

# COMPOSICIÓN Y DINÁMICA TEMPORAL DE UNA COMUNIDAD DE CAMARONES (CRUSTACEA: DECAPODA) ASOCIADOS A *THALASSIA TESTUDINUM* EN EL ARCHIPIÉLAGO LOS ROQUES, VENEZUELA

BEATRIZ, LÓPEZ-SÁNCHEZ & BLADIMIR, RODRÍGUEZ

*Laboratorio de Ecología de Ecosistemas y Cambio Global, Centro de Ecología, Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas, APDO. 20632, Caracas 1020-A, Venezuela.*

*E-mail: bealopezsanchez@gmail.com*

*Fundación Museo del Mar, Boca del Rio, estado Nueva Esparta, Venezuela.*

**RESUMEN:** Los lechos marinos constituyen hábitats característicos en el Mar Caribe, donde los crustáceos cumplen un papel primordial en su funcionamiento. Investigaciones sobre la dinámica de las poblaciones de camarones en estos lechos son escasas en Venezuela, en especial en regiones insulares. En este trabajo fue analizada la variación temporal en la composición de especies, abundancia y tallas de una comunidad de camarones asociados a la fanerógama marina *Thalassia testudinum* en el Parque Nacional Archipiélago Los Roques, Venezuela. Fueron efectuados muestreos mensuales entre abril-septiembre en dos horarios (crepúsculo/medianoche). Se determinó la riqueza y abundancia de individuos, se puso a prueba la hipótesis nula de no variación de estas variables entre meses/horario, aplicando un análisis de varianza basado en permutaciones (PERMANOVA). Fueron recolectados 2565 individuos repartidos en 24 especies. Cinco especies fueron consideradas comunes (88% del total): *Alpheus packardii*, *Cuapetes americanus*, *Metapenaeopsis smithi*, *Processa bermudensis* y *P. fimbriata*. La densidad fluctuó entre 1,7-25,0 ind/m<sup>2</sup> observando los máximos durante la medianoche del mes de agosto. La interacción significativa observada en la abundancia entre meses y horarios (PERMANOVA;  $p = 0,0038$ ), detectó valores significativamente superiores en la medianoche de julio-agosto. La presencia de hembras ovígeras en cuatro de las especies comunes a través de todo el periodo de estudio permite sugerir una reproducción continua de estas especies. La abundancia de juveniles presentó valores por encima de los esperados para los meses de julio y agosto, sugiriendo la incorporación de nuevos reclutas; estos pulsos de reclutamiento podrían estar asociados a factores tales como la disponibilidad de alimento y/o a la hidrodinámica de los patrones de corrientes.

**Palabras clave:** Lecho de pastos marinos; caridea; penaeidae; abundancia mensual; pulso de reclutamiento.

**ABSTRACT:** The sea beds constitute a characteristic habitat in the Caribbean Sea; crustaceans play a key role in its functioning. Investigations on ecological aspects of crustaceans in these beds are limited in island regions. The species composition, abundance and size of shrimps associated to marine phanerogam *Thalassia testudinum* in Archipelago Los Roques National Park was analyzed in this work. Monthly samples were carried out in two time schedules (twilight /midnight) between April-September. Species richness and abundance were determined; the null hypothesis of no variation of these variables with months/hour was tested by applying an analysis of variance based on permutations (PERMANOVA). We collected 2565 individuals distributed in 24 species. Five species were considered common (88% of the total): *Alpheus packardii*, *Cuapetes americanus*, *Metapenaeopsis smithi*, *Processa bermudensis* and *P. fimbriata*. The density fluctuated between 1.7-25.0 ind/m<sup>2</sup>, the highest values were observed during midnight in August. Significant interaction was found in the relative abundance between months and time schedules (PERMANOVA;  $p = 0.0038$ ), detecting significantly higher values in July-August at midnight. Based on the presence of ovigerous females throughout the study period are considered that the reproduction of four common species were continuous. The abundance on juvenile individuals presented values above the expected in July and August, suggesting the incorporation of new recruits. These recruitment pulses could be associated with factors such as food availability and /or hydrodynamic of current patterns.

**Key words:** Seagrass beds; caridea; penaeidae; monthly abundance; recruitment pulse.

## INTRODUCCIÓN

Uno de los ambientes más conspicuos de la región tropical y subtropical lo constituyen las praderas de hierbas marinas, las cuales cubren grandes extensiones en la zona costera, tanto continental como insular; presentan una alta tasa de productividad primaria y contribuyen significativamente a la producción secundaria (THAYER *et al.* 1984; BITTER 1993). En el mar Caribe la especie dominante es *Thalassia testudinum* BANKS EX KÖNING

1805 debido a su distribución y abundancia relativa; sin embargo a lo largo de la costa venezolana se consiguen otras siete especies de fanerógamas marinas con menor presencia, entre las cuales las más comunes son *Syringodium filiforme* KÜTZING 1860 y *Halodule wrightii* ASCHERSON 1868 (VERA 2008).

Estos ambientes se consideran hábitats de gran importancia al ser humano, su presencia protege la línea de costa contra la erosión ya que ejerce un efecto

moderador sobre el movimiento del agua, donde el sistema de raíces contribuye a consolidar los sedimentos; poseen una alta productividad y constituyen un hábitat adecuado para el desarrollo de estadios larvales y juveniles de invertebrados y peces, funcionando como lugar de refugio, cría y alimentación de especies de interés comercial y especies consideradas vulnerables o en peligro, sustentando una compleja red trófica de organismos sésiles y vágiles (THAYER *et al.* 1984; BITTER 1993; NAGELKERKEN & VAN DER VELDE 2004).

Diversas investigaciones que han examinado los invertebrados bénticos en lechos de hierbas marinas en el Caribe y el Golfo de México, revelan la importancia del grupo de crustáceos decápodos, ya que han resultado numéricamente importantes, particularmente el infraorden Caridea quienes han exhibido las máximas abundancias (HECK 1977; BAUER 1985a, 1985b; PUENTES & CAMPOS 1992; BARBA *et al.* 2005; DE GRAVE *et al.* 2006; AGUIRRE-AGUIRRE *et al.* 2007; BARBA 2012; MARIÑO *et al.* 2018). Varios estudios han indicado la importancia de este grupo, por una parte constituyen la principal fuente de alimento para juveniles de peces y otros crustáceos; cumplen un papel como mesoherbívoros controlando el crecimiento de algas del perifiton; representan un vínculo clave en la transferencia de energía constituyendo un enlace entre la productividad primaria y los niveles tróficos superiores (KITTING 1984; THAYER *et al.* 1984; HECK & WEINSTEIN 1989; BARBA *et al.* 2000). También se ha demostrado su capacidad como polinizadores de *T. testudinum* durante sus estadios larvarios, confirmado recientemente por evidencia experimental (TUSSENBOEK *et al.* 2016). Por lo tanto, su presencia y abundancia es esencial al funcionamiento de todo el ecosistema.

En Venezuela existen varios estudios sobre la comunidad de invertebrados bénticos asociados a estos lechos, en algunos casos se ha evaluado la comunidad de moluscos (JIMÉNEZ *et al.* 2005; BITTER *et al.* 2009), en otros a los macroinvertebrados en general RODRÍGUEZ & VILLAMIZAR (2000), también se ha profundizado en aspectos de la dinámica poblacional e historia de vida de alguna especie de cangrejo *Brachyura* en particular (CARMONA-SUÁREZ 2007, 2013). Son pocos los estudios publicados que han investigado al grupo de crustáceos decápodos en particular (MARIÑO *et al.* 2018), permaneciendo buena parte de esta literatura en trabajos de grado de licenciatura o de postgrado, que reposan en las bibliotecas de las principales universidades de Venezuela con acceso restringido. La propuesta

de este trabajo es contribuir al conocimiento de los macroinvertebrados asociados a lechos de fanerógamas marinas, en particular sobre la comunidad de camarones (*Penaeoidea* y *Caridea*) asociada a praderas de *T. testudinum* localizadas en zonas insulares de Venezuela, mediante el estudio de la composición de especies, densidad de individuos, distribución de tallas y la variación temporal (diaria, mensual) de la comunidad, ofreciendo una información de referencia que sirva de línea base ante potenciales perturbaciones.

## MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio: el Parque Nacional Archipiélago Los Roques (PNALR) localizado en el Territorio Insular Miranda, se encuentra a 157 km al norte franco del litoral central de Venezuela (11°43'–11°58' N y 66°35'–66°57' W) (Fig. 1a), ocupa un área de 2251 km<sup>2</sup> y se extiende 36 km en dirección oeste-este y 24,6 km en dirección norte-sur (Fig. 1b). Los lechos de fanerógamas marinas están representados por la especie *T. testudinum* principalmente y en menor importancia por *S. filiforme* y *H. wrightii*. El clima es seco y cálido con temperaturas superficiales del agua que fluctúan entre 25-30°C; los mínimos de precipitación se presentan en los meses de enero y febrero, los máximos entre junio y octubre. La salinidad es relativamente constante durante el año (34-36) (VILLAMIZAR & ZAMARRO 2001; CASANOVA *et al.* 2007).

Fue estudiada una pradera somera de profundidad no mayor a 1,5 m de poca pendiente que cubre un área cercana a 250 m<sup>2</sup>, situada al sureste del cayo Dos Mosquises Sur (11°48' N y 66°53' W, Fig. 1b, c) la cual mostró una cobertura homogénea de *T. testudinum* sobre un lecho calcáreo-arenoso, observándose la presencia de algas calcáreas del género *Halimeda* J.V. LAMOUROUX 1812. La pradera se encuentra rodeada por fondos arenosos sin vegetación que se suceden con áreas de coral donde predominan las especies *Acropora palmata* (LAMARCK 1816), *A. cervicornis* (LAMARCK 1816) y algunas especies del falso coral *Millepora* spp. (LINNEO 1758). Esta zona se continúa con un arrecife costanero en herradura que conecta los cayos Dos Mosquises Norte (DMN) y Sur (Fig. 1c), el cual protege del fuerte oleaje a los lechos de hierbas marinas (LÓPEZ 1992).

Recolección de especímenes: fueron realizados muestreos mensuales desde abril hasta septiembre 1990. Para la recolección de organismos fue empleada una red de empuje modificada de MANNING (1975), la cual consistió en un marco de aluminio (41 por 41 cm<sup>2</sup>) con

una red de abertura de malla de 1 mm y un cilindro en la base que permitía deslizarse sobre la superficie. Los muestreos fueron llevados a cabo en dos horarios, al crepúsculo inmediatamente después de ocultarse el sol (1847-1929 h) y a medianoche (2213-0020 h). Fueron realizados cinco intentos en cada horario impulsando la red en línea recta por quince segundos; el método fue validado para estimar la distancia lineal recorrida en el tiempo y con ello estimar el área cubierta. Esta correspondió a una franja de 0,41 por 11,56 m<sup>2</sup> (unidad de

muestreo) para un área total cubierta en los cinco intentos cercana a 24,00 m<sup>2</sup> que representó el 10% del área total. El material recolectado fue fijado en formaldehído al 5% en agua de mar y preservado en etanol (70%) con glicerina. Los ejemplares fueron identificados mediante el uso de claves especializadas (HOLTHUIS 1952; MANNING & CHACE 1971; PÉREZ-FARFANTE 1971; CHACE 1972; RODRÍGUEZ 1980; RODRÍGUEZ 1986; MANNING & HART 1991), para el ordenamiento taxonómico fue empleada la clasificación propuesta por AHYONG *et al.* (2011). El sexo

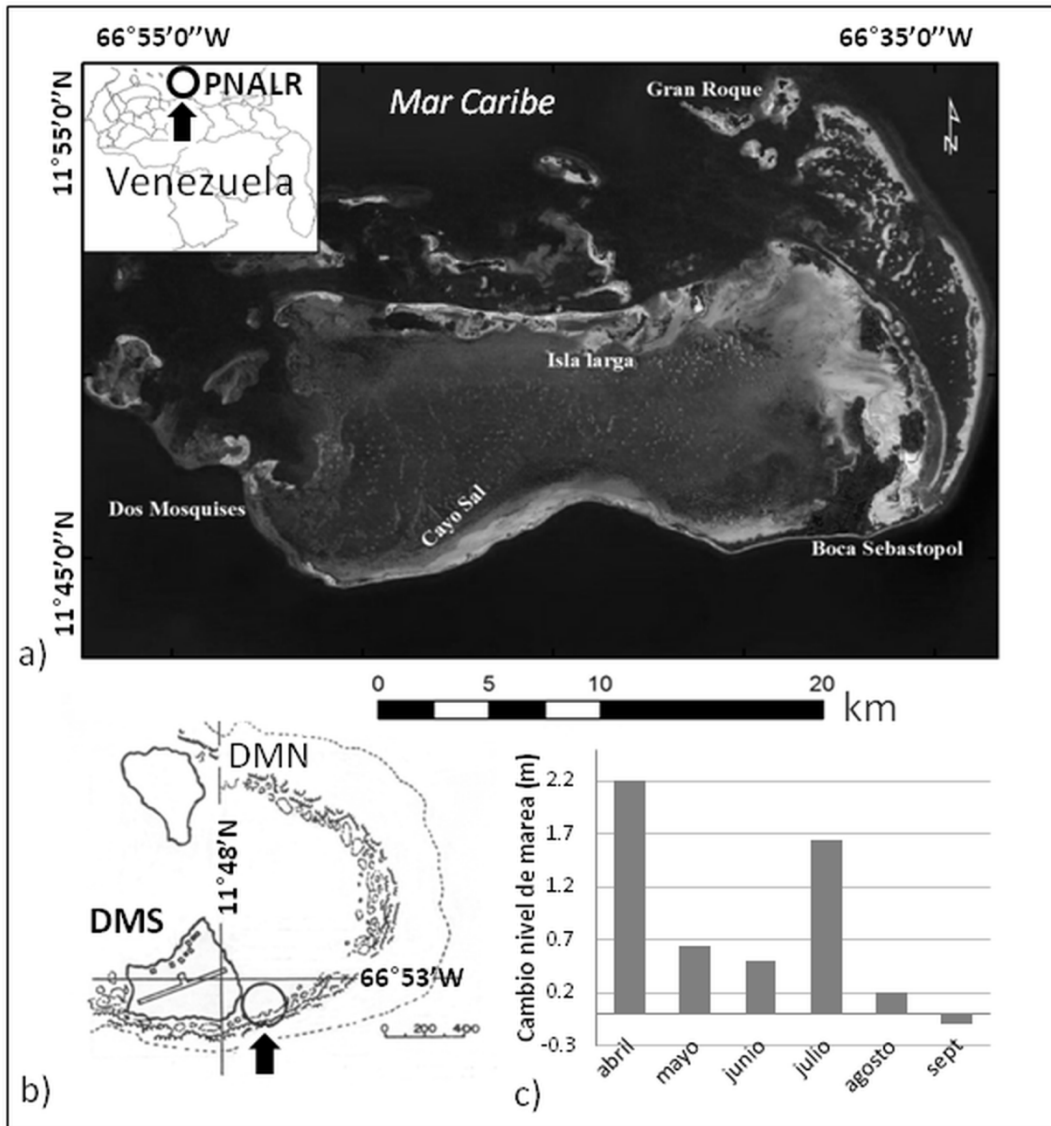


Fig. 1. a) Situación relativa del Parque Nacional Archipiélago Los Roques (PNALR) en Venezuela y ubicación de Dos Mosquises en el Parque, b) Situación geográfica de Dos Mosquises Sur (DMS) y Norte (DMN), área de estudio señalizada en DMS; d) Cambio del nivel de marea (m) entre horarios para cada mes.

fue diferenciado y fue tomada la longitud del caparazón (LC) desde la base del rostro hasta el borde posterior del mismo (longitud del caparazón postorbital), por medio de un micrómetro ocular he indicado en milímetros. La identificación de los ejemplares fue corroborada por especialistas y contrastada con ejemplares de museo y con la descripción original de la especie. Los ejemplares fueron depositados en la Colección de Crustáceos del Centro Museo de Biología de la Universidad Central de Venezuela (Centro MBUCV). La validez de los taxones determinados se corroboró en la base de datos del Registro Mundial de Especies Marinas (WoRMS 2020).

Parámetros ambientales: fueron medidas la temperatura del agua, la profundidad y el nivel de marea en cada muestreo; al inicio de los muestreos fueron establecidos cinco puntos para las mediciones de la profundidad.

Análisis de datos: para cada mes y horario fue determinado el número de especies (riqueza) y la abundancia relativa de individuos, expresada como el número de individuos por área cubierta (ind/m<sup>2</sup>). Con el fin de evaluar la posible relación entre los parámetros físicos y biológicos fue aplicado un análisis de correlación (Spearman) entre: la abundancia total y riqueza, con la temperatura del agua y profundidad. Las especies comunes fueron definidas con base en su abundancia y frecuencia de aparición. Fue realizado un análisis no paramétrico de Ordenamiento Multidimensional (NMDS-siglas en inglés) empleando una matriz de similitud Bray-Curtis con el fin de explorar posibles agrupamientos entre meses y horarios; los resultados son representados en gráficos de burbujas.

Fue aplicado un Análisis de Varianza de dos factores basado en permutaciones PERMANOVA (ANDERSON 2001) con el fin de poner a prueba las hipótesis nulas que plantean la no variación de la abundancia total y riqueza con el mes y horario, y de la abundancia de especies comunes y el porcentaje de hembras ovígeras con el mes y horario. Los datos fueron transformados a raíz cuadrada, empleando la distancia Euclideana para la riqueza y el índice de similitud Bray-Curtis para la abundancia. Los factores mes y horario fueron considerados fijos, con seis y dos niveles respectivamente. Para comparar la abundancia de las especies comunes entre meses y horarios fue empleado un diseño en bloques (sin repetición) al aplicar el PERMANOVA (ANDERSON *et al.* 2008). Fueron realizadas pruebas *a posteriori* para los términos estadísticamente significativos; se aplicó la

probabilidad de Monte Carlo *p* (MC), cuando el número de permutaciones fue muy bajo. Los componentes de variación (suma de cuadrados de los efectos fijos dividido por los apropiados grados de libertad) para cada término en el modelo de PERMANOVA fueron estimados como una medida de la magnitud del efecto (ANDERSON *et al.* 2008).

Fue aplicado el modelo log-lineal jerárquico de tres vías (mes, horario, intervalos de clase por especie) para la distribución de frecuencias de tallas de las especies comunes; fue puesta a prueba la hipótesis de homogeneidad de proporciones, la cual plantea una distribución de frecuencias para las distintas clases de talla, independiente de las variables mes y hora. Fueron contrastados los modelos de completa independencia y de independencia de un factor. El estadístico de chi-cuadrada de relación de verosimilitud ( $G^2$ ) fue empleado para medir el grado de asociación. Los residuales estandarizados fueron graficados para mostrar las tendencias en las distintas clases de tallas SOKAL & ROHLF (1997). Los diversos análisis fueron llevados a cabo usando los programas estadísticos SPSS (1999) y PRIMER V6 & PERMANOVA+ (ANDERSON *et al.* 2008).

## RESULTADOS

Composición global de la comunidad: fueron recolectados 2565 individuos repartidos en 6 familias, 11 géneros y 24 especies (Tabla 1). La familia Palaemonidae mostró la mayor abundancia de individuos, mientras que los Alpheidae dominaron en cuanto al número de especies. Del total de especies, cinco representaron el 87,7% del total de individuos y fueron observadas durante todos los muestreos, por lo cual son consideradas especies comunes o típicas; estas fueron: *Alpheus packardii* KINGSLEY 1880, *Cuapetes americanus* (KINGSLEY 1878), *Metapenaopsis smithi* (SCHMITT 1924), *Processa bermudensis* (RANKIN 1900) y *P. fimbriata* MANNING & CHACE 1971 (Fig. 2a). De las 24 especies recolectadas, 18 son compartidas en ambos horarios, cinco resultaron exclusivas del crepúsculo: *Alpheus armatus* RATHBUN 1901, *A. floridanus* KINGSLEY 1878, *Hippolyte zostericola* (SMITH 1873), *Automate dolichognatha* DE MAN 1888, *Processa famelica* MANNING & HART 1991; mientras que solo una de ellas fue exclusiva de la medianoche, *Processa* sp. LEACH 1815.

Variación entre meses y horarios de toda la comunidad: la abundancia promedio varió entre  $3,3 \pm 0,8$  ind/m<sup>2</sup> y  $10,6 \pm 1,6$  ind/m<sup>2</sup> (media  $\pm$  error estándar) en

horas del crepúsculo, y entre  $4,3 \pm 0,7$  ind/m<sup>2</sup> y  $17,5 \pm 2,4$  ind/m<sup>2</sup> durante la medianoche, registrando un mínimo de 1,7 ind/m<sup>2</sup> en el mes de julio (crepúsculo) y un máximo de 24,9 ind/m<sup>2</sup> durante el mes de agosto (medianoche). Fue observada una interacción significativa en la abundancia relativa entre meses y horarios (PERMANOVA; Pseudo- $F_{5,48} = 3,62$ ;  $p = 0,0038$ ), indicando que el efecto del horario sobre la abundancia varía de acuerdo al mes. Los resultados de la prueba *a posteriori* señalaron las mínimas abundancias para el mes de junio (ambos horarios) y julio (crepúsculo) y las máximas para el mes de agosto (medianoche). Las diferencias entre horarios fueron observadas solo durante los meses de julio y agosto, cuando fueron registrados valores significativamente superiores durante la medianoche

(Fig. 2b). El término mes del PERMANOVA presentó un mayor efecto (36,5%) con respecto al horario (10%), la interacción (22,4%) y al error residual (30,9%).

La riqueza (número de especies) varió significativamente entre meses (PERMANOVA; Pseudo- $F_{5,48} = 10,22$ ;  $p = 0,0001$ ); no fueron halladas diferencias entre horarios. La máxima riqueza fue observada en el mes de agosto y los menores valores fueron registrados en mayo, junio y septiembre (Fig. 2c).

Variación entre meses y horarios de las especies comunes: la abundancia de las especies comunes varió entre meses (PERMANOVA; Pseudo- $F_{5,5} = 10,99$ ;  $p = 0,0002$ ) mas no entre horarios (PERMANOVA; Pseudo- $F_{1,5} = 2,51$ ;  $p = 0,1964$ ). El término mes del

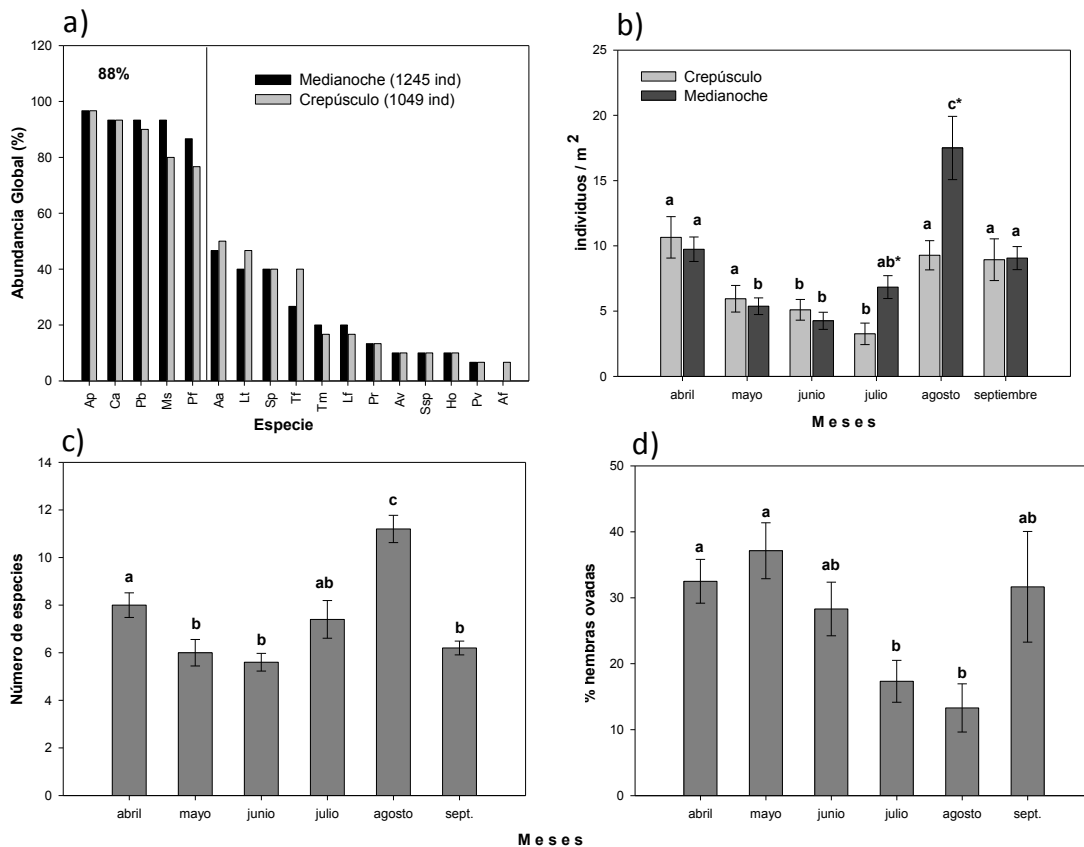


Fig. 2. a) Abundancia global de especies recolectadas en el PNALR. Abreviaturas para las especies Aa: *Alpheus armillatus*, Af: *A. floridanus*, Ap: *A. packardii*, Av: *A. viridari*, Ca: *Cuapetes americanus*, Ho: *Hippolyte obliquimanus*, Lf: *Latreutes fucorum*, Lt: *Leander tenuicornis*, Ms: *Metapenaeopsis smithi*, Pr: *Periclimenes rathbunae*, Pb: *Processa bermudensis*, Pf: *P. fimbriata*, Pv: *P. vicina*, Sp: *Sicyonia parri*, Ssp: *Salmoneus* sp., Tf: *Thor floridanus*, Tm: *T. manningi*. Las especies con un solo ejemplar no fueron representadas. b) Abundancia relativa (ind / m<sup>2</sup>) mensual y entre horarios para la comunidad de camarones total. c) Riqueza promedio mensual. d) Porcentaje promedio mensual de hembras ovigeras (especies comunes). Las barras verticales indican el error estándar. Las letras iguales indican grupos homogéneos según prueba *a posteriori* del PERMANOVA. El asterisco en la Fig. 2b indica diferencias significativas entre horarios (Prueba *a posteriori* mes de julio:  $t = 3,04$ ;  $p = 0,0316$ ; mes de agosto  $t = 3,19$ ;  $p = 0,0074$ ).

PERMANOVA presentó un mayor efecto (61%) con respecto al horario (12%) y al error residual (27%). Los resultados de la prueba *a posteriori* señalaron diferencias significativas solo entre los meses de junio y septiembre (Pseudo t = 17,08; *p* (MC) = 0,032). Los meses de junio,

septiembre y agosto (medianoche) fueron separados por el análisis NMDS con 95% de confianza (Fig. 3a), lo cual demuestra disimilaridad entre estos meses en función de la abundancia total de individuos, mientras que el resto de los meses (ambos horarios) tienden

Tabla 1. Clasificación según AHYON *et al.* (2011) de las especies de camarones halladas en una pradera somera de *Thalassia testudinum* del Parque Nacional Archipiélago Los Roques. Se presenta entre paréntesis el número de especies y número de individuos total por familia, respectivamente.

Suborden	Superfamilia	Familia	Especie
Dendrobranchiata	Penaeoidea	Penaeidae (1/ 302)	<i>Metapenaeopsis smithi</i> (Schmitt, 1924) Ms
		Sicyoniidae (1/ 38)	** <i>Sicyonia parri</i> (Burkenroad, 1934) Sp
Pleocyemata (Infraorden Caridea)	Alpheoidea	Alpheidae (8 / 746)	<i>Alpheus packardii</i> (Kingsley, 1878) Ap
			<i>Alpheus armillatus</i> H, Milne Edwards, 1837 Aa
			<i>Alpheus floridanus</i> (Kingsley, 1878) Af
			<i>Alpheus viridari</i> (Armstrong, 1949) Av
			<i>Alpheus armatus</i> Rathbun, 1901 Aaa
			<i>Alpheus heterochaelis</i> Say, 1818 Ah
			<i>Automate dolichognatha</i> de Mann, 1888 Aud
			<i>Salmones sp.</i> , Holthuis, 1955 Ssp
		Hippolytidae (5 / 93)	<i>Thor floridanus</i> Kingsley, 1878 Tf
			<i>Thor manningi</i> Chace, 1972 Tm
			* <i>Hippolyte obliquimanus</i> Dana, 1852 Ho
			* <i>Hippolyte zostericola</i> (Smith, 1873) Hz
			<i>Latreutes fucorum</i> (Fabricius, 1798) Lf
	Palaemonoidea	Palaemonidae (3/ 777)	<i>Cuapetes americanus</i> (Kingsley, 1878) Ca
			<i>Leander tenuicornis</i> (Say, 1818) Lt
			<i>Periclimenes rathbunae</i> Schmitt, 1924 Pr
	Processoidea	Processidae (6 / 647)	<i>Processa bermudensis</i> (Rankin, 1900) Pb
			<i>Processa fimbriata</i> Manning & Chace, 1971 Pfi
			* <i>Processa vicina</i> Manning & Chace, 1971 Pv
			** <i>Processa wheeleri</i> Lebour, 1941 Pw
			** <i>Processa famelica</i> Manning & Hart, 1991 Pfa
			<i>Processa sp.</i> , Leach, 1815 Psp

\*\*nuevas adiciones a la carcinofauna venezolana

\* nuevas adiciones al Parque Nacional Archipiélago Los Roques

a agruparse hacia el centro de la gráfica en un grupo relativamente homogéneo. La inspección de los gráficos de burbujas permitió ver el comportamiento de las abundancias, en particular cuatro especies exhibieron mayores abundancias durante la medianoche de agosto, estas fueron: *C. americanus* (Ca), *P. bermudensis* (Pb), *P. fimbriata* (Pf) y *M. smithi* (Ms) (Fig. 3b, d, e, f); no obstante algunas de las especies presentaron pulsos de abundancia de menor intensidad en otros meses (Pf, Ms) (Fig. 3e,f.). *Alpheus packardii* (Ap) mostró sus máximos de abundancia en septiembre, presentando también otros pulsos aunque de menor abundancia en agosto (medianoche) y en abril-mayo (ambos horarios) (Fig. 3c). El porcentaje de hembras ovígeras en las

especies comunes disminuyó en los meses de julio y agosto, cuando se observaron valores significativamente inferiores (PERMANOVA Pseudo- $F_{5,12} = 3,94$ ;  $p$  (MC) = 0,0232) (Fig. 2d).

Modelos log-lineales para la distribución de frecuencia de tallas en las especies comunes: las mayores tallas estuvieron cerca de los 10 mm de LC y se observaron en la especie *M. smithi* del suborden Dendrobranchiata. El resto de las especies comunes presentaron tallas que se ubicaron por debajo de los 6 mm de LC, perteneciendo al infaorden Caridea. Con base en la talla mínima encontrada para hembras ovígeras se estableció el límite superior para individuos juveniles. En los análisis log-lineales realizados para las especies

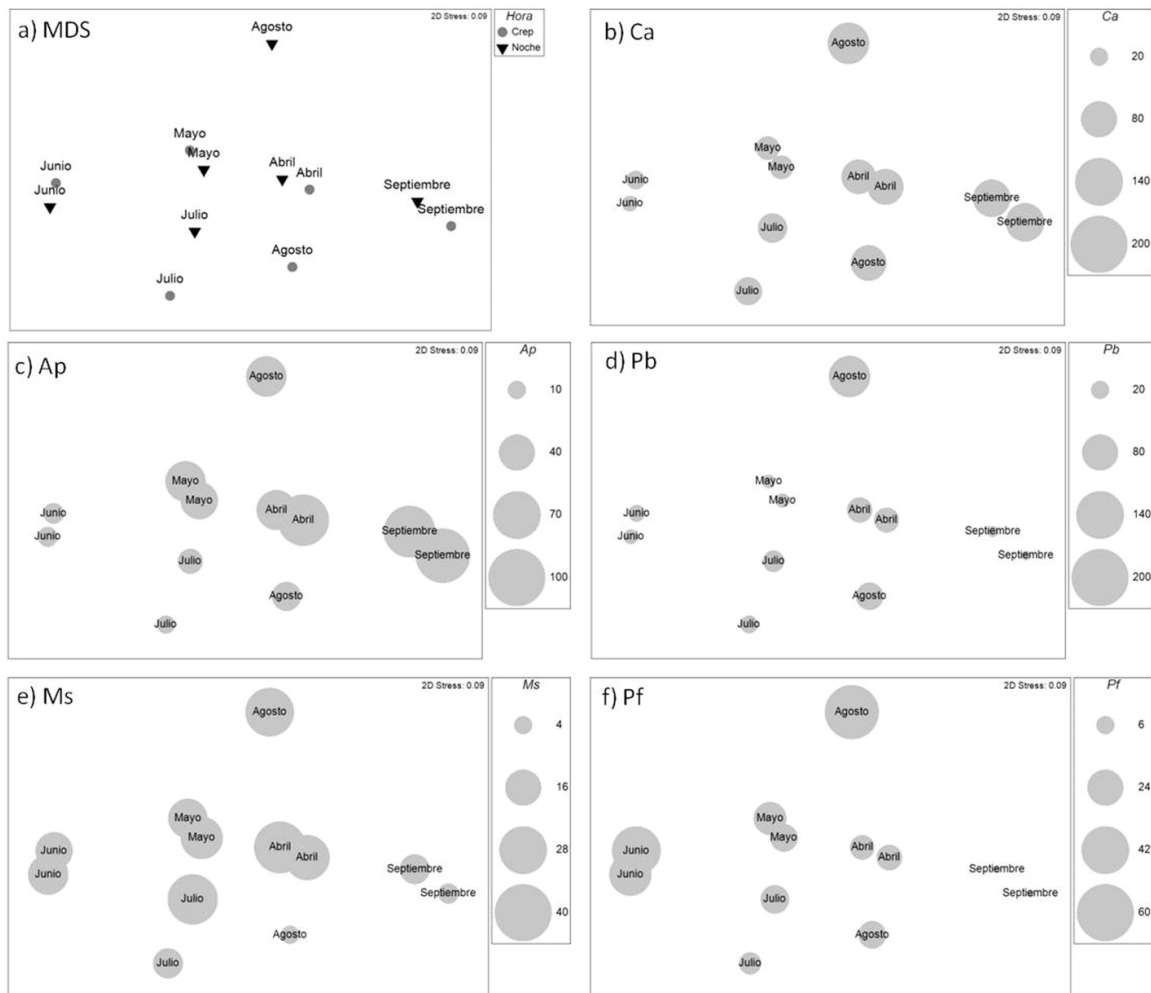


Fig. 3. a) Análisis de ordenación NMS basado en la matriz de abundancia (Bray-Curtis) de las especies comunes por mes y horario (crepúsculo y medianoche). 4 b-f) Gráfico de Burbujas mostrando la abundancia mensual y por horario de las especies comunes. Abreviaturas para las especies son indicadas en la Fig. 2.

comunes, se excluyó al peneido *M. smithi* debido a la limitación de establecer su talla juvenil con el criterio empleado (talla mínima de hembras ovígeras).

Al analizar los modelos log-lineal se observó que el  $G^2$  del modelo de independencia total en cada una de las especies comunes, fue suficientemente grande para rechazar la hipótesis de independencia total (Tabla 2); por lo tanto fueron analizados los modelos de jerarquía inmediata superior (modelo de independencia de un factor), observando que la mayor variación ocurrió cuando se incorporó la interacción Clase de talla\*Mes independiente del Horario (C\*M H). Este resultado expresa que la variable “mes” presenta una relación con la distribución de tallas en cada especie, explicando la mayor parte de las variaciones observadas. Para determinar cómo opera la variable “mes” sobre las clases de talla de cada especie, fue analizado el modelo de independencia de un factor (C\*H M) (Tabla 2). El análisis de los residuales estandarizados para este modelo demostró en cuáles clases de tallas hay dependencia respecto del mes. Fueron obtenidos valores por encima de los esperados en la clase de talla  $C_1$  (juveniles) durante el mes de agosto en tres de las especies comunes (Ca, Ap, y Pb), y en el mes de julio para la especie Pf (Fig. 4). En Ap esto ocurrió en el horario nocturno mientras que en las especies Ca y Pf ocurrió al crepúsculo, y en Pb en ambos horarios se mantuvieron valores superiores a los esperados. En la clase C2 correspondiente también a juveniles, fueron observados valores por encima de los esperados durante la medianoche del mes de julio (Ca) y agosto (Ap, Pb, Pf) aunque en Pf también fueron detectados pulsos de abundancia por encima de los esperados durante el horario del crepúsculo del mes de junio (Fig. 4). Las especies Ap y Pb presentaron

tendencias similares entre C2 y C1 de la distribución de tallas. El resto de las clases de talla correspondientes a individuos adultos, presentaron valores por encima de los esperados solo en el mes de septiembre (Ca, Ap, Pb, Pf) y en abril-mayo (Pb-Pf) respectivamente.

Parámetros ambientales: la temperatura del agua presentó una media global de  $28,1 \pm 1,5^\circ\text{C}$  (media $\pm$ DE); el menor valor fue observado durante el mes de junio ( $26,0^\circ\text{C}$ ) y el máximo en septiembre ( $31,0^\circ\text{C}$ ). Fue registrada una temperatura ligeramente menor en el horario nocturno, sin presentarse diferencias significativas entre horarios ( $27,6 \pm 1,6^\circ\text{C}$  medianoche;  $28,5 \pm 1,3^\circ\text{C}$  crepúsculo) ( $t_{\text{test}}, p = 0,29$ ). La profundidad promedio de la pradera fue de  $50,0 \pm 3,3$  cm (amplitud=  $22,0$ - $81,0$  cm), fueron observadas diferencias significativas entre horarios, siendo mayor la profundidad durante la medianoche respecto al crepúsculo:  $53,8 \pm 2,8$  cm frente a  $46,5 \pm 3,1$  cm respectivamente ( $t_{\text{test}}, p = 0,045$ ). En los meses de abril y julio fueron observadas las mayores variaciones del nivel de marea entre horarios (Fig. 1). La abundancia total de individuos y la riqueza no mostraron relación ( $r = -0,07$  y  $0,19$  respectivamente;  $p > 0,05$ ;  $n = 60$ ) con las variables ambientales (temperatura, profundidad).

## DISCUSIÓN

### Composición de especies

El número de especies de camarones encontrados en este trabajo es superior al registrado para otras praderas someras del Caribe exploradas con similares artes de pesca. En Panamá HECK (1977) encontró 12 especies en dos años de estudio, mientras que BAUER (1985a) documentó 18 especies durante un año de estudio en Puerto Rico; por su parte DE GRAVE *et al.* (2006) consiguieron 14 especies en Honduras y MARIÑO *et al.*

Tabla 2. Largo de caparazón (LC) mínimo y máximo de cada especie, entre paréntesis el tamaño de muestra (# individuos). Resultados de los modelos log lineales de independencia total y de un factor (mes).  $G^2$ : estadístico Chi-cuadrada de relación de verosimilitud ( $G^2$ ), gl: grados de libertad, valor de probabilidad ( $p$ ). C: clases de tallas, H: horario, M: mes.

ESPECIE	LC (mm)		MODELO LOG-LINEAL JERÁRQUICO					
	Población total	Hembras ovígeras	Independencia total (C H M)			De un factor (C*H M)		
	Mín-máx. (#ind)	Mín-máx. (#ind)	$G^2$	gl	$p$	$G^2$	gl	$p$
<i>C. americanus</i>	0,78-3,45 (718)	1,56-3,45 (203)	191,3	38	< 0,05	186,44	35	< 0,001
<i>A. packardii</i>	1,11-5,78 (518)	2,99-5,78 (164)	83,8	38	< 0,05	80,7	35	< 0,001
<i>P. bermudensis</i>	0,78-4,62 (328)	2,60-4,62 (60)	34,9	49	< 0,05	131,5	45	< 0,001
<i>P. fimbriata</i>	1,24-5,46 (238)	3,18-4,62 (5)	73,7	38	< 0,05	71,1	35	< 0,001

(2018) documentaron 13 especies en Venezuela. Las especies dominantes en todos los ejemplos anteriores pertenecen a la familia Hippolytidae. En nuestros resultados del PNALR fueron registradas por una parte un mayor número de especies de camarones (24) y por

el otro la especie más abundante pertenece a la familia Palaemonidae (*C. americanus*), seguida por una especie de Alpheidae (*A. packardii*). No obstante, en las praderas de Puerto Rico también han sido numéricamente importantes las especies *C. americanus* y *Alpheus*

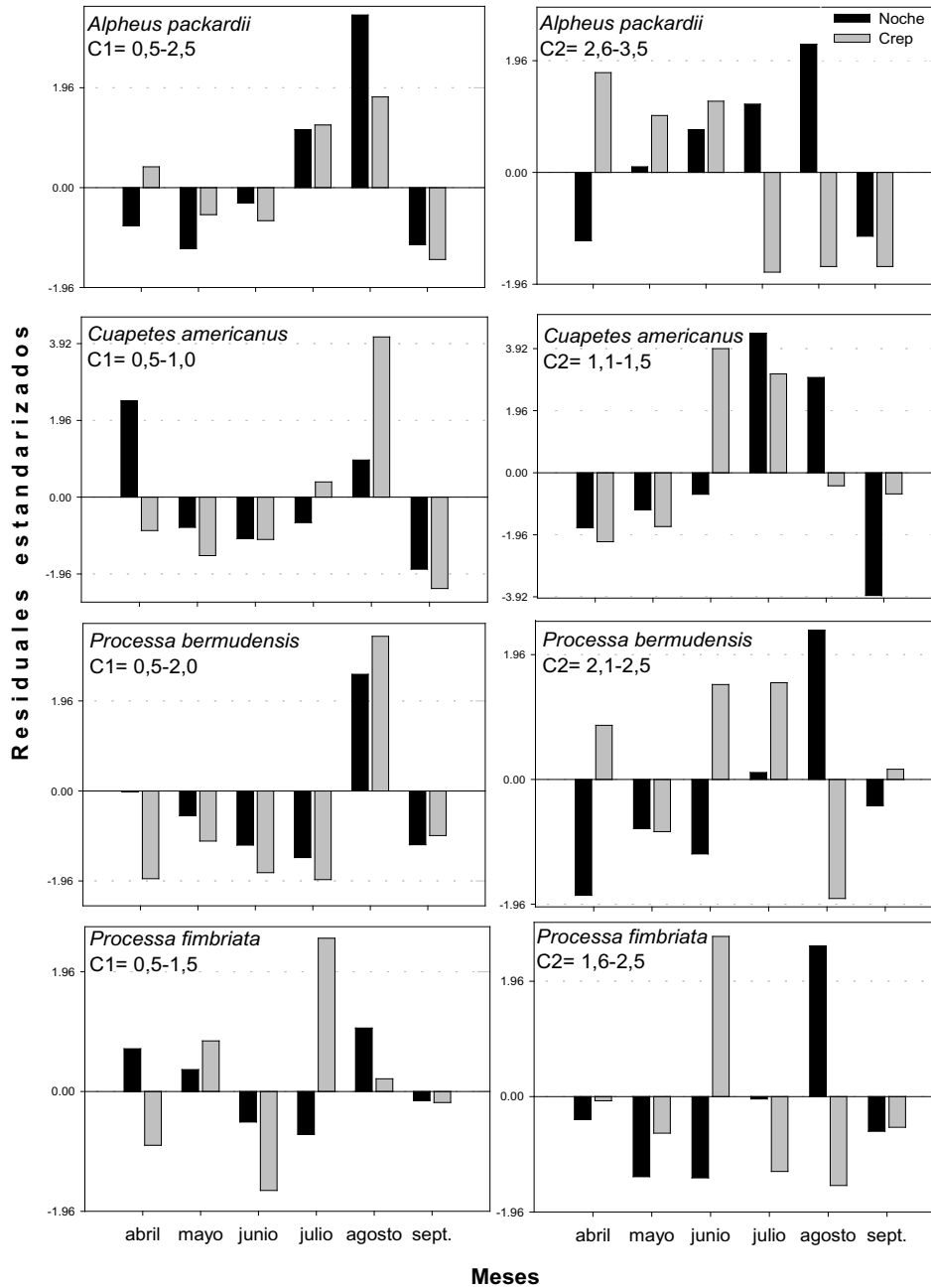


Fig. 4. Residuales estandarizados ajustados de las frecuencias de tallas de los juveniles de especies comunes: clase C1, clase C2 en milímetros, entre meses y horarios (crepúsculo-medianoche). Se indica el intervalo de tallas (mm) para cada especie. Modelo log-lineal jerárquico de independencia de un factor. Valor crítico residual  $\pm 1,96$  indicado en cada gráfica.

*packardii* (BAUER 1985a) coincidiendo parcialmente con nuestros resultados.

En el PNALR los camarones peneidos estuvieron representados por *M. smithi* y *Sicyonia parri* (BURKENROAD 1934) encontrando a la primera especie con alta abundancia y frecuencia de aparición, sin embargo no fueron observados representantes del género *Penaeus* FABRICIUS 1798, el cual ha sido abundante en otros estudios. Por ejemplo en una investigación realizada en la Península de Paraguaná (Venezuela) fueron reportados gran cantidad de juveniles de *Penaeus schmitti* BURKENROAD 1936, asociados a lechos mixtos de *T. testudinum* y *H. wrightii*, además de las especies *Penaeus duorarum* BURKENROAD 1939 y *Penaeus brasiliensis* LATREILLE 1817 (MARIÑO *et al.* 2018). En lechos de Panamá, Golfo de México y Florida, *P. duorarum* ha sido la especie de peneido dominante (HECK 1977; GREENING & LIVINGSTON 1982; LEWIS 1984). En Puerto Rico también fueron registrados ejemplares juveniles de *Penaeus* sp. (postlarva) (BAUER 1985b). Las especies del género *Penaeus* spp. son comunes de zonas estuarinas con influencia de descargas de agua dulce provenientes de ríos que drenan al mar. Por lo que es de esperar su ausencia en praderas localizadas en zonas insulares donde no existen cuerpos de agua dulce, como es el caso de la pradera en estudio localizada en un archipiélago el PNALR.

De las 24 especies de camarones registradas en este estudio, tres especies representan nuevas adiciones a la fauna de crustáceos decápodos del PNALR: *Hippolyte obliquimanus* DANA 1852, *H. zostericola* (SMITH 1873) y *Processa vicina* MANNING & CHACE 1971 y tres son nuevos registros para Venezuela: *Processa wheeleri* LEBOUR 1941, *Processa famelica* MANNING & HART 1991 y *Sicyonia parri*. Sobre *P. wheeleri* se conoce el material tipo recolectado cerca de Bermuda durante dragados nocturnos (MANNING & CHACE 1971), también ha sido recolectada en Yucatán y el Golfo de México, sobre fondo de arena (FELDER *et al.* 2009). Respecto a la especie *P. famelica* solo se conoce el material tipo recolectado en Bermuda en horario diurno sobre arena libre de vegetación asociada a organismos de la infauna (MANNING & HART 1991), en este trabajo fue hallada en asociación con lechos someros de *T. testudinum* durante el horario del crepúsculo.

#### Abundancia mensual y entre horarios

Nuestros resultados revelaron diferencias en la abundancia de camarones entre meses y horarios,

observando una mayor abundancia en julio y agosto durante la medianoche. La mayor abundancia nocturna de camarones ha sido atribuida a una mayor actividad nocturna de dichas especies tanto en zonas tropicales como subtropicales mencionando en particular las especies de los géneros *Processa* y *Alpheus* (GREENING & LIVINGSTON 1982; BAUER 1985a, 1985b; DE GRAVE *et al.* 2006; GARCÍA-RASO *et al.* 2006). Referente a los peneidos, se ha observado que éstos en el día permanecen enterrados bajo el sedimento, emergiendo después de la caída del sol e incrementando su actividad a medida que aumenta la oscuridad (BAUER 1985b). Nuestros resultados coinciden parcialmente con lo observado en la literatura, en particular en las especies *M. smithi*, *P. bermudensis* y *P. fimbriata*, las cuales presentaron mayor abundancia relativa durante la medianoche. Este patrón de actividad observado en camarones de lechos de hierbas marinas se ha vinculado a una mayor facilidad diurna para evadir las redes y los depredadores, y a una migración nocturna hacia estos lechos para alimentarse (HECK 1977; GREENING & LIVINGSTON 1982; BAUER 1985a; GARCÍA-RASO *et al.* 2006; DE GRAVE *et al.* 2006).

Se ha mencionado que es muy plausible que los camarones del género *Processa* LEACH 1815 (e.g. *Processa australiensis* BAKER 1907) se trasladen hacia lechos de pastos marinos durante la noche desde zonas adyacentes —parches de arena desnuda o arrecifes cercanos— en búsqueda de refugio o alimento, siendo raras o ausentes durante el día (GARCÍA-RASO *et al.* 2006; UNSWORTH *et al.* 2010). Respecto a las especies del género *Processa* observadas en el PNALR, *P. bermudensis* y *P. fimbriata* fueron especies comunes de la pradera apareciendo en todos los meses y horarios, lo cual sugiere que son residentes que caracterizan estos hábitats. La literatura respalda esta observación ya que ambas especies han sido encontradas en varios estudios, en lechos marinos del Caribe en horas de la noche (FELDER *et al.* 2009; DE GRAVE & FELDER 2012; MARIÑO *et al.* 2018). No obstante, también han sido recolectadas ocasionalmente durante el día entre restos de conchas marinas erosionadas y entre cascajos (DE GRAVE & FELDER 2012). La posibilidad que ocurran migraciones desde otros hábitats adyacentes en especies de este género, podría suceder con aquellas que aparecieron ocasionalmente en la pradera, como por ejemplo: *P. wheeleri*, *P. famelica* y *P. vicina*. Estas especies han sido encontradas, en otros estudios, sobre fondos de arena (FELDER *et al.* 2009) y en ciertos casos asociadas a madrigueras (*P. famelica*) en fondos

fangosos (MANNING & HART 1991). Queda entonces evidenciar estos sucesos en futuros estudios.

La estructura de la comunidad de camarones está significativamente influenciada por los ciclos diurnos y la acción de la marea en praderas de Indonesia, donde las máximas abundancias y riqueza han sido registradas durante horas nocturnas y en luna creciente; y se ha propuesto que la presencia de menores corrientes de marea durante fase creciente, facilita el movimiento de los camarones y permite una mayor actividad de éstos, en relación a momentos de fuertes corrientes y amplios cambios diarios de marea asociados a la luna llena (UNSWORTH *et al.* 2010). En el presente estudio las mayores abundancias observadas en la medianoche del mes de agosto, transcurrieron acompañadas de uno de los menores cambios de marea observado entre el crepúsculo y la medianoche. Esta poca variación de la marea entre horarios, que mantuvo un nivel estable de la profundidad, pudo favorecer las altas abundancias observada en las poblaciones de camarones durante esa temporada, sobre todo si consideramos que es una pradera somera adyacente a la costa. Sin embargo, debe continuarse la investigación sobre estos temas para comprobar la posible relación entre los niveles de marea, las fases lunares y la abundancia de camarones.

En el PNALR las especies comunes mostraron pulsos de abundancia en distintos meses a lo largo del periodo de estudio, pudiéndose observar más de un pulso en algunas especies; en particular se detectó una concordancia en el incremento de la abundancia durante la medianoche de agosto en las especies comunes. El análisis de distribución de frecuencia de tallas a través de los modelos log-lineales permitió distinguir, al examinar los residuales, que la clase correspondiente a juveniles sufrió un incremento repentino en la medianoche de julio y agosto para las especies *A. packardii* (Ap), *C. americanus* (Ca) y *P. bermudensis* (Pb); en el caso de *P. fimbriata* esto ocurrió en julio. Estos pulsos de juveniles coincidieron con el periodo de menor porcentaje de hembras ovígeras. Si consideramos que se trata de juveniles entonces el patrón observado se puede atribuir a un fenómeno de incorporación de nuevos reclutas a la primera clase de tallas, como resultado de un desove masivo ocurrido probablemente un par de meses antes, cuando se detectaron entre abril y mayo los máximos porcentajes de hembras ovígeras. Hembras ovígeras de las especies comunes se observaron durante los meses del estudio en la pradera estudiada sugiriendo

reproducción continua, no obstante durante julio y agosto este porcentaje disminuyó presentando mínimos valores. En lechos marinos del Caribe se ha observado previamente reproducción continua en camarones y otros crustáceos, resaltando las variaciones estacionales en dichos valores (HECK 1977; BAUER 1989, 2004).

Nuestros resultados refieren que la incorporación de juveniles de las especies comunes ocurrió durante los meses de julio y agosto sugiriendo la influencia del mismo conjunto de factores sobre este proceso de reclutamiento en la comunidad de camarones estudiada. La pradera en estudio se encontró libre de cúmulos de algas a la deriva durante el periodo evaluado, por lo cual se descarta la posible relación entre la abundancia de camarones y presencia de algas, como fue mencionado por GORE *et al.* (1981) en lechos marinos subtropicales. La temperatura presentó poca variación y no mostró relación con la abundancia de camarones; tampoco hay evidencias de fuertes cambios en la salinidad del agua en la zona de estudio (34-36) (CASANOVA *et al.* 2007). La fuerte fluctuación en la abundancia de la población de camarones observada en la pradera del PNALR puede estar relacionada con los procesos de historia de vida de las especies —eventos de reclutamiento larval— (BAUER 1989; LEVIN 2006), variación en la presión de depredación —alta abundancia de peces juveniles— (ROUGHGARDEN *et al.* 1988; VILLAMIZAR 1993) y/o el efecto combinado de factores bióticos y abióticos. ÁVILA *et al.* (2015) encontraron que la combinación de factores bióticos y abióticos explicó mejor la variación en la riqueza y abundancia de especies de macroinvertebrados en lechos marinos someros en la Laguna de Términos (Golfo de México); la biomasa de fanerógamas, la hidrodinámica de las aguas y la tasa de sedimentación y resuspensión de sedimentos fueron las variables que explicaron los cambios en la abundancia y riqueza según estos autores.

## CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES

Se observó una alta riqueza de especies en la pradera estudiada en relación con otras praderas someras del Caribe en las cuales se han empleado similares artes de pesca (HECK 1977; BAUER 1985a). Cinco especies se consideraron típicas apareciendo en todos los muestreos y en alta abundancia; se detectó una concordancia en el incremento de la abundancia de las especies comunes durante julio y agosto principalmente durante la medianoche. Este fenómeno fue el resultado

de la incorporación de juveniles para cuatro de las especies comunes, no obstante es probable que existan otros momentos del año para la incorporación de reclutas como se ha observado en praderas de Puerto Rico (BAUER 1989). Los pulsos de incorporación de juveniles detectados podrían estar relacionados con una combinación de factores bióticos y abióticos que actúan sinérgicamente, tales como la disponibilidad de alimento y/o la hidrodinámica de los patrones de corrientes. Investigaciones futuras deberán corroborar estas observaciones abarcando un mayor periodo de tiempo. Los resultados expuestos en este trabajo pueden emplearse como información de línea base ante los potenciales impactos ocasionados por eventos de carácter estocástico naturales o provocados por el ser humano (e.g. Huracanes, derrames de hidrocarburos).

#### AGRADECIMIENTOS

A la Fundación Científica Los Roques y a la Universidad Central de Venezuela quienes brindaron sus instalaciones y apoyo económico para la realización de esta investigación. A Grisel Velásquez (UNISIG-IVIC) por su asesoría durante la realización de los mapas. A la profesora Estrella Villamizar por su asesoría y apoyo durante los muestreos. Dedicamos este trabajo a la memoria del profesor Guido Pereira comprometido con la enseñanza e investigación en el área de la carcinología quien fungió como cotutor en este trabajo.

#### REFERENCIAS

- AGUIRRE-AGUIRRE, A., G. DUQUE & D.I. GÓMEZ-LÓPEZ. 2007. Caracterización de la fauna de macroinvertebrados epibentónicos asociados a praderas de *Thalassia testudinum* (Banks ex König, 1805) en La Guajira, Caribe colombiano. *Gulf Caribb. Fish. Inst.* 58: 56-61.
- AHYONG, S., J. LOWRY, M. ALONSO, R. BAMBER, G. BOXSHALL, P. CASTRO, S. GERKEN, G. KARAMAN, J. GOY, D. JONES, K. MELAND, C. ROGERS & J. SVAVARSSON. 2011. Subphylum Crustacea Brünnich, 1772. En: Z.-Q. ZHANG (Ed.) Animal biodiversity: An outline of higher-level classification and survey of taxonomic richness. *Zootaxa* 3148 (1): 165-191 (<http://www.mapress.com/zootaxa/2011/f/zt03148p191.pdf>).
- ANDERSON, M. 2001. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecol.* 26: 32-46 (<http://doi: 10.1111/j.1442-9993.2001.01070.pp.x>).
- ANDERSON, M., R.N. GORLEY & R.K. CLARKE. 2008. *Permanova+ for Primer: Guide to Software and Statistical Methods*. PRIMER-E, Plymouth, UK.
- ÁVILA, E., B. YÁÑEZ & L.E. VÁZQUEZ-MALDONADO. 2015. Influence of habitat structure and environmental regime on spatial distribution patterns of macroinvertebrate assemblages associated with seagrass beds in a southern Gulf of Mexico coastal lagoon. *Mar. Biol. Res.* 11(7): 1-10.
- BAUER, R.T. 1985a. Diel and seasonal variation in species composition and abundance of caridean shrimps (Crustacea, Decapoda) from seagrass meadows on the north coast of Puerto Rico. *B. Mar. Sci.* 36(1): 150-162.
- BAUER, R.T. 1985b. Penaeoid shrimp fauna from tropical seagrass meadows: species composition, diurnal, and seasonal variation in abundance. *Proc. Biol. Soc. Wash.* 98(1): 177-190.
- BAUER, R.T. 1989. Continuous reproduction and episodic recruitment in nine shrimp species inhabiting a tropical seagrass meadow. *J. Exp. Mar. Bio. Ecol.* 127(2): 175-187.
- BAUER, R.T. 2004. *Remarkable shrimps: adaptations and natural history of the carideans* (Vol. 7). University of Oklahoma Press. 279 pp.
- BARBA, E. 2012. Faunistic analysis of the caridean shrimps inhabiting seagrasses along the NW coast of the Gulf of Mexico and Caribbean Sea. *Rev. Biol. Trop.* 60(3): 1161-1175 (<http://10.15517/rbt.v60i3.1765>).
- BARBA, E., A. RAZ-GUZMAN & A.J. SÁNCHEZ. 2005. Distribution patterns of estuarine caridean shrimps in the southwestern Gulf of Mexico. *Crustaceana* 78 (6): 709-726 (<http://doi: 10.1163/156854005774353502>).
- BARBA, E., A.J. SÁNCHEZ, A. RAZ-GUZMAN & M.E. GALLEGOS. 2000. Dieta natural y tasa de forrajeo del carideo *Hippolyte zostericola* Smith sobre epífitas de *Thalassia testudinum* Banks et Solander ex König. *Hidrobiológica* 10: 139-146.
- BITTER, R. 1993. Estructura y función del campo de *Thalassia* como ecosistema. *Ecotrópicos* 6(2): 30-42.
- BITTER, R., G. DIDONNA & J. VIÉITEZ. 2009. Caracterización de la comunidad de moluscos asociada a *Thalassia*

- testudinum* en localidades del Parque Nacional Morrocoy, Venezuela. *Ciencia* 17(2): 151-168.
- CARMONA-SUÁREZ, C. 2007. Spatial distribution, density, and relative growth of *Microphrys bicornutus* (Latreille, 1826) (Brachyura: Majidae) in five biotopes in a *Thalassia* complex. *Sci. Mar.* 71(1): 5-14.
- CARMONA-SUÁREZ, C. 2013. Population dynamics and reproductive aspects of the decorator crab *Microphrys bicornutus* (Crustacea: Brachyura: Majidae) in an extreme shallow *Thalassia* complex. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K* 93(3): 725-731.
- CASANOVA, E., E. ZOPPY & E. MONTIEL. 2007. Caracterización espacial y temporal del zooplancton en el archipiélago Los Roques, Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela., Univ. Oriente* 46(1): 51-65.
- CHACE, F., JR. 1972. The shrimps of the Smithsonian-Bredin Caribbean expeditions with a summary of the West Indian shallow-water species (Crustacea: Decapoda: Natantia). *Smith. Contrib. Zool.* 98: 1-179 (<https://repository.si.edu/handle/10088/5474>).
- DE GRAVE, S. & D. FELDER. 2012. The genus *Processa* in the vicinity of Carrie Bow Cay (Belize) with description of a new species (Crustacea: Decapoda: Processidae). *Zootaxa* 3436(1): 41-50.
- DE GRAVE, S., D. LIVINGSTON & M. SPEIGHT. 2006. Diel variation in sea grass dwelling shrimp: when to sample at night? *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.* 86 (6): 1421-1422 (<http://dx.doi.org/10.1017/S0025315406014457>).
- FELDER, D., F. ÁLVAREZ, J. GOY & R. LEMAITRE. 2009. *Decapoda (Crustacea) of the Gulf of Mexico, with comments on the Amphionidacea*. En: D. L. FELDER & D. K. CAMP (Eds.): *Gulf of Mexico Origin, Waters, and Biota Volume 1, Biodiversity*. College Station, Texas, Texas A&M University Press: 1019-1104 (<http://decapoda.nhm.org/pdfs/31408/31408.pdf>).
- GARCÍA-RASO, J., M. MARTÍN, V. DIAZ, V. COBOS & M. MANJÓN-CABEZA. 2006. *Diel and seasonal changes in the structure of a Decapod (Crustacea: Decapoda) community of Cymodocea nodosa from Southeastern Spain (West Mediterranean Sea)*. En: THESSALOU-LEGAKI (Ed.) *Issues of Decapod Crustacean Biology*. Springer, Dordrecht 557: 59-68 ([http:// dx.doi.org/10.1007/1-4020-4756-8\\_8](http://dx.doi.org/10.1007/1-4020-4756-8_8)).
- GREENING H. & R. LIVINGSTON. 1982. Diel variation in the structure of seagrass-associated epibenthic macroinvertebrate communities. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 7:147-156.
- GORE R., E. GALLAGHER, L. SCOTTO & K. WILSON. 1981. Studies on Decapod Crustacea from the Indian River Region of Florida. XI. Community Composition, Structure, Biomass and Species Areal Relationships of Seagrass and Drift Algae Associated Macrocrustaceans. *Estuar. Coast. Shelf S.* 12(4): 485-508.
- HECK, K., JR. 1977. Comparative Species Richness, Composition, and Abundance of Invertebrates in Caribbean Seagrass (*Thalassia testudinum*) Meadows (Panamá). *Mar. Biol.* 41: 335-348.
- HECK, K., JR. & M. WEINSTEIN. 1989. Feeding habits of juvenile reef fishes associated with Panamanian seagrass meadows. *B. Mar. Sci.* 45(3): 629-636.
- HOLTHUIS, L. 1952. *A general revision of the Palaemonidae (Crustacea: Decapoda: Natantia) of the Americas. II. The subfamily Palaemoninae*. Allan Hancock Foundation Publications, Occasional Papers. 396 pp (<https://decapoda.nhm.org/pdfs/25763/25763.pdf>).
- JIMÉNEZ, M., D. BONE, G. PEREIRA & I. LIÑERO. 2005. Comunidad de moluscos bivalvos en una pradera de *Thalassia testudinum* en el Golfo de Cariaco, estado Sucre, Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela., Univ. Oriente* 44(1): 41-50.
- KITTING, C., 1984. Selectivity by dense populations of small invertebrates foraging among seagrass blade surfaces. *Estuaries* 7: 276-288.
- LEVIN, L. 2006. Recent progress in understanding larval dispersal: new directions and digressions. *Integr. Comp. Biol.* 46 (3): 282-297 (<https://doi.org/10.1093/icb/icj0>).
- LEWIS, FG. 1984. Distribution of macrobenthic crustaceans associated with *Thalassia*, *Halodule* and bare sand substrata. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 19(1): 101-113 (<http://www.int-res.com/articles/meps/19/m019p101.pdf>).
- LÓPEZ, B. 1992. *Caracterización de la comunidad de camarones (Crustacea: Decapoda: Natantia) de la epifauna asociados a una pradera somera de Thalassia testudinum en el Parque Nacional Archipiélago Los Roques*. Trab. Grad. Lic. Biología. Universidad Central de Venezuela, 101pp.

- MANNING, R. 1975. Two methods for collecting decapods in shallow water. *Crustaceana* 29(3): 317-319.
- MANNING, R. & JR. F. CHACE. 1971. Shrimps of the family Processidae from the northwestern Atlantic Ocean (Crustacea: Decapoda: Caridea). *Smith. Contr. Zool.* 503: 1-91 ([https://repository.si.edu/bitstream/handle/10088/5650/SCtZ-0089-Lo\\_res.pdf?sequence=2](https://repository.si.edu/bitstream/handle/10088/5650/SCtZ-0089-Lo_res.pdf?sequence=2)).
- MANNING, R. & C. HART. 1991. A new species of *Processa* from Bermuda (Crustacea: Decapoda: Caridea). *Proc. Biol. Soc. Washington* 104(2): 317-321.
- MARIÑO, J., M. MENDOZA & B. LÓPEZ-SÁNCHEZ. 2018. Composition and abundance of decapod crustaceans in mixed seagrass meadows in the Paraganá Peninsula, Venezuela. *Iheringia, Sér. Zool.* 108 (<http://dx.doi.org/10.1590/1678-4766e2018004>).
- NAGELKERKEN, I. & G. VAN DER VELDE. 2004. Relative importance of interlinked mangroves and seagrass beds as feeding habitats for juvenile reef fish on a Caribbean island. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 274:153-159 (<https://www.int-res.com/articles/meps2004/274/m274p153.pdf>).
- PÉREZ-FARFANTE, I. 1971. Western Atlantic Shrimps of the Genus *Metapenaeopsis* (Crustacea, Decapoda, Penaeidae), with descriptions of Three New Species. *Smith. Contr. Zool.* 79:1-37 (<https://repository.si.edu/handle/10088/5678>).
- PUENTES, L. & N. CAMPOS. 1992. Los camarones (Crustacea: Decapoda: Natantia) asociados a praderas de *Thalassia testudinum* Banks ex Köning, en la región de Santa Marta, Caribe colombiano. *Caldasia* 17(1): 121-132.
- RODRÍGUEZ, B. 1986. *Los camarones (Crustacea: Decapoda: Natantia) del Parque Nacional Archipiélago de los Roques*. Trab. Grad. Lic. Biología. Universidad Central de Venezuela, 350pp.
- RODRÍGUEZ, G. 1980. *Crustáceos Decápodos de Venezuela*. Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas, Caracas, 444pp.
- RODRÍGUEZ, C. & E. VILLAMIZAR. 2000. Fauna bentónica asociada a *Thalassia testudinum* (Hydrocharitaceae) en el Parque Nacional Morrocoy, Venezuela. *Rev. Biol. Trop.* 48(1): 243-249.
- ROUGHGARDEN, J., S. GAINES & H. POSSINGHAM. 1988. Recruitment dynamics in complex life cycles. *Science* 241(4872): 1460-1466 (<http://dx.doi.org/10.1126/science.11538249>).
- SOKAL, R. & F. ROHLF. 1997. *Biometry*. Third Edition. WH Freeman and Company, New York.
- SPSS. 1999. SPSS Base 10.0 for Windows user's guide (SPSS, Chicago, IL).
- THAYER, G., K. BJORNAL, J. OGDEN, S. WILLIAMS & J. ZIEMAN. 1984. Role of larger herbivores in seagrass communities. *Estuaries* 7(4): 351-376 (<http://dx.doi.org/10.1007/BF02689629>).
- TUSSENBROEK, B. VAN., N. VILLAMIL, J. MÁRQUEZ-GUZMÁN, R. WONG, L. MONROY-VELÁZQUEZ & V. SOLIS-WEISS. 2016. Experimental evidence of pollination in marine flowers by invertebrate fauna. *Nat. Commun.* 7(1): 1-6 (<https://www.nature.com/articles/ncomms12980.pdf?origin=ppub>).
- UNSWORTH, R., S. DE GRAVE & L. GOULDING. 2010. Influence of environmental cycles upon a seagrass caridean shrimp assemblage. *Raffles B. Zool.* 58(2): 349-355 (<http://dx.doi.org/10.1111/j.1755-263X.2010.00101.x>).
- VERA, B. 2008. *Contributions of Seagrass Ecosystems to the Venezuelan coastline vegetation*. En: GARCÍA-SUCRE, M., H. LIETH & B. HERZOG (Eds.) *Mangroves and Halophytes: Restoration and utilization*. Germany: Springer-Verlag, 123-135.
- VILLAMIZAR, E. 1993. Evaluación de la comunidad de peces en algunas praderas de fanerógamas marinas del Parque Nacional Archipiélago de los Roques. Trab. Grad. Doc. Ciencias. Universidad Central de Venezuela, 350pp.
- VILLAMIZAR, E. & J. ZAMARRO. 2001. *La vegetación*. En: *Guía del Parque Nacional Archipiélago Los Roques*. Ed. Zamarro, J. Agencia Española de Cooperación Internacional, Madrid, España. 99-108.
- WoRMS. 2020. WoRMS taxon search. World Register of Marine Species. (<http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=search>).

RECIBIDO: ENERO 2020

ACEPTADO: MARZO 2020