



Publicación Especial
JULIO EDUARDO PÉREZ RAMÍREZ
In Memoriam

Mauro Nirchio, Juan Antonio Gómez,
Sinatra Salazar & Brightdoom Márquez (Eds.)



Boletín del Instituto Oceanográfico de Venezuela
Vol. 60, N° 1 (2021)

ISSN 0798-0639

BOLETÍN DEL INSTITUTO OCEANOGRÁFICO DE VENEZUELA
UNIVERSIDAD DE ORIENTE
CUMANÁ – VENEZUELA

COMITÉ EDITORIAL

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

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

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

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

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

CARMEN TERESA RODRÍGUEZ
Universidad de Carabobo,
Carabobo, Venezuela.

JULIÁN CASTAÑEDA
Instituto Oceanográfico de Venezuela,
Cumaná, Venezuela.

VICTOR HUGO DELGADO BLAS
Universidad Quintana Roo,
México.

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

EDGAR ZAPATA VÍVENES
Universidad de Oriente,
Cumaná, Venezuela.

MARIO LONDOÑO MESA
Universidad de Antioquia,
Medellín, Colombia.

JOSÉ GREGORIO RODRÍGUEZ
Universidad de Carabobo,
Carabobo, Venezuela.

Indizada en :

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

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

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

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

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

INSTITUTO OCEANOGRÁFICO DE VENEZUELA

MAYRÉ JIMÉNEZ
Directora

IVIS FERMÍN
Jefe Departamento de Oceanografía

NIEVES AGUADO
Jefe Departamento de Biología Pesquera

JORGE BARRIOS
Jefe Departamento de Biología Marina

IVIS FERMÍN
Coordinador Postgrado en Ciencias Marinas

BRIGHTDOOM MÁRQUEZ
Editor Jefe

NIRCHIO, M., GÓMEZ J.A. & SALAZAR S.
Editores Asociados

EDYMER PARRA
Asistente Técnico

E-mail: jeiovudo@gmail.com
<http://www.ojs.udo.edu.ve/index.php/boletiniov>

Como citar este volumen:

Lárez, C., Velásquez, T., Penott, R., Alfonsi, C. & Salazar, S. 2021. Efecto citotóxico y genotóxico de la fracción acuosa de lubricantes usados en motores fuera de borda, en el erizo de mar *Lytechinus variegatus*, en la bahía de Mochima, Venezuela. En: Nircho, M., Gómez, J. A., Márquez-Rojas, B. & Salazar, S. (Eds.). *Julio Pérez Ramírez, In Memoriam. Pub. Esp. Bol. Inst. Oceanogr. Vzla. 60(1): XX pp.*

Responsables de la dirección, coordinación y edición de este volumen:

Brightdoom Márquez-Rojas

Oscar Díaz-Díaz

Agradecimiento especial a estos colaboradores que permitieron que este volumen se realizara:

Acero, Arturo (Cecimar, Universidad Nacional de Colombia)

Alfonsi, Carmen (Instituto Oceanográfico de Venezuela)

Barrios, Jorge (Instituto Oceanográfico de Venezuela)

Díaz-Díaz, Oscar (FAUNAMAR LTDA., Chile)

Gómez, Alfredo (Universidad de Oriente, Nueva Esparta & Museo Marino de Margarita, Venezuela)

Gómez, Bladimir (Instituto Superior de Formación Docente Salome Ureña. Recinto Juan Vicente Moscoso, República Dominicana)

Gómez, Juan Antonio (Universidad de Panamá)

Gómez, Santiago (Universidad Central de Venezuela)

Herrera, Ana Teresa (Universidad Central de Venezuela)

Larez, Carol (Estación de Investigaciones Marina Mochima, Fundación IDEA)

López, Adriana (Universidad Simón Bolívar, Venezuela)

Machado Allison, José (Universidad Central de Venezuela)

Marín, Gedio (Universidad de Oriente, Sucre)

Navarro, Rosauro (Grupo de Investigaciones Ornitológicas – GIO)

Nirchio, Mauro (Universidad Técnica de Machala, Ecuador)

Rodríguez-Quintal, José Gregorio (Universidad de Carabobo)

Quintero, Enrique (Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas, Venezuela)

Sainz, Cristina (Universidad Simón Bolívar, Venezuela)

Salazar, Sinatra (Instituto Oceanográfico de Venezuela)

Rodríguez, Bladimir (Fund. Museo Marino de Margarita, Nva. Esparta, Venezuela)

Ron, Ernesto (Investigador Independiente, Ecuador)

Torres-Rodríguez, Javier (Cecimar, Universidad Nacional de Colombia)

Vera, Jonathan (Universidad Central de Venezuela)

Diseño y diagramación

Oscar Díaz-Díaz, Brightdoom Márquez-Rojas & Edymir Parra



Mauro Nirchio Tursellino. Licenciado en Biología, Mención Biología Marina (Universidad de Oriente - 1983), Magister Scientiarum en Ciencias Marinas, Mención Biología Marina (Instituto Oceanográfico de Venezuela - 1989), Doctor en Ciencias Biológicas, Mención Zoología (Universidade Estadual Paulista “Julio de Mesquita Filho” - 2010). Ingresó a la Universidad de Oriente como profesor en 1983, obtuvo el Escalafón de Profesor Titular en 2001. Profesor de las asignaturas Genética General, Evolución Orgánica. Asesor de Trabajos de Grado de Licenciatura, Maestría y Doctorado y de Trabajos de Ascenso. Director del Instituto de Investigaciones Científicas de Nueva Esparta, Coordinador Científico de la Universidad de Oriente, Representante Profesoral ante el Consejo de la Escuela de Ciencias Aplicadas del Mar, del Consejo del Núcleo Nueva Esparta y del Consejo Universitario de la Universidad de Oriente. Más de 77 ponencias en Congresos Científicos Nacionales e Internacionales. Más de 100 artículos científicos en Revistas Científicas de circulación Nacional e Internacional, 3 libros. Acreedor del Premio de Estímulo al Investigador de la Universidad de Oriente en todas sus ediciones desde 1997. Desde 1998 se encuentra acreditado como Investigador por la Fundación Venezolana de Promoción del Investigador y es reconocido como Profesor Meritorio Nivel II por parte de la Comisión Nacional del Sistema para el Reconocimientos de Méritos a los Profesores de las Universidades Nacionales. Actualmente se desempeña como Profesor-Investigador Principal Nivel II-Grado 7 en la Universidad Técnica de Machala, Ecuador.



Brightdoom Márquez Rojas. Biólogo con postgrado en Ciencias Marinas, mención Biología Marina (Instituto Oceanográfico de Venezuela) y Doctorado en Ciencias, mención Ecología (Universidad Central de Venezuela). Profesor Titular de la Universidad de Oriente desde el 2000. Línea de investigación Ecología del zooplancton marino y estuarino, con énfasis en taxonomía de copépodos y cladóceros. Asesora de 15 tesis de pregrado y cuatro de postgrado. Ganadora de dos becas nacionales (CONICIT). Coordinadora del grupo de Plancton de la Universidad de Oriente. Editora en jefe del Boletín del Instituto Oceanográfico de Venezuela y miembro del comité editorial externo de la Revista Bases de la Ciencia de Ecuador. Publicación de un capítulo en un libro y 45 publicaciones en revistas indexadas. Responsable o colaboradora en proyectos de investigación, especialmente sobre biodiversidad y estudios de línea base.



Juan Antonio Gómez Herrera. Licenciado en Biología con Especialización en Zoología, Licenciado en Biología con Especialización en Botánica, Profesor de Segunda Enseñanza, Postgrado en Docencia Superior, Maestría en Docencia e Investigación, Master Sc. en Ciencias Marinas con Especialización en Biología Marina, Doctor en Ciencias Marinas. Especialización en Metales Pesados. Profesor Titular: Cátedra de Biología Marina y Contaminación Marina de la Universidad de Panamá con 40 años de servicio en cursos de Licenciatura, Maestría y Doctorado. Cursos de mejoramiento (35), Congresos Nacionales (22), Congresos Internacionales (19), Conferencias (110), Publicaciones Científicas (76), Libros (2) Investigaciones Registradas (36). Tesis dirigidas (27). Director del Centro de Ciencias del Centro del Mar y Limnología, Facultad de Ciencias Naturales Exactas y Tecnología. Director de Investigación y Postgrado de la Facultad de Ciencias Naturales Exactas y Tecnología. Director de Investigación y Postgrado de la Vicerrectoría de Investigación y Postgrado, Universidad de Panamá. Vicerrector de Investigación y Postgrado de la Universidad de Panamá (octubre 2012 – 2016). Miembro del Comité Editorial de Revistas de Investigación. Rector de la Universidad de Panamá en dos ocasiones, en reemplazo del Rector de turno Dr. Gustavo García de Paredes.



Sinatra Katerine Salazar. Investigador-Docente activo. Asociado. Dedicación exclusiva. Licenciado en Biología egresado de la Universidad de Oriente. MSc en ciencias Marinas egresado del Post Grado en ciencias Marinas del Instituto Oceanográfico de Venezuela -Universidad de Oriente (IOV-UDO). Doctor en Ciencias Marinas egresado del Programa de Doctorado del Instituto Oceanográfico de Venezuela (IOV-UDO). Docente Investigador del departamento de Biología de la Universidad de Oriente. Núcleo Sucre en el área de Evolución Orgánica, Genética, Biología Molecular y Limnología. Investigador del Instituto Oceanográfico de Venezuela en las áreas de Evolución, genética de poblaciones, morfometría evolutiva y diversidad de organismos acuáticos (peces y moluscos). Docente adscrito al Post Grado en Ciencias Marinas del Instituto Oceanográfico de Venezuela en la asignatura Genética de Organismos Marinos. Docente colaborador con el Post Grado de Biología Aplicada del IBCA-UDO en la asignatura Bioquímica Avanzada. Investigador responsable, coordinador y colaborador en diversos proyectos de investigación. Autor de libros, capítulos de libros y numerosas publicaciones científicas en el área de especialización.



CONTENIDO

	Página
GÓMEZ, J.A., G. OJEDA, O. NUSETTI, P.A PLAZA & A. GÓMEZ. Homenaje y reconocimiento en memoria del profesor Julio Pérez Ramírez.	i
DÍAZ-DÍAZ, O., J. PÉREZ [†] , C. TERESA-RODRÍGUEZ & D. BONE. Estado actual del conocimiento de los Anélidos marinos en Venezuela.	1
BARRIOS-MONTILLA, J.E., J.P. RUIZ-ALLAIS & M.E. AMARO. Interacciones alga-coral en arrecifes coralinos invadidos por <i>Kappaphycus alvarezii</i> (Rhodophyta) en isla cubagua, estado Nueva Esparta, Venezuela.	17
GÓMEZ-GASPAR, A. & J.E. PÉREZ [†] . La sardina <i>Sardinella aurita</i> VALENCIENNES, 1847. Ciclo de vida en Venezuela.	32
NIRCHIO T., M., & I.A. VEGAS. Insights into the response of <i>Crassostrea rhizophorae</i> to salinity stress: enzymatic activity and allelic frequencies for leucine aminopeptidase.	57
GÓMEZ, B., C. ALFONSI, L. ROMERO & J.E. PÉREZ. Contribución al conocimiento del crecimiento y supervivencia del caballito de mar <i>Hippocampus reidi</i> (Syngnathiformes, Syngnathiformes) del golfo de Cariaco, estado Sucre, Venezuela en condiciones de laboratorio.	69
LÁREZ, C., T. VELÁSQUEZ, R. PENOTT, C. ALFONSI & S. SALAZAR. Efecto citotóxico y genotóxico de la fracción acuosa de lubricantes usados en motores fuera de borda, en el erizo de mar <i>Lytechinus variegatus</i> , en la bahía de Mochima, Venezuela.	77
RODRÍGUEZ-QUINTAL, B., Presencia del camarón tigre <i>Penaeus monodon</i> (FABRICIUS, 1798) en Río Seco, estado Falcón, Venezuela. Revisión de su introducción en el atlántico occidental y de la introducción de camarones Peneidos en Venezuela.	87
RON, E., & M. NIRCHIO. Morfometría multivariada de cuatro especies de la familia Mugilidae de la isla de Margarita, Venezuela, diferenciadas con base en sus características citogenéticas y morfológicas.	105
TORRES-RODRÍGUEZ, J., L.H. GUADRÓN, E.J. MÁRQUEZ & A. ACERO P. Invasión del atlántico occidental por el pez león (<i>Pterois volitans</i> y <i>P. miles</i>): Aporte del adn mitocondrial	116
MARCANO, A., G. FIGUEROA, Z. MARTÍNEZ & R. NAVARRO. Primer registro del cuclillo de manglar (<i>Coccyzus minor</i>) en la isla de margarita, estado Nueva Esparta, Venezuela.	128

HOMENAJE Y RECONOCIMIENTO EN MEMORIA DEL PROFESOR JULIO PÉREZ RAMÍREZ

JUAN ANTONIO GÓMEZ¹, GERÓNIMO OJEDA², OSMAR NUSETTI², PEDRO ARIEL PLAZA³ & ALFREDO GÓMEZ⁴

¹ *Universidad de Panamá. juanay05@hotmail.com*

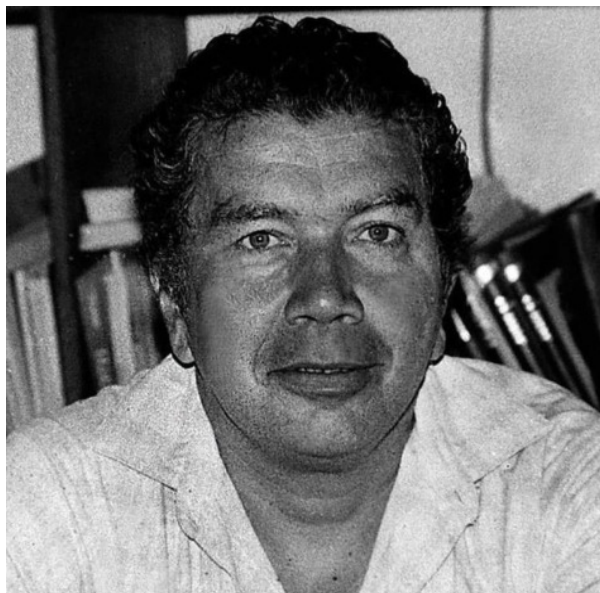
² *Departamento de Biología, Universidad de Oriente, Venezuela*

³ *Departamento de Filosofía y Letras, Universidad de Oriente, Venezuela*

⁴ *Universidad de Oriente (Nueva Esparta) & Museo Marino de Margarita, Venezuela
agomezgaspar@yahoo.com.*

El profesor Julio Eduardo Pérez, quien con su vocación pedagógica y mística de trabajo contribuyó a enaltecer la excelencia académica de la Universidad de Oriente (UDO) y de nuestro Instituto Oceanográfico de Venezuela tanto a nivel nacional como internacional.

Julio Eduardo Pérez Ramírez, nació el 13 de febrero de 1939, en Iquique, Chile, sus padres fueron Isabel Ramírez Ardiles y Julio Félix Pérez Alcorce. Con apenas un año se trasladó con su madre al pueblo salitrero María Elena a unos 300 kilómetros de su ciudad natal, allí transcurrió su niñez y parte de su adolescencia.



En el año 1954 Julio Pérez ingresó al internado del Liceo de Hombres de Antofagasta, capital de la provincia en el norte de Chile, cuyo nombre verdadero era Facultad de Ciencias y Humanidades. Su espíritu extrovertido, aventurero, alegre y hasta burlón le confirió gran popularidad durante su época de interno, aunque también lo involucró en numerosas chanzas que luego fueron anecdóticas. Desde entonces, ya demostraba gran excelencia académica que lo hacía digno de admiración y lo convertía en un gran compañero de estudio y amigo; era genial. Cuando él ingresaba al salón de clases dejaba en la puerta la imprevisibilidad de su actuar, las bromas inesperadas, y entraba en una especie de atmósfera de concentración. Para algunos, Julio fue siempre un teorema no resuelto. Julio ingresaría en 1957 a la Universidad de Chile y también quedó aceptado en el Pensionado del Instituto Pedagógico, en el que estuvo poco tiempo, al año siguiente su madre instaló residencia en Santiago y él se retiró. En el año 1963 egresó de dicha universidad con el título de Profesor de Biología y Química. Ese mismo año se traslada a Parral, ciudad ubicada en la Región del Maule, Chile. Éste sería su estreno como docente de Biología y Química en el Liceo Federico Heise; su labor docente en Chile sólo duraría un año escolar.

A principios del año 1964, Julio llegaría a Cumaná y fue contratado e incorporado a la entonces Escuela de Cursos Básicos, y por un tiempo formó parte del personal docente del Departamento de Biología; cuyo jefe para

el momento era el Profesor Sergio Tovar, educador de experiencia procedente del Instituto Pedagógico de Caracas, a quien Julio siempre le estuvo agradecido, no sólo por las orientaciones que le ofreció, para el ejercicio apropiado de la docencia, sino por la amistad desinteresada que le brindó en todo momento; gesto que nos habla de la nobleza de espíritu de Julio.

Con profesores de otros Departamentos, venezolanos, coterráneos y de otros países, fue nuestro compañero de trabajo y gran amigo, inquilino de una de las viviendas (casitas) de Cerro del Medio; de igual manera, asiduo comensal en la residencia para profesores, administrada por la diligente Doña Juanita de Goldberg.

En la progresiva organización y consolidación de la UDO en el Núcleo de Sucre, el haber trasladado el “Departamento de Computación”, desde Boleíta, estado Miranda, a la Primogénita del Continente, hecho normal para la mayoría, fue de gran trascendencia para la vida y arraigo de Julio entre nosotros. En el grupo de avanzada de ese departamento, estaba la perforista de tarjetas IBM, Solange Bescanza, joven con quien contrajo matrimonio y formó una familia, constituida por tres hijas y seis nietos y una bizneta. Compartió con “Solangilla” como llamaba a su esposa, los buenos y no tan buenos momentos que les presentó la vida durante cincuenta años, la mayor parte de ese tiempo en Cumaná, ciudad que hizo tan suya como el más fervoroso de sus hijos.

Dentro del Departamento de Biología, al igual que otros jóvenes profesores, Julio se esforzó por dar lo mejor de sí, cumplir a cabalidad las responsabilidades que le fueron asignadas tanto en las clases teóricas como en las actividades de laboratorio, proceder que fue tomado en consideración para mantener y renovar su contrato, ganar la condición de Profesor Ordinario y más tarde, se hace merecedor de una beca, a través del Plan KUDO respaldado económicamente por la Fundación Ford, que lo llevó a realizar sus estudios de maestría en la Universidad de Kansas, en el campus en Lawrence (Kansas City), ciudad a la que se dirigió en compañía de su inseparable amigo y también becario del Departamento de Biología, Pablo González Brito. Para entonces, el apreciado colega manifestó su preferencia hacia el área de la Genética, en tal sentido se empeñó en realizar preparaciones para observar los cromosomas

de las flores de Clavo de Pozo, *Ludwigia peruviana* (L), planta ornamental que hubo en espacios del Instituto Oceanográfico de Venezuela.

Consciente de que no había lugar para el fracaso, Julio se esforzó para superar en primer término las barreras naturales impuestas por el inglés, idioma que no era el suyo, y luego, las dificultades y exigencias de las asignaturas a cursar en cada lapso académico que obligatoriamente debió cumplir para así obtener el título de Magíster Scientiarum.

Alcanzada la meta propuesta, regresa, se reincorpora al Departamento de Biología para desempeñar con mayor experiencia y conocimientos, las labores como docente e investigador en las asignaturas Biología General, Genética y Evolución. No siendo indiferente a la situación que vivía la UDO, a raíz de la “Toma”, se hace miembro del naciente Movimiento Institucional UDO 70, organización en la que militó con honestidad a toda prueba para lograr en lo posible una mejor universidad desde el punto de vista académico.

En 1972 inicia sus estudios doctorales en la Universidad de Southampton, Inglaterra, gracias a una combinación de su año sabático y una beca. En 1975 obtuvo el título de Ph.D. (Biología).

En las actividades de investigación formó Julio, con el profesor Juan Ramón León Ochoa y quien esto escribe, Gerónimo Ojeda, un equipo para realizar estudios electroforéticos de esterases y proteínas no enzimáticas en algunas especies de la Familia Hylidae, del estado Sucre, Trinidad y muestras traídas del estado Zulia. En adición, le dedicó tiempo al estudio de parámetros sanguíneos en peces marinos y dulceacuícolas del este de Venezuela, con la activa colaboración de otros colegas, entre otros: Hernán Cequea, Domingo González, Luis Subero y Ángel Antón (su asistente inseparable).

Comentario aparte merecen las salidas nocturnas de campo, para la consecución de los ejemplares de ranas y la posterior realización de los estudios antes referidos, ello llevó implícitos recorridos de corta distancia alrededor de la universidad y en el cercano caserío El Tacal, lo que permitía un rápido y temprano regreso al laboratorio. Mientras las “campañas” de mayor alcance fueron recorridos superiores a los cien

kilómetros para visitar las localidades de: Guaraúnos, Bosque de Sabacual (hoy balneario), caño Ajíes, Tunapuicito y Tunapuy, lo que obligaba a pernoctar en El Pilar, Carúpano o regresar a Cumaná, llegando a ésta entre las tres y cuatro de la madrugada.

En cuanto a la colecta de peces dulceacuícolas, su búsqueda, además de comprender localidades vecinas al río Manzanares, lo llevó al estado Monagas a los siguientes lugares: El Blanquero, Manresa y el puente de Jusepín.

Al asistir en los años 70, a la Convención Anual de la ASOVAC, realizada en Maracaibo, su inquietante carácter de investigador no dejaba de aprovecharlo y no perdió la oportunidad de coleccionar muestras de peces durante el día, en localidades de la península de La Guajira, de anfibios en horas crepusculares y nocturnas, en localidades al sur del lago y en la costa oriental hasta la represa de Burro Negro.

Demás está decir que, al evocar estas actividades, surgen anécdotas de variados contextos y “colores”, entre ellas hay dos ocurridas en Carúpano, relacionadas con el “trajinar de ranas y culebras”. Estando de visita en la casa de un amigo, vecino de Jesús Salazar, estudiante del Departamento de Biología, se escapó del saco, donde se cargaba, una boa; a pesar del susto y la intensa búsqueda por los alrededores, fue imposible recuperarla y hasta el día de hoy se ignora

su paradero. Una constante preocupación de todos fue el tener que pernoctar en el viejo Hotel Victoria, frente a la playa, puesto que ello implicaba llevar a las habitaciones, las cavas contentivas de ranas, su croar podía perturbar el sueño de otros huéspedes y crearnos problemas de otra índole.

En su afán de dedicarle más tiempo a la investigación, Julio solicita y logra, no sin antes superar ciertas dificultades, su cambio al Departamento de Biología Marina del Instituto Oceanográfico de Venezuela (IOV), como profesor de Genética de Organismos Marinos, desde allí, con la participación y cooperación directa de Domingo González, Ángel Antón y los estudiantes de pre y postgrado que a bien tuvo asesorar en sus trabajos de grado, aumenta su producción y publicaciones científicas, siendo una de sus preocupaciones, asociar los proyectos de investigación a los estudios de postgrados que se ofrecieran.

En su rol de asesor de tesis de grado y guía de trabajos de ascenso y publicaciones de sus colegas se recuerda entre otros los nombres de: Victoria Valle, Hernán Cequea, Ismailia Gomes, Mauro Nirchio, Gerardo Montero, Carmen Alfonsi, Sinatra Salazar, Juan Antonio Gómez (primer doctorado de la UDO) y León González Dona, con este último, Julio, cual paciente Job, demostró su disposición para ayudar a quien fuera su discípulo por muchos años.



Figura: A) Fachada del Museo del Mar de Cumaná, inaugurado el 12 de octubre de 1984.
B) Profesores Olinda Falcón, Julio Pérez y José Luis Naveira.

Como director del IOV, demostró su buen tino en la conducción de éste, no sólo por sus relaciones internacionales y con el personal de los diferentes departamentos y niveles, sino por su capacidad para aceptar las orientaciones que aportaron en su momento colegas y empleados administrativos; en tal sentido le correspondió, como responsable, el registro naval con bandera venezolana (abanderamiento), ante las autoridades respectivas del buque oceanográfico.

Es indudable que la huella indeleble por la que se recuerda a Julio como director del Instituto Oceanográfico, es por haber hecho realidad el sueño y empresa heredados del joven Profesor Rafael Antonio Curra, quien, como director del Instituto, aspiraba crear un museo de y para la institución. Empresa que alcanzó felizmente su primera etapa, el 12 de octubre de 1984, ya no como una dependencia del Núcleo de Sucre, sino como el Museo del Mar de la ciudad, a través de FUNDAOCEANO, la colaboración de colegas, empleados, obreros, la participación de representantes de la sociedad cumanesa, de la Armada y ciudadanos del estado Nueva Esparta. Es de hacer notar que el museo forma parte de lo que en principio fue el ambicioso proyecto de Ciudad Marina y luego, Museo y Acuario Marino de Cumaná.

Durante la gestión de los profesores Clemente Vallenilla y José Martínez, Rector y Vicerrector Académico, respectivamente; Julio es designado Coordinador Científico y por ende Secretario del Consejo de Investigación de la Universidad. Frente a estas nuevas responsabilidades, con la cooperación y buena disposición de los coordinadores de las Comisiones de Investigación de los cinco núcleos, se preocupó en atender las solicitudes de los profesores “activos” como noveles, en relación a la asistencia a congresos nacionales e internacionales, financiamiento de traducciones, pago de la cuota correspondiente a la publicación de artículos en revistas que así lo requieren, aprobación de nuevos proyectos de investigación, todo ello, siempre y cuando los solicitantes cumplieren con los requisitos exigidos en las normas establecidas.

Se ha de destacar, que durante la permanencia del profesor Pérez, frente al Consejo de Investigación, se adelantaron las gestiones para instituir el Programa

Estímulo al Investigador (PEI) y Premio al Mejor Trabajo, fortalecimiento de los centros e institutos de investigación, realización del III Congreso Científico, así como también desarrollar una “política editorial” de publicaciones periódicas de carácter científico, en particular, el mantenimiento de la periodicidad de “SABER”, la revista científica multi disciplinaria del Consejo. También desempeñó numerosos cargos administrativos en la Universidad de Oriente como Coordinador General de Estudios de Postgrado, Director del Instituto Oceanográfico de Venezuela, Presidente de la Comisión Nacional de Oceanología de Venezuela, miembro en diferentes periodos de las Comisiones de Postgrado, Biología, y de Centros del CONICIT, Coordinador de los Estudios de Postgrado en Ciencias Marinas, Presidente de la Fundación para el Desarrollo de las Ciencias Oceanográficas (FUNDAOCEANO) y Coordinador Científico de la Universidad de Oriente.

Ocupó cargos importantes a nivel de la región Latinoamericana como Presidente de la Asociación Latinoamericana de Investigadores en Ciencias del Mar. (ALICMAR) y presidente de la Comisión Organizadora del Tercer Congreso Latinoamericano sobre Ciencias del Mar. Su trayectoria le permitió ser miembro de prestigiosas sociedades científicas como The Society for the Study of Evolution, Asociación Venezolana de Acuicultura, Asociación Latinoamericana de Acuicultura, Asociación Venezolana para el Avance de la Ciencia (ASOVAC.)

Como científico investigador participó en numerosos congresos científicos y foros nacionales e internacionales con más de setenta y siete conferencias. Sus publicaciones científicas en revista indexadas alcanzaron más de 157, sin contar los libros publicados y sus coloquios que dictabas en los países por donde pasó. Podemos afirmar que, en más de cincuenta años de producción científica, el Doctor Julio Pérez alcanzó un currículum envidiable, me atrevo a decir que con un número de páginas que pude llegar a tener casi las que tiene el Boletín del Instituto Oceanográfico de Venezuela.

El Dr. Julio Pérez regresa a su Chile natal en mayo de 2016, aunque aquejado por Mal de Parkinson ya avanzado no desmayó y siguió trabajando hasta que sus facultades físicas y mentales lo permitieron. Julio partió

la noche del 17 de enero de 2021, dejando un legado invaluable e inolvidable.

Desde el lugar donde te encuentres, estas palabras de tus mejores amigos te recuerdan, Peyuco, Gerónimo, Osmar, Alfredo y Juanay.

No hay duda de que el Dr. Julio Pérez fue un tremendo e incansable maestro. Todo el tiempo transmitió a quienes fuimos sus estudiantes, toda su sapiencia. Fui su primer estudiante de doctorado, y siempre digo que nos moldeó a su "imagen y semejanza", quería que nos comprometiéramos con nuestra formación, tal como él lo hizo, tenía el don para eso. Durante los cuatro años que fue mi Tutor en el doctorado, no hubo un día de la semana, incluyendo los sábados, que no nos encontráramos en su laboratorio para dedicarme unas horas de trabajo relacionado con la Tesis, salvo los domingos y días de semana que se ausentaba por compromisos de carácter administrativo o cuando asistía algún evento científico. Aprendí de él, a tener un patrón de trabajo permanente, que iniciaba a las 6:30 am con el cafecito correspondiente seguido por análisis y discusión de artículos científicos, así como discusión redacción y corrección de artículos surgidos de los resultados de nuestra investigación asociados a la tesis. Así pase mis cuatro largos años del doctorado con esa rutina diaria que nunca dejó de fallar.

Recuerdo siempre sus palabras: "Cuando formamos un Doctor es para puedan resolver problemas, no para crear problemas", debe tener algunas características que son imprescindibles, ver las cosas con visión holística, ser un buen docente e investigador que genere conocimiento, sea conciliador, motivador, ver lo que se avecina más adelante, tomar buenas decisiones y ser un buen "político", no de partidos, para tratar las cosas.

Aprendí muchas cosas del Doctor Julio y me siento orgulloso, pude escribir con él y otros colegas estudiantes suyos, diez publicaciones, entre ellas un libro sobre "La biodiversidad de los exóticos acuáticos" y el artículo mejor escrito "**Aquaculture: part of the problem, not a solution. Perez, J.E., Nirchio, M & Gómez, J.A. 2000.**, publicado en *Nature*, una de las revista de gran prestigio científico, hoy todavía se sigue recibiendo información de que el artículo sigue citándose.

No quiero terminar sin antes decir lo orgulloso que me siento haber sido estudiante doctoral del Dr. Julio Pérez, por todas sus enseñanzas, por haberme formado con sus principios académicos, con esa paciencia afable de comunicarse y decirnos las cosas y de creer en sus estudiantes. Nunca mostró mezquindad de sus conocimientos, por el contrario, todo lo que sabía nos lo enseñó de forma desprendida. Gracias a ello, he seguido sus pasos y he puesto esos conocimientos al servicio de la academia y la investigación en mi universidad, lo que me ha permitido ocupar grandes cargos en la misma. Igual doy gracias a todos los que fueron mis profesores, a los que les sigo teniendo mucho aprecio y recuerdo siempre, por todas sus enseñanzas.

Juan Antonio Gómez H

Panamá, 2021.

Con estas líneas me despido de mi gran amigo, doy rienda suelta a la emoción y no procuro evitarlo. Me vienen a la mente, por extraña asociación, versos del poeta chileno Nicanor Parra:

A recorrer me dediqué esta tarde
las solitarias calles de mi aldea,
acompañado por el buen crepúsculo
que es el único amigo que me queda.
Buena cosa, Dios mío; nunca sabe
uno apreciar la dicha verdadera,
cuando la imaginamos más lejana
es justamente cuando está más cerca....

(Hay un día feliz)

Julio, mi hermano menor, como siempre te consideré, te deseo lo mejor, y si en esta vida fuimos buenos amigos, en la próxima seremos mejores.

Pedro Ariel Plaza Ramírez

Taltal, 2021.

Desde el momento en que se produjo el inevitable hasta luego del colega y eterno amigo Julio Pérez, han aflorado a mi mente una montaña de recuerdos que me permiten afirmar a la vez con humildad y orgullo que más que amistad entre nosotros se creó una hermandad

que permitió amalgamar a nuestras familias en un grupo tan fuertemente unido. En familia, el amigo chileno, más cumanés que muchos nativos, se destacó por su proverbial manera de llevar las relaciones, con sus tres hijas, nietos, yernos, sobrinos y cuñados, sin dejar de atender sus obligaciones como padre y poner cara seria cuando la circunstancia lo requería.

Si bien nuestra amistad se forjó teniendo como complemento entre otros, el nexo que establecimos con el Profesor Tovar (Jefe del Departamento) y su esposa, me sería imperdonable olvidar nuestra franca camaradería, compartida sin mezquindad, con compañeros y sus familias de los Departamentos de la Escuela de Ciencias y el Instituto Oceanográfico de Venezuela; el intentar nombrarlos a todos me llevaría a cometer errores involuntarios por omisión.

En el plano de fraterna amistad, tanto a nivel laboral como familiar, celebramos en la familia, y con compañeros y amigos los triunfos y logros personales, así como también enfrentamos nuestras propias desdichas y la de los amigos con solidaridad. Julio siempre estuvo presto a apoyar oportunamente a colegas, amigos e instituciones, a él no le frenó el “tocar” la puerta que fuera necesaria, la importante para nosotros fue siempre lograr el objetivo lo antes posible.

Por razones de salud regresa a su Chile nativa, dejando gran parte de sus sentimientos en Cumaná, la que fue su querencia principal hasta su reciente partida.

Hoy el recuerdo ameno de los tres, hace entre nuestras familias y amigos menos pesados su ausencia; para ellos que brille la luz eterna.

Gerónimo Ojeda

Cumaná, 2021

En el ocaso de mi vida he decidido plasmar en pocas palabras, pero sentidas, mi agradecimiento a mi estimado colega y amigo profesor Julio E. Pérez.

El profesor Julio no solamente fue un colega; sino que también fue un amigo y maestro que influyó significativamente en el desarrollo y logros de mi profesión de biólogo. Le agradezco de corazón por todo el apoyo que me brindó a lo largo de los años, por los consejos que me dio, por tomarse tiempo y espacio para

enseñarme nuevas cosas de su trabajo de investigación en genética de organismos acuáticos, adecuados para el propósito de mis estudios en toxicología ambiental. En una oportunidad mientras conversaba con el profesor Julio E. Pérez, me di cuenta que estaba al frente de una persona que me ilustraba con el sentido del **DEBER SER de un pedagogo: SI RECIBES BUENOS TALENTOS QUE SON IMPORTANTES EN TU VIDA, COMPÁRTELOS HUMILDEMENTE A OTROS; SEGURO SERAN LUCES A SEGUIR EN LA BÚSQUEDA DE HUELLAS QUE ORIENTAN HACIA LOS SANOS PROPÓSITOS DE LA VIDA.**

Finalmente, mi honorable amigo representa un ícono del alto nivel académico deseado en las verdaderas instituciones universitarias venezolanas.

Osmar Nusetti

Cumaná, 2021

Mis recuerdos sobre mi gran amigo, se dividen en los académicos y los personales. Julio Pérez no sólo fue un gran investigador y docente, fue un personaje que inspiraba a muchos a trabajar con ahínco y con ética, las jornadas iniciaban con un café y una reunión de equipo para ver los avances y enfrentar los retos. En estas reuniones siempre se colaban personas ajenas al grupo de trabajo pero que igual eran bienvenidos a compartir. Fuera de las paredes del IOV, las reuniones informales donde asistíamos personas vinculadas o no a la Universidad, siempre se discutían las acciones que permitieran arreglar o desarreglar lo ya existente en nuestra Casa Más Alta, la ciudad y hasta el país. En otras ocasiones se compartían agradables tertulias cargadas de las historias más increíbles y fantásticas, locales y de otros países. Como anécdota final, en una ocasión nuestro recordado amigo dijo fuerte, refiriéndose a un caballero, moreno, alto y fuerte que sonreía ampliamente y le saludaba a la entrada del IOV -*Está llegando el empleado más cumplido y eficiente de la UDO*, el referido personaje, que era más conocido por el mote “Willie Mays” que por su verdadero nombre (Félix Ricardi), respondía -*Saludo amigo Julio* exhibiendo su gran sonrisa.

Alfredo Gómez

Isla de Margarita, 2021



Julio Eduardo Pérez Ramírez
13 de febrero de 1939 – 17 de enero de 2021

Retrato acrílico sobre lienzo
O. Díaz-Díaz, 2020

ESTADO ACTUAL DEL CONOCIMIENTO DE LOS ANÉLIDOS MARINOS EN VENEZUELA

OSCAR DÍAZ-DÍAZ¹, JULIO PÉREZ^{2,4}, CARMEN TERESA RODRÍGUEZ³ & DAVID BONE⁴

¹*FAUNAMAR Ltda. Consultoría Medio Ambientales y Estudios Marinos, Santiago, Chile
orcid.org/0000-0001-6385-1599. e-mail: ofdiazd@gmail.com*

²*Lab. Genética, Instituto Oceanográfico de Venezuela, Universidad de Oriente, Venezuela*

³*BIOMAC, Universidad de Carabobo, Venezuela.
rcarmenteresa@hotmail.com. orcid.org/0000-0003-3834-5752*

⁴*INTECMAR, Universidad Simón Bolívar. dbone@usb.ve. orcid.org/0000-0003-3030-0832*

RESUMEN: La introducción de especies exóticas constituye una de las más serias amenazas a la biodiversidad marina; por otro lado, el impedimento taxonómico para los anélidos en Venezuela ha permitido el registro de especies cuya presencia en el país es cuestionable por lo que en algunos casos, el número de especies exóticas estaría sobrevalorada. El presente trabajo proporciona una aproximación al estado de conocimiento de las especies de anélidos registradas en las costas venezolanas, incluidas aquellas consideradas exóticas ya sea por introducción antrópica o por expansiones de ámbito por causas naturales; así como también aquellas especies cuyas localidades tipos, al ser tan distantes de nuestras costas, sugieren que podrían ser exóticas, pero que en esta revisión son catalogadas como cuestionables. Por lo que se sugiere su revisión taxonómica que permitiría clarificar la existencia real de especies exóticas, o si por el contrario son especies nuevas. Los resultados indican que el 68,72% de las especies registradas corresponden a especies propias de la Región del Gran Caribe, incluida Venezuela, el 27,7% corresponde a especies cuestionables, el 3,33% a endémicas y el 0,26% a especies exóticas.

Palabras clave: Poliquetos, especies crípticas, especies exóticas, especies cosmopolita, biodiversidad.

ABSTRACT: The introduction of exotic species constitutes one of the most serious threats to marine biodiversity; on the other hand, the taxonomic impediment has allowed the registration of species whose presence in Venezuela is questionable, so that in some cases, at least in annelids, the number of exotic species would be overvalued. The present work provides an approximation to the state of knowledge of the species of annelids registered in the Venezuelan coasts, including those considered exotic either by anthropic introduction or by expansions of scope (due to natural causes; as well as those species whose localities, at the being so distant from our coasts, suggesting that they could be exotic but in this review they are classified as questionable and the taxonomic revision of such species is suggested, which would allow to clarify the real existence of exotic species or if, on the contrary, they are new species. The results indicate that 68.72% of the registered species correspond to species typical of the Greater Caribbean Region, including Venezuela, 27.7% correspond to questionable species, 3.33% to endemic ones and 0.26% exotic species.

Keywords: Polychaeta, cryptic species, exotics species, cosmopolitan species, biodiversity.

INTRODUCCIÓN

Venezuela se encuentra entre los primeros diez países con mayor diversidad biológica del mundo (CONDE & CARMONA-SUAREZ 2003, MILOSLAVICH *et al.* 2003, LIÑERO-ARANA 2000, LIÑERO-ARANA & DÍAZ-DÍAZ 2011). Sin embargo, el conocimiento sobre la biodiversidad marina, especialmente de invertebrados, es limitado, la razón de ello obedece a la escasez de taxónomos y en consecuencia se han producido trabajos

sobre algunos grupos taxonómicos con identificaciones erróneas, que finalmente se traducen en listados de especies poco confiables o de morfo-especies que no aportan información veraz. En este sentido, la falta de adiestramiento impide análisis confiables sobre biodiversidad (impedimento taxonómico) que limita la realización de estudios ecológicos de comunidades y que además hace laborioso el estudio biogeográfico. Algunos autores señalan que, en el país, para poder coadyuvar la

ampliación del conocimiento actual de la biodiversidad marina es necesario desarrollar un conjunto de acciones que van desde una mayor inversión en investigación e infraestructura, hasta la formación de taxónomos, ecólogos, biólogos moleculares y biosistemáticos (LIÑERO-ARANA 2000, PÉREZ *et al.* 2007, MILOSLAVICH 2003, FIGUEROA-LÓPEZ & BRANTE 2020), y una sinergia conducente a desarrollar una taxonomía integrativa que permitirá el fortalecimiento no solo de las instituciones sino también del conocimiento de nuestro recurso más valioso, la biodiversidad. Los trabajos antes referidos apuntan a la necesidad de proyectos que incrementen los esfuerzos de muestreo, especialmente en aquellas zonas hasta ahora inexploradas; sobre el particular MILOSLAVICH *et al.* (2003) refieren que la región oriental del país, que representa cerca del 30% de la superficie de costa del país, concentra el mayor número de estudios que representan el 56,3% del total de publicaciones científicas en el área marina.

Por otro lado, aunado al poco conocimiento de la biodiversidad marina en Venezuela, se suman varios factores que inciden en la disminución de la biodiversidad, y lamentablemente, en algunos casos a la desaparición de especies que nunca se llegarán a conocer. PASCUAL (1999) reconoció seis grandes mecanismos contra la biodiversidad: el deterioro y fragmentación de los hábitats, la explotación excesiva de las especies, la contaminación de las aguas, suelos y atmósfera, el cambio climático global, la industrialización agrícola y forestal, y la introducción de especies exóticas. Sobre este último elemento PÉREZ *et al.* (1997, 2003a, 2003b, 2004, 2006a, 2006b, 2008, 2010), PÉREZ & RYLANDER (1998), SALAZAR *et al.* (2008), LUZ & PAIVA (2016), RAMUS *et al.* (2017) y ANTON *et al.* (2019) señalan los daños potenciales, tanto ecológicos como económicos, que produce la introducción de especies exóticas sobre la biodiversidad. En 2007, PÉREZ *et al.* publicaron un trabajo con información relevante sobre las especies marinas exóticas y criptogénicas que han llegado a las costas de Venezuela, ya sea por introducción antrópica o por expansiones de ámbito. En el mismo, refieren 22 especies exóticas, 8 de ellas crustáceos los que aportan el mayor número; y 67 especies criptogénicas, siendo en este caso las algas y los moluscos los que aportan el mayor número con 23 y 21 especies, respectivamente. Recientemente, FIGUEROA-LÓPEZ & BRANTE (2020) actualizaron la información y dan cuenta de 94 especies reportadas como exóticas o criptogénicas, de las cuales

solo 11 han sido estudiadas bajo el enfoque de invasiones biológicas, referidas como especies introducidas.

Dentro de la consideración anterior, la introducción de anélidos, particularmente de poliquetos, ya sea a través de transporte pasivo (embarcaciones) o incidental a través de la introducción de otras especies con fines ornamentales o de cultivo está muy poco estudiada en el país. PÉREZ *et al.* (2007) refirieron la presencia de cinco especies criptogénicas de anélidos; sin embargo, algunas consideraciones, a la luz de nuevas especies descritas para la región, sugieren otra realidad. En el presente trabajo se muestra una aproximación al conocimiento de las especies de anélidos marinos registrados en el país incluyendo aquellas consideradas exóticas y criptogénicas, y particularmente sobre especies cuya identificación es cuestionable debido a la amplia distribución geográfica o distancia de la localidad tipo, basado en los trabajos realizados por LEÓN-GONZÁLES *et al.* (2009; 2021), DÍAZ-DÍAZ, *et al.* (2017; 2021).

El filum Annelida está constituido por invertebrados celomados, vermiformes, con simetría bilateral y cuerpo constituido por segmentos, anillos o metámeros, al menos en alguna fase de su desarrollo. Estos organismos poseen además una enorme diversidad de formas y estrategias biológicas junto con una gran cantidad de especies. El grupo estuvo conformado inicialmente por cuatro clases taxonómicas: Archannelida, Polychaeta, Oligochaeta e Hirudinea (HATSCHKE 1893) desde entonces varios cambios importantes se han producido, especialmente en las últimas décadas, que han modificado la conformación de Annelida, gracias a la combinación de la taxonomía clásica, basada en el análisis morfológico, y el uso de marcadores moleculares nucleares y mitocondriales, estudios filogenéticos y de secuenciación genómica que han permitido comprender mejor la evolución del grupo (ROUSSET *et al.* 2007, WEIGERT *et al.* 2014, WEIGERT & BLEIDORN 2016). Hasta finales del siglo pasado seis clases conformaban el grupo (Polychaeta, Clitellata, Echiura, Pogonophora, Myzostomida y Sipunculida). Entre éstas se reconocen a Clitellata y Polychaeta como las clases más importantes del grupo la primera representada por poco más de 3.500 especies, mientras que entre los poliquetos se cuentan cerca de 11.456 especies reconocidas (PAMUNGKAS *et al.* 2019); seguidos por Myzostomida (175 especies), Sipunculida (150) y Pogonophora con poco más 150 especies, que actualmente están incluidos junto a los sabélidos en la familia Siboglinidae en subclase

Sedentaria. Finalmente la clase Echiura con cerca de 150 especies que son reconocidas como una subclase dentro de Polychaeta debido a las relaciones filogenéticas obtenidas de secuenciaciones genómicas (18S, 28S, H3, COI y 16S) que han colocado sistemáticamente a los equiúridos como un grupo hermano de Capitellidae (BLEIDORN *et al.* 2003, WEIGERT *et al.* 2014, GOTO *et al.* 2020). Estos números están cambiando constantemente debido al incremento reciente y sostenido de revisiones, bien sea de familias o de géneros, que ha decantado en sinonimias y descripciones de nuevas especies, aunado al uso de métodos de taxonomía molecular y sinergias con otras disciplinas, que han permitido delimitar las entidades dentro de los complejos de especies (CAPA & HUTCHINGS 2021).

ASPECTOS HISTÓRICOS SOBRE LOS ESTUDIOS DE ANÉLIDOS EN LA REGIÓN DEL GRAN CARIBE Y VENEZUELA

Los estudios sobre anélidos en el continente americano, se iniciaron a finales de los siglos XVIII hasta el inicio del XX, varias expediciones científicas visitaron el continente americano y numerosas muestras biológicas fueron recolectadas y trasladadas a museos europeos y norteamericanos. La visión europeísta de entonces asignó nombres de especies europeas a numerosas especies americanas, con lo que el cosmopolitismo de especies, principalmente, de invertebrados marinos se extendió hasta bien entrada la segunda mitad del siglo XX, y entre este grupo de invertebrados se incluyen a los anélidos. Sin embargo, cabe destacar que algunos científicos, como KINBERG (1865, 1867a, 1867b), SCHMARD (1861), GRUBE (1857a, 1857b; 1858, 1859), BLANCHARD (1849), KEFERSTEIN (1865), BAIRD (1868), EHLERS (1879, 1900), TREADWELL (1921, 1931), AMOR (1965, 1970), HARTMAN-SCHRÖDER (1962a, b, 1965, 1991) y HARTMAN (1944, 1948), entre otros, con una visión un poco más amplia describieron nuevas especies que mantienen hoy su validez y de endemismo. Ello permitió enriquecer el conocimiento de la anelidofauna de varios países, especialmente de los poliquetos de las costas del Atlántico y Pacífico sudamericano. Algo similar ocurriría para la región del Gran Caribe, incluyendo a Venezuela; donde se publicaron muchos trabajos en la segunda mitad y finales del siglo XIX, donde se refieren a varias especies de anélidos como GRUBE (1857a, 1857b; 1858, 1859), MÖRCH (1863), KEFERSTEIN (1865), KINBERG (1865, 1867a, 1867b), BAIRD (1868, 1869), MCINTOSH (1885) y

EHLERS (1879). Hasta el presente, en Venezuela, tan sólo se han hecho revisiones sobre el estado del conocimiento de los poliquetos en Venezuela (DÍAZ-DÍAZ *et al.* 2017) y sobre los sipuncúlidos (DÍAZ-DÍAZ 2011), este último referido a los registrados en el Golfo de Cariaco.

Clase Polychaeta

Dentro del filum, la clase Polychaeta es la que mayores cambios ha sufrido, las propuestas de FAUCHALD (1977), PETTIBONE (1982) y ROUSE & PLEJEL (2001) ya son historia, y en la actualidad se reconocen tres subclases Echiura, Errantia y Sedentaria (STRUCK 2011, STRUCK *et al.* 2011, 2015, WEIGERT & BLEIDORN 2016), que en cierta medida es muy cercana a la propuesta original de AUDOUIN & MILNE-EDWARDS (1832) para el filum, pero que no incluía a los equiúridos. Sin embargo, estos resultados mantienen vigente el debate sobre las clasificaciones filogenéticas de esta clase (McHUGH 2005, ROUSE & PLEJEL 2001).

Haciendo un recorrido histórico sobre el conocimiento de la clase Polychaeta en la región del Gran Caribe, este se inicia durante la segunda mitad del siglo XIX, con los trabajos de GRUBE (1857b), SCHMARD (1861) y EHLERS (1879) que aportaron información importante, especialmente este último quien registró un número importante de especies de poliquetos para el Golfo de México. También es importante señalar que algunos ejemplares recolectados en la región, a mediados de 1800, no fueron publicados sino hasta finales del siglo XX (JONES 1962, HOVE 1970).

En la primera mitad del siglo XX, AUGENER (1906; 1922), TREADWELL (1921, 1931) y especialmente HARTMAN (1944, 1948) realizaron estudios en algunas zonas del Gran Caribe caracterizando la poliquetofauna regional. En la segunda mitad del siglo, aportes valiosos con los trabajos de PERKINS & SAVAGES (1975), PERKINS (1979; 1980; 1984a; 1984b; 1985; 1987), FAUCHALD & REIMER (1975) e IBARZÁBAL (1986a, 1986b, 1988a, 1988b, 1989a, 1989b, 1989c, 1997, 2001, 2004, 2006, 2008) proporcionaron una visión más clara de dicho conocimiento. UEBELACKER & JOHNSON (1984) publicaron una de las obras más importantes para la región: *Taxonomic Guide To The Polychaetes Of The Northern Gulf Of Mexico*; en esta obra se identificaron 593 especies en 288 géneros y 59 familias; para entonces el 41% de esas especies eran consideradas como potenciales nuevas especies. Sin embargo, aun cuando la contribución fue un gran avance para la

región, la ausencia de claves regionales condujo a la identificación errónea de muchas de esas especies, manteniendo en algunos casos un falso cosmopolitismo y en otros inferir la presencia de especies exóticas o introducidas. SALAZAR-VALLEJO (1996), para la región del Gran Caribe, enlistó 1240 especies de poliquetos contenidas en 447 géneros y 69 familias y señaló que faltarían entre 500 y 600 especies por describir. En términos de abundancia o dominancia, BLAKE (1997) señaló que generalmente el 45-50% de las especies en las comunidades bentónicas en las profundidades de la plataforma y laderas son poliquetos y puede comprender hasta el 80% del total de organismos en estas comunidades. Sin embargo, y en concordancia con lo referido por SALAZAR-VALLEJO (1996), COSTELLO *et al.* (2018) señalaron que los anélidos (principalmente poliquetos) constituyen alrededor del 5% de las especies marinas conocidas en el Caribe según los datos del *Census of Marine Life*. Estos autores consideran que la falta de conocimiento de la anélido-fauna de la región se debía al escaso número de taxónomos, a la falta de claves de identificación actualizadas y al escaso esfuerzo de muestreos, señalando inclusive que en Centro-América (costa del Pacífico) y el Gran Caribe éstos carecen de la infraestructura personal e institucional adecuada, y que existen grandes áreas que no han sido exploradas, particularmente en aguas profundas, a lo que se suma la existencia de pocas colecciones de referencia. Es obvio que se esperaría que la fauna de poliquetos del Mar Caribe sea mucho más rica en especies de lo que indica nuestro nivel actual de conocimiento (DEAN 2012), y aunque en los últimos 25 años, el conocimiento del grupo se ha incrementado considerablemente, no se ha alcanzado el número de nuevas especies indicado por SALAZAR-VALLEJO (1996) y DEAN (2012).

En Venezuela, los poliquetos constituyen la clase mejor conocida y representada. DÍAZ-DÍAZ *et al.* (2017) realizaron una revisión sobre el estado del conocimiento de la poliquetofauna basado en la literatura disponible, señalando que éste es exiguo, en comparación con otros países sudamericanos. Para ese entonces referían la presencia de 516 especies de poliquetos, pero alertaban que este número podría variar considerando la dinámica taxonómica del grupo. En ese orden de ideas, la actualización de esa publicación refiere la presencia de 512 especies de poliquetos, incluidos los equiúridos (94,46% y 1,15% respectivamente), seguida por Sipunculida con 18 especies (3,44%) y Clitellata con 6

especies (0,15%). Hasta el presente no se han registrado especies pertenecientes a Myzostomida (Fig. 1).

El conocimiento sobre la fauna de poliquetos de las costas venezolanas, de acuerdo a la literatura comienza, con el registro hecho por MÖRCH (1863), de las especies *Spirobranchus giganteus* (PALLAS, 1766) en el litoral de La Guaira y Puerto Cabello e *Hydroides gairacensis* AUGENER, 1934 en La Guaira, aunque ambos fueron registrados formalmente después de más de 100 años (HOVE, 1970; BASTIDA-ZABALA & HOVE, 2002). Posteriormente, algunos registros dispersos en los trabajos de AUGENER (1922, 1933, 1934) señalan la presencia de *Sabellastarte magnifica* (SHAW, 1800), *Namanereis hummelincki* (AUGENER, 1933), *Hesione picta* MÜLLER en GRUBE, 1858, *Branchiommia nigromaculatum* (BAIRD, 1865) y *B. arenosa* (TREADWELL, 1924); aceptada como *B. conspersum* (EHLERS, 1887). HARTMAN (1944) registra 43 especies para las islas Margarita, Coche y Cubagua, y HOVE (1970) refirió a *Pseudovermilia occidentalis* (MCINTOSH, 1885), colectado en 1954, a 25 millas al norte de la isla de Margarita.

A partir de la segunda mitad del siglo XX, algunos estudios comienzan a ampliar el conocimiento de grupo; RODRÍGUEZ & ESTEVES (1969) caracterizaron la fauna de fondos blandos del Lago de Maracaibo, y registraron nueve especies, la mayoría de ellas no identificadas. El trabajo AMARAL & NONATO (1975), fue considerado el primero sobre taxonomía de poliquetos en Venezuela, y da inicio a los estudios sistemáticos sobre este importante grupo, a éste se sumaron los de CADENA & REYES-VÁSQUEZ (1976), LIÑERO & REYES-VÁSQUEZ

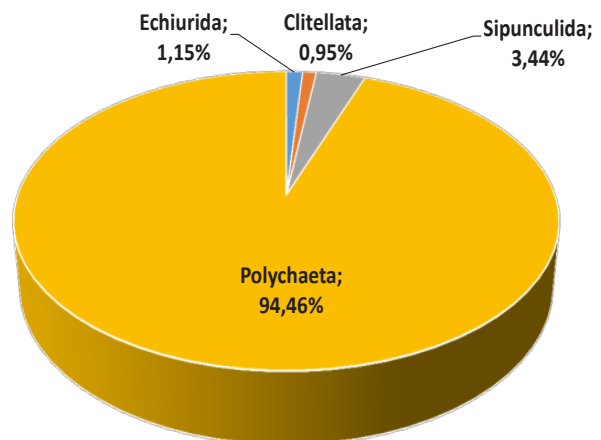


Fig. 1.- Distribución porcentual de las clases de anélidos reconocidos en Venezuela

(1979) y una secuencia de estudios taxonómicos de LIÑERO-ARANA (1983; 1984; 1988; 1990; 1991, 1993, 1994, 1996a; 1996b 1998; 1999), LIÑERO & ANDRADE (1993), ANDRADE & LIÑERO (1995), DÍAZ-DÍAZ & LIÑERO-ARANA (2000, 2003a; 2003b), DÍAZ-DÍAZ *et al.* (2009), LIÑERO-ARANA & DÍAZ-DÍAZ (2006) VANEGAS-ESPINOSA (2008), VANEGAS-ESPINOSA *et al.* (2007), CARDENAS-OLIVA (2010), GÓMEZ & DÍAZ-DÍAZ (2016), GÓMEZ-PAIVA *et al.* (2016), DÍAZ-DÍAZ & RÍOS (2014), RÍOS *et al.* (2014) y DÍAZ-BORDONES & LIÑERO-ARANA (2016). Todos ellos realizados en la región nororiental del país, por lo que la fauna anelidológica de esta costa es la mejor conocida (Fig. 2). Es importante señalar que existen algunos estudios realizados en la región centro-occidental que no fueron considerados en esta revisión porque lamentablemente corresponden a literatura gris (informes técnicos y trabajos de grado), por lo que probablemente el conocimiento de la poliquetofauna de esta región se encuentra subestimada.

Las revisiones de algunas familias y géneros han permitido la descripción de nuevas especies, lo que ha ayudado a clarificar un poco el panorama antes señalado. Entre ellas las descripciones de *Dentatisyllis morrocoyensis* SAN MARTÍN & BONE, 1999; *Branchiosyllis lorenae* SAN MARTÍN & BONE, 1999; *Paradialychone diazi* (TOVAR-HERNÁNDEZ, 2005); *Loimia salazari* LONDOÑO-MESA & CARRERA-PARRA, 2005; *Fabricinuda roseleanae* LÓPEZ & RODRÍGUEZ 2008; *Scolecopsis andradei* DELGADO-BLAS, DÍAZ-DÍAZ & LIÑERO-ARANA, 2010; *Malacoceros cariacensis* DELGADO-BLAS & DÍAZ-DÍAZ, 2010; *Rynchospio harrisi* DELGADO-BLAS & DÍAZ-DÍAZ, 2010; *Malacoceros longiseta* DELGADO-BLAS & DÍAZ-DÍAZ, 2013; *Cauleriella peterseni* DÍAZ-DÍAZ, OLIVA-CÁRDENAS & LIÑERO-ARANA, 2014; *Dispio bescanzae* DELGADO-

BLAS & DÍAZ-DÍAZ, 2016; *Sternaspis londognoi* SALAZAR-VALLEJO, 2017; *Owenia vieitezi* DÍAZ-DÍAZ, PARAPAR & MOREIRA, 2018, *Sigambra diazi* SALAZAR-VALLEJO, RIZZO, DE LEÓN-GONZÁLEZ & BRAUCO 2019 y *Sigambra ligneroi* SALAZAR-VALLEJO, RIZZO, DE LEÓN-GONZÁLEZ & BRAUCO 2019. Así como los registros que señalan la presencia en Venezuela de *Paraprionospio yokoyamai* DELGADO-BLAS, 2004; *Paraprionospio tamai* DELGADO-BLAS, 2004; *Dipolydora anatentaculata* DELGADO-BLAS, 2008; *Prionospio caribensis* DELGADO-BLAS, 2014.

A pesar de lo antes expuesto aún existe mucho por hacer, y el porcentaje de especies cuestionables es bastante elevado (Fig. 3).

Echiurida

Los equiúridos constituyen el grupo menos estudiado y conocido de los anélidos para la región del Gran Caribe, al menos ocho especies han sido registradas, pero algunos de estas requieren confirmación, particularmente porque son de vieja data y las localidades tipo están muy alejadas de aguas caribeñas. SELENKA (1885) describió a *Bonellia suhmii* con material recolectado durante la expedición del H.M.S. Challenger durante los años 1873–76, AUGENER (1906) registró a *Bonellia minor* MARION & RIETSH, en RIETSH 1886, para Barbados; esta especie es considerada de amplia distribución, sin embargo, desde entonces no hay registros para la región. Mientras que DATTA GUPTA (1977) describió dos nuevas especies para la región *Kurchatovus tridentatus* recolectada en aguas profundas cercanas a Puerto Rico y *Kurchatovus epeedentatus* en Venezuela. Hasta el presente cinco especies han sido registradas en Venezuela, DATTA GUPTA (1986) caracterizó esta fauna con material recolectado en el Golfo de Venezuela y registró cuatro especies;

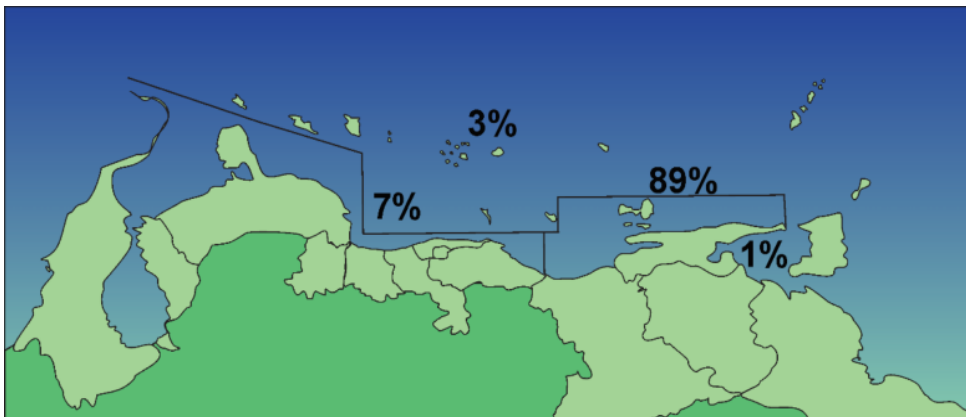


Fig. 2.- Distribución porcentual de los trabajos taxonómicos sobre poliquetos realizados en Venezuela.

sin embargo, algunos son cuestionables, por ejemplo *Amalosomea eddystonense* STEPHEN, 1956 es una especie cuya localidad tipo es el Mar del Norte y región ártica; similar situación se presenta con *Arhynchite inamoenus* FISHER, 1946 que fue descrita originalmente para el pacífico americano, en aguas subárticas. Por lo que posiblemente estas especies fueron mal determinadas en su momento. Los otros tres registros corresponden a *Bonellia suhmii* SELENKA, 1885 Atlántico y Gran Caribe, *Kurchatovus epeedentatus* DATTA GUPTA, 1986, recolectada en el Golfo de Venezuela (DATTA GUPTA 1986), y *Ochetostoma erythrogrammon* RÜPPELL & LEUCKART, 1828. ANKER *et al.* (2005), registraron a esta especie en aguas poco profundas de la laguna La Restinga en Isla Margarita y señalaron que constituye el primer registro de un equiúrido para Venezuela y el tercer registro confirmado de esta especie para el Atlántico occidental.

Clitellata

En Venezuela poco se ha investigado sobre la clase Clitellata, y la mayoría de los estudios se limitan a especies terrestres o dulceacuícolas. La lista de clitelados marinos o estuarinos apenas incluye una especie y cinco especies de agua dulce. La única especie marina hasta el momento es *Pontodrilus litoralis* (GRUBE, 1850), esta es una especie considerada cosmopolita en aguas tropicales y subtropicales; sin embargo, la localidad tipo y medios de dispersión siguen siendo enigmáticos. La especie fue descrita del Mediterráneo, pero para algunos investigadores la localidad tipo debería fijarse al sur de la India o Australia/Nueva Zelanda, donde se encuentran los congéneres. BLAKEMORE (2007), presentó un argumento para explicar los mecanismos

de dispersión que involucran tanto el transporte humano histórico (a través del agua de lastre de los barcos) como las corrientes oceánicas que transportan los capullos en material flotante. Algunos registros para el Caribe como los de CSUZDI & PAVLIČEK (2009) refieren su presencia en las costas de Guadalupe y BOOTHBY-CARLO *et al.* (2012) en varias localidades de Puerto Rico. En Venezuela DRACHENBERG *et al.* (1989) registraron la especie para Isla de Aves, y posteriormente ANDRADE (2002) para la región nororiental del país. Sin embargo, las tallas reportadas exceden por mucho las obtenidas para la misma especie tanto en el Mediterráneo como en el Indo-Pacífico. Sobre el particular, SEESAMUT *et al.* (2018) describieron una nueva especie para Tailandia, *Pontodrilus longissimus* SEESAMUT, SUTCHARIT, JIRAPATRASILP, CHANABUN & PANHA, 2018, que se diferencia de *P. litoralis* en el tamaño del cuerpo, número de segmentos y forma de las espermatecas. Adicionalmente realizaron secuenciación de ADN mitocondrial para ambas especies, lo que permitió comprobar que se trataba de dos especies diferentes.

Respecto a las especies dulceacuícolas tan sólo se refieren cinco especies en el país pertenecientes al género *Pristina*. Sin embargo, estos deben ser tomados con cautela puesto que tan sólo una especie (*Pristina (Pristinella) cumanaensis* BOTEVA, 1987) tiene como localidad tipo Cumanacoa en el estado Sucre; el resto de las especies tienen localidades tipo muy distantes: *P. (Pristina) aequiseta* BOURNE, 1891, del norte de Europa, *P. (Pristina) biserrata* CHEN, 1940 de China, *P. (Pristinella) jenkinsae* (STEPHENSON, 1931) de Kenia, *P. (Pristinella) osborni* (WALTON, 1906) de Ohio, USA.

Sipuncula.

Esta clase constituye un pequeño grupo de anélidos vermiformes, celomados y protostomados con simetría bilateral y con segmentación no evidente (MURINA 1984). Los sipuncúlidos comprenden seis familias, 16 géneros y unas 150 especies conocidas (SCHULZE & KAWAUCHI 2021). Son exclusivamente marinos y se distribuyen desde la zona intermareal hasta la abisal, y desde aguas tropicales hasta polares (SCHULZE 2005; KĘDRA & MURINA 2007, MURINA 2008).

Es en general un grupo pobremente estudiado en cuanto a su taxonomía y ecología (KĘDRA & MURINA 2007, KĘDRA & WIODARSKA-KOWALCZUK 2008, SCHULZE & KAWAUCHI 2021). SILVA-MORALES *et al.* (2019) examinaron las diferencias morfológicas y moleculares entre

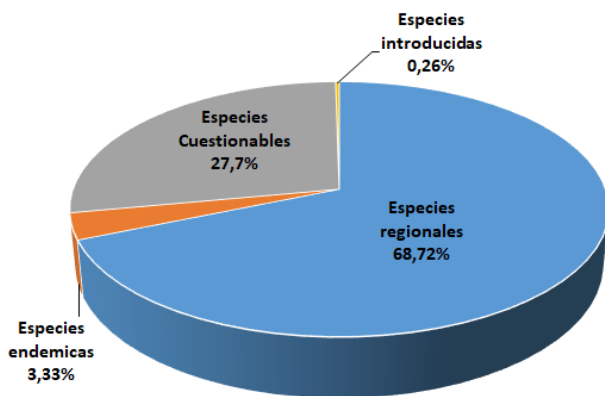


Fig. 3.- Distribución porcentual del estado de los anélidos registrados en Venezuela

especímenes de *Antillesoma antillarum* provenientes de ambas costas de América tropical (Caribe y Pacífico mexicano) y con secuencias moleculares identificadas en GenBank como *A. antillarum*, para poder clarificar la sistemática de esta especie. Este sipunculo era considerado como una especie de amplia distribución en aguas tropicales y subtropicales del mundo. El análisis filogenético reveló tres linajes diferentes de *Antillesoma*: el primer grupo corresponde a *Antillesoma antillarum sensu stricto* del Mar Caribe y Florida; el segundo grupo hermano representado por ejemplares del Pacífico mexicano que correspondió a una nueva especie (*Antillesoma mexicanum* SILVA-MORALES, LÓPEZ-AQUINO, ISLAS-VILLANUEVA, RUIZ-ESCOBAR & BASTIDA-ZAVALA, 2019); y un tercer grupo proveniente de Tailandia. Estos resultados constituyen un gran aporte especialmente para las especies del Caribe.

En Venezuela, DÍAZ-DÍAZ (2011) hizo una actualización sobre el conocimiento de los sipuncúlidos en el Golfo de Cariaco que combinó revisión bibliográfica con material recolectado en varias localidades del mencionado Golfo, desde entonces, no se han realizado estudios sobre este grupo. De los pocos estudios sistemáticos realizados en el Caribe, incluyendo Venezuela, se destacan las revisiones de CUTLER & CUTLER (1989; 1990) quienes examinaron especímenes recolectados por RICE (1975) y otros recolectados entre 1987/1988. Pero el trabajo más completo fue el realizado por DEAN *et al.* (2007), quienes reportaron 19 especies de sipuncúlidos, de las cuales 15 corresponden a la costa caribeña de Venezuela (Tabla 1), material recolectado principalmente en la zona nororiental e insular que incluye, Bahía de Mochima, Golfo de Cariaco, Isla Cubagua y Archipiélago Los Roques, y un registro para la región central del país. De estas especies en Venezuela, ocho se registraron para el Golfo de Cariaco (*Siphonosoma cumanaense* (KEFERSTEIN, 1865), *Nephasoma* (*Nephasoma*) *pellucidum* (KEFERSTEIN, 1865), *Themiste* (*Themiste*) *alutacea* (GRUBE & OERSTED, 1858), *Phascolosoma perlucens* BAIRD, 1868, *Antillesoma antillarum* (GRUBE & OERSTED, 1858), *Aspidosiphon* (*Paraspidosiphon*) *fischeri* TEN BROEKE, 1925, *Aspidosiphon* (*Paraspidosiphon*) *parvulus* GEROULD, 1913, *Lithacrosiphon cristatus cristatus* (SLUITER, 1902); todas estas a excepción de *S. cumanaense* KEFERSTEIN (1865) reportada para Cumaná, fueron recolectadas en una localidad cercana a Playa Quetepe. Las otras cuatro especies, *Sipunculus nudus* LINNAEUS, 1766, *Sipunculus robustus* KEFERSTEIN, 1865 y *Thysanocardia catharinae* (GRUBE, 1868), reportadas

para Curazao, y que probablemente estén en las costas venezolanas, debido a la cercanía con esta isla.

CONSIDERACIONES FINALES

En los últimos 21 años, tan sólo dos especies de anélidos han sido referidas como exóticas, una de ellas, el serpúlido *Ficopomatus uschacovi* (PILLAI, 1960), que fue descrita para Sri Lanka en 1960, con un rango distribución en el Indo-Pacífico (Islas Salomón y Queensland, Australia, Este de Filipinas, Brunei, India, Indonesia y Nueva Guinea). Posteriormente, se han hecho numerosos registros en diversas partes del mundo bastante alejadas de la localidad tipo, en África Occidental (desde Costa de Marfil hasta Nigeria, en el Golfo de Guinea) (ZABI & LE LOEUFF 1993, HOVE & WEERDENBERG 1978); en la costa de Florida, Golfo de México, Venezuela, Colombia y Brasil (ASSIS *et al.* 2008, LIÑERO-ARANA & DÍAZ-DÍAZ 2012, ARTEAGA-FLOREZ *et al.* 2014); en la costa del Pacífico de Panamá (BASTIDA-ZABALA 2008) y en Chiapas, México (BASTIDA-ZABALA & GARCÍA-MADRIGAL 2012). Esta especie *F. uschacovi* tolera una amplia gama de salinidades y se transporta fácilmente en las incrustaciones del casco y agua de lastre de las embarcaciones lo que facilita su amplia distribución (HOVE & WEERDENBURG 1978), siendo definida por BASTIDA-ZABALA (2008) como una especie exótica-invasora.

La segunda especie es el equiúrido *Ochetostoma erythrogrammon*, que aunque es del Norte de África, varios registros en diversas partes del mundo (Mediterráneo, Mar del Norte y el Pacífico Sur) han señalado que corresponde a una especie introducida (BOXSHALL & HUMES 1987, VAN DER LAND *en* COSTELLO *et al.*, 2001, SAIZ-SALINAS & RUTHENSTEINER 2005, KATSANEVAKIS *et al.* 2012).

Sobre la presencia de especies criptogénicas la historia es muy diferente, la escasez de estudios sobre la biología y sistemática de varias especies registradas en aguas venezolanas, hace complicado valorar esta realidad, más aún cuando en los últimos años se han descrito un número importante de nuevas especies, especialmente de poliquetos; por lo cual dentro de este total de especies cuestionables pueden darse los dos casos: nuevas especies o que sean criptogénicas. Con los resultados de esta revisión queda claro que falta mucho por hacer no solo en Venezuela sino también en la región Gran Caribe; ello queda evidenciado con el elevado porcentaje de especies cuestionables (Fig.

3), aproximadamente a unas 150 especies, cercano al 30% del total de especies registradas para Venezuela. Al menos para poliquetos ya DÍAZ-DÍAZ *et al.* (2017) ya habían señalado que la diversidad estaba subestimada para el grupo y que muy probable esta cifras cambiarían una vez sinceradas las listas de especies reconocidas hasta ese año, este señalamiento también sería válido para el resto del filum y por supuesto para otros grupos de invertebrados marinos.

Agradecimiento.

El autor principal quiere expresar su profundo agradecimiento al Dr. Julio Pérez quien en cierta forma inculcó el espíritu científico, la insistencia y persistencia en la investigación. La presente revisión surgió de horas de discusión compartidas durante los últimos tres años de vida de este insigne maestro, discusiones cargadas de ciencia, anécdotas y café. De igual manera agradece a los revisores del manuscrito cuyas observaciones permitieron enriquecer el trabajo.

REFERENCIAS

- AMARAL, A. C. & E. F. NONATO. 1975. Algunos anélidos poliquetos encontrados en paneles de substrato artificial en el Golfo de Cariaco, Cumaná, Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela, Univ. Oriente*, 14(2): 233-242.
- AMOR, A. 1965. Una nueva localidad para *Pinuca chilensis* (Max Müller) en el Atlántico sur (Echiurida). Aclaración sobre su sinonimia: Pinucidae *nom. nov.* para Urechidae Fisher & Macginitie. *Physics*, 25(69): 165-168.
- AMOR, A. 1970. Genera and species of Echiura known from South America. *Proceedings of the International Symposium on the Biology of the Sipuncula & Echiura*. Vol. II: 119-125.
- ANDRADE, J.E. 2002: Time and space distribution of *Pontodrilus litoralis* and *Tylos wegeneri* in intertidal ecosystems of northern Venezuela, and their use as food for penaeid shrimp aquaculture. *ProQuest Dissertations and Theses*. 0329(0992): 179.
- ANDRADE, J. & I. LIÑERO. 1995. Macrofauna epibionte de los tubos de *Americanuphis magna* (Andrews, 1891). *Saber*, 8(2):28-35.
- ANKER, A., G.V. MURINA, C. LIRA, J.A. VERA-CARIPE, A.R. PALMER & M.S. JENG. 2005. Macrofauna Associated with Echiuran Burrows: A Review with New Observations of the Innkeeper Worm, *Ochetostoma erythrogrammon* Leuckart and Rüppel, in Venezuela. *Zool. Stu.*, 44(2): 157-190.
- ANTON, A., N.R. GERALDI, C.E. LOVELOCK, E.T. APOSTOLAKI, S. BENNETT, J. CEBRIAN, D. KRAUSE-JENSEN, N. MARBÀ, P. MARTINETTO, J.M. PANDOLFI, J. SANTANA-GARCON & C.M. DUARTE. 2019. Global ecological impacts of marine exotic species. *Nat. Ecol. & Evol.*, 3: 787–800.
- ARTEAGA-FLÓREZ, C., V. FERNÁNDEZ-RODRÍGUEZ & M.H. LONDOÑO-MESA. 2014. First record of the polychaete *Ficopomatus uschakovi* (Pillai, 1960) (Annelida, Serpulidae) in the Colombian Caribbean, South America. *ZooKeys*, 371: 1–11.
- ASSIS, J.E. DE, C. ALONSO & M.L. CHRISTOFFERSEN. 2008. First record of *Ficopomatus uschakovi* (Pillai, 1960) Serpulidae (Polychaeta: Annelida) for the Western Atlantic. *Rev. Nord. Biol.*, 19: 51–58.
- AUDOUIN, J.V. & H. MILNE-EDWARDS. 1832. Recherches pour servir à l'histoire naturelle du littoral de la France, ou Recueil de mémoires sur l'anatomic, La physiologic, La classification et les moeurs des animaux de nos côtes; ouvrage accompagné des planches faites de après nature. 2. Annélides, 1e. pt. Paris, 290 pp.
- AUGENER, H. 1906. Westindische Polychaeten *In*: Reports on the results of dredging, under the supervision of Alexander Agassiz, in the Gulf of Mexico and the Caribbean Sea, and on the coast of the United States, 1877–1880, by the U.S.S. Coast Survey Steamer Blake. *Bull. Mus. Comp. Zool. Harv. Univ.*, 43:91–197.
- AUGENER, H. 1922. *Ueber litorale Polychaeten von Westindien*. Sitzber. Gesell. Naturf. Fr. Berlin: 38-63.
- AUGENER, H. 1933. *Polychaeten aus den zoologischen Museum von Leiden und Amsterdam*. *Zool. Meded. Leiden*, 15:177-260.
- AUGENER, H. 1934. *Polychaeten aus den zoologischen Museen von Leiden und Amsterdam*. IV. (Schluss). *Zool. Meded. Leiden*, 17: 67-160.
- BAIRD, W. 1865. On new tubicolous annelids, in the collection of the British Museum. Part 2. *J. Linn. Soc. London, Zool.*, 8: 157-160.
- BAIRD, W. 1868: Monograph of the species of worms belonging to the sub-class Gephyrea. *Proc. Zool. Soc. Lond.*, 1868: 76-114.

- BAIRD, W., 1869. Remarks on several genera of Annelides belonging to the group Eunicea, with a notice of such species as are contained in the collection of the British Museum and a description of some others hitherto undescribed. *J. Linn. Soc. London, Zool.*, 10: 341-361.
- BAIRD, W. 1871. Description of some new species of Annelida and Gephyrea in the collection of the British Museum. *J. Linn. Soc. London, Zool.*, 11(50): 94-97.
- BASTIDA-ZAVALA, J.R. 2008. Serpulids (Annelida: Polychaeta) from the eastern Pacific, including a brief mention of Hawaiian serpulids. *Zootaxa*, 1722: 1-61.
- BASTIDA-ZAVALA J.R. & H.A. TEN HOVE. 2002. Revision of *Hydroides* Gunnerus, 1768 (Polychaeta: Serpulidae) from the Western Atlantic Region. *Beaufortia*, 52: 103-178.
- BASTIDA-ZAVALA, R. & S. GARCÍA-MADRIGAL. 2012. First record in the Tropical Eastern Pacific of the exotic species *Ficopomatus uschakovi* (Polychaeta, Serpulidae). *ZooKeys* 238: 45-55.
- BLAKE, J.A. 1997. Introduction to the Polychaeta. In: *Taxonomic Atlas of the benthic fauna of the Santa Mari Basin and the Weastern SantaBarbara Channel*. Vol. 4. Tehe Annelida Part. 1. Oligochaeta and Polychaeta: Phyllodocida (Phyllodocida toParalacydoniidae). BLAKE, J.A., HILBIG, B. & SCOTT, P.H (eds.). Santa Barbara Museum of the Natural History. Santa Barbara: 261-248.
- BLAKEMORE, R.J. 2007. Origin and means of dispersal of cosmopolitan *Pontodrilus litoralis* (Oligochaeta: Megascolecidae). *European J. Soil Biol.*, 443: S3-S8.
- BLANCHARD, E. 1849. Fauna Chilena. Anulares. In: GAY, C. (ed.). *Historia física y política de Chile según documentos adquiridos en esta república durante doce años de residencia en ella*. Paris, Zoologia, t3: 5-52,
- BLEIDORN, C., L. VOGT & T. BARTOLOMAEUS. 2003. New insights into polychaete phylogeny (Annelida) inferred from 18S rDNA sequences. *Mol. Phylogenet. Evol.*, 29: 279-288.
- BONE, D. & J.M. VIÉTEZ. 2002. Spionidae (Annelida: Polychaeta) from the Parque Nacional Morrocoy, Falcón, Venezuela. *Rev. Biol. Trop.*, 50(1): 69-75.
- BONE, D. & G. SAN MARTÍN. 2003. Ecological aspects of syllids (Annelida: Polychaeta; Syllidae) on *Thalassia testudinum* beds in Venezuela. *Hydrobiologia*, 496: 289-298.
- BOOTHBY-CARLO, E., S. BORGES & M. ALFARO. 2012. Abundance and distribution of *Pontodrilus litoralis* in the shores of the Cabo Rojo Lighthouse, Puerto Rico .Advances of the 5th International Oligochaeta Taxonomy Meeting Zoology in the Middle East, Kasperek Verlag, Heidelberg, Supp. 4: 083-089.
- BOURNE, A.G. 1891. Notes on the Naidiform Oligochaeta; containing a description of New Species of the Genera, *Pristina* and *Pterostylarides*, and remarks upon Cephalization and Gemmation as generic and specific Characters in the Group. *Quart. J. Micros. Sci.*, 32: 335-356
- BOXSHALL, G.A. & A.G. HUMES. 1987. A new species of *Hemicyclops* (Copepoda: Poecilostomatoida) associated with an echiuran worm in Hong Kong. *Asian Mar. Bio.*, 4: 61-66.
- CADENA, M. & G. REYES. 1976. Contribución al conocimiento de la fauna de poliquetos errantes de Bahía de Mochima, Edo. Sucre, Venezuela. *Proc. Assoc. Isl. Mar. Lab. Caribb.*, 12: 31.
- CAPA, M. & P. HUTCHINGS. 2021. Annelid Diversity: Historical Overview and Future Perspectives. *Diversity*, 13: 129.
- CÁRDENAS-OLIVA, A. 2010. *Poliquetos fitófilos de la costa oriental de Venezuela*. Trab. Grad. MSc. Universidad de Oriente, 250 pp.
- DÍAZ, O. & LIÑERO, I. 2000. Poliquetos asociados a substratos artificiales sumergidos en la costa nororiental de Venezuela I: Terebellidae. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela. Univ. Oriente*. 39(1 & 2): 33-48.
- CHEN, C. 1940. Taxonomy and faunal relations of the limnetic Oligochaeta of China. *Contr. Biol. Lab. Sci. Soc. China, Zool.* 14: 1-131.
- CONDE, J.E. & C. CARMONA-SUÁREZ. 2003. Ecosistemas marino-costeros. In: AGUILERA, M., A. AZOCAR & E. GONZÁLEZ JIMÉNEZ (eds.) *Biodiversidad en Venezuela*. Fundación Polar. Caracas, Venezuela. pp. 863-883.
- COSTELLO, M.J., P. TSAI, P. SHAN WONG, A.K. LUN CHEUNG, Z. BASHER & C. CHAUDHARY. 2018. Marine

- biogeographic realms and species endemism. *Nature Comm.* DOI: 10.1038/s41467-017-01121-2.
- CSUZDI, C.S. & T. PAVLÍČEK. 2009. New records of earthworms from Guadeloupe with description of a new species (Oligochaeta: Glossoscolecidae, Acanthodrilidae, Megascolecidae and Eudrilidae). *Opusc. Zool. Budapest*, 40 (1): 9–15
- CUTLER, E. B. & N. J. CUTLER. 1989. A revision of the genus *Aspidosiphon* (Sipuncula: Aspidosiphonidae). *Proc. Biol. Soc. Wash.*, 102: 826-865.
- CUTLER, N. J. & E. B. CUTLER. 1990. A revision of the subgenus *Phascolosoma* (Sipuncula: Phascolosoma). *Proc. Biol. Soc. Wash.*, 103: 91-730.
- DATTA GUPTA, A.K. 1977. A new genus and a new species of bonelline Echiura from the Caribbean deep sea. *Proc. Zool. Soc., Calcutta*, 30: 17–23.
- DATTA GUPTA, A.K. 1986. A new species of the genus *Kurchatovus* (Bonellidae: Echiura) from the Venezuela Basin. *Rec. Zool. Sur. India*, 83: 145–148
- DEAN, H.K. 2012. A literature review of the Polychaeta of the Caribbean Sea. *Zootaxa* 3596: 1–86.
- DEAN H.K., I. HERNANDEZ-ÁVILA & E.B. CUTLER. 2007. Sipunculans of the Caribbean coast of Venezuela and Curacao. *Zootaxa*, 1431: 45-54.
- DELGADO-BLAS, V.H. 2004. Two new species of *Paraprionospio* (Polychaeta: Spionidae) from the Grand Caribbean region and comments of the genus status. *Hydrobiologia*, 520(1-3):189-198.
- DELGADO-BLAS, V.H. 2008. *Polydora* and related genera (Polychaeta: Spionidae) from the Grand Caribbean region. *J. Nat. Hist.*, 42(1-2): 1-19
- DELGADO-BLAS, V.H. 2014. Redescriptions and reestablishments of some species belonging to the genus *Prionospio* (Polychaeta, Spionidae) and descriptions of three new species. *Helg. Mar. Res.*, 68(1): 113-132
- DELGADO-BLAS, V.H. & O. DÍAZ-DÍAZ. 2010. Description of two new species of *Malacoceros* and *Rhynchospio* spionids (Polychaeta: Spionidae) from the Grand Caribbean region. *Rev. Chil. Hist. Nat.*, 83(2): 249-257.
- DELGADO-BLAS, V.H. & O. DÍAZ-DÍAZ. 2013. *Malacoceros longiseta*, a new species of Spionidae (Annelida: Polychaeta) from Venezuela. *Mar. Biodiver.*, 43(3): 81-187
- DELGADO-BLAS, V.H. & O. DÍAZ-DÍAZ. 2016. Redescription of two species and five new species of *Dispio* Hartman, 1951 (Spionidae: Polychaeta) from the eastern Pacific Coast and Caribbean Sea, with a review of the genus. *Zootaxa*, 4178(1): 151-181.
- DELGADO-BLAS, V.H.; O. DÍAZ-DÍAZ & I. LIÑERO-ARANA. 2010. New record and new species of *Scoletepis* (Polychaeta: Spionidae) from the Venezuelan Caribbean. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 90(4): 783-787.
- DÍAZ BORDONES, P.D. & I. LIÑERO ARANA, 2016. Poliquetos (Annelida: Polychaeta) asociados a arrecifes de *Phragmatopoma caudata* Krøyer in Mörch, 1863 (Polychaeta: Sabellariidae) en la costa nororiental de Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela*, 55 (1): 78-85.
- DÍAZ, O. & LIÑERO, I. 2000. Poliquetos asociados a substratos artificiales sumergidos en la costa nororiental de Venezuela I: Terebellidae. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela. Univ. Oriente*. 39(1 & 2): 33-48.
- DÍAZ DÍAZ, O & I. LIÑERO ARANA. 2003a. Poliquetos epibiontes de *Pinctada imbricata* Röding, 1798 (Bivalvia: Pteriidae) en el Golfo de Cariaco, Venezuela. *Interciencia*, 28(5): 298-301.
- DÍAZ DÍAZ, O & I. LIÑERO ARANA. 2003b. Poliquetos asociados a *Isognomon alatus* (Gmelin, 1791) (Bivalvia: Isognomonidae) en la costa nororiental de Venezuela. *Iberus*, 21(2): 61-65.
- DÍAZ-DÍAZ, O. 2011. Estado del conocimiento de los sipunculidos (Sipunculida) del Golfo de Cariaco, Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela*, 50 (2): 167-171.
- DÍAZ-DÍAZ, O & I. LIÑERO -ARANA. 2000. Poliquetos asociados a substratos artificiales sumergidos en la costa nororiental de Venezuela I: Terebellidae. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela*, 39(1&2) 56-70.
- DÍAZ-DÍAZ, O. & B. RÍOS. 2014. First record of *Proceraea anopla* (Monro, 1933) (Syllidae: Autolytinae) from Venezuelan coast. *PANAMJAS*, 9(2): 150-153.
- DÍAZ-DÍAZ, O., A. CARDENAS-OLIVA & I. LIÑERO-ARANA. 2014. *Caulleriella petersenae* n. sp. and two new records of Cirratulidae (Annelida: Polychaeta) from Venezuela. *Bol. Invest. Mar. Cost.*, 43(2): 345-355.

- DÍAZ-DÍAZ, O., D. BONE & C.T. RODRÍGUEZ. 2017. Estado del conocimiento de los poliquetos en Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela. Pub. Esp.*; 127-143.
- DÍAZ DÍAZ, O, J. PARAPAR & J. MOREIRA. 2018. A new species of genus *Owenia* Delle-Chiaje, 1844 (Annelida; Oweniidae) from the coast of Venezuela. *Cahiers de Biologie Marine*, 59: 589-597.
- DÍAZ DÍAZ, O., I. LIÑERO-ARANA, A. CÁRDENAS OLIVA, V. VANEGAS-ESPINOSA & O.E. DÍAZ-PÉREZ. 2009. Paraonidae Cerruti, 1909 (Annelida: Polychaeta) de la costa sur del Gran Caribe. *Bol. Cent. Invest. Biol. Univ. del Zulia*, 43 (3): 437-461.
- DÍAZ-DÍAZ, O., C. T. RODRÍGUEZ, D. BONE, P. GÁRATE & A. CÁRDENAS, 2021. Polychaeta from Venezuela I: Scolecida. *Bol. Inst. Oceanogr. Vzla.* (en prensa)
- DRACHENBERG, C.A., L.A. GONZÁLEZ & H. GUADA. 1989. Nuevo hallazgo para Venezuela, *Pontodrilus littoralis* Grube 1858. *Bol. Soc. Ven. Cien. Nat.*, 43(146): 227-231.
- EHLERS, E. 1879. Reports on the results of dredging under supervision of Alexander Agassiz, in the Gulf of Mexico, by the United States Coast Survey steamer Blake, Lieutenant-Commander C.D. Sigsbee, U.S.N. commanding. Preliminary report on the worms. *Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard*, 5: 269-274.
- EHLERS, E. 1887. Reports on the results of dredging, under the direction of L. F. Pourtalès, during the years 1868-1870, and of Alexander Agassiz, in the Gulf of Mexico (1877-78), and in the Caribbean Sea (1878-79), in the U.S. Coast Survey steamer "Blake", Lieut-Com. C. D. Sigsbee, U.S.N. and Commander J. R. Bartlett, U.S.N., commanding. XXXI. Report on the Annelids. *Mem. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll.*, 15: 335 pp.
- EHLERS, E. 1900. Magellanischen Anneliden gesammelt während der schwedischen Expedition nach den Magellansländern. *Nachr. Konigl. Ges. Wiss. Göttingen, Math.-Phys. Klas.*, 1900(2): 206-223
- FAUCHALD, K. 1977. The polychaete worms. Definitions and keys to the Orders, Families and Genera. *Natural History Museum of Los Angeles County, Sci. Ser.* 28: 1-90.
- FAUCHALD, K, & A. A. REIMER. 1975. Clave de poliquetos panameños con la inclusión de una clave para todas las familias del mundo. *Bol. Inst. Oceanogr. Univ. Oriente*, 14 (1): 71-94.
- FISHER, W. K. 1946. Echiuroid worms of the North Pacific Ocean. *Proc. U.S. Nat. Mus.*, 96: 215-292.
- FIGUEROA-LÓPEZ, N. & A. BRANTE. 2020. Estado actual del conocimiento de las bioinvasiones marinas en Venezuela. Temáticas desarrolladas y tendencia temporal. *Gayana*, 84 (81): 1-15
- GEROULD, J. H. 1913. The sipunculids of the eastern coast of North America. *Proc. U.S. Nat. Mus.*, 44: 373-437.
- GÓMEZ, M.C. & O. DÍAZ-DÍAZ. 2016. Presence of *Platynereis mucronata* de León-González, Solís-Weiss & Valadez-Rocha, 2001 (Polychaeta: Nereididae) in Venezuelans waters. *PANAMJAS*, 11(1): 78-81
- GÓMEZ-PAIVA; V., O. DÍAZ-DÍAZ, B. RÍOS-ROJAS & R. CRESCINI. 2016. New records of Polychaetes (Polychaeta, Annelida) associated to *Thalassia testudinum* at Boca del Rio Bay, Nueva Esparta, Venezuela. *PANAMJAS*, 11(2): 113-122.
- GOTO, R., J. MONNINGTON, M. SCIBERRAS, I. HIRABAYASHI & G.W. ROUSE. 2020. Phylogeny of Echiura updated, with a revised taxonomy to reflect their placement in Annelida as sister group to Capitellidae. *Invert. Sys.*, 34(1): 101-111.
- GRUBE, A. E. 1850. Die Familien der Anneliden. *Arch. Naturgesch. Berlin*, 16:149-364.
- GRUBE, A.E. 1857a. Annulata Oerstediana. Enumeratio Annulorum, quae in itinere per Indiam occidentalum et Americam centalem annis 1845-1848 suscepto legit. cl. A. S. Oersted, adjectis speciebus nonnullis a cl. H. Kroeyer in itinere ad Americanam meridionalem collectis. Pt. 1. Videnskabelige Meddelelser fra Dansk naturhistorisk Forening i København, 1856: 44-62.
- GRUBE, A.E. 1857b. Annulata Oerstediana. Enumeratio Annulorum, quae in itinere per Indiam occidentalum et Americam centalem annis 1845-1848 suscepto legit. cl. A. S. Oersted, adjectis speciebus nonnullis a cl. H. Kroeyer in itinere ad Americanam meridionalem collectis. Pt. 2. Videnskabelige Meddelelser fra Dansk naturhistorisk Forening i København, 1857: 158-186.

- GRUBE, A.E. 1858. Einiges über die Annelidenfauna der Insel Santa Catharina an der brasilianischen Küste. *Archiv für Naturgeschichte*, Berlin, 24(1): 211–220.
- GRUBE, A.E. 1859. Annulata Oerstediana. Enumeratio Annulorum, quae in itinere per Indiam occidentalum et Americamcentralem annis 1845–1848 suscepto legit. cl. A. S. Oersted, adjectis speciebus nonnullis a cl. H. Kroeyer in itinere ad Americanam meridionalem collectis. Pt. 3. Videnskabelige Meddelelser fra Dansk naturhistorisk Forening i Köbenhavn, 1858, 105–120.
- GRUBE, E. 1868. Naturwissenschaftliche section mit einigen Sipunkuloiden bekannt und sprach namentlich tiber *Loxosiphon*, *Cloeosiphon*, und einige Phascolosomen. *J. Ber. Schles. Ges. Vater. Kult.*, 45: 47–49.
- GRUBE, E. & A.S. OERSTED. 1858. Annulata Oerstediana. Copenhagen: Videnskabelige Meddelelser Dansk fra naturhistorisk Forening i Kjebrnhaven: 105–120.
- HARTMAN, O. 1944. Polychaetous Annelids. *Allan Hancock Atlantic Expedition*. 3: 1–27.
- HARTMAN, O. 1948. The marine annelids erected by Kinberg with notes on some other types in the Swedish State Museum. *Ark. Zool.*, 42A(1): 1–137.
- HARTMANN-SCHRÖDER, G. 1962a. Zur Kenntnis der Nereiden Chiles (Polychaeta errantia), mit Beschreibung epitoker Stadien einiger Arten und der Jugendentwicklung von *Perinereis vallata* (Grube). *Zool. Anz.*, 168 (11–12): 389–441.
- HARTMANN-SCHRÖDER, G. 1962b. Zur Kenntnis des Eulitorals der chilenischen Pazifikküste und der argentinischen Küste Südpatagoniens unter besonderer Berücksichtigung der Polychaeten und Ostracoden. Tl. II. Die Polychaeten des Eulitorals. *Mitt. Hamburg. Zool. Mus. Inst.*, 60(Suppl.): 57–167.
- HARTMANN-SCHRÖDER, G. 1965. Zur Kenntnis des Sublitorals der chilenischen Küste unter besonderer Berücksichtigung der Polychaeten und Ostracoden. Tl. II. Die Polychaeten des Sublitorals. *Mitt. Hamburg. Zool. Mus. Inst.*, 62(Suppl.): 59–305.
- HARTMANN-SCHRÖDER, G. 1991. Beitrag zur Polychaetenfauna der Bahia Quillaipe (Süd-Chile). *Helgo. Meer*. 45: 39–58.
- HATSCHKE, B. 1893. System der Anneliden, ein vorläufiger Bericht. *Lotos* 13: 123–126.
- HOVE, H.A. TEN. 1970. Serpulinae (Polychaeta) from the Caribbean: I. The genus *Spirobranchus*. *Stud. Fauna Curaçao Cari. Isl.*, 32:1–57.
- HOVE H.A. TEN & J.C.A. WEERDENBURG. 1978. A generic revision of the brackish-water serpulid *Ficopomatus* Southern 1921 (Polychaeta: Serpulinae), including *Mercierella* Fauvel 1923, *Sphaeropomatus* Treadwell 1934, *Mercierellopsis* Rioja 1945 and *Neopomatus* Pillai 1960. *Biol. Bull.*, 154: 96–120.
- IBARZÁBAL, D.R. 1986a. Lista de especies de poliquetos bentónicos cubanos. *Reporte de Investigación del Instituto de Oceanología*, 45: 1–17.
- IBARZÁBAL, D.R. 1986b. Poliquetos de Punta del Este, Isla de la Juventud. I. Familias Nereidae, Glyceridae, y Goniadidae. *Poeyana*, 309: 1–16.
- IBARZÁBAL, D.R. 1988a. Dos nuevas especies de poliquetos de las familias Polynoidae y Polyodontidae, en la plataforma suroccidental de Cuba. *Poeyana*, 362: 1–9.
- IBARZÁBAL, D.R. 1988b. Poliquetos de Punta del Este, Isla de la Juventud. II. Familia Phyllodocidae, Hesionidae y Syllidae. *Poeyana*, 359: 1–10.
- IBARZÁBAL, D.R. 1989a. Poliquetos de Punta de Este, Isla de la Juventud, Cuba. IV Orden Eunicida. *Poeyana*, 384: 1–28.
- IBARZÁBAL, D.R. 1989b. Poliquetos de Punta del Este, Isla de la juventud, Cuba. V Sedentaria. *Poeyana*, 380: 1–21.
- IBARZÁBAL, D.R. 1989c. Poliquetos de Punta del Este, Isla de la Juventud, Cuba. III Familias Polynoidae, Sigalionidae, Chrysopetalidae y Amphinomidae. *Poeyana*, 374: 1–19.
- IBARZÁBAL, D.R. 1997. Poliquetos bentónicos de la Bahía de la Habana, Cuba. *Rev. Biol. Trop.*, 44(3)/44(1), 341–359.
- IBARZÁBAL, D.R. 2001. Eunicidos (Annelida: Polychaeta) del Archipiélago Jardines de la Reina, plataforma suoriental de Cuba. *Avicennia*, 14: 75–83.
- IBARZÁBAL, D.R. 2004. Nuevos registros de poliquetos para el Golfo de Batabanó y el Archipiélago de los Canarreos, SW de Cuba. *Avicennia*, 17: 41–48.
- IBARZÁBAL, D.R. 2006. Poliquetos del Archipiélago de Sabana-Camagüey, ecoregión norcentral de Cuba. *Cocuyo*, 16: 11–14.

- IBARZÁBAL, D.R. 2008. Catálogo de tipos de los poliquetos descritos de Cuba (Annelida: Polychaeta). *Cocuyo*, 17: 5–8.
- JONES, M.L. 1962. On Some Polychaetous Annelids From Jamaica, The West Indies. *Bull. of the Am. Mus. Of Nat. Hist.*, 124: 173-212.}
- KATSANEVAKIS, S., K. BOGUCARSKIS, F. GATTO; J. VANDEKERKHOVE, I. DERIU & A.S. CARDOSO. 2012. Building the European Alien Species Information Network (EASIN): a novel approach for the exploration of distributed alien species data. *Bio. Inv. Rec.*, 1: 235-245.
- KĘDRA, M. & M. WIODARSKA-KOWALCZUK. 2008. Distribution and diversity of sipunculan fauna in high Arctic fjords (West Svalbard). *Polar Biol.*, 31: 1181-1190.
- KĘDRA, M. & M. WIODARSKA-KOWALCZUK. 2008. Distribution and diversity of sipunculan fauna in high Arctic fjords (West Svalbard). *Polar Biol.*, 31: 26: 37-47
- KEFERSTEIN, W. 1865. Beitrage zur anatomischen und systematischen Kenntniss der Sipunculiden. *Zeit. Wissen. Zoo.*, 15: 404-445.
- KINBERG, J.G.H. 1865. Annulata nova. *Öfv. Svenska Vetensk. Akad. Förh.* 21: 559-574.
- KINBERG, J.G.H. 1867a. Om amphinomernas systematik. *Öfv. Kön. Vetensk. Akad. Hand.*, Stockholm, 24: 83–91.
- KINBERG, J.G.H. 1867b. Annulata nova. *Öfv. Kön. Vetensk. Akad. Hand.*, Stockholm, 23: 337–357.
- VAN DER LAND, J. 2001. Echiura. In: M.J. COSTELLO, C. EMBLOW & R.J. WHITE (ed.) European register of marine species: a check-list of the marine species in Europe and a bibliography of guides to their identification. *Collection Patrimoines Naturels*, 50: 178.
- LIÑERO, I. 1983. Dos nuevas especies de Nereidae (Polychaeta: Errantia) de la costa oriental de Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela*, 22(1&2): 3-6.
- LIÑERO, I. 1984. Poliquetos errantes bentónicos de la plataforma continental nor-oriental de Venezuela. I: Acoetidae. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela*, 23(1&2): 183-194.
- LIÑERO, I. 1988. Presencia de *Eupolyodontes batabanoensis* Ibarzabal 1988 en la costa de Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela*, 27(1&2): 51-55.
- LIÑERO-ARANA, I. 1990. *Poliquetos errantes bentónicos de la plataforma continental nororiental de Venezuela*. Trabajo de Ascenso. Profesor Agregado, Universidad de Oriente. 125 pp.
- LIÑERO-ARANA, I. 1991. Poliquetos con élitros (Annelida, Polychaeta) de la Costa Nororiental de Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela*. 30 (1 & 2): 17-29.
- LIÑERO-ARANA, I. 1993. Anelidos Poliquetos de la Costa Nororiental de Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela*. 32 (1 & 2): 17-26.
- LIÑERO-ARANA, I. 1994. Poliquetos errantes bentónicos de la Plataforma Continental Nor-oriental de Venezuela. IV: Onuphidae. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela*. 33 (1 & 2): 87-99.
- LIÑERO-ARANA, I. 1996a. Capitellidae (Annelida: Polychaeta) from the north-eastern coast of Venezuela. *Caribb. Mar. Stud.* 5: 51-57.
- LIÑERO-ARANA, I. 1996b. *Aspectos bioecológicos de los poliquetos y descripción de algunas especies bénticas de la costa nororiental de Venezuela*. Trabajo de Ascenso. Profesor Titular, Universidad de Oriente. 254 pp.
- LIÑERO, I. 1999. Poliquetos (Annelida: Polychaeta) asociados al mejillón verde *Perna viridis* en la Península de Araya, Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela*, 38(1&2): 53-61.
- LIÑERO-ARANA, I. 2000. ¿Biodiversidad sin taxonomía?. *Fontus*, 7: 45-58.
- LIÑERO, I. & G. REYES-VASQUEZ, 1979. Nereidae (Polychaeta: Errantia) del Golfo de Cariaco, Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela*, 18(1&2): 3-12.
- LIÑERO, I & J. ANDRADE. 1993. Primer registro de *Americanuphis magna* Andrews (Annelida: Polychaeta) para el sur del Caribe. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela*, 32(1&2): 5-10.
- LIÑERO-ARANA, I & O. DÍAZ DÍAZ. 2006. Poliquetos (Annelida: Polychaeta) epibiontes de *Spondylus americanus* (Bivalvia: Spondylidae) en el Parque Nacional Mochima, Venezuela. *Rev. Biol. Trop.*, 54: 765-772

- LIÑERO-ARANA, I. & O. DÍAZ-DÍAZ. 2011. *Poliquetos de Venezuela I: Aspectos biológicos y ecológicos*. Editorial Universitaria, Cumaná, Venezuela. 147 pp.
- LIÑERO-ARANA, I. & Ó. DÍAZ-DÍAZ. 2012. Presencia del poliqueto exótico *Ficopomatus uschakovi* (Polychaeta: Serpulidae) en Venezuela: descripción y comentarios sobre su distribución. *Interciencia*, 37(3): 234-237.
- LONDOÑO-MESA, M.H. & L.F. CARRERA-PARRA. 2005. Terebellidae (Polychaeta) from the Mexican Caribbean with description of four new species. *Zootaxa*, 1057(1): 1-44.
- LOPEZ, E & C. RODRIGUEZ. 2008. A new species of *Fabricinuda* Fitzhugh, 1990 (Fabriciinae: Sabellidae: Polychaeta) from the Caribbean, with an emendation of the genus. *Journal of Natural History*, 42 (29-32)
- LUZ, M & P.C. PAIVA. 2016. Nem tudo o que vem de fora é inimigo. Espécies exóticas, introduzidas ou invasoras, têm diferentes efeitos no ambiente onde proliferam. *Ciênciahoje*, 336(56): 50-51.
- MCINTOSH, W.C. 1885. Report on the Annelida Polychaeta collected by H. M. S. CHALLENGER during the years 1873-76. *Challenger Reports*, 12:1-554.
- McHUGH, D. 2005. Molecular phylogeny of Annelida. *Can. J. Zool.*, 78:1873-1884.
- MILOSLAVICH, P., E. KLEIN, E. YERENA & A. MARTIN. 2003. Marine biodiversity in Venezuela: status and perspectives. *Gayana*, 67(2): 275-301.
- MÖRCH, O.A.L. 1863 Revisio critica Serpulidarum. Et bidrag til røromenes naturhistorie. *Naturhistorisk Tidsskrift Henrik Krøyer, København* (Ser. 3), 1: 347-470.
- MURINA, G.V.V. 1984. Ecology of Sipuncula. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 17: 1-7.
- MURINA, G.V.V. 2008. New records of Echiura and Sipuncula in the North Atlantic Ocean, with the description of a new species of *Jacobia*. *Mar. Biol. Res.*, 4: 152-156.
- PALLAS, P.S. 1766. *Miscellanea zoologica. Quibus novae imprimis atque obscurae animalium species describuntur et observationibus iconibusque illustrantur*. Petrum van Cleef. Hagi Comitum: 224 pp.
- PAMUNGKAS, J., C.J. GLASBY, G.B. READ, S.P. WILSON & M.J. COSTELLO. 2019. Progress and perspectives in the Discovery of polychaete worms (Annelida) of the world. *Helgol. Mar. Res.*, 73. <https://doi.org/10.1186/s10152-019-0524-z>.
- PASCUAL, J.A. 1999. 8 preguntas para una situación desesperada: la conservación de la biodiversidad. *C.sureste*, 7: 38-47
- PÉREZ, J.E., C. GRAZIANI & M. NIRCHIO. 1997. ¡Hasta cuando los exóticos! *Ac. Cient. Venez.*, 48(3): 127-129.
- PÉREZ, J.E. & K. RYLANDER. 1998. Hybridization and its effects on species richness in natural habits. *Interciencia*, 23(3): 137-139.
- PÉREZ, J.E., C. ALFONSI, M. NIRCHIO, C. MUÑOZ & J.A. GÓMEZ. 2003a. The Introduction of exotic species in aquaculture: A solution or part of the problem. *Interciencia*, 28: 234-238.
- PÉREZ, J.E., S. SALAZAR, C. ALFONSI & L. RUIZ. 2003b. Ictiofauna del Río Manzanares: A cuatro décadas de la introducción de *Oreochromis mossambicus*. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela*, 42: 29-35.
- PÉREZ, J.E., C. MUÑOZ, L. HUAQUIN & M. NIRCHIO. 2004. Riesgos de la introducción de tilapias (*Oreochromis* sp.) (Perciformes: Cichlidae) en ecosistemas acuáticos de Chile. *Rev. Chilena Hist. Nat.*, 77: 195-199.
- PÉREZ, J.E., M. NIRCHIO, C. ALFONSI & C. MUÑOZ. 2006a. The biology of invasions: The genetic adaptation paradox. *Biol. Invas.*, 8(5): 1115-1121
- PÉREZ, J.E., C. ALFONSI, M. NIRCHIO & J. BARRIOS. 2006b. The inbreeding paradox in invasive species. *Interciencia*, 31(7): 544-546.
- PÉREZ, J.E., C. ALFONSI, S.K. SALAZAR, O. MACSOTAY, J. BARRIOS & R. MARTINEZ ESCARBASSIERE. 2007. Especies marinas exóticas y criptogénicas en las costas de Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela*, 46(1): 79-96
- PÉREZ, J.E., C. ALFONSI, M. NIRCHIO & S.K. SALAZAR. 2008. Bioinvaders: the acquisition of new genetic variation. *Interciencia*, 33(12): 935-940.
- PÉREZ, J.E., J.A. GÓMEZ, C. ALFONSI, M. NIRCHIO & C. MUÑOZ. 2010. ¿Cómo una especie exótica se convierte en invasora?. *Tecnociencia*, 12(1): 103-118.

- PERKINS, T.H. 1979. Lumbrineridae, Arbellidae, and Dorvilleidae (Polychaeta), principally from Florida, with descriptions of six new species. *Proc. Biol. Soc. Wash.*, 92(3): 415-465.
- PERKINS, T. 1980. Review of species previously referred to *Ceratonereis mirabilis*, and descriptions of new species of *Ceratonereis*, *Nephtys*, and *Goniada* (Polychaeta). *Proc. Biol. Soc. Wash.*, 93(1): 1-49.
- PERKINS, T.H. 1984a. New species of Phyllodocidae and Hesionidae (Polychaeta), principally from Florida. *Proc. Biol. Soc. Wash.*, 97 (3): 555-582.
- PERKINS, T.H. 1984b. Revision of *Demonax* Kinberg, *Hypsicomus* Grube, and *Notaulax* Tauber, with a review of *Megalomma* Johansson from Florida (Polychaeta: Sabellidae). *Proc Biol Soc Wash.*, 97(2):285–368.
- PERKINS, T.H. 1985 *Chrysopetalum*, *Bhawania* and two new genera of Chrysopetalidae (Polychaeta) from Florida. *Proc Biol Soc Wash.*, 98:856–915.
- PERKINS, T.H. 1987. Levidoridae (Polychaeta), new family, with descriptions of two new species of *Levidorum* from Florida. *Bull. Biol. Soc. Wash.*, 7: 162-168.
- PERKINS, T. & T. SAVAGE. 1975. A bibliography and checklist of polychaetous annelids of Florida, the Gulf of Mexico, and the Caribbean Region. *Florida Mar. Res. Pub.*, 14:1-62.
- PETTIBONE, M.H. 1982. Classification of Polychaeta. In: S.P. PARKER (ed.) *Synopsis and classification of living organisms*, 2: 3-43. McGraw-Hill Book Co, New York.
- PILLAI, T.G. 1960. Some marine and brackish-water serpulid Polychaeta from Ceylon, including new genera and species. *Ceylon J. Sci. (Biol. Sci.)*, 3(1): 1-40
- RAMUS, A.P., B.R. SILLIMAN, M.S. THOMSEN & Z.T. LONG. 2017. An invasive foundation species enhances multifunctionality in a coastal ecosystem. *PNAS*. 114 (32): 8580-8585.
- RIETSH, M. 1886. ÉTUDE SUR LES GÉPHYRIENS ARMÉS OU ÉCHIURIENS. *Rec. Zool. Suis.*, 3: 314–515.
- RÍOS, B., O. DIAZ-DIAZ & V. GOMEZ-PAIVA. 2014. Syllidae (Annelida: Polychaeta) asociados a *Tedania ignis* (Porifera: Tedaniidae) en laguna La Restinga, Isla Margarita, Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela*, 53(2): 235-240.
- RODRÍGUEZ, G. & A. ESTEVES. 1969. Estudios hidrobiológicos en el estuario de Maracaibo. En: *INC Proyecto Maracaibo V Publ. Tec.*,: 83-90.
- ROUSE, G.W. & F. PLEJEL. 2001. Polychaetes. Oxford University Press, Oxford, 354 pp.
- ROUSSET, V., F. PLEJEL, G.W. ROUSE, C. ERSÉUS & M.E. SIDDALL. 2007. A molecular phylogeny of annelids. *Cladistics*, 23: 41–63.
- RÜPPELL, E. & F.S. LEUCKART. 1828. Neue wirbellose Thiere des rothen Meers: 1–22. In: E. RÜPPELL (ed.) *Atlas zu der Reise im nördlichen Afrika*. H. L. Brönnner, Frankfurt am Main: 141 pp.
- SAIZ, SALINAS, J.I. & B. RUTHENSTEINER. 2005. First record of *Ochetostoma* for the Mediterranean Sea. *Spixiana*, 28: 9–11.
- SALAZAR-VALLEJO, S.I. 1996. Lista de especies y bibliografía de poliquetos (Polychaeta) del Gran Caribe. *An. Inst. Biol. Univ. Nac. Autón. UNAM, Ser. Zool.*, 67(1): 11–50.
- SALAZAR-VALLEJO, S.I. 2017. Six new tropical sternaspid species (Annelida, Sternaspidae) with keys to identify genera and species. *Zool. Stud.*, 56: e32
- SALAZAR-VALLEJO, S.I., A. RIZZO, J.A. DE LEÓN-GONZÁLEZ & K. BRAUCO. 2019. Four new Caribbean *Sigambra* species (Annelida, Pilargidae), and clarifications of three other *Sigambra* species. *ZooKeys*, 893: 21-50.
- SALAZAR, S.K. J.E. PÉREZ & C. ALFONSI. 2008. Introducción y extracción de peces ornamentales y otras especies de invertebrados acuáticos en Venezuela. *Saber*, 20(2): 139-148.
- SAN MARTÍN, G. & D. BONE. 1999. Two new species of *Dentatisyllis* and *Branchiosyllis* (Polychaeta: Syllidae: Syllinae) from Venezuela. *Proc. Biol. Soc. Wash.*, 112(2): 319–326.
- SCHMARDA, L.K. 1861. *Neue wirbellose Thiere beobachtet und gesammelt auf einer Reise urn die Erde 1853 bis 1857*. 1. Turbellarian, Rotatorien und Anneliden 2:1-164.
- SCHULZE, A. 2005. Sipuncula (Peanut worms) from Bocas del Toro, Panamá. *Car. J. Sci.*, 41(3): 523-527.
- SCHULZE, A. & G.Y. KAWAUCHI. 2021. Review: How Many Sipunculan Species Are Hiding in Our

- Oceans? *Diversity*, 13, 43. <https://doi.org/10.3390/d13020043>.
- SEESAMUT, T., C. SUTCHARIT, P. JIRAPATRASILP, R. CHANABUN & S. PANHA. 2018. Morphological and molecular evidence reveal a new species of the earthworm genus *Pontodrilus* Perrier, 1874 (Clitellata, Megascolecidae) from Thailand and Peninsular Malaysia. *Zootaxa*, 4496(1): 218–237.
- SELENKA, E. 1885. Report on the *Gephyrea* collected by H.M.S. Challenger during the years 1873–76. Report on the Scientific Results of the Voyage of H.M.S. Challenger during the years 1873–1876. *Zoology*, 13(part 36): 1–25.
- SHAW, G. 1800. XXI. Descriptions of the *Mus Bursarius* and *Tubularia Magnifica*; from Drawings communicated by Major-General Thomas Davies, F.R.S. & L.S. *Trans. Linn. Soc. London*, 5(1): 227-229.
- SILVA-MORALES, I., M.J. LÓPEZ-AQUINO, V. ISLAS-VILLANUEVA, F. RUIZ-ESCOBAR & R. BASTIDA-ZAVALA. 2019. Morphological and molecular differences between the *Amphiamerican* populations of *Antillesoma* (Sipuncula: Antillesomatidae), with the description of a new species. *Rev. Biol. Trop.*, 67(S5) Supl.: 101-109.
- STEPHEN, A.C. 1956. *Amalosoma eddystonense* sp.n. a new species of Bonelliidae. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 35(03): 605–608.
- STEPHENSON, J. 1931. Oligochaeta from Burma, Kenya and other parts of the world. *Proc. Zool. Soc. London*, 1-2: 33-46.
- STRUCK, T.H. 2011. Direction of evolution within Annelida and the definition of Pleistoannelida. *J. Zool. Syst. Evol. Res.*, 49(4): 340-345.
- STRUCK, T.H., C. PAUL, N. HILL, S. HARTMANN, C. HÖSEL, M. KUBE, B. LIEB, A. MEYER, R. TEDEMANN, G. PURSCHKE & C. BLEIDORN. 2011. Phylogenomic analyses unravel annelid evolution. *Nature*, 471: 95-100.
- STRUCK, T.H., A. GOLOMBEK, A., WEIGERT, F.A. FRANKE, W. WESTHEIDE, G. PURSCHKE, C. BLEIDORN & K.M. HALANYCH. 2015. The evolution of annelids reveals two adaptive routes to the interstitial realm. *Curr. Biol.*, 25: 1993–1999.
- TEN BROEKE, A. 1925. Westindische Sipunculiden und Echiuriden. *Bijdr. Dierk.*, 24: 81-96.
- TOVAR-HERNÁNDEZ, M.A. 2005. Redescription of *Chone americana* Day, 1973 (Polychaeta: Sabellidae) and description of five new species from the Grand Caribbean Region. *Zootaxa*, 1070: 1-30
- TREADWELL, A.L. 1921. Leodicidae of the West Indian region. Pub. Carnegie Inst. Washington 293: 131 pp.
- TREADWELL, A.L. 1931. New species of polychaetous annelids from California, Mexico, Puerto Rico, and Jamaica. *Amer. Mus. Novit.*, 482:1–7.
- TREADWELL, A.L. 1924. *Dasychonopsis arenosa*, a new species of polychaetous annelid from Porto Rico. *Am. Mus. Nov.*, 107: 1-2.
- UEBELACKER, J.M. & P.G. JOHNSON 1984: Introduction. *En: Uebelacker, J.M. & P.G. Johnson (eds.) 1984. Taxonomic guide to the Polychaetes of Northern Gulf of Mexico. Final report to the Minerals Management Serv. Vittor & Ass. Inc. Mobile, Alabama, 7 vols.*
- VANEGAS-ESPINOSA, V. 2008. *Poliquetos (Annelida: Polychaeta) presentes en la costa occidental (Zulia-Falcón) de Venezuela*. Trab. Grad. Universidad de Oriente, Cumaná, Venezuela, 290 pp.
- VANEGAS-ESPINOSA, V, O. DÍAZ DÍAZ & I. LIÑERO-ARANA. 2007. Nereididae (Lamarck, 1819) (Annelida: Polychaeta) de la costa occidental de Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela.*, 46 (2):119-127
- WALTON, L.B. 1906. Naididae of Cedar Point, Ohio. *Amer. Nat.*, 40(478): 683-706
- WEIGERT, A. & C. BLEIDORN. 2016. Current status of annelid phylogeny. *Org. Divers. Evol.*, DOI 10.1007/s13127-016-0265-7.
- WEIGERT, A., C. HELM, M. MEYER, B. NICKEL, D. ARENDT, B. HAUSDORF, S.R. SANTOS, K.M. HALANYCH, G. PURSCHKE, C. BLEIDORN & T.H. STRUCKY. 2014. Illuminating the Base of the Annelid Tree Using Transcriptomics. *Mol. Biol. Evol.*, doi:10.1093/molbev/msu080.
- ZABI, G.S. & P. LE LOEUFF. 1993. Revue des connaissances sur la faune benthique des milieux marginelittoraux d’Afrique de l’Ouest Première partie: biologie et écologie des espèces. *Rev. Hydrobiol. Trop.*, 25: 209-251.

RECIBIDO: ABRIL 2021

ACEPTADO: JULIO 2021

INTERACCIONES ALGA-CORAL EN ARRECIFES CORALINOS INVADIDOS POR *Kappaphycus alvarezii* (RHODOPHYTA) EN ISLA CUBAGUA, ESTADO NUEVA ESPARTA, VENEZUELA

JORGE E. BARRIOS-MONTILLA*¹, JUAN PEDRO RUIZ-ALLAIS² & MARIA ELENA AMARO¹

¹*Instituto Oceanográfico de Venezuela, Universidad de Oriente, estado Sucre, Venezuela*

*Autor de correspondencia: *jebarster@gmail.com*

²*Fundación La Tortuga, Puerto La Cruz, Venezuela*

¹*Instituto Oceanográfico de Venezuela, Universidad de Oriente, estado Sucre, Venezuela*

meamaro_2000@yahoo.com

RESUMEN: El alga roja exótica *Kappaphycus alvarezii* introducida con fines comerciales se dispersó lejos de su área de cultivo, invadiendo arrecifes del hidrocoral *Millepora alcicornis* en isla Cubagua, Venezuela. Se comparó la biodiversidad y cobertura coralina en dos arrecifes (invadido y no invadido) usando índices ecológicos y pruebas estadísticas. Se obtuvieron fotocuadratas en 6 transectos para cada arrecife en marzo y abril de 2009, las fotografías permitieron estimar la cobertura de los organismos usando el programa Image-J. Se identificaron 25 animales bentónicos, 81 macroalgas y el pasto marino *Thalassia testudinum*. El alga *K. alvarezii* creció sobre *M. alcicornis* formando talos compactos adheridos al coral, dañándolo por recubrimiento y sombreado. Se observaron marcas de herbivoría en el alga invasora. Las pruebas estadísticas mostraron diferencias significativas entre los arrecifes estudiados. El alga nativa *Caulerpa chemnitzia*, presente en ambas estaciones, aumento su cobertura en el arrecife afectado por el alga exótica, determinándose una relación inversa entre el recubrimiento de estas algas y la cobertura coralina. Se determinó una relación sinérgica entre ambas especies de macroalgas en detrimento del arrecife coralino. La invasión de los corales por *K. alvarezii* puede causar una fase de cambio que modifique la estructura del arrecife o provoque su desaparición.

Palabras claves: Inventario, cobertura coralina, *Millepora alcicornis*, alga invasora, sinergia.

ABSTRACT: The non-native red alga *Kappaphycus alvarezii* introduced for mariculture has spread and impacts the hydrocoral reef *Millepora alcicornis* in Cubagua island, Venezuela. Biodiversity and coral cover were compared in two reefs (invaded and clean) using statistical and ecological tests. Photoquadrats were obtained in 6 transects in each reef in march and april 2009 and estimated the biota cover using the Image-J program. Were identified 25 benthic animals, 81 macroalgae and the seagrass *Thalassia testudinum*. The alga *K. alvarezii* grew on *M. alcicornis* forming compact thalli attached to the coral, destroyed them by shadowing and smothering effects. Grazing by herbivores is evident in invasive algae. Statistical tests showed significant differences between the reefs studied. The native algae *Caulerpa chemnitzia*, present at both sites, increased its covering on the reef affected by the exotic algae, showing an inverse relationship between the cover of these algae and the coral cover. A synergistic relationship was determined between both species of macroalgae to the detriment of the coral reef. The invasion of corals by *K. alvarezii* can lead to a phase of change that modifies the structure of the reef or causes its disappearance.

Key words: Inventory, coral cover, *Millepora alcicornis*, invader seaweed, synergy.

INTRODUCCIÓN

La creciente demanda de los organismos marinos y la consecuente sobreexplotación de los recursos disponibles han propiciado el desarrollo de paquetes tecnológicos que favorecen el cultivo de unas pocas especies. En el caso de las algas marinas se destaca el éxito de *Kappaphycus alvarezii* (Gigartinales, Rhodophyta), especie productora de carragenina originaria de las Filipinas que por su fácil propagación, bajos costos de cultivo y un mercado relativamente seguro, ha sido introducida en muchas costas tropicales y subtropicales alrededor del mundo (ASK *et al.* 2003; PIRANI *et al.* 2008 EGGERTSEN & HALLING 2021).

En 1996 se inició en la península de Araya y la isla de Coche (Venezuela) el cultivo de *K. alvarezii* mediante el método de cuerdas suspendidas en aguas abiertas (RINCONES & RUBIO 1999), diseminándose desde las zonas iniciales de cultivo y distribuyéndose en una amplia zona de los estados Sucre y Nueva Esparta (BARRIOS 2005), formando frecuentes arribazones en algunas zonas de la isla de Margarita. Una de las principales causas de introducción de organismos en lugares alejados de sus áreas naturales de distribución son los cultivos de especies seleccionadas por sus cualidades comerciales, las cuales pueden pasar accidental o intencionalmente desde sus lugares de cultivo hacia el ambiente circundante (ALIDOOST-SALIMI *et al.* 2021).

En relación a las algas cultivadas existen numerosos ejemplos de especies introducidas invasoras, así tenemos la afectación de corales por las algas *K. alvarezii*, *K. striatum* y *Gracilaria salicornia* en la isla de O'ahu, Hawaii, USA (RODGERS & COX 1999; COKLIN & SMITH 2005). En Venezuela, BARRIOS *et al.* (2007) observaron el blanqueamiento de corales por el alga introducida *K. alvarezii* en isla Cubagua, CHANDRASEKARAN *et al.* (2008) informaron sobre la dispersión y establecimiento de *K. alvarezii* proveniente de cultivos sobre coral muerto y vivo en la isla de Kurusadai (India) y SELLERS *et al.* (2015) encontraron en el 2013 a esta rodofita en arrecifes coralinos, praderas de fanerógamas marinas y raíces de mangle cerca de cultivos abandonados en Bocas del Toro (Panamá).

Las comunidades coralinas están compuestas por una asociación de especies de diferentes grupos biológicos y se consideran como las más complejas y de mayor productividad del ambiente marino (SANT *et al.* 2002). En algunas áreas costeras del nor-oriental de Venezuela es dominante en aguas someras el hidrocoral *Millepora alcicornis* (RAMÍREZ-VILLARROEL 2001); es una especie pionera de rápido crecimiento resistente al oleaje y la sedimentación (LEWIS 1996). Los milleporidos constituyen un hábitat importante para numerosas especies de invertebrados y peces (DE LA CRUZ-FRANCISCO *et al.* 2016).

La distribución y abundancia del bentos de un arrecife coralino se puede estudiar al comparar la cobertura de los diferentes organismos sésiles que lo integran (DÍAZ-PULIDO *et al.* 2004), resaltando por su importancia en los arrecifes caribeños las macroalgas (LITTLER & LITTLER 2000) y octocorales (BAYER 1961; SÁNCHEZ *et al.* 1997), entre otros.

El propósito del presente estudio fue determinar las especies del bentos en arrecifes de *M. alcicornis* afectados o no por el alga exótica *K. alvarezii* en la isla de Cubagua (Venezuela), mediante el reconocimiento de su biodiversidad, la estimación de algunos índices comunitarios y el empleo de métodos multivariados para conocer los efectos del alga en el coral e identificar variaciones recurrentes entre áreas del complejo arrecifal a escala local.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio: La isla de Cubagua, con 23 km² (10°47'-10°51'N y 64°8'-64°14'O), tiene una longitud máxima de 7 km en el eje este-oeste y una anchura de

5 km; se encuentra a 8 km al sur de la isla de Margarita y 15 Km al oeste de isla de Coche, con las que integra el estado Nueva Esparta (CERVIGÓN 1997; RAMÍREZ-VILLARROEL 2008). Se establecieron dos estaciones a 800 metros de la costa en el extremo este de la isla que abarcaron un área de 252 m² de parche coralino cada una, la estación 1 (10°48'57"N; 64°08'08"O) estaba colonizada por *K. alvarezii*, mientras que la estación 2 (10°49'03"N; 64°08'08"O) cercana a la primera estación, no se encontraba invadida por *Kappaphycus* (Fig. 1).

La isla de Cubagua no presenta arrecifes estructurados, sólo existen parches coralinos con abundantes octocorales a poca profundidad. La mayor abundancia y diversidad de especies de la fauna coralina se encuentra hacia las costas norte y este, donde predominan fondos rocosos (RAMÍREZ-VILLARROEL 2001).

Metodología de campo: Para este trabajo se utilizó equipo autónomo SCUBA y buceo libre. Las zonas a ser estudiadas se visitaron en marzo y abril de 2009, en cada estación se colocaron en los parches coralinos 6 transectos de 21 m perpendiculares a la costa, separados uno de otro a intervalos de 2 m (Fig. 2).

Se tomaron fotografías con una cámara submarina digital Sea & Sea, DX 800, de 8.2 mega píxeles de resolución, según los procedimientos de COYER & WITMAN (1990), que incluyó el uso de un cuadrápodo adosado a una fotocudrata, correspondiendo cada imagen tomada a un área de 0,4 m² (Fig. 2).

Se realizó un muestreo sistemático lineal, ubicando las unidades muestrales una tras otra para la obtención del material fotográfico. Para medir el porcentaje de cobertura de los organismos se analizaron las fotos utilizando el software de procesamiento de imágenes Image-J (CONKLIN & SMITH 2005).

La identificación de los corales se hizo parcialmente *in situ* durante las inmersiones, considerando los atributos morfológicos que distinguen las especies, complementando el estudio con registros fotográficos y algunas muestras que fueron conservadas por refrigeración, utilizando como referencias los trabajos de BAYER (1961), GONZÁLEZ (1970), RAMÍREZ-VILLARROEL (2001) y HUMANN & DELOACH (2006). Los equinodermos se identificaron con ayuda de los trabajos de HENDLER *et al.* (1995) y GÓMEZ & HERNÁNDEZ-ÁVILA (2011).

Las macroalgas colectadas en la zona de estudio se preservaron en formalina al 4% en agua de mar y

se estudiaron tanto ejemplares completos como cortes anatómicos, los cuales se observaron con ayuda de equipo óptico. Para la identificación se utilizaron las claves de TAYLOR (1960), DAWES & MATHIESON (2008) y LITTLER & LITTLER (2000), y las bases de datos de GUIRY & GUIRY (2021) y WEB FICOFLOTA VENEZUELA (2021).

Índices comunitarios: Una vez estimada la cobertura y el número de especies por muestra de los diferentes grupos taxonómicos se utilizó la información obtenida para la determinación de la riqueza específica según MARGALEF (1995), diversidad de SHANON-WEAVER (1949) y equidad de LLOYD & GHELARDI (1964).

Análisis estadísticos: Debido a que los datos no cumplían con los supuestos de la ANOVA, se realizó la prueba de Kruskal-Wallis para determinar si habían diferencias significativas en la cobertura de las especies dominantes entre estaciones y transectos; se usó además la correlación de Pearson para comparar la abundancia de las algas dominantes y corales en ambas estaciones, utilizando el programa STATGRAPHIC plus versión 4.1.

Adicionalmente se aplicó un escalamiento multidimensional no métrico (nMDS) para visualizar las diferencias entre los diferentes grupos de organismos de acuerdo con la ubicación de las estaciones. Los datos de cobertura para los análisis fueron transformados

previamente a raíz cuarta para crear una matriz de disimilitud de Bray-Curtis, empleándose el programa Primer 6 & Permanova (CLARKE & GORLEY 2006).

RESULTADOS

En los dos arrecifes se encontraron abundantes colonias del octocoral *Plexaura flexuosa* y de los corales blandos *Zoanthus pulchelus*, *Palythoa grandis* y *P. caribaeorum*, además de los corales pétreos *Diploria strigosa*, *D. labyrinthiformis*, *Siderastrea siderea* y *Colpopyllia natans*, fue común la presencia de la anémona *Stichodactyla helianthus* formando agregaciones compactas de numerosos individuos sobre el coral y arena, se observaron también los erizos *Trineustes ventricosus* y *Diadema antillarum* (Fig. 3), además se observaron varias especies de esponjas, ascidias y moluscos (no identificados en este trabajo). El listado de invertebrados bentónicos registrados totalizó 25 especies: 3 corales blandos, 1 anémona, 8 corales escleractíneos, 7 corales octocoralios, 1 coral milepórido y 5 equinodermos (Tabla 1).

Entre las colonias de *M. alcornis* se observaron franjas con arena, cochas de moluscos y coral fragmentados, además de parches dispersos de *T. testudinum*. Se identificaron 81 macroalgas: 26 Chlorophyta, 12 Heterokontophyta y 43 Rhodophyta (Tabla 1).



Fig. 1. Ubicación geográfica de los sitios de muestreo en isla Cubagua, estado Nueva Esparta, Venezuela.

Se observó solamente la variante verde de *K. alvarezii* adherida al substrato coralino, evidenciándose la muerte de las colonias de *M. alcornis* afectadas. El alga invasora mostró pérdida de porciones apicales y cicatrices causadas por el consumo de los herbívoros, la morfología típica arborescente del alga se mantuvo entre las ramificaciones menos expuestas de *Millepora*.

Los dos parches coralinos estudiados presentaron una estructura comunitaria similar en donde el hidrocoral *M. alcornis* fue la especie dominante. El resumen estadístico de los valores de cobertura de las diferentes especies por estación se presenta en la Tabla 2. La diferencia principal entre ambas estaciones estuvo determinada por la invasión de *K. alvarezii* y el sobre crecimiento de *Caulerpa chemnitzia* en la estación 1, en donde llegaron a ser más abundantes que

M. alcornis en algunas áreas. Por el contrario, en la estación 2, que estuvo libre de *K. alvarezii*, la cobertura de *C. chemnitzia* fue mucho menor. Es importante destacar que *C. chemnitzia* fue el alga más abundante en ambos arrecifes.

En cuanto a los valores de cobertura de *K. alvarezii* en la estación 1, esta presentó un valor promedio de 10,5 % con un rango entre 7,34 y 14,91 % (Fig. 4), sin diferencias significativas entre los transectos, lo que indica una distribución homogénea del alga en el arrecife invadido.

En la figura 5 se comparan los valores medios de cobertura de *M. alcornis*, *K. alvarezii* y *C. chemnitzia*, esta última presentó un mayor porcentaje de cobertura en la estación 1 con respecto a la estación 2, libre de *K. alvarezii*.

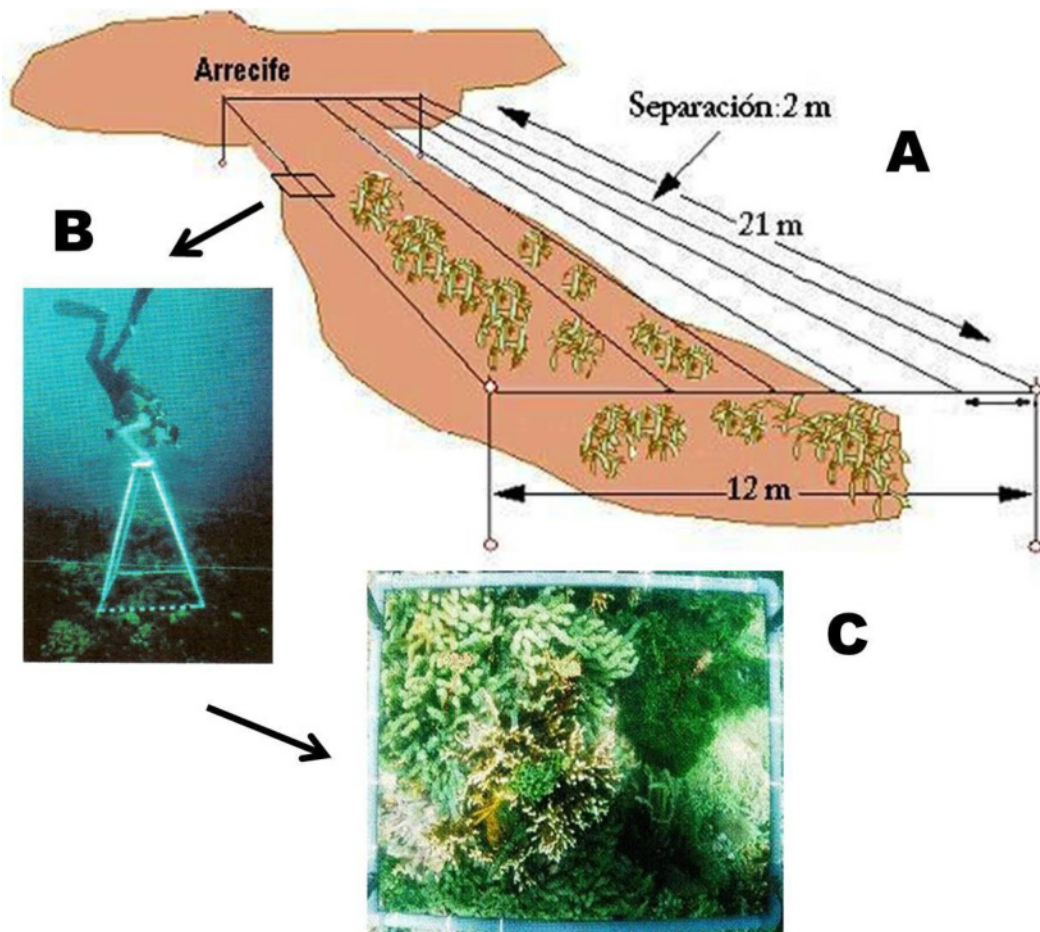


Fig. 2. Delimitación del área de muestreo y obtención de fotocuadratas. A: Disposición de transectos en el arrecife. B: Muestreo fotográfico con ayuda de un cuadrápodo. C: Fotocuadrata mostrando las macroalgas *K. alvarezii* y *C. chemnitzia* sobre *M. alcornis*.

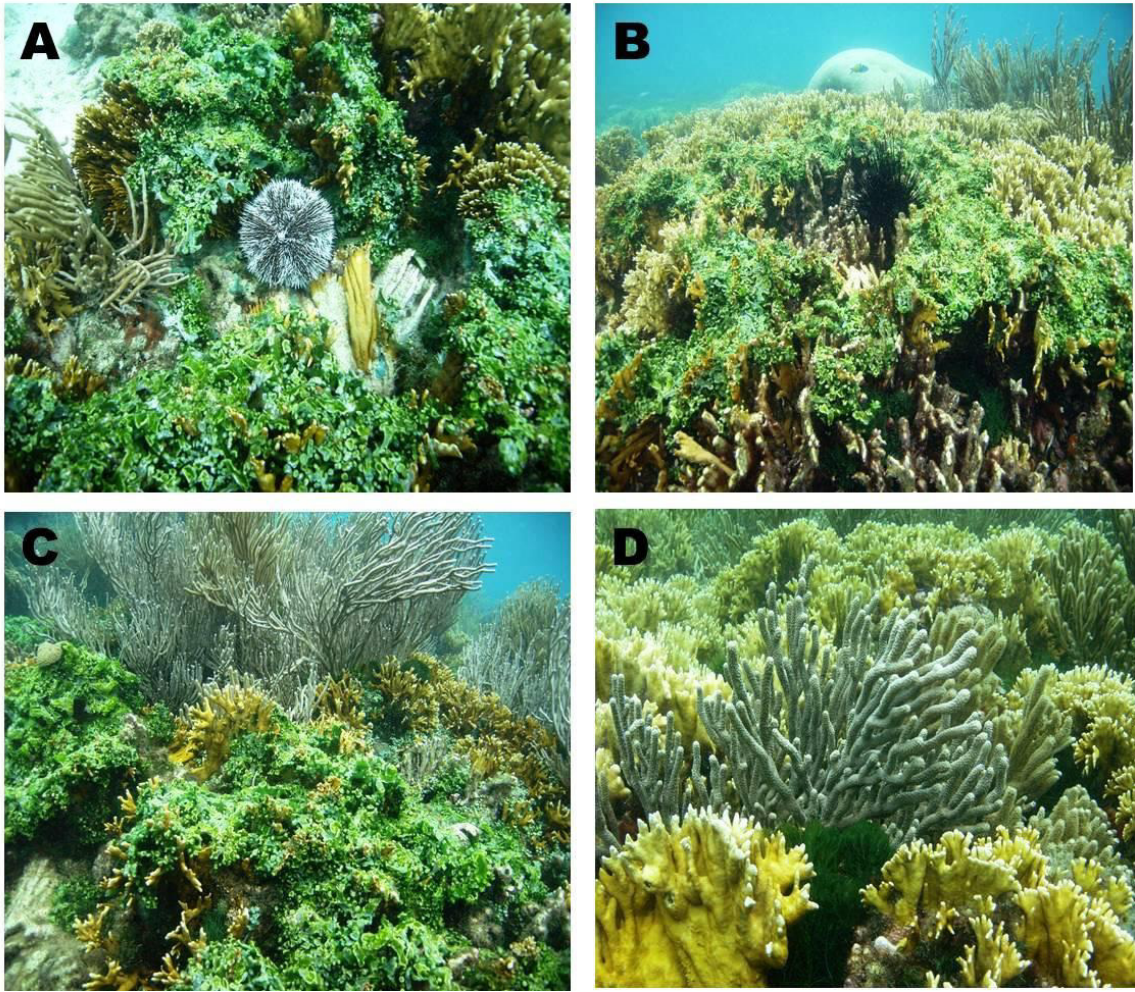


Fig. 3. Estación 1: A) El erizo *T. ventricosus* consumiendo al alga *K. alvarezii*. B) En el centro de la foto, único ejemplar de *D. antillarum* observado durante el estudio. C: Vista general del arrecife de *M. alcicornis* con una importante cobertura del alga invasora *K. alvarezii*. Estación 2: D) Arrecife de *M. alcicornis* libre del alga invasora y colonias del octocoral *P. flexuosa*, al centro el alga verde *B. pennata* var. *lepieurii*.

En la estación 1 se encontró una correlación negativa ($r = -0,70$) entre el porcentaje de cobertura de *K. alvarezii* y el porcentaje de cobertura de los corales (Fig. 6). También se obtuvo una relación inversa entre la abundancia de *C. chemnitzia* y el porcentaje de cobertura de los corales en el parche invadido y una correlación ligeramente positiva en la zona libre de *K. alvarezii* (Fig. 7).

La prueba de Kruskal-Wallis mostró diferencias significativas ($p = 0,01$) de los valores de cobertura coralina entre la estaciones 1 y 2, al igual que en el caso de *C. chemnitzia*, que mostró diferencias significativas entre ambas estaciones (Fig. 8).

El MDS evidenció diferencias significativas entre ambas estaciones, formándose dos grupos correspondientes a las estaciones 1 y 2 (Fig. 9).

Los índices de diversidad y equidad para los corales fueron muy bajos debido a la dominancia del *M. alcicornis* en ambas localidades, en la estación 1 la riqueza varió de 5 a 2 especies, con una diversidad máxima de 0,84 bits/ind; la mayor equidad fue de 0,52 (H' media: 0,47 bits/ind, J media: 0,31). En la estación 2 la mayoría de los transectos presentaron 4 especies de coral, una diversidad media de 0,2 bits/ind y una equidad media de 0,2; la máxima diversidad fue de 0,33 bits/ind (Fig. 10).

Al comparar los valores de diversidad coralina se determinó que no hubo diferencias significativas entre estaciones (KW = 0,78; $p > 0,05$), ni entre transectos (KW = 0,26; $p > 0,05$). Algo similar se determinó con los valores de equidad: estaciones (KW = 0,17; $p > 0,05$) y transectos (KW = 0,64; $p > 0,05$).

Cuando relacionamos la diversidad por transecto y los porcentajes de cobertura de *K. alvarezii* en la

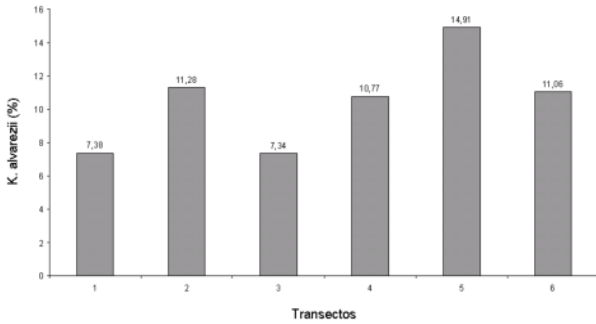


Fig. 4. Porcentaje de cobertura de *K. alvarezii* por transecto en la estación 1.

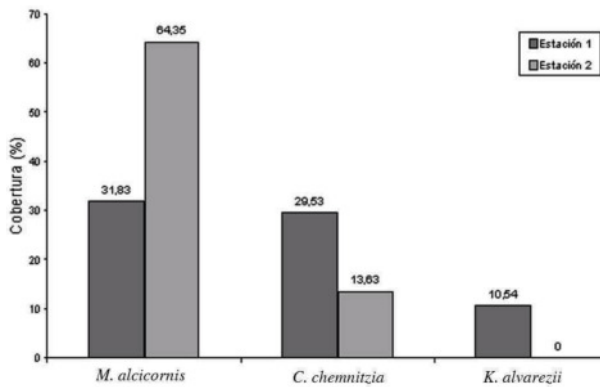


Fig. 5. Valores medios de porcentaje de cobertura de las especies más abundantes en las estaciones de muestreo.

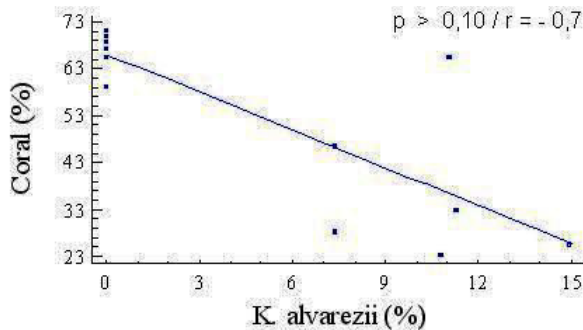


Fig. 6. Correlación entre los valores de cobertura de *K. alvarezii* y de los corales en la estación 1.

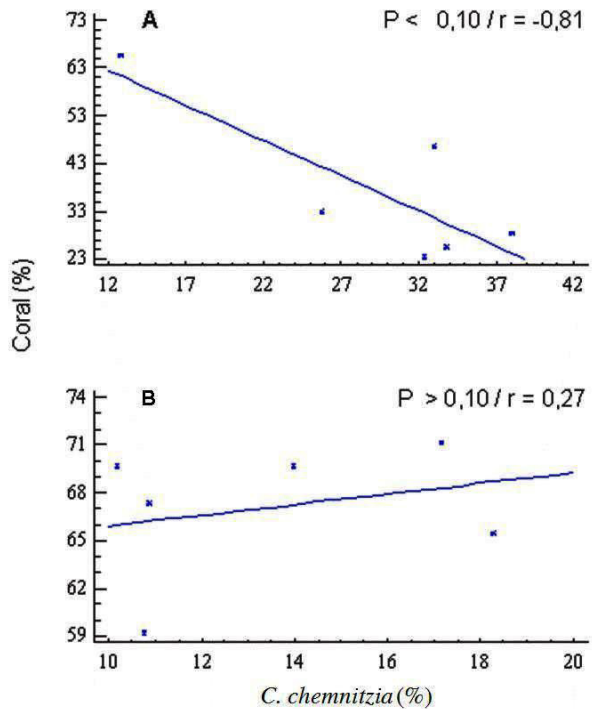


Fig. 7. Correlación entre los valores de cobertura de *C. chemnitzia* y de los corales en las estaciones 1 (A) y 2 (B).

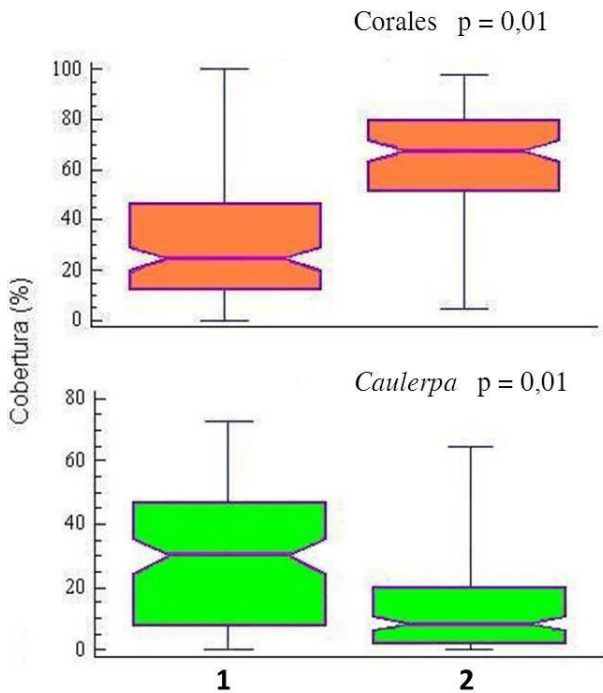


Fig. 8. Diagrama de caja de comparación entre las coberturas de los corales y *C. chemnitzia* de las estaciones 1 y 2 (prueba Kruskal-Wallis, P: valores).

estación 1, observamos una correlación negativa fuerte ($r = -0,70$) entre ambas variables (Fig. 11).

DISCUSIÓN

El arrecife coralino evaluado en isla Cubagua presentó una composición biológica típica para las costas poco profundas del nororiente de Venezuela, las especies de coral identificadas son comunes en la isla (RAMÍREZ-VILLARROEL 2001). Por su parte, VELÁZQUEZ-BOADAS & RODRÍGUEZ (2012) inventariaron la mayoría

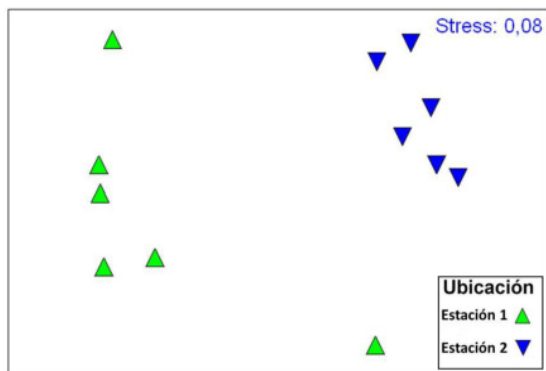


Fig. 9. Ordenación MDS de la comunidad arrecifal entre las estaciones 1 (invadida) y 2 (no invadida).

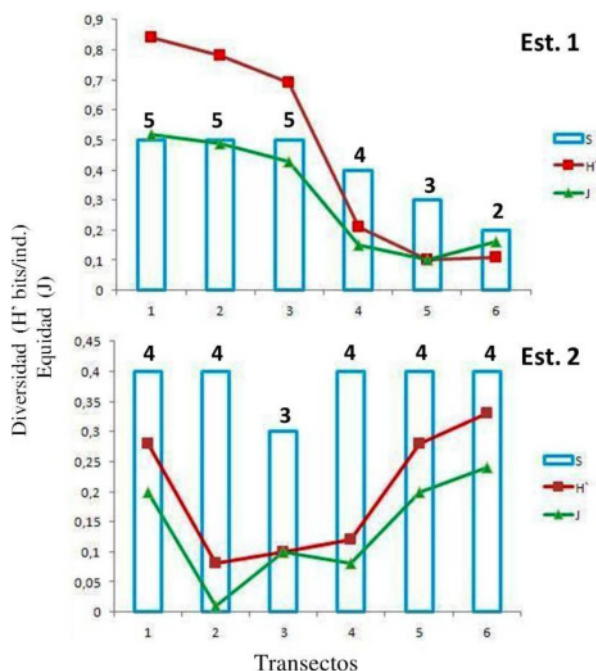


Fig. 10. Índices ecológicos: riqueza específica (S, valores resaltados sobre cada barra), equidad (J) y diversidad (H' : bits/ind), de los corales para cada transecto de las estaciones 1 y 2 en la costa este de isla Cubagua.

de las macroalgas identificadas en el presente trabajo, excepto *C. membranacea*, *B. hypnoides*, *H. opuntia*, *E. rallsiae*, *P. boergesenii*, *J. capillacea*, *P. subtilissima* y *C. variabile*, que son nuevos registros para Cubagua.

Los arrecifes coralinos dominados por hidrocorales hermatípicos son frecuentes en zonas con fuertes estresores ambientales, de estos el género *Millepora* es el más importante en el mar Caribe (CALDER & CAIRNS 2009), destacándose *M. alcicornis* por formar complejas estructuras en las crestas arrecifales que soportan el impacto del oleaje (LEWIS 2006). Esta especie se encuentra muy bien distribuida en las islas y litorales costeros de Venezuela (RAMÍREZ-VILLARROEL 2001), es dominante en el Parque Nacional Mochima y golfo de Cariaco (SANT *et al.* 2002), configurando extensas formaciones en la punta sureste de isla Cubagua (CERVIGÓN 1989).

El arrecife estudiado se puede asignar como perteneciente al tipo *Millepora-Palythoa*-algas coralináceas costosas, típico de zonas continentales (DÍAZ-PULIDO *et al.* 2004), ocupando una zona transicional ya que las colonias de *Millepora* están entremezcladas con porciones arenosas y parches de *Thalassia*.

La diversidad de los corales en Cubagua es baja motivado a la influencia de la surgencia costera que mantiene baja la temperatura del agua durante gran parte del año (CERVIGÓN 1997), a lo cual podemos agregar factores antropogénicos como la pesca excesiva y el incremento de actividades recreacionales que ejercen una fuerte presión sobre estos arrecifes (RAMÍREZ-VILLARROEL 2001; RANGEL & TAGLIAFICO 2016).

Las mayores desviaciones estándar de los valores de cobertura de los diferentes organismos en la estación 1

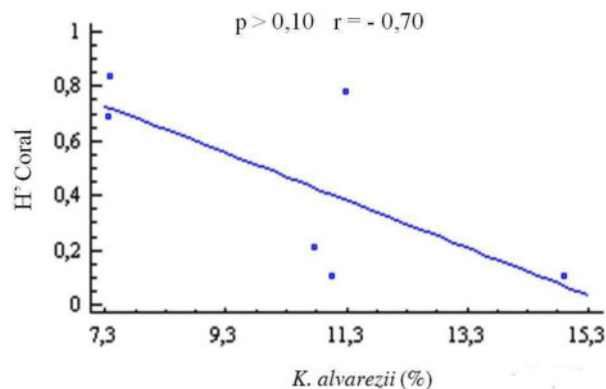


Fig. 11. Correlación entre los valores de diversidad (H') de los corales y el porcentaje de cobertura de *K. alvarezii* en la estación 1.

reflejan una mayor heterogeneidad en el sustrato por la presencia de zonas recubiertas por algas, áreas muertas y la presencia de especies oportunistas como *Z. pulchelus*, además la correlación negativa entre la cobertura de *K. alvarezii* y los corales es un indicador del efecto negativo que tiene la invasión del alga sobre el arrecife, por el contrario, en la estación 2 predomina la cobertura de colonias vivas de *M. alcicornis*. SMITH (2003) encontró correlaciones negativas entre el recubrimiento de macroalgas y la abundancia de corales.

En muchas áreas costeras del Caribe se ha observado una disminución en la cobertura de coral vivo, lo cual se ha relacionado con procesos de sedimentación (CORTÉS & LEÓN 2002). En nuestro trabajo se descarta este proceso como causa de la disminución de cobertura coralina ya que la isla es sumamente árida y no existen cursos de agua. Las condiciones fisicoquímicas y profundidad son idénticas para ambas estaciones, por lo que es improbable que las diferencias encontradas se deban a estos factores.

La presencia masiva de *K. alvarezii* incide en la pérdida de cobertura de *M. alcicornis* al provocar su muerte y acelerar la disgregación del arrecife al fragmentarse las estructuras coralinas dañadas. CHANDRASEKARAN *et al.* (2008) señalaron la pérdida de la integridad y posterior debilitamiento del esqueleto de *Acropora* spp. recubierto por *K. alvarezii* en la India. Las pocas especies de corales escleractineos encontrados en este estudio resultaron menos afectadas por *Kappaphycus*, como el caso de *D. strigosa*, que sólo presentó daños en las bases de las colonias, dificultando la forma redondeada de estos corales la adherencia del alga. LIRMAN (2001) señala que las formas masivas de coral mantienen la cobertura de tejido vivo sobre toda la superficie de la colonia y la competencia con las algas se concentra al perímetro de esta, donde existen áreas muertas disponibles para la colonización. En el caso de las gorgonias como *P. flexosa*, su morfología limita el contacto con el alga al pie de la colonia, en el área próxima al sustrato; las formas ramificadas y erguidas de los gorgonáceos favorecen su presencia en lugares donde las especies de corales pétreos están más restringidas (ALCOLADO 1990).

Nuestros resultados coinciden con los obtenidos por algunos investigadores en estudios realizados en Hawái con *K. alvarezii*, WOO *et al.* (1999) demostraron mediante series fotográficas de tiempo, que el alga crecía

y formaba densos mantos sobre el coral vivo, reportando porcentajes de cobertura media del 40%, por su parte SMITH *et al.* (2002) encontraron coberturas de un 80% de *Kappaphycus* sobre arrecifes coralinos. En la India se registró la invasión y desarrollo exitoso de *K. alvarezii* sobre colonias vivas del coral *Acropora* spp. matándolas por asfixia y sombreado (CHANDRASEKARAN *et al.* 2008).

El recubrimiento de *M. alcicornis* por *K. alvarezii* en Cubagua propició el crecimiento masivo de *C. chemnitzia* en el área invadida, aumentando el área de blanqueamiento coralino. En la estación 1 el porcentaje de cobertura promedio de *C. chemnitzia* fue mayor que en el parche coralino libre de *K. alvarezii*, la suma de la cobertura de ambas especies en la estación 1 mostró que el 40% del coral se hallaba cubierto por las dos macroalgas. En la estación 2 el alga *C. chemnitzia* se observó principalmente hacia las porciones basales de *Millepora*. En el mar Adriático ha sido reportado el crecimiento de *C. racemosa* sobre bancos de coral madreporario *Cladocora caespitosa*, causando la retracción de pólipos y blanqueamiento de las colonias (ZULJEVIC & NIKOLIC 2008).

El género *Caulerpa* está caracterizado por tener estolones con variados tipos de frondas flexibles y un profuso conjunto de rizoides en diferentes partes del talo reptante que la fijan fuertemente sobre el sustrato (CARNEIRO *et al.* 2019), por lo que puede desarrollarse en lugares con fuertes corrientes y oleaje; además su estructura la protege contra la irradiación excesiva (GACIA *et al.* 1996), lo cual resulta ventajoso cuando crece en arrecifes tropicales poco profundos (COLLADO-VIDES & ROBLEDO 1999).

La destrucción de tejidos del coral libera sustancias orgánicas, favoreciendo a los organismos capaces de absorberlas, por lo que el coral afectado por *Kappaphycus* o *Caulerpa* puede aportar sustancias asimilables al medio circundante. HAYASHI *et al.* (2008) demostraron que *K. alvarezii* tiene una alta capacidad para remover nutrientes del ambiente y competir exitosamente con otros organismos autótrofos, presentando una elevada tasa de absorción de nitrógeno de las aguas circundantes (DY & YAP 2001). Un estudio del efecto de *K. alvarezii* cultivado en la bahía de Palk (Tamil Nadu, India) demostró que la declinación de los nutrientes en la columna de agua por el crecimiento del alga afectaba negativamente a las comunidades planctónicas y al meiobentos del área de cultivo (RAJARAM *et al.* 2021).

Tabla 1. Lista de especies de la flora y fauna identificadas en los arrecifes estudiados en la costa este de Isla Cubagua, estado Nueva Esparta, Venezuela.

PHYLUM	PHYLUM
ORDEN	ORDEN
FAMILIA	FAMILIA
ESPECIE	ESPECIE
CHLOROPHYTA	SPHACELARIALES
ULVALES	SPHACELARIACEAE
ULVACEAE	<i>Sphacelaria novae-hollandiae</i> Sonder
<i>Ulva clathrata</i> (Roth) C. Agardh	<i>S. rigidula</i> Kützing
<i>U. flexuosa</i> Wulfen	DICTYOTALES
<i>U. lactuca</i> Linnaeus	DICTYOTACEAE
<i>U. reticulata</i> Forsskål	<i>Canistrocarpus cervicornis</i> (Kütz.) D'Paula & D'Clerck
CLADOPHORALES	<i>Dictyopteria delicatula</i> Lamouroux
CLADOPHORACEAE	<i>Dictyota bartayresiana</i> Lamouroux
<i>Chaetomorpha antennina</i> (Bory) Kützing	<i>D. menstrualis</i> (Hoyt) Schn., Hörning & Weber-Peu
<i>C. gracilis</i> Kützing	<i>D. mertensii</i> (Martius) Kützing
<i>C. linum</i> (Müller) Kützing	<i>Padina antillarum</i> (Kützing) Piccone
<i>Cladophora montagneana</i> Kützing	<i>P. boergesenii</i> Allender & Kraft
<i>C. prolifera</i> (Roth) Kützing	FUCALES
<i>C. vagabunda</i> (Linnaeus) Hoek	SARGASSACEAE
SIPHONOCLADALES	<i>Sargassum polyceratium</i> Montagne
BOODLEACEAE	RHODOPHYTA
<i>Boodlea composita</i> (Harvey) Brand	ERYTHROPELTIDALES
<i>Cladophoropsis membranacea</i> (C. Agardh) Børgesen	ERYTHROTRICHIACEAE
<i>Phyllocladon anastomosans</i> (Harvey) Kraft & Wynne	<i>Erythrotrichia carnea</i> (Dillwyn) J. Agardh
VALONIAACEAE	<i>Sahlingia subintegra</i> (Rosenvinge) Kornmann
<i>Valonia macrophysa</i> Kützing	BONNEMAISONIALES
BRYOPSIDALES	BONNEMAISONIACEAE
BRYOPSIDACEAE	<i>Asparagopsis taxiformis</i> (Delile) Trevisan
<i>Bryopsis hypnoides</i> Lamouroux	CORALLINALES
<i>B. pennata</i> var. <i>leprieurii</i> (Kützing) Collins & Hervey	HAPALIDIACEAE
CAULERPACEAE	<i>Lithothamnion</i> sp.
<i>Caulerpa chemnitzia</i> (Esper) Lamouroux	CORALLINACEAE
<i>C. cupressoides</i> (West) C. Agardh	<i>Hydrolithon farinosum</i> (Lamou.) Penrose & Chamb.
<i>C. macrophysa</i> Sonder & Kützing	<i>Neogoniolithon</i> sp.
<i>C. mexicana</i> Sonder & Kützing	<i>Amphiroa fragilissima</i> (Linnaeus) Lamouroux
<i>C. racemosa</i> (Forsskål) J. Agardh	<i>Jania capillacea</i> Harvey
<i>C. sertularioides</i> (Gmelin) Howe	<i>J. pedunculata</i> var. <i>adhaerens</i> (Lamouroux) Harvey,
<i>C. sertularioides</i> f. <i>brevipes</i> (J. Agardh) Svedelius	Woelkerling & Reviere
CODIACEAE	NEMANIALES
<i>Codium repens</i> P. Crouan & H. Crouan	GALAXAURACEAE
<i>C. taylorii</i> Silva	<i>Galaxaura rugosa</i> (Ellis & Solander) Lamouroux
HALIMEDACEAE	LIAGORACEAE
<i>Halimeda opuntia</i> Lamouroux	<i>Liagora ceranoides</i> Lamouroux
HETEROKONTOPHYTA	CERAMIALES
ECTOCARPALES	CALLITHAMNIACEAE
ACINETOSPORACEAE	<i>Crouania attenuata</i> (C. Agardh) J. Agardh
<i>Hinckia mitchelliae</i> (Harvey) Silva	CERAMIACEAE
ECTOCARPACEAE	<i>Centroceras clavulatum</i> (C. Agardh) Montagne
<i>Ectocarpus rallsiae</i> Vickers	<i>C. gasparinii</i> (Meneghini) Kützing

- Ceramium diaphanum* (Lightfoot) Roth
C. nitens (C. Agardh) J. Agardh
 DASYACEAE
Dasya baillouviana (Gmelin) Montagne
D. corymbifera J. Agardh
 RHODOMELACEAE
Acanthophora muscoides (Linnaeus) Bory
A. spicifera (Vahl) Børgesen
Bryocladia thrysigera (J. Agardh) Schmitz
Chondria dasyphyla (Woodward) C. Agardh
C. sedifolia Harvey
Herposiphonia secunda (C. Agardh) Ambrom
Laurencia dendroidea (J. Agardh)
L. microcladia Kützing
L. obtusa (Hudson) Lamouroux
Palisada perforata (Bory) Nam
Polysiphonia subtilissima Montagne
Yuzurua poiteaui (Lamouroux) Martin-Lescanne
 SPYRIDIAEAE
Spyridia clavata Kützing
 GELIDIALES
 GELIDIACEAE
Gelidium pusillum (Stackhouse) Le Jolis
 PTEROCLADIACEAE
Pterocladia bartlettii (Taylor) Santelices
 GIGARTINALES
 CYSTOCLONIAEAE
Hypnea cornuta (Kützing) J. Agardh
H. musciformis (Wulfen) Lamouroux
H. spinella (C. Agardh) Kützing
Kappaphycus alvarezzi (Doty ex Silva)
 PHYLLOPHORACEAE
Gymnogongrus tenuis J. Agardh
 GRACILARIALES
 GRACILARIAEAE
Gracilaria cervicornis (Turner) J. Agardh
G. mammillaris (Montagne) Howe
 HALYMENIALES
 HALYMENIAEAE
Grateloupia filicina (Lamouroux) C. Agardh
 RHODYMENIALES
 CHAMPIACEAE
Champia parvula (C. Agardh) Harvey
 LOMENTARIAEAE
Ceratodictyon variable (Grev. & J. Agardh) Norris
 MAGNOLIOPHYTA
 HYDROCHARITALES
 HYDROCHARITACEAE
Thalassia testudinum Banks ex König
- CNIDARIA
 MILLEPORINA
- MILLEPORIDAE
Millepora alcicornis (Linnaeus, 1758)
 ZOANTHARIA
 SPHENOPIDAE
Palythoa caribaeorum (Duchassaing & Mich., 1860)
Palythoa grandis (Verrill, 1900)
 ZOANTHIDAE
Zoanthus pulchelus (Duchassaing & Mich., 1864)
 ACTINARIA
 STICHODACTYLIDAE
Stichodactyla helianthus (Ellis, 1768)
 ALCYONACEA
 ANTHOTHELIDAE
Erithropodium caribaeroum (Ducha. & Miche. 1860)
 PLEXAURIDAE
Plexaura flexuosa (Lamouroux, 1821)
Eunicea tourneforti (Milne Edwards & Haime, 1848)
Plexaurella dichotoma (Esper, 1791)
Muricea atlantica (Kükenthal, 1919)
M. muricata (Pallas, 1766)
 GORGONIIDAE
Pseudotergorgia acerosa (Pallas, 1766)
 SCLERACTINIA
 FAVIINAE
Favia fragum (Esper, 1788) M. Edw. & Haime, 1848
Diploria labyrinthiformis (L., 1758) Vaughan, 1901
D. strigosa (Dana, 1846) Vaughan & Wells, 1943
Colpopyllia natans (Houttuyn, 1772) Matthai, 1928
 DENDROGYRIIDAE
Dichocoenia stockesii (M. Edw. & Haime, 1848)
 AGARICIIDAE
Agaricia agaricites (Linnaeus, 1758) Dana, 1846
 SIDERASTRAEIDAE
Siderastrea siderea (Ellis & Solander, 1786) Milne
 Edwars & Haime, 1849
 PORITIIDAE
Porites astreoides (Lamarck, 1816)
 ECHINODERMATA
 CIDAROIDA
 CIDARIDAE
Eucidaris tribuloides (Lamarck, 1816)
 DIADEMATOIDA
 DIADEMATIDAE
Diadema antillarum (Philippi, 1845)
 TEMNOPLEUROIDA
 TOXOPNEUSTIDAE
Agaricia agaricites (Linnaeus, 1758) Dana, 1846
Lytechinus variegatus (Lamarck, 1816)
Tripneustes ventricosus (Lamarck, 1816)
 ECHINOIDA
 ECHINOMETRIDAE
Echinometra lucunter (Linnaeus, 1758)

Muchas macroalgas producen sustancias químicas que les permiten competir por el sustrato con otros organismos, o impiden su consumo por los herbívoros. Uno de los mecanismos que hace a *Caulerpa* una invasora exitosa es la producción de sustancias alelopáticas como caulerpina, caulerpinina, caulerpicina, terpenos y alcaloides, que reducen el crecimiento de macrofitas competidoras y resultan tóxicos para muchos herbívoros (BOX *et al.* 2010; MAO *et al.* 2011). Por otra parte, *K. alvarezii* también metaboliza varios compuestos bioactivos (PRABHA *et al.* 2013). En un estudio sobre los compuestos presentes en *K. alvarezii* colectada en isla Cubagua, D'ARMAS *et al.* (2020) encontraron distintos metabolitos secundarios con elevada bioactividad, observando efectos deletéreos de extractos del alga en larvas del crustáceo *Artemia salina* (CL50 < 300 µg.ml⁻¹). En el presente trabajo *K. alvarezii* mostró marcas de herbivoría, por el contrario no fue evidente el pastoreo sobre *C. chemnitzia*. Se ha demostrado que algunos compuestos químicos de las macroalgas son más efectivos en algunos tipos de herbívoros que en otros, por lo que muchos invertebrados pueden establecerse e incluso consumir algas defendidas químicamente (DUFFY & HAY 1994).

Los erizos y peces herbívoros se alimentan de *K. alvarezii*, observándose los peces loros (*Halichoeres bivittatus* y *Sparisoma* sp.) y cirujanos (*Acanthurus* sp.) en el arrecife estudiado. Las algas exóticas no escapan al pastoreo ya que los herbívoros generalistas reemplazan funcionalmente a los consumidores de estas especies en sus áreas geográficas de distribución natural (VERMEIJ *et al.* 2009). En la India, GANESAN *et al.* (2006) reportaron pérdidas superiores al 10% de la biomasa de *Kappaphycus* en granjas de cultivo, señalando a los peces loro *Cetoscaru* sp. y cirujano *Acanthurus* sp. como los principales comensales.

Cubagua ha sido durante muchos años sometida a una explotación pesquera excesiva, lo que ha disminuido las poblaciones de herbívoros marinos (PARRA & RUIZ 2003; TAGLIAFICO *et al.* 2011). En este trabajo, además del erizo *T. ventricosus*, se observó un ejemplar de *D. antillarum*, principal invertebrado herbívoro del Caribe que controla las algas en los ecosistemas arrecifales, lo que muestra la reducida población de este erizo en la zona estudiada, considerándose que 2 ind.m⁻² es la mínima densidad efectiva para la remoción de algas (STEINER & WILLIAMS 2006). La mortandad del 95% de

Tabla 2. Resumen estadístico por especies y tipo de sustrato de los porcentajes de cobertura en las estaciones 1 y 2 de la costa este de isla Cubagua, Venezuela.

Phylum o Clase	Especie	Media		D. Standard		Min - Max	
		E-1	E-2	E-1	E-2	E-1	E-2
Rhodophyta	<i>K. alvarezii</i>	10,53	0,0	11,84	0,0	0 - 56	0
	<i>L. microcladia</i>	0,08	0,20	0,1	0,6	0 - 2	0 - 5
Chlorophyta	<i>C. chemnitzia</i>	29,37	13,69	21,91	14,52	0 - 73	0 - 65
	<i>B. pennata</i>	0,39	0,71	1,07	1,22	0 - 7	0 - 5
Hydrozoa	<i>M. alcicornis</i>	31,65	64,37	25,25	21,07	0 - 100	4 - 98
Anthozoa	<i>S. helianthus</i>	0,34	0,51	0,74	1,08	0 - 6	0 - 7
	<i>Z. pulchelus</i>	1,50	0,57	4,10	3,36	0 - 31	0 - 13
	<i>P. grandis</i>	0,20	0,0	0,5	0,0	0 - 4	0
	<i>P. flexuosa</i>	4,52	1,86	15,42	8,52	0 - 86	0 - 68
	<i>D. strigosa</i>	0,075	0,0	0,002	0,0	0	0,4
Liliopsida	<i>T. testudinum</i>	0,51	2,69	1,26	5,75	0 - 8	0 - 27
Otros		0,965	1,99	0,64	1,08	0 - 4	0 - 7
Substrato muerto		19,87	13,41	20,58	14,98	0 - 88	0 - 86

D. antillarum ocurrida durante el periodo 1983-1984 y sus lentas tasas de recuperación, inciden en el aumento de las poblaciones de algas en los arrecifes caribeños (LESSIOS *et al.* 1984; WILLIAN & POLUNIN 2001). A pesar de los pocos invertebrados herbívoros observados, el evidente pastoreo sobre *K. alvarezii* es un indicio de que los erizos pueden constituir un factor de control de esta alga invasora.

Algunos investigadores señalan que las interacciones positivas entre diferentes algas facilitan el establecimiento de las especies invasoras, provocando efectos adversos sobre los organismos autóctonos (INDERJIT *et al.* 2006). En este estudio se observó una relación sinérgica entre *K. alvarezii* y *C. chemnitzia*: el tipo de crecimiento y compuestos químicos producidos por *K. alvarezii* le permiten establecerse exitosamente sobre *Millepora*, siendo compensado el pastoreo de *Kappaphycus* por su elevada regeneración celular y rápido crecimiento, la muerte del coral aumenta el substrato disponible que es colonizado por *C. chemnitzia*, que presenta un crecimiento estolonífero y es resistente al pastoreo de los herbívoros presentes en la zona, por lo que *C. chemnitzia* pasa a ser una especie oportunista que se expande a expensas del alga exótica.

Una comunidad coralina está experimentando una fase de cambio cuando la presión ejercida por un constante disturbio conlleva a la disminución prolongada de la cobertura de los corales, acompañado del incremento de la cobertura de algún tipo de organismo béntico, por lo general macroalgas, propiciando que haya un cambio de dominancia del substrato de corales a algas, haciendo que la composición de especies de coral varíe o desaparezca, pasando de especies de lento crecimiento a especies de rápido crecimiento (INCODER-UJTL 2014). En isla Cubagua se ha detectado graves daños en las formaciones coralinas de Punta Charagato y Playa Conejo, con áreas coralinas muertas recubiertas del alga *U. lactuca* (RAMÍREZ-VILLARROEL 2001), por lo que la invasión de los corales por el alga exótica *K. alvarezii* en isla Cubagua y su efecto sobre la comunidad coralina puede sumarse a una serie de factores que atentan contra la integridad de los arrecifes de la isla y por extensión, de la región nororiental de Venezuela.

REFERENCIAS

ALCOLADO, P. 1990. *Generalidades sobre las comunidades de esponjas de la macrolaguna del Golfo de Batabano*. En: *El bentos de la macrolaguna*

del Golfo de Batabano. Instituto de Oceanología. Editorial Academia, Cuba. 18-24.

ALIDOOST-SALIMI, P., J. CREED, M. ESCH, D. FENNER, Z. JAAFAR, J. LEVESQUE, A. MONTGOMERY, M. ALIDOOST-SALIMI, J. PATTERSON-EDWARD, K. DIRAVIYA-RAJ & M. SWEET. 2021. A review of the diversity and impact of invasive non-native species in tropical marine ecosystems. *Mar. Biodiv. Rec.* 14(11): 1-19.

ASK E., A. BATIBASAGA, J. ZERTUCHE-GONZÁLEZ & M. DE SAN. 2003. *Three decades of Kappaphycus alvarezii (Rhodophyta) introduction to non-endemic locations*. En: *Proceedings of the 17th International Seaweed Symposium*. Chapman ARO, Anderson RJ, Vreeland V.J. & Davison I.R. (Eds.). Cape Town, South Africa, 28 January- 2 February 2001. Pp. 49-57.

BARRIOS, J. 2005. Dispersión del alga *Kappaphycus alvarezii* (Gigartinales, Rhodophyta) en la región nororiental de Venezuela. *Bol. Inst. Oceanog. Venezuela*, 44: 29-34.

BARRIOS, J., J. BOLAÑOS & R. LÓPEZ. 2007. Blanqueamiento de arrecifes coralinos por la invasión de *Kappaphycus alvarezii* (Rhodophyta) en isla Cubagua, estado Nueva Esparta, Venezuela. *Bol. Inst. Oceanog. Venezuela* 46 (2): 147-152.

BAYER, F.M. 1961. *The Octocorallia of west Indian region. A manual for marine biologists*. The Hauge, Martinus Nijhoff, Netherlands. 373 pp.

BOX, A., A. SUREDA, P. TAULER, J. TERRADOS, N. MARBÀ, A. PONS & S. DEUDERO. 2010. Seasonality of caulerpenyna contente in native *Caulerpa prolifera* and invasive *C. taxifolia* and *C. racemosa* var. *cylindracea* in the western Mediterranean Sea. *Bot. Mar.* 53: 367-375.

CALDER, D. & D. CAIRNS. 2009. *Hydroids (Cnidaria: Hydrozoa) of the Gulf of Mexico*. En: *Gulf of México-origins, and biota, biodiversity*. Felder, D. L. & D. K. Camp (Eds.). Texas A. & M. University Press, College Station, Texas. United States of America. 381-394.

CARNEIRO, V., M. OLIVEIRA-CARVALHO, J. BRITO, F. LIMA & E. GUEDES. 2019. Ocorrência e distribuição do gênero *Caulerpa* J.V. Lamour. (Bryopsidales - Chlorophyta) no estado de Alagoas, Nordeste Brasileiro. *Hoehnea* 46(4): 1-18.

CERVIGÓN, F. 1989. Isla de Cubagua. En: *Islas de Venezuela*. Editorial Arte, Caracas. Venezuela. 26-29.

- CERVIGÓN, F. 1997. *500 años de Cubagua. Atlas de la Isla de Cubagua*. Fundación Museo del Mar, Porlamar, Venezuela. 153 pp.
- CHANDRASEKARAN, S., N. NAGENDRAN, D. PANDIARAJA, N. KRISHNANKUTTY & B. KAMALAKANNAN. 2008. Bioinvasion of *Kappaphycus alvarezii* on corals in the Gulf of Mannar, India. *Curr. Sci.*, 94: 1167-1172.
- CLARKE, K. & R. GORLEY. 2006. *PRIMER v5 (and v6): User manual/tutorial, Primer-E*. Plymouth Marine Laboratory, Plymouth, UK.
- COLLADO-VIDES, L. & D. ROBLEDO. 1999. Morphology and photosynthesis of *Caulerpa* (Chlorophyta) in relation to growth form. *J. Phycol.* 35: 325-330.
- CONKLIN, E. & J. SMITH. 2005. Abundance and spread of the invasive red algae, *Kappaphycus* spp., in Kāneʻohe Bay, Hawaiʻi and an experimental assessment of management options. *Biol. Invasions* 7(6): 1029-1039.
- CORTÉS, J. & A. LEÓN. 2002. *Arrecifes coralinos del Caribe de Costa Rica*. INBio, Heredia. 140 pp.
- D'ARMAS, H., M. NEYRA, M. SEGNINI, L. BRITO & J. BARRIOS. 2020. Composición química y biotoxicidad del alga roja *Kappaphycus alvarezii* Doty (Solieriaceae). *Aquatechnica* 2(1): 31-40.
- DAWES, C. & A. MATHIESON. 2008. *The seaweeds of Florida*. Universidad de Florida. Florida, Estados Unidos. 591 pp.
- DE LA CRUZ-FRANCISCO, V., M. GONZÁLEZ-GONZÁLEZ & L. FLORES-GALICIA. 2016. Distribución de los hábitats bentónicos de la laguna del arrecife Enmedio, sistema arrecifal Lobos-Tuxpan, México. *Rev. Inv. Mar.* 36 (1): 63-78.
- DÍAZ-PULIDO, G., J. SÁNCHEZ, S. ZEA, J. DÍAZ & J. GARZÓN. 2004. Esquemas de distribución espacial en la comunidad bentónica de arrecifes coralinos continentales y oceánicos del Caribe Colombiano. *Rev. Acad. Colomb. Cienc.* 28(108): 337-347.
- DUFFY, J. & M. HAY. 1994. Herbivore resistance to seaweed chemical defense: the roles of mobility and predation risk. *Ecology* 75: 1304-1319.
- DY, D. & H. YAP. 2001. Surge ammonium uptake of the cultured seaweed, *Kappaphycus alvarezii* (Doty) Doty (Rhodophyta: Gigartinales). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 265: 89-100.
- EGGERTSEN, M. & C. HALLING. 2021. Knowledge gaps and management recommendations for future paths of sustainable seaweed farming in the Western Indian Ocean. *Ambio* 50: 60-73.
- GACIA, E., M. LITTLER & D. LITTLER. 1996. The relationships between morphology and photosynthetic parameters within the polymorphic genus *Caulerpa*. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 204: 209-224.
- GANESAN, M., S. THRUPATHI, N. SAHU & N. RENGARAJAN. 2006. *In situ* observation on preferential grazing of seaweed by some herbivores. *Curr. Sci.* 91(9): 1256-1260.
- GÓMEZ, M. & I. HERNÁNDEZ-ÁVILA. 2011. Equinodermos de la bahía de Tunantal, estado Sucre, Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela* 50(2): 209-231.
- GONZÁLEZ, P. 1970. Algunos octocorales de la isla de Margarita, Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Univ. Oriente* 9(1-2): 79-92.
- GUIRY, M. & G. GUIRY. 2021. *AlgaeBase*. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. Disponible en: <http://www.algaebase.org>.
- HAYASHI, L., N. YOKOYA, S. OSTINI, R. PEREIRA & E. BRAGA. 2008. Nutrients removed by *Kappaphycus alvarezii* (Rhodophyta, Solieriaceae) in integrated cultivation with fishes in recirculating water. *Aquaculture* 277: 185-191.
- HENDLER, G., J. MILLER., D. PAWSON & P. KIER. 1995. *Sea stars, sea urchins, and allies Echinoderms of Florida and the Caribbean*. Smithsonian Institution Press, Washington and London. 390 pp.
- HUMANN, P. & N. DELOACH. 2006. *Reef coral identification*. Second edition, third printing. New world publication. Florida, USA. 278 pp.
- INCODER-UJTL. 2014. *Visión integral de los Archipiélagos de Nuestra Señora del Rosario y de San Bernardo. Parte I*. En: *Ambiente y Desarrollo en el Caribe colombiano*, 3(1). Instituto Colombiano de Desarrollo Rural; Universidad Jorge Tadeo Lozano, Seccional Caribe. 112 pp.
- INDERJIT, D., M. RAELETTI & S. KAUSKIK. 2006. Invasive marine algae: An ecological perspective. *Botanic. Rev.* 72 (2):153-178.

- LESSIOS, H., D. ROBERTSON & J. CUBIT. 1984. Spread of *Diadema* mass mortality through the Caribbean. *Science* 226: 335-337.
- LEWIS, J. B. 1996. Spatial distribution of the calcareous hydrozoans *Millepora complanata* and *Millepora squarrosa* on coral reefs. *Bull. Mar. Sci.* 59(1): 188-195.
- LEWIS, J.B. 2006. The biology and ecology of the hydrocoral *Millepora* on coral reefs. *Adv. Mar. Biol.* 50: 1-55.
- LITTLER, D. & M. LITTLER. 2000. *Caribbean Reef Plant*. Editorial Offshore Graphics Inc. Washington, D. C. 542 pp.
- LIRMAN, D. 2001. Competition between macroalgae and corals: effects of herbivore exclusion and increased algal biomass on coral survivorship and growth. *Coral Reef* 19: 392-399.
- LOYD, M. & R. GHELARDI. 1964. A table for calculating the «equitability» component of species diversity. *J. Anim. Ecol.* 33: 217-225.
- MAO, S., D. LIU, X. YU & X. LAI. 2011. A new polyacetylenic fatty acid and other secondary metabolites from the Chinese green alga *Caulerpa racemosa* (Caulerpaceae) and their chemotaxonomic significance. *Biochem. Syst. Ecol.* 39: 253-257.
- MARGALEF, R. 1995. *Ecología*. Editorial Omega, Barcelona, España. 951 pp.
- PARRA, B. & L. RUIZ. 2003. Estructura de la comunidad de peces en la costa oriental de la isla de Cubagua, Venezuela. *Rev. Biol. Trop.*, 51(4): 197-203.
- PIRANI, N., L. HAYASHI, F. BERCHEZ, N. SUMIE & E. CABRAL. 2008. An alternative environmental monitoring approach to nonindigenous species introduced for maricultural purposes: the case of *Kappaphycus alvarezii* (Rhodophyta, Solieriaceae) cultivation in Brazil. *Oecol. Bras.* 12(2): 270-274.
- PRABHA, V., D. PRAKASH & P. SUDHA. 2013. Analysis of bioactive compounds and antimicrobial activity of marine algae *Kappaphycus alvarezii* using three solvent extracts. *Int. J. Pharm. Sci. Res.* 4 (1): 306-310.
- SÁNCHEZ, J., S. ZEA & J. DÍAZ. 1997. Gorgonian communities of two contrasting environments from oceanic Caribbean atolls. *Bull. Mar. Sci.* 61 (2): 61-72.
- SANT, S., A. PRIETO & E. DE ELGUEZABAL. 2002. Composición y estructura de la comunidad de corales en dos localidades del Golfo de Cariaco, Estado Sucre, Venezuela. *Bol. Inst. Oceanog. Venezuela*, 41(1-2): 39-44.
- SELLERS, A., K. SALTONSTALL & T. DAVIDSON. 2015. The introduced alga *Kappaphycus alvarezii* (Doty ex P.C. Silva, 1996) in abandoned cultivation sites in Bocas del Toro, Panamá. *BioInvasions Records* 4(1): 1-7.
- SMITH, J., C. HUNTER & C. SMITH. 2002. Distribution and reproductive characteristics of nonindigenous and invasive marine algae in the Hawaiian island. University of Hawaii Press. *Pacif. Sci.* 56(3): 299-315.
- SMITH, J. 2003. Invasive macroalgae on Hawaii's coral reefs: Impacts, interactions, mechanisms and management. *J. Phycol.* 39(1): 1-53.
- STEINER, S. & S. WILLIAMS. 2006. The density and size distribution of *Diadema antillarum* in Dominica (Lesser Antilles): 2001-2004. *Mar. Biol.* 149: 1071-1078.
- RAJARAM, R., S. RAMESHUMAR, B. PARAY & M. ALBESHR. 2021. Impacts of cultivation of red algae *Kappaphycus alvarezii* on planktonic and benthic faunal density in relation to environmental and hydrobiological parameters in tropical coastal ecosystem. *Acta Ecol. Sinica* 41: 39-49.
- RAMÍREZ-VILLARROEL, P. 2001. *Corales de Venezuela*. Consejo de Investigación de la Universidad de Oriente; Fundaconferry. Porlamar, Venezuela. 219 pp.
- RAMÍREZ-VILLARROEL, P. 2008. *Diccionario de islas de Venezuela*. Fondo editorial de la Universidad de Oriente; Instituto de prevención social del personal docente y de investigación de la Universidad de Oriente. Porlamar, Venezuela. 144 pp.
- RANGEL, M. & A. TAGLIAFICO. 2016. Estructura poblacional de *Atrina seminuda* y *Pinna carnea* (Bivalvia: Pinnidae) en la Isla de Cubagua, Venezuela. *Bol. Cent. Inv. Biol.* 50 (2): 164-180.
- RINCONES, R. & J. RUBIO. 1999. Introduction and commercial cultivation of the red alga *Euclima* in Venezuela for the production of phycocolloids. *World Aquac.* 30(2): 57-61.
- RODGERS, S. & E. COX E. 1999. Rate of spread of introduced rhodophytes *Kappaphycus alvarezii*, *Kappaphycus striatum* and *Gracilaria salicornia*,

- and their current distribution in Kāneʻohe Bay, Oʻahu Hawaiʻi. *Pac Sci.* 53(3): 232-241.
- SHANNON, C. & W. WEAVER. 1949. *The mathematical theory of communication*. Urbana Univ. Illinois Press. 117 pp.
- TAGLIAFICO, A., M. RANGEL & N. RAGO. 2011. Distribución y densidad de dos especies de holoturoideos en la isla de Cubagua, Venezuela. *Rev. Biol. Trop.* 59: 843-852.
- TAYLOR, W. R. 1960. *Marine algae of the eastern tropical and subtropical coast of the America*. Lord Baltimore Press, Michigan University. 870 pp.
- VELÁZQUEZ-BOADAS, A. & J. RODRÍGUEZ. 2012. Catálogo: macroalgas y macrófitas acuáticas del estado Nueva Esparta, Venezuela. En homenaje a Mirella A. Aponte Díaz. Edición especial. *EcoCria* 12 y 13. 145 pp.
- VERMEIJ M., J. SMITH, C. SMITH, R. VEGA-THURBER & S. SANDIN. 2009. Survival and settlement success of coral planulae: independent and synergistic effects of macroalgae and microbes. *Oecologia* 159: 325–336.
- WEB FICOFLORE VENEZUELA. 2021. Catálogo de la Ficoflora de Venezuela. Gómez, S., Y. Carballo-Barrera, M. García & N. Gil (Eds.). Universidad Central de Venezuela, Caracas. Disponible en <http://www.ciens.ucv.ve/ficofloravenezuela>
- WILLIAN, I. & D. POLUNIN. 2001. Large-scale association between macroalgal cover and grazer biomass on mid-depth reefs in the Caribbean. *Coral Reefs* 19: 358-366.
- WOO, M., C. SMITH & W. SMITH. 1999. *Ecological interaccion and impacts of invasive Kappaphycus striatum in Kane`Ohe bay, a tropical reef*. En: *Proce. First Nat. Conf. Mar. Bioinvaders*. Pederson, J. (Ed.) MIT Sea Grant Program, Cambridge, Massachusetts, USA. 186-191.
- ZULJEVIC, A. & V. NIKOLIC. 2008. The highly invasive alga *Caulerpa racemosa* var. *cylindracea* poses a new threat to the banks of the coral *Cladocora caespitosa* in the Adriatic Sea. *Coral Reef* 27: 441-452.

RECIBIDO: MAYO2021

ACEPTADO: JULIO 2021

LA SARDINA *Sardinella aurita* VALENCIENNES, 1847. CICLO DE VIDA EN VENEZUELA

ALFREDO GÓMEZ GASPAR¹ & JULIO E. PÉREZ^{2,4}

¹ *Universidad de Oriente (Nueva Esparta) & Museo Marino de Margarita, Venezuela*
agomezgaspar@yahoo.com; <https://orcid.org/0000-002-2430-2738>

² *Instituto Oceanográfico de Venezuela, Universidad de Oriente (Sucre), Venezuela*

RESUMEN: El objetivo del presente trabajo es proporcionar información relevante sobre aspectos actualizados de la biología de la sardina *Sardinella aurita*, el principal recurso pesquero de Venezuela. Entre los aspectos considerados se incluye: etología reproductiva, índice gonadosomático, abundancia de huevos en el plancton, desarrollo ontogénico, dinámica larval, alimentación y crecimiento. Al cabo de 12 meses se ha cumplido su ciclo vital. Adicionalmente se comentan aspectos relacionados con la crisis sardinera, la pesca y su futuro. La información es relevante para planificación de investigaciones que permitan actualizar conocimientos sobre temas fundamentales ya señalados, así como también crear políticas para mantener la sostenibilidad del más importante recurso marino nacional, utilizando criterios diferentes a los hasta ahora implementados, para que el manejo sea coherente con la realidad y ecosistémico. En especial la necesidad de cambiar el paradigma de que las especies explotadas se consideren como unidades que operan independientemente del ambiente, cuando son componentes integrales en la estructura y función del ecosistema, en el cual viven.

Palabras clave: *Sardinella aurita*, conservación, ontogenia, ciclo vida, pesquería, Venezuela

ABSTRACT: In this work relevant information on various aspects of the biology of the sardine *Sardinella aurita*, which is the main fishing resource in Venezuela, is to provide. Aspects include: reproductive ethology, gonadosomatic index, abundance of eggs in plankton, ontogenetic development, larval dynamics, feeding and growth. After 12 months its life cycle has been completed. Additionally, aspects related to the sardine crisis, fishing and its future are discussed. This information is relevant for planning research aimed at updating knowledge on the fundamental aspects already mentioned, as well as creating policies that allow maintaining the sustainability of the main national marine resource, using criteria different from those used up to now, so that its management be consistent with reality and ecosystem approach; especially the need to change the paradigm that exploited species are considered as units that operate independently of the environment, when in reality they are integral components in the structure and function of the ecosystem in which they live.

Keywords: conservation, Clupeidae, fishery, ontogeny, *Sardinella aurita*, Caribbean Sea, Venezuela.

INTRODUCCIÓN

La sardina *Sardinella aurita* es el recurso marino más importante de Venezuela, su captura inicio en 1925 y enlatado desde 1934 (GÓMEZ *et al.* 2008). Su abundancia en el nororiente del país se explica por la fertilidad de las aguas ocasionada especialmente por la surgencia de aguas subtropicales los primeros meses del año, la materia orgánica que aporta el río Orinoco durante el segundo semestre y una amplia plataforma continental, entre otros factores (GÓMEZ 1996; GÓMEZ & ACERO 2020). Los estudios con sardina comenzaron en la década de 1950 (HEALD & GRIFFITHS 1967) y también el registro oficial de capturas anuales que han fluctuado entre 8.400 toneladas (t) en 1954 y 200.232 t en 2004 según cifras en estadísticas FAO y Fish Base (FROESE & PAULY 2020). En decada de 1970 se verifico subestimación del 31% en cifras de pesca oficiales (TRUJILLO 1977).

A inicios de siglo se consideró que la sardina estaba subexplotada (GUZMÁN & GÓMEZ 2000; FREÓN & MENDOZA 2003; FREÓN *et al.* 2003), estudios hidroacústicos concuerdan en la disponibilidad de 850.000 t (GERLOTTO & GINÉS 1988; STROMME & SAETERSDAL 1989; CÁRDENAS & ACHURY 2002) y biomasa de 1.300.000 t (CÁRDENAS 2003). En 2004 ocurrió la captura record del recurso (200.232 t) una cifra cuatro veces menor al estimado disponible. A mediados de 2005 la pesca disminuyo notablemente y comienza una crisis sardinera, que superó la década; en 2016 y 2017 las capturas aumentaron levemente, pero no recuperan los volúmenes de comienzos del siglo. Sin estudios concretos, se aseguró que la crisis fue causada por sobreexplotación (GONZÁLEZ *et al.* 2007) o sobrepesca (RUEDA 2012; MENDOZA 2015; RUEDA *et al.* 2017) por los pescadores artesanales. Sin embargo, estudio en

Margarita sobre la talla media de captura durante 15 años (2002-2016) indica que no ocurrió sobrepesca (GÓMEZ 2018). Otras investigaciones consideran que la crisis sardinera tiene causas ecológicas (GÓMEZ 2006a, 2007; GÓMEZ *et al.* 2008) por disminución de la fertilidad acuática (GÓMEZ 2006b; GÓMEZ *et al.* 2012, 2014) que propicio la fluctuación de la población (GÓMEZ 2015), como es frecuente en especies de sardina y documentadas desde finales del siglo XIX con el arenque europeo (HJORT 1914). Con base en serie de tiempo (>15 años) del zooplankton se planteó que la crisis sardinera es consecuencia de un cambio de régimen ecológico (GÓMEZ 2018a, 2019).

La sardina *S. aurita* ha sido la especie más estudiada en Venezuela y el Caribe, siendo importante en esta revisión, actualizar conocimientos de aspectos fundamentales de su ciclo de vida en consideración a investigaciones con criterio ecológico moderno realizadas con otras especies de sardina. Además, que futuras investigaciones posibiliten mantener la sostenibilidad del principal recurso marino nacional, utilizando criterios diferentes a los hasta ahora utilizados, para que su manejo sea coherente con la realidad y ecosistémico. También, deben superarse puntos de vista que durante varias décadas marcan pauta de gobernanza sardinera, utilizados por biólogos pesqueros que consideran las especies explotadas como unidades que operan independientemente del ambiente, cuando en realidad son componentes integrales en la estructura y función del ecosistema. En las acciones de manejo modernas existe amplio consenso para aproximar la pesca al ecosistema y asegurar su productividad actual y futura (GARCÍA 2000, 2003). Especial relevancia tiene el enfoque ecosistémico de las pesquerías (SHANNON *et al.* 2010; DEFEO 2015; GARCÍA *et al.* 2018; FAO 2020; KOEHN *et al.* 2020).

Etología reproductiva, desarrollo inicial, larvas y su dinámica

Las sardinas no tienen dimorfismo sexual externo, son especies gonocóricas. La puesta la realizan desde el crepúsculo y especialmente durante la noche, para lo cual tienen agregaciones efímeras, desovando lotes (batches) de ovocitos pelágicos cuyo número y frecuencia varía, siendo mayor durante los picos reproductivos más intensos (GANIAS *et al.* 2014).

En aguas abiertas del oriente de Venezuela, los cardúmenes de sardina alcanzan alturas entre 3 y 12

m. Las sardinas que van a reproducirse (hembras desovantes) se apartan de los cardúmenes junto con numerosos machos y se sitúan a mayor profundidad (30-50 m) formando agregaciones de desove. Este cambio ocurre por mecanismos fisiológicos (GANIAS & NUNES 2011) siendo etología común de clupeidos con desoves múltiples (GANIAS *et al.* 2008). Este comportamiento también lo tienen *Sardinops sagax* de Australia y Suráfrica; *S. melanostictus* de Japón y la sardina europea *Sardina pilchardus* que desovan en aguas más profundas, porque huevos infértiles y recién fertilizados se colectan a profundidad entre 40 y 60 m (MATSUOKA & KONISHI 1996, FLETCHER & SUMMER 1999; DOPOLO *et al.* 2005; GANIAS *et al.* 2008). Las agregaciones tienen relación con el fondo marino, al cual se aproximan (ZWOLINSKI *et al.* 2007).

Pocas horas antes de la reproducción, las sardinas desovantes incrementan el tamaño de las gónadas por la hidratación de los ovocitos (SOMARAKIS *et al.* 2004) y la vejiga gaseosa se comprime (GANIAS & NUNES 2008). La hidratación conlleva al aumento del peso de la sardina, por lo que en horas, el índice gonadosomático incrementa del 5% (cuando aparece el vitelo en oocitos) al 20% al finalizar la hidratación (SOMARAKIS *et al.* 2004). Por lo cual, es cuestionable la utilización de índices gonadales mensuales y/o quincenales porque no representan la realidad y erróneas las directrices de manejo sardinero relacionadas con esos índices (GÓMEZ 2018).

El aumento del volumen gonadal, se contrabalancea con la contracción de la vejiga gaseosa y las sardinas son más proclives al hundimiento, lo que también explica la segregación batimétrica para desovar (GANIAS & NUNES 2011). Las sardinas expulsan múltiples lotes de ovocitos maduros, cada día una fracción equivalente a 10% de los presentes en las gónadas y con pico de desove hacia las 21 h (BERNAL *et al.* 2011), de tal manera que pueden desovar diariamente (ALHEIT 1993). La sardina *S. pilchardus* libera hasta 3.012 huevos por día (GANIAS *et al.* 2014).

En Isla Margarita, estudio de larga duración (>15 años) sobre la abundancia de huevos de *S. aurita* indica que se reproduce todo el año, con mayor intensidad durante el último trimestre, especialmente en fases de luna creciente y llena (GÓMEZ 2015). Asimismo, la histología gonadal muestra que la sardina siempre tiene ovocitos en diferentes estadios de desarrollo (GASSMAN 2005; KORTNIK 2005). En Venezuela, los primeros

trabajos indicaron que desova de noviembre a junio, con máximo en enero (PETERSON 1958); también citan de noviembre a febrero y de mayo a junio (REYES 1981). Por recolección de huevos en el Golfo de Cariaco, desova todo el año, con mayor intensidad entre diciembre y abril (SIMPSON & GONZÁLEZ 1967). La fecundidad total varía ampliamente, entre 17.120 y 60.800 óvulos con media de 32.975 y una relativa de 681 óvulos/g (REYES 1981); también citan media de 18.567 óvulos y relativa de 158 a 385 óvulos/g (RAMÍREZ & HUQ 1986) y entre 17.509 y 70.687 óvulos con relativa de 522 óvulos/g (HUQ & RODRÍGUEZ 1988).

En el Mediterráneo, la sardina *S. pilchardus*, desova antes o al comenzar los ciclos de enriquecimiento planctónico, por el afloramiento de aguas o su mezcla vertical. En otros casos, se relaciona con áreas de heterogeneidad hidrográfica, como puede ser entre islas, bahías amplias, golfos, o sobre la plataforma poco profunda (MARGALEF 1967), como sucede con *S. aurita* en costas africanas (Senegal) donde la puesta es nocturna y ocurre a menos de 60 m de profundidad (CONAND 1977), al igual que en el golfo de México (DITTY *et al.* 1994). Este también es el caso de la sardina en el oriente venezolano, que desova principalmente en el este y norte de Margarita, a lo largo de la Península de Araya y el sur de islas de Coche, Cubagua y Margarita, también es posible que desove entre la Península de Paria y el Archipiélago Los Testigos. Se reproduce relativamente cerca de la costa en proximidades del fondo (30-50 m). El desove comienza al atardecer y con más intensidad en las horas nocturnas. También puede desovar en golfos, en ensenadas amplias y es posible que en la Península de Paria, se asocie a lentes de agua de baja salinidad, como sucede en otras especies de sardina, siendo un mecanismo de retención y de mayor sobrevivencia (SANTOS *et al.* 2001, 2004; BORGES *et al.* 2003) porque son ricos en plancton y materia orgánica disuelta o particulada (GÓMEZ 1996). En el golfo de Cariaco y de Santa Fe, la sardina puede desovar en su interior, o los huevos entran transportados por las corrientes superficiales desde la Península de Araya.

En Margarita, se encuentran huevos de *S. aurita* durante todo el año (GÓMEZ & HERNÁNDEZ 2008; GÓMEZ 2015), como también ocurre en islas Canarias (BÉCOGNÉE *et al.* 2006) donde plantearon relación entre reproducción de sardina y abundancia del zooplancton durante el periodo de luna llena, por mayor abundancia de huevos y larvas con alta sobrevivencia, por alimentación

adecuada y menor depredación (MOYANO & HERNÁNDEZ-LEÓN 2009). En la India, *Sardina longiceps* desova en días de luna llena (NAIR 1960); en Canarias la puesta de *S. aurita* está influenciada por la iluminación lunar (HERNÁNDEZ-LEÓN 2008) con abundancia de larvas durante luna llena (MOYANO & HERNÁNDEZ-LEÓN 2009; BÉCOGNÉE *et al.* 2006). Lo que también sucede en el oriente de Venezuela, porque la mayor densidad de huevos en el zooplancton, ocurre en las fases de luna creciente y llena (GÓMEZ 2015).

En el Atlántico occidental, *S. aurita* desova oocitos con diámetro entre 1 y 1,35 mm (SIMPSON & GONZÁLEZ 1967; MATSUURA 1971; HOUDE & FORE 1973; DITTY *et al.* 1994; GUTIÉRREZ *et al.* 2002), valores similares se mencionan para la especie en el Pacífico noroccidental (SUFEI & LIYU 1983). Los huevos (Fig. 1) ascienden hasta cerca de la superficie, el desarrollo embrionario se completa en menos de 24 horas, en Venezuela citan 18-22 horas, según la temperatura del agua (GUTIÉRREZ *et al.* 2002) y comienza la eclosión de las prolarvas o larvas iniciales.

En los peces se denomina prolarva o prelarva, desde la eclosión del embrión hasta cuando la larva consume (reabsorbe) el saco vitelino. Se considera larva cuando abre la boca, los ojos son funcionales, tiene movimientos operculares y está formado el tubo digestivo, la mayoría de autores consideran que el estadio larval finaliza cuando comienzan a aparecer las escamas. Son juveniles cuando tienen las aletas funcionales con los radios bien formados y el cuerpo completamente escamado (GÓMEZ 1984).

En Venezuela, se cita que la sardina al eclosionar tiene longitud de 3,5 mm (BALZA *et al.* 2001) mucho mayor que la reportada en el Golfo de México, donde nacen con longitud de 2,5 mm, tienen gota de aceite de 0,16 mm y vitelo de 0,54-0,62 mm (DITTY *et al.* 1994, 2005); en el Pacífico (China) nace con talla de 2,24 mm y las prolarvas tienen 2,48 mm (SUFEI & LIYU 1983). Según la temperatura del agua, al cabo de 2-3 días las larvas (Fig. 2) consumen sus reservas vitelinas, los ojos están pigmentados, abre la boca y comienza la alimentación exógena, como ocurre con otras especies de peces pelágicos locales (GÓMEZ 1984). Por lo que la sobrevivencia aumenta, si está presente en áreas donde abunde alimento microscópico que puedan ingerir, aunque soportan inanición hasta alrededor de un día y es posible que utilicen materia orgánica disuelta, a través de los tejidos. De acuerdo al concepto de estado crítico

(MAY 1974) el punto de no retorno en larvas de sardina europea y japonesa es 1,3 días (CHICHARO 1997; KIMURA *et al.* 2000).

Durante la noche, las larvas tienen movimientos verticales siendo abundantes en la superficie por mayor alimento disponible (SANTOS *et al.* 2006), también migran hacia el fondo para alejarse del estrato (Ekman) dominado por el viento y disminuir pérdidas hacia aguas fuera de la costa (OLIVAR *et al.* 2001). Es conocido que alrededor de islas oceánicas ocurre el “efecto isla” que

propicia el aumento de la biomasa planctónica, situación que también sucede alrededor de islas próximas a continentes y fuertemente influenciadas por el flujo de corrientes, en consecuencia aparecen frentes y giros entre el continente y las islas, o entre las islas, lo que propicia retención del plancton y de las larvas que lo ingieren (ALEMANY *et al.* 2006). Esta situación es frecuente en el oriente de Venezuela, especialmente al Este y el Norte de Isla Margarita, Coche y Cubagua, archipiélagos de Los Frailes, Los Hermanos y Los Testigos.

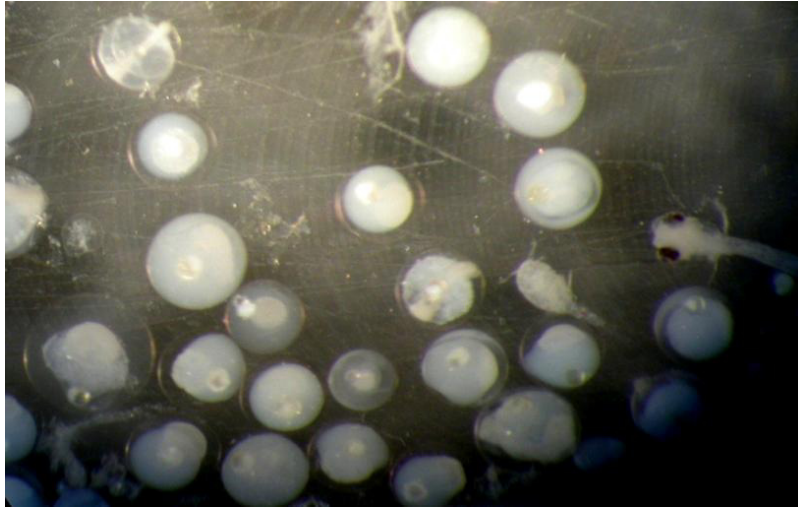


Fig. 1. Huevos de sardina *Sardinella aurita* colectados en el Este de Isla Margarita, Venezuela.



Fig. 2. Larvas de sardina *Sardinella aurita* colectadas en el Este de Isla Margarita, Venezuela.

Se conoce que las corrientes geostróficas propician o forman zonas de convergencia que favorecen la retención de larvas y prejuveniles de sardina en aguas de la plataforma (SANTOS *et al.* 2004, 2006). Esta situación es similar en el área de surgencia nororiental, la migración larval en los primeros 30-40 m disminuye su advección hacia las aguas menos productivas de sotavento o relativamente distantes de la plataforma, como es el caso de la cuenca Cariaco. Además, los juveniles iniciales y prereclutas de sardina pueden ser demersales (GÓMEZ 2015) y permanecer en aguas de la plataforma y/o ensenadas amplias, en proximidades del substrato aprovechando la disponibilidad de alimento. Además, a poca profundidad las corrientes subsuperficiales tienen dirección hacia el Este (FUKUOKA 1965, 1971; FEBRES 1974; ANDRÉS *et al.* 1979; PELEGRÍ & PADRÓN 1986; APARICIO 2003) facilitando su permanencia en las fértiles aguas de la plataforma nororiental de Venezuela, que es muy amplia, por ejemplo en el banco Los Testigos tiene 95 km de longitud, mas de 40 km de ancho y profundidad de 37 m (MALONEY 1971).

Alimentación y crecimiento de larvas, juveniles iniciales y prereclutas

Las larvas son depredadoras diurnas, en estas horas su incidencia alimentaria supera 68% (en nocturnas 7%) siendo de las mayores en los clupeidos (MOROTE *et al.* 2008). En el Mediterráneo, las larvas de 3,5 mm abren la boca e ingieren las primeras presas con tamaño < 30 μ m y al alcanzar longitud de 14,5 mm sus presas miden hasta 450 μ m. Las larvas con < 8 mm se alimentan de nauplios de copépodos, cladóceros pequeños y escaso fitoplancton; con talla > 8 mm ingieren cladóceros, copepoditos y copépodos *Oithona* y *Clausocalanus*. Así, las larvas de *S. aurita* ingieren microcrustáceos, en especial estadios larvales de copépodos, sus huevos y cladóceros (MOROTE *et al.* 2008). En Brasil, las larvas de *S. brasiliensis* tienen alimentación similar, con talla < 6 mm ingieren nauplios de copépodos (de 30-100 μ m), las larvas de 7-16 mm consumen copepoditos y copépodos hasta de 350 μ m; concluyen que las larvas pequeñas se alimentan selectivamente de nauplios y las mayores de copépodos *Oncaea* (KURTZ & MATSUURA 2001). La importancia de los nauplios como alimento inicial de sardinas está documentada (BLAXTER & HUNTER 1982; JAMES 1988; GARRIDO & VAN DER LINGEN 2014).

Las larvas de *S. aurita* con longitud ~10-12 mm forman los arcos branquiales, estas estructuras son fundamentales para las sardinas porque constituyen

su aparato de alimentación o cesta branquial; tienen branquiaspinas con dentículos, su morfología determina la talla mínima de presas que puede retener el pez, al pasar el agua por la cesta filtradora. Las larvas iniciales se alimentan de nauplios y de huevos de copépodos, pero también pueden ingerir presas más pequeñas (ciliados y células de fitoplancton desnudo). En Venezuela, es conocido que el número de branquiaspinas aumenta con la talla de la sardina, los ejemplares juveniles con talla de 20 y 75 mm tienen 40 y 70 branquiaspinas en la rama inferior del primer arco branquial y las sardinas adultas con longitud de 180 y 225 mm tienen 180 y 245 respectivamente (CERVIGÓN 1991); se menciona que tienen hasta 365 y el espacio entre branquiaspinas varía entre 1,08 y 1,72 mm (HUQ 2003). Su aumento se explica para tener más superficie filtrante y eficiencia para retener el alimento. En la sardina europea, las larvas de 20-22 mm tienen branquiaspinas que también aumentan, hasta cuando los juveniles tienen 70 mm de longitud (COSTALAGO & PALOMERA 2014).

La morfología y características de la cesta branquial cambia en las especies de sardina, pero los ítems alimenticios son parecidos, por ejemplo en Suráfrica ingieren nauplios; en California, larvas de < 5 mm comen huevos de copépodos y nauplios (hasta de 70 μ m) y también dinoflagelados, tintínidos y foraminíferos, no observados en larvas más grandes; en larvas de 10 mm predominan los nauplios y huevos de copépodo; en larvas mayores (16-25 mm) predominan copepoditos y copépodos. En la sardina del Perú, las larvas de 4-5 mm ingieren nauplios, huevos de copépodos y poco fitoplancton; en la chilena las larvas < 7 mm comen huevos de copépodos, nauplios, dinoflagelados y larvas de molusco; las larvas con > 12 mm consumen copepoditos y copépodos. Así, se concluye que las larvas de sardinas del Atlántico americano, de Europa, Suráfrica, California, Perú y Chile, tienen dieta muy similar, todas son zooplanctófagas selectivas, como se menciona (GARRIDO & VAN DER LINGEN 2014) y el fitoplancton tiene poca importancia, también comprobado en ensayos de cultivo (IGLESIAS & FUENTES 2014).

En oriente de Venezuela, las larvas de sardina (Fig. 2) quizás utilizan materia orgánica particulada o disuelta, muy abundante por el inmenso aporte del gran río Orinoco (GÓMEZ & ACERO 2020). En *Clupea harengus* y otras especies, los huevos en desarrollo absorben aminoácidos y las larvas materia orgánica

disuelta, a través del tegumento (ROSENTHAL & FONDS 1973; SIEBERS & ROSENTHAL 1977). Así, la ley de Pütter planteada a inicios del siglo XX sobre su utilización por estados larvales de organismos marinos, tiene plena vigencia (JORGENSEN 1976; SEPERS 1977).

En la sardina venezolana, este siglo comenzaron estudios sobre la edad y el crecimiento de larvas y juveniles, por la microestructura de los otolitos (sagittae) para cuantificar y medir las marcas diarias (BALZA & MARÍN, 2000; BALZA *et al.* 2001, 2006, 2007; RAMÍREZ & MARÍN 2006). En la Bahía de Mochima y Margarita, las larvas crecen 1,10 mm/día (RAMÍREZ & MARÍN 2006) y juveniles con talla entre 77 y 116 mm tienen crecimiento de 0,66 mm/día y con edad entre 82 y 122 días alcanzan talla entre 101 y 130 mm (BALZA *et al.* 2006), lo cual significa que crecen entre 1,06 y 1,23 mm/día. Estos valores son similares al citado en el Golfo de México, donde las larvas crecen 1,2 mm/día y juveniles de 40 días tienen talla de 44 mm LT (DITTY *et al.* 1994). Esta tasa de crecimiento es similar al observado en Margarita, durante el levante de larvas y juveniles de peces pelágicos, como la paguara *Chaetodipterus faber*, sus larvas crecen ~1 mm/día y son juveniles a los 30 días (GÓMEZ 1984, 1994).

Se menciona que *S. aurita* se transforma en juvenil cuando tiene entre 16 y 23 mm (DITTY *et al.* 1994, 2005), longitud similar citan en Senegal y Gambia (CONAND & FAGETTI 1971) y las larvas mayores de 12 mm están próximas al fondo en horas diurnas (CONAND 1977); *S. brasiliensis* logra el estadio juvenil a los 19 mm (MATSUURA 1975). En Venezuela, es posible que *S. aurita* alcance el estado juvenil inicial cuando tiene ~20 mm de longitud total (LT) y edad de 20 días. En los primeros estadios la tasa de crecimiento es alta, según la microestructura del otolito, método útil para larvas y juveniles (MORALES-NIN 1992).

En el oriente de Venezuela, las sardinas que desovan en el último trimestre (octubre a diciembre) cuando es más intensa la reproducción (GÓMEZ 2015), durante su periodo larval (17 a 20 días) crecen 1 mm/día, igual crecimiento tienen los juveniles iniciales (otros 40 días de vida) hasta cuando alcanzan talla de 50-60 mm, siendo prereclutas. Hasta esta longitud, la sardina tiene alimentación selectiva de zooplancton, ingiere principalmente copépodos (OROPEZA 1984) y presas presentes en las proximidades del sustrato (por ejemplo, misidáceos y copépodos bentónicos) porque estos juveniles tienen hábitos demersales (GÓMEZ

2015). En varias ocasiones, en la costa este de isla Cubagua, en profundidad que supera los 15-20 m con fondos arenofangosos, se observan grandes manchas de sardinas pequeñas desplazándose lentamente sobre el sustrato, en donde están presentes inmensas cantidades de misidáceos.

Las sardinas juveniles demersales (prereclutas) son depredadas por peces bentónicos entre otros, tiburones de talla pequeña, como la viuda amarilla *Mustelus higmani* en Margarita (TAGLIAFICO *et al.* 2015) que abunda en la costa norte de la Península de Macanao, donde se captura por pescadores (MARVAL & CERVIGÓN 2009) en sitios que superan los 100-200 m de profundidad (CERVIGÓN & GÓMEZ 2018) donde también están presentes peces de gran importancia comercial, como pargos (Lutjanidae), meros (Serranidae), catalanas (Priacanthidae), merluzas (Gadiformes) y tiburones ángel del género *Squatina*. Estas especies se encuentran sobre la plataforma en fondos fangosos, arenosos y/o calcáreos (FROESE & PAULY 2020) y pueden alimentarse de las sardinas juveniles que viven próximas al sustrato. Luego, los prereclutas de sardina comienzan a agregarse y exploran áreas más distantes del fondo, su alimentación cambia de selectiva a principalmente por filtración. Las sardinas con talla de ~70 mm, se asocian formando grandes cardúmenes que se alimentan en las aguas superficiales, en áreas donde ocurren proliferaciones masivas de fitoplancton, por causa de la surgencia durante los primeros meses del año y en los meses finales pueden aproximarse a las lagunas costeras.

Alimentación y crecimiento de reclutas y adultos de *S. aurita*

En estudio sobre alimentación de sardinas con longitud entre 120 y 230 mm; en los estómagos se diferenciaron 150 formas de fitoplancton, predominando las diatomeas (93,8 %) representadas por 20 géneros y 78 especies, los dinoflagelados por 29 especies y tres cianobacterias (CELLAMARE & GÓMEZ 2007). Las diatomeas *Pseudonitzschia seriata*, *Thalassionema nitzschioides* y *Thalassiosira* spp. son el alimento dominante (Fig. 3), el dinoflagelado *Exuviaella baltica*, es eventual; los zooplanctontes frecuentes son los copépodos (94%), el sergéstido *Lucifer faxoni* y los cladóceros *Evadne* y *Podon*; en la ocurrencia numérica predominaron *P.seriata*, *Thalassiosira* spp., *T. nitzchioides* y *R. setigera*. Además, se observaron diatomeas bentónicas, isópodos, anfipodos, briozoos y espículas de esponjas, sugiriendo que se alimenta de bentos, cuando el

fitoplancton escasea en el pélagos. La sardina *S. aurita* es planctófaga oportunista, los preadultos y adultos se alimentan de fitoplancton (CELLAMARE & GÓMEZ 2007) siendo escaso el zooplancton. En estudios previos no identificaron las especies o grupos, citan que se alimenta de fitoplancton (GARCÍA *et al.* 1985; CALDERA *et al.* 1988; HUQ 2003). Con base en principales vías tróficas del ecosistema pelágico, la Fig. 4 muestra el esquema alimenticio simplificado de *S. aurita* en Venezuela.

En sardinas de Suráfrica y el Perú, los juveniles y adultos son fitófagos, su dieta principal es la diatomea *Chaetoceros*; en California, se considera zooplanctófaga, pero en áreas con surgencia fuerte, su alimento es el fitoplancton; pero cuando es débil, abunda el zooplancton (BLAXTER & HUNTER 1982). En Suráfrica, las sardinas juveniles ingieren grandes cantidades de fito y zooplancton; en el Golfo de California, los copépodos y larvas de braquiuros son la dieta de juveniles, pero las adultas se alimentan de fitoplancton

(GANIAS *et al.* 2014). Pocos estudios citan que consuman zooplancton (McFARLANE *et al.* 2010). En la sardina europea, investigaciones recientes concluyen que las adultas son filtradoras (BODE *et al.* 2004; GARRIDO *et al.* 2007; NIKOLIUDAKIS *et al.* 2012, 2015; COSTALAGO & PALOMERA 2014).

Con relación al crecimiento y edad de la sardina venezolana, el estudio inicial fue por lectura de escamas, concluyen que *S. anchovia*, al primer año alcanza 137 mm LT, pero otras sardinas, consideradas una segunda especie alcanzan 170 mm; en ese orden, al segundo año tendrían 168 y 199 mm (HEALD & GRIFFITHS 1967). Utilizando otolitos se concluye que sardinas de un año tienen entre 115-120 mm de longitud y 135 a 140 mm, a los dos años (GONZÁLEZ 1985), ambos trabajos citan captura de sardinas de hasta cinco años. Estos estudios, están lejos de la realidad, *S. aurita* es la especie que se explota en Venezuela, en su área de distribución las tallas pueden diferir, pero los estudios genéticos no

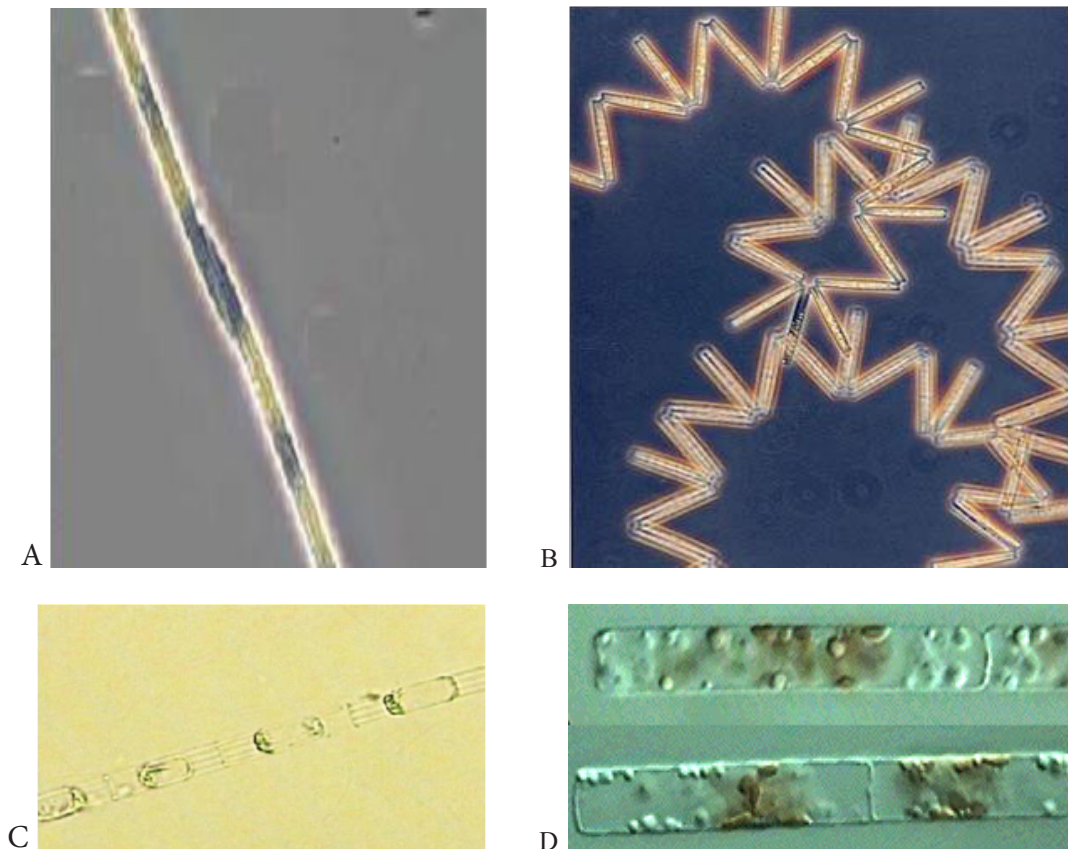


Fig. 3. Principales diatomeas que consumen juveniles y adultos de sardina *S. aurita* en Venezuela. A. *Pseudonitzschia seriata*. B. *Thalassionema nitzschioides*. C. *Skeletonema costatum*. D. *Leptocylindrus danicus*. (Fotografías Dra. M. Cellemare).

indican gran diferencia poblacional (DE DONATO *et al.* 2005). Las sardinas con edad de un año no alcanzan las tallas antes citadas y menos aún que alcancen longitud de 135-140 mm al segundo año. Las estimaciones con base en escamas y otolitos indican un crecimiento lento, mientras que las progresiones modales señalan que es rápido (MENDOZA *et al.* 2003). Es reconocido que en su primer año de vida, la sardina alcanza una longitud alrededor de 20 cm (FREÓN & MENDOZA 2003; FREÓN *et al.* 2003; GÓMEZ 2018).

También, utilizaron el desplazamiento de las tallas para estimar crecimiento, HAUGEN (1969) lo considero rápido en el primer semestre del año y estancamiento entre julio y octubre; sus datos fueron trabajados por ETCHEVERS (1974) quien calcula que las modas se desplazan 10-15 mm/mes entre febrero y junio, creciendo entre 40-60 mm y luego ocurre detención, estima que al primer año la sardina tiene entre 154,5 y 172,4 mm LT y a los dos años entre 202,1 y 208,1 mm. Durante 1956 y 1973, las curvas de frecuencia muestran que en las modas la progresión mensual fluctúa entre 1 y 14 mm, las mayores entre mayo-noviembre y las sardinas crecieron de 134 a 190 mm (ETCHEVERS 1974). Otros estudios citan menor crecimiento, en 1982-1983

la talla se desplazó de 130 a 150 mm entre marzo y julio (RAMÍREZ & HUQ 1986), es decir 20 mm en cuatro meses (0,17 mm/día). También se cita que juveniles con talla entre 90 y 135 mm crecen 0,20 mm/día y alcanzan 195 mm al año de edad (BARRIOS 2002). Entre 1967-1989 las progresiones modales indican que a los seis meses, la sardina tiene 100 mm y es la talla de reclutamiento (MENDOZA *et al.* 2003). Entre el reclutamiento y la biomasa, ocurre un desfase de 5-6 meses, es el tiempo requerido para lograr la talla media de madurez (Lm 50%) estimada en 20 cm (FREÓN *et al.* 2003). Estos valores de crecimiento calculados en Venezuela, pueden considerarse bajos, porque en el Mediterráneo *S. aurita* alcanza talla de ~130 mm a los ~ cuatro meses de edad, según figura (TSIKLIRAS *et al.* 2005).

También, el crecimiento de juveniles fue estimado con las marcas diarias en otolitos, las sardinas con longitud de 50-60 mm crecen ~ 0,60 mm/día (BALZA *et al.* 2006) y en seis meses aumentan 108 mm, entonces a los 8-9 meses de edad tendrían talla de ~168-170 mm LT; después la tasa de crecimiento es menor ~ 0,20-0,25 mm/día, según progresión modal (RAMÍREZ & HUQ 1986; BARRIOS 2002; BARRIOS *et al.* 2010) y en los siguientes 3-4 meses, crece solamente 24-30 mm. Así, al cabo

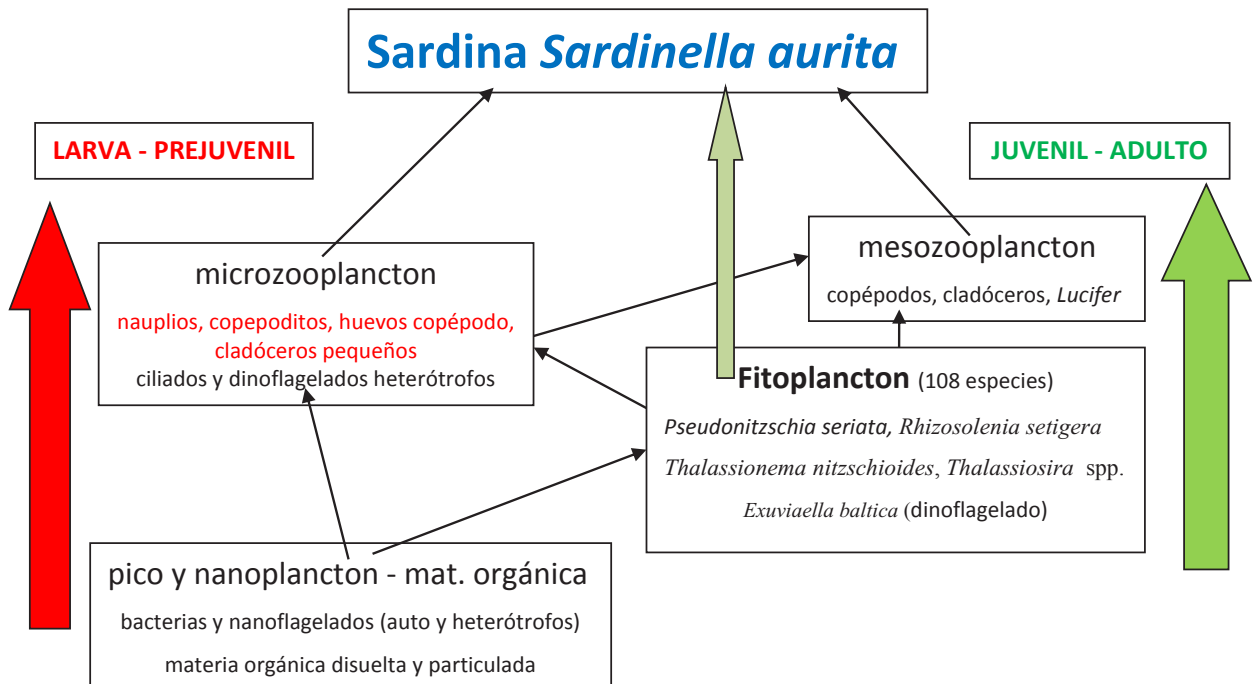


Fig. 4. Vías tróficas principales en el pélagos superficial del nororiente de Venezuela y alimentación de la sardina *S. aurita* en estadios de larva y prereclutas (selectivos), reclutas y adultos (filtradores).

del primer año la sardina tiene entre 192 y 198 mm LT (Fig. 5) siendo coherente con los estimados de talla para sardinas con un año de edad, que se menciona alcanza entre 19,5 y 20 cm (BARRIOS 2002; FREÓN *et al.* 2003; MENDOZA *et al.* 2003; BARRIOS *et al.* 2010).

En relación al reclutamiento en la pesquería, se cita que ocurre a los seis meses de edad cuando la sardina tiene 100 mm (MENDOZA *et al.* 2003). Pero según los estimados de crecimiento antes citados, el reclutamiento sucede alrededor de los cuatro meses de vida. Asimismo, las sardinas con edad de 8-9 meses tendrían 168-170 mm de longitud (Fig. 5) alcanzando la talla media (Lm 50%) de reproducción de ≤ 17 cm LT (REYES 1981; RAMÍREZ & HUQ 1986; KORTNIK 2005; KORTNIK & POSADA 2006).

En la Tabla 1, se muestra el crecimiento (mm/día) de *S. aurita* en Venezuela, el Golfo de México y el Mediterráneo, en la última columna aparece el aumento diario calculado de valores citados en la literatura. Durante el periodo larval (17-20 días) y juvenil inicial (hasta 60 días de vida) su crecimiento es ~ 1 mm/día (DITTY *et al.* 1994; RAMÍREZ & MARÍN 2006); entre los tres y ocho meses, el crecimiento de juveniles es $\sim 0,66$ mm/día (BALZA *et al.* 2006) y durante los últimos cuatro meses del primer año, su crecimiento es $\sim 0,20$ - $0,25$ mm/día según progresión modal (RAMÍREZ & HUQ 1986; BARRIOS 2002; BARRIOS *et al.* 2010). Por lo cual, al

finalizar su primer año la sardina tiene entre 192 y 198 mm LT (Fig. 5) y completado su ciclo de vida.

Reproducción, desove intensivo y causas de la abundancia de sardina

En relación con la talla mínima de madurez, en el golfo de Cariaco se obtuvieron sardinas de 134 mm ya maduras sexualmente (SIMPSON & GONZÁLEZ 1967), aunque se cita madurez a 115 mm (D'SOUZE 1981). En el Sureste de Margarita, las tallas mínimas fueron 136 y 141 mm en machos y hembras (KORTNIK 2005). Otros estudios citan que la reproducción inicia a los 15 cm (GUZMÁN *et al.* 1999; FREÓN & MENDOZA 2003).

Con respecto a la talla media de madurez (Lm 50%) de *S. aurita*, el primer trabajo fue realizado con sardinas de Sucre (1956) y concluye que es 195 mm (FAO 1963); en décadas de 1980 y 1990 se estimó en 169 mm (RAMÍREZ & HUQ 1986) y 198 mm (GUZMÁN *et al.* 1998). Con datos de 11 años (1956-1965) varió entre 166 y 247 mm con promedio 184 mm (HUQ & RODRÍGUEZ 1988); en 1997 con sardinas del Golfo de Santa Fe, Península de Paria y Margarita, se estimó en 195 mm (GUZMÁN *et al.* 1999; GUZMÁN & GÓMEZ 2000). Con ejemplares colectados entre 1956 y 1989 se estimó en 19,7 cm (20 cm) (FREÓN *et al.* 2003; FREÓN & MENDOZA 2003). En Margarita, citan entre 19,83 y 20 cm (MENDIALDÍA 2004;

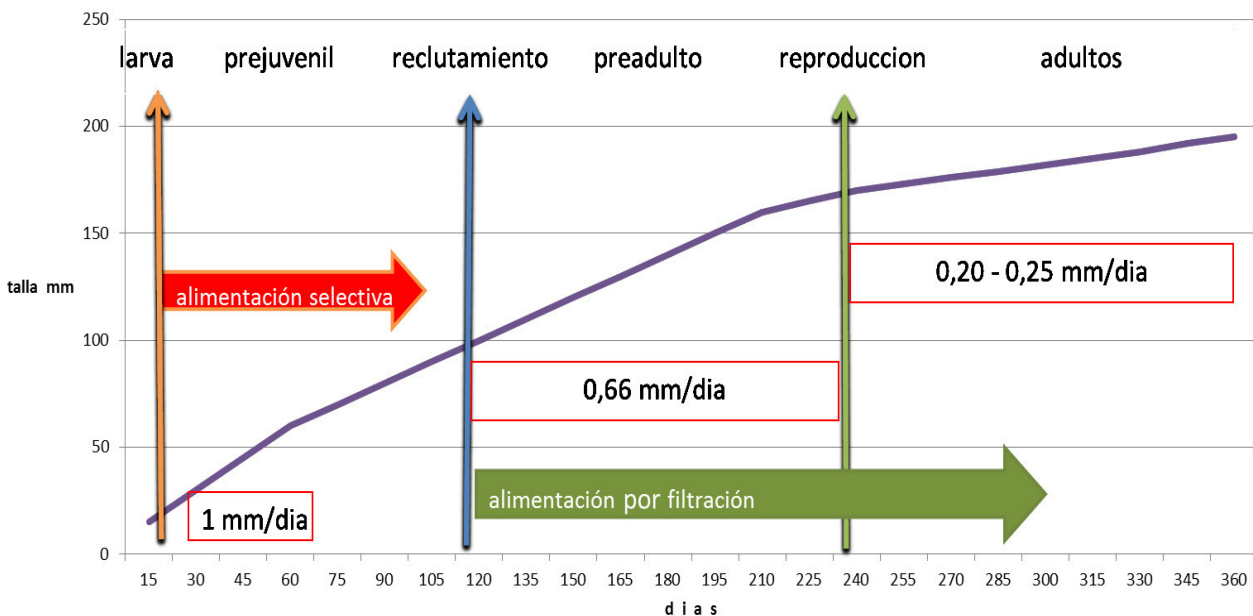


Fig. 5. Ciclo de vida de *S. aurita* en el nororiente de Venezuela. Las flechas verticales muestran los días de los diferentes estadios y su crecimiento diario en recuadro. Las flechas horizontales muestran el tipo de alimentación en su primer año de vida y la línea sólida su crecimiento.

GASSMAN 2005; TAGLIAFICO 2005) pero más de 75% de la sardina muestreada, había alcanzado la madurez (TAGLIAFICO *et al.* 2008).

Los trabajos que concluyen que la Lm 50% de la sardina son ~ 19,5 o 20 cm tienen igual falencia, que se explica por muestreos defectuosos, al utilizar sardinas capturadas por las artes de pesca comerciales, obteniendo ejemplares de las tallas más comunes en las caladas y casi siempre se excluyen sardinas de las tallas menores. Por lo cual, si la mayoría de material estudiado corresponde a sardinas que habían alcanzado la madurez

(TAGLIAFICO *et al.* 2008), es de esperar que la talla media tenga un marcado sesgo. El valor real o verdadero de la Lm 50% se obtiene cuando sardinas de otras tallas (Fig. 6) tienen igual oportunidad en el estudio (GÓMEZ 2006b, 2018).

En Margarita, otro estudio concluye que la Lm 50% de la población sardinera es entre 158 y 162 mm LE (longitud estándar) y la talla de 17 cm LT (=166 LE) garantiza la reproducción de la especie (KORTNIK 2005; KORTNIK & POSADA 2006). En el Atlántico oriental, en Ghana (África occidental) la talla media de madurez de

Tabla 1. Crecimiento estimado (mm/día) de sardina *S. aurita* en Venezuela, Golfo de México y el mar Mediterráneo (Fuente GÓMEZ 2018).

Autor	Método	Talla 1 año cm	Crecimiento citado mm	Crecimiento mm/día
HEAD & GRIFFITHS 1967	Escamas	13,7		0,37
		17,0		0,46
HAUGEN 1969	Modas (estima de Etchevers 1974)	15,4 a 17,2		0,42 - 0,47
ETCHEVERS 1974	Modas		En-Abr: 14/mes	0,47
			My-Nov: 56mm	0,31
GONZÁLEZ 1984	Otolito	11,5 - 12,0		0,31 - 0,33
RAMÍREZ & HUQ 1986	Modas		130 a 150mm	
			/4meses	0,17
BARRIOS 2002	Modas	19,5		0,53
FREÓN <i>et al.</i> 2003	Modas	20		0,55
MENDOZA <i>et al.</i> 2003	Modas		100 mm 6 meses	0,55
BALZA & MARÍN 2000	Microestructura Sagitta		Larvas al nacer	0,32
BALZA <i>et al.</i> 2006	Microestructura Sagitta ARN/ADN		Juveniles talla <130 mm	0,66
RAMÍREZ & MARÍN 2006	Microestructura Sagitta		Larvas	1,10
			Talla <15,9mm	
BALZA <i>et al.</i> 2007	Microestructura Sagitta		Larvas	
			talla < 17 mm	0,60-0,69
BARRIOS <i>et al.</i> 2010	Modas		8,58 mm/mes	0,29
DITTY <i>et al.</i> 1994 (México)	Observaciones en vivo		Larvas y juveniles	1,1 - 1,2
DULCIC 1998 (Mediterráneo)	Microestructura otololito		Larvas	0,72

S. aurita es 16,7 cm los machos y 17,1 cm las hembras (QUAATEY & MARAVELIUS 1999); en el mar Mediterráneo (Túnez) es 14,3 cm (GAAMOUR *et al.* 2004); en el mar Egeo es 15,5 cm (machos) y 16,8 cm en hembras (TSIKLIRAS & ANTONOPOULOU 2006) y en el Adriático es 15,8 cm (machos) y 16,6 cm las hembras (MUSTAC & SINOVCIC 2012). En estos estudios, la talla media de madurez es similar a la determinada en Margarita por KORTNIK (2005). A pesar de la diferencia geográfica, resultados similares en África, el Mediterráneo y Venezuela, se explican por la relación genética entre poblaciones, encontrándose que las sardinias venezolanas tienen más relación con *S. aurita* del Mediterráneo, que con la africana (DE DONATO *et al.* 2005). En Venezuela, se concluyó que los fenotipos electroforéticos de *S. aurita* y *S. brasiliensis* son idénticos, siendo la misma especie (MONTERO & PÉREZ 1981).

En el país, oficialmente se acepta que la talla media de madurez (Lm 50%) de la sardina son ~20 cm LT, en consecuencia un manejo pesquero apropiado debería establecer talla de captura superior a 20 cm, lo cual equivale a impedir la pesca en el Golfo de Cariaco, Oeste de la Península de Araya y el Golfo de Santa Fe, además de reducción de las capturas en el área norte de su distribución (FREÓN & MENDOZA 2003). En realidad, su aplicación significaría prohibir la pesca de sardina en Venezuela, porque la mayoría de las tallas medias anuales de las capturas entre 2002 y 2013 en el Sureste de Margarita y las obtenidas (2013 a 2016) en Nueva Esparta, son inferiores a 20 cm (GÓMEZ 2018). Si la Lm 50% de la sardina fuera 20 cm LT, el principal recurso pesquero nacional se habría agotado en el siglo pasado, como se planteó hace 60 años (FAO 1963).



Fig. 6. Sardinias *S. aurita* de 16 cm (hembra con gónada madura) y de 12 cm LT de la Isla Margarita, Venezuela.

La captura nacional de sardina disminuyó acusadamente a partir de 2005 (GÓMEZ 2006b, 2007) comenzando una crisis sardinera (GÓMEZ *et al.* 2008). En estos años también se concluyó que la talla de primera madurez de la sardina es 20 cm (GASSMAN *et al.* 2008) y para recuperar el recurso sugieren incrementar la talla de captura hasta 20 cm y establecer veda el primer semestre anual (GASSMAN *et al.* 2012). En 2013, las autoridades pesqueras, aumentan a 19 cm la talla de captura y veda (Gaceta Oficial 40308 de 4/12/2013). Sin embargo, en 2020 las capturas no recuperan niveles previos a la crisis, lo cual debería ocurrir al cabo de los primeros años de implementar las medidas. Reciente estudio concluye que no ocurrió sobrepesca de sardina en Margarita y cuestiona las medidas de manejo, porque afectan amplios sectores de la población nacional, que la consumen (GÓMEZ 2018).

Con respecto a la veda, la sardina desova durante todo el año, pero en el periodo octubre-diciembre es más intensa la reproducción, por la mayor abundancia de huevos en el plancton (GÓMEZ 2015). Lo que tiene sentido ecológico, porque el desove debe ser anterior al proceso de surgencia y también desde el punto de vista de la permanencia o “conservación” de los huevos y larvas de sardina en el área, porque en los meses finales del año, especialmente entre octubre y noviembre es menor la intensidad del viento e incluso predominar vientos del sur o el suroeste. Es decir, ocurre menor advección de huevos y larvas hacia áreas periféricas menos productivas del oeste y menos alimento a disposición de las larvas, lo que afectaría el reclutamiento. Así, es de gran importancia que los huevos y larvas no salgan del área donde ocurre la surgencia fuerte, que es justamente sobre la plataforma nororiental y delimitada al sur por las Penínsulas de Paria y Araya, al norte por los Archipiélagos de Los Frailes y Los Testigos y al oeste por las islas Margarita, Coche, Cubagua, en donde se presentan los focos o plumas de aguas surgentes. El límite extremo donde se encontraron sus huevos fueron 56 km al norte de Margarita (LÓPEZ 1972). Asimismo, es reconocido que la reproducción de *S. aurita* es afectada por la temperatura del agua, que cuando aumenta, abundan sus huevos (SABATÉS *et al.* 2006), lo cual también se aplica a la sardina venezolana, pues la mayor abundancia de huevos es durante el último trimestre anual (octubre a diciembre), cuando la temperatura del agua alcanza valores más elevados (GÓMEZ 2015).

En síntesis, durante su periodo larval (16-20 días) su alimentación es particulada (selectiva) ingiriendo

zooplancton, crecen ~ 1 mm/día, al igual que los juveniles iniciales (otros 40 días) que se alimentan de presas cercanas al sustrato, porque tienen hábitos demersales (GÓMEZ 2015) siendo consumida por depredadores bentónicos. Cuando alcanza ~ 70 mm forman cardúmenes y exploran hábitats más distantes del sustrato y cambia sus hábitos alimentarios, estos juveniles (reclutas) y los adultos, son filtradores como todas las especies de sardina. Los cardúmenes se desplazan activamente buscando áreas con abundancia de fitoplancton. En su primer año de vida la sardina tiene entre 192 y 198 mm de longitud y cumple su ciclo vital. A los dos años de edad tiene longitud de 24 cm y en los tres años siguientes crece un cm (FREÓN *et al.* 2003a), se cita que vive cinco años (HEALD & GRIFFITHS 1967; FREÓN *et al.* 2003a), aunque se menciona hasta 10 años (GONZÁLEZ 1985). En el Atlántico de Estados Unidos, alcanza los seis años (JOHNSON & VAUGHT 1986).

En el nororiente de Venezuela, *S.aurita* vive atrapada de manera relativamente pasiva durante los primeros estadios de vida, por las corrientes geostróficas subsuperficiales hacia el Este, en los estadios juveniles (reclutas), preadultos y adultos son muy activos buscando áreas próximas a la costa con abundancia de fitoplancton, para alimentarse. La explicación ecológica reside en que su población abunda por la relativa fertilidad de las aguas, que proporciona los nutrientes para el crecimiento exponencial del alimento para larvas, juveniles y adultos, el aporte de materia orgánica por el Orinoco y plataforma continental amplia, con presencia de islas y archipiélagos (GÓMEZ & ACERO 2020). Pero, si la fertilidad acuática disminuye, como ocurrió desde 2005 hasta 2014, la sardina es afectada y disminuye su población, como recurso pesquero.

Explicación de crisis sardinera, pesca y futuro del recurso en Venezuela

Crisis sardinera: las sardineras hacen parte de los peces “pequeños pelágicos” de gran importancia en la trama trófica (PIKITCH *et al.* 2014) abundan en los ecosistemas de surgencia, donde explotan el plancton (NIKOLILOUDAKIS *et al.* 2015). Se caracterizan porque al crecer, cambian su alimentación de particulada a filtradora (JAMES 1988; VAN DER LINGEN *et al.* 2006; GARRIDO *et al.* 2007). Su ciclo de vida corto y dependencia alimentaria del plancton, posibilitan su respuesta rápida a los cambios oceánicos, por lo cual sus biomazas tienen fluctuaciones (ALHEIT *et al.* 2009). Las poblaciones de sardina tienen ciclos de abundancia y escasez, esta dinámica aparece

en registros sedimentarios de California, desde antes que comenzara la explotación humana, considerándose que factores ambientales impulsan los colapsos sardineros (DEYLE *et al.* 2013).

Para entender las causas ecológicas de la crisis sardinera iniciada en 2005 (GÓMEZ 2006a, 2006b) es necesario explicar de manera general los dos tipos de surgencia: la costera y la de rizo, que quizás también ocurre en el país. La primera ocurre en proximidades de la costa, es un fenómeno oceanográfico por el cual afloran aguas que ascienden desde una profundidad variable, que generalmente supera 100 m para reemplazar las aguas superficiales que fueron desplazadas horizontalmente (transporte Ekman) por la acción de los vientos Alisios del Nordeste que se desplazan de Este a Oeste, a lo largo de la costa. Las aguas que ascienden tienen mayor concentración de nutrientes y menor temperatura que las desplazadas. La surgencia de rizo ocurre en el mar abierto, lejos de la costa. El efecto del viento sobre grandes superficies de océano por la fricción o raspado horizontal, causa o propicia una divergencia del transporte Ekman que es balanceado o compensado por un transporte vertical muy lento. En California y Perú-Chile, donde ocurre con amplitud el rizo del viento, el ascenso de volumen de agua es comparable o superior, al asociado con la surgencia costera (DEVER *et al.* 2006). Se menciona que en el nororiente de Venezuela, hacia medio año aguas afuera de la costa, ocurre surgencia durante algunas semanas (RUEDA 2012), quizás relacionada con el rizo del viento.

La producción biológica resultante en cada tipo de surgencia, es diferente: en la costera cuando es intensa (fuerte) favorece al fitoplancton de mayor tamaño (Fig. 7), mientras que en la surgencia débil (poco intensa) como la ocasionada por el rizo del viento, se favorece al fitoplancton de talla pequeña. Ocurre así, porque en el fitoplancton la demanda de nutrientes depende del volumen celular y la entrada máxima del nutriente al interior de la célula depende de su superficie. Por lo cual, las células pequeñas con una relación superficie-volumen elevada, tienen ventaja competitiva en ambientes con escasez de nutrientes (MARGALEF 1978; FALKOWSKI & OLIVER 2007); mientras que en ambientes con exceso de nutrientes, como las surgencias costeras fuertes o intensas, se favorece al fitoplancton con las tallas más grandes (MOLONEY & FIELD 1991).

La variabilidad temporal de los dos tipos de surgencia controla la producción del plancton pequeño o grande,

afectando las poblaciones de los pequeños pelágicos, planctívoros. Por ejemplo, en el Pacífico la sardina desova aguas afuera, lejos de las surgencias costeras (CHECKLEY *et al.* 2000), los juveniles y adultos tienen una cesta branquial fina para retener partículas planctónicas de hasta 10 micras; en comparación con la anchoa (engráulido) que desova cerca de la costa y tiene una cesta branquial para capturar presas mayores. Lo cual, parece que también ocurre con la sardina venezolana que desova en aguas de la plataforma cerca de la costa, los juveniles y adultos ingieren principalmente fitoplancton (diatomeas) de tallas relativamente grandes.

Los conceptos mencionados pueden aplicarse a otras regiones con afloramiento, pero los efectos de la surgencia costera y la de rizo, varían según las condiciones específicas en cada área. En el hemisferio sur, la latitud y la fuerza de Coriolis tienen influencia significativa y la surgencia aguas afuera, es tres veces mayor que en la corriente de California, por lo cual en el Perú los planctontes son grandes y causan que predomine el engráulido *Engraulis ringes*, que ingiere plancton de más tamaño (VAN DER LINGEN *et al.* 2006). Estos ejemplos demuestran como un mecanismo físico actúa en los peces, relacionando la producción de sardina con los cambios ambientales a escala interanual o durante décadas (RYKACZEWSKY & CHECKLEY 2008).

En el nororiente de Venezuela, cuando las surgencias son intensas (fuertes) favorecen al fitoplancton de mayor tamaño, el cual es apropiado para la sardina, especialmente para los juveniles, cuando cambian su alimentación de selectiva a filtradora (GÓMEZ, 2015). En los años de crisis sardinera, la surgencia fue débil en intensidad por el debilitamiento de los Alisios que impulsan la surgencia (TAYLOR *et al.* 2012; PINCKNEY *et al.* 2015). Lo cual incidió en la fertilidad marina (GÓMEZ

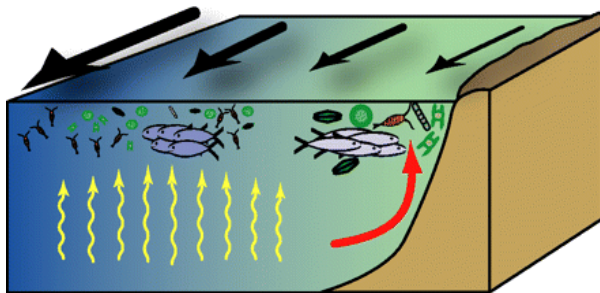


Fig. 7. Esquema de los dos tipos de surgencia, la costera más intensa propicia un fitoplancton de mayor talla, mientras que la surgencia débil y la de rizo lejos de la costa favorece la abundancia de fitoplancton con menor tamaño (Figura en RYKACZEWSKY & CHECKLEY 2008).

et al. 2012; GÓMEZ & BARCELÓ 2014; GÓMEZ 2015, 2016) favoreciendo al fitoplancton de talla pequeña, que es inapropiado como alimento para los reclutas y adultos, que en consecuencia casi colapsaron.

En la Estación Cariaco (oriente de Venezuela) durante el periodo 1996-2008 disminuyó la intensidad de la surgencia, ocurriendo cambios en el fitoplancton que varió de diatomeas grandes a pequeñas, durante la primera década del siglo XXI (ASTOR *et al.* 2013). Entre 1996 y 2010, el microplancton (talla >20 micras) disminuyó y las diatomeas grandes redujeron cuatro veces su abundancia, sugiriendo reorganización del fitoplancton, con aumento de las tallas pequeñas como respuesta a la menor intensidad de la surgencia (PINCKNEY *et al.* 2015). Entonces, es posible plantear que el predominio de formas pequeñas en el fitoplancton, fue factor importante de la crisis sardinera local. Al disminuir la biomasa de la sardina, los fitoplanctontes de pequeño tamaño fueron consumidos por un zooplancton también caracterizado por las tallas pequeñas, explicando su mayor abundancia durante la crisis sardinera, como se determinó en serie de tiempo de 16 años en el Sureste de Margarita (Fig. 8) y verifica el cambio de régimen ecológico (GÓMEZ 2018a, 2019). Hay consenso en que las fluctuaciones de biomasa de los pequeños pelágicos, ocurren por la trama trófica (SCHWARTZLOSE *et al.* 1999; VAN DER LINGEN *et al.* 2006; AYÓN *et al.* 2011).

La crisis sardinera venezolana no la ocasionaron los pescadores, por sobreexplotación o sobrepesca como se cita (GONZÁLEZ *et al.* 2007; RUEDA 2012; MENDOZA 2015; RUEDA *et al.* 2017) sino que tuvo causas ecológicas (GÓMEZ 2006b, 2007, 2015, 2016; GÓMEZ *et al.* 2008, 2012, 2014; GÓMEZ & BARCELÓ 2014) que propiciaron un cambio de régimen verificado por serie de tiempo del mesozooplancton (GÓMEZ 2018a, 2019). La debilidad de los Alisios durante más de una década, varió la composición del fitoplancton (ASTOR *et al.* 2013; PINCKNEY *et al.* 2015) y en general del plancton. En consecuencia ocurrió fluctuación en la abundancia de sardina.

Pesca de sardina y su futuro: las pesquerías mundiales colapsarán en 2048 (PAULY & ZELLER 2017) y por la pesca industrial “pequeños pelágicos” como la sardina, están casi agotados (LLUCH-BELDA *et al.* 1989). A comienzos de siglo constituyeron 33% de la pesca, pero en 2018 fueron 20,6% (FAO 2020). Pronto se consumirán directamente (PAULY 2009) lo que en Venezuela es situación actual, por su precio, la sardina es alimento importante de numerosas personas.

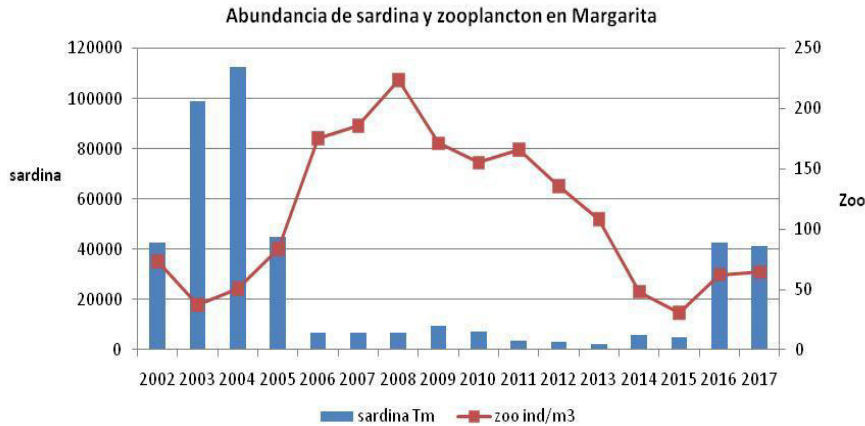


Fig. 8. Captura de sardina (toneladas) y abundancia de zooplancton (ind/m³) en isla Margarita, Venezuela (GÓMEZ, 2019). Se observa cambio de régimen entre 2005 y 2015.

En 2017 se cumplieron 90 años del inicio de la captura de sardina, lo cual sorprende, porque estuvo sin regulación durante ~ 50 años y pronosticaron su agotamiento en 1993 (FAO 1963). En 1950 comienza registro de capturas, que fluctuaron entre 84.000 y 47.500 t hasta 1973, faenaban 194 chinchorros y activas 12 fábricas. En 1974, la primera regulación pesquera estableció talla mínima de captura de 15 cm LT (juveniles) y podía extraerse hasta 40% de sardinas con longitud menor. Lo cual es inexplicable, porque desde 1963 estimaron la talla media de madurez del recurso (Lm 50%) en 19,5 cm. La talla de pesca, al ser inferior a la reproductiva, fundamentó que pronosticaran su desaparición (FAO 1963).

Entre 1974 y 2000 la pesca fluctuó entre 22.835 t y 186.060 t en 1998. En el presente siglo, se afirmó subexplotación de la sardina (GUZMÁN 2000; FREÓN & MENDOZA 2003) con capturas posibles entre 160.000 y 470.000 t/año (MENDOZA & GUZMÁN 2000). También, se incrementan las actividades con sardina, funcionaban 121 empresas (7 enlatadoras tradicionales, 25 medianas y pequeñas, 12 de congelación, 32 picadoras y 45 de salado-ahumado) que utilizaban 140.000 t/año, incluyendo para carnada y el consumo directo (GASTÓN 2003). En el lapso 2000-2005 las capturas variaron desde 73.534 t hasta 200.232 t en 2004, año de la captura máxima. En 2005 la pesca disminuyó $\sim 50\%$ comparada con 2003-2004, fue inicio de la crisis y capturas < 50.000 t/año, durante una década (GÓMEZ 2018), faenaban 246 artes. En 2006, se aumenta a 17 cm la talla de pesca, que disminuyó a 36.157 t en 2008, faenaban 294 artes. Desde 2014 se aplica la ordenanza vigente, establece

veda (tres meses) y aumentó a 19 cm la talla de captura, ese año se pescaron 48.777 t y 91.565 t en 2017, cuando operaban en total 357 artes, entre ellos 115 cercos o máquinas de argolla (purse seines) en Sucre. Entre 2015 y 2017 ocurrió recuperación moderada de la pesca, porque la fertilidad acuática aumentó desde 2014, por mayor concentración de nutrientes (nitratos), clorofila *a* y producción primaria (GÓMEZ 2016), a diferencia de años previos (GÓMEZ & BARCELÓ 2014).

La talla mínima de captura (19 cm) establecida desde 2014, es menor a la talla media de reproducción aceptada (20 cm), siendo incoherente y no ecosistémica. Su aplicación afecta a pescadores, fábricas de enlatado, empresas y consumidores que adquieren cantidades de sardina, por su precio asequible. También establece veda de tres meses, cuestionada, porque estudio de larga duración (11 años) sobre la abundancia de huevos de sardina, indica que en el último trimestre anual (octubre-diciembre) tienen mayor actividad reproductiva (GÓMEZ 2015) y conforme con estudio que concluye que la sardina tiene más cantidad de lípidos, seis meses después de la surgencia (FREÓN *et al.* 2003) y evidente en sardinas con talla ≥ 17 cm (TORNES *et al.* 1971). La verdadera talla media de reproducción de la sardina venezolana es ≤ 17 cm (GÓMEZ 2018) como en *S. aurita* del Atlántico occidental (mar Mediterráneo y África). Por lo cual, en Venezuela la talla de captura de la sardina debería ser 18 cm.

Las capturas tienen gran variación (NASCIMIENTO & ROJAS 1971) por estadísticas no confiables (GUZMÁN *et al.* 2003) y capturas no registradas (RUEDA *et al.*

2017). En todos los países las estadísticas pesqueras son incompletas (PAULY & ZELLER 2017). Con las cifras de captura de sardina obtenidas de FAO (<http://www.fao.org/fi/statist/>) y Fish Base (FROESE & PAULY 2020) entre 1950 y 2017 se capturaron 4'386.758 t en Venezuela, siendo inferiores a las de *S. brasiliensis* en Brasil. Entre 2000 y 2017, la captura nacional fueron 1'374.900 t, que constituyen 19,9% de la pesca mundial de la especie (6'909.653 t), en su mayoría utilizada para elaborar harina. En ese lapso, la captura sardinera nacional represento 7,19% de la pesca de *Sardina pilchardus* en Europa (19'126441 t) muy apreciada como alimento. A comienzos de siglo, la industria enlatadora considero que el recurso local tenía importancia mundial (GASTÓN 2000), sin embargo, desde 1934 la sardina sostiene una importante industria conservera y ahora suministra alimento directo, al país. Se tiene la suerte de tener una riqueza pesquera modesta, pero única en el mar Caribe (GÓMEZ 1996, 2001).

En Nueva Esparta, la sardina se captura únicamente con chinchorros, desde 1950 se utilizan motores. El arte en longitud supera los 1000 m, consta de copo (saco) y dos mangas laterales, su altura alcanza 20-22 m. Los pescadores capturan la sardina muy cerca del borde costero, es pesca no agresiva, porque esperan que los

cardúmenes se acerquen para encerrarlos con el arte; si el cardúmen pasa por donde la profundidad supera 20 m, no pescan. El record nacional fueron 1.655 t/lance en Margarita, a 300 m de la costa (GÓMEZ & GONZÁLEZ 2008). El arte con la sardina viva se traslada hasta proximidad de la playa, donde se fondea. Durante ~60 años, el chinchorro fue arte único para pescar sardina y venderla a enlatadoras (Fig. 9). Es el apropiado para la explotación del recurso, porque realizada la captura, la sardina se mantiene viva en el chinchorro, para que la autoridad pesquera verifique la talla y determine si puede extraerse para la venta, en caso contrario, se libera. La pesca del recurso utilizando chinchorros y la talla media de reproducción (≤ 17 cm) explica que todavía se capture sardina en Venezuela. La crisis pesquera global, valoriza a la pesca artesanal como la apropiada para la sustentabilidad (MARVAL & CERVIGÓN 2009) y debe propiciarse para que la actividad sea sostenible (PAULY 2019).

En Sucre, desde finales de los 1980 utilizan los cercos de argolla (máquinas o bolsos) con longitud hasta 1500 m (NOVOA *et al.* 1998). Es arte altamente agresivo, considerado artesanal, pero realmente son purse seine similares a los utilizados en la pesca industrial, oficialmente deben tener hasta 400 m de longitud y altura 40 m. En 1996, faenaban



Fig. 9. Sardina *S. aurita* capturada con chinchorro en el Morro de Porlamar (sureste de Isla Margarita), Venezuela.

52 (Barrios *et al.* 2010), aumentan a 115 en 2017 (Gaceta 41295/2017) los ilegales pueden alcanzar 130 (GONZÁLEZ *et al.* 2016). Su intensa actividad, cerca o lejos de la costa (>50 km), tiene efectos negativos en el recurso, porque el arte llega al fondo en la plataforma, como el banco de Los Testigos (profundidad 37 m). La sardina capturada muere rápidamente, siendo posible el predominio de sardinas juveniles, que recién se incorporan al ambiente pelágico, el cual explotan activamente los cardúmenes (GÓMEZ 2015). Si en estas capturas predominan los reclutas, la utilización de máquinas o bolsos (purse seine) puede ser muy lesiva, porque evitar la pesca de juveniles, es fundamental para la sostenibilidad del stock de sardina.

La pesca industrial ha colapsado varias especies de pequeños pelágicos, todas utilizando barcos y purse seine (ARMSTRONG & THOMAS 1989; ARMSTRONG *et al.* 1989; LLUCH-BELDA *et al.* 1989; SCHWARTZLOSEL *et al.* 1999). Las máquinas deben reglamentarse estrictamente, de ocurrir la sobrepesca, la causará este arte y en riesgo la sustentabilidad de la sardina, llegando su agotamiento. Quizás rápido, porque de España arribo al país (junio 2021) el primer barco industrial con purse seine, para pescar sardina se informa que aportará 2.560 t a la producción nacional (Prensa MinPesca 19/05/2021).

AGRADECIMIENTOS

Artículo dedicado al Dr. Julio E. Pérez R. (QPD) muy estimado amigo en Cumaná y Margarita, excelente docente e investigador de la Universidad de Oriente. Se agradece colaboración (2002-2018) de los pescadores sardineros del Morro de Porlamar (Playa Valdéz) y del Museo Marino de Margarita, que facilitó laboratorio. Gracias a los evaluadores por sugerencias.

REFERENCIAS

- ALEMANY, F., S. DEUDERO., B. MORALES., J. LÓPEZ., J. JANSÁ., N. PALMER & I. PALOMERA. 2006. Influence of physical environmental factors on the composition and horizontal distribution of summer larval fish assemblages off Mallorca island (Balearic archipelago, western Mediterranean). *J. Plankton Res.*, 28 (5): 473-487.
- ALHEIT, J. 1993. Use of the daily egg production method for estimating biomass of clupeoid fishes: a review and evaluation. *Bull. Mar. Sci.*, 53: 750-767.
- ALHEIT, J., C. ROY & S. KIFANI. 2009. Decadal-scale variability in populations. In: Climate change and small pelagic fish. Eds. D. Checkley, J. Alheit, Y. Oozeki, C. Roy. Cambridge University Press, Cambridge, p. 64-87.
- ANDRÉS, J., G. FEBRES & L. HERRERA. 1979. Circulación geostrofica frente a Venezuela, Mar Caribe suroriental. *Bol. Inst. Oceanogr. Univ. Oriente*, 18 (1-2): 115-126.
- APARICIO, R. 2003. *Revisión de las características oceanográficas de la plataforma nororiental de Venezuela*. En: *La sardina (Sardinella aurita): su medio ambiente y explotación en el Oriente de Venezuela*. Eds. Freón, P. & J. Mendoza. IRD Editions. París: 171-205.
- ARMSTRONG, M. & R. THOMAS. 1989. *Clupeoids*. In: *Oceans of Life off Southern Africa*. Eds. Payne, A. & R. Crawford. Cape Town. Vlacberg: 105-121.
- ARMSTRONG, M., B. ROEL & R. PROSCH. 1989. Long-term trends in patterns of maturity in the southern Benguela pilchard populations. Evidence for density-dependence. *S. Afr. J. Mar. Sci.*, 8: 91-101.
- ASTOR, I., L. LORENZONI, R. THUNELL, R. VARELA, F. MÜLLER, L. TROCCOLI, G. TAYLOR, M. SCRANTON, E. TAPPA & D. RUEDA. 2013. Interannual variability in sea surface temperature and fCO₂ changes in the Cariaco Basin. *Deep Sea Research Part II*, 93: 33-43.
- AYÓN, P., G. SWARTZMAN, P. ESPINOZA & A. BERTRAND. 2011. Long-term changes in zooplankton size distribution in the Peruvian Humboldt current system: conditions favoring sardine or anchovy. *Mar. Ecol. Prog. Series*, 422: 211-222.
- BALZA, M. & B. MARÍN. 2000. Verificación de la marca de eclosión en los otolitos de sagitta de larvas de *Sardinella aurita* (Pisces: Clupeidae). *Rev. Biol. Trop.*, 48 (Supl. 1): 183-186.
- BALZA, M., M. GUTIÉRREZ & B. MARÍN. 2001. Descripción morfológica y crecimiento en los primeros estadios larvarios de la sardina *Sardinella aurita* (Valenciennes, 1847) (Pisces: Clupeidae). *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela*. 40 (1-2): 91-101.
- BALZA, M., B. MARÍN & M. LEMUS. 2006. Crecimiento somático y la relación ARN/ADN en juveniles de la sardina *Sardinella aurita* Valenciennes, 1847 (Pisces: Clupeidae) del golfo de Santa Fe, Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela*, 45(1): 41-49.
- BALZA, M., M. LEMUS & B. MARÍN. 2007. Tasa de crecimiento en larvas de *Sardinella aurita*

- Valenciennes 1847 (Pisces: Clupeidae) del Morro de Puerto Santo, Venezuela. *Interciencia*, 32(5): 333-338.
- BARRIOS, A. 2002. Periodicidad del reclutamiento y formación de cohortes juveniles en la sardina, *Sardinella aurita* Valenciennes 1847 (Pisces: Clupeidae) en el golfo de Cariaco, Edo Sucre, Venezuela. Trab. Grad. Lic. Biología, Universidad de Oriente, Cumaná, Venezuela. 49 p.
- BARRIOS, A., R. GUZMÁN, J. MENDOZA, G. GÓMEZ & G. VIZCAÍNO. 2010. Parámetros de crecimiento y mortalidad total de la sardina *Sardinella aurita* Valenciennes 1847 en el nororiente venezolano durante el periodo 1990 a 2008. *Zootecnia Tropical*, 28(4): 457-466.
- BÉCOGNÉE, P., C. ALMEIDA, A. BARRERA, A. HERNÁNDEZ & S. HERNÁNDEZ. 2006. Annual cycle of clupeiform larvae around Gran Canary island, Canary Islands. *Fish. Oceanogr.*, 15: 293-300.
- BERNAL M., D. BORCHERS, L. VALDÉS, A. LAGO E LANZOS & S. BUCKLAND. 2011. A new ageing method for eggs of fish species with daily spawning synchronicity. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 58:2330-2340.
- BLAXTER, J. & J. HUNTER 1982. The biology of clupeoid fishes. *Adv. Mar. Biol.*, 20: 1-223.
- BODE, A., M. ALVAREZ-OSORIO, P. CARRERA & J. LORENZO. 2004. Reconstruction of the trophic pathways between plankton and the North Iberia sardine (*Sardina pilchardus*) using stable isotopes. *Sci. Mar.*, 68: 165-178.
- BORGES, M., A. SANTOS., N. CRATO, H. MENDES & B. MOTTA. 2003. Sardine regime shifts off Portugal: a time series analysis of catches and wind conditions. *Sci. Mar.*, 67: 235-244.
- CALDERA, M., M. HUQ & I. RAMÍREZ. 1988. Aspectos alimenticios de la sardina *Sardinella aurita* Valenciennes 1847 (Pisces: Clupeidae) de alrededores de la región noroccidental de la Península de Araya y de las islas de Coche y Cubagua, Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela*, 27 (1-2): 129-143.
- CÁRDENAS, J. & A. ACHURY. 2002. Acústica pesquera de los recursos marinos del nororiente de Venezuela: evaluación y seguimiento espacio-temporal del stock de sardina (*Sardinella aurita* Valenciennes, 1847). *Mem. Soc. Cienc. Nat. La Salle*, 154: 39-54.
- CÁRDENAS, J. 2003. *Distribución y cuantificación de la biomasa íctica del mar nororiental venezolano, con énfasis especial en la sardina, determinadas por medios hidroacústicos*. En: *La sardina (Sardinella aurita), su medio ambiente y explotación en el oriente de Venezuela*. Eds. Freón, P. & J. Mendoza. IRD Editions, París: 401-423.
- CELLAMARE, M. & A. GÓMEZ. 2007. Alimentación de la sardina *Sardinella aurita* (Clupeidae) en el sureste de la isla de Margarita, Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela*, 46 (1): 23-36.
- CERVIGÓN, F. 1991. Los peces marinos de Venezuela. Vol. I. Fundación Científica Los Roques, Caracas, Venezuela. 427 p.
- CERVIGÓN, F. & A. GÓMEZ 2018. Aportes a la ictiología de Venezuela obtenidos al Norte de la Península de Macanao (Isla Margarita) Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela*, 57(1): 113-124.
- CHECKLEY, D. JR., R. DOTSON & D. GRIFFITH. 2000. Continuous, underway sampling of eggs of Pacific sardine (*Sardinops sagax*) and northern anchovy (*Engraulis mordax*) in spring 1996 and 1997 off Southern and Central California. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 47: 1139-1155.
- CHICHARO, M. 1997. Starvation percentages in field caught sardina *Sardina pilchardus* larvae off Portugal. *Sci. Mar.*, 61(4): 507-516.
- CONAND, F. & E. FAGETTI. 1971. Description et distribution saisonniere des larves de sardinelles des cotes du Senegal et de la Gambie en 1968 et 1969. *Cah. ORSTOM., Ser. Oceanogr.* IX (3): 293-318.
- CONAND, F. 1977. Oeufs et larves de la sardine ronde (*Sardinella aurita*) au Sénégal: distribution, croissance, mortalité, variations d'abondance de 1971 á 1976. *Cah. ORSTOM., Ser. Oceanogr.* XV (3): 201-214.
- COSTALAGO, D. & I. PALOMERA. 2014. Feeding of European pilchard (*Sardina pilchardus*) in the northwestern Mediterranean: from late larvae to adults. *Sci. Mar.*, 78(1): 41-54.
- DE DONATO, M., I. LIMBELLA, I. RAMÍREZ & B. MARÍN. 2005. Low genetic differentiation among sardine populations *Sardinella aurita* from eastern Venezuela. *Ciencias Marinas*, 31(3): 529-535.

- DEFEO, O. 2015. Enfoque ecosistémico pesquero: conceptos fundamentales y aplicación en pesquerías de pequeña escala de América Latina. *FAO documento técnico de pesca y acuicultura*. No. 592: 83 p.
- DEVER, E., C. DORMAN & J. LARGIER. 2006. Surface boundary-layer variability off Northern California USA, during upwelling. *Deep-Sea Res. Part II Top. Stud. Oceanogr.*, 53: 2887-2905.
- DEYLE, E., M. FOGARTY, C. HSIEH, L. KAUFMAN, A. MACCALL, S. MUNCH, C. PERRETI, H. YE & G. SUGIHARA. 2013. Predicting climate effects on Pacific sardine. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.*, 110: 6430-6435.
- DITTY, J., E. HOUDE & R. SHAW. 1994. Egg and larval development of Spanish sardine, *Sardinella aurita* (Family Clupeidae) with a synopsis of characters to identify clupeid larvae from the northern Gulf of Mexico. *Bull. Mar. Sci.*, 54(2): 367-380.
- DITTY, J., T. FAROOQI & R. SHAW. 2005. *Clupeidae: sardines & herrings*: 73-100 p. In: Richards, W. (Ed.). *Early stages of Atlantic fishes. An identification guide for the Western Central North Atlantic Volume I & II*. CRC Press, USA. 1312 p.
- DOPOLLO, M., C. VAN DER LINGEN & C. MOLONEY. 2005. Stage dependent vertical distribution of pelagic fish eggs on the western Agulhas Bank, South Africa. *Afr. J. Mar. Sci.*, 27: 249-256.
- D'SOUZE, G. 1981. Aspectos de la energética reproductiva del pez migratorio *Sardinella aurita*, Clupeidae. Trab. Grado, Lic. Biología. Universidad de Oriente, Cumana, Venezuela. 99 pp.
- ETCHEVERS, S. 1974. Variaciones morfométrico-morfológicas, biología y tamaño mínimo del stock de sardina en el nororiente de Venezuela. *Bol. Cient. Tec. Serie Rec. Mar. Centro Invest. Cient. U. Oriente, Nueva Esparta*, 1(3): 1-82.
- FALKOWSKI, P. & M. OLIVER. 2007. Mix and match: How climate selects phytoplankton. *Nat. Rev. Microbiol.*, 5: 813-819.
- FAO. 1963. Development of the marine fisheries research program. Report to the Government of Venezuela. *Program of Technical Assistance* 1606, 61 p.
- FAO. 1979. Políticas de desarrollo pesquero. FAO Ven/78/006. *Informe Técnico*: p. 54-56. Ministerio Agricultura y Cría, Venezuela. 78 p., y anexos.
- FAO. 2020. The state of world fisheries and aquaculture 2020. Sustainability in action. Roma. <https://doi.org/10.4060/ca9229en>
- FEBRES-ORTEGA, G. 1974. Circulación de las aguas superiores de la fosa de Cariaco en abril de 1974. *Bol. Inst. Oceanogr. Univ. Oriente*, 13(1-2): 79-86.
- FLETCHER, W. & N. SUMMER. 1999. Spatial distribution of sardine (*Sardinops sagax*) eggs and larvae: an application of geostatistics and resampling to survey data. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 56: 907-914.
- FROESE, R. & D. PAULY. 2020. Fish Base. World Wide Web electronic publication. www.fishbase.org. version (12/2020).
- FREÓN, P., M. EL KHATTABI, J. MENDOZA & R. GUZMÁN. 1997. Unexpected reproductive strategy of *Sardinella aurita* off the coast of Venezuela. *Marine Biology*, 128(3): 363-372.
- FREÓN, P. & J. MENDOZA. 2003. *La sardina, su medio ambiente y explotación en el oriente de Venezuela. Síntesis*. En: *La sardina (Sardinella aurita): su medio ambiente y explotación en el Oriente de Venezuela*. Eds. Freón, P. & J. Mendoza (Eds.). IRD Editions, París: 25-165.
- FREÓN, P., M. EL KHATTABI, J. MENDOZA & R. GUZMÁN. 2003. *Una estrategia reproductiva inesperada: el caso de Sardinella aurita de costas de Venezuela y sus relaciones con la surgencia costera*. En: *La sardina (Sardinella aurita), su medio ambiente y explotación en el oriente de Venezuela*. Eds. Freón, P. y J. Mendoza. IRD Editions, París: 357-387.
- FREÓN P., R. GUZMÁN & R. APARICIO. 2003a. *Relaciones entre capturas, esfuerzo pesquero y surgencia costera en la pesquería de sardina del Oriente de Venezuela*. En: *La sardina (Sardinella aurita): su medio ambiente y explotación en el Oriente de Venezuela*. Eds. Freón, P. & J. Mendoza. IRD Editions, París: 451-471.
- FUKUOKA, J. 1965. Hydrography of the adjacent sea (II). Some characteristics of oceanographical conditions in the Caribbean Sea, specially the region adjacent to Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Univ. Oriente*, 4(2): 234-245.
- FUKUOKA, J. 1971. *Coastal upwelling and sinking in the Caribbean Sea specially about the existence of the under current*. In: *Fertility of the Sea*. Ed. J. Costlow. Gordon & Breach Sci. Publ. New York. I: 123-142.

- GAAMOUR, A., L. BEN ABDALLAH, S. KHEMIRI & S. MILL. 2004. Etudes de la biologie et de l'exploitation des petites pelagiques en Tunisie. *Med. Sud. Med. Technical Documents* No. 5: 48-66.
- GANIAS, C. 2008. Ephemeral spawning aggregations in the Mediterranean sardines, *Sardina pilchardus*: a comparison with other multiple-spawning clupeoids. *Mar. Biol.*, 155: 293-301.
- GANIAS, C & C. NUNES. 2011. Bathymetric segregation of the spawning stages in the Atlantic sardine *Sardina pilchardus*. *Mar. Ecol. Prog. Series*, 428: 235-244.
- GANIAS, K., S. SOMARAKIS & C. NUNES. 2014. *Reproductive potential*. In: *Biology and ecology of sardines and anchovies*. Ed. Ganiás, K. CRC Press, Boca Ratón, USA. 79-121.
- GARCÍA, O., M. HUQ & I. RAMÍREZ. 1985. Aspectos alimenticios de la sardina *Sardinella aurita* Valenciennes 1847 (Pisces: Clupeidae) de alrededores de la isla de Margarita, Estado Nueva Esparta, Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela*. 24 (1-2): 31-42.
- GARCIA, S. 2000. The FAO definition of sustainable development and the Code of Conduct for Responsible Fisheries: an analysis of the related principles, criteria and indicators. *Mar. Fresh. Res.*, 51: 535-541.
- GARCÍA, S., A. ZERBI, C. ALIAUME, T. DO CHI AND G. LASSERRE. 2003. The ecosystem approach to fisheries: Issues, terminology, principles, institutional foundations, implementation and outlook. *FAO Fisheries Technical Paper*. Rome (Italy): Food and Agriculture Organization of the United Nations. 76 p. Paper No.: 443.
- GARCIA, S., Y. YE, J. RICE & A. CHARLES (EDS.). 2018. Rebuilding of marine fisheries. Part 1: Global review. *FAO Fisheries and Aquaculture Technical Paper* No. 630/1. Rome, FAO. 294 pp.
- GARRIDO, S. & C. VAN DER LINGEN. 2014. *Feeding biology and ecology*. In: *Biology and ecology of sardines and anchovies*. Ed. Ganiás, K. CRC Press, Boca Ratón, USA. 122-179.
- GARRIDO, S., A. MARCALO, J. ZWOLINSKY & C. VAN DER LINGEN. 2007. Laboratory investigations on the effect of prey size and concentration on the feeding behavior of sardine *Sardina pilchardus*. *Mar. Ecol. Prog. Series*, 330: 189-199.
- GASSMAN, J. 2005. *Ovogénesis, madurez sexual, época de desove y fecundidad parcial de la sardina (Sardinella aurita) Valenciennes 1847 (Teleostei: Clupeidae) en el eje Pampatar-La Isleta, Isla de Margarita*. Trab. Grad, Universidad de Oriente, Boca del Rio, Venezuela. 47 p.
- GASSMAN, J., N. ESLAVA, W. GONZÁLEZ. 2008. Reproducción de la sardina, *Sardinella aurita* (Clupeiformes: Clupeidae) del sureste de la Isla de Margarita, Venezuela. *Rev. Biol. Trop.*, 56(4): 1813-1824.
- GASSMAN, J., N. ESLAVA, W. GONZÁLEZ & N. AGUADO. 2012. Indicadores reproductivos de la sardina *Sardinella aurita* (Clupeiformes: Clupeidae) del sureste de la Isla de Margarita, Venezuela. *Bol. Centro Invest. Biol.*, Univ. Zulia, Venezuela., 46(2): 121-136.
- GASTÓN, F. 2000. Inconvenientes para la adecuada comercialización de la sardina en Venezuela: 83-93. Memoria-Taller: Evaluación, Tecnología e Industrialización de pequeños pelágicos. Universidad Central de Venezuela, Facultad de Ciencias Instituto de Ciencia y Tecnología de Alimentos. Cumaná, Edo. Sucre 6-8 diciembre 2000. 168 p.
- GASTÓN, F. 2003. Propuestas para el desarrollo integral del sector sardinero venezolano. Informe Técnico CAVENPESCA presentado al Instituto Nacional de Pesca y Acuicultura (INAPESCA) mayo de 2003. Caracas. 28 p.
- GERLOTTO, F. & H. GINÉS. 1988. Diez años de ecointegración en EDIMAR referida a la sardina del oriente venezolano (*Sardinella aurita*). *Mem. Soc. Cienc. Nat. La Salle.*, Suppl. 3 (XLVII): 311-324.
- GÓMEZ, A. 1984. Inducción del desove, desarrollo embrionario y larval de *Chaetodipterus faber* (Pisces, Ehippidae) en la Isla de Margarita. *Anales Inst. Inv. Mar. Punta de Betín*, 14: 85-104.
- GÓMEZ, A. 1994. Induced spawning and rear larvae of spadefish *Chaetodipterus faber* in Margarita Island, Venezuela. *Proc. Gulf & Carib. Fish. Inst.*, 47: 15-24.
- GÓMEZ, A. 1996. Causas de la fertilidad marina en el Nororiente de Venezuela. *Interciencia*, 21(3):140-146.
- GÓMEZ, A. 2001. Recursos pesqueros: Caribe. *Investigación y Ciencia*, 301: 36-38.

- GÓMEZ, A. 2006a. Margalef, el sabio de Cataluña. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela*. 45 (2): 165-178.
- GÓMEZ, A. 2006b. Caracterización ecológica del caladero de pesca más importante de Venezuela (Pampatar-La Isleta, Isla de Margarita). Museo Marino de Margarita Informe Final al Fondo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas de Venezuela (FONACIT Proy. 2000001372). Ministerio de Ciencia y Tecnología, Caracas. 648 p.
- GÓMEZ, A. 2007. Producción primaria al sureste de la isla de Margarita, Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela*. 46 (2): 97-105.
- GÓMEZ, A. 2015. Crisis de la pesca de sardina en Venezuela: abundancia de huevos de sardina *Sardinella aurita* en el este de Isla Margarita. Once años de estudio (2002-2013) y comentarios sobre muestreo, reproducción y desarrollo. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela*. 54 (2): 95-108.
- GÓMEZ, A. 2016. Densidad de huevos de sardina *Sardinella aurita*, abundancia de zooplancton e hidrografía en la Península de Araya y sur de Isla Margarita, Venezuela. *Bol. Invest. Mar. Cost.*, 45 (1): 57-72.
- GÓMEZ, A. 2018. Análisis del manejo de la crisis de sardina *Sardinella aurita* en Venezuela y comentario sobre artes de pesca y estadísticas. *Bol. Invest. Mar. Cost.*, 47 (1): 85-106.
- GÓMEZ, A. 2018a. Crisis de la pesca de sardina en Venezuela: posible causa un cambio de régimen. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela*. 57(1): 70-82.
- GÓMEZ, A. 2019. Variación a largo término (2002-2016) en la densidad y composición del mesozooplancton indica cambio de régimen en isla Margarita (Venezuela). *Bol. Invest. Mar. Cost.*, 48 (1): 65-87.
- GÓMEZ, A., E. IZAGUIRRE & O. GÓMEZ. 2008. Ecología de caladeros, aspectos biológicos y pesca (2003-2006) de sardina *Sardinella aurita* (Pisces: Clupeidae) en Nueva Esparta, Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela*. 47(2): 113-128.
- GÓMEZ, A., & I. HERNÁNDEZ. 2008. Abundancia interanual del zooplancton nocturno en la costa este de Isla Margarita, Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela*, 47(2): 91-102.
- GÓMEZ, A. & W. GONZÁLEZ. 2008. Captura record de sardina *Sardinella aurita* en la Isla de Margarita, Venezuela. *Mem. Fund. La Salle Cienc. Nat.*, 169: 135-142.
- GÓMEZ, A., A. BARCELÓ & E. MATA. 2012. Condiciones hidrográficas (2007-2009) al sur de Isla Margarita y Península de Araya como indicio de disminución de la fertilidad regional y posible afectación del recurso sardinero venezolano. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela*. 51 (2): 173-186.
- GÓMEZ, A. & A. BARCELÓ. 2014. Crisis de la pesca de sardina en Venezuela: hidrografía y nutrientes al este de la isla de Margarita, una década de estudio (2003-2012). *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela*. 53(2): 185-203.
- GÓMEZ, A., E. MATA & O. GÓMEZ. 2014. Crisis de la pesca de sardina en Venezuela: variación de la biomasa del fitoplancton en el este de Margarita, una década de estudio (2003-2012). *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela*. 53 (1): 25-36.
- GÓMEZ, A. & A. ACERO. 2020. Comparación de las surgencias de la Guajira colombiana y del oriente venezolano. *Bol. Invest. Mar. Cost.*, 49 (2): 131-172.
- GONZÁLEZ, L. W. 1985. Determinación de edad y crecimiento de sardina *Sardinella aurita*, Valenciennes 1847 (Pisces: Clupeidae) de la región nororiental de Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela*. 24(1-2): 111-128.
- GONZÁLEZ, L. W., N. ESLAVA & E. GÓMEZ. 2007. Parámetros poblacionales de la sardina (*Sardinella aurita*) del sureste de la Isla de Margarita, Venezuela. *Bol. Centro Invest. Biol., Univ. Zulia, Venezuela*, 41(4): 457-470.
- GONZÁLEZ, W., N. ESLAVA, L. TROCCHI & F. GUEVARA. 2016. Análisis de la pesquería artesanal de sardina (*Sardinella aurita*) en Venezuela. *Tecnociencia Chihuahua*, 10(2): 81-89.
- GUTIÉRREZ, M., M. BALZA & B. MARÍN. 2002. Efecto de la temperatura en el desarrollo embrionario de la sardina, *Sardinella aurita* (Valenciennes, 1847) (Pisces: Clupeidae) en condiciones controladas de laboratorio. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela*. 41 (1-2): 67-72.
- GUZMÁN, R. 2000. La pesquería de sardinas en el nororiente de Venezuela; seguimiento y evolución. 26-32. Memoria-Taller: Evaluación, Tecnología e Industrialización de pequeños pelágicos. Universidad

- Central de Venezuela, Facultad de Ciencias Instituto de Ciencia y Tecnología de Alimentos. Cumaná, Edo. Sucre 6-8 diciembre 2000. 168 p.
- GUZMÁN, R. & G. GÓMEZ. 2000. Crecimiento, mortalidad y patrón de reclutamiento de *Sardinella aurita* en el nororiente de Venezuela. *Zootec. Trop.*, 18(2): 129-144.
- GUZMÁN, R., G. GÓMEZ & M. PENOTT. 1998. Aspectos biológicos y pesquería de la sardina (*Sardinella aurita*) en Golfo de Cariaco, Venezuela. *Zootec. Trop.*, 16(2):149-162.
- GUZMÁN, R., G. GÓMEZ, M. PENOTT & G. VIZCAÍNO. 1999. Estructura de tallas y reproducción de la sardina *Sardinella aurita* en el nororiente de Venezuela. *Zootec. Trop.*, 17(2): 155-174.
- HAUGEN, C. 1969. Crecimiento y edad de la sardina (*Sardinella* sp.) de las costas nororientales de Venezuela. *Memoria Fund. La Salle Cienc. Nat.*, 29: 72-83.
- HEALD, E. & R. GRIFFITHS. 1967. La determinación por medio de la lectura de escamas de la edad de la sardina, *Sardinella anchovia*, del Golfo de Cariaco, Venezuela Oriental. *Ministerio de Agricultura y Cria. Ser. Rec. Explot. Pesq.*, 1 (10): 373 - 446.
- HERNÁNDEZ-LEÓN, S. 2008. Annual cycle of epipelagic copepods in Canary Island waters. *Fish. Oceanogr.*, 7: 252-257.
- HJORT, J. 1914. Fluctuations in the great fisheries of northern Europe viewed in the light of biological research. *Rapp.P. -V. Reun. Cons. Int. Explor. Mer.* 20: 1-228.
- HOUDE, E. & P. FORE. 1973. Guide to identity of eggs and larvae of some Gulf of Mexico clupeid fishes. *Fla.Dept. Nat. Resour., Mar. Res. Lab. Leaf 1. Ser.* 4(23), 14 p.
- HUQ, M. & J. RODRÍGUEZ. 1988. Algunos aspectos biométricos y reproductivos de la sardina, *Sardinella aurita* (Pisces: Clupeidae) en zona nor-oriental de Venezuela en periodo 1958-1966. *Acta Cien. Venez.* 39 (1): 228-231.
- HUQ, M. 2003. *Estado del conocimiento biológico pesquero de la sardina (Sardinella aurita, Valenciennes 1847) en el Oriente de Venezuela*. En: *La sardina (Sardinella aurita), su medio ambiente y explotación en el oriente de Venezuela*. Eds. Freón, P. & Mendoza, J. IRD Editions, Paris, 331-356.
- IGLESIAS J., & L. FUENTES. 2014. Culture viability of *Sardinella pilchardus* (Fish, Teleost): Preliminary results of growth in captivity up to 18 months. *Sci. Mar.* 78(3): 371-375.
- JAMES, A. 1988. Are clupeoids macrophagist herbivorous or omnivorous?. A review of the diets of some commercially important clupeids. *S. Afr. J. Mar. Sci.*, 7: 161-177.
- JOHNSON, A. & R. VAUGHT. 1986. Species profile of Spanish sardine (*Sardinella aurita*). *NOAA Technical Memorandum NMFS-SEFC-187*. 82 pp.
- JØRGENSEN, B. 1976. August Pütter, August Krogh, and modern ideas on the use of dissolved organic matter in aquatic environments. *Biol. Rev.*, 51 (3): 291-328.
- KIMURA, R., Y. WATANABE & H. ZENITANI. 2000. Nutritional condition of first-feeding larvae of Japanese sardine in the coastal waters along the Kuroshio current. *ICES J. Mar. Sci.*, 57: 240-248.
- KOEHN, L., T. ESSINGTON, P. LEVIN, K. MARSHALL, L. ANDERSON, A. BUNDY, C. CAROTHERS, F. COLEMAN, J. GRABOWSKI, E. HOUDE, O. JENSEN, C. MÖLLMANN & A. SMITH. 2020. Case studies demonstrate capacity for a structured planning process for ecosystem-based fisheries management. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 77:1256-1274. dx.doi.org/10.1139/cjfas-2019-0202
- KORTNIK, J. 2005. *Biología reproductiva de la sardina Sardinella aurita, en la zona oriental del Edo. Nueva Esparta*. Trab. Grad. Lic. Biología. Universidad Simón Bolívar. Caracas. 88 pp.
- KORTNIK, J. & J. POSADA. 2006. Biología reproductiva de la sardina *Sardinella aurita*. 530-611 p. En: Gómez, A. 2006b. Caracterización ecológica del caladero de pesca más importante de Venezuela (Pampatar-La Isleta, Isla de Margarita). Museo Marino de Margarita Informe Final al Fondo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas de Venezuela (FONACIT) Proy. 2000001372. Ministerio de Ciencia y Tecnología, Caracas. 648 p.
- KURTZ, F. & Y. MATSUURA. 2001. Food and feeding ecology of Brazilian sardine *Sardinella brasiliensis* larvae from the southeastern Brazilian Bight. *Rev. Bras. Oceanogr.*, 49(1-2): 61-74.

- LÓPEZ, H. 1972. Distribución y abundancia estimada de huevos de la sardina (*Sardinella anchovia*) en la región oriental de Venezuela, 1968-1969. *Ministerio de Agricultura y Cría. Proyecto Investigación y Desarrollo Pesquero MAC-PNUD-FAO. Informe Técnico* 46: 1-28.
- LLUCH-BELDA, D., R. CRAWFORD, T. KAWASAKI, A. MCCALL, R. PARRISH, R. SCHWARTZLOSE & P. SMITH. 1989. World-wide fluctuations of sardine and anchovy stocks: the regime problem. *S. Afr. J. Mar. Sci.*, 8: 195-205.
- MARGALEF, R. 1967. Ritmos, fluctuaciones y sucesión. En: *Ecología Marina. Fund. La Salle, Caracas*: 493-532.
- MARGALEF, R. 1978. Life-forms of phytoplankton as survival alternatives in an unstable environment. *Oceanol. Acta*, 1: 493-509.
- MARVAL, J. & F. CERVIGÓN. 2009. *Actividad pesquera en el Estado Nueva Esparta. Fundación Museo del Mar*, FUDECI y Academia de Ciencias Físicas, Matemáticas y Naturales. Edit. Ex Libris, Caracas. 123 p.
- MALONEY, N. 1971. *Continental margin off Central Venezuela*. Colloquium on resources of the Caribbean Sea and adjacent áreas. (Paris). UNESCO: 262-266.
- MATSUOKA M. & Y. KONISHI. 1996. Morphological characteristics of unfertilized eggs of the Japanese sardine, compared with fertilized ones. *Fish. Sci.*, 62: 855-859.
- MATSUURA, Y. 1971. A study of the life history of Brazilian sardines, *sardinella aurita*. I. Distribution and abundance of sardine eggs in the region of Ilha Grande, Rio de Janeiro. *Bol. Inst. Oceanogr.*, 20: 33-60.
- MATSUURA, Y. 1975. A study of the life history of Brazilian sardine, *Sardinella brasiliensis* III Development of sardine larvae. *Bol. Inst. Oceanogr., Sao Paulo*. 24: 17-29.
- MAY, R. 1974. *Larval mortality in marine fishes and the critical period concept*. In: Blaxter, J. (Edit.). *The early life history of fishes*, p: 3-9. New York, Heidelberg-Berlin.
- MCFARLANE, G., J. SCHWEIGERT, J. DETERING & V. HODES. 2010. Diet analysis of Pacific sardine *Sardinops sagax* off the west coast of Vancouver Island, British Columbia from 1997 to 2008. *CalCOFI Rep.* 51: 169-181.
- MENDIALDÚA, J. 2004. *Aspectos reproductivos de la sardina (Sardinella aurita) del sureste de Isla Margarita*. Trab. Grad., Universidad de Oriente, Boca del Rio, Venezuela. 37 pp.
- MENDOZA, J. 2015. Rise and fall of Venezuela industrial and artisanal marine fisheries: 1950-2010. *Fisheries Centre. The University of British Columbia. Working Paper Series #2015-27*. 15 p.
- MENDOZA, J. & R. GUZMÁN. 2000. Evaluación del recurso sardina en el Nororiente de Venezuela: situación actual. En: *Memorias del Taller: Evaluación. Tecnología e industrialización de pequeños pelágicos*. Universidad Central de Venezuela, Facultad de Ciencias, Instituto de Ciencia y Tecnología de Alimentos. 16-25 p.
- MENDOZA, J., P. FREÓN & R. GUZMÁN. 2003. *Estimaciones de crecimiento, mortalidad y biomasa explotada de la sardina (Sardinella aurita) en el oriente Venezolano por medio de frecuencias de longitudes*. En: *La sardina (Sardinella aurita), su medio ambiente y explotación en el oriente de Venezuela*. Eds. Freón, P. & Mendoza, J. (Eds.). IRD Editions, París. 473-492 p.
- MOLONEY, C. & J. FIELD. 1991. The size-based dynamics of plankton food webs. I. A simulation-model of carbon and nitrogen flows. *J. Plank. Res.*, 13: 1003-1038.
- MONTERO, G. & J. PÉREZ. 1981. Relaciones taxonómicas entre algunas especies de la familia Clupeidae (Pisces). *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela*. 20(1-2): 79-84.
- MORALES-NIN, B. 1992. Determination of growth in bony fishes from otolith microstructure. *FAO Fish. Tech. Pap.*, 322: 51 p.
- MOROTE, E., M. OLIVAR, F. VILLATE & I. URIARTE. 2008. Diet of round sardinella *Sardinella aurita* larvae in relation to plankton availability in the N.W, Mediterranean. *J. Plankton Res.*, 30(7): 807-816.
- MOYANO, M. & HERNÁNDEZ-LEÓN, S. 2009. Temporal and along-shelf distribution of the larval fish assemblage at Gran Canaria, Canary Islands. *Sci. Mar.*, 73S1: 85-96.
- MUSTAC, B. & G. SINOVIC. 2012. Reproductive cycle of gilt sardine, *Sardinella aurita*, Valenciennes

- 1847, in the eastern middle Adriatic Sea. *J. Applied Ichthyology*, 28: 46-50.
- NAIR, R. 1960. Synopsis on the biology and fishery of the Indian sardines. Species synopsis No. II. *Proc. World Sci. Meeting Biology Sardines*, 2: 329-414. FAO, Rome.
- NIKOLIOUDAKIS, N., S. ISARI, P. PITTA & S. SOMARAKIS. 2012. Diet of sardine *Sardina pilchardus*: an “end to end” field study. *Mar. Ecol. Prog. Series*, 453: 173-188.
- NIKOLIOUDAKIS, N., S. ISAURI & S. SOMARAKIS. 2015. Trophodynamics of anchovy in a non-upwelling system: direct comparison with sardine. *Mar. Ecol. Prog. Series*, 500: 215-229.
- NOVOA, D., J. MENDOZA, L. MARCANO & J. CÁRDENAS. 1998. *El Atlas Pesquero Marítimo de Venezuela*. MAC-SARPA y VECEP, Neográfica, Caracas, 197 p.
- OLIVAR, M., J. SALAR & I. PALOMERA. 2001. Comparative study of spatial distributions patterns of the early stages of anchovy and pilchard in the NW Mediterranean Sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 217: 111-120.
- OROPEZA, A. 1984. *Aspectos alimenticios de sardina Sardinella aurita Valenciennes 1847 (Pisces: Clupeidae) de la costa norte de la Península de Paria*. Estado Sucre, Venezuela. Trab. Grad. Lic. Biología, Universidad de Oriente, Cumana, Venezuela. 128 pp.
- PAULY, D. 2009. Beyond duplicity and ignorance in global fisheries. *Sci.Mar.*, 73(2): 215-224.
- PAULY, D. 2019. *Vanishing fish. Shifting baselines and the future of global fisheries*. Greystone Books LTD. Berkeley. USA 304 p.
- PAULY, D. & D. ZELLER. 2017. Comments on FAO’s State of World Fisheries and Aquaculture (SOFIA 2016). *Marine Policy*, 77: 176-181.
- PELEGRÍ, J. & D. PADRÓN. 1986. Algunas características del régimen de corrientes en la plataforma continental al norte de la Península de Paria. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela*, 26 (1-2): 35-53.
- PETERSON, C. L. 1958. Informe al Gobierno de Venezuela sobre la evaluación de sus recursos pesqueros marinos. *FAO/E.P.T.A. Rep.754*, 32 p.
- PIKITCH, E., K. ROUNTOS, T. ESSINGTON, C. SANTORA, D. PAULY, R. WATSON, U. SUMAILA, P. BOERSMA, I. BOYD, D. CONOVER, P. CURY, H. HEPPPELL, E. HOUDE, M. MANGEL, E. PLAGANYI, K. SAINSBURY, R. STENECK, T. GEERS, N. GOWNARIS & S. MUNCH. 2014. The global contribution of forage fish to marine fisheries and ecosystems. *Fish Fish.*, 15: 43-64.
- PINCKNEY, J., C. BENÍTEZ, R. THUNELL, F. MULLER, L. LORENZONI, L. TROCCOLI & R. VARELA. 2015. Phytoplankton community structure and depth distribution changes in the Cariaco Basin between 1996 and 2010. *Deep-Sea Research Part I*, 101: 27-37.
- QUAATEY, S. & C. MARAVELIUS. 1999. Maturity and spawning pattern of *Sardinella aurita* in relation to water temperature and zooplankton abundance off Ghana, West Africa. *J. Appl. Ichthyol.* 15(2): 63-69.
- RAMÍREZ, I. & M. HUQ. 1986. Aspectos reproductivos de la sardina, *Sardinella aurita* Valenciennes, 1847 (Pisces: Clupeidae) del golfo de Cariaco, Estado Sucre, Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela*. 25(1-2): 3-20.
- RAMÍREZ, T. & B. MARÍN. 2006. Age and growth of larval *Sardinella aurita* (Pisces Clupeidae) from northeastern Venezuela, determined by otolith microstructure analysis. *Ciencias Marinas*, 32(3): 559-567.
- REYES, D. 1981. *Aspectos reproductivos de Sardinella aurita (Pisces: Clupeidae)*. Trab. Grad. Lic. Biología, Universidad de Oriente, Cumana, Venezuela. 22 p.
- ROSENTHAL, H. & FONDS, M., 1973. Biological observations during rearing experiments with the garfish *Belone belone*. *Mar. Biol.*, 21: 203-218.
- RYKACZEWSKY, R. & D. CHECKLEY. 2008. Influence of ocean winds on the pelagic ecosystems in upwelling region. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 105: 1960-1970.
- RUEDA, D. 2012. *On the spatial and temporal variability of upwelling in the southern Caribbean Sea and its influence on the ecology of phytoplankton and of Spanish sardine (Sardinella aurita)*. Ph.D. Thesis Univ. South Florida, USA., 168 p.
- RUEDA-ROA, D., J. MENDOZA, F. MÜLLER-KARGER, J. CÁRDENAS, A. ACHURY & Y. ASTOR. 2017. Spatial variability of Spanish sardine (*Sardinella aurita*) abundance as related to the upwelling cycle off the southeastern Caribbean Sea. *PLoS ONE* 12(6): e0179984.

- SABATES, A., P. MARTIN, J. LLORET & V. RAYA. 2006. Sea warming and fish distribution: the case of the small pelagic fish, *Sardinella aurita*, in the western Mediterranean. *Global Change Biology*, 12: 2209-2219.
- SANTOS, A., M. BORGES & S. GROOM. 2001. Sardine and horse mackerel recruitment and upwelling off Portugal. *ICES. J. Mar. Sci.*, 58: 589-596.
- SANTOS, A., A. PELIZ, J. DUBERT, P. OLIVEIRA, M. ANGELICO & P. RÉ. 2004. Impact of a winter upwelling event on the distribution and transport of sardine (*Sardina pilchardus*) eggs and larvae of western Iberia: a retention mechanism. *Cont. Shelf Res.*, 24: 149-165.
- SANTOS, M., P. RÉ., A. DOS SANTOS & A. FELIZ. 2006. Vertical distribution of the European sardine (*Sardina pilchardus*) larvae and its implications for their survival. *J. Plankton Res.*, 28(5): 523-532.
- SCHWARTZLOSE, R., J. ALHEIT, A. BAKUN, T. BAUMGARTNER, R. CLOETE, R. CRAWFORD, W. FLETCHER, Y. GREEN-RUIZ, E. HAGEN, T. KAWASAKI, D. LLUCH-BELDAIO, S. LLUCH-COTA, A. MACCALL, Y. MATSUURA, M. NEVAREZ-MARTINEZ, R. PARRISH, C. ROY, R. SERRA, K. SHUST, M. WARD & J. ZUZUNAGA. 1999. World large-scale of sardine and anchovy fluctuations. *S. Afr. J. Mar. Sci.*, 21: 289-347.
- SEPERS, A. 1977. The utilization of dissolved organic compounds in aquatic environments. *Hydrobiologia*, 52: 39-54.
- SHANNON, L., A. JARRE & S. PETERSEN. 2010. Developing a science base for implementation of the ecosystem approach to fisheries in South Africa. *Prog Oceanogr.* 87(1-4): 289-303. <https://doi.org/10.1016/j.pocan.2010.08.005>
- SIEBERS, D. & H. ROSENTHAL. 1977. amino-acid absorption by developing herring eggs. *Helgolander wiss. Meeresunters.*, 29: 464-472.
- SIMPSON, J. & G. GONZÁLEZ. 1967. Algunos aspectos de las primeras etapas de vida y el medio ambiente de la sardina, *Sardinella anchovia*, en el oriente de Venezuela. *Ser. Rec. Exp. Pesq., MAC.* 1(2):1-93.
- SOMARAKIS S, K. GANIAS, G. TSERPES & C. KOUTSIKOPOULOS. 2004. On gonadal allometry and the use of the gonosomatic index: a case study in the Mediterranean sardine, *Sardina pilchardus*. *Mar. Biol.*, 146:181-189.
- STROMME, T. & G. SAETERSDAL. 1989. Prospecciones de los recursos pesqueros de las áreas de la plataforma entre Surinam y Colombia, 1988. Informe Final. Report Surveys R/V Dr. F. Nansen. NORAD/UNDP/FAO. Inst. Mar. Res., Bergen, Norway. 145 p.
- SUFEI, J. & L. LIYU 1983. Studies on the eggs and larvae of *Sardinella aurita* (Cuv. & Val.) in the fishing grounds of Southern and Fujian and the Taiwan bank. *Chinese J. Ocean. Limnol.*, 4(1): 108-118.
- TAGLIAFICO, A. 2005. *Parámetros de crecimiento y reproductivos de la sardina (Sardinella aurita) en el eje Pamptar - La Isleta, Isla de Margarita, Venezuela*. Trab. Grad. Universidad de Oriente, Boca del Rio, Venezuela. 35 pp.
- TAGLIAFICO, A., W. GONZALEZ & N. ESLAVA. 2008. Estimación de los parámetros de crecimiento y reproducción de la sardina (*Sardinella aurita*) del sureste de la Isla de Margarita, Venezuela. *Bol. Inv. Mar. Cost.*, 37 (2): 45-54.
- TAGLIAFICO A., I. HERNÁNDEZ-ÁVILA, S. RANGEL, & N. RAGO. 2015. Size of catch, reproduction and feeding of the small-eye smooth-hound, *Mustelus higmani* (Carcharhiniformes: Triakidae), in Margarita Island, Venezuela. *Sci. Mar.*, 79(4): 443-452.
- TAYLOR, G., F. MÜLLER-KARGER, R. THUNELL, M. SCRANTON, Y. ASTOR, R. VARELA, L. TROCCOLI, L. LORENZONI, K. FANNING, S. HAMEED & O. DOHERTY. 2012. Ecosystem responses in the southern Caribbean Sea to global climate change. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA.*, 109 (47): 19315-19320.
- TORNES, E., P. GEORGE & D. SÁNCHEZ. 1971. Variación en el contenido de grasa y sólidos no grasos en cuatro especies de importancia industrial en Venezuela. Ministerio de Agricultura Proy. Investigación y Desarrollo Pesquero. PNUD-FAO Venezuela. *Informe Técnico* 35: 30 p.
- TRUJILLO, H. 1977. Factores que limitan el empleo de la estadística pesquera oficial en la evaluación del stock de la sardina *Sardinella anchovia*. Ministerio Agricultura y Cría. *Informe Técnico*, 73: 1-43.
- TSIKLIRAS, A. & E. ANTENOPOULOU. 2006. Reproductive biology of round sardinella *Sardinella aurita* in the Northeastern Mediterranean. *Sci. Mar.*, 70: 281-290.
- TSIKLIRAS, A., E. KOUTRAKIS & K. STERGIU. 2005. Age and growth of round sardinella *Sardinella aurita* in

the Northeastern Mediterranean. *Sci. Mar*, 69 (2): 231-240.

VAN DER LINGEN, C., L. HUTCHINGS & J. FIELD. 2006. Comparative trophodynamics of anchovy *Engraulis encrasicolus* and sardine *Sardinops sagax* in the southern Bengala: are species alternations between small pelagic fish trophodynamically mediated?. *S. African J. Mar. Sci.*, 28: 465-477.

ZWOLINSKI, J., A. MORAIS, V. MARQUES, Y. STRATOUDAKIS & P. FERNANDES. 2007. Diel variation in the vertical distribution and schooling behavior of sardine (*Sardina pilchardus*) off Portugal. *ICES J. Mar. Sci.*, 64: 963-972.

RECIBIDO: ABRIL 2021

ACEPTADO: JULIO 2021

INSIGHTS INTO THE RESPONSE OF *Crassostrea rhizophorae* TO SALINITY STRESS: ENZYMIC ACTIVITY AND ALLELIC FREQUENCIES FOR LEUCINE AMINOPEPTIDASE

MAURO NIRCHIO TURSELLINO^{1,2*} & IVETTE AROCHA VEGAS¹

¹ Escuela de Ciencias Aplicadas del Mar, Núcleo de Nueva Esparta, Universidad de Oriente, Porlamar, Isla de Margarita, Venezuela

*autor de correspondencia: mauro.nirchio@gmail.com. <https://orcid.org/0000-0001-7171-243>

² Universidad Técnica de Machala, Av. Panamericana km 5.5, Vía Pasaje, Machala, El Oro, Ecuador
ivettearochavegas@gmail.com. <https://orcid.org/0000-0002-6176-6259>

ABSTRACT: The effect of extreme salinities on survival, body water percentage, condition index, leucine aminopeptidase-I (LAP) enzyme activity and allelic frequencies at the LAP-2* and LAP-3* loci of *C. rhizophorae*, were studied. Sudden exposure caused 46.5% mortality at 5 PSU and 45.25% at 60 PSU after 96 hours. The highest values of body water were 82.18±0.16% at 5 PSU followed by 77.28±0.03% at 38 PSU and 74.25±0.10% at 60 PSU. The highest average value of enzymatic activity (U/mL of extract) was recorded at 60 PSU (576.160±33.135), the intermediate value at 5 PSU (432.178±26.705) and the lowest value at 38 PSU (364.146±16.115). Comparison of allelic frequencies among the surviving oysters at the three salinities tested revealed a significant dependence on salinity ($p < 0.05$) for both LAP-2* and LAP-3*. For LAP-2*, the frequency of allele 102 was significantly represented in extreme salinities, contributing 82.36% of the difference to the total value of χ^2 , while for LAP-3* a proportional increase in the frequency of allele 104 and the decrease in the frequency of allele 100 was evidenced at 60 PSU and the contributions to the total value of χ^2 were 35.24% and 55.65%, respectively. The results provide important support for the hypothesis that LAP variability would be the result of the selective effect of environmental salinity in this mollusk and expand the evidence on the role of this enzyme to face salinity stress in marine bivalves.

Keywords: leucine aminopeptidase, oysters, cell volume regulation, adaptation, allele frequency

RESUMEN: Se estudió el efecto de salinidades extremas en la supervivencia, el porcentaje de agua corporal, el índice de condición, la actividad de la enzima leucil aminopeptidasa-I (LAP) y las frecuencias alélicas para los loci LAP-2* y LAP-3* de *C. rhizophorae*. La exposición repentina causó un 46,5% de mortalidad a 5 UPS y un 45,25% a 60 UPS, después de 96 horas. Los valores más altos de agua corporal fueron 82,18±0,16% a 5 UPS seguido de 77,28±0,03% a 38 UPS y 74,25±0,10% a 60 UPS. El valor promedio más alto de actividad enzimática (U/mL de extracto) se registró en 60 UPS (576,160 ± 33,135), el valor intermedio en 5 UPS (432,178 ± 26,705) y el valor más bajo en 38 UPS (364,146 ± 16,115). La comparación de las frecuencias alélicas entre las ostras supervivientes en las tres salinidades reveló una dependencia significativa de la salinidad ($p < 0,05$) tanto para LAP-2* como para LAP-3*. Para LAP-2*, la frecuencia del alelo 102 estuvo significativamente representada en salinidades extremas, contribuyendo con el 82,36% de la diferencia en el valor total de χ^2 , mientras que para LAP-3* se evidenció un aumento proporcional en la frecuencia del alelo 104 y la disminución en la frecuencia del alelo 100 a 60 UPS, y sus contribuciones al valor total de χ^2 fueron 35,24% y 55,65%, respectivamente. Los resultados brindan un apoyo importante a la hipótesis de que la variabilidad de LAP sería el resultado del efecto selectivo de la salinidad ambiental en este molusco y amplían la evidencia sobre el papel de esta enzima para enfrentar el estrés de salinidad en bivalvos marinos.

Palabras clave: leucil aminopeptidasa, ostras, regulación del volumen celular, adaptación, frecuencia alélica

INTRODUCTION

Allozymes are alternative forms of an enzyme encoded by different alleles of the same locus, which have been used as codominant markers to study genetic variation within and among populations of terrestrial and aquatic organisms (ALLENDORF 2017). Since the late 1970s, these molecular markers have been used to quantify genetic variation in natural populations

of various species of pelecypod molluscs (KOEHN & MITTON 1972; BOYER 1974; KOEHN *et al.* 1976; 1980a, BEAUMONT 1982; MACLEOD *et al.* 1985; NIRCHIO *et al.* 1991; PÉREZ *et al.* 2011; HMIDA *et al.* 2012; VORONOV & ZASLAVSKAYA 2014; BONNER *et al.* 2019; FASSATOU *et al.* 2019), but with the development of DNA techniques since the late 1980s, allozymes were progressively less frequently used.

However, some single locus/enzymes are still considered very useful, due to their direct link to adaptation to environmental changes. Among these, leucine aminopeptidase (LAP) has been used in the screening of natural populations of the blue mussel, *Mytilus edulis* (KOEHN & MITTON 1972; LEVINTON 1973; MITTON & KOEHN 1973; BOYER 1974; KOEHN *et al.* 1976; 1980b; KOEHN 1978; LASSEN & TURANO 1978; LEVINTON *et al.* 1978; GARTNER-KEPKAY *et al.* 1980). LAP is an α -aminoacyl peptide hydrolase (LAP EC. 3.4.1.1) that catalyzes the release of neutral and aromatic amino acids from the N-terminal group from di-, tri- and tetrapeptides (YOUNG *et al.* 1979) and has an important role in the degradation of intracellular proteins to provide the free amino acids required for the control of cell volume in marine bivalves (MOORE *et al.* 1980; KOEHN & SIEBENALLER 1981; HILBISH & KOEHN 1985a). The enzymatic activity of LAP, *in vitro*, seems to be stimulated by the increase in environmental salinity and it has been found that the frequency of some alleles encoding this enzyme varies as a function of environmental salinity, suggesting that it would have

adaptive importance in the eastern oyster *Crassostrea virginica* (BUROKER 1983; ROSE 1984); in the ribbed-mussel *Geukensia demissa* (GARTHWAITE 1986), hard clam *Mercentaria mercenaria* (HILBISH 2001) and in the blue mussel *Mytilus edulis* (KOEHN 1991).

Earlier work on *Crassostrea rhizophorae*, reported that three loci of LAP were present. For the *LAP-1* locus, the allozymes only become evident after two hours of reaction with the substrate and the bands observed are barely perceptible, a situation that makes the analysis of this polymorphism very difficult; whereas *LAP-2** and *LAP-3**, show three and six electromorphs respectively. In *LAP-3**, four alleles are frequently observed and two are rare (<0.05% each) and the allele distribution in the populations seems to be associated with spatial heterogeneity in temperature and environmental salinity (NIRCHIO *et al.* 1987, 1991)

Due to the importance of oysters as food and as aquaculture commodities, understanding the potential impacts of low and high salinities is important to adapt and manage the long-term sustainability of this resource

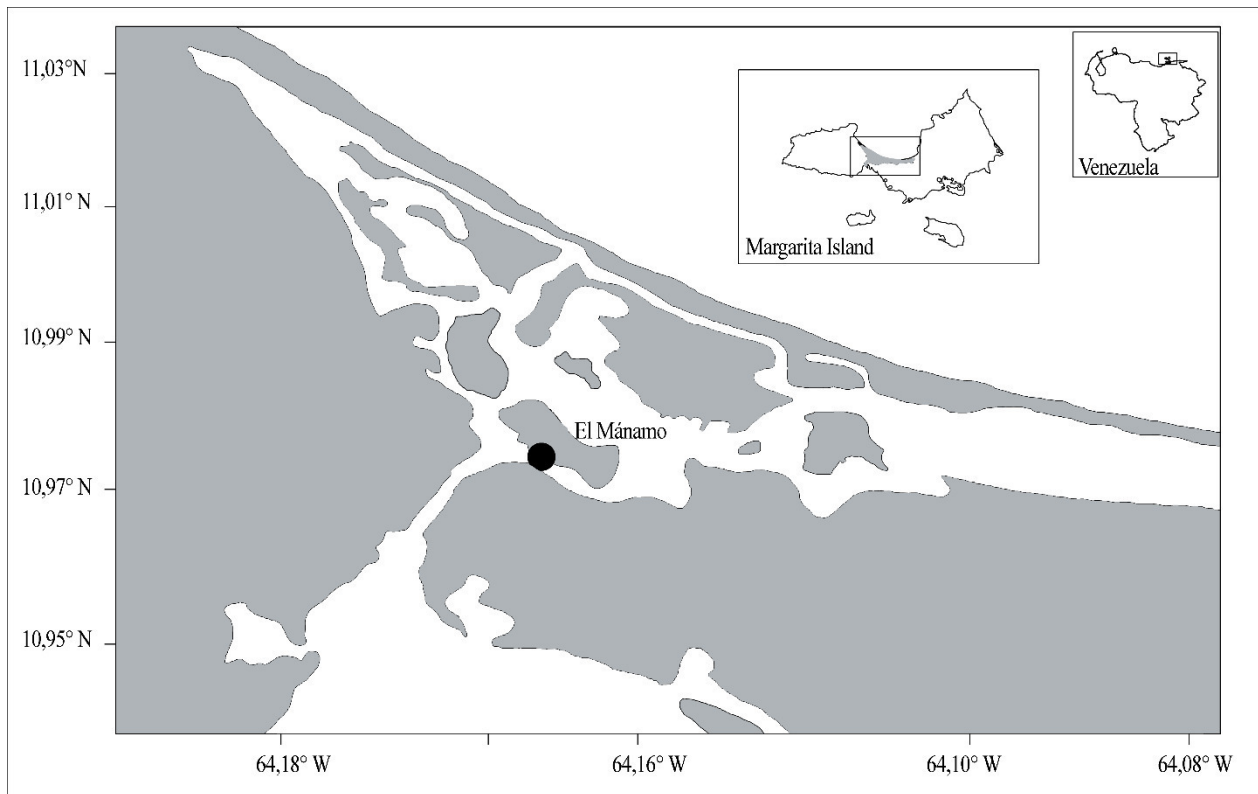


Figure 1. Location of oyster collection site in Laguna La Restinga, Margarita Island, Venezuela

(FUNO *et al.* 2015; LAVAUD *et al.* 2017; MAZON-SUASTEGUI *et al.* 2017; MOUSSA 2018; WANG & LI 2018). In the present work we present the results of osmotic stress experiments conducted on *Crassostrea rhizophorae*, with the aim of analyzing the effect of extreme salinities on survival, percentage of body water, condition index, enzymatic activity of LAP and allelic frequencies at LAP-2* and LAP-3*.

MATERIALS AND METHODS

The oysters were collected from the roots of the red mangrove *Rhizophora mangle* L., in Laguna La Restinga (10°58'55.2" N 64°09'24.4" W), Isla de Margarita, Venezuela (Fig. 1). Epibionts and any remaining foreign material adhered to the valves were removed from each oyster by mechanical scraping. Two hundred-forty specimens between 6-7 cm were randomly selected and distributed in six circular aquariums (40 oysters per aquarium), representing 2 sets (one original and one replicate) with three different salinity 5 PSU, 38 PSU and 60 PSU. Each aquarium had 60 L capacity and was supplied with constant aeration. Salinity of 38 PSU was used as control, since it is similar to the annual average salt concentration in which the oysters are found in the collection area. The salinities of 5 PSU and 60 PSU correspond to the limits reported as the minimum and the maximum to which *C. rhizophorae* has been exposed in bioassays (GUIMARÃES *et al.* 2008).

The different salinities were obtained from hypersaline seawater (180-210‰), conveniently diluted with distilled water. For the final adjustment of salinity, an Atago salinometer/refractometer was used, with 2 PSU precision. The dilutions were made one day before collection and the water was left to stand overnight in well-covered containers. The water in each aquarium was replaced entirely daily.

Once the oysters were simultaneously exposed to the different salinities, the study ran for 96 h, when about 50% mortality was reached in the two sets of the extreme salinity aquariums (5PSU and 60 PSU). Dead oysters, identified because they did not close their valves when touched with a glass rod, were extracted every two hours. During this period, oysters were fed daily with a suspension of *Tetraselmis* sp, 150 mL per aquarium, with a concentration of 10⁹ cells/mL.

When the time limit established for the experience was reached, the total weight (tw), wet weight (ww), flesh wet weight (fww) and dry weight (fdw),

weight of the valves (vw), percentage of body water (bw), condition index (ci), enzymatic activity (ea), specific enzymatic activity (sea), and genotype for LAP, were determined.

Condition Index

The intact oysters were blotted with absorbent paper and weighed. The flesh was immediately separated from the valves, placed on absorbent paper and weighed. The condition index was calculated using the formula $IC = (DW \times 1000) / IV$, where DW is the oyster dry weight (g) and IV is the Intervalvar Volume (mL) (LAWRENCE & SCOTT 1982). Since the oysters that were genotyped for LAP, for obvious reasons, could not be dehydrated, the dry weight of each individual was estimated from its wet weight, using a linear regression equation (wet weight vs dry weight) established in a parallel trial for this purpose (see results).

Digestive gland homogenates

The digestive gland was dissected from each specimen, dried with absorbent paper, weighed and finally homogenized in Tris-HCl 0.05M, pH 7.00, in a ratio of 1: 3 (p: v). Homogenization was carried out cold, and the homogenate was centrifuged at 20,000 g at 4°C for 30 min. The supernatant was used for the determination of the enzymatic activity and horizontal starch gel electrophoresis.

LAP enzyme activity

The enzymatic activity of LAP was determined as Naphthylamidase activity (SMITH & VAN FRANK 1975; KOEHN 1978; YOUNG *et al.* 1979). The reaction mixture consisted of 2.0 mL of 0.2 M Tris-HCl buffer, pH 7.00 and 0.5 mL of a 0.005 M solution of L-leucyl- β -naphthylamide in 0.2 M Tris-HCl, pH 7.00 and 20% glycerol. The substrate was previously dissolved in two drops of dimethylformamide. The reaction mixture was chilled in an ice-water bath and then, 20 μ L of a 1:20 dilution of the corresponding tissue extract was added and incubated at 37°C in a thermoregulated bath for 15 min, after which the reaction was stopped by adding 100 μ L of a 0.5% solution of Fast Garnet GBC and 2% of Sodium Lauryl Sulfate. The solubilized Diazonium-Naphthylamine complex's absorbance was determined in a spectrophotometer at 510 nm and the activity was expressed in UAE/mL [UAE = unit of enzymatic activity, equivalent to 0.001 absorbance units at 510 nm, pH 7.00 and 37°C].

Electrophoresis

Electrophoresis was carried out on a horizontal 13% Starch gel (Sigma, Co. St. Louis, Mo., USA) in Tris-Citric Acid buffer, 0.008 M, pH 7.00. A Boric Acid-NaOH 0.3 M, pH 8.60 solution was used as a running buffer (NIRCHIO *et al.* 1991). Gels were run at 200 V for 3 h at 8-10°C. Then the gel was cut horizontally into two halves that were incubated in a 0.05M Tris-HCl buffer solution, pH 7.00 containing 10 mg of L-leucyl-B-naphthylamide-HCl and 40 mg of Fast Garnet GBC.

Nomenclature for loci and alleles followed the Nomenclature Committee of the Fish Genetics Section of the American Fisheries Society (SHAKLEE *et al.* 1990).

Statistics

To detect the existence of differences in each parameter between the salinities, a nested Analysis of Variance (ANOVA) was used, after checking compliance with the assumptions required for this test (SOKAL & ROHLF 2009). In cases where the ANOVA revealed statistical differences, the SNK test was performed. Allele frequencies were given with standard error calculated according to $p \pm$ (LEVINTON & KOEHN 1976). The relative importance of specific alleles as causes of significant salinity differences was assessed by calculating the proportion contributed by each allele to the total χ^2 independence test.

RESULTS AND DISCUSSION

Survival and weight data are reported in TABLE 1. Mortality of 50% or higher occurred after 96 h in the groups corresponding to 5 PSU and 60 PSU. At 38 PSU, survival was 100%.

Total weight and weight of the valves did not differ significantly ($p > 0.05$) among the groups subjected to the different experimental salinities, indicating that the experimental groups were homogeneous for these variables, and allowing to rule out any effect of the size on the other variables analyzed (TABLE 1).

Figure 2 shows the linear regressions (wet weight vs dry weight) for each experimental salinity, established in a parallel trial carried out in order to estimate the dry weight required to calculate the condition index in the oysters that were genotyped for LAP.

Figure 3 shows the survival curves of the oysters that were used to establish the regression equations between wet weight and dry weight, to determine the condition index (see next section) and percentage of body water at each salinity. A wide range of salinity tolerance has been reported for *C. rhizophorae* between 5 PSU to 60 PSU, with an optimum between 28 and 32 PSU (WEDLER 1983). However, under progressive acclimation to salinity changes, sublethal limits correspond to 2 PSU and 64 PSU, with lethal limits of 1 PSU and 66 PSU, with

TABLE 1. Means \pm standard deviation of total weight (tw), valve weight (vw), flesh wet weight (fww), flesh dry weight (fdw), percentage of body water (bw), index of condition (ci), and enzymatic activity (ea), F_{ANOVA} among salinities (F_s), F_{ANOVA} between original and replica (F_{o-r}), number of individuals (n), survival (s%).

Parameter	Salinity (PSU)			F_s	F_{o-r}
	5	38	60		
tw (g)	28.02 \pm 1.59	26.47 \pm 1.16	32.47 \pm 1.77	4.89 ^{ns}	0.69 ^{ns}
vw (g)	17.68 \pm 1.08	16.05 \pm 0.76	20.02 \pm 1.20	4.14 ^{ns}	1.01 ^{ns}
fww (g)	4.08 \pm 0.23	2.75 \pm 0.12	3.86 \pm 0.21	64.77*	0.23 ^{ns}
fdw (g)	0.74 \pm 0.05	0.63 \pm 0.03	0.99 \pm 0.06	68.01*	0.23 ^{ns}
bw (%)	82.18 \pm 0.12	77.28 \pm 0.03	74.25 \pm 0.10	7.429**	0.31 ^{ns}
ci	71.61 \pm 2.91	60.72 \pm 1.71	80.83 \pm 2.47	27.26*	0.87 ^{ns}
ea (UAE/ml)	432.18 \pm 26.71	364.15 \pm 16.12	576.16 \pm 33.14	14.43*	1.49 ^{ns}
$n_{(initial)}$	80	80	80		
$n_{(final)}$	38	80	37		
Survival (%)	47.5	100	46.3		

an interval within which no mortality is observed from 3 PSU to 55 PSU (POZA & RODRIGUEZ 1987). Although the salinities of 5 PSU and 60 PSU used in the present study fall within the extremes of the tolerance range of *C. rhizophorae* collected from the same locality, there is a discrepancy that can be attributed to the fact that in our study we did not expose the specimens to a progressive variation in salinity, as POZA & RODRIGUEZ (1987) did.

Pelecypods are known to close their valves under stressing salinity conditions, and seal themselves inside the shell separating the internal fluid from the external environment for a short period of time (LOCKWOOD 1976; POURMOZAFFAR *et al.* 2019), thus maintaining salinity inside the pallial cavity nearly constant (CHAPARRO *et al.* 2009). In this study, it was found that during the first 36 h of exposure and, unlike the individuals in the control

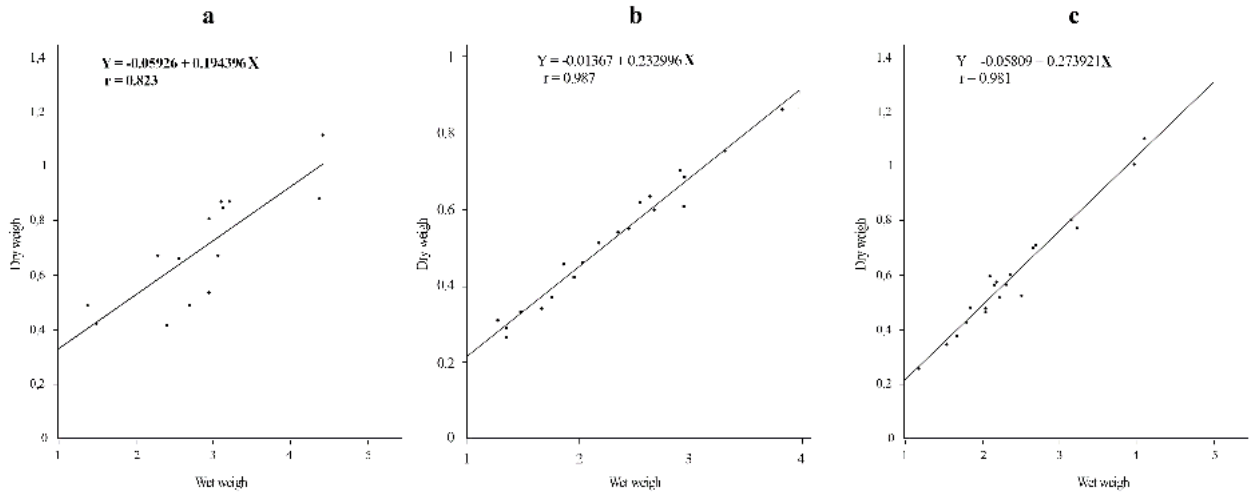


Figure 2. Regression between wet weight and dry weight of the flesh in *Crassostrea rhizophorae* at each salinity

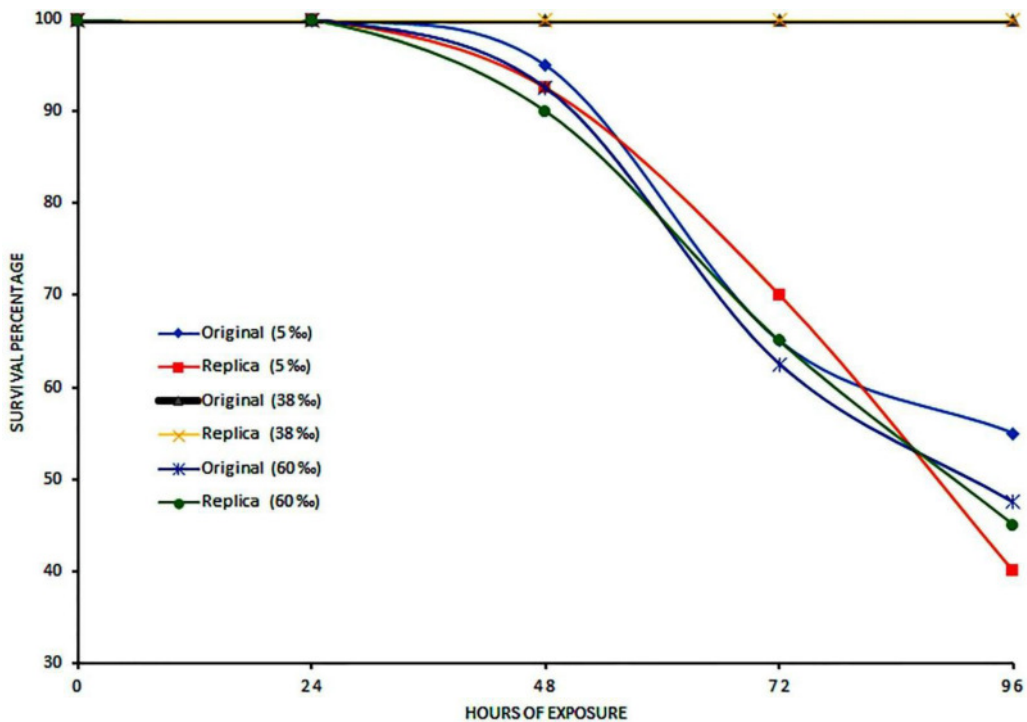


Figure 3. Survival of *Crassostrea rhizophorae* in three experimental salinities

group (38 PSU), those exposed to 5 PSU and 60 PSU kept their valves closed. Just after that time, they began to open their valves possibly to allow the exchange of water and release of the toxic metabolites accumulated in the intervalvar water suffering the acute effects of the change in salinity and facing the problems of hydration and alteration of cell volume as a consequence of the variation in osmotic pressure of the surrounding water, which coincided with the appearance of the first dead specimens. After 96 h, 46.5% of mortality occurred at 5 PSU and 45.25% at 60 PSU, whereas at 38 PSU no mortality was recorded (TABLE 1). Experiments on survival of *C. rhizophorae* in response to sudden drops in salinity have shown 50% of mortality after 11 h of exposure at 4 PSU and 130 h at 6 PSU (POZA & RODRÍGUEZ 1987). Unfortunately, there are no available data for the species to compare the effect of the abrupt increase in salinity up to 60 PSU.

The analysis of variance showed significant differences ($p < 0.05$) for both, the wet weight and the dry weight of the flesh among salinities. The SNK test revealed the existence of two different groups. The mean wet weight of oysters kept at 38 PSU differed significantly from that of oysters kept at 60 PSU and 5 PSU, while between the averages at 60 PSU and 5 PSU there was no statistical difference.

The highest wet weight of the flesh was 4.08 ± 0.23 g at 5 PSU and the lowest was 2.75 ± 0.12 g at 38 PSU; at 60 PSU the wet weight of the flesh was 3.86 ± 0.21 g. Regarding the flesh dry weight, the mean values were 0.63 ± 0.03 g at 5 PSU, 0.74 ± 0.05 at 38 PSU and 0.99 ± 0.06 g at 60 PSU. For the flesh dry weight, the SNK test revealed significant differences among the three groups (TABLE 1).

The analysis of variance showed the existence of significant differences for the percentage of body water ($p < 0.05$) among salinities and the SNK test revealed the existence of three different average values ($p < 0.05$) confirming an inverse relationship between the percentage of body water and salinity. The highest by value was $82.18 \pm 0.16\%$ at 5 PSU followed by $77.28 \pm 0.03\%$ at 38 PSU and $74.25 \pm 0.10\%$ at 60 PSU.

As expected, the sudden and pronounced change in salinity under experimental conditions, determined a significant variation in the percentage of body water ($p < 0.05$). Indeed, in the location where oysters used in this study were collected, water has an average salinity

of 38 UPS, with monthly fluctuations between 35.73 PSU and 42.88 PSU (PINEDA 1978), thus, dehydration occurred at 60 PSU and hydration at 5 PSU (TABLE 1).

Osmoconformer animals, including bivalves, modify the concentration of free intracellular amino acids, in addition to other low molecular weight molecules, to regulate cell volume while facing changes in salinity of the water that surrounds them (FLORKING 1966; PIERCE 1971; KOEHN & IMMERMANN 1981; SOLAN & WHITELEY 2016). There are four main routes for the supply of free amino acids to the intracellular pool: (1) Protein degradation, (2) Transamination reactions, (3) *De novo* synthesis and (4) Direct absorption from the medium (SOMERO & BOWLUS 1983).

The general role of LAP in protein catabolism for the supply of the cellular pool of free amino acids during regulation of cell volume has been recognized (GHARBI *et al.* 2016). Indeed, exposure of *Mytilus edulis* to hypersaline shock causes an approximately 10-15% decrease in intracellular protein concentration (BISHOP *et al.* 1981), while increasing the enzymatic activity of peptidases, including LAP, concomitantly with an increase in the concentration of free amino acids (LEVINTON & KOEHN 1976; MOORE *et al.* 1980; KOEHN & IMMERMANN 1981; KOEHN & SIEBENALLER 1981; KOEHN 1983; HILBISH & KOEHN 1985a, b; KOEHN & HILBISH 1987). It has also been shown that the accumulation of free intracellular amino acids in the branchial tissue of *Geukensia demissa* is prevented by the action of lysosomal and protease inhibitors, which also supports the view that proteolysis is an important source of free amino acids used in the regulation of cell volume (DEATON 1987). Further, it has been shown that the concentration of free amino acids in the adductor muscle of *C. rhizophorae* increases proportionally with an increase in salinity (NIRCHIO 1995).

Significant differences in the enzymatic activity of LAP among the groups of oysters exposed to the three experimental salinities were evident (TABLE 1). Indeed, the SNK test showed three different group ($p < 0.05$), being the highest average value 576.160 ± 33.135 at 60 UPS, the intermediate value 432.178 ± 26.705 at 5 UPS, and the lowest value 364.146 ± 16.115 at 38 UPS.

An increase of LAP enzymatic activity can occur due to the modification of the catalytic properties of the enzyme or by an increase of its concentration (KOEHN 1978). Thus, the need for free amino acids in

the intracellular medium to increase the internal osmotic pressure would determine the increase in enzyme activity in individuals maintained at 60 PSU (TABLE 1). Nonetheless, in the group maintained at 5 PSU there was also a significant increase in the enzymatic activity of LAP, compared to those maintained at 38 PSU.

When oysters are transferred to hypohaline conditions, their intracellular osmotic pressure is higher than the external one and swelling of the cell occurs due to the influx of water. To prevent lysis of the cell and to be able to recover its volume, the release of amino acids from the cell pool to the hemolymph must occur, which, in turn, are excreted directly to the surrounding medium or as ammonia (PIERCE 1971, BISHOP 1976). In this regard, a study on *C. rhizophorae* kept under hypohaline conditions (18 PSU), shows a significant increase in the level of ammonia excretion (compared to individuals kept at 38 PSU) (GAVIRIA 1989). Another study conducted to determine the effect of environmental salinity on the concentration of intracellular free amino acids in the muscle of *Crassostrea virginica*, revealed that in the salinity range between 3 PSU and 26.7 PSU, a small set of amino acids (glycine, proline, taurine, leucine and isoleucine) are found in minimal concentrations, but most amino acids, in addition to ammonia, remain at levels relatively constant (LYNCH & WOOD 1966). This amino acid excretion would represent a substantial loss of carbon and, consequently, degradation of intracellular proteins due to an increase in the enzymatic activity of LAP. In extreme salinities, it would involve a considerable energy expenditure that could affect the physiological state of the organism (HILBISH & KOEHN 1985).

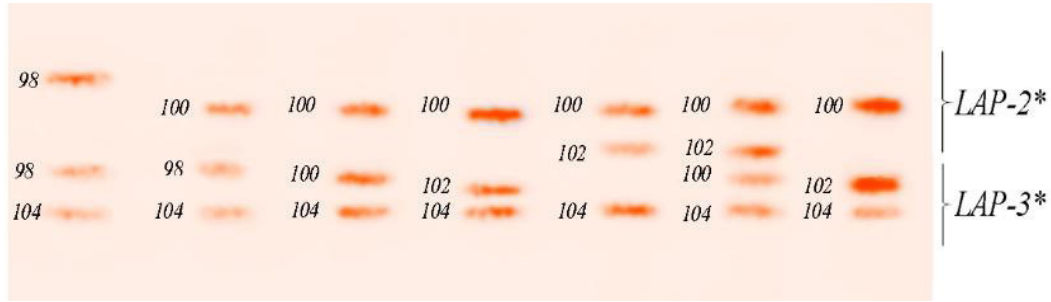
The condition index (CI) reflects the physiological state in bivalves (GALTSOFF 1964). Calculation of CI is based on a relationship between the dry weight of the flesh and the volume of the internal cavity of the shell, and it can be affected by numerous factors, including the age of the oysters, temperature, seasonal changes, stage of gonadal development, depth, salinity, nature of the substrate, population density, and food availability, as well as associated organisms and contaminants (LAWRENCE & SCOTT 1982).

The analysis of variance revealed significant differences in CI ($p < 0.05$) among the groups maintained at the different salinities. The SNK test showed statistical differences ($p < 0.05$) among the three average values (TABLE 1), with an average value of $80.83 \pm$

2.47 at 60 PSU followed by 71.81 ± 2.91 at 5 PSU and 60.72 ± 1.71 at 38 PSU. It was to be expected that the values obtained in the extreme salinities would be lower than those obtained in the control salinity, since the increase in the enzymatic activity of LAP would impose considerable energy expenditure. Thus, although it seems contradictory, the averages of the condition index were significantly higher at extreme salinities than at 38 PSU (TABLE 1). Since these values correspond to the surviving individuals, the highest averages of CI in extreme salinities would reflect the selective action of salinity that would favor those individuals with greater availability of energy reserves, including intracellular proteins, which would allow them to maintain increased levels of LAP activity without significant detriment to their physiological condition. Thus, at 38 PSU, the mean value of the CI was lower simply because the mean would include those oysters with characteristics similar to those that did not survive in extreme salinities. In fact, this was confirmed by ordering the values of the condition index obtained in the control group (38 PSU) and dividing them into two subgroups with the same number of individuals, clearly differentiable, one with a low condition index (49.94 ± 3.02) and the other with a high condition index (71.82 ± 1.58), the latter resembling the condition index corresponding to the individuals who survived in extreme salinities.

Regarding the electrophoretic results, three electromorphs ($LAP-2^{*98}$, $LAP-2^{*100}$, $LAP-2^{*102}$) for $LAP-2^*$, and four for $LAP-3^*$ ($LAP-3^{*98}$, $LAP-3^{*100}$, $LAP-3^{*102}$ and $LAP-3^{*104}$) were detected in the sample (Fig. 4). All possible genotypes for the $LAP-2^*$ were observed whereas for $LAP-3^*$, only eight of the ten possible genotypes were represented.

The comparison of allele frequencies among the surviving oysters in the three salinities assayed revealed a significant dependence ($p < 0.05$) both for $LAP-2^*$ and $LAP-3^*$ with salinity (TABLE 2). For $LAP-2^*$, frequency of allele 102 was significantly represented in extreme salinities, contributing with 82.36% of the difference to the total χ^2 value whereas for $LAP-3^*$ an increase in the frequency of allele $LAP-2^{*104}$, proportional to the decrease in the frequency of allele $LAP-2^{*100}$, was evidenced at 60 PSU contributing to total χ^2 value with 35.24% and 55.65%, respectively. In a population genetic study on *C. rhizophorae*, significant differences were found in allele frequencies for $LAP-3^*$ between two natural populations from localities that differ in

Figure 4. Electrophoretic phenotypes of LAP-2* and LAP-3* loci for the Leucyl Aminopeptidase isozyme system in *Crassostrea rhizophorae*.

salinity and temperature: the frequency of the $LAP-3^{*98}$ allele was higher where the average salinity had larger values, whereas frequency of $LAP-3^{*100}$ was increased in the locality with the lowest average salinity (NIRCHIO *et al.* 1991), suggesting that $LAP-3^{*100}$ could provide a selective advantage where the salinity was lower.

Like in *C. rhizophorae*, the relationship between the variation of allele frequencies at LAP loci with salinity and temperature has also been evidenced in *Crassostrea virginica*. For both species, the allele frequencies of $LAP-3^*$ locus in *C. rhizophorae* and Lap 1 in *C. virginica*, were not in Hardy Weinberg (H-W) equilibrium, whereas for $LAP-2^*$, the allele frequencies fitted to the expected H-W frequencies and, coincidentally, the factors altering the H-W equilibrium seem to operate in the more anodic electrophoretic forms of the isozymes (NIRCHIO *et al.* 1991).

In two natural populations of *Mytilus edulis*, one in southern Cape Cod and the other a few kilometers north in the Gulf of Maine, the allele LAP^{94} is present with a higher frequency in the oceanic regions, whereas in estuaries, where salinity is lower, the frequency of this allele drops with an increase in the LAP^{96} and LAP^{98} (KOEHN 1983).

This concomitant variation of allelic frequencies with environmental salinity in LAP coding loci in *Mytilus edulis*, *C. virginica* and *C. rhizophorae*, provides important support for the hypothesis that variability of this enzyme would be the result of the selective effect of salinity. It is important to note that sequencing of the LAP gene region of the Pacific oyster, *C. gigas*, has revealed many more (at least 34 alleles) than the 6 alleles previously predicted by allozyme

TABLE 2. Allelic frequencies for LAP-2* and LAP-3* loci in the surviving individuals (N) of *Crassostrea rhizophorae* in each salinity and values of Chi-square independence test (χ^2). Proportion contributed by each allele to the total χ^2 value is indicated; d.f (degrees of freedom); p (probability).

Locus	Allele	Salinity (PSU)			Contribution
		5	38	60	
LAP-2*	98	0.096 ± 0.04	0.090 ± 0.03	0.043 ± 0.03	2.88 %
	100	0.692 ± 0.06	0.861 ± 0.03	0.522 ± 0.07	14.75 %
	102	0.211 ± 0.06	0.049 ± 0.02	0.435 ± 0.07	82.36 %
$\chi^2 = 36.773$; d.f = 4; p = 2.006 x 10 ⁻⁷					
LAP-3*	98	0.231 ± 0.06	0.303 ± 0.04	0.283 ± 0.07	5.27 %
	100	0.442 ± 0.07	0.328 ± 0.04	0.196 ± 0.07	35.24 %
	102	0.288 ± 0.06	0.328 ± 0.04	0.370 ± 0.07	3.83 %
	104	0.038 ± 0.03	0.041 ± 0.02	0.152 ± 0.05	55.65 %
$\chi^2 = 12.877$; d.f = 6; p = 0.045					
	N	38	80	37	

analysis and predictions of the structure and protein stability indicates that many of these changes likely affect enzyme function (WHARAM *et al.* 2008). Since to the fact that *C. rhizophorae* is a congeneric species and therefore it could also have a higher polymorphism for LAP, it is necessary to deepen this line of research to have a better understanding of the adaptive importance of aminopeptidase I in this bivalve.

ACKNOWLEDGMENTS

This work is a tribute to the life and work of Dr. Julio Eduardo Pérez. We wish to express our appreciation to Oscar Diaz and Anna Rita Rossi for their valuable comments on the manuscript.

REFERENCES

- ALLENDORF, F.W. 2017. Genetics and the conservation of natural populations: allozymes to genomes. *Mol. Ecol.* 26: 420–430.
- BEAUMONT, A.R. 1982. Geographic variation in allele frequencies at three loci in *Chlamys opercularis* from Norway to the Brittany coast. *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.*, 62: 243–261.
- BISHOP, S.H. 1976. Nitrogen metabolism and excretion: regulation of intracellular amino acid concentrations. In: *Estuarine Processes* (M. Wiley, ed), pp. 414–431. Academic Press.
- BISHOP, S.H., D.E. GREENWALT & J.M. BURCHAM. 1981. Amino acid cycling in ribbed mussel tissues subjected to hyperosmotic shock. *J. Exp. Zool.* 215: 277–287.
- BONNER, A., M.S.N. FERREIRA, M.R. DUARTE & E.P. SILVA. 2019. Genetic variation and asymmetry in populations of *Iphigenia brasiliensis* (Lamarck, 1818) from different localities and environments. *J. Nat. Hist.* 53: 73–88.
- BOYER, J.F. 1974. Clinal and size-dependent variation at the LAP locus in *Mytilus edulis*. *Biol. Bull.* 147: 535–549.
- BUROKER, N.E. 1983. Population genetics of the American oyster *Crassostrea virginica* along the Atlantic coast and the Gulf of Mexico. *Mar. Biol.* 75: 99–112.
- CHAPARRO, O.R., C.J. SEGURA, J.A. MONTORY, J.M. NAVARRO & J.A. PECHENIK. 2009. Brood chamber isolation during salinity stress in two estuarine mollusk species: from a protective nursery to a dangerous prison. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 374: 145–155.
- DEATON, L.E. 1987. Hyperosmotic cellular volume regulation in the ribbed mussel *Geukensia demissa*: Inhibition by lysosomal and proteinase inhibitors. *J. Exp. Zool.* 244: 375–382.
- FASSATOU, C., J. A. BEN REJEB & M.S. ROMDHANE. 2019. Relative growth, shell morphology and genetic relationships between freshwater mussels of the genus *Unio* (Mollusca: Bivalvia: Unionidae) from rivers of the Ichkeul watershed (Tunisia). *Mollus. Res.* 39: 313–324.
- FLOORKING, M. 1966. *Physiology of Mollusca: Volume II*. Eds: K. M. Wilbur & C. M. Yonge. Academic Press. 660 pp.
- FUNO, S. A. I.C., I.G. ANTONIO, Y. F. MARINHO & A. O. GALVEZ. 2015. Influence of salinity on survival and growth of *Crassostrea gasar*. *Bol. Inst. Pes.* 41: 837–847.
- GALTSOFF, P.S. 1964. *The American Oyster, Crassostrea virginica Gmelin*. Fishery Bulletin, v. 64. United States Government Printing Office, Washington, D. C. 480 pp.
- GARTHWAITE, R. 1986. The genetics of California populations of *Geukensia demissa* (Dillwyn) (Mollusca): further evidence on the selective importance of leucine aminopeptidase variation in salinity acclimation. *Biol. J. Linn. Soc. Lond.* 28: 343–358.
- GARTNER-KEPKAY, K.E., L.M. DICKIE, K. R. FREEMAN & E. ZOUROS. 1980. Genetic differences and environments of mussel populations in the Maritime Provinces. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 37: 775–782.
- GAVIRIA, J. I. 1989. *Excreción de amonio, hidratación, y actividad enzimática en relación con el genotipo de Leucil Aminopeptidasa de Crassostrea rhizophorae en salinidades experimentales diversas*. Trab. Asc. Prof. Agregado, Universidad de Oriente, Boca de Río, Venezuela, 65 pp.
- GHARBI, A., E. FARCY, A. VAN WORMHOUDT & F. DENIS. 2016. Response of the carpet shell clam (*Ruditapes decussatus*) and the Manila clam (*Ruditapes philippinarum*) to salinity stress. *Biologia.* 71(5): 551–562.

- GUIMARÃES, I.M., Í.G. ANTONIO & A. OLIVERA, A. 2008. Influência da salinidade sobre a sobrevivência da ostra-do-mangue, *Crassostrea rhizophorae*. *Arq. Cienc. Mar.* 41(1): 118-122.
- HILBISH, T.J. 2001. Genetics of hard clams, *Mercenaria mercenaria*. En: *Developments in Aquaculture and Fisheries Science*. Eds. J. N. Kraeuter & M. Castagna. Elsevier: 261–280 pp.
- HILBISH, T.J. & R.K. KOEHN. 1985a. The physiological basis of natural selection at the Lap locus. *Evolution*. 39: 1302–1317.
- HILBISH, T.J. & R.K. KOEHN. 1985b. The Adaptive Importance of Genetic Variation. *Am. Sci.* 75: 134–141.
- HMIDA, L., C. FASSATOU, D. AYED, N. AYACHE & M.S. ROMDHANE. 2012. Genetic characterization of the razor clam *Solen marginatus* (Mollusca: Bivalvia: Solenidae) in Tunisian coasts based on isozyme markers. *Biochem. Syst. Ecol.* 40: 146–155.
- KOEHN, R.K. 1978. Biochemical aspects of genetic variation at the LAP locus in *Mytilus edulis*. En: *Marine Organisms Genetics, Ecology and Evolution*. Eds. B. Battaglia & J. A. Bearchmore. Plenum Press, Ney York: 211–227.
- KOEHN, R.K. 1983. Biochemical Genetics and Adaptation in Molluscs. En: *The Mollusca*. Ed. P. W. Hochachka. Academic Press, San Diego: 305–330.
- KOEHN, R.K. 1991. The genetics and taxonomy of species in the genus *Mytilus*. *Aquaculture*. 94: 125–145.
- KOEHN, R.K., J.G. HALL & A.J. ZERA. 1980a. Parallel variation of genotype-dependent aminopeptidase-I activity between *Mytilus edulis* and *Mercenaria mercenaria*. *Mar. Biol. Lett.* 1: 245–253.
- KOEHN, R.K. & A.J. HILBISH. 1987. The adaptive importance of genetic variation. *Am. Sci.* 75: 134–140.
- KOEHN, R.K. & F.W. IMMERMANN. 1981. Biochemical studies of aminopeptidase polymorphism in *Mytilus edulis*. I. dependence of enzyme activity on season, tissue, and genotype. *Biochem. Genet.* 19: 1115–1142.
- KOEHN, R.K., R. MILKMAN & J.B. MITTON. 1976. Population Genetics of Marine Pelecypods. IV. Selection, Migration and Genetic Differentiation in the Blue Mussel *Mytilus edulis*. *Evolution*. 31: 2-32.
- KOEHN, R.K. & J.B. MITTON. 1972. Population Genetics of Marine Pelecypods. I. Ecological Heterogeneity and Evolutionary Strategy at an Enzyme Locus. *Am. Nat.* 106: 47–56.
- KOEHN, R.K., R.I. NEWELL & F. IMMERMANN. 1980b. Maintenance of an aminopeptidase allele frequency cline by natural selection. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 77: 5385–5389.
- KOEHN, R.K. & J.F. SIEBENALLER. 1981. Biochemical studies of aminopeptidase polymorphism in *Mytilus edulis*. II. Dependence of reaction rate on physical factors and enzyme concentration. *Biochem. Genet.* 19: 1143–1162.
- LASSEN, H.H. & F.J. TURANO. 1978. Clinal variation and heterozygote deficit at the LAP-locus in *Mytilus edulis*. *Mar. Biol.* 49: 245–254.
- LAVAUD, R., M.K. LA PEYRE, S.M. CASAS, C. BACHER & J.F. LA PEYRE. 2017. Integrating the effects of salinity on the physiology of the eastern oyster, *Crassostrea virginica*, in the northern Gulf of Mexico through a dynamic energy budget model. *Ecol. Modell.* 363: 221–233.
- LAWRENCE, D.R. & G.I. SCOTT. 1982. The determination and use of condition index of oysters. *Estuaries*. 5: 23–27.
- LEVINTON, J. 1973. Genetic variation in a gradient of environmental variability: marine bivalve (Mollusca). *Science*. 180: 75–76.
- LEVINTON, J.S. & R.K. KOEHN. 1976. Population genetics of mussels. *Marine mussels: their ecology and physiology*. Cambridge University Press, U.K.: 357–384.
- LEVINTON, J.S., H.H. LASSEN, M. YONGE & T.E. THOMPSON. 1978. Selection, ecology and evolutionary adjustment within bivalve mollusk populations. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 284: 403–415.
- LOCKWOOD, A.P.M. 1976. Physiological adaptation to life in estuaries. En: *Adaptation to Environment*. Ed. R. C. Newell. Butterworth-Heinemann pp. 315–392.
- LYNCH, M.P. & L. WOOD. 1966. Effects of environmental salinity of free amino acids of *Crassostrea virginica* (Gmelin, 1791). *Comp. Biochem. Physiol.* 19: 783–790.
- MACLEOD, J.A.A., J.P. THORPE & N.A. DUGGAN. 1985. A biochemical genetic study of population structure in

- queen scallop (*Chlamys opercularis*) stocks in the Northern Irish Sea. *Mar. Biol.* 87: 77–82.
- MAZON SUASTEGUI, J.M., RIVERO SUAREZ, S.E., BETANZOS VEGA, A., SAUCEDO, P.E., RODRIGUEZ JARAMILLO, C. & ACOSTA SALMON, H. 2017. Potential of sites in northern Cuba for developing an industry of the native mangrove oyster (*Crassostrea rhizophorae*). *Lat. Am. J. Aquat. Res.* 45: 218–222.
- MITTON, J. B. & R. K. KOEHN. 1973. Population genetics of marine pelecypods. 3. Epistasis between functionally related isoenzymes of *Mytilus edulis*. *Genetics.* 73: 487–496.
- MOORE, M. N., R. K. KOEHN & B. L. BAYNE. 1980. Leucine aminopeptidase (aminopeptidase-I), N-acetyl- β -hexosaminidase and lysosomes in the mussel, *Mytilus edulis* L., in response to salinity changes. *J. Exp. Zool.* 214: 239–249.
- MOUSSA, R. M. 2018. The potential impacts of low and high salinities on salinity tolerance and condition index of the adult pearl oyster *Pinctada imbricata radiata* (Leach, 1814). *J. Basic Appl. Zool.* 79: 12.
- NIRCHIO, M., J. E. PÉREZ, A. ANTÓN. 1987. Polimorfismo del sistema leucil amino peptidasa (LAP) en *Crassostrea rhizophorae* de la laguna La Restinga. *Contrib. Cient., Cen. Investig. Cient., Univ. Oriente.* 15: 1–25.
- NIRCHIO, M., J. PÉREZ & H. CEQUEA. 1991. Allozyme variation of Lap Loci in *Crassostrea rhizophorae* in relation to temperature and/or salinity. *Sci. Mar.* 55: 563–567.
- NIRCHIO, T.M. 1995. *Variación de la actividad de Leucil Aminopeptidasa de Crassostrea rhizophorae bajo condiciones experimentales.* Trab. Asc. Prof. Asociado, Universidad de Oriente, Boca de Río, Venezuela, 48 pp.
- PÉREZ, H.M., K.B. BROKORDT, R. TREMBLAY, & H.E. GUDERLEY. 2011. Allozyme heterozygosity and escape response performance of the scallops, *Argopecten purpuratus* and *Placopecten magellanicus*. *Mar. Biol.* 158: 1903–1913.
- PIERCE, S.K. 1971. A source of solute for volume regulation in marine mussels. *Comp. Biochem. Physiol. A Physiol.* 38: 619–635.
- PINEDA, J 1978. *Variación mensual de las condiciones hidroquímicas de la laguna La Restinga, Isla de Margarita, Venezuela.* Trab. Asc. Prof. Agregado, Universidad de Oriente, Boca de Río, Venezuela, 67 pp.
- POURMOZAFFAR, S., S. TAMADONI-JAHROMI, H. RAMESHI, A. SADEGHI, T. BAGHERI, S. BEHZADI, M. GOZARI, M.R. ZAHEDI, & S. ABRARI-LAZARJANI. 2019. The role of salinity in physiological responses of bivalves: The role of salinity in physiology of bivalves. *Rev. Aquac.* doi: 10.1111/raq.12397.
- POZA, B. & R. RODRÍGUEZ. 1987. Supervivencia de la ostra de mangle *Crassostrea rhizophorae* (Guilding, 1828) a las variaciones de temperatura, salinidad y pH. *Memoria Soc. Cienc. Nat. La Salle.* 18(217–231): 139.
- ROSE, R.L. 1984. Genetic variation in the oyster, *Crassostrea virginica* (Gmelin), in relation to environmental variation. *Estuaries.* 7: 128–132.
- SHAKLEE, J.B., F.W. ALLENDORF, D.C. MORIZOT & G.S. WHITT. 1990. Gene Nomenclature for Protein-Coding Loci in Fish. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 119: 2–15.
- SMITH, R.E. & R.M. VAN FRANK. 1975. The use of amino acid derivatives of 4-methoxy-beta-naphthylamine for the assay and subcellular localization of tissue proteinases. *Front. Biol.* 43: 193–249.
- SOKAL, R.R. & F. JAMES ROHLF. 2009. *Introduction to Biostatistics.* Dover Publications Inc. New York. 384 pp.
- SOLAN, M. & N. WHITELEY. 2016. *Stressors in the Marine Environment: Physiological and ecological responses; societal implications.* Oxford University Press.
- SOMERO, G.N. & R.D. BOWLUS. 1983. *Osmolytes and metabolic products of molluscs: the design of compatible solute systems.* En: *The Mollusca* . Ed. P.W. Hochachka. Academic Press, San Diego: 77–100.
- VORONOV, N.O. & N.I. ZASLAVSKAYA. 2014. The population-genetic structure of *Corbicula japonica prime*, 1864 (Bivalvia: Cyrenidae) in estuarine water bodies of the Primorsky Region. *Russ. J. Mar. Biol.* 40: 217–225.
- WANG, T. & Q. LI. 2018. Effects of Salinity and Temperature on Growth and Survival of Juvenile Iwagaki Oyster *Crassostrea nippona*. *J. Ocean. Univ. China.* 17: 941–946.

- WEDLER, E. 1983. El cultivo de la ostra *Crassostrea rhizophorae* (Guilding, 1828) en el Caribe Colombiano. *Rev. Ing. Pesq. Univ. Tecn. Magdalena*. 3 (1 y 2): 1-76.
- WHARAM, S.D., T.J. WARDILL, V. GODDARD, K.M. DONALD, H. PARRY, P. PASCOE, P. PICKERILL, G. SMERDON & A.J.S. HAWKINS. 2008. A Leucine Aminopeptidase Gene of the Pacific Oyster *Crassostrea gigas* Exhibits an Unusually High Level of Sequence Variation, Predicted to Affect Structure, and Hence Activity, of the Enzyme. *J. Shellfish Res.* 27: 1143–1154.
- YOUNG, J.P., R.K. KOEHN & N. ARNHEIM. 1979. Biochemical characterization of 'LAP,' a polymorphic aminopeptidase from the blue mussel, *Mytilus edulis*. *Biochem. Genet.* 17: 305–323.

RECIBIDO: ABRIL 2021

ACEPTADO: JULIO 2021

CONTRIBUCIÓN AL CONOCIMIENTO DEL CRECIMIENTO Y SUPERVIVENCIA DEL CABALLITO DE MAR *Hippocampus reidi* (SYNGNATHIFORMES, SYNGNATHIFORMES) DEL GOLFO DE CARIACO, ESTADO SUCRE, VENEZUELA EN CONDICIONES DE LABORATORIO.

GÓMEZ, B.¹, ALFONSI, C.², ROMERO, L.¹ & PÉREZ, J.E.^{2,4}

¹Instituto Superior de Formación Docente Salome Ureña. Recinto Juan Vicente Moscoso
*autor de correspondencia: bladimir.gomez@isfodosu.edu.do <http://orcid.org/0000-0002-5306-1048>

²Instituto Oceanográfico de Venezuela, Universidad de Oriente.
calfonsir@hotmail.com. <http://orcid.org/0000-0002-7950-285X>

³Instituto Superior de Formación Docente Salome Ureña. Recinto Juan Vicente Moscoso.
lolymar.romero@isfodosu.edu.do. <http://orcid.org/0000-0003-1072-6596>

⁴Instituto Oceanográfico de Venezuela, Universidad de Oriente

RESUMEN: Se recolectaron en Turpialito, Venezuela, ejemplares machos de la especie *Hippocampus reidi* en estado de gravidez, los cuales se mantuvieron en la estación de IDEA Mochima, hasta cumplir el periodo de gestación para describir el crecimiento de las crías desde el nacimiento hasta la madurez sexual. Las crías fueron alimentadas con *Artemia franciscana* recién eclosionada y misidáceos, ambos crustáceos fueron enriquecidos con *Chaetoceros* y *Tetraselmis*. Los organismos, de cuatro días de edad, presentaron tallas entre 0,75 y 1,0 cm y a los 98 días su talla estuvo en el rango de 6,2 a 7,5 cm. Se pudo evidenciar que durante su desarrollo ocurrieron dos cambios importantes, uno a los 25 días y el otro a los 67, lo cual originó 3 grupos de talla diferentes con respecto a la edad, observados en el análisis de componentes principales. Cada grupo con ecuaciones de regresión diferentes. Estos resultados fueron confirmados, además, por un análisis de varianza. Es posible que el cambio morfológico se deba al cambio del estado pelágico al estado bentónico y el segundo cambio al inicio del proceso de diferenciación sexual. Se han identificado los momentos críticos durante crecimiento facilitando la cría en cautiverio, lo que podría permitir la disminución de las presiones sobre las poblaciones naturales de la especie.

Palabras clave: crecimiento, caballito de mar, cambio morfológico, cría, estados críticos.

ABSTRACT: Male specimens of the *Hippocampus reidi* species in a state of pregnancy were collected from Turpialito, Venezuela, which were kept in the IDEA Mochima station, until the gestation period, in order to describe the growth of the offspring, from the moment of birth until they reach sexual maturity. Young seahorses were fed with newly hatched *Artemia franciscana* and misidaceans, both crustaceans were enriched with *Chaetoceros* and *Tetraselmis*. Four-day-old organisms presented sizes between 0.75 and 1.0 cm and at 98 days their length was in the range of 6.2 to 7.5 cm. It was possible to show that two important changes occurred during development, one at 25 days and the other at 67, which originated 3 different height groups with respect to age, observed in the principal component analysis. Each group had with different regression equations. These results were further confirmed by an analysis of variance. It is possible that the morphological change is due to the change from the pelagic state to the benthic state and the second change at the beginning of the sexual differentiation process.

Key words: growth, seahorse, morphological change, breeding, critical states.

INTRODUCCIÓN

Los peces de la familia Syngnathidae comprenden aproximadamente 52 géneros, entre estos se encuentran los caballitos de mar, los cuales pertenecen al género *Hippocampus*. Éstos presentan el cuerpo dividido en cabeza, tronco y cola; los machos se diferencian por la presencia de una bolsa incubadora o marsupio en la región abdominal, donde incuban los huevos (WILSON *et al.* 2001). Aunque, se pueden diferenciar

fácilmente de los otros peces, resulta difícil identificar las especies, debido a su gran similitud morfológica muy conservada entre las diferentes especies (LOURIE *et al.* 2016). Hasta el año 2004, se habían descrito de manera oficial 33 especies de caballitos de mar, reconocidos a nivel mundial por la IUCN (Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza). En el año 2005 se reconocieron cinco nuevos registros, para un total de 38 especie de este género, presentes en la lista de especies amenazadas de fauna y flora silvestre (CITES 2020).

Los caballitos de mar se distribuyen entre las latitudes 50° Norte y 50° Sur. A pesar de su amplia distribución, solo se limitan a ocupar espacios restringidos que incluyen: algas, praderas de pastos marinos, corales, manglares y algunas estructuras artificiales (FOSTER & VINCENT, 2004). Constituyen un recurso pesquero muy importante a nivel mundial, son extraídos de su medio natural con fines alimenticios y medicinales y son utilizados comúnmente como peces ornamentales y *souvenir* (GUTIÉRREZ *et al.* 2011). Su extracción, unida a la destrucción de sus hábitats, la contaminación, la alteración de la línea de costa y los métodos de pesca destructivos, son las principales causas de la disminución de las poblaciones a nivel mundial de los caballitos de mar (GONZÁLEZ *et al.* 2003). Debido a esto, y a las características biológicas y etológicas de los caballitos de mar, el CITES (2002) tomó como medida de conservación incluirlos en el apéndice II. De forma similar, la IUCN (2020) catalogó algunas especies como “Vulnerables” en su Lista Roja, entre estos *H. reidi* y de las 38 especies de *Hippocampus* reconocidas hasta el momento, 26 se encuentran registradas en la categoría de Datos Deficientes, debido a la falta de información sobre el comportamiento de las poblaciones naturales a través del tiempo.

Para tratar de disminuir la captura de individuos del género *Hippocampus* de su medio natural, se ha propuesto la cría en cautiverio. Si bien, todavía existen dificultades para llevar a cabo con éxito la cría y levante de la totalidad de especies de caballito de mar en acuarios (*ex situ*), profesionales y aficionados a la acuariofilia, han logrado avances significativos en el desarrollo de técnicas que permiten el cultivo y manutención de algunos especímenes, así como, la implementación de programas educativos y de investigación que coadyuvan a promover su conservación (VITE-GARCÍA *et al.* 2017).

Conocer el desarrollo ontogenético permite manejar y controlar mejor la cría en cautiverio, y así predecir las etapas críticas que sufren estos organismos durante su ciclo de vida. CHOO & LIEW (2006), destacan que *H. kuda* alcanza dos estadios bien marcados a los 21 y 76 días de nacidos, respectivamente. Durante las primeras tres semanas observaron un incremento abrupto de 0,68 a 1,16 mm por día, mientras que en la semana once declinó el crecimiento en 0,71 mm por día, esto se vio compensado con un incremento en masa. THANGARAJ & LIPTON (2008), no reportaron diferencias significativas en cuanto al crecimiento y sobrevivencia en cautiverio de

juveniles de la especie *H. kuda*, con respecto a dos dietas suministradas. ORTIZ-AGUIRRE *et al.* (2018) trabajando con *H. ingens* bajo condiciones semicontroladas, observaron que el enriquecimiento del alimento ofrecido en los primeros meses de vida es determinante para la supervivencia.

En Venezuela, CORREA *et al.* (1989) realizaron cultivos experimentales exitosos del caballito de mar *Hippocampus erectus*, provenientes de la Laguna de la Restinga, estado Nueva Esparta, encontrando que al mejorar la calidad el agua y alimentos, la supervivencia de juveniles y adultos aumentó de 50 y 30 % a 97 y 70% respectivamente.

Aunque se ha logrado la cría en cautiverio de *H. reidi*, no hay información referente a los cambios morfológicos durante su crecimiento. CERVIGÓN (2005) comenta que las dimensiones relativas de ciertas partes del cuerpo son utilizadas como carácter diagnóstico, sin embargo, tienen que ser utilizados con precaución y en la mayoría de los casos solamente con carácter de orientación o complementario y descriptivo ya que la forma de los peces puede variar mucho de juveniles a adultos y el crecimiento alométrico obliga a trabajar con un amplio intervalo de tallas para que se pueda considerar significativo.

El presente trabajo describe el crecimiento y supervivencia de los alevines nacidos de un caballito mar de la especie *H. reidi* del golfo de Cariaco, en condiciones de laboratorio con la finalidad de aportar información para la cría en cautiverio que facilite desarrollar alternativas que permitirían compensar la disminución de las poblaciones naturales.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de captura de los ejemplares: La captura de los organismos machos en estado de gravidez se llevó a cabo manualmente (usando guantes quirúrgicos), mediante buceo liviano, en la zona de manglar de la localidad de Turpialito, ubicada a 10°26 5' N - 64°02 56' W en la costa sur del golfo de Cariaco, estado Sucre, Venezuela.

Cría en cautiverio: Los organismos, fueron trasladados en envases de 18 litros, con agua de mar y aireador portátil a las instalaciones del IDEA (Instituto de Estudios Avanzados) en Mochima (10°15 41' N - 64°28 48' W), donde fueron aclimatados con agua de mar filtrada e irradiada con luz ultravioleta, proveniente

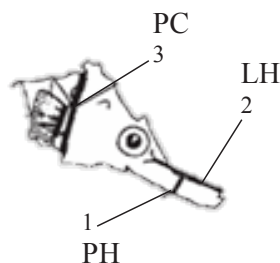
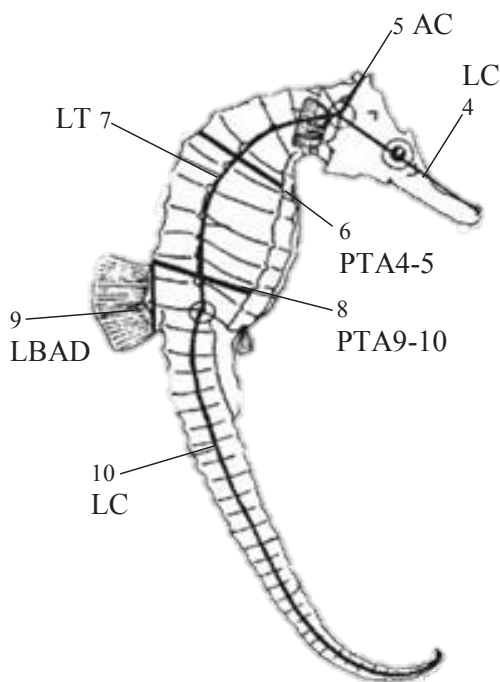
de un sistema cerrado, mantenidos y alimentados con misidáceos adultos, hasta cumplir el periodo de gestación. A dicho sistema se le realizaron recambios de agua interdiario y se mantuvieron constantes la temperatura (± 26 °C) y la salinidad (± 35 UPS). Los alevines fueron cultivados en 4 tanques de 500 litros (1 ind/5 litros), con agua de mar filtrada e irradiada con luz ultravioleta, proveniente de un sistema cerrado, y aireación continua, y alimentados, dependiendo del desarrollo de los ejemplares, utilizando nauplios de *Artemia franciscana* recién eclosionada, durante los primeros 18 días de nacidos, y posteriormente con *A. franciscana* adulta y misidáceos. La *A. franciscana* y los misidáceos fueron enriquecidos previamente utilizando una dieta de microalgas de los géneros *Chaetoceros* y *Tetraselmis*, con el propósito de suministrar nutrientes esenciales para el desarrollo de los alevines.

Cada semana, se tomaron fotografías de una muestra de cinco alevines, con una cámara fotográfica acoplada a un microscopio estereoscópico y con ayuda del programa

analizador de imágenes SigmaScanPro 5, a fin de tomar las medidas morfológicas respectivas (Fig. 1), para posteriormente ser analizadas mediante componentes principales, con el programa computarizado Past 1.40. Adicionalmente, se calculó el porcentaje de sobrevivencia, dividiendo el número de individuos introducidos inicialmente entre el número de fallecidos por 100, hasta los tres meses de nacidos. Se compararon las tallas con las edades (días de nacidos) para ver el comportamiento del crecimiento, mediante análisis de regresión y un ANOVA de una vía.

RESULTADOS

Se obtuvo un total de 428 crías con un porcentaje de sobrevivencia de 70%, a los 98 días, a partir de uno de los machos grávidos colectados de *H. reidi*, proveniente del golfo de Cariaco, estado Sucre, Venezuela. Se seleccionaron organismos de cuatro días de nacido cuya longitud total estuviese entre 0,75 a 1,0 cm, y al final del experimento se obtuvieron tallas hasta 7,5 cm, y



- Profundidad del hocico (PH)
- Longitud del hocico (LH)
- Profundidad de la cabeza (PC)
- Longitud de la cabeza (LC)
- Altura de la corona (AC)
- Profundidad del tronco entre los anillos 4° y 5° (PTA4-5)
- Longitud del tronco (LT)
- Profundidad del tronco entre los anillos 9° y 10° (PTA9-10)
- Longitud de la base de la aleta dorsal (LBAD)
- Longitud de la cola (LCola)

Fig. 1. Medidas para la determinación del crecimiento de *Hippocampus reidi* del golfo de Cariaco, nacidos en la estación de IDEA-Mochima, estado Sucre, Venezuela. Modificado de LOURIE *et al.* (2016).

la madurez reproductiva a los 98 días de nacidos. Las medidas de variables morfológicas realizadas en los caballitos de mar se muestran en la fig. 1.

Los cambios en la talla total de los organismos a diferentes edades, se observan en las figuras 2 y 3. En la fig. 2 se puede observar que a los 25 días y 67 días de nacidos se presentan cambios morfológicos importantes, resultando evidente los cambios en las longitudes de la cabeza, tronco y cola.

Para verificar si existían diferencias entre la longitud de *H. reidi* y los días de cultivo, se aplicó una ANOVA de una vía, el cual arrojó un $F = 135,33$ y un valor de $P < 0,05$; lo cual demuestra que estadísticamente hay diferencias significativas. Durante todo el crecimiento de *H. reidi*, se pudo apreciar que las variables morfológicas: longitud de la cabeza (LC); longitud del tronco (LT) y longitud de la cola (LCola) siempre presentaron los mayores valores promedio y desviación estándar (Fig. 4). Este patrón regular, es debido a que, desde su nacimiento, los caballitos de mar presentan el mismo patrón morfológico que el adulto.

Para determinar qué tan relacionadas estaban estas variables morfológicas durante el crecimiento, de *H. reidi* del golfo de Cariaco, se aplicó un análisis

de componentes principales. Se pudo observar, que el primer componente explicó el 94,99 % de la variación, mientras que los componentes dos y tres explicaron el 3,5227 % y 1,0376 %, respectivamente. La gráfica del ACP evidenció la formación de tres grupos, los cuales aparentemente dependieron de la longitud total de cada individuo de *H. reidi*. El componente uno, por ser el que explica la mayor variación que existe entre las variables, se puede interpretar como un componente de talla (Fig. 5).

Para analizar cuáles fueron las variables que permitieron la separación de estos grupos, se analizaron los tres primeros componentes por separado. El primer componente arrojó, que las variables que explicaron la mayor variación fueron: la longitud de la cabeza (LC), longitud tronco y longitud de la cola (LCola). En el segundo componente se obtuvo un comportamiento similar al componente uno; con excepción de una correlación inversa entre las variables longitud de cabeza y la longitud del tronco, con respecto a la longitud de la cola. En cuanto al componente tres se puede observar que solo las variables longitud de la cabeza y la longitud del tronco, fueron las variables que presentaron mayor variación.



Fig. 2. Comportamiento del crecimiento (edad/talla) de *H. reidi* del golfo de Cariaco, nacidos en la estación IDEA-Mochima, estado Sucre, Venezuela.

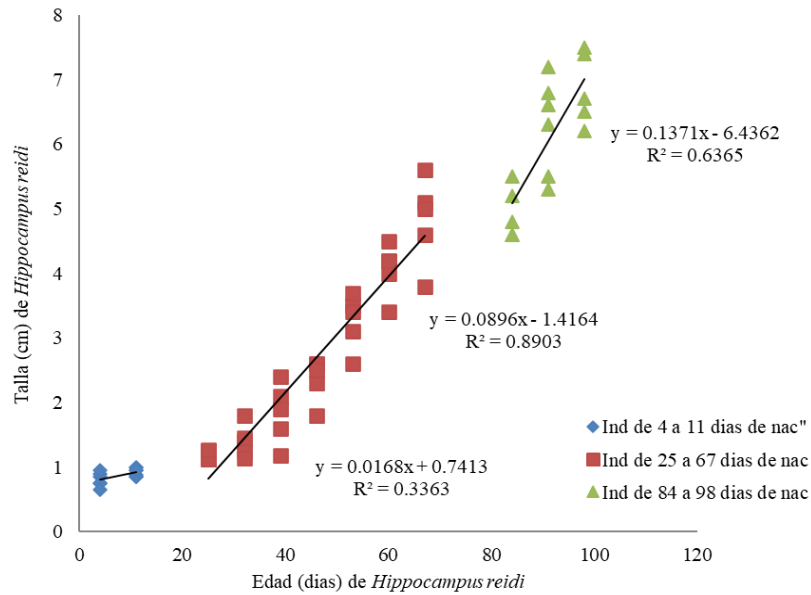


Fig. 3. Crecimiento del caballito de mar *H. reidi* del golfo de Cariaco, nacido en la estación IDEA-Mochima, estado Sucre, Venezuela.

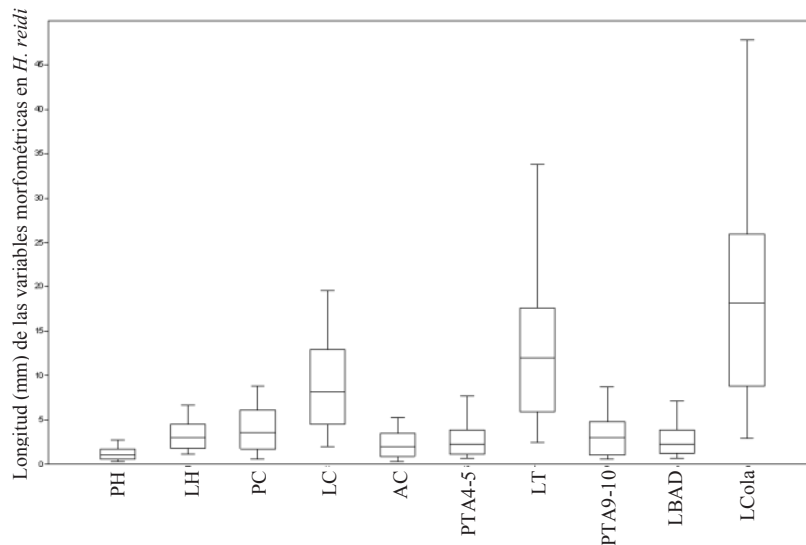


Fig. 4. Representación de los valores promedios, desviación estándar y rangos de las variables morfológicas (n=60) medidas durante el crecimiento de *H. reidi* del golfo de Cariaco, nacidos (de 4 a 98 días) en cautiverio en la estación de IDEA-Mochima.

DISCUSIÓN

Las longitudes obtenidas al inicio y al final del experimento (0,7 a 7,5 cm) coinciden, con las de ORTEGA & REYES-BUSTAMANTE (2007), para la especie *H. ingens*, en condiciones semicontroladas durante 120 días.

En los animales cultivados de la especie *H. reidi* se observó que alcanzaron la madurez sexual a los 98 días de nacido; lo que difiere con lo reportado por CIVIDANES

& JOYEUX (2009) en *H. reidi* de Brasil, donde reportan que esta se observó a los 60 días; CHOO & LIEW (2006), observaron en la especie *H. kuda*, que este parámetro se alcanzó los 110 días de nacidos y CORREA *et al.* (1989) indicaron de manera general, que esto ocurrió en *H. erectus* a los 3 meses de edad.

Se observaron dos cambios importantes en la morfología de *H. reidi* (Fig. 2 y Fig. 3), uno a los 25

días de nacidos y el otro a los 67 días. El primero posiblemente se deba a un cambio del estadio planctónico al bentónico, lo que se traduce en menos gasto de energía y mejor habilidad para atrapar sus presas. El segundo, corresponde al inicio de la diferenciación sexual, observándose cambios en la región abdominal (presencia de poro genital en hembras y desarrollo de la bolsa incubadora en machos).

Estos resultados se asemejan a los obtenidos por CHOO & LIEW (2006), los cuales reportaron dos puntos de inflexión durante el crecimiento de *Hippocampus kuda* criados en cautiverio, a los 21 y 76 días de nacido, respectivamente. El primer cambio fue observado cuando los organismos pasaron de la fase pelágica, donde tienen un mayor gasto energético por nadar todo el día en búsqueda de sus presas, a la fase bentónica, donde ya los individuos utilizan su cola prensil, y pueden sujetarse del sustrato y de esta manera reducir el gasto energético al momento de consumir el alimento suministrado. El segundo, es explicado por los autores indicando el inicio del proceso de diferenciación sexual. OFELIO *et al.* (2018) señalaron para *H. guttulatus*, que el cambio de pelágico a béntico en esta especie, ocurre a los 30 días postparto y alcanzan la maduración a los 60 días postparto, siendo la temperatura y la alimentación los dos factores claves para el crecimiento de la especie.

Durante el crecimiento de *H. reidi*, se pudo apreciar que las variables morfológicas que presentaron una gran diferencia fueron: longitud de la cabeza (LC); longitud del tronco (LT) y longitud de la cola (LCola) (Fig. 4); lo que coincide con lo reportado por CHOO & LIEW (2006), quienes señalaron que, durante los primeros días de nacidos de *H. kuda*, crecen los órganos importantes para lograr tener éxito en el desarrollo, y posteriormente, observarse un crecimiento acelerado en la longitud de la cola a partir de la segunda semana.

Lo observado en la gráfica ACP (Fig. 5) difiere de lo obtenido por GÓMEZ *et al.* (2010), en organismos adultos de *H. erectus* del golfo de Cariaco, los cuales compararon los mismos patrones morfológicos de esta especie y reportaron que las variables que presentaron la mayor variación fueron: La profundidad del hocico (PH), altura de la corona (AC), profundidad del tronco entre los anillos 9° y 10° (PTA9-10) y longitud de la base de la aleta dorsal (LBAD). Es posible que a pesar de que se tomaron medidas en organismos sexualmente maduros, no tenían el tiempo de vida necesario para observar la expresión de otras variables morfológicas. A pesar de que el componente tres explica un porcentaje muy pequeño de la variación, entre las variables, en el mismo se logra observar la expresión de algunas variables, que no se evidencian en los componentes uno

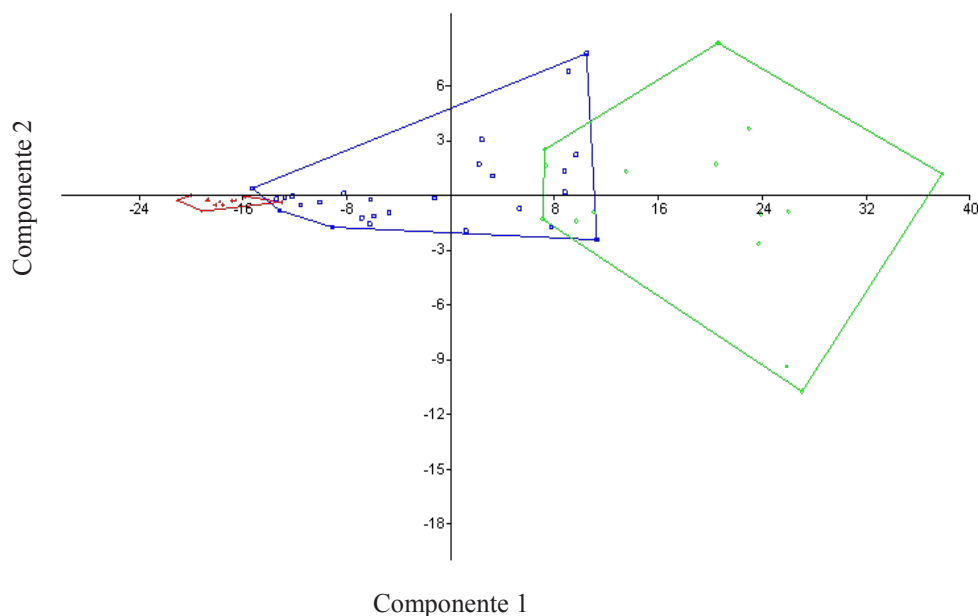


Fig. 5. Comparación de las variables morfológicas para determinar el crecimiento de *H. reidi* del golfo de Cariaco, nacidos en cautiverio en la estación de IDEEA-Mochima.

y dos. CIVIDANES & JOYEUX (2009) reportan que después de que *H. reidi* alcanza la madurez sexual, el crecimiento se hace mucho más lento.

El alto porcentaje de sobrevivencia junto con la información generada en relación a los momentos críticos durante el crecimiento de *H. reidi*, permiten considerar la cría en cautiverio de este organismo como una alternativa de gran importancia, a la hora de tomar medidas de conservación y repoblamiento de la especie en aquellos hábitats de los que ha sido desplazada o en las que su población se ha visto disminuida.

CONCLUSIÓN

Para el presente estudio, se logró un 70% de sobrevivencia, con tallas máximas de 7,5 cm y madurez sexual a los 98 días de nacido. Se han identificado los momentos críticos durante el crecimiento de *H. reidi*, encontrando dos cambios importantes, a los 25 días (atribuido al cambio de estado pelágico al estado bentónico) y a los 67 días (asociado al inicio de la diferenciación sexual), lo que podría contribuir en la mejora de las metodologías de cría, facilitando la obtención de ejemplares de esta especie en cautiverio y colaborando a la disminución de las presiones sobre las poblaciones naturales de esta especie.

REFERENCIAS

- CERVIGON, F. 2005. La Ictiofauna marina de Venezuela: una aproximación Ecológica. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela*, 44(1), 3-28.
- CHOO, C. & LIEW, H. 2006. Morphological development and allometric growth patterns in the juvenile seahorse. *J. Fish. Biol.*, 69, 426-445.
- CITES. 2002. Conservación de los caballitos de mar y otros miembros de la familia *Syngnathidae*. Duodécima Reunión de la Conferencia de las Partes, Chile. 20 pp.
- CITES, CONVENTION ON INTERNATIONAL TRADE IN ENDANGERED SPECIES OF WILD FAUNA AND FLORA. 2020. Lista de especies CITES. Disponible en: <https://checklist.cites.org/#/es>. Revisada en julio de 2020.
- CIVIDANES, M. & JOYEUX, J. 2009. Closing the reproductive cycle: Growth of the seahorse *Hippocampus reidi* (Teleostei, Syngnathidae) from birth to adulthood under experimental conditions. *Aquaculture*, 292, 37-41.
- CORREA, M.; CHUNG, K. & MANRIQUE, R. 1989. Cultivo experimental del caballito de mar *Hippocampus erectus*. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela*, 28(1-2), 191-196.
- FOSTER, S. & VINCENT, A. 2004. Life history and ecology of seahorses: implications for conservation and management. *J. Fish. Biol.*, 65, 1-61.
- GÓMEZ, B.; ALFONSI, C.; PÉREZ, J. & GÓMEZ, M. 2010. Análisis de la estructura poblacional del caballito de mar *Hippocampus erectus* de dos localidades del golfo de Cariaco, estado Sucre, Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela*, 49(2), 79-89.
- GONZÁLEZ, E.; GUEVARA, C.; RIVERO, N. & SELINA, R. 2003. Algunos aspectos sobre la reproducción y cría del Caballito de Mar (*Hippocampus erectus* Perry, 1810) en condiciones de laboratorio. Congreso Iberoamericano Virtual de Acuicultura, Cuba". Disponible en: <http://www.civa2003.org/> (revisada en Julio 2009).
- GUTIÉRREZ, I.; PILOTO, Y.; CORRADA, R. & CHEVALIER, P. 2011. Estudio de las poblaciones de caballitos de mar en dos zonas de la costa norte de la Habana y Pinar del Río, Cuba. *Rev. Mar. Cost.*, (3), 171-181.
- IUCN 2020. Red List of Threatened Species. Disponible en: <https://www.iucn.org/es/node/24442>. Revisada en julio 2020.
- LOURIE, S.; POLLOM, R.A. & FOSTER, S. 2016. A Global revision of the Seahorses *Hippocampus* Rafineske 1810 (Actinopterygii: Syngnathiformes): Taxonomy and biogeography with recommendations for further research. *Zootaxa*, 4146 (1), 1-66.
- OFELIO, C; DÍAZ, A. RADAELLI, G. & PLANAS, M. 2018. Histological development of the long-snouted seahorse *Hippocampus guttulatus* during ontogeny. *J. Fish. Biol.*, 93(1), 72-87.
- ORTIZ-AGUIRRE, I; RANGEL-DAVALOS, C & PACHECO-VEGA, J. 2018. Efecto del enriquecimiento del alimento en la supervivencia de alevines de *Hippocampus ingens* Girard, 1858 bajo condiciones semicontroladas. *CICIMAR Océánides*, 33 (1), 25-32.
- ORTEGA, A. & REYES-BUSTAMANTE, H. 2007. Fecundity, survival, and growth of the seahorse *Hippocampus ingens* (Pisces: Syngnathidae) under semi-controlled conditions. *Rev. Biol. Trop.*, 54(4), 1099-1025.

- THANGARAJ, M. & LIPTON, A. 2008. Survival and Growth of Captive Reared juvenile Seahorse (*Hippocampus kuda*) Fed Live Feeds and Fishmeal. *Isr. J. Aquacult-Bamid.*, 60(3), 185-189.
- VITE-GARCIA, N; LÓPEZ-JIMÉNEZ, S. & RANGEL-LÓPEZ, L. 2017. Avances en el cultivo de *Hippocampus spp.* (Teleostei: Syngnathidae): Investigaciones en el siglo XXI. *Lat. Am. J. Aquat. Res.*, 45(1), 1-17.
- WILSON, A.; VINCENT, A.; AHNESIO, I. & MEYER A. 2001. Male pregnancy in seahorses and pipefishes (family Syngnathidae): Rapid diversification of paternal brood pouch morphology inferred from a molecular phylogeny. *J. Hered.*, 92, 159–166.

RECIBIDO: ABRIL 2021

ACEPTADO: JULIO 2021

EFFECTO CITOTÓXICO Y GENOTÓXICO DE LA FRACCIÓN ACUOSA DE LUBRICANTES USADOS EN MOTORES FUERA DE BORDA, EN EL ERIZO DE MAR *Lytechinus variegatus*, EN LA BAHÍA DE MOCHIMA, VENEZUELA

CAROL LÁREZ^{1*}, THAIS VELÁSQUEZ², RUBÉN PENOTT¹, CARMEN ALFONSI³ & SINATRA SALAZAR⁴

¹Estación de Investigaciones Marina Mochima, Fundación IDEA

*Autor de correspondencia: carollarez@yahoo.es

²Departamento de Biología, Escuela de Ciencias, Núcleo de Sucre, Universidad de Oriente
thaina44@hotmail.com

¹Estación de Investigaciones Marina Mochima, Fundación IDEA
rubenpenottmaita@hotmail.com

³Instituto Oceanográfico de Venezuela, Núcleo de Sucre, Universidad de Oriente
calfonsir@hotmail.com, <http://orcid.org/0000-0002-7950-285>

⁴Instituto Oceanográfico de Venezuela, Núcleo de Sucre, Universidad de Oriente
salazarsinatra32@gmail.com, <http://orcid.org/0000-0003-4893-063>

RESUMEN: Cuarenta y ocho ejemplares del erizo verde *Lytechinus variegatus*, se sometieron a concentraciones subletales (0%, 1%, 3% y 5%) de la fracción acuosa de lubricantes usados de motores fuera de borda (FALUMFB), mediante un bioensayo de toxicidad aguda de 96 h. Se midió el tiempo de retención de rojo neutro y se aplicaron las pruebas de presencia de micronúcleos (MN) y ensayo cometa. Se consideró la respuesta *in situ* en cuatro localidades de la bahía de Mochima, durante la temporada seca y lluviosa, alternadas con las temporadas de alta y baja afluencia de turistas en un período de un año (entre 2013 y 2014). Los resultados citotóxicos indicaron una respuesta similar en los individuos para todas las concentraciones del contaminante, con diferencias significativas en relación al tiempo de exposición ($H=10,76$ y $P<0,01$). Las pruebas genotóxicas detectaron mayor presencia de MN en las células de organismos sometidos al 5% de FALUMFB ($H=20,01$ y $P<0,001$) luego de 96 h ($H=14,78$ y $P<0,001$); con presencia de cometas tipo 1 ($H=15,017$ y $P<0,01$), tipo 2 ($H=9,59$ y $P>0,05$) y tipo 3 ($H=15,85$ y $P<0,01$). Las respuestas medidas *in situ* determinaron que durante la temporada seca con mayor afluencia de turistas, hubo daño significativo a distintos niveles celulares en *L. variegatus*, similares todas las localidades. Posiblemente las concentraciones de FALUMFB en la bahía de Mochima sean mínimas no generen alteraciones en la biota

Palabras clave: erizo verde, daños al ADN, contaminación, bahía de Mochima.

ABSTRACT: 48 specimens of the green hedgehog *Lytechinus variegatus* were subjected to sublethal concentrations (0%, 1%, 3% and 5%) of the aqueous fraction of lubricants used for outboard motors (FALUMFB), by means of an acute toxicity bioassay of 96 h. Neutral red retention time was measured and the micronucleus (MN) and comet assay tests were applied. The *in situ* response was considered in four locations in the bay of Mochima, during the dry and rainy season, alternating with the seasons of high and low tourist influx in a period of one year (between 2013 and 2014). The cytotoxic results indicated a similar response in the individuals for all concentrations of the contaminant, with significant differences in relation to the exposure time ($H=10.76$ and $P<0.01$). Genotoxic tests detected a greater presence of MN in the cells of organisms subjected to 5% FALUMFB ($H=20.01$ and $P<0.001$) after 96 h ($H=14.78$ and $P<0.001$); with the presence of type 1 comets ($H=15.017$ and $P<0.01$), type 2 ($H=9.59$ and $P>0.05$) and type 3 ($H=15.85$ and $P<0.01$). The responses measured *in situ* determined that during the dry season with the highest influx of tourists, there was significant damage at different cellular levels in *L. variegatus*, similar to all localities. Possibly the concentrations of FALUMFB in the bay of Mochima are minimal and do not generate alterations in the biota

Keywords: green hedgehog, DNA damage, pollution, Mochima bay

INTRODUCCIÓN

Los erizos son organismos exclusivamente marinos y están dotados de una capacidad limitada de la locomoción, lo que justifica su uso como biosensores ambientales (COTEUR *et al.* 2003) y como posibles organismos modelo, que pudiesen dar respuesta a

la incertidumbre de los efectos perjudiciales de los lubricantes usados de motores fuera de borda. Por todos estos motivos, en este estudio, se utilizó el erizo verde *Lytechinus variegatus* (Echinodermata: Echinoidea), por ser considerado como una de las especies bentónicas con mayor valor de constancia y abundancia en la bahía de Mochima (HIDALGO *et al.* 1999).

Minimizar la liberación a los mares de sustancias de origen antropogénico es importante y Venezuela no escapa a la contaminación del medio marino (LÁREZ *et al.* 2004; AMUNDARAÍN 2019). La bahía de Mochima junto con el Golfo de Santa Fe, constituye parte de la zona marino-costera del Parque Nacional Mochima de gran actividad turística, donde el medio principal de transporte son los botes con motores fuera de borda; cuyo constante tránsito, promueve el riesgo de liberación de aceite y combustible en la columna de agua.

Daños citotóxicos y genotóxicos inducidos por concentraciones subletales de sustancias químicas a través del uso de bioensayos; son herramientas útiles en evaluaciones ecotoxicológicas cuyos protocolos cuantitativos y altamente sensibles, generan una respuesta a corto plazo sobre el efecto de compuestos tóxicos (URIBE 2008; MUNIZ *et al.* 2013).

Los marcadores citotóxicos son diversos y algunos están referidos a la funcionalidad de las membranas celulares. Ejemplo de ello, es la estimación del Tiempo de Retención del Rojo Neutro (TRRN), basado en la capacidad que tienen los lisosomas de células viables para retener el colorante, visualizado a través de microscopía óptica (ANTÓN 2011). Esta técnica ha sido utilizada para demostrar el daño inducido por diferentes contaminantes en el crustáceo *Limanda limanda* (LOWE *et al.* 1992); en el equinodermo *Asterias Rubens* y los bivalvos: *Mytilus edulis* (CANTY *et al.* 2009) y *Pinctada imbricata* (ANTÓN 2011).

Las microlesiones en el material genético se han evaluado por dos técnicas ampliamente utilizadas: el Test de Micronúcleos (MN) y el ensayo Cometa. El primero está considerado como un ensayo práctico, útil para evaluar la inestabilidad genética inducida por agentes genotóxicos, universalmente validada y accesible tecnológicamente (ZALACAIN *et al.* 2005). Se ha aplicado ésta técnica en *Perna viridis* (SIU *et al.* 2004); *Mytilus galloprovincialis* (TALEB *et al.* 2007) *Mytilus edulis* y *Asterias Rubens* (CANTY *et al.* 2009).

El ensayo cometa está basado en la migración de fragmentos provenientes de la ruptura del ADN, que dan la apariencia de la cola de un cometa y es utilizado para evaluar lesiones (ZHU *et al.* 2005). Esta técnica se ha empleado en los bivalvos *Cassostrea virginica* (NACCI *et al.* 1996), *Mytilus galloprovincialis* (LAFFON *et al.* 2006), *M. edulis* y la estrella de mar *A. rubens* (CANTY *et al.* 2009).

Esta investigación evaluó la respuesta de *L. variegatus* a niveles citotóxicos y genotóxicos, de la fracción acuosa de lubricantes usados de motores fuera de borda (FALUMFB) en bioensayo de toxicidad aguda y en un monitoreo espacio temporal en la bahía de Mochima, Venezuela.

MATERIALES Y MÉTODOS

Colecta de organismos

La colecta de las unidades experimentales tuvo lugar en la bahía de Mochima, dentro del Parque Nacional Mochima, en la vertiente norte de la cordillera de la costa nororiental de Venezuela; entre los 10°24'55"-10°20'02" N y 64°19'30" - 64°22'30" O, con un área superficial aproximada de 29 Km² de la costa. Cuatro localidades fueron seleccionadas para la realización del estudio *in situ*: Mangle Quemao (MQ), Isla Larga (IL), Sene Váquira (SV) y Cercanías de la Estación de Investigaciones Marina Mochima, adscrita a la Fundación IDEA (Fig. 1). Los muestreos se realizaron en consideración a la temporada seca (2013-2014) y lluviosa; alternados con la afluencia de turistas, distribuyendo los muestreos de la siguiente manera:

1. Diciembre 2013: Temporada seca con alta afluencia de turistas.
2. Marzo 2014: Temporada seca con baja afluencia de turistas.
3. Mayo 2014: Temporada lluviosa con baja afluencia de turistas.
4. Agosto 2014: temporada lluviosa con alta afluencia de turistas.

Los organismos fueron colectados de forma manual, tanto para los ensayos de laboratorio como para la detección *in situ* y seleccionados de acuerdo a su talla (7 a 8,50 cm de longitud total), diámetro (4 a 5 cm) y peso (150 a 200 g). Los ejemplares destinados al bioensayo y las muestras del estudio *in situ* (refrigeradas) se trasladaron hasta el laboratorio de Genética del Instituto Oceanográfico de Venezuela.

Obtención de la FALUMFB

La FALUMFB fue obtenida a partir de una mezcla de aceite usado de motores fuera de borda (200 ml) y de agua de mar filtrada (1800 ml) en una relación 1:9 v/v; mantenida en agitación constante durante un período de 24 horas a temperatura ambiente; posteriormente la

mezcla resultante fue dejada en reposo durante una hora. Por separación diferencial con un embudo rudimentario, se colectó la fracción acuosa, empleada como solución patrón (100% v/v), al descartar la capa más densa de aceite (ANTÓN 2011).

Bioensayo de toxicidad aguda

Ejemplares de *L. variegatus* adultos fueron aclimatados durante una semana previa al bioensayo, en acuarios de 40 l de capacidad, con agua de mar filtrada (salinidad 36 ‰; pH $7,6 \pm 0,2$; temperatura 25 ± 1 °C) y aireación constante.

A partir del CL_{50} calculado (6,24%) para la FALUMFB, fueron establecidas las dosis subletales (0, 1, 3 y 5%), para determinar daños a distintos niveles celulares en los celomocitos del erizo verde. En acuarios rectangulares de 6 l de capacidad, se expusieron 48 organismos (6 individuos en cada acuario, con una réplica) a las diferentes concentraciones establecidas, con aireación constante durante 96 h y fue realizada la extracción interdiaria de hemolinfa a las 0, 48 y 96 h en los organismos expuestos. La extracción de la hemolinfa se realizó mediante punción directa a la región oral de cada erizo, con ayuda de una jeringa hipodérmica, con la que se extrajo cuidadosamente 5 ml del fluido celómico, almacenado en tubos de ensayo de 20 ml de capacidad, con buffer ISO-EDTA.

La hemolinfa se centrifugó a 800 rpm, durante 5 min, a fin de concentrar los celomocitos del fluido inicial. El precipitado se lavó y resuspendió con buffer ISO-EDTA a pH 7,8 en tubos Eppendorf de 1,5 ml de capacidad, a una temperatura de aproximadamente 4 °C para su posterior centrifugación a 1200 rpm durante 3 min.

Detección *in situ*

Fueron capturados diez organismos en cada una de las cuatro localidades, por muestreo temporal realizado (para un total de 160 individuos). La hemolinfa extraída fue resguardada en tubos de ensayo con buffer ISO-EDTA en una relación 1:3.

Viabilidad celular (VC)

Mediante la tinción con azul Tripano fue posible establecer la diferenciación entre células viables (translúcidas) y no viables (teñidas de azul), determinándose el porcentaje de viabilidad celular. Una suspensión de celomocitos de 25 μ l se mezcló con una solución al 0,4 % de colorante (25 μ l). Las

células se observaron por microscopía óptica a 40X. Se usó la cámara de Neubauer para contar el número de células viables y concentración celular total (expresada en porcentaje).

TRRN

Se preparó una solución madre con 20 mg del colorante rojo neutro (Sigma Chemical, St. Louis) en 1 ml de dimetil sulfóxido (LOWE & PIPE 1994); a partir de la cual se obtuvo la solución de trabajo, de la que se tomaron 10 μ l de la solución madre del colorante y 5 ml de agua de mar con EDTA.

Se colocaron 10 μ l de hemolinfa y 10 μ l de la solución de trabajo en una cámara de Neubauer. Las muestras

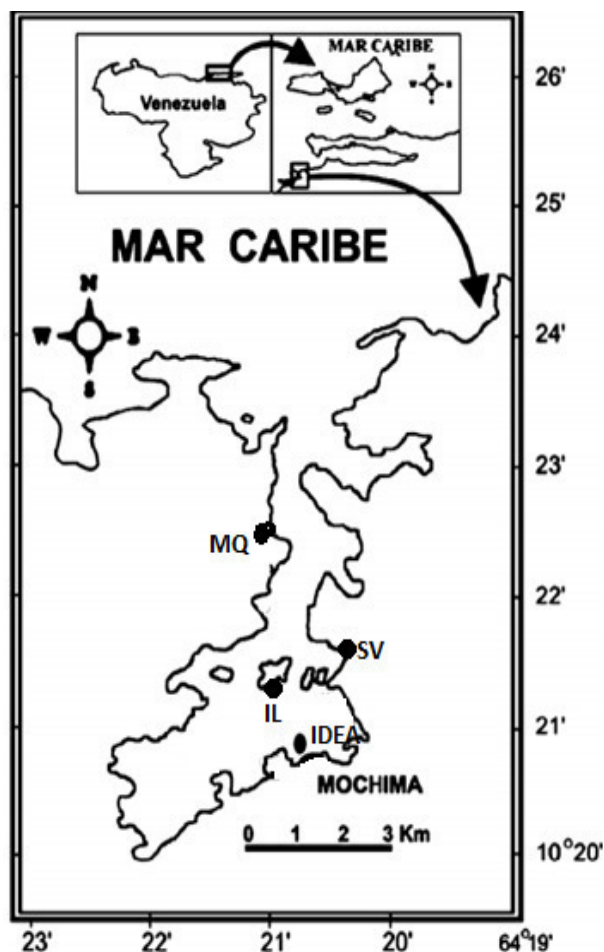


Fig. 1. Ubicación geográfica del área de muestreo en la bahía de Mochima, Venezuela: Mangle Quemao (MQ), Isla Larga (IL), Sene Váquira (SV) y cercanías de la Estación de Investigaciones Marina Mochima (IDEA).

fueron observadas a 40X en un microscopio óptico, para identificar las células que presentaron una coloración o pigmentación roja en el citosol como células dañadas. El TRRN se estimó por conteo manual cada 5 min de la población celular hasta que el 50 % de la misma se tiñera de rojo.

Test de Micronúcleos (MN)

Se aplicó el método descrito por JHA (2004), con algunas modificaciones, fueron cuidadosamente extendidos 200 μ l de hemolinfa sobre una lámina portaobjetos y dejadas secar al aire durante 30 min; posteriormente el frotis fue fijado en metanol por 15 min y luego teñido con Giemsa (diluido al 5 % en buffer fosfato) durante 20 min. El exceso de colorante se eliminó por lavado con agua destilada. Una vez secas las láminas se examinaron bajo el microscopio para observación de MN en 1 000 células.

Ensayo cometa

Fue utilizada la metodología del ensayo cometa propuesta por SINGH *et al.* (1988). El conteo de cometas se realizó según el tamaño de la cola por clasificación visual, recomendada por COLLINS (2004). El método clasifica el nivel de daño a la célula en cuatro categorías que van de cero (células sin migración) a cuatro (casi todo el ADN en la cola); basado en la migración de fragmentos provenientes de la ruptura del ADN durante la electroforesis, lo que origina la apariencia de la cola de un cometa.

Análisis Estadístico

En el bioensayo de toxicidad aguda y el estudio *in situ*, se estimaron y compararon daños a distintos niveles celulares en celomocitos mediante la prueba no paramétrica de Kruskal Wallis, ya que los datos no cumplieron con los supuestos de normalidad, de acuerdo a lo establecido en SOKAL & ROHLF (2009). Los análisis estadísticos se realizaron con el programa Statgraphics Centurión.

RESULTADOS

Bioensayo de toxicidad aguda

La proporción viable de células del erizo verde se mantuvo sobre el 80 %, en todas las concentraciones utilizadas durante las 96 h de exposición. No se obtuvieron diferencias significativas entre las concentraciones aplicadas ($H=6,84$ y $P>0,05$) y el tiempo de exposición ($H=4,05$ y $P>0,05$).

Se observaron diferencias significativas respecto al TRRN en celomocitos; en relación al tiempo de exposición al contaminante ($H=10,76$ y $P<0,01$) (Fig. 2), indistintamente de la concentración de FALUMFB aplicada ($H=5,24$ y $P>0,1$), durante las 96 horas de exposición a dosis subletales del contaminante.

El tiempo mínimo de retención fue estimado en 11 min para los organismos expuestos, contrariamente los organismos controles exhibieron tiempos de retención mayores a los 20 min.

La presencia de células micronucleadas evidenció daño significativo en el material genético a nivel de los celomocitos durante las 96 h de exposición a la FALUMFB. Se observó una respuesta similar entre los individuos expuestos al 1 % y 3 % del contaminante; mientras que, en los expuestos al 5 % del xenobiótico, fue evidente un incremento en la recurrencia de micronúcleos ($H=20,02$ y $P<0,001$) con diferencias muy significativas, al alcanzar las 96 h del ensayo de toxicidad aguda ($H=14,79$ y $P<0,001$), con una proporción de 12,17 % MN (Fig. 3).

Tras la exposición del erizo verde a la FALUMFB durante 96 h, se observó la disminución de núcleos íntegros a medida que aumentó la concentración del xenobiótico ($H=14,23$ y $P<0,01$), con un concomitante incremento de núcleos con estelas de ADN de diferentes longitudes y con diferencias significativas a partir de la exposición a la concentración del 1% del contaminante, con colas tipo 1 ($H=15,02$ y $P<0,01$), tipo 2 ($H=9,59$ y $P>0,05$), y tipo 3 ($H=15,86$ y $P<0,01$) (Fig. 4).

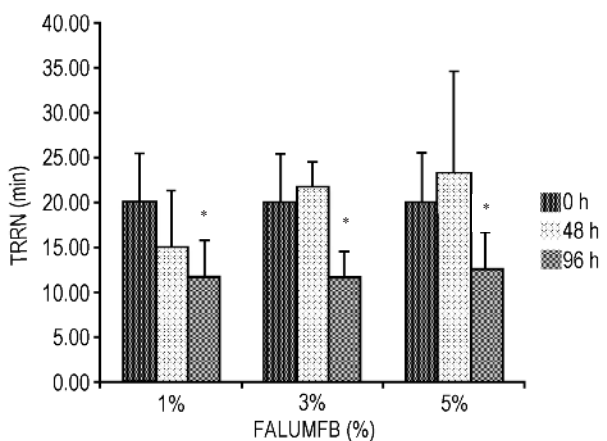


Fig. 2. Tiempo de Retención de Rojo Neutro en celomocitos de *L. variegatus*, expuesto a distintas concentraciones subletales de FALUMFB durante de 96 horas.

Detección *in situ*

Los organismos mostraron una viabilidad celular óptima para todas las localidades y las distintas temporadas del año; sin diferencias significativas para el factor localidad ($H=0,68$ y $P > 0,05$), sin embargo, altamente significativas para la época del año ($H=28,60$ y $P < 0,001$).

Durante la temporada seca disminuyó considerablemente el número de células viables, cuando la afluencia de turistas fue mayor, con apenas un 79,06 % de VC en Isla Larga. En contraste, al disminuir la presencia de turistas se incrementó el número de células vivas, con membranas íntegras, en un 90,52 % VC en la localidad Sene Váquira. En la temporada lluviosa se observaron valores intermedios de celomocitos vivos en comparación con los de la temporada seca, que estuvo entre 81,69 % y 88,78 % durante baja y alta afluencia de turistas respectivamente (Fig. 5).

El análisis estadístico no reveló diferencias significativas para el TRRN en los celomocitos, entre las cuatro localidades de la bahía de Mochima ($H= 1,24$ y $P>0,05$). Para el tiempo de retención del colorante y la época del año las diferencias si fueron significativas ($H=94,79$ y $P<0,01$) considerándose la temporada con alta afluencia de turistas aunada al tiempo de sequía, el periodo de mayor estrés citotóxico para *L. variegatus*; reflejado en la disminución de su capacidad para retener el rojo neutro a 4 min aproximadamente; mientras que, durante la época de lluvia el TRRN alcanzó 21,4 min cuando fue temporada alta de concurrencia turística (Fig. 6).

En celomocitos no se encontraron diferencias significativas en la frecuencia de MN entre localidades ($H=3,27$ y $P> 0,01$) mientras que entre temporada la diferencias si fueron significativas ($H=8,80$ y $P < 0,01$), aun cuando el número de anomalías no excedía a dos células micronucleadas por cada 1 000 registradas. La mayor incidencia de MN se presentó durante la temporada seca (Fig. 7), cuando la afluencia de turistas fue mayor (alta/seca), con un valor de 2 % en la localidad de Mangle Quemao (MQ).

La comparación estadística de los distintos tipos de daños del ADN, entre las distintas localidades y temporadas, arrojó diferencias significativas con cometas tipo 0 ($H=13,72$ y $P < 0,01$), tipo 1 ($H=11,35$ y $P < 0,01$) y tipo 2 ($H=18,13$ y $P < 0,01$), sólo durante la temporada seca cuando la afluencia de turistas fue

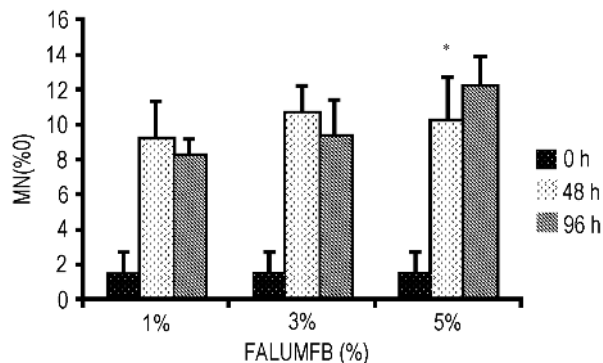


Fig. 3. Micronúcleos en celomocitos de *L. variegatus*, expuesto a concentraciones subletales de FALUMFB en condiciones controladas, durante de 96 horas.

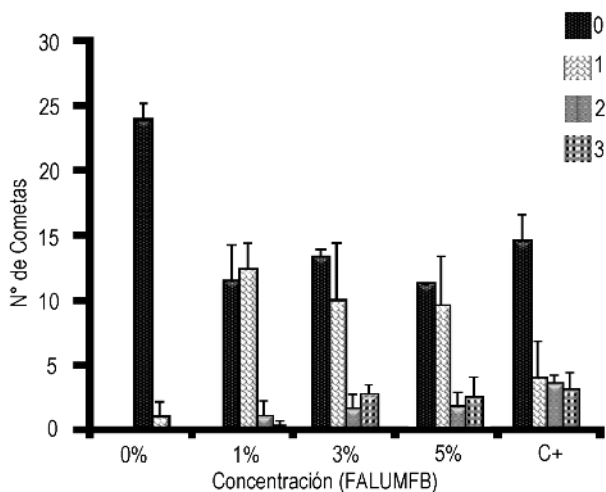


Fig. 4. Número de cometas en celomocitos de *L. variegatus*, de acuerdo al tipo de cometa, por exposición a dosis subletales de FALUMFB en condiciones controladas, durante de 96 horas.

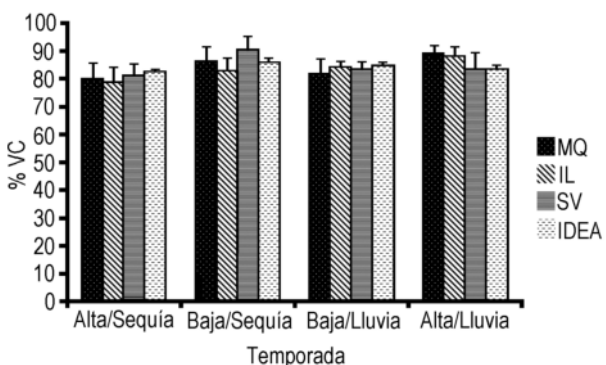


Fig. 5. Viabilidad celular *in situ* en celomocitos de *L. variegatus*, en cuatro localidades de la bahía de Mochima: Mangle Quemao (MQ), Isla Larga (IL), Sene Váquira (SV) y Estación IDEA (IDEA), durante las temporadas alta/seca, baja/seca, baja/lluviosa y alta/lluviosa.

mayor, específicamente en la localidad de Mangle Quemao (Fig. 8), con disminución en el número de cometas tipo cero.

DISCUSIÓN

Bioensayo de toxicidad aguda

El test de viabilidad celular es una prueba básica que permite estimar la calidad de las células con las que se está trabajando, de allí su importancia como parámetro para continuar con otros ensayos. Estudios previos sobre moluscos bivalvos, en los que se ha empleado lubricantes usados disueltos en agua de mar, han arrojado un porcentaje de células viables similar a los obtenidos en el erizo verde. En hemocitos de *Lima scabra*, se ha estimado el porcentaje de viabilidad entre 88 y 97% (SÁNCHEZ 2008). Por su parte, ANTÓN (2011) encontró viabilidad celular entre 88 y 94% en hemocitos de *Pintada imbricata*; mientras que, ZAPATA *et al.* (2012) determinaron la viabilidad celular en hemocitos de *Perna viridis*, con promedios similares entre 78,50 y 89,40%.

Los valores reducidos del TRRN al alcanzar el 50% de células dañadas están asociados al deterioro de las membranas lisosomales (LOWE & PIPE 1994), producto de la exposición de los organismos a la FALUMFB. NASCIMENTO *et al.* (2002) indicaron que en invertebrados marinos los TRRN oscilan entre 60 y 120 minutos. Sin embargo, este marcador citoplasmático indicó una evidente reducción en la capacidad lisosomal para retener el colorante, al cabo de 96 h de exposición. Se conoce que en moluscos y equinodermos, los lisosomas son los organelos con mayor capacidad de acumulación y homeostasis de xenobióticos, incluyendo hidrocarburos y metales pesados (ANTÓN 2011).

La tolerancia de los celomocitos a nivel cromosómico posiblemente se vio afectada cuando los individuos fueron expuestos a una dosis subletal cercana al CL_{50} calculado en estudio; comprometiendo la integridad de la actividad mitótica y por ende, generando la presencia de pequeños fragmentos citoplasmáticos contentivos de cromatina (MN) no incorporados en los núcleos hijos durante la anafase en división celular. En contraste, otras investigaciones hacen referencia a la presencia de células micronucleadas en condiciones controladas de experimentación, con un índice de MN menor que el producido por la FALUMFB en *L. variegatus*; hecho ocurrido en embriones del erizo *Hemicentrotus pulcherrimus* expuestos a Mitomicina C (SAOTOME &

HAYASHI 2003), en hemocitos de *Perna viridis* por acción de Benzopireno (SIU *et al.* 2004) y en *M. galloprovincialis* por la influencia del Niquel (DALLAS *et al.* 2013).

Los resultados del ensayo cometa permitieron establecer que los celomocitos de *L. variegatus* fueron sensibles a la FALUMFB, evidenciando cometas con colas de mayor longitud de manera proporcional la concentración del contaminante. En otros invertebrados se ha demostrado una relación dosis-respuesta entre el nivel de roturas de la cadena de ADN y las concentraciones de sustancias tóxicas (SIU *et al.* 2004; CANTY *et al.* 2009) también, incremento en los daños en el material genético conforme aumentó el tiempo de exposición al contaminante (BHAGAT & INGOLE 2015).

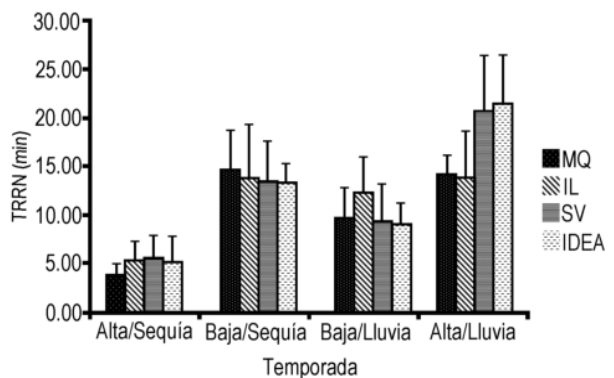


Fig. 6. Tiempo de Retención de Rojo Neutro *in situ* en celomocitos de *L. variegatus* en cuatro localidades de la bahía de Mochima: Mangle Quemao (MQ), Isla Larga (IL), Sene Váquira (SV) y Estación IDEA (IDEA) durante las temporadas alta/seca, baja/seca, baja/lluviosa y alta/lluviosa.

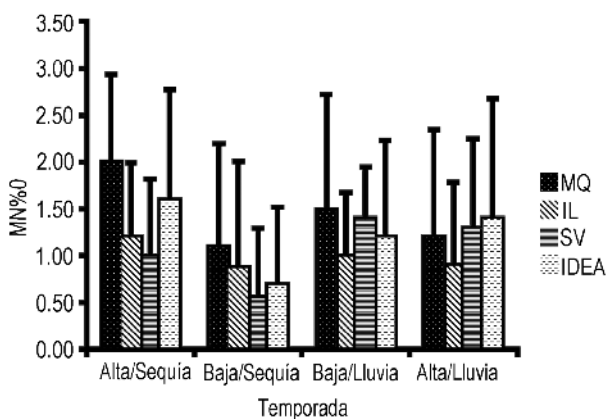


Fig. 7. Micronúcleos *in situ* en celomocitos de *L. variegatus*, en cuatro localidades de la bahía de Mochima: Mangle Quemao (MQ), Isla Larga (IL), Sene Váquira (SV) y Estación IDEA (IDEA), durante las temporadas alta/seca, baja/seca, baja/lluviosa y alta/lluviosa.

Así mismo, en larvas y celomocitos del erizo de mar *L. variegatus* se observaron lesiones en el ADN, tras la exposición a una variedad de agentes genotóxicos (REYNARDY & BODNAR 2015) y más reciente, en el erizo *Paracentrotus lividus*, se evidenció la genotoxicidad inducida por nanopartículas de óxido de cobre, en células espermáticas (GALLO *et al.* 2018). No se han hallado otros estudios que evalúen la sensibilidad relativa del erizo adulto o equinodermos maduros utilizando el ensayo cometa en condiciones experimentales similares. *L. variegatus* parece responder de forma similar a los invertebrados marinos antes mencionados, lo que permite considerarlo como un buen biosensor.

La efectividad del ensayo se corroboró al utilizar un agente genotóxico conocido (H_2O_2) sobre una muestra limitada de células durante la corrida electroforética. De esta manera se descartó la posibilidad de que la desnaturalización del ADN fuera provocada por la

exposición prolongada al buffer electroforético o a causa de la no difusión de sal de la solución de lisis desde la agarosa hacia el tampón; actuando como electrolito y facilitando la migración de ADN (ZUÑIGA 2009).

Las sustancias químicas que se encuentren en el aceite usado varían dependiendo de la marca y del tipo de aceite que se usa, de las condiciones del motor en el que se usó el aceite, así como también de las altas presiones y temperaturas a las que se someten las piezas automotrices que generan metales pesados como: cadmio, cromo, arsénico, cobre y plomo; capaces de causar efectos nocivos sobre los seres vivos y cuya toxicidad dependerá, de la forma orgánica e inorgánica así como particulada o disuelta en que se encuentren estos metales, todo esto aunado a la variación de los parámetros fisicoquímicos del agua en que se encuentren los organismos (GONZÁLEZ *et al.* 2007; REYES *et al.* 2016; FONG *et al.* 2017).

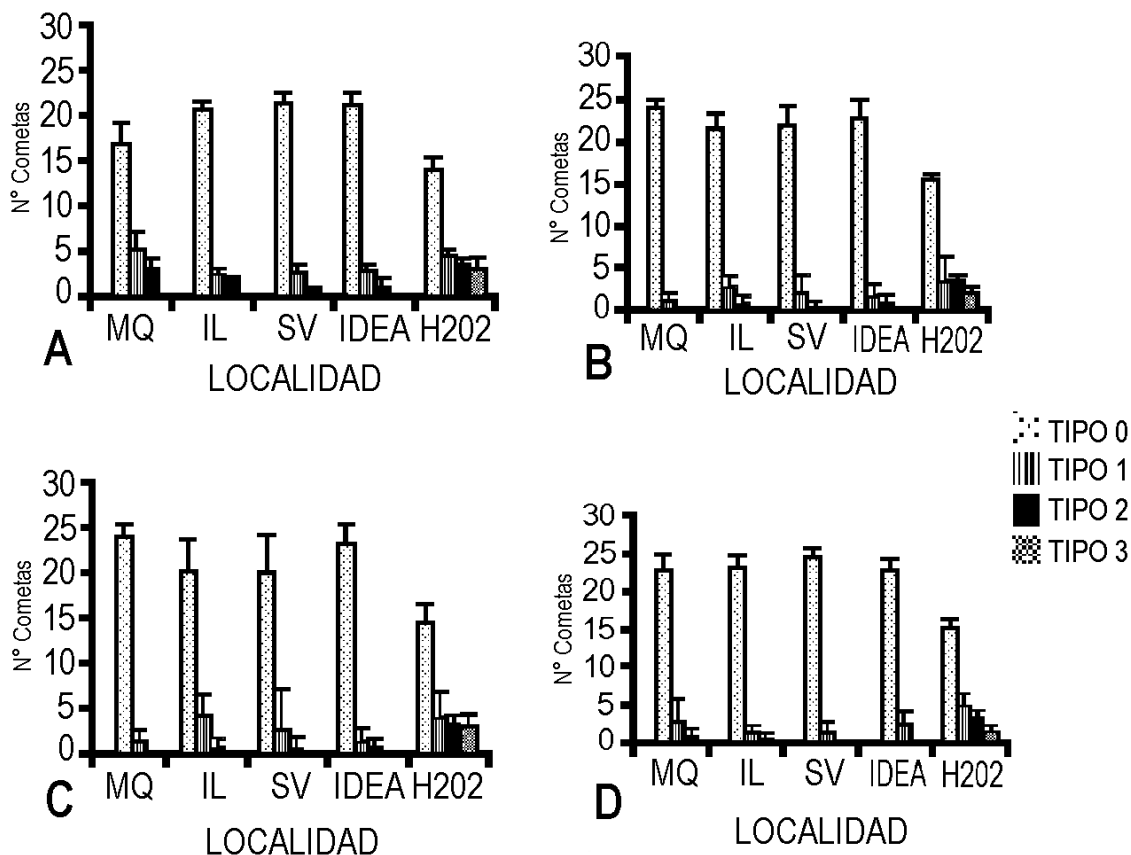


Fig. 8. Número de cometas *in situ* en celomocitos de *L. variegatus*, en cuatro localidades de la bahía de Mochima: Mangle Quemao (MQ), Isla Larga (IL), Sene Váquira (SV) y Estación IDEA (IDEA), comparado con un control + (H_2O_2) durante las temporadas alta/seca (A), baja/seca (B), baja/lluviosa (C) y alta/lluviosa (D).

Los lubricantes residuales, también contienen hidrocarburos alifáticos de cadena lineal e hidrocarburos aromáticos policíclicos; estos últimos son compuestos orgánicos no polares que debido a su baja solubilidad en agua, en el medio marino tienden a adsorberse a las fases orgánicas disponibles como los tejidos de los seres vivos o la porción orgánica de los sedimentos y partículas en suspensión donde el grado de acumulación en invertebrados y peces dependerá de la capacidad de un compuesto para ser incorporado a un organismo (biodisponibilidad) y de la fisiología del organismo.

Detección *in situ*

Los factores relacionados a la escasa pluviosidad durante la época de sequía generaron posiblemente, el estrés ambiental causante de la perturbación en los celomocitos. TALEB *et al.* (2007) señalaron que durante el verano, el aumento de la temperatura del agua reduce la estabilidad de la membrana lisosomal, lo que explicaría la disminución en el TRRN para los ejemplares de *L. variegatus* estudiados.

Las lesiones del material genético por presencia de células micronucleadas se encontró en baja frecuencia y los resultados pudieran atribuirse a la presencia antrópica, aunada a la contaminación acumulada en un periodo de escasa pluviosidad (INAMEH 2014).

En el caso del ensayo cometa se observó poca presencia de daños tipo 1 y 2 en los ejemplares estudiados, infiriéndose que las perturbaciones ambientales no comprometieron el correcto funcionamiento a este nivel celular. Sólo los ejemplares provenientes de Mangle Quemao presentaron diferencias estadísticas muy significativas, en relación a las otras localidades durante la temporada seca con mayor afluencia de turistas (alta/seca). De acuerdo a la información obtenida en conversaciones personales con los habitantes de la zona y lo observado durante los muestreos, esta localidad en particular ha sido modificada para el disfrute de los bañistas desplazando la biota marina.

Los bioensayos realizados en este estudio fueron orientados a evaluar la respuesta de los celomocitos a distintos niveles celulares, cuando los organismos estuvieron expuestos a la FALUMFB como agente contaminante; probando la efectividad del erizo verde como sensor biológico de contaminación. En primera instancia fue posible evidenciar el efecto citotóxico producto de la exposición durante 96 h al contaminante aún a bajas concentraciones, observado en la disminución

del TRRN. También se evidenció el efecto genotóxico de la FALUMFB por la presencia de MN, acentuada cuando los organismos se expusieron durante 96 h a altas dosis subletales. En el ensayo cometa las lesiones encontradas en el ADN del erizo verde se observaron con todas las dosis utilizadas del xenobiótico. Esto se debió a la eliminación de las proteínas acompañantes del ADN y el desenrollamiento del mismo, lo que permite corroborar la sensibilidad de esta técnica (URREGO *et al.* 2005).

Los celomocitos de los erizos, *in situ*, mantuvieron el funcionamiento celular y la integridad del material genético en contraste con los resultados obtenidos en los bioensayos. Se evidenció un incremento significativo en la respuesta a distintos niveles celulares (tisular y organelos) en la época de menor pluviosidad, cuando la escasa movilidad de agua y la evaporación promueven la concentración de los contaminantes existentes en la columna de agua; aunado a la temporada alta, durante la cual la influencia antrópica: por el tránsito de botes y presencia de turistas es mayor. Dada la sensibilidad de *L. variegatus*, se propone el uso de este equinodermo en monitoreos regulares dentro de la bahía de Mochima como sensor de contaminación para futuras evaluaciones de calidad de agua y prever efectos a largo plazo.

Los resultados obtenidos permiten concluir que en la mayor parte de los fondos en las áreas de estudio probablemente no hay una severa contaminación; hecho relacionado con la naturaleza y distribución espacial de los xenobióticos, la densidad de población de los organismos que allí habitan, la influencia de las corrientes marinas, la pluviosidad y/o la presencia antrópica.

Los estudios ecotoxicológicos dan un aporte para el desarrollo de planes o programas de conservación, los que podrían aplicarse a la bahía de Mochima. Por tal motivo se hace imprescindible realizar evaluaciones en organismos representativos de los sistemas ecológicos, con el fin de establecer los efectos que pueden causar dosis no letales de los xenobióticos.

AGRADECIMIENTO

Este artículo está dedicado a la memoria del Profesor Julio E. Pérez.

REFERENCIAS

AMUNDARAÍN, O. 2019. *Determinación de una metodología de recuperación de aceites lubricantes usados en vehículos automotores mediante extracción con ácido acético y el uso de agregados*

- de nanopartículas de SiO₂ como adsorbentes en la fase final de purificación. Trab. Grad. Lic. Química, Universidad Central de Venezuela, Caracas, 99 pp.
- ANTÓN, M. 2011. *Parámetros citológicos, inmunológicos y estabilidad lisosomal en hemocitos del bivalvo Pinctada imbricata expuesto a fracciones solubles de lubricantes usados de vehículos*. Trab. Grad. Lic. Biología, Universidad de Oriente, Cumaná, Venezuela, 46 pp.
- BHAGAT, J. & B. INGOLE. 2015. Genotoxic potency of mercuric chloride in gill cells of marine gastropod *Planaxis sulcatus* using comet assay. *Environ. Scienc. Poll. Res.* 22: 107-158.
- CANTY, M., T. HUTCHINSON, R. BROWN, M. JONES & A. JHA. 2009. Linking genotoxic responses with cytotoxic and behavioral or physiological consequences: Differential sensitivity of echinoderms (*Asterias rubens*) and marine molluscs (*Mytilus edulis*). *Aquat. Toxicol.* 94: 68-76.
- COLLINS, A. 2004. The comet assay for DNA damage and repair. Principles, applications, and limitations. *Mol. Biothech.* 26: 249-259.
- COTEUR, G., P. GOSSELIN, P. WANTIER, Y. CHAMBOST-MANCIET, B. DANIS, P. PERNET, M. WARNAU, & P. DUBOIS. 2003. Echinoderms as bioindicators, bioassays, and impact assessment tools of sediment associated metals and PCBs in the North Sea. *Environ. Cont. Toxicol.* 45(2): 190-202.
- DALLAS, L., T. BEAN, A. TURNER, B. LYONS & A. JHA. 2013. Oxidative DNA damage may not mediate Ni-induced genotoxicity in marine mussels: Assessment of genotoxic biomarkers and transcriptional responses of key stress genes. *Mutat. Res.* 754: 4-13.
- FONG, W., E. QUIÑONEZ & C. TEJADA. 2017. Caracterización físico-química de aceites usados de motores para su reciclaje. *Prospect.* 15(2): 135-144.
- GALLO, A., L. MANFRA, R., BONI, A., ROTINI, L., MIGLIORE & E. TOSTI. 2018. Cytotoxicity and genotoxicity of CuO nanoparticles in sea urchin spermatozoa through oxidative stress. *Environ. Internat.* 118: 325-333.
- GONZÁLEZ, J. J., C. ÁLVAREZ, M. A. FRANCO & T. NÚÑEZ. 2007. Contaminación. Centro Oceanográfico de Vigo. Instituto Español de Oceanografía (IEO) Disponible en: <https://digital.csic.es/bitstream/10261/116066/1/Contaminacion.pdf> (revisada junio 2019).
- HIDALGO, L., E. MÉNDEZ, L. MARTÍNEZ & I. LÓPEZ. 1999. Estructura ecológica de los equinodermos en cuatro estaciones de la bahía de Mochima, edo. Sucre Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela* 38: 163.
- INAMEH. 2014. Boletín climatológico mensual. Disponible en www.inameh.gob.ve (revisada febrero 2015).
- JHA, A. 2004. Genotoxicological studies in aquatic organisms: an overview. *Mutat. Res. Fund. Mol. Mechan Mutag.* 552: 1-17.
- LAFFON, B., I. ALDAO, B. PÉREZ, E. PÁSARO & J. MÉNDEZ. 2006. Primer paso en los efectos del fuel del prestigio sobre el medio ambiente marino: biodisponibilidad, bioacumulación y daño en el ADN. *Cienc. Mar.* 32: 389-399.
- LÁREZ, J., A. CARRERO & M. GARCÍA. 2004. Las zonas costeras de Venezuela: una aproximación a su definición conceptual y a sus principales problemas ambientales. *Rev. Invest. Cient.* 56: 143-156.
- LOWE, D., M. MOORE & B. EVANS. 1992. Contaminant impact on interactions of molecular probes with lysosomes in living hepatocytes from *Limanda limanda*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 91: 131-140.
- LOWE, D. & R. PIPE. 1994. Contaminant induced lysosomal membrane damage in marine mussel digestive cells: an in vitro study. *Aquat. Toxicol.* 30: 357-365.
- MUNIZ, P., P. LANA, N. VENTURINI, R. ELIAS, E. VALLARINO, C. BREMEC, C. MARTINS & L. SANDRINI. 2013. *Un manual de protocolos para evaluar la contaminación marina por efluentes domésticos*, 130 pp. Editorial Universidad de la República de Argentina. ISBN: 978-9974-0-0899-1. Disponible en <https://ri.conicet.gov.ar/handle/11336/109450> (agosto 2020).
- NACCI, D., S. CAYULA & E. JACKIM. 1996. Detection of DNA damage in individual cells from marine organisms using the single cell gel assay. *Aquat. Toxicol.* 35: 197-210.
- NASCIMENTO I.A., M.B. LEITE & L.K. MARTINS. 2002. *Uso de biomarcadores para diagnóstico ambiental: Proteínas de estresse e interidade da membrana lisossômica*. En: *Métodos em ecotoxicologia marinha: Aplicações no Brasil*. Eds. I.A. Nascimento, P.M. Sousa y M. Nipper. Artes Gráficas e Industrias, San Pablo, Brasil, 207-232.

- REYES, Y.C., I. VERGARA, O.E. TORRES, M. DÍAZ-LAGOS & E.E. GONZÁLEZ. 2016. Contaminación por metales pesados: implicaciones en salud, ambiente y seguridad alimentaria. *Rev. Ing. Invest. y Des.* 16 (2): 66-77.
- REINARDY, H. & A. BODNAR. 2015. Profiling DNA damage and repair capacity in sea urchin larvae and coelomocytes exposed to genotoxicants. *Mutagenesis* 30: 829-839.
- SÁNCHEZ, G. 2008. *Biomarcadores de estrés oxidativo e inmunotoxicidad en el pecten Lima scabra (Born, 1178) sometido a fracciones acuosas de lubricantes usados de motores de vehículos.* Trab. Grad. Lic. Biología, Universidad de Oriente, Cumaná, Venezuela, 53 pp.
- SAOTOME, K. & M. HAYASHI. 2003. Application of a sea urchin micronucleus assay to monitoring aquatic pollution: influence of sample osmolality. *Mutagenesis* 1(18): 73-76.
- SIU, W., J. CAO, R. JACK, R. WU, B. RICHARDSON, L. XU & P. LAMA. 2004. Application of the comet and micronucleus assays to the detection of B[a]P genotoxicity in haemocytes of the green-lipped mussel (*Perna viridis*). *Aquat. Toxicol.* 66:381-39.
- SINGH, N., M. MCCOY, R. TICE & E. SCHNEIDER. 1988. A simple technique for quantitation of low levels of DNA damage in individual cells. *Exp. Cell. Res.* 175: 184-191.
- SOKAL, R. & F. ROHLF. 2009. *Introduction to Biostatistics.* Segunda edición. Ed. Blume. Madrid. 366 pp.
- TALEB, Z., S. BENGHALI, A. KADDOUR & Z. BOUTIBA. 2007. Monitoring the biological effects of pollution on the Algerian west coast using mussels *Mytilus galloprovincialis*. *Oceanología* 49: 543-564.
- URIBE, R. 2008. *Ensayo de citotoxicidad aguda con celomocitos de la lombriz de tierra Eisenia foetida.* En: *Ensayos toxicológicos para la evaluación de sustancias químicas en agua y suelo: La experiencia en México.* Eds. Ramírez & Mendoza. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales Instituto Nacional de Ecología. México, DF. 225- 232.
- URREGO, R., A. PAREJA, N. VÁSQUEZ & M. MÁRQUEZ. 2005. El ensayo cometa: una técnica para evaluar genotoxicidad en el ADN de oocitos bovinos. *Rev. Col. Cienc. Pec.* 18(3): 222-227.
- ZALACAÍN, M., L. SIERRASESÚMAGA & A. PATIÑO. 2005. El ensayo de micronúcleos como medida de inestabilidad genética inducida por agentes genotóxicos. *Ana Sist. Sanit. Navar.* 28: 227-236.
- ZAPATA, E., L. ROJAS, G. SÁNCHEZ & M. BARRETO. 2012. Metales pesados y biomarcadores relacionados en *Perna viridis* (Bivalvia: Mytilidae) recolectado en las costas del estado Sucre, Venezuela. *Cienc. Mar.* 38 (3): 517-528.
- ZHU, L., Y. HUANG & G. LIU. 2005. Using DNA damage to monitor water environment. *Chin. J. Oceanol. Limnol.* 23 (3): 340-348.
- ZUÑIGA, L. 2009. *Optimizaciones metodológicas del ensayo cometa y su aplicación en monitorización humana.* Trab. Grad. Doctor en Genética, Universidad Autónoma de Barcelona, España, 243 pp.

RECIBIDO: MARZO 2021

ACEPTADO: JUNIO 2021

PRESENCIA DEL CAMARÓN TIGRE *Penaeus Monodon* (FABRICIUS, 1798) EN RÍO SECO, ESTADO FALCÓN, VENEZUELA. REVISIÓN DE SU INTRODUCCIÓN EN EL ATLÁNTICO OCCIDENTAL Y DE LA INTRODUCCIÓN DE CAMARONES PENEIDOS EN VENEZUELA

BLADIMIR RODRÍGUEZ-QUINTAL

Fundación Museo del Mar – Museo Marino de Margarita, Boca del Río, Estado Nueva Esparta, Venezuela
blaroquin@gmail.com. <https://orcid.org/0000-0003-2443-4068>

RESUMEN: *Penaeus monodon* (FABRICIUS, 1798), es una especie originaria de los océanos Pacífico e Índico catalogada como invasor en Venezuela. Es reportada por primera vez en la zona de Río Seco, estado Falcón (Venezuela), con base en comunicaciones de pescadores de la zona y el análisis de 36 ejemplares, 13 machos (156-280 mm LT; 20-250 g) y 23 hembras (260-347 mm LT; 170-360 g). Fue analizada toda la bibliografía existente sobre la introducción de esta especie en Venezuela y el Atlántico occidental y se entrevistó a personas vinculadas a la acuicultura de camarones en Venezuela. *P. monodon* y *P. japonicus* solo fueron introducidos para fase experimental de cultivo no alcanzando la producción comercial, como si ocurrió con *P. stylirostris* y *P. vannamei*. La aparición cronológica y distribución de *P. monodon* en el Atlántico occidental parece mostrar un desplazamiento de sur-norte apoyando la hipótesis sobre su origen a partir de escapes de granjas camarones en Brasil y migraciones hasta el Caribe, EE. UU. y golfo de México. Pareciera existir actualmente una política estatal favorable a permitir el cultivo de *P. monodon* en Venezuela utilizando como reproductores a ejemplares locales, mientras por otro lado hay preocupación en el sector científico, acuicultor y pesquero por el efecto de tal medida sobre las poblaciones de especies autóctonas. Se recomienda caracterizar la población de esta especie establecida en Venezuela para conocer el proceso de su colonización, impacto sobre las comunidades locales y así poder establecer medidas para su manejo y posible uso en la acuicultura.

Palabras clave: especie invasora, distribución, Caribe, acuicultura, exótica

ABSTRACT: *Penaeus monodon* (FABRICIUS, 1798), is a native specie from the Pacific and Indian oceans classified as invasive in Venezuela. It is reported for the first time in the Río Seco area, Falcón State (Venezuela), based on communications with fishermen in the area and the analysis of 36 specimens, 13 males (156-280 mm TL; 20-250 g) and 23 females (260-347 mm TL; 170-360 g). All the existing bibliography on the introduction of this specie in Venezuela and the western Atlantic was reviewed, and people linked to the aquaculture of penaeids in Venezuela were interviewed. *P. monodon* and *P. japonicus* were introduced for an experimental phase of cultivation, not reaching commercial production, as it happened with *P. stylirostris* and *P. vannamei*. The chronological appearance and distribution of *P. monodon* in the western Atlantic seems to show a South-North migration, supporting the hypothesis about its origin from escapes from shrimp farms in Brazil and migrations to the Caribbean, the EE. UU. and the Gulf of Mexico. There seems to be currently a state policy favorable to allowing the cultivation of *P. monodon* in Venezuela using local specimens as reproducers, while on the other hand there is concern in the scientific, aquaculture and fishing sectors about the effect on the populations of native species. It is recommended to characterize the population of this specie established in Venezuela to know the process of its colonization, impact on local communities and thus be able to establish rules for its management and possible use in aquaculture.

Keywords: invasive species, distribution, Caribbean, aquaculture, nonindigenous

INTRODUCCIÓN

Penaeus monodon (FABRICIUS, 1878) conocido con el nombre común de camarón tigre, tiger shrimp o black tiger shrimp es a nivel mundial la especie de camarón peneido más grande y una de las especies de mayor importancia comercial, con niveles de producción que variaron de 21.000 t en 1981 a 701.081 t en 2016, siendo Tailandia, Vietnam, Indonesia, India, las Filipinas, Malasia y Myanmar los principales países acuicultores (FAO 2021). Debido a problemas de enfermedades virales, escasez de reproductores, competencia por

mercados y barreras comerciales, la producción por cultivo de *P. monodon* ha mostrado una importante disminución a partir del año 2002, particularmente en Tailandia e Indonesia, siendo sustituido en muchos casos por *Penaeus vannamei* (BOONE, 1931), especie para la cual las tecnologías de cultivo y domesticación son mucho más simples (FAO 2021).

El camarón tigre se caracteriza porque los ejemplares más jóvenes se encuentran con mayor frecuencia en estuarios, lagunas costeras o áreas de manglar, donde toleran salinidades bajas, mientras

que los adultos que pueden alcanzar talla de 336 mm y 250 g de peso se mueven hacia aguas oceánicas más profundas y viven en fondos rocosos o fangosos, distribuyéndose entre 1 y 110 m de profundidad (más comúnmente de 20-50 m) (HOLTHUIS 1980; KNOTT *et al.* 2021; FAO 2021). La especie muestra una marcada actividad nocturna, enterrándose en el sustrato del fondo durante el día y emergiendo en la noche para buscar alimento (FAO 2021). El adulto es un depredador de macroinvertebrados bentónicos de movimiento lento, u oportunista en comportamiento de alimentación alimentándose principalmente de pequeños crustáceos, moluscos (85%), anélidos y otros organismos (15%) (MOTOH 1985; FAO 2021).

P. monodon es una especie relativamente euritérmica y eurihalina, vive generalmente en aguas que oscilan entre 20.0 y 28.9 ppt de salinidad y 28 a 33 ° C de temperatura, pero pueden sobrevivir en aguas de hasta 12-13 ° C (KNOTT *et al.* 2021; MOTOH 1985). En cuanto a su conducta reproductiva se conoce que el apareamiento y el desove tienen lugar generalmente por la noche, el número máximo de huevos que se generan a la vez es de 500.000 a 750.000, la historia de vida ha sido clasificada en seis fases: embrionario, larva, juvenil, adolescente, subadulto y adulto (FAO 2021).

La distribución original de la especie comprendía los océanos Pacífico e Índico: península arábiga (Omán, Saudí Arabia), Pakistán, India, Bangladesh, Sri Lanka, sureste de Asia: Japón, Corea, China, Taiwán, Filipinas, Vietnam, Camboya, Malasia, Singapur, Indonesia, Papúa Nueva Guinea, Tailandia, Myanmar, islas de Taiwán, Fiyi y Australia, así como en el este de África: Tanzania, Kenia, Somalia, Madagascar y Suráfrica (MOTOH 1985; FULLER *et al.* 2014). Por otra parte, la apertura en 1988 del canal de Suez entre el mar Rojo y el Mediterráneo oriental, posibilitó el flujo (migración lessepsiana) de especies migratorias entre ambas partes (RODRÍGUEZ & SUAREZ 2001), lo cual permitió la colonización de este último mar por parte de *P. monodon*. También ha sido reportado, como especie exótica invasora, para la costa oeste de África desde Senegal hasta el norte de Angola (KNOTT *et al.* 2021).

Considerada por diversos autores como especie exótica invasora en el Atlántico occidental (ALTUVE *et al.* 2008; FULLER *et al.* 2014; AVALOS 2015; MORÁN, *et al.* 2020; WAKIDA-KUSUNOKI *et al.* 2021), los reportes hasta la fecha para este océano son: EE. UU.: Carolina del Norte; Carolina del Sur, Alabama, Florida, Luisiana,

Mississippi, Texas (McCANN *et al.* 1996; FULLER *et al.* 2014; ZINK, *et al.* 2018); México: Tamaulipas, Campeche y Tabasco (WAKIDA-KUSUNOKI *et al.* 2013; GÓMEZ-PONCE *et al.* 2020; WAKIDA-KUSUNOKI *et al.* 2021), Veracruz (MORÁN-SILVA *et al.* 2014; WAKIDA-KUSUNOKI *et al.* 2021), Yucatán (WAKIDA-KUSUNOKI *et al.* 2016; WAKIDA-KUSUNOKI *et al.* 2021); Guatemala: bahía de Amatique (AVALOS 2015); Costa Rica: río Colorado (ALFARO-MONTOYA *et al.* 2015); Cuba: Tunas de Zaza, Júcaro (GIMÉNEZ *et al.* 2013, 2014); Jamaica, (FULLER *et al.* 2014); Puerto Rico (RAMOS 2012; FULLER *et al.* 2014); Dominicana (FULLER *et al.* 2014); Colombia: Cabo de la Vela y Punta Gallinas en la Goajira (GÓMEZ-LEMONS & CAMPOS 2008), golfo de Urabá (SANDOVAL *et al.* 2014), golfo de Salamanca, Magdalena (AGUIRRE-PABÓN *et al.* 2015); Venezuela: Píritu, Barcelona y Anzoátegui (AGUADO & SAYEGH 2007), río Orinoco y golfo de Paria (ALTUVE *et al.* 2008), lago de Maracaibo (MORÁN *et al.* 2020); Brasil: Maranhão (FAUSTO-FILHO 1987; SANTOS & COELHO 2002), Sao Paulo y Santos (RODRIGUES *et al.* 2000); Pernambuco (COELHO *et al.* 2001; SANTOS & COELHO 2002), Sergipe (SANTOS & COELHO 2002), Alagoas, (COELHO *et al.* 2001; SANTOS & COELHO 2002), estado de Amapá (SILVA *et al.* 2002), estado de Pará (CINTRA *et al.* 2011, 2014), Rio Grande do Norte (Morais *et al.* 2015), estado de Piauí (SILVA *et al.* 2016).

Como se señaló arriba, en Venezuela *P. monodon* solo había sido reportado en el estado Anzoátegui, golfo de Paria, delta del Orinoco y en el sistema del lago de Maracaibo, no existiendo reporte alguno para el estado Falcón. Así mismo, la información sobre su introducción en Venezuela es muy escasa o confusa. Los objetivos del presente trabajo fueron: 1) reportar la presencia de *P. monodon* en el estado Falcón, 2) revisión bibliográfica sobre la introducción y cultivo de camarones peneidos en Venezuela e introducción y distribución de *P. monodon* en el Atlántico occidental.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

Los ejemplares examinados en el presente estudio fueron capturados por pescadores artesanales de la población de Río Seco, en la costa occidental de ese estado (Fig. 1), quienes desarrollan una pesquería basada en el camarón blanco *Penaeus schmitti* (BURKENROAD, 1936). El área de estudio es una bahía que forma parte del golfo de Venezuela, con profundidades no mayores a 50 m, y con un valor promedio en la zona occidental no

mayor a 20 m (ZEIGLER 1964, en DÍAZ-LUGO 2011). Las aguas de Río Seco poseen características fisicoquímicas peculiares, son típicamente marinas (con una salinidad de 37‰) por su contacto directo con las aguas oceánicas del mar Caribe, pero también tiene contacto con el Golfete de Coro, con aguas hipersalinas de hasta 45‰ y con el sistema del lago de Maracaibo, a menos de 100 millas de distancia, con aguas estuarinas de hasta ~3‰ (DÍAZ-LUGO 2011).

La pesquería del camarón en esta área está normada a través de una providencia administrativa del Ministerio de Agricultura y Tierras e Instituto Nacional de Pesca y Acuicultura (MAT-INAPESCA) N° 43-2005, de fecha 02 agosto de 2005, gaceta oficial N° 38.248, que regula la pesca comercial de camarón en la zona costera marítima occidental del estado Falcón, comprendida al oeste entre el punto conocido como Punta Codore (11°21'05"N 70°17'00"W) y al este en Punta Maraguay (11°28'00"N 70°10'00"W), cerca de la boca del golfete de Coro, extendiéndose la zona de pesca desde la línea de costa hasta 2,5 a 3 millas mar afuera (Fig. 1). La pesca de la zona de Río Seco fue caracterizada por DÍAZ-LUGO (2011) quien señala que el arte de pesca utilizado es una red de enmalle de deriva, conocido por los pescadores como “*derivante tendedor*”, el cual posee una relinga superior (boyas) y una relinga inferior (plomos) con abertura de malla de 2,5 pulgadas, altura de 6,25 m y largo 110-160 m. La actividad pesquera se realiza a una profundidad promedio de 3,20 m (intervalo 2 – 5 m).

Registro de *P. monodon*

Los ejemplares de *P. monodon* empleados para su registro en el estado Falcón fueron transportados en contenedores con hielo o congelados desde Río Seco hasta la ciudad de Caracas, donde fueron identificados según PÉREZ-FARFANTE & KENSLEY (1977); HOLTHUIS (1980) y MOTOH (1985). Fue determinado el tamaño de los camarones como largo total (LT) en milímetros (mm), medido desde el extremo distal del rostro hasta el extremo distal del telson con un vernier, y el peso total en gramos (g) con una balanza cuya apreciación es de 10 g. Posteriormente los ejemplares fueron preservados en etanol al 75%, catalogados y almacenado en la colección del Museo Marino de Margarita (MMM).

Revisión bibliográfica

Parte importante del trabajo consistió en la revisión de tipo narrativa de las fuentes bibliográficas sobre reportes de *P. monodon* y su introducción en Venezuela y el Atlántico occidental. Se revisaron base de datos bibliográficas como Biblat (<https://biblat.unam.mx/es/>), Aquatic Commons (<http://aquaticcommons.org/>) y las llamadas redes sociales académicas: Google Scholar (<https://scholar.google.com/>); ReserchGate (<https://www.researchgate.net/>), Google Books (<https://books.google.es>), Semantic Scholar (<https://www.semanticscholar.org/>) a través del DOI incluido en las referencias bibliográficas de los trabajos revisados. Debido a la escaza bibliografía sobre



Fig. 1. Mapa del estado Falcón, Venezuela. Ubicación de zona costera marítima occidental del estado Falcón donde se lleva a cabo las pesquerías de camarón, comprendida entre Punta Codore al oeste (11°21'05"N 70°17'00"W) y Punta Maraguay (11°28'00"N 70°10'00"W) al este, área conocida como Río Seco.

la introducción de camarones peneidos en Venezuela, se hizo un amplio trabajo de investigación documental sobre las empresas existentes en los comienzos de acuicultura del camarón en Venezuela (1984-1995) y sobre los biólogos especialistas responsables de los cultivos en dichas empresas, tras lo cual se realizó entrevistas vía telefónica utilizando un set de preguntas preestablecidas para obtener la información precisa sobre la introducción y el uso de especies exóticas de camarones en Venezuela. Los especialistas entrevistados y las empresas para la que trabajaban en esa época fueron: Alex Guevara (AGRIMAR, AQUACAM y SIEMBRAMAR S.A.), Mario Aguirre (Ricoa Agromarina), Jorge Cugat y Miguel Madrid (AQUACAM), Ramón Manrique, Max Padrón y Raúl Ramírez (Aquamarina de la Costa). Debido al bajo número de entrevistados y al tipo de información recabada no se realizó ningún análisis estadístico de la data obtenida.

RESULTADOS

Procesamiento y registro de *P. monodon*

Fue examinado un total de 36 ejemplares, 13 machos (156-280 mm LT; 20-250 g) y 23 hembras

(260-347 mm LT; 170-360 g). Se presentan los datos de: fecha de captura, N° ejemplares, largo total (LT), peso (g) y el número de catálogo (MMM-Crus-) bajo el cual se encuentran depositados en la colección del Museo Marino de Margarita (TABLA 1, Fig. 2 y 3). El ejemplar de mayor tamaño fue una hembra de 347 mm de LT y 360 g, el ejemplar macho más grande midió 280 mm LT y 250 g, el ejemplar más pequeño fue un macho de 156 mm de LT y 20 g y la hembra más pequeña midió 260 mm de LT y 170 g de peso. Los ejemplares hembra MMM-Crus-329 y macho MMM-Crus-341 fueron fotografiados (Fig. 2).

Revisión Bibliográfica

Introducción de camarones peneidos en Venezuela

Según CERVIGÓN (1983), los primeros trabajos en Venezuela en el área de cultivo de camarones fueron sobre el desarrollo larval de *Penaeus brasiliensis*, LATREILLE, 1817, (LARES 1974), desarrollo larval de *P. schmitti* (GARCÍA-PINTO & EWALD 1974), y la producción masiva de larvas de *P. brasiliensis* en la Estación de Investigaciones Marinas (EDIMAR) de la Fundación la Salle (FLASA), isla de Margarita (ANGELL 1977). El

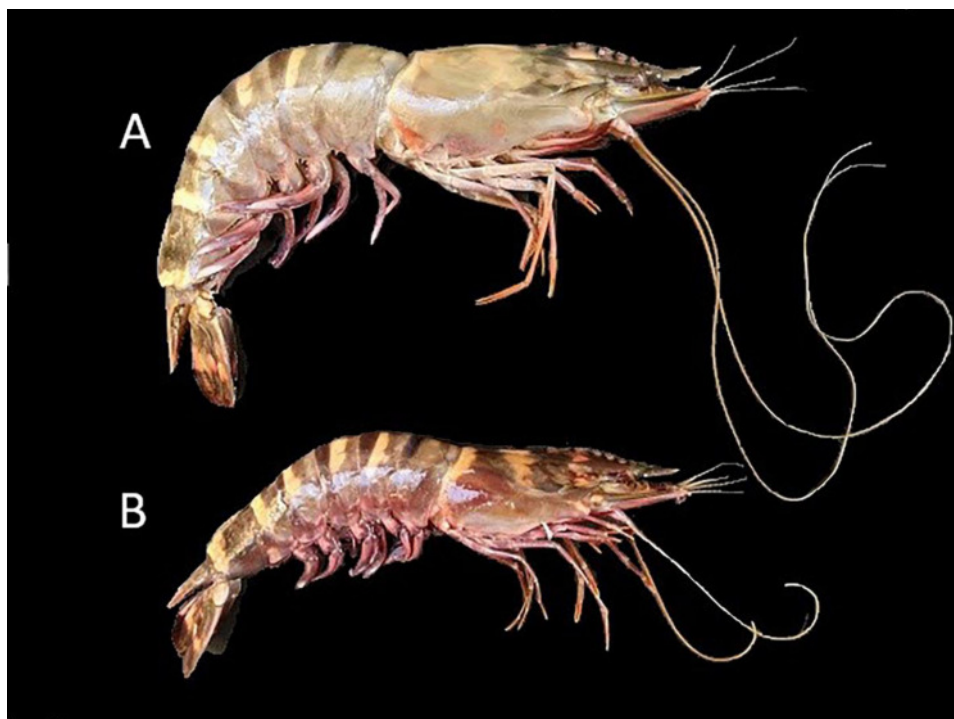


Fig. 2. Ejemplares de *Penaeus monodon*, Fabricius, 1798. A) hembra (MMM-Crus-329) 347 mm LT; 360 g PT; B) macho (MMM-Crus-341) 280 mm LT y 200 g PT, de la localidad de Río Seco, estado Falcón, Venezuela. Fotografía Bladimir Rodríguez.

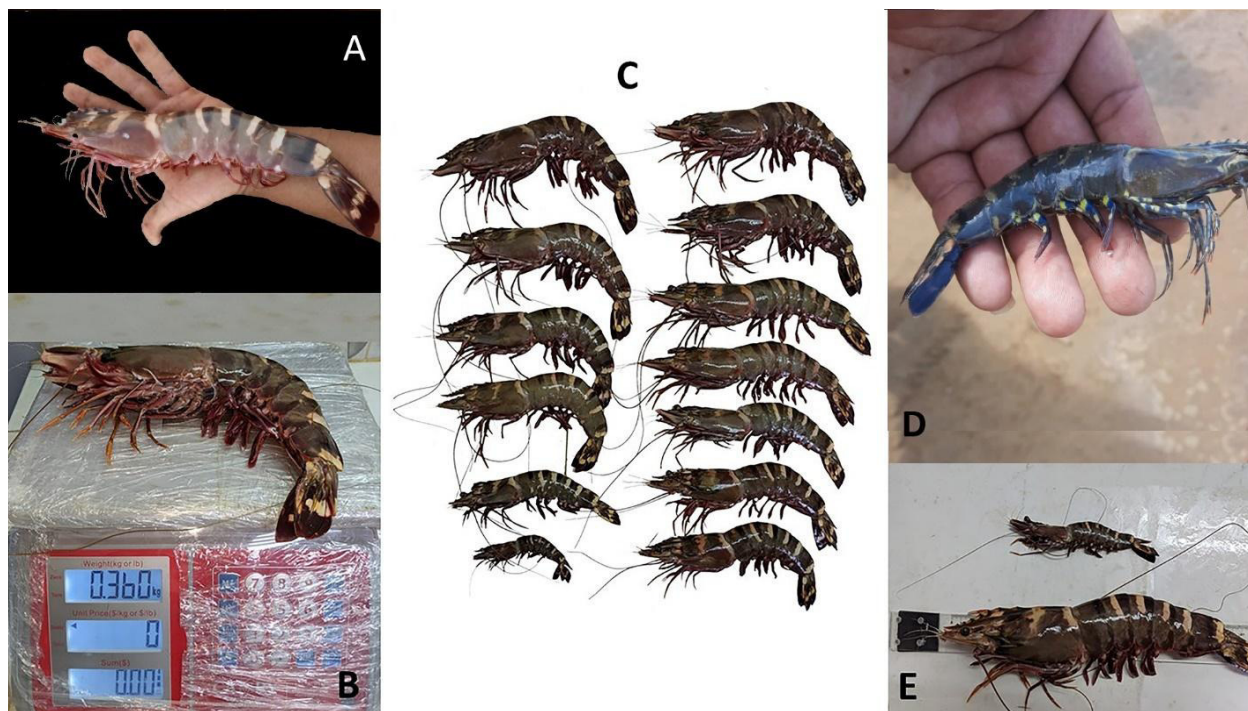


Fig. 3. Ejemplares de *Penaeus monodon*, Fabricius, 1798 capturados por pescadores de la localidad de Río Seco, estado Falcón. A. macho sin registro; B. hembra (MMM-Crus-329) 347 mm LT; 360 g; C. 13 ejemplares (MMM-Crus-341) (11 machos 275-330 mm LT; 170-330 g PT; 2 machos 156-212 mm LT, 20-110 g PT). D. Juvenil no registrado E. hembra 347 mm LT, 360 g PT. Fotografías: A y D José M. González; B, C y E Bladimir Rodríguez.

cultivo de camarón comenzó en 1976 con trabajos sobre crecimiento y engorde de juveniles, principalmente de la especie *P. brasiliensis*, en el Centro de Investigaciones Científicas de la Universidad de Oriente, núcleo Nueva Esparta en Boca del Río, isla de Margarita (TOTI 1976; SCELZO *et al.* 1980 en CERVIGÓN 1983).

Según WEIDNER *et al.* (1992) entre los años 1989 y 1991 la industria camaronera de Venezuela contaba con apenas seis empresas (AQUACAM, SAGUA, Aquamarina de la Costa, Bioindustrias Venezolanas, Ricoa Agromarina y SIEMBRAMAR S.A.), las cuales con poco más de 600 hectáreas de cultivo de camarón producían 600-800 t/año, mientras que las pesquerías producían más de 8.000 t/año, estos autores señalan que para 1990 las camaroneras de Venezuela utilizaban principalmente *Penaeus vannamei* BOONE, 1933, pero también experimentaban con *P. stylirostris* (STIMPSON, 1871), *P. japonicus*, SPENCE BATE, 1888 y *P. monodon*.

Sobre la introducción de camarones peneidos a Venezuela se encontró información sobre las siguientes especies:

Penaeus japonicus, SPENCE BATE, 1888

AGUIRRE, (2006) y GUEVARA (*com. pers.*) señalan que en 1984 la empresa Agricultura Marina S.A. (AGRIMAR) acordó el uso de instalaciones de EDIMAR-FLASA en Punta de Piedras, isla Margarita donde introdujo por primera vez larvas y reproductores de *P. japonicus* provenientes de Brasil para estudios experimentales. Debido a que para esa época no existían criterios, ni una normativa que regulara la introducción de especies exóticas, el ente competente para ese momento, Ministerio de Agricultura y Cría (MAC), hoy esta competencia le corresponde al Ministerio del Poder Popular de Pesca y Acuicultura (MPPPA), acuerda que ese lote de animales debe ser sacrificado, ya que podían representar un problema sanitario y no habían cumplido con un periodo de cuarentena ni exámenes de histopatología que informaran del estado en que se encontraban los mismos. Producto de esa situación, el MAC promulga la resolución MAC-391 de fecha 29 de noviembre de 1984 permitiendo y normando la introducción de camarones exóticos de las especies, *P.*

japonicus, *P. monodon*, *P. stylirostris* y *P. vannamei*. Para 1985, ya se habían adecuado las instalaciones de la Fundación La Salle, como recinto de cuarentena, y AGRIMAR trae nuevamente otro lote de larvas y reproductores de *P. japonicus* provenientes de Brasil para fase experimental de cultivo. La empresa no llegó a producir comercialmente camarón de esta especie, y ya para 1990 había cerrado sus operaciones (AGUIRRE 2006; GUEVARA *com. pers.*).

Penaeus stylirostris (STIMPSON, 1871).

La empresa Aquamarina de la Costa ubicada en el margen este del río Unare y su laboratorio de producción de larvas en la bahía de Santa Fe, estado Sucre, comenzó sus operaciones entre 1985-1987 e importaron reproductores de *P. stylirostris* en 1990 desde Colombia, siendo los primeros en levantar reproductores de esta especie (RAMÍREZ *com. pers.*). Entre 1991-2005 cesan la importación de reproductores o larvas de especie alguna de peneidos a sus instalaciones, manteniendo su producción con reproductores levantados en ciclo cerrado. En Aquamarina sembraban de 2 a 3 ind/m² de *P. stylirostris*, logrando producir comercialmente esta especie hasta el año 1996, cuando abandonan su uso para dedicar esfuerzos únicamente al cultivo de *P. vannamei*, debido a problemas de crecimiento, procesamiento y manejo en paralelo de dos líneas de cultivo con diferentes especies (*P. stylirostris* y *P. vannamei*). En alguna ocasión exportaron larvas de *P. stylirostris* a

México o las intercambiaron con Ricoa Agromarina por larvas de *P. vannamei* (AGUIRRE 2006); (AGUIRRE *com. pers.*; RAMÍREZ *com. pers.*; MANRIQUE *com. pers.*).

Penaeus vannamei BOONE, 1933

La empresa Ricoa Agromarina fundada en 1985 introduce por primera vez larvas de *P. vannamei* a Venezuela en 1986 desde Laguna Madre Shrimp Farm, Texas, EE. UU., a la estación de cuarentena de Protinal, C.A. en Flor Amarillo, estado Carabobo y traen dos importaciones más de Texas en 1987, que después de la fase de cuarentena en Protinal son llevadas la fase piloto de Ricoa, construida en la margen oriental de la desembocadura del río Ricoa, estado Falcón. Esta empresa importa en 1989 nauplios de *P. vannamei* desde Agromarina Panamá, reproductores desde Oceanic Institute de Hawai y, en 1990 dos lotes de 1200 reproductores c/u desde San Salvador. Aquamarina de la Costa importa en 1990 reproductores desde Colombia y Panamá y AQUACAM lo hace desde Hawai y el Salvador entre 1989-1990 (AGUIRRE 2006; AGUIRRE *com. pers.*). *P. vannamei* termina siendo la especie seleccionada por toda la industria camaronea de Venezuela.

Penaeus monodon (FABRICIUS, 1798)

La información sobre la introducción de *P. monodon* en Venezuela es escasa y confusa. Algunos autores (AGUIRRE-GUZMÁN & LÓPEZ ACEVEDO 2020; PÉREZ *et al.* 2007) refieren a RODRÍGUEZ & SUÁREZ (2001),

Tabla 1. Ejemplares estudiados de *Penaeus monodon*, FABRICIUS, 1798 en Río Seco, estado Falcón, Venezuela. Se incluye data de número de ejemplares (N° EJ), largo Total LT (mm), Peso Total PT (g) y N° catalogo del Museo Marino de Margarita.

N° Catalogo	Fecha	Sexo	N° EJ.	LT (mm)	PT (g)
MMM-Crus-336	25/3/19	♀	1	288	190
		♂	5	230-280	140-200
MMM-Crus-337	1/5/19	♀	2	321-344	320-330
		♂	0		
MMM-Crus-338	1/10/20	♀	2	175-179	130-180
		♂	0		
MMM-Crus-339	12/10/20	♀	3	263-291	170-360
		♂	1	272	250
MMM-Crus-340	24/5/21	♀	6	260-347	170-360
		♂	2	250-275	140-190
MMM-Crus-341	13/5/21	♀	11	275-330	170-330
		♂	2	156-212	20-110

como los investigadores que reportan la introducción de *P. monodon* en Venezuela. Sin embargo, RODRÍGUEZ & SUÁREZ (2001) no reportan ninguna evidencia de introducción de *P. monodon* y lo único que refirieron fue el decreto MAC 391 de 1984, que permite el ingreso de camarones peneidos a Venezuela y advertían el posible peligro que representaría su introducción para el sistema del Lago de Maracaibo. Otros autores reportaron que no existe ningún registro de introducción de *P. monodon* en Venezuela (ALTUVE *et al.* 2008; MORÁN *et al.* 2020), mientras otras informaciones como la del “National Estuarine and Marine Exotic Species Information Center” (NEMESIS) del Smithsonian Environmental Reserch Center’s, dan por hecho que la especie se cultivó, escapó y dio origen a poblaciones reproductivas en Venezuela (https://invasions.si.edu/nemesis/species_summary/95638). En el Ministerio del Poder Popular para la Pesca y Acuicultura (MPPPA) y el Instituto Socialista de la Pesca y Acuicultura (INSOPESCA) no existe hoy en día ningún registro de permiso de ingreso, ni reportes de escape accidental de *P. monodon* (PADRÓN *com. pers.*).

AQUACAM, empresa camaronera ubicada entre las poblaciones de Campoma y Chiguana, en el vértice este o saco del golfo de Cariaco, fue la única empresa que desde Malasia entre 1989 y 1990 introdujo a *P. monodon* en su laboratorio de cría, bajo condiciones de cuarentena reglamentaria, que luego fueron trasladadas a piscinas de 0,5 ha, donde obtuvieron un crecimiento de 20 g en 60 días. Sin embargo, abandonaron el cultivo de esta especie por problemas de suministro de alimentos para engorde y comenzaron a trabajar con *P. vannamei* (CUGAT *com. pers.*; MADRID *com. pers.*). Todos los especialistas en cultivo de camarón entrevistados coinciden en señalar que durante esa primera etapa de la acuicultura de camarón en Venezuela (1984-1996), en la cual se estuvo experimentando con las cuatro especies de peneidos permisadas, el uso de *P. monodon* por AQUACAM entre 1989 y 1990 fue la única vez que se introdujo esta especie a Venezuela con fines de cultivo.

A la presencia en Venezuela de poblaciones reproductivas de *P. monodon* en el medio natural, confirmada por diversos reportes de adultos y juveniles de la especie (AGUADO & SAYEGH 2007; ALTUVE *et al.* 2008; MORAN *et al.* 2020), se suma el reporte de presencia de la especie en cosechas de las piscinas de engorde de granjas camaroneras ubicadas en las costas occidentales del estado Falcón y en el estado Zulia con

pesos que varían entre 19 y 67 g, consecuencia del ingreso de larvas desde el medio natural a las piscinas (MADRIZ *com. pers.*; PADRÓN *com. pers.*).

En diciembre de 2017, el MPPPA otorga a una empresa privada un aval técnico mediante oficio N° GG-992-17 (MPPPA 2017) para la extracción de 300 ejemplares adultos de *P. monodon* en el área del golfete de Coro, estado Falcón, para “ser utilizados como reproductores para el cultivo de la mencionada especie”, lo cual evidencia una política favorable de ese ministerio para el cultivo de *P. monodon* en Venezuela. Pescadores del área de estudio confirman la existencia de este aval ya que nos informaron que en 2018 un empresario les ofreció comprar ejemplares vivos de *P. monodon* de gran tamaño, facilitándoles tanques y bombonas de aire para mantener los ejemplares vivos. Sin embargo, fueron muy pocos los ejemplares que lograron capturar y el empresario no logró su objetivo, lo cual evidencia la existencia de una población reducida de *P. monodon* en la zona. En mayo de 2021 nuevamente personas de nacionalidad China acudieron a Río Seco en búsqueda de ejemplares vivos logrando la captura en un primer intento de tan solo 17 ejemplares, número muy bajo para los requerimientos de los solicitantes.

La introducción de especies exóticas con fines de cultivo ha estado permitida en Venezuela desde 1984 bajo la Resolución MAC N° 391 antes señalada, ha sido regulada desde 1989 a través de varias resoluciones (1989 MAC-379/MARNR-122; 1991 MAC 215 y 2013 MPPAT DM N° 117-2013), la última de las cuales establece normas para el ingreso al país de ejemplares vivos “de cualquier género o especie de camarones” con fines de acuicultura, lo cual deja una puerta abierta para la introducción con fines de cultivo de cualquier especie exótica de camarones al país.

Introducción de *P. monodon* en el Atlántico Occidental

Se han postulado tres diferentes formas por medio de las cuales *P. monodon* pudo haber ingresado a aguas del océano Atlántico: I) transporte accidental de larvas en el agua de lastre de los barcos provenientes de Asia, II) fugas en cultivos experimentales o comerciales desarrollados en diversos países de esta zona, o III) migración natural de poblaciones establecidas de esta especie (ALTUVE *et al.* 2008; GÓMEZ-LEMONS & CAMPOS 2008; CINTRA *et al.* 2011; WAKIDA-KUSUNOKI *et al.* 2013; 2016; FULLER *et al.* 2014; AGUIRRE-PABÓN *et al.* 2015; AVALOS 2015).

La introducción de especies a través de aguas de lastre de buques, ha sido la causa del ingreso de muchas especies, tal es el caso de la introducción del camarón oriental, *Palaemon macrodactylus* RATHBUN, 1902 y el cangrejo de orilla asiático, *Hemigrapsus sanguineus* (DE HAAN, 1853) desde Asia al este de los EE. UU. (FULLER *et al.* 2004). Se postula también que *P. monodon* y otras especies de crustáceos llegaron al Mediterráneo a través de la migración lessepsiana y es posible que algunas de estas hayan podido ser transportadas desde allí al Atlántico occidental y a las costas de Brasil en aguas de balastro (RODRIGUES *et al.* 2000; RODRÍGUEZ & SUAREZ 2001; TAVARES & BRAGA 2004).

Aunque la producción de *P. monodon* ha disminuido durante la última década, entre 1970 y 1980 su producción mundial por cultivo superó a todas las demás especies de camarones (FAO 2021). El camarón tigre fue cultivado fuera de su área de distribución nativa donde las condiciones eran adecuadas, incluida África occidental y varios lugares del Caribe. Los primeros intentos comerciales de cultivo de camarones marinos reportados para el continente americano se remontan a la década de los años 70 y fueron realizados en Brasil con *P. monodon* y *P. japonicus* en Fortaleza, estado de Ceará (IBAN DICKINSON, en MUZYCHKA 1996). En 1977 fueron importados desde Filipinas adultos de *P. monodon* para reproducción por la “Empresa de Pesquisa Agropecuaria do Rio Grande do Norte” (EMPARN), ubicada en Natal, estado do Rio grande do Norte y un segundo ingreso

se efectuó en 1984 de un stock de *P. monodon* desde Taiwán a una empresa ubicada en Valença, estado de Bahía, que luego se suministraría en 1985 a CAMANOR empresa ubicada en Canguaretama, Rio Grande do Norte (MEDEIROS *et al.* 2006) (Tabla 2).

WELCOMME (1988) señala que la especie ha sido ampliamente diseminada por el mundo con propósitos acuícolas, reportando su introducción desde Florida, EE. UU., a Panamá y desde Taiwán a República Dominicana (Tabla 2). McCANN *et al.* (1996), FULLER *et al.* (2014) y KNOTT *et al.* (2021) reportan una liberación accidental de 2000 adultos hacia un arroyo que llegaba a agua costeras, por parte de la empresa Waddell Mariculture Center, Bluffton, en Carolina del Sur, la cual había importado unas 200.000 postlarvas desde el Departamento de Acuicultura de Hawai. Dos meses después pescadores recapturan entre 300 (FULLER *et al.* 2014) y 1000 ejemplares (McCANN *et al.* 1996) entre las costas de Carolina del Sur y Florida. Hay evidencias de introducción de esta especie en Colombia traída desde Brasil en 1987 (ÁLVAREZ-LEÓN & GUTIÉRREZ-BONILLA 2007). En Estados Unidos, el último intento de cultivar camarón tigre se realizó en Florida en 2004, no logrando tener éxito (KNOTT *et al.* 2021) (Tabla 2).

En relación a la hipótesis de migración desde áreas con poblaciones preestablecidas, *P. monodon* es reportada en las costas de Brasil entre 1997 y 2002, posteriormente llegó a la Guyana Francesa y la costa

Tabla 2. Lista de reportes de introducciones con fines de acuicultura de *Penaeus monodon*, FABRICIUS, 1798 para el continente americano.

Año	País	Lugar	Procedencia	Referencia
1976	Panamá		Florida, EE. UU.	WELCOME 1988
70's	Brasil	Fortaleza, Ceará	-	MUZYCHKA 1996
1977		Natal, Rio Grande do Norte	Filipinas	MEDEIROS <i>et al.</i> 2006
1984		Valença, Bahía	Taiwán	MEDEIROS <i>et al.</i> 2006
1985		Canguaretama Río Grande N.	Taiwán	MEDEIROS <i>et al.</i> 2006
1985	R. Dominicana		Taiwán	WELCOME 1988
1986	Cuba	Tunas de Zaza		GIMÉNEZ <i>et al.</i> 2013
1987	Colombia		Brasil	ÁLVAREZ-LEÓN & GUTIÉRREZ-BONILLA 2007
1988	EE. UU.	Carolina del Sur		FULLER <i>et al.</i> 2014
1990	Venezuela	Cariaco, estado Sucre	Malasia	PRESENTE TRABAJO
2004	EE. UU.	Florida		KNOTT <i>et al.</i> 2021

atlántica de Venezuela (delta del Orinoco y golfo de Paria), entre 2001 y 2004 favorecida por las corrientes de Guyana (ALTUVE *et al.* 2008), alcanzando el sureste del Caribe (Anzoátegui, Venezuela) entre 2003-2008 (AGUADO & SAYEGH 2007). Posteriormente alcanza el suroeste caribeño, golfo de Venezuela y la Guajira de Colombia entre 2006-2009 (ATENICIO *et al.* 2006; GÓMEZ-LEMONS & CAMPOS 2008; MORÁN *et al.* 2020; presente estudio), Cuba y República Dominicana en 2008 (GIMÉNEZ *et al.* 2013, 2014; FULLER *et al.* 2014). Más al norte aparecen en EE. UU., entre 2006 y 2011 en la ensenada sur del Atlántico (Carolinas del Norte y Sur, Georgia y Florida) y en el golfo de México (Alabama, Louisiana, Mississippi y Texas) (FULLER *et al.* 2014; KNOTT *et al.* 2021), y finalmente en Centroamérica en el golfo de México desde Tamaulipas hasta Yucatán (MORAN-SILVA *et al.* 2014; WAKIDA-KUSUNOKI *et al.* 2013, 2016, 2021); Guatemala (AVALOS 2015) y Costa Rica entre 2012-2015 (ALFARO-MONTOYA *et al.* 2015).

FULLER *et al.* (2014) indican que los huracanes y tormentas contribuyeron a la dispersión larval de la especie desde el Caribe hacia los EE. UU. y golfo de México, y consideran poco probable que el escape de 1988 desde granjas de Carolina del Sur sean la fuente de las poblaciones de estas áreas ya que desde el escape accidental de Carolina del Sur en 1988 pasaron 18 años (2006) para recibir el siguiente reporte en esa zona del Atlántico.

DISCUSIÓN

En *P. monodon* las hembras crecen más que los machos (MOTOH 1985; PRIMAVERA *et al.* 1998), pudiendo alcanzar los 330 mm de LT (FAO 2021), y la talla máxima reportada en la literatura para su sitio de origen (Pacífico e Índico) es de 336 mm de LT (Holthuis 1980). En el Atlántico occidental GÓMEZ-PONCE *et al.* (2020) y WAKIDA-KUSUNOKI *et al.* (2021) reportan en México una hembra de 345 mm de LT y 230 g, y en Guatemala, AVALOS (2015) una hembra de 326 mm LT y 336 g. Los machos han sido reportados con tallas de hasta 317 mm LT y 276 g en México (WAKIDA-KUSUNOKI *et al.* 2013) y de 350 mm LT en Castilletes, golfo de Venezuela (MORAN *et al.* 2020). La talla máxima encontrada en este estudio correspondió a un ejemplar hembra de e 347 mm de LT y 360 g, la cual representa junto al ejemplar macho (350 mm) reportado por MORÁN *et al.* (2020), los individuos de mayor talla y peso hasta ahora registrados. SANDOVAL *et al.* (2014) reportan un ejemplar de 500 g en Colombia, peso tomado por pescadores locales, este

valor de peso supera en más del 40% el valor máximo reportado y parece no ser comprobable pues el material no está depositado en ninguna colección.

De los ejemplares estudiados en la presente investigación solo se encontró un ejemplar macho de 156 mm LT y 20 g, siendo la mayoría ejemplares de gran talla. Es posible que esto se deba, en parte, a que, como medida regulatoria de esta pesquería, la abertura de la malla de la red de pesca debe ser de 2,5” (MAT-INAPESCA 2005) lo que no permite la captura de ejemplares de tallas pequeñas. La profundidad de captura es otro factor a tomar en cuenta, ya que la zona donde se realiza esta pesquería, no supera los 5 m, razón por la que probablemente allí no se encuentren abundantes poblaciones de *P. monodon*, ya que los adultos habitan aguas más profundas de hasta 70-100 m. Desde la prohibición de la pesca de arrastre en Venezuela en el año 2009, las capturas de camarón son realizadas por pescadores artesanales en aguas poco profundas. Los juveniles y preadultos de *P. monodon* habitan aguas salobres en estuarios, áreas de manglar y lagunas litorales (MOTOH 1984; FULLER *et al.* 2014) y el sistema estuarino más cercano a Río Seco, es el del lago de Maracaibo donde MORAN *et al.* (2020) reportan presencia de juveniles. DIAZ-LUGO (2011) señala que las poblaciones de *P. schmitti* de las pesquerías de Río Seco está integrada por adultos y que los juveniles se encuentran en el sistema estuarino del lago de Maracaibo, es muy probable que lo mismo ocurra con *P. monodon*.

Por su gran tamaño y coloración característica *P. monodon* es fácilmente reconocido y diferenciado de los otros peneidos, aparece como una especie extraña de grandes dimensiones mezclada en las capturas de las pesquerías de camarón en el Atlántico occidental y ello fue factor fundamental para que fuese reportado rápidamente en esas aguas por pescadores locales. Por esta razón la cronología de los reportes (Tabla 3 y Fig. 4) de esta especie son un soporte a lo planteado por ALTUVE *et al.* (2008), FULLER *et al.* (2014) KNOTT *et al.* (2021) sobre la migración sur-norte desde las costas de Brasil (1987 y 2001-2004), de poblaciones establecidas después de escapes accidentales desde granjas en ese país en los años setenta.

En otros intentos de cultivo de *P. monodon* (Tabla 2), como los de Panamá (1976), República Dominicana (1985), Cuba (1986) y Colombia (1987), y posibles escapes desde los mismos, han podido aportar a la conformación de las poblaciones del Atlántico occidental e influir también en la actual

distribución de la especie en la zona caribeña, particularmente el caso de Panamá pudiera explicar la temprana aparición del camarón tigre en 1982 en el golfo de Morrosquillo, Colombia (ÁLVAREZ-LEÓN & GUTIÉRREZ-BONILLA 2007).

Las capacidades de las especies introducidas para adaptarse a un nuevo medio dependen de factores externos (características del medio invadido, competencia, depredación, enfermedades, etc.) y de su potencial genético (HOLLAND 2000; TSUTSUI & CASE 2001 en AGUIRRE-PABÓN *et al.* 2015). Una alta diversidad genética se relaciona positivamente al éxito de invasión (WILLIAMSON 1996 en AGUIRRE-PABÓN *et al.* 2015). Estudios preliminares de poblaciones de *P. monodon* de Carolina del Sur hasta el golfo de México muestran una baja diversidad genética (FULLER *et al.* 2014), al igual que las del golfo de Salamanca, Colombia (AGUIRRE-PABÓN *et al.* 2015). Esta baja diversidad genética de estas dos poblaciones de *P. monodon* parecieran apoyar la hipótesis del ingreso por escape de granjas camaroneras ya que es bien conocido que las poblaciones cautivas de

las granjas camaroneras comienzan con pocos individuos reclutados de la población natural que representan una pequeña porción del pool genético, produciendo el fenómeno conocido como efecto fundador donde se produce posteriormente un efecto “cuello de botella”, al ser cruzados entre sí provocando una pérdida de diversidad genética por la consanguinidad y deriva genética (AGUIRRE-PABÓN *et al.* 2015).

La variabilidad genética de los camarones tigre capturados en las pesquerías en Colombia mostró que el haplotipo más común (H1= 87,5 %), es compartido con poblaciones de Taiwán y el segundo (H2= 6,25%), con camarones provenientes de Filipinas y Tailandia, países de origen de los ejemplares introducidos en Brasil (AGUIRRE-PABÓN *et al.* 2015), lo cual apoya que la fuente principal de las poblaciones del Atlántico occidental provino de este último país. Se requieren más estudios y marcadores genéticos representativos de toda la región del Atlántico occidental para poder establecer con más precisión la información sobre el origen de las poblaciones, número de poblaciones fundadoras y las

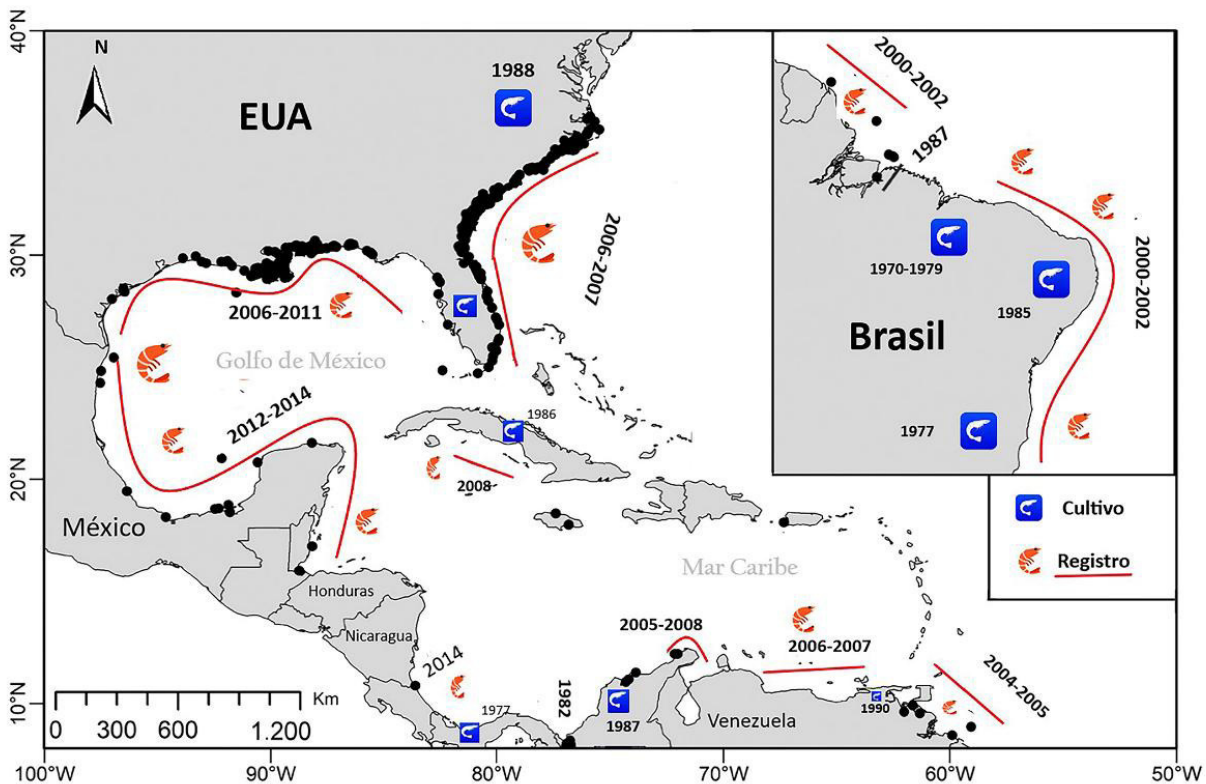


Fig. 4. Mapa de distribución cronológica de reportes de *Penaeus monodon*, FABRICIUS, 1798 en el Atlántico occidental y de reportes de introducción por cultivo. Se indican años de introducción para cultivo o registros.

Tabla 3. Registros de *P. monodon* FABRICIUS, 1798 en el Atlántico occidental. North Caroline. Ejemplares (EJ); Largo Total (LT); peso total (PT); South Caroline (SC); Alabama (AL); Florida (FL), Mississippi (MI), Louisiana (LO), Texas (TX). * Recaptura de escape de cultivo.

Años	País	Localidad	N° EJ	Sexo	LT (mm)	PT (g)	Referencia
1982	Colombia	golfo de Morrosquillo	-	-	-	-	ÁLVAREZ-LEÓN 1982
1987	Brasil	Tutoia, Maranhao		♀	290	200	FAUSTO-FILHO 1987
1988	EE. UU.	NC; SC; GE, FL	300	-	-	-	FULLER <i>et al.</i> 2014
2000	Brasil	Santos, Sao Paulo	-	-	-	-	RODRIGUES <i>et al.</i> 2000
2001	Brasil	Alagoas	1	♂	237	122	COELHO <i>et al.</i> 2001
			4	♀	88-256	3,76-246	
		Pernambuco	5	♂	215-240	79-104	
			2	♀	250-290	230-250	
2000-2002	Brasil	Pernambuco	1	♂	241	130	SANTOS & COELHO 2002
		Sergipe	1	♂	247	118	
		Tutoia, Maranhao	1	♀	242	223	
			1	♂	229	100	
2002	Brasil	estados de Amapá		♀	252-307	135 -286	SILVA <i>et al.</i> 2002
2001-2002	Guyana F.		-	-	-	-	VENDEVILLE en ALTUVE <i>et al.</i> 2008
2004	Brasil	Nordeste	-	-	-	-	VENDEVILLE en ALTUVE <i>et al.</i> 2008
2004-2005	Venezuela	rio Orinoco y Golfo de Paria	2	♀	172-284	38-172	ALTUVE <i>et al.</i> 2008
			2	♀	245-310	117-314	
2006	R. Dominicana		-	-	-	-	A. STOKES, en FULLER <i>et al.</i> 2014
2006-2007	Venezuela	Píritu, Barcelona y Anzoátegui	3	♀	180-240	55-70	AGUADO & SAYEGH 2007
			2	♂	160-180	25-39	
2006	Venezuela	golfo de Venezuela					ATENCIO <i>et al.</i> 2006
2008	Cuba	Santa Cruz del Sur			300	-	GIMÉNEZ <i>et al.</i> 2014
2005-2008	Colombia	Pta. Gallinas; Cabo de la Vela	4	♀	30-88 (CL)	-	GÓMEZ-LEMONS & CAMPOS, 2008
2006-2009	EE. UU.	NC; SC; GE; AL; MI; LO, FL; TX	737	-	102-290	-	KNOT <i>et al.</i> 2021; FULLER <i>et al.</i> 2014
2009-2018	Venezuela	lago de Maracaibo	3	♀	165-240	29-109	MORAN <i>et al.</i> 2020
			2	♂	290-350	139-160	
2010	Brasil	estado de Pará	1	♀	217	84	CINTRA <i>et al.</i> 2011
2010	Cuba	Zona de Júcaro	5	♂♀	106-200	-	GIMÉNEZ <i>et al.</i> 2013, 2014
2011		Zaza, golfo Ana María	5	♀	270-290	140-230	GIMÉNEZ <i>et al.</i> 2013, 2014

2012	Cuba	golfo Ana María	30	-	-	-	GIMÉNEZ <i>et al.</i> 2014
2011	Colombia	golfo de Urabá	397	-	-	50-500	SANDOVAL <i>et al.</i> 2014
2012	Colombia	golfo de Salamanca	16	-	-	-	AGUIRRE-PABÓN <i>et al.</i> 2015
2012	Jamaica	Discovery Bay	-	-	-	-	BUDDO, en FULLER <i>et al.</i> 2014
2012	Puerto Rico	La Boquilla, Mayagüez	1	-	-	-	RAMOS, 2012 & FULLER <i>et al.</i> 2014
2012-2013	México	Tamaulipas	3	♂	294-317	189-276	WAKIDA-KUSUNOKI <i>et al.</i> 2013
		San Pedro, Tabasco	1	-	-	-	
		Campeche	5	♂	241-290	110-189	
2012	Brasil	Rio Grande del Norte	1	♀	249,6	173	MORAIS <i>et al.</i> 2015
2013		Foz do Rio Pará, estado Pará	3	♀	250-288	114-169	CINTRA <i>et al.</i> 2014
2014	México	Veracruz	1	♀	290	310	MORAN-SILVA <i>et al.</i> 2014
		Yucatán	3	♂♀	210-290	111-200	WAKIDA-KUSUNOKI <i>et al.</i> 2016
2014	Costa Rica	rio Colorado	5	♂	51,4-63,6 (CL)	50-119	ALFARO-MONTOYA <i>et al.</i> 2015
			5	♀	61,3-80,7 (CL)	107-187	
2014	Guatemala	bahía de Amatique	3	♀	263-326	163-336	AVALOS 2015
			7	♂	132-280	16-165	
2015	México	Campeche	1	♀	345	230	GÓMEZ-PONCE <i>et al.</i> 2020
2016	EE. UU.	bahía de Vizcaine, Florida	16	-	61,3-266	-	ZINK <i>et al.</i> 2018
2016	Brasil	estado de Piauí	1	♀	316	298	SILVA <i>et al.</i> 2016
2012-2019	México	golfo de México	63		43-345		WAKIDA-KUSUNOKI <i>et al.</i> 2021

vías de dispersión. Como se indicó anteriormente la única vez que se introdujo *P. monodon* en Venezuela fue utilizando material proveniente de Malasia, no coincidiendo con ninguno de los países del posible origen señalado por AGUIRRE-PABÓN *et al.* 2015 para poblaciones de Colombia, ni con material utilizado en granjas de Brasil.

Para PETATÁN-RAMÍREZ *et al.* (2020) la amplia distribución del camarón tigre a lo largo de las costas del Atlántico occidental pudiera ser explicada por la no conservación de nicho entre poblaciones de *P. monodon*

del Atlántico occidental y las del Indo-pacífico, produciéndose un cambio y expansión de nicho de la población invasora por estar expuesta a condiciones ambientales diferentes a las de su zona original. De acuerdo a estos autores la predicción de nuevas áreas de distribución de *P. monodon* indica que esta especie invasora solo podrá establecerse por sí misma en forma permanente en México y Cuba y que las poblaciones de otros países son consecuencia de migración de larvas y huevos desde EE. UU. y Brasil, las dos fuentes principales de dispersión de esta especie invasora.

La presencia de *P. monodon* en Río Seco y su aparición junto a *P. vannamei* en las cosechas de granjas camaroneras de los estados Falcón y Zulia (MADRID *com. per.*; PADRÓN, *com. pers.*), viene a ratificar que *P. monodon* es la única de las 4 especies de peneidos introducidas en Venezuela de la cual se tiene evidencia cierta de que ha establecido poblaciones reproductivas a lo largo de casi toda costa de Venezuela, ratificando su condición de especie invasora, sin embargo, no creemos que su presencia en Venezuela obedezca a la introducción para cultivo realizada a finales de la década de los 90 por la empresa AQUACAM en áreas cercanas al golfo de Cariaco, ya que fue un proyecto piloto realizado bajo condiciones de cuarentena, por un período corto de tiempo que no llegó a fase de producción. Los resultados obtenidos por AGUIRRE-PABÓN *et al.* (2015) parecen apoyar esto ya que los camarones tigre de Colombia estudiados por estos autores comparten variabilidad genética con poblaciones de Taiwán, Tailandia y Filipinas, coincidentes con el origen del material empleado en cultivos en Brasil, mientras que el material introducido en Venezuela provino de Malasia. Como se señaló previamente, estas poblaciones de *P. monodon* parecen ser principalmente el resultado del movimiento migratorio desde las costas de Brasil (FULLER *et al.* 2004; ALTUVE *et al.* 2007), no se descarta que un posible escape de *P. monodon* al golfo de Cariaco no haya ocurrido y que el mismo haya contribuido a la conformación de las poblaciones reproductivas en Venezuela. Son necesarios estudios de marcadores genéticos que nos permitan aclarar el origen de las poblaciones de esta especie que se encuentren en Venezuela, teniendo actualmente como ventaja el conocimiento de que el material introducido a Venezuela provino de Malasia.

Con respecto a las otras tres especies de peneidos introducidas (*P. japonicus*, *P. stylirostris* y *P. vannamei*), a la fecha no existen evidencias de escape o colonización de estas especies en aguas venezolanas, ni reportes sustentados en captura de ejemplares en el medio natural. Con *P. japonicus* la introducción estuvo limitada a dos importaciones para fase experimental sin llegar a fase de producción. PÉREZ *et al.* (2007) y LIRA *et al.* (2016) indican respecto a *P. vannamei* y *P. stylirostris* “al parecer existen poblaciones en el estado Anzoátegui” y Lira *et al.* (2017) las incluyen en la lista de especies de camarones del suborden Dendrobranchiata de Venezuela. Después de más de 30 años (1990-2021) de cultivo de *P. vannamei* con niveles de producción

de hasta 30.000 t/año y cinco años (1990-1996) de cultivo de *P. stylirostris*, es altamente probable que estas dos especies tengan poblaciones naturales que no han sido detectadas aún, debido a la similitud con los otros peneidos autóctonos. Estas dos últimas especies comparten caracteres morfológicos con *P. schmitti* como surco y carina adrostrales cortos, telico abierto y solo se pueden separar entre sí por diferencias en algunos caracteres del telico y petasma. También es posible que estas dos especies a diferencia de *P. monodon* no hayan tenido éxito en el establecimiento de poblaciones reproductivas, por lo que es necesario una revisión a fondo para aclarar su situación.

El otorgamiento de aval del MPPPA en 2017 para captura con fines de cultivo de reproductores del camarón tigre en el estado Falcón, evidencia una política favorable del estado hacia el cultivo de *P. monodon* en Venezuela, sustentada en la necesidad de aumentar los niveles de producción nacional de camarón por cultivo, para lo cual *P. monodon* es un excelente candidato por su gran tamaño y excelente nivel de producción. Se propone un uso exclusivo de reproductores locales extraídos en Venezuela, lo que permitirá mantener una baja diversidad genética de las poblaciones locales ante posibles escapes desde las granjas, limitando su potencial de adaptación y de convertirse en una amenaza para las otras especies locales. Finalmente, LIRA *et al.* (2017) en la revisión de los crustáceos del suborden Dendrobranchiata de Venezuela incluyen a *P. monodon* formando parte de la diversidad de especies de camarones peneidos de nuestro país, lo cual es utilizado por quienes apoyan el cultivo del camarón tigre como otro argumento para permitir su cultivo. La baja abundancia de *P. monodon* en Río Seco, reflejada en un bajo número de capturas por parte de los pescadores en sus faenas de pesca y el fracaso en la obtención de reproductores vivos por parte de empresarios de la industria camaronera son un factor limitante al posible cultivo de la especie en Venezuela, si esta se basa exclusivamente en reproductores locales.

Se ha demostrado que *P. monodon* depreda selectivamente a poliquetos y juveniles del cangrejo azul, peces planos pequeños, camarones carideos y otros juveniles de camarones peneidos (HILL *et al.* 2017), sectores de la comunidad científica, ambientalistas, productores de camarones y del cangrejo azul *Callinectes* spp. (<https://es.mongabay.com/2021/06/camaron-tigre-especie-invasora-venezuela/>) se oponen al desarrollo del cultivo de *P. monodon* en Venezuela porque representa

una potencial amenaza para la producción pesquera del cangrejo azul en el país, la cual alcanza valores de 7 t/año, así como de otras especies de peneidos. Adicionalmente el camarón tigre representa un alto riesgo de introducción de enfermedades tales como punto blanco (WSD), baculovirus cabeza amarilla (YHD), baculovirus monodon (MVP) y necrosis baculoviral de la glándula del intestino medio (BMN) reportadas para esta especie (FAO, 2021), que podrían afectar los niveles de producción del camarón en Venezuela al ser introducidas en las granjas camaronerías, sin embargo, hay que destacar que a existencia de varios reportes de la presencia del camarón tigre en granjas camaronerías del estado Zulia y Falcón nunca ha estado acompañada por reportes de alguna de estas enfermedades, lo cual pareciera ser indicativo que las poblaciones de esta especie en Venezuela parecieran estar libres de patógenos que se han registrado en su lugar de origen.

De acuerdo a las estadísticas de INSOPESCA los estados Zulia y Falcón ocupan respectivamente el primer y segundo lugar como productores de camarón por cultivo (*P. vannamei*) y por pesca (*P. schmitti*) y Zulia es el principal productor del cangrejo azul (pesca), por tal razón los efectos negativos que podría traer el camarón tigre, como los son las enfermedades y/o disminución de las poblaciones del cangrejo azul o de otros peneidos por depredación afectaría la economía de estos estados. Sin embargo, en el caso de las pesquerías del camarón, si las poblaciones de *P. monodon* alcanzaran altos valores de abundancia, al ser una especie comercial, los pescadores sustituirán una especie por otra, no afectando su economía. Muy distinto es el posible efecto sobre el ecosistema que puede ser alterado en su equilibrio ecológico y las especies locales pudieran ser afectadas en su abundancia o incluso ser desplazadas.

Todo esto indica que son necesarios diversos estudios sobre *P. monodon* en Venezuela, que permitan la toma de decisiones acertadas relativas al manejo de las poblaciones locales y su uso o no para cultivo, y debe haber consenso entre el sector científico, acuicultor, pesquero y autoridades, para no limitar el potencial de producción del camarón por cultivo, pero que tampoco represente un daño irreversible al ecosistema, su biodiversidad, la producción pesquera o el cultivo de otras especies.

AGRADECIMIENTOS

A los habitantes y pescadores de Río Seco en especial a José Miguel González Morles y Yohan García

por suministrar los ejemplares de este estudio. A Max Padrón, Mario Aguirre, Jorge Cugat, Alex Guevara, Ramón Manrique y Raúl Ramírez por acceder a las entrevistas y aportar la información. A Freddy Bustillos por la información suministrada. A los profesores Héctor Barrios y Carlos Lira por la revisión y observaciones del manuscrito. Al Museo Marino de Margarita por el soporte de esta investigación y la custodia de los ejemplares. Dedico este trabajo a mi maestro Fernando Cervigón y al profesor Julio Pérez, dos pilares de las ciencias marinas de Venezuela.

REFERENCIAS

- AGUADO, N. G. & J. SAYEGH. 2007. Presencia del camarón tigre gigante *Penaeus monodon* (Crustacea, Penaeidae) en la costa del estado Anzoátegui, Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela.*, 46: 107–111.
- AGUIRRE, M. 2006. De Jay Ewald y Lope García al síndrome del Taura. Una historia oral y documentada sobre el desarrollo cultivo de camarones en Venezuela. Parte I y II. *Revista Horizonte Acuícola.* pp 6-7/ 16-17.
- AGUIRRE-GUZMÁN, G. & E.A. LÓPEZ- ACEVEDO. 2020. Presencia del camarón tigre gigante *Penaeus monodon* (Decapoda: Penaeidae) en las costas del Atlántico Americano. Revisión. *Rev. Biol. Mar. Oceanogr* 55 (2): 90-99. DOI: <https://doi.org/10.22370/rbmo.2020.55.2.2494>.
- AGUIRRE-PABÓN, J.C., G. OROZCO BERDUGO & J.C. NARVAEZ BARANDICA. 2015. Genetic Status, Source and Establishment Risk of the Giant Tiger Shrimp (Penaeidae: *Penaeus monodon*), an Invasive Species in Colombian Caribbean Waters. *Acta biol. Colomb.* 20(1):119-129. DOI: <http://dx.doi.org/10.15446/abc.v20n1.41946>.
- ALFARO-MONTOYA, J., A.M. MONGE-ORTIZ, D. MARTÍNEZ-FERNÁNDEZ & E. HERRERA-QUESADA. 2015. First record of the nonindigenous *Penaeus monodon* Fabricius, 1798 (Penaeidae) in the Caribbean Sea of Costa Rica, Central America, with observations on selected aspects of its reproductive biology. *BioInv. Rec.* 4: 217–222.
- ALTUVE, D.E., L.A. MARCANO, J.J. ALIÓ & J.P. BLANCO-RAMBLA. 2008. Presencia del camarón tigre *Penaeus monodon* (Fabricius, 1798) en la costa del delta del

- río Orinoco y golfo de Paria, Venezuela. *Mem. Soc. Cienc. Nat. La Salle* 68: 83–92.
- ANGELL, C. 1977. El cultivo de larvas de los camarones. *Mem. Soc. Cienc. Nat. La Salle* 108 (37):231-248.
- ATENCIO, M. R., MORÁN, L. & J. JURADO. 2006. Presencia de *Penaeus monodon* (Crustácea: Decapoda: Penaeidae) en aguas del Golfo de Venezuela. 160-161. En: De La Rosa Serrano J, Chaparro Muñoz N, Díaz Vesga R, Perdomo Balaguera J & Márquez Za V (Eds.) *III Congreso Colombiano de Acuicultura*. Universidad Magdalena, Santa Marta, Colombia, pp. 160–161.
- AVALOS, C.G. 2015. *Presencia y biometría del camarón tigre, Penaeus monodon* (FABRICIUS, 1798), en la bahía de Amatique, Izabal. Trab. Grado, Centro de Estudios del Mar y Acuicultura, Universidad de San Carlos de Guatemala, Guatemala, 45 pp.
- ÁLVAREZ-LEÓN R, GUTIERREZ-BONILLA F. 2007. Situación de los invertebrados acuáticos introducidos y trasplantados en Colombia: Antecedentes efectos y perspectivas. *Rev. Acad. Colomb. Cienc.*: 31(121):557-574.
- CERVIGÓN, F. 1983. Ensayos del cultivo a nivel experimental. Ambiente marino. 2.1.2. Crustáceos. En: La acuicultura en Venezuela. Estado Actual y Perspectivas. F. CERVIGÓN Editor, Caracas -Venezuela. pp 56-63.
- CINTRA, I.H.A., K.S. PAIVA, M.N. BOTELHO & K.C.A. SILVA. 2011. Presence of *Penaeus monodon* in the continental shelf of the State of Para, northern Brazil (Crustacea, Decapoda, Penaeidae). *Rev. Cienc. Agrar.* 54(3): 314–317. DOI: <http://dx.doi.org/10.4322/rca.2012.028>.
- CINTRA, I.H.A., C.S. VIANA, B.B. SILVA & K.C.A. SILVA. 2014. Novos registros de Camarão-Tigre-Gigante *Penaeus monodon* Fabricius, 1798, na plataforma continental amazônica (Crustacea, Decapoda, Penaeidae). *Biota Amazônia*, 4(2): 172-175. I: DOI: <http://dx.doi.org/10.4322/rca.2012.028>.
- COELHO, P.A., M.C.F SANTOS & M. RAMOS-PORTO. 2001. Ocorrência de *Penaeus monodon* Fabricius, 1798 no litoral dos estados de Pernambuco e Alagoas (Crustacea, Decapoda, Penaeidae). *Bol. Téc. Cient. CEPENE*, 9: 149–153.
- DÍAZ-LUGO, A. 2011. *Aspectos ecológico-pesqueros asociados con la pesquería del camarón blanco Litopenaeus schmitti* (Burkenroad, 1936) en la comunidad de Río Seco, Estado Falcón. Trab. Grad. M. Sc. Ciencias Biológicas, Universidad del Zulia.. 61 pp.
- FAO. 2021. Species Fact Sheets: *Penaeus monodon* (Fabricius 1798). FAO Fisheries and Aquaculture Department, 13 pp. http://www.fao.org/fishery/culturedspecies/Penaeus_monodon/en.
- FAUSTO FILHO, J. 1987. Registro da captura de *Penaeus monodon* Fabricius no litoral do estado do Maranhão, Brasil (Crustacea: Penaeidae). *Arq. Ciên. Mar.*, 26 (1): 81-82.
- FULLER. P.L., D.M. KNOTT, P.R. KINGSLEY-SMITH, J.A. MORRIS, C.A. BUCKEL, M.E. HUNTER & L.D. HARTMAN. 2014. Invasion of Asian tiger shrimp, *Penaeus monodon* Fabricius, 1798, in the western north Atlantic and Gulf of Mexico. *Aquatic Invasions* 9: 59–70. DOI: <http://dx.doi.org/10.3391/ai.2014.9.1.05>.
- GARCÍA PINTO, M. & J. EWALD. 1974. Desarrollo larval del camarón blanco, *Penaeus schmitti*. *Bol. Cent. Invest. Biol.* (12)1-57.
- GIMÉNEZ, E., L. PÉREZ, J. CEBALLOS, I. FRAGA, R. JIMÉNEZ, D. CABRERA & A. MORENO. 2013. Capturado el camarón tigre *Penaeus monodon* (Fabricius, 1798) en las costas de Cuba. *El Bohío* 3(2): 28-32.
- GIMÉNEZ E., B.J. PÉREZ, J. CEBALLOS, J. CABRERA J. RODRÍGUEZ & R. ALMEIDA. 2014. The giant tiger prawn, *Penaeus monodon*, distribution (Fabricius, 1798) in the Cuban shelf. Perspectives and futures actions. *Rev. Cubana Invest. Pesq.* 31(1): 30-35.
- GÓMEZ-LEMONS, L.A. & N.H. CAMPOS. 2008. Presencia de *Penaeus monodon* Fabricius (Crustacea: Decapoda: Penaeidae) en aguas de la Guajira colombiana. *Bol. Invest. Marit. Cost.* 23: 221–225.
- GÓMEZ-PONCE, M.A., N. BOLAÑOS-MARTÍNEZ, P. DÍAZ-JAÍMES, J.L. BORTOLINI-ROSALES & P.D.J.C. PÉREZ. 2020. A new record of a tiger shrimp *Penaeus monodon* Fabricius, 1798 breeding female in the coast of Campeche, Mexico. *Lat. Amer. Jour. Aqua. Res.* 48: 150–155.
- HILL, J.M., O.N. CAREETI & K.L. HECK. 2017. Recently established Asian tiger shrimp *Penaeus monodon* Fabricius, 1798 consume juvenile blue crabs *Callinectes sapidus* Rathburn, 1896 and polychaetes

- in a laboratory diet-choice experiment. *BioInv. Rec.* 6:233-238. DOI: <https://doi.org/10.3391/bir.2017.6.3.08>.
- HOLTHUIS, L.B. 1980. Shrimps and prawns of the World. An annotated catalogue of interest to fisheries. FAO Species Catalogue, Roma. 261 pp.
- KNOTT, D.M., P.L. FULLER, A.J. BENSON & M. NEILSON. 2021. *Penaeus monodon*: U.S. Geological Survey, Nonindigenous Aquatic Species Database, Gainesville, FL. <https://nas.er.usgs.gov/queries/FactSheet.aspx?SpeciesID=1209>.
- LARES, L.B. 1974. Descripción de los estados larvales de *Penaeus brasiliensis* LATREILLE criados en laboratorio. *Cuadernos Azules* N° 7:31 pp.
- LIRA, C. & J. VERA-CARIPE. 2016. Crustáceos decápodos marinos exóticos en el Caribe: Una revisión con el primer registro de *Athanas dimorphus* Ortmann, 1894 (Caridea: Alpheidae). *Acta Biol. Venez.*, 36(1):1-17
- LIRA, C., J. BOLAÑOS, J. MARCANO, J. HERNÁNDEZ, J. VERA-CARIPE, B. RODRÍGUEZ & R. LÓPEZ. 2017. Lista actualizada de los camarones dendrobranquiados (Crustacea: Decapoda: Dendrobranchiata) marinos y de aguas salobres de Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela*. 56: 31–45.
- MCCANN, J.A., L. ARKIN & J.D. WILLIAMS. 1996. *Nonindigenous aquatic and selected terrestrial species of Florida. Status, pathway and time of introduction, present distribution, and significant ecological and economic effects*. National Biological Service, Southeastern Biological Science Center, Gainesville. 256 pp. https://plants-archive.ifas.ufl.edu/wp-content/uploads/files/mng/MCCANN_Arkin_Williams_1996-Nonindigenous.pdf.
- MINISTERIO DE AGRICULTURA Y CRÍA (MAC). 1984. Normas para el ingreso al país de ejemplares de crustáceos camarones del género *Penaeus* a los fines de cultivo e investigación. Resolución MAC-391, *GO de Venezuela* N°. 34.322.
- MINISTERIO DE AGRICULTURA Y CRÍA – MINISTERIO DEL AMBIENTE Y RECURSOS NATURALES (MAC-MARNR). 1989. Normas para el ingreso al país de ejemplares vivos de diferentes especies de organismos acuáticos con fines de cultivo y comercialización. Resolución: MAC-379/MARNR-122, *GO de Venezuela* N° 250.879.
- MINISTERIO DE AGRICULTURA Y CRÍA – MINISTERIO DEL AMBIENTE Y RECURSOS NATURALES (MAC/MARNR). 1991. Normas que rigen el ingreso al país de camarones de los géneros: *Penaeus* y *Macrobrachium*. Resolución MAC-215, *GO de Venezuela* No. 33.969.
- MINISTERIO DE AGRICULTURA Y TIERRAS (MAT) - INSTITUTO NACIONAL DE PESCA Y ACUICULTURA (INAPESCA). 2005. Providencia administrativa para regular la pesca comercial artesanal mediante el método de encierro en la zona costera marítima occidental del estado Falcón. MAT # 43-2005 GO de Venezuela N° 38.248.
- MINISTERIO PODER POPULAR DE AGRICULTURA Y TIERRAS (MPPAT). 2013. Resolución mediante la cual se regula la importación de Camarones a la república Bolivariana de Venezuela para prevenir riesgos por enfermedades bacterianas. MPPAT D N°117/2013, *GO de Venezuela* N° 406.357. <http://extwprlegs1.fao.org/docs/pdf/ven130183.pdf>.
- MINISTERIO PODER POPULAR PARA LA PESCA Y ACUICULTURA- INSTITUTO SOCIALISTA DE LA PESCA Y ACUICULTURA (MPPAT-INSOPESCA). 2017. Oficio otorgando “Aval técnico” para la captura de 300 ejemplares de *Penaeus monodon* en el golfete de Coro, estado Falcón, con la finalidad de ser utilizados como reproductores para el desarrollo del cultivo de la menciona especie. GG-992-17. 12 dic 2017.
- MEDEIROS, G.F., L.S. MEDEIROS, D.M. HENRIQUES D.M., CARLOS MT, FAUSTINO G.V.B. & LOPES R.M. 2006. Current distribution of the exotic copepod *Pseudodiaptomus trihamatus* Wright, 1937 along the northeastern coast of Brazil. *Braz. Jour. Oceanog.* 54: 241–245. DOI:10.1590/S1679-87592006000300008.
- MORAN-SILVA, A., M.L. JIMÉNEZ-BADILLO, S. CHÁZARO-OLVERA, C. MEINERS, G. GALINDO-CORTES & J.L. OVIEDO. 2014. First record of tiger shrimp (*Penaeus monodon* Fabricius, 1798), in the South-Central coast of Veracruz, Gulf of Mexico. *Biocyt* 7(28): 509-514 DOI: <http://dx.doi.org/10.22201/fesi.20072082.2014.7.76138>.
- MORÁN L, J.E. RINCÓN, L. SIBIRA, M.G. ORTEGA & H. BARRIOS-GARRIDO. 2020. Nuevos registros del camarón tigre *Penaeus monodon* Fabricius, 1798 (Decapoda: Penaeidae) en el Sistema del Lago de Maracaibo, Venezuela. *Ecotrópicos*. 32: 1-9

- MORAIS, E., J. GARCIA, P.V. NASCIMENTO, C.E. ROCHA & F.A. MORAIS. 2015. Second report of the occurrence of giant tiger prawn, *Penaeus monodon* Fabricius, 1798 (Crustacea: Decapoda), in Rio Grande do Norte state, Northeast Brazil. *Arq. Ciên. Mar.*, 48(2): 116-120.
- MOTOH, H. 1985. Biology and ecology of *Penaeus monodon*. En: Taki Y, Primavera JH, Llobrera JA (eds), *Proceedings of the First International Conference on the Culture of Penaeid Prawns/Shrimps*, 4-7 December 1984, Iliolo City, Philippines. Aquaculture Department, Southeast Asian Fisheries Development Center, pp 27-36.
- MUZYCHKA. 1996. Brazilian aquaculture industry. *Mem. Univ. New. Gaz.* March 3 pp 5. https://collections.mun.ca/digital/collection/mun_gazette/id/4974/rec/5.
- PABÓN, D. & GUTIÉRREZ, T.J. 2021. Camarón tigre: la especie invasora que acecha a la pesquería de cangrejo azul en Venezuela. Mongabay: Creative Commons BY-NC-ND. <https://es.mongabay.com/2021/06/camaron-tigre-especie-invasora-venezuela/> (Revisada 23 julio 2021)
- PÉREZ FARFANTE I. & B. KENSLEY. 1997. Penaeoid and sergestoid shrimps and prawns of the world keys and diagnosis for the families and genera. *Mém. Mus. Nat. d'histoire Nat.* 5: 1-233
- PÉREZ, J.E., C. GRAZIANI, & M. NIRCHIO. 1997. ¡Hasta cuando los exóticos! *Acta Cient. Venez.* 48: 127-129.
- PÉREZ J., C. ALFONSI, S. SALAZAR, O. MACSOTAY, J. BARRIOS & R. MARTÍNEZ. 2007. Especies marinas exóticas y criptogénicas en las costas de Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela* 46: 79-96.
- PETATÁN-RAMÍREZ, D., L. HERNÁNDEZ, E.E. BECERRIL-GARCÍA, P. BERÚMEN-SOLÓRZANO, D. AULIZ-ORTIZ & H. REYES-BONILLA. 2020. Potential distribution of the tiger shrimp *Penaeus monodon* (Decapoda: Penaeidae), an invasive species in the Atlantic Ocean. *Rev. Biol. Trop.*, 68(1): 156-166. DOI: 10.15517/rbt.v68i1.37719
- PRIMAVERA, J.H., F.D. PARADO-ESTEPA & J.L. LEBATA. 1998. Morphometric relationship of length and weight of giant tiger prawn *Penaeus monodon* according to life stage, sex and source. *Aquaculture* 164: 67-75. DOI: [http://dx.doi.org/10.1016/S0044-8486\(98\)00177-X](http://dx.doi.org/10.1016/S0044-8486(98)00177-X)
- RAMOS, G.J. 2012. ¿Será este el nuevo “extramarestre”? Otra especie exótica en nuestras aguas. *Fuente y Verguilla* 6 (2) 1-11.
- RODRIGUES, E., O.J.S. BARRETO & R.W. PERRONI. 2000. *Penaeus monodon* Fabricius (Crustacea, Decapoda, Penaeidae) no estuario de Santos, Congreso brasileiro sobre Crustáceos, 1 Sao Pedro/SP p. 186.
- RODRÍGUEZ, G. & H. SUÁREZ. 2001. Anthropogenic dispersal of decapod crustaceans in aquatic environments. *Interciencia* 26(7): 282-288.
- SANDOVAL, L.A., J. LEAL-FLOREZ, A. TABORDA & J.G. VÁSQUEZ. 2014. Spatial distribution and abundance of the giant tiger prawn, *Penaeus monodon* (Fabricius, 1798), in the Gulf of Urabá (Caribbean), Colombia, South America. *BioInvasions Records* 3(3): 169-173. DOI: <https://doi.org/10.3391/bir.2014.3.3.06>.
- SANTOS, M. C. F. & P.A. COELHO. 2002. Espécies exóticas de camarões peneídeos (*Penaeus monodon* Fabricius, 1798 e *Litopenaeus vannamei* Boone, 1931) nos ambientes estuarino e marinho do nordeste do Brasil. *Bol. Tec.Cient. CEPENE Tamandaré*, 10(1): 209-222.
- SILVA, K.C.A., M. RAMOS-Porto & I.H.A CINTRA. 2002. Registro de *Penaeus monodon* Fabricius, 1798, na plataforma continental do estado do Amapá (Crustacea, Decapoda, Penaeidae). *Boletim Técnico Científico CEPNOR*, 2(1): 75-80.
- SILVA, K.C.A., L.G.A. FILHO, S.G.A..V SANTOS & C. RIBEIRO. 2016. Ocorrência do Camarão Tigre-Gigante *Penaeus monodon* Fabricius, 1798 (Crustacea, Decapoda, Penaeidae) na Plataforma Continental Piauiense. *Biota Amazônia*. 6. 120-122. DOI:10.18561/2179-5746/biotaamazonia.v6n2p120-122.
- TAVARES, M. & J. BRAGA. 2004. *Introdução de crustáceos decápodes exóticos no Brasil: Uma roleta ecológica*. En: Salles J & RS Corrêa (eds). *Água de lastro e bioinvasão*. InterCiência, pp. 59-76.
- WAKIDA-KUSUNOKI, A.T., R.J. ROJAS-GONZÁLEZ, A. GONZÁLEZ-CRUZ, L.E. AMADOR-DEL ÁNGEL, J.L. SÁNCHEZ-CRUZ & N.A. LÓPEZ-TELLEZ. 2013. Presence of giant tiger shrimp *Penaeus monodon* Fabricius, 1798 on the Mexican coast of the Gulf of Mexico. *BioInv. Rec.* 2: 325-328. DOI: <http://dx.doi.org/10.3391/bir.2013.2.4.11>.

- WAKIDA-KUSUNOKI, A.T., D. DE ANDA-FUENTES & N.A. LÓPEZ-TÉLLEZ. 2016. Presence of giant tiger shrimp *Penaeus monodon* (Fabricius, 1798) in eastern Peninsula of Yucatan coast, Mexico. *Lat. Am. J. Aquat. Res.* 44: 155–158. DOI:10.3856/vol44-issue5-fulltext-16 https://books.google.co.ve/books?id=7CoLAQAAMAAJ&dq=Venezuela&source=gs_navlinkss.
- WAKIDA-KUSUNOKI, J.L. CRUZ-SÁNCHEZ, & N.A. LÓPEZ-TELLEZ. 2021. A review of recent sightings and reports of the giant tiger shrimp *Penaeus monodon* (Decapoda: Penaeidae) on the Mexican coast of the Gulf of Mexico (2012-2019). Revisión de avistamientos y reportes recientes de camarón tigre gigante *Penaeus monodon* (Decapoda: Penaeidae) en la costa mexicana del golfo de México (2012-2019). *Rev. Biol. Mar. Oceanogr.* 56(1): 83-88. DOI: <https://doi.org/10.22370/rbmo.2021.56.1.2802>.
- WEIDNER, D., T. REVARD, R. WELLS & A. MANUAR. 1992. Venezuela En: World Shrimp Culture. Vol. 2, Part Three Latin America. U.S. Department of commerce, National Oceanographic and Atmospheric Administration. National Marine Fisheries Service Fisheries. November PP 100.-1001. <https://books.google.co.ve/books?id=7CoLAQAAMAAJ&dq=Venezuela+aquacam&q=>.
- WELCOMME, R.L. 1988. International introductions of Inland aquatic species. FAO Fisheries Technical Paper 294: 1-318. <http://www.fao.org/3/X5628E/X5628E00.htm>.
- ZINK, I.C., T.L. JACKSON & J.A. BROWDER. 2018. A note on the occurrence of non-native tiger prawn (*Penaeus monodon* Fabricius, 1798) in Biscayne Bay, FL, USA and review of South Florida sighting and species identification. *BioInv. Rec.* 7: 297–302. DOI:10.3391/bir.2018.7.3.11

RECIBIDO: ABRIL 2021

ACEPTADO: JUNIO 2021

MORFOMETRIA MULTIVARIADA DE CUATRO ESPECIES DE LA FAMILIA MUGILIDAE DE LA ISLA DE MARGARITA, VENEZUELA, DIFERENCIADAS CON BASE EN SUS CARACTERÍSTICAS CITOGENÉTICAS Y MORFOLÓGICAS

ERNESTO RON^{1*} & MAURO NIRCHIO²

¹ Investigador independiente, Ecuador.

*autor de correspondencia: ernesto.ron@gmail.com. <https://orcid.org/0000-0002-0412-7821>

² Escuela de Ciencias Aplicadas del Mar, Núcleo de Nueva Esparta, Universidad de Oriente, Venezuela y Universidad Técnica de Machala, Av. Panamericana km 5.5, Vía Pasaje, Machala, Ecuador. mauro.nirchio@gmail.com. <https://orcid.org/0000-0001-7171-243>

RESUMEN: Se presenta el análisis morfométrico multivariado para cuatro de las siete especies del género *Mugil* reportadas para Venezuela (*Mugil trichodon*, *M. liza*, *M. margaritae* y *M. rubrioculus*), separadas con base en sus características citogenéticas (número diploide, fórmula cariotípica y la posición de las regiones organizadoras del nucléolo), para minimizar los problemas que surgen a la hora de clasificar estas especies, a causa de su gran parecido morfológico. La determinación de 13 diferentes mediciones corporales y la aplicación de técnicas de análisis multivariado a través del análisis de componentes principales permitieron corroborar la conformación de 4 grupos diferentes en el espacio multivariado, correspondientes a cada una de las especies, así como la importancia relativa de las diferentes variables morfométricas para la diferenciación de estas.

Palabras Clave: *Mugil*, Análisis de Componentes Principales, Morfología, Taxonomía, Venezuela

ABSTRACT: We present a multivariate morphometric analysis for four of the seven species of *Mugil* genera species reported for Venezuela (*Mugil trichodon*, *M. liza*, *M. margaritae* and *M. rubrioculus*), separated with basis on their cytogenetic characteristics (diploid number, karyotype formula and nucleolus organizer regions position) to minimize the problems that arise when classifying these species, because of their morphological resemblance. The determination of 13 different body measurements and the application of multivariate analysis by principal component analysis allow corroborate the conformation of 4 different groups in the multivariate space, corresponding to each of the species, and the relative importance of morphometric variables for differentiating them was identified.

Key words: *Mugil*, Principal Components Analysis, Morphology, Taxonomy, Venezuela.

INTRODUCCIÓN

A lo largo de la historia de la clasificación de las especies de la familia Mugilidae se han generado muchas discrepancias en lo concerniente a las relaciones sistemáticas y evolutivas que engloba el grupo de estos peces, lo cual se evidencia por la sinonimia que reina entre las 258 especies nominales de la familia, de las cuales sólo 78 son consideradas válidas (FROESE & PAULY 2021); por ejemplo, tenemos que dentro de la sinonimia para *Mugil curema* VALENCIENNES, 1836, se incluyen los nombres *M. brasiliensis*, *M. gaimardianus*, *M. metzelaari*, *M. petrosus*, *Liza curema*, y *Myxus harengus*. Los sinónimos para *Mugil liza* VALENCIENNES, 1836, contienen a *Mugil brasiliensis* y *Mugil lebranchus*; mientras que para *Mugil trichodon* POEY, 1876, fueron sinonimizados *M. gyrans* y *Querimana gyrans*. Paralelamente, THOMSON (1997), no reconoce la lisa con cola en forma de abanico *M. gyrans*, designando en

cambio a *M. trichodon* como el nombre válido para esta especie; aunque RIVAS (1980), propuso la separación de *M. gyrans* y *M. trichodon* basándose principalmente en los recuentos del número de elementos que conforman la segunda aleta dorsal.

Por otra parte, *Mugil curema* y *M. gaimardianus* han sido consideradas como sinonimias por ALVAREZ-LAJONCHERE (1975) y por THOMSON (1997), mientras que MENEZES (1983) y CERVIGÓN (1993) reconocían a *M. gaimardianus* como una especie distinta de *M. curema*, basándose en la coloración de los ojos en especímenes vivos, la longitud de las aletas pectorales y el número de escamas en la línea media lateral del cuerpo. Con base en estas confusiones sobre *M. gaimardianus* y la posible pérdida del material de referencia utilizado en la descripción original de esta especie, Harrison *et al.* (2007) realizaron una revisión sistemática del material colectado en museos y/o Colecciones biológicas de

referencia, así como de nuevos ejemplares frescos capturados en las costas de la isla de Margarita, Venezuela, caracterizadas por la presencia de ojos rojos, como los señalados para la especie *M. gaimardianus* en la literatura, lo cual permitió la descripción y propuesta de una nueva especie para la región *Mugil rubrioculus* HARRISON, NIRCHIO, OLIVEIRA, RON & GAVIRIA, 2007 con base en las evidencias morfológicas y citogenéticas de la especie.

En función de las confusiones señaladas persistentes para muchas de las otras especies del género y las dificultades para la identificación correcta de las especies de Mugílidos de las costas de la región Caribe y sur Atlántica, por su gran similitud morfológica y solapamiento de caracteres entre especies diferentes, MENEZES *et al.* (2010), realizaron la revisión sistemática de la especie *M. liza*, confirmando sus estatus taxonómico y la presencia de la especie a lo largo del Caribe y la costa sur Atlántica del Brasil. Posteriormente, MENEZES *et al.* (2015), profundizaron la revisión sistemática del grupo con base en datos, merísticos, morfométricos, moleculares y aquellos datos citogenéticos disponibles para las especies del género, en donde descubren evidencias suficientes para el descubrimiento de otra nueva especie *Mugil margaritae* MENEZES, NIRCHIO, OLIVEIRA & SICCHA-RAMIREZ, 2015 para las costas de Venezuela, la cual se diferencia claramente con base en la información molecular y citogenética de sus congéneres *M. curema* y *M. rubrioculus*, procediendo a la reconstrucción de la clave dicotómica para una más certera identificación las especies de la familia Mugilidae presentes en la región.

En función de lo anterior, la familia Mugilidae en Venezuela estaría representada por dos (2) géneros, *Dajaus*, conformado por una sola especie *Dajaus monticola* (BANCROFT, 1834) y *Mugil*, con siete especies reportadas para nuestras costas: *Mugil curema* VALENCIENNES, 1836, *Mugil curvidens* VALENCIENNES, 1836, *M. trichodon* POEY, 1875; *M. liza* VALENCIENNES, 1836; *M. incilis* HANCOCK, 1830; *M. rubrioculus* HARRISON, NIRCHIO, OLIVEIRA, RON & GAVIRIA, 2007 y *M. margaritae* MENEZES, NIRCHIO, OLIVEIRA & SICCHA-RAMIREZ, 2015 (CERVIGÓN 1993; HARRISON *et al.* 2007; MENEZES *et al.* 2010 2015).

En términos generales, la utilización de métodos morfométricos por diversos investigadores de las especies de la familia Mugilidae, han respaldado

su eficiencia en diferentes áreas de la investigación morfométrica, siendo muy útiles para en la identificación de especies (KATSELIS *et al.* 2006; GONZÁLEZ-CASTRO & GHASEMZADEH, 2016), diferenciación de poblaciones (CORTI & CROSETTI 1996; MAMURIS *et al.* 1998; IBÁÑEZ-AGUIRRE *et al.* 2006;; DÍAZ-MURILLO *et al.* 2017; HASSANIEN *et al.* 2020), evaluación del dimorfismo sexual (ROSE-ANN *et al.* 2015), entre otros, aportando información de gran valor para el manejo pesquero y conservación de los recursos genéticos.

Con base en la posibilidad de emplear las características citogenéticas de *M. margaritae*, *M. liza*, *M. trichodon* y *M. rubrioculus* descritas previamente en la literatura (NIRCHIO & CEQUEA 1998; NIRCHIO *et al.* 2001; ROSSI *et al.* 2005; NIRCHIO *et al.* 2005a; 2005b; NIRCHIO *et al.* 2007, 2009; HETT *et al.* 2011; MENEZES *et al.* 2010., 2015), como una opción viable para discriminar y confirmar con exactitud la identificación taxonómica de algunas de las entidades taxonómicas de la familia Mugilidae en la isla de Margarita y circunscribir las características morfológicas que las diferencian con mayor precisión, en este trabajo se realizó un estudio morfométrico multivariado, a partir de un análisis de componentes principales con base en diferentes mediciones corporales de esas especies para describir las variaciones de forma y verificar cuales de esas variables morfométricas pueden realmente ser empleadas como caracteres diagnósticos.

El análisis de componentes principales tuvo como objetivo analizar la posibilidad de representar adecuadamente la mayor parte de la información obtenida de las variables morfométricas con un menor número de variables construidas como combinaciones lineales de las originales, por lo que su utilidad fue doble: a) permitió representar óptimamente en un espacio de dimensión pequeña, observaciones de un espacio general multidimensional, por lo cual, el análisis de componentes principales fue el primer paso para identificar las posibles variables latentes, o no observadas, que generaron los datos y b) permitió transformar las variables originales, en general correlacionadas, en nuevas variables independientes (MARDIA *et al.* 1995), con las que se puso a prueba su fortaleza como metodología para facilitar la diferenciación de las especies de la región y se realizan inferencias generales sobre los efectos que los cambios ontogenéticos relacionados con la madurez sexual pueden tener sobre la morfología de las especies y su correcta identificación.

MATERIALES Y MÉTODOS

Los ejemplares de *M. trichodon*, *M. margaritae*, *M. liza* y *M. rubrioculus* fueron recolectados en las regiones costeras de la isla de Margarita, Venezuela; mediante la utilización de diferentes métodos de captura, que permitieron el traslado de los ejemplares vivos a las instalaciones de la Escuela de Ciencias Aplicadas del Mar de la Universidad de Oriente, Núcleo Nueva Esparta, en un peñero con vivero y equipo portátil para aireación.

Todos los ejemplares recolectados fueron caracterizados citogenéticamente mediante la determinación del complemento diploide y la posición de las regiones organizadoras del nucléolo (RON's), aplicándose las técnicas citogenéticas para la determinación del cariotipo descritas en NIRCHIO & OLIVEIRA (2006) e identificados taxonómicamente mediante el empleo de la clave dicotómica elaborada por MENEZES *et al.* (2015).

La revisión de las características merísticas para la identificación de cada uno de los ejemplares analizados citogenéticamente, fue realizada mediante la evaluación de los siguientes caracteres externos, que fueron contabilizados con la ayuda de un microscopio estereoscópico y presentan relevancia en las claves dicotómicas empleadas: a) Número de espinas de la 1ª dorsal (D1); b) Número de radios y/o espinas de la 2ª dorsal (D2); c) Número de radios o espinas de las aletas pectorales; d) Número de radios o espinas de la aleta anal y e) Número de escamas en la línea media lateral del cuerpo, contadas desde el borde opercular hasta la base de la aleta caudal, en función de las recomendaciones señaladas por MENEZES *et al.* (2015).

La visualización de la variación de cada variable merística entre las diferentes especies, fue realizada mediante la elaboración de un Perfil de Guillaumin, el cual se construyó calculando un estimador para cada variable en cada especie (E), que consistió en la diferencia con signo, de los promedios de cada variable dentro del grupo o especie (Mg) respecto al promedio del total de todos los individuos (MT), entre la desviación estándar del total (DeT) (GUILLAUMIN 1972), mediante la siguiente ecuación: $E = Mg - MT / DeT$.

Los caracteres morfométricos utilizados consistieron en un conjunto de mediciones de distancias corporales, que presentan relevancia en las claves dicotómicas empleadas para la identificación de las especies de la

familia Mugilidae: a) Longitud total (LT), determinada desde el extremo anterior del rostro hasta el extremo de los radios más largos de la aleta caudal en posición natural; b) Longitud estándar (LE), distancia desde el extremo anterior del rostro hasta el punto de flexión de la aleta caudal, en el lugar de inserción de los radios al complejo hipural; c) Longitud de la cabeza (LCAB); desde el extremo anterior del rostro hasta el borde posterior del opérculo; d) Ancho de la boca (ANCHB), distancia entre las comisuras labiales de la boca, manteniendo el ejemplar con la boca cerrada; e) Altura corporal (AC), distancia desde el punto de inserción de la primera espina de la primera dorsal hasta el borde del vientre, determinada perpendicularmente con el eje corporal longitudinal; f) Diámetro ocular (DO), se determinó como la distancia horizontal entre los bordes opuestos de la órbita; g) Longitud de las aletas pectorales (LPEC), desde el punto de inserción superior de la aleta pectoral hasta el extremo del radio más largo; h) Longitud del pedúnculo de la aleta pectoral (LPAP), distancia vertical desde el punto de inserción superior hasta el punto de inserción inferior de los radios de la aleta; i) Longitud de las aletas pélvicas (LPEL), distancia entre el punto de inserción del elemento espinoso externo de la aleta hasta el extremo del radio más largo; j) Longitud de la base de la aleta anal (LBANAL), distancia externa entre el primer elemento espinoso y el último radio de la aleta; k) Longitud entre el origen de las aletas pélvicas y el origen de la aleta anal (LOAP-OAA), se determinó como la distancia entre el punto de inserción de la espina de las aletas pélvicas y el punto de inserción del primer elemento de la aleta anal; l) Longitud entre el origen de la primera aleta dorsal y el origen de la segunda aleta dorsal (LOD1-D2), distancia entre la primera espina de la primera aleta dorsal y el primer elemento de la segunda aleta dorsal; m) Longitud de la boca al origen de la primera aleta dorsal (LB-D1), distancia desde el extremo anterior del rostro y el punto de inserción de la primera espina de la primera dorsal; n) Longitud de la boca al origen de la segunda aleta dorsal (LB-OD2), distancia comprendida desde el extremo anterior del rostro y el punto de inserción del primer elemento de la segunda aleta dorsal y ñ) Longitud de la boca al origen de la aleta anal (LB-OA), distancia desde el extremo anterior del rostro y el punto de inserción de la primera espina de la aleta anal (Fig. 1).

Todas las mediciones fueron realizadas sobre el lado izquierdo del individuo siempre que fue posible, mediante el empleo de un ictiómetro y un vernier, con

1 mm y 0,1 mm de apreciación respectivamente. Para la realización del análisis estadístico de las variables morfométricas se utilizaron los programas PAST v.2.11 (HAMMER *et al.* 2001) y G-Stat v2.0 (LETON & PEDROMINGO 2002). Los valores de las variables morfométricas expresadas en milímetros fueron transformados a sus logaritmos naturales previamente a todos los análisis (BOOKSTEIN 1991).

Los datos transformados fueron examinados utilizando un Análisis de Componentes Principales (ACP) con la finalidad de detectar la existencia de grupos estadísticamente robustos que representen a las especies estudiadas y conocer la contribución de cada variable a la varianza total de los datos, revelando así su importancia como carácter diagnóstico para la diferenciación de las especies. Los cálculos correspondientes al análisis de componentes principales (ACP), fueron realizados con la matriz varianza/covarianza de las 13 variables morfométricas, ya que todas fueron determinadas en las mismas unidades de medición (HAMMER *et al.* 2006, GONZÁLEZ-CASTRO & GHASEMZADEH 2016). Finalmente, se sometió a prueba la hipótesis de diferenciación

morfológica entre las especies analizadas de la familia Mugilidae, empleándose un Análisis Multivariado de Varianza de una sola vía, para la evaluación de la existencia de diferencias entre las cuatro especies estudiadas y una prueba de T de Hotelling para detectar que especies fueron diferentes entre sí.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Fueron analizados un total de 114 individuos pertenecientes a las especies *Mugil trichodon* (N=23), *M. margaritae* (N=33), *M. rubrioculus* (N=27) y *M. liza* (N=31), cada uno de los cuales fue sometido a un análisis del cariotipo e identificadas sus características citogenéticas para la confirmación de la designación de las especies para los análisis morfométricos de interés.

Los ideogramas y ubicaciones de las regiones organizadoras del nucleolo de todas las especies analizadas en el presente estudio coincidieron con las descripciones señaladas en NIRCHIO & CEQUEA (1998), ROSSI *et al.* (2005), HARRISON *et al.* (2007) y MENEZES *et al.* (2015) (Fig. 2). En este aspecto es importante señalar que durante la verificación citogenética no

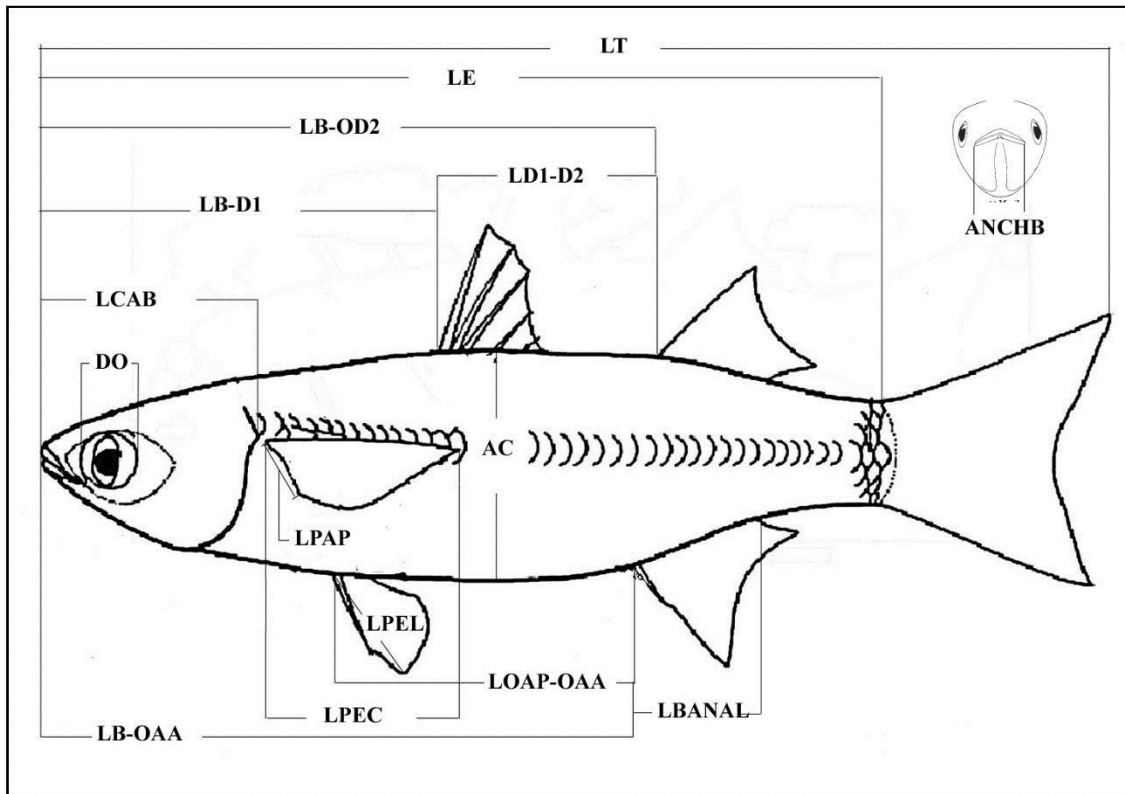


Fig. 1.- Ilustración de la ubicación de las medidas morfométricas determinadas en las cuatro especies de la familia Mugilidae analizadas.

se encontraron ejemplares portadores del cariotipo $2N=28$, correspondiente a *Mugil curema*, especie tradicionalmente reportada para la región de estudio, pero que a la luz de los recientes hallazgos realizados por MENEZES *et al.* (2015) podría no encontrarse en la región del Caribe, donde ha sido tradicionalmente confundida con la actual *M. margaritae* reportada por estos investigadores.

Especímenes voucher de cada especie analizada se encuentran depositados en la Colección Ictiológica del Museo Americano de Historia Natural (AMNH) con los siguientes números de catálogo: *Mugil trichodon* (AMNH 238185, AMNH 238184); *Mugil liza* (AMNH 238182, AMNH 238183); *Mugil rubrioculus* (AMNH 238167 *Holotipo*, AMNH 238169, AMNH 238168) y los correspondientes a *Mugil margaritae* en el Museo de Biología de la Universidad Central de Venezuela (MBUCV-V-35725 *Holotipo*, MBUCV-V-35726).

Si bien el número de elementos que conforman la aleta anal no permitió realizar distinciones a nivel de especie, fue suficiente para discriminar dos grupos, el primero de ellos conformado por *M. trichodon* y *M. liza* que presentan tres (3) espinas y ocho (8) radios blandos y el segundo formado por *M. margaritae* y *M. rubrioculus* que se caracterizaron por presentar tres (3) espinas y

nueve (9) radios blandos. Situación similar se presenta en el número de escamas sobre la línea media corporal, que permitió observar la conformación de dos grupos, el primero constituido por *M. trichodon* y *M. liza* con menos de 34 escamas y el segundo por *M. margaritae* y *M. rubrioculus* con más de 36 escamas (Fig. 3). Estos resultados coinciden con las descripciones sobre estos caracteres merísticos realizada por HARRISON *et al.* (2007) y MENEZES *et al.* (2010, 2015).

En el caso de *M. margaritae* y *M. rubrioculus*, existe una marcada semejanza en cuanto a los caracteres merísticos utilizados en este estudio, siendo posible separarlas solamente con base en el número de escamas espinoides de la línea media corporal, ya que los individuos pertenecientes a *Mugil rubrioculus* presentaron entre 36 y 37 escamas, mientras que los correspondientes a *M. margaritae* mostraron entre 40 y 42. Al respecto, HELFMAN *et al.* (1999), señalan que las variaciones naturales en condiciones ambientales como la temperatura, contenido de oxígeno disuelto, salinidad, intensidad luminosa, fotoperiodo o concentración de CO_2 pueden afectar el desarrollo de las larvas de los peces, por lo que es conocido que los caracteres merísticos, tales como el número de vértebras, líneas de escamas, miótomos y branquiaspinas varían en relación a estas condiciones.

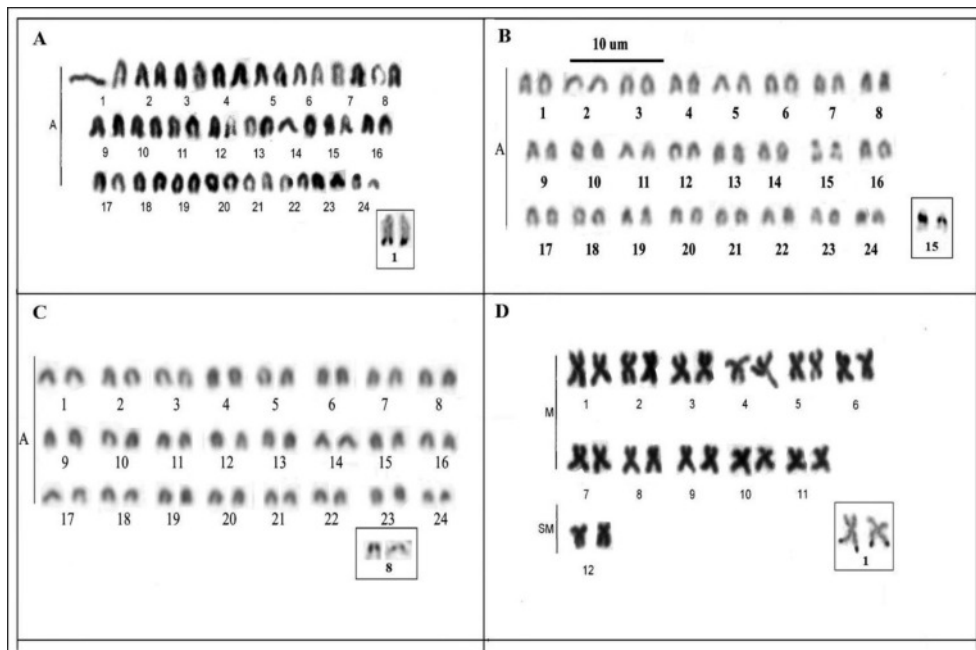


Fig. 2.- Cariotipo y regiones NOR (en recuadros) de *Mugil liza* (A), *Mugil trichodon* (B), *Mugil rubrioculus* (C) y *Mugil margaritae* (D) de la Isla de Margarita, Venezuela.

En la Tabla 1, se presentan los resultados obtenidos para las variables morfométricas originales expresadas como % de la longitud estándar, al mismo tiempo que se muestran los estadísticos descriptivos básicos para estas variables (Mínimo, Máximo, Promedio, y Coeficiente de Variación) en cada una de las especies. Con la excepción de las variables longitud total, longitud estándar y diámetro ocular, no se encontraron valores superiores al 10 % en los coeficientes de variación de las variables en ninguna de las especies. Los altos valores del coeficiente de variación del diámetro ocular en *Mugil rubrioculus* y *Mugil margaritae*, pudieran estar relacionados con la presencia de un párpado adiposo que se desarrolla sobre el ojo y se extiende hacia las áreas que lo rodean en las especies del género *Mugil* (CERVIGÓN 1993), el cual evidencia diferente grado de desarrollo entre los individuos de estas especies a lo largo de su ciclo de vida, lo que dificulta la determinación con precisión de esta variable, propiciándose mayores rangos de variación, por lo que esta variable no fue considerada en los análisis de los datos morfométricos. Al respecto, MENEZES *et al.* (2015) también mencionan la existencia de diferencias en el grado de desarrollo de esta membrana adiposa entre estas especies, indicando además que ésta se encuentra ausente en la mayoría de los ejemplares menores 30 – 35 mm de longitud estándar y que su desarrollo se incrementa con el desarrollo ontogenético.

Los cálculos correspondientes al análisis de componentes principales (ACP), realizados con la matriz varianza/covarianza de las 13 variables morfométricas, permitieron determinar que el 99,5 % de la varianza total de los datos es explicada por los

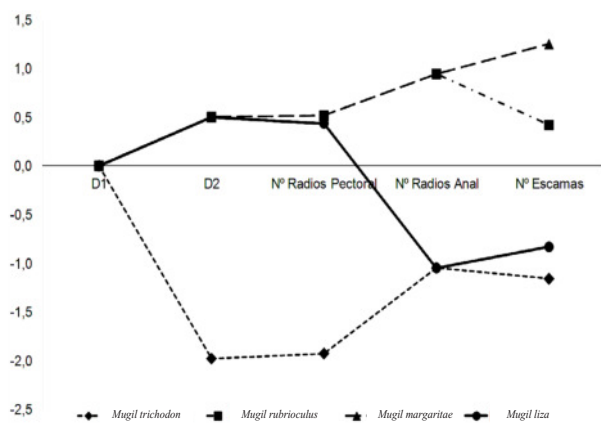


Fig. 3.- Diagrama de Guillaumin para las variables merísticas de las especies *Mugil trichodon*, *M. rubrioculus*, *M. margaritae* y *M. liza* de la isla de Margarita, Venezuela.

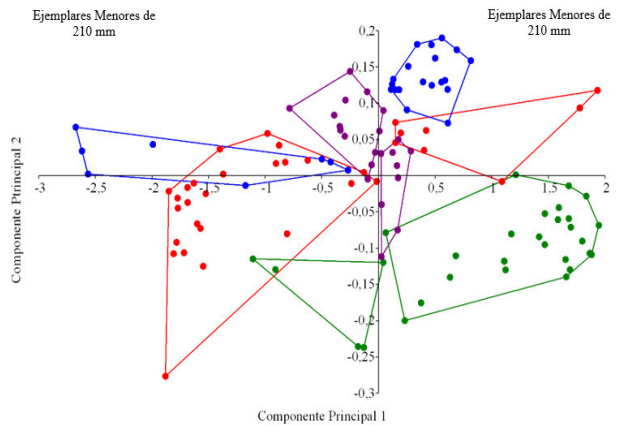


Fig. 4.- Gráfica de los vectores propios del CP 1 vs. CP 2 obtenidos mediante el Análisis de Componentes Principales de las 13 variables morfométricas determinadas en *Mugil liza* (verde), *M. trichodon* (morado), *M. rubrioculus* (azul) y *M. margaritae* (rojo) de la isla de Margarita, Venezuela.

cinco primeros componentes principales, siendo las variables morfométricas LCAB, ANCHB, AC, LPEC, LPEL, LBANAL y LD1-D2 las que mostraron mayor relevancia para la diferenciación de las especies.

En la Tabla 2, se muestran los valores de los coeficientes de cada variable para los primeros cinco componentes principales, a partir de los que se puede inferir, de acuerdo con su magnitud absoluta, la importancia relativa de las diferentes variables en cada uno de los componentes. Los coeficientes de contribución de todas las variables al CP 1 fueron de signo positivo y con valores similares, lo que indica una contribución relativamente homogénea de todas las variables a la varianza total de los datos. Se ha señalado, que cuando existe una alta correlación positiva entre todas las variables y el primer componente principal tiene todas sus coordenadas del mismo signo, este componente puede interpretarse como un promedio ponderado de todas las variables, o un factor global de “tamaño”, mientras que los restantes componentes (CP 2, CP 3, CP 4 & CP5) se interpretarían como factores o componentes “de forma” y típicamente tienen coordenadas positivas y negativas, lo que implica que contraponen unos grupos de variables frente a otros (MARDIA *et al.* 1995; GONZÁLEZ-CASTRO & GHASEMZADEH, 2016).

En la Fig. 4, se muestra la distribución de los *vectores propios* obtenidos para cada individuo en un plano cartesiano conformado por el CP 1 vs. CP 2 en el espacio multivariado, donde se puede observar en primer

lugar, la distribución de los individuos de las especies *Mugil trichodon*, *Mugil margaritae*, *Mugil liza* y *Mugil rubrioculus* en el eje cartesiano correspondiente al CP 1 en función del tamaño, encontrándose los individuos menores de 210 mm distribuidos hacia la izquierda del plano cartesiano y los individuos mayores de 210 mm hacia la derecha, confirmando la relación del primer componente principal con las diferencias de tamaño entre los individuos y sugiriendo la existencia de un proceso de diferenciación morfológica entre las especies de este grupo a lo largo del desarrollo ontogenético (GONZÁLEZ-CASTRO & GHASEMZADEH 2016). Un aspecto interesante para señalar es que es posible visualizar claramente la separación de las 4 especies en áreas diferentes del espacio multivariado, en los individuos de tallas superiores a los 210 mm en el sentido del eje correspondiente al CP 2 (lado derecho del eje cartesiano). Sin embargo, esta separación no es tan evidente en los individuos las especies *M. margaritae* y *M. rubrioculus* de tallas menores a los 210 mm, lo cual sugiere una mayor similitud morfológica entre estas especies en las etapas iniciales de su desarrollo y una mayor diferenciación morfológica a medida que se acercan a la etapa adulta, evidenciándose las dificultades existentes en la identificación de los ejemplares juveniles de las especies estudiadas. Al respecto hay que señalar, que en general las especies de esta familia suelen cohabitar las mismas regiones costeras y lagunares durante su etapa juvenil, explotando nichos ecológicos muy similares (CERVIGÓN 1993; STIASSNY 1993; RAMÍREZ 1996; MENEZES *et al.*

2015), hasta que alcanzan la maduración sexual y realizan la migración aguas afuera para reproducirse (MARÍN 2000; MARÍN *et al.* 2003), por lo que no es de extrañar su gran similitud morfológica durante estas etapas.

Para probar la diferenciación de los grupos observada en la distribución de los individuos en el espacio multivariado, los cuatro componentes principales CP 2, CP3, CP4 y CP5 correspondientes a las variaciones de forma, fueron utilizados como factores independientes para someter a prueba la hipótesis de diferenciación morfológica de las especies, mediante la aplicación de un Análisis Multivariado de Varianza (MANOVA) de una sola vía. De esta manera, se logró reducir las dimensiones del problema inicial conformado por 13 variables diferentes, a cuatro variables múltiples (Componentes Principales) que recogen la información morfométrica de todas las variables iniciales, esta prueba demostró la existencia de diferencias morfométricas estadísticamente significativas entre las cuatro especies analizadas (MANOVA, Traza de Pillai $(12,327) = 1.355$; $F=22,45$; $p < 0,05$), mientras que el análisis *post hoc* realizado mediante la Prueba de Hotelling por pares, aplicando corrección de los valores de probabilidad por el método de Bonferroni detectó diferencias estadísticas significativas entre todas las especies analizadas. Lo cual corrobora la utilidad de la citogenética como herramienta para la identificación de especies y para el fortalecimiento de los estudios morfométricos que se realicen en aquellos grupos donde

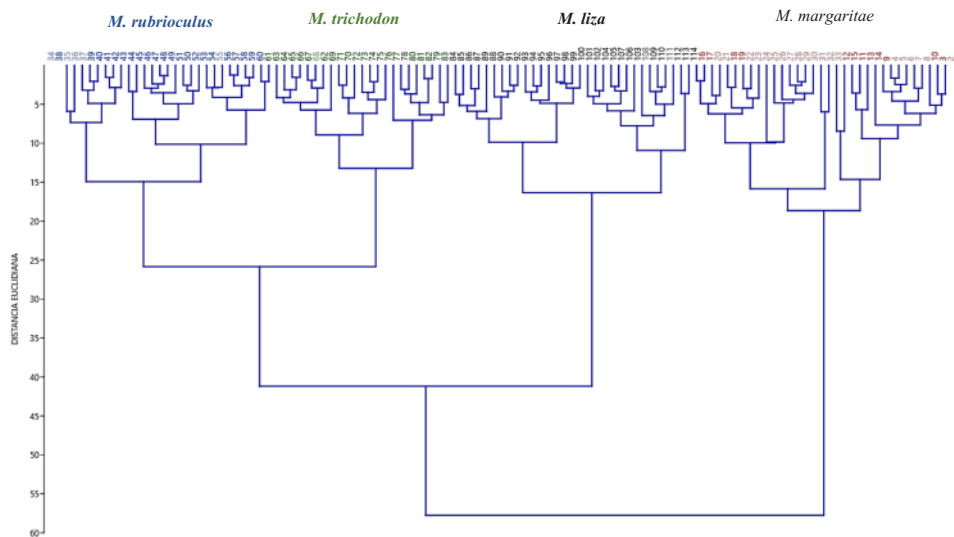


Fig. 5.- Dendrograma de Similitud Euclidiana entre los individuos analizados obtenido mediante el algoritmo UPGMA, construido con base en los valores obtenidos para cada individuo en los primeros 5 componentes principales.

Tabla 1.- Variables morfométricas originales expresadas como % LE y estadísticos descriptivos básicos de *Mugil liza* (N=31), *Mugil trichodon* (N=23), *Mugil rubrioculus* (N=27) y *Mugil margaritae* (N=33) de la isla de Margarita, Venezuela.

Variables	<i>M. liza</i> (N=31)			<i>M. trichodon</i> (N=23)			<i>M. rubrioculus</i> (N=27)			<i>M. margaritae</i> (N=33)						
	MIN	MAX	Promedio	C.V	MIN	MAX	Promedio	C.V	MIN	MAX	Promedio	C.V	MIN	MAX	Promedio	C.V
LE (en mm)	153	362	288,0±62,44	21,68	163	218	195,2±13,93	7,1	92	254	200,0±50,64	25,3	117	343	167,5±59,53	35,5
LCAB	21	26	23	6,3	23	26	25	3,0	23	28	24	7,1	25	29	27	4,4
ANCHB	7	9	8	7,8	8	9	9	4,3	8	10	9	7,0	9	11	10	6,6
AC	19	24	21	4,7	22	29	26	7,2	24	28	26	4,0	24	29	26	6,4
LPEC	16	20	18	4,7	17	23	20	6,7	17	21	19	5,8	17	21	19	6,5
LPAP	5	6	6	4,6	6	7	6	4,0	6	7	6	5,9	6	7	6	4,9
LPEL	14	17	16	5,1	15	18	17	5,8	14	19	16	9,9	14	19	16	7,1
LBANAL	11	13	12	4,2	13	15	14	3,6	14	17	15	5,9	10	16	13	8,1
LOAP-OAA	30	37	35	4,4	32	37	34	3,7	30	37	34	5,3	29	37	34	5,9
LOD1-D2	24	31	27	4,9	22	26	24	3,9	23	28	25	4,1	23	28	25	4,4
LB-OD2	66	75	73	2,1	74	77	76	1,3	73	76	74	0,9	72	78	75	1,5
LB-OA	68	72	70	1,2	67	73	71	1,7	68	71	69	1,3	68	73	70	1,5
LB-D1	44	50	48	2,6	51	54	52	1,4	48	55	50	2,7	48	53	50	1,9

Tabla 2.- Valores de los coeficientes de cada variable con respecto a cada uno de los componentes principales considerados (CP1, CP2, CP3, CP4 y CP5) para las especies *Mugil trichodon*, *M. margaritae*, *M. rubrioculus* y *M. liza*.

Variables	CP 1	CP 2	CP 3	CP 4	CP 5
LE	0,30	-0,10	-0,01	-0,13	-0,05
LCAB	0,25	-0,15	0,37	0,19	0,17
ANCHB	0,23	-0,10	0,66	0,10	0,16
AC	0,25	0,68	0,02	0,37	-0,39
LPEC	0,27	0,06	-0,31	0,40	0,03
LPEL	0,27	-0,34	-0,48	0,27	0,38
LBANAL	0,25	0,50	-0,16	-0,59	0,44
LPAP	0,26	0,08	0,22	-0,02	0,17
LOAP-OAA	0,32	-0,05	-0,11	0,06	-0,29
LOD1-D2	0,32	-0,30	-0,06	-0,45	-0,55
LB-OD2	0,29	-0,07	0,01	-0,08	-0,04
LB-OA	0,30	-0,12	0,00	-0,04	0,00
LB-D1	0,28	0,06	0,00	0,03	0,18

exista esta información de referencia. Las relaciones de similitud morfométrica entre las especies analizadas pueden observarse en la Fig. 5, donde se presenta el dendrograma obtenido mediante la utilización del algoritmo de grupos pareados UPGMA y el índice de Similitud Euclidiana entre los individuos analizados, construido con base en los valores obtenidos para cada individuo en los primeros 5 componentes principales que acumulan el 99,5 % de la variación de los datos.

Finalmente, del análisis de la contribución de las variables a la diferenciación de la forma de las especies estudiadas se pudo constatar la existencia de dos patrones de forma corporal entre los adultos de las especies estudiadas, el primero conformado por la especie *Mugil liza*, caracterizada por una forma más alargada y menos alta, que se refleja en mayores proporciones en la distancia entre las primera y segunda dorsal y menor proporción de la altura corporal; y otro patrón morfológico conformado por especies de cuerpo menos alargado y de complejidad corporal más robusta como las especies *Mugil trichodon*, *Mugil margaritae* y *Mugil rubrioculus*.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen a José Marcano y Régulo López por su valiosa colaboración durante el trabajo de campo para la captura de los ejemplares y el apoyo financiero del Consejo de Investigación de la Universidad de Oriente al Proyecto C.I -4-0901-1184/04 y a los revisores anónimos del manuscrito.

REFERENCIAS

- ALVAREZ-LAJONCHERE, L. 1975. Estudio sistemático de *Mugil brasiliensis*, *Mugil gaimardianus* y *Mugil curema*. *Inv. Mar. Ser.*, 8(14): 1-18.
- BOOKSTEIN, F.L. 1991. *Morphometric tools for landmark data: geometry and biology*. Cambridge Univ. Press. New York. 435 pp.
- CERVIGÓN F. 1993. *Los peces marinos de Venezuela*. 2ª ed. Fundación Científica Los Roques. Caracas, Venezuela. 499 pp.
- CORTI, M. & D. CROSETTI. 1996. Geographic variation in the grey mullet: a geometric morphometric analysis using partial warp scores. *J. Fish Biol.*, 48: 255–269.
- DÍAZ-MURILLO, B., G. RUIZ-CAMPOS, K. PILLER, C. MCMAHAN, F. GARCÍA-DE-LEÓN & F. CAMARENA-ROSALES. 2017. Assessing population-level morphometric variation of the Mountain Mullet *Agonostomus monticola* (Teleostei: Mugilidae) across its Middle American distribution *Neotrop. Ichthyol.* 15 (4): [HTTPS://DOI.ORG/10.1590/1982-0224-20170036](https://doi.org/10.1590/1982-0224-20170036).
- FROESE, R. & D. PAULY. 2021. *FishBase*. World Wide Web electronic publication. www.fishbase.org, versión 30 de Julio 2021.
- GONZÁLEZ-CASTRO, M. & J. GHASEMZADEH. 2016. *Morphology and Morphometry Based Taxonomy of Mugilidae*. En: *Biology, Ecology and Culture of Grey Mulletts (Mugilidae)*. D. Crosetti, & S. Blaber. (Ed). CRC Press Taylor & Francis Group: 1-21.
- GUILLAUMIN, M. 1972. Etude biometrique des populations naturelles de *P. carlivae* Rbr et *P. ciasii* Rbr (Lepidoptera: Hesperidae). I. Estimation du taux de chevauchement des distributions statistiques de deux populations en relation avec la notion de distance taxonomique. *Arch. Zool.*, 115: 505-548.
- HAMMER, Ø., D.A. HARPER & P.D. RYAN. 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontol. Electr.*, 4 (1): 1-9.
- HAMMER, Ø., D.A. HARPER & P.D. RYAN. 2006. Pro PAST (v.1.57): *Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis*. <http://folk.uio.no/ohammer/past>
- HARRISON, I.J., M. NIRCHIO, C. OLIVEIRA, E. RON & J. GAVIRIA. 2007. A new species of mullet (Teleostei: Mugilidae) from Venezuela, with a discussion on the taxonomy of *Mugil gaimardianus*. *J. Fish Biol.*, 71(a): 76–97.
- HASSANIEN, H., A. ALSAQUIFI, H. EL-BELTAGI, R. ZIED & K. ELDEEB. 2020. Estimation of flathead grey mullet *Mugil Cephalus* differentiation using multivariate analyses for morphometric data. *Fresenius Environ. Bull.*, 29(12): 10941-10953.
- HELFMAN G.S, B.B. COLLETTE, & D.E. FACEY. 1999. *The Diversity of Fishes*. Blackwell Science Pty, Ltd., U.S.A., 528 pp.
- HETT, A. K., M. NIRCHIO, C. OLIVEIRA, Z.R., SICCHA, A.R. ROSSI & L. SOLA. 2011. Karyotype characterization of *Mugil incilis* Hancock, 1830 (Mugiliformes: Mugilidae), including a description of an unusual colocalization of major and minor ribosomal genes in the family. *Neotrop. Ichthyo.*, 9: (1): 107-112.

- IBÁÑEZ-AGUIRRE, A., E. CABRAL-SOLÍS, M. GALLARDO-CABELLO & E. ESPINO-BARR. 2006. Comparative morphometrics of two populations of *Mugil curema* (Pisces: Mugilidae) on the Atlantic and Mexican Pacific costas. *Sci. Mar.*, 70 (1): 139-145.
- KATSELIS, G., G. HOTOS, G. MINOS & C. VIDALIS. 2006. Phenotypic Affinities on Fry of Four Mediterranean Grey Mullet Species. *Turk. J. Fish. Aqua. Sci.*: 6: 49-55.
- LETON, E. & A. PEDROMINGO. 2002. G-STAT. *Manual del Programa, Documentación y Ejemplos*. 1ª ed. Editorial Glaxo Smithkline S.A. España. 208 pp.
- MAMURIS, Z., A.P. APOSTOLIDIS, P. PANAGIOTAKI, A.J. THEODOROU & C. TRIANTAPHYLIDIS. 1998. Morphological variation between red mullet populations in Greece. *J. Fish Biol.*, 52: 107-117.
- MARDIA, K.V., J.T. KENT & J.M. BIBBY. 1995. *Multivariate Analysis*. 10ª ed. Academic Press, INC. U.S.A. 519 pp.
- MARÍN, E., B. J. A. QUINTERO, D. BUSSUERE & J.J. DODRON. 2003. Reproduction and recruitment of white mullet (*Mugil curema*) to a tropical lagoon (Margarita Island, Venezuela) as revealed by otolith microstructure. *Fish. Bull.* 101: 809-821.
- MARÍN, G. 2000. Ichthyofauna and fisheries of the Unare lagoon, estado Anzoátegui, Venezuela. *Ac. Biol. Vnzlica.*, 20 (30): 61-92.
- MENEZES, N.A. 1983. Guia práctico para conhecimento e identificação das tainhas e paratis (Pisces, Mugilidae) do litoral Brasileiro. *Rev. Bras. Zool.*, 2(1): 1-12.
- MENEZES N.A., C. OLIVEIRA & M. NIRCHIO. 2010. An old taxonomic dilemma: the identity of the western south Atlantic lebranche mullet (Teleostei: Perciformes: Mugilidae). *Zootaxa.* 2519: 59-68.
- MENEZES, N.A., M. NIRCHIO & C. OLIVEIRA & R. SICHA-RAMIREZ. 2015. Taxonomic review of the species of *Mugil* (Teleostei: Perciformes: Mugilidae) from the Atlantic South Caribbean and South America, with integration of morphological, cytogenetic and molecular data. *Zootaxa*, 3918 (1): 001-038.
- NIRCHIO, M., D. GONZÁLEZ & J. E. PÉREZ. 2001. Estudio citogenético de *Mugil curema* y *M. liza* (Pisces: Mugilidae): Regiones organizadoras del nucleólo. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela*. 40:3-7.
- NIRCHIO, M. & C. OLIVEIRA. 2006. *Citogenética de Peces*. 1ª ed. Coordinación de Publicaciones del Rectorado de la Universidad de Oriente, Venezuela. 212 pp.
- NIRCHIO, M. & H. CEQUEA. 1998. Karyology of *Mugil liza* and *M. curema* from Venezuela. *Bol. Invest. Mar. Cost.*, 27: 45-50.
- NIRCHIO, M., C. OLIVEIRA, I.A. FERREIRA, J.E. PEREZ, J.I. GAVIRIA, I.J. HARRISON, A.R. ROSSI & L. SOLA. 2007. Comparative cytogenetic and allozyme analysis of *Mugil rubrioculus* and *M. curema* (Teleostei: Mugilidae) from Venezuela. *Interciencia*, 32 (11): 757-762.
- NIRCHIO, M., C. OLIVEIRA, I. FERREIRA, C. MARTINS, A.R. ROSSI & L. SOLA. 2009. Classical and molecular cytogenetic characterization of *Agonostomus monticola*, a primitive species of Mugilidae (Mugiliformes). *Genetica*, 135: 1-5.
- NIRCHIO, M., R. R. CIPRIANO, M. M. CESTARI & A. S. FENOCCHIO. 2005a. Cytogenetical and morphological features reveal significant differences among Venezuelan and Brazilian samples of *Mugil curema*. *Neotrop. Ichthyol.*, 3: 107-110.
- NIRCHIO, M., E. RON & A.R. ROSSI. 2005b. Karyological characterization of *Mugil trichodon* Poey, 1876 (Pisces: Mugilidae). *Sci. Mar.*, 69: 525-530.
- RAMÍREZ, P. V. 1996. *Lagunas costeras venezolanas*. Edit. Benavente & Martínez, C. A. Porlamar, Venezuela. 275 pp.
- RIVAS, L.R. 1980. *Synopsis of knowledge on the taxonomy, biology, distribution, and fishery of the Gulf of Mexico mullets (Pisces: Mugilidae)*. En: *Proceedings of a workshop for potential fishery resources of the northern Gulf of Mexico*. Eds. M. Flandorfer y L. Skupien. Mississippi-Alabama Sea Grant Consort. Publ. MASGP-80-012: 34-53
- ROSE-ANN S, B.J. HERNANDO, J. JUARIO, S. PATIÑO, P. CASAS, J. ARREZA, A. RESPONTE & S. A. VEDRA. 2015. Sexual dimorphism of flathead mullet (*Mugil cephalus*) from Northern Mindanao Rivers using geometric morphometric analysis. *Internat. Lett. Nat. Sci.*, 45:34-48.
- ROSSI, A.R., E. GORNUNG, L. SOLA & M. NIRCHIO. 2005. Chromosomal evolution in Mugilidae (Pisces, Mugiliformes): comparative molecular cytogenetic analysis of two congeneric species, *Mugil curema*

and *M. liza*, characterized by significant karyotype diversity. *Genetica*, 125: 27-32

STIASSNY, M. L. 1993. What are grey mullets? *Bull. Mar. Sci.*, 52(1): 197-219.

THOMSON, J.M. 1997. The Mugilidae of the world. *Mem. Queensland Mus.* 41(3): 457-562.

RECIBIDO: ABRIL 2020
ACEPTADO: MAYO 2020

INVASIÓN DEL ATLÁNTICO OCCIDENTAL POR EL PEZ LEÓN (*Pterois volitans* y *P. miles*): APORTE DEL ADN MITOCONDRIAL

JAVIER TORRES-RODRÍGUEZ¹, LUZ HELENA GUADRÓN², EDNA JUDITH MÁRQUEZ³ & ARTURO ACERO P.^{2*}

¹ Instituto para el Estudio de las Ciencias del Mar (Cecimar), Universidad Nacional de Colombia
sede Caribe, El Rodadero, Santa Marta, Colombia
javiertorres188@yahoo.com. orcid.org/0000-0002-3136-4785

² Instituto para el Estudio de las Ciencias del Mar (Cecimar), Universidad Nacional de Colombia
sede Caribe, El Rodadero, Santa Marta, Colombia

³ Facultad de Ciencias, Escuela de Biociencias, Laboratorio de Biología Molecular y Celular,
Universidad Nacional de Colombia sede Medellín, Medellín, Colombia

* autor de correspondencia: acerop@unal.edu.co. orcid.org/0000-0002-6637-9901

Resumen: El complejo de especies del pez león (*Pterois volitans*/*P. miles*), nativo del Indo Pacífico, fue introducido en aguas del Atlántico occidental convirtiéndose en especies invasoras causantes del deterioro de procesos ecológicos, disminución de recursos en los diferentes ecosistemas marinos y de sus bienes y servicios derivados. Los marcadores moleculares mitocondriales, ampliamente empleados en el análisis del proceso invasivo, han permitido generar información sobre la estructura genética del invasor en las áreas geográficas afectadas. Este estudio recopila información disponible en bases de datos de las diferentes regiones mitocondriales del pez león, donde fue posible el análisis del gen *cytb* y COI, permitiendo evidenciar el proceso evolutivo y presentar las relaciones filogenéticas del complejo de especies invasoras (*P. volitans*/*P. miles*) con información disponibles de especies de la subfamilia Pteroinae recolectadas en su hábitat nativo. En este sentido fue posible el análisis de dos mitogenomas para el complejo de especies que constituyen la invasión. Así mismo se comparó la estructura del primer mitogenoma proveniente del Caribe sur con los disponibles, encontrando la misma organización mitocondrial y polimorfismos genéticos característicos.

Palabras claves: Mitogenoma, filogenia, invasión biológica

Abstract: The complex of species of the lionfish (*Pterois volitans* / *P. miles*), native from Indo-Pacific, were introduced into waters of the western Atlantic, becoming invasive species causing deterioration in ecological processes, diminishing of different marine ecosystems resources and of their derived goods and ecologic services. Mitochondrial molecular markers, widely used in the study of the invasive process, have allowed the generation of information about the genetic structure of the invading lionfish in the affected areas. This study summarizes the information available in data bases about different mitochondrial regions of lionfish, allowing the analysis of *cytb* and COI genes, letting us to evidence the evolutive processes, and present the phylogenetic relations of the invading species complex (*P. volitans* and *P. miles*) to other Pteroinae species coming from their native range. It was possible to analyze two mitogenomes from the invading species complex, as well as to compare the structure of the first mitogenome from the southern Caribbean to the available information. Comparison showed the same mitochondrial organization and characteristic genetic polymorphisms that may be used to follow the invasive phenomenon.

Key words: Mitogenome, phylogeny, biological invasion

INTRODUCCIÓN

Las invasiones biológicas constituyen uno de los principales riesgos en la conservación de los recursos biológicos (MACK *et al.* 2000; BAX *et al.* 2003; BADI & LANDEROS 2007). El complejo invasor del pez león (*Pterois volitans* y *P. miles*), introducido en Atlántico occidental, se ha convertido en invasor debido principalmente a sus características biológicas (CÔTÉ *et al.* 2013). Diversos estudios se han llevado a cabo en las temáticas relacionadas con la ecología y evolución de esta problemática, permitiendo evidenciar los impactos

generados en consecuencia de la presencia de *P. volitans* (ALBINS 2011, 2013, 2015; ACERO *et al.* 2019).

El pez león fue registrado en 1985 en la Florida y posteriormente en 2004 en las Bahamas, dispersándose rápidamente en aguas del Atlántico Occidental tropical. Este proceso ha ocasionado una reducción en la variabilidad genética en los invasores causada por un fuerte efecto fundador. HAMNER *et al.* (2007) y FRESHWATER *et al.* (2009a) abordaron el tema comparando ejemplares entre las poblaciones nativas de Filipinas e Indonesia e individuos invasores en Norte América, con

base en el análisis del gen mitocondrial *cytb* y la región control, respectivamente. En 2009 fue registrado en aguas del Caribe sur, en tanto que BETANCUR *et al.* (2011) indicó la incidencia de un segundo efecto fundador en el proceso de colonización del Caribe, el cual definió que la población se encuentra estructurada por tan solo cuatro haplotipos de la región control; lo que representa hasta una reducción de 96% en la variabilidad genética (BUTTERFIELD *et al.* 2015).

Por otro lado, los estudios de la invasión del pez león a partir del análisis trófico con herramientas como el “barcode” han generado abundantes secuencias del gen COI, el cual es empleado comúnmente en análisis taxonómicos para la discriminación de especies debido a que se considera altamente conservativo (CÔTÉ *et al.* 2013; EME *et al.* 2019). Así mismo, con el fin de evaluar procesos evolutivos, en 2016 fueron generados los primeros mitogenomas de *P. miles* y *P. volitans* los cuales contaron con una longitud total de 16500 pb, y cuya composición comprendió 13 genes codificadores de proteína, 2 ARN ribosomales y 22 genes de ARN de transferencia; similares a otros registros de la familia Scorpaenidae (DEL RÍO-PORTILLA *et al.* 2016; DRAY *et al.* 2016).

Vale la pena destacar los resultados obtenidos a partir de las comparaciones de los mitogenomas obtenidos y secuencias de ADN nuclear, donde ha sido posible detectar la presencia de pseudogenes de la región control del ADNmt de *P. volitans* y en el ADN nuclear de *P. miles* (WHITAKER & JANOSIK 2020). Estos hallazgos corroboran las evidencias de hibridación encontradas por WILCOX *et al.* (2018) quienes realizaron comparaciones de secuencias de ADNmt (COI) y dos intrones nucleares (S7 RP1 y Gpd2) en individuos provenientes de 10 localidades del área geográfica nativa de dos especies reconocidas como invasores del Atlántico occidental (*P. volitans* y *P. miles*) y dos especies putativas (*Pterois lunulata* y *Pterois russelii*), encontrando dos clados, de los cuales *P. miles* corresponde al océano Índico y *P. lunulata* y *P. russelii* como especies hermanas en el Pacífico, afirmando que todos los individuos identificados como *P. volitans* corresponden a un híbrido entre estos clados. Este estudio pretende generar una visión general a partir de algunas de las secuencias mitocondriales existentes de la subfamilia Pteroinae, así como comparar la estructura del mitogenoma de *P. volitans* del Caribe sur con los generados en el Golfo de México para *P. volitans* y *P. miles*.

MATERIALES Y MÉTODOS

En primera instancia se revisó la literatura publicada y la disponibilidad de secuencias de los diferentes genes mitocondriales en las bases de datos públicas. Debido a que permanece inédita, se incluye aquí una breve descripción de la metodología utilizada por MÁRQUEZ *et al.* (en preparación) para la secuenciación, ensamblaje y anotación del primer mitogenoma para el Caribe sur (Capurganá, Colombia) del pez león. Brevemente, MÁRQUEZ *et al.* (en preparación) extrajeron el ADN genómico del tejido muscular de un espécimen de *P. volitans* recolectado en el Caribe colombiano (Capurganá, golfo de Urabá); luego se preparó una biblioteca del genoma completo por el método de escopeta la cual se secuenció utilizando la tecnología 454 GS FLX Titanium (Roche, Basilea, Suiza). El ensamblaje de las secuencias cortas (en inglés, “reads”) se llevó a cabo utilizando el programa Newbler v2.6 (MARGULIES *et al.* 2005) y las secuencias ensambladas (en inglés, “contigs”) que contenían genes mitocondriales se detectaron utilizando BLASTN (CAMACHO *et al.* 2008) con el genoma mitocondrial de referencia de *P. miles* (NC_024746). Se identificó una secuencia ensamblada de 16.947 bases y una cobertura media de 22X como portador del genoma mitocondrial completo. Mediante PCR y secuenciación capilar se confirmó la circularidad de la molécula. El genoma se anotó utilizando el paquete ARTEMIS (RUTHERFORD *et al.* 2000) y la referencia del genoma mitocondrial de *P. miles* (NC_024746), y se depositó en la base de datos del Genbank con el número de acceso KM488633 (MÁRQUEZ *et al.*, en preparación).

Se verificó la sintenia y longitud de los 13 CDS de los tres genomas mitocondriales disponibles en las bases de datos para el género *Pterois* con el programa ARTEMIS. Además de examinar la variabilidad de los codones de inicio y parada de cada uno de los tres mitogenomas a partir de la información consignada en las bases de datos de (i.e. Genbank).

El análisis evolutivo de los genes mitocondriales *cytb* y COI (*cox1*), así como del genoma mitocondrial completo, se realizó a partir del método de máxima verosimilitud (ML) con el software MEGA X (KUMAR *et al.* 2018) y mediante inferencia bayesiana con el programa MrBayes V. 3.1.2 (RONQUIST & HUELSENBECK 2003). Los alineamientos múltiples se obtuvieron a partir de los registros depositados en las bases de datos (Genbank) con el algoritmo ClustalW. Para *cytb* se seleccionaron 39 secuencias nucleotídicas parciales

del gen (> 900 pb) correspondientes al género *Pterois* y una del sebástido *Sebastolobus alascanus* como grupo externo; para COI se utilizaron 35 secuencias del género (> 500 pb); mientras que el análisis de los genomas mitocondriales completos incluyó los tres registros disponibles de *Pterois*, dos de *P. volitans* (Colombia y México) y uno de *P. miles*, junto con un mitogenoma del scorpaenido *Parapterois heterura* y otro del sebástido *Sebastiscus marmoratus* como grupos externos.

Las relaciones filogenéticas ML se realizaron a partir de 10000 réplicas de "bootstrap" con base en el modelo sugerido por el programa en cada uno de los análisis. En el caso de la exploración por inferencia bayesiana, los modelos de sustitución nucleotídica se calcularon con base en el criterio de información de Akaike (AIC) mediante MrModeltest 2.0 (NYLANDER 2004) ejecutado en PAUP 4.0 (SWOFFORD 2002), junto con el alineamiento múltiple de las secuencias en formato NEXUS. Los análisis se realizaron para 20'000.000 de generaciones con una frecuencia de muestro de cada 1000 generaciones, en dos corridas simultaneas con cuatro cadenas de MCMC (Markov Chain Monte Carlo), una fría y tres calientes; y un burnin de 25 %. Los árboles generados se visualizaron y editaron con Figtree V 1.4.3 (RAMBAUT 2017).

RESULTADOS

Luego de la revisión de la información genética registrada, fue posible el análisis de un total de 75 secuencias correspondientes a dos regiones del ADNmt (*cytb* y COI) en el complejo invasor y cuatro grupos externos. Para las comparaciones de mitogenomas se examinaron dos secuencias, una para *P. volitans* estudiada en el Golfo de México y una segunda generada en Colombia, Caribe Sur, además de un mitogenoma correspondiente a *P. miles* (TABLA 1). Los modelos de sustitución nucleotídica del genoma mitocondrial completo y de las regiones parciales de los genes mitocondriales *cytb* y COI fueron estimados por los programas MegaX y MrModelTest2 para los análisis respectivos de máxima verosimilitud e inferencia bayesiana (TABLA 2).

El cálculo de las distancias genéticas intra e interespecíficas del mitogenoma, mostró un porcentaje de divergencia nucleotídica de 0,4 % entre las dos secuencias de *P. volitans* analizadas, una correspondiente a México y la otra del Caribe sur (Colombia); y de 6 % con *P. miles*. Adicionalmente, se observó una alta

divergencia (mayor a 30 %) entre el género *Pterois* y otros miembros de la familia Scorpaenidae, i.e. *P. heterura*, la cual superó el 50 % con respecto a *S. marmoratus* (suborden Scorpaenoidei) (TABLA 3).

Con respecto a las estimaciones para las regiones parciales de CDS analizadas, en el caso de *cytb*, *P. volitans* exhibió las mayores distancias genéticas a nivel intraespecífico (2,3 %) mientras que para las demás especies fue inferior a 1 %. Las diferencias entre *P. volitans* y *P. miles* se encontraron entre el 7 y 8,4%, valores similares a los encontrados entre *P. radiata* y *P. antennata* (6,4 a 7,2 %), así mismo fue evidente la diferencia entre ambos complejos de especies hermanas con valores que oscilaron entre 16,6 y 19,2 % (TABLA 3).

En lo referente al segmento de COI analizado, *P. antennata* presentó la divergencia nucleotídica intraespecífica más amplia (7,4 %), seguida por *P. russelii* con 2,4 % y en menor magnitud *P. volitans* con un máximo de 0,8 %. Por otra parte, entre las especies del género las menores distancia genéticas se presentaron entre *P. volitans* y *P. russelii*, con estimaciones que oscilaron entre 1 y 2,4 %, mientras que *P. miles* divergió con respecto a las anteriores en similar proporción (5 % aprox.). Adicionalmente, *P. antennata* ostentó las mayores diferencias (> 13,2 %) en todos los casos (TABLA 3).

Análisis de regiones del ADNmt

Los análisis filogenéticos de los mitogenomas completos realizados a partir de las tres secuencias del género *Pterois* existentes en las bases de datos, dos de *P. volitans* del área de invasión (México y Caribe sur) y una de *P. miles*, junto con dos secuencias como grupos externos, *P. heterura* (Scorpaenidae) y *S. marmoratus* (Sebastidae), evidenciaron una tipología similar de los árboles obtenidos a partir de las inferencias de ML e IB, con soportes de nodo 100 % de bootstrap y 1 de probabilidad posterior respectivamente, de los nodos que agrupan los dos genomas de *P. volitans*, como del que separa a ésta última de *P. miles* (Fig. 1, Fig. 2).

Por su parte, el análisis filogenético de ML del gen *cytb* incluyó un total de 39 secuencias con un número de 878 pb, secuencias de menor longitud fueron excluidas con el fin de disminuir errores en los análisis. Los valores de "bootstrap" que soportan la totalidad de los nodos que separan las diferentes especies de *Pterois* presentaron valores de 100. Adicionalmente, se observó la conformación de dos clados separados,

Tabla 1. Secuencias de genes de las especies utilizadas en los análisis moleculares obtenidas de la base de datos GenBank.

Especie	Análisis	No. Acceso (GenBank)	N
<i>Pterois volitans</i>	Mitogenoma; <i>cytb</i> ; COI	KM488633.1	1
	Mitogenoma; <i>cytb</i> ; COI	KJ739816.1	1
	<i>cytb</i>	DQ482583.1 - DQ482607.1	25
	COI	FJ584040.1 - FJ584044.1	5
	COI	JN312281.1 - JN312284.1	4
	COI	KP194970.1	1
	COI	KP641132.1	1
	COI	MH049314.1	1
	COI	MN123478.1	1
	COI	GU673823.1	1
	COI	MF991316.1	1
	COI	KF930341.1	1
	COI	HM379779.1	1
	COI	JX120606.1	1
	COI	MT048384.1	1
<i>Pterois miles</i>	Mitogenoma; COI	LK022697.1	1
	<i>cytb</i>	EF209664.1	1
	<i>cytb</i>	EF209665.1	1
	<i>cytb</i>	EF209667.1	1
	<i>cytb</i>	EF209672.1	1
	<i>cytb</i>	EF209673.1	1
	<i>cytb</i>	EF209675.1	1
	<i>cytb</i>	EF209676.1	1
	COI	MN150235.1 - MN150238.1	4
	COI	MT881566.1	1
<i>Pterois russelii</i>	COI	MT076825.1 - MT076827.1	3
<i>Pterois radiata</i>	<i>cytb</i>	FJ607317.1 - FJ607318.1	2
<i>Pterois antennata</i>	<i>cytb</i>	FJ607314.1 - FJ607315.1	2
	COI	Mk567086.1	1
	COI	Mk658603.1	1
	COI	MK545058.1	1
	COI	MK545059.1	1
<i>Parapterois heterura</i>	Mitogenoma	LC493917.1	1
<i>Sebastolobus alascanus</i>	<i>cytb</i>	AF031497.1	1
	COI	JQ354498.1	1
<i>Sebastiscus marmoratus</i>	Mitogenoma	AP005989.1	1

Tabla 2. Modelos de sustitución nucleotídica implementados en los análisis filogenéticos de máxima verosimilitud (ML) e inferencia bayesiana (IB) de las regiones del mitogenoma evaluadas.

Análisis	Mitogenoma		<i>cytb</i>		COI	
	ML	IB	ML	IB	ML	IB
Secuencias	5		39		35	
Prueba	ML	IB	ML	IB	ML	IB
Modelo	GTR + G	GTR + G	TN93 + I	GTR + I	K2 + I	GTR + I
BIC	89299.59	-	6954.42	-	3843.17	-
AIC	-	89128.16	-	6111.39	-	3145.08
(+G)	0.1851	0.1622	-	-	-	-
(+I)	-	-	0.6588	0.6554	0.6769	0.6781

Tabla 3. Distancias genéticas de los genomas mitocondriales completos y secuencias parciales de los genes *cytb* y COI de cuatro especies del género *Pterois*.

ADN mitocondrial	Especies comparadas			
Mitogenoma	<i>P. volitans</i>	<i>P. miles</i>	<i>P. radiata</i>	<i>P. antennata</i>
<i>P. volitans</i>	0.000 - 0.023			
<i>P. miles</i>	0.070 - 0.084	0.001 - 0.009		
<i>P. radiata</i>	0.179 - 0.192	0.176 - 0.185	0.008	
<i>P. antennata</i>	0.166 - 0.176	0.175 - 0.187	0.064 - 0.072	0.007
<i>cytb</i>				
<i>P. volitans</i>	0.000 - 0.023			
<i>P. miles</i>	0.070 - 0.084	0.001 - 0.009		
<i>P. radiata</i>	0.179 - 0.192	0.176 - 0.185	0.008	
<i>P. antennata</i>	0.166 - 0.176	0.175 - 0.187	0.064 - 0.072	0.007
<i>COI</i>				
<i>P. volitans</i>	0.000 - 0.008			
<i>P. russelii</i>	0.010 - 0.024	0.002 - 0.024		
<i>P. miles</i>	0.049 - 0.053	0.051 - 0.055	0	
<i>P. antennata</i>	0.139 - 0.161	0.141 - 0.151	0.132 - 0.148	0.004 - 0.074

uno que agrupa a *P. volitans* junto a *P. miles* y otro correspondiente a *P. radiata* y *P. antennata* (Fig. 3). Esta misma topología se evidenció a partir de inferencia bayesiana, con una probabilidad posterior de 0,99 para el primer grupo previamente señalado, y un valor de 1 en el segundo caso (Fig. 4).

Por su parte, el análisis de ML del gen COI se basó en 35 secuencias con un número final de posiciones de 517 pb. La topología del árbol fue similar al anterior,

con dos grupos separados, uno integrado por *P. volitans*, *P. russelii* y *P. miles*, y el otro por *P. antennata*. Los valores de "bootstrap" que soportan cada uno de los grupos fue de 100, con un valor menor en el nodo interno (78) que soporta a *P. volitans* y *P. russelii*, esta última parafilética (Fig. 5). A partir del análisis bayesiano se observó un comportamiento similar, aunque con una baja probabilidad posterior (0,5) para el grupo *P. volitans*, *P. russelii* y *P. miles*; esta última con un soporte interno más significativo (0,82) (Fig. 6).

Análisis del mitogenoma

La comparación de los tres genomas mitocondriales evidenció 834 polimorfismos de nucleótido simple entre el mitogenoma de *P. volitans* del Caribe sur y *P. miles*. Todos los mitogenomas presentaron la misma organización génica con una región control (D-loop), 22 ARNt, 2 ARNr y 13 secuencias codificadoras, que a su vez presentaron longitudes (pb) idénticas, excepto por la secuencia de ATP6 de *P. miles* con un nucleótido menos con respecto a *P. volitans* (TABLA 4). La longitud total de los tres mitogenomas osciló entre 14947 y 15000 pb.

Por otra parte, se encontró que el codón de inicio más frecuente de las CDS fue el ATG, presente en 12 de estas, mientras que la restante presentó el codón GTG (COI). De igual forma, los codones de parada TAA y sus formas incompletas TA- y T-- fueron los más comunes (12 CDS), en tanto que para ND6 fue TAG. Los codones de parada fueron similares entre los tres genomas, a excepción de ATP6 de *P. miles* (TABLA 4).

DISCUSIÓN

La comparación entre los mitogenomas de *P. volitans* para el Caribe sur y los previamente publicados para *P. volitans* y *P. miles* para el Golfo de México, corrobora que los mitogenomas de los peces son altamente

conservados y exhiben idéntica organización de los genes (MIYA & NISHIDA 1999; SATOH *et al.* 2016). Se ha propuesto que esta característica de la estructura de los mitogenomas de vertebrados puede estar relacionada con mecanismos de desaminación y traducción de los genes (SATOH *et al.* 2010).

Al igual que otros grupos de peces óseos, *P. volitans* y *P. miles* utilizan los codones de inicio ATG en la mayoría de los genes codificadores de proteínas (MIYA & NISHIDA 1999; KIM *et al.* 2004;) y el codón GTG en el gen COI (MIYA & NISHIDA 1999; KIM *et al.* 2004; PANG *et al.* 2016a, 2016b). De manera similar, *P. volitans* y *P. miles* utilizan los codones de paro TAA y sus versiones incompletas (TA-; T--) como otras especies de vertebrados (MIYA & NISHIDA 1999; PANG *et al.* 2016a, 2016b; SATOH *et al.* 2016; GONG *et al.* 2017). También utilizan el codón de paro TAG en el gen ND6 descrito para los sebastidos *Sebastiscus albofasciatus* (GenBank: MT117230.1), *S. marmoratus* (GenBank: MT789709; MT584656.1) y *S. tertius* (GenBank: MT117231.1), así como para especies del género *Thunnus* (PANG *et al.* 2016a, 2016b), y dos miembros del género *Auxis* de la familia Scombridae (CATANESE *et al.* 2008). Sin embargo, es importante resaltar que el mitogenoma de referencia, al igual que otros mitogenomas depositados para *S.*

Tabla 4. Longitud (pb), codones de inicio (5') y de parada (3') de las secuencias codificadoras de proteínas (CDS) de los mitogenomas de *Pterois volitans* y *P. miles* depositadas en las bases de datos (Genbank). El asterisco denota diferencias.

Especies	<i>P. volitans</i>			<i>P. volitans</i>			<i>P. miles</i>		
	No.Genbank	KM488633.1			KJ739816.1			LK022697.1	
CDS	pb	5'	3'	pb	5'	3'	pb	5'	3'
COI	1551	GTG	TAA	1551	GTG	TAA	1551	GTG	TAA
COII	691	ATG	T--	691	ATG	T--	691	ATG	T--
ATP8	168	ATG	TAA	168	ATG	TAA	168	ATG	TAA
ATP6	684	ATG	TAA	684	ATG	TAA	683*	ATG	TA-*
COIII	785	ATG	TA-	785	ATG	TA-	785	ATG	TA-
ND3	349	ATG	T--	349	ATG	T--	349	ATG	T--
ND4L	297	ATG	TAA	297	ATG	TAA	297	ATG	TAA
ND4	1381	ATG	T--	1381	ATG	T--	1381	ATG	T--
ND5	1837	ATG	T--	1837	ATG	T--	1837	ATG	T--
ND6	522	ATG	TAG	522	ATG	TAG	522	ATG	TAG
CYTB	1141	ATG	T--	1141	ATG	T--	1141	ATG	T--
ND1	975	ATG	TAA	975	ATG	TAA	975	ATG	TAA
ND2	1046	ATG	TA-	1046	ATG	TA-	1046	ATG	TA-

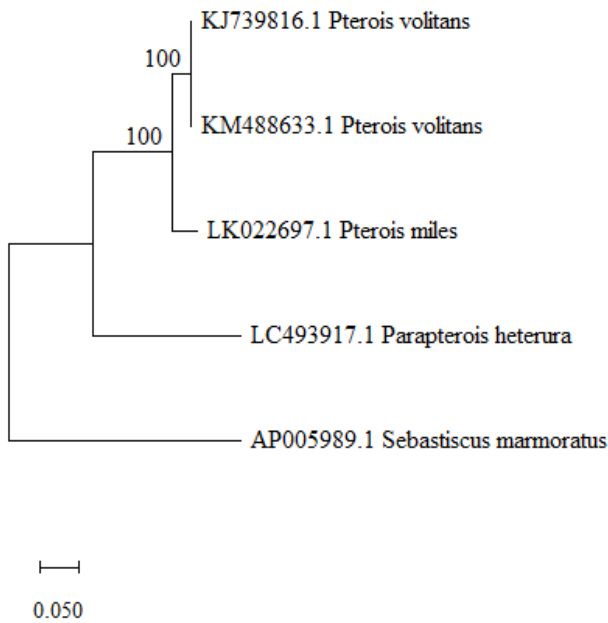


Fig. 1. Árbol obtenido a partir del método de máxima verosimilitud de los genomas mitocondriales completos de *Pterois volitans*, *Pterois miles* y dos especies del suborden Scorpaenoidei.

marmoratus exhiben terminaciones en TTT (GenBank: NC_013812.1; GU452728.1), TAA (GenBank: AP005989.1) y TTA (GenBank: KF667491.1) (XU *et al.* 2011). Comparado con *P. miles*, la longitud del gen *atp6* presenta un nucleótido adicional en los dos mitogenomas de *P. volitans*, lo cual está relacionado con el codón de paro incompleto en *P. miles*.

Adicionalmente, 834 polimorfismos de nucleótido simple (SNPs) fueron identificados entre el mitogenoma de *P. volitans* del Caribe Sur (Capurganá) y *P. miles*. Números similares de SNPs (LF044: 837; LF272, LF287: 707) se encontraron entre los mitogenomas de *P. volitans* del Caribe Sur y tres muestras de *P. miles* procedentes de Bahamas, en donde la mayoría de estos polimorfismos se concentran en los genes COI (104 SNPs) y ARNs de transferencia (101 SNPs) (WHITAKER & JANOSIK 2020). Se ha sugerido que los SNPs, especialmente los no sinónimos que están ubicados en el gen COI, pueden tener un efecto sobre la eficacia biológica por alteración de algunos rasgos tales como la fosforilación oxidativa; por lo tanto, la búsqueda de mutaciones en el genoma mitocondrial puede proporcionar información adicional

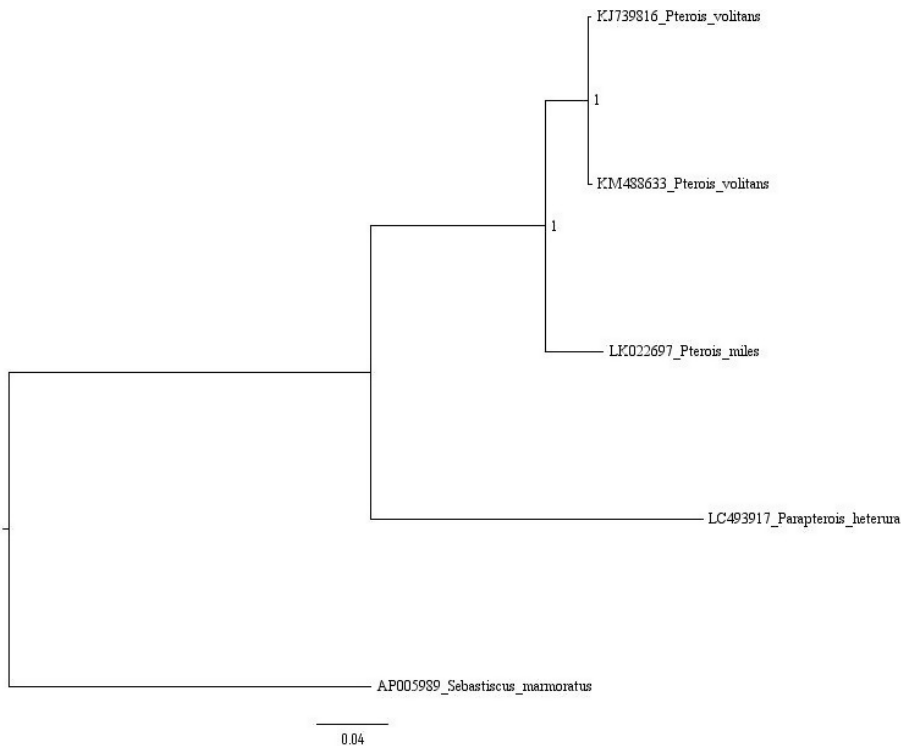


Fig. 2. Árbol obtenido a partir del método de inferencia bayesiana de los genomas mitocondriales completos de *Pterois volitans*, *Pterois miles* y dos especies del suborden Scorpaenoidei.

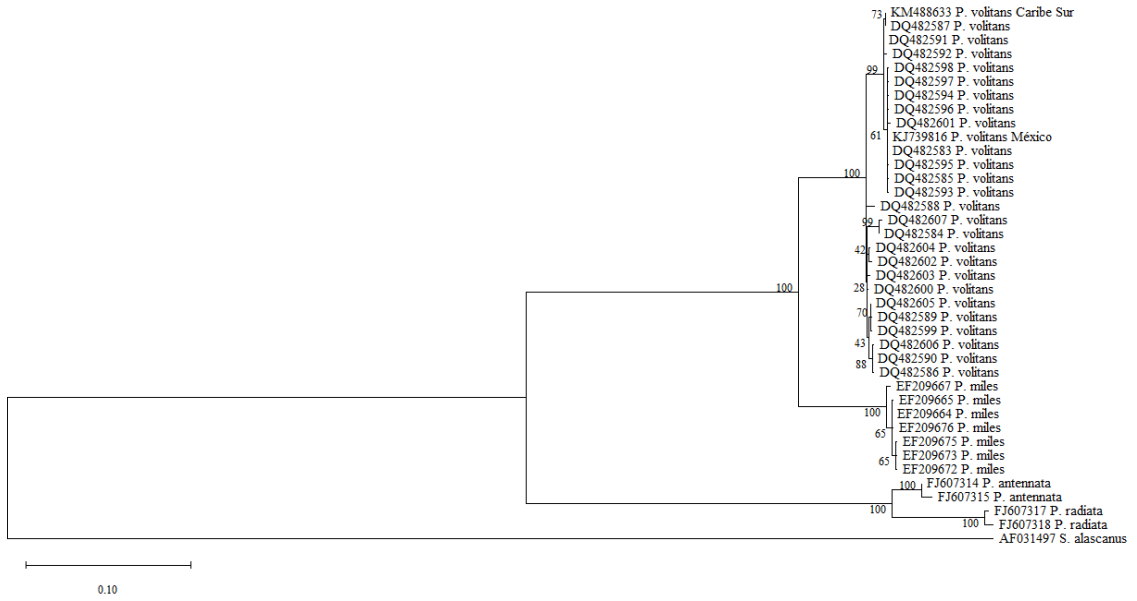


Fig. 3. Árbol obtenido a partir del método de máxima verosimilitud de un fragmento del gen mitocondrial *cytb* para secuencias disponibles del género *Pterois* y una especie de la familia Sebastidae (outgroup).

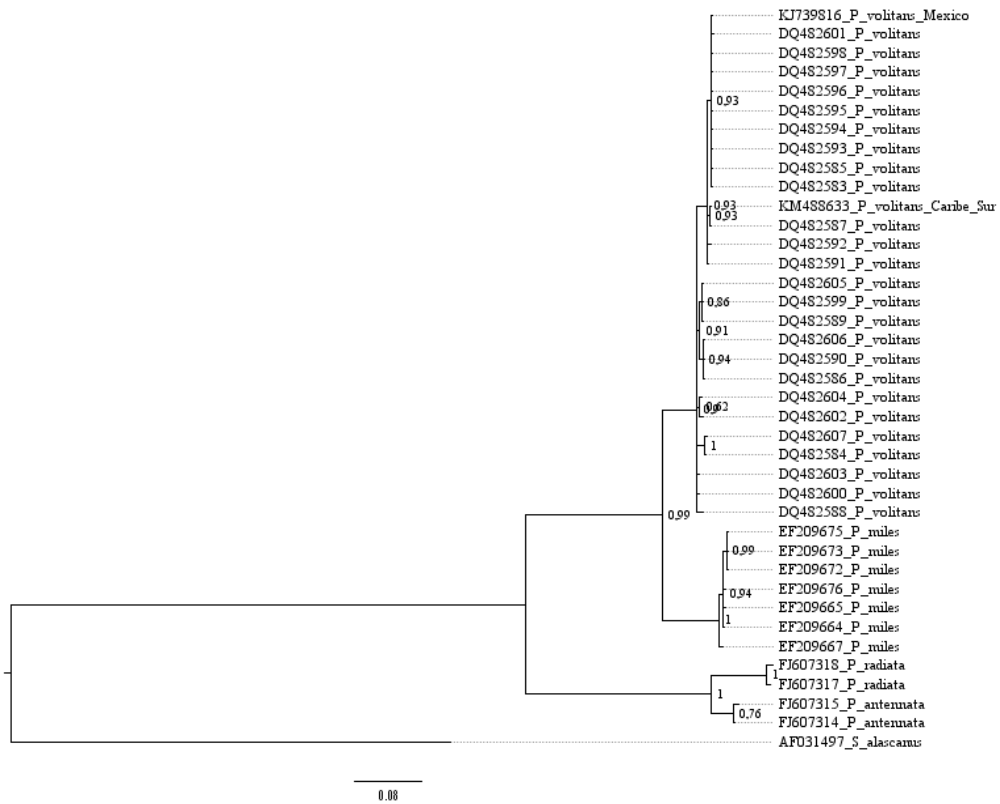


Fig. 4. Árbol obtenido a partir del método de inferencia bayesiana de un fragmento del gen mitocondrial *cytb* para secuencias disponibles del género *Pterois* y una especie de la familia Sebastidae (outgroup).

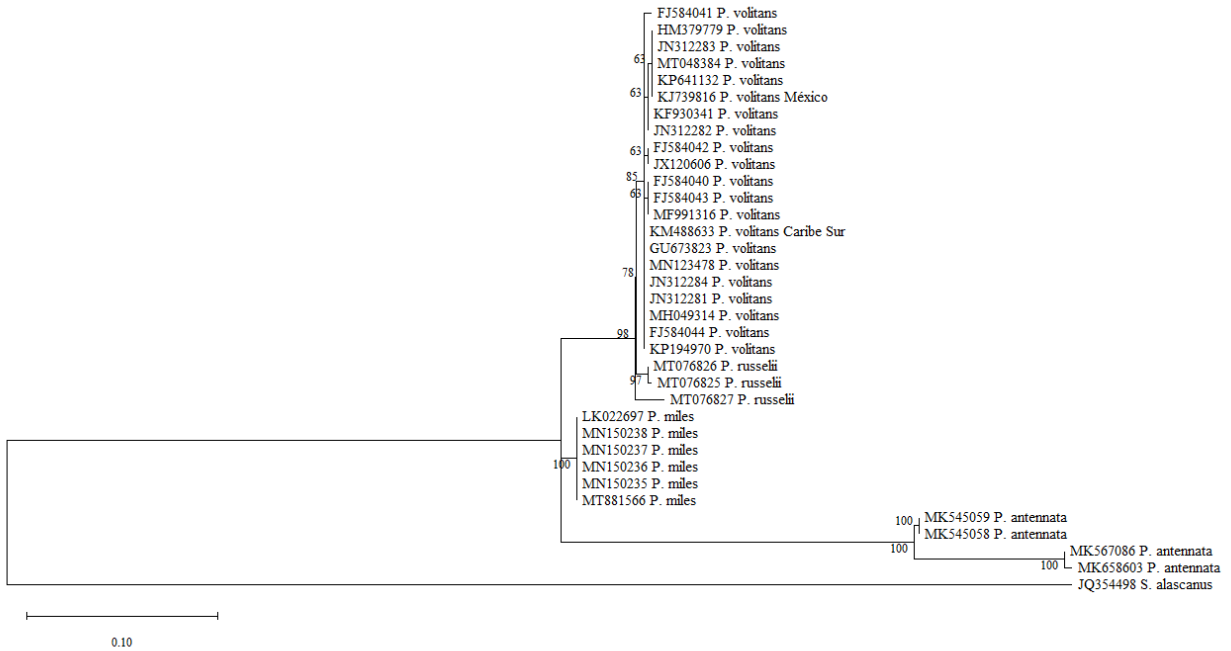


Fig. 5. Árbol obtenido a partir del método de máxima verosimilitud de un fragmento del gen mitocondrial COI para secuencias disponibles del género *Pterois* y una especie de la familia Sebastidae (outgroup).

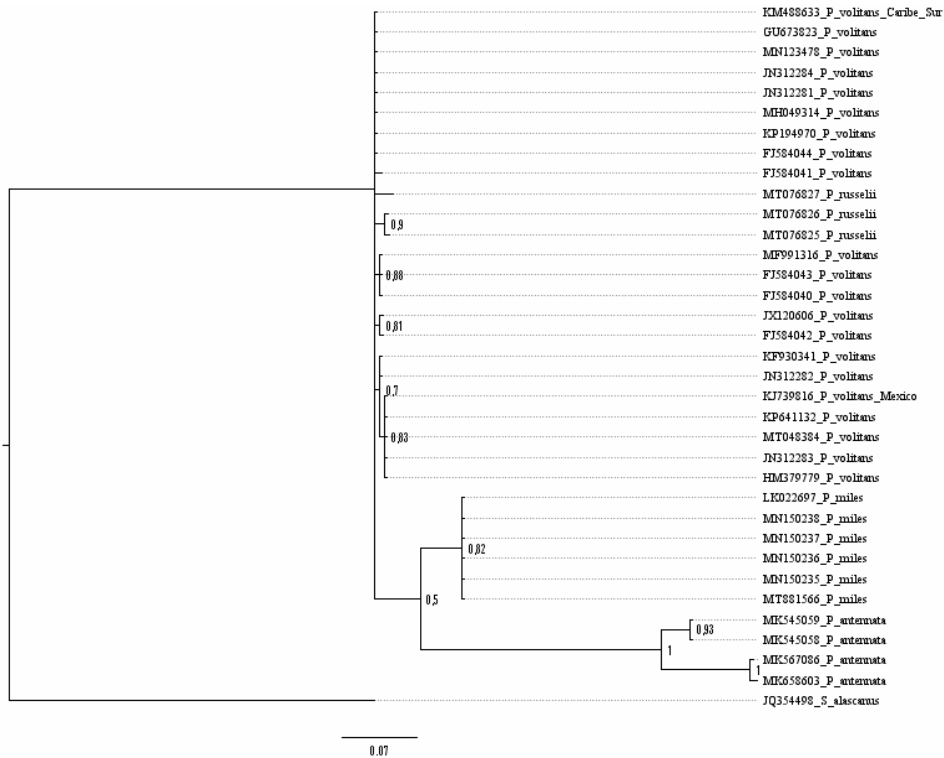


Fig. 6. Árbol obtenido a partir del método de inferencia bayesiana de un fragmento del gen mitocondrial COI para secuencias disponibles del género *Pterois* y una especie de la familia Sebastidae (outgroup).

sobre el éxito reproductivo de la especie (WHITAKER & JANOSIK 2020).

Así mismo, con base en lo señalado por HAMNER *et al.* (2007) a partir de *cytb*, el mitogenoma correspondiente al Caribe Sur correspondería al haplotipo de menor frecuencia en la invasión en el Atlántico occidental (i.e., haplotipo E), mientras que aquel generado en golfo de México se designó como el de mayor incidencia en dicho evento (i.e., haplotipo A), ambos con poblaciones nativas originarias de Indonesia, y, en menor medida para este último, de las Filipinas. De manera similar, con base en la región control de cada mitogenoma, el individuo del Caribe Sur corresponde al haplotipo H2 mientras que el de México corresponde al haplotipo H1. Aun cuando esta región ha sido ampliamente utilizada para hacer seguimiento a la invasión del pez león (FRESHWATER *et al.* 2009a; BETANCUR-R *et al.* 2011), las evidencias de hibridación interespecífica y pseudogenes en el genoma nuclear que no pueden ser diferenciados de la región mitocondrial, ha cuestionado su utilidad para la identificación de las especies y estudios filogeográficos (WHITAKER & JANOSIK 2020).

La limitación para diferenciar entre pseudogenes y genes funcionales puede solucionarse en genes mitocondriales que codifican proteínas porque presentan codones de paro; sin embargo, la hibridación interespecífica plantea la necesidad de utilizar genes nucleares no solo para discriminar las especies sino también para caracterizar mejor los patrones de invasión y la conectividad genética. En este contexto, WHITAKER & JANOSIK (2020) sugieren prestar cuidadosa atención a la elección del marcador molecular. Hasta ahora, la evidencia se ha obtenido mediante el uso de un gen nuclear (intrón 1 de la proteína ribosomal S7) y una combinación de métodos de secuenciación Sanger y genómica; mientras que el uso de SNPs nucleares de todo el genoma no ha logrado detectar hibridación (PÉREZ-PORTELA *et al.* 2018; BORS *et al.* 2019).

Los análisis mitocondriales de la invasión del pez león muestran claramente que el complejo de especie invasora está constituido por *P. volitans* y *P. miles* en el Atlántico noroccidental y ha sido afectado por un fuerte evento fundador (HAMNER *et al.* 2007). Así mismo, no se ha encontrado evidencia mitocondrial de la presencia de *P. miles* en el Caribe, confirmando los resultados registrados por FRESHWATER *et al.* (2009b), BETANCUR-R. *et al.* (2011) y BUTTERFIELD *et al.* (2015),

hecho que puede estar relacionado con el número inicial de individuos introducidos por especie.

Al realizar comparaciones entre las diferentes secuencias del gen mitocondrial *cytb* es posible afirmar que *P. volitans* constituye una especie hermana de *P. miles*, los cuales son claramente diferentes de *P. antennata* y *P. radiata*, que a su vez conforman otro grupo hermano, aunque con un mayor grado de divergencia (Figuras 3 y 4), lo cual es consistente con los resultados encontrados en los análisis filogenéticos realizados para varias especies de scorpaenidos (FRESHWATER *et al.* 2009b). Al igual que en el gen *cytb*, el análisis de la región COI agrupó a las especies relacionadas *P. antennata* y *P. radiata*, lo cual permite afirmar su cercanía evolutiva.

Al revisar el gen COI fue posible evidenciar la relación estrecha entre *P. russelli* y *P. volitans* dada su inclusión en el mismo grupo hermano de *P. miles*. Estas relaciones analizadas en conjunto con genes nucleares llevaron a WILCOX *et al.* (2018), a proponer que *P. volitans* corresponde a un híbrido producto de procesos de introgresión entre *P. miles* y *P. russelli* del Indo-Pacífico, el cual ha experimentado retro cruzamientos. En este contexto, se plantea que la heterosis estaría relacionada con la magnitud en el área de invasión de este híbrido.

En resumen, los análisis mitocondriales han proporcionado las primeras pistas sobre la evolución de la invasión del pez león en el Atlántico occidental y han puesto en evidencia la estructura conservada de los mitogenomas en el complejo *P. miles/P. volitans*, los cuales exhiben altos niveles de polimorfismo de nucleótidos simples, característica que parece ser generalizada en los miembros de familia Scorpaenidae. Varios estudios tanto en las zonas de origen como en los rangos de invasión han permitido revelar diferentes aspectos evolutivos del pez león que evidencian complejos de especies del género *Pterois* correspondientes a la cuenca del Índico (*P. antennata* y *P. radiata*) y otra al Pacífico occidental (*P. miles/P. volitans*). Además, y aun cuando resulta aún controvertido, varias líneas de evidencia sugieren que *P. volitans* corresponde a un híbrido entre *P. russelli* y *P. miles*; por lo tanto, la pronta integración de diferentes aproximaciones evolutivas y taxonómicas son requeridas para profundizar en el entendimiento de estos complejos de especies.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo fue financiado parcialmente por Colciencias, proyecto 1361-521-28271. Contribución No. 534 del Instituto para el Estudio de las Ciencias del Mar (Cecimar) de la Universidad Nacional de Colombia sede Caribe.

REFERENCIAS

- ACERO P., A., D. BUSTOS-MONTES, P.P. QUINTERO, C.J. POLO-SILVA & A. SANJUAN MUÑOZ. 2019. *Feeding habits of Pterois volitans: a real threat to Caribbean coral reef biodiversity*. En: Makowski, C. & C.W. Finkle (Eds.) *Impacts of Invasive Species on Coastal Environments*. Springer, Cham, Switzerland. 269-314.
- ALBINS, M. A. 2011. *Effects of the invasive Pacific red lionfish Pterois volitans on native Atlantic coral-reef fish communities*. PhD Tesis. Oregon State University.
- ALBINS, M. A. 2013. Effects of invasive Pacific red lionfish *Pterois volitans* versus a native predator on Bahamian coral-reef fish communities. *Biol. Inv.* 15(1): 29-43.
- ALBINS, M. A. 2015. Invasive Pacific lionfish *Pterois volitans* reduce abundance and species richness of native Bahamian coral-reef fishes. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 522: 231-243.
- BADII, M. H. & J. LANDEROS. 2007. Invasive species or the third horseman of environmental apocalypses, a threat to sustainability. *Internat. J. Good Cons.* 2(1): 39-53.
- BAX, N., A. WILLIAMSON, M. AGUERO, E- GONZÁLEZ & W. GEEVES. 2003. Marine invasive alien species: a threat to global biodiversity. *Mar. Pol.* 27(4): 313-323.
- BETANCUR-R, R., A. HINES, A. ACERO, G. ORTÍ, A. E. WILBUR & D.W. FRESHWATER. 2011. Reconstructing the lionfish invasion: insights into Greater Caribbean biogeography. *J. Biogeogr.* 38(7): 1281-1293.
- BORS, E. K., S. HERRERA, J.A. MORRIS JR & T. M. SHANK. 2019. Population genomics of rapidly invading lionfish in the Caribbean reveals signals of range expansion in the absence of spatial population structure. *Ecol. Evol.* 9(6): 3306-3320.
- BUTTERFIELD, J. S., E. DÍAZ-FERGUSON, B. R. SILLIMAN, J. W. SAUNDERS, D. BUDDO, A. A. MIGNUCCI-GIANNONI, L. SEARLE, A. C. ALLEN & M. E. HUNTER. 2015. Wide-ranging phylogeographic structure of invasive red lionfish in the Western Atlantic and Greater Caribbean. *Mar. Biol.* 162(4): 773-781.
- CAMACHO, C., T. MADDEN, N. MA, T. TAO, R. AGARWALA & A. MORGULIS. 2008. BLAST command line applications user manual, BLAST®. National Center for Biotechnology Information (US), Bethesda, USA. 37 p.
- CATANESE, G, C. INFANTE & M. MANCHADO. 2008. Complete mitochondrial DNA sequences of the frigate tuna *Auxis thazard* and the bullet tuna *Auxis rochei*. *DNA Seq.*, 19(3): 159-166. <http://doi.org/10.1080/10425170701207117>
- CÔTÉ, I. M., S. J. GREEN, J. A. MORRIS JR, J. L. AKINS & D. STEINKE. 2013. Diet richness of invasive Indo-Pacific lionfish revealed by DNA barcoding. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 472: 249-256.
- DEL RÍO-PORTILLA, M. A., C.E. VARGAS-PERALTA, S. MACHKOUR-M'RABET, Y. HÉNAUT & F. J. GARCÍA-DE-LEÓN. 2016. Lionfish, *Pterois volitans* Linnaeus 1758, the complete mitochondrial DNA of an invasive species. *Mitoch. DNA Part A* 27(2): 1423-1424.
- DRAY, L., M. NEUHOF, A. DIAMANT & D. HUCHON. 2016. The complete mitochondrial genome of the devil firefish *Pterois miles* (Bennett, 1828) (Scorpaenidae). *Mitoch. DNA Part A*, 27(1): 783-784.
- ÈME, D., A.M. ANDERSON, C.D. STRUTHERS, C.D. ROBERTS & L. LIGGINS. 2019. An integrated pathway for building regional phylogenies for ecological studies. *Global Ecol. Biogeogr.* 28(12): 1899-1911.
- FRESHWATER, D.W., A. HINES, S. PARHAM, A. WILBUR, M. SABAOUN, J. WOODHEAD... & C.B. PARIS. 2009a. Mitochondrial control region sequence analyses indicate dispersal from the US East Coast as the source of the invasive Indo-Pacific lionfish *Pterois volitans* in the Bahamas. *Mar. Biol.* 156(6): 1213-1221.
- FRESHWATER, D.W., R. M. HAMNER, S. E. PARHAM & A. E. WILBUR. 2009b. Molecular evidence that the lionfishes *Pterois miles* and *Pterois volitans* are distinct species. *J. NC Acad. Sci.* 39-46.
- GONG, L., L.Q. LIU, B. Y. GUO, Y.Y. YE & Z. M. LÜ. 2017. The complete mitochondrial genome

- characterization of *Thunnus obesus* (Scombriformes: Scombridae) and phylogenetic analyses of *Thunnus*. *Cons. Gen. Res.*, 9(3): 379-383.
- HAMNER, R. M., D. W. FRESHWATER & P. E. WHITFIELD. 2007. Mitochondrial cytochrome b analysis reveals two invasive lionfish species with strong founder effects in the western Atlantic. *J. Fish Biol.* 71: 214-222.
- KIM, I. C., H.S. KWEON, Y.J. KIM, C.B. KIM, M.C. GYE, W.O. LEE ... & J.S. LEE. 2004. The complete mitochondrial genome of the javeline goby *Acanthogobius hasta* (Perciformes, Gobiidae) and phylogenetic considerations. *Gene*. 336(2): 147-153.
- KUMAR, S., G. STECHER, M. LI, C. KNYAZ & K. TAMURA. 2018. MEGA X: molecular evolutionary genetics analysis across computing platforms. *Mol. Biol. Evol.* 35(6): 1547.
- MACK, R.N., D. SIMBERLOFF, W.M. LONSDALE, H. EVANS, M. CLOUT & F. BAZZAZ. 2000. Invasiones biológicas: causas, epidemiología, consecuencias globales y control. *Top. Ecol.* 5: 1-53.
- MARGULIES, M., M. EGHOLM & W. ALTMAN. 2005. Genome sequencing in microfabricated high-density picolitre reactors. *Nature* 437:376-380. <https://doi.org/10.1038/nature03959>
- MIYA, M. & M. NISHIDA. 1999. Organization of the mitochondrial genome of a deep-sea fish, *Gonostoma gracile* (Teleostei: Stomiiformes): first example of transfer RNA gene rearrangements in bony fishes. *Mar. Biotechnol.* 5: 416-426.
- NYLANDER, J. A. A. 2004. MrModeltest v2. Evolutionary Biology Centre, Uppsala University, Suecia.
- PANG, J., Q. CHENG, D. SUN, H. ZHANG & S. JIN. 2016a. The sequence and organization of complete mitochondrial genome of the yellowfin tuna, *Thunnus albacares* (Bonnaterre, 1788). *Mitochondr. DNA Part A* 27(5): 3111-3112.
- PANG, J., Q. CHENG, D. SUN, H. ZHANG & S. JIN. 2016b. The complete mitochondrial genome sequence of *Thunnus alalunga* (Bonnaterre, 1788). *Mitochondr. DNA Part A* 27(6): 4189-4190.
- PÉREZ-PORTELA, R., A. BUMFORD, B. COFFMAN, S. WEDELICH, M. DAVENPORT, A. FOGG, ... & M. F. OLEKSIK. 2018. Genetic homogeneity of the invasive lionfish across the northwestern Atlantic and the Gulf of Mexico based on single nucleotide polymorphisms. *Scient. Rep.* 8(1): 1-12.
- RAMBAUT, A. 2017. FigTree-version 1.4. 3, a graphical viewer of phylogenetic trees. <http://tree.bio.ed.ac.uk/software/figtree>.
- RONQUIST, F. & J. P. HUELSENBECK. 2003. MrBayes 3.1: Bayesian phylogenetic inference under mixed models. *Bioinformatics* 19(12): 1572-1574.
- RUTHERFORD, K., J. PARKHILL, J. CROOK, T. HORSNELL, P. RICE, M.A. RAJANDREAM & B. BARRELL. 2000. Artemis: sequence visualization and annotation. *Bioinformatics*, 16(10): 944-945
- SATOH, T. P., Y. SATO, N. MASUYAMA, M. MIYA & M. NISHIDA. 2010. Transfer RNA gene arrangement and codon usage in vertebrate mitochondrial genomes: a new insight into gene order conservation. *BMC Gen.* 11(1): 1-10.
- SATOH, T. P., M. MIYA, K. MABUCHI & M. NISHIDA. 2016. Structure and variation of the mitochondrial genome of fishes. *BMC Gen.* 17(1): 1-20.
- SWOFFORD, D. L. 2002. PAUP: phylogenetic analysis using parsimony, version 4.0 b10. Sunderland (MA): Sinauer Associates.
- WHITAKER, J. M. & A.M. JANOSIK. 2020. Missing the mark (er): pseudogenes identified through whole mitochondrial genome sequencing provide new insight into invasive lionfish genetics. *Conserv. Gen.* 21(3): 467-480.
- WILCOX, C. L., H. MOTOMURA, M. MATSUNUMA & B.W. BOWEN. 2018. Phylogeography of lionfishes (*Pterois*) indicate taxonomic over splitting and hybrid origin of the invasive *Pterois volitans*. *J. Her.* 109(2): 162-175.
- XU, T. J., Y. Z. CHENG, X. Z., LIU, G. SHI & R. X. WANG. 2011. The complete mitochondrial genome of the marbled rockfish *Sebastes marmoratus* (Scorpaeniformes, Scorpaenidae): Genome characterization and phylogenetic considerations. *Mol. Biol.* 45(3): 392-403.

RECIBIDO: MAYO 2021

ACEPTADO: AGOSTO 2021

PRIMER REGISTRO DEL CUCLILLO DE MANGLAR (*Coccyzus minor*) EN LA ISLA DE MARGARITA, ESTADO NUEVA ESPARTA, VENEZUELA

ANAHY MARCANO¹, GILBERTO FIGUEROA¹, ZENaida MARTÍNEZ¹ & ROSAURO NAVARRO^{2*}

¹Dirección Regional de INPARQUES-Nueva Esparta. anahymarcano@gmail.com

¹Dirección Regional de INPARQUES-Nueva Esparta. gibo35@gmail.com

¹Dirección Regional de INPARQUES-Nueva Esparta. nen3angelito@gmail.com

²Grupo de Investigaciones Ornitológicas

* autor de correspondencia: rosauronavarro1951@gmail.com

Orcid: 0000 0001 7181 0113

RESUMEN: Se registra por primera vez al Cuclillo de Manglar (*Coccyzus minor* GMELIN, 1788), mediante material fotográfico tomado en la laguna Las Marites (UTM 398719 Este-1205717 Norte), isla de Margarita. Los rasgos diagnósticos para su identificación se basaron en las descripciones y figuras de HILTY (2003) y A.O.U (1983), esto es, cola larga negra, con las puntas de las plumas blancas que le dan apariencia escalonada; anillo circuncular amarillo, pico oscuro, con la base inferior de la mandíbula amarilla; dorso gris parduzco y partes inferiores blanco opaco, que se tornan anteadas hacia la zona inferior del vientre. Este sería el segundo registro insular para Venezuela.

ABSTRACT: We obtained photographic material of Mangrove Cuckoo (*Coccyzus minor* GMELIN, 1788) in Las Marites lagoon (UTM 398719 Este-1205717 Norte), Margarita island. The identification was based on large, slender, and long-tailed graduated, below with large white terminal spots, scaled in appearance. Eying yellow, bill black, base of lower mandible yellow. Upperparts brownish gray. Opaque white lower underparts that become buffy towards the lower part of the belly. It is a new record for Margarita Island, and second insular record for Venezuela.

El Cuclillo de Manglar (*Coccyzus minor* Gmelin, 1788) se encuentra distribuido en ambas costas del sur de México y por Centroamérica hasta Colombia, Trinidad y la zona estuarina del río Amazonas. También en Florida (USA), Bahamas, Antillas Menores y Antillas Mayores (FRENCH 1976; BOND 1985). En Colombia se encuentra en la costa Caribe, en el archipiélago de San Andrés, Providencia y Santa Catalina. También ha sido registrada en el interior del país en el departamento de Caldas (HILTY & BROWN 2001); de igual modo, en la costa atlántica de Sudamérica hasta la desembocadura del río Amazonas (HILTY 2003).

Hasta ahora, sólo había dos registros en Venezuela del Cuclillo de Manglar, en el estado Delta Amacuro y el archipiélago Los Roques (HILTY 2003; BISBAL 2008; ASCANIO *et al.* 2017); sin embargo, recientemente, hubo un avistamiento en isla de Coche (S. SILVA y G. MARÍN com. pers.). En el estado Nueva Esparta se han realizado diversos estudios de inventario de avifauna terrestre y acuática, especialmente de las islas de Margarita y

Coche (*e.g.*, BISBAL 198; OVIOL 2008; GONZÁLEZ *et al.* 2008; GONZÁLEZ *et al.* 2010; SANZ *et al.* 2010; GONZÁLEZ *et al.* 2011a; GONZÁLEZ *et al.* 2011b; GONZÁLEZ *et al.* 2017; GONZÁLEZ *et al.* 2018), considerándose un total de 193 especies de aves presentes para el estado; sin embargo, en estos inventarios, la especie *C. minor* no había sido registrada; de hecho, es el segundo registro insular para Venezuela, pues inventarios realizados en otras entidades insulares venezolanas no lo señalan (*e.g.*, SANZ & OVIOL 2010; SANZ *et al.* 2010; MARÍN *et al.* 2011; BISBAL *et al.* 2018).

El día 22 de octubre del año 2019, durante una salida de campo para observación de aves, realizado en el Monumento Natural Laguna de Las Marites, en la isla de Margarita (Fig. 1), fue avistado con binoculares en repetidas oportunidades (entre las 7.30 h-10.00 h.) un individuo de color grisáceo con pico negro por encima y amarillo por debajo, en una zona de matorrales en el sector conocido como “María Cedeño” (UTM 398719 Este-1205717 Norte). Una vez obtenido el material

fotográfico, el individuo fue identificado como el cucúlido *C. minor*. Dicho individuo estuvo moviéndose regularmente en la misma área, entre las ramas de un árbol de “güíchere” (*Pithecelobium unguis-cati*), volando luego hacia los manglares.

La identificación se basó en las descripciones y figuras de HILTY (2003) y A.O.U (1983), esto es, cola larga negra, con las puntas de las plumas blancas que le dan apariencia escalonada; pico oscuro, con la base inferior de la mandíbula amarilla; dorso gris parduzco y partes inferiores blanco opaco, que se tornan anteadas hacia la zona inferior del vientre (Fig. 2).

Este reporte constituye el primer registro de la especie *C. minor* para el estado Nueva Esparta, elevando el número de especies de aves del estado Nueva Esparta a 194 y el de vertebrados a 270 especies. Eventualmente, el Cuclillo de Manglar estaría utilizando el corredor litoral atlántico oriental venezolano durante sus desplazamientos migratorios (HILTY 2003).

REFERENCIAS

AMERICAN ORNITHOLOGISTS' UNION (AOU). 1983. *Checklist of North American birds*. 6th ed. Am. Ornithol. Union. Washington, D.C. 464 pp.

ASCANIO D., RODRÍGUEZ G. & RESTALL R. 2017. *Birds of Venezuela. Helm Field Guide*. Bloomsbury Publishing. London, England. 592 pp.

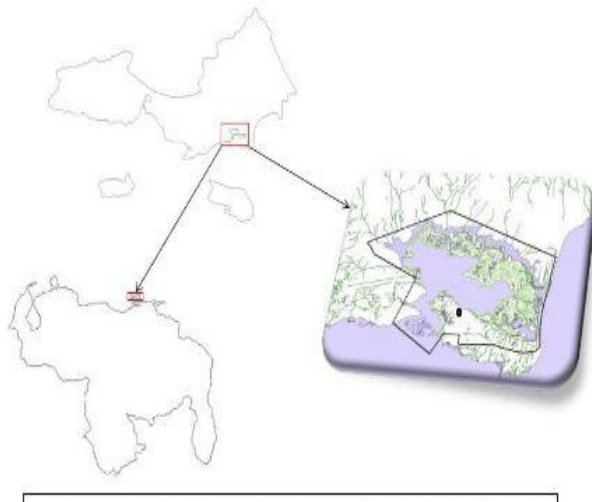


Fig. 1. Sitio del registro (punto oscuro), ubicado den el Monumento Natural Laguna de Las Marites, isla de Margarita, estado Nueva Esparta, Venezuela.

- BISBAL F. 1983. *Inventario preliminar de fauna de la isla de Margarita*. Serie Informes Técnicos MARNR-DGSIIA/IT/138. Caracas, Venezuela. 35 pp.
- BISBAL F. & RIVERO R. 2005. Notas sobre los vertebrados terrestres de la isla de Cubagua, Venezuela. *Mem. Fund. La Salle Cienc. Nat.* 65: 5–17.
- BISBAL F., RIVERO R., SALCEDO M. & CAMARGO E. 2018. Mamíferos y aves del archipiélago Los Testigos, Venezuela. *Acta Biol. Venez.* 38: 15–32.
- BOND, J. 1986. *Birds of the West Indies*. Fifth Ed. Collins. London. 256 pp.
- FFRENCH R. 1980. *A guide to the birds of Trinidad and Tobago*, 3rd ed. Harrowood Books. Valley Forge. Pennsylvania. 450 pp.
- GARCÍA M., CASLER C. & MÉNDEZ-WEIR E. 2008. Avifauna terrestre del bosque de manglar del Refugio de Fauna Silvestre Ciénaga de Los Olivitos, Venezuela. *Bol. Centro Invest. Biol.* 42: 521–549.
- GONZÁLEZ L.G., MARÍN G. & GONZÁLEZ R. 2008. Nuevos registros de aves acuáticas para la isla de Margarita, Venezuela. *J. Carib. Ornithol.* 21: 66–68.
- GONZÁLEZ L.G., NAVARRO R., MARÍN G. 2010. *Limnodromus scolopaceus* en Venezuela. *Cotinga* 32: 158–159.
- GONZÁLEZ L.G., MARÍN G., GONZÁLEZ J. 2011. Primer registro insular de *Calidris alpina* (Charadriiformes: Scolopacidae) en Venezuela. *Rev. Venez. Ornitol.* 1: 23–24.
- GONZÁLEZ L.G., MULLER D. & MARÍN G. 2011. Nuevos registros de especies de aves para la isla de Margarita, Venezuela. *Saber* 23: 174–176.
- GONZÁLEZ L.G. & MARÍN G. 2017. Primer registro de la Aguja Moteada (*Limosa fedoa*) para la isla de Margarita. *Bol. Inst. Oceanogr. Vzla.* 56: 3–7.
- GONZÁLEZ L.G. & MARÍN G. 2018. El Gavilán Maromero *Elanus leucurus* en la isla de Margarita. *Rev. Venez. Ornitol.* 8: 55–56.
- HILTY S.L. & BROWN W.L. 2001. *Guía de las aves de Colombia*. American Bird Conservancy, Universidad del Valle. Sociedad Antioqueña de Ornitología. Cali, Colombia. 1030 pp.
- HILTY S.L. 2003. *Birds of Venezuela*. Princeton University Press. Princeton, NJ, USA. 878 pp.



Fig. 2. Cuclillo de Manglar (*Coccyzus minor*), observado en el Monumento Natural Laguna de Las Marites, isla de Margarita.

- LENTINO M., LUY A. & BRUNI A. 1994. *Lista de las aves del Parque Nacional Archipiélago Los Roques y otras islas de las Dependencias Federales, Venezuela*.
- MARÍN G., CARVAJAL Y., VOGLAR J. & QUILARQUE E. 2011. Nuevos registros de especies de aves para isla La Tortuga, Venezuela. *Bol. Centro Invest. Biol.* 45: 77–84.
- OVIOL L. 2008. *Distribución y estatus actual de las aves acuáticas de la isla de Margarita*. Trab. Grad. Universidad Central de Venezuela. Caracas, Venezuela, 118 pp.
- SANZ V. & OVIOL L. 2010. Aves del archipiélago Los Frailes (Venezuela), con nuevos registros de especies y reproducción. *Mem. Fund. La Salle Ccs. Nat.* 2010 (“2009”) 172: 97–102.
- SANZ V., OVIOL L., MEDINA A. & MONCADA A. 2010. Avifauna del Estado Nueva Esparta, Venezuela: Recuento histórico y lista actual con nuevos registros de especies y reproducción. *Interciencia* 35: 329–339.

RECIBIDO: MARZO 2021

ACEPTADO: JUNIO 2021



Paine, Verano 2018

Mientras escuchaba al profesor Julio E. Pérez, me di cuenta que estaba al frente de una persona que me ilustraba con el sentido del deber ser de un pedagogo: *SI RECIBES BUENOS TALENTOS QUE SON IMPORTANTES EN TU VIDA, COMPARTELOS HUMILDEMENTE A OTROS; SEGURO SERAN LUCES A SEGUIR EN LA BÚSQUEDA DE HUELLAS QUE ORIENTAN HACIA LOS SANOS PROPÓSITOS DE LA VIDA.*

Dr. Osmar Nusetti, Cumaná, 2021

**Boletín del Instituto Oceanográfico de Venezuela
Vol. 60, N° 1 (2021)**

ISSN 0798-0639