

Universidad de San Carlos de Guatemala
Centro de Estudios del Mar y Acuicultura
Departamento de Estudios de Postgrado
Maestría en Ciencias Marinas y Costeras



Camarones de agua dulce de las familias Palaemonidae & Atyidae
del lago de Izabal, Guatemala

Juan Carlos Tejeda Mazariegos

Guatemala, noviembre de 2018



Universidad de San Carlos de Guatemala
Centro de Estudios del Mar y Acuicultura
Departamento de Estudios de Postgrado
Maestría en Ciencias Marinas y Costeras

Camarones de agua dulce de las familias Palaemonidae & Atyidae
del lago de Izabal, Guatemala

Juan Carlos Tejeda Mazariegos

Guatemala, noviembre de 2018

**Universidad de San Carlos de Guatemala -USAC-
Centro de Estudios del Mar y Acuicultura -CEMA-**

Consejo Directivo

Presidente	Dra. Juana Lorena Boix Morán
Secretaria	M. Sc. Irene Franco Arenales
Representantes Docentes	M. Sc. Erick Roderico Villagrán Colón Dr. Pedro Julio García Chacón
Representante del Colegio de Médicos Veterinarios, Zootecnistas y Acuicultores	Licda. Liliana Maricruz Maldonado Noriega
Representantes Estudiantiles	Br. Karol Rubí Rivas Díaz Br. Alejandra Raquel Contreras Perdomo

Consejo Académico del Departamento de Postgrado

Presidente	Dra. Juana Lorena Boix Morán Directora CEMA-USAC
Secretaria	M. Sc. Irene Franco Arenales Directora del Departamento de Postgrado
Coordinador Maestría en Ciencias Marinas y Costeras	M. Sc. Norma Edith Gil Rodas de Castillo Coordinador de Programa

Universidad de San Carlos de Guatemala
Centro de Estudios del Mar y Acuicultura
Departamento de Estudios de Postgrado

Camarones de agua dulce de las familias Palaemonidae & Atyidae
del lago de Izabal, Guatemala

TESIS

Presentada al Consejo Académico de CEMA, Departamento de Estudios
de Postgrado, en cumplimiento con los requisitos establecidos por el Sistema
de Estudios de Postgrado -SEP- y el Centro de Estudios del Mar y Acuicultura,
Universidad de San Carlos de Guatemala

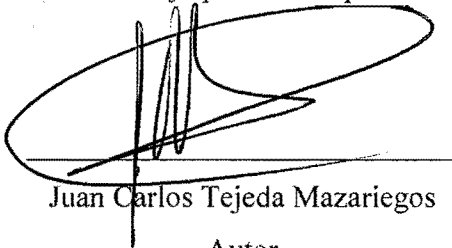
Por:

Juan Carlos Tejeda Mazariegos

Como requisito para optar al grado académico de
Maestro en Ciencias

Universidad de San Carlos de Guatemala
Centro de Estudios del Mar y Acuicultura
Departamento de Estudios de Postgrado

Trabajo presentado por



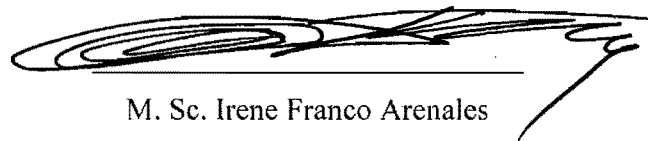
Juan Carlos Tejeda Mazariegos

Autor



PhD. Luis Manuel Mejía Ortiz

Asesor



M. Sc. Irene Franco Arenales

Directora del Departamento de Estudios de Postgrado



IMPRÍMASE



Dra. Juana Lorena Boix Morán

Directora



Agradecimientos

A Dios, por la oportunidad de poder alcanzar una etapa más en la vida, las energías y la sabiduría necesarias para lograr culminar este grado académico.

A la Universidad de San Carlos de Guatemala y el Centro de Estudios del Mar y Acuicultura, por abrirme nuevamente las puertas para estudiar en tan prestigiosa institución.

A la Universidad de Quintana Roo y el Doctor Luis Manuel Mejía Ortiz, por las herramientas, enseñanza y apoyo en la realización de este trabajo.

A mis padres y hermano, por siempre apoyarme en cada momento de la vida profesional y familiar.

A mis abuelos y familia, que siempre están al pendiente y son un apoyo en el camino profesional.

A mis amigos, que siempre están para apoyar y hacer del camino profesional más ameno y divertido compartiendo las experiencias del ámbito académico y laboral.

A la empresa Multiservicios Océano, por apoyarme en el crecimiento profesional ligado al ámbito laboral.

Resumen

El presente es una contribución al estudio de la fauna de carideos de agua dulce en Guatemala, el área principal de estudio fue el lago de Izabal y sus tributarios, en el departamento de Izabal, parte del Corredor Biológico del Caribe guatemalteco. El estudio estuvo basado en colectas de campo en los diferentes micro-ecosistemas dentro del lago y arroyos; plantas acuáticas, algas, fondos rocosos, raíces inundadas y fondos de arena. También la determinación de variables ambientales principales del hábitat de los carideos (oxígeno disuelto, % de saturación, temperatura, pH, conductividad y salinidad) en ríos y arroyos tributarios al Lago de Izabal en los meses de febrero y noviembre. Posterior a un análisis taxonómico detallado se identificó un total de 10 especies. Colectadas en 18 sitios diferentes. Las especies identificadas son; *Potimirim glabra* (Kingsley, 1878), *Palaemon pandaliformis* (Stimpson, 1871), *Palaemonetes octaviae* (Chace, 1972), *Atya scabra* (Leach, 1816), *Macrobrachium acanthurus* (Wiegmann, 1836), *Macrobrachium carcinus* (Linnaeus, 1758), *Macrobrachium olfersii* (Wiegmann, 1836), *Macrobrachium heterochirus* (Wiegmann, 1836) y *Macrobrachium rosebergii* (De Man, 1879), *Macrobrachium cernai* (Tejeda-Mazariegos, y Mejía-Ortiz, 2015).

Palabra clave: Camarones, Carideos, Agua dulce, Diversidad acuática.

Abstract

The present study is a contribution to knowledge about freshwater crustacean's fauna, approached in caridean shrimps of the Palaemonidae and Atyidae families in Guatemala. The study area was Lago de Izabal and tributaries, in Izabal province north-eastern of Guatemala. This study was based in field collects in all different micro-ecosystem into lake, such as; aquatic plants, algae's, rocks bottom, flood roots and sand bottom. Too was take the environment variables and register; (dissolved oxygen, % of saturation, temperature, pH, conductivity and salinity) in rivers and streams tributary to Izabal Lake in February and November months. Next to detailed taxonomic analysis were identify 10 different species. Collected in total of 18 sample sites; these species are; *Potimirim glabra* (Kingsley, 1878), *Palaemon pandaliformis* (Stimpson, 1871), *Palaemonetes octaviae* (Chace, 1972), *Atya scabra* (Leach, 1816), *Macrobrachium acanthurus* (Wiegmann, 1836), *Macrobrachium carcinus* (Linnaeus, 1758), *Macrobrachium olfersii* (Wiegmann, 1836), *Macrobrachium heterochirus* (Wiegmann, 1836) y *Macrobrachium rosenbergii* (De Man, 1879), *Macrobrachium cernai* (Tejeda-Mazariegos, y Mejía-Ortiz, 2015).

Key words: Shrimps, Caridean, Freshwater, Aquatic diversity.

Índice de contenido

1.	Introducción	1
2.	Marco Teórico	3
2.1	Lago de Izabal	3
2.1.1	Ubicación del área de estudio	3
2.1.2	Hidrología	3
2.1.3	Principales características del lago de Izabal	4
2.1.4	Clima	5
2.1.5	Historia geológica del área de estudio	5
2.2	Biología y taxonomía de los camarones de agua dulce	6
3.	Objetivos	12
3.1	Objetivo General	12
3.2	Objetivos Específicos	12
4.	Material y Métodos	13
4.1	Tipo de investigación:	13
4.2	Ubicación del área de estudio	13
4.3	Variables	15
4.4	Método	15
4.4.1	Muestreo y selección de muestra	15
4.4.2	Toma de variables ambientales	16
4.4.3	Análisis de la información	17
5.	Resultados	18
5.1	Especies colectadas e identificadas	18
5.2	Variables fisicoquímicas	23
6.	Discusión de resultados	29
7.	Conclusiones	35
8.	Recomendaciones	36
9.	Referencias bibliográficas	37

Índice de figuras

Figura 1. Mapa hidrológico del Lago de Izabal	4
Figura 2. Modelo de un crustáceo decápodo (Caridea)	7
Figura 3. Modelo de un crustáceo familia Palaemonidae	7
Figura 4. Modelo de un crustáceo familia Atyidae	9
Figura 5. Ubicación de la zona de muestreo y los sitios muestreos sobre el Lago de Izabal	14
Figura 6. Relación de los sitios de muestreo con las variables	24
Figura 7. Agrupación de los sitios de muestreo con base en los valores fisicoquímicos medidos	25
Figura 8. Tipos de hábitat identificados a través de la variable oxígeno para todos los sitios de muestreo	26

Índice de tablas

Tabla 1. Listado de ríos y riachuelos revisados durante la fase de campo	13
Tabla 2. Representación de las especies colectadas e identificadas del Lago de Izabal y tributarios	19
Tabla 3. Especies identificadas de las familias Palaemonidae y Atyidae	23
Tabla 4. Variables fisicoquímicas registradas en los sitios de muestreo	27

1. Introducción

Los camarones de las familias Palaemonidae y Atyidae, habitan en los ecosistemas dulceacuícolas y salobres; principalmente en las regiones tropicales y subtropicales del planeta (Rodríguez, 1981). Estos decápodos tienen un papel importante en la ecología y aportan un valor económico y alimenticio para las comunidades cercanas (Tejeda, 2014). El lago de Izabal, ubicado en el departamento de Izabal, representa uno de los humedales continentales con mayor importancia biológica, turística, social y económica, así como científica. La diversidad y riqueza biológica del Corredor Biológico del Caribe abarca también el medio acuático, un ejemplo de ello existe en la conexión directa con el mar Caribe por medio del amplio estero del Río Dulce, esta convergencia, da características únicas al ecosistema debido a la mezcla de condiciones y variables ambientales que se ven afectadas por cambios de mareas, crecientes de ríos que provocan fluctuaciones constantes en la salinidad (Autoridad para el Manejo Sostenible del Lago de Izabal [AMASURLI], 2010).

Estudios hidrobiológicos se han realizado en el área, especialmente de carácter limnológico (Fundación Defensores de la Naturaleza [FDN], 2003) de ictiofauna (Organización de las Naciones Unidas para la Educación, la Ciencia y la Cultura [UNESCO], y Universidad del Valle de Guatemala, 2005) y mastofauna acuática (Corona, 2012). Sin embargo, no se ha registrado puntualmente la fauna de crustáceos que habitan en este humedal de tanta importancia; el único estudio previo sobre los carideos de la zona fue realizado en 1952, donde se reporta la existencia de *Palaemon pandaliformis* (Holthuis, 1952). En dicho estudio también se menciona la presencia de camarones en ríos de la vertiente del Caribe tal es el caso de; *Macrobrachium heterochirus* en río Aguacapa, tributario del río Motagua en el departamento del Progreso, *Macrobrachium olfersii* en Río Dulce, Izabal, pudiendo sentar un precedente de las especies en las cuencas y vertientes al Mar Caribe.

El estudio y conocimiento de las especies relacionadas al ecosistema acuático es fundamental; principalmente para comprender la dinámica del ecosistema basado en el grado de diversidad de este, esto permite al estudio potencializar el área con nuevos registros e identificación de

poblaciones taxonómicamente nuevas, de las cuales debe iniciarse una línea de conocimiento e información que permita conservarlas y aprovecharlas sosteniblemente.

Se muestreo en 18 sitios en los ríos/arroyos tributarios al lago, donde se incluyeron también 5 puntos de muestreo (ríos Siete Altares, Sarstún, Las Escobas, Branch y Cueva del Tigre) alejados de la principal área de trabajo, estos fueron tomados en cuenta por la influencia de las migraciones y dinámica de las especies de camarones, esto con el objetivo de ampliar el conocimiento de estas. Realizándose dos muestreos en febrero y noviembre del año 2017. El objetivo principal es conocer la riqueza de especies de las familias de camarones de agua dulce Palaemonidae y Atyidae, identificando las variables ambientales; oxígeno disuelto, temperatura, pH, conductividad, saturación de oxígeno y salinidad donde habitan, logrando establecer en qué condiciones ambientales existen.

2. Marco Teórico

2.1 Lago de Izabal

2.1.1 Ubicación del área de estudio

La cuenca del lago de Izabal representa el cuerpo de agua léntico más grande del país, abarcando una superficie de 752.62 km². Teniendo una longitud en orientación oeste-este de 42 km. Donde en su extremo oeste desemboca el río Polochic (principal afluente), al noreste el lago drena al río Dulce, conduciendo y mezclando sus aguas en la bahía de Amatique en el mar Caribe.

2.1.2 Hidrología

El lago de Izabal representa el ecosistema léntico más grande de Guatemala, su cuenca está constituida principalmente por los ríos: Matanzas, Cahabón, y Polochic. Drena a la vertiente del Caribe a través del Río Dulce (Instituto Geográfico Nacional [IGN], 1973). Cuenta con aproximadamente 18 tributarios entre ríos, riachuelos y arroyos que drenan directamente al lago; abarcando los municipios de El Estor, Los Amates, Morales y Livingston (Figura 1).

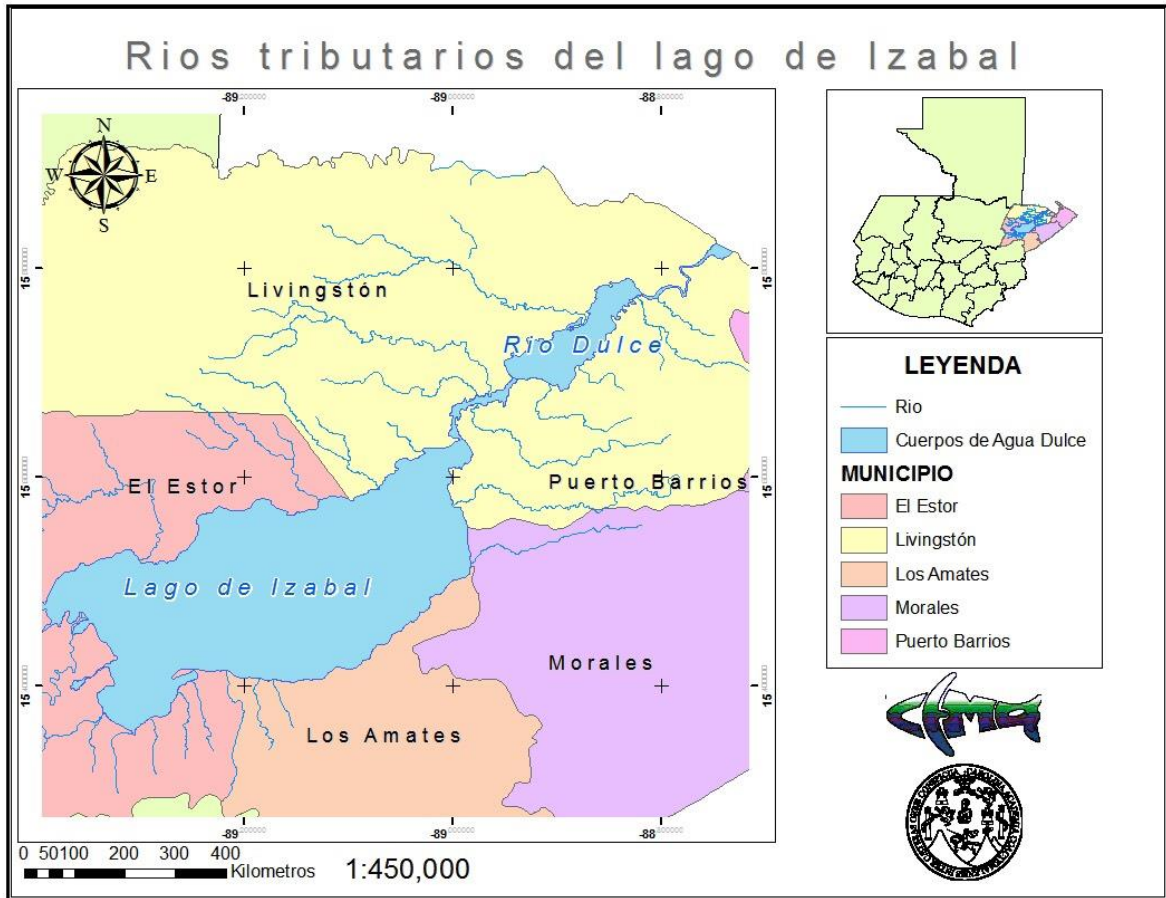


Figura 1. Mapa hidrológico del lago de Izabal (Adaptado y modificado de la cartografía digital del Instituto Geográfico Nacional)

2.1.3 Principales características del lago de Izabal

Lago de origen tectónico, según (Castañeda, 1995) es una cuenca formada por la depresión causada por la separación entre la placa norteamericana y la placa del Caribe. Batimétricamente el lago posee alrededor del 10% en profundidades menores a 5 m, conteniendo un total aproximado de 8,300 millones de m³ de agua; representando una relación de 10:1 entre el área de la cuenca y la superficie del lago. Con un tiempo de residencia del agua en el lago de 6.6 meses, prácticamente 0.55 veces de recambio total por año. Siendo una cuenca sensible a cambios ambientales por su gran extensión y poca profundidad que evita la estratificación (Brinson, & Nordlie, 1975).

Este cuerpo de agua se categoriza como un lago de tierras bajas, con una superficie ubicada a 10 msnm, una profundidad media de 12 m y la profundidad máxima de 17 m, esto indica que el mayor volumen de agua del lago está por debajo del nivel del mar. Entre los principales afluentes y tributarios del lago están. Municipio de El Estor: Túnico, Chimambeque, Zarco, Boquerón, Polochic, Suncal, Oscuro, El Chapín, Las Cotas. municipio de Los Amates: Las Limosnas, Las Espinas. Municipio de Livingston: Pito, Pedernales, San Marcos. Municipio de Morales: Amatillo (Figura 1).

2.1.4 Clima

Esta área experimenta estacionalidades relacionadas con los cambios en la precipitación y la temperatura. El invierno comienza en mayo y disminuye en los meses finales del año. Según los registros de diciembre para abril, es la época de menor presencia de lluvias. La precipitación promedio en la zona es de 2,500 mm anuales (Arrivillaga, 2002) y una temperatura media de 25.2°C (Instituto Nacional de Sismología, Vulcanología, Meteorología e Hidrología [INSIVUMEH], 1990), esto lo caracteriza como un bosque húmedo tropical (Arrivillaga, 2002).

2.1.5 Historia geológica del área de estudio

El lago de Izabal es una múltiple formación geológica entre tierras bajas y elevaciones montañosas, las zonas bajas del lago tienen su origen el cuaternario mientras que las sierras que lo rodean tienen un origen volcánico en el Cretácico y Jurásico de la era Mesozoica. El lago está rodeado por la Sierra de las Minas, la cual es el final de una cadena montañosa que divide el territorio del país de este a oeste, entre la zona volcánica y planicies costeras de la vertiente del Pacífico y las tierras bajas del norte. Por otro lado, la Sierra de Santa Marta encierra el extremo norte de lago convirtiéndolo en una zona potencialmente inundable por su elevada captación hídrica. Sumado a ello, el lago de Izabal y su trayectoria sobre el Río Dulce hasta su desembocadura en el mar Caribe se sitúan sobre terrenos bajos y con una alta conectividad con el ambiente marino.

2.2 Biología y taxonomía de los camarones de agua dulce

Familia Palaemonidae y Atyidae (CARIDEA: PLEOCYEMATA)

Orden taxonómico al que pertenecen las familias Palaemonidae y Atyidae:

Filum: Arthropoda

Sub-Filum: Crustacea

Clase: Malacostracea

Orden: Decapoda

Los decápodos incluyen más de 14,756 especies cuyas características son: un esqueleto externo formado principalmente por quitina, o caparazón que cubre de manera continua la cabeza y el tórax (cefalotórax) (Grave, et al., 2009). Este caparazón puede prolongarse hacia adelante en un estilete denominado rostrum. Presentan diversas espinas y surcos en sus regiones corporales. El cuerpo continúa con el abdomen, con diferente protección externa y adaptaciones funcionales según las especies. El cuerpo está dividido en: cabeza, tórax y abdomen. Que están formados por segmentos o metámeros, con una parte dorsal (terguitos), lateral (pleurito) y basal (esternito). Cada segmento posee un par de apéndices, y se disponen en el orden siguiente: 6 cefálicos: ojos, anténulas, antenas, mandíbulas, maxílulas primarias y secundarias. 8 torácicos: 3 maxilípedos de función masticadora y 5 pares de apéndices de función motriz (pereiópodos) de donde se denomina el orden Decapoda. También tienen 6 segmentos abdominales: 5 pares de apéndices con diferentes funciones según la especie (pleópodos). Las cuales pueden ser copular, retención de ovas, y adhesión al substrato, por último, un par prolongado que cumple funciones alimentarias y defensivas llamado telson (Meyer, 2014).

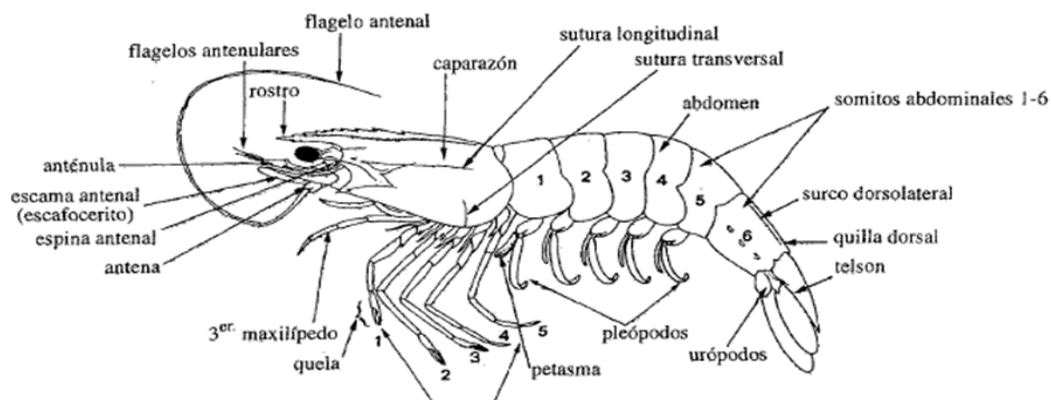


Figura 2. Modelo de un crustáceo decápodo (Caridea)
(Adaptado de Food and Agriculture Organization [FAO], 1998)

Sus características morfológicas y fisiológicas son muy variables en función de la adaptación a los diferentes nichos que ocupan. Hay bentónicos o pelágicos, que nadan o caminan, acuáticos o anfibios, sedentarios o migrantes, carnívoros o detritívoros, con o sin dimorfismo sexual (Holthuis, 1993).

Familia Palaemonidae

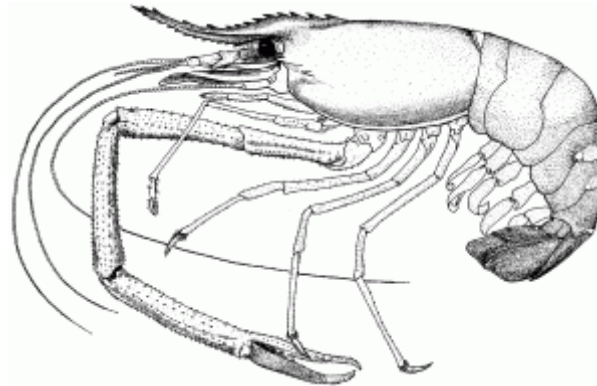


Figura 3. Modelo de un crustáceo familia Palaemonidae (Adaptado de Food and Agriculture Organization [FAO], 1998)

De las más conocidas familias de crustáceos que poseen géneros de agua dulce, pertenecen al orden Decapoda, y taxonómicamente se clasifican como:

Orden: Decapoda

Infraorden: Caridea

Familia: Palaemonidae

Los palaemonidos son descritos morfológicamente como gambas, con exoesqueleto fuerte y liso, rostro bien desarrollado generalmente dentado. Pereiópodos sin exopoditos, los dos primeros pares terminados en pinzas bien desarrolladas, con o sin dientes en el borde cortante; segundo par más grande y robusto que el primero, y con el carpo entero, no subdividido en artejos como en otras familias. Para las especies con el segundo par de pereiópodos bien desarrollados, estos se utilizan para la búsqueda de alimento, captura y defensa ante depredadores o competencia entre individuos de la población (Grave, Caí, & Anker, 2008).

La familia Palaemonidae incluye especies de aguas marina, salobre y dulce, esta presencia en tres tipos de ambientes diferentes también es reflejada en su abundancia de especies, representa una de las familias más diversas del Infraorden Caridea (Holthuis, 1993). Muchas de estas especies realizan migraciones entre los diferentes ambientes, movimientos que realizan principalmente por reproducción y crianza. Entre los principales géneros de la familia, podemos mencionar: *Brachycarpus* (marina); *Macrobrachium* (salobre-dulce); *Pseudopalaemon* (marina-salobre); *Cryphiops* (salobre-dulce); *Troglocubanus* (marina-salobre); *Palaemonetes* (salobre-dulce); *Alocaris* (marina-salobre); *Creasseria* (marina-salobre); *Leander* (marina); *Palaemon* (salobre-dulce); *Alburnia*; *Bechleja*; *Beurlenia*; *Coutierella*; *Exopalaemon*; *Leandrites*; *Leptocarpus*; *Micropsalis*; *Nematopalaemon*; *Propalaemon*; *Pseudocaridinella*; *Schmelingia*; *Troglindicus*; *Troglocubanus*; *Troglomexicanus*; *Urocaridella*; *Yongjiacaris*.

Debido a la puntualidad del trabajo, será necesario plantear la información únicamente de las especies continentales. Para los trópicos y subtropicos. Principalmente los géneros *Macrobrachium*, *Palaemon* y *Palaemonetes* quienes dominan los hábitats tierra adentro. Estos tres géneros, pueden ocupar diferentes tipos de ambientes dulceacuícolas; tales como estuarios, ríos, arroyos, lagos, lagunas y cavernas inundadas. Sin embargo, la mayoría depende de una conexión directa al mar para cumplir sus ciclos de vida, debido a que los estadios larvarios y el desarrollo de las primeras etapas de vida requieren de agua mezclada con iones del agua de mar, eso obliga a las especies a migrar río abajo para aguas salobres, a desovar y posteriormente retornar a los ambientes de agua dulce. Esta condición representa un vestigio evolutivo de su pasado marino (Anger, 2013).

Dependiendo la especie, las larvas se desarrollan en varios estadios que conllevan cambios morfológicos hasta convertirse en juveniles capaces de nadar contra corriente. Estas funcionan como alimento de otros depredadores en los canales y estuarios, cumpliendo una de varias funciones ecológicas de los camarones de agua dulce en el medio (Viveiros, Da Silva, & Martinelli, 2012).

El hábitat de estas especies puede ser variable, algunas se restringen únicamente a zonas costeras habitando en zonas de raíces de mangle a merced de las mareas, es decir con cambios de salinidad constantes. Otras especies más lejanas a la costa se caracterizan por habitar en ríos

caudalosos y rocosos en donde puedan disponer de refugios, regularmente son especies de mayor talla, debido a las migraciones contra corriente. Por otro lado, están las especies de zonas cársticas y manantiales, las cuales se caracterizan por ser de menor talla. Viviendo en ríos pequeños o arroyos, refugiados en raíces sumergidas y en pequeños orificios de la piedra caliza. Estas especies, regularmente del género *Macrobrachium* cumplen sus ciclos de vida sin realizar extensas migraciones y cambiando su estrategia reproductiva a un desarrollo larval abreviado, obviando la necesidad del agua marina mezclada para su sobrevivencia (Abele, 1989). Dentro de la familia Palaemonidae están las especies de gambas de mayor tamaño e importancia comercial, tanto en pesca como en producción acuícola.

Familia Atyidae



Figura 4. Modelo de un crustáceo familia Atyidae (Adaptado de Food and Agriculture Organization [FAO], 1998)

La familia de crustáceos que posee la mayor cantidad de géneros de agua dulce (Hobbs, 1982), al igual que los palaemonidos, pertenecen al orden Decapoda, y taxonómicamente se clasifican como:

Orden: Decapoda

Infraorden: Caridea

Familia: Atyidae

Camarones de talla menor, en comparación a la familia Palaemonidae, con una longitud máxima promedio de 110 mm (Melo, 2003). Según su morfología se identifican con las siguientes características; rostrum corto y poco elongado, no flexible unido al todo el cefalotórax,

caparazón sin estrillas o suturas laterales, sin surco cardíaco en el margen posterior. Ojos nunca largos que sobrepasen el caparazón, anténula con dos flagelos, sin artejo branquial, mandíbula con palpo, con un proceso molar no distintamente separado.

Segunda maxila con endito bien desarrollado, escafocerito con lóbulo proximal, envuelto en una serie de largas setas y extendiéndose dentro de la cámara branquial. Dos primeros pares de pereiópodos similares, dedos con quela usualmente terminando en setas tupidas, segundo par de pereiópodos con el carpo no dividido (Villalobos, 1960).

Ecológicamente; las especies de atyidos habitan principalmente en agua dulce, sin embargo, hay especies que realizan migraciones a estuarios de aguas salobres y existen las especies que habitan en sistemas cavernícolas de aguas subterráneas. Pueden habitar en la superficie de lagos, lagunas, manantiales, pozas de agua estancada a la salida de las cuevas y arroyos que fluyen a través de praderas abiertas y zonas de bosque tropical y subtropical. En los hábitats superficiales, los atyidos viven en los parches de hojarasca sobre substratos de roca, grava o arena. También se les puede encontrar bajo las piedras o entre la vegetación acuática en zonas de corriente. Camarones omnívoros, se alimentan colectando detritus de plantas, animales, bacterias y partículas de algas. La mayoría de las especies se alimentan acumulando partículas de alimento utilizando las setas plumosas de sus apéndices. Otras especies depredadoras emplean los garfios terminales del segundo par de pereiópodos para desgarrar materia orgánica y captura de presas (Smalley, 1963).

Aunque la mayoría de las especies de la familia son de agua dulce, la mayoría necesitan de la influencia de agua marina para el desarrollo larval. Sin embargo, tal como sucede en los Palaemonidos, existen las especies estrictamente continentales que pueden cumplir su ciclo de vida en agua dulce sin necesidad de realizar migraciones. Las hembras llevan los huevos bajo el abdomen empleando sus pleópodos para dar generar movimiento y pequeñas corrientes que sirvan para el intercambio gaseoso de los embriones. Las larvas plantónicas requieren de 25 a 40 días dependiendo de la especie para llegar a ser un juvenil (Ling, 1992).

La reproducción puede ser constante a lo largo del año, las hembras pueden ovarse luego de alcanzar la primera madurez sin importar la temporada. El dimorfismo sexual puede variar, debido a que en algunas especies como *Potimirim* sp, existe protoandrisimo (Smalley, 1963).

3. Objetivos

3.1 Objetivo General

- Identificar la fauna de camarones de agua dulce presente en el lago de Izabal y sus tributarios.

3.2 Objetivos Específicos

- Determinar la riqueza de especies de las familias de camarones de agua dulce Palaemonidae y Atyidae.
- Identificar las variables ambientales fisicoquímicas principales para el hábitat de los camarones de las familias Palaemonidae y Atyidae.

4. Materiales y Métodos

4.1 Tipo de investigación:

Investigación con enfoque cuantitativo; con un alcance exploratorio y descriptivo.

4.2 Ubicación del área de estudio

El lago de Izabal se ubica en el departamento de Izabal, por la ruta principal a 295 kilómetros de la Ciudad Capital, colindando al norte con las tierras bajas de Peten, al Suroeste con el departamento de Alta Verapaz, al sur con la Sierra de las Minas y al Noreste con el mar Caribe. La cuenca del lago se localiza entre; 15°03' - 15°52' latitud Norte y 88°41' - 90°34' latitud Oeste fue la delimitación del área de estudio donde se ubicaron los sitios de muestreo (Tabla 1; Figura 3).

Tabla 1.

Listado de ríos y riachuelos revisados durante la fase de campo

Sitio de muestreo	Localidad	Coordenadas geográficas Norte	Coordenadas geográficas oeste
Río El Boquerón (RB)	El Estor	15°33'57.7"	89°17'04.1"
Río El Zarco (RZ)	El Estor	15°33'25.9"	89°17'42.4"
Río Pedernales (RP)	El Estor	15°38'11.3"	89°02'33.7"
Río Maquina (RMq)	El Estor	89°02'33.7"	89°04'31.2"
Río Sumache (RS)	El Estor	15°36'20.3"	89°05'39.0"
Río Manaco (RMa)	El Estor	15°35'43.0"	89°07'22.9"
Punto Lago (L1)	El Estor	15°31'26.3"	89°19'46.1"
Río Remanso (RR)	El Estor	15°36'19.6"	89°06'26.8"
Río Manantial (RMn)	Agua caliente	15°34'59.9"	89°13'14.2"
Río Zarquito (RZrq)	Rio Oscuro	15°20'15.8"	89°21'34.3"
Río Chapín (RCh)	Chapín abajo	15°23'32.8"	89°15'59.5"
Río El Bongo (RB)	El Bongo	15°36'33.2"	89°11'10.2"

Río Santa Rosita (RSr)	El Estor	15°34'09.2"	89°15'44.6"
Río Las Escobas	Puerto barrios	15°41'06.6"	88°38'44.4"
Río Branche	Río Dulce	15°41'34.7"	89°00'39.7'
Río Siete Altares	Livingston	15°51'15.4"	89°47'30.8'
Río Sarstún	Livingston	15°52'56.1"	89°56'34.1'
Río Cueva del Tigre	Río Dulce	15°46'29.1"	88°48'45.1'

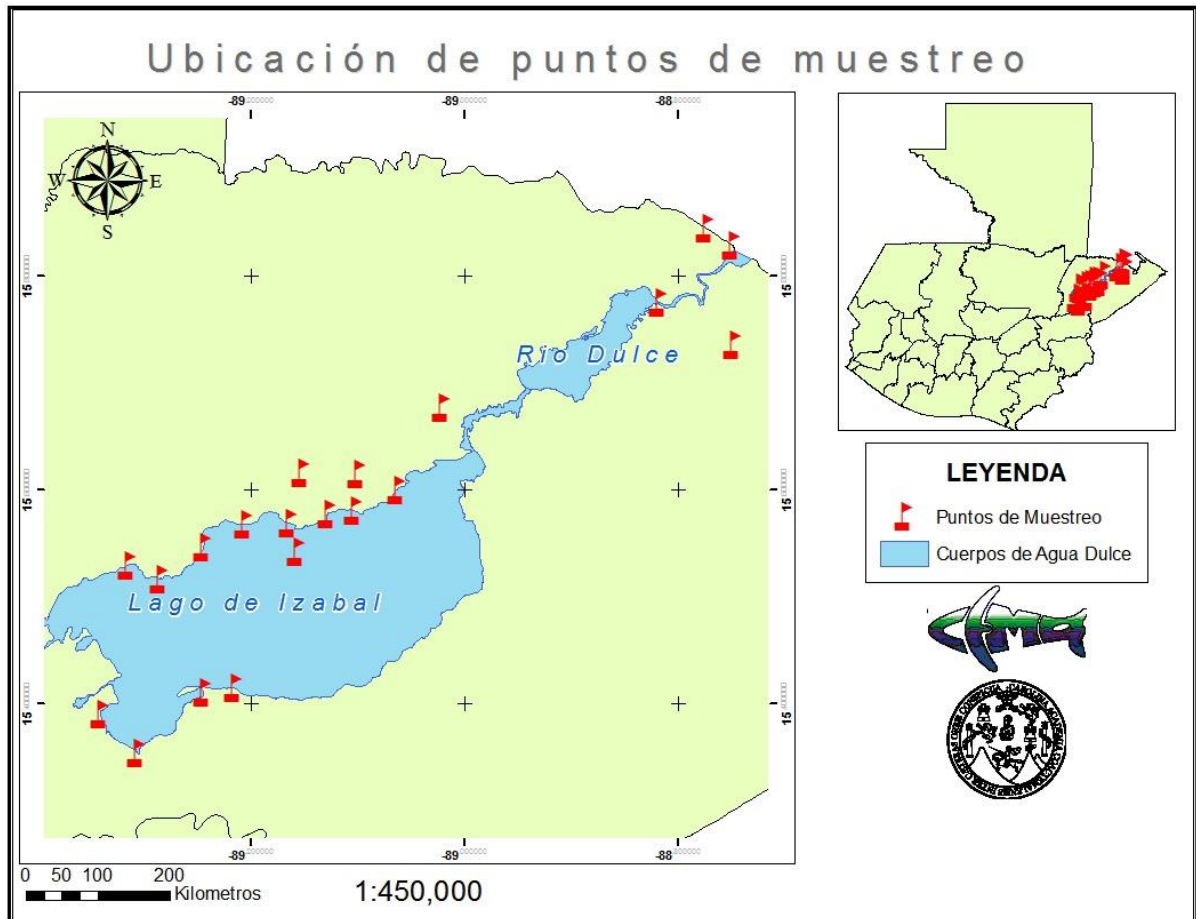


Figura 5. Ubicación de la zona de muestreo y los sitios muestreros sobre el lago de Izabal, tributarios y los puntos agregados por relación biológica en la dinámica de las especies estudiadas

Para el cauce principal de los ríos se realizaron 3 estaciones de muestreo con una distancia de 100 metros entre cada una, estableciendo la primera estación de muestreo en la zona de desembocadura al lago.

4.3 Variables

Variables independientes: parámetros ambientales (oxígeno disuelto, temperatura, pH, porcentaje de saturación, conductividad y salinidad).

Variables dependientes: distribución de las especies de camarones.

4.4 Método

4.4.1 Muestreo y selección de muestra

En el estudio se trabajó con todos los camarones de los ríos y pequeños arroyos tributarios al lago, que fluyen durante todo el año. Así como los encontrados hasta una profundidad de 10 m en el lago de Izabal, donde se colocaron trampas de tipo nasa langostera.

Se realizaron dos submuestreos; colocando trampas (dos por zona muestreada) para zona profunda del río y el empleo de una malla de 100 micrómetros tipo cedazo, manejada por dos personas, con el objetivo de realizar barridos sobre la hojarasca, caliza y sedimentos del fondo, en las zonas poco profundas y de menor corriente. Realizándose un mínimo de 20 barridos sobre el fondo y raíces sumergidas. La misma metodología se aplicó a los arroyos internos de la laguna, estableciendo 18 estaciones de muestreo donde se pudieron abarcar la mayoría de los microhábitats posibles; hojarasca, piedra caliza, raíces sumergidas, troncos, bajos de arena o fango. Es importante mencionar que no existe un tiempo establecido para el muestreo de camarones, debido que existen sitios de alta abundancia y sitios de baja, en los sitios de baja puede que los organismos estén presentes pero su disponibilidad para captura es limitada. Es por lo cual no se establece un tiempo de muestreo determinado por sitio, los camarones son capaces de crear camuflaje con el lecho del río o la vegetación acuática.

En la zona profunda; interna en el lago (10 metros) se trabajó con trampa nasa langostera. Colocando 5 trampas distribuidas en donde esté la vegetación acuática sumergida que les ofrece hábitat a estos camarones sobre un fondo de rocoso-arenoso, se fijaron por un tiempo de 48

horas con revisiones cada 12 horas. Posterior a cada monitoreo durante el tiempo establecido, los organismos capturados eran colectados y la trampa vaciada nuevamente. Se empleó como carnada la sardina de agua dulce o “pepesca” (*Astyanax* sp.) capturada del lago y cortada en trozos, los cuales se introducían en la caja de cosecha.

El criterio para selección de sitio de muestreo; fue identificar los posibles hábitats de los camarones, debido a que son especies capaces de realizar migraciones contra corriente e incluso fuera del agua, en busca de las condiciones más favorables o alimento. A diferencia con las larvas de macroinvertebrados y otros insectos acuáticos que pueden encontrarse distribuidos más ampliamente, camarones, langostinos y cangrejos pueden colonizar ciertas secciones del cuerpo de agua y dejar vacías otras. Es por ello que los muestreos fueron dirigidos a los sitios que favorezcan su existencia. Este comportamiento siempre mantiene las expectativas de encontrar especímenes en un segundo muestreo, en sitios donde inicialmente no se capturó ninguno.

Los camarones colectados fueron identificados taxonómicamente hasta nivel de especie, empleando claves de identificación dicotómicas para las diferentes familias Palaemonidae y Atyidae (Holthuis, 1952; Villalobos, 1943; Chace, 1972; Hobbs, & Hart, 1982) con la ayuda de equipo de disección, estereoscopio y microscopio. Trabajo que se realizó en el laboratorio de bioespeleología y carcinología de la Universidad de Quintana Roo Campus Cozumel, México y en el laboratorio de oceanografía y zoología acuática del Centro de Estudios del Mar y Acuicultura de la Universidad de San Carlos de Guatemala.

4.4.2 Toma de variables ambientales

Los parámetros ambientales; porcentaje de saturación, salinidad, oxígeno disuelto, temperatura, pH y conductividad fueron registrados *in situ* en cada una de las estaciones de muestreo sobre los ríos, de igual forma en cada sitio seleccionado en los muestreos sobre los arroyos. Se empleó una sonda multiparamétrica YSI550 para el registro de las variables ambientales.

4.4.3 Análisis de la información

El análisis de hábitat se realizó por medio del programa Software PRIMER V6 Plymouth Routines in Multivariate Ecological Research. Donde se incluyeron los parámetros fisicoquímicos y ambientales de cada sitio de colecta, con la finalidad de definir los diferentes hábitats existentes en la zona, a través del método ecológico multivariado.

Así también un análisis de componentes principales (PCA) y un análisis de escalas multidimensionales no paramétricos (MDS) con la finalidad de construir un dendrograma para identificar los sitios con características similares que permitan identificar los posibles hábitats existentes en el área de estudio y posteriormente su caracterización. El análisis de la distribución se realizó utilizando el programa de Arc Gis y los datos obtenidos por el GPS Garmin Etrex Vista Lat $\pm 1^{\circ}, 0.01', 0.01''$ Long $\pm 1^{\circ}, 0.01', 0.01''$.

5. Resultados

5.1 Especies colectadas e identificadas

Un total de 11 especies fueron colectadas, logrando la identificación de 10, en los 18 sitios de muestreo, las cuales son; *Potimirim glabra* (Kingsley, 1878), *Palaemon pandaliformis* (Stimpson, 1871), *Palaemonetes octaviae* (Chace, 1972), *Atya scabra* (Leach, 1816), *Macrobrachium acanthurus* (Wiegmann, 1836), *Macrobrachium carcinus* (Linnaeus, 1758), *Macrobrachium olfersii* (Wiegmann, 1836), *Macrobrachium heterochirus* (Wiegmann, 1836) *Macrobrachium rosebergii* (Man, 1879) y *Macrobrachium cernai* (Tejeda-Mazariegos, y Mejía-Ortiz, 2015) (Tabla 2). De las especies encontradas en los muestreos, la familia dominante fue Palaemonidae, siendo ocho especies de diez, identificadas de este grupo. La cual está compuesta por los camarones de agua dulce más grandes y representativos en términos económicos, sociales y culturales de las regiones. Tal es el caso de *Macrobrachium carcinus*, seguido de *Macrobrachium heterochirus* y *Macrobrachium acanthurus*. Tres especies ubicadas en los ríos y esteros de las cuencas vertientes al Océano Atlántico, *Macrobrachium carcinus* puede habitar cientos de kilómetros río arriba, desde partes de elevación de hasta 500 msnm. Dentro de los palaemonidos fueron encontrados también especies menores en talla; como *Macrobrachium olfersii*, *Macrobrachium cernai*, *Palaemon octaviae* y *Palaemon pandaliformis* especies de nichos ecológicos pequeños que abarcan poca área dentro de un cuerpo de agua. La familia Atyidae; fue representada por las especies *Potimirim glabra* y *Atya scabra* posiblemente las únicas que habitan en la zona del Caribe de Guatemala.

Tabla 2.

Representación de las especies colectadas e identificadas del lago de Izabal y tributarios.

Representación del organismo más desarrollado de la especie encontrado



Macrobrachium carcinus



Macrobrachium acanthurus



Macrobrachium olfersii



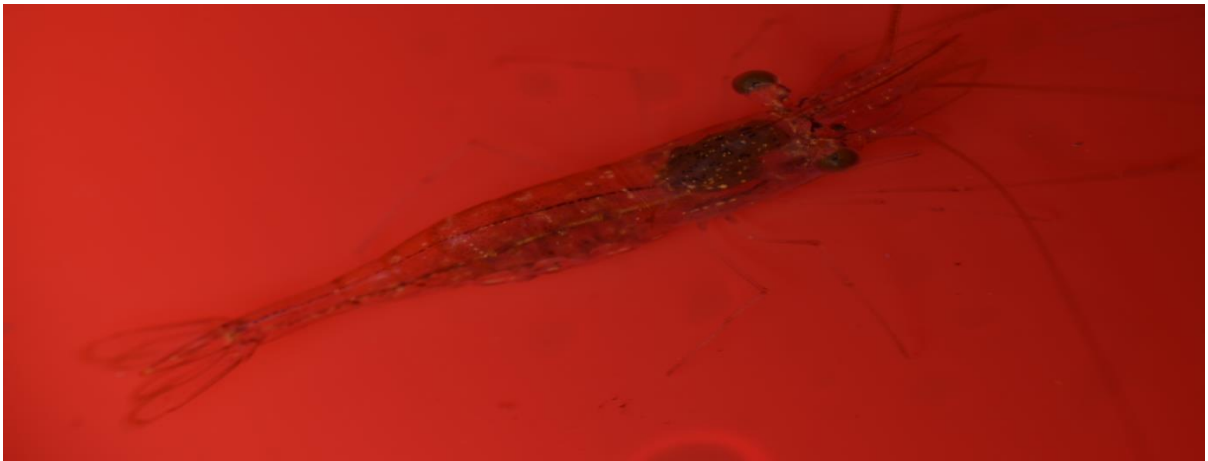
Macrobrachium heterochirus



Macrobrachium rosebergii



Macrobrachium cemaï



Palaemonetes octaviae



Palaemon pandaliformis



Atya scabra



Potimirim glabra

Únicamente 4 arroyos que desembocan al lago por el lado del municipio de Morales no pudieron ser monitoreados en ambas colectas debido a conflictos sociales en el área, que ponían en riesgo la seguridad del equipo de investigación, también existieron sitios con total ausencia de camarones utilizando todas las técnicas de colecta, como se presenta en la Tabla 3.

Tabla 3.

Especies identificadas de las familias Palaemonidae y Atyidae.

No.	Especies	RB	RZ	RP	RMq	RS	RMa	L1	RR	RMa	RZr	RCh	RBl	RpR	RBr	RCt	RSa	RSr	RLe
1	<i>Macrobrachium carcinus</i>	+	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	+
2	<i>Macrobrachium acanthurus</i>	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	+	+	-	+	-
3	<i>Macrobrachium olfersii</i>	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-
4	<i>Macrobrachium heterochirus</i>	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
5	<i>Macrobrachium rosenbergii</i>	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	+	-	-	+	-
6	<i>Macrobrachium cemaï</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+
7	<i>Palaemon octaviae</i>	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-
8	<i>Palaemon pandaliformis</i>	-	-	-	-	-	-	+	-	-	+	-	-	-	+	-	-	-	-
9	<i>Atya scabra</i>	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-
10	<i>Potimirim glabra</i>	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	+	+	+	-	+
11	<i>Macrobrachium sp.</i>	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

5.2 Variables fisicoquímicas

Los datos de las variables oxígeno disuelto, % de saturación, temperatura, pH, conductividad y salinidad (Tabla 4), fueron estandarizados para permitir el análisis de componentes principales, en base al cual se determinó que las variables de oxígeno disuelto, temperatura, pH y % de saturación son los de mayor afinidad para la mayoría de los sitios muestreados.

Separándose algunos sitios por las variables conductividad y salinidad dentro del grupo (Figura 2). Este primer análisis sirve de base para identificar una interacción estadísticamente probada a través de la prueba no paramétrica de una vía ANOSIM para establecer las similitudes de los sitios; basado en la variación de las variables ambientales, lo que conlleva al análisis de la segunda grafica (Figura 3).

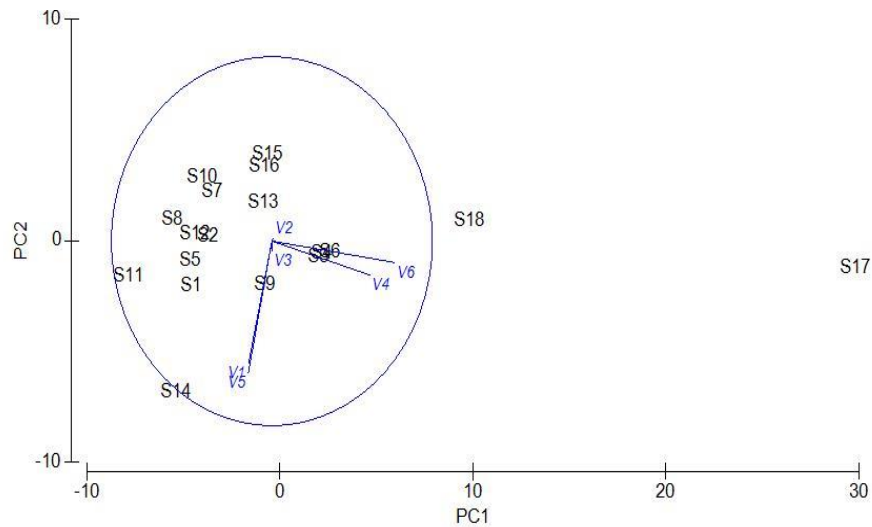


Figura 6. Relación de los sitios de muestreo con las variables (V1=Oxígeno disuelto, V2=% de saturación, V3=pH, V4=Temperatura, V5=Conductividad, V6=salinidad)

Con base en el primer análisis de componentes principales, que evidencian las afinidades de los sitios de muestreo de las seis variables ambientales medidas en campo, pudiéndose observar el comportamiento afín del oxígeno disuelto y la conductividad separados del grupo de la saturación y salinidad, los cuales están en mayor relación al otro subgrupo del pH y temperatura.

Se puede observar que la mayoría de los sitios se encuentran en el área de influencia de todas las variables, en excepción a los sitios (11, 14, 17 y 18) indicando que existe al menos una variable cuya magnitud o rareza los separa del grupo principal, en este caso puede evidenciarse según la gráfica que el oxígeno disuelto, conductividad y salinidad son los factores que aíslan a estos sitios.

Un segundo análisis de agrupamiento utilizando el método de grupos promedio, en el cual se evidencian dos grandes grupos entre los sitios de muestreo; separando por completo las estaciones; (A) río Sarstún, y río Chapín de las estaciones de muestreo; (B) río Remanso, río El Bongo, río Boquerón, río Sumache, río Manaco, río Manantial, río Pedernales, río Maquina, río Zarco, río Zarquito, Punto Lago, río Siete Altares y río Branche, río Prieto, río las Escobas y el río Cueva del Tigre.

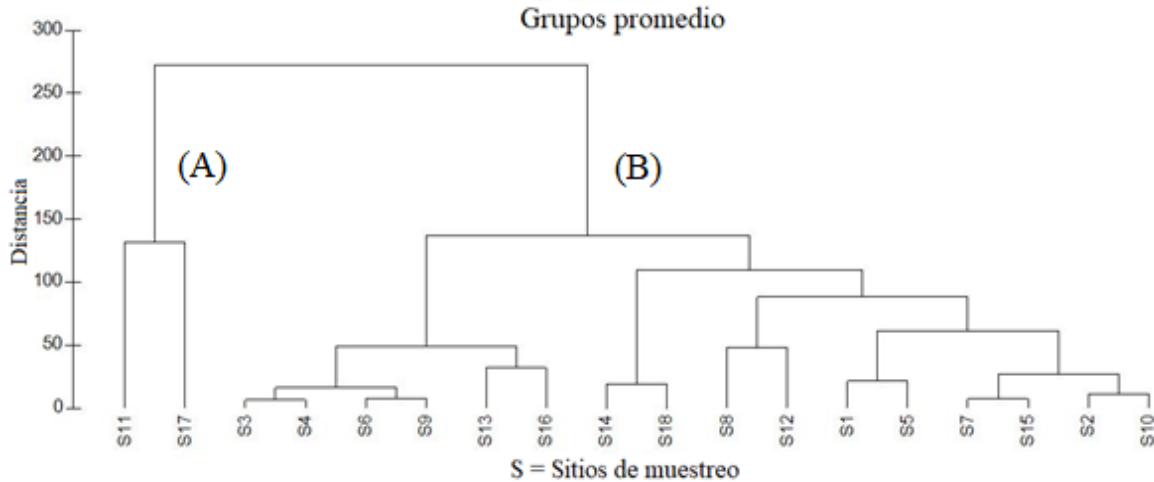


Figura 7. Agrupación de los sitios de muestreo con base en los valores fisicoquímicos medidos, utilizando el método de Grupos Promedio.

S1=Boquerón, S2=río Zarco, S3=río Pedernales, S4=Maquina, S5=Sumache, S6=río Manaco, S7=Punto Lago, S8=río Remanso, S9=río Manantial, S10=río Zarquito, S11=río Chapín, S12=río Bongo, S13=río Santa Rosita, S14=río Las Escobas, S15=río Branche, S16=río Siete Altares, S17=río Sarstún y S18=río cueva del Tigre

El análisis de dendrograma, muestra la separación de dos grupos principales en la gráfica (A) y (B), esta separación puede darse por la fluctuación parcial o continua de una o más variables ambientales. El grupo (A) se formó por los sitios de muestro río Chapín (S11) y río Sarstún (S17), estos cuerpos de agua no muestran una similitud representativa, incluso difieren considerablemente entre sí, sin embargo, el análisis los separa del resto lugares. Mientras el grupo (B) esta subdividido en dos grupos. Ambos subgrupos (B), muestran a los puntos de muestreo con mayores similitudes entre sí, se observa en la gráfica de la Figura 4 y la Tabla 4, grupo muy estrecho entre los sitios; S3, S4, S6 y S9. Sitios de condiciones ambientales muy parecidas, separados de S13 y S16.

El segundo subgrupo (B) contiene 10 de los 17 ríos e incluye al sitio dentro del lago, y los ríos Las Escobas (S14), Cueva del Tigre (S18), Remanso (S8), Bongo (S12), Boquerón (S1), Sumache (S5), Branche (S15), Zarco (S2) y Zarquito (S10).

A continuación, se muestra en la Figura 5 la gráfica muestra la combinación entre el análisis de componentes principales y la agrupación de los grupos promedio, mostrada anteriormente en la Figura 4. Tomando como variable principal el oxígeno disuelto en todos los sitios de muestreo, el análisis muestra la separación de dos tipos de ambientes, regidos principalmente por el oxígeno disuelto.

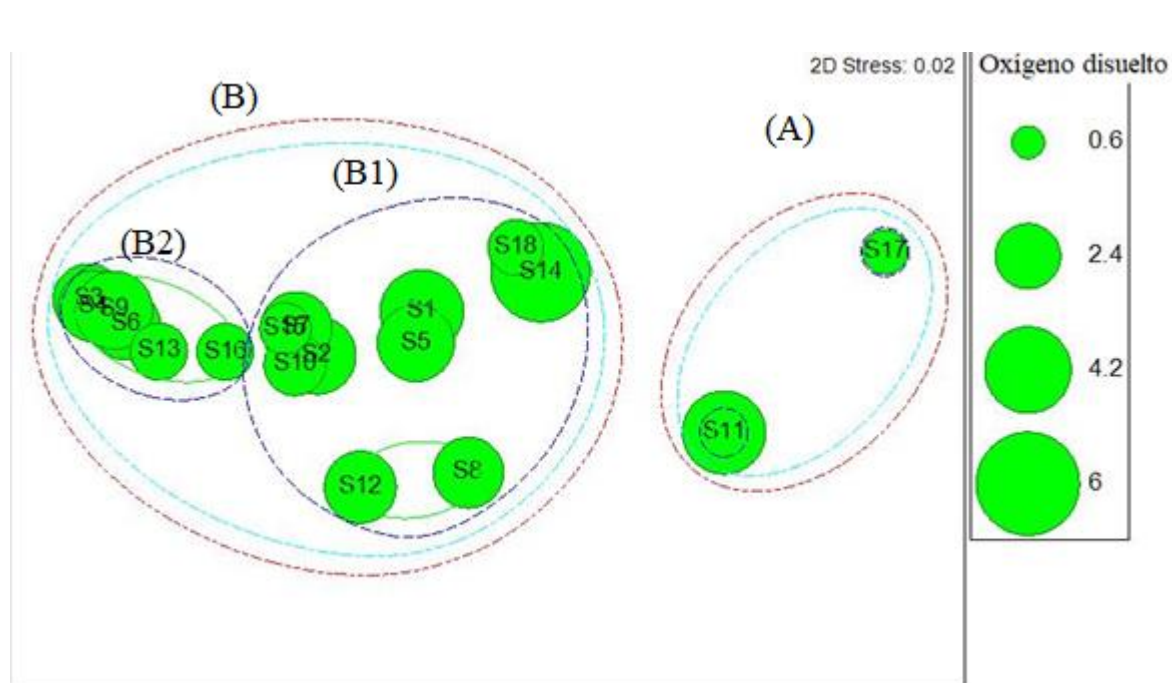


Figura 8. Tipos de hábitat identificados a través de la variable oxígeno para todos los sitios de muestreo

(S1=Boquerón, S2=rio Zarco, S3=río Pedernales, S4=Maquina, S5=Sumache, S6=río Manaco, S7=Punto Lago, S8=río Remanso, S9=río Manantial, S10=río Zarquito, S11=río Chapín, S12=río Bongo, S13=río Santa Rosita, S14=río Las Escobas, S15=río Branche, S16=río Siete Altares, S17=río Sarstún y S18=río cueva del.

Tabla 4.

Variables fisicoquímicas registradas en los sitios de muestreo.

Sitio de muestreo	Localidad	Coordenadas geográficas N	Coordenadas geográficas O	OD (mg/l)	T (C°)	pH	Conductividad (ms)	% saturación	Sal (ppm)
Río El Boquerón (RB)	El Estor	15°33'57.7"	89°17'04.1"	3.91	23.2	7	243	45.3	0.1
Río El Zarco (RZ)	El Estor	15°33'25.9"	89°17'42.4"	3.38	22.6	7	300.6	31.2	0.1
Río Pedernales (RP)	El Estor	15°38'11.3"	89°02'33.7"	2.86	25.2	7	545	35.6	0.3
Río Maquina (RMq)	El Estor	89°02'33.7"	89°04'31.2"	2.84	25.7	8	560	33.6	0.3
Río Sumache (RS)	El Estor	15°36'20.3"	89°05'39.0"	3.31	28.3	7	201.4	43.1	0.1
Río Manaco (RMa)	El Estor	15°35'43.0"	89°07'22.9"	2.69	25.9	8	621	34	0.3
Punto Lago (L1)	El Estor	15°31'26.3''	89°19'46.1''	2.86	23.9	6	274	21.1	0.1
Río Remanso (RR)	El Estor	15°36'19.6"	89°06'26.8"	2.8	25.2	7	300	33.9	0
Río Manantial (RMn)	Agua caliente	15°34'59.9"	89°13'14.2"	3.43	26.1	7	482.4	43.5	0.2
Río Zarquito (RZrq)	Río Oscuro	15°20'15.8"	89°21'34.3"	2.16	21.1	6	185.1	24.6	0.1
Río Chapín (RCh)	Chapín abajo	15°23'32.8"	89°15'59.5"	3.89	25.5	7	65.8	47.7	0

Río El Bongo (RB)	El Bongo	15°36'33.2"	89°11'10.2'	2.91	24.7	7	474	35.1	0
Río Santa Rosita (RSr)	El Estor	15°34'09.2"	89°15'44.6"	1.82	1.82	7	9.1	32	0.2
Río Las Escobas	Puerto barrios	15°41'06.6"	88°38'44.4"	5.55	23.1	7	276	66.8	0.1
Río Branche	Río Dulce	15°41'34.7"	89°00'39.7'	1.48	26.5	7	329	18.4	0.2
Río Siete Altares	Livingston	15°51'15.4"	89°47'30.8'	1.79	25.5	7	329	19.6	0.2
Río Sarstún	Livingston	15°52'56.1"	89°56'34.1'	1.1	24.4	7	211	11	1.1
Río Cueva del Tigre	Río Dulce	15°46'29.1"	88°48'45.1'	1.79	25.5	7	329	19.6	0.2

6. Discusión de resultados

En la revisión sobre los Palaemonidos de América, Holthuis en 1952, reporta la separación entre las especies del género *Macrobrachium* del Este y Oeste refiriéndose a la vertiente del Océano Pacífico y Océano Atlántico. En esta separación Holthuis identifica las especies de camarones del género *Macrobrachium* en las grandes vertientes del continente, especies de hábitat de agua dulce con necesidad de migraciones en a los estuarios para el desarrollo de sus primeras etapas de vida, como larvas tipo zoea planctónicas con requerimientos de agua salobre para sobrevivir y convertirse en juveniles capaces de volver al agua dulce río arriba. En este trabajo, el lago de Izabal y sus tributarios forman parte de una de las cuencas más importantes de Guatemala, que vierten al Océano Atlántico, a través del Río Dulce desembocando en la Bahía de Amatique, donde se colectaron 11 especies e identificaron 10 entre los diferentes microhábitats en ríos, arroyos y el mismo lago.

Iniciando el análisis de la riqueza de especies en el lago de Izabal se identificaron las siguientes especies: *Macrobrachium carcinus*, *Macrobrachium acanthurus*, *Macrobrachium olfersii* y *Macrobrachium heterochirus* especies de amplio rango de distribución en América citadas para las vertientes de la costa Atlántica en la línea tropical y subtropical. *Macrobrachium carcinus* una de las especies de mayor talla en el continente, debido a su tamaño y morfología, esta especie es capaz de colonizar cualquier tipo de ambiente siempre que este le permita migrar río abajo, principalmente a las hembras deben de llegar a desovar cerca de las zonas de mezcla en los estuarios (Graziani, 1993). Esta especie prefiere habitar sitios profundos en pozas buscando grietas en rocas, troncos o raíces en los ríos, buscando sitios de oxigenación evitando las corrientes (Mejía-Ortíz, 2010). Por lo que la baja profundidad del lago que mantienen niveles más estables de oxígeno y un lecho arenoso-rocoso crean un ambiente idóneo para el hábitat de la especie. Sin embargo, en los últimos años sus poblaciones han disminuido, esto debido a la pesca no controlada por su alto valor comercial en la zona (Fundación para la Conservación y el Ecodesarrollo [FUNDAECO], 2006). *Macrobrachium acanthurus* es una especie capaz de habitar en agua dulce, sin embargo, tiene preferencia por los hábitats con mayor influencia de la salinidad (Guerrero, 2013).

Encontrándose juveniles y adultos en los fondos de fango en manglares y las raíces, esta especie raramente realiza migraciones para zonas de agua dulce (Albertoni, 2002). Ambos sitios donde *M. acanthurus* fue colectado se registró hasta 1 ppm de sal, el Sitio Cueva del Tigre ubicado en el Golfete del río Dulce, alejado a 15 kilómetros de la desembocadura, ya presenta una influencia directa del cambio de mareas, manteniendo una salinidad fluctuante en el tributario. En el segundo sitio, río Sarstún la abundancia fue mayor, el sitio de colecta se ubica a 4 kilómetros de la desembocadura, teniendo fuerte influencia en la salinidad del hábitat de *M. acanthurus* en el cambio de mareas esta condición pudo haber contribuido a su presencia. *Macrobrachium olfersii*, otra de las especies de amplio rango de distribución en las grandes vertientes del Océano Atlántico en América.

Camarones que habitan en zonas poco profundas, evitando la corriente ocultándose entre las rocas y la vegetación acuática (Mejía-Ortiz, & López-Mejía, 2011). *M. olfersii* son especies que toleran bajas concentraciones de oxígeno disuelto, prefiriendo zonas poco profundas que van desde los 30 cm hasta 3 metros, en zonas de raíces y vegetación acuática (Emerson, 2002). Las muestras fueron colectadas manualmente dentro del lago a 1.5 metros de profundidad entre la vegetación principalmente en la macroalga *Hidrylla* sp. Y entre las rocas en el sitio de Siete Altares, ambos lugares con un oxígeno no mayor a 2.5 mg/l. Por último; dentro del grupo de especies del género *Macrobrachium* que separó Holthuis para el Atlántico. *Macrobrachium heterochirus*, de la cual no existe mucha información y los estudios han sido escasos. Esta especie está restringida a sitios de elevada oxigenación y buenas condiciones de calidad de agua en los ríos, generalmente habita en agua de baja carga de nutrientes y sólidos en suspensión. Prefiere las zonas poco profundas de corrientes fuertes en lechos rocosos (Chace, & Hobbs, 1969).

Este organismo fue colectado únicamente en el sitio río Zarco, a un oxígeno de 4 mg/l, logrando la captura de un sólo ejemplar macho adulto. Esta especie muestra preferencia en habitar bajo las caídas de agua o cascadas en la parte alta de los ríos (Mejía-Ortiz, 2001). *Macrobrachium rosenbergii*, una especie exótica de origen asiático representa la especie del langostino de agua dulce más cultivado por la acuicultura a nivel mundial, principalmente en Tailandia, Indonesia, India, Vietnam y Malasia (FAO, 2009). Sin embargo, su interés de cultivo ha expandido la

especie por varios países de la franja tropical y subtropical, introduciéndose en espacios controlados (Valenti, 2000). Un escape accidental o liberación intencionada puede explicar la presencia de *M. rosenbergii* en el área de estudio. Desconociendo los efectos sobre las poblaciones de los camarones nativos.

Macrobrachium cernai, representa la primera especie con desarrollo larval abreviado descrita para Guatemala, es decir; no requiere de un complejo proceso de metamorfosis completo para convertirse en juvenil. Especie se encontró únicamente en el sitio río Las Escobas, Cerro San Gil, de donde es endémica. Habita bajo condiciones de oxígeno elevado, aguas sin carga de nutrientes ni sólidos en suspensión. Su población es abundante y mantiene un periodo reproductivo constante a lo largo del año (Tejeda-Mazariegos, & Mejía-Ortiz, 2015).

Los camarones del género *Macrobrachium* representan a las especies de mayor interés comercial, algunas especies son de importancia para la subsistencia alimenticia de muchas poblaciones cercanas a ríos, arroyos o estuarios, mientras que otras representan un alimento exclusivo de alto costo, como un platillo de lujo (Guerrero, Becerril-Morales, Vega-Villasante, & Espinoza-Chaurand, 2013).

Palaemonetes octaviae, también perteneciente a la familia Palaemonidae; pequeños camarones que viven generalmente en el medio marino, sin embargo, se introducen en lagunas costeras con el ingreso de agua marina en cambios de marea o época seca a los estuarios, habitando en la vegetación acuática donde se alimentan y protegen de los depredadores (Mejía-Ortiz, 2011). Este proceso de ingreso del medio marino al salobrepodría quizá haber permitido la adaptación a través del tiempo de *P. octaviae* a un medio de agua dulce, como habita actualmente, aprovechando el largo estuario formado por el Río Dulce para la adaptación osmótica y el balance de iones. *Palaemon pandaliformis*; es una de las especies de más amplio rango de distribución de este género, teniendo registros desde; Islas del Caribe; Cuba, Puerto Rico, Trinidad y Tobago, Barbados.

En el continente desde Guatemala a Brasil sobre la costa del Atlántico (Torati & Grave, 2011). *P. pandaliformis* puede encontrar en amplio rango de salinidades hasta aguas dulces. Generalmente esta especie se asociaba en aguas salobres. Sin embargo, existen poblaciones capaces de completar su ciclo de vida en agua dulce (Gamba, 1998). Esta especie evita las corrientes y prefiere las zonas de pozas poco profundas de agua clara, alimentándose de algas y sustrato en las rocas o el lecho del río (Coelho, 1969). Por lo que es probable que la población colectada en el río Branche, con hembras de ovas en avanzado estado de desarrollo puede estar logrando la eclosión y supervivencia sin necesidad de migración para aguas salobres.

De menor riqueza de especies en el continente en comparación con la familia Palaemonidae, la familia Atyidae pudo ser registrada aportando dos especies para el área; *Atya scabra* una de las especies de camarones de mayor distribución entre los decápodos. Desde México a Brasil sobre la costa del Atlántico, y puntualmente registrada en el Suroeste de la costa africana en Gabón, Camerún, Angola e Islas de Cabo Verde (Hobbs, 1982). Para Guatemala se reporta la presencia de *A. scabra* en el río Motagua, Guala, Zacapa (Hobs, 1982).

Esta especie regularmente habita en los arroyos y ríos de corrientes fuertes, prefiere fondos de piedras o troncos donde puede sujetarse y alimentarse extendiendo sus setas plumosas para la captura de materia orgánica en suspensión que arrastra la corriente, un aspecto ecológico importante que los convierte en depuradores de sistemas lóticos (Almeida, 2010). *A. scabra* requiere realizar migraciones para aguas salobres en estuarios para el desove y desarrollo de las larvas (Hobbs, & Hart, 1982).

Esto podría explicar la presencia en el lago de Izabal, como una zona de paso para aguas salobres, sin embargo, la dinámica del lago de Izabal y parte de su lecho rocoso puede dar las condiciones adecuadas para que *A. scabra* habite en esta zona. *Potimirim glabra*, una de las especies de menor talla entre los camarones de agua dulce de la región, distribuida para toda Centro América desde El Salvador hasta Brasil (Smalley, 1969). Mencionada por primera vez para Guatemala en el trabajo de (Tejeda-Mazariegos, & Mejía-Ortiz, 2015) en río Las Escobas. *P. glabra* comúnmente se caracteriza por ser camarones que habitan ríos y arroyos de baja corriente. Buscan zonas de hojarasca y vegetación sumergida o en cuerpos de agua rocosos

(Torati, 2011). Donde ubican sus zetas plumosas de sus apéndices bucales contra corriente para alimentarse (Hammond, & Hofmann, 2010).

La reproducción se da a lo largo del año, presentando pequeños picos de mayor madurez en la temporada de verano, disminuyendo en otoño e invierno (Barros, & Fontoura, 1996). Esta especie mantiene un porcentaje de hembra maduras dentro de la población a lo largo del año, esta condición reproductiva mantiene abundante la población en el ecosistema, incorporando juveniles constantemente (Martínez-Mayen, & Román, 2006). *P. glabra* también requiere de al menos 5 ppm de sal para el desarrollo de sus larvas (Anker, 1998).

Esta especie fue la de mayor presencia en el estudio; colectándose en 5 de los 18 sitios de muestreo, la condición reproductiva podría haberla favorecido en la colonización de hábitat dentro de la misma cuenca a lo largo del tiempo. Cuatro (Siete Altares, Las Escobas, Río Branche y Cueva del Tigre) de los cinco sitios donde fue colectada esta especie tiene conectividad directa al mar o aguas salobres, lo que podría relacionarse con la presencia en estos sitios.

La riqueza de los camarones reportados en este trabajo para el lago de Izabal y su distribución en los distintos ecosistemas dentro del área de estudio, demuestra un pasado geológico muy particular para el lago de Izabal, la formación misma del lago es el resultado del movimiento lateral de dos bloques situados cada uno al borde de una placa tectónica, este proceso explica los numerosos nacimientos de agua fresca y agua termal que forman varios tributarios que vierten directamente al lago, sobre las sierra de Santa Cruz en el lado El Estor y La sierra de las Minas en el extremo opuesto cercano a la comunidad de Mariscos, Playa Dorada y Chapín Abajo.

La placa del Norte (Bloque Maya) presenta una serie de afloramientos, sobre la Sierra Santa Cruz además se presenta unas series paleozoicas, rocas cretáceas, calizas, dolomitas y anhidrita (Pérez, 2006). Dando un proceso kárstico a la mayoría de los sitios donde se colectaron organismos, principalmente del género *Macrobachium*. Permitiéndoles en estas formaciones de

roca erosionada colonizar y crear nuevos hábitats e incluso generar procesos de especiación tal y como sucede con *Macrobrachium cerni* en el río Las Escobas.

La separación de Norteamérica de Europa en el cretácico medio, inicio la fragmentación del Mar de Tethys (Torskov, 2009), este gran movimiento de placas continentales permitió una serie de procesos evolutivos dispersando el flujo genético por territorios lejanos, evidenciándose en adaptaciones reproductivas de los crustáceos, principalmente en su desarrollo larvario. Las cuales arrastradas por las corrientes pudieron alcanzar estuarios adentrándose en las aguas continentales. Surgiendo especies adaptadas como *Macrobrachium*, fuertes y capaces de migrar contra corrientes.

Este proceso permitió la apertura del Océano Atlántico Sur convirtiéndose en un evento de aislamiento entre el Paleotrópico (África y Asia) y el Neotrópico (América), seguido de un proceso de radiaciones independientes en la región provocando elevado endemismo en el Istmo de Centro América (Anger, 2013). Este complejo proceso geológico evolutivo puede explicar la similitud en las especies de Palaemonidos y Atyidos diadromos que habitan en las grandes cuencas desde el Golfo de México hasta Brasil. Y el elevado número de nuevas poblaciones endémicas principalmente del género *Macrobrachium* con desarrollo larval abreviado proveniente del norte de Veracruz y Chiapas, México fluyendo la diversificación hacia Guatemala y Belice. En pequeños arroyos y nacimientos sin el requerimiento de aguas salobres para su desarrollo larval.

7. Conclusiones

1. Once especies de camarones de las familias Palaemonidae y Atyidae están presentes en el ecosistema del lago de Izabal y sus tributarios.
2. Diez especies fueron identificadas, las cuales son: *Potimirim glabra* (Kingsley, 1878), *Palaemon pandaliformis* (Stimpson, 1871), *Palaemonetes octaviae* (Chace, 1972), *Atya scabra* (Leach, 1816), *Macrobrachium acanthurus* (Wiegmann, 1836), *Macrobrachium carcinus* (Linnaeus, 1758), *Macrobrachium olfersii* (Wiegmann, 1836), *Macrobrachium heterochirus* (Wiegmann, 1836) *Macrobrachium rosenbergii* (Man, 1879) y *Macrobrachium cerni*.
3. Existen poblaciones morfológicamente diferentes a todas las especies registradas el trabajo, las cuales están representadas por el género *Macrobrachium*, sin embargo, no fue posible su identificación, dejando abierta la posibilidad de continuar un estudio a profundidad, para establecer su especie o describirse como una nueva población.
4. Hay condiciones geográficas, hidrológicas y biológicas dentro de la cuenca del lago de Izabal que favorecen los procesos de endemismo y especiación de los camarones de agua dulce, en especial de la familia Palaemonidae.
5. De acuerdo con la literatura actual sobre la distribución y presencia de los camarones de agua dulce de las familias presentes en las zonas tropicales y subtropicales de América, el lago de Izabal y sus tributarios aporta un número de especies (11) que coinciden con las reportadas para la región en la vertiente del Atlántico. *Potimirim glabra* por primera vez reportada formalmente para Guatemala.
6. *Macrobrachium cerni* pertenece al sitio río de Las Escobas, es la única especie endémica para Guatemala que presenta un desarrollo larval abreviado, el cual omite los estadios larvarios de zona para alcanzar el estadio de juvenil.

8. Recomendaciones

Los camarones constituyen uno de los recursos hidrobiológicos más importantes de los cuerpos de agua donde habitan. Por ello se recomienda dar continuidad a posteriores estudios ecológicos, taxonómicos y biológicos sobre este grupo de invertebrados acuáticos.

Las especies de camarones de agua dulce principalmente del género *Macrobrachium* se caracterizan por tener distintos hábitos y comportamientos biológicos característicos de cada especie. Lo que dificulta realizar estudios ecológicos a nivel de grupos de familia, como puede llevarse a cabo en otros grupos de invertebrados. Se recomienda coleccionar más información biológica de cada especie y conocer mejor sus ciclos y hábitos en las diferentes localidades donde existen. Siendo el Río Dulce y el lago de Izabal un ecosistema dinámico que crea una fuente de información para proyectos de investigación y tesis de diferentes grados académicos sobre las especies ya registradas en el presente trabajo.

Por lo tanto, es importante continuar con el estudio a profundidad de las especies para generar información significativa no solo en el campo de la biología y manejo de recursos naturales, sino también el potencial de los camarones de agua dulce como recurso en el campo de la producción y alimentación humana, pudiéndose desarrollar el vínculo científico para el fortalecimiento de la acuicultura con especies nativas.

Es importante mantener un vínculo entre la información generada y la divulgación por parte de las autoridades responsables del manejo y uso de los recursos naturales e hídricos para establecer fundamentos de conservación para los ecosistemas acuáticos continentales y sus habitantes.

9. Referencias bibliográficas

- Abele, L. G., & Kim, W. (1989). *The Decapod crustaceans of the Panama Canal*. Washington: Smithsonian Institution Press.
- Abele, L. G. (1972). Introductions of two freshwater decapod crustacean (Hymenosomatidae and Atyidae) into Central and North America. *Crustaceana*, 23, 209-218.
- Albertoni, E. F. (2002). *Natural diet of three species of shrimp in a tropical coastal lagoon, Rio de Janeiro, Brazil*. Brazil: Brazilian Archives of Biology and Technology.
- Almeida, H., Lombardi, M., Mallasen, H., & Villar, M. (2010). Stocking densities in cage rearing of Amazon river prawn (*Macrobrachium amazonicum*) during nursery phases. *Aquaculture*, 307, 201-205.
- Autoridad para el Manejo Sustentable de la cuenca del lago de Izabal y Río Dulce [AMASURLI]. (2007). *Agenda estratégica institucional 2007-2017*. Guatemala: Ministerio de Ambiente y Recursos Naturales [MARN].
- Arrivillaga, A. (2002). *Evaluación de la presencia de Hydrilla verticillata en la región del Río Dulce y lago de Izabal: Diagnóstico general e identificación de medidas de control*. Guatemala: Consejo Nacional de Áreas Protegidas [CONAP].
- Anger, K. (2013). Neotropical *Macrobrachium* (Caridea: Palaemonidae): On the biology, origin, and radiation of freshwater-invading shrimp. *Journal Crustacean Biology*, 33 (2), 151-183.
- Barros, M., & Fontoura, N. (1996). Biología reproductiva de *Potimirim glabra* (Kingsley, 1878) (Crustacea, Decapoda, Atyidae), Na Praia Da Vigia, Garopaba, Santa Catarina, Brasil. *Nauplius, Río Grande*, 4, 1-10.
- Brinson, M. M., & Nordlie, F. G. (1975). Lake Izabal. *Verhandlungen Internationale Vereinigung fur Theoretischeundhangewandre Limnology*, (19), 1468-1479.
- Castañeda, C. (1995). *Sistemas lacustres de Guatemala, recursos que mueren*. Guatemala: Editorial Universitaria.
- Cabrera, M. (2002). Primer informe de la evaluación de la situación ambiental del Río Polochic, lago de Izabal y Río Dulce. Guatemala: CONAP; AMASURLI.

- CONAP. (2000). *Listado de especies de fauna silvestre amenazadas de extinción (Lista Roja de fauna)*, Resolución No. ALC /032-99 del CONAP, 17 de noviembre de 1999 y enmiendas del 26 de enero de 2000. Guatemala: Autor.
- Coelho, P. A. (1969). Crustáceos decápodos do atol das Rocas. *Ciência e Cultura*, 17, 309-310.
- Corona Figueroa, M. F. (2012). *Uso y preferencia del hábitat del Manatí antillano (Trichechus manatus manatus) en el Parque Nacional Río Dulce, Izabal, Guatemala*. Tesis Bióloga. Universidad de San Carlos de Guatemala [USAC].
- Chace, F. (1972a). *The shrimps of the Smithsonian Bredin Caribbean Expeditions with a summary of West Indian Shallow-water species (Crustacea: Decapoda: Natantia)*. United State: Smithsonian Institution Press.
- Chace, F. A. (1972b). The shrimps of the Smithsonian-Bredin Caribbean expeditions with a summary of the West Indian shallow-water species (Crustacea: Decapoda: Natantia). *Smithsonian Contributions to Zoology*, 98, 1-179.
- Chace, F. A., & Hobbs, H. H. (1969). The freshwater and terrestrial decapods crustaceans of the West Indies with special reference to Dominica. *United States National Museum Bulletin*, 292, 1-258.
- Debrot, A. O. (2003). The freshwater shrimps of Curacao, west indies (Decapoda, Caridea). *Crustaceana*, 76 (1), 65-76.
- Debrot, A. O. (2003). The freshwater shrimps of Curaçao, West Indies (Decapoda, Caridea). *Crustaceana*, 76, 65-76.
- Doflein, F. (1900). Weitere mitteilungen über dekapode crustacean der k. Bayerischen Staatssammlungen. *Sitzungsberichte der Bayerischen Akademie der Wissenschaften*, 30, 125-145.
- Emerson, C. (2002). Reproductive biology of *Macrobrachium Olfersi* (Decapoda, Palaemonidae) in São Sebastião, Brazil. *Journal of Crustacean Biology*, 22, (2), 367-376.
- Fièvet, É. (2000). Passage facilities for diadromous freshwater shrimps (Decapoda: Caridea) in the Bananier River, Guadeloupe, West Indies. *Regulated Rivers: Research and Management*, 16, 101-112.
- Fundación Defensores de la Naturaleza [FDN]. (2003). *II Plan Maestro 2003-2007*. Guatemala: Autor.

- Gamba, A. (1998). *The larval development of a fresh-water prawn, Palaemon Pandaliformis (Stimpson, 1871), under laboratory conditions (Decapoda, Palaemonidae)*. s.n.t.
- Grave, S. de, Cai, Y., & Anker, A. (2008). Global diversity of shrimps (Crustacea: Decapoda: Caridea) in freshwater. *Hydrobiologia*, 595, 287-293.
- Grave, S. de, Pentcheff, D., Abyoung, S., Chan, T., Crandall, K., & Felder, L. (2009). A classification of living and fossil genera of decapod crustaceans. *The Raffles bulletin of Zoology; An International Journal of Southeast Asian Zoology*, (Suppl 21).
- Grave, S. de, Cai, Y., & Anker, A. (2008). Global diversity of shrimps (Crustacea: Decapoda: Caridea) in freshwater. *Hydrobiologia*, 595, 287-293.
- Guzmán, H. M., Barnes, P. A. G., Lovelock, C. E., & Feller, I. C. (2005). A site description of the CARICOMP mangrove, seagrass and coral reef sites in Bocas del Toro, Panama. *Caribbean Journal of Science*, 41, 430-440.
- Graziani, C., Chung, K., & Donato, M. de. (1993). *Comportamiento reproductivo y fertilidad de Macrobrachium carcinus (Decapoda: Palaemonidae) en Venezuela*. Venezuela: Universidad de Maracaibo.
- Guerreo, M., Becerril, F., & Vega-Villasante, F. (2013). Los langostinos del género *Macrobrachium* con importancia económica y pesquera en América Latina: conocimiento actual, rol ecológico y conservación. *Latin American Journal aquatic*, 41 (4), 651-675.
- Hammond, L., & Hofmann, G. (2010). Thermal tolerance of *Strongylocentrus purpuratus* early life history stages: Mortality, stress-induced gene expression and biogeographic patterns. *Marine biology*, 157 (12), 2672-2687.
- Hobbs, H. H., & Hart, C. W. (1982). The shrimp genus *Atya* (Decapoda, Atyidae). *Smithsonian Contributions to Zoology*, 364, 1-143.
- Holthuis, L. B. (1952). A general revision of the Palaemonidae (Crustacea: Decapoda: Natantia) of the Americas / II. The subfamily Palaemoninae. *Allan Hancock Foundation Occasional Papers*, 12, 1-396.
- Holthuis, L. B. (1954). *On a collection of decapod crustacea from the republic of El Salvador (Central America)*. Suiza: Universidad de Viena.
- Instituto de Sismología Vulcanología Meteorología e Hidrología [INSIVUMEH]. (1986). Año hidrológico 1985-1986: Boletín Hidrológico No. 16. Guatemala: Área de Hidrometeorología.

- Kaestner, A. (1970). Crustacean. *Invertebrate Zoology*, 3, 1-36.
- Ling, S. W. (1992). Studies on the rearing of larvae and juvenile and culturing of adults of *Macrobrachium rosenbergii* (De Man). *Indo-Pacif. Fish Conne. Current affair Bull.*, 35, 1-11.
- Lévêque, C. (1974). Crevettes d’eau douce de la Guadeloupe (Atyidae et Palaemonidae). *Cahiers de l’ORSTOM, série Hydrobiologique*, 13, 41-49.
- Martinez-Mayen, M., & Roman, R. (2006). A new species of *Periclimenes* Costa, 1844 (Crustacea: Decapoda: Palaemonidae) from the Caribbean coast of Quintana Roo, Mexico, and a key for the "iridescens" complex. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 119, 32–42.
- Melo, G. A. S. (2003). Famílias Atyidae, Palaemonidae e Sergestidae, *In* Melo, G. A. S. (Ed.), *Manual de identificação dos Crustacea Decapoda de água doce do Brasil* (p. 289–415). São Paulo: Loyola.
- Morgan, G. J. (1997). *Freshwater crayfish of the Genus Euastacus Clark (Decapoda: Parastacidae) from New South Wales, with a key to all species of the Genus*. Australia: Botany Bay National Park.
- Ministerio de Agricultura, Ganadería y Alimentación [MAGA]. (2000). Manual para la caracterización y diagnóstico de cuencas hidrográficas. Guatemala: Autor.
- Mejia-Ortiz, L. M. (2001). Fecundity and distribution of freshwater prawns of the genus *Macrobrachium* in the Huitzilapan river, Veracruz, Mexico. *Crustaceana*, 74, (1), 69-77.
- Oliveira, A., & Guzman, H. M. (2008). Decapod crustaceans in fresh waters of southeastern Bahia, Brazil. *Revista Biología Tropical*, 56, (3), 1225-1254.
- Organización de las Naciones Unidas para la Educación, la Ciencia y la Cultura [UNESCO], y Universidad del Valle de Guatemala [UVG]. (2005). *La ictiofauna del Refugio de Vida Silvestre Bocas del Polochic y la cuenca del lago de Izabal: composición, distribución y ecología*. Guatemala: Autores.
- Page, T. J., Cook, B. D., Von Rintelen, T., Von Rintelen, K., & Hughes, J. M. (2008). Evolutionary relationships of atyid shrimps imply both ancient Caribbean radiations and common marine dispersals. *Journal of the North America Benthological Society*, 27, 68-83.

- Pereira, G. A. (1991). Freshwater shrimps from Venezuela II: New records I the families Atyidae and Palaemonidae (Crustacea, Decapoda, Caridea). *Acta Biologica Venezuelica*, 13, 75-88.
- Pereira, G., & García, J. (1995). On the presence of *Micratya poeyi*, *Xiphocaris elongata*, (Decapoda, Atyidae and Xiphocarididae) and *Moinamacropamacropa* (Cladocera, Moinidae) in Venezuela. *Acta Biologica Venezuelica*, 15, 89-95.
- Rodríguez, G. (1981). Decápoda: *Reprinted from aquatic biota of Tropical Central and South America*. California, San Diego: State University.
- Ramos-Porto, M., Coelho, P. A. (1998). Malacostraca: Eucarida (Alpheoidea excluded), *In* Young, P. S. (Ed.). *Catalogue of Crustacea of Brazil* (p.325-350). Río de Janeiro: Museu Nacional.
- Rathbun, M. J. (1901). The Brachyura and Macrura of Puerto Rico. *Bulletin of United States Commission of Fish and Fisheries, Washington*, 20, 1-137.
- Rathbun, M. J. (1919). Decapod Crustaceans from the Panama Region: Contributions to the geology and palaeontology of the Canal Zone, Panama, and geologically related areas in Central America and the West Indies. *Bulletin of the United States National Museum*, 103, 123.
- Smalley, A. E. (1963). The genus *Potimirim* in Central America (Crustacea, Atyidae). *Revista de Biología Tropical*, 11 (2), 177-183.
- Torati, L. S., & Grave, S. de (2011). Atyidae and Palemonidae: Decapoda: Caridea of Bocas del Toro, Panama. *Journal of Species List and Distribution*, (1), 798-805.
- Tejeda, J. C., & Mejia, L. M. (2015). A new species of freshwater prawn of the genus *Macrobrachium* (Decapoda, Palaemonidae) from Guatemala. *Crustacena*, 88 (5), 541-550.
- Valle, F. J. del. (1988). *El impacto del sector público agrícola en el nivel de vida del agricultor de la franja transversal del norte*. Tesis Ingeniero Agrónomo. Universidad de San Carlos de Guatemala [USAC].
- Villalobos, J. (2010). Crustáceos decápodos de las cuencas Copalita, Zimatán y Coyula, en Oaxaca, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 81, S99-S11.

- Villalobos, A. (1960). Contribución al conocimiento de los Atyidae de México: II. Estudio de las especies del género *Potimirim*, con descripción de una nueva especie de Brasil. *An. Inst. Biol.*, 269-330.
- Viveros, D., Da Silva, B., & Martinelli, J. (2012). Biodiversity of decapod crustaceans in estuarine floodplain around the city of Belém (Pará) in Brazilian Amazonia. *Zoología*, 29 (3), 203-209.
- Valencia, D. M., & Campos, M. R. (2007). Freshwater prawns of the genus *Macrobrachium* Bate, 1868 (Crustacea: Decapoda: Palaemonidae) of Colombia. *Zootaxa*, 1456, 1-44.
- Valenti, W. (2000). *Grow out systems monoculture / Freshwater prawn culture: The farming of Macrobrachium rosenbergii*. Oxford: Blackwell Scientific.