

PROGRAMACIÓN TEMPORAL EN LA MIGRACIÓN DE JUVENILES DE
CAMARONES ANFÍDROMOS DEL GÉNERO *MACROBRACHIUM* (Bate, 1868)
EN LA CIÉNAGA DEL TOTUMO (CARIBE COLOMBIANO)

MARIA ALEJANDRA MATA URBANO

Trabajo de grado para optar al título de Biólogo Marino.

Director

ESTEBAN ZARZA GONZALEZ

Biólogo Marino – MSc.

UNIVERSIDAD DEL SINÚ SECCIONAL CARTAGENA
FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES
ESCUELA DE BIOLOGÍA MARINA

CARTAGENA
2025

Dedicatoria:

A mi amada madre, Olga María Urbano Rubio, cuyo amor incondicional, sacrificio y constante apoyo han sido la fuerza impulsora detrás de cada logro en este viaje académico. Tu presencia y tus palabras de aliento fueron el faro que iluminó mi camino en los momentos más oscuros y durante mis batallas. Tu dedicación y ánimo han sido mi inspiración constante, y cada logro alcanzado en esta tesis es un reflejo del amor y la determinación que me has inculcado.

A mi segunda madre, Gloria Cristina Villa, quien, con su infinita bondad, me devolvió la esperanza en este sueño que creía perdido. Gracias por creer en mí.

A ambas, les agradezco desde lo más profundo de mi corazón por estar siempre a mi lado, por confiar en mí cuando yo dudé, y por nunca dejar de apoyarme en este viaje. Su presencia en mi vida ha sido mi mayor bendición y fortaleza.

A mis madres, Olga María Urbano Rubio y Gloria Cristina Villa, con todo mi amor y gratitud, dedico este logro.

Agradecimientos:

Principalmente, agradezco a Dios por bendecirme con la presencia de tantas personas maravillosas en mi vida, quienes me han ayudado a llegar hasta aquí. Me han acompañado durante el arduo camino que he recorrido para cumplir este sueño. Ya sea en trayectos específicos o en el recorrido completo, todos han aportado un grano de arena a lo que soy hoy y han cultivado en mí el potencial de lo que puedo llegar a ser. Su influencia perdurará más allá de estas páginas, y siempre estaré eternamente agradecida por su generosidad, sabiduría y compromiso.

A mi estimado director de tesis, Esteban Zarza: en este viaje académico has sido mucho más que un guía; has sido la figura paterna que siempre quise tener, un mentor excepcional y un modelo a seguir. Tu profundo conocimiento, tu pasión por la investigación y tu compromiso con mi crecimiento académico han sido la brújula que me ha guiado a través de los desafíos y triunfos de este proceso.

Mis más sinceros agradecimientos **al grupo de investigaciones GIBEAM** de la Escuela de Biología Marina de la Universidad del Sinú – Seccional Cartagena, por brindarme la oportunidad de hacer parte de su equipo de investigadores y permitir el desarrollo de este trabajo dentro del marco de su proyecto “Evaluación del potencial productivo de algunas especies promisorias en el departamento de Bolívar, Caribe colombiano”.

Agradezco profundamente **a mis compañeros de laboratorio y colaboradores: Sandry Velásquez, Yulianis Álvarez, Miguel de Hoyos, al señor Edgar, y al jefe de laboratorio, Carlos Henry,** por su colaboración, plena disposición, amistad y apoyo durante este trabajo.

Al ingeniero Juan David Loaiza y a la profesora Karen Rocío Gutiérrez, por su apoyo y guía con los recursos tecnológicos necesarios para la realización de este trabajo.

A todos mis profesores, por su guía experta, sabiduría y estímulo intelectual. Su compromiso con mi crecimiento académico ha sido fundamental en mi formación como profesional.

A Cenith y Oniris Caraballo Pérez, por sus cuidados y apoyo durante este proceso.

Finalmente, de manera muy especial, **a mi madre,** por “todo”.

CONTENIDO

1. INTRODUCCIÓN.....	11
2. PLANEAMIENTO DEL PROBLEMA.....	13
2.1 PREGUNTA DE INVESTIGACIÓN.....	13
3. JUSTIFICACIÓN.....	14
4. MARCO TEÓRICO.....	15
5. ANTECEDENTES.....	17
6. OBJETIVOS.....	20
6.1 OBJETIVO GENERAL.....	20
6.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS.....	20
7. VARIABLES E INDICADORES.....	20
8. METODOLOGÍA.....	21
8.1 DISEÑO MUESTREAL.....	21
8.1.1 Tipo de investigación.....	21
8.1.2 Enfoque.....	21
8.1.3 Tipo de muestreo.....	21
8.1.4 Número y tamaño de las muestras:.....	22
8.1.5 Tamaño de las submuestras.....	22
8.2 DESCRIPCIÓN DEL ÁREA DE ESTUDIO.....	22
8.2.1 Fase de campo.....	23
8.2.2 Fase de laboratorio.....	25
8.2.2.1 Definición de morfotipos presentes en las muestras.....	25
8.2.2.2 Identificación taxonómica y estadios de desarrollo.....	27
8.2.2.3 Registro de valores de abundancia.....	28
8.2.2.4 Registro de tallas.....	29
8.3. ANÁLISIS DE LA INFORMACIÓN.....	30
9. RESULTADOS.....	31
9.1 DESCRIPCIÓN DE LOS MORFOTIPOS.....	32
9.1.1 Morfotipo A.....	32
9.1.2 Morfotipo B1.....	33
9.1.3 Morfotipo B2.....	34
9.1.4 Morfotipo B3.....	35

9.1.5 Morfotipo B4	35
9.1.6 Morfotipo B5	36
9.1.7 Morfotipo B6	37
9.1.8 Morfotipo B7	38
9.1.9 Comparación merística y morfométrica entre los distintos morfotipos.	38
9.1.10 Identificación taxonómica.....	41
9.1.11 Estadios de desarrollo	42
9.2 ABUNDANCIA TEMPORAL	43
9.2.1 Abundancia temporal de <i>M. acanthurus</i>	49
9.2.2 Abundancia temporal de <i>M. carcinus</i>	49
9.3 REGISTRO DE TALLAS	50
9.3.1 Variación temporal de las tallas en <i>M. acanthurus</i>	58
9.3.2 Variación temporal de las tallas en <i>M. carcinus</i>	59
9.4 VARIACIONES TEMPORALES DE ABUNDANCIA CON RESPECTO AL RÉGIMEN DE PRECIPITACIONES LOCALES	60
10. DISCUSIÓN	61
10.1 DEFINICIÓN DE ESTADIOS DE DESARROLLO	61
10.2 POSIBLES ESPECIES DEL GÉNERO <i>MACROBRACHIUM</i> DENTRO DE LOS MORFOTIPOS IDENTIFICADOS.....	64
10.3 ABUNDANCIA TEMPORAL	68
10.3.1 Abundancia general de todos los morfotipos	68
10.3.2 Abundancia temporal de <i>M. acanthurus</i>	69
10.3.3 Abundancia temporal de <i>M. carcinus</i>	72
10.4 TALLAS DE LOS ORGANISMOS.....	74
10.4.1 Tallas generales de todos los morfotipos	74
10.4.2 Tallas de <i>M. acanthurus</i>	75
10.4.3 Tallas de <i>M. carcinus</i>	76
10.5 CONSIDERACIONES SOBRE LA MIGRACIÓN DE CAMARONES ANFÍDROMOS HACIA LA CIÉNAGA DEL TOTUMO.....	77
11. CONCLUSIONES	80
12.RECOMENDACIONES.....	82
13. BIBLIOGRAFÍA	83
12.ANEXOS	92

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Ciclo de camarones anfídromos. Tomado de Bauer (2013).	16
Figura 2. Ubicación del área de estudio, con la posición de las compuertas entre las Ciénagas del Totumo y La Redonda. Fuente: autor.....	23
Figura 3. Esquema de las compuertas y del área de muestreo, entre las ciénagas del Totumo y La Redonda. Fuente: autor.....	24
Figura 4 . Medidas largo del pedúnculo ocular (Lpo) y diámetro de la córnea (DC), vista lateral del cefalotórax del morfotipo B1. Fuente: autor.....	26
Figura 5. Largo y forma del rostro en: A) morfotipo A, y B) morfotipo B. se señalan las medidas largo de la escama antenal (LA), con referencia a la longitud del rostro (LC). Fuente: autor.....	26
Figura 6. Caracteres para la subclasificación del morfotipo B: inclinación del rostro con respecto a la base de las anténulas (IR), largo del pedúnculo ocular (Lpo), diámetro de la córnea (DC), base de las anténulas (BA). Fuente: autor.....	27
Figura 7. Pruebas de tinción utilizando diferentes colorantes, A) violeta de gram, B) fucsina de gram, C) azul de metileno. Fuente: autor.....	28
Figura 8. Medidas morfométricas de un camarón del género <i>Macrobrachium</i> . Tomado de Granados, (1983).	29
Figura 9. Toma de la longitud del cefalotórax (LC) por procesamiento de imágenes digitales utilizando el programa “Imagen J”. Fuente: autor.....	30
Figura 10. Caracteres descritos por Fischer <i>et al.</i> , (1995) para el género <i>Macrobrachium</i> : A) extremo del telson con 2 pares de espinas terminales y 2 setas; B) presencia de espina hepática; C) rostro dentado; D) pleura en el segundo segmento abdominal sobrepuesta a las del primero y tercer segmento; E) primer par de pereiópodos terminados en pinzas; F) segundo par de pereiópodos más grande que el primero y terminado en pinzas; G) tercer, cuarto y quinto par de pereiópodos terminados en dactilos simples; H) tercer maxilípodo con pleurobranquia. Fuente: autor.....	32
Figura 11. Fotografía del morfotipo A en vista lateral, A) organismo completo, B) detalle de la porción anterior del cefalotórax, fuente: autor.....	33
Figura 12. Fotografía del morfotipo B1 en vista lateral, A) organismo completo, B) detalle de la porción anterior del cefalotórax, fuente: autor.....	34
Figura 13. Fotografía del morfotipo B2 en vista lateral, A) organismo completo, B) detalle de la porción anterior del cefalotórax, fuente: autor.....	34
Figura 14. Fotografía del morfotipo B3 en vista lateral, A) organismo completo, B) detalle de la porción anterior del cefalotórax, fuente: autor.....	35
Figura 15. Fotografía del morfotipo B4 en vista lateral, A) organismo completo, B) detalle de la porción anterior del cefalotórax, fuente: autor.....	36
Figura 16. Fotografía del morfotipo B5 en vista lateral, A) organismo completo, B) detalle de la porción anterior del cefalotórax, fuente: autor.....	37
Figura 17. Fotografía del morfotipo B6 en vista lateral, A) organismo completo, B) detalle de la porción anterior del cefalotórax, fuente: autor.....	37
Figura 18. Fotografía del morfotipo B7 en vista lateral, A) organismo completo, B) detalle de la porción anterior del cefalotórax, fuente: autor.....	38

Figura 19. Vista lateral del cefalotórax de: A) Mt-A, B) Mt-B1, C) Mt-B2, D) Mt-B3, E) Mt-B4, F) Mt-B5, G) Mt-B6, H) Mt-B7. Se aprecian las siguientes medidas: Inclinación del rostro con respecto a la base de las anténulas (IR), largo del rostro (LR), diámetro de la córnea (DC), base de las anténulas (BA), largo de la escama antenal (LA), distancia a la base de las anténulas (DA). Fuente: autor.....	39
Figura 20. Carácteres merísticos y morfométricos del morfotipo A. A) largo de la escama antenal (LA), largo del rostro (LR), largo del escafocerito (LE), número de dientes dorsales y ventrales en el rostro; B) Forma del telson y número de espinas, fuente: autor.....	41
Figura 21. Caracteres merísticos y morfométricos del morfotipo B6: A) Número de dientes dorsales en el rostro entre el diente post orbital y la punta; B) Longitud de la escama antenal (LA), largo del rostro (LC), largo del escafocerito (LE). Fuente: autor.....	42
Figura 22. Abundancia (ind /m ²) registrada para cada uno de los muestreos. Fuente: autor.....	43
Figura 23. Abundancia (izquierda) y representatividad porcentual (derecha) de los distintos morfotipos en el mes de enero: A y B) Datos a mediados de mes (M1); y C y D) Datos a finales de mes (M2). Fuente: autor.....	44
Figura 24. Abundancia (izquierda) y representatividad porcentual (derecha) de los distintos morfotipos en el mes de febrero: A y B) Datos a mediados de mes (M3); y C y D) Datos a finales de mes (M4). Fuente: autor.....	45
Figura 25. Abundancia (izquierda) y representatividad porcentual (derecha) de los distintos morfotipos en el mes de marzo: A y B) Datos a mediados de mes (M5); y C y D) Datos a finales de mes (M6). Fuente: autor.....	46
Figura 26. Abundancia (izquierda) y representatividad porcentual (derecha) de los distintos morfotipos en el mes de abril: A y B) Datos a mediados de mes (M7); y C y D) Datos a finales de mes (M8). Fuente: autor.....	47
Figura 27. Abundancia (izquierda) y representatividad porcentual (derecha) de los distintos morfotipos en el mes de mayo: A y B) Datos a mediados de mes (M9); y C y D) Datos a finales de mes (M10). Fuente: autor.....	48
Figura 28. Abundancia temporal de juveniles <i>M. acanthurus</i> (morfotipo A). Fuente: autor.....	49
Figura 29. Abundancia temporal de juveniles <i>M. carcinus</i> (morfotipo B6).	50
Figura 30. Variación temporal de las tallas de los organismos capturados en cada muestreo. Fuente: autor.....	51
Figura 31. Variación de tallas de los morfotipos colectados durante el mes de enero. A) mediados del mes (M1) y B) finales de mes (M2). Fuente: autor.....	52
Figura 32. Variación de tallas de los morfotipos colectados durante el mes de febrero. A) mediados del mes (M3) y B) finales de mes (M4). Fuente: autor.....	54
Figura 33. Variación de tallas de los morfotipos colectados durante el mes de marzo. A) mediados del mes (M5) y B) finales de mes (M6). Fuente: autor.....	55
Figura 34. Variación de tallas de los morfotipos colectados durante abril. A) mediados del mes (M7) y B) finales de mes (M8). Fuente: autor.....	56
Figura 35. Variación de tallas de los morfotipos colectados durante mayo. A) mediados del mes (M9) y B) finales de mes (M10). Fuente: autor.....	57
Figura 36. Variación de tallas en juveniles de <i>Macrobrachium acanthurus</i> entre los diferentes muestreos. Fuente: autor.....	58

Figura 37. Variación de tallas en juveniles de <i>Macrobrachium carcinus</i> entre los diferentes muestreos. Fuente: autor.....	59
Figura 38. Comparación de características morfológicas de estadios larvales del género <i>Macrobrachium</i> y los individuos del estudio. A) Características de la larva zoea VII (tomado de Quadros et al., 2004). B) Características morfológicas de los individuos del estudio. Fuente: autor.	61

LISTA DE TABLAS

Tabla 1. Variables e indicadores.....	20
Tabla 2. Fecha de los muestreos realizados en el marco del proyecto “Evaluación del potencial productivo de algunas especies promisorias en el departamento de Bolívar, Caribe colombiano”.....	25
Tabla 3. Medidas registradas y proporción largo del pedúnculo ocular /diámetro de la córnea.	40
Tabla 4. Ilustraciones de estadios zoea V a zoea X para varias especies del género <i>Macrobrachium</i> , según diversos autores.....	62
Tabla 5. Rangos de tallas para larvas, post larvas y juveniles de diversas especies del género <i>Macrobrachium</i> presentes en el Caribe colombiano y reportadas en la Ciénaga del Totumo.....	64
Tabla 6. Inferencia de eventos reproductivos a partir de la abundancia de juveniles.....	70
Tabla 7. Inferencia de eventos reproductivos a partir de la abundancia de juveniles.....	73

LISTA DE ANEXOS

Anexo 1: Prueba post hoc de Dunn para la abundancia de <i>M. acanthurus</i> en los diferentes muestreos.	92
Anexo 2. Prueba post hoc de Dunn para la abundancia de <i>M. carcinus</i> en los diferentes muestreos.....	92
Anexo 3. Prueba de Correlaciones de rangos de spearman entre la abundancia general, las abundancias presentadas por <i>M. acanthurus</i> y <i>M. carcinus</i> con el promedio de precipitaciones de 2 mes atrás con significancia estadística de $p < 0,05$	93
Anexo 4. Prueba de Correlaciones de rangos de spearman entre la abundancia general, las abundancias presentadas por <i>M. acanthurus</i> y <i>M. carcinus</i> con el promedio de precipitaciones mensuales 10 años atrás con significancia estadística de $p < 0,05$	93

Programación temporal en la migración de juveniles de camarones anfídromos del género *Macrobrachium* (Bate, 1868) en la Ciénaga del Totumo (Caribe colombiano)

Resumen:

La Ciénaga del Totumo, ubicada entre los departamentos del Atlántico y Bolívar, se conecta con el mar a través de una boca situada al final del caño Amansaguapos. Su flujo está regulado por compuertas ubicadas en el punto de confluencia con la ciénaga La Redonda, lo que interrumpe la comunicación entre el mar y la ciénaga. Esta intervención ha reducido la salinidad del ecosistema y afectado la migración de especies anfídromas, esenciales para la pesca local. Ante esta situación, la presente investigación se enfocó en determinar la programación temporal de la migración de juveniles de camarones anfídromos del género *Macrobrachium*, durante su desplazamiento hacia ambientes dulceacuícolas tras completar su desarrollo en aguas salobres.

Para cumplir con este objetivo se tomaron muestras con una red manual sobre el canal remanente ubicado en la plataforma adyacente a la compuerta que desemboca en la Ciénaga La Redonda y que comprende la ruta migratoria de los camarones anfídromos; se realizaron en total 10 muestreos, uno a mediados y final de cada mes de enero hasta mayo de 2023. Se tomó un registro de tallas de los individuos tomando la medida de longitud del cefalotórax utilizando el programa imagen J, se contaron de forma manual para determinar la abundancia en términos de ind/m², adicional a esto se realizó la prueba Kruskal-Wallis, y seguido se aplicó la prueba post hoc de Dunn para establecer diferencias entre las tallas de las especies identificadas en los distintos muestreos; también se corrió una correlación por rangos de Spearman entre la abundancia de las especies identificadas con el promedio de precipitaciones mensuales 10 años atrás y 2 meses atrás para concluir que determina la programación temporal.

Se logró la diferenciación de siete (7) posibles morfotipos: morfotipo A (Mt-A), morfotipo B1 (Mt-B1), morfotipo B2 (Mt-B2), morfotipo B3 (Mt-B3), morfotipo B4 (Mt-B4), morfotipo B5 (Mt-B5), morfotipo B6 (Mt-B6) y morfotipo B7 (Mt-B7), con base en características morfológicas como: forma del rostro, número de dientes rostrales, presencia de espina hepática y proporción largo del pedúnculo ocular/diámetro de la córnea. La identificación de los mismos, se realizó utilizando los trabajos de Choudhury (1970), Choudhury (1971), Fischer (1995) y Lewis y Ward (1965); se determinó que el (Mt-A) y el (Mt-B6) corresponden a las especies *M. acanthurus* y *M. carcinus* respectivamente, estas muestran una mayor variabilidad de tallas a finales de marzo y abril, en ese orden. Ambas especies presentan picos de abundancia durante el mes de enero. De forma general durante el estudio se identificaron dos picos de abundancia a finales de enero y marzo, que corresponden a plena época seca. La mayor variabilidad de tallas durante el estudio se presentó a finales de abril.

En conclusión, la programación temporal en la migración de camarones anfídromos del género *Macrobrachium* está determinada por una programación interna de la especie a excepción de *M. carcinus* que muestra una correlación casi directa con factores ambientales inmediatos, los individuos de este estudio representan el 99.9% de los ejemplares de camarones anfídromos que se registraron migrando desde las aguas marinas hacia el interior de la Ciénaga del Totumo y en su totalidad se encuentran en estadios juveniles tempranos dadas sus características morfométricas y comportamentales.

Palabras claves: Migración, Juveniles, Anfídromía, *Macrobrachium*, Ciénaga del Totumo, Caribe Colombiano.

Temporal programming in the migration of juvenile amphidromous shrimp of the genus *Macrobrachium* (Bate, 1868) in the Ciénaga del Totumo (Colombian Caribbean)

Abstract:

The Totumo Swamp, located between the departments of Atlántico and Bolívar, connects to the sea through a mouth located at the end of the Amansaguapos channel. Its flow is regulated by gates located at the point of confluence with the La Redonda Swamp, which interrupts the communication between the sea and the swamp. This intervention has reduced the salinity of the ecosystem and affected the migration of amphidromous species, essential for local fishing. Given this situation, the present research focused on determining the temporal programming of the migration of juvenile amphidromous shrimp of the genus *Macrobrachium*, during their movement towards freshwater environments after completing their development in brackish waters.

To meet this objective, samples were taken with a manual net on the remaining channel located on the platform adjacent to the gate that flows into the Ciénaga La Redonda and which includes the migratory route of the amphidromous shrimp; A total of 10 samples were taken, one in the middle and end of each month of January until May 2023. A record of the sizes of the individuals was taken by measuring the length of the cephalothorax using the image J program, they were counted manually to determine the abundance in terms of ind/m², in addition to this, the Kruskal-Wallis test was performed, and then the Dunn post hoc test was applied to establish differences between the sizes of the species identified in the different samples; A Spearman rank correlation was also run between the abundance of the identified species with the average monthly rainfall 10 years ago and 2 months ago to conclude what determines the temporal programming.

The differentiation of seven (7) possible morphotypes was achieved: morphotype A (Mt-A), morphotype B1 (Mt-B1), morphotype B2 (Mt-B2), morphotype B3 (Mt-B3), morphotype B4 (Mt-B4), morphotype B5 (Mt-B5), morphotype B6 (Mt-B6) and morphotype B7 (Mt-B7), based on morphological characteristics such as: face shape, number of rostral teeth, presence of hepatic spine and proportion of length of the ocular peduncle/diameter of the cornea. Their identification was carried out using the works of Choudhury (1970), Choudhury (1971), Fischer (1995) and Lewis and Ward (1965); It was determined that (Mt-A) and (Mt-B6) correspond to the species *M. acanthurus* and *M. carcinus* respectively, these show a greater variability in sizes at the end of March and April, in that order. Both species show abundance peaks during the month of January. In general, during the study, two abundance peaks were identified at the end of January and March, which correspond to the full dry season. The greatest variability in sizes during the study occurred at the end of April.

In conclusion, the temporal programming in the migration of amphidromous shrimp of the genus *Macrobrachium* is determined by an internal programming of the species, with the exception of *M. carcinus*, which shows an almost direct correlation with immediate environmental factors. The individuals in this study represent 99.9% of the amphidromous shrimp specimens that were recorded migrating from marine waters to the interior of the Ciénaga del Totumo and are all in early juvenile stages given their morphometric and behavioral characteristics.

Keywords: Migration, Juveniles, Amphidromy, *Macrobrachium*, Ciénaga del Totumo, Colombian Caribbean.

1. INTRODUCCIÓN

La Ciénaga del Totumo es considerada un ecosistema estratégico compartido, entre los municipios de Piojó (Atlántico) y Santa Catalina (Bolívar). La Ciénaga de Totumo se encuentra localizada en el extremo occidental del departamento del Atlántico y al occidente en el municipio de Piojó, donde se ubica la mayor parte del espejo de agua. Tiene un área aproximada de 1.200 hectáreas (Ministerio del Medio Ambiente y desarrollo sostenible. [MINAMBIENTE], 2002), localizada con las coordenadas geográficas 10° 45' y 10° 41' N y 75° 15' y 75° 12' W. (Niño, 2011).

Se encuentra comunicada con el mar por una pequeña boca de unos 20 m de ancho, la cual actualmente está regulada por una bocatoma (Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras José Benito Vives de Andrés [INVEMAR], 2005). La construcción de la estructura en la desembocadura “Amanzaguapos” cierra la conexión de la ciénaga con el mar causando una disminución en su salinidad, exhibiendo un comportamiento parecido al de época de lluvias cuando recibe aportes de las quebradas de la Serranía de Piojó y mantiene salinidades cercanas a 0 (Vásquez, 1971) pasando de tener características marino estuarinas a dulceacuícolas. El Totumo presenta valores de salinidad promedio de 0.1 % a 2 %, por lo que se considera un cuerpo de agua dulce (Niño, 2011, como se citó en Pinzón, 2021).

Las actividades productivas desarrolladas alrededor de este cuerpo de agua y los asentamientos humanos en los márgenes de la Ciénaga, tienden a generar modificaciones y alteraciones del ecosistema (Ballesteros y González, 2010). La construcción de las compuertas para intentar satisfacer las necesidades de la población relacionadas con el suministro de agua potable y la carencia de un sistema de alcantarillado han ejercido una gran presión antrópica sobre las especies de la ciénaga, su zona de influencia y la disponibilidad del recurso pesquero (Niño, 2011).

Las comunidades en las cercanías de la Ciénaga del Totumo incluyen las poblaciones de Piojó, Hibácharo, Cerrito, Santa Catalina, Pueblo Nuevo y Loma de Arena (MINAMBIENTE, 2002). Las cuales desarrollan como principal actividad económica la pesca artesanal, de esta forma obtienen los ingresos para satisfacer en forma mínima las necesidades básicas de la familia (Niño, 2011); estas conservan los métodos, técnicas y artes de pesca artesanales, empleados en el aprovechamiento de los recursos hidrobiológicos confinados en el ecosistema estuarino de la Ciénaga del Totumo como peces, moluscos, bivalvos y crustáceos entre ellos camarones de agua dulce del género *Macrobrachium* (Mercado, 1978, como se citó en Niño, 2011) reporta las especies *Macrobrachium acanthurus* y *Macrobrachium carcinus* al interior del cuerpo de agua.

Los camarones del género *Macrobrachium* pertenecen a la familia Palaemonidae; tienen una amplia distribución geográfica y batimétrica, están representados por numerosas especies en los sistemas marinos, estuarinos y dulceacuícolas (Fischer *et al.*, 1995; Hernández-Sandoval, 2008).

El interés científico en el género no se limita al punto de vista biológico, sino que también incluye aspectos sociales y económicos.

Sólo algunos de los camarones o langostinos de esta familia son de importancia comercial, y entre éstos, la mayoría pertenece al género *Macrobrachium* (Luna *et al.*, 2007). Las especies que alcanzan las mayores tallas corresponden a las especies incluidas en este género (Jayachandran, 2001).

Las especies de este género pueden realizar migraciones entre aguas saladas y dulces teniendo como área de reclutamiento estuarios o lagunas costeras, durante la época de lluvias se mueven a zonas bajas debido al aumento de corriente de los arroyos y ríos, sus larvas necesitan de una salinidad entre los 15 a 20 ppm para su desarrollo y crecimiento (Rodríguez-Uribe *et al.*, 2014). Tras el desarrollo larval los juveniles deben encontrar y entrar en la boca de un río o arroyo costero para migrar río arriba hasta el hábitat de agua dulce donde alcanzaran su adultez (Bauer, 2011). Lo anterior encaja con la definición de anfidromía dada por McDowall (1992) definida a grandes rasgos como un ciclo de vida migratorio donde organismos de agua dulce tienen un desarrollo larval en aguas saladas y salobres y los adultos migran nuevamente a aguas dulces.

Muchas de las especies del género *Macrobrachium* son objeto de pesca y cultivo tradicional (García-Guerrero *et al.*, 2013). Algunas de las especies del género tienen un alto valor económico por su sabor, alto contenido de proteína y atractivo visual, siendo un producto bien cotizado como alimento para consumo humano (Kent, 1995). A nivel mundial, este mercado es abastecido principalmente por *Macrobrachium rosenbergii* (New, 2009).

La explotación de los langostinos de este género se da en casi todas las comunidades ribereñas de Latinoamérica, las especies más explotadas dependiendo de cada zona geográfica son: *M. carcinus*, *M. amazonicum* y *M. acanthurus* del lado del Atlántico y *M. americanum*, *M. tenellum* y *M. digueti* del Pacífico. Para todas ellas, si bien se conoce su biología básica, escasamente se tiene información de sus atributos poblacionales (García-Guerrero *et al.*, 2013).

Los langostinos anfidromos han recibido una atención creciente debido a las adaptaciones y ciclo de vida, en especial por la presión antropogénica generada por la construcción de presas (Holmquist *et al.*, 1998) y el desvío de caudales (March *et al.*, 2003), que impiden o detienen por completo el transporte río abajo de las larvas a aguas salobres o la posterior migración río arriba de los juveniles (Bauer, 2011), como ocurre en la actualidad en la Ciénaga del Totumo.

2. PLANEAMIENTO DEL PROBLEMA

La Ciénaga del Totumo se encuentra separada del mar por una barra de arena, con una boca que permite el intercambio de agua entre el agua dulce de la ciénaga y el mar a través del caño “Amanzaguapos” (Ballesteros y González, 2010), manteniendo características estuarinas en un principio.

La hidrodinámica de la ciénaga fue alterada por un dique construido por el Banco de la República, que impide la conexión continua entre el mar y la ciénaga. Esta conexión se restablece durante la época lluviosa, cuando el nivel de las aguas se eleva y sobrepasa la altura del dique (Vásquez, 1971). Esto ha provocado una disminución en la salinidad del cuerpo de agua, haciendo que adquiera características mayormente dulceacuícolas, lo cual ha generado un cambio en la vegetación.

La estructura ubicada en la boca de la barra impide el paso de especies anfídomas, catádromas, estuarino-dependientes o marino-visitantes, que son recursos pesqueros importantes para la población circundante, cuya principal actividad económica es la pesca. Esta actividad, caracterizada por la baja tecnificación de los procesos productivos y una incipiente productividad, genera importantes recursos para el autoconsumo y agrupa la mayor proporción de la población económicamente activa de las comunidades de Lomita de Arena (Ballesteros y González, 2010).

La presencia de la estructura afecta el reclutamiento de especies anfídomas que constituyen recursos pesqueros importantes para la población, ya que impide el paso de los juveniles o estadios tempranos de diversos organismos que migran hacia la ciénaga para crecer. Esto se debe a que las compuertas fueron diseñadas para que el agua fluya únicamente de la ciénaga hacia el mar; las compuertas solo se abren para liberar el exceso de agua de la ciénaga (Niño, 2011). Esto pone en evidencia la falta de criterio en la construcción de la obra, ya que no se consideró la importancia biológica de las aguas estuarinas para el mantenimiento del recurso pesquero. Debería haberse contemplado la inclusión de un paso para peces, asegurando así la continuidad de los ciclos biológicos de las especies asociadas al cuerpo de agua. Además, este mecanismo podría haber permitido la captación de agua necesaria para suplir las necesidades de la población, evitando los altos costos de la construcción de un sistema de alcantarillado.

2.1 PREGUNTA DE INVESTIGACIÓN

¿Cuál es la programación temporal en la migración de juveniles de camarones anfídomos del género *Macrobrachium*, durante su migración a los hábitats dulceacuícolas de la Ciénaga del Totumo?

3. JUSTIFICACIÓN

La población que se dedica a la pesca presenta una baja calidad de vida, dada la disminución de los ingresos a raíz de la reducción paulatina del recurso pesquero por la inadecuada intervención humana. Cabe recalcar que, en su mayoría, se realiza pesca artesanal para consumo, lo que logra el mantenimiento básico de algunas familias.

La disponibilidad del recurso pesquero se ha visto disminuida por la interrupción en la migración y el reclutamiento debido a la estructura, lo que ha empujado a la población a realizar el reclutamiento de forma manual. Durante la “mejua”, que corresponde al evento migratorio de la lisa, las asociaciones de pescadores de la zona pasan los juveniles al otro lado de la compuerta con el fin de ayudar a la recuperación del recurso. Los pescadores reportan que la lisa ya casi no se ve y que las tallas son muy pequeñas, al igual que la disminución en la pesca de otras especies.

Durante la “mejua”, el objetivo es aprovechar la lisa rayada (*Mugil incilis*) y otros mugílidos, que para los pescadores constituyen uno de los principales recursos extraídos de la ciénaga. Niño (2011) reporta el lebranche (*Mugil liza*) como una especie de interés comercial y frecuente dentro de la captura de los pescadores. Por otro lado, en el trabajo de Zarza *et al.* (2014), se reportan los volúmenes de pesca e importancia comercial de camarones anfídromos del género *Macrobrachium*, como *M. acanthurus*, con capturas de 450 kg y un valor de \$7.000/kg, y *M. carcinus*, con capturas de 4.032 kg y un valor de \$7.000/kg. Esto deja en evidencia la importancia comercial de los camarones de este género. Aunque *M. acanthurus* tuvo menos volumen de captura, se comercia junto con *M. carcinus*, lo que puede aumentar su importancia económica al haber mayor disponibilidad de este recurso a través del reclutamiento.

En esta actividad de reclutamiento manual no se realiza un reclutamiento específico o representativo de camarones del género *Macrobrachium*, ya que son capturados incidentalmente dentro del banco de mugílidos y no son objeto del repoblamiento. Teniendo en cuenta las cifras anteriores y la tendencia al alza en los precios del producto a lo largo de los años, los camarones de este género representan un alto potencial de extracción e importancia como recurso pesquero para los pescadores, especialmente para aquellos que desarrollan esta labor como única fuente de ingresos, como es el caso de las comunidades de Pueblo Nuevo y Loma Arena (Niño, 2011).

Es necesario proponer una alternativa de manejo basada en un patrón de migración que permita identificar las épocas de afluencia de juveniles y estadios tempranos de especies de interés comercial, como *M. carcinus* y *M. acanthurus*. Esto facilitaría tanto el aprovechamiento del recurso por parte de los pescadores como el paso

manual de estas especies hacia la ciénaga, contribuyendo a su manejo sostenible y conservación.

4. MARCO TEÓRICO

Dentro del ciclo de vida de muchas especies, se encuentran épocas en las que la población se desplaza de un lugar a otro debido a aspectos como la reproducción, el crecimiento, la búsqueda de cobijo o la alimentación. Este patrón comportamental está asociado a la historia de vida de la especie y a la utilización que hace de los recursos. Los ciclos de vida de muchas especies acuáticas se dividen entre hábitats de agua dulce y marinos, un patrón de historia de vida denominado diadromía (Bauer, 2013).

En la diadromía, la especie suele migrar a un hábitat distinto al de nacimiento para crecer y alcanzar la madurez sexual, y luego emprender el regreso a su hábitat de nacimiento para completar su ciclo de vida. Las migraciones promueven la exportación e importación de productividad entre los hábitats marinos y de agua dulce (Bauer, 2013). Los tipos de diadromía más conocidos son la anadromía (migración de agua marina a dulce para su reproducción) y la catadromía (migración de aguas dulces a marinas para reproducción).

Otro tipo de diadromía es la anfídroma; McDowall (1992) la define como una migración en la que el individuo crece, se aparea y desova en arroyos o ríos, y las larvas se desarrollan en estuarios de agua salobre o en aguas costeras para el caso de especies anfídomas de agua dulce; en el caso de especies anfídomas de aguas marinas, ocurre lo contrario. La anfídomía se presenta en peces, camarones y algunos caracoles gasterópodos que habitan en hábitats de agua dulce tropicales y subtropicales (Thuesen *et al.*, 2011). Implica, además, movimientos y migraciones constantes hacia el mar o hacia aguas continentales. Una ventaja de este tipo de estrategia reproductiva es que pueden dispersarse de manera eficiente, evitando la competencia y ocupando así amplias zonas de distribución (Vega-Villasante *et al.*, 2011).

Los camarones anfídomos se caracterizan porque los adultos viven, crecen, se reproducen y desovan en agua dulce; sin embargo, las larvas deben ir a aguas salobres para su desarrollo. Como adultos, son a menudo el enfoque de la pesca artesanal local (Bauer, 2013).

Bauer (2011) y McDowall (2007) mencionan los aspectos más importantes de la anfídomía en camarones anfídomos:

1. Las hembras desovan en agua dulce, y los huevecillos eclosionan en este ambiente, pero se realiza una migración inmediata a zonas salobres, o la

hembra migra río abajo llevando los huevecillos lo más cerca posible de los estuarios.

2. Las primeras mudas, la alimentación y el crecimiento tienen lugar en bahías costeras, estuarios o directamente en el mar, en un periodo relativamente corto. Cuando llegan a un estadio de postlarvas o juveniles, inician una migración río arriba.
3. Realizan la mayor parte de su alimentación y crecimiento somático en aguas dulces, al igual que su maduración, reproducción y muerte.

La mayoría de los carídeos son marinos, y aproximadamente el 25% de las 3,200 especies identificadas hasta el momento son de hábitats dulceacuícolas (Bauer, 2013). Varias especies de estos carídeos dulceacuícolas realizan migraciones durante su ciclo de vida, exhibiendo un comportamiento anfídromo (Figura 1), principalmente especies de las familias Atyidae, Xiphocarididae y Palaemonidae (mayormente en especies del género *Macrobrachium*) (Fièvet *et al.*, 2000).

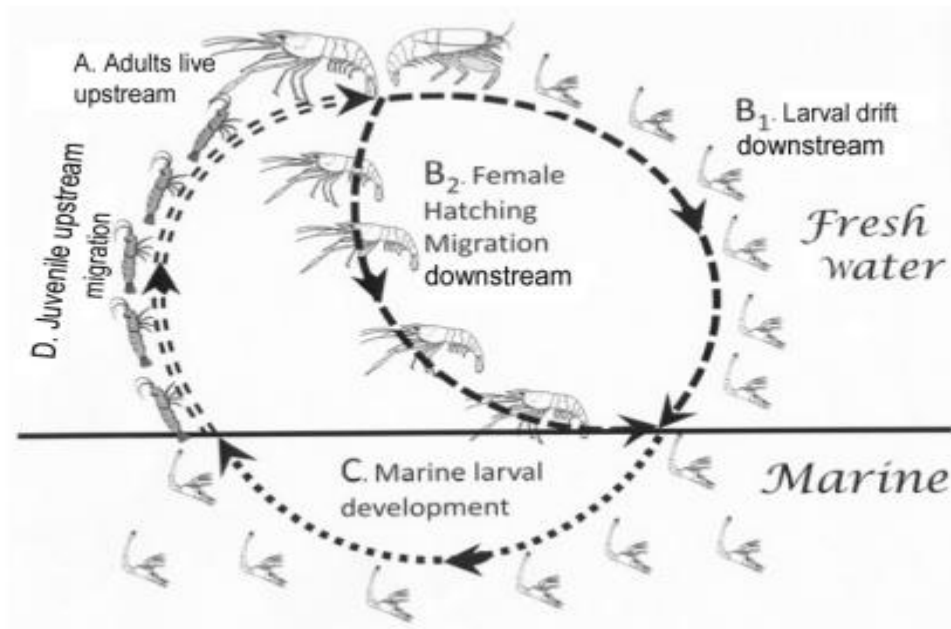


Figura 1. Ciclo de camarones anfídromos. Tomado de Bauer (2013).

La familia Palaemonidae Rafinesque, 1815 se encuentra distribuida en océanos, estuarios y ríos en los subtrópicos y trópicos. Esta familia se compone de dos subfamilias: Pontoniinae, que contiene solo camarones marinos, y Palaemoninae, que incluye especies marinas, estuarinas y de agua dulce en las Américas (Valencia y Campos, 2007).

Dentro de la subfamilia Palaemoninae se encuentra el género *Macrobrachium*, uno de los más diversos (De Grave *et al.*, 2008); incluye aproximadamente 200 especies de camarones y tiene el mayor número de especies de todos los géneros de palaemónidos. Su distribución es pantropical, abarcando las tierras bajas de África,

Asia, Oceanía, América del Norte, Central y del Sur. La mayoría de las especies son de agua dulce, aunque algunas se encuentran cerca de la costa en aguas salobres (Valencia y Campos, 2007).

Las especies de este género son de agua dulce en etapas juveniles y adultas, pero sus larvas requieren desarrollarse en aguas saladas. Son, por lo tanto, especies anfídromas, pues sus larvas permanecen en las aguas salobres de los estuarios y bahías costeras o en alta mar; sin embargo, al convertirse en juveniles, deben internarse en los ríos (Vega-Villasante *et al.*, 2014). Estas especies dulceacuícolas realizan migraciones reproductivas hacia aguas estuarinas o marinas. Los estadios larvales son pelágicos en el medio marino o estuarino, y al alcanzar la etapa postlarval, los ejemplares se reúnen en las bocas de los ríos para remontar las corrientes de agua dulce hacia las partes altas, donde transcurre su etapa adulta. Se alimentan de restos orgánicos, material vegetal e incluso carroña (Zarza *et al.*, 2014).

Las características más relevantes de esta familia son: rostrum prominente, el flagelo antenular superior es bifurcado, y el primer y el segundo pereiópodos son quelados, aunque el primero generalmente es menos desarrollado que el segundo. Además, los pereiópodos carecen de exópodos (Holtzman, 1990).

Una característica definida del género *Macrobrachium* es la presencia del segundo par de pereiópodos (quelas) más desarrollados que el resto de los apéndices torácicos (Holthuis, 1952). El rostrum y el segundo par de pereiópodos son los principales rasgos morfológicos utilizados para la identificación taxonómica de especies dentro del género *Macrobrachium* (Valencia y Campos, 2007).

La época de reproducción de los camarones varía según la posición geográfica en la que se encuentren y está relacionada, en la mayoría de los casos, con la época de lluvias (New y Valenti, 2000); así mismo, se encuentra asociada a la época de pesca, donde se interceptan las hembras que migran para liberar los huevecillos (Arroyo-Rentería y Magaña-Ríos, 2001). Por otro lado, las especies de este género son un elemento importante de la cadena alimentaria de los ecosistemas acuáticos, ya que forman parte de la dieta de numerosos peces, caimanes, tortugas, mamíferos y aves acuáticas (Magalhães, 2001).

5. ANTECEDENTES

La mayoría de los trabajos existentes sobre camarones anfídromos tratan principalmente sobre las estructuras de poblaciones de camarones migratorios en cuerpos de agua o sectores específicos, elaborando listas de verificación y distribución de las especies. El estudio de la migración en camarones anfídromos en las Américas se ha realizado con la finalidad de establecer patrones temporales,

espaciales, de distribución y estrategias de vida en diversas especies (Lemus y Magaña, 2014).

Bauer y Delahoussaye (2008) probaron el patrón de historia de vida anfídromo de *Macrobrachium ohione*, que consiste en la migración de eclosión de hembras desde el río a un estuario, el desarrollo de larvas en agua salada y una migración de retorno río arriba por parte de las postlarvas (juveniles).

Oliver y Bauer (2011) y Rome *et al.* (2009) se centraron en probar la importancia relativa de la deriva larvaria y la migración femenina en la misma especie, indicando que las larvas de *M. ohione* que eclosionan tienen un período limitado para flotar en agua dulce antes de llegar a agua suficientemente salina que estimule la muda hasta la primera etapa de alimentación.

Diversos estudios han investigado la deriva larval y la migración río arriba, así como los factores que intervienen en la densidad larval y el reclutamiento. Un ejemplo es el trabajo de Benstead *et al.* (2000), que buscó llenar el vacío de información existente sobre la ubicación del desarrollo larvario y el reclutamiento posterior de postlarvas metamorfoseadas a poblaciones de adultos río arriba, así como los factores que controlan la migración río arriba.

Kikkert *et al.* (2009) cuantificaron el momento y la magnitud de la migración río arriba de tres géneros de camarones anfídromos en el Río Espíritu Santo, en el noreste de Puerto Rico: *Xiphocaris elongata*, *Macrobrachium spp.* y *Atya spp.*, determinaron que las variables de flujo brindan señales confiables para las rutas de migración río arriba y permiten la colonización de los hábitats de las islas, mientras que las señales relacionadas con los depredadores (peces y luz) se reconocen y evitan, reafirmando la hipótesis del riesgo por depredación, probada anteriormente por March *et al.* (1998), que describieron los patrones espaciales y temporales en la migración de estos camarones anfídromos, estableciendo la relación entre la longitud del canal, la corriente y la densidad de larvas.

En las Américas y en el mundo, el estudio de los ciclos de vida anfídromos, tanto en camarones como en otros grupos, ha cobrado interés debido a la intervención humana con el drenaje de cuencas y la construcción de diques. Benstead *et al.* (1999) y Rodríguez-Uribe *et al.* (2014) evaluaron el comportamiento migratorio río arriba de macroinvertebrados y juveniles de *M. tenellum*, respectivamente, en presencia de barreras antrópicas como diques.

En Colombia el estudio de la anfídromía y la migración en este género es reducida, ya que las investigaciones están enfocadas principalmente en la distribución de las especies y taxonomía del grupo.

Una revisión de la familia Palaemonidae realizada por Holthuis (1952) incluyó 13 especies de *Macrobrachium* para Colombia: *M. acanthurus* (Wiegmann, 1836), *M. americanum* Spence Bate, 1868, *M. brasiliense* (Heller, 1862), *M. carcinus*

(Linnaeus, 1758), *M. digueti* (Bouvier, 1895), *M. hancocki* Holthuis, 1950, *M. olfersii* (Wiegmann, 1836), *M. panamense* M. J. Rathbun, 1912, *M. praecox* (J. Roux, 1928), *M. rathbunae* Holthuis, 1950, *M. surinamicum* Holthuis, 1948, *M. tenellum* (S. I. Smith, 1871) y *M. transandicum* Holthuis, 1950.

Valencia y Campos (2007) realizan una revisión de las especies de camarones de agua dulce pertenecientes al género e incluyen una clave taxonómica para su identificación. Según este estudio el género *Macrobrachium* comprende 21 especies para Colombia: *M. acanthurus* (Wiegmann, 1836), *M. amazonicum* (Heller, 1862), *M. americanum* Spence Bate, 1868, *M. brasiliense* (Heller, 1862), *M. carcinus* (Linnaeus, 1758), *M. cortezi* Rodríguez, 1982, *M. crenulatum* Holthuis, 1950, *M. digueti* (Bouvier, 1895), *M. faustinum* (de Saussure, 1857), *M. ferreirai* Kensley & Walker, 1982, *M. hancocki* Holthuis, 1950, *M. heterochirus* (Wiegmann, 1836), *M. nattereri* (Heller, 1862), *M. olfersii* (Wiegmann, 1836), *M. panamense* M.J.Rathbun, 1912, *M. praecox* (J.Roux, 1928), *M. rathbunae* Holthuis,1950, *M. reyesi* Pereira,1986, *M. surinamicum* Holthuis,1948, *M. tenellum* (S. I. Smith, 1871) y *M. transandicum* Holthuis, 1950. En este trabajo se registran por primera vez en el país las especies *Macrobrachium cortezi* Rodríguez, 1982, *M. ferreirai* Kensley & Walker, 1982 y *M. reyesi* Pereira, 1986.

La presencia de camarones anfídromos del género *Macrobrachium* se ha documentado en el departamento de Córdoba en los trabajos de Dueñas (2006) y Dueñas *et al.* (2012), y específicamente en la cuenca del río Sinú por Quirós-Rodríguez *et al.* (2015), quienes reportaron la presencia de *M. acanthurus*, *M. carcinus* y *M. olfersii*. Por otro lado, Triana y Campos (2007) informaron la presencia de *M. acanthurus*, *M. carcinus* y *M. crenulatum* en la región de Acandí, en el Pacífico.

En la Ciénaga del Totumo, se reporta la presencia de *M. acanthurus* y *M. carcinus* en un estudio realizado por Zarza *et al.* (2014) en el "Catálogo de las especies capturadas en faenas de pesca artesanal en la costa norte del Departamento de Bolívar, Colombia", donde se especifican los volúmenes de captura y el precio por kilogramo: 450 kg a un valor de \$7.000/kg y 4.032 kg, también a \$7.000/kg, respectivamente. Padilla y Piedrahita (2023) evaluaron la abundancia y distribución de camarones del género *Macrobrachium* en la antigua zona de influencia mareal de la Ciénaga del Totumo, confirmando la presencia de *M. acanthurus*, *M. carcinus* y realizando el primer reporte de *M. olfersii* en este cuerpo de agua.

6. OBJETIVOS

6.1 OBJETIVO GENERAL

Determinar la programación temporal y los estadios de desarrollo en la migración de juveniles de camarones anfídromos del género *Macrobrachium*, durante su migración a los ambientes dulceacuícolas de la Ciénaga del Totumo.

6.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Identificar taxonómicamente las especies de camarones del género *Macrobrachium* que migran en estadios juveniles hacia la Ciénaga del Totumo.
- Determinar los estadios de desarrollo en que migran los juveniles de camarones de las distintas especies del género *Macrobrachium*.
- Establecer las variaciones temporales en la abundancia y tallas de los organismos de cada especie, y su relación con el régimen de precipitaciones locales.

7. VARIABLES E INDICADORES

Tabla 1. Variables e indicadores

Variables cuantitativas		
Variable	Tipo de variable	Unidad de medida
Precipitaciones	Continua	Milímetros mensuales
Longitud del cefalotórax	Continua	Milímetros (mm)
Abundancia por cada morfotipo	Continua	(No. Ind/m ²)
Abundancia total	Continua	(No. Ind/m ²)

*Proporción largo del pedúnculo ocular/ancho de la cornea	Continua	Milímetros (mm)
Variables cualitativas		
Variable	Categorías	
*Forma del rostro	Recto Proyectado hacia arriba	
*Largo del rostro con respecto a la escama antenal	Sobrepasa la escama antenal No sobrepasa la escama antenal	
*Inclinación del rostro con respecto a la base de las anténulas	Rostro muy inclinado Ligeramente inclinado No inclinado	

* Variables incluidas únicamente para la determinación de los morfotipos.

8. METODOLOGÍA

8.1 DISEÑO MUESTREAL

8.1.1 Tipo de investigación

Se realizó una investigación de tipo descriptivo sobre la migración temporal de estadios tempranos de los camarones anfídromos del género *Macrobrachium*, ya que, según Hernández (2018), este tipo de investigación es el procedimiento usado para describir las características de un fenómeno, sujeto o población a estudiar.

8.1.2 Enfoque

Se utilizó un enfoque mixto con un componente cualitativo, donde se obtuvo un listado de los morfotipos presentes, la especie a la que pertenecen y sus estadios de desarrollo, y otro cuantitativo, que comprende el registro de abundancia de individuos y datos de tallas (longitud del cefalotórax).

8.1.3 Tipo de muestreo

Se utilizó un muestreo aleatorio simple, en un solo punto de muestreo con una frecuencia quincenal.

8.1.4 Número y tamaño de las muestras:

Se tomó un total de 10 muestras de juveniles de camarones anfídromos del género *Macrobrachium* en el sector de las compuertas que separan las ciénagas de La Redonda y del Totumo, de enero de 2023 a mayo de 2023. Se recolectaron 2 muestras por cada mes, es decir, con una periodicidad quincenal. El procedimiento para la toma de las muestras en campo se describe en el numeral 7.2.1.

8.1.5 Tamaño de las submuestras

A partir de las muestras de camarones obtenidas en el área de estudio, se tomaron submuestras de cada morfotipo identificado para el registro de medidas de talla, siguiendo el procedimiento descrito por Samperi *et al.* (2006), con un error estándar de 0,015 y una probabilidad del 90%, de acuerdo a las siguientes fórmulas:

$$1. n' = \frac{s^2}{V^2} = \text{Tamaño provisional de la muestra}^1 = \text{varianza de la muestra/varianza de la población}$$

$$2. n = \frac{n'}{1 + n'/N}$$

Donde:

n' = tamaño de la muestra sin ajustar

n = tamaño de la muestra

N = tamaño de la población

S^2 = varianza de la muestra expresada

V^2 = cuadrado del error estándar

8.2 DESCRIPCIÓN DEL ÁREA DE ESTUDIO

La Ciénaga del Totumo es un cuerpo de agua costero con cerca de 1361,06 ha. de área superficial (Niño, 2011), ubicado en el sur del departamento del Atlántico y el norte del departamento de Bolívar, entre 10° 45' y 10° 41' N y 75° 15' y 75° 12' W, en jurisdicción de los municipios de Piojó, en el Departamento del Atlántico, y Santa Catalina, en el Departamento de Bolívar (Figura 2).

La zona de estudio seleccionada corresponde al sector de las compuertas ubicadas en el caño Amansaguapos, a través del cual se da el contacto entre las ciénagas de La Redonda y del Totumo. La Ciénaga La Redonda presenta una comunicación intermitente con las aguas marinas, por lo que muchas especies anfídromas migran

a través de ella en su recorrido en busca de alcanzar los ambientes dulceacuícolas de la Ciénaga del Totumo.

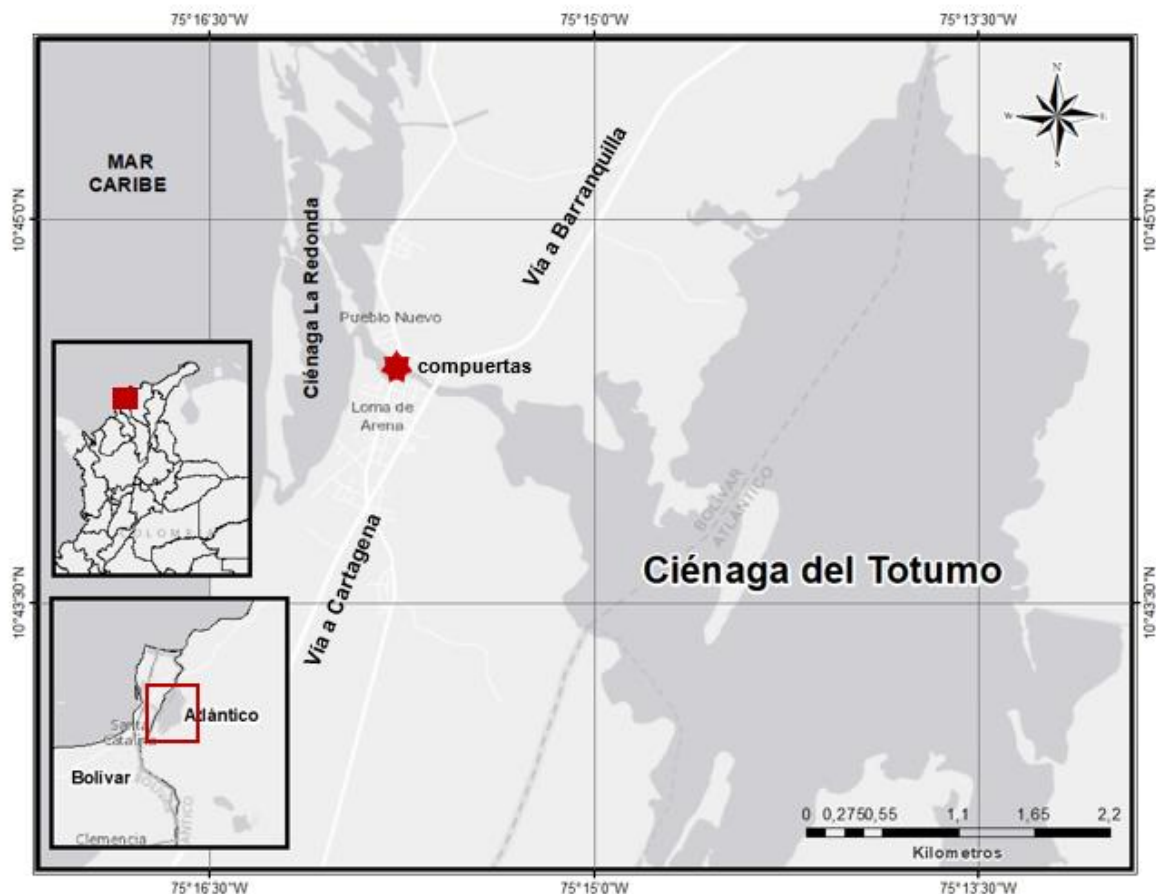


Figura 2. Ubicación del área de estudio, con la posición de las compuertas entre las Ciénagas del Totumo y La Redonda. Fuente: autor.

8.2.1 Fase de campo

Las compuertas presentes en el sector poseen una estructura metálica con la que se regula la salida de agua dulce de la Ciénaga del Totumo y, adyacente a ellas, una plataforma de cemento que se extiende por debajo de la vía a manera de túnel de 4,5 m. de longitud. En este sector, los pescadores dejan salir un pequeño flujo para mantener un estímulo ambiental para las especies migratorias, que forma un canal de entre 20 y 25 cm. de amplitud por 4,5 m. de extensión, que desemboca en la Ciénaga La Redonda y que comprende la ruta migratoria de los camarones anfídromos. En este canal se tomaron las muestras con una red manual de 25 cm. de amplitud, 15 cm. de altura y 1 mm de ojo de malla, en una extensión de 1,5 m sobre este canal, a fin de mantener una representatividad del 30% del área total muestreada (Figura 3).

Las muestras fueron depositadas en frascos plásticos para su fijación, conservación y transporte con alcohol al 70% y mantenidas en refrigeración para su análisis posterior. Se realizaron 10 muestreos entre los meses de enero y mayo (Tabla 2). Estos muestreos se desarrollaron en el marco del proyecto “Evaluación del potencial productivo de algunas especies promisorias en el departamento de Bolívar, Caribe colombiano” (BIOM-PD/2022-3), del grupo de investigaciones GIBEAM de la Escuela de Biología Marina de la Universidad del Sinú – Seccional Cartagena.

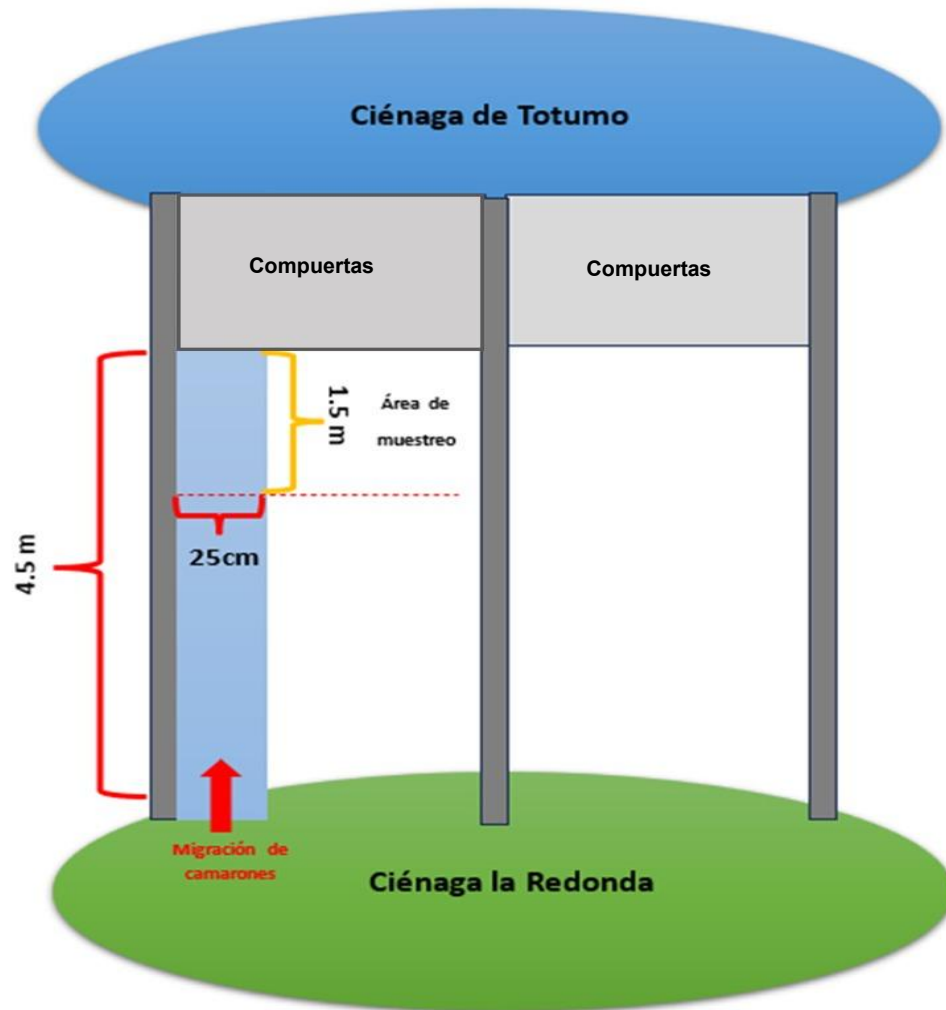


Figura 3. Esquema de las compuertas y del área de muestreo, entre las ciénagas del Totumo y La Redonda. Fuente: autor.

Tabla 2. Fecha de los muestreos realizados en el marco del proyecto “Evaluación del potencial productivo de algunas especies promisorias en el departamento de Bolívar, Caribe colombiano”.

Muestreo	Fecha
M1	16/01/2023
M2	30/01/2023
M3	13/02/2023
M4	27/02/2023
M5	13/03/2023
M6	27/03/2023
M7	10/04/2023
M8	24/04/2023
M9	14/05/2023
M10	28/05/2023

8.2.2 Fase de laboratorio

8.2.2.1 Definición de morfotipos presentes en las muestras

Dado que las diferencias morfológicas entre los estadios tempranos de las especies del género *Macrobrachium* son muy pequeñas y no existen claves de identificación para las mismas, en especial para juveniles tempranos, los organismos fueron separados en morfotipos, para lo cual se tuvieron en cuenta tres criterios principales: la forma del rostrum, el largo del rostrum con respecto a la escama antenal y la proporción: largo del pedúnculo ocular/ancho de la córnea, que para este estudio resultaron ser diferencias morfológicas evidentes en los individuos en estadios tempranos y facilitaron la agrupación de los mismos.

Para determinar la proporción “largo del pedúnculo ocular / ancho de la córnea”, se tomaron fotos del cefalotórax de cada uno de los posibles morfotipos en vista lateral (Figura 4) y se utilizó el programa imagen J para la toma de medidas.

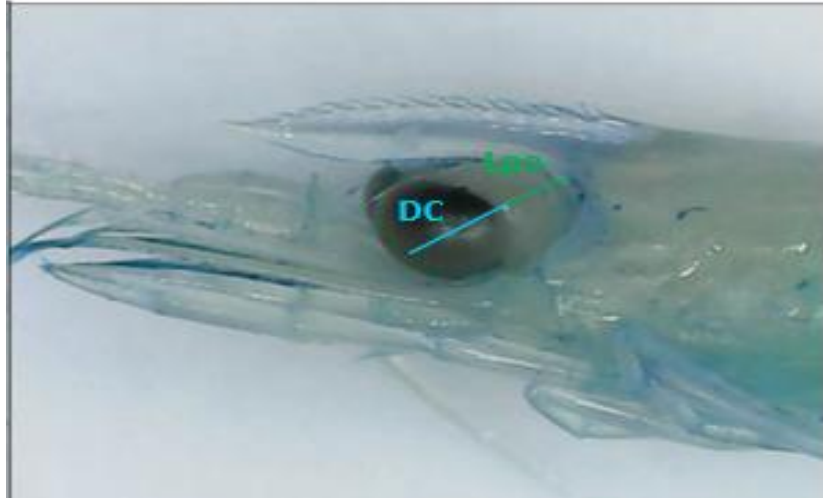


Figura 4 . Medidas largo del pedúnculo ocular (Lpo) y diámetro de la córnea (DC), vista lateral del cefalotórax del morfotipo B1. Fuente: autor.

Los morfotipos fueron clasificados en 2 grupos de acuerdo a la forma del rostro y su longitud en:

- morfotipo A: La longitud del rostro supera el borde anterior de la escama antenal y está proyectado hacia arriba (Figura 5A)
- morfotipo B: La longitud del rostro no supera el borde anterior de la escama antenal y es más o menos recto (Figura 5B).

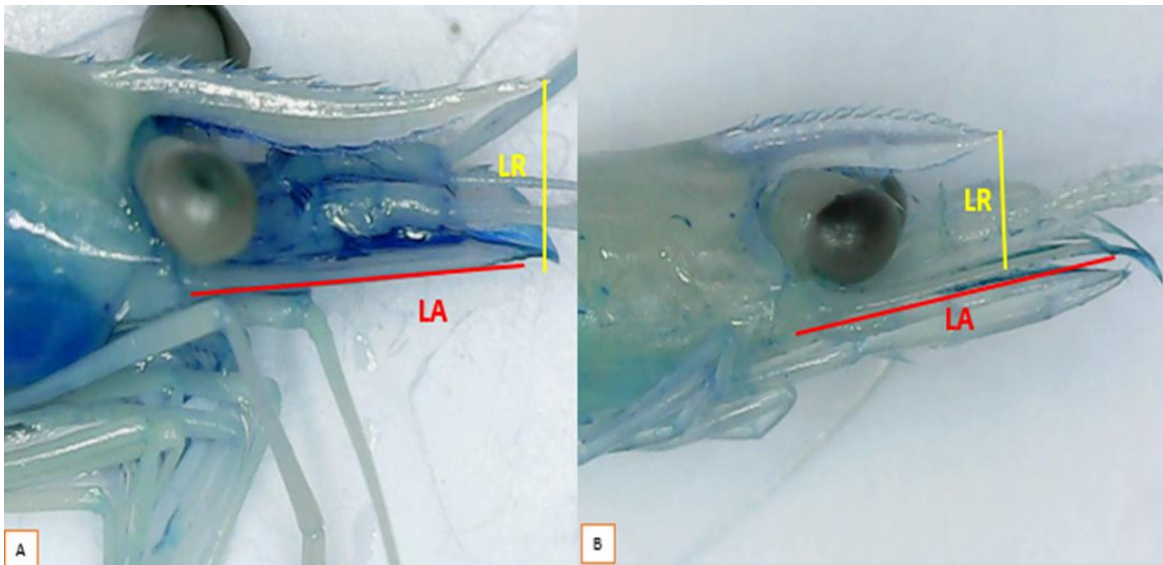


Figura 5 . Largo y forma del rostro en: A) morfotipo A, y B) morfotipo B. se señalan las medidas largo de la escama antenal (LA), con referencia a la longitud del rostro (LC). Fuente: autor.

Los criterios de agrupación para los submorfotipos del morfotipo B fueron: la proporción “largo del pedúnculo ocular / ancho de la córnea” (LPO/DC) en vista

lateral y la inclinación del rostro con respecto a la base de las anténulas (IR); las medidas se catalogaron como: rostro muy inclinado, rostro ligeramente inclinado y rostro no inclinado (Figura 6).

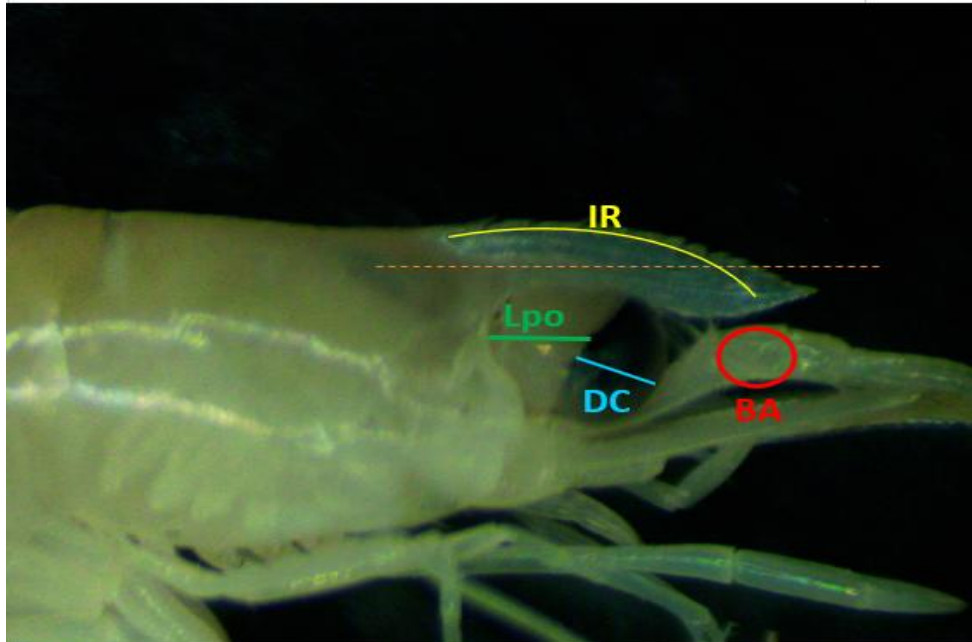


Figura 6. Caracteres para la subclasificación del morfotipo B: inclinación del rostro con respecto a la base de las anténulas (IR), largo del pedúnculo ocular (Lpo), diámetro de la córnea (DC), base de las anténulas (BA). Fuente: autor.

8.2.2.2 Identificación taxonómica y estadios de desarrollo

La identificación de los individuos, hasta el nivel de género, se realizó utilizando la clave taxonómica de Fischer *et al.*, (1995). Para la identificación de especies, se utilizaron documentos con descripciones morfológicas de algunos estadios tempranos, a saber:

- Choudhury (1970), permitió la identificación de *M. acanthurus*, ya que presenta una descripción de los tres primeros estadios juveniles de la especie.
- Lewis y Ward (1965), que describen por completo los estadios de desarrollo de *M. carcinus*.
- Choudhury (1971), que brinda una descripción de los estadios larvales de *M. carcinus*.

En estos documentos, los respectivos autores realizan sus descripciones con base en algunos caracteres merísticos como: número de dientes dorsales en el rostro, número de dientes ventrales en el rostro, número de espinas en el telson y número de dientes post orbitales, y los caracteres morfológicos: longitud cuenca ocular-telson y largo del rostro. Debido al reducido tamaño de los ejemplares, fue necesario el uso de colorantes para facilitar la identificación y medición de las partes, para lo cual se realizaron ensayos con violeta de gram, fucsina de gram y azul de metileno (Figura 7), y este último resultado ser el más adecuado para facilitar el proceso.



Figura 7. Pruebas de tinción utilizando diferentes colorantes, A) violeta de gram, B) fucsina de gram, C) azul de metileno. Fuente: autor.

Para la definición de los estadios de desarrollo, se realizó una comparación de la longitud total (LT) de los ejemplares, así como de otros caracteres como: largo del rostro con respecto a la escama antenal, número de dientes dorsales y ventrales en el rostro, número de dientes post orbitales, presencia de pereiópodos y pleópodos funcionales, al igual que el comportamiento observado en los individuos durante el muestreo.

Para la definición teórica de los valores de las variables analizadas, en los distintos estadios de desarrollo de las especies *M. acanthurus* y *M. carcinus*; Se tuvieron en cuenta los trabajos de Choudhury (1970,1971), Dugger y Dobkin (1975), Lemus y Magaña (2014), Martínez y Torres (2001), Quadros *et al.* (2004) y Viana (2014).

8.2.2.3 Registro de valores de abundancia

Se contaron de forma manual uno a uno los individuos separados, como se indica en el numeral 7.2.2.1, a partir de lo cual se calculó el valor de abundancia para cada morfotipo, en términos del número de individuos por metro cuadrado, de la siguiente forma:

$$A-M = \text{No. } M_n / 0,375 \text{ m}^2$$

Donde, A-M=Abundancia por morfotipo; No. M_n = Número de Individuos del morfotipo “n” en la muestra; y $0,375 \text{ m}^2$ =Área muestreada”.

Para el cálculo de la abundancia total, en términos del número de individuos por metro cuadrado, se aplicó el siguiente procedimiento:

$$AT = \text{No. } M / 0,375 \text{ m}^2$$

Donde, AT= Abundancia total; No. M= Número de Individuos en la muestra; y $0,375 \text{ m}^2$ = Área muestreada”.

8.2.2.4 Registro de tallas

A partir del conjunto de camarones de cada morfotipo identificado por muestreo, se tomó una submuestra para el registro de las tallas de los individuos, tal como se especifica en el numeral 7.1.5 a este número definido de organismos se les tomó la medida de longitud del cefalotórax (Figura 8), la cual comprende la distancia entre el borde de la cavidad ocular y el punto medio de la parte posterior del caparazón (Granados, 1983). Esta medida se registró a través del procesamiento de imágenes digitales utilizando el programa imagen J, para lo cual se calibró de manera individual la herramienta de medida del programa con una reglilla milimétrica (Figura 9).

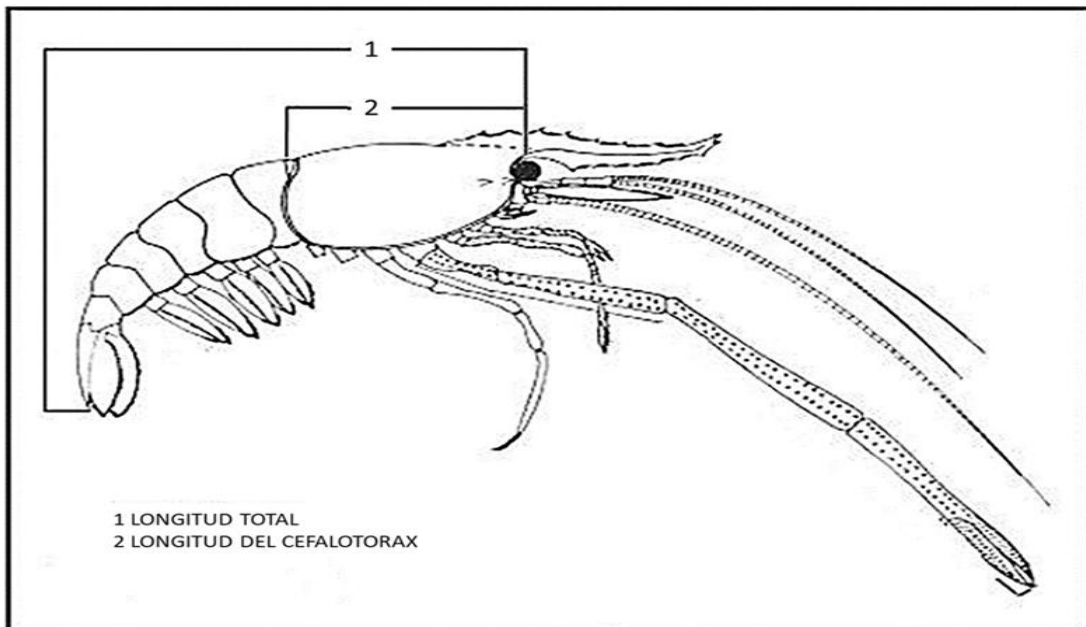


Figura 8. Medidas morfométricas de un camarón del género *Macrobrachium*. Tomado de Granados, (1983).

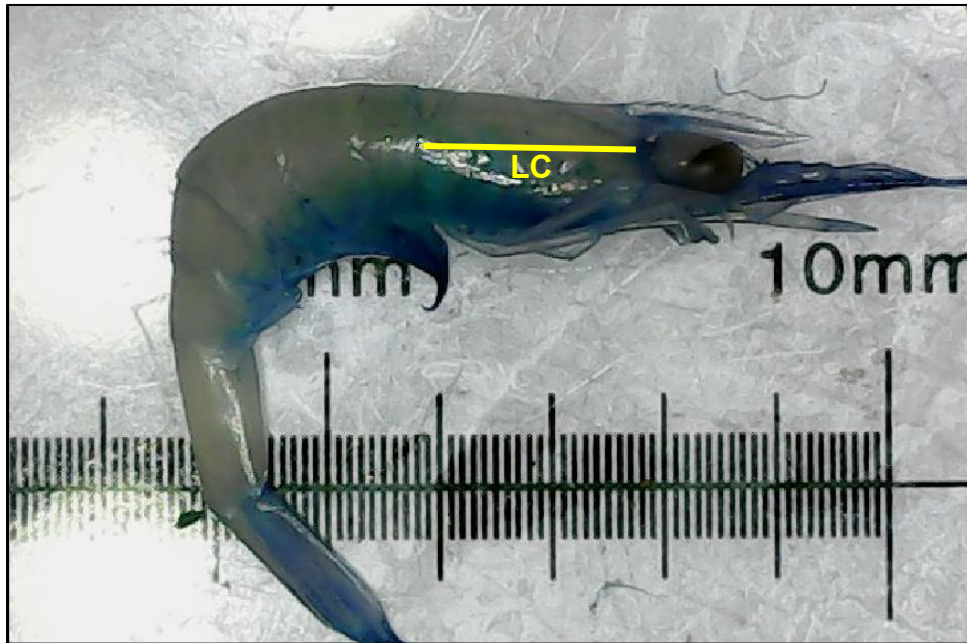


Figura 9. Toma de la longitud del cefalotórax (LC) por procesamiento de imágenes digitales utilizando el programa “Imagen J”. Fuente: autor.

8.3. ANÁLISIS DE LA INFORMACIÓN

El análisis de la abundancia total se realizó a través de un gráfico de barras, para observar las fluctuaciones de esta variable durante los meses de estudio. Por otro lado, para evaluar el comportamiento de la abundancia de los diversos morfotipos identificados por muestreo, así como para las especies *M. acanthurus* y *M. carcinus*, se realizaron gráficos combinados para cada mes compuestos por un diagrama de barras con sus abundancias, y un gráfico de torta con la representatividad porcentual de los organismos capturados para cada muestreo durante ese mes.

La variación temporal en las tallas se analizó a través de diagramas de caja, por medio de los cuales se describió el comportamiento de las tallas de los diversos morfotipos, y de las especies identificadas, durante los diferentes meses de muestreo.

Seguido a esto se aplicaron las pruebas de normalidad de Kolmogorov-Smirnov, y la prueba de homogeneidad de varianzas de Levene, a las tallas de los ejemplares identificados como *M. acanthurus* y *M. carcinus*; como no se cumplieron los supuestos de normalidad y homocedasticidad para ninguna de las especies, se implementaron pruebas no paramétricas para analizar esta variable.

Para determinar la presencia de diferencias estadísticamente significativas en las tallas de las especies identificadas en los distintos muestreos, se realizaron las pruebas de Kruskal-Wallis y post hoc de Dunn (nivel de significancia $\alpha=0,05$).

Se calculó el coeficiente de correlación por rangos de Spearman ($\alpha=0,05$) entre la abundancia para cada especie identificada por separado, con dos juegos de datos obtenidos a partir del régimen de lluvias locales: 1) Los valores de precipitaciones dos meses antes de cada muestreo, y 2) El promedio de precipitaciones de los últimos 10 años, también con dos meses de anterioridad a cada toma de muestras. La finalidad de correlacionar la abundancia de estas especies con estos dos distintos valores, es determinar si la programación temporal en la migración de juveniles de *Macrobrachium* se encuentra determinada por las condiciones ambientales inmediatamente anteriores o si, por el contrario, dependen de una programación temporal definida a un mayor plazo. Los valores de precipitaciones en la Ciénaga del Totumo, desde el año 2013 al 2023, se obtuvieron a través de la plataforma “Power Data Access Viewer” (<https://power.larc.nasa.gov/data-access-viewer/>).

La aplicación de las pruebas estadísticas se realizó utilizando los programas PAST 3.0 y SPSS 29.0.20(20).

9. RESULTADOS

Se analizaron 4.746 individuos presentes dentro de las muestras, y entre éstos 4.741 se ubicaron dentro del género *Macrobrachium*, lo cual comprende el 99,9% de los ejemplares de camarones anfídromos que se registraron migrando desde las aguas marinas hacia el interior de la Ciénaga del Totumo. La identificación a este nivel se facilitó, gracias a que estos individuos presentaron características exclusivas del género *Macrobrachium* acorde a lo descrito por Fisher *et al.* (1995), como la presencia de espina hepática; pleura en el segundo segmento abdominal sobrepuesta a las del primero y tercer segmento; pereiópodos sin exópodos; segundo y primer par de pereiópodos terminados en pinzas; segundo par de pereiópodos más grande que el primero; tercer, cuarto y quinto par de pereiópodos terminados en dáctilos simples; carpo no subdividido en artejos; extremidades del telson con 2 pares de espinas terminales y al menos 2 setas; tercer maxilípodo con pleurobranquia (Figura 10).

Las tallas de los organismos oscilaron entre 8 y 22 mm de longitud total (LT), por lo que se considera que los individuos se encontraban en estadios juveniles. Entre éstos, se logró la diferenciación de siete (7) posibles morfotipos: Morfotipo A (Mt-A), morfotipo B1 (Mt-B1), morfotipo B2 (Mt-B2), morfotipo B3 (Mt-B3), morfotipo B4 (Mt-B4), morfotipo B5 (Mt-B5), morfotipo B6 (Mt-B6) y morfotipo B7 (Mt-B7). Los cuales, probablemente, se relacionan con distintas especies del género *Macrobrachium*.

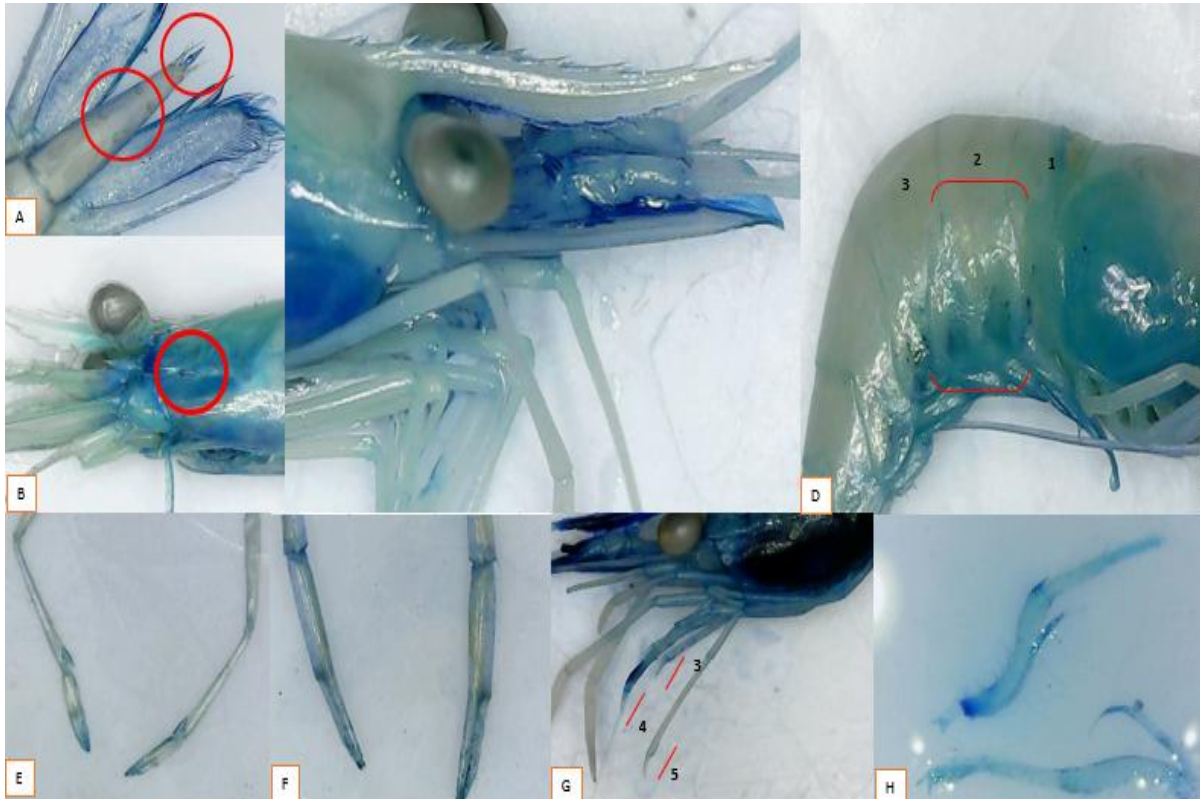


Figura 10. Carácteres descritos por Fischer *et al.*, (1995) para el género *Macrobrachium*: A) extremo del telson con 2 pares de espinas terminales y 2 setas; B) presencia de espina hepática; C) rostro dentado; D) pleura en el segundo segmento abdominal sobrepuesta a las del primero y tercer segmento; E) primer par de pereiópodos terminados en pinzas; F) segundo par de pereiópodos más grande que el primero y terminado en pinzas; G) tercer, cuarto y quinto par de pereiópodos terminados en dáctilos simples; H) tercer maxilípodo con pleurobranquia. Fuente: autor.

9.1 DESCRIPCIÓN DE LOS MORFOTIPOS

9.1.1 Morfotipo A

Los ejemplares del Mt-A exhibieron un rango de tallas comprendido entre 1,1 y 6,5 mm de LC. Su rostro es largo, se encuentra proyectado o curvado hacia arriba y supera el borde anterior de la escama antenal; presenta dientes rostrales bien definidos, en un rango entre 9 o 11 en su margen dorsal, con un diente postorbital y 5 o 6 en su margen ventral. La proporción LPO/DC fue de $0,80 \pm 0,01$, lo que demuestra que el diámetro de la córnea es mayor al largo del pedúnculo ocular (Figura 11).



Figura 11. Fotografía del morfotipo A en vista lateral, A) organismo completo, B) detalle de la porción anterior del cefalotórax, fuente: autor.

9.1.2 Morfotipo B1

El rango de tallas de los individuos del Mt-B1 osciló entre 1,2 mm y 3 mm. Su rostro es corto, no supera el borde anterior de la escama antenal, y casi recto; muestra dientes aserrados en el mismo, con 13 o 14 dientes en su margen dorsal y de 0 a 4 dientes en su margen ventral. La proporción LPO/DC fue de $0,59 \pm 0,005$ lo que sugiere que el diámetro de la córnea es casi el doble del largo del pedúnculo ocular (Figura 12).

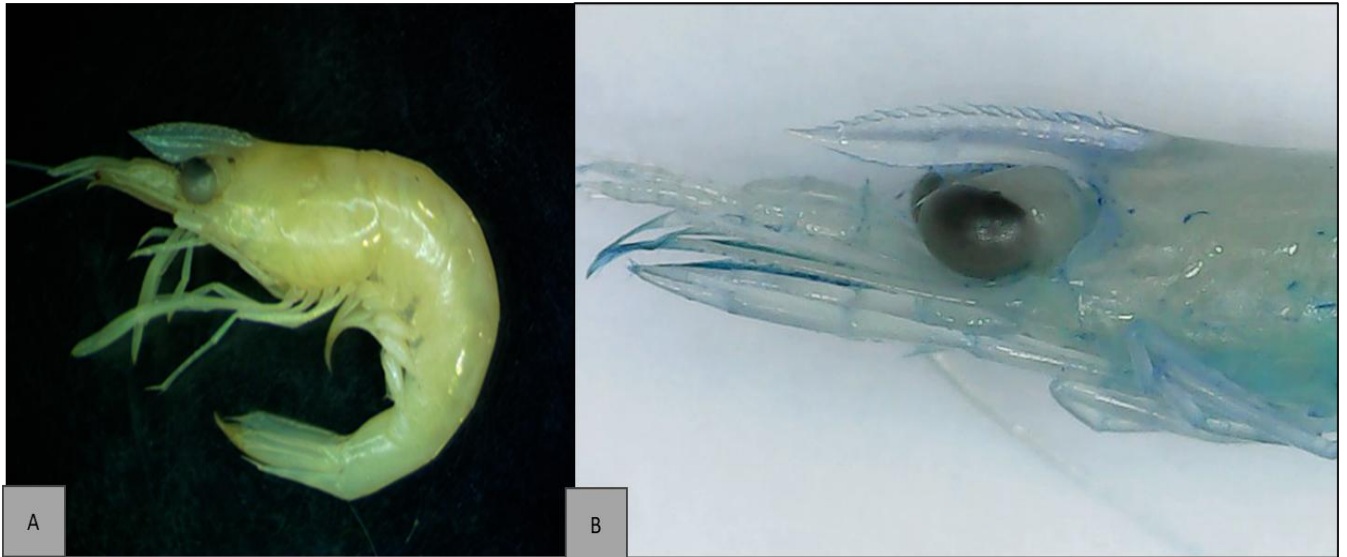


Figura 12. Fotografía del morfotipo B1 en vista lateral, A) organismo completo, B) detalle de la porción anterior del cefalotórax, fuente: autor.

9.1.3 Morfotipo B2

Los individuos del Mt-B2 presentaron tallas de 1 mm a 3,7 mm. Su rostro es corto, cuya longitud no supera el borde anterior de la escama antenal y se encuentra levemente inclinado hacia abajo; presenta dientes aserrados, de 11 a 13 dientes en su margen dorsal y de 2 a 4 dientes en su margen ventral. La proporción LPO/DC fue de $1,20 \pm 0,007$, lo que indica que el diámetro de la córnea es mucho menor al largo del pedúnculo ocular (Figura 13).

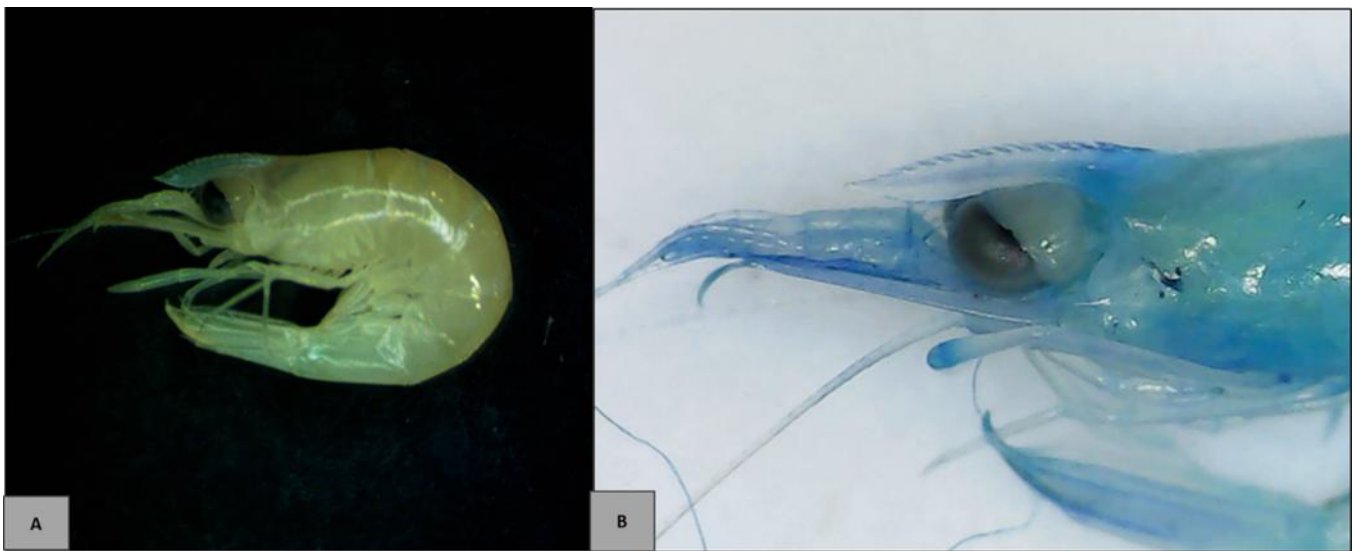


Figura 13. Fotografía del morfotipo B2 en vista lateral, A) organismo completo, B) detalle de la porción anterior del cefalotórax, fuente: autor

9.1.4 Morfotipo B3

Los ejemplares del Mt-B3 exhibieron tallas de 1 mm a 5,1 mm. Tienen el rostro corto, con una longitud que no supera el borde anterior de la escama antenal, y es casi recto (levemente inclinado hacia abajo), con dientes aserrados en ambos márgenes: 11 o 12 en su margen dorsal y de 1 a 4 en su margen ventral. La proporción LPO/DC fue de $0,20 \text{ mm} \pm 0,008$. lo que denota que el diámetro de la córnea es mucho mayor a la longitud del pedúnculo ocular (Figura 14).



Figura 14. Fotografía del morfotipo B3 en vista lateral, A) organismo completo, B) detalle de la porción anterior del cefalotórax, fuente: autor.

9.1.5 Morfotipo B4

La longitud del cefalotórax de los individuos del Mt-B4 osciló entre 2mm a 2,7 mm. Los ejemplares exhibieron un rostro corto, el cual no supera el borde anterior de la escama antenal y presenta una leve inclinación hacia la base de las anténulas, con presencia de dientes aserrados en sus bordes: 13 o 14 dientes en su margen dorsal y de 0 a 3 en el margen ventral. La proporción LPO/DC fue de $0,29 \text{ mm} \pm 0,01$ lo que indica que el diámetro de la córnea es mucho mayor a la longitud del pedúnculo ocular. Otra característica, exclusiva en este morfotipo, fue la presencia de una pigmentación negra en la punta de los pereiópodos (Figura 15).

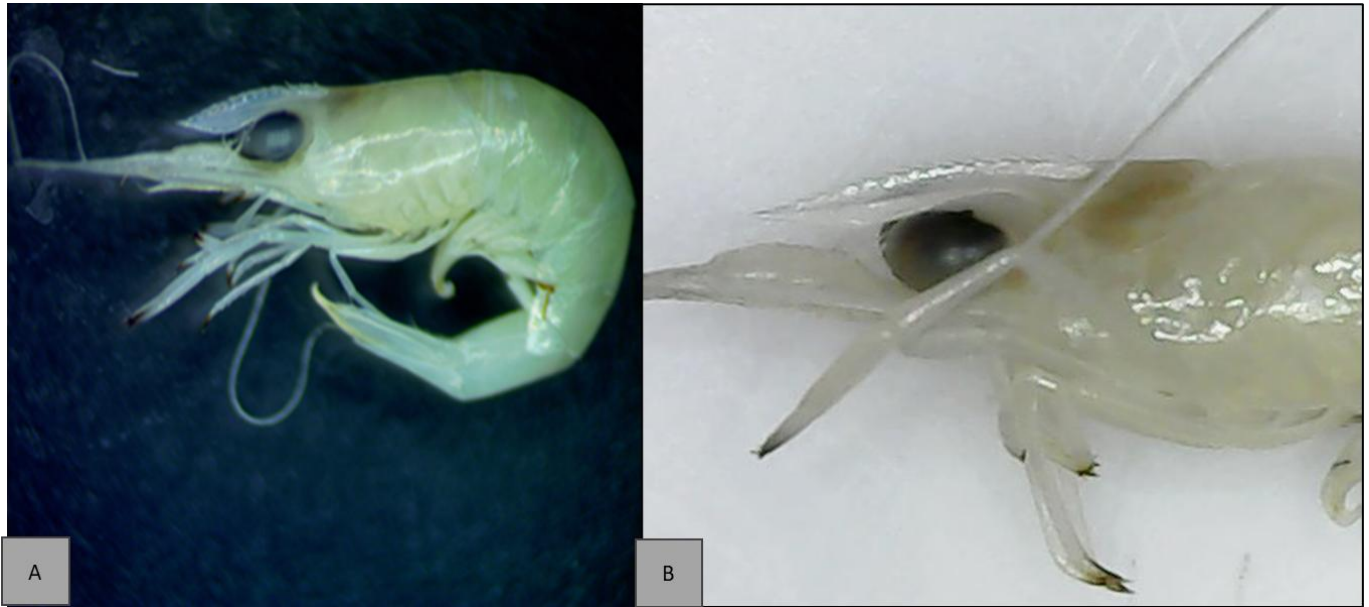


Figura 15. Fotografía del morfotipo B4 en vista lateral, A) organismo completo, B) detalle de la porción anterior del cefalotórax, fuente: autor.

9.1.6 Morfotipo B5

Los individuos del Mt-B5 tuvieron medidas comprendidas entre 1,7 mm y 6,4mm. Presentaron rostro corto, cuya longitud no superó el borde anterior de la escama antenal, y se encuentra inclinado hacia abajo; el borde inferior de esta estructura está casi pegado al segundo segmento de las anténulas, y tiene dientes aserrados en ambos márgenes: 13 o 14 en su margen dorsal y de 1 a 2 dientes en el ventral (Figura 16). La proporción LPO/DC fue de $0,29 \text{ mm} \pm 0,008$ lo que muestra que el diámetro de la córnea es mucho mayor al largo del pedúnculo ocular.

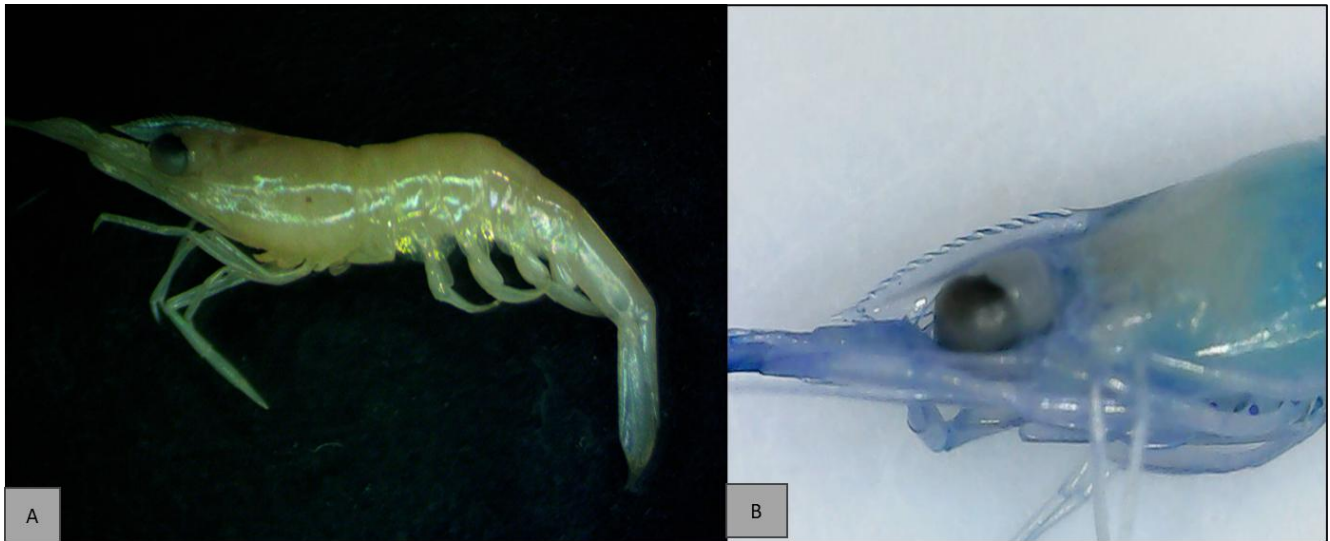


Figura 16. Fotografía del morfotipo B5 en vista lateral, A) organismo completo, B) detalle de la porción anterior del cefalotórax, fuente: autor.

9.1.7 Morfotipo B6

La longitud del cefalotórax de los individuos del Mt-B6 estuvo entre 1,6 mm a 3,6 mm. Mostraron un rostro corto que no superó el largo de la escama antenal, y se encuentra inclinado hacia la base de las anténulas, donde deja un mínimo espacio entre el borde inferior y la base de la anténula; presentó dientes aserrados en ambos márgenes: 11 o 12 en el dorsal y de 0 a 3 en el ventral (Figura 17). La proporción LPO/DC fue de $0,89 \text{ mm} \pm 0,01$, lo que indica que el diámetro de la córnea es mayor a la longitud del pedúnculo ocular.

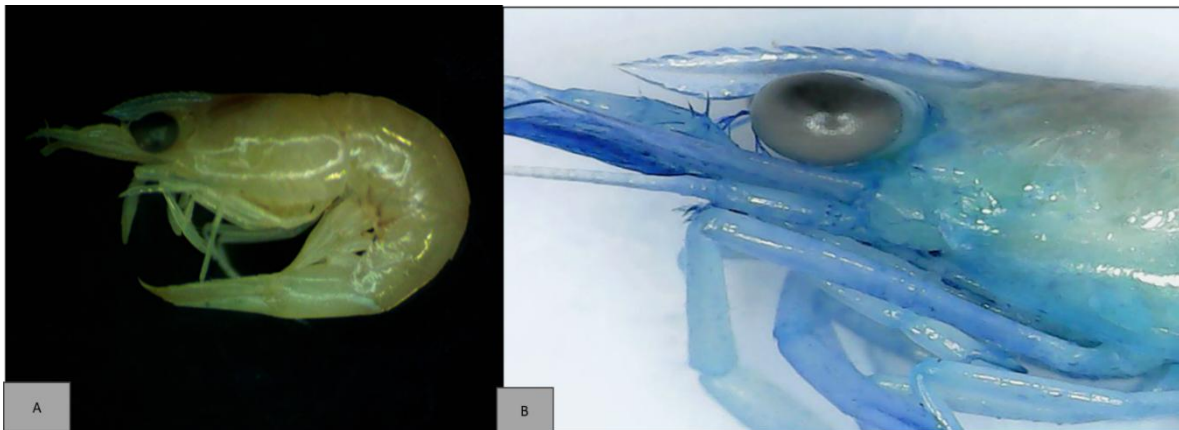


Figura 17. Fotografía del morfotipo B6 en vista lateral, A) organismo completo, B) detalle de la porción anterior del cefalotórax, fuente: autor.

9.1.8 Morfotipo B7

Las tallas del cefalotórax presentadas por los ejemplares del Mt-B7 se encontraron entre 1,3 mm a 4,9 mm. Presentaron un rostro recto y muy corto, el cual termina en la base del primer segmento de las anténulas; mostraron 9 o 10 dientes, muy bien definidos, en el margen dorsal del mismo, y 1 o 2 dientes, poco prominentes, en su margen ventral (Figura 18). La proporción LPO/DC fue de $0,19 \text{ mm} \pm 0,005$, lo que denota que el diámetro de la córnea es mucho mayor al largo del pedúnculo ocular.



Figura 18. Fotografía del morfotipo B7 en vista lateral, A) organismo completo, B) detalle de la porción anterior del cefalotórax, fuente: autor.

9.1.9 Comparación merística y morfométrica entre los distintos morfotipos.

Desde la vista lateral, se observaron fácilmente algunas diferencias entre los presuntos morfotipos, dado que se aprecia mejor el tamaño de la córnea, lo cual, en conjunto con otras características morfométricas, facilitó la agrupación de los organismos (Figura 19). Se registró una gran diferencia en las medidas morfométricas entre los distintos morfotipos, donde el Mt-A presentó una mayor longitud y proyección del rostro y una de las mayores proporciones LPO/DC (Figura 19A).

Las características morfométricas y merísticas entre los Mt-B son muy similares: el Mt-B1, Mt-B2 y Mt-B3 tienen rostros casi rectos y ligeramente inclinados hacia abajo, pero se diferencian principalmente por la proporción LPO/DC, donde el Mt-B3 presentó una proporción menor a la de Mt-B1, mientras que en el caso del Mt-B2 fue mayor a la de los otros dos morfotipos (Tabla 3).

En el caso de Mt-B5 y Mt-B6, el principal carácter distinto fue la inclinación del rostro (IR), ya que, aun cuando las proporciones LPO/DC difieren, visualmente no es evidente; en el Mt-B5 el borde inferior está casi pegado a la base de la anténula mientras en Mt-B6 el borde inferior del rostro es casi paralelo a la base de las anténulas (Figura 19F y Figura 19G). El Mt-B7 tiene un rostro extremadamente corto en comparación a los demás morfotipos, que apenas alcanza la base de las anténulas (Figura 19H), y el Mt-B4 es el único que exhibió pigmentación negra en los pereiópodos (Figura 19E).

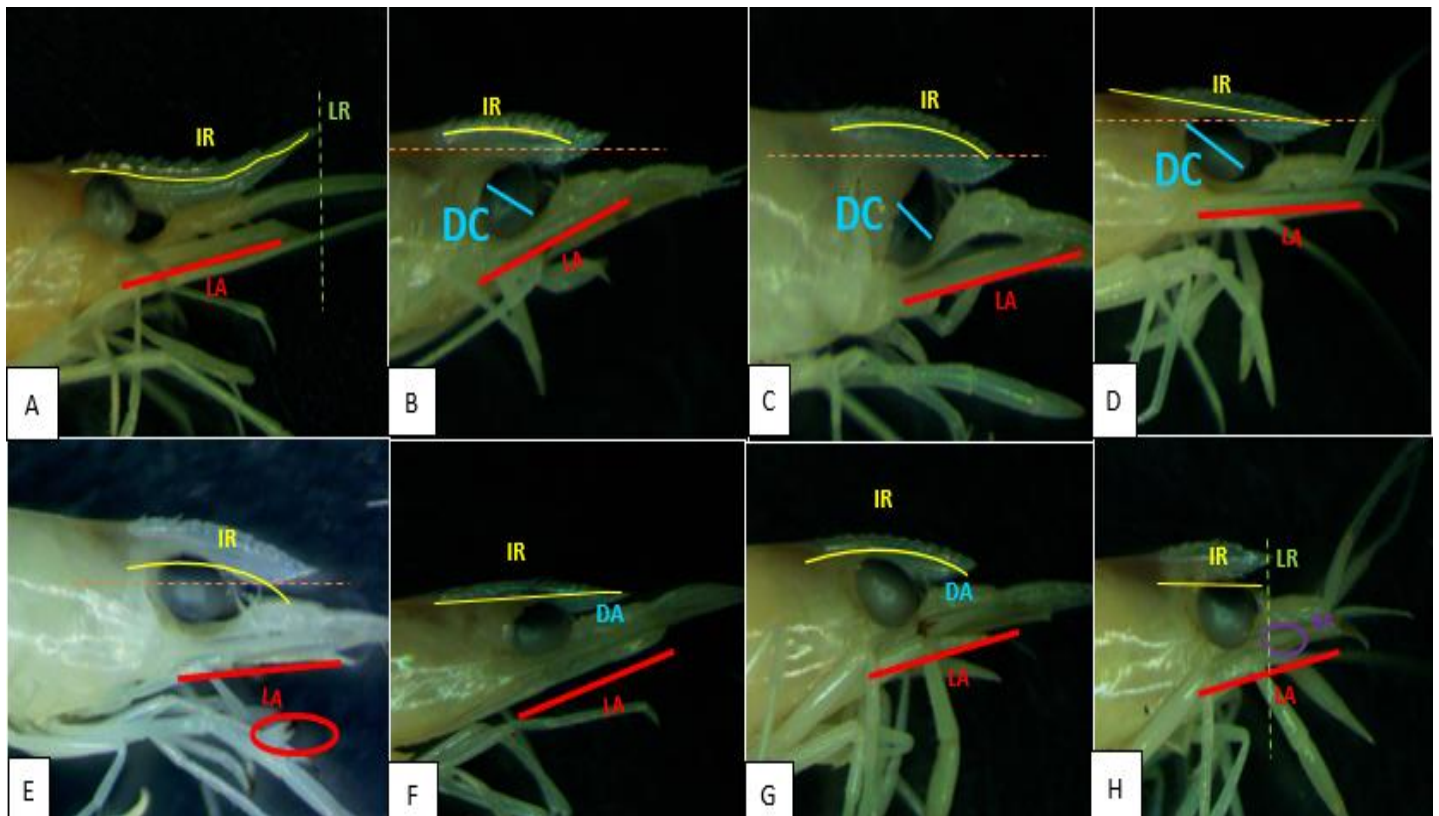


Figura 19. Vista lateral del cefalotórax de: A) Mt-A, B) Mt-B1, C) Mt-B2, D) Mt-B3, E) Mt-B4, F) Mt-B5, G) Mt-B6, H) Mt-B7. Se aprecian las siguientes medidas: Inclinación del rostro con respecto a la base de las anténulas (IR), largo del rostro (LR), diámetro de la córnea (DC), base de las anténulas (BA), largo de la escama antenal (LA), distancia a la base de las anténulas (DA). Fuente: autor.

Tabla 3. Medidas registradas y proporción largo del pedúnculo ocular /diámetro de la córnea.

CARACTERES MORFOLOGICOS	MORFOTIPOS							
	A	B1	B2	B3	B4	B5	B6	B7
Rango de tallas (longitud del cefalotórax)	1,1 mm a 6,5 mm	1,2 mm a 3 mm	1 mm a 3,7 mm	1 mm a 5,1 mm	2mm a 2,7 mm	1,7 mm a 6,4mm	1,6 mm a 3,6 mm	1,3 mm a 4,9 mm
La longitud del rostro supera el borde anterior de la escama antenal	X							
Forma del rostro	Proyectado o curvado hacia arriba	Levemente inclinado hacia abajo	Levemente inclinado hacia abajo	Levemente inclinado hacia abajo	Levemente inclinado hacia abajo	Inclinado hacia abajo, el borde inferior está casi pegado a la base de la anténula	Inclinado hacia abajo, no se observa espacio entre el borde inferior y la base de la anténula	Recto y muy corto, termina en la base de la anténula
Proporción largo del pedúnculo ocular/diámetro de la cornea	0,80	0,59	1,2	0,2	0,29	0,33	0,89	0,19
CARACTERES MERISTICOS	A	B1	B2	B3	B4	B5	B6	B7
No. dientes dorsales	9 - 11	13 - 14	11 - 13	11 - 12	13 - 14	13 - 14	12 - 11	9 - 10
No. dientes ventrales	5 - 6	0 - 4	2 - 4	1 - 4	0 - 3	1 - 2	0 - 3	1 - 2
No. Dientes post orbitales	1	1	1	2	1	1	1	2
Proporción de los ojos en vista lateral								
Morfotipo	Largo del pedúnculo ocular (mm)		Diámetro de la córnea (mm)		Proporción largo pedúnculo ocular/diámetro de la cornea			
A	0,4		0,5		0,80			
B1	1		1,7		0,59			
B2	1,8		1,5		1,20			
B3	0,5		2,5		0,20			
B4	0,9		3,1		0,29			
B5	0,8		2,4		0,33			
B6	1,6		1,8		0,89			
B7	0,5		2,6		0,19			

9.1.10 Identificación taxonómica

De los 8 morfotipos identificados en el estudio, solo Mt-A y Mt-B6 encajaron con las descripciones de estadios juveniles tempranos para *M. acanthurus* y *M. carcinus*, respectivamente.

El Mt-A coincidió con los caracteres merísticos y morfométricos descritos por Choudhury (1970) para juveniles de *M. acanthurus* de 2 meses o estadio III, Según estos autores, los ejemplares en este estadio presentan una longitud total entre 21,5 y 23 mm, así como de 9 a 11 dientes dorsales en el rostro y 5 o 6 ventrales; los ejemplares registrados en el estudio y agrupados en el Mt-A se encuentran dentro de estos rangos, ya que presentaron de 20,5 mm a 21,8 mm de LT, 9 dientes dorsales y 5 dientes en el margen ventral (Figura 20).

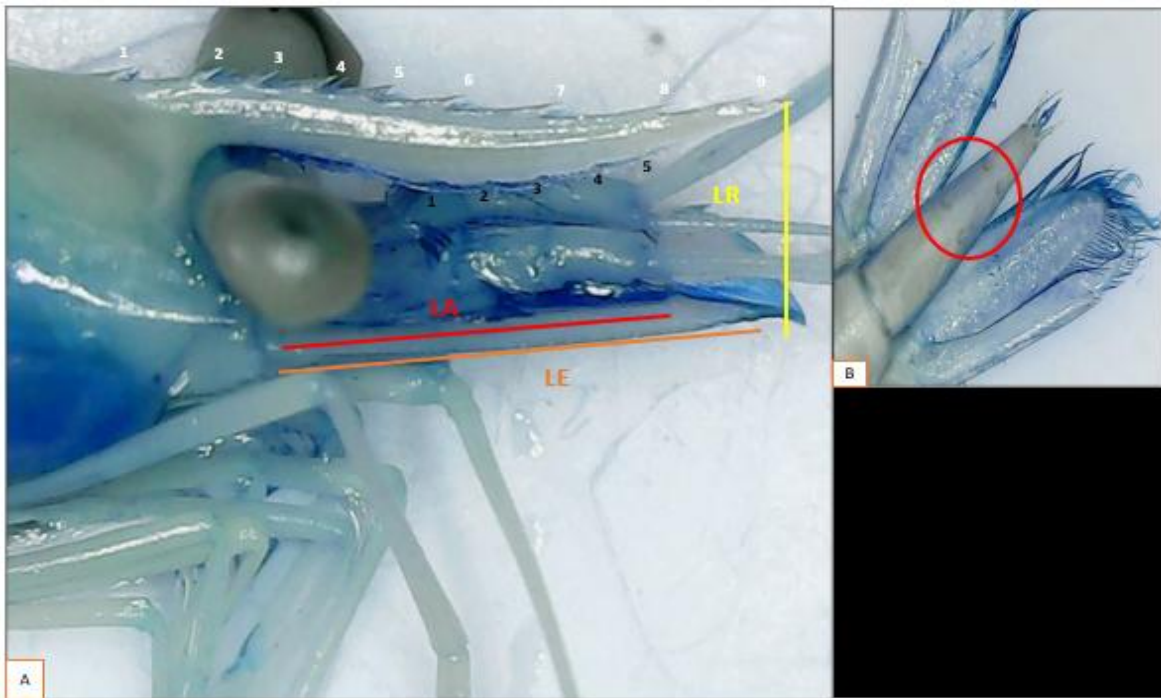


Figura 20. Caracteres merísticos y morfométricos del morfotipo A. A) largo de la escama antenal (LA), largo del rostro (LR), largo del escafocerito (LE), número de dientes dorsales y ventrales en el rostro; B) Forma del telson y número de espinas, fuente: autor.

El Mt-B6 encaja con lo que Lewis y Ward (1965) describe como larvas de 90 días de *M. carcinus*; sin embargo, dadas sus características morfológicas, se considera un juvenil temprano de la especie. Según estos autores, los ejemplares en este estadio presentan una longitud total de 10 mm, así como once dientes en el rostro entre la punta y el diente más grande; el cual llega hasta la punta del escafocerito,

los pleópodos están bien formados. Los ejemplares registrados en el estudio y agrupados en el Mt-6 se encuentran dentro de estos rangos, ya que presentaron una LT de 10 a 10,9 mm, 11 dientes en el margen dorsal del rostrum entre el diente post orbital (descrito por Lewis y Ward (1965) como “el más grande”) y la punta (Figura 21A) y tanto el largo del rostrum como el desarrollo de los pleopodos se ajustan a la descripción (Figura 21B).

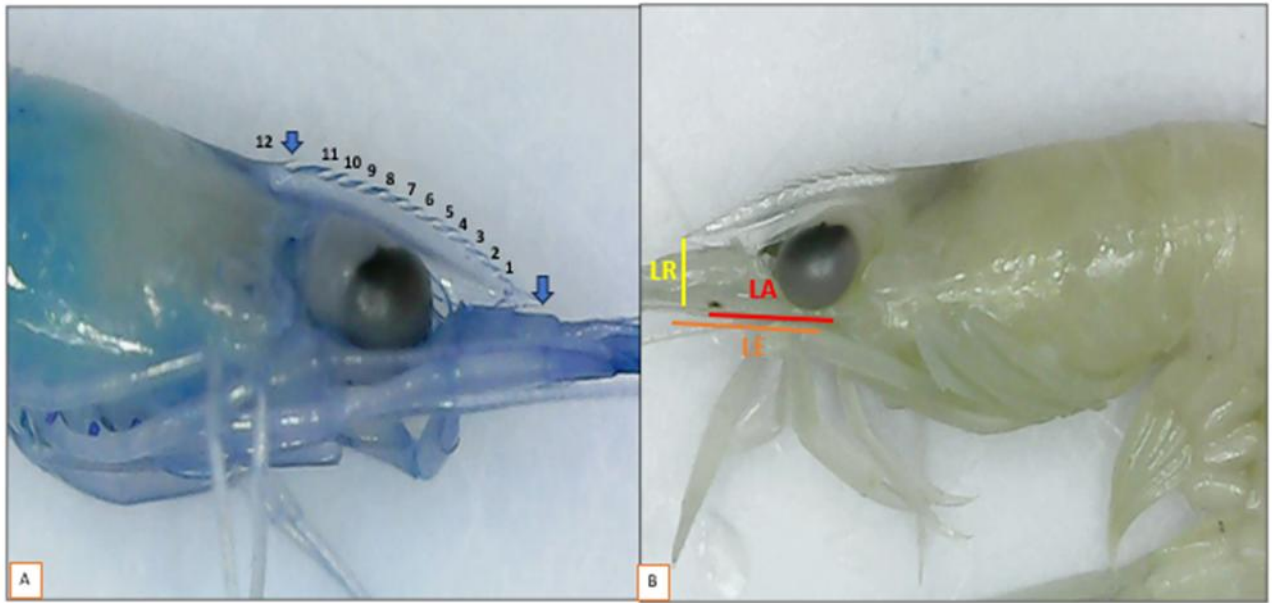


Figura 21. Caracteres merísticos y morfométricos del morfotipo B6: A) Número de dientes dorsales en el rostrum entre el diente post orbital y la punta; B) Longitud de la escama antenal (LA), largo del rostrum (LR), largo del escafocerito (LE). Fuente: autor.

9.1.11 Estadios de desarrollo

Los individuos capturados en este estudio son juveniles tempranos en su totalidad, dado que presentan pereiópodos funcionales, bien desarrollados, así como pleópodos y segmentos abdominales bien definidos, características que definen el cambio de estadios larvales o postlarvales a juveniles, según Anger (2001), Lemus y Magaña (2014), Martínez y Torres (2001) y Marco-Herrero *et al.* (2019).

9.2 ABUNDANCIA TEMPORAL

En términos generales, se presentaron dos picos de abundancia: el primero a finales de enero (M2) y el segundo a finales de marzo (M6), con el mayor valor de abundancia registrado durante el estudio: 2803 ind/m². A partir de aquí, se observa una caída abrupta en la abundancia de los individuos, presentándose la menor cantidad de individuos por metro cuadrado a finales de mayo (M10), con apenas 19 ind/m² (Figura 22)

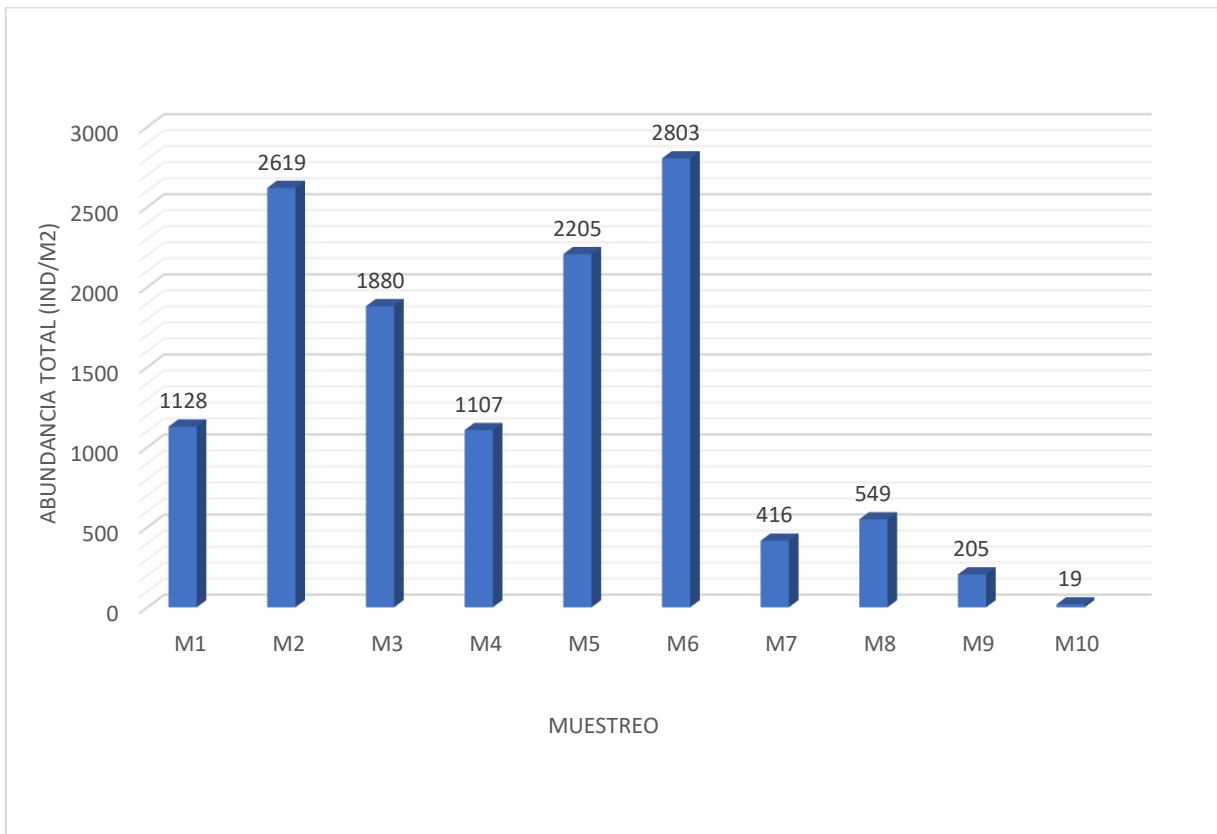


Figura 22. Abundancia (ind /m²) registrada para cada uno de los muestreos. Fuente: autor.

A mediados de enero (M1) se presentó una mayor abundancia del Mt-B2, con 285 Ind/m² (Figura 23A), con una representatividad del 26% de los organismos capturados durante dicho muestreo (Figura 23B). A finales de este mes (M2), se observó un aumento en la abundancia de la mayoría de los morfotipos, a excepción del Mt-B6, el cual tuvo una disminución de 219 Ind/m² a 67 Ind/m² (Figura 23A y 23C), por ende, manifestó una disminución en su representatividad, pasando del 20% al 6% de los organismos capturados durante este mes (Figura 23B y 23D).

El mayor pico de abundancia a inicios de año fue de 765 Ind/m² (Figura 23C), registrada por el Mt-B2 a finales del mes de enero (M2) y representó el 29% de los organismos capturados durante dicho muestreo (Figura 23D). Por otro lado, se registró la presencia de Mt-B4 solo a inicios del mes de enero.

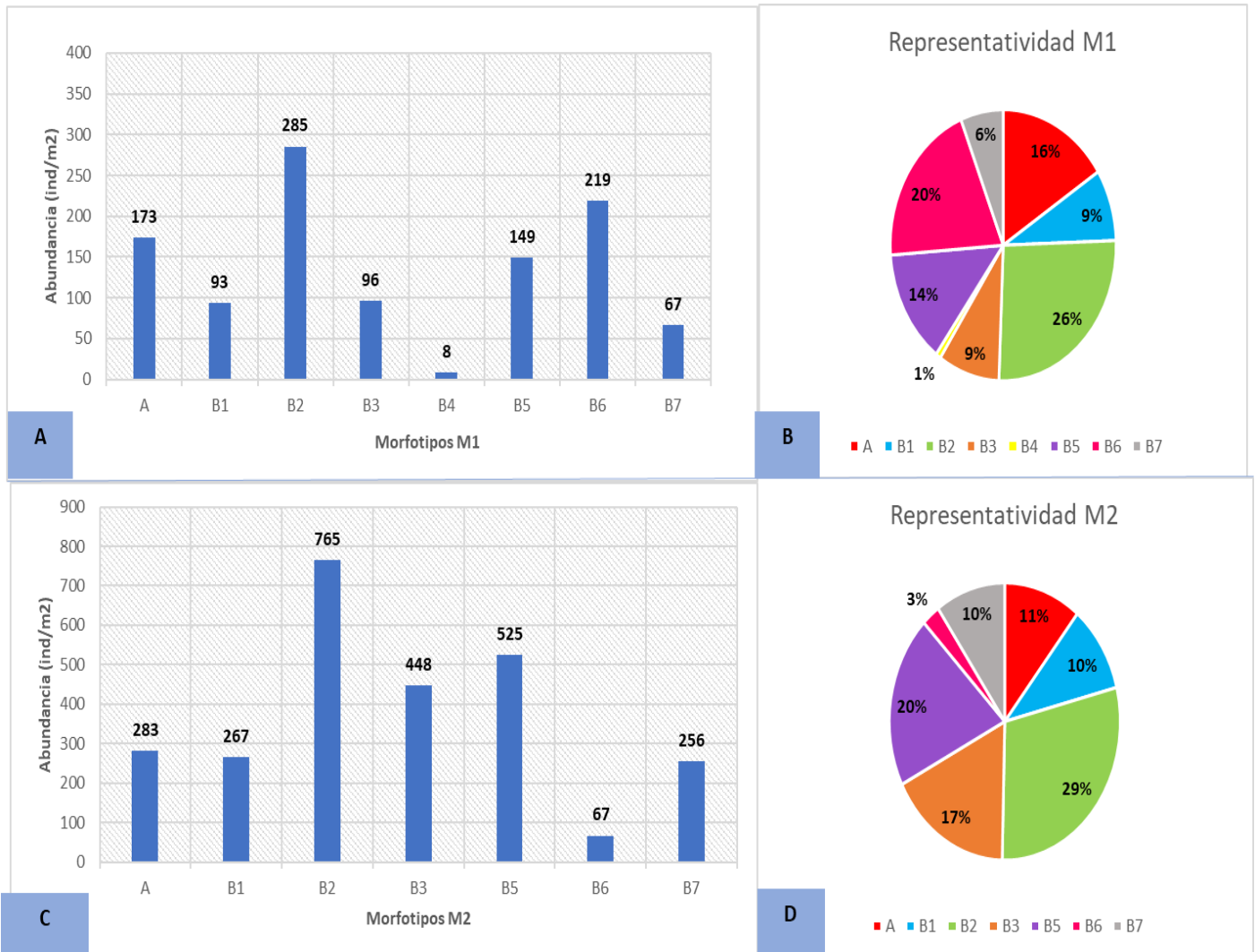


Figura 23. Abundancia (izquierda) y representatividad porcentual (derecha) de los distintos morfotipos en el mes de enero: A y B) Datos a mediados de mes (M1); y C y D) Datos a finales de mes (M2). Fuente: autor.

A final del mes febrero (M4), la abundancia exhibió una disminución abrupta en comparación con las de mediados del mismo mes (M3); sin embargo, el Mt-B3 fue el único morfotipo que mostró un aumento en su abundancia con relación al muestreo anterior. En el M3, la mayor abundancia la registró el Mt-B2 con 549 Ind/m² (Figura 24A), que representaron el 31% de los organismos capturados (Figura 24B), mientras que la máxima abundancia presentada a finales de mes (M4)

es de 392 Ind/m² que corresponden al Mt-B3 (Figura 24C) y comprendió el 36% de los organismos capturados durante dicho muestreo (Figura 24D).

Durante febrero, el Mt-B6 se evidenció únicamente a mediados de mes (M3), mientras que la presencia del Mt-A se registró solo para finales del mismo (M4), en ambos casos con baja abundancia y representatividad.

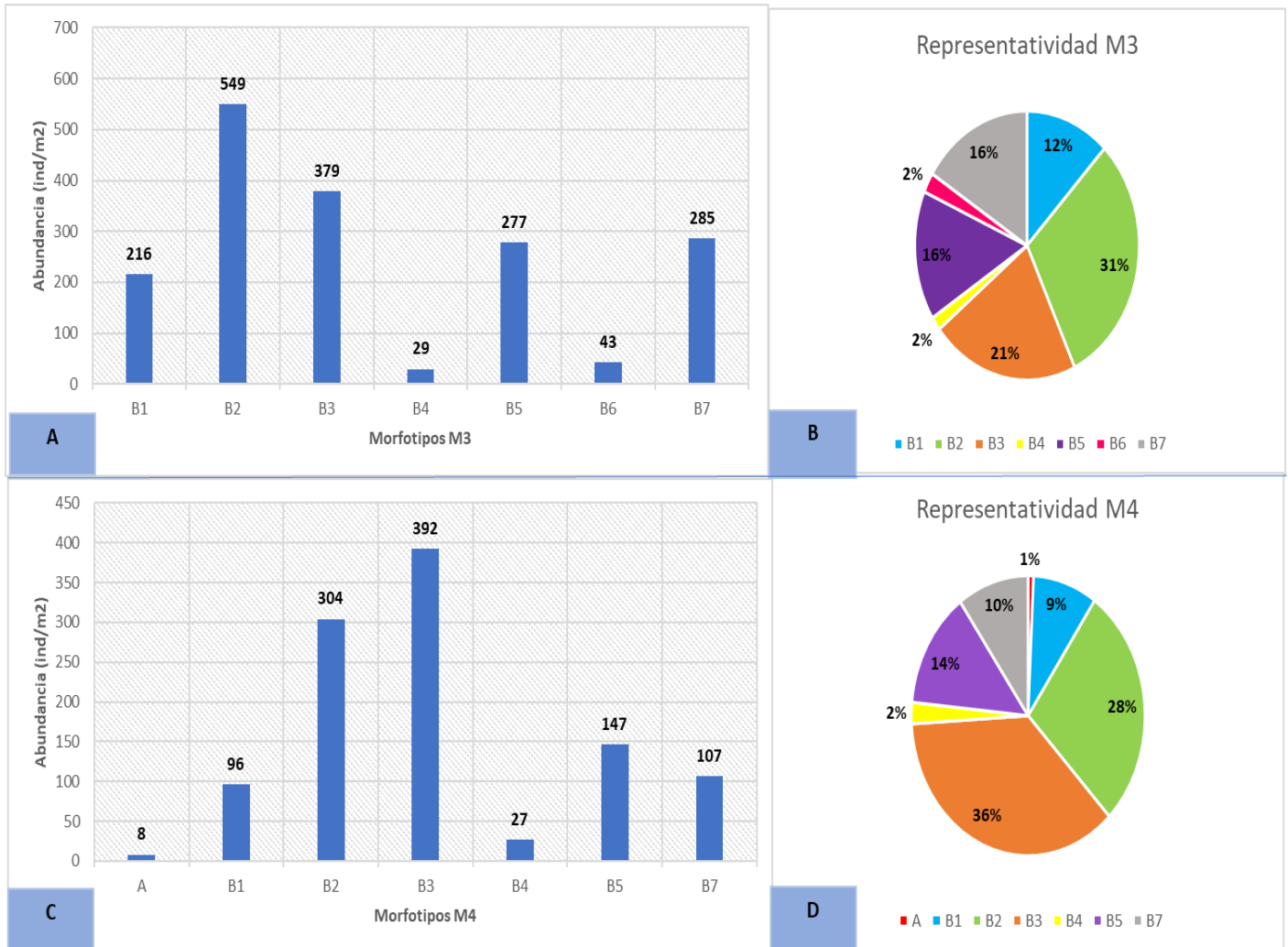


Figura 24. Abundancia (izquierda) y representatividad porcentual (derecha) de los distintos morfotipos en el mes de febrero: A y B) Datos a mediados de mes (M3); y C y D) Datos a finales de mes (M4). Fuente: autor.

En el mes de marzo, se observó la presencia de los mismos morfotipos en los dos muestreos realizados. A mediados del mes (M5), se presentó una mayor abundancia del Mt-B5, con 736 Ind/m² (Figura 25A), que comprendió el 34% de los organismos capturados en este periodo (Figura 25B). Durante el final del mes (M6), el Mt-B2 exhibió la mayor abundancia, con 1240 Ind/m² (Figura 25C), que

representó el 34% de los organismos capturados durante dicho muestreo (Figura 25D) y corresponde al mayor pico de abundancia del estudio.

Los Mt-B1, Mt-B2, Mt-B3 y Mt-A presentaron un aumento en sus abundancias durante el M6 con respecto al M5, mientras que los Mt-B6 y Mt-B7 mostraron una disminución en el mismo lapso. El Mt-B4 no se presentó en ninguno de los dos muestreos.

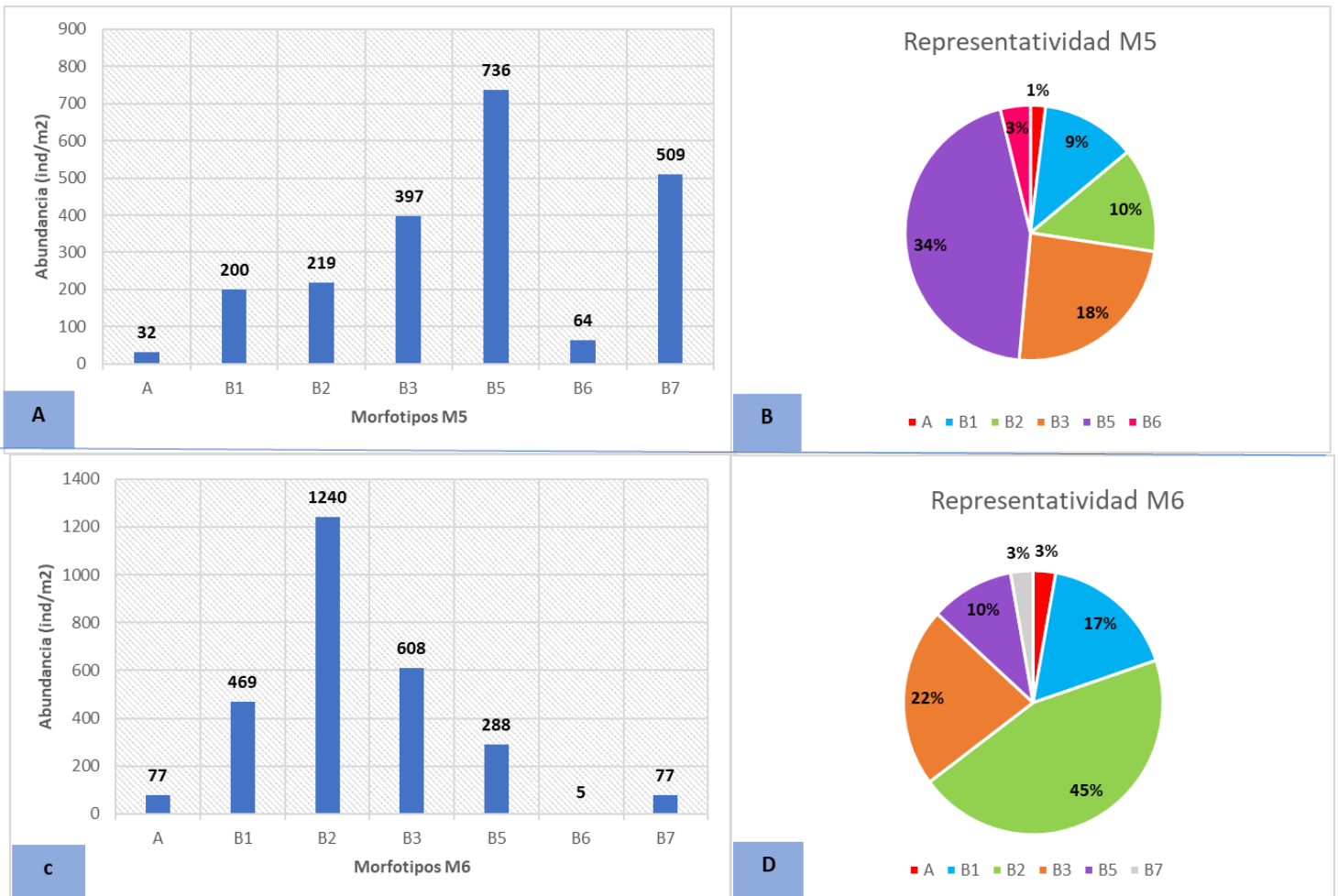


Figura 25. Abundancia (izquierda) y representatividad porcentual (derecha) de los distintos morfotipos en el mes de marzo: A y B) Datos a mediados de mes (M5); y C y D) Datos a finales de mes (M6). Fuente: autor.

En abril hubo una disminución significativa de la abundancia a comparación de lo registrado en los 3 meses anteriores, tanto en la primera como en la segunda mitad del mes (M7 y M8); adicional a esto, se registró la presencia de los mismos morfotipos en los dos muestreos, con ausencia de los Mt-B4 y Mt-B6.

A mediados del mes abril (M7) se presentó una mayor abundancia del Mt-B3, con 195 Ind/m² (Figura 26A), que comprende el 49% de los organismos capturados durante dicho muestreo (Figura 26B); a final del mes de abril (M8), se observó una mayor abundancia del Mt-A, con 259 Ind/m² (Figura 26C), que representó el 47% de los individuos capturados en este muestreo (Figura 26D). Los Mt-B1, Mt-B2 y Mt-A exhibieron un aumento en sus abundancias durante este periodo, mientras que los Mt-B3, Mt-B5 y Mt-B7 mostraron una disminución.

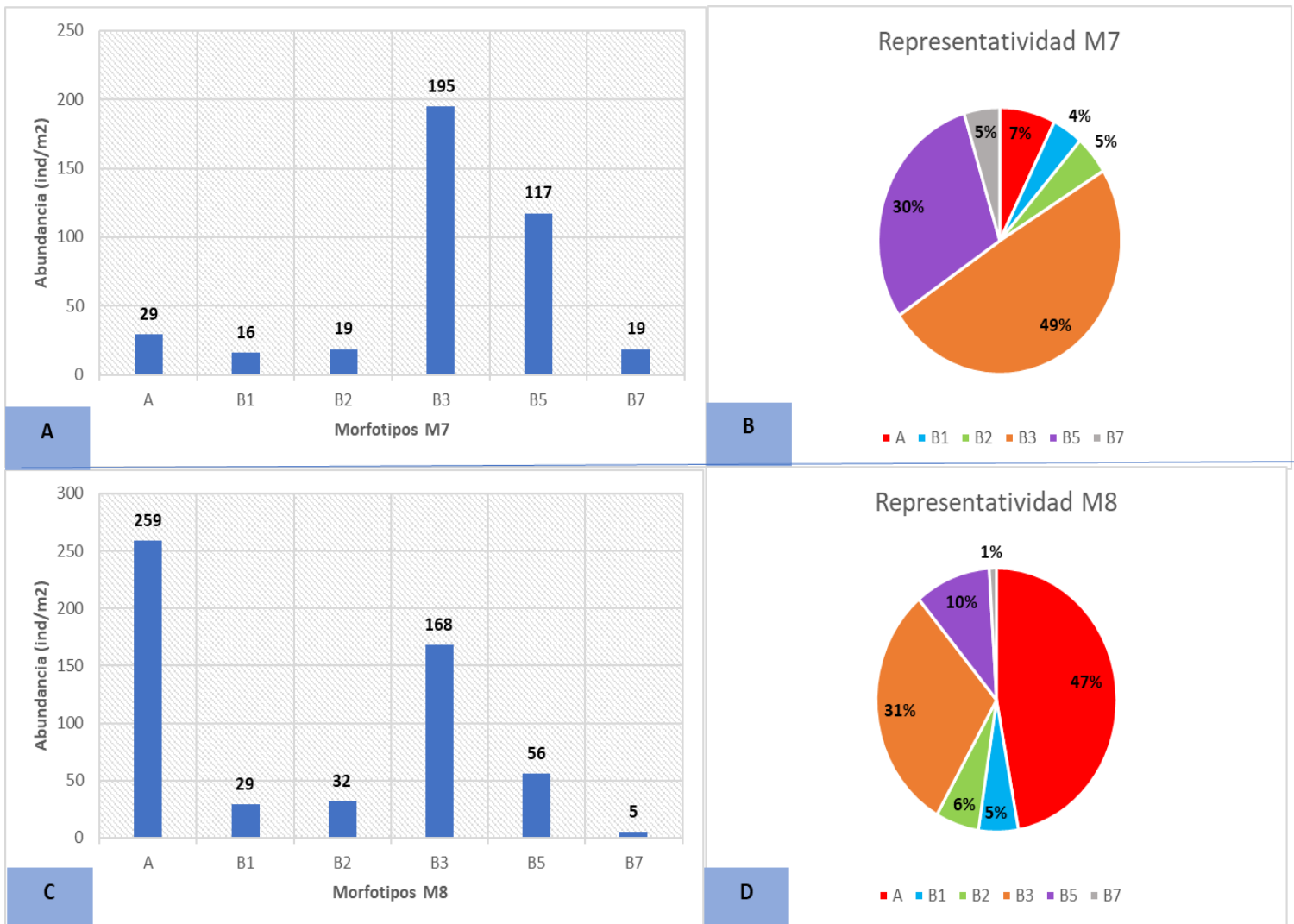


Figura 26. Abundancia (izquierda) y representatividad porcentual (derecha) de los distintos morfotipos en el mes de abril: A y B) Datos a mediados de mes (M7); y C y D) Datos a finales de mes (M8). Fuente: autor.

Los menores valores de abundancia de todo el estudio se observaron en el mes de mayo, principalmente a finales del mismo (M10); en este muestreo solo se registró la presencia del Mt-B1, Mt-B3 y Mt-B5, los cuales mostraron una disminución drástica en comparación a los valores de abundancia que fueron registrados a mediados del mes (M9)

A mitad del mes de mayo (M9) se presentó una mayor abundancia del Mt-B1, con 56 Ind/m² (Figura 27A), la cual comprendió el 28% de los organismos capturados durante dicho muestreo (Figura 27B). A finales del mes de mayo (M10) el Mt más abundante fue el Mt-B3, con 13 Ind/m² (Figura 27C), que representó el 71% de los organismos capturados en este periodo (Figura 27D); además, durante este mes no se registra la presencia de los Mt-B4 y Mt-B6, mientras que el Mt-A solo se observó para mediados de mes (M9).

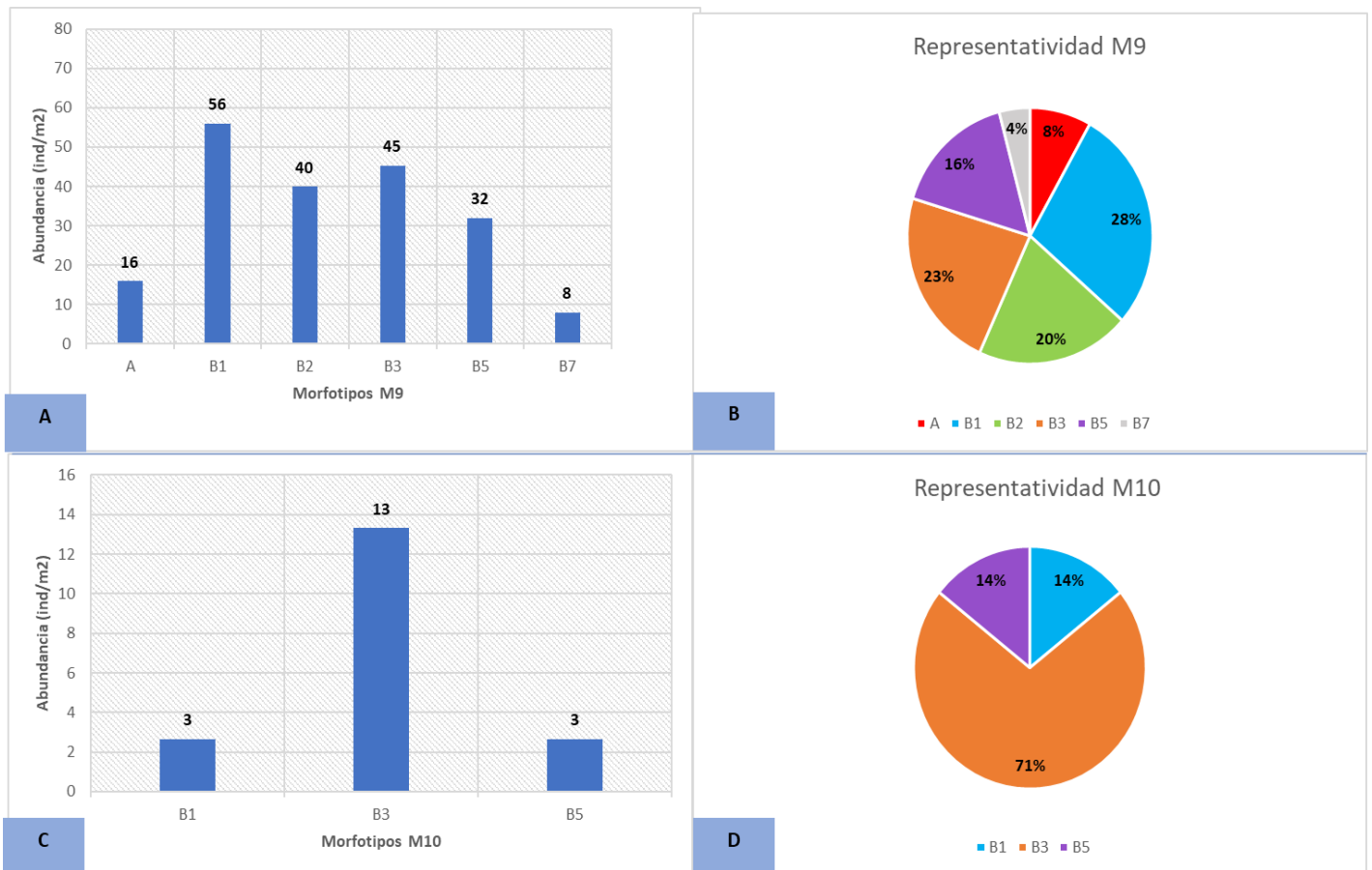


Figura 27. Abundancia (izquierda) y representatividad porcentual (derecha) de los distintos morfotipos en el mes de mayo: A y B) Datos a mediados de mes (M9); y C y D) Datos a finales de mes (M10). Fuente: autor.

9.2.1 Abundancia temporal de *M. acanthurus*

El principal pico de abundancia de juveniles de *M. acanthurus* (Mt-A) se presentó en los muestreos M2 y M1 (mes de enero) con una abundancia de 283 Ind/m² y 173 Ind/m², respectivamente, y con un pico menor en el muestreo M4 (finales de febrero) con una abundancia de 8 Ind/m² (Figura 28).

El Mt-A estuvo presente desde mediados de enero hasta mediados de mayo (M1 a M9) durante este periodo no se registró la presencia de juveniles de *M. acanthurus* a mediados del mes de febrero (M3) (Figura 28). Adicional a esto, no se registró presencia de este morfotipo a finales del mes de mayo (M10).

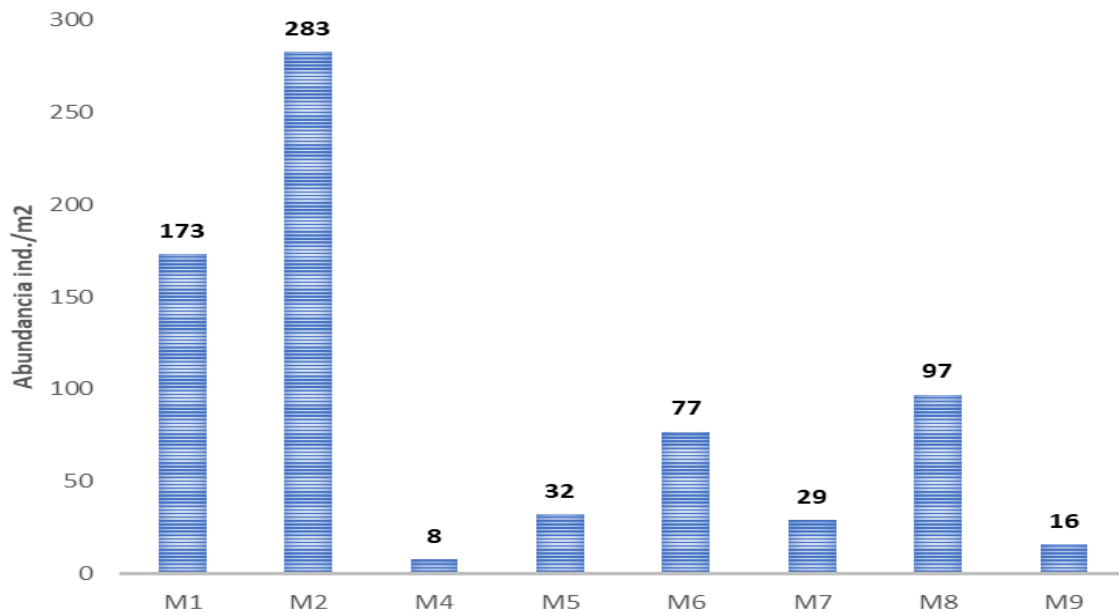


Figura 28. Abundancia temporal de juveniles *M. acanthurus* (morfotipo A). Fuente: autor.

9.2.2 Abundancia temporal de *M. carcinus*.

Se registró la presencia de juveniles de *M. carcinus* (Mt-B6) desde mediados de enero hasta finales de marzo (M1 a M6), a excepción del muestreo de finales de febrero (M4), donde no se registraron individuos de este morfotipo (Figura 29). El principal pico de abundancia de esta especie se presentó a mediados de enero (M1), con una abundancia de 219 ind/m², mientras que los menores valores se

observaron a finales de marzo (M6), con solo 5 ind/m². El Mt-B6 no estuvo presente después de finales de marzo (M6).

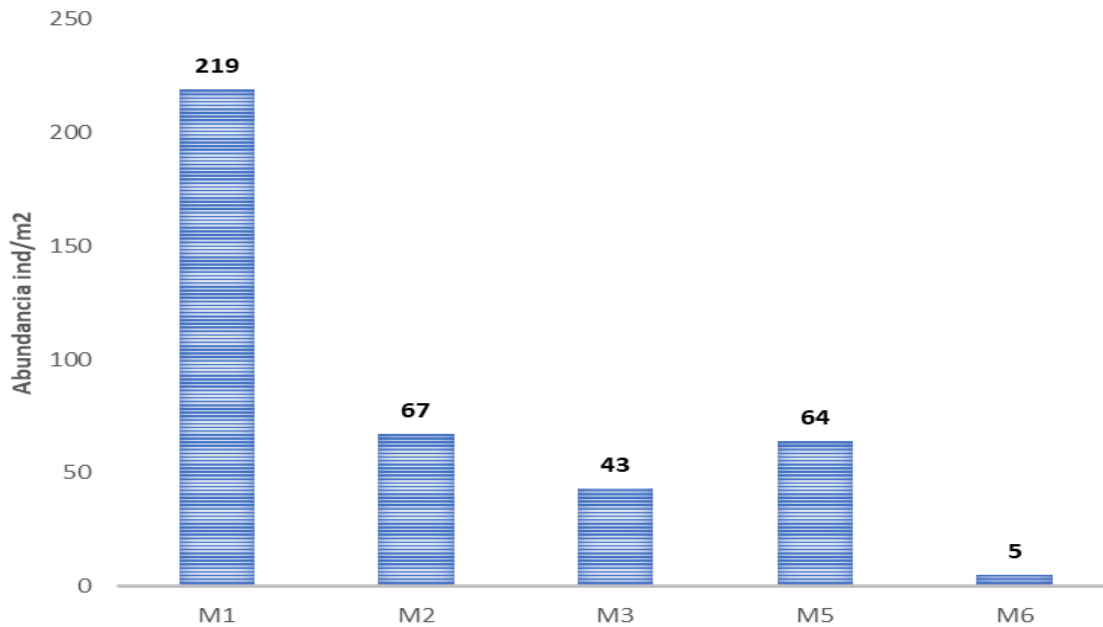


Figura 29. Abundancia temporal de juveniles *M. carcinus* (morfofoto B6).

9.3 REGISTRO DE TALLAS

De forma general, se observó una fluctuación en las tallas a lo largo del tiempo, con un incremento en los muestreos realizados a finales de cada mes (M2, M4 y M8), con relación a aquellos realizados al inicio de los mismos, a excepción de finales de marzo (M6) y de mayo (M10). Por su parte, en el M10 se presentó la menor variabilidad de tallas, y en el M8 (finales del mes de abril) registró la mayor variación en esta variable entre todos los muestreos (Figura 30).

Durante el mes de enero (M1 y M2), los cambios en la longitud del cefalotórax fueron leves en comparación de los demás muestreos (M3 a M10). Durante finales de enero (M2) se presentó la mayor cantidad de valores atípicos y extremos; en contraste, los M3, M5 y M10 mostraron una menor variabilidad de tallas y menos valores atípicos, indicando una mayor uniformidad en la longitud del cefalotórax de los individuos (Figura 30).

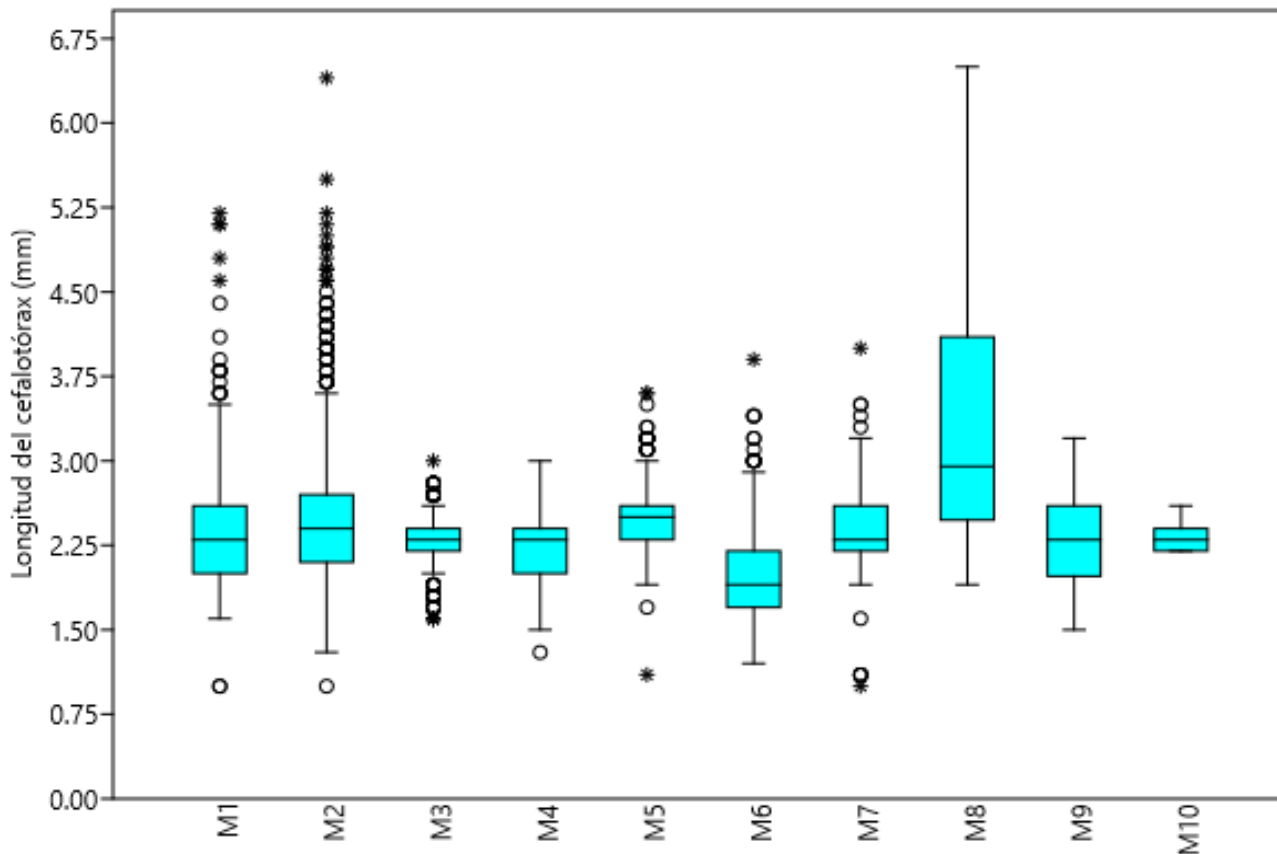


Figura 30. Variación temporal de las tallas de los organismos capturados en cada muestreo. Fuente: autor.

Los organismos de mayor tamaño capturados durante el mes de enero, tanto a mediados (M1) como a finales de mes (M2), pertenecieron al Mt-A (Figura 31), lo que significa que los organismos más grandes registrados en este momento pertenecían a la especie *M. acanthurus*; por el contrario, los otros morfotipos mantuvieron tamaños relativamente pequeños, con ligeras variaciones entre ellos, y con los menores valores en tamaño para el Mt-B1 y Mt-B2, tanto para el M1 como para el M2 (Figura 31)

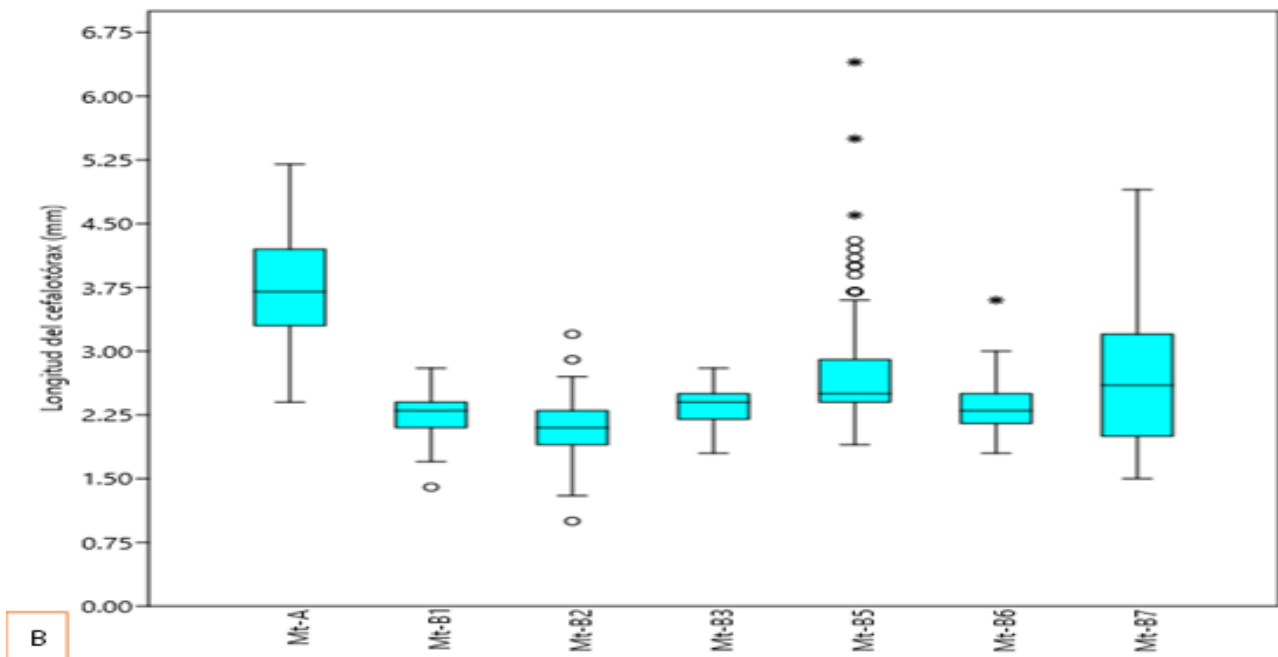
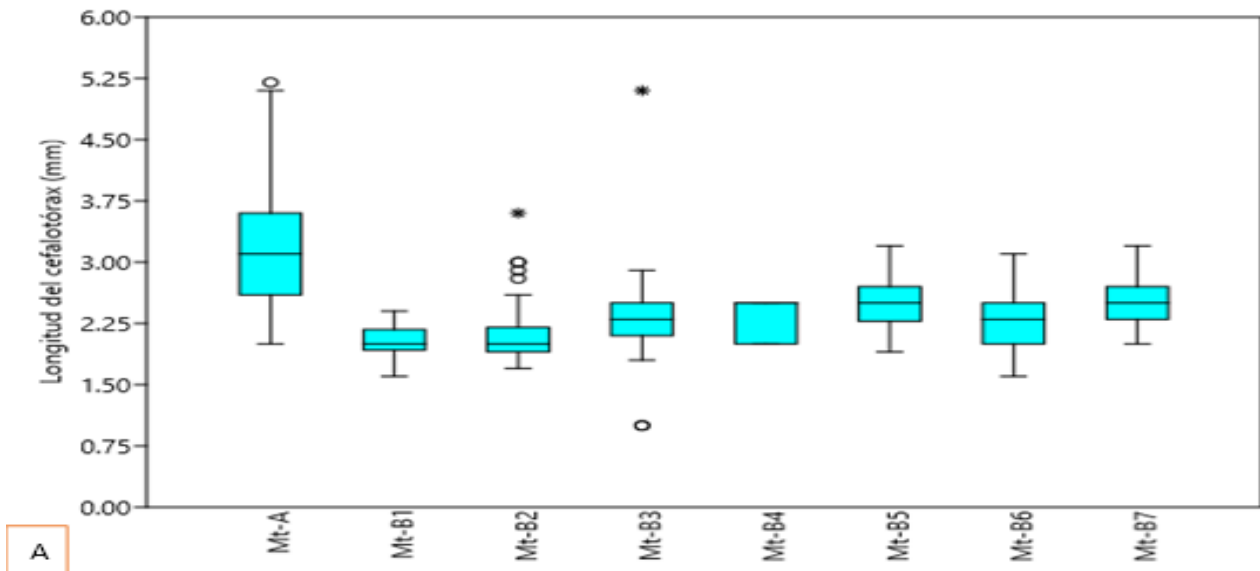


Figura 31. Variación de tallas de los morfotipos colectados durante el mes de enero. A) mediados del mes (M1) y B) finales de mes (M2). Fuente: autor.

Por su parte, a excepción del Mt-B4 que no se capturó en el M2, todos los morfotipos presentes en el mes de enero tuvieron un leve incremento en su talla al final del mes (Figura 31B), con respecto a aquellos observados a mediados del mismo (Figura 31A).

Por otro lado, el Mt-A mostró la mayor variabilidad de tallas a mediados de enero (M1), pero casi todos los valores registrados estuvieron por encima de los encontrados en cualquier otro morfotipo y sin la presencia de muchos organismos con tamaños extremos (Figura 31A); en los demás casos se presentó poca variabilidad, aunque con algunos datos atípicos en los Mt-B2 y Mt-B3. Contrariamente, a finales de enero (M2), el Mt-B7 presentó una mayor variabilidad, con algunas tallas por encima de la mediana del Mt-A, y sin la presencia de valores atípicos (Figura 31B); no obstante, el Mt-A sigue exhibiendo las mayores tallas y con una alta variabilidad. Los demás morfotipos presentaron tamaños más homogéneos (menor variabilidad), aunque con la presencia de bastantes datos atípicos para el Mt-B5, y con algunos pocos en el caso de los Mt-B1, Mt-B2 y Mt-B6. Para este último muestreo no se registró la presencia del Mt-B4.

La variación de tallas de los distintos morfotipos es similar durante mediados de febrero (M3), donde los organismos presentan leves variaciones entre ellos y mantienen tamaños relativamente pequeños a pesar de la presencia de algunos valores atípicos para el Mt-B1, Mt-B2 y Mt-B7. Durante este periodo no se registra la presencia del Mt-A (Figura 32A).

El mayor valor de esta variable durante este mes se registra a finales (M4) por parte del Mt-A, lo que indica que los individuos más grandes registrados durante el mes de febrero pertenecían a la especie *M. acanthurus*; por el contrario, los menores valores de la misma corresponden al Mt-B3 con la presencia de pocos valores atípicos, en este muestreo no se registra la presencia de Mt-B6 (Figura 32B).

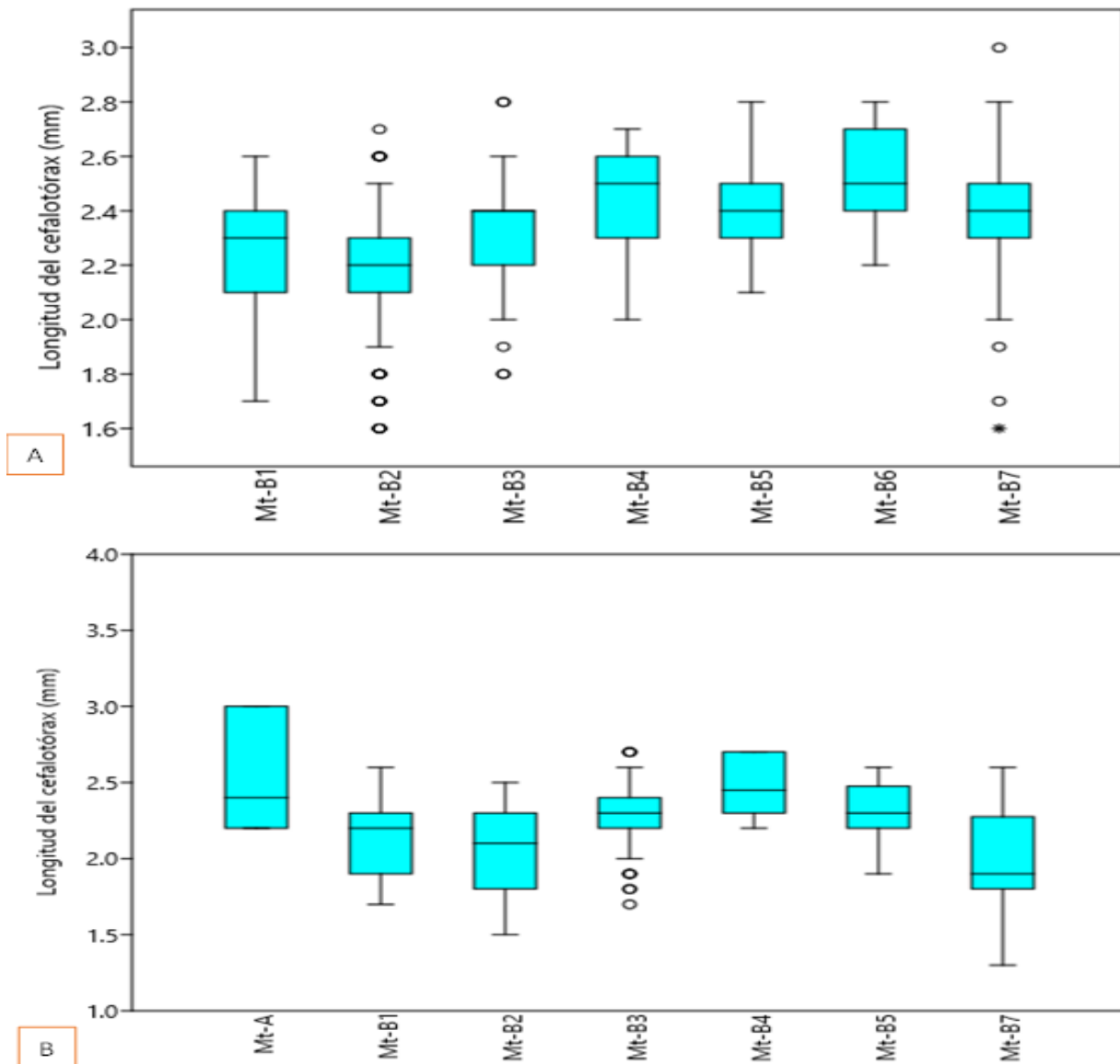


Figura 32. Variación de tallas de los morfotipos colectados durante el mes de febrero. A) mediados del mes (M3) y B) finales de mes (M4). Fuente: autor.

A mediados del mes de marzo (M5) el Mt-A presentó las mayores tallas, sin la presencia de valores atípicos, lo que indica que los organismos más grandes capturados durante este mes pertenecían a la especie *M. acanthurus*. Por otro lado, las tallas fueron bastante similares para los morfotipos Mt-B5, Mt-B6 y el Mt-B7, mientras que Mt-B1 presentó los menores valores para esta variable (Figura 33A).

Durante finales de marzo se observó poca variabilidad en las tallas de los diferentes morfotipos; sin embargo, el Mt-B6 y el Mt-B7 presentaron las mayores variaciones de tallas, por consiguiente, durante este muestreo algunos de los organismos más grandes capturados corresponden a la especie *M. carcinus*. En cambio, los demás morfotipos mantienen tamaños relativamente pequeños que varían ligeramente entre sí, donde Mt-B1 y Mt-B2 exhibieron los valores más bajos para esta variable

(Figura 33B). Durante este mes no se registró la presencia del Mt-B4, el cual también estuvo ausente en todos los muestreos siguientes.

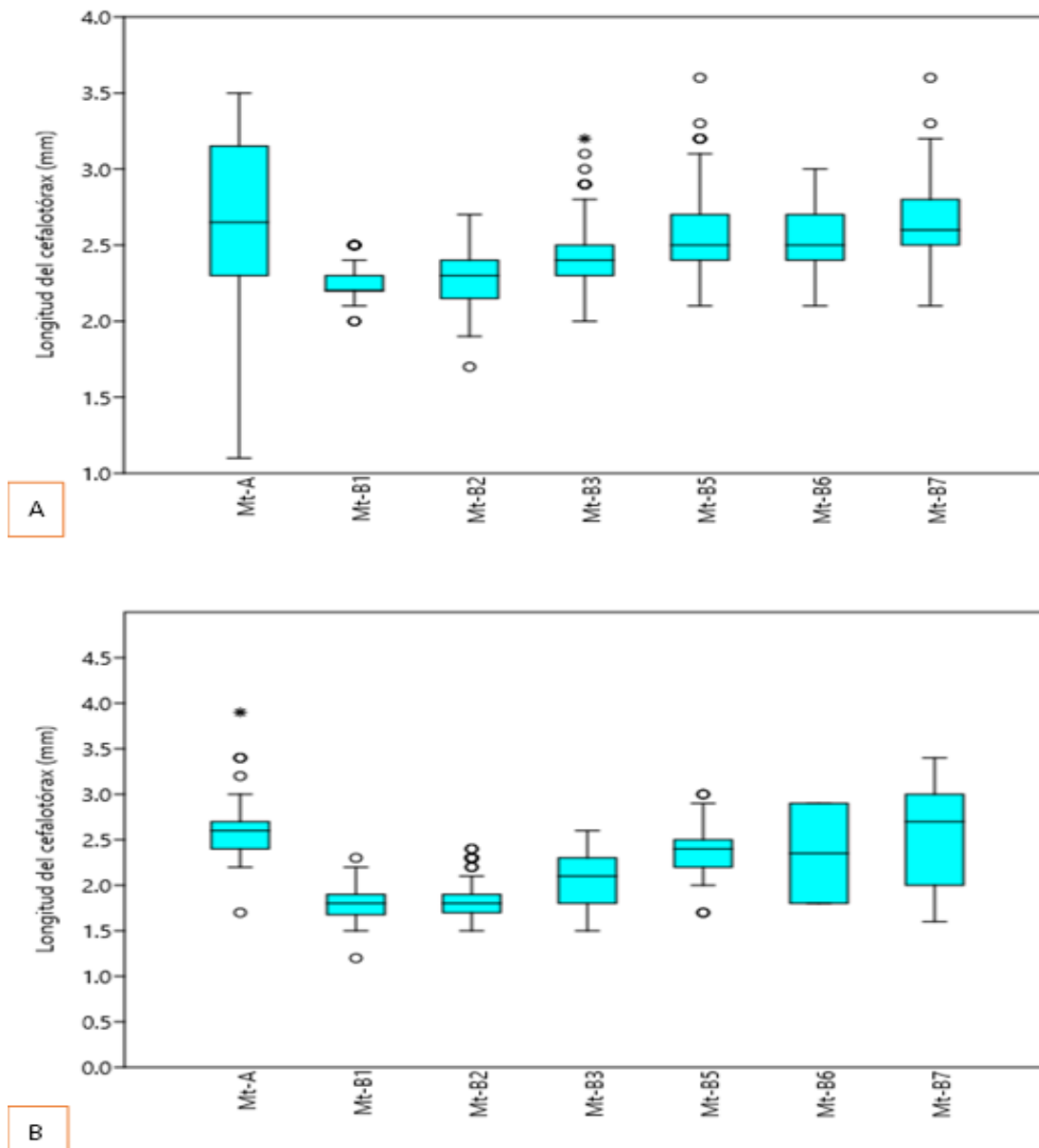


Figura 33. Variación de tallas de los morfotipos colectados durante el mes de marzo. A) mediados del mes (M5) y B) finales de mes (M6). Fuente: autor.

Al igual que a mediados de marzo (M5), los organismos de mayor tamaño recolectados durante el M7 (mitad de abril) corresponden a la especie *M. acanthurus*, mientras que los Mt-B1 y Mt-B2 presentaron los menores valores de tallas (Figura 34A).

Para finales de abril (M8), los organismos de los diversos morfotipos presentaron tallas pequeñas y poco variables, a excepción del Mt-B7 y Mt-B6 que exhibieron las mayores tallas, por lo que algunos de los organismos más grandes en ese momento eran de la especie *M. carcinus* (Figura 34B).

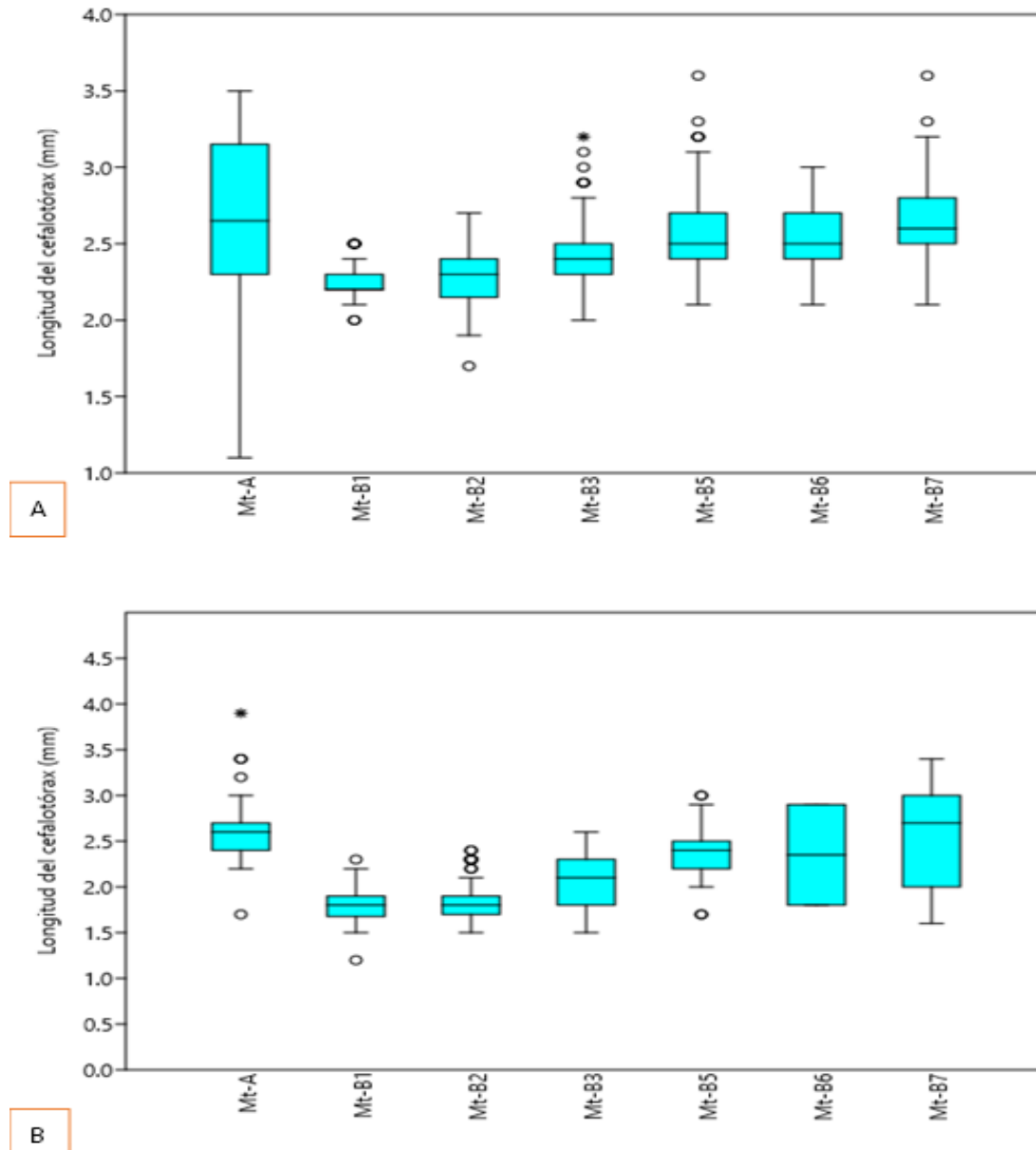


Figura 34. Variación de tallas de los morfotipos colectados durante abril. A) mediados del mes (M7) y B) finales de mes (M8). Fuente: autor.

En el primer muestreo de mayo (M9), las mayores tallas también fueron de la especie *M. acanthurus* (Mt-A), y se observaron valores en esta variable más reducidos, pero bastante similares entre sí, para los Mt-B1, Mt-B2, Mt-B3 y Mt-B5 (Figura 35A). Para finales de este mes se reportó únicamente la presencia de Mt-B1, Mt-B3 y Mt-B5; sin embargo, de los Mt-B1 y Mt-B5 solo se capturaron muy pocos ejemplares con tallas reducidas y prácticamente con nula variabilidad, mientras que el Mt-B3, presentó los mayores valores y variación de tallas durante este periodo (Figura 35B).

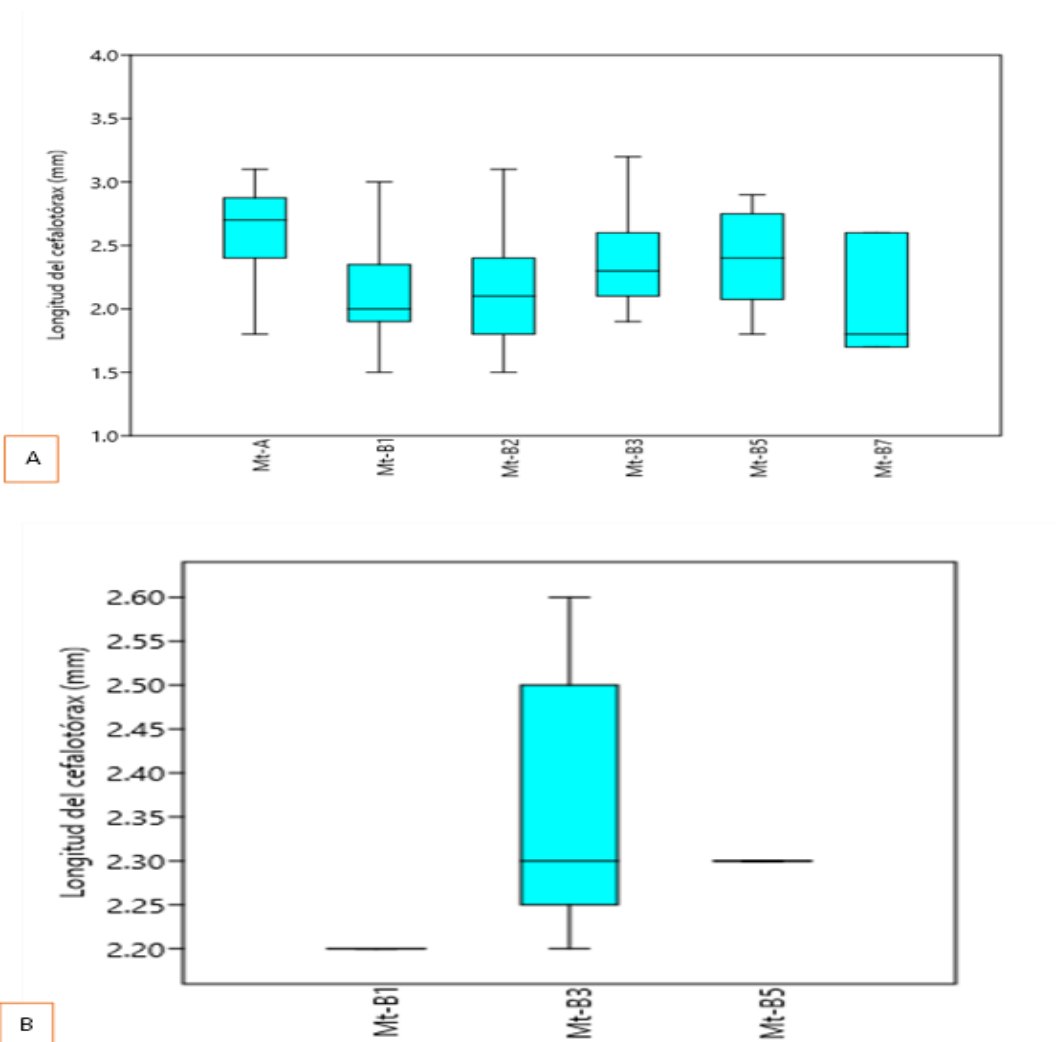


Figura 35. Variación de tallas de los morfotipos colectados durante mayo. A) mediados del mes (M9) y B) finales de mes (M10). Fuente: autor.

9.3.1 Variación temporal de las tallas en *M. acanthurus*

Las mayores tallas de *M. acanthurus* se presentaron a finales del mes de enero (M2) y a mediados de abril (M8), siendo estos últimos los valores más altos entre los registrados para esta especie durante el estudio; por su parte, las menores tallas para la especie se registraron a finales del mes de marzo (M6) y a mediados de abril (M9) (Figura 36). En concordancia con lo anterior, las tallas de los juveniles de *M. acanthurus* presentaron diferencias estadísticamente significativas entre los muestreos (Kruskal-Wallis = 8,761E-22; $p < 0,05$), donde las tallas fueron particularmente diferentes entre el M2 y M8, con respecto a los muestreos M4, M7 y M9; sin embargo, las tallas de los muestreos M2 y M8 no mostraron diferencias significativas entre ellas. Así mismo, las tallas registradas en el mes de marzo (M5 y M6) mostraron diferencias puntuales con las registradas en el mes de enero (M1 y M2) y finales de abril (M8) (Anexo 1).

Los muestreos con mayor variabilidad en los datos de tallas fueron M8, M1, M2 y M5 (Figura 36), mientras que los organismos con tamaños más homogéneos se registraron en el M4 y el M6, aunque en este último se presentaron algunos datos atípicos.

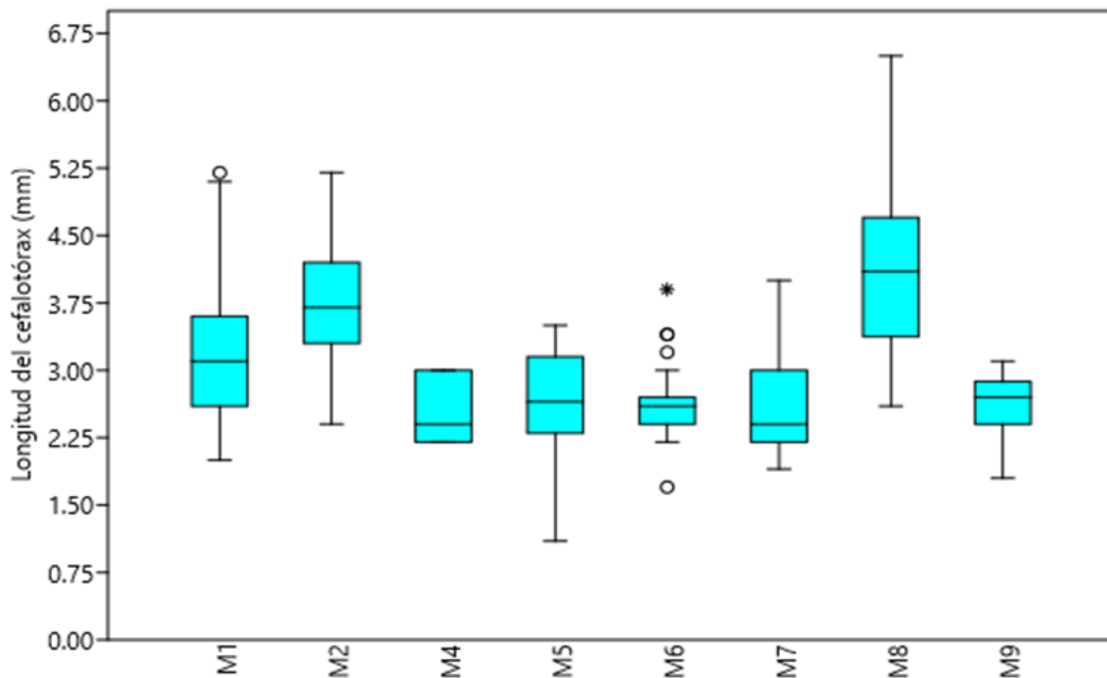


Figura 36. Variación de tallas en juveniles de *Macrobrachium acanthurus* entre los diferentes muestreos. Fuente: autor.

9.3.2 Variación temporal de las tallas en *M. carcinus*

Las mayores tallas de *M. carcinus* se presentaron en el M3, M5 y M6, este último corresponde al mayor valor registrado en este estudio para la especie y en el cual se presentó la mayor variación de tallas para la misma; en cambio, las tallas más pequeñas se registraron en el mes de enero (M1 y M2) con la presencia de un valor extremo a finales de este mes (M2) (Figura 37).

De acuerdo con lo mencionado anteriormente, las tallas de los juveniles de *M. carcinus* mostraron diferencias estadísticamente significativas entre los muestreos (Kruskal-Wallis = 0,0002823; $p < 0,05$) destacándose las diferencias en las tallas registradas en el mes de enero (M1 y M2) con respecto a las de mediados de febrero (M3) y mediados de marzo (M5). Por otro lado, las tallas de finales de marzo (M6) pese a presentar una mayor variabilidad no difieren con las de los demás muestreos. (Anexo 2).

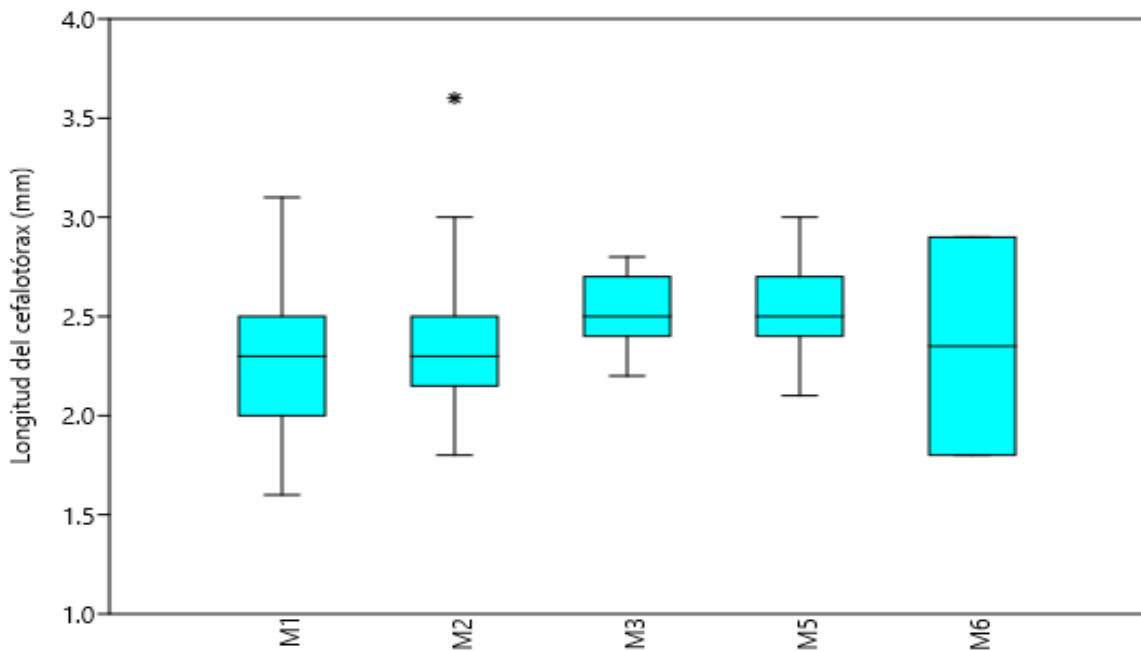


Figura 37. Variación de tallas en juveniles de *Macrobrachium carcinus* entre los diferentes muestreos. Fuente: autor.

9.4 VARIACIONES TEMPORALES DE ABUNDANCIA CON RESPECTO AL RÉGIMEN DE PRECIPITACIONES LOCALES

La abundancia de *M. acanthurus* no presentó una correlación significativa con las precipitaciones de 2 meses atrás (Spearman, $r=0,21$; $p=0,54$), ni con los valores medios de los últimos 10 años (Spearman, $r= -0,32$; $p=0,3$). Por su parte, *M. carcinus* mostró una relación significativa con el promedio de precipitaciones de 2 meses atrás (Spearman, $r=0,75$ y $p=0,01$), mientras que con los valores medios de los últimos 10 años no mostró una relación significativa (Spearman, $r= -0,6$; $p=0,06$).

10. DISCUSIÓN

10.1 DEFINICIÓN DE ESTADIOS DE DESARROLLO

Los individuos registrados en este estudio corresponden en su totalidad a juveniles tempranos, no se registró la presencia de larvas o postlarvas en las muestras analizadas. En este sentido, Bauer (2011) señala que, durante la fase larval, la zoea se desplaza utilizando los exópodos torácicos y, en el último estadio de esta fase, desarrolla pleópodos funcionales, aunque aún conserva dichos apéndices (Figura 38A). Sin embargo, en los especímenes recolectados en este estudio no se observaron estos apéndices (Figura 38B), lo que sugiere que los individuos ya han superado la fase larval. Esta observación coincide con lo señalado por Anger (2001), quien indica que la pérdida de los exópodos torácicos es un rasgo característico de la transición hacia la etapa juvenil.

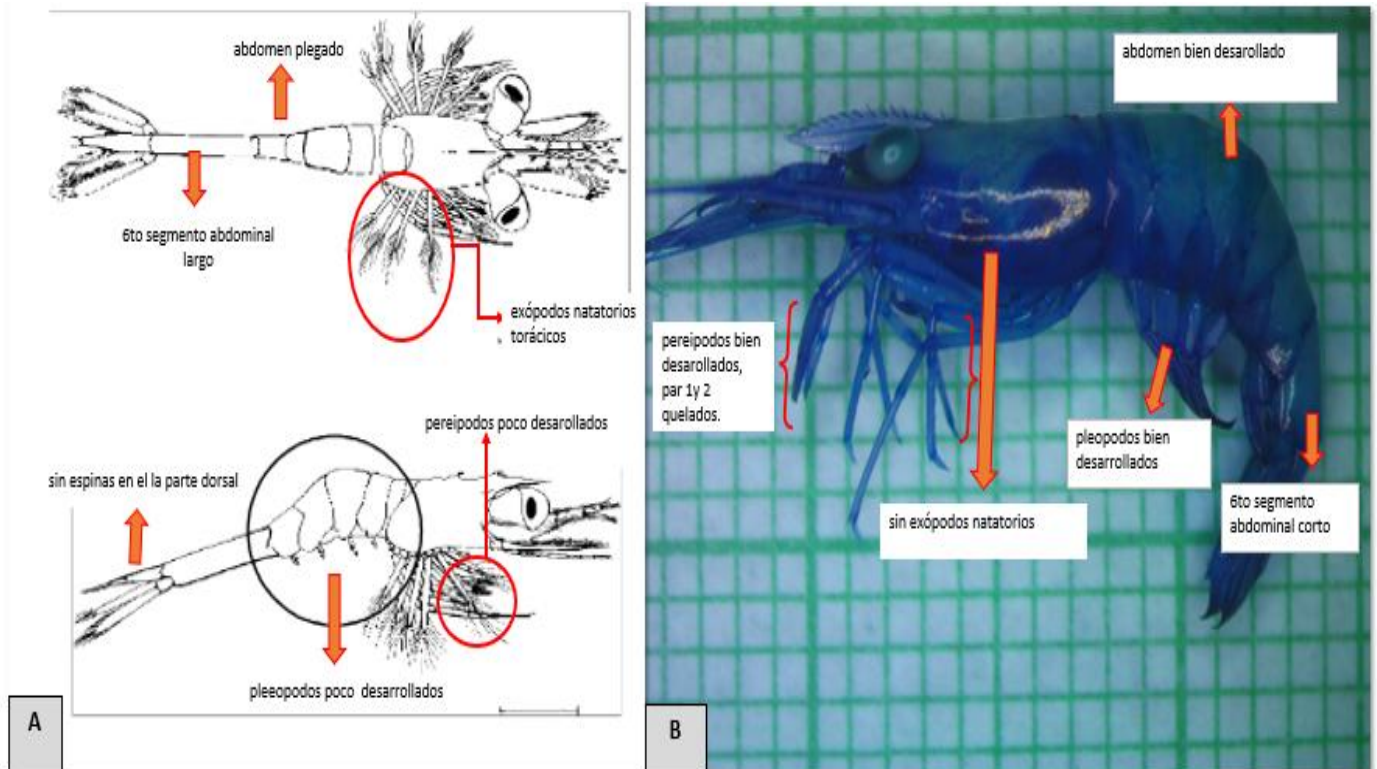
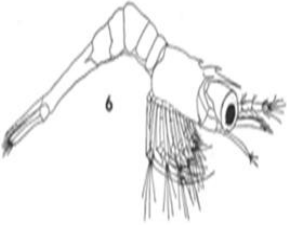

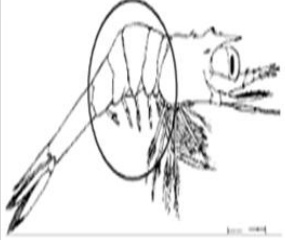
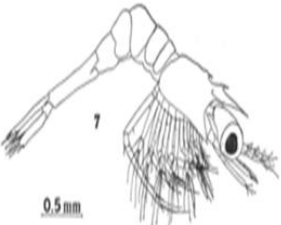

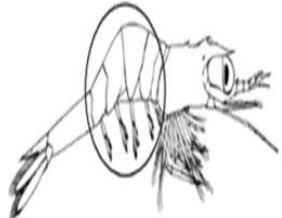
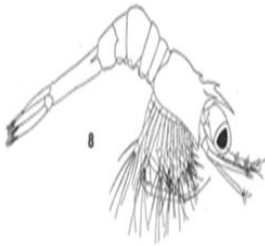




Figura 38. Comparación de características morfológicas de estadios larvales del género *Macrobrachium* y los individuos del estudio. A) Características de la larva zoea VII (tomado de Quadros *et al.*, 2004). B) Características morfológicas de los individuos del estudio. Fuente: autor.

Adicionalmente, y según diversos autores, en la morfología general de los estadios zoea V a zoea X de las especies *M. acanthurus*, *M. carcinus* y *M. olfersii*, previos a la fase postlarval, se evidencia un plegamiento en el abdomen (Dugger y Dobkin, 1975; Viana, 2014; Choudhury, 1970; Choudhury, 1971 y Quadros *et al.*, 2004) (Tabla 4). Esta característica, al igual que la mencionada en el párrafo anterior, sugiere que los individuos de este estudio no están en su fase larval.

Tabla 4. Ilustraciones de estadios zoea V a zoea X para varias especies del género *Macrobrachium*, según diversos autores.

estadio	<i>M. olfersii</i>	estadio	<i>M. carcinus</i>	estadio	<i>M. acanthurus</i>
zoea VI		zoea V		zoea VIII	
zoea VII		zoea VI		zoea IX	
zoea VIII		zoea VII		zoea X	
referencia	Dugger y Dobkin, 1975		Viana, 2014		Quadros et al., 2004

Por su parte, para determinar si los individuos analizados corresponden a estadios postlarvales, es necesario definir el término "postlarva"; Anger (2001) la describe como un estadio transitorio en el cual los órganos larvales, como los exópodos torácicos, desaparecen, mientras que, de manera simultánea y a través de varias mudas, se desarrollan características juveniles, tales como los pereiópodos funcionales. En relación con esto, Lemus y Magaña (2014) afirman que la aparición progresiva de apéndices más similares a las patas o pereiópodos, "que son

necesarios para la vida en el fondo", es un indicativo de la transición hacia estadios tardíos. En este contexto, los individuos analizados en este estudio presentaban los endópodos de los pereiópodos ya completamente transformados en patas caminadoras, mientras que los exópodos se habían degenerado por completo (Figura 38B) características que acorde a los planteamientos anteriores autores sugieren que los individuos ya han alcanzado su etapa juvenil.

Por otro lado, Bauer (2011) señala que los estadios postlarvales difieren poco de los estadios juveniles posteriores, ya que se trata de un cambio gradual y no de una metamorfosis. Por lo tanto, para determinar con mayor precisión los cambios posteriores, también es importante considerar el comportamiento de los individuos; Marco-Herrero *et al.* (2019) indican que la permanencia en la columna de agua, con tendencia a la natación vertical, es una condición propia de las postlarvas, mientras que el nado horizontal con el lado ventral orientado hacia el fondo o el caminar sobre el sustrato son signos de un comportamiento más juvenil.

Acorde a los patrones comportamentales para cada fase descritos con anterioridad, los individuos de este estudio mostraron un comportamiento completamente bentónico y la capacidad para superar obstáculos. Cabe destacar que ya habían remontado el paso entre las aguas bajas de la ciénaga La Redonda y la plataforma de concreto de las compuertas, mediante un desplazamiento activo con sus patas caminadoras. Se ubicaron en un área con corriente moderada y una columna de agua de entre 2 y 5 cm de profundidad, donde se mantenían en el fondo, asidos por medio de sus pereiópodos

Además del aspecto comportamental es importante resaltar algunos rasgos merísticos y morfológicos propios de individuos juveniles, de acuerdo con Martínez y Torres (2001), el rostro completamente dentado y la presencia de dos pares de espinas en posición dorsal en el telson son característicos de esta etapa. En concordancia con esta descripción, los individuos de este estudio presentaron dos pares de espinas en el telson y dientes rostrales en ambos márgenes, con una configuración y número congruentes con los ejemplares adultos de algunas especies de *Macrobrachium*, tal como las describen en sus trabajos Fischer (1995), López y Pereira (1994) y Méndez (1981).

Un último aspecto que respalda la definición del estadio de desarrollo de los organismos capturados durante el estudio es su tamaño. Según diversas investigaciones la longitud de ejemplares de las especies *M. acanthurus*, *M. carcinus* y *M. olfersii*, que son las que hasta la fecha han sido confirmadas en el área de estudio, no excede los 2,35 mm en estadios larvales y varía entre 7 mm y 10 mm en los postlarvales (Choudhury, 1970,1971; Dugger y Dobkin, 1975; Lewis y Ward, 1965; Maynard, *et al.*, 1974) (Tabla 5). En cambio, los individuos analizados en el presente trabajo presentaron tallas entre 10 y 22 mm de longitud total, lo que respalda su estadio juvenil.

Tabla 5. Rangos de tallas para larvas, post larvas y juveniles de diversas especies del género *Macrobrachium* presentes en el Caribe colombiano y reportadas en la Ciénaga del Totumo.

Especie	Longitud de primera etapa (mm.)	Longitud de post- larva (mm.)	Juveniles (mm)
<i>M. acanthurus</i>			
Choudhury, 1970	2,25-2,35	2,4-5,2	5,5-23
<i>M. olfersii</i>			
Dugger y Dobkin, 1975	1,72-1,77	3,75-3,93	ND
<i>M. carcinus</i>			
Lewis y Ward, 1965	1,44	2,0 - 7,0	10-13
Choudhury 1971	2,0 - 2,1	5,2 - 8	ND

De acuerdo con todos los aspectos previamente tratados, se determina que los individuos analizados en este estudio han perdido las estructuras bien desarrolladas de flotación y nado propias de la fase planctónica (larval) y han transitado a la fase bentónica (juvenil). Este cambio está directamente relacionado con su historia y ciclo de vida. Según Bauer (2011), Bauer (2013) y McDowall (1992), una vez completado el desarrollo larval en aguas saladas o salobres, los organismos alcanzan un estadio de postlarva o juvenil, y a partir de allí inician la migración hacia corrientes de agua dulce para completar su ciclo de vida, lo que explica que los individuos colectados en este estudio se encuentren en su fase juvenil.

10.2 POSIBLES ESPECIES DEL GÉNERO *MACROBRACHIUM* DENTRO DE LOS MORFOTIPOS IDENTIFICADOS

M. acanthurus se identificó con gran confiabilidad, ya que coincidía con la descripción realizada por Choudhury (1970), cuyo trabajo es el más completo y el único que incluye los tres primeros estadios juveniles dentro del desarrollo larval de la especie. Además, se puede tener certeza de que únicamente los organismos pertenecientes al Mt-A eran de esta especie, porque ningún otro cumplía con los requisitos, como la forma y longitud del rostro (es la única especie identificada en la que el rostro sobrepasa la escama antenal). Por su parte, el tamaño de los ejemplares facilitó su identificación, ya que, al ser más grandes que los organismos de los diferentes Mt-B y presentar las mayores tallas en el estudio, se pudieron identificar más fácilmente los caracteres distintivos de los organismos juveniles que los asemejan a los adultos de la especie.

De manera similar, *M. carcinus* fue identificado con alta fiabilidad, gracias a las descripciones hechas por Lewis y Ward (1965). Sin embargo, es importante destacar que estos autores especifican que los estadios descritos fueron seleccionados estratégicamente para ilustrar los cambios morfológicos más importantes, por lo que no registran las etapas de muda entre un estadio y otro. Esto implica que puede existir la posibilidad de que otros morfotipos también pertenezcan a esta especie y correspondan a estadios intermedios entre lo que estos autores consideran como una "larva vieja" de 90 días y el primer estadio juvenil, pero estos no fueron descritos debido al criterio utilizado para registrar los estadios. La presencia de 14 dientes rostrales sobre la superficie dorsal del rostro en el primer estadio juvenil pone en perspectiva la posibilidad de que algunos de los Mt-B de este estudio, que presentaron esta característica, también pertenezcan a esta especie y sean estadios intermedios entre el juvenil temprano (larva vieja de 90 días) y el primer estadio juvenil no registrado.

A diferencia de otros autores, estos consideran como primer estadio juvenil a un individuo que presenta cambios morfológicos puntuales que lo asemejan completamente al adulto en tamaño y forma, mientras que cualquier estadio previo a este se considera larval. Por esta razón, los juveniles tempranos son descritos como larvas viejas o mayores. De acuerdo con lo anterior, un juvenil muy temprano, como el Mt-B6, se describe como una "larva vieja" de 90 días, la cual estos autores definen como el estadio previo a la metamorfosis (paso de larva vieja al primer estadio juvenil). Estas larvas viejas o mayores han perdido los exópodos natatorios y tienen el abdomen y pleópodos bien desarrollados, características morfológicas que, según la bibliografía en general, los definen como un estadio juvenil.

Contemplan los estadios de larva recién nacida, larva vieja y etapas juveniles, mientras que Choudhury (1971) considera como fases de crecimiento los estadios larvales, el primer estadio juvenil y juveniles viejos. En este sentido, lo que para Lewis y Ward son larvas viejas, para Choudhury corresponde al primer estadio juvenil, dado que los criterios de cada autor para describir y definir los diversos estadios varían. En este estudio, se consideraron principalmente las descripciones de las características morfológicas y merísticas registradas en los trabajos anteriores, junto con las definiciones generales sobre biología larval de crustáceos, para determinar si los individuos estudiados son juveniles. A pesar de que se utilizó el tamaño de los ejemplares como un soporte adicional para esta definición, las características morfológicas fueron el criterio principal para determinar los estadios.

Asimismo, también se contempla la posibilidad de que algunos de los morfotipos no identificados puedan pertenecer a la especie *M. olfersii*, que fue identificada inicialmente por Valencia y Campos (2007) en la Ciénaga del Totumo, y cuya presencia fue confirmada más recientemente por Padilla y Piedrahita (2023) en la misma área. Este respaldo de estudios previos fortalece la hipótesis de que los ejemplares de esta especie podrían estar presentes en la zona, además, por diálogo con los pescadores, se sabe que el "Camarón Popeye", como lo conocen localmente, es más abundante que otras especies, pero su pequeño tamaño y la falta de importancia económica dificultan su detección. Sin embargo, entre los ejemplares capturados en este estudio, no fue posible identificar juveniles de *M.*

olfersii, ya que la escasez de estudios sobre su desarrollo larval completo, particularmente en los estadios juveniles, imposibilitó realizar los análisis comparativos necesarios.

Algunos de los morfotipos B bien podrían pertenecer a otras especies del género *Macrobrachium* que aún no han sido identificadas en la Ciénaga del Totumo, pero que han sido reportadas en otras localidades del Caribe colombiano. Según lo descrito por Valencia y Campos (2007), especies como *M. crenulatum*, que se encuentra en la Sierra Nevada de Santa Marta, el Arroyo Matute (Bolívar) y el departamento de Chocó; *M. heterochirus*, distribuida en La Guajira, Magdalena, Chocó y en diversas zonas del interior del país como Santander, Boyacá y Cundinamarca; y *M. faustinum*, presente en Magdalena, presentan un rostro más pequeño que la escama antenal. Esta característica pone en perspectiva la posibilidad de que los morfotipos B colectados en este estudio sean juveniles de alguna de estas especies. Sin embargo, se descarta la posibilidad de que los morfotipos no identificados pertenezcan a *M. heterochirus*, basándose en las descripciones del ciclo de vida de esta especie realizadas por Ching (1982), quien establece que los juveniles de *M. heterochirus* presentan 15 dientes rostrales en el margen dorsal, además de presencia de espina hepática, branquiestegal y antenal completamente desarrolladas, características que no se observan en los individuos analizados en este estudio.

Con respecto a las especies *M. crenulatum* y *M. faustinum*, Valencia y Campos (2007) reportan que suelen habitar quebradas de aguas muy claras, generalmente con fondos rocosos, un ambiente que difiere considerablemente del de la Ciénaga del Totumo y de las zonas bajas de la cuenca que drenan hacia ella. Sin embargo, aunque las condiciones de hábitat varían, la migración de los juveniles de estas especies podría ser posible debido a un estímulo ambiental que favorece su desplazamiento. Badillo-Zapata *et al.* (2021) explican que el flujo de las corrientes de agua actúa como una señal natural que estimula la migración de los organismos, un fenómeno conocido como reotropismo o reotaxis positiva, es decir, nadar en contra de la corriente. Este comportamiento, según Fitzsimmons *et al.* (2002), puede considerarse una adaptación a la detección del flujo de agua en zonas de desembocaduras de ríos y otros cuerpos de agua lóticos. En estos ambientes, los juveniles utilizan las corrientes como señales direccionales para orientarse en su migración de retorno hacia los ambientes dulceacuícolas, donde se establecerán como adultos, tal como mencionan Olivier *et al.* (2013). Por su parte, la ausencia de adultos de estas especies en la Ciénaga del Totumo podría explicarse de dos maneras: los juveniles podrían estar continuando su migración hacia las zonas altas de los arroyos, donde aún no han sido registrados, o bien, podría estar ocurriendo una alta mortalidad dentro de la ciénaga debido a la falta de condiciones ambientales adecuadas para su asentamiento y desarrollo.

Para la especie *M. faustinum*, es importante señalar que tiene una morfología muy similar a *M. olfersii*, lo que podría llevar a los pescadores locales a no distinguirlos adecuadamente y, por tanto, considerar a ambas especies como “Camarón Popeye”. Sin embargo, Martínez (1973) reporta que esta especie ha sido registrada solo en dos localidades cercanas a la Sierra Nevada de Santa Marta (SNSM) en el

Caribe continental colombiano. En la revisión realizada por Valencia y Campos (2007), los ejemplares descritos por Martínez ya no aparecían, lo que plantea dudas sobre si realmente se trata de *M. faustinum*, ya que este es el único reporte de la especie en el Caribe continental colombiano. Por lo tanto, es muy poco probable que esta especie esté presente en la Ciénaga del Totumo.

Por otro lado, la especie *M. praecox* se encuentra en los departamentos de Santander y Norte de Santander, regiones que están muy alejadas de la zona de estudio. Sin embargo, Valencia y Campos (2007) mencionan que las hembras ovígeras de esta especie presentan una gran cantidad de huevos pequeños, lo que está relacionado con un desarrollo larval en aguas marinas o salobres, como sugieren Jalihal *et al.* (1993), Pereira y García (1995), Signoret *et al.* (2000) y Villalobos y Álvarez (1999). Así, las larvas recién eclosionadas podrían migrar al mar y luego regresar como juveniles a los ríos, pero en un proceso migratorio mucho más prolongado. No obstante, *M. praecox* habita en el río Catatumbo, cuya cuenca es compartida por Colombia y Venezuela, y drena hacia el Lago de Maracaibo, lo que hace improbable que se encuentre en la Ciénaga del Totumo.

Holthuis, (1952) reporto a *M. surinamicum* en Colombia, específicamente en la "boca del río Surinam" y menciona que la especie es propia de este lugar, lo que demuestra que es una especie costera y podría presentarse en zonas como la Ciénaga del Totumo. Además, también menciona que "el Museo Nacional de Estados Unidos posee seis especímenes de esta especie de cercanías de Bogotá, Colombia". Sin embargo, cuando Valencia y Campos (2007) visitaron el museo no encontraron los especímenes de *M. surinamicum*, lo que llevó a estos autores a aclarar que la especie solo ha sido registrada en aguas dulces cercanas a la costa, porque Bogotá se encuentra muy lejos de la costa y a una elevación de 2600 m. lo que sugiere que la localidad de Holthuis está mal reportada

Así Valencia y Campos siguen reportando la especie para Colombia, pero aclaran que los especímenes deben provenir de otra localidad que no es Bogotá, aun cuando no pudieron examinar los ejemplares. Esto también genera inquietudes, ya que Holthuis reporta la especie en Surinam y Guyana, pero no en Venezuela, aunque sostiene que posee un ejemplar no identificado que comparte algunas características morfológicas con esta especie, lo cual hace pensar en la posibilidad de que *M. surinamicum* realmente no se encuentre en el Caribe colombiano, ya que comprende una zona demasiado separada de la localidad tipo de la especie (boca del río Surinam). Las distancias migratorias de las larvas de *Macrobrachium surinamicum* son desconocidas. Sin embargo, Bauer, (2011) menciona que las larvas pueden migrar distancias desde decenas, hasta cientos de kilómetros; la distancia desde la localidad tipo hasta La Guajira (Colombia) es de 2.060 km y hasta la Ciénaga del Totumo hay 2.500 km, según Google Earth; lo que superaría la distancia que se puede inferir a partir del planteamiento de Bauer.

10.3 ABUNDANCIA TEMPORAL

10.3.1 Abundancia general de todos los morfotipos

En este estudio, se registró la migración de juveniles de camarones anfídromos del género *Macrobrachium* entre enero y mayo, período que, según Marriaga (2009), corresponde a la época seca en el caribe colombiano. En esta misma línea, Bauer (2013) señala que la migración río arriba de los juveniles ocurre durante este período del año.

Después de la época seca, Marriaga (2009) describe la existencia de una época de transición entre mayo y julio, caracterizada por lluvias moderadas y vientos alisios de baja intensidad. A partir de esta información, es posible explicar las fluctuaciones en la abundancia a lo largo del estudio. Los mayores valores de abundancia se registraron entre enero y finales de marzo, lo que coincide con la plena época seca, en contraste, la disminución de la abundancia observada en abril y mayo coincide con el final de la época seca y el inicio de la época de lluvias menores o de transición. De acuerdo con las características del ciclo reproductivo, este fenómeno indica el inicio de la migración reproductiva de las hembras río abajo y un cese en la migración río arriba de los juveniles. Al respecto, Zarza (2004) reporta que, durante la época de lluvias menores, el pico de migración de hembras es más pequeño que en la época de lluvias mayores. Además, este autor registra un mayor número de hembras ovadas durante la época de lluvias mayores en otros ambientes costeros del Caribe colombiano.

La presencia de diferentes morfotipos de *Macrobrachium* en distintos meses a lo largo del año puede explicarse por varios factores relacionados con su ciclo reproductivo y el desarrollo larval. En primer lugar, la variabilidad de las temporadas reproductivas de las especies del género *Macrobrachium* juega un papel crucial. Garcia-Guerrero (2009) plantea que las hembras de estas especies tienen la capacidad de desovar varias veces al año o incluso durante todo el año, lo que significa que habrá una disponibilidad continua de larvas y juveniles en distintas etapas de desarrollo durante los diferentes meses del año, esto explicaría la presencia de ciertos morfotipos en meses diferentes a lo largo de los muestreos.

Además, el tiempo de incubación de los huevos es un factor relevante. En las especies de *Macrobrachium*, este periodo puede durar varias semanas, tal como indican Graziani *et al.* (1993). Dependiendo de la especie, las larvas pueden ser liberadas en periodos relativamente cortos o largos, lo que podría influir en la presencia de diferentes morfotipos en un mismo periodo de muestreo. La capacidad de las hembras para realizar varios eventos de desove a lo largo de la migración reproductiva también influye significativamente en la dinámica de los morfotipos. En el caso de *M. acanthurus*, Padilla y Piedrahita (2023) indican que las hembras tienen su primer desove en la parte media de la cuenca, pero una vez alcanzan la parte

baja, cerca del mar, liberan las larvas y se preparan para un nuevo desove, pudiendo realizar hasta cuatro desoves con el espermatóforo de un solo macho, como señalan Cruz-Sánchez *et al.* (2018). Esto implica que habrá diferencias en el tiempo de desarrollo entre los individuos provenientes de los primeros desoves y los de los desoves posteriores, lo que también afectará el momento en que los juveniles retornan a la ciénaga.

Por otro lado, el tiempo de desarrollo larval también juega un papel determinante en el ciclo de vida de estas especies. Este periodo varía entre especies, lo que influye directamente en el momento en que los juveniles inician su camino hacia el ambiente dulceacuícola. Choudhury (1970) reporta que el tiempo de desarrollo larval de *M. acanthurus* varía entre 25 y 40 días, mientras que Dugan *et al.* (1975) encuentran que el desarrollo puede extenderse entre 41 y 69 días. En el caso de *M. carcinus*, el tiempo de desarrollo larval oscila entre 45 y 65 días, tal como señalan Maynard *et al.* (1974), y puede llegar hasta 90 días, según lo indicado por Lewis y Ward (1965). Para *M. faustinum*, Hunte (1980) menciona que los tiempos de desarrollo larval varían entre 75 y 98 días, mientras que para *M. heterochirus*, el desarrollo es más rápido y se completa en tan solo 35 días, como lo indica Ching (1982). Esta variabilidad en el tiempo de desarrollo larval influye en la temporalidad de la migración de los juveniles, lo que a su vez determina la presencia de diferentes morfotipos en distintos meses del año.

Considerando los aspectos discutidos previamente, se justifica la presencia de individuos en diferentes etapas de desarrollo, ya sean de las dos especies que se lograron identificar o de especies diferentes cuyos representantes no se pudieron identificar (morfotipos no identificados). Se ha respaldado bibliográficamente que cada especie presenta ligeras diferencias en la programación temporal de sus eventos reproductivos, así como la posibilidad de tener múltiples eventos de desove, y que la duración de los estadios larvales puede variar considerablemente entre ellas.

10.3.2 Abundancia temporal de *M. acanthurus*

Los picos de abundancia de juveniles de *M. acanthurus* coinciden con los inicios de la época seca, presentándose particularmente en el mes de enero. Este patrón de abundancia está relacionado con lo planteado por Cabrera (1977) y Román-Contreras y Campos-Lince (1993), quienes indican que el régimen de precipitaciones locales influye directamente en la abundancia de esta especie. La disminución de las lluvias y la consiguiente reducción del caudal de los cuerpos de agua durante la época seca generan un flujo bajo pero continuo, tal como lo señala Bauer (2011), facilitan la migración de los juveniles río arriba. Así, el pico de abundancia observado en enero puede explicarse por la interacción de estos factores, ya que la época seca no solo coincide con una menor precipitación, sino

también con un flujo de agua que favorece el movimiento de los juveniles hacia hábitats de agua dulce.

El tiempo de desarrollo larval de *M. acanthurus* no excede los 60 días, como indican Choudhury (1970), Dobkin (1971), y Maynard *et al.* (1974). Según esta información, se esperaba una relación entre la abundancia observada en el estudio y el régimen de precipitaciones locales de dos meses atrás. Sin embargo, Mallasen y Valenti (2005) sugieren que la variación de la salinidad puede influir en el tiempo de muda, lo que implica que fluctuaciones en la salinidad de la Ciénaga La Redonda podrían estar afectando el tiempo de desarrollo larval y el retorno de los juveniles a los ambientes dulceacuícolas de la Ciénaga del Totumo

Además de la influencia mencionada, se observan variaciones significativas en las temporadas reproductivas de *M. acanthurus*, lo que indica una flexibilidad en los patrones reproductivos de la especie. Según Cabrera (1977), *M. acanthurus* presenta una reproducción continua a lo largo del año, con picos durante la época de lluvias. Esta reproducción continua implica una disponibilidad constante de larvas y juveniles en cualquier momento del año con un aumento en época de lluvias, lo que a su vez sugiere que la migración reproductiva de la especie no está limitada a una sola temporada o a condiciones climáticas específicas.

En este estudio, se registraron abundancias de juveniles en los meses de enero, finales de febrero, marzo, abril y principios de mayo. Estos hallazgos permiten inferir que los eventos reproductivos ocurridos durante estos meses corresponden a la época seca en el Caribe colombiano, lo que coincide con la hipótesis de Cabrera (1977) sobre los picos reproductivos durante la temporada seca.

A partir de las abundancias de juveniles registradas, se puede estimar que los eventos reproductivos que dieron origen a las mismas sucedieron durante: finales de noviembre, mediados de diciembre, enero, febrero y marzo (Tabla 6).

Tabla 6. Inferencia de eventos reproductivos a partir de la abundancia de juveniles

Posible evento reproductivo que lo produjo	Fecha en la que se registra abundancia de juveniles	Muestreo al que corresponde
30-nov	15-ene	M1
15-dic	30-ene	M2
15-ene	27-feb	M4
30-ene	15-mar	M5
15-feb	30-mar	M6
27-feb	15-abr	M7
15-mar	30-abr	M8
30-mar	15-may	M9

Partiendo de la ausencia de juveniles de *M. acanthurus* a mediados de febrero (M3) y su reaparición a finales del mismo mes (M4), se puede inferir que esta especie tiene una temporada reproductiva que se extiende desde finales de noviembre (época de lluvias) hasta mediados de diciembre (época seca). Este patrón de reproducción se relaciona con los picos de abundancia registrados durante el mes de enero (M1 y M2), que coinciden con el aumento de la reproducción de la especie durante la temporada de lluvias, tal como sugieren Cabrera (1997) y Román-Contreras y Campos-Lince (1993). Además, estos picos reproductivos durante la temporada de lluvias coinciden con lo observado por Tamburus *et al.* (2012), quienes destacan la relación entre la reproducción de *M. acanthurus* y los picos reproductivos durante el verano.

A partir de finales de febrero, se registra de manera continua la presencia de juveniles de *M. acanthurus* hasta mediados de mayo (M4 a M9), lo que sugiere que la reproducción en la Ciénaga del Totumo es continua desde mediados de febrero hasta finales de marzo. Este patrón de reproducción se ajusta a la propuesta de Tamburus *et al.* (2012), quienes establecen que *M. acanthurus* tiene una reproducción continua con picos reproductivos en la temporada de verano (diciembre y enero). Por lo tanto, la falta de correlación entre el régimen de precipitaciones de dos meses atrás puede explicarse por la naturaleza continua de la reproducción de esta especie, la cual ocurre independientemente de los cambios en el régimen fluvial debido a las lluvias. No obstante, aunque las migraciones reproductivas no dependen directamente de un aumento en las precipitaciones, el mayor pico de abundancia de la especie sí está determinado por la época climática, ya que los picos reproductivos y la abundancia de juveniles coinciden con las fluctuaciones en el régimen de lluvias, lo que sugiere una relación estrecha entre la dinámica climática y la abundancia de *M. acanthurus* en la región.

Los picos de migración de juveniles no presentan una relación con eventos reproductivos previos reportados en la literatura, ya que los patrones reproductivos de *M. acanthurus* varían dependiendo del ambiente y su ubicación geográfica, estando generalmente vinculados a la temporada de lluvias. Dattoli (1983), al estudiar el río Actopan en Veracruz, reportó dos temporadas reproductivas: una entre marzo y abril, y otra entre agosto y octubre, basándose en la migración masiva de juveniles. De manera similar, Granados-Berber (1984) identificó tres períodos reproductivos en el río González: marzo-abril, julio-agosto y el más extenso, que va de octubre a enero. En entornos de canales, específicamente en El Canal, el mismo autor observó que la reproducción ocurre de manera continua durante el año, con un pico de actividad en marzo. Por otro lado, en la laguna de Santa Anita, en Tabasco, se reportaron dos temporadas reproductivas, una en marzo-abril y otra en diciembre.

Analizando los picos teóricos de reproducción propuestos por Dattoli (1983), que sugieren que se esperaría una abundancia de juveniles de *M. acanthurus* entre junio y julio y de octubre a diciembre, se puede argumentar que la especie no se ajusta a

estos patrones debido a las condiciones climáticas particulares de la región Caribe. Los meses de junio y julio, que corresponden a la mitad y finales de la época de transición, así como octubre, que marca la plena época de lluvias, no coinciden con el registro de migración de juveniles en la Ciénaga del Totumo. Este hecho se apoya en la disminución abrupta de la abundancia de juveniles a finales de mayo (M10), justo cuando comienza la época de transición, y en el cese de la migración de juveniles de *M. acanthurus* a mediados de mayo (M9). Esto sugiere que la migración y la abundancia de juveniles están más estrechamente relacionadas con las características climáticas locales, en lugar de ajustarse a los picos reproductivos que han sido reportados en otras regiones, lo que refleja la importancia de considerar las condiciones ambientales específicas para cada zona en los estudios sobre la reproducción de esta especie.

10.3.3 Abundancia temporal de *M. carcinus*.

La mayor abundancia de juveniles de esta especie se observa al inicio de la temporada seca, especialmente en enero. Según Chávez y Chávez (1976) y Lewis *et al.* (1996), el aumento en la abundancia de esta especie está directamente influenciado por el régimen de lluvias locales.

La abundancia de *M. carcinus* está estrechamente relacionada con factores ambientales inmediatos, como lo demuestra la prueba de Spearman realizada en este estudio. Esta relación sugiere que las temporadas reproductivas de la especie dependen del régimen de lluvias locales. Según Chávez y Chávez (1976), la temporada reproductiva de *M. carcinus* en el río Actopan se extiende desde finales de mayo hasta octubre, coincidiendo con el aumento de las precipitaciones. De manera similar, Lewis *et al.* (1966) indican que en Barbados el periodo reproductivo también se asocia con los meses de lluvia. Ponce y Benítez (2012) reportan la captura de *M. carcinus* en Tabasco, México, durante los meses de mayo, junio, julio y agosto, lo que coincide con la temporada de lluvias y con su migración reproductiva hacia la zona estuarina del Golfo de México. Estos patrones muestran que la especie se adapta a los ciclos climáticos locales, utilizando las lluvias como un factor clave para la sincronización de su migración y reproducción.

Otro aspecto relevante que ayuda a explicar la relación entre las abundancias de juveniles de *M. carcinus* y el régimen de precipitaciones locales dos meses atrás es el tiempo de desarrollo larval de la especie. Según Velásquez (2005), este periodo varía entre 35 y 55 días, mientras que Maynard *et al.* (1974) registran un rango de 45 a 65 días. Con base en las abundancias de juveniles observadas y los tiempos de desarrollo larval mencionados, se puede inferir que los eventos reproductivos que originaron estas abundancias ocurrieron desde finales de noviembre hasta finales de diciembre, y desde finales de enero hasta mediados de febrero, como se detalla en la Tabla 7. Esto sugiere que la sincronización de la reproducción de *M.*

carcinus con las precipitaciones locales y el tiempo de desarrollo larval tiene un papel clave en la regulación de su abundancia en la región.

Tabla 7. Inferencia de eventos reproductivos a partir de la abundancia de juveniles.

Posible evento reproductivo que lo produjo	Fecha en la que se registra abundancia de juveniles	Muestreo al que corresponde
30-nov	15-ene	M1
15-dic	30-ene	M2
15-ene	15-feb	M3
30-ene	15-mar	M5
15-feb	30-mar	M6

A partir de la ausencia de juveniles de esta especie a finales de febrero (M4) y su posterior registro a mediados de marzo, se puede inferir que los eventos reproductivos ocurridos desde finales de noviembre hasta finales de diciembre corresponden a la primera temporada reproductiva de la especie en la ciénaga del Totumo, mientras que los eventos de finales de enero a mediados de febrero se asocian a la segunda temporada reproductiva.

Ponce y Benítez (2012) reportan que, en el estado de Tabasco, México, la especie tiene dos períodos reproductivos: uno en la temporada de lluvias, de mayo a agosto, y otro de migración reproductiva hacia la zona estuarina del Golfo de México. Sin embargo, su reproducción en la Ciénaga del Totumo no sigue estos períodos descritos. A diferencia de lo reportado por estos autores, donde los picos de abundancia de juveniles se darían entre agosto-septiembre y octubre-noviembre, en la Ciénaga del Totumo no se observa migración de juveniles durante esos meses. Esto se debe a que coinciden con la temporada de lluvias, cuando ocurre la migración río abajo de las hembras, como lo señala Bauer (2011). Este patrón de migración es distinto al descrito por Ponce y Benítez, lo que refleja cómo las condiciones climáticas del Caribe colombiano afectan la migración y abundancia de juveniles en la región.

Lo mismo ocurre con los períodos descritos por Chávez y Chávez (1976) y Lewis *et al.* (1966), quienes indican que la temporada reproductiva de *M. carcinus* se extiende desde mayo hasta octubre. Según estos períodos, se esperaría que la migración de juveniles ocurriera entre julio y diciembre. Sin embargo, este período, a excepción de diciembre, coincide con el final de la época de transición y con toda la época de lluvias en el Caribe colombiano, lo que dificulta la migración de juveniles,

ya que las condiciones de caudales elevados y las lluvias intensas impiden su desplazamiento río arriba.

En resumen, aunque los patrones de reproducción de *M. carcinus* no se ajustan a los descritos por los autores mencionados anteriormente, sí concuerdan con la idea de que esta especie presenta picos reproductivos durante la época de lluvias. Esto se evidencia en la mayor abundancia registrada para *M. carcinus*, la cual se observó a mediados de enero y está relacionada con un pico reproductivo en noviembre (época de lluvias).

10.4 TALLAS DE LOS ORGANISMOS

10.4.1 Tallas generales de todos los morfotipos

La presencia de valores de tallas atípicos durante los muestreos puede justificarse en que el análisis general se realizó con las tallas de todos los morfotipos. Los individuos del morfotipo A (Mt-A) fueron, en general, más grandes que los diferentes submorfotipos B (Mt-B), por lo que se les pueden atribuir los valores atípicos más grandes, mientras que los valores más pequeños corresponden a las tallas mínimas de los Mt-B que se registraron en los diferentes muestreos.

Las tallas tienden a aumentar con el paso de los meses, aunque la diferencia sea mínima (máximo 1 mm). Esto podría explicarse por el tiempo de crecimiento teórico que puede existir entre los picos reproductivos que producen los momentos de migración registrados en este estudio. Sin embargo, como indica Anger (2001), los estadios juveniles sucesivos pueden diferir en tamaño, aunque normalmente no en morfología, lo que complica la determinación precisa del tiempo o las mudas transcurridas antes de que se tomaran las muestras.

Aunque los estadios de desarrollo pueden intentarse clasificar mediante una comparación con las descripciones de laboratorio, Anger (2001) señala que su secuencia “natural” de desarrollo sigue siendo incierta, ya que no se puede descartar la aparición de etapas de desarrollo adicionales desconocidas en el campo. Por su parte, Mallasen y Valenti (2005) destacan que la fisicoquímica y la calidad del agua, así como la cantidad y calidad del alimento vivo disponible para las larvas, determinan en gran medida la duración de cada estadio, su número preciso y las posibilidades de éxito en la muda hacia el siguiente. Estas variables presentan diferencias respecto a las condiciones de laboratorio, lo que dificulta determinar con exactitud una diferencia en el tiempo de crecimiento entre un muestreo y otro. Sin embargo, la fluctuación de las tallas podría estar relacionada con el tiempo transcurrido entre un evento de reproducción y otro, así como con las

variables ambientales de la ciénaga La Redonda, que pueden influir en el crecimiento de los juveniles antes de su migración al Totumo.

10.4.2 Tallas de *M. acanthurus*

En el numeral 9.3.2 se estipuló que la presencia temporal de juveniles de *M. acanthurus* no se ajustó a los picos teóricos de reproducción descritos en trabajos anteriores, sino a un aumento en la abundancia resultado de los picos reproductivos durante la época de lluvias. A partir de los eventos reproductivos estimados con base en las abundancias de juveniles registradas en este estudio (Tabla 6) y el tiempo de desarrollo larval para cada fase de crecimiento, se podría inferir en qué fase se encontraban los individuos después de cada uno de ellos y si las tallas registradas en cada muestreo guardan relación con lo descrito para el desarrollo larval de *M. acanthurus*. En este sentido, Choudhury (1970) establece que el desarrollo larval de esta especie tiene una duración aproximada de 60 días. De acuerdo con este autor, para alcanzar las etapas larvales y el primer estadio juvenil, deben transcurrir entre 30 y 42 días. Después de la metamorfosis, cuando los individuos pasan de la última etapa larval al primer estadio juvenil, son considerados juveniles "mayores" o "avanzados". Esto implica que, en los primeros 42 días del ciclo de vida, los individuos se encontrarán en las fases de larva, postlarva y juvenil temprano, y en los 18 días restantes, pasarán a estadios de juveniles más desarrollados.

En consideración a lo anterior, para la primera temporada de reproducción, que comprende los eventos reproductivos de finales de noviembre (E1) y mediados de diciembre (E2), se infiere lo siguiente: los individuos de E1 son larvas de finales de noviembre a mediados de diciembre, postlarvas (PL) y juveniles tempranos hasta finales del mismo mes; y finalmente, serán juveniles más avanzados a mediados de enero (M1). Para los organismos de E2 se proyecta que serán larvas hasta finales de diciembre, PL y juveniles tempranos hasta mediados de enero, y juveniles más avanzados a finales de este mismo mes (M2).

Dado que la reproducción es continua de mediados de enero hasta finales de marzo, se presentan múltiples eventos reproductivos: dos eventos en enero, febrero y marzo; a mediados y finales de cada mes. De los eventos reproductivos de mediados de enero (E3) y finales (E4), se puede estimar que los individuos presentarán estadios larvales, postlarvales y primeros estadios juveniles durante el mes de febrero; de manera simultánea, los juveniles de E3 serían más avanzados, mientras que los de E4 alcanzarán este estado a mediados de marzo (M5).

Los individuos de mediados (E5) y finales de febrero (E6) se proyecta que sean larvas, postlarvas y juveniles tempranos hasta finales de marzo (M6); de manera simultánea, los individuos de E5 durante este periodo serán juveniles más

avanzados, y los de E6 se encontrarán en esta etapa de desarrollo a mediados de abril (M7). De los del mes de marzo (E7 y E8), se infiere que los primeros estadios de desarrollo (larvas, postlarvas y juveniles tempranos) transcurran durante el mes de abril; los individuos de mediados de marzo (E7) alcanzarán estadios juveniles más avanzados a finales de este mes (M8), mientras que los de finales de marzo (E8) los alcanzarán a mediados de mayo (M9). En resumen, los eventos reproductivos de este estudio guardan relación con los tiempos de desarrollo larval establecidos; todos los organismos que fueron capturados durante los muestreos cumplieron con la descripción para juveniles más avanzados realizada por Choudhury (1970), cumpliéndose un tiempo de dos meses para alcanzar esta fase.

Por otro lado, las diferencias estadísticamente significativas se presentan principalmente entre las tallas de los individuos de enero y marzo en comparación con las de finales de abril. Estas diferencias pueden explicarse considerando que los eventos reproductivos ocurren aproximadamente cada mes o mes y medio, lo que permite que algunos individuos experimenten un mayor crecimiento que otros. Anger (2001) señala que, en los Carideos, los cambios metamórficos son leves y graduales, al igual que el aumento del tamaño. Por ello, es posible que todos los individuos se ajusten a la descripción morfológica de juveniles tardíos de dos meses, aunque presenten una leve diferencia en su tamaño más que cambios a nivel morfológico.

10.4.3 Tallas de *M. carcinus*

La presencia transitoria de *M. carcinus* en la ciénaga del Totumo está relacionada con factores ambientales inmediatos y no con los patrones reproductivos previamente descritos, debido a la variabilidad de la época de lluvias en función de la ubicación geográfica. Sin embargo, es posible inferir en qué fase de crecimiento se encontraban los individuos después de cada posible evento reproductivo que desencadena la migración de juveniles de esta especie, como se detalla en la Tabla 7.

Estas inferencias pueden realizarse al relacionar las abundancias de juveniles registradas en este estudio y el tiempo de desarrollo larval para cada fase de crecimiento. Choudhury (1971) señala una duración de 65 días para el desarrollo larval de esta especie; del día 1 al 39, aproximadamente, los individuos se encuentran en estadios larvales y postlarvales, y del día 40 al 65 ya se han convertido en juveniles tempranos.

Con base en lo anterior, durante la primera temporada reproductiva, que abarcó desde mediados de noviembre hasta finales de diciembre, se identificaron tres posibles eventos reproductivos: uno a mediados de noviembre (E1) y dos en diciembre, uno a mediados (E2) y otro a finales del mes (E3). Para los individuos de

E1, se estima que serán larvas hasta mediados de diciembre, postlarvas y juveniles tempranos hasta finales del mismo mes, y pasarán a ser juveniles más avanzados a mediados de enero (M1).

De los eventos de enero, se espera que sean larvas, postlarvas y juveniles tempranos hasta finales de enero (M2); de forma simultánea, durante este periodo, los individuos de E2 comenzarán su transición a juveniles más avanzados, y los de E3 alcanzarán esta etapa de crecimiento a mediados de febrero (M3).

La segunda temporada reproductiva va de finales de enero (E4) a mediados de febrero (E5). Se estima que los organismos de E4 atraviesen las fases larvales hasta mediados de febrero, las postlarvales y los primeros estadios juveniles hasta finales del mismo mes, y sean juveniles mayores a mediados de marzo (M5). De manera paralela, los individuos de E5 se proyecta que atraviesen los primeros estadios de desarrollo (larvas, postlarvas y juveniles tempranos) y sean juveniles mayores a finales de este mes (M6).

Las diferencias estadísticamente significativas se presentan entre las tallas de los individuos del mes de enero y los de mediados de febrero y finales de marzo. Estas diferencias pueden explicarse por el tiempo que existe entre los eventos reproductivos de la primera y la segunda temporada reproductiva, que puede variar de 2 a 3 meses aproximadamente, sin presentar diferencias importantes, dada la característica de crecimiento lento de los Carideos mencionada por Anger (2001).

10.5 CONSIDERACIONES SOBRE LA MIGRACIÓN DE CAMARONES ANFÍDROMOS HACIA LA CIÉNAGA DEL TOTUMO.

Según Bauer (2011, 2013) y McDowall (1992), una vez que las larvas se desarrollan en aguas saladas o salobres, alcanzan el estadio de postlarva o juvenil y comienzan su migración hacia corrientes de agua dulce para completar su ciclo de vida. En relación con lo anterior, el ingreso de las larvas a un cuerpo de agua salobre para desarrollarse y alcanzar estadios postlarvales y juveniles tiene lugar en la ciénaga La Redonda, que cuenta con conexión al mar, lo que hace que sus aguas sean salobres. Aunque la presencia de las compuertas en el caño “Amansaguapos” restringe la conexión entre esta ciénaga y el Totumo, los pescadores de las comunidades aledañas generalmente dejan una pequeña salida de agua dulce para mantener el estímulo migratorio de las especies diádromas.

De acuerdo con Bauer (2013), debe existir un flujo que actúe como señal direccional para desencadenar la reotaxis positiva en los juveniles de camarones anfídromos. En este contexto, el pequeño canal que se forma entre la Ciénaga del Totumo y la Ciénaga La Redonda, cuando los pescadores abren ligeramente la compuerta, cumple esta función y mantiene un flujo unidireccional muy similar al de aguas

abajo. Así, el agua fluye de la Ciénaga del Totumo hacia La Redonda debido al paso de agua por la compuerta, lo que estimula el nado contracorriente de los juveniles y da lugar a la migración “río arriba”, ya que, como señala Vásquez (1971), la Ciénaga del Totumo se comporta como un cuerpo de agua dulce con salinidades cercanas a cero.

La profundidad de dicho canal también es un factor clave para la migración de los juveniles. En este sentido, Hamano y Honke (1997) y Benstead *et al.* (1999) señalan que la migración río arriba ocurre en aguas poco profundas, donde a menudo el exoesqueleto de los organismos está parcial o completamente fuera del agua. Esto sugiere que la migración es realizada por organismos más adaptados a la vida bentónica, que poseen una buena movilidad para superar obstáculos y nadar contracorriente, características que los individuos en estadios postlarvales no podrían cumplir. En resumen, la Ciénaga del Totumo exhibe un comportamiento dulceacuícola, tiene conexión con un cuerpo de agua salobre, y el canal que representa la vía migratoria cumple con las condiciones adecuadas de flujo y profundidad, lo que explica la migración de juveniles en este sitio.

También es importante considerar que otras especies del género *Macrobrachium* tienen una mayor probabilidad de estar migrando hacia la Ciénaga del Totumo. En numerales anteriores, ya hemos descartado la posibilidad de que exista la presencia de *M. heterochirus*, ya que ninguno de los individuos se ajusta a las descripciones realizadas por Ching (1982). A pesar de tener un gran potencial de migración, ya que habita en aguas interiores del país y se reproduce directamente en los ríos, sus larvas derivan con la corriente hasta alcanzar el mar, como lo señala Meyer-Rochow *et al.* (1992). En su migración de retorno como juveniles, deberán remontar cursos de aguas tan caudalosos y de alta turbidez como el río Magdalena, alcanzando localidades remotas en los departamentos de Cundinamarca y Caldas. Sin embargo, esto no representaría un impedimento para que esta especie migre a través de la Ciénaga del Totumo y sus arroyos tributarios hacia las quebradas en las pequeñas montañas de los municipios de Santa Catalina (Bolívar) o Piojó (Atlántico).

Según López (2007), al suroccidente del departamento del Atlántico se encuentra un área de colinas donde múltiples arroyos drenan a través de la Ciénaga del Totumo hasta desembocar en el mar Caribe. Además, la ciénaga recibe aportes de las estribaciones occidentales de la Serranía del Piojo a través de los arroyos Punta Antigua, Lata y Calabrisa, según lo documentado por la Universidad del Norte (2005). Las características de estas colinas, así como las condiciones particulares de la Serranía del Piojo, podrían proporcionar un hábitat adecuado para la presencia de *M. crenulatum*.

Tanto las especies confirmadas para este cuerpo de agua como las posibles que se encuentren migrando hacia él son de vital importancia a nivel ecológico y económico. El género *Macrobrachium* representa una gran importancia económica

en la zona; se registró la captura de 4,482 kg de camarones de este género en la Ciénaga del Totumo entre abril de 2012 y abril de 2013, lo que correspondió al 6.9% de las capturas totales en la ciénaga ese año y contribuyó con \$24,096,717 a la economía local acorde a lo registrado por el Grupo Acartia (2013). La especie más capturada fue *M. carcinus*, con 4,032 kg, seguida de *M. acanthurus*, con 450 kg.

En cuanto al rol ecológico, todas las especies del género *Macrobrachium* presentes en este ecosistema cumplen un papel importante, especialmente en un cuerpo de agua que ha sufrido múltiples impactos, como la Ciénaga del Totumo. Los camarones desempeñan un papel crucial en la dinámica ambiental de los ecosistemas de ríos, lagunas costeras y continentales, como señalan Murphy y Austin (2005). Son omnívoros y carroñeros, consumiendo detritos, algas y restos de animales muertos. Además, depredan peces y macroinvertebrados acuáticos, tal como lo reportan Albertoni *et al.* (2003), y suelen ser presa de mamíferos como mapaches y nutrias, o de vertebrados como peces, aves y reptiles, según Casariego *et al.* (2008). Estas especies transforman gran parte de los detritos orgánicos en biomasa disponible para niveles tróficos superiores, como lo explican March y Pringle (2003)

Dada la situación actual del recurso pesquero en la ciénaga, la migración de los juveniles de estas especies es clave para la seguridad alimentaria y la economía de la región, ya que constituyen la fuente de semilla natural para la colonización de la ciénaga por parte de estas especies de importancia pesquera. Por ello, es vital estudiar las principales temporadas de migración de juveniles de estos camarones, para facilitar su paso a través de las compuertas, permitiendo que estos organismos cumplan su papel ecológico y aporten a la economía local a través de las capturas pesqueras.

11. CONCLUSIONES

- Los camarones del género *Macrobrachium* representan la mayoría de los camarones anfídromos que se encuentran migrando de aguas marinas hacia el interior de la ciénaga del Totumo.
- Los caracteres inclinación y largo del rostro con respecto a la escama antenal, y la proporción ancho de la córnea/largo del pedúnculo ocular, son determinantes para la separación de morfotipos o subestadios en etapas tempranas de desarrollo de diferentes especies del género *Macrobrachium*, dada la similitud de los individuos juveniles en esta etapa de crecimiento.
- Los camarones del género *Macrobrachium* que migran hacia la ciénaga del Totumo, provenientes de La Redonda, entre los meses de enero y mayo, se encuentran en estadio juvenil, ya que exhiben hábitos bentónicos y han adquirido la morfología típica para subsistir en el fondo.
- Durante el primer semestre del año, es en el mes de marzo que se presenta la mayor migración de juveniles de todos los morfotipos de camarones del género *Macrobrachium* hacia la ciénaga del Totumo. Sin embargo, el pico de abundancia específico de juveniles de la especie *M. acanthurus* se observa en el mes de enero, y el de *M. carcinus* se da a mediados de enero y tiene una rápida disminución hasta finales de marzo, por lo que su migración, durante la primera mitad del año, se registra solo en este corto periodo.
- Los morfotipos con mayor prevalencia durante el estudio fueron Mt-B1, Mt-B3 y Mt-B5, los cuales estuvieron presentes durante todo el evento migratorio, de enero a mayo.
- La programación temporal de *Macrobrachium acanthurus*, durante el primer semestre del año, no guarda relación con el régimen de precipitaciones locales de los dos meses anteriores, dado que esta especie presenta una reproducción continua. Sin embargo, los picos de abundancia de esta especie están relacionados con la disminución del régimen de precipitaciones locales.
- La programación temporal de *Macrobrachium carcinus* durante el primer semestre del año está determinada por el régimen de precipitaciones locales, el cual marca un aumento en la reproducción de esta especie durante la temporada de lluvias.

- La variación temporal en las tallas de los juveniles del género *Macrobrachium*, que se encuentran en migración hacia la ciénaga del Totumo, se relaciona con los eventos reproductivos previos de cada especie.
- Se observó un incremento gradual en las tallas de los juveniles del género *Macrobrachium* a lo largo del tiempo de muestreo, lo que sugiere un crecimiento continuo de los ejemplares a partir de eventos reproductivos previos. Las diferencias significativas en tallas entre muestreos pueden atribuirse a las variaciones en el tiempo entre eventos reproductivos y a las condiciones ambientales que afectan el crecimiento en la ciénaga.
- El comportamiento reproductivo de *M. acanthurus* y *M. carcinus* en la región Caribe aporta información novedosa y valiosa sobre estas especies, especialmente en un contexto geográfico y ambiental distinto al abordado previamente en la bibliografía. Esto representa una contribución significativa al entendimiento de su biología y dinámica reproductiva en áreas fuera de México y Centroamérica.

12.RECOMENDACIONES

Se recomienda que, en estudios posteriores, se abarque todo el año para observar de manera adicional el cambio en los valores de abundancia durante la transición entre finales de la época de lluvias (finales de noviembre) y el pleno inicio de la época seca (diciembre); la comprensión de los ciclos de vida y migración de los camarones del género *Macrobrachium* pueden guiar políticas de manejo pesquero para este recurso y la conservación de hábitats acuáticos, asegurando la continuidad de estas especies en el ecosistema y su sostenibilidad económica a largo plazo.

Dada la similitud de los estadios tempranos de desarrollo en los individuos de este género, así como la variación que pueden presentar en su desarrollo larval en el medio natural, se sugiere complementar futuros estudios con análisis genéticos y moleculares que ayuden a identificar los morfotipos que no se ajustaron a las descripciones disponibles en la bibliografía. El uso de estos análisis en investigaciones futuras permitiría ampliar la información sobre la biología de los camarones de este género y ayudar a identificar de manera precisa la identidad de los juveniles tempranos de diversas especies de *Macrobrachium*. Esto facilitaría la realización de descripciones merísticas y morfométricas que se ajusten a lo que se puede encontrar en el campo, ya que la escasa bibliografía disponible para la identificación corresponde a descripciones del desarrollo larval de especies generalmente de interés comercial y bajo condiciones de laboratorio, donde se centran principalmente en la descripción larval y no en la de juveniles.

13. BIBLIOGRAFÍA

- Albertoni, E., Palma, C. y Esteves, F. (2003). Overlap of dietary niche and selectivity of three shrimp species (Crustacea, Decapoda) in a tropical coastal lagoon (Rio de Janeiro, Brazil). *Rev. Bra. Zool.*, 20(1): 395-403.
- Anger, K. (2001). *The biology of decapod crustacean larvae* (Vol. 14, pp. 1-420). Lisse: AA Balkema Publishers.
- Arroyo-Renteria, G. y Magaña-Ríos, L. (2001). *Contribución al conocimiento de las especies de Macrobrachium y Atya con especial referencia a los langostinos en el cauce del río baluarte*, [Tesis de licenciatura en biología pesquera], Facultad de Ciencias del Mar, Universidad Autónoma de Sinaloa.
- Badillo-Zapata, D., Castillo-Guzmán, G., Aréchiga-Palo-mera, M., Vargas-Ceballos, M., Chong-Carrillo, O., Espinoza-Magaña, A., Guerrero-Galván, S. y Vega-Villasante, F. (2021). Comportamiento de reotaxis de *Dormitator latifrons* (Richardson, 1844) bajo condiciones de laboratorio. *Revista Ciencia y Mar*, 24(73), 29–37.
- Ballesteros, A., y González, J. (2010). *Ecosistema estuarino de la Ciénaga del Totumo: estudio socio-económico de los pescadores*. Editorial Universitaria de La Costa EDUCOSTA. Barranquilla, Colombia. 93 p.
- Bauer, R. (2011). Amphidromy and migrations of freshwater shrimps. II. Delivery of hatching larvae to the sea, return juvenile upstream migration, and human Impacts. *New frontiers in crustacean biology*, pp. 157-168.
- Bauer, R. (2013). Amphidromy in shrimps: a life cycle between rivers and the sea. *Latin American Journal of Aquatic Research*, 41 (4), pp. 633-650.
- Bauer, R. y Delahoussaye, J. (2008). Migraciones de la historia de vida del camarón de río anfídromo *Macrobrachium ohione* de un sistema de río grande continental. *Revista de biología de crustáceos*, 28 (4), 622–632. doi:10.1651/08-2977.1
- Benstead, J., March, J. y Pringle, C. (2000). Desarrollo larvario estuarino y migración de postlarva aguas arriba de camarones de agua dulce en dos ríos tropicales de Puerto Rico. *Biotrópica*, 32(3), 545–548. doi:10.1111/j.1744-7429.2000.tb00500.x
- Benstead, J., March, J., Pringle, C. y Scatena, F. (1999). Efectos de una presa de caída baja y la abstracción de agua sobre la biota de arroyo tropical migratorio. *Aplicaciones ecológicas*, 9, 656-668.
- Cabrera, C. (1977). *Biology and cultivation of Macrobrachium acanthurus* (Wiegmann, 1836) in the lower Papaloapan. [Thesis]. National School of Biological Sciences, National Polytechnic Institute.

- Casariego, A., List, R. y Ceballos, G. (2008). Tamaño poblacional y alimentación de la nutria de río *Lontra longicaudis* en la costa de Oaxaca. *Acta Zool. Mex.*, 24(2): 179-199.
- Chávez, A. y Chávez, E. (1976). Introducción al conocimiento de la biología del langostino *Macrobrachium carcinus* L, en el estado de Veracruz, Guaymas, México. In Simposio Biología y dinámica poblacional de camarones 1., 1976, México. Memorias. México, Son. p. 1-12.
- Ching, C. (1982). *Desarrollo larval y algunos factores que afectan el ciclo de vida del camarón de río Macrobrachium heterochirus (wiegmaan.1836) (Decapoda-Palaemonidae) bajo condiciones de laboratorio en Puerto Rico.* [Tesis de maestría en ciencias en biología]. Universidad de Puerto Rico.
- Choudhury, P. (1970). Complete Larval Development of the Palaemonid Shrimp *Macrobrachium acanthurus* (Wiegmann, 1836), Reared in the Laboratory. *Crustaceana*, 18, 113-132.
- Choudhury, P. (1971). Complete Larval Development of the Palaemonid Shrimp *Macrobrachium carcinus* (L.), Reared in the Laboratory (Decapoda, Palaemonidae). *Crustaceana*, 20, 51-69.
- Cruz-Sánchez, J., Wakida-Kusunoki, R., Perera-García, M. y Brito-Pérez, R. (2018). Fecundidad del camarón de río *Macrobrachium acanthurus* (Decapoda: Palaemonidae) en el río Palizada, Campeche, México. *Ciencia Pesquera*, 26 (1): 37-43.
- Dattoli, H. (1983). *Biología ecológica y aspectos poblacionales de Macrobrachium acanthurus (Wiegmann, 1836) en el Río Actopan y su aplicación al cultivo.* [Tesis de licenciatura]. Universidad Veracruzana.
- De Grave, S., Cai, Y. y Anker, A. (2008). Global diversity of shrimps (Crustacea: Decapoda: Caridea) in freshwater. *Hydrobiologia*, 595, pp. 287-293.
- Dobkin, S. 1971. A Contribution to the Knowledge of the Larval Development of *Macrobrachium acanthurus* (Wiegmann, 1836) (Decapoda, Palaemonidae). *Crustaceana*, 21:294-297.
- Dueñas, P. (2006). Composición y cambios estacionales de las poblaciones de crustáceos decápodos del departamento de Córdoba. Universidad de Córdoba, Montería.
- Dueñas, R., Campos, H. y Quirós, A. (2012). Los crustáceos decápodos del departamento de Córdoba, Colombia. Académica Española.
- Dugan, C., Hagood, R. y Frakes, T. (1975). Development of spawning and mass larval rearing techniques for brackish-freshwater shrimps of the genus *Macrobrachium* (Decapoda, Palaemonidae). Fla. Mar. Res. Publ. No. 12 Dept. Nat. Res., Mar. Res. Lab., St. Petersburg. 28 p.

- Dugger, D. y Dobkin, S. (1975). A Contribution To Knowledge of the Larval Development of *Macrobrachium olfersii* (Wiegmann, 1836) (Decapoda, Palaemonidae). *Crustaceana*, 29(1), 1–30. doi:10.1163/156854075x00018.
- Fièvet, É., Roux, A. Redaud, L. y Sérandour, J. (2000). Conception des dispositifs de franchissements pour la faune amphidrome (crevettes et poissons) des cours d'eau Antillas: Une revue. *Bulletin Francais de la Peche et de la Pisciculture*, 357/358, pp. 241-256.
- Fischer, W., Krupp, F., Schneider, W., Sommer, C., Carpintero, K., Niem, V. (1995). Guía FAO para la identificación de especies para los fines de la pesca. Pacífico centro-oriental, volumen I. Plantas e invertebrados. *Vertebrados*, 647-1813.
- Fitzsimmons, J., Parham, J. y Nishimoto, R. (2002). Similarities in behavioral ecology of amphidromous and catadromous fishes on the oceanic islands of Hawaii and Guam. *Environmental Biology of Fishes*, 65, 123–129.
- García-Guerrero, M. y Villarreal, H. (2009). Proximate biochemical variations in eggs of the prawn *Macrobrachium americanum* (Bate, 1869) during its embryonic development. *Aquaculture Research*, 40, pp. 575-581.
- García-Guerrero, M., Becerril-Morales, F., Vega-Villasante, F., y Espinosa-Chaurand, L. (2013). Los langostinos del género *Macrobrachium* con importancia económica y pesquera en América Latina: conocimiento actual, rol ecológico y conservación. *Latin american journal of aquatic research*, 41(4), 651-675.
- Granados, A. (1983). Aspectos reproductivos del “camarón prieto” *Macrobrachium acanthurus* (Wiegman, 1863) en la cuenca del Río González, México (Crustracea: Decapoda: Palaemonidae). *Instituto de ciencias del mar y limnología*.
- Granados-Berber, A. (1984). Reproductive aspects of the black shrimp *Macrobrachium acanthurus* (Wiegman 1836) in the González River basin, Tabasco, Mexico. *Annals of the Institute of Sciences, Marine and Limnology National Autonomous University of Mexico*. II:(1):1-22. g
- Graziani, C., Chung, K., De Donato, M. (1993). Comportamiento reproductivo y fertilidad de *Macrobrachium carcinus* (Decapoda: Palaemonidae) en Venezuela. *Rev. Biol.Trop.*, 41 (3), 657-665.
- Grupo Acartia (2013). Evaluación de las características de captura en las faenas de pesca artesanal de las comunidades del área de influencia del bloque RC5 antes, durante y después de las actividades de perforación exploratoria en el pozo Mapalé 1 (Caribe colombiano) 2012-2013. Informe Técnico Final para Equión Energía. Cartagena de Indias, Colombia. 430 p.
- Hamano, T. y Honke, K. (1997). Control of the migrating course of freshwater amphidromous shrimps by lighting. *Crust. Res.*, 26: 162-171.

- Hernández-Sandoval, P. (2008). *Efecto de la temperatura en el crecimiento y sobrevivencia del langostino Macrobrachium occidentale y del acocil Cherax quadricarinatus* [Tesis de Maestría en Ciencias (Recursos Naturales y Medio Ambiente)]. Departamento de Acuicultura, Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional, IPN. Sinaloa, México. 60 p.
- Holmquist, J., Schmidt-Gengenbach, J. y Buchanan-Yoshioka., B. (1998). Represas altas y vínculos marino-agua dulce: efectos sobre la fauna nativa e introducida en el Caribe. *Biología de la Conservación*, 12: 621-630.
- Holthuis, L. (1952). A general revision of the Palaemonidae (Crustacea: Decapoda: Natatia) of the Americas. II. The subfamily Palaemonidae. *Allan Hancock Foundation Occasional Papers*, 12 (1952), pp. 11-132.
- Holtschmit, M. (1990). Manual técnico para el cultivo y engorda del langostino malayo. FONDEPESCA. México. p. 17-32.
- Hunte, W. (1980). The Laboratory Rearing of Larvae of the Shrimp *Macrobrachium faustinum* (Decapoda, Palaemonidae). *Carib. J. Sci.*, 16:57-60.
- Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras José Benito Vives de Andrés (2005). Actualización y ajuste del diagnóstico y zonificación de los manglares de la zona costera del departamento del Atlántico, Caribe colombiano. Informe Final. Editado por: A. López y P.C. Sierra-Correa. INVEMAR – CRA. Santa Marta. 191 p + 5 anexos.
- Jalihal, D., Sankolli, K. y Shenoy, S. (1993). Evolución de los patrones de desarrollo larvario y el proceso de dulcificación en el género de camarones *Macrobrachium* Bate, 1868 (Decapoda, Palaemonidae). *Crustaceana*, 65, 365-376.
- Jayachandran, K. V. (2001). Palaemonid prawns: biodiversity, taxonomy, biology and management. (No Title).
- Kent, G. (1995). Aquaculture and food security. Proceedings of the PACON Conference on Sustainable Aquaculture June, Honolulu, Hawaii, USA. Honolulu: Pacific Congress on Marine Science and Technology, 95: 11-14.
- Kikkert, D., Crowl, T. y Covich, A. (2009). Upstream migration of amphidromous shrimp in the Luquillo Experimental Forest, Puerto Rico: temporal patterns and environmental cues, *Journal of the North American Benthological Society*, 28, pp. 233-246.
- Lemus, J. y Magaña, F. (2014). *Temas sobre Investigaciones Costeras*. Mexico, universidad de Guadalajara, pág. 245-317.
- Lewis, J. B. y Ward, J. (1965). Developmental Stages of the Palaemonid Shrimp, *Macrobrachium carcinus* (Linnaeus, 1758). *Crustaceana*, 9:137-148.
- Lewis, J., Ward, J. y McIver, A. (1966). The breeding cycle, growth and food of the freshwater shrimp *Macrobrachium carcinus* (Linnaeus). *Crustaceana*, 10(1):48-52.

- López, A. (2007). Ordenamiento Ambiental de la Zona Costera del Departamento del Atlántico. Informe Final.
- López, B. y Pereira, L. (1994). *Contribución al conocimiento de los crustáceos y moluscos de la península de paria/parte I: Crustacea: Decapoda*. sociedad de ciencias naturales la Salle, tomo LIV, número 141.
- Luna, M., Graziani, C. Villarroel, E., Lemus, M., Lodeiros C., y Salazar, G. (2007). Evaluación de tres dietas con diferente contenido proteico en el cultivo de postlarvas del langostino de río *Macrobrachium rosenbergii*. *Zootecnia Tropical*, 25 (2): 111-121.
- Magalhães, C. (2001). Diversity, distribution, and habitats of the macro-invertebrate fauna of the Río Paraguay and Río Apa, Paraguay, with emphasis on Decapod Crustaceans. In A Biological Assessment of the Acuatic Ecosystems of the Río Paraguay Basin, Alto Paraguay, Paraguay. *Conservation International. RAP Bulletin of Biological Assessment*, Washington, 19, 68–72.
- Mallasen, M. y Valenti, G. (2005). Larval Development of the Giant River Prawn *Macrobrachium rosenbergii* at Different Ammonia Concentrations and pH Values. *Journal of the World Aquaculture Society*, 36 (1), pp.32-41.
- March, J. y Pringle, C. (2003). Food Web Structure and Basal Resource Utilization along a Tropical Island Stream Continuum, Puerto Rico. *Biotropica*, 35(1), 84–93. doi:10.1111/j.1744-7429.2003.tb00265.x
- March, J., Benstead, J., Pringle, C. y Scatena, F. (1998). Migratory drift of larval freshwater shrimps in two tropical streams, Puerto Rico. *Freshwater Biology*, 40(2), 261-273.
- March, J., Benstead, J., Pringle, C. y Scatena., F. (2003). Damming tropical island streams: problems, solutions, alternatives. *Bioscience*, 53: 1069-1078.
- Marco-Herrero, E., Anger, K., y Hayd, L. (2019). Extended larval development in the hololimnetic shrimp *Macrobrachium pantanalense* (Decapoda, Palaemonidae) reared in the laboratory. *Crustaceana*, 92(6), 693-723.
- Marriaga, L. (2009). Características generales del Caribe colombiano. Pp. 17-23 En: DIMAR-CIOH. 2009. Caracterización físico-biótica del litoral Caribe colombiano. Tomo I. Dirección General Marítima-Centro Investigaciones Oceanográficas e Hidrográficas. Ed. DIMAR, Serie Publicaciones Especiales CIOH Vol. 1. Cartagena de Indias Colombia. 154 Pp
- Martínez, L. (1973). Distribución biogeográfica de camarones de agua dulce del género *Macrobrachium* Bate, 1868 (Crustacea, Palaemonidae) en el norte de Colombia. *Divulgación Pesquera*, 4, 1–12.
- Martínez, L. y Torres. (2001). Capítulo XII. Cultivo de camarón de agua dulce (*Macrobrachim rosenbergii*). pp 265-282. En: Rodríguez, H., Victoria, P. y Carrillo.

(Eds.). Fundamentos de Acuicultura Continental. Ministerio de Agricultura y Desarrollo Rural, Instituto Nacional de Pesca y Acuicultura – INPA. Bogotá, Colombia. 423 p.

Maynard, E., Riollano, A. y Gonzales P. (1974). *La Crianza de Camarones en Agua Dulce del Género Macrobrachium*. Agricultura al día (Depto. Agric. Puerto Rico) 19:8-23.

McDowall, R. (1992). Diadromy: origins and definitions of terminology. *Copeia*, pp. 248-251.

McDowall, R. (2007). On amphidromy, a distinct form of diadromy in aquatic organisms. *Fish and Fisheries*, 8, pp. 1-13.

Méndez, G. (1981). Claves de identificación y distribución de los langostinos y camarones (Crustacea: Decapoda) del mar y ríos de la costa del Perú. *Bol. inst. mar*, vol.5, pp.1-170

Meyer-Rochow, V., Reid, W. y Haley, M. (1992). Photomechanical responses in the eye of the Jamaican freshwater shrimp *Macrobrachium heterochirus* (Wiegmann). *Researches on Crustacea*, 21, 33-45.

Ministerio del Medio Ambiente y desarrollo sostenible. (2002). Plan de manejo ambiental del complejo de ciénagas el Totumo, Guájaro y el Jobo en la ecorregión estratégica del canal del Dique (convenio no. 201680). Ministerio del Medio Ambiente.

Murphy, N. y Austin, C. (2005). Phylogenetic relationships of the globally distributed freshwater prawn genus *Macrobrachium* (Crustacea: Decapoda: Palaemonidae): biogeography, taxonomy, and the convergent evolution of abbreviated larval development. *Zool. Scr.*, 34(2):187-197.

New, M y Valenti, W. (2000). *Freshwater prawn culture: The farming of Macrobrachium rosenbergii*. Blackwell Science Ltd., Oxford.

New, M. (2009). *Chapter 1. History and global status of freshwater prawn farming*. In: M.B. New, W.C. Valenti, J.H. Tidwell, L.R. D'Abramo & M.N. Kutty (eds.). *Freshwater prawns: biology and farming*. Wiley-Blackwell, New York, pp. 1-11.

Niño, L. (2011). Los acuerdos de pesca responsable en el humedal Ciénaga del Totumo (Atlántico-Bolívar).

Olivier, T. y Bauer, R. (2011). Female downstream-hatching migration of the river shrimp *Macrobrachium ohione* in the lower Mississippi River and the Atchafalaya River. *The American Midland Naturalist*, 166(2), 379-393.

Olivier, T., Handy, K. y Bauer, R. (2013). Effects of river control structures on the juvenile migration of *Macrobrachium ohione*. *Freshwater Biology*, 58, 1603–1613.

Padilla, J. y Piedrahita I. (2023). *Abundancia y distribución de camarones del género Macrobrachium (Bate, 1868) en la antigua zona de influencia mareal de la Ciénaga*

del Totumo, Caribe colombiano [Tesis para optar al título de Biólogo Marino]. Universidad del Sinú, seccional Cartagena.

- Pereira, G. y García, C. (1995). Larval development of *Macrobrachium reyesi* Periera (Decapoda: Palaemonidae), with a discussion of the origin of the abbreviated development Palaemonids. *Journal of Crustacean Biology*, 15: 117-133.
- Pinzón, V. (2021). Interpretación de la dinámica de la vegetación durante la época seca en la ciénaga del Totumo (Piojó, Atlántico), a partir del cálculo del índice de vegetación normalizada (NDVI) y análisis multitemporal a imágenes Landsat 8 de los años 2014 a 2020. *Bol. Cient. CIOH*; 40(2): 47-63.
- Ponce, J. y Benítez, M. (2012). *Biología, ecología e investigación sobre el langostino de río Macrobrachium carcinus. Linnaeus, 1758*. Palibrio.
- Quadros, M., Maciel, C., Bastos, S., y Sampaio, I. (2004). Reprodução do camarão canela *Macrobrachium acanthurus* em condições controladas de laboratório e montagem de um atlas para identificação de estágios larvais. *Revista Científica da UFPA* <http://www.ufpa.br/revistaic> Vol, 1.
- Quirós-Rodríguez, J., Ballestas, J., Pastor, K. y Dueñas, P. (2015). Crustáceos decápodos de la cuenca del Río Sinú, Córdoba, Colombia. *Acta biol. Colomb*, 21, 601-610.
- Rodríguez, G. (1993). Fundamentos de Acuicultura Continental. Colombia, INPA. p. 173-178.
- Rodríguez-Uribe, M., Vega-Villasante, F., Guzmán-Arroyo, M., y Espinosa-Chaurand, I. (2014). Efectos de una barrera antrópica sobre la migración río arriba del langostino anfídromo *Macrobrachium tenellum* (Smith 1871) (Decapoda: Palaemonidae) en la costa del Pacífico mexicano. *Gayana (Concepción)*, 78(1), 1-9.
- Román-Contreras, R. y Campos-Lince, L. (1993). Reproductive aspects and approximation to a growth model for a population of *Macrobrachium acanthurus* (Wiegmann, 1836) in the Palizada River, Campeche, Mexico. *Annals of the Institute of Marine Sciences and Limnology. National Autonomous University of Mexico*. 20(1): 55-65.
- Rome, N., Conner, S. y Bauer, R. (2009). Delivery of hatching larvae to estuaries by an amphidromous river shrimp: tests of hypotheses based on larval moulting and distribution. *Freshwater Biology*, 54(9), 1924–1932. doi:10.1111/j.1365-2427.2009.02244.x
- Sampieri, R., Fernández, C., y Baptista, P. (2006). *Metodología de la investigación*. (Cuarta Edición). México: Graw-Hill.
- Signoret, G., Ortega, A. y Brailovsky, D. (2000). Partially abbreviated larval development in an underscribed freshwater palaemonid prawn of genus *Macrobrachium* from Chiapas, México, *Crustaceana*, 73: 273-282.

- Tamburus, A., Mossolin, E. y Mantelatto, F. (2012). Aspectos poblacionales y reproductivos de *Macrobrachium acanthurus* (Wiegmann, 1836) (crustáceos: palaemonidae) de la costa norte del estado de São Paulo, Brasil. *Revista Brasil Tecnología de Ciencias Acuáticas*, 16(1):9-18.
- Thuesen, P., Ebner, B., Larson, B., Keith, P., Silcock, P., Prince, J. y Russell, D. (2011). Amphidromy links a newly documented fish community of continental Australian streams to oceanic islands of the West Pacific. *PLOS One* 6: Article No. e26685, DOI: 10.1371.
- Triana, D. y Campos, M. (2007). Nuevo registro de crustáceos, decápodos de agua dulce, (Trichodactylidae, Pseudothephusidae, Atidae, Palaemonidae), en la región de Acandí. *Rev Acad Colomb Cien.*, 31, 425-434.
- Universidad del Norte. 2005. Análisis sobre el manejo integrado del recurso hídrico en la Ciénaga de Mallorquín. Tomo 1 y 2. pp 623.
- Valencia, D. y Campos, M. (2007). Freshwater prawns of the genus *Macrobrachium* Bate, 1868 (Crustacea: Decapoda: Palaemonidae) of Colombia. *Zootaxa*, 1456: 1–44.
- Vásquez, C. (1971). *Contribución al estudio biométrico y ecológico de la jaiba del género Callinectes (Decapada-Brachyura) en el caño Amansaguapo, Ciénaga "El Totumo"* [Tesis de grado]. Universidad Jorge Tadeo Lozano. Bogotá. 108 p.
- Vega-Villasante, F., García-Guerrero, M., Cortés-Jacinto, E., Yamasaki-Granados, S., Montoya-Martínez, C., Vargas-Ceballos, M., Chong-Carrillo, O., Rubio-padilla, M., Guzmán-Arroyo, M., Carrillo-Farnés, O., Espinosa-Chaurand, L. y Nolasco-Soria, H. (2014). Capítulo 13 del Libro- Los camarones de agua dulce del género *Macrobrachium*- biología, ecología y explotación. En investigaciones costeras.
- Vega-Villasante, F., Martínez-López, E., Espinosa-Chaurand, L., Cortés, M. y Nolasco-Soria, H. (2011). Crecimiento y supervivencia del langostino (*Macrobrachium tenellum*) en cultivos experimentales de verano y otoño en la costa tropical del Pacífico mexicano. *Tropical and Subtropical Agroecosystems*, 14, pp. 581-588.
- Velásquez, J. (2005). *Estudio de etapas larvales, determinación de concentraciones de salinidad y alimento para la producción artificial de larvas de camarón de agua dulce Macrobrachium carcinus l. en ixcán, quiché* [Tesis de ingeniero agrónomo en sistemas de producción agrícola]. universidad de San Carlos de Guatemala.
- Viana, J. (2014). *Determinação da salinidade y letal e larvicultura do camarão pitu Macrobrachium carcinus (Linnaeus, 1758) sob diferentes sistemas de cultivo* [Tesis para optar al título de doctor en recursos pesqueros y agricultura]. Universidad federal rural de Pernambuco.
- Villalobos, J. y Álvarez, F. 1999. A new species of *Macrobrachium* (Crustacea: Decapoda: Palaemonidae), with abbreviated development, from Veracruz, Mexico. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 112: 746-753.

- Zarza, E. (2004). Abundancia y distribución del camarón blanco *Litopenaeus schmitti* (Burkenroad, 1936) y del camarón de agua dulce *Macrobrachium acanthurus* (Weigmann, 1836) en la laguna de Navío Quebrado, Santuario de Fauna y Flora Los Flamencos, costa Caribe colombiana. [Trabajo de grado para obtener el título de Biólogo Marino]. Universidad Jorge Tadeo Lozano, Colombia.
- Zarza, E., De la Hoz, J., Guzmán, K., Jaimes, L., Baquero, H. y Vargas, A. (2014). Catálogo de las especies capturadas en faenas de pesca artesanal en la costa norte del Departamento de Bolívar, Colombia. Grupo Acartia - Equión Energía. Cartagena de Indias, Colombia. 153 p.

12.ANEXOS

Anexo 1: Prueba post hoc de Dunn para la abundancia de *M. acanthurus* en los diferentes muestreos.

Dunn post hoc								
	M1	M2	M4	M5	M6	M7	M8	M9
M1		3,12E-05	0,156	0,003667	0,04988	0,06675	6,05E-09	0,1009
M2	3,12E-05		0,007796	2,14E-10	1,27E-05	3,46E-05	0,05507	0,0007295
M4	0,156	0,007796		0,7947	0,7376	0,7176	0,001525	0,8477
M5	0,003667	2,14E-10	0,7947		0,8674	0,8291	2,12E-14	0,9602
M6	0,04988	1,27E-05	0,7376	0,8674		0,9632	1,05E-07	0,8722
M7	0,06675	3,46E-05	0,7176	0,8291	0,9632		4,21E-07	0,8442
M8	6,05E-09	0,05507	0,001525	2,12E-14	1,05E-07	4,21E-07		4,47E-05
M9	0,1009	0,0007295	0,8477	0,9602	0,8722	0,8442	4,47E-05	

Anexo 2. Prueba post hoc de Dunn para la abundancia de *M. carcinus* en los diferentes muestreos

Dunn post hoc					
	M1	M2	M3	M5	M6
M1		0,3881	0,00158	0,0001008	0,7209
M2	0,3881		0,03635	0,01192	0,9382
M3	0,00158	0,03635		0,8624	0,4136
M5	0,0001008	0,01192	0,8624		0,3638
M6	0,7209	0,9382	0,4136	0,3638	

Anexo 3. Prueba de correlaciones de rangos de Spearman entre las abundancias presentadas por *M. acanthurus* y *M. carcinus* con el promedio de precipitaciones de 2 meses atrás con significancia estadística de $p < 0,05$.

	Prec. Prom (-2M)	<i>M. acanthurus</i>	<i>M. carcinus</i>
Prec. Prom (-2M)		0,051954	2,13E-06
<i>M. acanthurus</i>	0,62783		0,10684
<i>M. carcinus</i>	0,97336	0,54037	

Anexo 4. Prueba de correlaciones de rangos de Spearman entre las abundancias presentadas por *M. acanthurus* y *M. carcinus* con el promedio de precipitaciones mensuales 10 años atrás con significancia estadística de $p < 0,05$.

	Prec. Prom (10 Y)	<i>M. acanthurus</i>	<i>M. carcinus</i>
Prec. Prom (10 Y)		0,36393	0,065972
<i>M. acanthurus</i>	-0,32219		0,09863
<i>M. carcinus</i>	-0,60125	0,5512	

