 2003. Diversidad y abundancia de moluscos en praderas de *Thalassia testudinum* de la Bahía de Mochima, Parque Nacional Mochima, Venezuela. *Rev. Biol. Trop.* 51 (29):413-426.
- PRINCZ, D. 1973. Moluscos gasterópodos y pelecípodos del Estado Nueva Esparta, Venezuela. *Mem. Soc. Cienc. Nat. La Salle* 33(96): 169-222.
- PRINCZ, D. 1982. Lista y bibliografía de los gasterópodos marinos vivos de los mares de Venezuela, Trinidad e Islas de Sotavento. *Bol. Soc. Ven. Cien. Nat.*, 37 (104): 103-148.
- VILLAFRANCA, S. 2006. Comunidad de moluscos asociados al mejillón verde *Perna viridis* (Mollusca: Bivalvia) y sus relaciones tróficas en la costa norte de la Península de Araya, Estado Sucre, Venezuela. *Rev. Biol. Trop.*, 54: 135-144.
- VILLAFRANCA, S. 2015. *Macrofauna* béntica asociada a las raíces sumergidas del mangle rojo *Rhizophora mangle* L. (1753) en laguna Grande del Obispo, Golfo de Cariaco, estado Sucre, Venezuela. Trab. Grad. M. Sc. Ciencias Marinas, Universidad de Oriente, Sucre, Venezuela. 91 pp.
- VILLAFRANCA, S. 2021. *Malacofauna bentónica asociada a tres especies de caracoles objeto de explotación pesquera en la zona oriental de Venezuela*. Trab. Asc. Prof. Asociado, Universidad de Oriente. Cumaná, Venezuela. 126 pp.
- VILLAFRANCA, S. & M. JIMÉNEZ. 2004. Abundancia y diversidad de moluscos asociados al mejillón verde *Perna viridis* (Bivalvia: Mytilidae) en Guayacán, estado Sucre, Venezuela. *Bol. Inst. Ocenogr. Venez.*, 43: 65-76.
- WARMKE, G. & R. ABBOTT. 1962. *Caribbean Seashells*. Livingston Pub., Co., Narberth, 384 pp.

Tabla 1. Lista de especies de moluscos para la zona occidental de la Península de Araya.

* Cambios en la taxonomía ** Nuevo registro para la zona

Especies	Especies
Clase Bivalvia	Subfamilia Tellininae
Orden Nuculida	Género <i>Tellina</i>
Familia Nuculidae	<i>Tellina</i> (<i>Angulus</i>) <i>versicolor</i>
Género <i>Ennucula</i>	<i>Tellina radiata</i>
<i>Ennucula dalmasi</i> *	Género <i>Ameritella</i>
Orden Nuculanida	<i>Ameritella probrina</i> *
Familia Nuculanidae	Subfamilia Macominae
Género <i>Nuculana</i>	Género <i>Psammotreta</i>
<i>Nuculana (Nuculana) bushiana</i> *	<i>Psammotreta</i> sp.
<i>Nuculana acuta</i> *	Familia Solecurtidae
<i>Nuculana concentrica</i> *	Género <i>Tagelus</i>
Género <i>Adrana</i>	<i>Tagelus divisus</i>
<i>Adrana gloriosa</i> *	Familia Semelidae
Orden Mytiloida	Género <i>Semele</i>
Familia Mytilidae	<i>Semele purpurascens</i>
Género <i>Amygdalum</i>	<i>Semele radiata</i> *
<i>Amygdalum</i> sp.**	Orden Myoida
Orden Pterioida	Familia Corbulidae
Familia Pteriidae	Género <i>Corbula</i>
<i>Pteria colymbus</i>	<i>Corbula operculata</i> *
Familia Plicatulidae	Orden Phalodomyoida
Género <i>Plicatula</i> Lamarck, 1801	Familia Lyonsiidae
<i>Plicatula</i> sp.	Género <i>Lyonsia</i>
Familia Pectinidae	<i>Lyonsia</i> sp.
Género <i>Argopecten</i>	Familia Cuspidariidae
<i>Argopecten</i> sp.	Género <i>Cardiomya</i>
Orden Lucinida	<i>Cardiomya alternata</i>
Familia Lucinidae	Familia Verticordiidae
Género <i>Clathrolucina</i>	Género <i>Verticordia</i>
<i>Clathrolucina costata</i> *	<i>Spinosipella acuticostata</i>
<i>Clathrolucina</i> sp.	Clase Gastropoda
Género <i>Divalinga</i>	Orden Littorinimorpha
<i>Divalinga quadrisulcata</i> *	Familia Bursidae
<i>Divaricella</i> sp.	Género <i>Bursa</i>
Familia Cardiidae	<i>Bursa</i> sp.
Género <i>Trigoniocardia</i>	Familia Olividae

Trigoniocardia antillarum

Género *Americardia*

Americardia media

Género *Fulvia*

Fulvia laevigata *

Familia Veneridae

Género *Pitar*

Pitar fulminatus

Género *Chione*

Chione cancellata

Lirophora paphia *

Chione pygmaea

Género *Liocyma*

Liocyma fluctuosa **

Megapitaria maculata

Familia Mesodesmatidae

Género *Ervilia*

Ervilia nitens

Familia Tellinidae

Familia Tellinidae

Género *Pyrgospira*

Pyrgospira tampaensis *

Familia Conidae

Género *Conus*

Conus sp.

Familia Fasciariidae

Género *Leucozonia*

Leucozonia ocellata

Clase Scaphopoda

Orden Dentalida

Familia Dentalidae

Género *Dentalium*

Fustiaria liodon *

Graptacme semistriolata *

Género *Oliva*

Oliva sp.

Familia Marginellidae

Género *Persicula*

Persicula interruptolineta

Género *Prunum*

Prunum labiatum *

Prunum carneum *

Prunum succineum *

Familia Rissoinidae

Género *Rissoina*

Rissoina sp.**

Orden Neogastropoda

Familia Muricidae

Género *Calotrophon*

Calotrophon velero **

Familia Nassariidae

Género *Antillophos*

Antillophos candeanus *

Familia Pseudomelatomidae

Orden Gadilida

Familia Gadilidae

Género *Polyschides*

Polyschides rushii */**

Polyschides carolinensis *

Polyschides tetraschistus *

Género *Gadila*

Gadila elongata */**

Género *Codalus*

Cadulus californicus

RECIBIDO: MAYO 2022

ACEPTADO: NOVIEMBRE 2022

ESTADO ACTUAL DEL CONOCIMIENTO DE LOS CAMARONES ALFÉIDOS (CRUSTACEA: DECAPODA: ALPHEIDAE): TAXONOMÍA, FILOGENIA Y BIOGEOGRAFÍA

J. VERA-CARIBE^{1,2*}; A. BONILLA³; C. LIRA²

¹ *Universidad Central de Venezuela, Instituto de Zoología y Ecología Tropical, Laboratorio de Invertebrados, Centro Museo de Biología de la Universidad Central de Venezuela (CMBUCV). Apartado Postal 47058, Caracas 1041-A, Venezuela. *autor de correspondencia: jonathanveracaribe@gmail.com; <https://orcid.org/0000-0002-0206-4564>*

² *Grupo de Investigación en Carcinología, Universidad de Oriente, Núcleo Nueva Esparta, Calle Principal - La Marina, Boca del Río, isla de Margarita, Venezuela. Apdo. 6304. carloslirag@gmail.com; <http://orcid.org/0000-0001-8338-5345>*

³ *Universidad Central de Venezuela, Instituto de Zoología y Ecología Tropical, Laboratorio de Ictiología, Centro Museo de Biología de la Universidad Central de Venezuela. Apartado Postal 47058, Caracas 1041-A, Venezuela. ana.bonilla@ucv.ve; <https://orcid.org/0000-0001-6546-8382>*

RESUMEN: los camarones alféidos (familia Alpheidae) constituyen uno de los grupos más diversos entre los crustáceos decápodos, con 50 géneros y al menos 779 especies descritas y válidas hasta la fecha. La filogenia de estos camarones ha sido objeto de muy pocos estudios, la mayoría de los trabajos existentes no abordan el grupo de forma general, sino que se enfocan en taxa específicos, en especial para la resolución de problemas taxonómicos con especies crípticas o con complejos de especies. La familia Alpheidae está representada en todos los mares y océanos tropicales y subtropicales, a pesar de ello han sido objeto de escasos estudios biogeográficos enfocados únicamente a estos camarones, llegando solo a ser parte de estudios integrales que involucran otros grupos de crustáceos o incluso de invertebrados en general. Debido a la limitada información existente en ciertas áreas del conocimiento (e.g. biogeografía o sistemática filogenética), así como a lo dispersa y antigua que esta puede ser, fue tomada la decisión de realizar una revisión sobre el estado del arte en taxonomía, sistemática y biogeografía de la familia Alpheidae, con énfasis en la biodiversidad del mar Caribe en general y la costa venezolana (caribeña y atlántica).

Palabras clave: camarones pistola, revisión bibliográfica, sistemática, biodiversidad

ABSTRACT: Alpheid shrimps are a group of decapod crustaceans belonging to the family Alpheidae. The group is one of the most diverse among the decapod crustaceans, with 50 genera described and valid to date, which are represented by at least 779 species. The phylogeny of alpheids has been the subject of very few studies, most of the existing works do not deal with the group in a general way, rather, these focus on specific taxa, especially for the resolution of taxonomic problems with cryptic species or species complexes. Thanks to the relative and extensive taxonomic knowledge that exists of the Alpheidae, it is known that these organisms have a tropical and subtropical distribution; from the point of view of biogeographical analysis, very little is known about these shrimp, due to the few or non-existent studies in this field, only becoming part of comprehensive studies together with other decapod crustaceans or invertebrate in general. Due to the limited existing information for certain areas of knowledge (e.g. biogeography, systematic phylogenetic) and how scattered and ancient it may be, the decision was made

to carry out a review about the state of knowledge in taxonomy, systematics and biogeography of the family Alpheidae, with emphasis on the biodiversity of the Caribbean Sea in general and the Venezuelan coast (Caribbean and Atlantic).

Key words: Pistol shrimps, bibliographic review, systematic, biodiversity

INTRODUCCIÓN

La primera especie de alféido fue descrita por FABRICIUS en el año 1775 y denominada como *Astacus malabaricus*, la cual incluyó dentro de un grupo heterogéneo de insectos que denominó Agonata y que comprendía además de camarones, algunos géneros de isópodos y cangrejos braquiuros, entre otros. Posteriormente esta especie fue reasignada al género *Alpheus* FABRICIUS, 1798 por la Comisión Internacional de Nomenclatura Zoológica, debido tanto a los principios de prioridad como de homonimia, siendo el primero de estos nombres colocado en el índice oficial de nombres rechazados e inválidos en Zoología en la Opinión 334 del año 1955. La paternidad de la familia Alpheidae, por su parte, es atribuida a RAFINESQUE (1815) quien la designa como “Alphidia” y la emplea para agrupar a camarones de los géneros *Alpheus* y *Athanas* LEACH, 1814 [en LEACH, 1813-1815].

Los Alpheidae pertenecen al orden Decapoda LATREILLE, 1802, infraorden Caridea DANA, 1852 y superfamilia Alpheoidea RAFINESQUE, 1815. Los integrantes de esta familia, entre varios aspectos, se caracterizan por presentar los ojos total o parcialmente cubiertos por el caparazón (CHACE 1972) y por tener quelípedos con una gran variedad de tamaños y formas: desde pequeños y simétricos, hasta grandes, asimétricos y globosos, e incluso con capacidades para producir una especie de chasquido, que emplean como mecanismo de defensa o para cazar, característica que les ha valido el nombre común de camarones pistolas, gambas pistoleras o *snapping shrimps* (en inglés).

Muchos investigadores han aportado con sus revisiones en el ordenamiento taxonómico de los diferentes grupos de alféidos, entre los que destacan BANNER & BANNER (1973, 1975, 1982) con sus revisiones de los camarones del océano Pacífico; CHRISTOFFERSEN (1979, 1987) con el inventario de alpheideos del Atlántico y los análisis filogenéticos de la superfamilia Alpheoidea; CHACE (1972, 1988) con los inventarios y revisiones de los natantes del Caribe y las islas Filipinas, entre otros. Aún así, gran parte de los géneros con mayor número de especies esperan por revisiones profundas, debido a la presencia de especies crípticas (ANKER *et al.* 2006a).

Los estudios filogenéticos en este grupo son extrañamente escasos en comparación con otros grupos de invertebrados e incluso de crustáceos. Estos animales desempeñan múltiples roles ecológicos, tienen interesantes formas de vida y presentan una gran variedad de adaptaciones que los hacen muy valiosos para estudios de filogenia. COUTIÈRE (1899) fue el primero en plantear una hipótesis sobre las relaciones evolutivas entre los Alpheidae, estableciendo relaciones entre 14 géneros. Si bien hoy en día el árbol evolutivo de COUTIÈRE (*Op. cit.*) es considerado obsoleto, el autor aportó en su construcción una gran variedad de caracteres morfológicos, que han sido la base para subsecuentes análisis taxonómicos y filogenéticos morfológicos (e.g., BANNER & BANNER 1982; KIM & ABELE 1988; ANKER 2001, 2012; ANKER *et al.* 2006a; HERMOSO-SALAZAR *et al.* 2008; ANKER & PACHELLE 2014).

Estos camarones son de distribución tropical y subtropical (BAUER 2004). Los camarones del género *Alpheus* han sido usados como modelos (como también otros grupos taxonómicos de invertebrados) para demostrar cómo los procesos geológicos intervienen en la distribución, especiación, dispersión y evolución de especies transistmicas en el istmo de Panamá (ANKER *et al.* 2007, 2008 a, b; HURT *et al.* 2009). Sin embargo, aparte de los estudios de especies transistmicas, los alféidos han sido objeto de muy pocos análisis biogeográficos; por lo general forman parte de estudios faunísticos y taxonómicos, en los cuales, aparte de la diagnosis o las características resaltantes de estos organismos, se suministra información acerca de su distribución, hábitat y ecología (CHACE 1972; RODRÍGUEZ 1980; ABELE & KIM 1986; KIM & ABELE 1988; ÁLVAREZ *et al.* 1996; CAMPOS *et al.* 2010; ANKER & PACHELLE 2014), otros estudios usan datos de distribución de alféidos junto a otros crustáceos decápodos, para establecer regiones biogeográficas (e.g., BOSCHI 2000). Los análisis ecológicos o históricos, donde hayan sido empleados exclusivamente Alpheidae, son prácticamente inexistentes.

La familia Alpheidae es una de las más diversas entre los crustáceos decápodos, con 50 géneros y más de 779 especies (WoRMS 2022), siendo los géneros *Alpheus* (327 spp.) y *Synalpheus* BATE, (1888) (168 spp.) los taxa con mayor número de especies. En el Caribe se conocen al menos 16 géneros y más de 140 especies (CHACE 1972; MARTÍNEZ-IGLESIAS *et al.* 1997; HULTGREN *et al.* 2010; ANKER 2012; ANKER *et al.* 2012; ANKER & PACHELLE 2014; DE GRAVE & ANKER 2017; POUPIN 2018; y otros), mientras que en Venezuela, la familia está representada por unos 10 géneros y más de 70 especies (COUTIÈRE 1909; HOLTHUIS 1973a; RODRÍGUEZ 1980, 1986; BLANCO-RAMBLA *et al.* 1992; ANKER *et al.* 2006b; ANKER *et al.* 2012; VERA-CARIPE *et al.* 2015; ANKER & VERA-CARIPE 2016; LIRA & VERA-CARIPE 2016; VERA 2016; LÓPEZ-SÁNCHEZ *et al.* 2020).

El objetivo de la presente investigación es documentar el estado taxonómico, sistemático y biogeográfico de los alféidos con especial énfasis en las especies de América, el mar Caribe y Venezuela, aunque se hará uso de bibliografía proveniente de investigaciones de diferentes partes del mundo. Cabe destacar que la información acerca de este grupo, en aspectos como la taxonomía por ejemplo, es bastante sustancial; sin embargo, en otros tópicos es muy básica, general, escasa e incluso en algunos casos inexistente.

MORFOLOGÍA GENERAL DE LOS ALPHEIDAE

La morfología de los Alpheidae ha sido ampliamente descrita e ilustrada por COUTIÈRE (1899), ANKER (2001), BAUER (2004) y ZHONGLI *et al.* (2019), entre otros. Estos camarones pertenecen al infraorden Caridea, los cuales se caracterizan, entre otros aspectos, por presentar un cuerpo dividido en dos tagmata bien diferenciadas: el cefalotórax y el abdomen. El cefalotórax está constituido por la fusión de la cabeza y el torax; está cubierto por un caparazón (que comúnmente presenta una escotadura cardíaca), que puede o no extenderse en un rostro usualmente inerme. Este tagma está constituido por 13 segmentos, cada uno de los cuales está provisto de un par de apéndices. Aunque no es usual, algunos alféidos presentan espina orbital, supraorbital, extraorbital y pterigostomial, siendo esta última considerada como falsa espina pterigostomial por ANKER (2001).

Los ojos suelen estar totalmente cubiertos por el caparazón, mientras que en algunos géneros estos pueden ser parcialmente visibles en vista dorsal y lateral, o estar casi completamente expuestos

(Figura 2). Las anténulas y antenas son muy cortas en comparación con las de otros carideos; las anténulas (A1) constan de tres segmentos, de los cuales, el segmento basal tiene una placa o escudo y una proyección lateral, denominada estilocerito, que por lo general no sobrepasa el margen distal del segundo segmento antenular. Las antenas (A2), por su parte, presentan un basicerito visible tanto en vista dorsal como lateral, armado con una fuerte espina distodorsal o distolateral; el exopodo de este apéndice (escafocerito) presenta una espina lateral generalmente desarrollada.

Las mandíbulas generalmente presentan un proceso molar y uno incisivo, además de un palpo con dos segmentos. El primer par de maxilas consta de tres partes: palpo o endopodito, lacinia inferior y lacinia superior; mientras que el segundo par es de mayor tamaño y está conformado por cuatro partes: el escafognatito, el palpo o endopodito, la lacinia superior y la lacinia inferior. Según

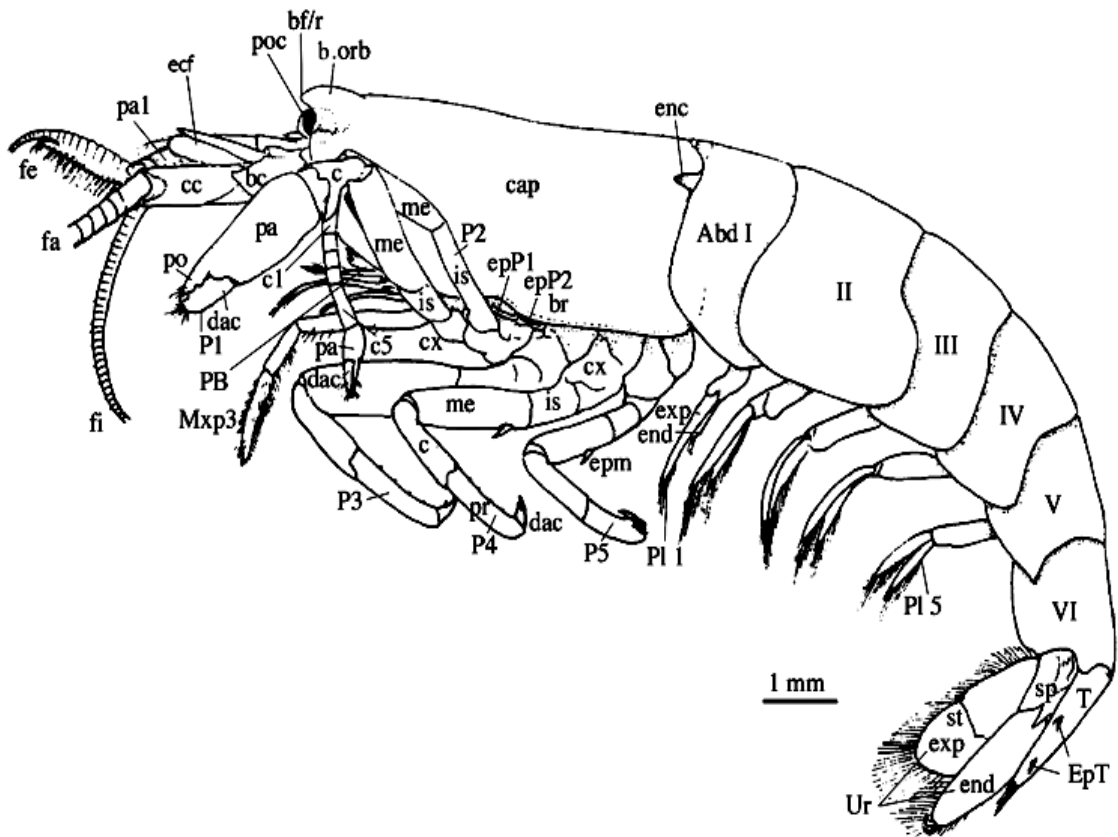


Fig. 1. *Betaeopsis aequimanus*. Morfología general de la familia Alpheidae. Abd I-VI- Segmentos abdominales I al VI; bc- Basicerito de la antena (A2); bf/r- Borde frontal/rostro; b.orb- Bóveda orbital; br- branquiostegito; c- Carpo; c1, c5- 1er al 5to articulo del carpo; cap- Caparazón; cc- Carpocerito antenal; cx- Coxa; dac- Dactilo; ecf-Escafocerito antenal (A2); enc- Escotadura cardíaca; end- Endopodito; ep- Epipodito en gancho; ep- Epipodito; epm- Espina del mero; EpT- Espinas del telson; exp- Exopodito; fa- Flagelo antenal (A2); fe- Flagelo extremo de la anténula (A1); fi- Flagelo interno de la anténula (A1); is- isquio; me- Mero; Mxp3 -Tercer maxilípodo; PI-P5- Pereiopodos 1 al 5; pa- Palma; pal- Pedúnculo antenular (A1); pa2- Pedúnculo antenal (A2); PB- Piezas bucales; PI 1-PL 5- Pleópodos 1 al 5; po- Pollex; poe- Pedúnculo ocular; pr- Propodo; sp- Simpodito o sympodite; st- Sutura transversal (dieresis); T-Telson; Ur-Urópodos (Modificado de ANKER 2001).

ZHONGLI *et al.* (2019), las mandíbulas, maxilas y el resto de las estructuras bucales (maxilípedos) son, por lo general, muy similares en las distintas especies de alféidos, no mostrando diferencias claras entre estas.

Los segmentos corporales 6 al 13, que forman parte del cefalotórax, llevan tres pares de apéndices bucales más (segmentos 6 al 8), llamados maxilípedos (Mxp), y cinco pares de apéndices prensiles y/o locomotores (segmentos 9 al 13), denominados pereiópodos (P1-5). Los dos primeros pares de maxilípedos (Mxp1 y Mxp2) generalmente son bastante pequeños y el tercero (Mxp3) es podiforme y casi siempre fácil de observar. Los dos primeros pares de pereiópodos (P1 y P2) siempre presentan quelípedos en los Alpheidae; generalmente los P1 (Figura 2) son asimétricos, más robustos y largos que los P2; mientras que los siguientes tres pares de pereiópodos (P3, P4 y P5) son muy similares, difiriendo entre sí en las proporciones de las secciones y, en ocasiones, en caracteres más específicos, como la presencia de un diente agudo en el mero, una espina móvil en el isquio o un cepillo de setas en el propodo (característico del P5); algunas especies tienen dactilos espatulados y otros bífidos, pero la mayoría de los alféidos presentan en sus tres últimos pereiópodos dactilos simple y cónicos (Figuras 1 y 3) (ANKER 2001; BAUER 2004).

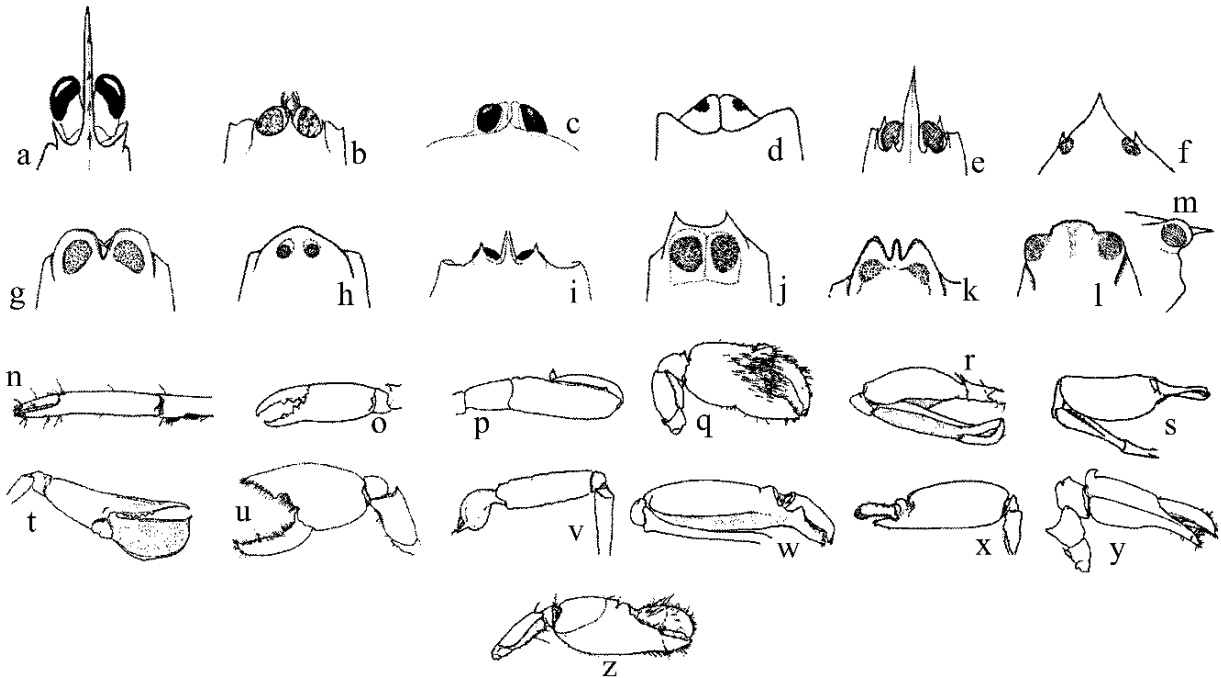


Fig. 2. Diversidad morfológica del rostro, capucha ocular y quelípedos (1er par de pereiópodos) de los Alpheidae (excepto a, *Lysmata* sp.; (b) *Potamalpheops monodi*; (c) *Stenalphoeops anacanthus*; (d) *Automate evermanni*; (e) *Athanas djiboutensis*; (f) *Salmonius teres*; (g) *Betaeopsis aequimanus*; (h) *Leptalphoeops* aff. *forceps*; (i) *Alpheopsis* cf. *trispinosa*; (j) *Parabetaeus culliereti*; (k) *Synalphoeops pachymeris*; (l) *Alpheops frontalis*; (m) *Alpheops sibogae*. Primer par de pereiópodos (quelípedo mayor): (n) *Lysmata* sp. (Lysmatidae); (o) *Potamalpheops pylorus*; (p) *Stenalphoeops crangonus*; (q) *Automate anacanthopus*; (r) *Athanas djiboutensis*; (s) *Salmonius ortmanni*; (t) *Notalpheops imarpe*; (u) *Betaeus harfordi*; (v) *Mohocaris bayeri*; (w) *Leptalphoeops pacificus*; (x) *Alpheopsis diabolus*; (y) *Alpheopsis trigona*; (z) *Alpheops savuensis*. Redibujado de ANKER *et al.* (2006a).

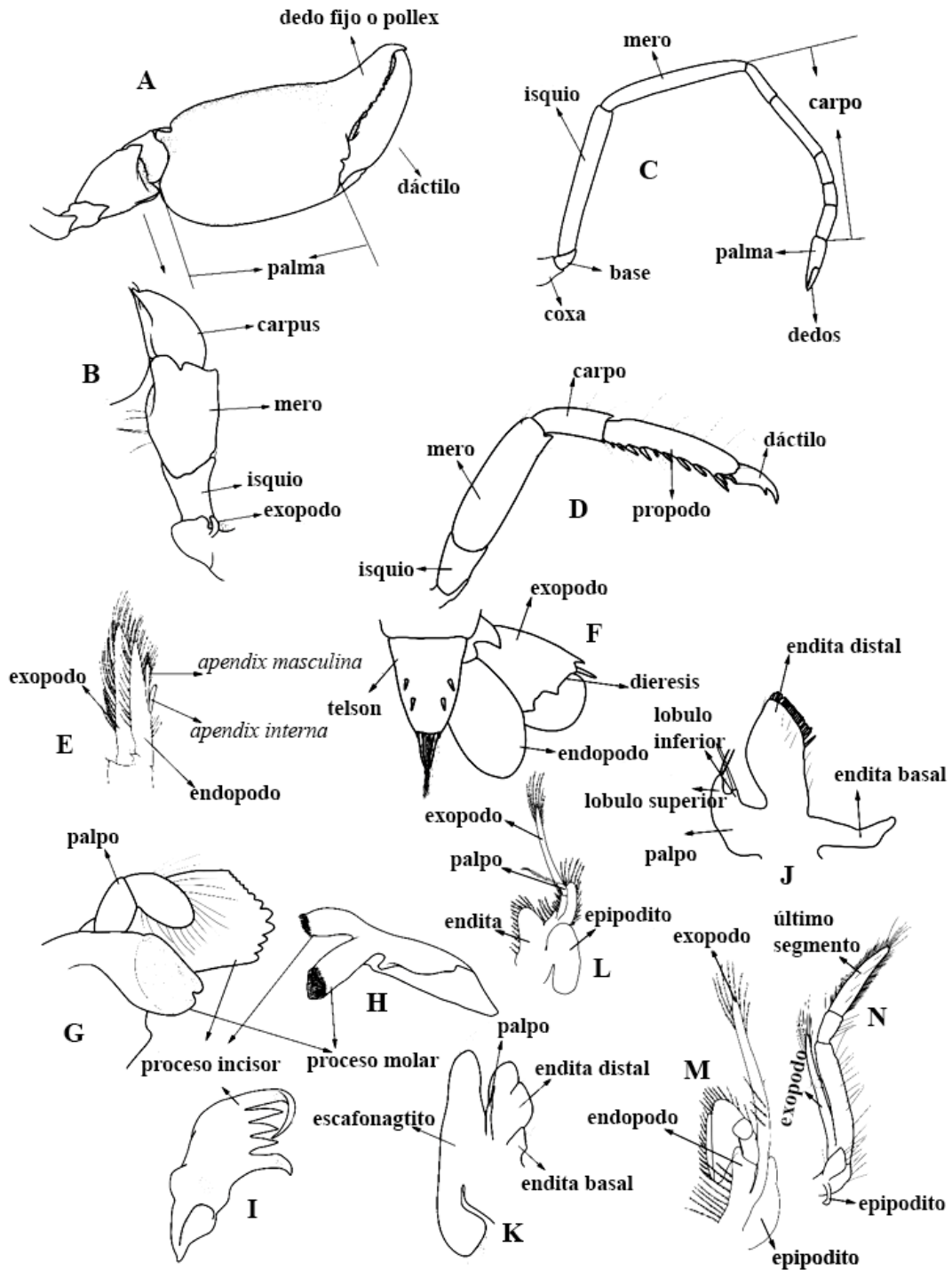


Fig. 3. Morfología general de un Alpheidae: (A) y (B) quelípodo mayor; (C) segundo pereiópodo; (D) tercer pereiópodo; (E) segundo pleópodo; (F) telson y uropodo derecho; (G–I) mandíbula; (J) maxílula; (K) maxila; (L) primer maxilípodo; (M) segundo maxilípodo; (N) tercer maxilípodo. Editado de ZHONGLI *et al.* (2019).

El abdomen consta de 6 segmentos (pleosomitos o pleonitos), cada uno con un pleuroterguito o 2 pleuritas dorsolaterales, y un esternito ventral. Como en todos los Caridea, tanto la primera como la tercera pleura están solapadas por la pleura del segundo segmento abdominal. Los pleonitos 1-5 llevan un par de pleópodos (Pl 1-5) cada uno de ellos. Por lo general, el Pl 2 de los machos lleva una pequeña estructura llamada «*appendix masculina*». El sexto pleonito lleva los urópodos, los cuales, junto con el telson forman el abanico caudal. En la zona ventral del telson se ubica el ano.

Las pleurobranquias se encuentran en la pared lateral del cefalotórax, en una cámara delimitada por la pared interna del branquiostegito y por la pared del cuerpo. Otras estructuras branquiales, como podobranquias y artrobranquias, y las estructuras asociadas a éstas [como los epipoditos (Ep)], pueden hallarse en las inserciones de los apéndices torácicos.

TAXONOMÍA DE LOS ALPHEIDAE

El primer alféido conocido fue descrito por FABRICIUS en 1775, al que denominó *Astacus malabaricus*, especie que sería luego reasignada al género *Alpheus* por FABRICIUS en 1798. Si bien esta especie es reconocida como el primer alféido descrito para la ciencia, no es considerada como la especie tipo del género, puesto que previamente había sido asignada como tal en el género *Crangon* WEBER, 1795.

Según BANNER & BANNER (1982), durante más de 100 años, la mayoría de los carcinólogos usaron el nombre *Alpheus* de FABRICIUS de 1798 para designar este género. Sin embargo, en 1904 MARY JANE RATHBUN, reconocida carcinóloga de los Estados Unidos, publicó un ensayo sobre los nombres utilizados en el “*Nomenclator entomologicus...*” de WEBER de 1795 (*fide* RATHBUN 1904a), donde señala que dicho autor había colocado la especie que FABRICIUS había nombrado anteriormente como *Astacus malabaricus* en su nuevo género, al cual llamó *Crangon*, pero que FABRICIUS (*Op. cit.*), en su publicación posterior (1798), ignoró el trabajo de WEBER (*Op. cit.*) y creó al género *Alpheus* para acoger a *Astacus malabaricus* y otras especies, y dejó al género *Crangon* para la especie linneana *Cancer crangon*. Todas las investigaciones posteriores, hasta el informe de RATHBUN (*Op. cit.*), desconocían el trabajo de WEBER (*Op. cit.*) u optaron por ignorarlo. Por el principio de prioridad, RATHBUN (*Op. cit.*) demostró que los nombres *Alpheus* y *Crangon* (*sensu* FABRICIUS) deberían ser suprimidos, el género anteriormente conocido como *Alpheus* debería llamarse *Crangon*, y *Crangon crangon* (= *Cancer crangon*) debería recibir un nuevo nombre, para lo que eligió el nombre *Crago* LAMARCK. La mayoría de los carcinólogos estadounidenses y algunos australianos acogieron las nuevas combinaciones propuestas por RATHBUN (*Op. cit.*), mientras que la mayoría de los europeos las ignoraron o rechazaron durante los siguientes 50 años. Un hecho curioso es que si se usaba el nombre *Crangon* en la literatura científica, habría que saber la nacionalidad y las preferencias del autor para determinar si se trataba de *Crangon* = *Alpheus* o *Crangon* = *Crago*. Finalmente, en 1955, la Comisión Internacional para la Nomenclatura Zoológica, en la Opinión 334, actuando sobre una solicitud de L. B. HOLTHUIS, usó sus poderes plenarios para suprimir los usos de WEBER (*Op. cit.*) y devolver como aceptados oficialmente los nombres *Alpheus* FABRICIUS (*Op. cit.*) y el de la familia Alpheidae, así como también, designar por tautomía absoluta a la especie *Crangon crangon* como el taxón tipo del género *Crangon* (*fide* HOLTHUIS 1955a).

Por otra parte, LATREILLE (1810) designó a *Alpheus avarus* FABRICIUS, 1798 como especie tipo del taxón (género *Alpheus*), sin embargo la descripción original de la misma era muy escueta y carecía de ilustraciones, y el ejemplar tipo fue extraviado. Debido a todo esto, el taxón es considerado actualmente como nombre dudoso o *nomem dubium*. BANNER & BANNER (1982), sugirieron que dicho nombre debía ser suprimido oficialmente debido a la ambigüedad en su descripción, lo cual no es posible debido a su carácter de especie tipo del género *Alpheus*.

La familia Alpheidae fue descrita por RAFINESQUE en 1815, a la que originalmente llamó Alphidia, para ubicar a los dos únicos géneros de alféidos conocidos para ese entonces: *Alpheus* y *Athanas*. Durante el siglo XIX se evidencia un creciente interés por la taxonomía de este grupo de crustáceos, como lo demuestra la publicación de una importante cantidad de trabajos al respecto (SAY 1818; AUDOUIN 1826; GUÉRIN-MÉNEVILLE 1829, 1856; H. MILNE-EDWARDS 1837; DANA 1852 a y b; STIMPSON 1860; HELLER 1861-1863, 1865; PAULSON 1875; MIERS 1876, 1878-1881; LOCKINGTON 1877, 1878; MILNE-EDWARDS 1878; KINGSLEY 1878 a – d, 1880, 1882, 1899; HILGENDORF 1879; RÍCHTERS 1880; HASWELL 1882; BATE 1888; DE MAN 1888 a, b, 1890, 1897-1899; POCOCK 1890; ORTMANN 1893, 1894; ALCOCK & ANDERSON 1895; COUTIÈRE 1896 a - d, 1897 a - e, 1899; entre otros).

A finales del siglo XIX, HENRY COUTIÈRE (1899) publicó una revisión de la familia Alpheidae, la cual abarca aspectos tales como biológicos, morfológicos, evolutivos, por solo citar algunos, siendo uno de los aportes más importantes hasta la actualidad, no sólo de los alféidos sino de los decápodos en general. En esta investigación COUTIÈRE trabajó con los 15 géneros de alféidos conocidos para la época: *Alpheus*; *Athanas*; *Betaeus* DANA, 1852; *Arete* STIMPSON, 1860; *Ogyris* STIMPSON, 1860 (género reemplazado por *Ogyrides* STEBBING, 1914 y posteriormente reubicado en la familia Ogyrididae HOLTHUIS, 1955a); *Pterocaris* HELLER, 1862; *Racilius* PAULSON, 1875; *Automate* DE MAN, 1888; *Synalpheus* BATE, 1888; *Cheirothrix* BATE, 1888 (reemplazado por *Batella* HOLTHUIS, 1955b); *Athanopsis* COUTIÈRE, 1897; *Alpheopsis* COUTIÈRE, 1897; *Jousseumea* COUTIÈRE, 1897 (reemplazado por *Salmonaeus* HOLTHUIS, 1955b); *Amphibetaeus* COUTIÈRE, 1897 y *Parabetaeus* COUTIÈRE, 1897.

El conocimiento acerca de la biodiversidad y de parámetros biológicos y ecológicos de los Alpheidae aumentó de forma vertiginosa durante la primera mitad del siglo XX, y se detuvo prácticamente con el comienzo de la segunda guerra mundial. Algunos trabajos de la época son los de: RANKIN (1900), HOLMES (1900), RATHBUN (1900-1904, 1910), COUTIÈRE (1900 a y b, 1902-1911, 1921), NOBILI (1901-1903, 1905-1907), LENZ (1901, 1902, 1905, 1910, 1912), THOMSON (1903), DE MAN (1909-1911, 1920, 1922, 1924 a y b, 1926), BALSS (1913-1916, 1921 a y b, 1924 a y b, 1926, 1927), LENZ & STRUNCK (1914), TATTERSALL (1921), EDMONDSON (1923, 1925, 1930), SCHMITT (1926, 1930, 1933, 1935, 1936, 1939), BARNARD (1926, 1946, 1950), BOONE (1927, 1930, 1931, 1935), YOKOYA (1927, 1933, 1936, 1939), YU (1930, 1931, 1935), SOLLAUD (1932), SIVERTSEN (1933), KUBO (1936 a y b, 1938, 1940 a y b, 1942) y CHACE (1937), entre muchos otros.

Con el fin de la segunda guerra mundial, la taxonomía en general (micología, botánica, zoología, entre otras) tardó años en recuperarse. Fue hasta la segunda mitad del siglo XX que surgieron nuevos investigadores especialistas en camarones Caridea, cuyas obras enriquecieron

el conocimiento de la taxocenosis de estos organismos; entre estos trabajos se encuentran los realizados por: HOLTHUIS (1951, 1952 a y b, 1954-1956, 1958-1961, 1963, 1973 a y b, 1978-1980 a y b, 1986, 1990, 1993), CHACE (1955, 1956, 1962, 1966, 1970, 1972, 1988), HOLTHUIS & GOTTLIEB (1958), CROSNIER & FOREST (1965 a y b, 1966, 1968, 1973), MIYAKE & MIYA (1966, 1967), MIYA, (1972, 1974, 1980, 1981, 1983, 1984 a y b, 1990, 1992, 1995 a - c), BRUCE (1969, 1972, 1974-1976, 1978, 1980, 1982-1985, 1987-1994 a-c, 1999), BANNER (1953, 1956-1959, 1970), BANNER A. & BANNER D. (1960 a - c, 1962, 1964, 1966-1969, 1971, 1972 a y b, 1974, 1975, 1977 a y b, 1979-1981, 1983, 1984), BANNER D. & BANNER A. (1972, 1973, 1975, 1978, 1981, 1982, 1985, 1987) y MANNING & CHACE (1990).

El descubrimiento de numerosas especies nuevas y un mejor entendimiento de las relaciones filogenéticas existentes entre éstas ameritaron revisiones de especies ya conocidas y su reordenamiento taxonómico. Debido a ello, HOLTHUIS (1951 a y b, 1952 a y b, 1954-1956, 1958-1961, 1979, 1986, 1993, entre otros) propuso una gran variedad de cambios taxonómicos, entre ellos el de los géneros *Cheirothrix*, considerado homónimo menor de un género de peces extintos, por *Batella*; y *Jousseauzea*, considerado homónimo menor de un género de moluscos gastrópodos, por *Salmonaeus*. Otro actor importante, como ya fue mencionado en párrafos anteriores, fue la Comisión Internacional de Nomenclatura Zoológica quien, en 1955, reemplazó el nombre genérico de *Crangon* por el de *Alpheus*.

El desarrollo de la taxonomía de los Alpheidae en el Pacífico oriental durante la segunda mitad del siglo XX estuvo dirigida por los trabajos de HART (1964), ABELE (1975), WICKSTEN (1981, 1983, 1984 a y b, 1988-1990, 1992-1994, 1999), MÉNDEZ & WICKSTEN (1982), RÍOS & CARVACHO (1983 a y b), KIM & ABELE (1988), ÁLVAREZ *et al.* (1996), RÍOS & DUFFY (1999); mientras que para el Atlántico se pueden mencionar obras como las realizadas por BOSCHI (1966), CHACE (1972), HENDRIX & GORE (1973), CARVACHO (1979), CHRISTOFFERSEN (1979, 1984, 1998), HART & MANNING (1981), DARDEAU (1984), FELDER & MANNING (1986), FRANSEN (1992), McCLURE (1995) y DWORSCHAK & COELHO (1999).

En retrospectiva, para finales del siglo XIX (1899) eran reconocidos 15 géneros (actualmente 14 de éstos permanecen reconocidos como taxa válidos) de la familia Alpheidae (COUTIÈRE 1899), y a finales del siglo XX (1999) ya habían sido descritos y reconocidos unos 20 géneros más, de los cuales 18 aún son válidos [*Metabetaeus* BORRADAILE, 1899, *Metalpheus* COUTIÈRE, 1908, *Aretopsis* DE MAN, 1910, *Pomagnathus* CHACE, 1937, *Thunor* ARMSTRONG, 1949 (sinonimia de *Alpheus*), *Neotalpheopsis* BANNER, 1953, *Priontalpheus* BANNER & BANNER, 1960, *Lepttalpheus* WILLIAMS, 1965, *Betaeopsis* YALDWYN, 1971, *Mohocaris* HOLTHUIS, 1973, *Potamaltpheops* POWELL, 1979, *Nennaltpheus* BANNER & BANNER, 1981, *Notaltpheus* MÉNDEZ & WICKSTEN, 1982, *Fennertaltpheus* FELDER & MANNING, 1986, *Pseudathanas* BRUCE, 1983, *Bannereus* BRUCE, 1988, *Hamaltpheus* BRUCE & ILIFFE, 1991 (sinonimia de *Betaeopsis*), *Stenaltpheops* MIYA, 1997, *Coronaltpheus* WICKSTEN, 1999 y por último *Yagerocaris* KENSLEY, 1988 que fue reubicado desde la familia “Hippolytidae” hacia Alpheidae por CHACE & KENSLEY (1992)], para un total de 32 géneros (ANKER 2001).

Entre el año 2000 y el 2022 han sido descritos y reconocidos 20 nuevos géneros de Alpheidae, para un total de 50 géneros vivientes y dos extintos (ver géneros extintos de alféidos) válidos de la

familia, estas 20 nuevas adiciones corresponden a: *Bermudacaris* ANKER & ILIFFE, 2000, *Deioneus* DWORSCHAK, ANKER & ABED-NAVANDI, 2000, *Orygmalpheus* DE GRAVE & ANKER, 2000, *Thuyllamea* NGUYÊN, 2001, *Coutieralpheus* ANKER & FELDER, 2005, *Acanthanas* ANKER, PODDOUBTCHENKO & JENG, 2006, *Leslibetaeus* ANKER, PODDOUBTCHENKO & WEHRTMANN, 2006, *Richalpheus* ANKER & JENG, 2006, *Harperalpheus* FELDER & ANKER, 2007, *Jengalpheops* ANKER & DWORSCHAK, 2007, *Pseudalpheopsis* ANKER, 2007, *Rugathanas* ANKER & JENG, 2007, *Leptathanas* DE GRAVE & ANKER, 2008, *Oligorostra* CIAMPAGLIO & WEAVER, 2008 †, *Oligosella* CIAMPAGLIO & WEAVER, 2008 †, *Bruceopsis* ANKER, 2010, *Triacanthoneus* ANKER, 2010, *Caligoneus* KOMAI & FUJITA, 2018, *Pachelpheus* ANKER, 2020, *Crosnierocaris* ANKER, 2022.

Géneros extintos de alféidos

En 2008, CIAMPAGLIO & WEAVER en su artículo “*Two new genera of Coleoidea from the Chickasawhay Limestone (Oligocene) of Alabama*” describieron restos fragmentados y fosilizados provenientes del oligoceno tardío de Alabama (EE.UU), hace cerca de 27 – 28 millones de años, y que ellos interpretaron como restos de moluscos cefalópodos de la clase Coleoidea BATHER, 1888. El género *Oligorostra* CIAMPAGLIO & WEAVER, 2008 fue asignado al orden Spirulida POMPECKJ, 1912 (aunque su ubicación dentro de alguna familia se mantuvo incierta), mientras que *Oligosella* CIAMPAGLIO & WEAVER, 2008 fue considerada como un estadio embrionario dentro de la clase Coleoidea (de orden y familia inciertas).

Una evaluación de dichos restos (HYŽNÝ *et al.* 2017) permitió una nueva interpretación que sugiere que lo que CIAMPAGLIO & WEAVER (2008) consideraron estructuras fosilizadas de moluscos, resultaban ser realmente dedos móviles y fijos de camarones alféidos. Actualmente, las especies bautizadas como *Oligorostra alabami* y *Oligosella longi* por CIAMPAGLIO & WEAVER (2008) conservan esos mismos nombres, pero han sido reasignados como taxa extintos de la familia Alpheidae, siendo hasta la fecha las dos únicas especies extintas conocidas dentro de la familia (WoRMS 2022).

El impacto de nuevas técnicas y herramientas que contribuyen con el conocimiento y la taxonomía de los Alpheidae

Con el pasar de los años y la creciente evolución tecnológica, surgieron nuevas técnicas que ampliaron el conocimiento de la taxonomía de los Alpheidae; ejemplo de esto son los trabajos pioneros de KNOWLTON (1978, 1993), KNOWLTON & KELLER (1983, 1985) y KNOWLTON *et al.* (1993). En estas investigaciones fueron abordados diversos aspectos etológicos, genéticos (ver filogenia) y de coloración que dieron cabida a nuevas propuestas taxonómicas, las cuales permitieron resolver, en parte, la identidad de diversas especies presentes en algunos complejos de especies crípticas de este grupo.

También vale la pena mencionar los trabajos ecológicos, taxonómicos y genéticos de DUFFY (1992, 1993, 1996 a - d, 1998), DUFFY & MACDONALD (1999), RÍOS & DUFFY (1999), DUFFY *et al.* (2000) y CHAK *et al.* (2017), con uno de los géneros más diversos de los alféidos, *Synalpheus*. Este carcinólogo y sus colaboradores dirigieron esfuerzos hacia las especies que habitan en esponjas, las cuales han sido ubicadas en un grupo conocido como “*gambarelloides*”, llegando a demostrar

la existencia de estructuras sociales en algunas especies, procesos de especiación simpátrica y una diversidad específica que había sido bastante subestimada para la fecha. Tales hallazgos fueron la base para futuras investigaciones que derivaron en múltiples nuevas especies del complejo *Synalpheus gambarelloides* en áreas caribeñas como Jamaica (MACDONALD *et al.* 2009) y Curazao (HULTGREN *et al.* 2010).

El uso de equipos para la recolecta de crustáceos infaunales Stomatopoda, Axiidea y Gebiidea, con bombas de succión llamadas bombas *yabby* o *yabby pumb* (en inglés), demostró en los años 90s (ANKER 2001) la existencia de una peculiar e interesante fauna asociada a estos hábitats, incluyendo una gran diversidad de alféidos nuevos para la ciencia. En los últimos 20 años, la exploración de este tipo de ambientes con bomba *yabby* ha sido uno de los métodos más productivos a nivel mundial, respecto al descubrimiento de taxa de Alpheidae, como lo demuestran los trabajos realizados por DWORSCHAK & COELHO (1999), ANKER & KOMAY (2004), ANKER (2011), FIRDAUS *et al.* (2014) y ANKER & LAZARUS (2015).

ESPECIES CRÍPTICAS EN LA FAMILIA ALPHEIDAE

Se considera que dos o más especies son “crípticas” si están, o han sido, clasificadas como una sola especie nominal porque son, al menos en su morfología superficial, prácticamente indistinguibles (BICKFORD *et al.* 2007). Estas especies muestran principalmente diferencias genéticas, las diferencias morfológicas y patrones de coloración son relativamente sutiles, pero, análisis robustos han demostrado que dichas diferencias morfológicas y de coloración pueden llegar a ser obvias y constantes en ciertos grupos taxonómicos estudiados, como se aprecia en los trabajos realizados por ANKER *et al.* (2007) sobre la familia, con la revisión de *Alpheus nuttingi*; ANKER *et al.* (2008a, b), con *A. formosus* y *A. cristulifrons* respectivamente; ALMEIDA *et al.* (2014), con el análisis morfológico y bioquímico (ADN) de *A. heterochaelis*; entre otros.

Desde el punto de vista filogenético, según KNOWLTON (1993), las especies crípticas se encuentran en una posición de grupos hermanos y, por lo tanto, son (o están) las más relacionadas filogenéticamente. Debido a la ausencia o escases de filogenias conocidas para la mayoría de los géneros de Alpheidae, muchas especies son tratadas taxonómicamente como especies crípticas (*sensu lato* = *s.l.*) hasta que no sean evaluadas en un análisis filogenético que conlleve a determinar su identidad precisa (*sensu strictus*); algunos ejemplos de taxa con designación *sensu lato* son las especies: *Synalpheus brooksi s.l.* COUTIÈRE, 1909, *S. brevicarpus s.l.* (HERRICK, 1891) (ANKER *et al.* 2012), *Alpheus armillatus s.l.* H. MILNE EDWARDS, 1837 (MATHEWS & ANKER 2009) y *A. lobidens s.l.* DE HAAN, 1849 (CUNHA *et al.* 2020), todas consideradas especies crípticas por su similitud morfológica con otras especies.

Cabe destacar que los análisis filogenéticos, en especial los moleculares, son los más empleados para la separación de especies crípticas, pero no los únicos, también han sido empleadas otras técnicas o herramientas como: los análisis de patrones de coloración hechos por ANKER *et al.* (2008a, b) con los complejos de especies *A. formosus* GIBBES, 1850 (Figura 4) y *A. cristulifrons* RATHBUN, 1900; y por HURT *et al.* (2013) con las especies del complejo *A. armatus* RATHBUN, 1901; los análisis morfométricos utilizados por NOMURA & ANKER (2005), quienes emplearon una

regresión lineal entre el número de segmentos del flagelo antenular y el número de estetascos, así como también relacionaron el largo del caparazón con el ancho de la quela mayor, análisis que junto con la morfología y la coloración ayudaron a separar y describir siete nuevas especies del complejo *Alpheus gracilipes* STIMPSON, 1860, en Japón.

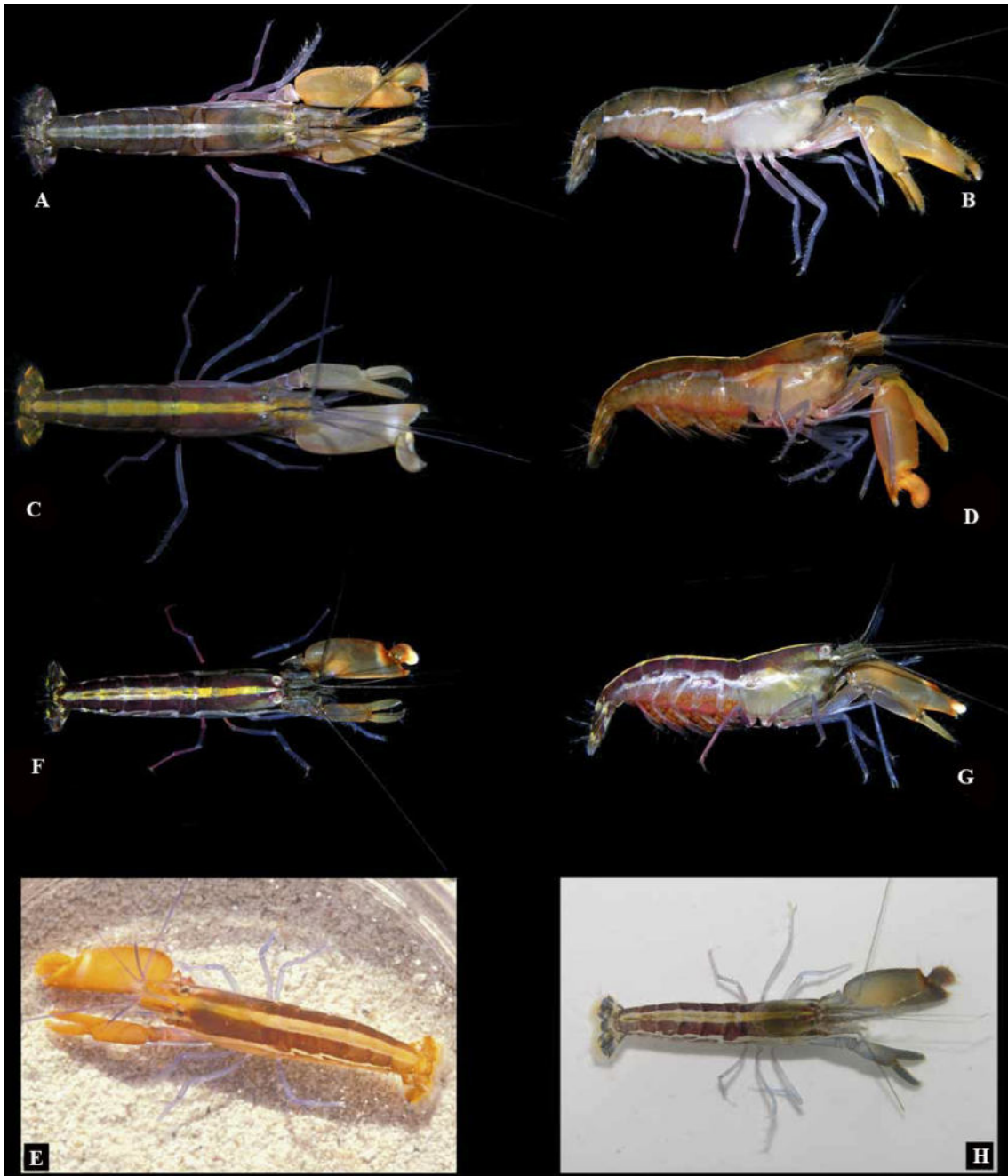


Fig. 4. Patrones de coloración de las especies del complejo *Alpheus formosus*: *Alpheus panamensis* [a, b]; *A. formosus* [c-e]; *A. paraformosus* [f-h]. Editado de ANKER *et al.* (2008a).

FILOGENIA DE LOS ALPHEIDAE

JOHAN ERIK VESTI BOAS en 1880 fue uno de los primeros zoólogos en estudiar la evolución y la morfología comparativa de los crustáceos decápodos en general. Por otra parte, COUTIÈRE (1899) en su trabajo titulado “*Les “Alpheidae” morphologie externe et interne, formes larvaires, bionomie*”, mostró interés en la filogenia de los Caridea en general y más específicamente de los Alpheidae. Fue en esta misma monografía donde propuso la primera hipótesis sobre las relaciones evolutivas y las afinidades de los alféidos (Figura 5) considerando que los camarones Hippolytidae BATE, 1888 eran el grupo hermano o el más cercano, de los Alpheidae; además planteó la hipótesis de que el chasquido o *snapping* de la quela mayor en *Synalpheus* y *Alpheus* evolucionó de forma independiente.

ANKER (2001) comentó, al respecto de la filogenia de COUTIÈRE (1899), que ésta fue la primera hipótesis evolutiva del grupo, y que Coutière empleó algunos caracteres morfológicos que estaban más relacionados con estados derivados compartidos (sinapomorfias) y estados derivados únicos de los taxa (autapomorfias), y que estos pudiesen ser empleados en futuros análisis morfológicos y de filogenia, pero que la mayoría de estos caracteres fueron homoplasias obvias.

THOMPSON (1967) propuso el primer árbol filogenético construido a partir de análisis de caracteres. En este trabajo colocó a los Alpheidae junto a las familias Ogyrididae HOLTHUIS, 1955b, Hippolytidae y Processidae ORTMANN, 1896 en un grupo llamado “Alpheoidea” que posteriormente sería reconocido como la superfamilia Alpheoidea; además, ubicó a los Psalidopodoidea WOOD-MASON [en WOOD-MASON & ALCOCK, 1892] como el grupo hermano de Alpheoidea (ANKER 2001). Respecto a dicho estudio, FRANSEN & DE GRAVE (2009) indicaron que THOMPSON (1967) contribuyó en la búsqueda de caracteres idóneos para los estudios filogenéticos de carideos en general y alféidos en particular, al poner especial énfasis en las mandíbulas, por considerar que un proceso molar e incisivo fusionado, combinado con un palpo de 3 segmentos, son caracteres ancestrales, y que, aun siendo variables a nivel genérico en algunas familias de carideos, es un carácter filogenético valioso.

CHRISTOFFERSEN (1987) realizó un análisis filogenético con 36 taxa terminales, es decir los taxa que se encuentran en las terminaciones de las ramas de un cladograma, de las cuales estudiaron 136 caracteres (Figura 6), en dicho análisis colocó a Alpheidae, Ogyrididae, Pterocarididae y varias familias creadas para los géneros de “Hippolytidae” (e.g. Alopidae y Thoridae KINGSLEY, 1878) dentro de la superfamilia Alpheoidea. Adicionalmente sugirió que la superfamilia Crangonoidea HAWORTH, 1825 era el grupo hermano de Alpheoidea; propuesta que fue evaluada nuevamente en su reconstrucción filogenética de 1990 “*A new superfamily classification of the Caridea (Crustacea: Pleocyemata) based on phylogenetic pattern*” (CHRISTOFFERSEN 1990).

ANKER *et al.* (2006a) presentaron la primera hipótesis filogenética de las relaciones entre los 36 géneros existentes (hasta la fecha) de alféidos (Figura 7), basados en un análisis cladístico de 122 caracteres morfológicos de 56 especies. En este estudio hubo un fuerte apoyo a la hipótesis de la monofilia de la familia Alpheidae; sin embargo, aun cuando los nodos que definen los géneros fueron relativamente bien soportados, muchos nodos basales mostraron un soporte débil. Seis

géneros aparecieron parafiléticos y el género más diverso de la familia (*Alpheus*), se encontraba entre éstos (FRANSEN & DE GRAVE 2009). Por otra parte, ANKER *et al.* (2006a) concluyen según la evidencia, que el chasquido de la quela mayor evolucionó una sola vez, indicando que *Synalpheus* es el grupo hermano de *Alpheus*; dicha aseveración contradice lo propuesto por COUTIÈRE (1899), quien propuso que el chasquido evolucionó más de una vez en los Alpheidae.

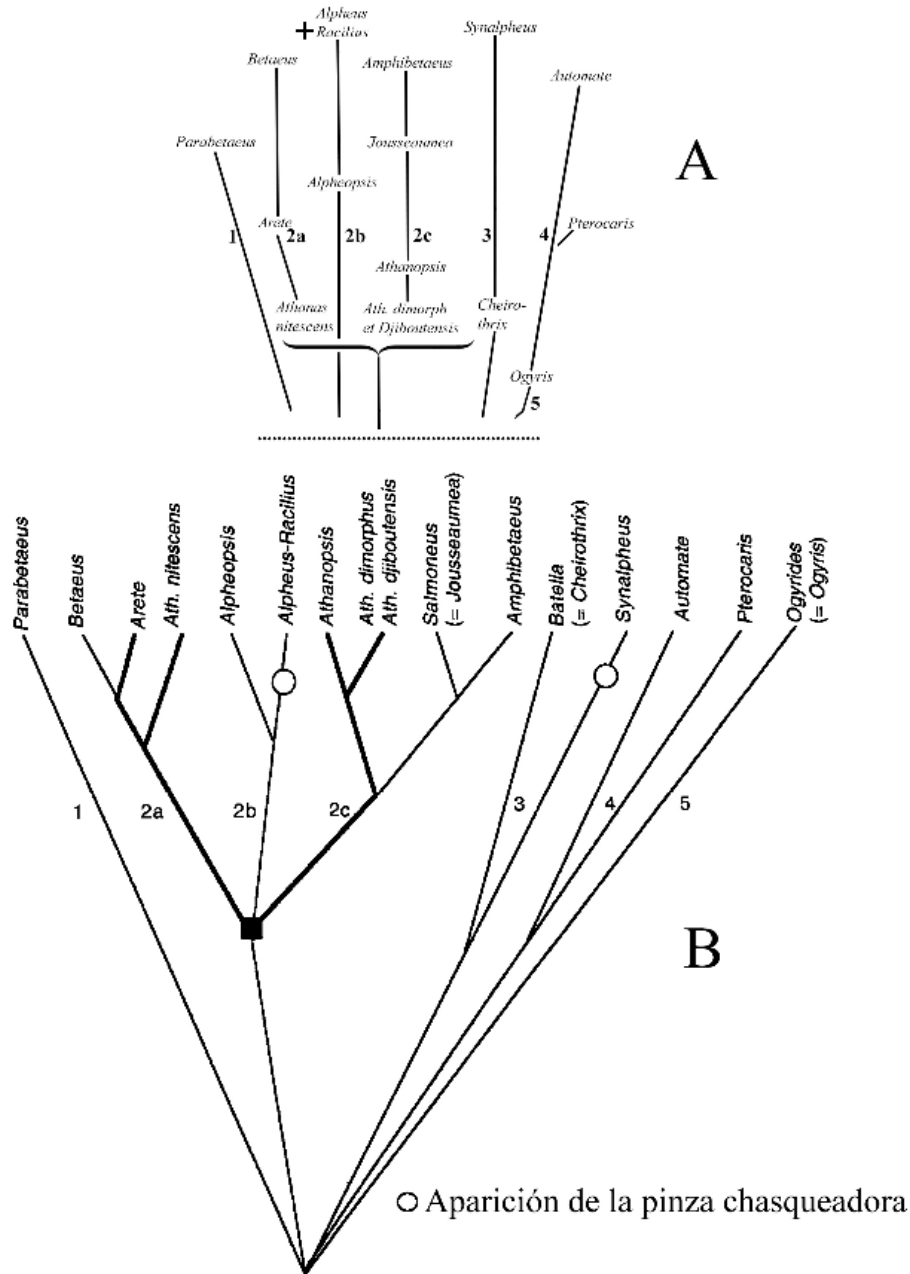


Fig. 5. Diagrama evolutivo de los Alpheidae propuesto por COUTIÈRE (1899) (A). Interpretación filogenética propuesta por ANKER (2001) (B).

Según el trabajo de HEATHER *et al.* (2009), quienes trabajaron en la filogenia del infraorden Caridea basada en genes mitocondriales y nucleares, la superfamilia Alpheoidea no es un grupo monofilético, y los autores afirman que la familia Ogyrididae es el taxón hermano de Alpheidae. Entre otros resultados también concluyen que el género *Synalpheus* no es el grupo hermano de *Alpheus*, lo que sugiere que el chasquido de la quela mayor evolucionó más de una vez en los alféidos según lo planteaba la hipótesis de COUTIÈRE (1899).

Los estudios pioneros en análisis filogenéticos moleculares independientes o internos (estudios que evalúan un único género o un complejo de especies), fueron realizados con el género *Alpheus*, específicamente con los trabajos de KNOWLTON *et al.* (1993) y KNOWLTON & WEIGT (1998) en el istmo de Panamá y con el trabajo de WILLIAMS *et al.* (1999), con especies del Indopacífico. Estos análisis revelaron numerosas especies crípticas dentro del género *Alpheus* en las áreas de estudio.

Por otra parte, y siguiendo con los análisis filogenéticos independientes o internos de corte molecular, fueron WILLIAMS *et al.* (2001), quienes propusieron la primera hipótesis filogenética para el género *Alpheus*. El análisis mostró la existencia de tres clados principales dentro del género, y estos clados no mostraron relación particular con las agrupaciones de COUTIÈRE (1905b). ANKER *et al.* (2006a) consideraron que el análisis de WILLIAMS *et al.* (2001) fue sesgado hacia las especies del Atlántico y el Pacífico oriental, y muchos taxa clave del Indopacífico occidental no fueron considerados.

Ademas, ANKER *et al.* (2006a) también mencionaron la importancia del descubrimiento de pseudogenes en el análisis de WILLIAMS *et al.* (2001), lo que derivó en una nueva investigación que evaluó cómo estos pseudogenes pueden ser insidiosos dentro del género *Alpheus*, pudiendo dar lugar a falsos resultados (ver WILLIAMS & KNOWLTON 2001).

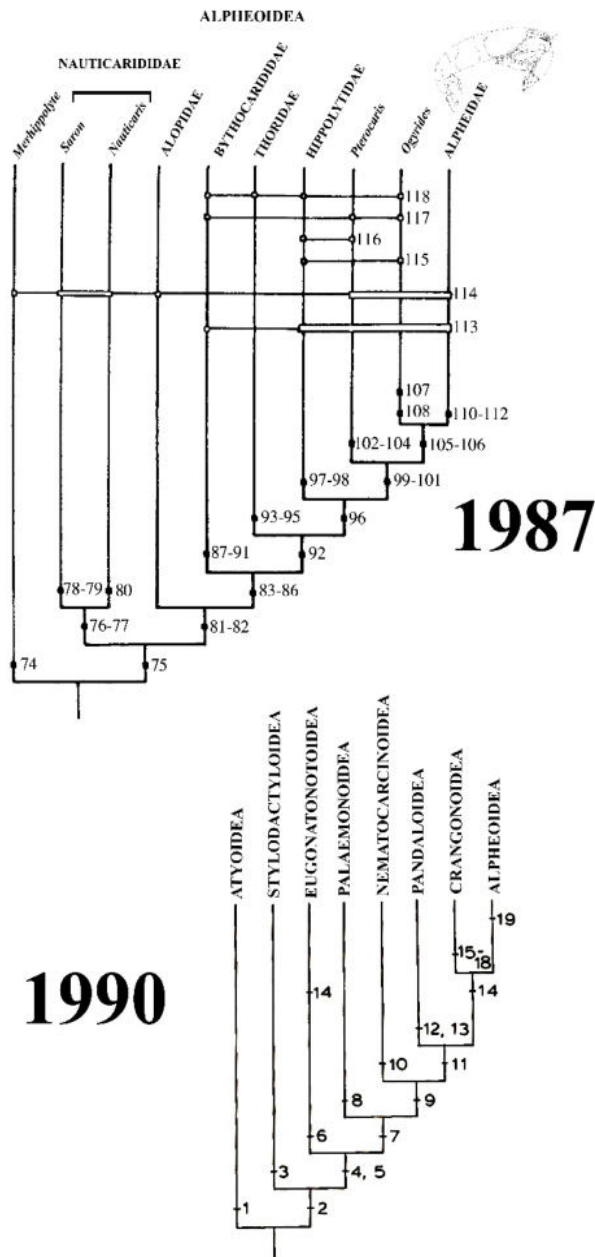


Fig. 6. Árboles filogenéticos de familias y superfamilias propuestos por CHISTOFFERSEN (1987; 1990). Editado de CHISTOFFERSEN (1987, 1990).

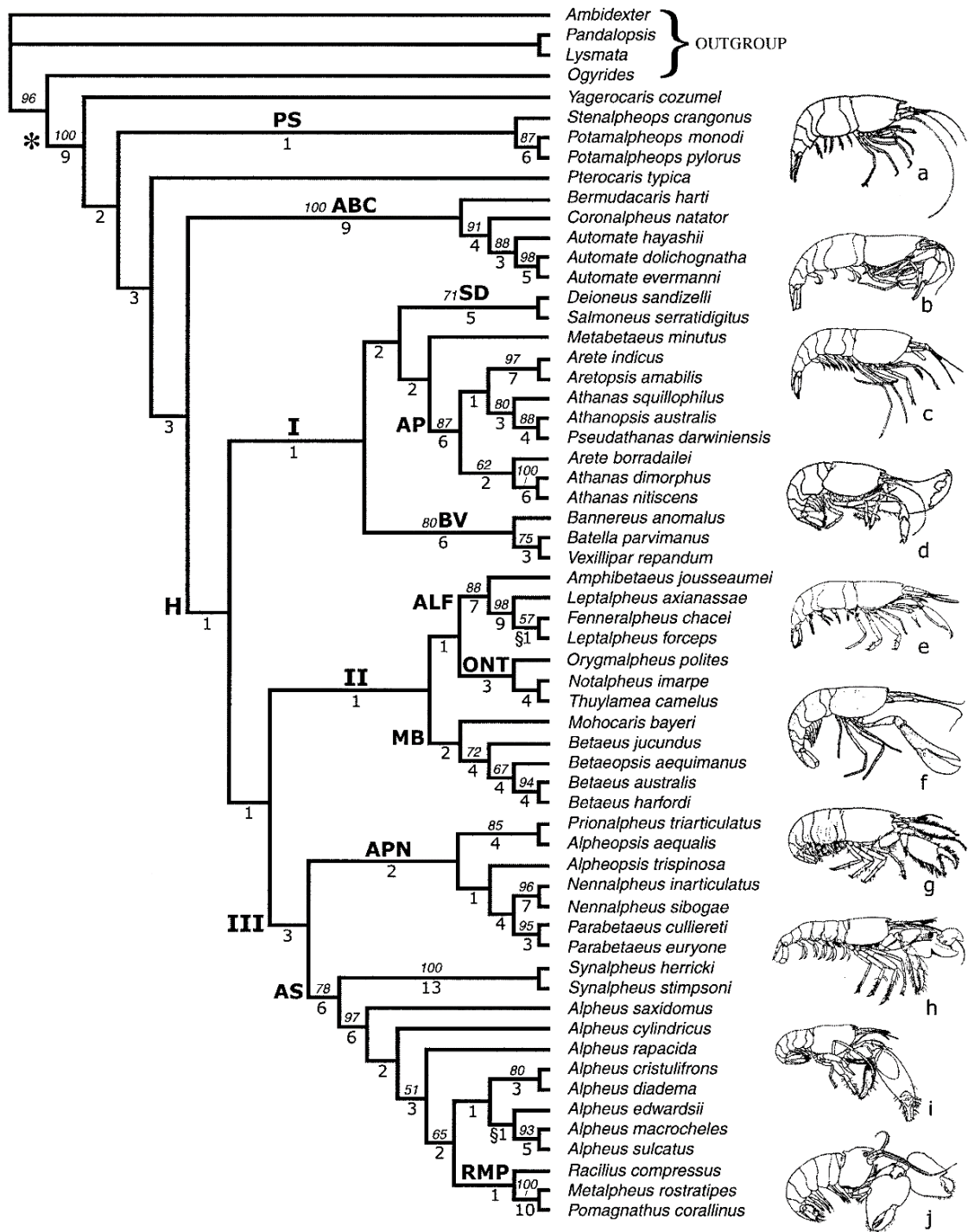


Fig. 7. Árbol resultante del análisis filogenético morfológico, presentado por ANKER *et al.* (2006a). Las figuras que conforman el cuerpo de la imagen corresponden a: (a) *Yagerocaris cozumel*; (b) *Deioneus sandizelli*; (c) *Metabetaeus minutus*; (d) *Aretopsis amabilis*; (e) *Fenneralpheus chacei*; (f) *Notalpheus imarpe*; (g) *Prionalpheus sulu*; (h) *Alpheus aff. richardsoni*; (i) *Alpheus alcyone*; (j) *Racilius compressus*.

Investigaciones como las de KNOWLTON *et al.* (1993), KNOWLTON & WEIGT (1998), WILLIAMS *et al.* (2001), WILLIAMS & KNOWLTON (2001), HURT *et al.* (2009) y otros; sirvieron de base para que HURT *et al.* (2021) elaboraran su estudio acerca de los factores evolutivos que han dado lugar a la diversidad morfológica y ecológica del género *Alpheus*, así como también, estudiar las estrechas relaciones simbióticas de estos camarones con una amplia gama de organismos. Esta investigación es actualmente la primera y, hasta ahora, la única filogenia molecular mundial de *Alpheus*, enfocada específicamente en evaluar la diversidad morfológica y ecológica dentro de este grupo. En dicho trabajo, titulado: “*First worldwide molecular phylogeny of the morphologically and ecologically hyperdiversified snapping shrimp genus Alpheus (Malacostraca: Decapoda)*”, analizaron 72 especies de los géneros *Alpheus* (68), *Metapheus* (1), *Racilius* (1) y *Synalpheus* (grupo externo, 2), empleando un método de enriquecimiento híbrido anclado (AHE, siglas en inglés), para resolver las relaciones filogenéticas, método que generó datos de secuencia para 240 loci (> 72.000 pb) para 65 especies terminales que abarcan la diversidad geográfica, ecológica y taxonómica de *Alpheus* (Figura 8). Los resultados obtenidos indican que las asociaciones simbióticas con otros animales marinos evolucionó varias veces dentro del grupo; por otra parte, el análisis también sugirió la recuperación de los géneros *Metapheus* y *Racilius* (y *Pomagnathus*, género no analizado en este estudio) dentro de *Alpheus*, al respecto, los autores argumentan que estos géneros pueden, de hecho, representar miembros altamente derivados de *Alpheus*; por otra parte, aunque confirman la recuperación de dichos géneros, reconocen que sinonimizarlos requerirá de una invalidación formal y una enmienda significativa del diagnóstico genérico de *Alpheus*.

CHOW *et al.* (2021) realizaron un análisis morfológico (5 rasgos complementarios: forma de la capucha ocular, tamaño de la quela, articulación dactilar, placas adhesivas y sistema cavidad-cavidad y cavidad-diente) y molecular para estudiar la evolución del primer par de quelípedos y del chasquido a partir de 107 especies de 38 géneros de alféidos (77,6% de cobertura genérica). Entre los diferentes resultados que obtuvieron, determinaron según los análisis de reconstrucción de estados ancestrales la presencia de al menos cinco orígenes independientes del chasquido, destacando una convergencia significativa; por otra parte, la evolución de los cinco rasgos complementarios no siempre mostró una correlación significativa con la evolución del chasquido en general; finalmente, el estudio encontró que las especies bajo estudio de los géneros *Metapheus*, *Racilius* y *Pomagnathus*, estaban anidadas dentro de diferentes clados de *Alpheus*, resultado que le da más peso a la hipótesis de que estos géneros son miembros de *Alpheus* altamente derivados (Figuras 9 y 10A y B).

El género *Synalpheus* es el segundo grupo más diverso dentro de los alféidos, y también ha sido objeto de cierta atención, en especial con análisis filogenéticos moleculares y morfológicos realizados por: DUFFY (1993), DUFFY *et al.* (2000) y MORRISON *et al.* (2004), quienes buscaban evaluar relaciones ecológicas, de eusocialidad y especiación en el Atlántico occidental. Estas investigaciones abrieron la puerta a otros estudios de especiación y eusocialidad con camarones *Synalpheus*, especialmente con el grupo *gambarellloides*, entre los que destacan los trabajos de HULTGREN *et al.* (2010, 2014, 2015) y HULTGREN & DUFFY (2011).

Posterior a los primeros trabajos de filogenia molecular con grupos internos, surgió una gran variedad de nuevos estudios como el de ANKER & AHYONG (2007), quienes presentaron una filogenia

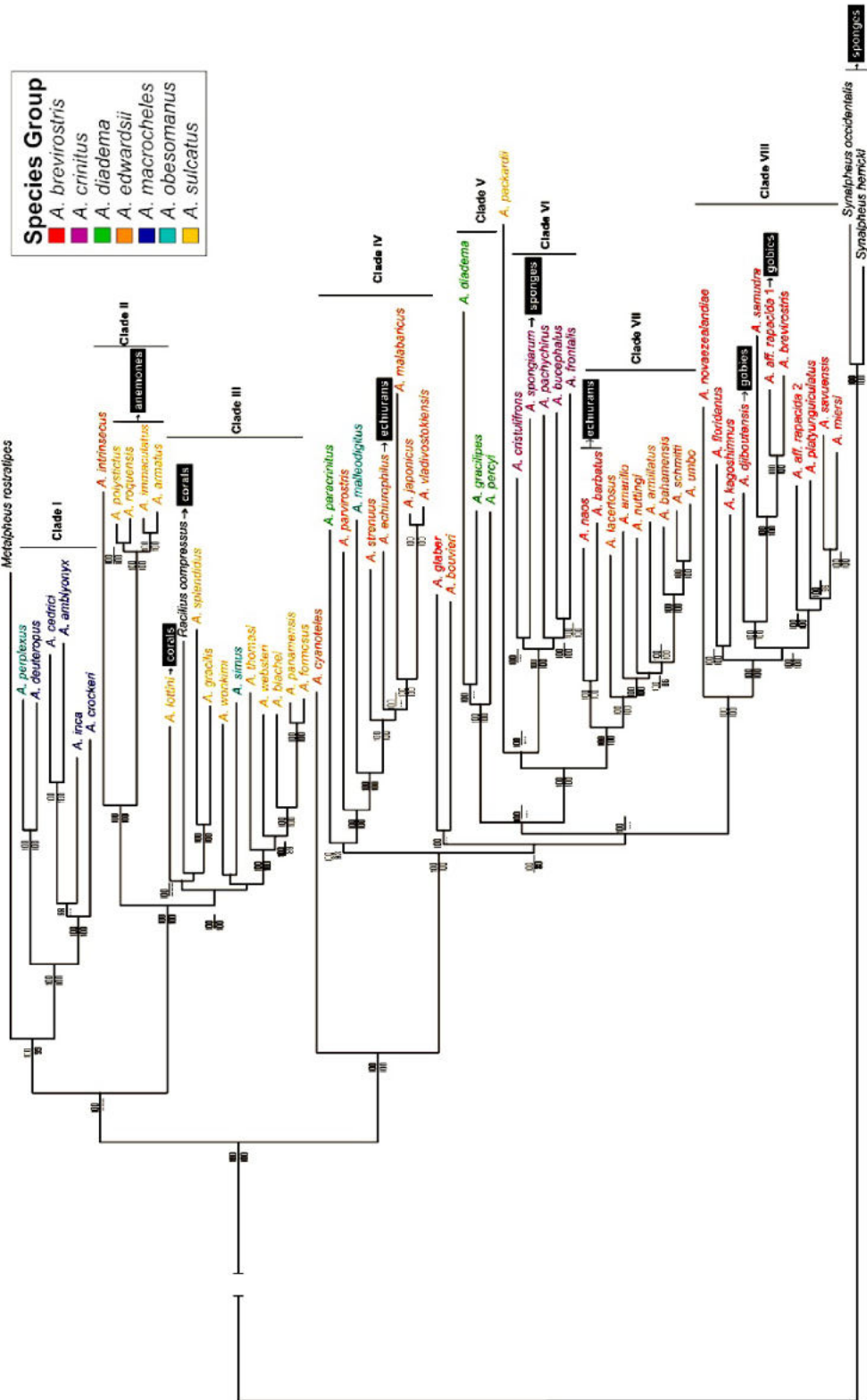


Fig. 8. Hipótesis filogenética para el género *Alpheus* basada en un análisis Bayesiano GTR+gamma del conjunto de datos concatenados. El soporte para los nodos individuales se indica como probabilidades posteriores (línea anterior). El soporte de bootstrap de máxima verosimilitud se indica debajo de la línea. Las asignaciones de clados se muestran a la derecha del árbol. Los colores indican la asignación a grupos de especies morfológicas tradicionales originalmente definidos por COUTIÈRE (1899). Las cajas negras muestran asociaciones simbióticas conocidas. Editado de HURT *et al.* (2021).

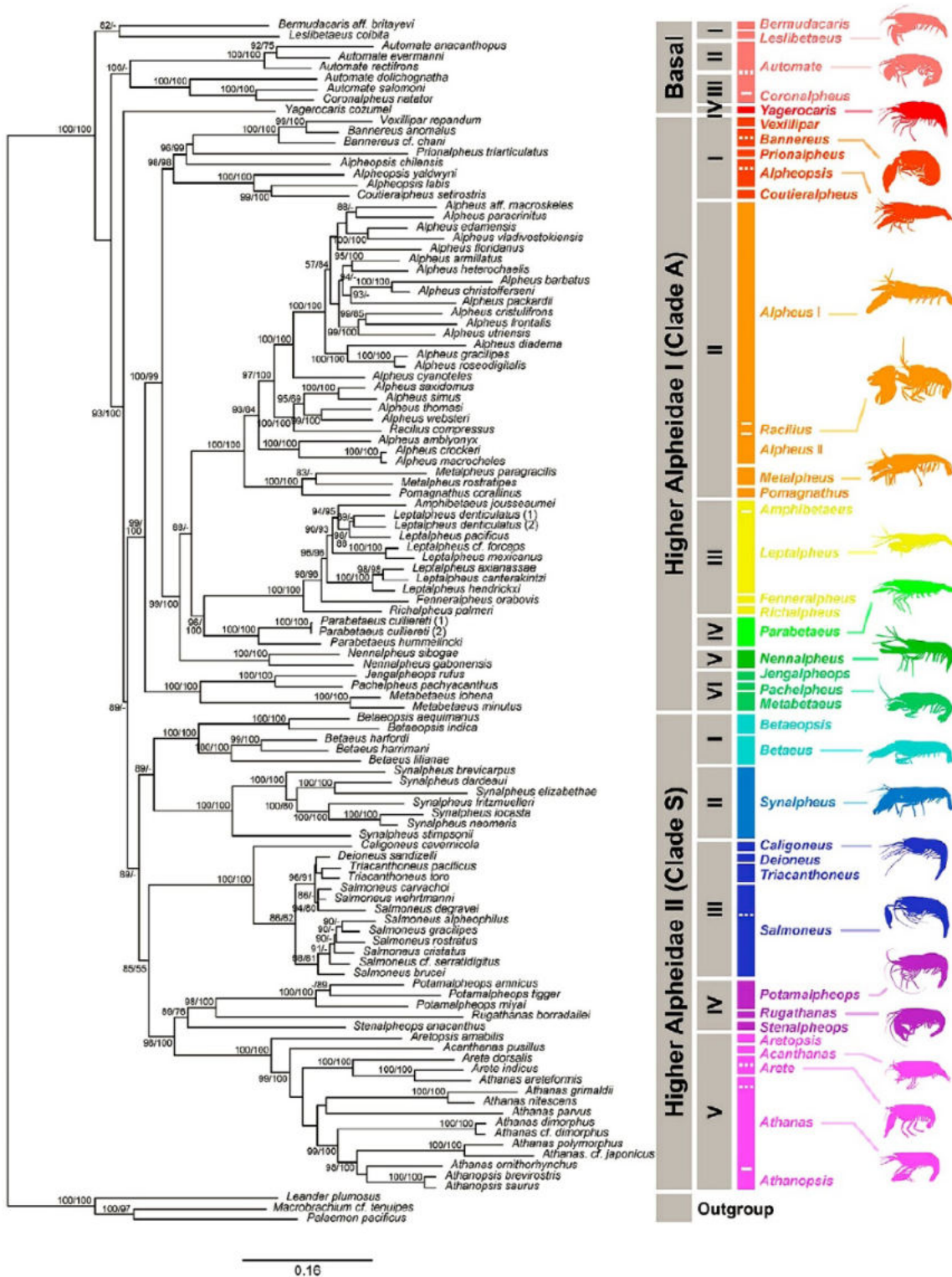


Fig. 9. Arbol filogenetico de la familia Alpheidae resuelto por la maxima probabilidad. Tomado de CHOW *et al.* (2021).

morfológica del género *Athanopsis*; y otras múltiples filogenias de especies crípticas del género *Alpheus*, como por ejemplo las de: *Alpheus cylindricus* KINGSLEY, 1878 (ANKER *et al.* 2008b), *A. armillatus* (MATHEWS & ANKER 2009), *A. bouvieri* A. MILNE-EDWARDS, 1878 (ANKER *et al.* 2009), *A. angulosus* McCCLURE, 2002 (HEURING *et al.* 2017), entre otras. Dichos estudios contribuyeron con la descripción de nuevas especies y con la formulación de hipótesis sobre nuevos y ya conocidos complejos de especies.

Si bien existe actualmente un importante esfuerzo para estudiar la filogenia de los alféidos, aún se está muy lejos de resolver la mayoría de los problemas filogenéticos del grupo. Según

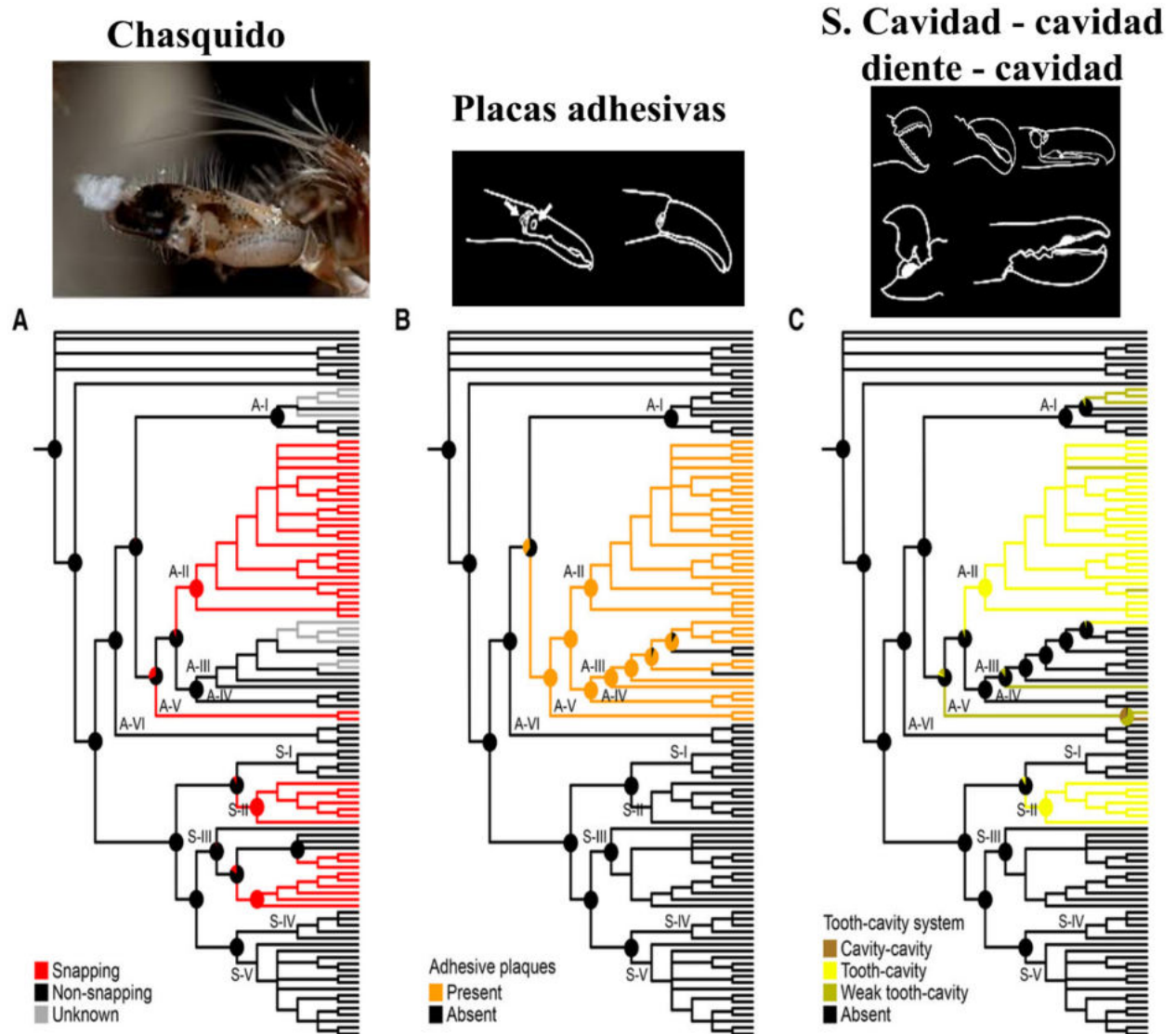


Fig. 10A. Estados de reconstrucción ancestral de seis rasgos de Alpheidae: (A) chasquido, (B) placas adhesivas, (C) sistema (S.) diente-cavidad, (D) tipo de articulación dactilar, (E) tamaño de la quela, (F) forma de la capucha ocular. Editado de CHOW *et al.* (2021).

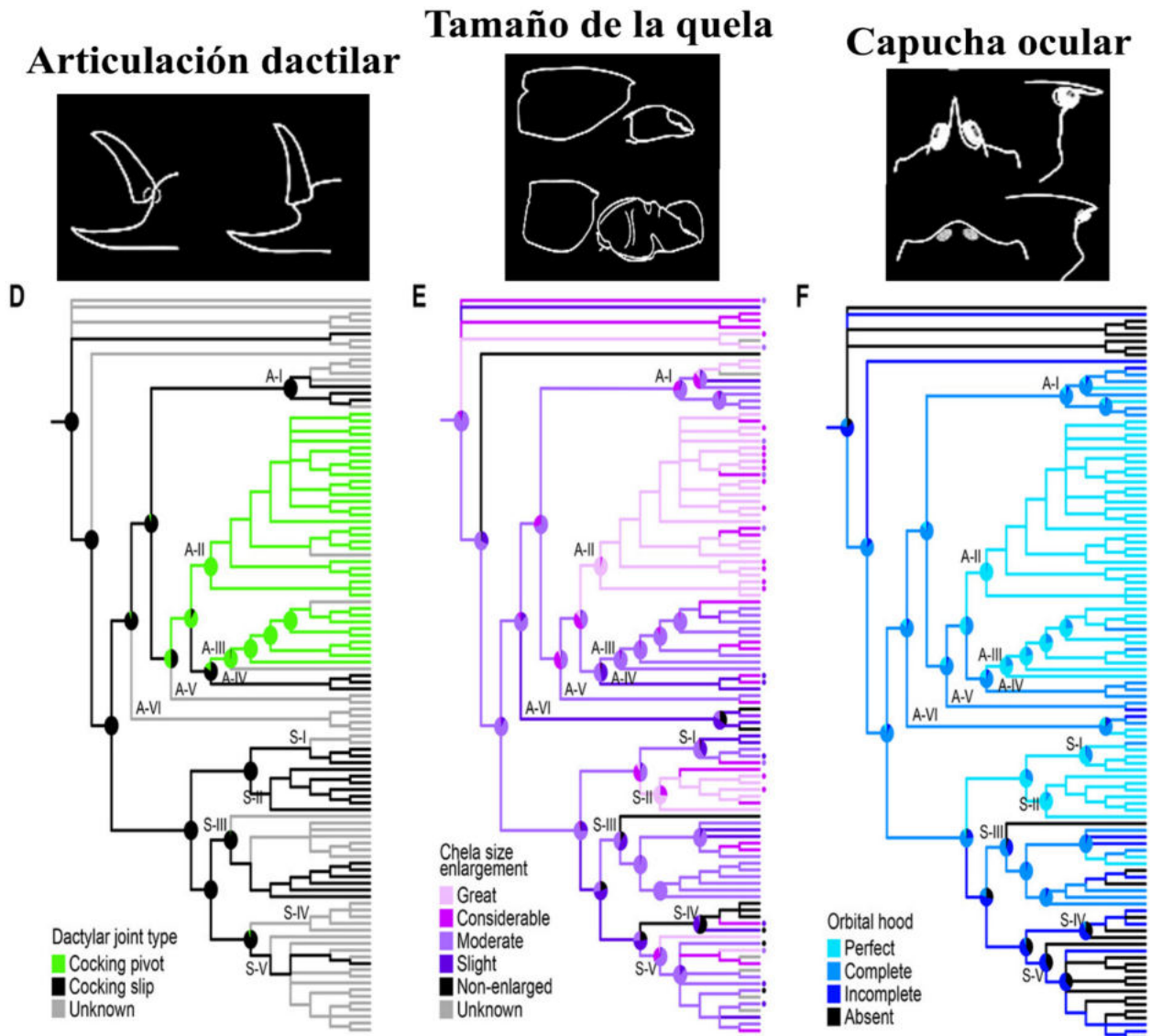


Fig. 10B. Estados de reconstrucción ancestral de seis rasgos de Alpheidae: (D) tipo de articulación dactilar, (E) tamaño de la quela, (F) forma de la capucha ocular. Editado de CHOW *et al.* (2021).

ANKER *com pers.* (2019), es necesario abordar filogenias de géneros como *Leptalpheus*, *Automate*, *Synalpheus* de vida libre (no *gambarelloides*) y otros grupos, incluso realizar una revisión profunda de la familia Alpheidae a fin de estudiar la sistemática del grupo, la evolución de ciertos caracteres y las relaciones ecológicas.

BIOGEOGRAFÍA DE LA FAMILIA ALPHEIDAE

Los estudios de biodiversidad y biogeografía están basados en los reportes disponibles de las especies en las distintas regiones del mundo (HENDRICKX & WICKSTEN 2011). COUTIÈRE (1899)

realizó uno de los más amplios aportes a la biogeografía de los Alpheidae, contribuyendo con información de hábitat y distribución geográfica de las especies bajo estudio. Si bien otros autores que lo precedieron (e.g. GUÉRIN-MÉNEVILLE 1829, 1856; A. MILNE-EDWARDS 1878; DE MAN 1888, 1890, 1897b, 1909b; entre otros), también contribuyeron con información sustancial sobre la distribución y hábitat de los alféidos, ninguno de ellos incluyó información tan completa en un solo manuscrito como la suministrada en el trabajo de COUTIÈRE.

Los camarones de la familia Alpheidae están distribuidos en las zonas tropicales y subtropicales del mundo (BAUER 2004; ZHONGLI *et al.* 2019). En general, al ser *Alpheus* el género con mayor número de especies de alféidos descritas, es el que ha sido objeto de mayor atención, y esto se puede apreciar en el trabajo de KIM & ABELE (1988), con los *Alpheus* del Pacífico oriental, donde resultaron identificadas 44 especies y fueron propuestas tres bioregiones geográficas (Figura 11), basándose en la distribución y el endemismo de algunas especies. Estos autores determinaron que el área comprendida por las latitudes 34°N y 2°S, presentaba el mayor número de especies con 41 de las 44 especies (93%) identificadas, a esta región la dividieron en 2 subregiones (Figura 12), cuyas latitudes son: 12°N y 2°S (ubicadas en la costa oeste de Costa Rica, Panamá y Colombia) y 34°N y 12°N (subregión que comprende la costa oeste de Baja California y el golfo de California, ver Figura 12); también propusieron otras subregiones como la de la costa oeste de México (12°N y 2°S) y la subregión que abarcaba las islas Galápagos (1°N y 1° 39'S).

Un trabajo biogeográfico más extenso en cuanto a la diversidad de especies empleadas y área geográfica analizada, fue publicado por BOSCHI en el año 2000, en el cual propuso la existencia de 14 provincias y dos subprovincias biogeográficas en el continente americano (Figura 13), a partir de la distribución conocida de 2472 especies de crustáceos decápodos, de los cuales 150 especies pertenecen a la familia Alpheidae. Los alféidos presentes en este trabajo muestran una distribución principalmente tropical (con más del 66% de las especies), seguida por las provincias ubicadas en las regiones subtropicales (46% de las especies) y finalmente las áreas ubicadas en las latitudes medias (también llamadas áreas templadas), que estuvieron apenas representadas por cuatro especies (2,66 %), restringidas a estas áreas [tres especies del género *Betaeus* y la especie *Synpheus spinifrons* (MILNE EDWARDS, 1837)]. Otro aspecto relevante es que las provincias más diversas resultaron ser la caribeña y la panameña (48,66 y 47,33 % de las especies, respectivamente), seguidas por las provincias brasileña y Galápagos (ambas con el 19,33% de las especies).

Diversos estudios de biogeografía vicariante han sido elaborados a partir de organismos de la familia Alpheidae en todo el mundo, algunos de los estudios más citados en la bibliografía consultada sobre este tema, son los realizados con el género *Alpheus* en el istmo de Panamá (KNOWLTON 1993; KNOWLTON *et al.* 1993; KNOWLTON & WEIGT 1998; ANKER *et al.* 2007, 2008 a - c; HURT *et al.* 2009). Estos y otros estudios similares con otros taxa han permitido demostrar cómo las especies hermanas (crípticas) son importantes para relacionar los procesos geológicos con la distribución, especiación, dispersión y evolución de las especies.

Otro ejemplo de estudio biogeográfico que concluye que la vicarianza ha sido importante en la diversificación de los camarones alféidos, es el realizado por ANKER & BAEZA (2012), el

cual puede ser considerado como pionero dentro de los estudios con Alpheidae, puesto que fueron utilizadas herramientas moleculares, morfológicas, ecológicas y de distribución, para crear un modelo biogeográfico de centro de origen, evolución e historia de vida de los géneros *Betaeus* y *Betaeopsis* (Figura 14). Como resultado, hallaron dos posibles escenarios históricos biogeográficos: el primer escenario indica que el Pacífico nororiental alberga la mayor diversidad de especies del género *Betaeus*, y este actuó como el “centro de origen” desde donde las especies aparecieron, maduraron y eventualmente migraron hacia las regiones periféricas; el segundo escenario propone que los géneros *Betaeus* + *Betaeopsis* se originaron al sur del Indopacífico occidental y posteriormente colonizaron el Pacífico nororiental, desde donde se produjo una radiación importante que implicó eventos de dispersión / vicarianza.

La filogeografía puede ser considerada un híbrido de la genética de poblaciones, los análisis filogenéticos y de evolución molecular. Algunos autores (e.g. LESSIOS *et al.* 2001; JABLONSKI & ROY 2003; WILLIAMS & REID 2004; TAYLOR & HELLBERG 2005) indican que esta ciencia es capaz de proporcionar información sobre los procesos evolutivos pasados y presentes, además han ayudado a demostrar la importancia relativa de la historia geográfica y la ecología, para ayudar a explicar la amplia diversidad de especies marinas.

Los camarones de la familia Alpheidae, y en especial los relativamente especiosos géneros *Alpheus* y *Synalpheus* han demostrado ser muy apropiados para ser utilizados como modelos para estudios filogeográficos (KNOWLTON *et al.* 1993; DUFFY 1996 a, b; KNOWLTON & WEIGT 1998; WILLIAMS *et al.* 2001; MORRISON *et al.* 2004; MATHEWS 2006; MATHEWS & ANKER 2009), debido a que son organismos prácticamente ubicuos, al menos en áreas marino costeras tropicales y subtropicales (MATHEWS & ANKER 2009), presentan una alta diversidad de especies, y algunas de estas tienen evidentes especializaciones ecológicas (KNOWLTON & KELLER 1985; MATHEWS *et al.* 2002). Debido a las características antes

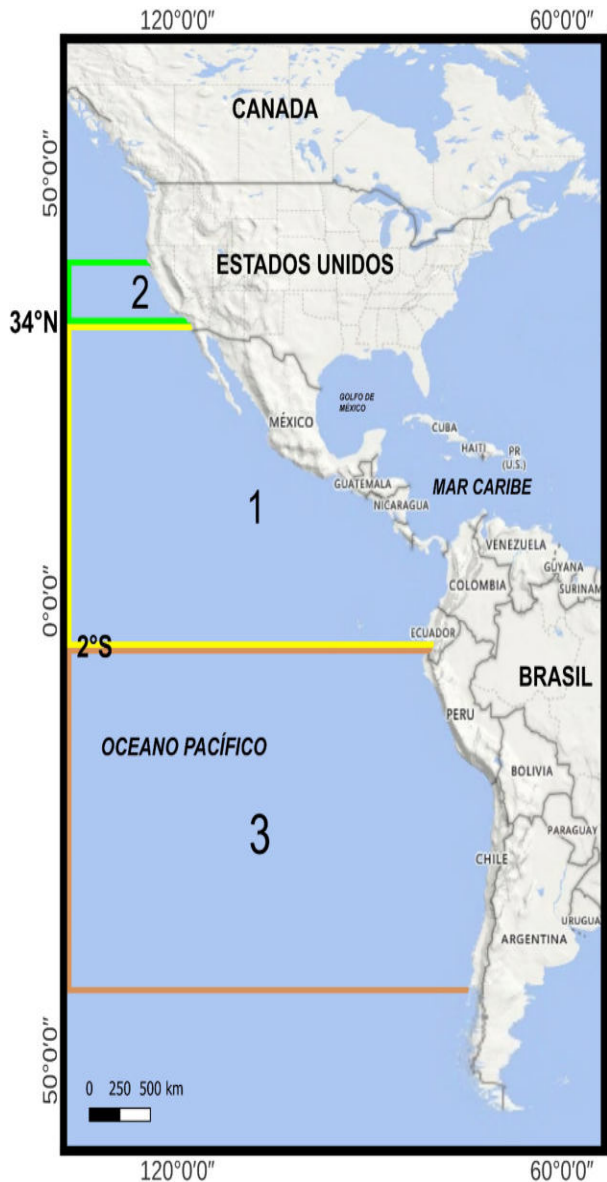


Fig. 11. Regiones biogeográficas propuestas por KIM & ABELE (1986), en el Pacífico este. Imagen base del mapa de Bing Maps 2022.

mencionadas, se ha planteado la hipótesis de que estos géneros ocultan una gran diversidad de especies crípticas (e.g. KNOWLTON & KELLER 1985; MCCLURE & GREENBAUM 1994; KNOWLTON & WEIGT 1998; BRUCE 1999; WILLIAMS *et al.* 2001; THOMPSON *et al.* 2005; MACDONALD *et al.* 2006; ANKER *et al.* 2006a).

Un claro ejemplo de lo descrito en el párrafo anterior es el trabajo de MATHEWS & ANKER (2009), con el análisis filogeográfico de la especie *Alpheus armillatus*. En este trabajo analizaron muestras de esta especie provenientes del mar Caribe (14 localidades), golfo de México (2 localidades), Florida (EE.UU., 1 localidad), Brasil (1 localidad) y el Pacífico oriental tropical (7 localidades). A las muestras se les extrajo material genético mitocondrial (16SrRNA y citocromo oxidasa I), analizaron la morfología y los patrones de coloración de los individuos, y con esto concluyeron que el complejo *A. armillatus* refleja una diversidad sustancial oculta por la similitud morfológica, además, sus datos sugirieron que han ocurrido divergencias en el grupo tanto en la antigüedad como más recientemente en su historia evolutiva, las cuales han contribuido a la generación de esta diversidad, que fue estimada en no menos de 19 linajes divergentes, de los

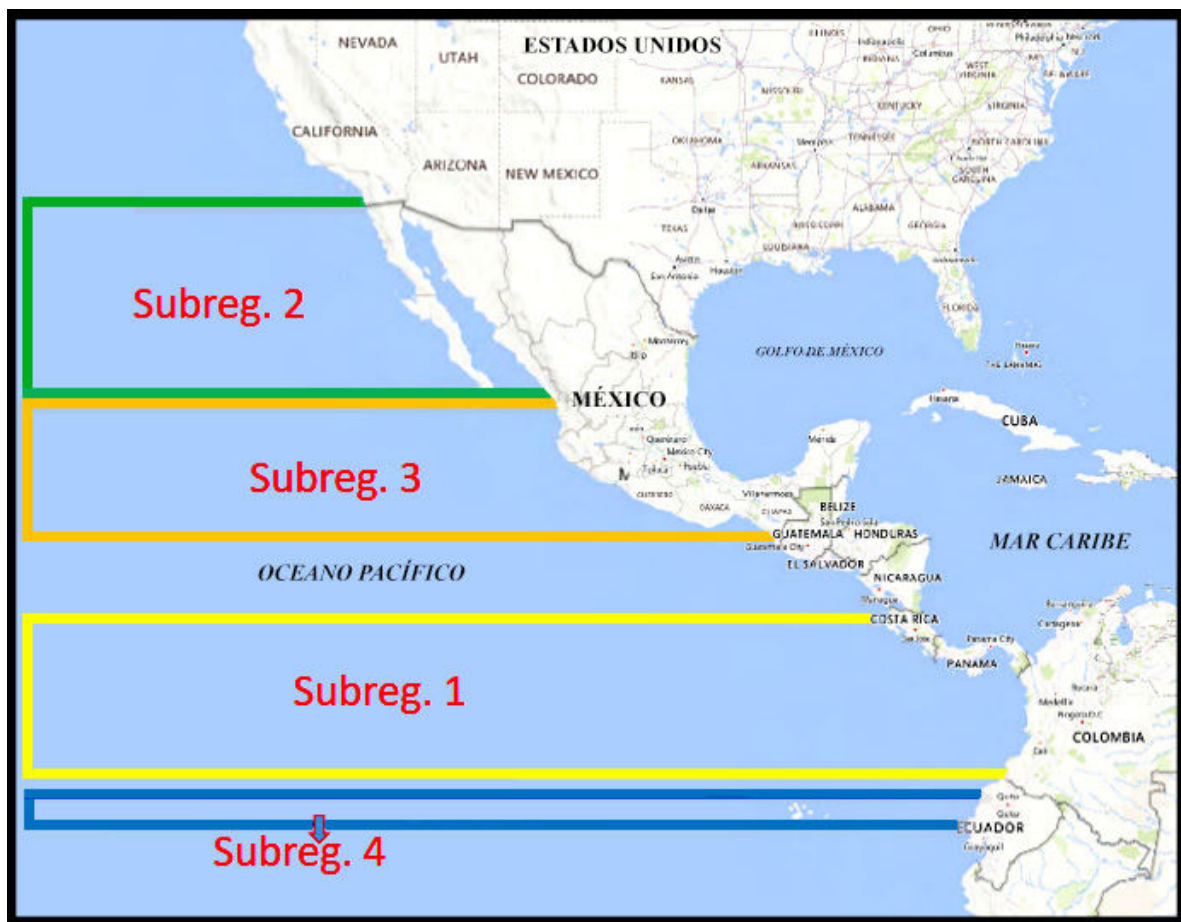


Fig. 12. Subregiones biogeográficas propuestas por KIM & ABELE (1986), en el Pacífico este. Imagen base del mapa de Bing Maps 2022.

cuales 11 están ubicados en el Atlántico occidental y 8 en el Pacífico oriental, específicamente en el istmo de Panamá.

Los alféidos han sido objeto de muy pocos análisis biogeográficos, en comparación con los crecientes estudios filogenéticos moleculares, taxonómicos y ecológicos. Los trabajos que más han aportado al conocimiento biogeográfico del grupo yacen en estudios faunísticos y taxonómicos,



Fig. 13. Provincias y subprovincias biogeográficas de América. 1 Ártica, 2 Aleutiana, 3 Oregoniana, 4 Californiana, 5 Cortés, 6 Panámica, 7 Galápagos, 8 Peruano-Chilena, 9 Magallánica, 10 Argentina, 11 Brasileña, 12 Caribeña, 13 Texana, 14 Caroliniana, 15 Virginiana, 16 Boreal. Editado de BOSCHI (2000).

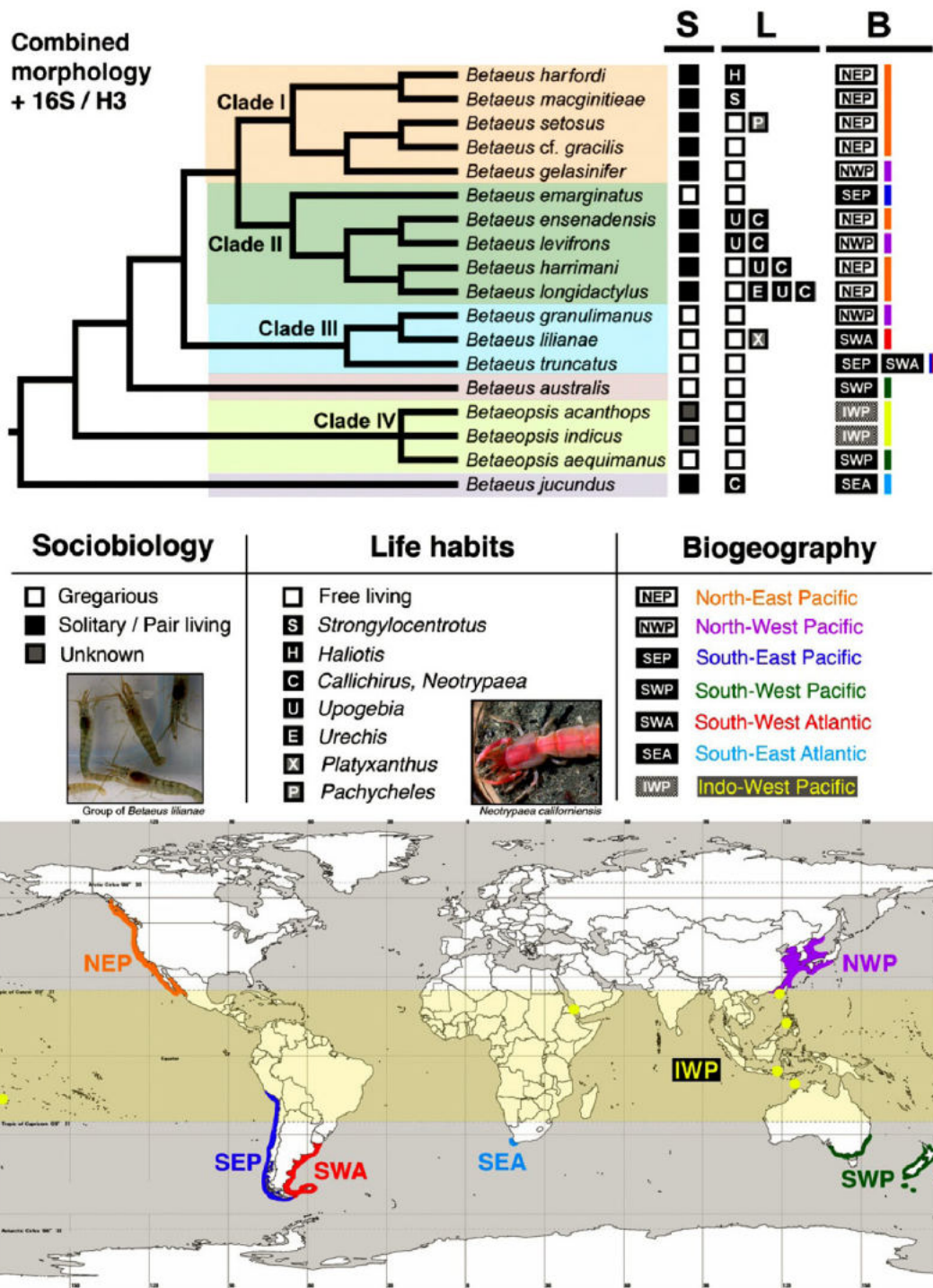


Fig. 14. Sociobiología (S), hábitos de vida (L) y biogeografía (B) mapeada en el árbol resultante de la combinación de la morfología + ADN de *Betaeus* y *Betaeopsis*. Para más detalles ver ANKER & BAEZA (2012). Editado de ANKER & BAEZA (2012).

donde a parte de otros objetivos se busca determinar áreas de distribución y/o restringir o ampliar la distribución conocida de las especies (CHACE 1972; CHRISTOFFERSEN 1980 a y b; 1982 a y b; RODRÍGUEZ 1980; ABELE & KIM 1986; KIM & ABELE 1988; ÁLVARES *et al.* 1996; ALMEIDA 2009; CAMPOS *et al.* 2010; ANKER & PACHELLE 2014). Otros estudios donde son utilizados datos de distribución de alféidos para formular áreas de endemismo o análisis de biogeografía tanto histórica como ecológica, son prácticamente inexistentes. Por otra parte, algunos expertos en taxonomía, sistemática y filogenia de Alpheidae indican que la mayoría de las especies de alféidos forman grupos de especies crípticas (antes descritos en este texto), por lo tanto, para realizar biogeografía histórica o ecológica es necesario esclarecer la composición de los complejos de especies (ANKER *com pers.* 2017 y ALMEIDA *com pers.* 2017).

DIVERSIDAD DE LA FAMILIA ALPHEIDAE EN VENEZUELA Y EL CARIBE

Los estudios sobre taxonomía de camarones (Crustacea: Decapoda: Caridea) en el Caribe y áreas adyacentes son relativamente numerosos. Los primeros estudios para la zona que abarcaron al grupo en general (Crustacea: Decapoda) fueron realizados por YOUNG (1900), RATHBUN (1901), VERRILL (1922), SCHMITT (1924 a y b; 1935; 1936), otros estudios relevantes, un poco más recientes que también abarcaron el grupo en general, fueron los de HOLTHUIS (1959), CHACE (1970; 1972), CARVACHO (1979, 1982), RODRIGUEZ (1980) y LEMAÎTRE (1984). Los trabajos realizados, considerando únicamente organismos de la familia Alpheidae en el Caribe, comenzaron con el trabajo de COUTIÈRE (1909); a partir de esta investigación han sido cada vez más las publicaciones que contribuyen a ampliar el conocimiento de la biodiversidad (CHRISTOFFERSEN 1982a; MARTINEZ-IGLESIAS 1991; MARTINEZ-IGLESIAS *et al.* 1997; FELDER & MANNING 1997; ANKER *et al.* 2006b; 2012; ANKER 2007b; 2010; 2011; entre otros) y los aspectos ecológicos de este grupo de camarones (KNOWLTON & KELLER 1983; 1985; DUFFY 1992; 1993; 1996 a y b; DUFFY & MACDONALD 1999; TOTH & DUFFY 2005; MACDONALD *et al.* 2006; MATHEWS 2006; HURT *et al.* 2013; entre otros).

En la actualidad son conocidos para el mar Caribe unas 148 especies válidas, las cuales están contenidas en 16 géneros (Tabla 1), de los cuales los más diversos son *Synalpheus* con 61 especies y *Alpheus* con 48 especies (COUTIÈRE 1909; CHACE 1972; MARTÍNEZ-IGLESIAS 1991; MARTÍNEZ-IGLESIAS *et al.* 1997; HULTGREN *et al.* 2010; ANKER 2010c-2012, 2017; ANKER *et al.* 2012; ANKER & PACHELLE 2014; DUARTE *et al.* 2014; DE GRAVE & ANKER 2017; POUPIN 2018; y otros).

Respecto a Venezuela, uno de los primeros trabajos acerca de crustáceos decápodos que incluyó camarones en sus áreas marino-costeras fue realizado por CHACE (1956), en el archipiélago de Los Roques y la isla de La Orchila, registrando 84 especies de las cuales 24 eran camarones (Crustacea: Decapoda), perteneciendo 17 de estos a la familia Alpheidae. Según RODRÍGUEZ (1986), los estudios del grupo comenzaron a tomar auge más de veinte años después del trabajo de CHACE (1956), con la realización de trabajos enfocados en aspectos taxonómicos como los elaborados por RODRÍGUEZ (1980), quien efectuó una revisión de los decápodos de Venezuela, indicando 15 familias de camarones (Crustacea: Decapoda), donde los Alpheidae estuvieron representados por 8 géneros y 27 especies. GRAHAL & LAUGHLIN (1984) estudiaron los decápodos asociados a los corales del género *Acropora* OKEN, 1815, del archipiélago de Los Roques citando 14 especies de carideos y dentro de estos, 7 especies de alféidos. KNOWLTON & KELLER (1985) describieron las

especies *Alpheus polystictus* y *A. roquensis* con base en material proveniente del archipiélago Los Roques. Estos y otros trabajos de inventario de decápodos en general (e.g. MORAÑO 1983; SOLER 1984; MAZA 1986; HERNÁNDEZ *et al.* 1999; LIRA 2004; TAGLIAFICO *et al.* 2005; HERNÁNDEZ-AVILA *et al.* 2007; VERA 2016) o de camarones en particular (e.g. RODRÍGUEZ 1986; MÁRQUEZ 1988; VERA-CARIPE & LIRA 2019), permiten señalar la presencia de cerca de 190 especies de camarones en Venezuela (tanto en la costa caribeña, como atlántica) de las cuales 79 pertenecen a la familia Alpheidae (Tabla 1), las cuales están contenidas en 11 géneros (COUTIÈRE 1909; HOLTHUIS 1973a; RODRÍGUEZ 1980; RODRÍGUEZ 1986; BLANCO-RAMBLA *et al.* 1992; LÓPEZ 1992; RODRÍGUEZ & SUÁREZ 2003; LIRA 2004; ANKER *et al.* 2006b; ANKER 2007b; HERNÁNDEZ-AVILA *et al.* 2007; VERA-CARIPE *et al.* 2012; 2015; VERA 2016; ANKER & VERA-CARIPE 2016; LIRA & VERA-CARIPE 2016; LÓPEZ-SÁNCHEZ & RODRÍGUEZ 2019; LÓPEZ-SÁNCHEZ *et al.* 2020; entre otros).

Respecto a la diversidad de crustáceos decápodos caribeños y venezolanos, RODRÍGUEZ & SUÁREZ (2003) señalan que cualquier consideración que deba hacerse acerca de la diversidad de este grupo, debe tomar en cuenta los vacíos de información existentes, debido a la insuficiencia de estudios taxonómicos acerca de especies de hábitat particulares (e.g. galerías infaunales, litorales marinos y estuarinos, sobre corales blandos, sobre equinodermos, entre otros) y de aguas profundas.

Tabla 1. Géneros y especies de los Alpheidae registrados hasta la fecha para Venezuela y el Caribe.

Número	Géneros	Nro. De especies	
		Venezuela	Caribe
1	<i>Alpheopsis</i>	2	4
2	<i>Alpheus</i>	36	48
3	<i>Athanas</i>	1	1
4	<i>Automate</i>	3	3
5	<i>Bermudacaris</i>	0	1
6	<i>Fenneralpheus</i>	1	2
7	<i>Leptalpheus</i>	5	6
8	<i>Leslibetaeus</i>	0	1
9	<i>Metalpheus</i>	1	1
10	<i>Mohocaris</i>	1	0
11	<i>Parabetaeus</i>	1	1
12	<i>Prionalpheus</i>	0	1
13	<i>Pseudalpheopsis</i>	0	1
14	<i>Salmoneus</i>	4	12
15	<i>Synalpheus</i>	24	61
16	<i>Triacanthoneus</i>	0	4
17	<i>Yagerocaris</i>	0	1
TOTAL		79	148

Los camarones alféidos no son ajenos a esta situación, y ha de esperarse que un incremento en los estudios en tales hábitat resulte en un incremento en el número de especies reportadas para una localidad, así como en el número de especies nuevas para la ciencia, tal como lo demuestran los crecientes hallazgos de camarones alféidos infaunales, que suelen ser capturados con bombas *yabby* (e.g. BLANCO-RAMBLA *et al.* 1992; LIRA 2004; ANKER *et al.* 2006b; ANKER 2007b, 2010, 2011; VERA-CARIPE *et al.* 2015).

AGRADECIMIENTOS

Los autores desean agradecer a los profesores e investigadores Dra. Beatriz López (Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas, IVIC), Dr. Jorge Pérez Éman (Instituto de Zoología y Ecología Tropical de la Universidad Central de Venezuela y al Dr. Oscar Díaz (FAUNAMAR, Chile), por la lectura y comentarios hechos al manuscrito, que ayudaron a mejorarlo considerablemente.

BIBLIOGRAFÍA

- ABELE, L. 1975. The Macruran Decapod Crustacea of Malpelo Island. *Smithson. Contrib. Zool.*, 176: 69-85.
- ABELE, L. & W. KIM. 1986. An illustrated guide to the marine decapods crustaceans of Florida. *Dept. Environ. Reg. Tech. Ser.*, 8: 1-326.
- ALCOCK, A. & A.R.S. ANDERSON. 1895. *Illustrations of the zoology of the royal Indian marine surveying steamer Investigator, under the command of Commander A. Carpenter, R.N., D.S.O. of the late Commander R.F. Hoskyn, R.N. and of Commander C.F. Oldham, R.N. Crustacea*. Part III, Plates IX-XV, Calcutta.
- ALMEIDA, A. O. 2009. Composição taxonômica e zoogeografia de crustáceos decápodos marinhos e estuarinos da Bahía, Brasil. 2009. Tese (Doutorado). Universidade Federal de Pernambuco. 479 pp.
- ALMEIDA, A.O., M. TEROSSI & F.L. MANTELATTO. 2014. Morphology and DNA analyses reveal a new cryptic snapping shrimp of the *Alpheus heterochaelis* Say, 1818 (Decapoda: Alpheidae) species complex from the western Atlantic. *Zoosystema*, 36(1): 53-71.
- ÁLVAREZ, F., J. L. VILLALOBOS & E. LIRA. 1996. *Decápodos*. En: *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento*, J. Llorente, A. García-Aldrete y E. González (eds.). Instituto de Biología, UNAM. México, D. F. 103-129 p.
- ÁLVAREZ, F., M.E. CAMACHO & J.L. VILLALOBOS. 1996. The first species of *Prionalpheus* from the eastern Pacific, and new records of caridean shrimp (Crustacea: Decapoda: Caridea) from the western coast of Mexico. *Proc. Biol. Soc. Wash.*, 109 (4): 715-724.
- ANKER, A. 2001. *Taxonomie et e'volution des Alpheidae (Crustacea, Decapoda)*. Trab. Grad. Ph.D. Muse'um National d'Histoire Naturelle, Paris.

- ANKER, A. 2007a. *Pseudalpheopsis guana* gen. nov., sp. nov. (Crustacea: Decapoda), a new alpheid shrimp from the British Virgin Islands. Caribbean Sea. *Zool. Stud.*, 46: 428-440.
- ANKER, A. 2007b. New species and records of alpheid shrimps, genera *Salmoneus* Holthuis and *Parabetaeus* Coutière, from the tropical western Atlantic (Decapoda, Caridea). *Zootaxa*, 1653: 21-39.
- ANKER, A. 2010a. Description of a new genus and two new species of alpheid shrimps from Guam (Crustacea, Decapoda). En: De Grave, S. & C.H.J.M. Fransen (eds.), Contributions to shrimp taxonomy. *Zootaxa*, 2372: 389-404.
- ANKER, A. 2010b. A new genus and three new species of alpheid shrimps (Crustacea, Decapoda, Caridea) from the tropical American coasts. *Zootaxa*, 2652: 47-63.
- ANKER, A. 2010c. The shrimp genus *Salmoneus* Holthuis, 1955 (Crustacea, Decapoda, Alpheidae) in the tropical western Atlantic, with description of five new species. *Zootaxa*, 2372: 177-205.
- ANKER, A. 2011. Six new species and three new records of alpheid shrimps from the genera *Leptalpheus* Williams, 1965 and *Fenneralpheus* Felder & Manning, 1986 (Crustacea, Decapoda). *Zootaxa*, 3041: 1-38.
- ANKER, A. 2012. Revision of the western Atlantic members of the *Alpheus armillatus* H. Milne Edwards, 1837 species complex (Decapoda, Alpheidae), with description of seven new species. *Zootaxa*, 3386: 1-109.
- ANKER, A. 2017. Strongly carinate species of *Alpheopsis* Coutière, 1897 of the tropical Atlantic and eastern Pacific, with redescription of *A. trigona* (Rathbun, 1901) and description of three new species (Malacostraca: Decapoda: Alpheidae). *Zootaxa*, 4277 (2): 199-227.
- ANKER, A. 2020. A remarkable burrow-dwelling alpheid shrimp, new genus and new species, from the tropical eastern Pacific (Malacostraca: Decapoda: Caridea). *Zootaxa*, 4731(1): 75-88.
- ANKER, A. 2022. *Crosnierocaris athanasoides* gen. et sp. nov., a new deep-water alpheid shrimp from the Mozambique Channel (Malacostraca: Decapoda: Caridea). *Zootaxa*, 5105(2): 269-280.
- ANKER, A. & T. M. ILIFFE. 2000. Description of *Bermudacaris harti*, a new genus, and species (Crustacea: Decapoda: Alpheidae) from anchialine caves of Bermuda. *Proc. Biol. Soc. Wash.*, 113: 761-775.
- ANKER, A. & T. KOMAY. 2004. Descriptions of two new species of alpheid shrimps from Japan and Australia, with notes on taxonomy of *Automate* De Man, *Coronalpheus* Wicksten and *Bermudacaris* Anker and Iliffe (Crustacea: Decapoda: Caridea). *J. Nat. Hist.*, 38, 1895-1914.
- ANKER, A. & D. L. FELDER. 2005. Description of *Coutieralpheus setirostris*, new genus, new species, an infaunal shrimp (Crustacea, Decapoda) from Florida, U.S.A. *Crustac. Res.*, 34: 40-52.

- ANKER, A. & M. S. JENG. 2006. *Richalpheus palmeri*, n. gen., n. sp., an infaunal alpheid shrimp from the Philippines, with redescription of *Amphibetaeus jousseaumei* (Coutière, 1896) (Decapoda: Caridea). *J. Crust. Biol.*, 26: 379-391
- ANKER, A. & M. S. JENG. 2007. Establishment of a new genus for *Arete borradailei* Coutière, 1903 and *Athanas verrucosus* Banner and Banner, 1960, with redefinitions of *Arete* Stimpson, 1860 and *Athanas* Leach, 1814 (Crustacea: Decapoda: Alpheidae). *Zool. Stud.*, 46: 454-472.
- ANKER, A. & P. C. DWORSCHAK. 2007. *Jengalpheops rufus* gen. nov., sp. nov., a New Commensal Alpheid Shrimp from the Philippines (Crustacea: Decapoda). *Zool. Stud.*, 46(3): 290-302.
- ANKER, A. & S. T. AHYONG. 2007. A rediagnosis of *Athanopsis australis* Banner & Banner, 1982, a rare alpheid shrimp from southern Australia, with a phylogeny of *Athanopsis* Coutière, 1897 and remarks on antitropical distributions in the Alpheidae (Decapoda, Caridea). *Crustaceana*, 80: 685-698.
- ANKER, A. & J. A. BAEZA. 2012. Morphological and molecular phylogeny of hooded shrimps, genera *Betaeus* and *Betaeopsis* (Decapoda, Caridea, Alpheidae): testing the Center of Origin biogeographic model and evolution of life habits. *Mol. Phylogenet. Evol.*, 64: 401-415.
- ANKER, A. & P. PACHELLE. 2014. Taxonomic notes on some Brazilian species of *Synalpheus* Spence Bate, 1888, with new records and description of a new species (Decapoda, Alpheidae). *Zootaxa*, 3815 (2): 215-232.
- ANKER, A. & J. F. LAZARUS. 2015. Description of two new associated infaunal decapod crustaceans (Axianassidae and Alpheidae) from the tropical eastern Pacific. *Pap. Avulsos Zool.*, 55(8):115-129.
- ANKER, A. & J. VERA-CARIPE. 2016. *Leptalpheus pereirai* sp. nov., a new alpheid shrimp from Panama and Venezuela (Decapoda: Caridea). *Zootaxa*, 4127 (1):185-191.
- ANKER, A., S. T. AHYONG, P.Y. NOËL & A. R. PALMER. 2006a. Morphological phylogeny of alpheid shrimps: Parallel preadaptation and the origin of a key morphological innovation, the snapping claw. *Evolution*, 60(12): 2507-2528.
- ANKER, A., J. VERA-CARIPE & C. LIRA. 2006b. Description of a new species of commensal alpheid shrimp (Crustacea, Decapoda) from the southern Caribbean Sea. *Zoosystema*, 28 (3): 683-702.
- ANKER, A., D. PODDOUBTCHENKO & M. S. JENG. 2006c. *Acanthanas pusillus*, new genus, new species [sic], a miniature alpheid shrimp with spiny eyes from the Philippines (Crustacea: Decapoda). *Raffles Bull. Zool.*, 54: 341-348.
- ANKER, A., D. PODDOUBTCHENKO & I.S. WEHRTMANN. 2006d. *Leslibetaeus coibita*, n. gen., n. sp., a new alpheid shrimp from the Pacific coast of Panama (Crustacea: Decapoda). *Zootaxa*, 1183: 27-41.

- ANKER, A., C. HURT & N. KNOWLTON. 2007. Revision of the *Alpheus nuttingi* (Schmitt) species complex (Crustacea: Decapoda: Alpheidae), with description of a new species from the tropical eastern Pacific. *Zootaxa*, 1577: 41-60.
- ANKER, A., C. HURT & N. KNOWLTON. 2008a. Revision of the *Alpheus formosus* Gibbes, 1850 complex, with redescription of *A. formosus* and description of a new species from the tropical western Atlantic (Crustacea: Decapoda: Alpheidae). *Zootaxa*, 1707: 1-22.
- ANKER, A., C. HURT & N. KNOWLTON. 2008b. Revision of the *Alpheus cristulifrons* species complex (Crustacea: Decapoda: Alpheidae), with description of a new species from the tropical eastern Atlantic. *J. Mar. Biolog. Assoc. U.K.*, 88(3), 543-562.
- ANKER, A., C. HURT, J. JARA & N. KNOWLTON. 2008c. Revision of the *Alpheus cylindricus* Kingsley, 1878 species complex (Crustacea: Decapoda: Alpheidae), with revalidation of *A. vanderbilti* Boone, 1930. *Zootaxa*, 1943: 53-68.
- ANKER, A., C. HURT & N. KNOWLTON. 2009. Description of cryptic taxa within the *Alpheus bouvieri* A. Milne-Edwards, 1878 and *A. hebes* Kim and Abele, 1988 species complexes (Crustacea: Decapoda: Alpheidae). *Zootaxa*, 2153: 1-23.
- ANKER, A., P. PACHELLE, S. DE GRAVE & K. HULTGREN. 2012. Taxonomic and biological notes on some Atlantic species of the snapping shrimp genus *Synalpheus* Spence Bate, 1888 (Decapoda, Alpheidae). *Zootaxa*, 3598: 1-96.
- ARMSTRONG, J.C. 1949. New Caridea from the Dominican Republic. *Am. Mus. Novit.*, 1410: 1-27.
- AUDOUIN, J. V. 1826-27. *Explication sommaire des planches de Crustacés de l’Egypte et de la Syrie, publiées par Jules-César Savigny, Membre de l’Institut; offrant un exposé des caractères naturels des genres, avec la distinction des especes. En: Savigny, J.-C. Description de l’Egypte, Histoire Naturelle*, 1(4): 77-98. Paris.
- BALSS, H. 1913. *Decapode Crustaceen. En: Schultze, L. (ed.), Zoologische und anthropologische Ergebnisse einer Forschungsreise in Südafrika*, S(2), 103-110 p. Denkschriften der Medizinisch-Naturwissenschaftlichen Gesellschaft, Jena, 17.
- BALSS, H. 1914a. *Decapoden Crustaceen von den Guinea-Inseln, Süd-Kamerun und dem Congo-Gebiet. Ergebnisse der zweiten Deutschen Zentral-Afrika- Expedition 1910-1911 unter Führung Adolf Friedrichs, Herzog zu Mecklenburg*, Vol. I (Zoologie): 97-108.
- BALSS, H. 1914b. *Ostasiatischen Decapoden II. Die Natantia und Reptantia. Beiträge zur Naturgeschichte Ostasiens. Abhandlungen der Mathematisch-Physischen Klasse der Kayserlichen Bayerischen Akademie der Wissenschaften*, II, Suppl.-Bd. 10, Abh. , 101 pp., 1 pl.
- BALSS, H. 1915. Expeditionen S.M. Schiff “Pola” in das Rote Meer, Nördliche und Südliche Hälfte, 1895/96-1897/98, 30: Die Decapoden des Roten Meeres, 1: Die Macruren. *Denkschr. Kaiserl. Akad. Wiss. Wien, Math.-Nat. Kl. (Ber. Komm. Ozeanograph. Forsch.)* 91: 1-38.

- BALSS, H. 1916. *Crustacea II: Decapoda Macrura und Anomura (ausser Fam. Paguridae)*. En: *Beiträge zur Kenntnis der Meeresfauna Westafrikas*, Vol. 2: 13-46.
- BALSS, H. 1921a. *Stomatopoda, Macrura, Paguridae and Galatheididae*. En: *Results of Dr. E. Mjöberg's Swedish Scientific Expeditions to Australia, 1910-13*. Kungl. Svenska vetenskapsakademiens handlingar, 61(10): 1-24.
- BALSS, H. 1921b. Über Stridulationsorgane bei dekapoden Crustaceen. *Naturwiss. Wochenschr.*, 20 (49): 697-701.
- BALSS, H. 1924a. Westindische Decapoden. *Zool. Anz.*, 61: 177-182.
- BALSS, H. 1924b. *Decapoden von Juan Fernandez*. En: *Skottsberg, C. (ed.), The Natural History of Juan Fernandez and Easter Island*, 3: 329-340.
- BALSS, H. 1925. *Macrura der Deutschen Tiefsee-Expedition. 2. Natantia, Teil A*. Wissenschaftliche Ergebnisse der Deutschen Tiefsee-Expedition "Valdivia", 20: 217-315, pls. 20-28.
- BALSS, H. 1926. *Decapoda*. En: *Grimpe & Wagler (eds.), Tierwelt der Nord- und Ostsee*. Leipzig, Lief. 6, 10(2): 1-112.
- BALSS, H. 1927. Bericht über die Crustacea Decapoda (Natantia und Anomura). Zoological Results of the Cambridge Expedition to the Suez Canal, 1924. XIV. *Trans. Zool. Soc. London.*, 22: 221- 227.
- BANNER, A. H. 1953. The Crangonidae, or snapping shrimp, of Hawaii. *Pac. Sci.*, 7(1): 1-144.
- BANNER, A. H. 1956. Contributions to the knowledge of the alpheid shrimp of the Pacific Ocean, part I: Collections from the Mariana Archipelago. *Pac. Sci.*, 10(3): 318-373.
- BANNER, A. H. 1957. Contributions to the knowledge of the alpheid shrimp of the Pacific Ocean, part II: Collection from Arno Atoll, Marshall Islands, *Pac. Sci.*, 11: 190-206.
- BANNER, A. H. 1958, Contributions to the knowledge of the alpheid shrimp of the Pacific Ocean, part III: On a small collection from Onotoa, Gilbert Islands. *Pac. Sci.*, 12(2): 187-169.
- BANNER, A. H. 1959. Contributions to the knowledge of the alpheid shrimp of the Pacific Ocean, part IV: Various small collections from the Central Pacific Area, including supplementary notes an alpheids from Hawaii. *Pac. Sci.*, 13: 130-155.
- BANNER, A. H. 1970. *Alpheid shrimp from the Line Islands*. En: *Chave, K.E. (principal investigator), Fanning Island Expedition, January, 1970. p. 160-162. Publication HIG-70-23*. University of Hawaii, Hawaii Institute of Geophysics, Honolulu.
- BANNER, A. H. & D. M. BANNER. 1960a. Contributions to the knowledge of the alpheid shrimp of the Pacific Ocean, part V: The Indo-Pacific members of the genus *Athanas*. *Pac. Sci.*, 14(2): 129-155.

- BANNER, A. H. & D. M. BANNER. 1960b. Contributions to the knowledge of the alpheid shrimp of the Pacific Ocean, part VI: *Prionalpheus*, a new genus of the Alpheidae. *Pac. Sci.*, 14(3): 292-298.
- BANNER, A. H. & D. M. BANNER. 1960c. Contributions to the knowledge of the alpheid shrimp of the Pacific Ocean, part VII: On *Metabetaeus* Borradaile, with a new species from Hawaii. *Pac. Sci.*, 15(3): 299-303.
- BANNER, A. H. & D. M. BANNER. 1962. Contributions to the knowledge of the alpheid shrimp of the Pacific Ocean, part VIII: Losses of specimens in the fire of the Hawaii Marine Laboratory. *Pac. Sci.*, 16(2): 238-240.
- BANNER, A. H. & D. M. BANNER. 1964. Contributions to the knowledge of the alpheid shrimp of the Pacific Ocean, part IX: Collections from the Phoenix and Line Islands. *Pac. Sci.*, 18(1): 83-100.
- BANNER, A. H. & D. M. BANNER. 1966a. Contributions to the knowledge of the alpheid shrimp of the Pacific Ocean, part X: Collections from Fiji, Tonga and Samoa. *Pac. Sci.*, 20(2): 145-188.
- BANNER, A. H. & D. M. BANNER. 1966b. The alpheid shrimp of Thailand: The alpheid shrimp of the Gulf of Thailand and adjacent waters. *Monogr. Ser. Siam. Soc.*, 3: vi+1 168.
- BANNER, A. H. & D. M. BANNER. 1967. Contributions to the knowledge of the alpheid shrimp of the Pacific Ocean, part XI: Collections from the Cook and Society Islands. *Occas. Pap. Bernice P. Bishop. Mus.*, 23(12): 253-286.
- BANNER, A. H. & D. M. BANNER. 1968a. Three new species of the genus *Alpheus* (Decapoda, Alpheidae) from the International Indian Ocean Expedition. *Crustaceana*, 15(2): 141-148.
- BANNER, A. H. & D. M. BANNER. 1968b. Contributions to the knowledge of the alpheid shrimp of the Pacific Ocean, part XII: Collections from the Marshall and Caroline Islands. *Micronesica*, 4(2): 261 -294.
- BANNER, A. H. & D. M. BANNER. 1969. Collection to: "Three new species of the genus *Alpheus* (Decapoda, Alpheidae) from the International Indian Ocean Expedition". *Crustaceana*, 16(2): 207.
- BANNER, A. H. & D. M. BANNER. 1971. Contributions to the knowledge of the alpheid shrimp of the Pacific Ocean, part XIV: A review of *Prionalpheus* (Decapoda, Alpheidae) with the description of two new species. *Crustaceana*, 20(3): 263-270.
- BANNER, A. H. & D. M. BANNER. 1972a. Contributions to the knowledge of the alpheid shrimp of the Pacific Ocean, part XVI: A new shrimp of the genus *Synalpheus* (Decapoda, Alpheidae) from Palau. *Micronesica*, 8 (1-2): 137-139.
- BANNER, A. H. & D. M. BANNER. 1972b. The establishment of a neotype for *Alpheus edwardsi* (Audouin). *Bull. Mus. Natl. Hist. Nat.*, série 3, 88 (67): 1141-1146.

- BANNER, A. H. & D. M. BANNER. 1974. Contributions to the knowledge of the alpheid shrimp of the Pacific Ocean, part XVII: Additional notes on the Hawaiian alpheids: new species, subspecies and some nomenclatorial changes. *Pac. Sci.*, 28(4): 423-437.
- BANNER, A. H. & D. M. BANNER. 1975. Contributions to the knowledge of the alpheid shrimp of the Pacific Ocean. Part XVIII: A new species of the genus *Alpheus* from the mouth of the Sepik River, New Guinea. *Rec. Aust. Mus.*, 29(11): 261-266.
- BANNER, A. H. & D. M. BANNER. 1977a. *Alpheopsis shearmii* (Aicock & Anderson): a new combination with a redescription of the holotype (Decapoda, Alpheidae). *Crustaceana*, 32(2): 207-210.
- BANNER, A. H. & D. M. BANNER. 1977b. Notes on the alpheids in White's list of the specimens of Crustacea in the collections of the British Museum (1847). *Bull. Br. Mus. Nat. Hist. Zool.*, 31(6): 279-284.
- BANNER, A. H. & D. M. BANNER. 1979. Some small collections of alpheid shrimp from the Indian Ocean, including two new species of the genus *Synalpheus*. *Pac. Sci.*, 33(1): 25-35.
- BANNER, A. H. & D. M. BANNER. 1980. Contributions to the knowledge of the alpheid shrimp of the Pacific Ocean, part XIX: On *Alpheus randalli*, a new species of the *Edwardsii* group found living in association with a Gobiid fish. *Pac. Sci.*, 34(4): 401-405.
- BANNER, A. H. & D. M. BANNER. 1981a. *Decapod Crustacea: Alpheidae*. En: *Résultats des campagnes MUSORSTOM, I: Philippines (18-28 mars 1976)*. Mémoires de l'ORSTOM, 91(1): 217-235.
- BANNER, A. H. & D. M. BANNER. 1981b. *Alpheus lottini* Guérin, 1829 (Crustacea, Decapoda): proposed conservation. *Bull. Zool. Nomencl.*, 38(4): 297-304.
- BANNER, A. H. & D. M. BANNER. 1983. *An annotated checklist of the Alpheid shrimp from the Western Indian Ocean*. Travaux et Documents de l'ORSTOM, 158: 164 pp.
- BANNER, A. H. & D. M. BANNER. 1984. Old and unreported collections of Alpheid shrimp from the Zoologisches Museum Berlin, principally from Melanesia. *Pac. Sci.*, 38(1): 34-50.
- BANNER, D. M. & A. H. BANNER. 1972. Contributions to the knowledge of the alpheid shrimp of the Pacific Ocean, part XV: The relationship of *Synalpheus theano* De Man, 1911, and the establishment of a neotype for *Synalpheus neptunus* (Decapoda, Alpheidae). *Crustaceana*, 23(1): 20-27.
- BANNER, D. M. & A. H. BANNER. 1973. The alpheid shrimp of Australia. Part I: The lower genera. *Rec. Aust. Mus.*, 28(15): 291-382.
- BANNER, D. M. & A. H. BANNER. 1975. The Alpheid Shrimp of Australia, part II: the genus *Synalpheus*. *Rec. Aust. Mus.*, 29(12): 267-389.

- BANNER, D. M. & A. H. BANNER. 1978. Annotated checklist of alpheid and ogyridid shrimp from the Philippine Archipelago and the South China Sea. *Micronesica*, 14(2): 215-257.
- BANNER, D. M. & A. H. BANNER. 1981. Annotated checklist of the alpheid shrimp of the Red Sea and Gulf of Aden. *Zool. Verh., Leiden*, 190: 1-99.
- BANNER, D. M. & A. H. BANNER. 1982. The alpheid shrimp of Australia Part III: The remaining alpheids, principally the genus *Alpheus*, and the family Ogyrididae. *Rec. Aust. Mus.*, 34(1): 1-357.
- BANNER, D. M. & A. H. BANNER. 1985. The alpheid shrimp of Indonesia, based upon J.G. de Man's "The Decapoda of the Siboga expedition, Part II: Family Alpheidae" (1911). *Mar. Res. Indones.*, 25: 79 pp.
- BANNER, D. M. & A. H. BANNER. 1987. Two new species of alpheid shrimp from Australian waters. *The Beagle*, 3(1): 21-27.
- BARNARD, K. H. 1926. Report on a collection of Crustacea from Portuguese East Africa. *Trans. R. Soc., South Africa*, 13:119-129.
- BARNARD, K. H. 1946. Descriptions of new species of South African Decapoda Crustacea, with notes on synonymy and new records. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, XI, 13(102): 361-392.
- BARNARD, K.H. 1950. Descriptive catalogue of South African Decapod Crustacea. *Ann. S. Afr. Mus.*, 38: 1-837.
- BATE, C. S. 1888. *Report on the Crustacea Macrura collected by the Challenger during the years 1873-76. Report on the Scientific Results of the Voyage of H.M.S. Challenger During the Years 1873-76*. Zoology. 24 (part 52): i-xc, 942 pp., pl. 1-150.
- BATHER, F. A. 1888, Shell-growth in cephalopods. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, (6)1: 298-310.
- BAUER, R. 2004. *Remarkable shrimps: Natural history and adaptations of the carideans*. Norman, University of Oklahoma Press, 282p.
- BICKFORD, D., D.J. LOHMAN, N.S. SODHI, P.K.L. NG, R. MEIER, K. WINKER, K.K. INGRAM & I. DAS. 2007. Cryptic species as a window on diversity and conservation. *Trends Ecol. Evol.*, 22 (3): 148-155.
- BLANCO-RAMBLA, J. P., I. LIÑERO & L. B. LARES. 1992. *Crustáceos decápodos bentónicos del área de Jose, Edo. Anzoátegui. II Congreso Científico, Universidad de Oriente*. Tomo I. 78-79.
- BOAS, J.E.V. 1880. *Studier over decapodernes Slægtskabsforhold*. Kongelige Danske Videnskabernes Selskabs Skrifter, naturvidenskabelig og mathematisk Afdeling (5)6: 25-210.
- BOONE, L. 1927. Crustacea from tropical East American seas. Scientific results of the first oceanographic expedition of the "Pawnee" 1925. *Bull. Bingham Oceanogr. Collect.*, 1(2): 1-147.

- BOONE, L. 1930. New Decapod and isopod crustaceans from Gonave Bay, Haiti. *Zoologica, New York*, 12(4): 41-53.
- BOONE, L. 1931. A Collection of Anomuran and Macruran Crustacea from the Bay of Panama and the Fresh Waters of the Canal Zone. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, 63(2): 137-189.
- BOONE, L. 1935. *Crustacea: Anomura, Macrura, Euphausiacea, Isopoda, Amphipoda and Echinodermata: Asteroidea and Echinoidea*. En: *Scientific Results of the World Cruise of the Yacht "Alva", 1931, William K. Vanderbilt, Commanding*. Bull. Vanderbilt Mar. Mus., 6: 1-264, pls. 1-96.
- BORRADAILE, L.A. 1899. On some crustaceans from the South Pacific. - Part III. Macrura. *Proc. Zool. Soc. Lond.*, 66 [para 1898]: 1000-1015, pls. 63-65.
- BOSCHI, E. 1966. Una nueva especie de crustáceo decapodo carideo para las aguas costeras de la Provincia de Buenos Aires, Argentina. *Physis (Buenos Aires), Seccion A*, 26(71): 83-88.
- BOSCHI, E. 2000. Species of decapod crustaceans and their distribution in the American Marine Zoogeographic Provinces. *Rev. Invest. Desarr. Pesq.*, 13, 7-136.
- BRUCE, A.J. 1969. *Aretopsis amabilis* De Man, an alpheid shrimp commensal of pagurid crabs in the Seychelle Islands. *J. Mar. Biol. Assoc. India*, 11, (1&2): 175-181.
- BRUCE, A. J. 1972. On the association of the shrimp *Racilius compressus* Paulson (Decapoda, Alpheidae) with the coral *Galaxea clavus* (Dana). *Crustaceana*, 22: 92-93.
- BRUCE, A. J. 1974. Abbreviated larval development in the Alpheid shrimp *Racilius compressus* Paulson. *J. East Afr. Nat. Hist.* 147: 1-8.
- BRUCE, A. J. 1975. Coral reef shrimps and their colour patterns. *Endeavor*, 34(121): 23-27.
- BRUCE, A. J. 1976a. Shrimps fi-om Kenya. A report on a small collection of shrimps from the Kenya National Marine Parks at Malindi, with notes on selected species. *Zool. Verh., Leiden*, 145: 1-72.
- BRUCE, A. J. 1976b. Coral reef Caridea and "commnensalism". *Micronesica*, 12 (1): 83-98.
- BRUCE, A. J. 1976c. *Shrimps and prawns of coral reefs, with special reference to commensalism*. En: Jones, O.A. & R. Endean (eds.), *Biology and Geology of Coral Reefs*, vol. 3, Biology 2, 37-94 p., Academic Press, New York.
- BRUCE, A. J. 1978. *The evolution and zoogeography of shallow-water tropical shrimps*. Coral reef cometeet: Information series, Department of Scientific and Industrial Research, New Zealand, 337-355.
- BRUCE, A. J. 1980. Shrimp: the complex life relationships of shrimps on the Great Barrier Reef. *Geo.*, 2(3): 38-53.

- BRUCE, A. J. 1982. The shrimps associated with Indo-West Pacific echinoderms, with the description of a new species in the genus *Periclimenes* Costa, 1844 (Crustacea: Pontoninae). *Aust. Mus. Mem.*, 16: 191-216.
- BRUCE, A. J. 1983a. *Pseudathanas darwiniensis*, new genus, new species, an Alpheid shrimp from the Northern Territory, Australia. *J. Crustac. Biol.*, 3(3): 463-471.
- BRUCE, A. J. 1983b. Additions to the marine fauna of the Northern Territory, I. Decapod Crustacea: Caridea and Stenopodidea. *The Beagle*, 1(5): 41-49.
- BRUCE, A. J. 1984. *Marine caridean shrimps of the Seychelles*. En: Stoddard, D.R. (ed.), *Biogeography and ecology of the Seychelles Islands*, chapter 8, 141-168.
- BRUCE, A. J. 1985a. Caridean shrimps from Lord Howe Island. *The Beagle*, 1(14): 123-130.
- BRUCE, A. J. 1985b. Some caridean associates of scleractinian corals in the Ryukyu Islands. *Galaxea*, 4(1): 1-25, pl. 1.
- BRUCE, A. J. 1987. Shrimps that live on tropical echinoderms. *Underwater*, 17: 92-94.
- BRUCE, A. J. 1988a. *Bannereus anomalus*, new genus, new species, a deep-sea alpheid shrimp from the Coral Sea. *Pac. Sci.*, 42(3-4): 139-149.
- BRUCE, A. J. 1988b. *Synalpheus doriae*, a new commensal alpheid shrimp from the Australian Northwest shelf. *Proc. Biol. Soc. Wash.*, 101: 843-852.
- BRUCE, A. J. 1988c. *The shrimp fauna of a small tropical reef, the East Point Fish Reserve, Darwin*. En: Hanley, J.R., Larson, H.K., and Michie, M.G. (eds.), *Darwin Harbour, Proceedings of the Workshop on Research and Management held in Darwin, 2-3 September, 1987*. A.N.U. North Australia Research Unit Mangrove Monograph, 4: 226-245.
- BRUCE, A. J. 1989. A report on some coral reef shrimps from the Philippine Islands. *Asian Mar. Biol.*, 6: 173-192.
- BRUCE, A. J. 1990a. *Redescriptions of five Hong Kong Caridean shrimps first described by W. Simpson, 1860*. En: Morton, B. (ed.), *Proceedings of the Second Marine Biological Workshop: The Marine Flora & Fauna of Hong Kong and Southern China*, 2(2): 569-610. Hong Kong University Press, Hong Kong.
- BRUCE, A. J. 1990b. *Additions to the marine shrimp fauna of Hong Kong*. En: (Morton, B. ed.), *Proceedings of the Second International Marine Biological Workshop: The Marine Flora and Fauna of Hong Kong and Southern China*, 2(2): 611-648. Hong Kong University Press, Hong Kong.
- BRUCE, A. J. 1991. The "African" shrimp genus *Potamalpheops* in Australia, with the description of *P. hanleyi*, new species (Decapoda: Alpheidae). *J. Crustac. Biol.*, 11(4): 629-638.
- BRUCE, A. J. 1992. *Additions to the marine caridean fauna of Hong Kong, with a description of a new species of Onyccaris* (Crustacea: Decapoda: Palaemonidae) from Tuvalu. En:

Morton, B.S. (ed.), *Proceedings of the Second International Marine Biological Workshop: The Marine Flora and Fauna of Hong Kong and southern China*, 3: 329-343. Hong Kong University Press, Hong Kong.

- BRUCE, A. J. 1993. *Potamalpheops darwiniensis* (Crustacea, Decapoda, Alpheidae), the third Indo-West Pacific species. *Proc. Biol. Soc. Wash.*, 106(4): 698-704.
- BRUCE, A. J. 1994a. *Alpheus fenneri*, sp. nov. and *A. williamsi*, sp. nov., two new Indo-West Pacific alpheid shrimps of the *brevirostris* species group. *The Beagle*, 1 1: 15-28.
- BRUCE, A. J. 1994b. Shrimps from flat top-bank, Timor Sea (Crustacea: Decapoda: Caridea). *Raffles Bull. Zool.*, 42(4): 743-756.
- BRUCE, A. J. 1994c. *A synopsis of the Indo-West Pacific genera of the Pontoniinae (Crustacea: Decapoda: Palaemonidae)*. Trab. Grad. Zoologicae, Vol. 25, Koeltz Scientific Books, Königstein, 172 pp.
- BRUCE, A. J. 1999. *Alpheus soror*, a new snapping shrimp cryptospecies from Sri Lanka (Crustacea: Decapoda: Alpheidae). *Raffles Bull. Zool.*, 47(2): 453-463.
- BRUCE, A. J. & T. M. ILIFFE. 1991. *Hamalpheus acanthops*, new genus, new species, a stygiophilic alpheid shrimp from a Samoan lava tube. *J. Crust. Biol.*, 11: 583-593.
- CAMPOS, N. H., G. R. NAVAS & A. BERMÚDEZ. 2010. Riqueza y distribución geográfica de los crustáceos decápodos del mar Caribe colombiano. *Cuad. Caribe*, 8 (14): 83-102.
- CARVACHO, A. 1979. Les crevettes Carides de la mangrove guadeloupéenne. *Bull. Mus. natl. hist. nat.*, serie 4, 1, section A, 2: 445-470.
- CARVACHO, A. 1982. Sur une petite collection de crevettes de la Martinique. *Caribb. J. Sci.*, 17: 15-20.
- CHACE, F. JR. 1937. *Caridean Decapod Crustacea from the Gulf of California and the west coast of Lower California. Part VII. En: The Templeton Crocker Expedition. Zoologica, New York Zoological Society*, 22(8): 109-138.
- CHACE, F., JR. 1955. Notes on shrimps from the Marshall Islands. *Proc. U. S. Natl. Mus.*, 105(3349): 1-22.
- CHACE, F., JR. 1956. *Crustáceos decápodos y stomatopodos del archipiélago de Los Roques e isla de la Orchila. En: Mendez, A. et al. (eds.), Archipiélago de Los Roques y la Orchila*. 145-168 p., 4 pl. Sociedad de Ciencias Naturales La Salle, Editorial Sucre, Caracas.
- CHACE, F., JR. 1962. The Non-Brachyuran Decapod Crustaceans of Clipperton Island. *Proc. U. S. Natl. Mus.*, 113(3466): 605-635.
- CHACE, F., JR. 1966. Decapod Crustacea from St. Helena Island, South Atlantic. *Proc. U. S. Natl. Mus.*, 118(3536): 623-661, pls. 1, 2.

- CHACE, F., JR. 1970. A new shrimp of the genus *Lysmata* (Decapoda, Hippolytidae) from the Western Atlantic. *Crustaceana*, 19: 59–66.
- CHACE, F., JR. 1972. The shrimps of the Smithsonian-Breeding Caribbean expedition's with a summary of the West Indian shallow-water species (Crustacea: Decapoda: Natantia). *Smithson. Contrib. Zool.*, 98:1-170.
- CHACE, F., JR. 1988. The caridean shrimps (Crustacea: Decapoda) of the Albatross Philippine Expedition, 1907–1910, Part 5: Family Alpheidae. *Smithson. Contrib. Zool.*, 466: 1–99.
- CHACE, F.A., JR. & B. KENSLEY. 1992. The cardiac notch in decapods. *J. Crust. Biol.*, 12 (3), 442–447.
- CHAK, S., J.E. DUFFY, K.M. HULTGREN & D.R. RUBENSTEIN. 2017. Evolutionary transitions towards eusociality in snapping shrimps. *Nat. Ecol. Evol.*, 96 (1): 1 – 7.
- CHOW, L.H., S. DE GRAVE, A. ANKER, K. YAN POON, K. YAN MA, K. HOU CHU, T.-Y CHAN, & L. MING TSANG. 2021. Distinct suites of pre- and post-adaptations indicate independent evolutionary pathways of snapping claws in the shrimp family Alpheidae (Decapoda: Caridea). *Evolution*, 75 (11): 2898-2910.
- CHRISTOFFERSEN, M. L. 1979. Campagne de la Calypso au large des côtes Atlantiques de l'Amérique du Sud (1961-1962). I Decapod Crustacea: Alpheoidea. *Ann. Inst. Océanogr.*, 55(Suppl.): 297–377.
- CHRISTOFFERSEN, M.L. 1980a. *Taxonomía e distribuição geográfica dos Alpheoidea (Crustacea, Decapoda, Natantia) do Brasil, Uruguay e norte da Argentina, incluindo considerações sobre a divisao do sul do continente em provincias biogeograficas marinhas*. Sin publicar. Trab. Grad. PhD, Universidade de São Paulo, São Paulo, 467 pp.
- CHRISTOFFERSEN, M.L. 1980b. *Distribuição vertical de alguns Alpheidae (Crustacea, Caridea) na regioa entremares do sul do Brasil*. Abstracts. VIII Congresso Brasileiro de Zoologia, Brasília: 39-40.
- CHRISTOFFERSEN, M.L. 1982a. Distribution of warm water Alpheoid shrimp (Crustacea, Caridea) on the continental shelf of eastern South America between 23 and 35° lat. *S. Bolm. Inst. Oceanogr., S. Paulo*, 31 (1): 93-112.
- CHRISTOFFERSEN, M.L. 1982b. Equatorward range extensions of *Nauticaris magellanica* (A. M. Edwards) and *Betaeus lilianae* Boschi (Crustacea, Caridea) in the southwestern Atlantic. *Physis (Buenos Aires), Seccion A*, 41(100): 45-50.
- CHRISTOFFERSEN, M.L. 1984. The western Atlantic snapping shrimps related to *Alpheus heterochaelis* Say (Crustacea Caridea), with the description of a new species. *Pap. Avulsos Zool., São Paulo*, 35(19): 189-208.

- CHRISTOFFERSEN, M. L. 1987. Phylogenetic relationships of Hyppolytid genera, with an assignment of new families for the Crangonoidea and Alpheoidea (Crustacea, Decapoda, Caridea). *Cladistics*, 3(4): 348-362.
- CHRISTOFFERSEN, M. L. 1990. A new superfamily classification of the Caridea (Crustacea: Pleocyemata) based on phylogenetic pattern. *Z. Zool. Syst. Evol.*, 28: 94-106.
- CHRISTOFFERSEN, M.L. 1998. *Malacostraca. Eucarida. Caridea, Crangonoidea and Alpheoidea (except Glyphocrangonidae and Crangonidae)*. En: Young, P.S. (ed.), *Catalogue of Crustacea of Brazil*. pp. 351-372. Museu Nacional, Rio de Janeiro.
- CIAMPAGLIO, C.N. & P.G. WEAVER. 2008. Two new genera of Coleoidea from the Chickasawhay Limestone (Oligocene) of Alabama. *Neues Jahrb. für Geol. Paläontol.*, 250, 103–111.
- COUTIÈRE, H. 1896a. Note sur *Alpheus Edwardsi*. *Bull. Mus. Hist. Nat.*, 2 (5): 190-193.
- COUTIÈRE, H. 1896b. Note sur un nouvel Alpheidé, *Betaeus jousseaumei*. *Bull. Soc. Entomol. Fr.*, 65(13): 313-317.
- COUTIÈRE, H. 1896c. Note sur *Betaeus jousseaumei*, nouvelle espèce d'Alphée de la Mer Rouge. *Bull. Mus. Hist. Nat.*, 2(6): 236-237.
- COUTIÈRE, H. 1896d. Note sur quelques genres nouveaux ou peu connus d'Alphéidés, formant la sous-famille des Alpheopsidés. *Bull. Mus. Hist. Nat.*, 2: 380-386.
- COUTIÈRE, H. 1897a. Notes sur quelques Alphéidés nouveaux ou peu connus rapportés de Djibouti (Afrique Orientale). *Bull. Mus. Hist. Nat.*, 3: 233-236.
- COUTIÈRE, H. 1897b. Notes sur quelques Alphées nouveaux. *Bull. Mus. Hist. Nat.*, série 1, 3: 303-306.
- COUTIÈRE, H. 1897c. Notes biologiques sur quelques espèces d'Alpheidés observées à Djibouti. *Bull. Mus. Hist. Nat.*, 3(8): 367-370.
- COUTIÈRE, H. 1897d. Note sur quelques espèces du genre *Alpheus* du Musée de Leyde. *Notes Leyden Mus.*, 19: 195-207.
- COUTIÈRE, H. 1897e. Note sur un nouveau genre d'Alphéidés. *Bull. Mus. Hist. Nat.*, série 1, 3: 301-303.
- COUTIÈRE, H. 1899. Les "Alpheidae" morphologie externe et interne, formes larvaires, bionomie. *Ann. Sci. Nat., Zool.*, série, 8, 9:1–560, plates 1–6. Masson et Cie, Paris.
- COUTIÈRE, H. 1900a. Sur quelques Alpheidae des côtes américaines. (Collection de l'United States National Museum Washington). *C. R. Hebd. Séances Acad. Sci.*, 131: 356- 358.
- COUTIÈRE, H. 1900b. Note sur une collection d'Alpheidae provenant du Détroit de Torrès. *Bull. Mus. Natl. Hist. Nat.*, 8: 411 -414.

- COUTIÈRE, H. 1902a. Sur un type nouveau de Rhizocéphale, parasite des Alpheidae. *C. R. Acad. Sc. Paris*, 134(16): 913 -915.
- COUTIÈRE, H. 1902b, Sur un type nouveau de Rhizocéphale, parasite d'Alpheidae. *C. R. Soc. Biol. Paris*, 54(13): 447-449.
- COUTIÈRE, H. 1902c. Sur un nouveau type de Rhizocéphale grégaire, parasite des Alpheidae (deuxieme note). *C. R. Soc. Biol. Paris*, 54(19): 625-627.
- COUTIÈRE, H. 1902d. Sur quelques espèces nouvelles du geme *Automate* de Man. *Bull. Mus. Hist. Nat.*, 8: 337-342.
- COUTIÈRE, H. 1902e. Sur un nouveau type de Rhizocéphale grégaire, parasite des Alpheidae (troisieme note). *C. R. Soc. Biol. Paris*, 54(21): 724-725.
- COUTIÈRE, H. 1902f. Sur la morphologie inteme du geme *Thylacoplethus*, parasite grégaire des Alpheidae. *C. R. Acad. Sci.*, 134(24): 1452-1454.
- COUTIÈRE, H. 1903. Note sur quelques Alpheidae des Maldives et Laquedives. *Bull. Soc. Philomath. Paris*, série 9, 5(2): 72-90.
- COUTIÈRE, H. 1904. Note sur le commensalisme de l' *Arete dorsalis* var. *pacificus* H. Coutière, d'après les notes de M. L. Seurat, naturaliste á Rikitea (îles Gambier). *Bull. Mus. Hist. Nat.*, 10(2): 58-60.
- COUTIÈRE, H. 1905a. Sur les Alpheidae des Laquedives et des Maledives. *C. R. Hebd. Séances Acad. Sci.*, 140(11): 736-738.
- COUTIÈRE, H. 1905b. *Les Alpheidae*. En: J. Stanley Gardiner (ed.), *The Fauna and Geography of the Maldive and Laccadive Archipelagoes*, 2(4): 852- 921 p., pls. 70-87.
- COUTIÈRE, H. 1905c. Note sur quelques Alpheidae recueillies par M. G. Seurat á Marutea (Iles Gambier). *Bull. Mus. Hist. Nat.*, 11(1): 18-22.
- COUTIÈRE, H. 1905d. Sur les épipodites des Crustacés Eucyphotes. *C. R. Hebd. Séances Acad. Sci.*, 141(1): 64-66.
- COUTIÈRE, H. 1906. Sur une nouvelle espece d' *Alpheopsis*, *A. Haugi*, provenant d'un lac d'eau douce du bassin de l'Ogoué (Voyage de M. Haug). *Bull. Mus. Hist. Nat.*, 12: 376-380.
- COUTIÈRE, H. 1907a. Sur la presence de males en exces chez deux espèces de Synalphées. *C. R. Soc. Biol.*, 62: 610-612.
- COUTIÈRE, H. 1907b. Sur quelques fonnes larvaires énigmatiques d' Eucyphotes, provenant des collections de S.A.S. le Prince de Monaco. *Bull. Inst. Océanogr.*, (Monaco), 104: 1-70.
- COUTIÈRE, H. 1907c. Sur la durée de vie larvaire des Eucyphotes. *C. R. Hebd. Séances Acad. Sci.*, 144(21): 1170-72.

- COUTIÈRE, H. 1908a. Sur quelques nouvelles espèces d'Alpheidae. *Bull. Soc. Philomath. Paris*, série 9, 10: 191-216.
- COUTIÈRE, H. 1908b. Sur les Synalphees américaines. *C. R. Hebd. Séances Acad. Sci.*, 146(13): 710-712.
- COUTIÈRE, H. 1908c. Sur le *Synalpheion giardi*, n. gen. n. sp., Entoniscien parasite d'une Synalphee. *C. R. Hebd. Séances Acad. Sci.*, 146(25): 1333-1335.
- COUTIÈRE, H. 1909. The American species of snapping shrimps of the genus *Synalpheus*. *Proc. U. S. Natl. Mus.*, 36:1-93.
- COUTIÈRE, H. 1910. The snapping shrimps (Alpheidae) of the Dry Tortugas, Florida. *Proc. U. S. Natl. Mus.*, 37 (1716): 485-487.
- COUTIÈRE, H. 1911. Sur les Alpheidae du genre *Athanas* Leach, provenant des collections de S.A.S. le Prince de Monaco (*Ath. Grimaldii*, n. sp.). *Bull. Inst. Océanogr., (Monaco)*. 197: 1-7.
- COUTIÈRE, H. 1921. Les espèces d'Alpheidae rapportées de l'Océan Indien par M. J. Stanley Gardiner. The Percy Sladen Trust Expedition to the Indian Ocean, under the leadership of Mr. J. Stanley Gardiner, M.A., 6(10). *Trans. Linn. Soc. Lond., Zoology*, serie 2, 17(4): 413-428, pls. 60-64.
- CROSNIER, A. & J. FOREST. 1965a. Remarques sur quelques espèces ouest-africaines d'Alpheidae (Decapoda Macrura). Description d'*Alpheus blachei* sp. nov. *Bull. Mus. Natl. Hist. Nat.*, série 2, 36(3): 355-367.
- CROSNIER, A. & J. FOREST. 1965b. Note préliminaire sur les *Alpheidae* recueillis par la Calypso dans l'Atlantique orientale tropicale (Crustacea Decapoda Natantia). *Bull. Mus. Natl. Hist. Nat.*, série 2, 36(5): 602-610.
- CROSNIER, A. & J. FOREST. 1966. *Crustacés Décapodes: Alpheidae. En: Campagnes de la Calypso dans le Golfe de Guinée et aux Iles Principe, Sao Tomé et Annobon (1956), et Campagne aux Iles du Cap Vert (1959). Part 19: Résultats Scientifiques des Campagnes de la Calypso 7(27). Annales de l'Institut Océanographique de Monaco*, 44: 199-314.
- CROSNIER, A. & J. FOREST. 1968. Note préliminaire sur les Carides recueillis par l'"Ombango" au large du plateau continental, du Gabon à l'Angola (Crustacea Decapoda Natantia). *Bull. Mus. Natl. Hist. Nat.*, série 2, 39(6): 1123-1147.
- CROSNIER, A. & J. FOREST. 1973. *Les crevettes profondes de l'Atlantique Orientale Tropicale*. Faune Tropicale, 9. ORSTOM, Paris, 1-409 pp.
- CUNHA, A., M. TEROSSI, F.L. MANTELATTO & A.O. ALMEIDA. 2020. Delimiting the snapping shrimp *Alpheus lobidens* De Haan, 1849 (Caridea: Alpheidae) based on morphological and molecular data. *Zootaxa*, 4718: 337-354.

- DANA, J. D. 1852a. Conspectus Crustaceorum quae in Orbis TetTarum circumnavigatione, Carolo Wilkes e Classe Reipublicae Foederatae Duce, lexit et descripsit. *Acad. Nat. Sci. Phila.*, 1852: 10-28.
- DANA, J. D. 1852b. *Crustacea. United States Exploring Expedition during the years 1838, 1839, 1840, 1841, 1842 under the command of Charles Wilkes, U. S. N.*, pt. 1, vol. 13, i-viii, 1-1620 pp.
- DARDEAU, M. R. 1984. *Synalpheus* shrimps (Crustacea: Decapoda: Alpheidae). I. The *Gambarelloides* group, with a description of a new species. *Mem. Hourglass Cruises*, 7(2): 1-125.
- DE GRAVE, S. & A. ANKER. 2000. A new genus and new species of alpheid shrimp (Crustacea: Decapoda) from Papua New Guinea. *Raffles Bull. Zool.*, 48: 249-256.
- DE GRAVE, S. & A. ANKER. 2008. *Leptathanas powelli*, gen. nov., sp. nov., a new infaunal alpheid shrimp associated with upogebiud mudshrimps in Nigeria (Crustacea Decapoda). *Zootaxa*, 1750: 43-52.
- DE GRAVE, S. & A. ANKER. 2017. An annotated checklist of marine caridean and stenopodidean shrimps (Malacostraca: Decapoda) of the Caribbean coast of Panama. *Nauplius*, 25: e2017015.
- DE HAAN, W. 1833-1850. *Crustacea. En: von Siebold, P.F., Fauna Japonica sive Descriptio Animalium, quae in Itinere per Japoniam, Jussu et Auspiciis Superiorum, qui Summum in India Batava Imperium Tenent, Suspecto, Annis 1823-1830 Collegit, Notis, Observationibus et Adumbrationibus Illustravit.* i-xxxix, ix-xvi, 1-243, pls. A-J, L-Q, 1-55. Lugduni-Batavorum. [Dates of publication per Holthuis, 1953: 1833 (ix-xvi, De Haan's "Praemissa" & "Expositio"; 1-24, pls. 1-8, A, B, circ. 2), 1835 (25-64, pls. 9-15, 17, C, D), 1837 (65-72, pls. 16, 18-24, E, F), 1839 (73-108, pls. 25-32, G, H), 1841 (109-164, pls. 33-37, 39-42, 47), 1844 (pls. 38, 43-46, 48, 51-55, I-N), 1849 (165-196, 197-243, pls. 49, 50 O-Q), 1849 (i-xxxix, De Haan's "Praefatio"), 1850 (vii-xvii, Von Siebold's "Commentatio")].
- DWORSCHAK, P. C. & V. R. COELHO. 1999. On two alpheids from Araçá (Sao Paulo, Brazil) with a description of a new species of *Leptalpheus* (Decapoda: Caridea: Alpheidae). *Ann. Nathist. Mus. Wien*, 101B: 475-488.
- DWORSCHAK, P. C., A. ANKER & D. ABED-NAVANDI. 2000. A new genus and three new species of alpheids (Decapoda: Caridea) associated with thalassinids. *Ann. Nathist. Mus. Wien.*, 102B: 301-320.
- DUARTE, J., M. HERMOSO-SALAZAR, A. ANKER & N. SIMÕES. 2014. New records of alpheid shrimps (Crustacea: Decapoda: Alpheidae) from the southern Gulf of Mexico. *Mar. Biodivers. Rec.*, Vol. 7; e110.
- DUFFY, J. E. 1992. Host use patterns and demography in a guild of tropical sponge-dwelling shrimps. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 90: 127- 138.

- DUFFY, J. E. 1993. Genetic population structure in two tropical sponge-dwelling shrimps that differ in dispersal potential. *Mar. Biol. (Berl.)*, 116(3): 459-470.
- DUFFY, J. E. 1996a. Eusociality in a coral-reef shrimp. *Nature*, 381: 512-514.
- DUFFY, J. E. 1996b. Resource-associated population subdivision in a symbiotic coral reef shrimp. *Evolution*, 50: 360-373.
- DUFFY, J. E. 1996c. Species boundaries, specialization, and the radiation of sponge-dwelling alpheid shrimp. *Biol. J. Linn. Soc.*, 58: 307-324.
- DUFFY, J. E. 1996d. *Synalpheus regalis*, new species, a sponge-dwelling shrimp from the Belize barrier reef, with comments on host specificity in *Synalpheus*. *J. Crustac. Biol.*, 16(3): 564-573.
- DUFFY, J. E. 1998. On the frequency of eusociality in snapping shrimps (Decapoda: Alpheidae), with description of a second eusocial species. *Bull. Mar. Sci.*, 62(3): 387-400.
- DUFFY, J. E. & K. S. MACDONALD. 1999. Colony structure of the social snapping shrimp *Synalpheus filidigitus* in Belize. *J. Crustac. Biol.*, 19(2): 283-292.
- DUFFY, J. E., C. L. MONISON & R. RIOS. 2000. Multiple origins of eusociality among sponge-dwelling shrimps (*Synalpheus*). *Evolution*, 54: 503-516.
- EDMONDSON, C. H. 1923. Crustacea from Palmyra and Fanning Islands. *Bernice P. Bishop Mus. Bull.*, 5: 3-43, 2 pls.
- EDMONDSON, C. H. 1925. *Crustacea. En: Marine Zoology of tropical central Pacific*. Bulletin of the Bernice P. Bishop Museum, 27: 3-62.
- EDMONDSON, C. H. 1930. New Hawaiian Crustacea. *Occas. pap. Bernice P. Bishop Mus.*, 9(10): 3-18, 1 pl.
- FABRICIUS, J. C. 1775. *Systema Entomologiae, sistens Insectorum Classes, Ordines, Genera, Species, adiectis Synonymis, Locis, Descriptionibus, Observationibus*. 832 pp. Flensburgi et Lipsiae: Officina Libraria Kortii.
- FABRICIUS, J. C. 1798. *Supplementum Entomologiae systematicae*. 572 pp. Hafniae.
- FELDER, D. L. & R. B. MANNING. 1986. A new genus and two new species of alpheid shrimps (Decapoda: Caridea) from South Florida. *J. Crustac. Biol.*, 6(3): 497-508.
- FELDER, D. L. & R. B. MANNING. 1997. Associations, adaptations and diversity in commensal alpheid shrimp of the genus *Leptalpheus* Williams, 1965. Program, the Crustacean Society 1997 Summer Meeting, 21-24 May 1997, Mobile, Alabama: 17-18.
- FELDER, D. L. & A. ANKER. 2007. Description of *Harperalpheus pequegnatae*, new genus, new species, from the Gulf of Mexico and Atlantic coast of the southeastern USA (Crustacea, Decapoda, Alpheidae). *System. Biodivers.*, 5, 455-463.

- FIRDAUS, M., A. ANKER, I. SUMARTO, & I. S. PRATAMA. 2014. *Salmones yoyo* nov. sp., a peculiar new infaunal shrimp from Lombok, Indonesia (Decapoda, Caridea, Alpheidae). *Zootaxa*, 3852(4):489–495.
- FRANSEN, C. H. 1992. *Salmones sketi*, a new species of Alpheid shrimp (Crustacea Decapoda: Caridea) from a submarine cave in the Adriatic. *Zool. Meded.*, 65(11): 171–179.
- FRANSEN, C.H. & S. DE GRAVE. 2009. *Evolution and Radiation of Shrimp-Like Decapods: An Overview*. En: *Martin, J.W. et al. (Ed.) Decapod crustacean phylogenetics*. Crustac. Issues, 18: pp. 245–259.
- GIBBES, L. R. 1850. On the carcinological collections of the United States, and an enumeration of species contained in them, with notes on the most remarkable, and descriptions of new species. *Proc. Am. Assoc. Adv. Sci.*, 3: 165–201.
- GRAHAL, P. & R. LAUGHLIN. 1984. Decapod crustaceans inhabiting live and dead colonies of three species of *Acropora* in the Roques Archipelago, Venezuela. *Bijdr. Dierkd.*, 54 (2): 220–230.
- GUÉRIN-MÉNEVILLE, F.E. 1829–1844. *Iconographie du regne animal de G. Cuvier, ou 1844 représentations d'après nature de l'une des espèces les plus remarquables et souvent non encore figurées, de chaque genre d'animaux; avec un texte descriptif mis au courant de la science: ouvrage pour servir d'atlas à tous les traités de zoologie*, 2 (Planches des animaux invertébrés. Pls. 1–104; 3 (Crustacés): 1–48 pp. J.B. Baillière, Paris, Londres.
- GUÉRIN-MÉNEVILLE, F.E. 1856. *Crustáceos*. En: *de la Sagra, R. (ed.), Historia física, política y natural de la isla de Cuba: Historia Natural*, 7, p. 5–32, pls. 1–3.
- HART, C.W. & R.B. MANNING. 1981. The cavernicolous caridean shrimp from Bermuda (Alpheidae, Hippolytidae, and Atyidae). *J. Crustac. Biol.*, 1(3): 441–456.
- HART, J.F.L. 1964. Shrimps of the genus *Betaeus* on the Pacific coast of North America with descriptions of three new species. *Proc. U. S. Natl. Mus.*, 115: 431–466.
- HASWELL, W.A. 1882. *Catalogue of the Australian Stalk- and Sessile-eyed Crustacea*. Australian Museum, Sydney, xxiv + 327 pp., 4 pls.
- HAWORTH, A.H. 1825. A new binary arrangement of the macrurous Crustacea. *Philos. Mag. J.*, 65(323): 183–184.
- HEATHER, D.B., S. DE GRAVE & D.L. FELDER. 2009. *Phylogeny of the infraorder Caridea based on mitochondrial and nuclear genes (Crustacea: Decapoda)*. En *Martin J.W., Crandall, K.A., Felder, D.L. (eds.). Decapod Crustacean Phylogenetics*. Crustac. Issues. 18. CRC Press. 616 pp.
- HELLER, C. 1861a. Synopsis der im Rothen Meere vorkommenden Crustaceen. *Verh. Zool.-Bot. Ges. Wien.*, 11: 3–32.
- HELLER, C. 1861b. Beiträge zur Crustaceen-Fauna des Rothen Meeres. Erster Theil. *Sber. Akad. Wiss. Wien.*, 43(1): 297–374, pls. 1–4.

- HELLER, C. 1862a. Beiträge zur Crustaceen-Fauna des Rothen Meeres. *Sber. Akad. Wiss. Wien.*, 44(2): 241 -295, pls. 1-3.
- HELLER, C. 1862b. Beiträge zur näheren Kenntnis der Macromen. *Sber. Akad. Wiss. Wien.*, 45(1): 389-426, pls. 1-2.
- HELLER, C. 1862c. Neue Crustaceen gesammelt während der Weltumsegelung der k.k. Fregatte Novara. Zweiter vorläufiger Bericht. *Verh. Zool.-Bot. Ges. Wien.*, 28: 519-528.
- HELLER, C. 1863. *Die Crustaceen des südlichen Europa: Crustacea Podophthalmia*. i-xi, 336 pp., 10 pls. Wilhehn Braumüller, Wien.
- HELLER, C. 1865. *Crustacea. En: Reise der Österreichischen Fregatte Novara um die Erde in den Jahren 1857, 1858, 1859 unter den Befehlen des Commodore B. von Wüllerstorff-Urbair*. Zool. Theil, 2(3): 1-280, pls. 1-25.
- HENDRICKX, M. E. & M. K. WICKSTEN. 2011. New distribution ranges and records of caridean shrimps (Crustacea: Decapoda: Caridea) from the west coast of Mexico. *Hidrobiológica*, 21(1): 26-33.
- HENDRIX, G. Y. & R. H. GORE. 1973. Studies on decapod Crustacea from the Indian River Region Florida. I. *Alpheus thomasi*, new species, a new snapping shrimp from the subtropical east coast of Florida (Crustacea: Decapoda: Caridea). *Proc. Biol. Soc. Wash.*, 86(35):413-422.
- HERMOSO-SALAZAR, M., M. WICKSTEN & J. J. MORRONE. 2008. Phylogenetic analysis of the Paulsoni species (Decapoda: Alpheidae) from the American Pacific, with implications for the phylogenetic classification of the genus *Synalpheus*. *Zootaxa*, 1744(1):19.
- HERNÁNDEZ, G., L. LARES, J. BOLAÑOS & J. HERNÁNDEZ. 1999. Crustáceos decápodos bentónicos de la Laguna de Las Marites, isla de Margarita, Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Venez.*, 38(2): 25-32.
- HERNÁNDEZ-ÁVILA, I., A. GÓMEZ, C. LIRA & L. GALINDO. 2007. Benthic decapod crustaceans (Crustacea: Decapoda) of Cubagua Island, Venezuela. *Zootaxa*, 1557: 33-45.
- HERRICK, F. H. 1891. *Alpheus: A study in the development of Crustacea. En: Brooks, W.K. & F.H. Herrick, The embryology and metamorphosis of the Macroura*. Memoirs of the National Academy of Sciences, Washington, 5: 370-463; Pls. 19-57.
- HEURING, W. L., K. M. HILL-SPANIK & E. E. SOTKA. 2017. Identifying lineages of *Alpheus angulosus* McClure, 2002 (Caridea: Alpheidae) in South Carolina, USA. *J. Crustac. Biol.*, 37, 499–502.
- HILGENDORF, F. 1878. Die von Hm. W. Peters in Moçambique gesammelten Crustaceen. *Mber. Akad. Wiss., Berlin*, 25: 782-851, 4 pls.
- HOLMES, S. J. 1900. Synopsis of California stalk-eyed Crustacea. *Occas. Pap., Calif. Acad. Sci.*, 7: 1-262.

- HOLTHUIS, L. B. 1951. The caridean Crustacea of tropical West Africa. *Atlantide-Report*, 2: 7-187.
- HOLTHUIS, L. B. 1952a. *The Crustacea Decapoda Macrura of Chile. Reports of the Lund University Chile Expedition 1948-49, N° 5*. Lunds universitets årsskrift, series avd. 2, bd. 47, n° 10, 110 pp.
- HOLTHUIS, L.B. 1952b. *Crustacés Décapodes, Macrures. Expédition océanographique belge dans les eaux côtières africaines de l'Atlantique Sud (1948-1949): résultats scientifiques*, 3(2). Institut royal des Sciences naturelles de Belgique: Bruxelles. 87 pp.
- HOLTHUIS, L. B. 1954. Observaciones sobre los crustáceos decápodos de la Republica de El Salvador. *Comun. Inst. Trop. Inves. Cien.*, 3: 159-166.
- HOLTHUIS, L. B. 1955a. Proposed addition to the "Official list of Generic Names in Zoology" of the name of one hundred and two genera of Caridae ... *Bull. Zool. Nomencl.* 11(7):204-228. (Alpheidae: 219-221; Ogyrididae: p. 213).
- HOLTHUIS, L. B. 1955b. The recent genera of the Caridean and Stenopodidean shrimps (Class Crustacea: Order Decapoda: Supersection Natantia) with keys to their determination. *Zool. Verh., Leiden*, 26: 1-157.
- HOLTHUIS, L. B. 1956. Three species of Crustacea Decapoda Macrura from Southem Brazil including a new species of *Upogebia*. *Zool. Meded.*, 34(11): 173-181.
- HOLTHUIS, L. B. 1958. Contributions to the knowledge of the Red Sea. N°. 8. Crustacea Decapoda from the Northern Red Sea (Gulf of Aqaba and Sinai Peninsula). 1. Macrura. *Bull. Sea Fish Res. Stn., Haifa*, 17(8): 1-40.
- HOLTHUIS, L. B. 1959. The Crustacea Decapoda of Suriname (Dutch Guiana). *Zool. Verh., Leiden*, 44: 1-296, 16 pls.
- HOLTHUIS, L. B. 1960. Proposed use of the plenary powers to validate the specific name *dentipes* Guérin, 1832, as published in the binomen *Alpheus dentipes* (Class Crustacea, Order Decapoda). Z.N.S. 643. *Bull. Zool. Nomencl.*, 17(6-8): 197-198.
- HOLTHUIS, L. B. 1961. Report on a collection of Crustacea Decapoda and Stomatopoda from Turkey and the Balkans. *Zool. Verh., Leiden*, 47: 1-67, pls. 1, 2.
- HOLTHUIS, L. B. 1963. On red coloured shrimps (Decapoda, Caridea) from tropical landlocked saltwater pools. *Zool. Meded.*, 38(16): 261 -279.
- HOLTHUIS, L. B. 1973a. *Mohocaris*, a new genus of Alpheid shrimps from the Caribbean region (Crustacea, Decapoda, Natantia). *Bull. Mar. Sci.*, 23: 489-495.
- HOLTHUIS, L. B. 1973b. Caridean shrimps found in land-locked saltwater pools at four Indo-West Pacific Localities (Sinai Peninsula, Funafuti Atoll, Maui and Hawaii Islands), with the description of one new genus and four new species. *Zool. Verh., Leiden*, 128: 1-48, pls. 1-7.

- HOLTHUIS, L. B. 1978. A collection of decapod Crustacea from Sumba, Lesser Sunda Islands, Indonesia. *Zool. Verh.*, 162: 1-55.
- HOLTHUIS, L. B. 1979. *A small collection of decapod Crustacea from Galapagos Islands. En: Galapagos, studi e ricerche - Spedizione L. Mares- G.R.S.T.S.*, p. 1-11.
- HOLTHUIS, L. B. 1980a. Shrimps and prawns of the world. An annotated catalogue of species of interest to fisheries. *FAO Fish. Synop*, 125(1), xvii + 271 pp.
- HOLTHUIS, L. B. 1980b. *Alpheus saxidomus* new species, a rock-boring snapping shrimp from the Pacific coast of Costa Rica, with notes on *Alpheus simus* Guérin-Melleville, 1856. *Zool. Meded.*, 55: 47-58.
- HOLTHUIS, L. B. 1986. *Decapoda. En: Botosaneanu, L. (ed.), Stygiofauna mundi. A faunistic, distributional, and ecological synthesis of the world fauna inhabiting subterranean waters (including the marine interstitial)*, p. 589-615. E.J. Brill, Leiden, 740 pp.
- HOLTHUIS, L. B. 1990. Notes on *Salmones arubae* (Schmitt, 1936) (Crustacea, Decapoda, Caridea). *Beaufortia*, 41(15): 109-113.
- HOLTHUIS, L. B. 1993. *The recent genera of the Caridean and Stenopodidean Shrimps (Crustacea Decapoda)*. Nationaal Natuurhistorisch Museum, Leiden. 328 pp.
- HOLTHUIS, L. B. & E. GOTTLIEB. 1958. An annotated list of the Decapod Crustacea of the Mediterranean Coast of Israel, with an appendix listing the Decapoda of the Eastern Mediterranean. *Bull. Res. Counc. Isr.*, 78(1-2): 1-126, pls. 1-3.
- HULTGREN, K. M., K. S. MACDONALD & J. E. DUFFY. 2010. Sponge-dwelling snapping shrimps of Curaçao, with descriptions of three new species. *Zootaxa*, 2372: 221–262.
- HULTGREN, K. M. & J. E. DUFFY. 2011. Multi-locus phylogeny of spongedwelling snapping shrimp (Caridea: Alpheidae: *Synalpheus*) supports morphology-based species concepts. *J. Crustac. Biol.*, 31: 352-360.
- HULTGREN, K. M., C. HURT & A. ANKER. 2014. Phylogenetic relationships within the snapping shrimp genus *Synalpheus* (Decapoda: Alpheidae). *Mol. Phylogenet. Evol.*, 77: 116-125.
- HULTGREN, K. M. & A. BRANDT. 2015. Taxonomy and phylogenetics of the *Synalpheus paranephtunus*-species-complex (Decapoda: Alpheidae), with a description of two new species. *J. Crustac. Biol.*, 35(4), 547-558.
- HURT, C., A. ANKER & N. KNOWLTON. 2009. A multilocus test of simultaneous divergence across the Isthmus of Panama using snapping shrimp in the genus *Alpheus*. *Evolution*, 63-2: 514–530.
- HURT, C., K. SILLIMAN, A. ANKER & N. KNOWLTON. 2013. Ecological speciation in anemone-associated snapping shrimps (*Alpheus armatus* species complex). *Mol. Ecol.*, 22: 4532–4548.

- HURT, C., K. HULTGREN, A. ANKER, A. R. LEMMON, E. LEMMON MORIARTY, H. BRACKEN-GRISOM. 2021. First worldwide molecular phylogeny of the morphologically and ecologically hyperdiversified snapping shrimp genus *Alpheus* (Malacostraca: Decapoda). *Mol. Phylogenet. Evol.*, (158): 107080.
- HYŽNÝ, M., A. KROH, A. ZIEGLER, A. ANKER, M. KOŠŤÁK, J. SCHLÖGL, A. CULKA, J.W.M. JAGT, R.H.B. FRAAIJE, M. HARZHAUSER, B.W.M. VAN BAKEL & A. RUMAN. 2017. Comprehensive analysis and reinterpretation of Cenozoic mesofossils reveals ancient origin of the snapping claw of alpheid shrimps. *Sci. Rep.*, 7 (4076).
- JABLONSKI, D. & K. ROY. 2003. Geographical range and speciation in fossil and living molluscs. *Proc. R. Soc. Lond. Series B, Biological Sciences*, 270, 401–406.
- KENSLEY, B. 1988. New species and records of cave shrimps from the Yucatan Peninsula (Decapoda: Agostocarididae and Hippolytidae). *J. Crust. Biol.*, 8: 688-699.
- KIM, W. & L.G. ABELE. 1988. The snapping shrimp genus *Alpheus* from the Eastern Pacific (Decapoda: Caridea: Alpheidae). *Smithson. Contrib. Zool.*, number 454.
- KINGSLEY, J.S. 1878a. A synopsis of North American species of the genus *Alpheus*, VII. *Bull. U.S. Geol. Geogr. Surv.*, 4(1): 189-199.
- KINGSLEY, J.S. 1878b. Notes on the North American Caridea in the museum of the Peabody Academy of Science at Salem, Massachusetts. *Acad. Nat. Sci. Phila.*, 30: 89-98.
- KINGSLEY, J.S. 1878c. List of the North American Crustacea belonging to the suborder Caridea. *Bull. Essex Inst., Salem, Mass*, 10: 53-71.
- KINGSLEY, J. S. 1878d. *List of Decapod Crustacea of the Atlantic Coast, whose range embraces Fort Macon. En: Coues, E. & Yarrow, H.C. (eds.), Notes on the Natural History of Fort Macon, North Carolina, and Vicinity (N° 5).* pp. 316-330. *Acad. Nat. Sci. Phila.*, 1878: 297-330.
- KINGSLEY, J. S. 1880. On a collection of Crustacea from Virginia, North Carolina, and Florida, with a revision of the genera of Crangonidae and Palaemonidae. *Proc. Acad. Nat. Sci. Phila.*, 1879: 383-427, pl. 14.
- KINGSLEY, J. S. 1882. Carcinological notes: Number V. *Bull. Essex Inst.*, 14: 105-132, pls. 1, 2.
- KINGSLEY, J. S. 1899. The Caridea of North America. Synopsis of North-American Invertebrates. III. *Am. Nat.*, 33: 709-720, 2 pls.
- KNOWLTON, N. 1978. *The behaviour and ecology of the commensal shrimp Alpheus armatus, and a model for the relationship between female choice, female synchrony and male parental care.* Trab. Grad. Ph.D., University California, Berkeley. 143 pp.
- KNOWLTON, N. 1993. Sibling species in the sea. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 24: 189-216.

- KNOWLTON, N. & B. D. KELLER. 1983. A new, sibling species of snapping shrimp associated with the Caribbean Sea anemone *Bartholomea annulata*. *Bull. Mar. Sci.*, 33: 353-362.
- KNOWLTON, N. & B. D. KELLER. 1985. Two more sibling species of alpheid shrimps associated with the Caribbean Sea anemones *Bartholomea annulata* and *Heteractis lucida*. *Bull. Mar. Sci.*, 37(3): 893-904.
- KNOWLTON, N., L. A. WEIGT, L. A. SOLORZANO, D. K. MILLS & E. BINNINGHAM. 1993. Divergence in proteins, mitochondrial DNA, and reproductive compatibility across the Isthmus of Panama. *Science*, 260: 1629-1632.
- KNOWLTON, N. & L. A. WEIGT. 1998. New dates and new rates for divergence across the Isthmus of Panama. *Proc. R. Soc. Lond.*, 265:2257-2263.
- KOMAI, T. & Y. FUJITA. 2018. A new genus and new species of alpheid shrimp from a marine cave in the Ryukyu Islands, Japan, with additional record of *Salmonesus antricola* Komai, Yamada & Yunokawa, 2015 (Crustacea: Decapoda: Caridea). *Zootaxa*, 4369(4): 575-586.
- KUBO, L. 1936a. A description of a new Alpheid shrimp from Japan. *Journ. Imp. Fish. Inst. Tokyo*, 31(2): 43-46, pl. 13.
- KUBO, L. 1936b. Two new littoral macrurous crustaceans from Japan. *Journ. Imp. Fish. Inst. Tokyo*, 31(2): 47-54, pls. 14-15.
- KUBO, L. 1938. A new snapping shrimp belonging to the genus *Synalpheus*. *Annot. Zool. Jpn.*, 17(1): 89-92.
- KUBO, L. 1940a. On some littoral shrimps collected from Micronesia. *Journ. Imp. Fish. Inst. Tokyo*, 34(1): 77-99.
- KUBO, L. 1940b. Notes on the Japanese shrimps of the genus *Athanas* with a description of one new species. *Annot. Zool. Jpn.*, 19(2): 99-106.
- KUBO, L. 1942. On a snapping shrimp, *Athanas kominatoensis*. *Zool. Mag., Tokyo (Dobutsugaku Zasshi)*, 54: 82-85.
- LATREILLE, P. A. 1802. *Histoire naturelle générale et particulière des Crustacés et des Insectes. Ouvrage faisant suite à l'histoire naturelle générale et particulière, composée par Leclerc de Buffon, et rédigée par C.S. Sonnini, membre de plusieurs Sociétés savantes. Familles naturelles des genres*. Vol. 3. Paris, F. DuFart, 468p.
- LATREILLE, P. A. 1810. *Considérations générales sur l'ordre naturel des animaux composant les classes des Crustacés, des Arachnides et des Insectes; avec un tableau méthodique de leurs genres, disposés en familles*: 1-444. F. Schoell, Paris.
- LEACH, W. E. 1814. *Crustaceology*. Brewster, D. (ed.) Vol. 1. London: The Edinburgh Encyclopaedia. Pp. 383-437, pl. 221.

- LEMAITRE, R. 1984. Decapod Crustaceans from Cay Sal Bank, Bahamas, with notes on their zoogeographic affinities. *J. Crustac. Biol.*, 4: 425-447.
- LENZ, H. 1901. Ergebnisse einer Reise nach dem pacifischen Crustaceen. *Zool. Jahrb. Abt. Syst. Geog. Biol. Tiere*, 14(5): 429-482.
- LENZ, H. 1902. *Die Crustaceen der Sammlung Plate (Decapoda und Stomatopoda). Part 3, vol. 2. En: Fauna Chilensis. Zoologische Jahrbücher, Supplement*, 5: 731-772, pl. 23.
- LENZ, H. 1905. *Ostafrikanische Dekapoden und Stomatopoden gesammelt von Herrn Prof. Dr. A. Voeltzkow. En: Voeltzkow, A. (ed.), Wissenschaftliche Ergebnisse der Reisen in Madagaskar und Ostafrikain den Jahren 1889-95. Vol. III. Senckenbergische Naturforschende Gesellschaft, Abhandlung*, 27: 341-392, pls. 47-48.
- LENZ, H. 1910. *Crustaceen von Madagaskar, Ostafrika und Ceylon. En: Voeltzkow, A. (ed.), Reise in Ostafrika in den Jahren 1903-1905 mit Mitteln der Hennann und Elise geb. Heckmann Wentzel-Stiftung ausgeführt. Wissenschaftliche Ergebnisse*, 2: 539-576, 4 figs. Stuttgart.
- LENZ, H. 1912. Afrikanische Crustaceen aus schwedischen Sammlungen. *Ark. Zool., Stockholm*, 7(29): 1-10.
- LENZ, H. & STRUNCK, K. 1914. *Die Decapoden der Deutschen Südpolar-Expedition 1901-1903. I. Die Brachyuren und Macruren mit Ausschluss der Sergestiden. En: Deutsche Südpolar-Expedition, Vol. 15, Zoologie*, 7: 261-345, pls. 12-22.
- LESSIOS, H. A., B. D. KESSING & J. S. PEARSE. 2001. Population structure and speciation in tropical seas: global phylogeography of the sea urchin *Diadema*. *Evolution*, 55, 955-975.
- LIRA, C. 2004. *Crustáceos decápodos bentónicos litorales de la isla de La Tortuga*. Informe Final. Universidad de Oriente – FONACIT. Informe presentado ante el FONACIT como requisito del Programa PIN y del Proyecto S1-99000932. Boca del Río. 230 pp + Anexos.
- LIRA, C. & J. VERA-CARIPE. 2016. Alien marine decapod crustaceans in the Caribbean: A review with first record of *Athanas dimorphus* Ortmann, 1894 (Caridea: Alpheidae). *Acta Biol. Venez.*, 36 (1): 1-17.
- LOCKINGTON, W. N. 1877a. Description of seventeen new species of Crustacea. *Proc. Calif. Acad. Sci.*, 7: 41-48.
- LOCKINGTON, W. N. 1877b. Remarks on the Crustacea of the Pacific coast with description of some new species. *Proc. Calif. Acad. Sci.*, 7: 28-36.
- LOCKINGTON, W. N. 1878. Remarks on some new Alpehi, with a synopsis of North American species. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, series 5, 1: 465-480.
- LÓPEZ, B. 1992. *Caracterización de la comunidad de camarones (Crustacea: Decapoda: Natantia) de la epifauna asociados a una pradera de Thalassia testudinum, en el parque nacional*

- Archipiélago de los Roques*. Trab. Grad. Lic. Biología. Universidad Central de Venezuela. 101 pp.
- LÓPEZ-SÁNCHEZ, B. & B. RODRÍGUEZ. 2019. Composición y dinámica temporal de una comunidad de camarones (Crustacea: Decapoda) asociados a *Thalassia testudinum* en el Archipiélago los Roques, Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Venez.*, 58(2): 84–97.
- LÓPEZ-SÁNCHEZ, B., J. VERA-CARIPE, M. D. MENDOZA & J. MARIÑO. 2020. First record of *Alpheus platycheirus* Boone, 1927 (Crustacea, Alpheidae) on the northwest coast of Venezuela. *Nauplius*, 28, e2020025.
- MARTÍNEZ-IGLESIAS, J.C. 1991. Les crevettes carides de Cuba. I. *Prionalphes gomezi* n. sp. (Decapoda, Alpheidae), premier *Prionalphes* pour l'océan Atlantique. *Crustaceana*, 60 (1).
- MARTÍNEZ-IGLESIAS, J., R. RÍOS & O. CARVACHO. 1997. Las especies del género *Alpheus* (Decapoda: Alpheidae) de Cuba. *Rev. Biol. Trop.*, 44(3)/45(1): 401-429.
- MACDONALD, K.S., R. RÍOS & J.E. DUFFY. 2006. Biodiversity, host specificity, and dominance by eusocial species among spongedwelling alpheid shrimp on the Belize barrier reef. *Divers. Distrib.*, 12, 165–178.
- MACDONALD, K.S., K. HULTGREN & J.E. DUFFY. 2009. The sponge-dwelling snapping shrimps (Crustacea, Decapoda, Alpheidae, *Synalphes*) of Discovery Bay, Jamaica, with descriptions of four new species. *Zootaxa*, 2199: 1–57.
- MAN, J. G. DE. 1888a. Bericht über die von Herrn Dr. J. Brock im Indischen Archipel gesammelten Decapoden und Stomatopoden. *Arch. Naturgesch.*, 53(1): 215-600, pls. 7-22a.
- MAN, J. G. DE. 1888b. *Report on the Podophthalmous Crustacea of the Mergui Archipelago, collected for the Trustees of the Indian Museum, Calcutta, by Dr. John Anderson, F.R.S., Superintendent of the Museum. Journal of Linnean Society*, 22: 1-312, 19 pls.
- MAN, J. G. DE. 1890. Carcinological studies in the Leyden Museum. No. 4. *Notes Leyden Mus.*, 12: 49-126, pls. 3-6.
- MAN, J. G. DE. 1892. *Dekapoden des Indischen Archipels*. En: *Weber, M. (ed.). Zoologische Ergebnisse einer Reise in Niederlandisch Ost-Indien*. Zoologische Ergebnisse, 2: 262-527, pis. 15-29. E.J. Brill, Leiden.
- MAN, J. G. DE. 1897a. Bericht über die von Henn Schiffskapitän Stonn zu Atjeh, an den westlichen Küsten von Malakka, Borneo und Celebes, sowie in der Javasee gesatmnelten Dekapoden und Stomatopoden. Sechster Teil. *Zool. Jahrb. Abt. Syst. Geog. Biol. Tiere*, 9: 725-790, pls. 12-14.
- MAN, J. G. DE. 1897b. Bericht über die von Henn Schiffskapitän Storm zu Atjeh, an den westlichen Küsten von Malakka, Borneo und Celebes, sowie in der Javasee gesatmnelten Dekapoden und Stomatopoden. Fünfter Theil. *Zool. Jahrb. Abt. Syst. Geog. Biol. Tiere*, 10: 677-708, pls. 28-38.

- MAN, J. G. DE. 1898. Note sur quelques espèces du genre *Alpheus* Fabr., appartenant à la section dont l' *Alpheus Edwardsii* est le représentant. *Mern. Soc. Zool. Fr.*, 11: 309-325, pl. 4.
- MAN, J. G. DE. 1899. On *Alpheus Hippothoë*, De M. var. ? *Notes Leyden Mus.*, 20(30): 210.
- MAN, J. G. DE. 1909a. Diagnoses of new species of macrurous Decapod Crustacea from the "Siboga-Expedition". IV. *Tijdschr. Ned. Dierkd. Ver.*, II, 11(2): 99-125.
- MAN, J. G. DE. 1909b. Note sur quelques especes du genre *Alpheus* Fabr. appartenant au groupe *brevirostris* de M. *Mern. Soc. Zool. Fr.*, 22: 146-164, pi. 7,8.
- MAN, J. G. DE. 1909c. Description of a new species of the genus *Alpheus* Fabr. from the Bay of Batavia. *Proc. Zool. Soc. Lond.*, 1909: 663-666, pl. 70.
- MAN, J. G. DE. 1910a. Ueber eine neue Art der Gattung *Arete* Stimps. *Arch. Naturgesch., Berlin* (Sect. A), 76(1): 25-27.
- MAN, J. G. DE. 1910b. Diagnoses of new species of macrurous Decapod Crustacea from the "Siboga-Expedition". *Tijdschr. Ned. Dierkd. Ver.*, II, 11(4): 287-319.
- MAN, J. G. DE. 1911. *The Decapoda of the Siboga-Expedition, II: Family Alpheidae. Siboga-Expeditie*, 39 al (2): 133-465; 1915, Supplement- Explanations of plates of Alpheidae, pls. 1-23. E.J. Brill, Leiden.
- MAN, J. G. DE. 1920. Diagnoses of some new species of Penaeidae and Alpheidae with remarks on two known species of the genus *Penaeopsis* A. Milne Edwards from the Indian Archipelago. *Zool. Meded.*, 5(3): 103-109.
- MAN, J. G. DE. 1922. *The Decapoda of the Siboga Expedition, Pt. V: On a collection of Macrurous Decapod Crustacea of the Siboga Expedition, chiefly Penaeidae and Alpheidae. Siboga Expedition Monographs*, 39a 4(5): 1- 51, 4 pls. E.J. Brill, Leiden.
- MAN, J. G. DE. 1924a. On a collection of Macrurous Decapod Crustacea chiefly Penaeidae and Alpheidae from the Indian Archipelago. *Arch. Naturgesch., Berlin* (Sect. A), 90(1): 36-52.
- MAN, J. G. DE. 1924b. On a collection of Macrurous Decapod Crustacea chiefly Penaeidae and Alpheidae from the Indian Archipelago. *Arch. Naturgesch., Berlin* (Sect. A), 90(2): 1-60.
- MAN, J. G. DE. 1926. Beschreibung zweier Arten von Decapoda Macrura von der Insel Buka (Salomoninseln). *Mitt. Zool. Mus. Berl.*, 12(2): 339-345.
- MANNING, R. B. & F. A. JR. CHACE. 1990. Decapod and Stomatopod Crustacea from Ascension Island, South Atlantic Ocean. *Smithson. Contrib. Zool.*, 503: i-v, 1-91.
- MÁRQUEZ, M. 1988. *Los camarones carideos (Crustacea: Decapoda: Caridea) de las islas Cubagua y Margarita, Venezuela*. Trab. Grad. Lic. Biología. Universidad de Oriente, Venezuela, 127 pp.

- MARTÍNEZ-IGLESIAS, J. C., R. RÍOS & A. CARVACHO. 1997. Las especies del género *Alpheus* (Decapoda: Alpheidae) de Cuba. *Rev. Biol. Trop.*, 44/45, 401–429.
- MATHEWS, L. M., C. D. SCHUBART, J. E. NEIGEL & D. L. FELDER. 2002. Genetic, ecological, and behavioural divergence between two sibling snapping shrimp species (Crustacea: Decapoda: *Alpheus*). *Mol. Ecol.*, 11, 1427–1437.
- MATHEWS, L. M. 2006. Cryptic biodiversity and phylogeographical patterns in a snapping shrimp species complex. *Mol. Ecol.*, 15, 4049–4063.
- MATHEWS, L. M. & A. ANKER. 2009. Molecular phylogeny reveals extensive ancient and ongoing radiations in a snapping shrimp species complex (Crustacea, Alpheidae, *Alpheus armillatus*). *Mol. Phylogenet. Evol.*, 50: 268–281.
- MAZA, M. 1986. *Taxonomía, distribución y abundancia de los crustáceos de la laguna El Morro, isla de Margarita, estado Nueva Esparta, Venezuela*. Trab. Grad. Lic. Biología. Universidad de Oriente, Venezuela. 94 pp.
- MCCLURE, M. R. & I. F. GREENBAUM. 1994. Biochemical variation in *Alpheus* (Decapoda, Caridea, Alpheidae) from the coast of Texas: Evidence for cryptic species. *Southwest. Nat.*, 39, 63–66.
- MCCLURE, M. R. 1995. *Alpheus angulatus*, a new species of snapping shrimp from the Gulf of Mexico and northwestern Atlantic, with a redescription of *A. heterochaelis* Say, 1818 (Decapoda: Caridea: Alpheidae). *Proc. Biol. Soc. Wash.*, 108: 84-97.
- MCCLURE, M. R. 2002. Revised nomenclature of *Alpheus angulatus* McClure, 1995 (Decapoda: Caridea: Alpheidae). *Proc. Biol. Soc. Wash.*, 115: 368-370.
- MÉNDEZ, M. G. & M. K. WICKSTEN. 1982. *Notalpheus imarpe*: a new genus and species of snapping shrimp from western South America (Decapoda: Alpheidae). *Proc. Biol. Soc. Wash.*, 95(4): 709-713.
- MIERS, E. J. 1876. Descriptions of some new species of Crustacea chiefly from New Zealand. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, IV, 17(99): 218- 229.
- MIERS, E. J. 1878. On a small collection of Crustacea made by Major Burton in the Gulf of Akaba. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, V, 2: 406- 411.
- MIERS, E. J. 1879. On a collection of Crustacea made by Capt. H.C. St. John R.N. in the Korean and Japanese Seas. Part I. Podophthalmia. *Proc. Zool. Soc. Lond.*, 1879: 18-61, pls. 1-3.
- MIERS, E. J. 1881a. *Crustacea. En: Account of the zoological collections made during the survey of H.M.S. "Alert" in the Straits of Magellan and on the coast of Patagonia*. *Proc. Zool. Soc. Lond.*, 1881: 61 -79, 1 pl.
- MIERS, E. J. 1881b. On a collection of Crustacea made by Baron Hermann-Maltzan at Goree Island, Senegambia. *Ann. Mag. Nat. Hist.* V, 8: 204-220, 259-281, 364-377, pls. 13-16.

- MILNE-EDWARDS, A. 1878. Description de quelques espèces nouvelles de crustacés provenant du voyage aux îles du Cap Vert de MM. Bouvier et Cessac. *Bull. Soc. Philomath. Paris*, série 7, 2: 225-232.
- MILNE-EDWARDS, H. 1837. *Histoire naturelle des Crustacés, comprenant l'anatomie, la physiologie et la classification de ces animaux*. Librairie encyclopédique de Roret, Paris, vol. 2: 1-531, Atlas: 1-32, pls. 1-42.
- MIYA, Y. 1972. The Alpheidae (Crustacea Decapoda) of Japan and its adjacent waters, part I. *Publ. Amakusa Mar. Biol. Lab. Kyushu Univ.*, 3(1): 23-101, pls. 1-14.
- MIYA, Y. 1974. The Alpheidae (Crustacea Decapoda) of Japan and its adjacent waters, part II. *Publ. Amakusa Mar. Biol. Lab. Kyushu Univ.*, 3(2): 103-195, pls. 15-31.
- MIYA, Y. 1980. Two new records of the genera, *Athanopsis* and *Prion alpheus*, from Japan, with description of a new species (Crustacea, Decapoda Alpheidae). *Publ. Amakusa Mar. Biol. Lab. Kyushu Univ.*, 5(2): 117-131.
- MIYA, Y. 1981. Re-examination of some alpheid shrimps (Crustacea, Decapoda) of Richters (1880) collected from Mauritius and the Seychelles by Prof. Karl Mobius in 1874-75. *Mitt. Zool. Mus. Univ. Kiel*, 1(7): 65-73.
- MIYA, Y. 1983. *Alpheopsis aequalis* Coutière, 1896, a species new to Japan, with remarks on its mouthparts (Crustacea, Decapoda, Alpheidae). *Bull. Faculty of Liberal Arts, Nagasaki Univ., (Natural Science)*, 23(2): 17 -21.
- MIYA, Y. 1984a. *Batella bifurcata* Miya & Miyake, 1968, a junior synonym of *B. parvimanus* (Bate, 1888) (Decapoda, Alpheidae). *Crustaceana*, 47(2): 217-219.
- MIYA, Y. 1984b. Alpheid shrimps from the Truks, Ponape and Majuro Atolls (Crustacea Decapoda). *Proc. Jap. Soc. Syst. Zool., Tokyo*, 27: 67-100.
- MIYA, Y. 1990. Revision of *Alpheus brevirostris* (Olivier, 1811). *Zool. Sci.*, 7(6): 1184.
- MIYA, Y. 1992. Taxonomical and ecological aspects of 3 new species of *Potamalpheops* Powell (Alpheidae, Decapoda, Crustacea). *Zool. Sci.*, 9: 1306.
- MIYA, Y. 1995a. Four species of *Alpheus* from intertidal and shallow water mudflats in the Sea of Ariake, Kyushu, Japan (Crustacea, Decapoda, Alpheidae). *Bull. Faculty of Liberal Arts, Nagasaki Univ., (Natural Science)*, 35: 271-288.
- MIYA, Y. 1995b. *Alpheidae*. En: Nishimura, S. (ed.) *Guide to seashore animals of Japan with colour pictures and keys*, vol. 11, pp. 314-330 (en Japones).
- MIYA, Y. 1995c. *Collection, preservation and evaluation of decapod crustaceans from the East China Sea and Yellow Sea*. Important data deposited at Nagasaki University Museum, pp. 161-213.

- MIYA, Y. 1997. *Stenalpheops anacanthus*, new genus, new species (Crustacea, Decapoda, Alpheidae) from the Seto Inland Sea and the Sea of Ariake, south Japan. *Bull. Faculty of Liberal Arts, Nagasaki Univ., (Natural Science)*, 38: 145-161.
- MIYAKE, S. & Y. MIYA. 1966. On a new species and a new record of Alpheid shrimps from Japan. *J. Fac. Agric. Kyushu Univ.*, 14(1): 133-141.
- MIYAKE, S. & Y. MIYA, 1967. A rare alpheid shrimp *Aretopsis amabilis* De Man from the Ryukyu Islands. *J. Fac. Agric. Kyushu Univ.*, 14(2): 267-273.
- MORAO, A. 1983. *Diversidad de fauna de moluscos y crustáceos asociados a raíces de mangle rojo Rhizophora mangle, en la laguna de la Restinga*. Trab. Grad. Lic. Biología. Universidad de Oriente, Venezuela. 95 pp.
- MORRISON, C. L., R. RÍOS & J. E. DUFFY. 2004. Phylogenetic evidence for an ancient rapid radiation of Caribbean sponge-dwelling snapping shrimps (*Synalpheus*). *Mol. Phylogenet. Evol.*, 30: 563–581.
- NGUYỄN, V. X. 2001. A new alpheid shrimp (Crustacea: Decapoda: Alpheidae) from South Vietnam. *Zool. Meded.*, 75: 217-228.
- NOBILI, G. 1901a. Decapodi raccolti dal Dr. Filippo Silvestri nell' America meridionale. *Boll. Mus. Zool. Anat. Comp. Torino*, 16 (402): 1-16.
- NOBILI, G. 1901b. Viaggio del Dr. Enrico Festa nella Repubblica dell' Ecuador e regioni vicine. Decapodi e Stomatopodi. *Boll. Mus. Zool. Anat. Comp. Torino*, 16 (415): 1-58.
- NOBILI, G. 1901c. Decapodi e stomatopodi Eritrei del Museo Zoologico dell Università di Napoli. *Annuaire R. Mus. Zool. R. Univ. Napoli. (Nuova Serie)*, 1(3): 1-20.
- NOBILI, G. 1902. Decapodi raccolti dal Dr. F. Silvestri nell Chile. *Rev. Chil. de Hist. Nat.*, 6: 233-238.
- NOBILI, G. 1903a, Contributo alla fauna carcinologica di Borneo. *Boll. Mus. Zool. Anat. Comp. Torino*, 18 (447): 1-32.
- NOBILI, G. 1903b, Crostacei di Pondichéry, Mahé, Bombay etc. *Boll. Mus. Zool. Anat. Comp. Torino*, 18 (452): 1-24, pl. 1.
- NOBILI, G. 1903c, Crostacei di Singapore. *Boll. Mus. Zool. Anat. Comp. Torino*, 18 (455): 1-39, 1 pl.
- NOBILI, G. 1905a, Crostacei di Zanzibar. *Boll. Mus. Zool. Anat. Comp. Torino*, 20 (506): 1-12.
- NOBILI, G. 1905b. Quatre Décapodes nouveaux du Golfe Persique (récoltés par MM. J. Bonnier et Ch. Pérez). *Bull. Mus. Hist. Nat.*, 11(4): 238-239.
- NOBILI, G. 1906a. Faune carcinologique de la Mer Rouge. Décapodes et Stomatopodes. *Ann. Sci. Nat., Zool.*, série 9, 4: 1- 347, 11 pls.

- NOBILI, G. 1906b. Diagnoses préliminaires de Crustacés, Décapodes et Isopodes nouveaux recueillis par M. le Dr. G. Seurat aux Iles Touamotou. *Bull. Mus. Hist. Nat.*, 12(5): 256-270.
- NOBILI, G. 1906c. Crustacés décapodes et stomatopodes. Mission J. Bonnier et Ch. Pérez (Golfe Persique, 1901). *Bull. Sci. France Belgique*, 40: 13-159, pls. 2-7.
- NOBILI, G. 1907. Ricerche sui Crostacei della Polinesia. Decapodi, Stomatopodi, Anisopodi e Isopodi. *Mem. Reale Accad. Sci. Torino*, II, 57: 351-430, pls. 1-3.
- NOMURA, K. & A. ANKER. 2005. The taxonomic identity of *Alpheus gracilipes* Stimpson, 1860 (Decapoda: Caridea: Alpheidae), with description of five new cryptic species, from Japan. *Crustac. Res.* 34: 104-139.
- OKEN, L. (1815-1816). *Lehrbuch der Naturgeschichte*. Dritter Theil: Zoologie. Erste Abtheilung: Fleischlose Thiere. [book (3rd vol part one, of 3 vols, including plates atlas of T.1, 1813]. xxviii + 842 pp. + xviii, 40 pls. Leipzig: C.H. Reclam & Jena: A. Schmid.
- ORTMANN, A. 1893. *Decapoden und Schizopoden der Plankton-Expedition*. En: *Ergebnisse der Plankton-Expedition der Humboldt-Stiftung*, Vol. 2 Gb: 1-120, pls. 1-10. Lipsium & Tischer, Kiel und Leipzig.
- ORTMANN, A. 1894. *Crustaceen*. En: *Semon, R. (ed.), Zoologische Forschungsreisen in Australien und dem Malayischen Archipel mit Unterstützung des Herrn Dr. Paul von Ritter ausgeführt in den Jahren 1891 -93*. Denkschriften der Medizinisch-Naturwissenschaftlichen Gesellschaft zu Jena, 8: 3-80, pls. 1-3.
- ORTMANN, A. 1896. Das System der Decapoden-Krebse. *Zool. Jahrb. Abt. Syst. Geog. Biol. Tiere*, 9: 409-453.
- PAULSON, O. 1875. *Podophthalmata i Edriophthalmata*. En: *Issledovaniya Rakoobraznykh Krasnogo morya s zametkami otnositel'no rakoobraznykh drugikh morei, chast' I*. xiv + 144 pp., 21 pis. S.V. Kul'zhenko, Kiev (En Ruso).
- POCOCK, R. I. 1890. *Crustacea*. En: *Ridley, H.N. (ed.), Notes on the zoology of Fernando Noronha*. J. Linn. Soc., Zoology, 20: 506-526.
- POMPECKJ J.F. 1912. *Cephalopoda. -Paläontologie*. Handwörterbuch der Naturwissenschaften, Jena, Band 2, p. 265-296f.
- POWELL, C.B. 1979. Three alpheid shrimps of a new genus from West African fresh and brackish waters: taxonomy and ecological zonation (Crustacea Decapoda Natantia). *Rev. Zool. Afr.*, 93: 116-150.
- POUPIN, J. 2018. *Les crustacés décapodes des Petites Antilles, avec de nouvelles observations pour Saint Martin, la Guadeloupe, la Martinique*. Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, 261 p. (Patrimoines Naturels; 77).

- RAFINESQUE, C. S. 1815. *Analyse de la Nature, ou Tableau de l'Univers et des Corps Organisés*. Palermo: L'Imprimerie de Jean Barravecchia. 224 pp.
- RANKIN, W. M. 1900. The Crustacea of the Bermuda Islands, with notes on the collections made by the New York University expeditions in 1897 and 1898. *Ann. N. Y. Acad. Sci.*, 12: 521-548, pl. 17.
- RATHBUN, M. J. 1900a. The Decapod Crustaceans of West Africa. *Proc. U.S. Natl. Mus.*, 22: 271-316.
- RATHBUN, M. J. 1900b. *The Decapod and Stomatopod Crustacea, Part I. En: Results of the Branner-Agassiz Expedition to Brazil*. *Proc. Wash. Acad. Sci.*, 2: 133-156, pl. 8.
- RATHBUN, M. J. 1901. *The Brachyura and Macrura of Puerto Rico*. United States Fish Commission Bulletin for 1900, 20 (2): 1-137, pls. 1, 2.
- RATHBUN, M. J. 1902. Japanese Stalk-eyed Crustaceans. *Proc. U. S. Natl. Mus.*, 26 (1307): 23-55.
- RATHBUN, M. J. 1904a. Some changes in Crustacean nomenclature. *Proc. Biol. Soc. Wash.*, 17: 169-172.
- RATHBUN, M. J. 1904b. *Decapod Crustaceans of the Northwest Coast of North America*. Harriman Alaska Expedition, with Cooperation of Washington Academy of Sciences. Doubleday, Page & Co., New York, 10: 1-210, pls. 1-10.
- RATHBUN, M. J. 1904c. *The Brachyura and Macrura of the Hawaiian Islands*. United States Fish Commission Bulletin for 1903, part 3: 827-930, pls. 1-24.
- RATHBUN, M. J. 1910. The stalk-eyed Crustacea of Peru and the adjacent coast. *Proc. U.S. Natl. Mus.*, 38(1766): 531-620, pls. 36-56.
- RÍCHTERS, F. 1880. *Decapoda En: Möbius, K. (ed.) Beiträge zur Meeresfauna der Insel Mauritius und der Seychellen*. p. 139-178, pls. 15-18.
- RÍOS, R. & A. CARVACHO. 1983a. Caridean shrimps of the Gulf of California. I. New records, with some remarks on amphi-American distribution. *Pac. Sci.*, 36(4): 459-465.
- RÍOS, R. & A. CARVACHO. 1983b. *Leptalpheus mexicanus*, new species (Crustacea, Decapoda, Alpheidae). Caridean shrimps of the Gulf of California III. *J. Crustac. Biol.*, 3: 306-313.
- RÍOS, R. & E. DUFFY. 1999. Description of *Synalpheus williamsi*, a new species of sponge-dwelling shrimp (Crustacea: Decapoda: Alpheidae), with remarks on its first larval stage. *Proc. Biol. Soc. Wash.*, 112(3): 541-552.
- RODRÍGUEZ, G. 1980. *Crustáceos Decápodos de Venezuela*. Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas, Caracas, 444 pp.
- RODRÍGUEZ, B. 1986. *Los camarones (Crustacea: Decapoda: Natantia) del Parque Nacional archipiélago Los Roques*. Trab. Grad. Lic. Biología. Universidad Central de Venezuela, 350 pp.

- RODRÍGUEZ, G. & H. SUÁREZ. 2003. "Crustáceos". En: *Aguilera M., A. Azocar y E. González Jiménez (eds.). Biodiversidad en Venezuela*. Fundación Polar, Ministerio de Ciencia y Tecnología, Fondo Nacional de Investigaciones Científicas y Tecnológicas. Caracas. 288-311.
- SAY, T. 1817-1818. An account of the Crustacea of the United States. *J. Acad. Nat. Sci. Phila.*, 1: 57-80, 97-101, 155-169 (1817); 235-253, 313-319, 374-401, 423-441, 445-458 (1818).
- SCHMITT, W. L. 1924a. *The Macruran, Anomuran and Stomatopod Crustacea*. En: *Bijdragen Tot de Kennis der Fauna van Curaçao*. Resultaten Eener Reis van Dr. C.J. van der Horst in 1920. *Bijdr. Dierk.*, 23: 61-81.
- SCHMITT, W. L. 1924b. Report on the Macrura, Anomura and Stomatopoda collected by the Barbados-Antigua Expedition from the University of Iowa in 1918. *Stud. Nat. Hist. Iowa Univ.*, 10: 65-99, Plates 1-5.
- SCHMITT, W. L. 1926. The Macruran, Anomuran, and Stomatopod Crustaceans collected by the American Museum Congo Expedition, 1909-1915. With field notes by Herbert Lang and James P. Chapin. *Bull. Am. Mus. Nat.*, 53: 1-67, pls. 1-9.
- SCHMITT, W. L. 1930. Some observations on the Crustacea of Tortugas, Florida. *Year. B. Carnegie Inst. Wash.* 29: 343-346.
- SCHMITT, W. L. 1933. Four new species of decapod crustaceans from Puerto Rico. *Am. Mus. Novit.*, 662: 1-9.
- SCHMITT, W. L. 1935. Crustacea Macrura and Anomura of Porto Rico and the Virgin Islands. *Sci. Surv. Porto Rico & Virgin*, 15(2): 125-227.
- SCHMITT, W. L. 1936. Macruran and Anomuran Crustacea from Bonaire, Curaçao and Aruba. Number 16 in *Zoologische Ergebnisse einer Reise nach Bonaire, Curaçao und Aruba im Jahre 1930*. *Zool. Jahrb. Abt. Syst. Ökol. Geog. Tiere*, 67: 363-378, pls. 11-13.
- SCHMITT, W. L. 1939. Decapod and other Crustacea collected on the Presidential Cruise of 1938 (with introduction and station data). *Smithson. Misc. Collect.*, 98(6): 1-29, 3 pls.
- SIVERTSEN, E. 1933. Littoral Crustacea Decapoda from the Galapagos Islands, Part VII. The Norwegian Zoological Expedition to the Galapagos Islands 1925, conducted by Alf Wollebaek. *Meddel. Zool. Mus., Oslo*, 38: 1-23, pls. 1-4.
- STIMPSON, W. 1860. (1861) Prodrómus descriptionis animalium evertēbratorum, quae in Expeditione ad Oceanum Pacificum Septentrionalem, a Republica Federata missa, Cadwaladaro Ringold et Johanne Rodgers Ducibus, observavit et descripsit. Pars VIII. Crustacea Macrura. *Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia*, 1860: 22-47.
- SOLER, M. 1984. *Crustáceos decápodos de la laguna de la Restinga, isla de Margarita, Venezuela*. Trab. Grad. Lic. Biología,}. Universidad de Oriente, Cumaná, Venezuela. 139 pp.

- SOLLAUD, E. 1932. Sur un alphéidé d'eau douce, *Alpheopsis monodi* n. sp. , recueilli par M. Th. Monod au Cameroun. *Bull. de la Soc. Zool. de France*, 57: 375-386.
- TAGLIAFICO, A., J. GASSMAN, C. FAJARDO, Z. MARCANO, C. LIRA & J. BOLAÑOS. 2005. Decapod crustaceans inventory of La Pecha Island, Archipelago Los Frailes, Venezuela. *Nauplius*, 13(1): 89-94.
- TATTERSALL, W. M. 1921. Report on the Stomatopoda and macrurous Decapoda collected by Mr. Cyril Crossland in the Sudanese Red Sea. *J. Linn. Soc. Lond. Zool.*, 34(229): 345-398, pls. 27, 28.
- TAYLOR, M. S. & M. E. HELLBERG. 2005. Marine radiations at small geographic scales: speciation in Neotropical reef gobies (*Elacatinus*). *Evolution*, 59, 374–385.
- THOMSON, G. M. 1903. On the New Zealand Phyllobranchiate Crustacea-Macrura. *Trans. Linn. Soc. Lond*, II, 8(11): 433 -453, pls. 27-29.
- THOMPSON, J. R. 1967. Comments on phylogeny of section Caridea (Decapoda, Natantia) and the phylogenetic importance of the Oplophoridae. *Mar. Biol. Soc. India Symp. Crustacea*, (1): 314-326.
- THOMPSON, A. R., C. E. THACKER & E. Y. SHAW. 2005. Phylogeography of marine mutualists: parallel patterns of genetic structure between obligate goby and shrimp partners. *Mol. Ecol.*, 14, 3557–3572.
- TÓTH, E. & J. E. DUFFY. 2005. Coordinated group response to nest intruders in social shrimp. *Biol. Lett.* 1, 49–52.
- VERA, J. 2016. *Inventario de crustáceos decápodos bentónicos en áreas del Parque Nacional Mochima, Anzoátegui, Venezuela*. Trab. Grad. M.Sc. en Ciencias Marinas. Universidad de Oriente, Núcleo Sucre, 278 pp.
- VERA-CARIPE, J., C. LIRA, X. HERNANDEZ-FLORES & H. MONTOYA. 2012. Algunas especies del género *Alpheus* Fabricius, 1798 (Crustacea Decapoda) de la Isla de Coche, con una adición a la carcinofauna venezolana. *Bol. Inst. Oceanogr. Venez.*, 52 (2): 11-18.
- VERA-CARIPE, J., C. LIRA, H. MONTOYA & X. HERNÁNDEZ-FLORES. 2015. Primer hallazgo de *Salmoneus carvachoi* Anker, 2007 (Crustacea: Decapoda: Alpheidae) en aguas de Venezuela. *Saber*. 27 (2): 347-351.
- VERA-CARIPE, J. & C. LIRA. 2019. Camarones litorales (Crustacea: Penaeoidea y Caridea) de la isla de Coche, estado Nueva Esparta, Venezuela. *Acta Biol. Venez.*, 39 (1) 1-47.
- VERRILL, A. 1922. Macrura. Part II in decapod crustacean of Bermuda. *Trans. Conn. Acad. Arts Sci.* 26: 179 pages, 12 figures, 48 plates.
- WEBER, F. 1795. *Nomenclator entomologicus secundum Entomologiam systematicum ill. Fabricii adjectis speciebus recens detectis et varietatibus*. i-viii, 1-171. Chilonii et Hamburgii.

- WICKSTEN, M. K. 1981. The species of *Automate* (Caridea: Alpheidae) in the eastern Pacific Ocean. *Proc. Biol. Soc. Wash.*, 94(4): 11 04-11 09.
- WICKSTEN, M. K. 1983. A monograph on the shallow-water Caridean shrimps of the Gulf of California, Mexico. *Allan Hancock Monogr.*, 13, 59 pp.
- WICKSTEN, M. K. 1984a. New records of snapping shrimps (family Alpheidae) from California. *Proc. Biol. Soc. Wash.*, 97(1): 186-190.
- WICKSTEN, M. K. 1984b. *Alpheopsis harperi* (Decapoda: Alpheidae): a new species of snapping shrimp from Texas. *Northeast Gulf Sci.*, 7(1): 97-100.
- WICKSTEN, M. K. 1988. A new species of snapping shrimp from the Pacific Coast of Colombia (Decapoda, Catidea, Alpheidae). *Crustaceana*, 54(1): 1-4.
- WICKSTEN, M. K. 1989. *Synalpheus arostris* and *Philocheras lapillus*, two new species of caridean shrimps from the tropical eastern Pacific. *Proc. Biol. Soc. Wash.*, 102(1):78-83.
- WICKSTEN, M. K. 1990. On the status of *Alpheus barbara* Lockington (Crustacea: Caridea: Alpheidae). *Proc. Biol. Soc. Wash.*, 103: 100-102.
- WICKSTEN, M. K. 1992. A new species of *Alpheopsis* (Decapoda, Alpheidae) from the tropical eastern Pacific, with a key to the species of *Alpheopsis* of the Americas. *Crustaceana*, 63: 51-56.
- WICKSTEN, M. K. 1993. *Caridean and Stenopodid shrimp of the Galapagos Islands*. En: James, M.J. (ed.), *Galapagos Marine Invertebrates*. Chapter 6: pp. 147- 156. Plenum, New York.
- WICKSTEN, M. K. 1994a. Taxonomic remarks on two species of the genus *Synalpheus* from the tropical eastern Pacific (Decapoda, Alpheidae). *Bull. Mus. Natl. Hist. Nat.*, série 4, section A, 16(1): 209-212.
- WICKSTEN, M. K. 1994b. On the identity of snapping shrimp described and identified by W.N. Lockington, 1878. *Bull. S. Calif. Acad. Sci.*, 93: 110-117.
- WICKSTEN, M. K. 1999. A new genus and species of alpheid shrimp (Caridea: Alpheidae) from the Galapagos Islands. *Crust. Res.*, 28: 104-111.
- WILLIAMS, A. B. 1965. A new genus and species of snapping shrimp (Decapoda, Alpheidae) from the southeastern United States. *Crustaceana*, 9: 192-198.
- WILLIAMS, S.T., N. KNOWLTON & L. A. WEIGT. 1999. *Indo-Pacific molecular biogeography of the coral-dwelling snapping shrimp Alpheus lottini* (Decapoda: Caridea: Alpheidae). p. 195–206. En: C.R.C. Sheppard y M.R.D. Seaward, eds. *Ecology of the Chagos Archipelago*. Occasional Publications of the Linnean Society, 20. Linnean Society London.
- WILLIAMS, S. T. & N. KNOWLTON. 2001. Mitochondrial pseudogenes are pervasive and often insidious in the snapping shrimp genus *Alpheus*. *Mol. Biol. Evol.*, 18:1484–1493.

- WILLIAMS, S. T., N. KNOWLTON, L. A. WEIGT & J. A. JARA. 2001. Evidence for three major clades within the snapping shrimp genus *Alpheus* inferred from nuclear and mitochondrial gene sequence data. *Mol. Phylogenet. Evol.*, 20:375–389.
- WILLIAMS, S. T. & D. G. REID. 2004. Speciation and diversity on tropical rocky shores: a global phylogeny of snails of the genus *Echinolittorina*. *Evolution*, 58, 2227–2251.
- WOOD-MASON, J. & A. ALCOCK. 1892. Natural history notes from H.M. Indian marine survey steamer ‘Investigator’, Commander R.F. Hoskyn, R.N., commanding. Series II, No. 1. On the results of deep-sea dredging during the season 1890-1891. *Ann. Mag. Nat. Hist.* (ser. 6). 9: 265-275, plates XIV-XV.
- WoRMS EDITORIAL BOARD. 2022. World Register of Marine Species. Disponible en <https://www.marinespecies.org> at VLIZ. Accesado 26-07-2022.
- YALDWYN, J. C. 1971. Preliminary descriptions of a new genus and twelve new species of natant decapod Crustacea from New Zealand. *Rec. Domin. Mus.*, 7: 85-94.
- YOKOYA, Y. 1927. Notes on two alpheoid shrimps from Japan. *J. Coll. Agr. Toyko Imp. Univ.*, 9(3): 171-176, pl. 7.
- YOKOYA, Y. 1933. On the Distribution of Decapod Crustaceans inhabiting the Continental shelf around Japan, chiefly based upon the Materials collected by S.S. Sóyó-Mam, during the year 1923-1930. *J. Coll. Agr. Toyko Imp. Univ.*, 7(1): 1-223.
- YOKOYA, Y. 1936. Some rare and new species of Decapod Crustaceans found in the Vicinity of the Misaki Marine Biological Station. *Jpn. J. Zool.*, 7(1): 129-146.
- YOKOYA, Y. 1939. Macrura and Anomura of decapod Crustacea found in the neighborhood of Onogawa, Miyagi-ken. *Sci. Rep. Tohoku Imp. Univ.*, IV, 4: 261-289.
- YOUNG, C. 1900. *The stalk-eyed crustacean of British Guiana, West Indies, and Bermuda*. xix+ 514 pages, 82 figures, 7 plates. London: John M. Watkins.
- YU, S. C. 1930. Deux nouvelles crevettes de Chine. *Bull. de la Soc. Zool. de France*, 55: 454-462.
- YU, S. C. 1931. Description de deux nouvelles crevettes de Chine. *Bull. Mus. Natl. Hist. Nat.*, série 2, 3(6): 513-516.
- YU, S. C. 1935. Sur les crevettes chinoises appartenant au genre Crangon (*Alpheus*) avec descriptions de nouvelles espèces. *Chin. J. Zool.*, 1: 55-67.
- ZHONGLI, S., W. YAN-RONG & C. DONG-LING. 2019. *The Alpheidae from China Seas*. Springer Nature Singapore Pte Ltd. 323 pp.

RECIBIDO: SEPTIEMBRE 2022

ACEPTADO: DICIEMBRE 2022

ACTIVIDAD BIOLÓGICA DEL EXTRACTO METANÓLICO DEL ALGA *Gracilaria damaecornis* (GRACILARIALES, RHODOPHYTA)

LEONOR BRITO L.^{1*} & MARY ISABEL SEGNINI DE B.²

¹ *Laboratorio de Fisiología y Ecología Química, Departamento Biología Marina, Instituto Oceanográfico de Venezuela, Universidad de Oriente, Cumaná, Venezuela. *autor de correspondencia: leonorbritolara@gmail.com, <https://orcid.org/0000-0002-8974-0915>*

² *Laboratorio de Fisiología y Ecología Química, Departamento Biología Marina, Instituto Oceanográfico de Venezuela, Universidad de Oriente, Cumaná, Venezuela. msegnini@gmail.com*

RESUMEN: En este trabajo se evaluaron las propiedades bioactivas antibacteriana y letal del extracto metanólico del alga roja *Gracilaria damaecornis*. Ésta fue recolectada en Punta Arenas, Península de Araya, estado Sucre, Venezuela. Fueron lavadas, secadas a la sombra a temperatura ambiente y molidas, posteriormente, se maceraron con metanol, obteniéndose por presión reducida el extracto metanólico. La actividad antibacteriana del extracto se evaluó por el método de difusión en agar mediante la aparición de halos de inhibición contra bacterias Gram positivas y Gram negativas certificadas. La actividad letal se evaluó frente a *Artemia salina* mediante la cuantificación de la concentración letal media (CL₅₀). El valor de CL₅₀ fue de 300,23 µg/ml mostrando letalidad moderada frente a *A. salina* (CL₅₀ ≤ 1000 µg/ml). Se encontró actividad antibacteriana leve frente a las cepas bacterianas Gram (-) *Escherichia coli* y Gram (+) *Bacillus cereus*. Los resultados obtenidos señalan que posiblemente, *G. damaecornis* sea una fuente promisorio de metabolitos bioactivos con potencial aplicación en la industria farmacéutica.

Palabras clave: Algas, bioactividad, antibacteriana, letalidad, Venezuela

ABSTRACT: In this work, the antibacterial and lethal bioactive properties from the methanolic extract of the red seaweed *Gracilaria damaecornis* were evaluated. It was collected in Punta Arenas, Araya Peninsula, Sucre State, Venezuela. They were washed, dried in the shade at room temperature and ground, then macerated with methanol. The methanolic extract was obtained by reduced pressure. The antibacterial activity of the extract was evaluated by the agar diffusion method by the appearance of inhibition halos against certified Gram-positive and Gram-negative bacteria. Lethal activity was assessed against *Artemia salina* by quantification of the median lethal concentration (LC₅₀). The LC₅₀ value was 300.23 µg/ml showing moderate lethality against *A. salina* (LC₅₀ ≤ 1000 µg/ml). Weak antibacterial activity was found against Gram (-) *Escherichia coli* and Gram (+) *Bacillus cereus* bacterial strains. The results obtained indicate that *G. damaecornis* is possibly a promising source of bioactive metabolites with potential application in the pharmaceutical industry.

Keywords: Algae, bioactivity, antibacterial, lethality, Venezuela

INTRODUCCIÓN

En el ambiente marino existe un gran número de plantas, animales y microorganismos que para adaptarse a su hábitat elaboran una amplia diversidad de productos naturales con bioactividades específicas (COSTANTINO *et al.* 2004). Los organismos marinos sobreviven y viven en comunidades complejas y en estrecha asociación con otros en un ambiente competitivo y hostil. Ellos producen

metabolitos secundarios complejos como una respuesta a la presión ecológica, tales como competencia por el espacio, predación y variaciones de las mareas (PÉREZ *et al.* 2016). En las algas, los compuestos usados como defensas químicas son los metabolitos secundarios, algunas veces denominados aleloquímicos. Numerosos estudios han señalado que las algas marinas tropicales son una rica fuente de compuestos bioactivos con potencial biomédico; es decir, presentan propiedades anticoagulantes, antioxidantes, antivirales, antibacterianas, citotóxicas, entre otras (MASCHECK & BAKER, 2008). El objetivo de este trabajo fue evaluar las propiedades bioactivas antibacteriana y letal del extracto metanólico del alga roja *Gracilaria damaecornis* proveniente del estado Sucre, Venezuela.

MATERIALES Y MÉTODOS

Las muestras de *G. damaecornis* J. AGARDH, fueron recolectadas en Punta Arenas, Península de Araya, estado Sucre, Venezuela. Posteriormente, se lavaron, se secaron a la sombra a temperatura ambiente y se molieron con un molino eléctrico. Luego, se maceraron en metanol, se filtraron y bajo presión reducida se obtuvo el extracto metanólico. Se realizó un análisis fitoquímico utilizando las técnicas de MARCANO & HASEGAWA (2002). La actividad antibacteriana se efectuó utilizando el método de difusión en agar (BAUER *et al.* 1966), en el cual se probó la eficacia del extracto metanólico en medio de cultivo Mueller-Hinton inoculado con suspensiones de bacterias de 1×10^8 bacterias/ml, en este caso, Gram (+) *Enterococcus faecalis* (WHO 14) y *Bacillus subtilis* (ICTA-07) y Gram (-) *Escherichia coli* (ATCC 25922) y *Pseudomonas aeruginosa* (ATCC 27853). Posteriormente, se colocaron discos de papel de filtro de 10 mm de diámetro impregnados con 20 mg/ml del extracto sobre la superficie del agar. Como controles negativos se utilizaron discos humedecidos con metanol, para descartar que la actividad fuera provocada por el solvente. Fueron preincubadas a 4°C, y luego incubadas a 37°C por 24 h para permitir el crecimiento bacteriano. La actividad antibacteriana se cuantificó midiendo la formación de halos de inhibición alrededor de los discos y fueron consideradas las categorías propuestas por MONKS *et al.* (2002): (-) no hay actividad; actividad leve o débil (diámetro entre 7-11 mm); actividad moderada (diámetro entre 11-16 mm) y actividad fuerte (diámetro mayor a 16 mm). La actividad letal se evaluó mediante la metodología señalada por MEYER *et al.* (1982) utilizando nauplios de *Artemia salina*. El extracto se usó a concentraciones sucesivas de 1000, 100, 10, 1, 0,1 y 0,01 µg/ml. Después de 24 h, con ayuda de una lupa estereoscópica, se observó la mortalidad de las larvas y se procedió a calcular la concentración letal media (CL_{50}) según el programa de STEPHAN (1977). El grado de letalidad del extracto fue definido según las categorías señaladas por VALDÉS-IGLESIAS *et al.* (2003): Extremadamente tóxico: ($CL_{50} < 10$ µg/ml); Muy tóxico ($10 < CL_{50} < 100$ µg/ml); Moderadamente tóxico ($100 < CL_{50} < 1000$) y No tóxico ($CL_{50} > 1000$ µg/ml).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Los resultados obtenidos indican que el extracto metanólico de *G. damaecornis* inhibió el crecimiento de las cepas bacterianas Gram (+) *B. cereus* y Gram (-) *E. coli* con halos de inhibición de 10 mm, respectivamente (TABLA 1), los cuales según las categorías señaladas por MONKS *et al.* (2002) corresponden a actividad antibacteriana leve. PÉREZ *et al.* (2016) reportan que las algas marinas aportan una gran variedad de metabolitos y compuestos naturales bioactivos con

actividad antimicrobiana, tales como polisacáridos, ácidos grasos poliinsaturados, florotaninos y otros compuestos fenólicos, y carotenoides. Estudios previos han demostrado las propiedades antimicrobianas de extractos obtenidos de algas marinas con propósitos alimenticios y farmacéuticos, entre éstos podemos mencionar los de BRITO & CRESCENTE (2009); RIOS *et al.* (2009); EL WAHIDI *et al.* (2015); SELIM *et al.* (2015); PÉREZ *et al.* (2016); MOUBAYED *et al.* (2017); RIZZO *et al.* (2017); DAYUTI (2018); GARCÍA-DAVIS *et al.* (2018); AFTABUDDINI *et al.* (2020). Particularmente en *Gracilaria*, RIOS *et al.* (2009) señalaron que el extracto etanólico de *Gracilaria* sp. produjo actividad antibacteriana frente a *Klebsiella pneumoniae*. RIZZO *et al.* (2017) encontraron que el extracto etanólico de *G. gracilis* mostró actividad antibacterial débil o leve frente al patógeno *Vibrio harveyi*. DAYUTI (2018) reportó que el extracto metanólico de *G. verrucosa* mostró inhibición del crecimiento de las bacterias *Escherichia coli* y *Salmonella typhimurium*. AGRA & KASANAHA (2018) demostraron que el extracto en acetato de etilo de *G. arcuata* presentó actividad antibacteriana contra *Aeromonas hydrophyla* y *Vibrio* sp. KASANAHA *et al.* (2019) indicaron la posible utilización de *G. edulis* como agente antimicrobiano que podría contribuir para el tratamiento de infecciones bacterianas en acuicultura. RIOS *et al.* (2009) y DAYUTI (2018) señalaron que esta actividad puede depender tanto de la especie como de la extracción eficiente de los compuestos bioactivos, en este sentido, PÉREZ *et al.* (2016) indicaron que la variación en la producción de compuestos antimicrobianos por las algas, puede estar influenciada por factores ecológicos, tales como distribuciones biogeográficas y estacionalidad, y condiciones fisiológicas.

Con respecto a la prueba de letalidad, la CL_{50} fue de 300,23 µg/ml, y según lo señalado por VALDÉS-IGLESIAS *et al.* (2003), el extracto metanólico de *G. damaecornis* presentó actividad letal moderada frente a *A. salina*. El análisis fitoquímico reveló la presencia de esteroides insaturados y polifenoles en esta especie, que probablemente sean los responsables de las actividades antibacteriana y letal mostrada por *G. damaecornis* y como reportaron IBRAHIM *et al.* (2005) estos compuestos son fisiológicamente activos y posiblemente los utilicen como defensas químicas para protegerse de depredadores y de organismos patógenos presentes en el medio.

CONCLUSIONES

En base a los resultados de este trabajo se puede inferir que *G. damaecornis* pudiera ser considerada como una fuente promisoría de metabolitos bioactivos con potencial aplicación en la industria farmacéutica.

TABLA 1. Halos de inhibición (mm) de la actividad antibacteriana del extracto metanólico de *G. damaecornis* frente a las cepas bacterianas probadas.

Bacterias	Halos de inhibición (mm)
<i>Enterococcus faecalis</i> (Gram +)	-
<i>Bacillus cereus</i> (Gram +)	10
<i>Escherichia coli</i> (Gram -)	10
<i>Pseudomonas aeruginosa</i> (Gram -)	-

Diámetro del disco: 10 mm

REFERENCIAS

- AFTABUDDINI, S., S. AKTERI, S. HOSSENI & M. RAHMAN. 2020. Antioxidant, antibacterial and cytotoxic activity of *Caulerpa racemosa* (Forsskål) J. Agardh and *Ulva (Enteromorpha) intestinalis* L. *Bangladesh J. Sci. Ind. Res.* 55(4):237-244.
- AGRA, A. & N. KASANAHA. 2018. Bioactivity of red seaweed *Gracilaria arcuata* against *Aeromonas hydrophila* and *Vibrio* sp. *Nat. Prod. J.* 2(8):147-152.
- BAUER, A., W. KIRBY, I. SHERRIS & M. TURK. 1966. Antibiotic susceptibility testing by standardized single disk methods. *Am. J. Clin. Pathol.* 45:493-496.
- BRITO L., L. & O. CRESCENTE. 2009. Actividad antimicrobiana de macroalgas marinas del Oriente de Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela.* 48 (1): 29-33.
- COSTANTINO, V., E. FATTORUSSO, M. MENNA & O. TAGLIALATELA-SCAFATI. 2004. Chemical diversity of bioactive marine natural products: an illustrative case study. *Curr. Med. Chem.* 11(13):1671-1692.
- DAYUTI, S. 2018. Antibacterial activity of red algae (*Gracilaria verrucosa*) extract against *Escherichia coli* and *Salmonella typhimurium*. *IOP Conf. Ser.: Earth Environ. Sci.* 137 012074. doi :10.1088/1755-1315/137/1/012074.
- EL WAHIDI, M., B. EL AMRAOUI, M. EL AMRAOUI & T. BAMHAOUD. 2015. Screening of antimicrobial activity of macroalgae extracts from the Moroccan Atlantic coast. *Ann. Pharm. Franc.* 73:190-196. <http://dx.doi.org/10.1016/j.pharma.2014.12.005>.
- GARCÍA-DAVIS, S., I. MURILLO-ÁLVAREZ, M. MUÑOZ-OCHOA, E. CARRANZA-TORRES, R. GARZA-PADRÓN, E. MORALES-RUBIO & E. VIVEROS-VALDEZ. 2018. Bactericide, Antioxidant and Cytotoxic Activities from Marine Algae of Genus *Laurencia* Collected in Baja California Sur, México. *Int. J. Pharmacol.* 14(3):391-396.
- IBRAHIM, A., M. MOSTAFA, M. EL-MASRY & M. EL-NAGGAR. 2005. Active biological materials inhibiting tumor initiation extracted from marine algae. *Egypt. J. Aquat. Res.* 31(1):146-155.
- KASANAHA, N., A. WINDI, A. MUKMININ, TRIYANTO & A. ISNANSETYO. 2019. Antibacterial activity of Indonesian red algae *Gracilaria edulis* against bacterial fish pathogens and characterization of active fractions. *Nat. Prod. Res.* 33(22):3303-3307 doi: 10.1080/14786419.2018.1471079
- MARCANO, D. & M. HASEGAWA. 2002. *Fitoquímica Orgánica*. 2ª ed. Consejo de Desarrollo Científico y Humanístico, Universidad Central de Venezuela, Caracas. 588 pp.
- MASCHECK, J. A. & B. J. BAKER. 2008. Macroalgal chemical defenses and their roles in structuring tropical marine communities. In Asmler, C.D. (ED) *Algalchemical ecology*. Springer-verlag. Berlin, Heidelberg. Germany. 313p.
- MEYER, B., N. FERRIGNI, J. PUTNAM, L. JACOBSEN, D. NICHOLS & J. MCLAUGHLIN. 1982. Brine shrimp: A convenient general bioassay for active plant constituents. *Planta Medica.* 45:31-34.

- MONKS, N., C. LERNER, A. HENRIQUES, F. FARIAS, E. SCHAPOVAL, E. SUYENAGA, A. DA ROCHA, G. SCHWARTSMANN & B. MOTHES. 2002. Anticancer, antichemotactic and antimicrobial activities of marine sponges collected off the coast of Santa Catarina, southern Brazil. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* (281):1-12.
- MOUBAYED, N., H. AL HOURI, M. AL KHULAIFI & D. AL FARRAJ. 2017. Antimicrobial, Antioxidant Properties and Chemical Composition of Seaweeds Collected from Saudi Arabia (Red Sea and Arabian Gulf). *Saudi J. Biol. Sci.* 24(1):162-169.
- PÉREZ, M., E. FALQUÉ & H. DOMÍNGUEZ. 2016. Antimicrobial Action of Compounds from Marine Seaweed. *Mar. Drugs*. 14(52):1-38. doi:10.3390/md14030052.
- RÍOS, N., G. MEDINA, J. JIMÉNEZ, C. YÁNEZ, M. GARCÍA, M. DI BERNARDO & M. GUALTIERI. 2009. Actividad antibacteriana y antifúngica de extractos de algas marinas Venezolanas. *Rev. Peru. Biol.* 16(1):97- 100.
- RIZZO, C., G. GENOVESE, M. MORABITO, C. FAGGIO, M. PAGANO, A. SPANO, V. ZAMMUTO, S. MINICANTE, A. MANGHISI, R. CIGALA, F. CREA, F. MARINO & C. GUGLIANDOLO. 2017. Potential antibacterial activity of marine macroalgae against pathogens relevant for aquaculture and human health. *J. Pure Appl. Microbio.* 11(4):1695-1706.
- SELIM, S., A. AMIN, S. HASSAN & M. HGAZEY. 2015. Antibacterial, cytotoxicity and anticoagulant activities from *Hypnea esperi* and *Caulerpa prolifera* marine algae. *Pak. J. Pharm. Sci.* 28(2):525-530.
- STEPHAN, C. 1977. Methods for calculating in LC_{50} . In: American Society for Testing and Material (ASTM) Aquatic Toxicology and Hazard Evaluation. F.L. Mayer & J. Hamelink (eds), Philadelphia, Pensilvania 65-84.
- VALDÉS-IGLESIAS, O., N. DÍAZ, Y. CABRANES, M. ACEVEDO, A. ARECES, L. GRAÑA & C. DÍAZ. 2003. Macroalgas de la plataforma insular Cubana como fuente de extractos bioactivos. *Avicennia* 16: 36-45.

RECIBIDO: AGOSTO 2022

ACEPTADO: NOVIEMBRE 2022

PROROCENTRALES EPÍFITOS DE *Thalassia Testudinum* K.D. Koenig, 1805 DURANTE LA ÉPOCA DE SURGENCIA Y RELAJACIÓN, EN PLAYA LA MACETA, BOCA DEL RÍO, ESTADO NUEVA ESPARTA, VENEZUELA

DILCIA MORALES-BENAVIDES^{1, 2*}, PEDRO RODRÍGUEZ-RODRÍGUEZ¹ & LORELYS VALERIO-GONZÁLEZ¹

1: Universidad de Oriente, Escuela de Ciencias Aplicadas del Mar, Boca del Río, Isla de Margarita, Venezuela. dilciamorales01@gmail.com*, Orcid: 0000-0001-9307-8082. pedrodriguezr34@gmail.com, Orcid: 0000-0001-7177-6373. lorelaysvalerio@gmail.com, Orcid: 0000-0001-9645-2762

2: Centro Nacional de Investigación de Pesca y Acuicultura (CENIPA), Caracas, Venezuela, despacho.cenipa@gmail.com

RESUMEN: Los Prorocentrales son organismos epífitos de diversos sustratos, incluida *Thalassia testudinum*; debido a su relación con la producción de toxinas causantes de intoxicaciones, se planteó analizar la variación de estos organismos, asociados a *T. testudinum*, durante la época de surgencia y relajación, en playa La Maceta, Boca del Río. Para ello, durante el periodo enero-abril (surgencia) y junio-septiembre (relajación) del año 2017, se tomaron muestras mensuales de *T. testudinum* en cuatro zonas. De las plantas, se separaron los dinoflagelados, luego fueron fijados con formalina al 10%. Utilizando una modificación del método de Utermöhl, se determinó la abundancia de Prorocentrales, su variación espacial y por época a través de la prueba estadística PERMANOVA. De las 32 muestras analizadas, se observó como único representante del orden Prorocentrales al género *Prorocentrum*, identificándose 10 especies, siendo *P. compressum* la más abundante (2167,42 cél/g peso seco). Se registraron diferencias significativas en cuanto a la abundancia por épocas, obteniéndose los valores más altos en el periodo de surgencia (abundancia promedio $195,05 \pm 32,40$ cél/g peso seco). No se detectaron diferencias entre las zonas de muestreo. El comportamiento evidenciado corresponde al patrón característico de la producción primaria durante la época de surgencia, periodo durante el cual se fertilizan las aguas superficiales, beneficiando la abundancia de las microalgas. *T. testudinum* parece ser un sustrato favorable para el asentamiento de comunidades de Prorocentrales, su presencia y abundancia puede verse limitada por el sedimento resuspendido que se deposita sobre las fanerógamas, reduciendo así la superficie disponible para los organismos.

Palabras Claves: Epibentónico, Microfitobentos, Fanerógama marina, Isla de Margarita.

ABSTRACT: Prorocentrals are epiphytic organisms on various substrates, including *Thalassia testudinum*; Due to its relationship with the production of toxins that cause poisoning, it was proposed to analyze the variation of these organisms, associated with *T. testudinum*, during the upwelling and relaxation season, at La Maceta beach, Boca del Río. For this, during the period January-April (emergence) and June-September (relaxation) of the year 2017, monthly samples of *T. testudinum* were taken in four zones. Dinoflagellates were separated from the plants and then fixed with formalin at 10%. Using a modification of the Utermöhl method, the abundance of Prorocentrals, their spatial and seasonal variation, was determined through the PERMANOVA statistical test. Of the 32 samples analyzed, the genus *Prorocentrum* was the only representative of the order Prorocentrals, identifying 10 species, being *P. compressum* the most abundant (2167-42 cells/g dry weight). Significant differences were recorded in terms of abundance by season,

obtaining the highest values in the upwelling period (average abundance 195.05 ± 32.40 cells/g dry weight). No such differences were detected between the sampling areas. The evidenced behavior corresponds to the characteristic pattern of primary production during the upwelling season, a period during which surface waters are fertilized, benefiting the abundance of microalgae. *T. testudinum* seems to be a favorable substrate for the settlement of Prorocentral communities, its presence and abundance may be limited by the resuspended sediment that is deposited on the phanerogams, thus reducing the surface available for the organisms.

Palabras Claves: Epibenthic, Microphytobenthos, Seagrass, Margarita Island.

INTRODUCCIÓN

Los Prorocentrales son uno de los órdenes de dinoflagelados más señalados como componentes importantes de la microflora epibéntica de diversos sustratos, incluida la fanerógama marina *Thalassia testudinum* K. D. Koenig, 1805. Estos organismos se han registrado como el grupo más abundante en México (OKOLODKOV *et al.* 2014; MARTÍNEZ-CRUZ *et al.* 2015) y el mar Caribe (BOISNOIR *et al.* 2019; ARBELÁEZ *et al.* 2020). En Venezuela, también las microalgas de este orden son las que obtienen habitualmente las mayores cantidades, específicamente en la costa nororiental del país (VALERIO & DÍAZ 2008; NAVARRO-VARGAS *et al.* 2014), incluyendo al estado Nueva Esparta (SOLÓRZANO 2006; ACOSTA 2008).

La importancia de los Prorocentrales se debe a que algunas de las especies que lo conforman son consideradas formadoras de Florecimientos Algaes Nocivos (FANs) o mareas rojas, además de estar relacionadas con la producción de toxinas causantes de eventos que afectan la salud humana como el envenenamiento diarreico por consumo de mariscos (DSP), asimismo pueden generar impactos negativos en el ambiente marino y la economía local, incluyendo la acuicultura y el turismo (NAVARRO-VARGAS *et al.* 2014; OKOLODKOV *et al.* 2014). Considerando lo anterior, se planteó analizar la variación de este grupo de dinoflagelados, asociados a *T. testudinum*, durante la época de surgencia y relajación del año 2017, en playa La Maceta, Boca del Río, Venezuela.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

Playa La Maceta se ubica en la bahía de Boca del Río, península de Macanao, isla de Margarita, Venezuela (entre los $10^{\circ}56'9,30''$ N; $64^{\circ}10'26.14''$ O y $10^{\circ}58'4.96''$ N; $64^{\circ}10'33.11''$ O), dicha playa posee aproximadamente 300 metros de longitud. En ella se establecieron cuatro zonas, las cuales colindan con bosques de manglar cuyos fondos, en su mayoría, son del tipo fangoso y arenoso (Fig. 1).

Trabajo de campo y laboratorio

Durante la época de surgencia (enero-abril) y relajación (junio-septiembre) del año 2017, se tomaron muestras mensuales de hojas de *T. testudinum* a un metro de profundidad. Dichas muestras se procesaron conforme a la metodología propuesta por REGUERA *et al.* (2016). para lo cual, cada fragmento vegetal se colocó en una bolsa plástica con 300 ml de agua de mar filtrada, se agitó

vigorosamente con el objeto de separar los dinoflagelados del sustrato y se filtró el líquido a través de un tamiz de 30 μm de abertura de malla. Se fijó con formalina al 10% y se colocó en botellas plásticas debidamente rotuladas. Se usó una balanza analítica (Acculab Sartorius Group, modelo ALIC-210.4 $\pm$ 0.0001 g) y una estufa (Barnstead international, modelo 3512) para determinar la biomasa húmeda y seca del pasto marino.

Por otra parte, se determinó la abundancia de Prorocentrales utilizando la modificación del método de Utermöhl (1958) descrito por MOREIRA & TESTER (2016) donde: $\text{Cél/g} = (N/v) * (V/V') * (V'/P)$, siendo “N” el número de organismos observados en toda la cámara, “v” el volumen contado (1 ml), “V” el volumen decantado (50 ml), “V’” el volumen filtrado (300 ml) y “P” el peso seco del pasto marino (g). A su vez, se identificaron las especies microalgales de acuerdo a la literatura especializada (TOMAS 1996; LASSUS *et al.* 2016) y se verificó el estatus taxonómico en las bases de datos globales Algaebase y WoRMS. Para el conteo e identificación de los organismos se emplearon cámaras de sedimentación de 50 ml y un microscopio invertido (Zeiss Telaval 3.1).

Análisis estadístico

La variación entre épocas (surgencia y relajación) y entre zonas, se determinó realizando la prueba estadística PERMANOVA, previa transformación de los datos de abundancia a Log (x+1), ya que esta función permite minimizar las diferencias entre especies más y menos abundantes.

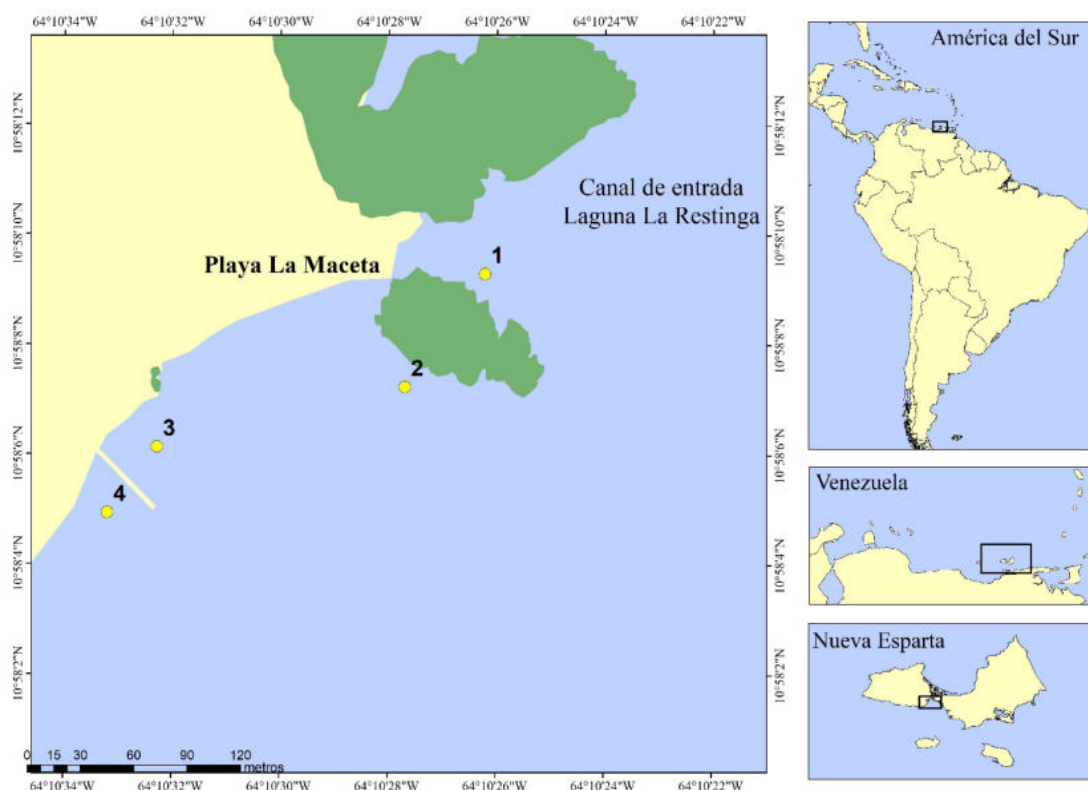


Fig. 1. Localización geográfica del área de estudio, playa La Maceta, Boca del Río, Venezuela.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Se analizaron 32 muestras, observándose como único representante del orden Prorocentrales al género *Prorocentrum*, del cual se identificaron 10 especies, siendo *P. compressum* la más abundante (2167,42 cél/g peso seco), seguida de *P. lima* (1437,12 cél/g peso seco) y *P. mexicanum* (826,49 cél/g peso seco) (Fig. 2). El número de Prorocentrales epífitos de *T. testudinum* obtenidos en este trabajo, resultaron superiores a los registrados en el Caribe mexicano por MARTÍNEZ-CRUZ *et al.* (2015) (7 spp.), en el Caribe colombiano por ARBELÁEZ *et al.* (2017, 2020) (7 spp.) y en el Caribe venezolano por SOLÓRZANO (2006) (4 spp.), ACOSTA (2008) (6 spp.), VALERIO & DÍAZ (2008) (7 spp.) y NAVARRO-VARGAS *et al.* (2014) (4 spp.). Igualmente, los estudios previos también difieren con esta investigación, debido a que en cada caso reportan a *P. lima* como el organismo más abundante.

Se registraron diferencias estadísticamente significativas ($P < 0.05$) en cuanto a la abundancia de Prorocentrales por épocas, obteniéndose los valores más altos en el periodo de surgencia (promedio: $195,05 \pm 32,40$ cél/g peso seco). No se detectaron diferencias con respecto a las zonas, sin embargo, la que obtuvo los valores de abundancia más elevados fue la zona 4 (promedio: $195,07 \pm 47,12$ cél/g peso seco) (TABLA 1 y Fig. 3A-B).

El comportamiento evidenciado en los valores de abundancia por época corresponde al patrón característico de la producción primaria durante el periodo de surgencia reportado para el nororiente venezolano, en el cual ocurre el surgimiento de aguas subsuperficiales que fertilizan las aguas superficiales, beneficiando el incremento de la abundancia de las microalgas (MÁRQUEZ-ROJAS *et al.* 2016). Del mismo modo, lo observado en la abundancia por zonas se debe probablemente a la proximidad entre las mismas, además esta similitud pudo verse influenciada por la cercanía de dichas zonas a la entrada de la laguna La Restinga, donde ocurre un mayor transporte de nutrientes producto de la hidrodinámica de la laguna, lo que favorece la proliferación del fitoplancton del área (LÓPEZ-MONROY *et al.* 2017).

A pesar de que, la presencia y abundancia de los dinoflagelados epibentónicos puede verse limitada por el sedimento resuspendido que se deposita sobre las fanerógamas, debido a que se reduce la superficie disponible lo que dificulta la adhesión de los organismos al sustrato (ARBELÁEZ *et al.* 2020; SOLÓRZANO 2006), el pasto marino *T. testudinum* parece ser un sustrato favorable para el asentamiento de comunidades de Prorocentrales, puesto que se distribuye en grandes parches a lo largo de playa La Maceta, constituyendo posiblemente un sustrato colonizable accesible para los dinoflagelados de la zona.

CONCLUSIONES

El único género registrado fue *Prorocentrum*, siendo *P. compressum* la especie más abundante. El comportamiento evidenciado en los valores de abundancia por época corresponde al patrón característico de la producción primaria durante el periodo de surgencia. La fanerógama *T. testudinum* parece ser un sustrato favorable para el asentamiento de comunidades de Prorocentrales. Sin embargo, la presencia y abundancia de los mismos puede verse limitada por el sedimento resuspendido que se deposita sobre las fanerógamas.

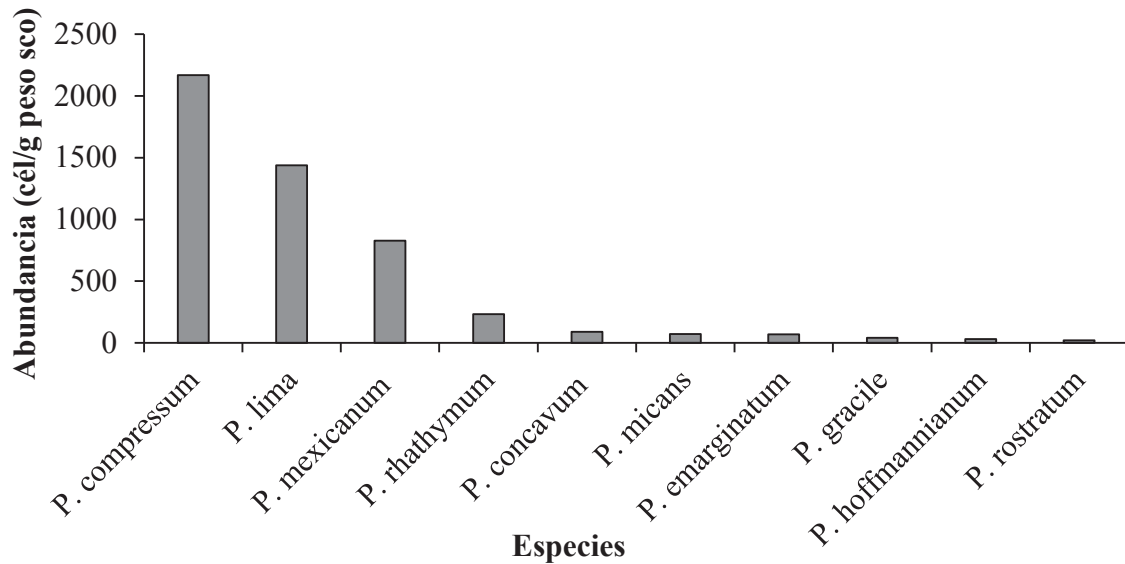


Fig. 2. Abundancia total de las especies identificadas del orden Prorocentrales, epífitas de *T. testudinum*.

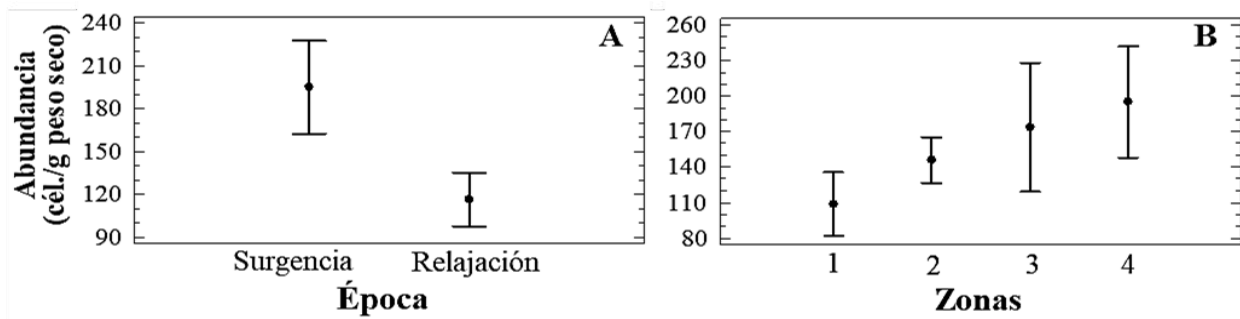


Fig. 3. Abundancia total de los Prorocentrales epífitas de *T. testudinum* (cél./g peso seco), en playa La Maceta, Boca del Río, durante la época de surgencia y relajación del año 2017 (A), y las cuatro zonas de estudio (B).

TABLA 1. PERMANOVA de los datos de abundancia de los Prorocentrales epífitas de *T. testudinum*.

Fuente de Variación	g.l.	Sumatoria cuadrática	Cuadrados Medios	Pseudo- <i>F</i>	<i>P</i>
Zonas	3	2003	667,67	0,60605	< 0.05
Época	1	26752	26752	24,283	
ZnxEp	3	2159,2	719,72	0,6533	
Residuales	24	26440	1101,7		
Total	31	57354			

Las probabilidades asociadas a cada valor de *F* se obtuvieron con 9999 permutaciones de las etiquetas bajo el modelo nulo reducido.

REFERENCIAS

- ACOSTA, L. 2008. *Dinoflagelados bentónicos potencialmente tóxicos asociados a la vegetación acuática sumergida en algunas localidades del estado Nueva Esparta*. Trab. Grad. Lic. Biología marina. Universidad de Oriente, Boca del Río, Venezuela, 38 pp.
- ARBELÁEZ, N., J. MANCERA-PINEDA & B. REGUERA. 2017. Dinoflagelados epífitos de *Thalassia testudinum* en dos sistemas costeros del Caribe Colombiano. *Bol. Invest. Mar. Cost.* 46(2): 9-40. <https://doi.org/10.25268/bimc.invemar.2017.46.2.725>
- ARBELÁEZ, N., J. MANCERA-PINEDA & B. REGUERA. 2020. Structural variation of potentially toxic epiphytic dinoflagellates on *Thalassia testudinum* from two coastal systems of Colombian Caribbean. *Harmful Algae*. 92: 1-10. <https://doi.org/10.1016/j.hal.2019.101738>
- BOISNOIR, A., P. PASCAL, S. CORDONNIER & R. LEMÉE. 2019. Spatio-temporal dynamics and biotic substrate preferences of benthic dinoflagellates in the Lesser Antilles, Caribbean Sea. *Harmful Algae*. 81:18-29. <https://doi.org/10.1016/j.hal.2018.11.012>
- LASSUS, P., N. CHOMÉRAT, P. HESS & E. NÉZAN. 2016. *Toxic and harmful microalgae of the world ocean*. International Society for the Study of Harmful Algae / Intergovernmental Oceanographic Commission of UNESCO: ISSHA IOC UNESCO. Denmark. 523 pp.
- LÓPEZ-MONROY, F., L. TROCCOLI-GHINAGLIA, E. POBLETE & L. VALERIO-GONZÁLEZ. 2017. Dinámica de los Nutrientes en una Laguna Costera Tropical Hipersalina (Las Marites, Isla de Margarita, Venezuela). *Rev. Bio Cienc.* 4(6): 1-16. <http://dx.doi.org/10.15741/revbio.04.06.04>
- MÁRQUEZ-ROJAS, B., M. BENÍTEZ-BRITO & L. TROCCOLI. 2016. Hidrografía y cambios estructurales del mesozooplankton en el golfo de Cariaco, en dos períodos contrastantes. *Rev. Biodivers. Neotrop.* 6(2): 135-146. <http://dx.doi.org/10.18636/bioneotropical.v6i2.346>
- MARTÍNEZ-CRUZ, M., Y. OKOLODKOV, A. AGUILAR-TRUJILLO & J. HERRERA-SILVEIRA. 2015. Epiphytic dinoflagellates on the seagrass *Thalassia testudinum* at Dzilam, southeastern Gulf of Mexico. *Cymbella*. 1(3): 2-9. <https://www.researchgate.net/publication/301766716>
- MOREIRA, A. & P. TESTER. 2016. *Methods for sampling benthic microalgae*. En: *Guide for designing and implementing a plan to monitor toxin-producing microalgae*. Eds. Reguera, B., R. Alonso, A. Moreira, S. Méndez & M. Dechraoui-Bottein. Intergovernmental Oceanographic Commission (IOC) of UNESCO and International Atomic Energy Agency (IAEA), Manuals and Guides N°59. Paris and Viena: p. 19-30.
- NAVARRO-VARGAS, G., J. DÍAZ-RAMOS, L. TROCCOLI-GHINAGLIA & S. SUBERO-PINO. 2014. Dinoflagelados epibentónicos presentes en diferentes sustratos en la bahía Turpialito, golfo de Cariaco, Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Venez.* 53(2): 161-170. <https://www.researchgate.net/publication/276205677>
- OKOLODKOV, Y., F. MERINO-VIRGILIO, J. AKÉ-CASTILLO, C. AGUILAR-TRUJILLO, S. ESPINOSA-MATÍAS & J. HERRERA-SILVEIRA. 2014. Seasonal changes in epiphytic dinoflagellate assemblages near

the northern coast of the Yucatan peninsula, Gulf of Mexico. *Acta Bot. Mex.* 107(107): 121-151. <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=57430483008>

- REGUERA, B., R. ALONSO, A. MOREIRA, S. MÉNDEZ & M. DECHRAOUI-BOTTEIN. 2016. *Guide for designing and implementing a plan to monitor toxin-producing microalgae*. Intergovernmental Oceanographic Commission (IOC) of UNESCO and International Atomic Energy Agency (IAEA), Manuals and Guides N°59. Paris and Viena. 66 pp.
- SOLÓRZANO, R. 2006. *Variabilidad quincenal de dinoflagelados bentónicos potencialmente tóxicos asociados a Thalassia testudinum (König, 1805), en una estación costera de Boca del Río, (diciembre 2003- mayo 2004)*. Trab. Grad. Lic. Biología marina. Universidad de Oriente, Boca del Río, Venezuela, 41 pp.
- TOMAS, C. 1996. *Identifying marine diatoms and dinoflagellates*. Academic Press. California, USA. pp. 598.
- VALERIO, L. & J. DÍAZ. 2008. Distribución de dinoflagelados epifitos potencialmente tóxicos asociados a praderas de *Thalassia testudinum* en la isla La Tortuga, la bahía de Mochima y golfo de Cariaco, Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Venez.* 47(1): 47-58.

RECIBIDO: JULIO 2022

ACEPTADO: NOVIEMBRE 2022

CRUSTÁCEOS DECÁPODOS ASOCIADOS A *Millepora* spp. (CNIDARIA: HYDROZOA) EN PLAYA EL AMPARO, ISLA DE COCHE, ESTADO NUEVA ESPARTA, VENEZUELA

PEDRO RODRÍGUEZ^{1*}, CARLOS LIRA¹, NORMAN MUÑOZ¹ & DILCIA MORALES¹

1: Universidad de Oriente Grupo de Investigación en Carcinología, Escuela de Ciencias Aplicadas del Mar, Boca del Río, Isla de Margarita, Venezuela. pedrodriguezr34@gmail.com, Orcid: 0000-0001-7177-6373. carloslirag@gmail.com, Orcid: 0000-0001-8338-5348. normanjesusmb@gmail.com, 0000-0003-2581-5305. dilciamorales01@gmail.com, 0000-0001-9307-8082*

RESUMEN: Los corales y falsos corales son organismos que aportan complejidad y diversidad al ambiente, al proveer a diferentes especies de sustrato donde fijarse, cuevas, grietas o intersticios donde guarecerse. Los organismos que se asocian más frecuentemente a los corales del género *Millepora* pertenecen principalmente al grupo de los crustáceos. Como una contribución al conocimiento de la diversidad de crustáceos decápodos asociados a este tipo de sustrato, fueron realizados muestreos entre abril de 2017 y octubre de 2018 en playa El Amparo, isla de Coche, Venezuela. La recolecta de los ejemplares fue realizada hasta 2 m de profundidad aproximadamente, empleando como métodos de captura la extracción manual de trozos de coral desprendidos por eventos climáticos o por efectos antrópicos, los mismos fueron colocados en recipientes con agua de mar y trasladadas a la costa donde se procedió a extraer manualmente los crustáceos decápodos presentes. Fueron analizados un total de 96 crustáceos pertenecientes a ocho especies de Caridea, cinco de Anomura, tres de Brachyura, un Stenopodidea y un Achelata. Tres especies, *Calcinus tibicen*, *Heteractaea ceratopus*, y *Stenorhynchus seticornis* representan nuevas adiciones a la carcinofauna de la isla de Coche. El 66% de la abundancia total de los decápodos presentes en este falso coral estuvo representada por las especies *Petrolisthes armatus* con 25% (24 ind); *Pachycheles monilifer* 21% (20 ind) y *Mithraculus forceps* 20% (19 ind), el resto de las especies presentaron una abundancia relativa menor al 10%.

Palabras clave: Cangrejos, camarones, falso coral, diversidad.

ABSTRACT: Corals and false corals are organisms that add complexity and diversity to the environment, by providing different species of substrate to fixate on, caves, crevices or interstices to take shelter. The organisms most frequently associated with false corals of the genus *Millepora* belong mainly to the group of crustaceans. As a contribution to the knowledge of the diversity of decapod crustaceans associated with this type of substrate, samplings were carried out between April 2017 and October 2018 at El Amparo Beach, Coche Island, Venezuela. The collection of the specimens was carried out up to approximately 2 m deep, using as capture methods the manual extraction of pieces of coral detached by climatic events or anthropic effects; these were placed in containers with seawater and transferred to the coast where the decapod crustaceans present were manually extracted. A total of 95 crustaceans belonging to eight species of Caridea, five of Anomura, three of Brachyura, one Stenopodidea and one Achelata were analyzed. Three species, *Calcinus tibicen*, *Heteractaea ceratopus* and *Stenorhynchus seticornis* represents new additions to the carcinofauna of Coche Island. 66% of the total abundance of decapods present in this false coral was represented by the species *Petrolisthes armatus* with 25% (24 ind); *Pachycheles monilifer* 21% (20 ind) and *Mithraculus forceps* 20% (19 ind), the rest of the species presented a relative abundance less than 10%.

Key words: Crabs, shrimps, false corals, diversity.

INTRODUCCIÓN

Los corales y falsos corales son organismos que aportan complejidad y diversidad al ambiente, al proveer a diferentes especies de ciertas condiciones favorables para su desarrollo, sirviendo de sustrato donde fijarse, o cuevas, grietas o intersticios donde guarecerse. Muchos grupos taxonómicos se asocian a este tipo de sustratos, tanto organismos coloniales como poríferos y algunos tunicados, como organismos no coloniales como crustáceos, moluscos, poliquetos y equinodermos (GARCÍA *et al.* 2009).

Los falsos corales del género *Millepora* LINNAEUS, 1758, son relativamente abundantes en algunas zonas del oriente venezolano (SANT *et al.* 2002), así como en zonas remotas como el Refugio de Fauna Silvestre Isla de Aves (YRANZO *et al.* 2014), siendo los crustáceos decápodos los organismos que más frecuentemente se asocian a los corales de este género (GARCÍA *et al.* 2009).

Sin embargo, han sido pocos los estudios dirigidos a evaluar este tipo de relaciones entre estos organismos, existiendo solo reportes dispersos en la literatura carcinológica del país (LIRA *et al.* 2012; VERA-CARIPE & LIRA 2019). Con base en la poca información concerniente a este tipo de asociaciones, la presente investigación surge como una contribución al conocimiento de la diversidad de crustáceos decápodos asociados al falso coral *Millepora* spp., en playa El Amparo, isla de Coche, estado Nueva Esparta, Venezuela.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

Playa El Amparo, se ubica en el extremo sur de la isla de Coche, estado Nueva Esparta, Venezuela, entre los 10°44'12" latitud norte; 63°54'55" longitud oeste y 10°44'8" latitud norte; 63°55'4" longitud oeste (Fig. 1). Esta playa posee una extensión de 700 m aproximadamente, presenta poco oleaje y sustratos que varían desde pequeños parches de litoral rocoso, fondos arenosos y una vasta pradera de fanerógamas con parches de corales dispersos.

Trabajo de campo y obtención de muestras

Fueron realizados muestreos entre abril de 2017 y octubre de 2018. La recolecta de los ejemplares fue realizada hasta 2 m de profundidad aproximadamente, empleando como métodos de captura la extracción manual de trozos de coral desprendidos por eventos climáticos o por efectos antrópicos (uso de anclas), los mismos fueron colocados en recipientes con agua de mar y trasladados a la costa donde se procedió a extraer manualmente los crustáceos decápodos presentes. Las muestras separadas fueron aletargadas a bajas temperaturas para evitar la autotomía de los apéndices y posteriormente fijadas en formalina al 10% para su posterior identificación utilizando la bibliografía especializada disponible. Fue calculada la abundancia y la riqueza específica con la finalidad de realizar estimaciones de diversidad basados en la abundancia relativa de las especies encontradas.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Composición Taxonómica

Fue analizado un total de 12 colonias del falso coral *Millepora* spp., contabilizando 96 crustáceos asociados pertenecientes a ocho especies de Caridea DANA, 1852, cinco de Anomura MACLEAY, 1838, tres de Brachyura LATREILLE, 1802, un Stenopodidea SPENCE BATE, 1888 y un Achelata SCHOLTZ & RICHTER, 1995 (TABLA 1, Fig. 2). Las familias con mayor riqueza específica fueron Alpheidae RAFINESQUE, 1815 (5 spp.) y Porcellanidae HAWORTH, 1825 (4 spp.), no obstante Porcellanidae presentó mayor abundancia de organismos, este mismo comportamiento ha sido señalado para algunas localidades de Brasil (CASTRO *et al.* 2006), donde se ha indicado que este sustrato proporciona un microhabitat adecuado para los organismos de estas familias.

De las especies encontradas, dos no pudieron ser identificadas a nivel específico, por ser parte de un complejo de especies sin una revisión taxonómica completa (*Synalpheus* aff. *brevicarpus* *sensu* VERA-CARIPE & LIRA, 2019 y *Lysmata* cf. *udo* BAEZA, BOLAÑOS, HERNÁNDEZ & LÓPEZ, 2009).

Tres especies, *Calcinus tibicen*, *Heteractaea ceratopus* y *Stenorhynchus seticornis* representan nuevas adiciones a la carcinofauna decapoda de la isla de Coche, ampliando así la distribución conocida de estas especies en aguas venezolanas.

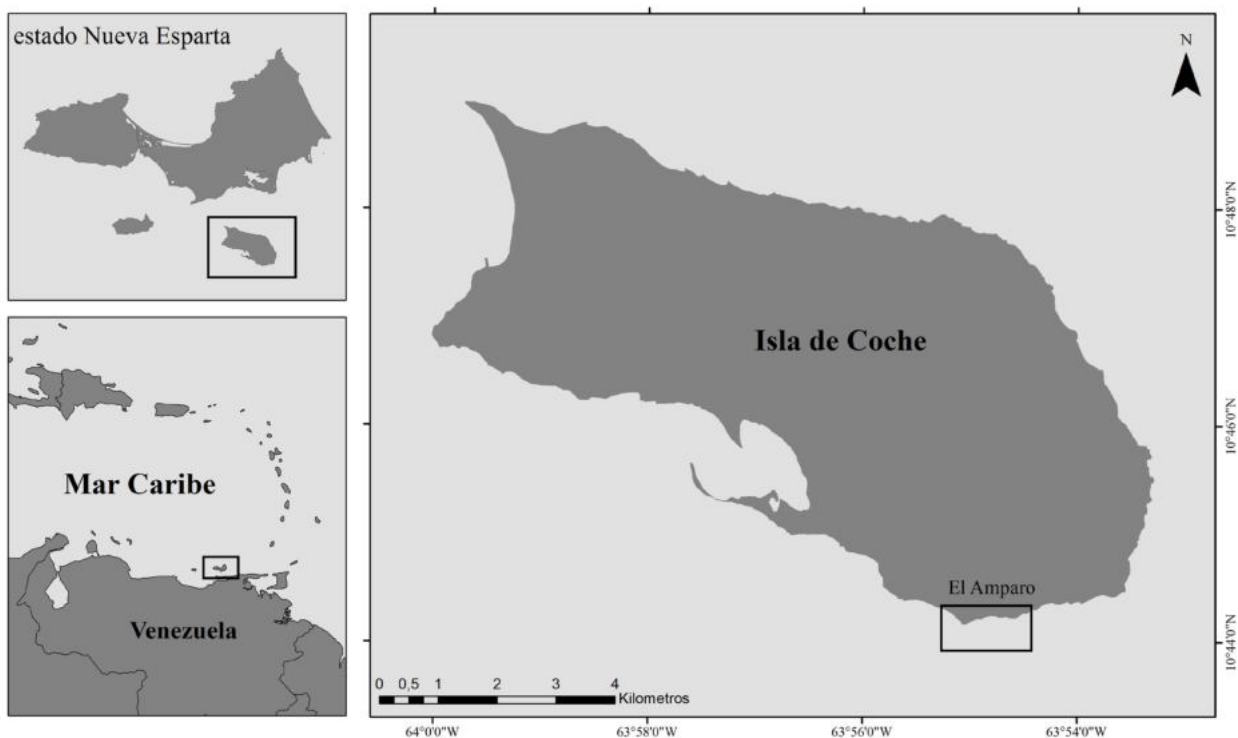


Fig. 1. Ubicación geográfica relativa de playa El Amparo, isla de Coche, Venezuela.

Ecológicos

El 66% de la abundancia total de los crustáceos decápodos asociados a las colonias de *Millepora* spp., en la playa El Amparo, estuvo representada por las especies *Petrolisthes armatus* con 25% (24 ind.); *Pachycheles monilifer* 21% (20 ind.) y *Mithraculus forceps* 20% (19 ind.), el resto de las especies presentaron una abundancia relativa menor al 10% (TABLA 1).

La abundancia de los porcelánidos en este tipo de sustrato ha sido señalada para múltiples localidades costeras del nororiente venezolano como las islas de Cubagua (HERNÁNDEZ-ÁVILA *et al.* 2007) y Margarita (LIRA *et al.* 2008), y el archipiélago los Frailes (TAGLIAFICO *et al.* 2005). Así como para el Caribe Colombiano, coincidiendo los estudios en que la especie más abundante es *P. armatus* la causa de dicha abundancia se debe principalmente por el refugio que le proporciona el falso coral, ya que la primera es una especie de hábitos crípticos. Por su parte, la abundancia de especies como *M. forceps* puede deberse a la capacidad de alimentarse del mucus secretado por el coral, como ha sido descrito para otras especies de la familia Mithracidae (SANTOS *et al.* 2012).

CONCLUSIONES

Fueron encontrados un total de 17 especies de crustáceos decápodos asociados al falso coral *Millepora* spp., en playa El Amparo, isla de Coche, siendo la familia Alpheidae la que presentó mayor riqueza específica, mientras que Porcellanidae fue la más abundante en número de organismos, siendo *P. armatus* la especie mas abundante. Tres especies, *Calcinus tibicen*, *Heteractaea ceratopus*, y *Stenorhynchus seticornis* representan nuevas adiciones a la carcinofauna decapoda de la isla de Coche.

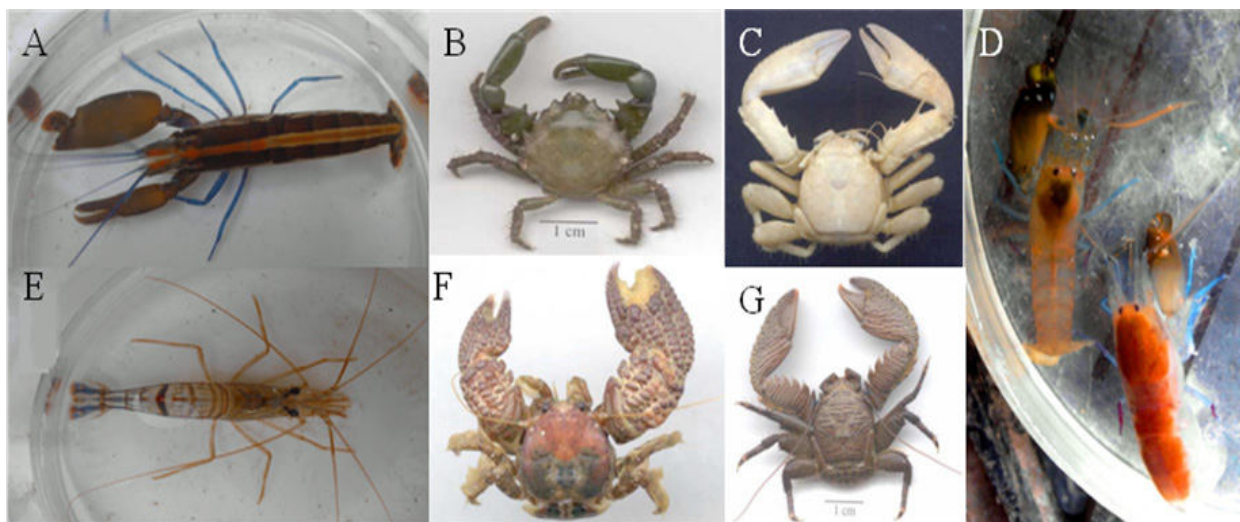


Fig. 2. Algunos decápodos hallados en asociación con *Millepora* sp. en playa El Amparo, isla de Coche, Venezuela. A) *Alpheus formosus*; B) *Mithraculus forceps* (coloración postmortem); C) *Petrolisthes armatus* (coloración postmortem); D) *Synalpheus* aff. *brevicarpus*; E) *Lysmata* cf. *udoii*; F) *Pachycheles monilifer* (coloración postmortem); G) *Petrolisthes galathinus* (coloración postmortem).

TABLA 1. Abundancia total y relativa de las especies de crustáceos decápodos asociados a *Millepora* spp. en playa El Amparo, isla de Coche. * Nueva adición a la isla de Coche.

Infraorden	Familia	Especie	Nro. ind	%	
Caridea DANA, 1852	Lysmatidae DANA 1852	<i>Lysmata</i> cf. <i>udo</i> BAEZA, BOLAÑOS, HERNÁNDEZ & LÓPEZ, 2009	9	9	
		<i>Lysmata ankeri</i> RHYNE & LIN, 2006	1	1	
	Thoridae KINGSLEY, 1879	<i>Thor manningi</i> CHACE, 1972	5	5	
		Alpheidae RAFINESQUE, 1815	<i>Synalpheus</i> aff. <i>brevicarpus</i> (<i>sensu</i> VERA-CARIPE & LIRA, 2019)	2	2
	<i>Synalpheus fritzmuelleri</i> COUTIÈRE, 1909		2	2	
	<i>Synalpheus apioceros</i> COUTIÈRE, 1909		2	2	
	<i>Synalpheus scaphoceris</i> COUTIÈRE, 1910		1	1	
	Anomura MacLEAY, 1838	Porcellanidae HAWORTH, 1825	<i>Alpheus formosus</i> GIBBES, 1850	1	1
			<i>Petrolisthes armatus</i> (GIBBES, 1850)	24	25
			<i>Pachycheles monilifer</i> (DANA, 1852)	20	21
<i>Pachycheles serratus</i> (BENEDICT, 1901)			3	3	
<i>Petrolisthes galathinus</i> (BOSC, 1801)			2	2	
<i>Calcinus tibicen</i> (HERBST, 1791) *			1	1	
<i>Mithraculus forceps</i> (A. MILNE EDWARDS, 1875)			19	20	
<i>Heteractaea ceratopus</i> (STIMPSON, 1860) *			1	1	
<i>Stenorhynchus seticornis</i> (HERBST, 1788) *			1	1	
<i>Stenopus scutellatus</i> RANKIN, 1898			1	1	
Brachyura LATREILLE, 1802	Palinuridae LATREILLE, 1802	<i>Panulirus argus</i> (LATREILLE, 1804)	1	1	
		Total	96	100	

REFERENCIAS

- CASTRO, C., M. MONROY & O. SOLANO. 2006. Estructura de la comunidad epifaunal asociada a colonias de vida libre del hidrocoral *Millepora alcicornis* Linnaeus, 1758 en bahía Portete, Caribe Colombiano. *Bol. Invest. Mar. Cost.* 35: 195-206.
- GARCÍA, T., H. MATTHEWS & W. FRANKLIN. 2009. *Millepora alcicornis* (Cnidaria: Hydrozoa) as substrate for benthic fauna. *Braz. J. Oceanogr.* 57(2):153–155. <http://dx.doi.org/10.1590/S1679-87592009000200009>
- HERNÁNDEZ-ÁVILA, I., A. GÓMEZ, C. LIRA & L. GALINDO. 2007. Benthic decapod crustaceans (Crustacea: Decapoda) of Cubagua Island, Venezuela. *Zootaxa*. 1537:33–45. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.1557.1.2>
- LIRA, C., G. HERNÁNDEZ, J. BOLAÑOS, J. HERNÁNDEZ, R. LÓPEZ, M. PIÑATE & I. HERNÁNDEZ-ÁVILA. 2012. Crustáceos decápodos litorales de la isla de La Tortuga. I.- Familia Porcellanidae Haworth, 1825. *Bol. Inst. Oceanogr. Venez.* 51(1): 19-33.
- LIRA, C., G. HERNÁNDEZ, J. BOLAÑOS, K. GRATEROL & M. PIÑATE. 2007. Cangrejos porcelánidos (Decapoda: Anomura) de las islas orientales de Venezuela. II.- El género *Pachycheles* Stimpson, 1858. *Bol. Inst. Oceanogr. Venez.* 46(1):37–50.
- SANT, S., A. PRIETO & E. DE ELGUEZABAL. 2002. Composición y estructura de la comunidad de corales en dos localidades del Golfo de Cariaco, Estado Sucre, Venezuela. *Rev. Biol. Trop.* 41: 39 – 44.
- SANTOS, P., G. SOLEDAD & A. ALMEIDA. 2012. Decapod crustaceans on dead coral from reef areas on the coast of Bahia, Brazil. *Nauplius*, 20(2): 145-169. <http://dx.doi.org/10.1590/S0104-64972012000200007>
- TAGLIAFICO, A., J. GASSMAN, C. FAJARDO, Z. MARCANO, C. LIRA & J. BOLAÑOS. 2005. Decapod crustaceans inventory of La Pecha Island, archipelago Los Frailes, Venezuela. *Nauplius*. 13(1):80–94.
- VERA-CARIPE, J. & C. LIRA. 2019. Camarones litorales (Crustacea: Penaeoidea y Caridea) de la isla de Coche, estado Nueva Esparta, Venezuela. *Acta Biol. Venezuelica*. 39(1): 1 – 47.
- YRANZO, A., E. VILLAMIZAR, M. ROMERO & H. BOADAS. 2014. Estructura de las comunidades de corales y octocorales de Isla de Aves, Venezuela, Caribe nororiental. *Rev. Biol. Trop.* 62(3): 115-136.

RECIBIDO: JULIO 2022

ACEPTADO: NOVIEMBRE 2022

ALGUNOS USOS DE LAS MACROALGAS MARINAS DE ARRIBAZÓN

NELSON JAVIER RAMÍREZ-LINARES^{1*} & YURAIMA GARCÍA-GONZÁLEZ²

¹*Universidad de Oriente, Nueva de Esparta, Escuela de Ciencias Aplicadas del Mar (ECAM), Departamento de Acuicultura, Boca de Río, Isla de Margarita, Venezuela.*

**E-mail: noslenr1993@gmail.com, <https://orcid.org/0000-0002-2873-6533>*

²*Universidad de Oriente, Nueva de Esparta, Escuela de Ciencias Aplicadas del Mar (ECAM), Departamento de Acuicultura, Boca de Río, Isla de Margarita, Venezuela.*

yuraima1602@gmail.com, <https://orcid.org/0000-0002-2025-576>

RESUMEN: Las arribazones de macroalgas marinas son observadas en las costas de alta y baja marea, producidas por fuertes corrientes marinas, vientos alisios u otros factores abióticos, formando grandes biomasa algales que llegan a cubrir por completo algunas playas. Actualmente las macroalgas tienen una gran importancia económica por sus múltiples usos, siendo colectadas con métodos especializados por algunos países para utilizarlas en la alimentación humana (sopas, ensaladas, harinas, guisos y bebidas), en bloques nutricionales y alimentos para animales, compost, fertilizantes, ladrillos, calzados ecológicos, jabones, shampoo líquido y sólido, protector solar, bioplástico, gomas y otros productos innovadores. Los géneros de mayor interés son: *Ulva*, *Chaetomorpha*, *Cladophora*, *Codium*, *Sargassum*, *Ascophyllum*, *Padina*, *Dictyota*, *Canistrocarpus*, *Lobophora*, *Laminaria*, *Gracilaria*, *Hypnea*, *Laurencia*, *Gelidium*, *Halymenia*, *Eucheuma*, *Kappaphycus*, *Acanthophora*, *Agardhiella*, *Botryocladia*, *Ceramium*, *Chondria*, *Chondracanthus*, *Grateloupia*, *Gymnogongrus*, *Kallymenia*, *Lomentaria*, *Meristotheca*, *Polysiphonia*, *Porphyra* y *Solieria*, siendo utilizadas algunas de ellas para la obtención de ficocoloides: alginatos, agar y carragenina, estos compuestos son gelificantes, emulsificantes, espesantes y estabilizantes, propiedades fundamentales en numerosas industrias. Estos recursos algales han sido poco explotados en Venezuela, siendo una actividad que puede generar importantes ingresos económicos. En esta recopilación se describen algunos usos de las macroalgas marinas de arribazón.

Palabras claves: Macroalgas, Arribazón, Usos, Artesanal, Industrial.

ABSTRACT: The drift marine macroalgae are observed on the coasts at high and low tide, produced by strong marine currents, trade winds or other abiotic factors, forming large algae biomasses that completely cover some beaches. Currently, macroalgae are of great economic importance due to their multiple uses, being collected with specialized methods by some countries for use in human food (soups, salads, flour, stews and drinks), in nutritional blocks and animal feed, compost, fertilizers, bricks, ecological footwear, soaps, liquid and solid shampoo, sunscreen, bioplastic, rubber bands and other innovative products. The genera of greatest interest are: *Ulva*, *Chaetomorpha*, *Cladophora*, *Codium*, *Sargassum*, *Ascophyllum*, *Padina*, *Dictyota*, *Canistrocarpus*, *Lobophora*, *Laminaria*, *Gracilaria*, *Hypnea*, *Laurencia*, *Gelidium*, *Halymenia*, *Eucheuma*, *Kappaphycus*, *Acanthophora*, *Agardhiella*, *Botryocladia*, *Ceramium*, *Chondria*, *Chondracanthus*, *Grateloupia*, *Gymnogongrus*, *Kallymenia*, *Lomentaria*, *Meristotheca*, *Polysiphonia*, *Porphyra* and *Solieria*, some of them being used to obtain phycocolloids: alginates, agar and carrageenan, these compounds are gelling, emulsifying, thickening and stabilizing agents, fundamental properties in many industries. These algae resources have been little exploited in Venezuela, being an activity that can generate important economic income. In this compilation, some uses of drift marine macroalgae are described.

Key words: Macroalgae, Drift, Uses, Craft, Industrial.

INTRODUCCIÓN

Las macroalgas marinas de arribazón (Fig. 1) son generadas por factores abióticos que provocan su acumulación en la orilla de playas, lagunas costeras y estuarios de alta y baja marea (MARTÍNEZ & MARÍN 2013; GARRIDO & GARCÍA-GONZÁLEZ 2017; HERNÁNDEZ *et al.* 2018; GARCÍA 2019). Estos organismos fotosintéticos están conformados por diferentes Phylum: Rhodophyta (algas rojas), Ochrophyta (algas pardas o marrones) y Chlorophyta (algas verdes), además de cumplir un papel ecológico pueden ser aprovechados económicamente (GARCÍA 2019; MONTOYA *et al.* 2017).

En diferentes países las macroalgas marinas tienen importancia económica y actualmente son extraídas para múltiples usos, artesanales o industriales. Algunas especies de macroalgas marinas son aprovechadas en las industrias de alimentación, farmacéutica, biomedicina, odontología, cultivos microbiológicos, cosmetología, agricultura, ganadería, avicultura, veterinaria, biocombustibles, textil, biotecnología y bioquímica; poseen un alto valor nutritivo al proporcionar cantidades significativas de carbohidratos, proteínas, vitaminas, minerales y fibras solubles como los ficocoloides (PASQUEL 2001; ZAIXSO & BORASO DE ZAIXSO 2015; GARRIDO & GARCÍA-GONZÁLEZ 2017; MONTOYA *et al.* 2017; GARCÍA 2019). En este trabajo se realizó una recopilación de algunos usos de las macroalgas marinas de arribazón.



Fig. 1. Macroalgas marinas de arribazón en Playa Bella Vista, Isla de Margarita, estado Nueva Esparta (Venezuela) de julio del 2020.

MACROALGAS MARINAS DE ARRIBAZÓN

Algunos usos artesanales de las macroalgas marinas de arribazón

Las macroalgas marinas que varan en las playas están disponibles en grandes cantidades. Son recogidas en fresco y luego procesadas para la preparación de diferentes alimentos como sopas, ensaladas, harinas, guisos, bebidas y cocina molecular (PASQUEL 2001; AYARZA 2014; FERNÁNDEZ-FUENTES & GARCÍA-GONZÁLEZ 2021), compost y fertilizantes (MARTÍNEZ & MARÍN 2013), alimentos para animales (CASAS-VALDEZ *et al.* 2006, VILLALOBOS 2012; LAGUNA 2016) y bloques nutricionales (CASTELLANOS *et al.* 2010), porque contienen todos los macro y micronutrientes que necesitan los seres vivos; además son empleadas en la elaboración de ladrillos (AMORÓS 2011), calzados ecológicos (JIMÉNEZ 2022), jabones (ALPUCHE *et al.* 2016; RODRÍGUEZ *et al.* 2010), shampoo líquido (ALPUCHE *et al.* 2016), protector solar (VARGAS 2020), gomas de alginatos, carragenina y agar (PASQUEL 2001; PESO-ECHARRI *et al.* 2012; AYARZA 2014), en bioplástico (LOJA 2020; BERNEDO & PALOMINO 2020) y empaques biodegradables (GARCÍA *et al.* 2020).

Cabe destacar que de forma artesanal se pueden extraer alginatos de las macroalgas pardas, carragenina y agar de las macroalgas rojas y ulvanos de las macroalgas verdes. La composición química varía con las especies, localidades y la disponibilidad de nutrientes del medio (MONTROYA *et al.* 2017). El principal componente de las algas marinas es el agua, siendo bajas en calorías y grasas (ZARAGOZANO & ASÍN 2019). Por otro lado, una vez recolectadas, lavadas, secadas y molidas para convertirlas en harina, pueden ser usadas como alimento o suplemento mineral para los seres vivos, no obstante, dichas harinas de algas también pueden ser mezcladas con otras harinas o alimentos y utilizarse como aditivos o complementos dietéticos ricos en nutrientes y minerales (PASQUEL 2001; ORTIZ 2011a, 2011b, 2011c; GUTIÉRREZ *et al.* 2016).

Los géneros más utilizados por sus múltiples usos y aplicaciones son: *Ulva*, *Chaetomorpha*, *Cladophora*, *Codium*, *Sargassum*, *Ascophyllum*, *Padina*, *Dictyota*, *Canistrocarpus*, *Lobophora*, *Laminaria*, *Gracilaria*, *Hypnea*, *Laurencia*, *Gelidium*, *Halymenia*, *Eucheuma*, *Kappaphycus*, *Acanthophora*, *Agardhiella*, *Botryocladia*, *Ceramium*, *Chondria*, *Chondracanthus*, *Grateloupia*, *Gymnogongrus*, *Kallymenia*, *Lomentaria*, *Meristotheca*, *Polysiphonia*, *Porphyra* y *Solieria* (ALFONSO & BLANCO 2008; RADULOVICH *et al.* 2013; MONTROYA *et al.* 2017; GARCÍA 2019; ZARAGOZANO & ASÍN 2019). Existen varias alternativas como la elaboración de compuestos alimenticios de algas en fresco y deshidratadas que pueden tener de 33-50% de fibra alimentaria, de 5-24% de proteínas en algas pardas, y hasta 10-47% de proteínas en algas rojas y verdes (MONTROYA *et al.* 2017). Por otro lado, KAZIR *et al.* (2019) mencionan contenidos de proteínas y lípidos que pueden oscilar entre un 7-31% y un 2-13% del peso seco, respectivamente, aunque se puede encontrar una cantidad considerable de carbohidratos en las macroalgas de hasta un 32-60% del peso seco.

Entre otros usos dados a las macroalgas tenemos el empleo en textiles del alginato extraído de las algas pardas *Laminaria*, *Ascophyllum*, *Macrocystis* y *Sargassum*, la elaboración de papel y cartón corrugado, y el diseño de figuras con algas prensadas en tarjetería (BUENFIL & RAMOS 2014; ZAIXSO & BORASO DE ZAIXSO 2015). Actualmente se está apostando a la biotecnología encaminada hacia el desarrollo de bioplástico o biomateriales para disminuir la contaminación ambiental. Por

ejemplo, un estudiante de diseño de artes (Arí Jónsson) de Islandia, fabricó con agar de forma artesanal una botella biodegradable y comestible para almacenar agua, el inconveniente de esta botella según el inventor es que el agua adquiere sabor a algas; este proyecto prototipo constituye una idea futurista para la sustitución de los plásticos no biodegradables (MORBY 2016; Fig. 2).

Aplicaciones industriales de las macroalgas marinas de arribazón

Las macroalgas marinas de arribazón son importantes por sus hidrocoloides formadores de geles, que comprenden los alginatos de sodio y calcio de algas pardas (Laminariales y Fucales), además de su uso en la extracción de lignina, celulosa y hemicelulosa, siendo de interés en el Mar Caribe el género *Sargassum* (Fig. 3), y en ambos océanos de Sur América los géneros *Ascophyllum*, *Durvillaea*, *Ecklonia*, *Lessonia*, *Macrocystis* y *Undaria* (SZMIDT 1997; VEGA-VILLASANTE *et al.* 2006; AYARZA 2014; ZAIXSO & BORASO DE ZAIXSO 2015; ONU 2018). Por su parte las algas rojas son fuente de carragenanos (Gigartinales y Cryptonemiales) y agares (Gelidiales y Gracilariales) de los cuales existen distintos tipos y calidades (ORTIZ 2011b, 2011c; ZAIXSO & BORASO DE ZAIXSO 2015). Las macroalgas de mayor interés para la obtención de carragenanos son *Kappaphycus* de la que se obtiene kappa-carragenina y los géneros *Eucheuma*, *Eucheumatopsis*, *Chondrus*, *Gigartina* y *Mastocarpus*, a partir de las cuales se produce iota-carragenina (GARCÍA 2019; MARTÍNEZ & MARÍN 2013; DUMILAD 2019). La nomenclatura comercial de estos aditivos con propiedades gelificantes son: E-401 o alginato sódico, utilizado en nata entera pasteurizada y mermeladas; E-402 o alginato potásico, utilizado en postres, pudín y preparados a base de fruta; E-403 o alginato amónico; E-404 o alginato cálcico y E-406 o Agar-Agar, utilizados en mermeladas, cultivos microbiológicos y también en preparados a base de fruta (ZAIXSO & BORASO DE ZAIXSO 2015; ZARAGOZANO & ASÍN 2019).



Fig. 2. Envase biodegradable comestible creado por Ari Jónsson, Islandia en el 2016 (MORBY 2016).

Aunque su uso pueda parecer novedoso, la sociedad actual lleva años empleando e ingiriendo algas marinas, porque están presentes en otros muchos productos además de los citados, como la pasta dentífrica, confiriéndole la consistencia característica y evitando su deshidratación, extendiendo el período de comercialización (ZAIKSO & BORASO DE ZAIKSO 2015). Un efecto sinérgico se da entre la leche y la carragenina, al combinarse ambos la fuerza del gel se incrementa hasta 10 veces; en concentraciones de 0,03-0,08% puede suspender el cacao de una leche chocolatada aumentando el cuerpo y la calidad del producto, de 0,5-0,9% se utiliza para postres en general, de 0,5-2,0 % en flanes, de 0,6-0,8% en helados para evitar la cristalización del producto y de 0,3-4,5%, para mousse de chocolate. El carragenano estabiliza la estructura espumosa característica en algunos postres, utilizándose en alimentos para animales, pastas, recubrimiento de embutidos, etc, también se emplea en cremas, shampoos y jabones como suavizante y estabilizante, y en muchas otras aplicaciones en la industria cosmetológica (MONTROYA *et al.* 2017), constituyendo claros ejemplos de la presencia de las algas marinas en la vida cotidiana (ALFONSO & BLANCO 2008).

Es preciso mencionar que las macroalgas tienen concentraciones de minerales de mucho interés en la industria cosmetológica, biomedicina y farmacéutica, como magnesio, yodo, fósforo, hierro, calcio, potasio, silicio y sodio, sustancias idóneas para remineralizar y fortalecer los huesos, las uñas y la piel. También poseen vitaminas A, B1, B2, B6, B12, C, D, E y K, siendo fundamentales para la síntesis del ADN, la formación de los glóbulos rojos, las células de las paredes del estómago y otras mucosas, reducen además la actividad de los radicales libres actuando contra el envejecimiento (ALFONSO & BLANCO 2008; PIMENTEL *et al.* 2018). Además de los micronutrientes (minerales y vitaminas) la gran cantidad de fibra de las algas estimula el tracto intestinal (ALFONSO & BLANCO 2008; ZARAGOZANO & ASÍN 2019).

En algunos países asiáticos y europeos se aprovecha este recurso, como ejemplo tenemos a España que es el segundo productor mundial de agar (QUITRAL *et al.* 2012; GUTIÉRREZ *et al.* 2016; PIMENTEL *et al.* 2018). Las actividades relacionadas con el cultivo, recolección de macroalgas, extracción de ficocoloides y otros usos generan grandes ingresos para estos países.

El aumento de los costos de las materias primas y de la energía afecta negativamente a la población mundial, por lo que algunos países se han centrado en el aprovechamiento de los recursos marinos, así tenemos que la demanda del mercado de los ficocoloides ha crecido rápidamente en estos últimos años (AYARZA 2014; BUENFIL & RAMOS 2014). En Venezuela no existen empresas que aprovechen industrialmente las macroalgas marinas de arribazón, y sería un comienzo viable el desarrollo de empresas dedicadas a la recolección de biomasa arribada para su exportación y posteriormente, para su procesamiento en el país.



Fig. 3. Presencia de macroalgas marinas de arribazón del género *Sargassum* en el estado de Quintana Roo, México en el 2019 (ALDANA *et al.* 2020).

REFERENCIAS

- ALDANA, D., M. ENRÍQUEZ & V. ELÍAS. 2020. Cooperación en el Caribe ante el sargazo. *Ciencia, Rev. Acad. Mex. Cienc.*, 71(4):62-71.
- ALFONSO, Y. & M. BLANCO. 2008. Algas, aliadas en el pasado y sustento para el futuro. *Tec. Quím.*, 28(3):46-50.
- AMORÓS, M. 2011. *Desarrollo de un nuevo ladrillo de tierra cruda, con aglomerantes y aditivos estructurales de base vegetal*. Trab. Master Universitario en Innovación Tecnológica en Edificación Perfil Investigador. Universidad Politécnica de Madrid. Escuela Universitaria de Arquitectura Técnica. España. 54 pp.
- ALPUCHE, V., J. SANTOS & M. LUIT. 2016. Elaboración de productos cosméticos con algas marinas por mujeres emprendedoras del Municipio de Sinanché, Yucatán, México. *Bioagrociencias*, 9(1):7-16.
- AYARZA, J. 2014. Los alginatos: 20000 usos de las algas submarinas. *Rev. Quím. PUCP*, 28(1-2):19-23.
- BERNEDO, K. & N. PALOMINO. 2020. *Aprovechamiento de *Macrocystis pyrifera* para la elaboración de bioplástico*. Trab. Grad. Ingeniera Ambiental. Universidad Cesar Vallejo. Facultad de Ingeniería y Arquitectura. Escuela Profesional de Ingeniería Ambiental. Lima. Perú. 71 pp.
- BUENFIL, A. & L. RAMOS. 2014. *Aprovechamiento y potencial de producción de alginato de sodio con algas procedentes de la costa Maya de Quintana Roo*. Trab. Grad. Ing. Ambiental. Universidad de Quintana Roo, División de Ciencias e Ingeniería. Chetumal, Quintana Roo, México. 37 pp.
- CASAS-VALDEZ, M., H. HERNÁNDEZ-CONTRERAS, A. MARÍN-ÁLVAREZ, R. ÁGUILA-RAMÍREZ, C. HERNÁNDEZ-GUERRERO, I. SÁNCHEZ-RODRÍGUEZ & S. CARRILLO-DOMÍNGUEZ. 2006. El alga marina *Sargassum* (Sargassaceae): Una alternativa tropical para la alimentación de ganado caprino. *Rev. Biol. Trop.*, 54(1):83-92.
- CASTELLANOS, A., H. CAUICH, L. GUERRERO & J. ROSADO. 2010. Vegetación marina en la elaboración de bloques multinutritivos para la alimentación de rumiantes. *Rev. Mex. Cienc. Pecu.*, 1(1):75-83.
- DUMILAD, R. 2019. Edible seaweeds sold in the local public markets in Tawi-Tawi, Philippines. *Philipp. J. Scie.*, 148(4):803-811.
- FERNÁNDEZ-FUENTES, Y. & Y. GARCÍA-GONZÁLEZ. 2021. Macroalgas de arribazón con aplicaciones en la alimentación humana en playa “La Caracola”, estado Nueva Esparta, Venezuela. *Foro Iberoam. Rec. Mar. Acui.*, 10: 361-369.
- GARCÍA, Y. 2019. Macroalgas marinas de arribazón, ¿problema o solución?. Disponible en: ecomarven.wordpress.com/nuestro-tema-de-la-semana-2/macroalgas-de-arribazon-problema-o-solucion/. (Revisada octubre 2022).

- GARCÍA, K., C. SÁNCHEZ, J. SALAZAR, D. GÓMORA & C. SANTANA. 2020. Obtención y caracterización de un biopolímero a partir del alga (*Sargassum* sp.) para elaborar empaques de un solo uso en combinación con celulosa y almidón. *Rev. Tend. Doc. Inves. Quim.*, 6(6):492-496.
- GARRIDO, A. & Y. GARCÍA-GONZÁLEZ. 2017. Inventario de las macroalgas de arribazón en Playa Parguito, isla Margarita, Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Vzla.*, 56(2):81-88.
- GUTIÉRREZ, R., K. GONZÁLEZ, O. VALDÉS, Y. HERNÁNDEZ & S. ACOSTA. 2016. Algas marinas como fuente de compuestos bioactivos en beneficio de la salud humana: Un artículo de revisión. *Biotecnia*, 18(3): 20-27.
- HERNÁNDEZ, M., C. RODRÍGUEZ & L. PERAZA. 2018. Arribazones de macroalgas marinas: un tesoro del mar. *Ciencia*, 69(4):38-43.
- JIMÉNEZ, A. 2022. Zapatos ecológicos a partir de botellas de plástico y sargazo. Estos mexicanos lo hicieron posible. WORTEV (Edit. A. Jiménez). Disponible en: <https://wortev.com/historias-de-emprendedores/zapatos-ecologicos-mexicanos-renovare/>. (Revisada noviembre 2022).
- KAZIR, M., Y. ABUHASSIRA, A. ROBIN, O. NAHOR, J. LUO, A. ISRAEL, A. GOLBERG & Y. LIVNEY. 2019. Extraction of proteins from two marine macroalgae, *Ulva* sp. and *Gracilaria* sp., for food application, and evaluating digestibility, amino acid composition and antioxidant properties of the protein concentrates. *Food Hydrocol.*, 87:194-203.
- LAGUNA, M. 2016. *Uso de las algas en la alimentación de los animales domésticos*. Trab. Grad. Médico Veterinario Zootecnista. Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro Unidad Laguna. Torreón, Coahuila. México. 19 pp.
- LOJA, C. 2020. *Obtención de un polímero biodegradable a partir del alginato de calcio extraído de la biomasa del alga parda Sargassum ecuadoreanum*. Trab. Grad. Ingeniero Ambiental. Universidad Politécnica Salesiana, sede Cuenca. Ecuador. 98 pp.
- MARTÍNEZ, E. & Y. MARÍN. 2013. *Ocurrencia de arribazones de macroalgas marinas en algunas playas de la isla de Margarita y su aprovechamiento para la elaboración de compost*. Trab. Grad. Lic. Biología Marina, Universidad de Oriente, Boca de Río. Venezuela. 173 pp.
- MONTOYA, E., Y. GARCÍA & C. LIRA. 2017. Usos y aplicaciones de las macroalgas marinas: una revisión. *Bol. Inst. Oceanogr. Vzla.*, 56(2):89-101.
- MORBY, A. 2016 Ari Jónsson uses algae to create biodegradable water bottles. <https://www.dezeen.com/2016/03/20/ari-jonsson-algae-biodegradable-water-bottles-iceland/>.
- ONU, 2018. Brote de *Sargassum* en el Caribe: Retos, oportunidades y situaciones regionales. Octava Reunión del Comité Asesor Científico y Técnico (STAC) del Protocolo Relativo a las Áreas y a la Flora y Fauna Silvestres Especialmente Protegidas (SPAW) en la Región del Gran Caribe. Disponible en: http://gefcrew.org/carrcu/SPAWSTAC8/Info-Docs/WG.40_INF8-es.pdf

- ORTIZ, J. 2011a. Composición nutricional y funcional de las algas clorofíceas Chilenas: *Codium fragile* y *Ulva lactuca*. Monografía. Laboratorio de Química y Análisis de Alimentos, Departamento de Ciencia de los Alimentos y Tecnología Química. Universidad de Chile, 25 pp. Disponible en: <https://repositorio.uchile.cl/bitstream/handle/2250/121457/Monografia%20I%20-%20Algas%20Verdes.pdf?sequence=1&isAllowed=y>
- ORTIZ, J. 2011b. Composición nutricional y funcional de algas rodofíceas Chilenas. Monografía. Laboratorio de Química y Análisis de Alimentos, Departamento de Ciencia de los Alimentos y Tecnología Química. Universidad de Chile, 32 pp. Disponible en: <https://repositorio.uchile.cl/bitstream/handle/2250/121460/Monografia%20II%20algas%20Rojas.pdf?sequence=1&isAllowed=y>
- ORTIZ, J. 2011c. Composición nutricional y funcional de algas pardas Chilenas: *Macrocystis pyrifera* y *Durvillaea antarctica*. Monografía. Laboratorio de Química y Análisis de Alimentos, Departamento de Ciencia de los Alimentos y Tecnología Química. Universidad de Chile, 35 pp. Disponible en: <https://repositorio.uchile.cl/bitstream/handle/2250/121459/Monografia%20III%20-%20Algas%20Pardas.pdf?sequence=1&isAllowed=y>
- PASQUEL, A. 2001. Gomas: Una aproximación a la industria de alimentos. *Rev. Amaz. Inves. Alim.*, 1(1): 1-8.
- PESO-ECHARRI, P., C. FRONTELA-SASETA, C. GONZÁLEZ-BERMÚDEZ, G. ROS-BERRUEZO & C. MARTÍNEZ-GRACIÁ. 2012. Polisacáridos de algas como ingredientes funcionales en acuicultura marina: alginato, carragenato y ulvano. *Rev. Biol. Mar. Oceanog.*, 47(3):373-381.
- PIMENTEL, F., R. ALVES, F. RODRÍGUEZ & M. OLIVEIRA. 2018. Macroalgae-derived ingredients for cosmetic industry: An update. *Cosmetics*, 5(1): 2; <https://doi.org/10.3390/cosmetics5010002>
- QUITRAL, V., C. MORALES, M. SEPÚLVEDA & M. SCHWARTZ. 2012. Propiedades nutritivas y saludables de algas marinas y su potencialidad como ingrediente funcional. *Rev. Chil. Nutr.*, 39(4):196-202.
- RADULOVICH R., S. UMANZOR & R. CABRERA. 2013. *Algas Tropicales: Cultivo y uso como alimento*. Ed. Universidad de Costa Rica, San José. 52 pp.
- RODRÍGUEZ, M., B. TAMAYO & A. GARATEIX. 2010. Los organismos marinos y los cosméticos. Cuba: Medio Ambiente y Desarrollo. *Rev. Elec. Agen. Med. Amb.*, 19:1-6.
- SZMIDT, R. 1997. Composting processing residuals of seaweed (*Ascophyllum nodosum*). *Compost Sci. Util.*, 5:78-86.
- VARGAS, P. 2020. *Efectos fotoprotectores y humectantes de formulaciones cosméticas que contienen extractos de Hypnea musciformis recolectadas en el Caribe Colombiano*. Trab. Grad. Ing. Químico. Universidad de Bogotá Jorge Tadeo Lozano. Facultad de Ciencias Naturales e Ingeniería. Programa de Ingeniería Química, Bogotá D.C. Colombia. 22 pp.

- VEGA-VILLASANTE, F., A. CUPUL-MAGAÑA, H. NOLASCO-SORIA & O. CARRILLO-FARNÉS. 2006. Las algas marinas *Sargassum spp.* y *Macrocystis pyrifera*: ¿Una alternativa para el forraje de ganado bovino en la península de Baja California?. *Rev. Cub. Cienc. Agr.*, 40(4):439-448.
- VILLALOBOS, J. 2012. *Utilización de las macroalgas Ulva lactuca y Gracilaria parvispora en la formulación de dietas balanceadas para el camarón blanco Litopenaeus vannamei*. Trab. Grab. Maestría en Recursos Naturales y Medio Ambiente. Instituto Politécnico Nacional Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional, Unidad Sinaloa, Guasave, Sinaloa, México. 55 pp.
- ZAIXSO, E. & A. BORASO DE ZAIXSO. 2015. *La zona costera patagónica Argentina: Recursos biológicos bentónicos*. (Vol. 1). 1ª Ed. Comodoro Rivadavia: Editorial Universitaria de la Patagonia-EDUPA. 263 pp.
- ZARAGOZANO, J. & J. ASÍN. 2019. Valoración nutricional y económica de la utilización de algas. *Rev. Esp. Est. Agrosoc. Pesq.*, 253:37-64.

RECIBIDO: AGOSTO 2022

ACEPTADO: DICIEMBRE 2022

IMPORTANCIA DE LA BIG DATA EN LAS CIENCIAS MARINAS

VILLARROEL JESÚS^{1*} & MIZRACHI GETRUDIS²

Universidad de oriente, Núcleo Nueva Esparta. Escuela de Ciencias Aplicadas del Mar (ECAM). Departamento de Acuicultura, Boca de Río, Isla de Margarita, Venezuela.

^{1}autor de correspondencia: Jesusvil281197@gmail.com; ²gmizrachi2007@gmail.com*

RESUMEN: El término Big Data hace referencia al conjunto de datos que por sus características no pueden ser procesados usando herramientas convencionales. Sus principales características son: volumen, velocidad, variedad, valor y veracidad. El término fue empleado por primera vez en el año 1997, y desde entonces ha tenido gran importancia en varios campos de la sociedad, incluyendo las ciencias marinas. La cadena de valor de Big Data es una técnica que permite analizar y aprovechar la información obtenida de la Big Data en la toma de decisiones acertadas, y se compone de tres pasos: adquisición, análisis y curación de datos. Las fuentes de datos en las ciencias marinas provienen de instituciones gubernamentales como la NOAA, NASA y NODC y varios dispositivos empleados para la colecta de datos. La oceanografía, la biología marina, la biología pesquera y la acuicultura son las principales ciencias que se verán beneficiadas por el auge del Big Data. En la actualidad existen importantes proyectos de Big Data en las ciencias marinas, entre los cuales se pueden destacar "Real Time Aquaculture" desarrollado por IBM Deep Sense y Fishtalk Control, por Akva Group, y sus actualizaciones, orientados a facilitar el monitoreo de las granjas de cultivo de peces y obtener información en tiempo real de las condiciones de los cultivos, así como información de finanzas y mercadeo.

Palabras clave: Big Data, Ciencias marinas, importancia,

ABSTRACT: The term Big Data refers to the set of data that, due to its characteristics, cannot be processed using conventional tools. Its main characteristics are volume, velocity, variety, value and veracity. The term was first used in 1997, and since then it has been of great importance in various fields of society, including marine sciences. The Big Data value chain is a technique for analyzing and leveraging information obtained from Big Data in making sound decisions, and is composed of three steps: data acquisition, analysis, and curation. Data sources in marine sciences come from government institutions such as NOAA, NASA and NODC and various devices used for data collection. Oceanography, marine biology, fisheries biology and aquaculture are the main sciences that will benefit from the rise of Big Data. Currently there are important Big Data projects in marine sciences, among which we can highlight "Real Time Aquaculture" developed by IBM Deep Sense and Fishtalk Control, by Akva Group, and its updates, aimed at facilitating the monitoring of fish farming farms and obtaining real-time information on the conditions of the crops as well as financial and marketing information.

Keywords: Big Data, Marine Sciences, Importance

1.- INTRODUCCIÓN

Los seres humanos estamos generando y almacenando información (MORENO-CARRILES 2018). A este conjunto enorme de datos contenidos en la red se le denomina Big Data y es un término que hace referencia a un conjunto de datos que, por su volumen, variedad de fuentes y velocidad de producción no pueden ser analizados utilizando procesos o herramientas

tradicionales. El término Big Data fue utilizado por primera vez en julio de 1997 por MICHEL COX Y DAVID ELLESWORTH (COX & ELLESWORTH, 1977) de la NASA. Ellos previeron las dificultades que tendrían los sistemas informáticos de la época para manejar un incremento en el ritmo de crecimiento del volumen de datos. Desde entonces el Big Data ha tomado parte en los distintos sectores de la sociedad humana. A lo largo de la última década el concepto de Big Data se ha ido transformando hasta llegar a un nuevo concepto, el “Data Science”, que es una forma de referirse al conjunto de técnicas empleadas para tratar y manejar datos masivos. E incluso de este ha surgido un nuevo perfil profesional, llamado “Data Scientist”, profesionales que conocen las herramientas computacionales y estadísticas usadas para el tratamiento y manejo de datos (HERNÁNDEZ-LEAL *et al.* 2017). Actualmente, Big Data incluye una amplia diversidad de tipos de datos (no solo números, sino también imágenes, audios y videos), sin embargo, todos ellos tienen 5 características principales, conocidas como las 5 Vs: Velocidad, Volumen, Variedad, Veracidad y Valor. Ahora bien, existen muchos dominios donde las aplicaciones de la Big Data continúan sin desarrollarse. El océano, los mares y áreas marinas cubren cerca de un 72% del planeta y cerca del 80% es aún inexplorada (NATIONAL GEOGRAPHIC 2022). Se prevé que la llamada economía azul, aunque difícil de monetizar, se convierta en una industria muy importante que se espera tenga un crecimiento incluso mayor en los próximos años (LYTRA *et al.* 2017). En este orden de ideas, el Big Data Marino lo constituyen todos los datos obtenidos en el ámbito marino. Estos pueden obtenerse mediante el uso de los sensores de distintos dispositivos, por ejemplo, aquellos que sean capaces de registrar información sobre posicionamiento global (como GPS) junto con mediciones de las condiciones ambientales del agua (LYTRA *et al.* 2017). En consecuencia y siendo, en líneas generales, tan alto el porcentaje de datos desconocidos sobre el océano, aunado a la gran cantidad de actividades que se desarrollan en torno él; que se piensa que, en las próximas décadas, este Big Data Marino tendrá un crecimiento exponencial. Por tal motivo, se hace necesario entender el posible impacto de esta producción de datos en las ciencias Marinas. En base a lo anterior se estableció el objetivo de investigar la importancia de la Big Data en las Ciencias Marinas.

2.- DESARROLLO

2.1.- Fuentes de Datos en las Ciencias Marinas

La Big Data no se considera una tecnología concreta sino una situación en la que las necesidades de almacenamiento y procesamiento de información tanto estructurada como no estructurada sobrepasan las capacidades de las tecnologías tradicionales. Estos datos pueden obtenerse mediante sensores. Estos son instalados en la embarcación, y durante todos sus viajes y trayectos recolectan y almacenan grandes volúmenes de datos *in situ* describiendo las condiciones de la embarcación en tiempo real, así como el estado de las comunicaciones terrestres, las condiciones climáticas y las condiciones oceánicas (LYTRA *et al.* 2017). No solo sensores en buques, sino también satélites (FABLET *et al.* 2017), boyas (IVANOVA & SAHOY 2017) y vehículos autónomos (HOLLAND *et al.*, 2016). Estos datos son proporcionados por organizaciones gubernamentales y científicas como la NOAA (National Oceanic and Atmospheric Administration), NASA (National Aeronautics and Space Administration) y NODC (National Oceanographic Data Collection), mediante infraestructuras web integradas en las que están disponibles los datos, metadatos y otros productos en el ambiente marino.

2.2.- Las 5 vs del Big Data Marino

Según LYTRA *et al.* (2017) el Big Data marino se caracteriza por:

Volumen: existen fuentes de datos marinos que proporcionan una enorme cantidad de estos. Por ejemplo, están las páginas web de organizaciones científicas como NOAA, NASA y NODC que colectan terabytes de información por día y permiten acceder a un vasto número de conjuntos de datos de biodiversidad marinos y oceanográficos. Velocidad: consiste en la velocidad de recolección de datos. Organizaciones como la NOAA ofrecen condiciones colectadas en vivo cada media hora vía satélites del GOES y comerciales. Se estiman que mensualmente recolectan más de 26 terabytes de datos oceánicos, atmosféricos y geofísicos. Variedad: se refiere a la variabilidad que existe entre los métodos de recolección, instrumentos, grados de precisión, tipos, fuentes de datos y su manera de ser almacenados en diferentes formatos y estructuras. Valor: La Big Data Marina puede ser utilizada para mejorar el valor del manejo de datos de las aplicaciones marinas. Por ejemplo, los cruceros oceanográficos y la data meteorológica representan la base para la predicción de operaciones técnicas y mantenimiento de timones y estaciones. Veracidad: Debido a que la data es colectada siguiendo una amplia variedad de métodos y usando disparidad de instrumentos, diferentes grados de precisión y errores son observados en los datos de fuentes marinas.

2.3.- Cadena de valor del Big Data

Esta cadena es el centro del futuro conocimiento económico brindando oportunidades de desarrollo digitales a sectores tradicionales de la Big Data públicas y privadas, en asociación. Esta se compone de una serie de pasos que son los siguientes: El primer paso de la cadena de valor de Big Data es la adquisición. Durante esta fase, se emplean métodos para extraer datos crudos desde diferentes fuentes y formatos y se organizan. Una vez hecho esto, se procede a limpiar y preparar los datos para depurarlos. La siguiente etapa es el análisis de los datos por medio de análisis exploratorios, gráficos y modelación, un proceso que busca extraer información de los datos almacenados para poder generar y facilitar la toma de decisiones (HERNÁNDEZ-LEAL *et al.* 2017). Durante la depuración o curación de datos, se juzga la calidad de los mismos y se integran. Para ello se emplean diferentes métodos de compresión de datos, indexación y acceso para almacenar efectivamente los datos. Finalmente, su valor y veracidad dependerá de los patrones y predicciones que se hagan durante la fase de procesado y análisis.

2.4.- Ciencias marinas impulsadas por Big Data

Una de las ciencias marinas que recibirá el impulso directo del Big Data es la oceanografía y sus especialidades, ya que nos permite comprender los impactos del cambio climático en el océano (GUIDI *et al.* 2020). Recientes adiciones al paquete de datos de Python, como Xarray y Dask, proporcionan a los científicos la posibilidad de aplicar computación paralela para trabajar con datos que por su gran volumen no pueden almacenarse en la memoria física local de los computadores ordinarios, tales como los sets de datos asociados al área de Big Data. La potencia con la que los sistemas producen datos es igual a la cantidad de datos oceánicos por observaciones multiplicadas por un factor de 100. Esta cantidad se incrementa con el tiempo, así como la resolución del “ocean ice” y la capacidad de las computadoras, No obstante, la poca cantidad de

datos observables ha sido un desafío para la oceanografía, debido a la opacidad del océano ante mediciones por radiación electromagnética y altos precios de subirse a una embarcación para tomar muestras in situ. Recientemente ha habido una explosión tanto en la riqueza de los datos como en nuevas iniciativas como un teleférico submarino, y plataformas autónomas con sensores para solventar este problema. Actualmente programas como ARGO, The International Global Drifter Program y la Ocean Observatories Initiative están produciendo una cantidad de datos in situ sin precedentes y con alta resolución. Esta iniciativa propuso la instalación de una red de instrumentos oceanográficos en siete lugares alrededor del mundo. Estos equipos se componen de boyas, cámaras submarinas y vehículos autónomos equipados con miles de sensores que colectan datos acerca de la temperatura del agua, salinidad, niveles de clorofila, actividad volcánica y mucho más en diferentes regiones del océano, como en la superficie, la columna de agua y el suelo oceánico. Estos dispositivos, a su vez, son portátiles y en un futuro pueden ser trasladados de un lugar a otro. Y gracias a sus sensores los investigadores pueden monitorear el afloramiento del plancton y establecer sus causas mediante modelaciones estadísticas, comprender las pesquerías y los stocks pesqueros y cómo reacciona el océano a la actividad humana. Pero no solo eso, también nos permitiría estudiar el océano profundo y su influencia en la superficie, como en el caso de las fosas hidrotermales, la principal fuente de minerales del océano y facilitar el estudio del océano como un sistema íntegro y no como conjunto de ambientes fragmentados. Otros problemas planteados en la oceanografía son la introducción de datos de gran escala y la reproductibilidad de los datos en computadoras. Uno de los proyectos de Big Data en oceanografía más importantes es el Big Data Program (BDP) desarrollado por la NOAA en 2015 (NOAA) en conjunto con otras empresas en un acuerdo no competitivo llamado CRADA's. Este programa es una combinación de tres recursos increíblemente poderosos: la gran y costosa cantidad de datos ambientales y experiencia de la NOAA, la capacidad de cálculo escalable de las tecnologías de sus colaboradores y la energía e innovación de la economía. Este programa almacena los datos en plataformas modernas con servicios de alto rendimiento, almacenaje y análisis que permitieron crear un espacio económico y expandir estos datos hacia el público en general. Uno de esos servicios es el Cloud Service Providers (CSP's), un servicio a donde toda la data se carga mediante un Data broker para su uso por parte del público general de forma gratuita y sin restricciones de uso. No obstante, cualquier uso de datos con valor agregado puede incurrir en un cargo. Por otra parte, y además de la oceanografía, otras de las ciencias que se verán beneficiadas por el auge del Big Data son la biología marina, pesquera y la acuicultura. A diferencia de la oceanografía, estas ciencias emplean las propiedades biológicas para mejorar nuestro entendimiento de los ecosistemas marinos y la biodiversidad bajo el concepto del cambio constante. La medición de los parámetros de estas ciencias representa un desafío y su logro habilitaría productos de data científica relacionados a diferentes legislaciones para el manejo de la biodiversidad marina. Un proyecto perteneciente a la IBM DeepSense con "Real Time Aquaculture" permite el monitoreo impulsado por datos de granjas de cultivo en los océanos utilizando sensores inalámbricos que envían datos a cada minuto, facilitando la toma de decisiones de los grajeros (AYMAN 2008). Estos sensores toman 100,000 mediciones diarias y analizan 11 millones de datos relacionados a parámetros fisicoquímicos de la granja. Otro proyecto a destacar es Fishtalk Control, una herramienta desarrollada por Akva Group Chile que permite capturar información de las granjas salmoneras desde la reproducción hasta la cosecha a través de

distintos módulos, incluyendo información relacionada con finanzas y planificación, lo cual permite tomar decisiones en base a biología y economía (AKVA GROUP). De entre estos se puede mencionar el llamado Fishtalk Optimazer, que analiza las condiciones generales del mercado para obtener el máximo rendimiento de biomasa. Esta herramienta está modernizándose permanentemente y recientemente han sacado nuevas versiones de la misma, como Fisktalk Plan, enfocada hacia los requerimientos de los clientes y Fishtalk App, dedicada a facilitar la introducción de datos en la base de datos a través de distintos dispositivos móviles e incluso off line.

3.- CONCLUSIONES

3.1.- La Big Data Marina es uno de los campos con mayor producción y complejidad de datos de la próxima década. **3.2.-** Dentro de la Big Data Marina, las Ciencias Marinas recibirán un impacto significativo en cuanto a adquisición, volumen, manejo, procesamiento, servicio, interoperabilidad y accesibilidad de los datos. **3.3.-** Con la finalidad de realizar un manejo eficiente se impulsará el desarrollo de la arquitectura de datos y su interacción con los diferentes proyectos que evolucionen dentro del área marina.

4.- REFERENCIAS

- AKVA GROUP. *FISHTALK CONBTROL: desde la producción hasta la cosecha*. Disponible en <https://www.akvagroup.com/software-s/fishtalk-control>
- AYMAN, A. 2008. *IBM DeepSense Collaboration to advance in Blue Economy in Canada*. IBM Think Blog. Disponible en: <https://www.ibm.com/blogs/think/2018/09/ibm-deepsense/>
- COX, M. & ELLSWORTH, D. 1997. Managing big data for scientific visualization. *ACM siggraph*. 97 (1): 21-38.
- FABLET, R., P. H. VIET, R. LGUENSAT & B. CHAPRON. 2017. Exploiting ocean observation and simulation big data to improve satellite-derived geophysical products: Analog strategies. *Proc. Big Data Space Conf*: 169-172.
- GUIDI, L., A. FERNÁNDEZ GUERRA, C. CANCHAYA, E. CURRY, F. FOGLINI, J-O IRISSON, K. MALDE, C. T. MARSHALL, M. OBST, R. P. RIBEIRO, J. TJIPUTRA & D. C. BAKKER. 2020. *Big Data in Marine Science*. Future Science Brief of the European Marine Board, Ostend, Belgium. 50 pp.
- HOLLAND, M., A. HOGGARTH & J. NICHOLSON. 2016. Hydrographic processing considerations in the “Big Data” age: An overview of technology trends in ocean and coastal surveys. *IOP Conf. Ser.: Earth Environ. Sci.* 34(1).
- HERNÁNDEZ-LEAL, E.J., N. D. DUQUE-MÉNDEZ & J. MORENO-CADAVID. 2017. *Big Data: una exploración de investigaciones, tecnologías y casos de aplicación*. *TecnoL*. 20 (39):17-24.
- IVANOVA, D. & S. ZAHOV. 2017. Ocean Big Data Processing in IoT Ecosystem.
- LYTRA, I., M. E. VIDAL, F. ORLANDI & J. ATTARD. 2017. A Big Data Architecture for Mananging Oceans of Data and Marine Applications. *International Conference on Engineering, Technology and Innovation*: 1216-1226.

MORENO-CARRILES, R.M. 2018. *Big data, ¿pero qué es?* *ANGIO*. 650(1): 1-4.

NATIONAL GEOGRAPHIC. 2022. Resource Library: Ocean. Disponible en: <https://education.nationalgeographic.org/resource/ocean/#:~:text=Despite%20its%20size%20and%20impact,of%20our%20own%20ocean%20floor>.

National Oceanic and Atmospheric Organization (NOAA). *Big Data Program*. Disponible en: <https://www.noaa.gov/organization/information-technology/big-data-program>.

RECIBIDO: AGOSTO 2022

ACEPTADO: NOVIEMBRE 2022