

**UNIVERSIDAD NACIONAL
FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES
ESCUELA DE CIENCIAS BIOLÓGICAS
LICENCIATURA EN BIOLOGÍA CON ÉNFASIS EN MANEJO DE RECURSOS
NATURALES**

Informe Escrito Final

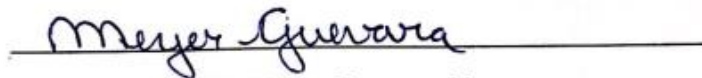
**Aspectos poblacionales y ecológicos de los camarones de agua dulce (Decapoda:
Caridea): como aporte para la gestión del ecosistema acuático en los ríos Parismina y
Dos Novillos, Limón, Costa Rica.**

**Proyecto de graduación presentado como requisito parcial para optar al grado de
Licenciatura en Biología con Énfasis en Manejo de Recursos Naturales.**

Susana Gutiérrez Acuña

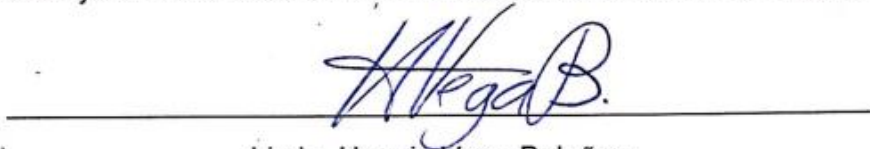
**Campus Omar Dengo
Heredia, 2019**

Este trabajo de graduación fue Aprobado por el Tribunal Examinador de la Escuela de Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional, como requisito parcial para optar por el grado de Licenciatura en Manejo de Recursos Naturales



Dr. Meyer Guevara Mora

Sustituye al Decano de la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales




Licda. Hannia Vega Bolaños

Sustituye al Director de la Escuela de Ciencias Biológicas



Licda. Ana Chaves Quirós

Tutora



M.Sc. Silvia Echeverría Sáenz

Asesora



Dr. Jorge Alfaro Montoya

Invitado especial

Resumen

Costa Rica registra 20 especies de camarones dulceacuícolas, de las cuales encontramos 13 en la vertiente Caribe y todos son organismos anfídromos. Es importante entender, conocer y utilizar datos del sistema acuático para la toma de decisiones en programas de manejo y conservación de los recursos naturales. Este trabajo tiene como objetivo determinar aspectos poblacionales y ecológicos de los camarones de agua dulce en los ríos Parismina y Dos Novillos (vertiente Caribe de Costa Rica), para apoyar futuras medidas de manejo relacionadas a conectividad fluvial. Para el estudio se establecieron 11 puntos de muestreo, ocho sitios en el río Parismina y tres sitios en el río Dos Novillos. Se realizó un muestreo por mes, durante diez meses en el año 2015. Se utilizó en las partes altas y medias el método de electropesca mientras que en las partes bajas se utilizaron trampas con cebo de coco fermentado. Se realizaron gráficos descriptivos para visualizar la composición y abundancia de las especies de camarones por río y por zona altitudinal. Se evaluó la composición, abundancia, frecuencia y distribución por zonas altitudinales y por mes de las especies de mayor frecuencia (*M. acanthurus*, *M. heterochirus* y *M. olfersii*) durante el periodo de estudio. También se evaluó la influencia de factores abióticos con la presencia de las especies de camarones más frecuentes del estudio. Se registraron 519 individuos de cuatro especies en el río Parismina y 517 individuos de tres especies en el río Dos Novillos. La especie de mayor talla y abundancia en la zona alta fue *M. heterochirus* y *M. acanthurus* en la zona baja. La frecuencia de presencia de las tres especies en estudio (*M. acanthurus*, *M. heterochirus* y *M. olfersii*) fue similar a través de los meses de muestreo. La proporción entre machos y hembras se mantuvo similar en cada mes y significativamente diferente entre estratos altitudinales para las especies *M. heterochirus* y *M. olfersii* en ambos ríos. *M. acanthurus* no presentó una diferencia significativa en la proporción de sexos por cada mes. *Macrobrachium heterochirus* obtuvo mayor cantidad de hembras en agosto para el río Dos Novillos y en julio para el río Parismina. *M. olfersii* obtuvo la mayor cantidad de hembras ovígeras en abril para ambos ríos. *Macrobrachium acanthurus* presentó la mayor cantidad de hembras ovígeras en abril y julio y disminuyó en agosto a octubre. La probabilidad de presencia de *M. heterochirus* está influenciada por las variables de velocidad de corriente y caudal del río. Para *M. olfersii* no se encontró relación con ninguna de las variables medidas. La probabilidad de presencia de *M. acanthurus* se relacionó con la presencia de los cloruros y salinidad. Por último, los camarones de agua dulce se pueden considerar un buen indicador de conectividad fluvial, con lo cual una vez realizada una línea base, se le puede dar seguimiento para identificar los cambios a través del monitoreo de la condición del río.

Agradecimiento

Agradezco en primera instancia a mi tutora Anny Chaves Quiros por permitirme realizar mi tesis bajo su cargo en el departamento de Gestión Ambiental del Instituto Costarricense de Electricidad (ICE) y por su apoyo, ayuda y ser la guía a lo largo de este proceso.

Al PH Reventazón del ICE por el material, equipo, espacio, asistentes, transporte y alimentación para poder llevar a cabo la presente investigación. En especial a todos los asistentes del PH Reventazón que me colaboraron: Pablo Camacho Varela, Jose Pablo Molina Rodríguez, Kenneth Mena Monge, Giovanni Rodríguez Cambroner, Santos Martínez Casorla, Ronald Sánchez Arguello, Ronald Aguilar Hernández, Jose Elí Agüero Chavez, Johel Salazar Aguilar, Javier Najera Ramos, Maritza Vega García, Miguel Solano Arrieta, Juan Esquivel, Carlos Alberto Rodríguez Muñoz, Randall Barhona Morales, Enoel Alvarado, Javier Fallas Díaz, Adolfo Artavia, Iriabel Grant Arana, Kimberly Rojas, Julissa Romero, Francisco Quesada y Franklin Zamora.

A Luis Rolier Lara por el apoyo, entrenamiento en técnicas de muestreo e identificación de especímenes previo al trabajo y su ayuda a lo largo del proceso. A Randall Jiménez Q. por su apoyo, asesoría y colaboración en la parte de análisis estadísticos. A Catherine Pringle por su visita y asesoría al proyecto.

A mis asesores Ingo Wehrtmann y Silvia Echeverria Saenz por todo el apoyo, tiempo, compromiso y retroalimentación que me aportaron durante el proceso.

A mis compañeras de trabajo en la UCIMED Daniela Rojas Azofeifa, Adriana Lazcarez Lazcarez y a Marcela Rojas Alfaro, por siempre apoyarme y ayudarme en la etapa final de este trabajo.

A mis padres por siempre apoyarme en todo lo que hago y a mi esposo por su ayuda en todo el proceso de escritura y revisión del documento final.

Dedicatoria

Esta tesis la dedico a mis padres:

Tomás Gutiérrez Rojas y Nidia Acuña Calvo.

Y a mi esposo:

Pablo Morales Jiménez.

Índice

Resumen	III
Agradecimiento	IV
Dedicatoria.....	V
Índice	VI
Índice de cuadros	VII
Índice de figuras	VIII
Índice de anexos	XI
1. Introducción	1
1.1 Antecedentes	3
1.2 Justificación	5
1.3 Objetivos.....	7
1.3.1 Objetivo general	7
1.3.2 Objetivos específicos.....	7
2. Metodología	8
2.1 Área de estudio	8
2.2 Descripción de los sitios de muestreo.....	10
2.3 Muestreo de camarones dulceacuícolas.....	21
2.4 Análisis de datos	24
4. Resultados	25
5. Discusión.....	42
6. Conclusiones	52
7. Recomendaciones de gestión	54
8. Bibliografía.....	55
9. Anexos.....	62

Índice de cuadros

Cuadro 1. Número de individuos capturados por especie y familia, en los ríos Parismina y Dos Novillos.	25
Cuadro 2. Promedios de longitud total (LT en mm) en las especies de camarones dulceacuícolas entre los diferentes estratos altitudinales del río Dos Novillos, Limón.	27
Cuadro 3. Promedios de longitud total (LT en mm) en las especies de camarones dulceacuícolas entre los tres diferentes estratos altitudinales del río Parismina, Limón.....	28

Índice de figuras

Figura 1. Ubicación de los sitios de muestreo de camarones en los ríos Parismina y Dos Novillos, Limón, Costa Rica (Tomado de ICE 2015).	10
Figura 2. Sitio de muestreo Caverna, zona alta en el río Parismina, Limón, Costa Rica....	11
Figura 3. Sitio de muestreo Cascada, zona alta en el río Parismina, Limón, Costa Rica....	12
Figura 4. Sitio de muestreo Kaylua, zona alta en el río Parismina, Limón, Costa Rica.....	13
Figura 5. Sitio de muestreo Tajo puente Parismina, zona media en el río Parismina, Limón, Costa Rica.	14
Figura 6. Sitio de muestreo Agrimaga, zona media en el río Parismina, Limón, Costa Rica	15
Figura 7. Sitio de muestreo Muelle Silencio, zona baja en el río Parismina, Limón, Costa Rica.....	16
Figura 8. Sitio de muestreo Desanti, zona baja en el río Parismina, Limón, Costa Rica	17
Figura 9. Sitio de muestreo Sotacaballo, zona baja en el río Parismina, Limón, Costa Rica	18
Figura 10. Sitio de muestreo Dos Novillos Alto, zona alta en el río Dos Novillos, Limón, Costa Rica.	19
Figura 11. Sitio de muestreo Dos Novillos Medio, zona media en el río Dos Novillos, Limón, Costa Rica.	20
Figura 12. Sitio de muestreo Escalera de Mono, zona media en el río Dos Novillos, Limón, Costa Rica.....	21
Figura 13. Mediciones de longitud que se tomaron: LC: longitud del cefalotórax, LTO: Longitud del tórax, LA: longitud del abdomen, LT: longitud total.....	23
Figura 14. Ubicación de las diferentes especies de camarones dulceacuícolas registradas en los ríos Parismina y Dos Novillos, Limón, Costa Rica.	26
Figura 15. Abundancia relativa de cada especie de camarón recolectadas en el presente estudio en el río Dos Novillos. Se consideró el total de individuos capturados durante todo el periodo de muestreo (Enero- octubre 2015) y por el método de captura de electropesca.	29

Figura 16. Abundancia relativa de las especies de camarón recolectadas en el presente estudio en el río Parismina. Se consideró el total de individuos capturados durante todo el periodo de muestreo (Enero- octubre 2015) y por el método de captura de electropesca....	29
Figura 17. Abundancia relativa de las especies de camarón recolectadas en el presente estudio en el río Parismina. Se consideró el total de individuos capturados durante todo el periodo de muestreo (Enero- octubre 2015) y por el método de captura de trampas.....	30
Figura 18. Abundancia relativa de las especies de camarones presentes en las zonas baja, media y alta. Se consideró el total de individuos capturados durante todo el periodo de muestreo en cada zona altitudinal. La zona baja se muestreo con el método de trampas en el río Parismina. La zona media y alta se muestreo con el método de electropesca en los ríos Parismina y dos Novillos.....	31
Figura 19. Frecuencia relativa de la presencia-ausencia de las especies de camarones, <i>Macrobrachium acanthurus</i> , <i>M. heterochirus</i> y <i>M. olfersii</i> , por zonas altitudinales en los ríos Parismina y Dos Novillos, Limón, Costa Rica. Se utilizaron las especies de camarón con mayor frecuencia durante el período del estudio (Enero – octubre 2015).....	32
Figura 20. Abundancia relativa de los sexos de las especies de camarones presentes en las zonas altitudinales baja, media y alta. Se consideró el total de individuos capturados durante todo el período de muestreo (<i>Enero – octubre 2015</i>) en cada zona altitudinal. La zona baja se muestreó con el método de trapeo en el río Parismina. La zona media y alta se muestreo con el método de electropesca en los ríos Parismina y Dos Novillos.	34
Figura 21. Frecuencia relativa de la presencia de las tres especies de <i>Macrobrachium</i> más frecuentes a través de los meses de muestreo durante el año 2015, en los ríos Parismina y Dos Novillos, Limón, Costa Rica.	33
Figura 22. Abundancia relativa de los sexos de las especies <i>Macrobrachium heterochirus</i> y <i>M. olfersii</i> a través de los meses de muestreo durante el año 2015, con la técnica de electropesca en el río Dos Novillos, Limón, Costa Rica.	35
Figura 23. Abundancia relativa de los sexos de las especies <i>Macrobrachium heterochirus</i> y <i>M. olfersii</i> a través de los meses de muestreo durante el año 2015, con la técnica de electropesca en el río Parismina, Limón, Costa Rica.	36
Figura 24. Abundancia relativa de los sexos de las especies <i>Macrobrachium acanthurus</i> y <i>M. olfersii</i> a través de los meses de muestreo en el año 2015, con la técnica de trampas en el río Parismina, Limón, Costa Rica.....	37

Figura 25. Abundancia relativa de hembras ovígeras de las especies <i>Macrobrachium heterochirus</i> y <i>M. olfersii</i> a través de los meses de muestreo en el año 2015, con la técnica de electropesca en el río Dos Novillos, Limón, Costa Rica.	38
Figura 26. Abundancia relativa de hembras ovígeras de las especies <i>M. heterochirus</i> y <i>M. olfersii</i> a través de los meses de muestreo en el año 2015 con la técnica de electropesca en el río Parismina, Limón, Costa Rica.	39
Figura 27. Abundancia relativa de hembras ovígeras de las especies <i>M. acanthurus</i> a través de los meses de muestreo en el año 2015 con la técnica de trampas en el río Parismina, Limón, Costa Rica.	40
Figura 28. Probabilidad de presencia de <i>Macrobrachium heterochirus</i> según velocidad de corriente y caudal.....	41
Figura 29. Probabilidad de presencia de <i>Macrobrachium acanthurus</i> según cloruros y salinidad	42

Índice de anexos

Anexo 1. Listado de los sitios de muestreo con su respectivo código, coordenadas y elevación.....	62
Anexo 2. Muestreo con electropesca y red tipo chinchorro en el río Parismina, Siquirres, Limón.	63
Anexo 3. Trampas que se utilizaron para la captura de camarones en las zonas profundas del río Parismina.....	63
Anexo 4. Hembra ovígera de <i>Macrobrachium heterochirus</i> . Se le observan manchas amarillas en sus pleuras I, II y III.	64
Anexo 5. Promedios de precipitación mensuales en el año 2015, estación meteorológica del IMN La EARTH, Guácimo, Limón.....	64

1. Introducción

Los crustáceos decápodos habitan gran cantidad de los ecosistemas marinos, dulceacuícolas y semiterrestres. Estos comprenden aproximadamente 15 000 especies alrededor del mundo y se distribuyen desde los trópicos hasta el Ártico y la Antártida (De Grave *et al.* 2009).

El término Decapoda hace referencia a la principal característica diagnóstica de este grupo, que es la presencia de cinco pares de patas, conocidos como pereiópodos, donde por lo general el segundo par está modificado en dos pinzas. Otra característica de los decápodos es el desarrollo de un caparazón que cubre cabeza y tórax y al mismo tiempo encierra las cámaras branquiales (Brusca y Brusca 2003).

El estudio de este grupo se ha dirigido primordialmente a especies marinas o estuarinas y menos esfuerzo se ha dedicado a estudiar los decápodos de agua dulce (De Grave *et al.* 2008; Yeo *et al.* 2008). Alrededor del 10% de las especies de decápodos son dulceacuícolas, entre las cuales se encuentran algunas del infraorden Caridea, donde se ubica a los palaemónidos y átidos (De Grave *et al.* 2008). De este grupo, se han descrito alrededor de 3268 especies distribuidas en 38 familias para el mundo y solo 655 especies son estrictamente dulceacuícolas (De Grave *et al.* 2008, 2009; Lara 2009; García-Guerrero *et al.* 2013).

En Costa Rica, el grupo de los decápodos dulceacuícolas se compone de tres familias, dos de ellas pertenecientes al infraorden Caridea (Palaemonidae y Atyidae) y una al infraorden Brachyura (Pseudothelphusidae) (Lara *et al.* 2013). Se conocen 13 especies del género *Macrobrachium*, pertenecientes a la familia Palaemonidae; incluyendo a *Macrobrachium rosenbergii*, especie introducida con fin comercial original del Indo-Pacífico (Lara 2006), siete especies pertenecientes a tres géneros de la familia Atyidae y 15 especies pertenecientes a cuatro géneros de la familia Pseudothelphusidae (Lara 2009; Lara y Wehrtmann 2011; Lara *et al.* 2013; Wehrtmann *et al.* 2016).

Los camarones dulceacuícolas presentan un ciclo de vida de cuatro fases distintas, las cuales son: huevo, larva, juvenil y adulto. Algunas de estas especies muestran una etapa larval acortada o directa que les permite completar su ciclo de vida en agua dulce, pero la mayoría de las especies de camarones de agua dulce requieren de un ambiente salobre para lograr completar su desarrollo larval (Hobbs y Hart 1982; Cedeño 1986; *et al.* 2010; García-Guerrero *et al.* 2013). Se les determina especies anfídromas, debido a que su ciclo de vida

está dividido entre hábitats marinos y dulceacuícolas: los organismos crecen, se reproducen y desovan en agua dulce pero las larvas planctónicas se desarrollan en ambientes totalmente marinos o estuarinos (Bauer 2013).

Algunas de estas especies anfídromas hacen llegar sus larvas hasta los ambientes salobres por deriva, utilizando la corriente del río y en otras especies las hembras migran hasta las zonas bajas para liberar sus larvas en las zonas estuarinas. Luego los juveniles buscan una desembocadura y migran río arriba masivamente, hasta los sitios donde se encuentran los adultos (Bauer 2004, 2011a, b, 2013). Estas especies anfídromas tienen distribuciones geográficas más amplias que las especies exclusivas de agua dulce, ya que este fenómeno favorece la dispersión de camarones en los ríos por medio de las larvas marinas (Bauer 2013).

Debido a estos mecanismos de desarrollo, se puede considerar a los camarones anfídromos como buenos indicadores de conectividad fluvial, ya que se ven obligados a moverse a lo largo del río y su supervivencia va a depender de que no se obstaculice su movimiento a lo largo del cauce fluvial (Bauer 2011a, b).

El Instituto Costarricense de Electricidad (ICE) al construir el Proyecto Hidroeléctrico Reventazón en la vertiente Caribe de Costa Rica, proyecto que contempló la construcción de una represa de 130 m de alto, con lo que se formó un embalse de 7 km² de superficie, una conducción por túnel desvía las aguas y las restituye 4,2 Km aguas abajo de la presa, la planta tiene una capacidad instalada de 305.5 MW (ICE 2008). Debido a que se trata de un cuarto aprovechamiento de las aguas del Río Reventazón para la producción de energía, se realizó una evaluación de los impactos acumulativos (Scott-Brown *et al.* 2012a) y se identificaron impactos residuales que no fue posible evitar ni mitigar, entre ellos la inhabilitación de 34.2 Km de hábitat fluvial entre las represas de Angostura y Reventazón, así como la afectación del ámbito de distribución natural de las especies de peces y camarones de río y la pérdida de conectividad longitudinal entre cuenca alta y cuenca baja. Las afectaciones mencionadas fueron valoradas por un equipo externo de consultores, determinando la necesidad de asumir la compensación del daño acumulado por el uso del sistema del río Reventazón (Scott-Brown *et al.* 2012b) (ICE 2014a).

En el proceso de definir el financiamiento por parte del Banco Interamericano de Desarrollo (BID) y la Corporación Financiera Internacional (IFC, por sus siglas en inglés), referente a la conservación de la Biodiversidad, se incorporó en el contrato entre el BID y el

ICE un plan de Acción Ambiental y Social (PAAS), que contempla el compromiso de establecer un sitio Offset en el río Parismina, definido este como un sistema de flujo libre, sin barreras que afecten las condiciones ecológicas y servicios ambientales del mismo. Donde este tome en cuenta el concepto de un ecosistema fluvial integral y con la meta de mitigar los impactos ambientales y sociales en la cuenca del Reventazón. El programa de compensación se desarrolló en un tramo equivalente de un río funcional y ecológicamente similar a fin de compensar los efectos residuales y acumulativos sobre la biodiversidad acuática, conectividad longitudinal y los servicios ambientales relevantes del río Reventazón (ICE 2012).

1.1 Antecedentes

El Instituto Costarricense de Electricidad (ICE), en el marco del Proyecto Hidroeléctrico Reventazón, seleccionó la subcuenca del río Parismina como un sitio de compensación fluvial (*offset*) (Chaves *et al.* 2013). Debido a que el río Reventazón tiene varios represamientos para uso en producción hidroeléctrica, se decidió hacer una compensación por la pérdida de biodiversidad ocasionada en dicho río. La compensación se realiza en la subcuenca Parismina, de la misma cuenca Reventazón-Parismina (Fig 1). Esta se define como un ecosistema fluvial ecológicamente equivalente al del río Reventazón, con la diferencia de que no cuenta actualmente con barreras físicas de origen antrópico que impidan la migración de camarones, peces y otros organismos acuáticos. El río Parismina, al tener confluencia con el río Reventazón en la cuenca baja, va a permitir que las especies que se vean afectadas en su migración puedan encontrar una ruta alterna con condiciones de hábitat adecuadas para ser albergadas y completar su ciclo de desarrollo (Chaves *et al.* 2013).

Para la subcuenca del río Parismina se seleccionó un conjunto de criterios socioeconómicos y biológicos que fueron valorados en los cinco ríos (afluentes) más importantes: Jiménez, Guácimo, Parismina, Dos Novillos y Destierro (Fig 1); con el objetivo de delimitar el sitio de compensación fluvial y concretar una estrategia de intervención. De acuerdo con Chaves *et al.* (2013), se recomendó enfatizar el sitio *offset* en el cauce principal del río Parismina y su afluente el río Dos Novillos. Este último río presenta la mejor calidad ambiental, tanto en la parte acuática como en las zonas ribereñas y el Parismina es el cauce

principal, el cual recibe todas las aguas de sus afluentes y al mismo tiempo es un punto clave en la migración de ciertas especies de peces y camarones (Chaves *et al.* 2013).

En el sitio se llevaron a cabo investigaciones en los ecosistemas terrestres y acuáticos con el fin de caracterizar la subcuenca para el análisis socioeconómico y biofísico de los afluentes del río Parismina, un estudio de factibilidad y un plan de gestión para el sitio de compensación fluvial Parismina (Chaves *et al.*, 2013, ICE 2014 a, b). Entre los organismos estudiados se encuentran las aves, mamíferos, reptiles, anfibios, peces y macroinvertebrados acuáticos.

La información relacionada a los macroinvertebrados se utiliza como uno de los indicadores del monitoreo biológico para determinar la calidad de agua utilizando el índice BMWP-CR (Biological Monitoring Working Party modificado para Costa Rica). Los camarones de río han sido propuestos también como indicadores para documentar la mejora en la conectividad como resultado de las actividades de conservación que se implementan en la zona de protección de la ribera (Snyder *et al.* 2016).

Las investigaciones de estos decápodos son escasas para Costa Rica. Uno de los primeros trabajos para el país fue realizado por Cedeño (1986), quien hizo una revisión de especímenes depositados en el Museo de Zoología de la Universidad de Costa Rica. En la vertiente Caribe se han realizado la mayoría de los estudios (Gutiérrez 2007; Mafla 2009; McLarney *et al.* 2010a, 2010b; Snyder *et al.* 2016), mientras que existen menos estudios para la vertiente Pacífica (Lara 2006, 2009; Lara & Wehrtmann 2011). Uno de los trabajos más sobresalientes fue realizado entre los años 2006 y 2008 en el río Grande de Térraba, en el cual se tomaron muestras desde el nivel del mar hasta los 1075 msnm; se reportaron 10 especies de Palaemonidae y cuatro de Atyidae (Lara 2009; Lara y Wehrtmann 2011).

Para la zona Caribe, se realizó un inventario de decápodos en los ríos Dos Novillos y Parismina en el marco de un trabajo de investigación por tutoría de la Universidad de Costa Rica, donde se registraron cuatro especies de palemónidos, tres de la familia Atyidae y una especie de la familia Pseudothelphusidae (Gutiérrez 2007).

Por otra parte, la asociación ANAI (Asociación de los Nuevos Alquimistas, organización sin fines de lucro) inició en el año 2000 un programa de biomonitoreo acuático y a partir del 2009 se han incluido los camarones y cangrejos como grupo de estudio y se elaboró un documento didáctico de las especies presentes en el Caribe Sur de Costa Rica (Mafla 2009). Esta misma asociación realizó una investigación en el año 2010, sobre

amenazas a la biodiversidad por las propuestas de represas hidroeléctricas y el funcionamiento de los ecosistemas en el sitio de patrimonio de la humanidad La Amistad, en la cual se mencionan cuatro especies de camarones (dos de la familia Palaemonidae y dos de la familia Atyidae) presentes en la zona (McLarney *et al.* 2010a). Posteriormente, se presentó otro trabajo sobre las amenazas a la biodiversidad acuática y la función del corredor biológico Talamanca, donde se reportaron dos especies de Palaemonidae y una de Atyidae (McLarney *et al.* 2010b).

Las especies de camarones dulceacuícolas reportadas para el Caribe del país son: *Macrobrachium olfersii* (Cedeño 1986; Gutiérrez 2007), *M. heterochirus* (Cedeño 1986; Gutiérrez 2007; McLarney *et al.* 2010a), *M. acanthurus*, *M. crenulatum* (Cedeño 1986; Gutiérrez 2007), *M. carcinus* (Cedeño 1986; Gutiérrez 2007), *M. rosenbergii* (introducido), *Atya scabra* (Cedeño 1986; Gutiérrez 2007), *A. crassa*, *A. innocuous*, *Micratya poeyi* (Gutiérrez 2007), *Potimirim glabra* (Gutiérrez 2007), *Cherax quadricarinatus* (introducido) (Azofeifa-Solano *et al.* 2017) y *Procambarus clarkii* (introducida) (Cabrera 1994).

1.2 Justificación

Los decápodos de agua dulce tienen roles muy importantes en la mayoría de los procesos ecológicos de los sistemas acuáticos. Por ejemplo, la descomposición de la hojarasca, ya que aumentan la tasa de descomposición en los cuerpos de agua; estos consumen algas, ayudando a la disminución de la biomasa de algas, por ende, disminuye la producción primaria y acelera el reciclaje de nutrientes, beneficiando a los microorganismos (Ramírez & Gutiérrez 2014). Desde el punto de vista de la cadena de energía, los macroinvertebrados cumplen el papel de enlace, donde mueven la energía a diversos niveles tróficos de las cadenas alimentarias acuáticas (Hanson *et al.* 2010). Los camarones anfídromos realizan estas funciones principalmente como procesadores de materia orgánica (Hanson *et al.* 2010, Snyder *et al.* 2011, García-Guerrero *et al.* 2013).

De igual forma, estos organismos son importantes como indicadores de conectividad fluvial, gracias a que en su ciclo de vida realizan migraciones masivas. Algunas especies de

camarones son excelentes escaladores y ciertas barreras naturales, como las cataratas, obteniendo así rangos de distribución más amplios que los peces (McLarney *et al.* 2010b).

Para conocer la importancia de los camarones de agua dulce en un ecosistema y poder utilizarlos como herramienta de gestión, es primordial determinar aspectos que se desconocen del grupo de los camarones. En este caso para los ríos Parismina y Dos Novillos se tenía una base de la riqueza de especies, índices de abundancia, distribución espacial y ciertos requerimientos ecológicos según el estudio de Gutiérrez (2007), el cual se debía actualizar y profundizar en otros aspectos como comportamientos reproductivos y migratorios, ya que no estaban documentados para el área de estudio. Para Costa Rica, se ha logrado avanzar en el área taxonómica de los decápodos dulceacuícolas, pero para los otros aspectos mencionados, la información es escasa o aún no han sido publicada. A pesar de los esfuerzos realizados aún no se ha realizado una clave dicotómica de camarones dulceacuícolas para el país (Lara y Wehrtmann 2011).

Según Snyder *et al.* (2011) en los últimos años se ha incrementado el número de proyectos hidroeléctricos en Costa Rica, por lo cual es importante generar información y medidas de manejo para proteger las poblaciones de camarones anfídromos, ya que los cuerpos de agua donde se encuentran se verán fragmentados con estas u otras barreras antrópicas. Es importante entender y conocer el sistema acuático y así utilizar estos datos para la toma de decisiones en programas de manejo y conservación de los recursos naturales.

1.3 Objetivos

1.3.1 Objetivo general

- Evaluar aspectos poblacionales y ecológicos de los camarones de agua dulce en los ríos Parismina y Dos Novillos de la vertiente Caribe de Costa Rica, para la generación de futuras medidas de manejo en cuanto a conectividad fluvial.

1.3.2 Objetivos específicos

- Determinar la diversidad de los camarones de agua dulce en los ríos Parismina y Dos Novillos
- Conocer la variación espacio-temporal en la abundancia y composición de los camarones de agua dulce en los ríos Parismina y Dos Novillos
- Evaluar la relación de factores ambientales en la diversidad de los camarones dulceacuícolas en los ríos Parismina y Dos Novillos.
- Generar recomendaciones de manejo para el mantenimiento de la conectividad de los camarones de agua dulce a lo largo de ríos.

2. Metodología

2.1 Área de estudio

El río Parismina, ubicado en la vertiente Caribe de Costa Rica tiene una longitud de 91 km. Es el principal colector de aguas de los ríos Guácimo, Destierro, Dos Novillos, Platanar, El Silencio, Camaronal, Jiménez y el Reventazón (Fig 1). El río Parismina, tiene su nacimiento en las faldas del Volcán Turrialba y desemboca en el mar Caribe. Esta subcuenca tiene una superficie de 436,76 km² y elevaciones que van desde los 0 hasta los 2451 msnm (Chaves *et al.* 2013, ICE 2014a). El río Dos Novillos se encuentra dentro del cantón de Guácimo y presenta una longitud aproximada de 31 km hasta desembocar a nivel de la cuenca media en el Parismina (Fig 1). La subcuenca del Dos Novillos tiene una superficie de 49,15 km² y elevaciones que van desde los 19 hasta los 2522 msnm. Nace en las faldas del Volcán Turrialba y en su corto recorrido, atraviesa áreas protegidas en su parte alta y baja, mientras que en su parte media, se ubican asentamientos humanos. Las principales actividades productivas son la ganadería de carne y leche, turismo rural y la agricultura de productos como palmito, macadamia, café, banano y otros (Chaves *et al.* 2013, ICE 2014b).

El área de compensación fluvial (offset) a la cual se restringió el estudio, contempla un área de proyecto (AP) que está constituida por el cauce, la zona de protección de ribera (50 o 15 m, según ubicación y actualmente regulada por la Ley Forestal 7575) y un área de amortiguamiento que completa a los 500 metros en ambas márgenes, de gestión voluntaria, ya que son terrenos de propiedad privada (Chaves *et al.* 2013). El área de estudio abarca ambos ríos Parismina (con un rango altitudinal de 11 a 670 msnm) y Dos Novillos (de 75 a 342 msnm) y se divide según sus características en tres zonas: alta, media y baja.

La zona alta del área de estudio va desde los 187 hasta 670 msnm, esta presenta bosque ribereño en ambos márgenes, con tres estratos bien definidos. El cauce de ambos ríos se caracteriza por su baja profundidad, alta frecuencia de rápidos, predominan los sustratos de rocas y canto rodado con presencia de briófitos. (ICE 2014a).

La zona media (44 a 106 msnm) la atraviesa la carretera principal ruta 32 una vía de alto tránsito. La franja de vegetación ribereña es reducida o nula, dominan los pastos, árboles dispersos o bien no se cuenta con cobertura en los márgenes del cauce. En algunos sectores

hay una o dos líneas de árboles o árboles aislados separados por matorrales. Poca presencia de rápidos y los sustratos predominantes son: el canto rodado y rocas (ICE 2014a).

La zona baja va desde los 18 a los 11 msnm; en esta zona el río se torna navegable, se cuenta con una leve franja de bosque ribereño y en algunos sectores es nula, con presencia de potreros. Áreas altamente intervenidas donde se llevan a cabo actividades productivas como cultivos de piña, palma africana, banano y ganadería. El sustrato predominante es la arena y el limo y en algunas partes hay presencia de raíces expuestas. El río posee un mayor caudal, un aumento en la profundidad y anchura del cauce; el agua es oscura e inodora (ICE 2014a).

Como parte de la gestión del sitio de compensación fluvial Parismina, se establecieron 11 puntos de muestreo para los diferentes estudios biológicos que forman parte del monitoreo de calidad del hábitat acuático (Chaves *et al.* 2013). En la presente investigación se seleccionaron los mismos sitios a fin de mantener relación con los demás trabajos que se realizan en la subcuenca, con excepción del sitio ubicado en la desembocadura.

En el área de estudio, la cual abarca ambos ríos Parismina y Dos Novillos se establecieron cuatro sitios de recolecta en la zona alta, cuatro en la zona media y tres en la zona baja (Fig. 1). Cada punto de muestreo cuenta con datos de elevación, coordenadas (CRTM05) y zona del río, según se especifica en el Anexo 1.

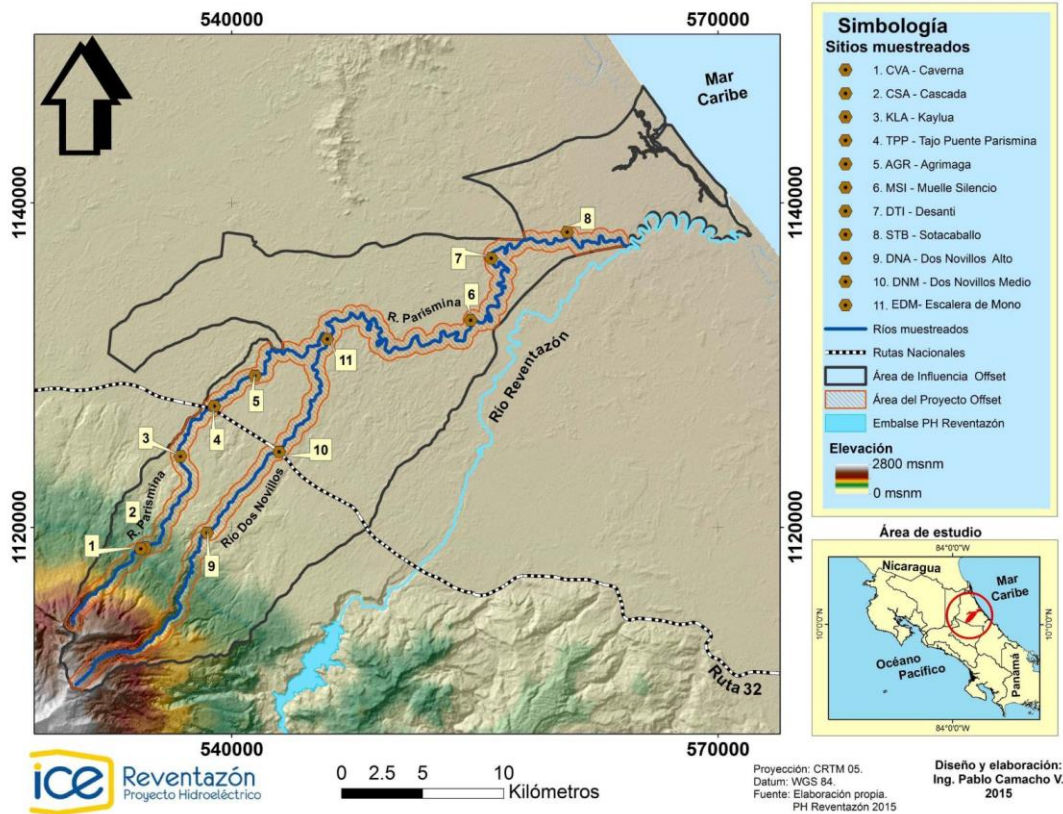


Figura 1. Ubicación de los sitios de muestreo de camarones en los ríos Parismina y Dos Novillos, Limón, Costa Rica (Tomado de ICE 2015).

2.2 Descripción de los sitios de muestreo

Río Parismina

Zona alta

Sitio Caverna: punto a mayor altitud (670 msnm) del área de estudio, está ubicado dentro de la zona protectora del acuífero Guácimo-Pococí, presenta cobertura de ribera en ambos márgenes, y este bosque ribereño presenta tres estratos bien definidos (Fig. 2). El terreno presenta pendientes pronunciadas. El ancho del cauce mide aproximadamente 10 m, dominando el sustrato de rocas y canto rodado con presencia de briófitos. La temperatura del agua oscila entre 18-21 °C con agua transparente y predominan las zonas de rápidos. Calidad del agua: aguas de calidad excelente, sin contaminación (según índice biológico BMWP-

CR), aguas de calidad buena (según índice fisicoquímico ICA) y aguas sin contaminación (según índice fisicoquímico Holandés) (Chaves *et al.* 2013; ICE 2015).

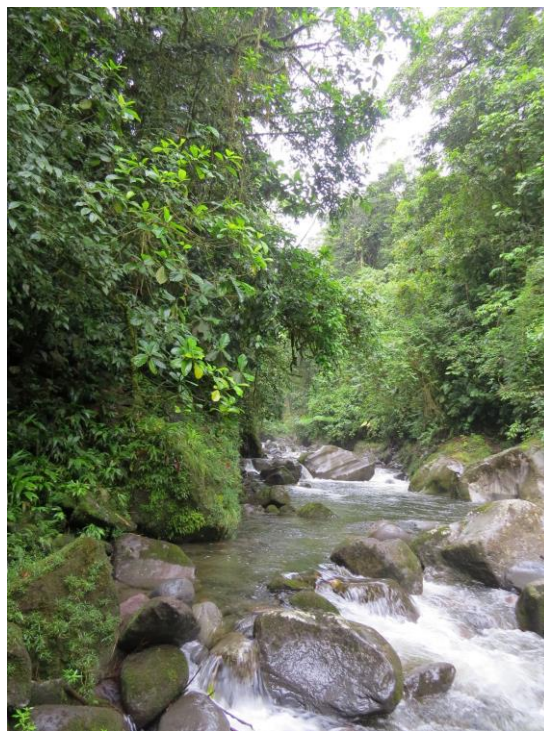


Figura 2. Sitio de muestreo Caverna, zona alta en el río Parismina, Limón, Costa Rica.

Sitio Cascada: Altitud 659 msnm. Presenta cobertura de ribera en ambos márgenes y zonas boscosas aledañas (Fig. 3). El terreno presenta pendientes pronunciadas. El ancho del cauce mide aproximadamente 15 m, dominando el sustrato de rocas y canto rodado con presencia de briófitos. La temperatura del agua oscila entre 19-22 °C, coloración del agua transparente y predominan las zonas de rápidos. Entre este sitio y caverna existen cataratas entre 15 m y 10 m de altura. Calidad del agua: aguas de calidad excelente, sin contaminación (según índice biológico BMWP-CR), aguas de calidad buena (según índice fisicoquímico ICA) y aguas sin contaminación (según índice fisicoquímico Holandés) (Chaves *et al.* 2013; ICE 2015).



Figura 3. Sitio de muestreo Cascada, zona alta en el río Parismina, Limón, Costa Rica.

Sitio Kaylua: Altitud 187 msnm. Presenta cobertura ribereña en ambos márgenes, zonas aledañas con vegetación arbórea, zonas de potreros y viviendas cercanas al punto de muestreo (Fig. 4). La pendiente del terreno es ligera. El ancho del cauce mide aproximadamente 10 m, dominando el sustrato de rocas y canto rodado con presencia de briófitos. La temperatura del agua oscila entre 22-25 °C, cierta coloración del agua color azul-verdusco y predominan las zonas de rápidos. Calidad del agua: aguas de calidad buena, no contaminadas (según índice biológico BMWP-CR), aguas de calidad buena (según índice fisicoquímico ICA) y aguas sin contaminación (según índice fisicoquímico Holandés) (Chaves *et al.* 2013, ICE 2015).

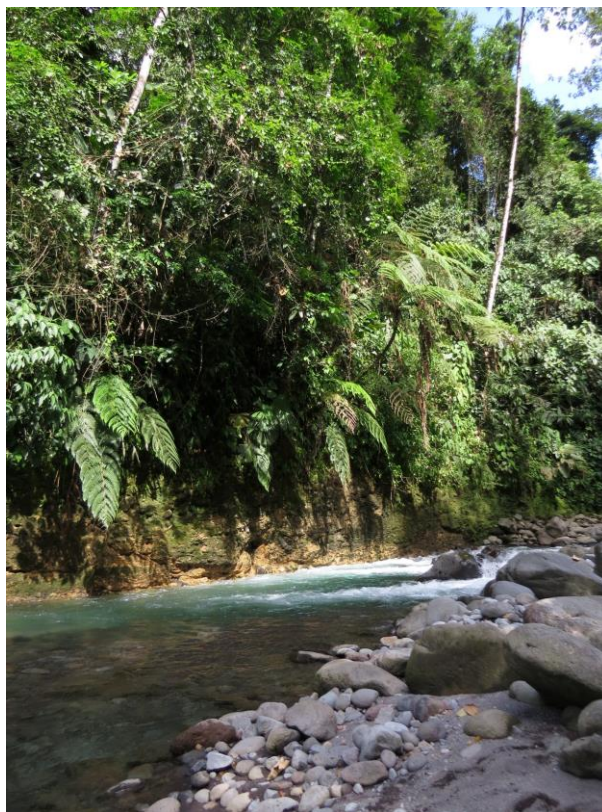


Figura 4. Sitio de muestreo Kaylua, zona alta en el río Parismina, Limón, Costa Rica.

Zona Media

Sitio Tajo puente Parismina: Altitud 74 msnm. Esta es una zona impactada por actividad humana, la cual la atraviesa la carretera principal ruta 32; se da la extracción de material en el cauce del río y cuenta con la presencia de viviendas en ambos márgenes. Debido a esto, la franja boscosa ribereña es reducida o nula, con una mayor exposición del cauce (Fig. 5). El ancho del cauce es aproximadamente de 20 m, con profundidades no mayores a un metro. El sustrato predominante es el canto rodado, seguido por rocas. La temperatura del agua oscila entre 23-26 °C, la coloración del agua es transparente y predominan las zonas de rápidos. Calidad del agua: aguas de calidad buena (según índice fisicoquímico ICA) y aguas sin contaminación (según índice fisicoquímico Holandés) (Chaves *et al.* 2013; ICE 2015).



Figura 5. Sitio de muestreo Tajo puente Parismina, zona media en el río Parismina, Limón, Costa Rica.

Sitio Agrimaga: Altitud 44 msnm. Se encuentra alterado con presencia de potreros y pastizales; la franja de vegetación arbórea ribereña es reducida, el sustrato predominante es el canto rodado seguido por la arena; no hay presencia de rocas ni bloques; con escasa presencia de rápidos (Fig. 6). El agua presenta un color verduzco, inodora. El ancho del cauce mide aproximadamente 15 m, con zonas profundas mayores a metro y medio. La temperatura del agua oscila entre 24-28 °C. Calidad del agua: Aguas de calidad regular, contaminación moderada (según índice biológico BMWP-CR), aguas de calidad buena (según índice fisicoquímico ICA) y aguas con contaminación incipiente (según índice fisicoquímico Holandés) (Chaves *et al.* 2013; ICE 2015).



Figura 6. Sitio de muestreo Agrimaga, zona media en el río Parismina, Limón, Costa Rica

Zona Baja

Sitio Muelle Silencio: Altitud 18 msnm. Este cuenta con una leve franja de bosque ribereño y presencia de potreros en sus alrededores (Fig. 7). El río se encuentra asentado sin presencia de rápidos y con un aumento en la profundidad (2 m) y anchura; el agua es oscura pero inodora. El sustrato predominante es la arena y el limo y en algunas partes hay presencia de raíces expuestas. La temperatura del agua oscila entre 24-26 °C. Calidad del agua: Aguas de calidad mala, contaminadas (según índice biológico BMWP-CR), aguas de calidad buena (según índice fisicoquímico ICA) y aguas con contaminación incipiente (según índice fisicoquímico Holandés) (Chaves *et al.* 2013; ICE 2015).



Figura 7. Sitio de muestreo Muelle Silencio, zona baja en el río Parismina, Limón, Costa Rica

Sitio Desanti: Altitud 15 msnm. Cuenta con árboles dispersos en los márgenes y mayor exposición del cauce (Fig. 8). Zona profunda, de mayor caudal, agua oscura e inodora. El sustrato predominante es la arena y el limo y en algunas partes hay presencia de raíces expuestas o pastos sumergidos en las orillas. La temperatura del agua oscila entre 25-27 °C. Calidad del agua: Aguas de calidad mala, muy contaminadas (según índice biológico BMWP-CR), aguas de calidad buena (según índice fisicoquímico ICA) y aguas con contaminación incipiente (según índice fisicoquímico Holandés) (Chaves *et al.* 2013; ICE 2015).



Figura 8. Sitio de muestreo Desanti, zona baja en el río Parismina, Limón, Costa Rica

Sitio Sotacaballo: Altitud 11 msnm. Sitio desprovisto de cobertura ribereña y con presencia de pastos en sus márgenes (Fig. 9). Zonas inundables y de potreros en los alrededores. El cauce es profundo (6 m), con mayor caudal, agua oscura e inodora. En este sitio se bifurca el río una parte hacia el Reventazón y otra parte hacia la costa por Caño California. El sustrato predominante es la arena y el limo. La temperatura del agua oscila entre 25-27 °C. Calidad del agua: Aguas de calidad mala, contaminadas (según índice biológico BMWP-CR), aguas de calidad buena (según índice fisicoquímico ICA) y aguas con contaminación incipiente (según índice fisicoquímico Holandés) (Chaves *et al.* 2013; ICE 2015).



Figura 9. Sitio de muestreo Sotacaballo, zona baja en el río Parismina, Limón, Costa Rica.

Río Dos Novillos

Zona alta

Sitio Dos Novillos Alto: Altitud 342 msnm. Presenta cobertura de ribera en ambos márgenes; este bosque ribereño presenta tres estratos bien definidos (Fig. 10). El ancho del cauce mide aproximadamente 15 m, dominando el sustrato de rocas y canto rodado con presencia de briófitos. La temperatura del agua oscila entre 20-22 °C, coloración del agua transparente y predominan las zonas de rápidos. Calidad del agua: aguas de calidad excelente, no contaminadas (según índice biológico BMWP-CR), aguas de calidad buena (según índice fisicoquímico ICA) y aguas sin contaminación (según índice fisicoquímico Holandés) (Chaves *et al.* 2013; ICE 2015).



Figura 10. Sitio de muestreo Dos Novillos Alto, zona alta en el río Dos Novillos, Limón, Costa Rica.

Zona Media

Sitio Dos Novillos Medio: Altitud 106 msnm. La franja boscosa ribereña es variable, se puede encontrar áreas de bosque secundario y pastizales (Fig. 11). Este sitio está intervenido por la carretera principal ruta 32, presencia de viviendas en los alrededores y desfogue de aguas servidas al río. El sustrato se caracteriza por la presencia de rocas, bloques y canto rodado, como dominantes en el lecho; estos sustratos se encuentran con una lámina de briófitos y algas. El agua es cristalina, sin embargo en ocasiones se percibe olores de aguas negras y alcantarillas. Hay una alta presencia de rápidos seguidos por pozas. La temperatura del agua oscila entre 22 y 24 °C. Calidad del agua: aguas de calidad excelente, no contaminadas (según índice biológico BMWP-CR), aguas de calidad buena (según índice fisicoquímico ICA) y aguas sin contaminación (según índice fisicoquímico Holandés) (Chaves *et al.* 2013; ICE 2015).



Figura 11. Sitio de muestreo Dos Novillos Medio, zona media en el río Dos Novillos, Limón, Costa Rica.

Sitio Escalera de Mono: Altitud 75 msnm. Este punto de muestreo está rodeado por plantaciones de banano, sin embargo cuenta con una amplia franja de bosque ribereño (Fig. 12). Se encuentra dentro del área de protección de la Universidad EARTH. El cuerpo de agua presenta únicamente un flujo laminar, con dominancia del sustrato grava y arena en el lecho. Hay presencia de raíces expuestas y troncos introducidos en el agua. La temperatura del agua oscila entre 23 y 27 °C. Calidad del agua: aguas de calidad regular, contaminación moderada (según índice biológico BMWP-CR), aguas de calidad buena (según índice fisicoquímico ICA) y aguas con contaminación incipiente (según índice fisicoquímico Holandés) (Chaves *et al.* 2013; ICE 2015).



Figura 12. Sitio de muestreo Escalera de Mono, zona media en el río Dos Novillos, Limón, Costa Rica.

2.3 Muestreo de camarones dulceacuícolas

Para investigar aspectos poblacionales de los camarones dulceacuícolas se utilizaron ocho sitios de muestreo en el río Parismina y tres sitios de muestreo en el río Dos Novillos. El presente estudio se realizó durante el año 2015; en cada punto se realizó un muestreo por mes, durante diez meses, con la limitante de que en el mes de enero no se pudo muestrear la zona alta y media por problemas técnicos con el equipo de electropesca y en junio no se pudieron realizar los muestreos en total, debido a severas condiciones climáticas. Los muestreos fueron realizados en horario diurno, no se hicieron en horas nocturnas principalmente por razones de seguridad y logística. En cada muestreo se capturaron los camarones que se encontraban en todos los microhábitats presentes en cada sitio (rápidos, pozas, orillas con vegetación).

Dadas las características de cada sitio de muestreo se utilizó un método de captura diferente, esto debido a que las condiciones en la parte alta y media son similares pero las características cambian en la parte baja, lo cual no permitió utilizar la misma técnica de muestreo a lo largo del área de estudio. Para la captura de camarones en las partes altas y

medias, donde ambos ríos no son muy profundos, existe gran cantidad de rápidos y zonas en las que se puede caminar, se utilizó durante media hora el método de electropesca en cada sitio (HALLTECH HT-2000) (King y Crook 2002) (Anexo 2). Este consiste en proporcionar una corriente eléctrica a la columna de agua por medio de dos electrodos y con esto aturdir a los camarones para capturarlos con una red tipo chinchorro de 2 m de longitud y 1 cm de luz de malla. Por otro lado, para la captura de camarones en las partes bajas y de mayor profundidad (zonas de difícil acceso) de los ríos, y donde la electropesca pierde su funcionamiento, se utilizaron trampas con cebo de coco fermentado (Anexo 3). Se colocaron tres trampas grandes y tres trampas pequeñas, separadas entre sí en tres puntos a una distancia de 10 m; en cada punto se puso una grande y una pequeña, ya que en las grandes se salían los individuos de menor tamaño. Las trampas se amarraron con una cuerda a la orilla del río donde quedaron sumergidas por completo evitando que quedarán flotando en la columna de agua, y una vez colocadas se dejaron durante dos noches para su posterior revisión.

Los individuos capturados en cada muestreo se identificaron a nivel de especie en el campo y una vez terminada la toma de datos de los individuos recolectados, estos fueron liberados. Para la identificación de las especies de camarones pertenecientes a la familia Palaemonidae se utilizaron las publicaciones de Holthuis (1952), Cabrera (1983), Lara (2006) y Valencia y Campos (2007), y para las especies pertenecientes a la familia Atyidae se consultó: Hobbs y Hart (1982) y Chace y Hobbs (1969). Los individuos que no se lograron identificar en el campo se preservaron en alcohol al 70% para su posterior identificación en el laboratorio. Se registró la cantidad de individuos capturados por especie, el sexo según la determinación descrita por Holthuis (1952), se catalogaron juveniles a aquellos individuos menores o iguales a 20 mm de longitud total, el número de hembras con huevos y el estadio de desarrollo embrionario en el que se encontraban, de acuerdo con la metodología de Wehrtmann (1990) y Lara (2006). Además, se tomaron cuatro medidas de longitud diferentes (en milímetros) con la ayuda de un Vernier (200 mm), las cuales fueron: largo del cefalotórax (LC: desde la punta anterior del rostro hasta la parte posterior del cefalotórax), largo del tórax (LTO: va desde donde termina el ojo hasta donde empieza el abdomen), largo del abdomen (LA: desde donde empieza el abdomen hasta la punta del telson) y longitud total (LT: desde la punta anterior del rostro hasta la punta del telson) (Fig. 13).

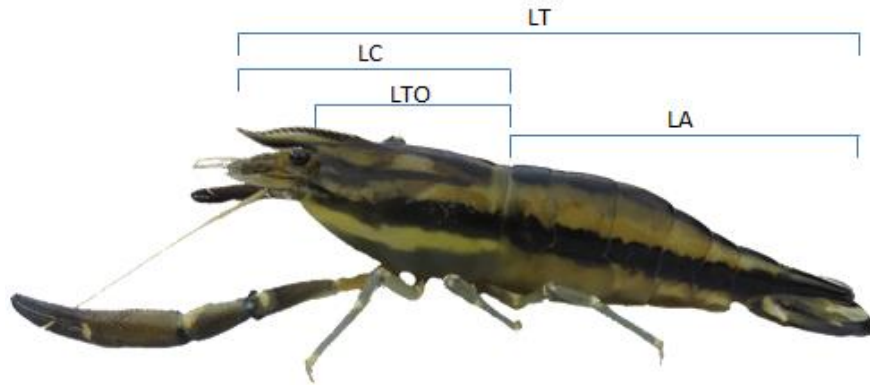


Figura 13. Mediciones de longitud que se tomaron: LC: longitud del cefalotórax, LTO: Longitud del tórax, LA: longitud del abdomen, LT: longitud total.

Durante cada muestreo se determinaron diferentes parámetros ambientales. Se utilizó un multiparámetros (YSI 556) para medir *in situ*: temperatura, pH, conductividad, salinidad, sólidos disueltos totales y oxígeno disuelto. De igual forma, con un caudalímetro (Flowatch JDC) se midió la velocidad de la corriente de agua. Se utilizó un GPS Garmin (GPSmap 60CS) para obtener la altitud (msnm) de cada sitio de muestreo. La información relacionada con parámetros fisicoquímicos y caudal proviene de los estudios y del monitoreo permanente que realizó el ICE en esta subcuenca, por lo que el Departamento de Hidrología del ICE brindó los resultados de las mediciones de caudal para cada sitio (OMM 1994). Por medio del laboratorio de Química de Estudios Básicos (ICE) se obtuvo los datos de cloruros, nitratos, sulfatos, fosfatos y nitrógeno amoniacal para cada sitio (Eaton y Franson 2005). También se obtuvo datos de promedios de precipitación mensual de la estación meteorológica del Instituto Meteorológico Nacional (IMN) ubicada en la EARTH, Guácimo.

En cada muestreo, cuando fue posible observar un evento migratorio donde los juveniles de camarón se iban movilizand desde la zona estuarina hacia aguas arriba del río, se tomó una muestra de aproximadamente 50 individuos, los cuales se criaron en ambientes controlados (peceras), esto con el fin de determinar las familias y especies presentes.

2.4 Análisis de datos

Se elaboraron gráficos descriptivos para visualizar la composición de las especies de los camarones por río y zona altitudinal. Para ello, se utilizó la abundancia relativa de cada especie (i.e., porcentaje con base en el total de individuos capturados durante todo el periodo de estudio y por tipo de método de captura). Además, solo se incorporaron las especies que se observaron con mayor frecuencia durante el periodo del estudio.

Se utilizaron Modelos Lineales Generalizados (MLGs) con la función `glm()` con link poisson (Bilder y Loughin 2015) para evaluar la presencia/ausencia de las especies de camarón más frecuentes del estudio, *M. acanthurus*, *M. heterochirus* y *M. olfersii*, entre las distintas zonas altitudinales y meses de muestreo. La variable respuesta presencia/ausencia se definió de la siguiente manera: se indicó como una presencia cuando al menos un individuo de la especie de camarón de interés se observó en un muestreo (i.e., réplica), caso contrario se indicó como ausencia. Además, se combinaron los datos tomados con diferentes técnicas de muestreo utilizadas en las distintas zonas de muestreo para análisis de ocurrencia de especies (Mackenzie y Royle 2005).

Se realizaron, según el tamaño de muestra en caso, pruebas exactas de Fisher (McDonald 2014), pruebas de Chi-cuadrado (McDonald 2014) o pruebas de G (McDonald 2014) para evaluar diferencias en la abundancia (1) entre sexos durante los meses de muestreo y por cada especie (*M. acanthurus*, *M. heterochirus* y *M. olfersii*), (2) de cada sexo de las especies a través de los meses de muestreo, (3) entre hembras ovígeras de cada especie (*M. acanthurus*, *M. heterochirus* y *M. olfersii*) a lo largo de los meses de muestreo y (4) de hembras ovígeras de cada especie a través de los meses de muestreo. Se realizaron gráficos descriptivos para visualizar los patrones de abundancia relativa.

Se realizaron Modelos Lineales Generalizados (MLGs) con distribución binomial para evaluar la influencia de factores abióticos (temperatura, oxígeno disuelto, conductividad, velocidad de corriente, pH, DBO, sólidos disueltos, salinidad, sólidos totales, cloruros, nitrógeno amoniacal, nitratos, fosfatos, sulfatos, caudal) con la presencia de las especies de camarones más frecuentes del estudio (*M. acanthurus*, *M. heterochirus* y *M. olfersii*). La selección del mejor modelo se realizó con el criterio de Akaike, utilizando el paquete `glmulti` (Calcagno y Mazancourt 2010). Previo al análisis se corrigió la colinealidad

de las covariables usando el factor de inflación (VIF por sus siglas en inglés). Para esto último, se ajustó un modelo con todas las covariables de interés (mencionadas anteriormente) y se calculó el VIF. Luego se eliminó la covariable con el valor de VIF más alto y se reajustó nuevamente el modelo. Este proceso se realizó hasta que ninguna covariable en el modelo presentara un valor mayor o igual a 3 (Zuur *et al.* 2010). Además, se realizaron transformaciones logarítmicas para mejorar la normalidad de las variables predictoras que lo requerían (Zuur *et al.* 2010).

Los análisis estadísticos se realizaron con el programa R versión 3.2.2 (R Development Core Team 2015). Además, se utilizaron los paquetes de R ggplot2 (Wickham 2016), dplyr (Wickham *et al.* 2019) y glmulti (Calcagno y Mazancourt 2010).

4. Resultados

En total se registraron 1036 individuos de camarones divididos en cuatro especies, pertenecientes a dos familias (Cuadro 1). Se registraron 519 individuos pertenecientes a cuatro especies en el río Parismina y 517 individuos pertenecientes a tres especies en el río Dos Novillos (Cuadro1).

Cuadro 1. Número de individuos capturados por especie y familia, en los ríos Parismina y Dos Novillos.

Familia	Especie	Número de individuos por río	
		Parismina	Dos Novillos
Atyidae	<i>Atya scabra</i>	4	6
Atyidae	<i>Atya spp.</i>	4	2
Palaemonidae	<i>Macrobrachium acanthurus</i>	120	0
Palaemonidae	<i>Macrobrachium heterochirus</i>	175	269
Palaemonidae	<i>Macrobrachium olfersii</i>	172	222
Palaemonidae	<i>Macrobrachium spp.</i>	44	18
Total de individuos por río		519	517
Total de individuos en ambos ríos		1036	

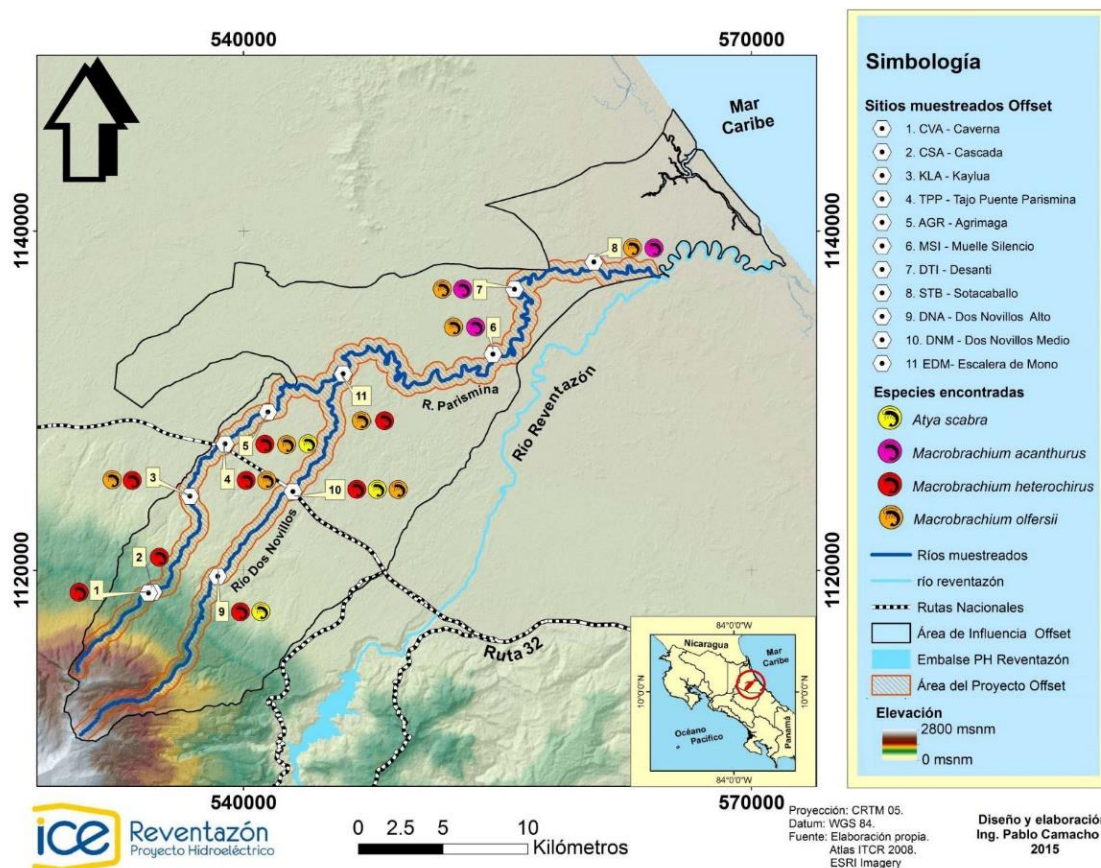


Figura 14. Ubicación de las diferentes especies de camarones dulceacuícolas registradas en los ríos Parismina y Dos Novillos, Limón, Costa Rica.

Macrobrachium heterochirus presentó el mayor tamaño con 126 mm LT, seguido de *M. acanthurus* con 107 mm LT y la especie con menor tamaño fue *M. olfersii* (LT: 31-76 mm) (Cuadro 2). Para *M. heterochirus* se registraron los individuos de mayor tamaño en la parte alta, mientras que para *M. olfersii* y *A. scabra* fue en la parte media. Para todas las especies presentes se registró un mayor tamaño en machos que en hembras (Cuadro 2).

La especie *M. heterochirus* fue la más abundante en el río Dos Novillos (Fig. 15). En el río Parismina, *M. heterochirus* fue la especie más abundante en la zona donde se muestreo con electropesca (zonas alta y media) (Fig. 16), mientras que *M. acanthurus* fue la más abundante donde se muestreó con el método de trampeo (zona baja) (Fig. 17). Cabe mencionar que tanto en el río Dos Novillos como en el río Parismina con el muestreo de electropesca se observó el mismo patrón de abundancia de las tres especies de camarones

detectadas, donde *M. heterochirus* fue la especie más abundante, seguido de *M. olfersii* y por último *A. scabra* fue poco abundante (Fig. 15 y 16).

Cuadro 2. Promedios de longitud total (LT en mm) en las especies de camarones dulceacuícolas entre las diferentes zonas altitudinales del río Dos Novillos, Limón.

Zona	Promedio Longitud Total (mm)					
	Palaemonidae				Atyidae	
	<i>M. heterochirus</i>		<i>M. olfersii</i>		<i>A. scabra</i>	
	Hembras	Machos	Hembras	Machos	Hembras	Machos
Alta	52 ±13.95	51 ±19.68	-	-	57 ±12.34	74 ±8.48
LT min-max	81-29	100-31	-	-	71-47	80-68
Media	61 ±14.98	64 ±25.67	35 ±4.28	41 ±10.40	-	-
LT min-max	95-25	110-28	47-25	63-28	-	-

Cuadro 3. Promedios de longitud total (LT en mm) en las especies de camarones dulceacuícolas entre las tres diferentes zonas altitudinales del río Parismina, Limón.

Zona	Promedio Longitud Total (mm)							
	Palaemonidae						Atyidae	
	<i>M. heterochirus</i>		<i>M. olfersii</i>		<i>M. acanthurus</i>		<i>A. scabra</i>	
	Hembras	Machos	Hembras	Machos	Hembras	Machos	Hembras	Machos
Alta	53 ±16.25	58 ±21.39	39 ±10.39	44 ±10.89	-	-	44 ±14.64	28
LT min-max	85-29	126-31	45-27	65-31	-	-	57-28	28-28
Media	61 ±16.12	67 ±17.10	40 ±4.26	48 ±9.40	-	-	-	-
LT min-max	57-28	110-28	47-32	76-33	-	-	-	-
Baja	-	-	34 ±4.24	41 ±5.64	65 ±12.38	64 ±19.88	-	-
LT min-max	-	-	37-31	53-33	90-38	107-36	-	-

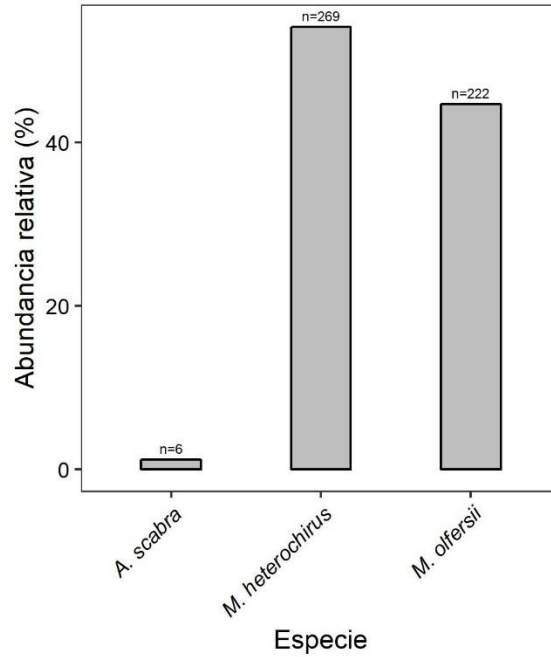


Figura 15. Abundancia relativa de cada especie de camarón recolectadas en el presente estudio en el río Dos Novillos. Se consideró el total de individuos capturados durante todo el periodo de muestreo (Enero- octubre 2015) y por el método de captura de electropesca.

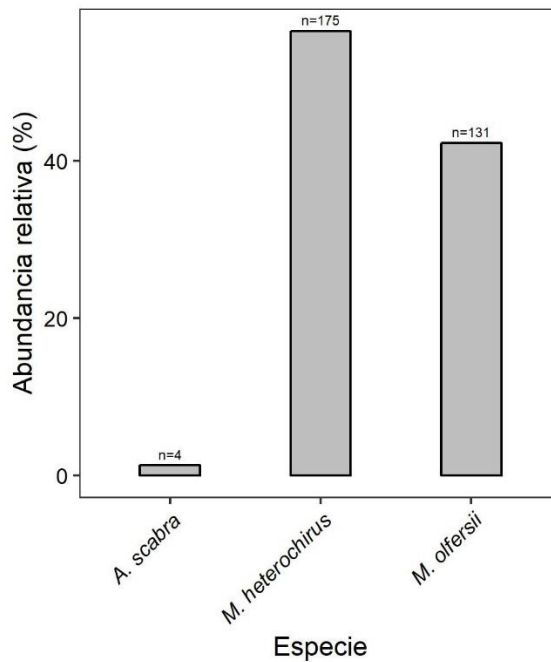


Figura 16. Abundancia relativa de las especies de camarón recolectadas en el presente estudio en el río Parismina. Se consideró el total de individuos capturados durante todo el periodo de muestreo (Enero- octubre 2015) y por el método de captura de electropesca.

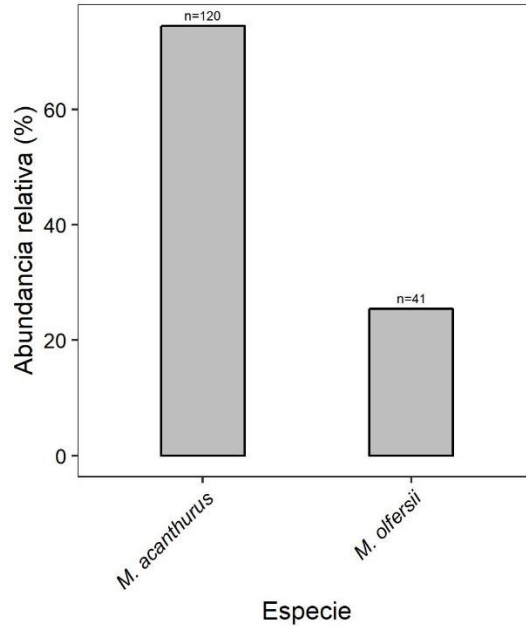


Figura 17. Abundancia relativa de las especies de camarón recolectadas en el presente estudio en el río Parismina. Se consideró el total de individuos capturados durante todo el periodo de muestreo (Enero- octubre 2015) y por el método de captura de trampas.

En relación con la composición de especies de camarones según el estrato altitudinal del área de estudio, se encontraron dos especies en la zona baja *M. olfersii* y *M. acanthurus*, siendo *M. acanthurus* la de mayor abundancia relativa (Fig. 18). En la zona media y alta se registraron tres especies *M. olfersii*, *M. heterochirus* y *Atya scabra*, siendo *M. olfersii* y *M. heterochirus* las especies de mayor abundancia relativa para la zona media y alta, respectivamente (Fig. 18). Cabe recalcar, que debido a que el río cambia su estructura siendo más ancho, profundo y de mayor caudal se realizó el muestreo con la técnica de trampeo en la zona baja mientras que el método de electropesca se realizó en la zona media y alta.

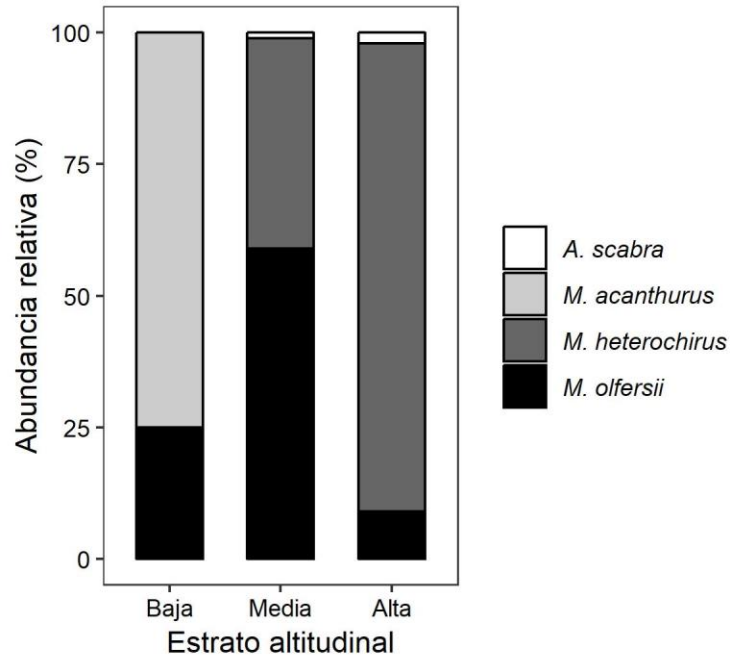


Figura 18. Abundancia relativa de las especies de camarones presentes en las zonas baja, media y alta. Se consideró el total de individuos capturados durante todo el periodo de muestreo en cada zona altitudinal. La zona baja se muestreo con el método de trampas en el río Parismina. La zona media y alta se muestreo con el método de electropesca en los ríos Parismina y dos Novillos.

En cuanto a los siguientes análisis se utilizaron las tres especies más frecuentes (*M. acanthurus*, *M. olfersii* y *M. heterochirus*), esto debido a que solo se obtuvo diez registros de *A. scabra* a lo largo del periodo de muestreo. La frecuencia en la presencia de *M. acanthurus* ($\chi^2 = 63.83$, $p < 0.0001$), *M. heterochirus* ($\chi^2 = 80.60$, $p < 0.0001$) y *M. olfersii* ($\chi^2 = 32.07$, $p < 0.0001$) fue significativamente diferente entre las zonas altitudinales. La proporción de la presencia de *M. acanthurus* fue de 75% en la zona altitudinal baja, este fue en la única zona que estuvo presente esta especie, mientras que para *M. heterochirus* fue mayor en la zona alta (Fig. 19). La frecuencia de la presencia de *M. olfersii* fue mayor en la zona media (Fig. 19). *Macrobrachium olfersii* estuvo presente en las tres zonas altitudinales por ende en más condiciones diferentes a lo largo de los ríos; la misma se registró desde los 187 msnm hasta los 11 msnm.

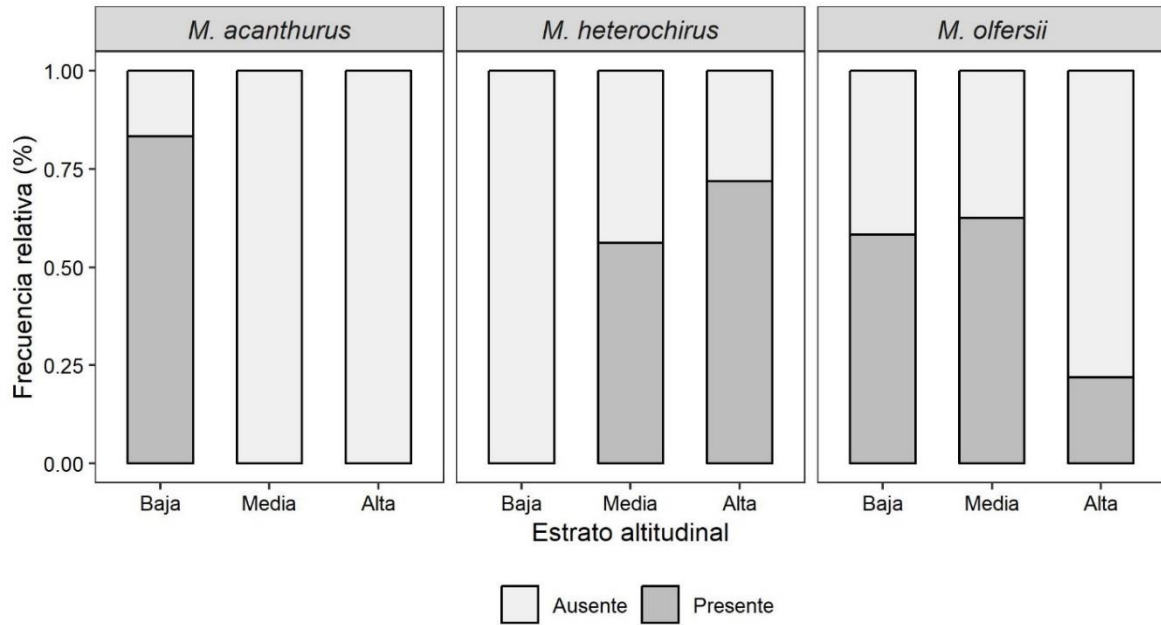


Figura 19. Frecuencia relativa de la presencia-ausencia de las especies de camarones, *Macrobrachium acanthurus*, *M. heterochirus* y *M. olfersii*, por zonas altitudinales en los ríos Parismina y Dos Novillos, Limón, Costa Rica. Se utilizaron las especies de camarón con mayor frecuencia durante el período del estudio (Enero – octubre 2015).

La frecuencia en la presencia de camarones fue similar a través de los meses para *M. acanthurus* ($\chi^2 = 2.52$, $p = 0.92$), *M. heterochirus* ($\chi^2 = 2.25$, $p = 0.95$) y *M. olfersii* ($\chi^2 = 1.01$, $p = 0.99$) (Fig. 21). Para *M. heterochirus* se mantuvo la frecuencia relativa a lo largo de los meses de muestreo disminuyendo ligeramente para el mes de febrero. En el caso de *M. olfersii* y *M. acanthurus* su frecuencia relativa fluctuó ligeramente a lo largo del año, teniendo una menor frecuencia para el mes de mayo.

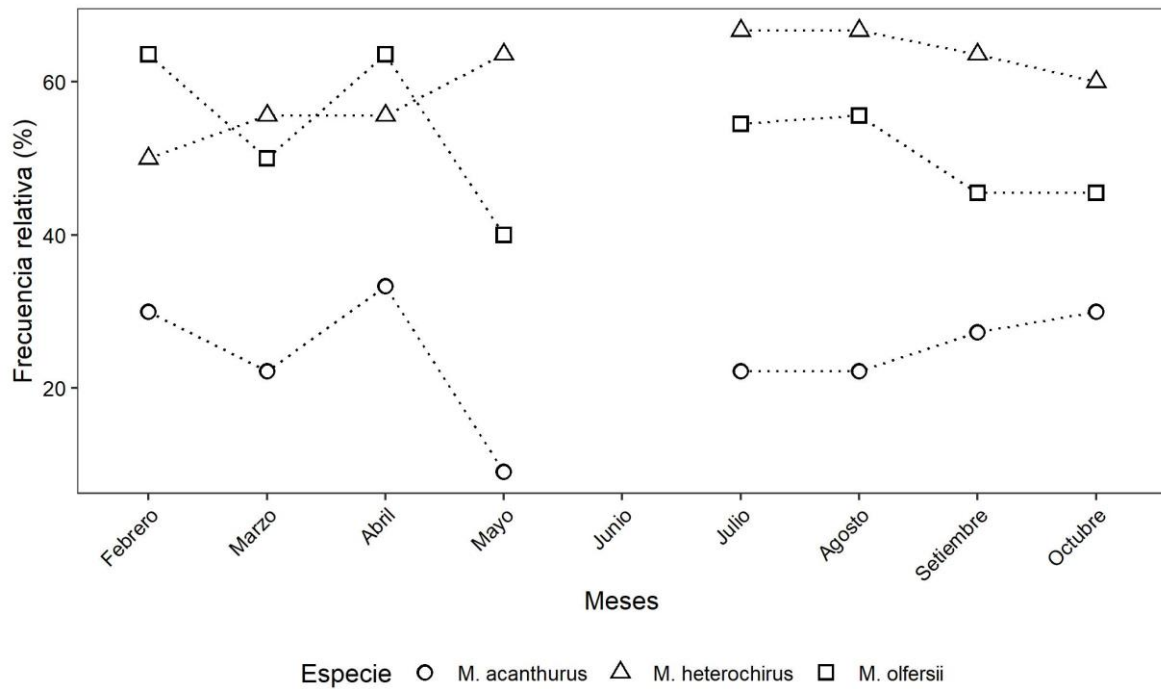


Figura 20. Frecuencia relativa de la presencia de las tres especies de *Macrobrachium* más frecuentes a través de los meses de muestreo durante el año 2015, en los ríos Parismina y Dos Novillos, Limón, Costa Rica.

La proporción de sexos fue significativamente diferente entre especies de la zona baja (LR, $\chi^2 = 28.27$, $p < 0.0001$), media (LR, $\chi^2 = 12.49$, $p < 0.001$) y alta (LR, $\chi^2 = 12.97$, $p < 0.001$) (Fig. 20). En el caso de *M. olfersii* se registró mayor abundancia de hembras en la zona media; en las zonas altas y bajas se encontró mayor abundancia de machos. Para *M. heterochirus* la abundancia de machos fue igual a la de hembras en la zona alta, mientras que en la zona media encontramos mayor abundancia de hembras.

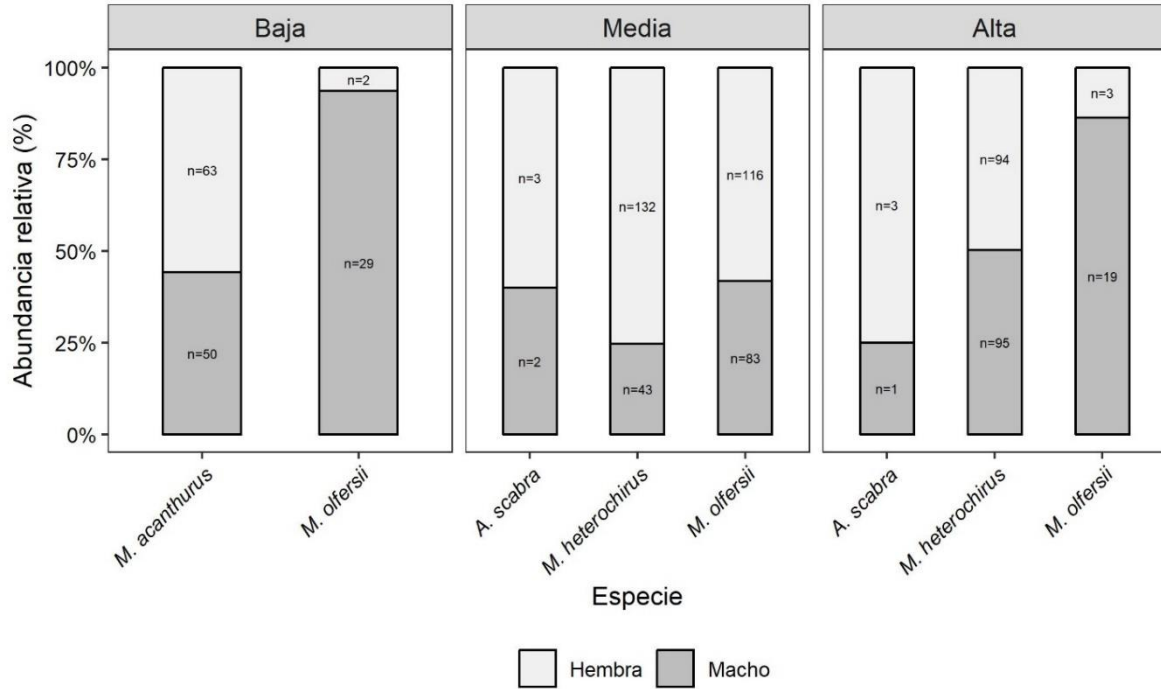


Figura 21. Abundancia relativa de los sexos de las especies de camarones presentes en las zonas altitudinales baja, media y alta. Se consideró el total de individuos capturados durante todo el período de muestreo (*Enero – octubre 2015*) en cada zona altitudinal. La zona baja se muestreó con el método de trampeo en el río Parismina. La zona media y alta se muestreó con el método de electropesca en los ríos Parismina y Dos Novillos.

Abundancia de sexos

En el río Dos Novillos la abundancia fue similar entre ambos sexos en cada mes de muestreo para *M. heterochirus* ($p = 0.22$) y *M. olfersii* ($p = 0.05$) capturados mediante la técnica de electropesca (Fig. 22). Con respecto a la variabilidad de la abundancia de cada sexo a través del tiempo, la abundancia de hembras de *M. heterochirus* fue significativamente más baja en abril y más alta en agosto ($p < 0.0001$; Fig. 22) contrario con los machos ($p = 0.08$). Para el caso de *M. olfersii*, tanto hembras ($p < 0.0001$) como machos ($p < 0.0001$) presentaron una abundancia significativamente mayor en el mes de abril (Fig. 22).

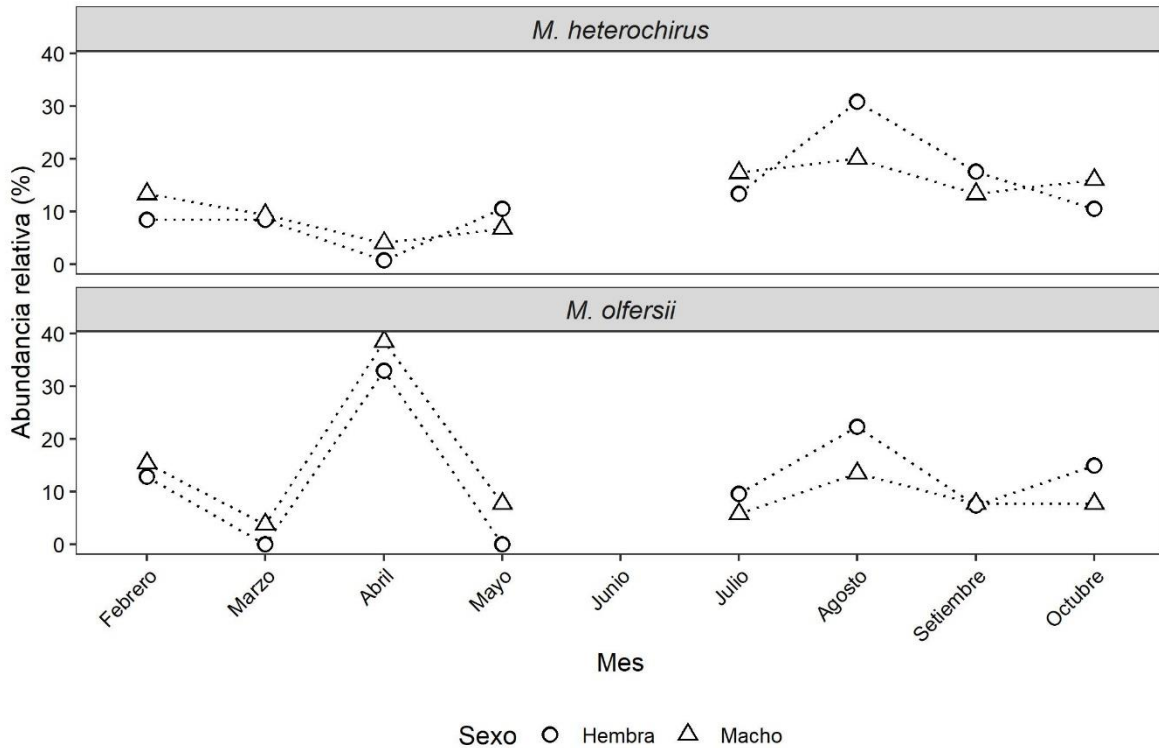


Figura 22. Abundancia relativa de los sexos de las especies *Macrobrachium heterochirus* y *M. olfersii* a través de los meses de muestreo durante el año 2015, con la técnica de electropesca en el río Dos Novillos, Limón, Costa Rica.

En el río Parismina se observaron abundancias similares para ambos sexos en cada mes de muestreo para *M. heterochirus* ($p = 0.23$) y *M. olfersii* ($p = 0.93$) con la técnica de electropesca (Fig. 23). Con relación a las abundancias de cada sexo a través del tiempo, se observó que las hembras de *M. heterochirus* presentaron una abundancia significativamente mayor en el mes de julio y menor en agosto ($p = 0.01$; Fig. 23), mientras que en los machos fue similar en todos los meses ($p = 0.84$) con la técnica de electropesca. Con relación a *M. olfersii*, tanto hembras ($p = 0.04$) como machos ($p = 0.04$) presentaron una abundancia significativamente mayor en el mes de abril y disminuyó gradualmente en el mes de julio, siendo este a su vez el mes de menor abundancia durante el periodo de estudio, con la técnica de electropesca (Fig. 23).

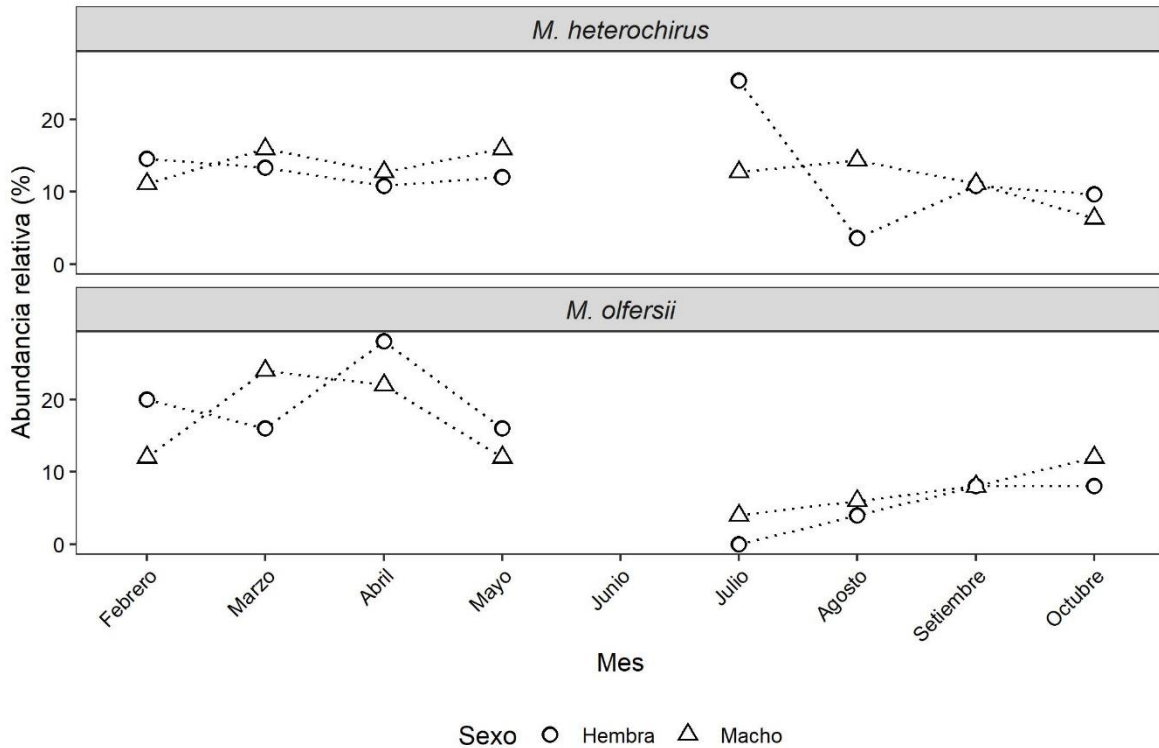


Figura 23. Abundancia relativa de los sexos de las especies *Macrobrachium heterochirus* y *M. olfersii* a través de los meses de muestreo durante el año 2015, con la técnica de electropesca en el río Parismina, Limón, Costa Rica.

Las abundancias de ambos sexos no fueron significativamente diferentes en cada mes de muestreo para *M. acanthurus* ($p = 0.30$) con la técnica de trampas en el río Parismina (Fig. 24). Para *M. olfersii* también se observó que fueron similares (el bajo tamaño de muestra en hembras no permitió su análisis estadístico). Para el caso de las abundancias de cada sexo a través del tiempo, se observó en los machos ($p < 0.01$) de *M. acanthurus* una abundancia significativamente mayor en los meses de setiembre y octubre, disminuyendo en los meses de julio y agosto, contrario a las hembras ($p = 0.06$). Con respecto a *M. olfersii*, la abundancia en machos no fue significativamente diferente ($p = 0.25$) entre los meses de muestreo (Fig. 24). Para el caso de las hembras de *M. olfersii* únicamente se capturó un individuo y fue en el mes de agosto.

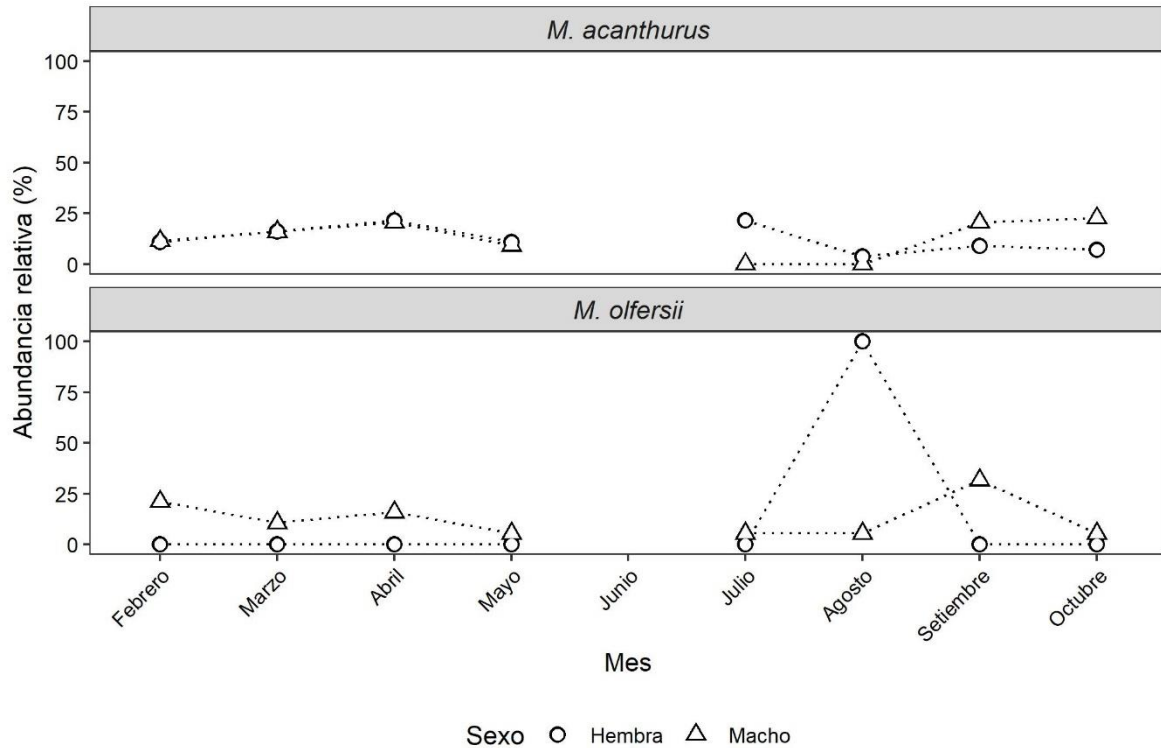


Figura 24. Abundancia relativa de los sexos de las especies *Macrobrachium acanthurus* y *M. olfersii* a través de los meses de muestreo en el año 2015, con la técnica de trampas en el río Parismina, Limón, Costa Rica.

Abundancia de hembras ovígeras

En el río Dos Novillos con la técnica de electropesca, no se ajustaron pruebas estadísticas debido al bajo tamaño de muestra, por lo cual se realizaron análisis descriptivos para la abundancia de hembras ovígeras a lo largo del tiempo. En la Figura 25 se puede observar para *M. heterochirus* una mayor abundancia de hembras ovígeras en el mes de agosto y de igual forma se observaron en menor cantidad hembras ovígeras durante los meses de mayo, julio, setiembre y octubre. *Macrobrachium olfersii* presentó mayor abundancia de hembras ovígeras en el mes de abril y se encontraron en menor cantidad de hembras ovígeras durante los meses de febrero, julio, agosto y octubre (Fig. 25).

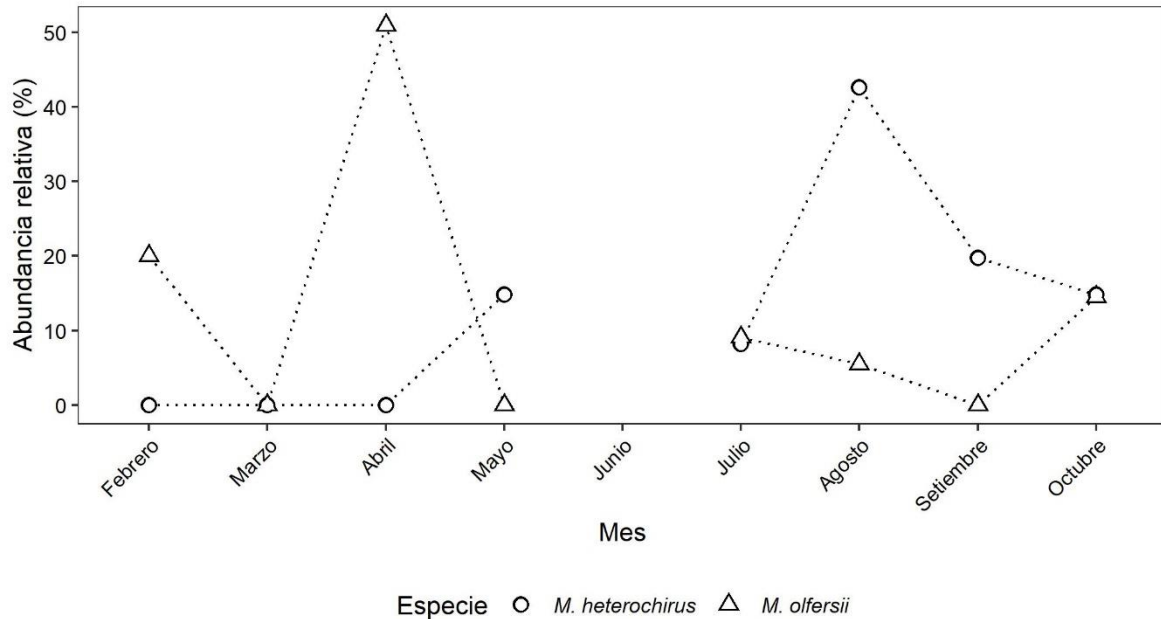


Figura 25. Abundancia relativa de hembras ovígeras de las especies *Macrobrachium heterochirus* y *M. olfersii* a través de los meses de muestreo en el año 2015, con la técnica de electropesca en el río Dos Novillos, Limón, Costa Rica.

En el río Parismina con el método de electropesca, el tamaño de muestra no permitió realizar un análisis estadístico sobre la abundancia de hembras ovígeras. Para *M. heterochirus* se observó una mayor abundancia de hembras ovígeras en el mes de julio y mayo, también se registró presencia de hembras ovígeras pero en menor cantidad en los meses de febrero, marzo, abril, setiembre y octubre (Fig 26). *Macrobrachium olfersii* presentó una mayor presencia de hembras ovígeras en el mes de abril y de igual forma se registraron en menor cantidad hembras ovígeras en los meses de febrero, marzo, mayo y agosto (Fig 26). En ambos ríos todas las hembras ovígeras de *M. heterochirus* presentaron manchas amarillas en la primera, segunda o tercera pleura, no siempre en las tres pero por lo menos en una presentaban esta mancha, esta característica únicamente se observó en *M. heterochirus* y podría estar relacionado a procesos de muda (Anexo 4).

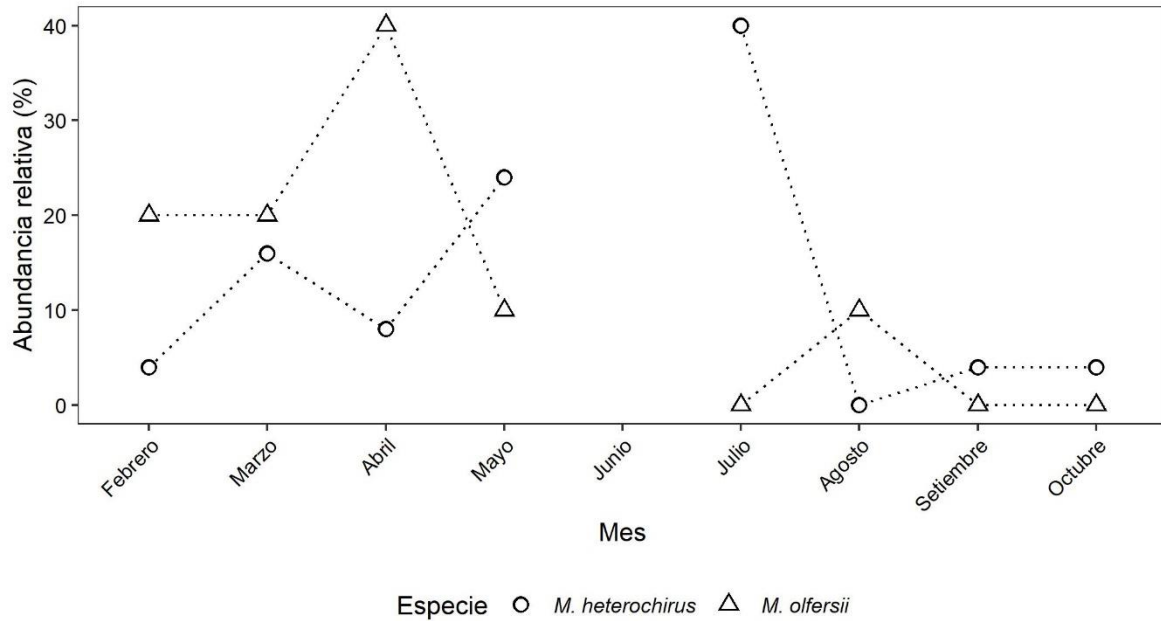


Figura 26. Abundancia relativa de hembras ovígeras de las especies *M. heterochirus* y *M. olfersii* a través de los meses de muestreo en el año 2015 con la técnica de electropesca en el río Parismina, Limón, Costa Rica.

Para el río Parismina con la técnica de trampas, no se ajustaron pruebas estadísticas debido al bajo tamaño de muestra, por lo cual se realizaron análisis descriptivos para la abundancia de hembras ovígeras a lo largo del tiempo y en el caso de *M. olfersii* únicamente se registró una hembra no ovígera, por lo que no se incluyó en la Figura 27. *Macrobrachium acanthurus* presentó una mayor cantidad de hembras ovígeras en los meses de abril y julio y en menor cantidad en los meses de febrero, marzo y mayo (Fig 27). Siendo en total para *M. acanthurus*, cinco meses con presencia de hembras ovígeras y tres meses sin presencia de estas.

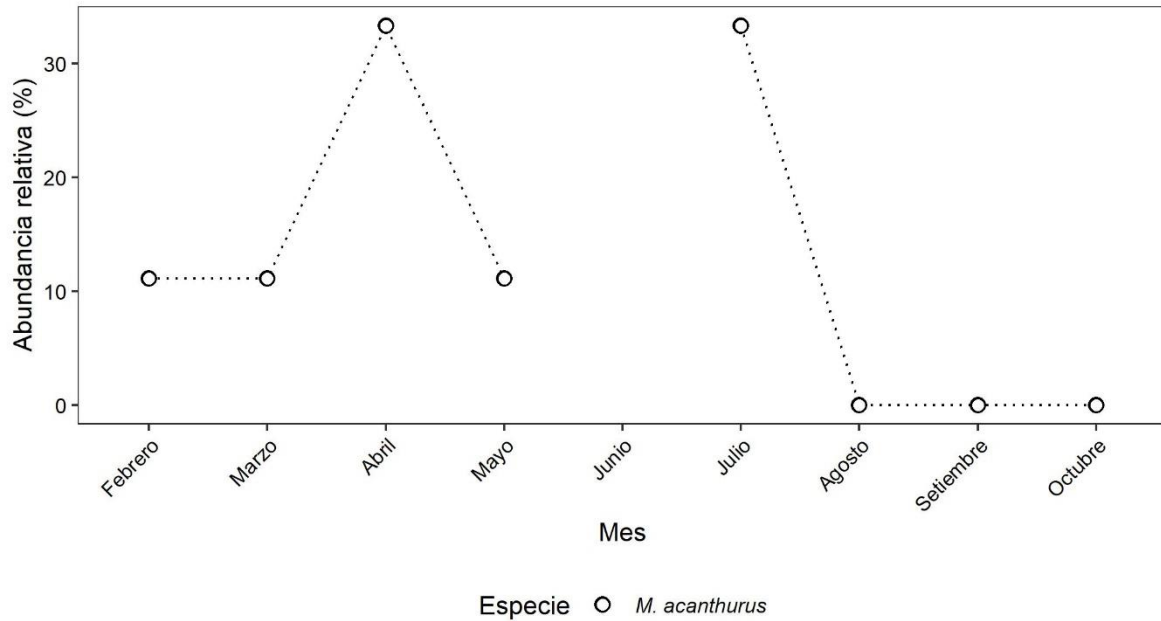


Figura 27. Abundancia relativa de hembras ovígeras de las especies *M. acanthurus* a través de los meses de muestreo en el año 2015 con la técnica de trampas en el río Parismina, Limón, Costa Rica.

Documentación de eventos migratorios de camarones juveniles

Durante los muestreos, se contó con la oportunidad de presenciar eventos migratorios (dirección estuario- río arriba), por lo cual se aprovechó para tomar algunas muestras de los individuos. Estos se observaron en los meses de julio, agosto y octubre, en horarios diurnos (9 am a 4 pm) pero no se muestrearon como tal, por el hecho de no ser parte de la metodología del presente trabajo. Sin embargo, al ser eventos de gran importancia para el ciclo de vida de las especies de camarones dulceacuícolas y, al mismo tiempo, es escasa esta información para la zona, cada vez que se observó un evento de migración de juveniles, se registró y se tomó una muestra de aproximadamente 50 individuos, los cuales se criaron en ambientes controlados (peceras) donde se determinaron las especies. Estos fueron en mayor cantidad individuos de *M. olfersii*, átidos y algunos individuos de *M. heterochirus*. Los átidos y *M. heterochirus* fueron más sensibles a cambios en las peceras, por lo cual morían rápido. Para la identificación de las especies, los átidos quedaron a nivel de familia Atyidae, para *M. olfersii* llegaron hasta su estado adulto por lo que fue fácil su identificación (duraron 2

años desde su colecta). En el caso de *M. heterochirus* se les observó una línea negra transversal donde inicia el abdomen; esta fue visible desde que tienen un tamaño de 10 mm, la cual es característica de la especie, por lo que a pesar de no soportar las condiciones de la pecera fue fácil diferenciarlos.

Relación de factores ambientales con la probabilidad de presencia de tres especies

La probabilidad de presencia de *M. heterochirus* se relacionó con la velocidad de corriente ($\chi^2 = 7.16$; $p < 0.007$), siendo mayor la probabilidad de presencia en velocidades mayores (1.2 m/s mayor velocidad de la corriente registrada) y el caudal ($\chi^2 = 27.11$; $p < 0.0001$) siendo mayor la probabilidad de presencia en caudales moderados (0.5 a 50 m³/s) y menor en caudales altos (> 50 m³/s) (Fig. 28). Para el caso de *M. olfersii*, no se observaron relaciones significativas de sólidos disueltos ($\chi^2 = 3.21$; $p = 0.07$) y caudal ($\chi^2 = 0.28$; $p = 0.59$) con la probabilidad de presencia de esta especie. Por último, se encontró una relación con la concentración de cloruros ($\chi^2 = 5.40$; $p = 0.02$) y salinidad ($\chi^2 = 5.40$; $p = 0.002$) con la probabilidad de presencia de *M. acanthurus* (Fig. 29).

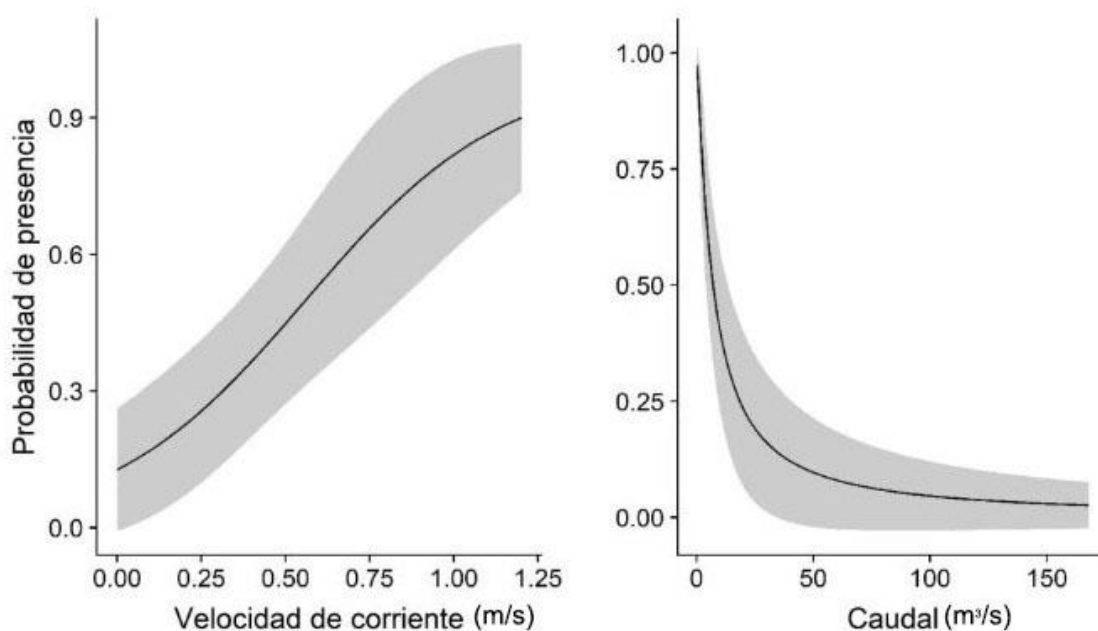


Figura 28. Probabilidad de presencia de *Macrobrachium heterochirus* según velocidad de corriente y caudal (área sombreada intervalo de confianza al 95%).

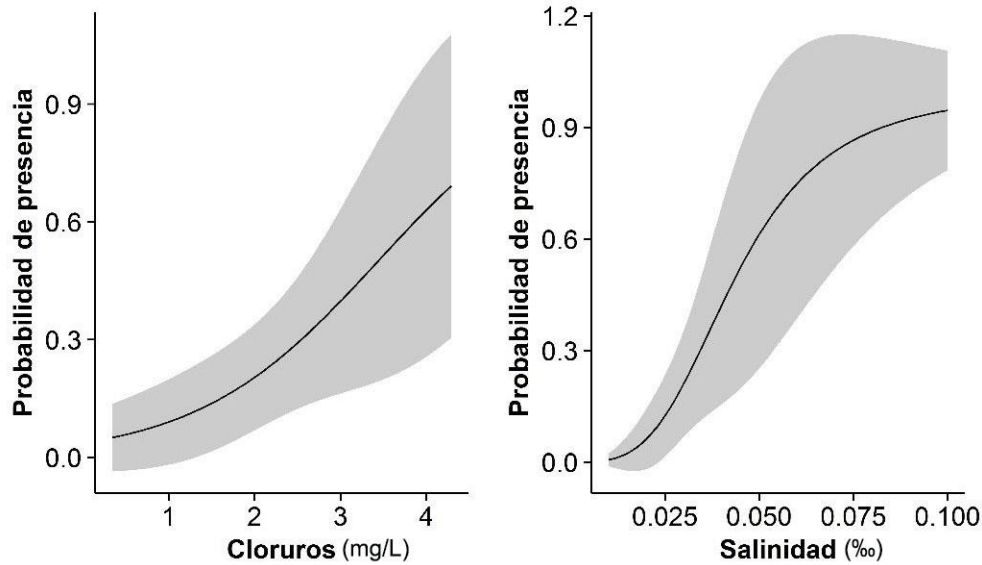


Figura 29. Probabilidad de presencia de *Macrobrachium acanthurus* según cloruros y salinidad (área sombreada intervalo de confianza al 95%).

5. Discusión

A nivel mundial el orden Caridea se compone de ocho familias, siendo dominado por la familia Atyidae con 359 especies (De Grave *et al.* 2008) mientras que, en el área de estudio, la familia mejor representada fue Palaemonidae. Esta se encuentra constituida por cinco especies del género *Macrobrachium* para la vertiente Caribe de Costa Rica (Cedeño 1986, Gutiérrez 2007), tres de estas especies fueron registradas en este estudio, haciendo falta por reportar a *M. crenulatum* en el área de estudio. La familia Atyidae está representada por cinco especies en la vertiente del Caribe de Costa Rica (Luis Rolier Lara, *com. pers.*), de las cuales únicamente dos fueron registradas en este estudio y no se recolectaron *Atya crassa*, *A. innocuous* y *Potimirim glabra*. Igual que en el estudio de Gutiérrez (2007) los datos obtenidos revelaron que *M. heterochirus* es la especie más abundante, seguido de *M. olfersii*, esto para ambos ríos.

De igual forma se destacan tres aportes importantes: (1) la especie *Macrobrachium carcinus* (especie de interés alimenticio y sustento económico) se capturó únicamente durante un muestreo realizado en el año 2013 (Gutiérrez 2013), posterior a ese año no se

volvió a registrar y los pobladores (camaroneros) también han denotado una baja en su captura, a tal punto que nadie está utilizando trampas hoy en día; (2) la presencia de *Micratya poeyi*, en una quebrada que no está contemplada entre los 11 sitios de muestreo del presente estudio, esta es tributaria del río Dos Novillos en la zona media, dentro de las instalaciones de la Universidad EARTH. Esta quebrada cuenta con vegetación en ambas márgenes, mayor cobertura boscosa (brindándole sombra al cauce), zonas de rápidos, poco profundos y un menor caudal, en comparación con el río Parismina y Dos Novillos, lo cual coincide con las preferencias ecológicas de esta especie (Hunte 1977; Torati *et al.* 2011); (3) se registraron dos individuos de *M. crenulatum* fuera del área de estudio en la intersección del río Parismina y Reventazón sitio ubicado aguas abajo del sitio Sotacaballo, por lo cual no se descarta la presencia de esta especie en el área de estudio.

Cabe recalcar que a pesar de que el río Dos Novillos únicamente cuenta con tres puntos de muestreo y posee una menor extensión longitudinal, en comparación con el río Parismina (ocho sitios de muestreo), este presentó similar número de individuos. Esta diferencia de individuos registrados por punto de muestreo podría darse, por procesos locales como la estabilidad del hábitat, cantidad de refugio, presencia de alimento, condiciones ambientales y evasión de especies depredadoras de camarones como peces, aves o mamíferos (Miquel *et al.* 1985; Williner y Collins 2002; Hein 2009).

En cuanto a las medidas realizadas de longitud total, los machos de todas las especies recolectadas presentaron mayores medidas que las hembras (Cuadro 2). Resultados similares fueron reportados para *M. olfersii*, *M. heterochirus* y *A. scabra* por Gutiérrez (2007), Bowles *et al.* (2000), Mossolin & Bueno (2002), y para *M. acanthurus* por Bowles *et al.* (2000). De igual forma, se observó una división en cuanto a medida total por especies entre estratos altitudinales: *M. heterochirus* presentó los individuos de mayor tamaño en la zona alta, *M. olfersii* presentó los individuos de mayor talla en la zona media (Cuadro 2), esto puede deberse a una competencia interespecífica entre las especies estudiadas, ya que se conoce que son territoriales y se ha evidenciado que existen jerarquías sociales donde el macho alfa emite una feromona que impide el desarrollo de otros individuos de la misma especie (Vega-Villasante *et al.* 2014). Lo cual podría ser una razón por lo que se han dividido o establecido de esta manera a lo largo de los ríos.

Se encontró una diferencia en la frecuencia de presencia de las especies de camarones por estrato altitudinal (Fig. 19). *Macrobrachium heterochirus* fue más abundante y frecuente en el estrato alto (670-187 msnm), *M. olfersii* en el estrato medio (106-44 msnm) y *M. acanthurus* en el estrato bajo (18-11 msnm). Estos datos de distribución altitudinal y frecuencia de las especies registradas coinciden con la literatura, donde *M. heterochirus* se encuentra en las zonas altas (1100-200 msnm) y medias (200-30 msnm) (Mejía-Ortiz *et al.* 2001; Mejía-Ortiz & Alvarez 2010; García-Guerrero *et al.* 2013), *M. olfersii* en zonas medias y bajas del río y *M. acanthurus* en zonas bajas cerca de la costa (30-0 msnm) (Mejía-Ortiz *et al.* 2001; Mejía-Ortiz & Alvarez 2010; Lara & Wehrtmann 2011; García-Guerrero *et al.* 2013). Se destaca la especie *M. heterochirus* ya que se obtuvo registros de estos individuos en el punto más alto de muestreo (Caverna) con 670 msnm, a una temperatura de 18 °C, aun existiendo previo a este punto varias barreras físicas naturales (Cataratas), de las cuales una, llamada Las Golondrinas, mide 25 m de alto, lo cual demuestra la capacidad de estos organismos para escalar (Fièvet 1999). Este resultado evidencia el estado de la conectividad fluvial en ambos ríos, tomando en cuenta el ciclo de vida de los camarones dulceacuícolas, los cuales son organismos anfídromos, que requieren hacer movimientos o migraciones entre zonas altas y medias de agua dulce a las zonas bajas de agua salobre o viceversa (Lara & Wehrtmann 2009; Bauer 2011a, b). De esta manera, la investigación deja en evidencia que están logrando bajar desde sitios de la zona alta en deriva hasta la costa, en estadio larval y posteriormente subiendo desde la costa hasta la zona alta del área de muestreo, como juveniles.

De acuerdo con el ciclo de vida de las especies en estudio, en las cuales es conocida su necesidad vital de llegar a ambientes salobres para su desarrollo larval (Bauer Bauer 2004, 2011a, b, 2013), se puede inferir que todas las especies registradas transitaron por lo menos en una ocasión por la parte baja del sistema fluvial durante los eventos migratorios. De esta manera, la determinación de la conectividad de los ríos va en función de hasta qué altura sobre el nivel del mar ha logrado alcanzar cada especie.

La frecuencia de presencia de las tres especies en estudio fue similar a través de los meses de muestreo (Fig. 19). En los únicos casos donde se denotó una baja en la presencia de individuos en el sitio, fue cuando el muestreo era posterior a una crecida (mayo y junio), o bien el caso del río Parismina, cuando se realizó una intervención en el cauce para reforzar

los taludes en el sitio llamado Tajo Puente Parismina (octubre), en el cual se removió todo el material del río a las orillas. Esta actividad generó un impacto en el ecosistema acuático a nivel de sitio, debido a la eliminación de microhábitats, pudo haber un incremento en los sólidos suspendidos, y en algunos casos, modificación del cauce natural. Se hace la observación, de que debido a esta alteración la presencia de camarones se restableció después de dos meses para el sitio. La presencia de *M. heterochirus*, *M. olfersii* y *M. acanthurus* se mantuvo constante a lo largo de los meses; esto se pudo deber a que las condiciones de lluvia fueron constantes durante el período de estudio (Anexo 5), por ende no se presentó una época seca marcada. Esto coincide con los resultados de Mejía-Ortiz & Alvarez (2010) para *M. heterochirus* y *M. acanthurus* donde se indicó que la frecuencia de presencia no varió en una misma época y únicamente se registró cambios entre época seca y lluviosa (aproximadamente se dobla la abundancia en época lluviosa con relación a la seca para dicho estudio).

Abundancia de sexos

La proporción entre machos y hembras se mantuvo similar en cada mes y significativamente diferente entre estratos altitudinales para las especies *M. heterochirus* y *M. olfersii* en ambos ríos, con el método de electropesca. Para *M. heterochirus* se encontró igual abundancia de machos como de hembras en la zona alta, mientras que en la zona media encontramos mayor abundancia de hembras que de machos. Este último resultado coincide con Gutiérrez (2007), donde se indica que se registró mayor cantidad de hembras que de machos para la especie *M. heterochirus*. En esta misma especie la proporción de hembras es significativamente diferente a lo largo del tiempo (entre meses, analizando hembras y machos por separado), y es similar a lo largo de los meses la proporción de machos. Para *M. olfersii* se registró mayor abundancia de hembras y machos en la zona media, en las zonas alta y baja se registró mayor número de machos y únicamente una hembra. *Macrobrachium olfersii* presentó similar proporción entre machos y hembras en cada mes y una diferencia significativa a lo largo del tiempo (entre meses analizando hembras y machos por separado) en ambos sexos para los dos ríos.

Para el método de trapeo, *M. acanthurus* no presentó una diferencia significativa en la proporción de sexos por cada mes. Para este resultado se difiere con Mejía-Ortiz *et al.*

(2001) donde se registró mayor cantidad de machos que de hembras en cada mes. Mientras que, a lo largo de los meses del presente estudio, analizando hembras y machos por separado se obtuvo diferencias significativas para la proporción de machos, la cual es menor para los meses de julio y agosto y no significativa para la proporción de hembras de *M. acanthurus*. En el caso de *M. olfersii* la proporción de machos no fue significativamente diferente a lo largo de los meses y para la proporción de hembras solo se registró una hembra por lo que no se pudo realizar un análisis estadístico para esta zona.

Se observa un movimiento o cambio de proporción de hembras y machos entre estratos altitudinales y a lo largo de los meses de muestreo, tanto en la zona de muestreo con electropesca, como la de trampeo. Según Williner & Collins (2002), los grupos de crustáceos en general realizan diferentes desplazamientos en el tiempo y espacio, separándose en rutas distintas las hembras con los juveniles y machos por aparte. Estos movimientos de hembras y juveniles a áreas de menor riesgo (menor cantidad de depredadores, mayor cantidad de refugios o menor competencia intra e interespecífica), podría disminuir la mortalidad. De esta manera se podría explicar el desplazamiento de algunos machos a aguas de mayor o menor caudal, con mayor o menor presencia de depredadores o bien el establecimiento de las hembras en la zona media de los ríos (Williner & Collins 2002).

Abundancia de hembras ovígeras

En varias especies de decápodos las condiciones favorables y la disponibilidad de fuentes alimentarias se relacionan con la maduración de las gónadas y la puesta de huevos (Bentes *et al.* 2011; Vega-Villasante *et al.* 2014). Este tipo de condiciones va de acuerdo con las épocas o bien a estaciones del año. Esto puede generar una estacionalidad marcada en la presencia de hembras ovígeras, la liberación de larvas en deriva (época lluviosa aprovechando los altos caudales) o los eventos migratorios de juveniles (época seca aprovechando bajos caudales) (Cruz-Sánchez *et al.* 2018). Este fenómeno ocurre principalmente en la vertiente Pacífico donde las épocas son marcadas (Lluviosa-Seca), por ejemplo para las especies *M. panamense* y *M. americanum* reportados por Gutiérrez (2010), donde solo se encontraron hembras ovígeras entre los meses de mayo a octubre (época lluviosa para la vertiente Pacífico de Costa Rica).

A diferencia de lo mencionado anteriormente, en la vertiente Caribe de Costa Rica donde se realizó el presente estudio, no se dan épocas marcadas, ya que llueve a lo largo de todo el año (Anexo 5). Lo que explica los resultados obtenidos donde se encontraron hembras ovígeras durante todo el año para las tres especies, aún así se presentaron aumentos de actividad entre los diferentes meses de muestreo y variaciones entre ambos ríos. Asimismo, se coincide con Williams (1984) el cual menciona que *M. acanthurus* se reproduce durante todo el año en el este de Estados Unidos; Graziani *et al.* (1993) reporta que *M. carcinus* se reprodujo durante todo el año en Venezuela; Mejía-Ortíz *et al.* (2001) menciona que se encontraron hembras ovígeras de *M. acanthurus* durante todo el año en el río Huitzilapan, México; Lara y Wehrtmann (2009) encontró hembras ovígeras de *M. carcinus* a lo largo de todo el año en el río San Juan, Costa Rica; Cruz-Sánchez *et al.* (2018) registró presencia de hembras ovígeras a lo largo de todo el año en el río Palizada en México.

Macrobrachium heterochirus obtuvo mayor cantidad de hembras en agosto para el río Dos Novillos y en julio para el río Parismina (Fig. 21 y 22). Mejía-Ortiz *et al.* (2001) reportaron como meses de mayor cantidad de hembras ovígeras junio y setiembre, lo cual se encuentra dentro del rango encontrado en este estudio, tomando en cuenta que en el mes de junio no se pudieron realizar los muestreos por crecidas en el río. Para *M. olfersii* se obtuvo la mayor cantidad de hembras ovígeras en el mes de abril para ambos ríos Dos Novillos y Parismina, con la diferencia que para el río Parismina si se observó una disminución importante de hembras ovígeras en los meses de julio, setiembre y octubre. La presencia de hembras ovígeras de *M. olfersii* varía en cada sitio de estudio. Mossolin & Bueno (2002) reportaron periodos de actividad reproductiva en los meses de octubre a abril de dos años consecutivos, obteniendo un periodo de baja reproductividad de cinco meses (mayo a setiembre). Ammar *et al.* (2001) estudiaron dos sitios con diferentes condiciones (A1 y A2) en la Isla Santa Catarina, Brasil, entre junio de 1994 y mayo 1996. Ellos reportaron mayor ocurrencia de hembras ovígeras para el sitio A1, en junio de 1994, marzo y mayo de 1995 y para el sitio A2, de noviembre a diciembre de 1994, de febrero a diciembre de 1995 y abril y mayo 1996. *Macrobrachium acanthurus* presentó en el presente estudio la mayor cantidad de hembras ovígeras en abril y julio y disminuyó en los meses de agosto a octubre, lo que no coincide con los resultados obtenidos por Mejía-Ortíz *et al.* (2001), ya que ellos mencionaron que se registró un pico de actividad en el mes de setiembre. En resumen, para las tres especies

se coincide con Williner & Collins (2002) donde se indica que la periodicidad y duración de los ciclos en camarones puede variar estacionalmente, anualmente y entre áreas.

En cuanto a las marcas o manchas amarillas presentes en las pleuras de las hembras ovígeras de la especie *M. heterochirus*, estas se podrían relacionar con marcas de muda, por ende, siempre coincidió con las hembras ovígeras capturadas, ya que las hembras únicamente se pueden reproducir posterior a un proceso de muda, a diferencia de los machos, los cuales una vez sexualmente maduros pueden reproducirse permanentemente (Lara 2006). Al igual que Lara (2006) utilizó este tipo de marcas para saber cuando las hembras de *M. carcinus* estaban listas para reproducirse, se podría utilizar con *M. heterochirus* para futuros cultivos de producción de esta especie.

Documentación de eventos migratorios de camarones juveniles

Los camarones juveniles de agua dulce realizan migraciones río arriba durante horas de la noche, con el fin de evitar ser depredados por aves y peces (Bauer 2011b). Durante el presente estudio se observó en los meses de junio, agosto y octubre eventos migratorios de juveniles movilizándose río arriba durante horas del día, en la zona baja del río Parismina. Estos formaban una banda oscura de aproximadamente un metro en cada orilla del río, viajando en medio o muy cerca de la vegetación de la orilla. También se observó que aves (*Egretta caerulea*, *E. thula* y *Platalea ajaja*) y peces, se alimentaban de estos organismos. En estas masas viajaban especies como *M. olfersii*, *M. heterochirus* y átidos. De acuerdo con la identificación realizada después de llevarlos a estadios de mayor tamaño en laboratorio. En dos ocasiones (23 y 27 de julio del 2015) también se observó cómo migran en conjunto con peces chupapiedras (*Sycidium* spp.).

Bauer (2011b) menciona que los camarones de agua dulce realizan la liberación de larvas en deriva cuando se presentan mayores caudales, para así ayudar a que logren llegar a la zona estuarina. Al contrario, en las migraciones río arriba los juveniles aprovechan los bajos caudales para subir a las zonas medias y altas y asentarse. Según los promedios de precipitación por mes, los meses en los que se registraron estos eventos presentaron promedios de precipitación altos (537.6 – 230.2 mm), por lo cual no se coincide con este

autor, ya que los meses de menor precipitación fueron marzo, abril y setiembre. De igual forma se debe tomar en cuenta que no se realizó una metodología específica, por lo que no se puede determinar que los juveniles únicamente se movilizaron en estas fechas.

Relación de factores ambientales con la probabilidad de presencia de tres especies

La probabilidad de presencia de *M. heterochirus* está influenciada por las variables de velocidad de corriente y caudal del río (Fig. 26). Ambas variables abióticas están relacionadas, a su vez, con el aumento de oxígeno disuelto en el cuerpo de agua, temperatura, las fuentes de alimento en la zona, el tipo de refugios presentes y también contribuye a que predomine la producción primaria por perifiton sobre la descomposición (Hunte 1978; Hart & Finelli 1999; Mejía-Órtiz & Alvarez 2010). En las partes altas y medias de los ríos donde *M. heterochirus* tuvo mayor abundancia relativa, predominan condiciones que van acorde con las variables de velocidad de corriente y caudal, como alta frecuencia de rápidos, caudales moderados (0.5-50 m³/s) y menores temperaturas (18-23°C), coincidiendo con los resultados encontrados por Chace & Hobbs (1969), Holthuis (1952), Hunte (1978), Bowles (2000), Gutiérrez (2007), Mejía-Órtiz & Alvarez (2010) y Snyder *et al.* (2016).

Hunte (1978) infirió que la velocidad de corriente está relacionada con la distribución de los camarones de agua dulce a lo largo del gradiente altitudinal. Mejía-Órtiz & Alvarez (2010) mencionaron que la velocidad de corriente del agua tiene un efecto significativo sobre *M. heterochirus* y se ve afectado negativamente a velocidades mayores a 3 m/s en el río Huitzilapan, Veracruz, México. Esto valida los resultados obtenidos en el presente estudio donde la probabilidad de presencia de *M. heterochirus* aumentó conforme va aumentando la velocidad de corriente, tomando en cuenta que a la mayor velocidad que se registró para *M. heterochirus* fue de 1.2 m/s. Es probable que a cierto punto donde las velocidades sean mayores la curva decaiga, dando como resultado el efecto contrario como lo menciona Mejía-Órtiz & Alvarez (2010). Para esto se podrían hacer estudios en sitios de mayores velocidades de corriente para conocer el punto donde se da la efectación negativa para la especie.

Snyder *et al.* (2016), por medio de diferentes modelajes de ocupancia, obtuvo como resultado que la presencia de *M. heterochirus* estaba influenciada principalmente por el

caudal del río. Se coincide con este resultado y se agrega que prefieren caudales moderados que van de 0.5 a 50 m³/s y a caudales mayores disminuye su presencia. Al igual que con la variable de velocidad de corriente es importante delimitar los rangos óptimos para la presencia de esta especie, lo cual podría funcionar para medidas de manejo y gestión en diferentes proyectos como ejemplo determinar el caudal ambiental para represas hidroeléctricas donde la especie este presente.

En cuanto a la probabilidad de presencia de *M. olfersii* no se encontró relación con ninguna de las variables medidas (temperatura, oxígeno disuelto, conductividad, velocidad de corriente, pH, DBO, sólidos disueltos, salinidad, solidos totales, cloruros, nitrógeno amoniacal, nitratos, fosfatos, sulfatos, caudal). Se requiere mayor cantidad de datos para llegar a una conclusión robusta de la relación encontrada con las variables de sólidos disueltos y caudal del río. Según Snyder *et al.* (2016), la distribución de *M. olfersii* está influenciada por factores como la conductividad, el caudal y el sustrato. Los resultados del presente estudio coinciden en cuanto a la variable de caudal, sin embargo no se cuenta con suficientes registros y se difiere en cuanto a la variable de conductividad del agua, ya que para el presente trabajo se midió y no se obtuvo relación entre conductividad y la presencia de la especie. Esto podría deberse a los diferentes rangos en los valores de esta variable donde para esta investigación va desde 32 a 120 $\mu\text{S}/\text{cm}$ y en el estudio de Snyder *et al.* (2016) va desde 3 a 100 $\mu\text{S}/\text{cm}$ donde la mayor probabilidad de presencia fue entre 3 a 40 $\mu\text{S}/\text{cm}$, no coincidiendo los rangos de medición de las investigaciones.

La probabilidad de presencia de *M. acanthurus* se relacionó con la presencia de los cloruros y salinidad (Fig. 27). Estos dos parámetros se relacionan entre sí, ya que ciertas sales poseen cloruro, como por ejemplo el cloruro de sodio (NaCl). La presencia de esta especie se restringió a la parte baja, la cual se caracteriza por presentar zonas navegables, profundas, sustratos arenosos, mayor caudal y menor velocidad de corriente. Estos sitios se encuentran más cercanos al mar, por ende con una mayor salinidad. Sin embargo, estos dos parámetros en altas concentraciones ($\geq 30\text{‰}$) pueden afectar procesos de crecimiento, reproducción y regulación de la presión osmótica para los organismos dulceacuícolas (Beita 2008).

Los resultados obtenidos en el presente estudio donde se indica la relación positiva entre la presencia de *M. acanthurus* con la variable salinidad coinciden con los encontrados

por Chace & Hobbs (1969), Hunte (1978), Mejía-Órtiz *et al.* (2001), Mejía-Órtiz & Alvarez (2010). Mejía-Órtiz *et al.* (2001) mencionaron que la presencia y abundancia de *M. acanthurus* está relacionada con la salinidad y Chace & Hobbs (1969), Hunte (1978), Mejía-Órtiz & Alvarez (2010) indicaron que esta especie solo estuvo presente en los sitios cercanos a la costa, los cuales presentan mayor salinidad. Basado en esto sería importante definir el intervalo de salinidad en el cual se distribuyen estos individuos, ya que la concentración salina no fue alta (0,01-0.1‰) en el presente estudio, aún en el punto más bajo del río Parismina, el cual está más cercano a la costa. De igual forma, se debe tomar en cuenta que la salinidad en estos sitios está cambiando a lo largo del día y en los estratos de la columna del agua, ya que se da una cuña salina. Este fenómeno es cuando el agua dulce fluye sobre la salina por una diferencia de densidades y se da por una influencia de las mareas, esto debido a la cercanía a la costa. Se menciona este punto tomando en cuenta que Hunte (1978) reporta a *M. acanthurus* en el río Lucea en Jamaica, donde se presentan salinidades de 21‰.

6. Conclusiones

Se determinó la presencia de cuatro especies de camarones de agua dulce (*M. heterochirus*, *M. olfersii*, *M. acanthurus* y *Atya scabra*), de las cuales las de mayor frecuencia de presencia fueron *M. heterochirus*, *M. olfersii* y *M. acanthurus*.

Los machos presentaron mayor longitud que las hembras en las cuatro especies presentes en el área de estudio. A nivel de estratos los de mayor tamaño de *M. heterochirus* se encontraron en la parte alta, los de mayor tamaño de *M. olfersii* y *A. scabra* en la parte media.

Macrobrachium heterochirus fue la especie más abundante en ambos ríos con el método de electropesca y *M. acanthurus* en la zona baja del río Parismina (método trampas). En los estratos altitudinales fue más abundante *M. heterochirus* en la parte alta, *M. olfersii* en la parte media y *M. acanthurus* en la parte baja.

La frecuencia en las especies fue diferente entre los estratos altitudinales, siendo mayor la proporción de presencia de *M. heterochirus* en estrato alto, la mayor de *M. olfersii* en el estrato medio y la mayor de *M. acanthurus* en el estrato bajo.

La frecuencia de presencia durante los meses del estudio fue similar a través de los meses para las tres especies (*M. heterochirus*, *M. olfersii* y *M. acanthurus*).

La abundancia fue similar entre ambos sexos en cada mes de muestreo para *M. heterochirus* y *M. olfersii* mediante la técnica de electropesca en los ríos Dos Novillos y Parismina. En el análisis de las especies por distinción de sexo, los machos de *M. heterochirus* no presentaron diferencia de abundancia a lo largo de los meses, mientras que para las hembras se obtuvo la mayor abundancia en los meses de agosto (para Dos Novillos) y julio (para Parismina) y en abril (Dos Novillos) y agosto (Parismina) se dieron los menores valores de abundancia.

En cuanto a *M. olfersii*, se registraron menores abundancias en el mes de julio, mientras que abril fue el mes de mayor abundancia, para los dos cuerpos de agua, ya que para

los dos cuerpos de agua se registraron menores abundancias en el mes de julio, mientras que abril fue el mes de mayor abundancia

La abundancia entre hembras ovígeras de las especies *M. heterochirus* y *M. olfersii* fue diferente por mes de muestreo y a lo largo del tiempo con la técnica de electropesca, en los ríos Dos Novillos y Parismina: para hembras ovígeras de *M. heterochirus* el mes de mayor abundancia fue agosto en el río Dos Novillos y julio para Parismina; mientras que para *M. olfersii* el mes de mayor abundancia fue abril en los ríos Dos Novillos y Parismina. La abundancia de hembras ovígeras de *M. acanthurus* fue diferente entre los meses de muestreo, siendo abril y agosto los meses de mayor cantidad de hembras ovígeras presentes en el río Parismina, con el método de trampas.

Los eventos migratorios son de gran importancia para entender la periodicidad de estas etapas del ciclo de vida de los camarones, por lo que se requiere estudios específicos sobre la migración tanto de larvas en deriva río abajo, como juveniles migrando río arriba.

Se evidencia el efecto de las variables abióticas en la presencia y distribución de dos especies, donde la velocidad de corriente y el caudal están relacionadas con la presencia de *M. heterochirus*, mientras que la salinidad y los cloruros se relacionaron con la presencia de *M. acanthurus*; en el caso de *M. olfersii* queda inconcluso cuales variables afectan su presencia.

Este trabajo aporta datos de importancia para entender y extender el conocimiento en el campo, ya que brinda información base sobre variación de presencia, abundancia, frecuencia, proporciones sexuales, frecuencia de hembras ovígeras y la distribución de las especies con relación a las variables ambientales seleccionadas. Los camarones de agua dulce se pueden considerar un buen indicador de conectividad fluvial (Snyder *et al.* 2011), con lo cual una vez realizada una línea base, se puede dar seguimiento para identificar los cambios a través del monitoreo de la condición del río.

7. Recomendaciones de gestión

- ❖ Implementar programas de educación ambiental en escuelas para fomentar el conocimiento sobre el grupo de los camarones de agua dulce. El poder educar a la población es de vital importancia para crear conciencia de la importancia de proteger los camarones de río y sus condiciones en el ecosistema para evitar las malas prácticas para la extracción de camarones como, por ejemplo, el uso de sustancias químicas como “Decis”, savia de jabillo (*Hura crepitans*) o champú para perros, ya que se atenta contra el ecosistema en total y al mismo tiempo es riesgoso para las personas que consumen este tipo organismos contaminados.
- ❖ Promover programas de rearboreación con especies nativas de las zonas de protección de los márgenes de vegetación ribereña establecidos según la Ley Forestal 7575, de los ríos. El poder tener una conectividad tanto estructural, como fluvial les permite a los camarones moverse con mayor facilidad, ya que esto genera alimento, refugio y mejores condiciones ambientales en el cauce de los ríos, por ejemplo: más cobertura, por ende mayor estabilidad de variables como temperatura del agua, menos sedimentación y reducción de escorrentía.
- ❖ Impulsar proyectos de buenas prácticas agrícolas para minimizar el uso de plaguicidas en el área de interés que puedan impactar en la distribución de las especies de camarones y otros organismos.
- ❖ No permitir proyectos mineros de extracción de material del cauce ni otras prácticas de alteración del cauce, debido a la alteración de los microhábitats y aumento de turbidez. Como se pudo observar en la investigación un evento de estos puede generar un impacto con una recuperación de las especies a corto plazo (2-3 meses). Por ende si una actividad de estas fuera constante sería una barrera de paso y de asentamiento para las especies de camarones en los ríos.
- ❖ De acuerdo con los resultados obtenidos, cambios en la velocidad de corriente y caudal afectan la presencia de *M. heterochirus*, por tanto se recomienda que no se realicen en estos ríos, actividades que alteren estas variables. Por ejemplo: proyectos de extracción de material, concesiones mayores de agua o barreras físicas en el río, como represas.

8. Bibliografía

- Ammar, D., Y. Müller, & E. M. Nazari. 2001. Biología reproductiva de *Macrobrachium olfersii* (Wiegman) coletados na Ilha de Santa Catarina, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 18 (2), 529–537.
- Azofeifa-Solano, J. C., B. Naranjo-Elizondo, A. H. Rojas-Carranza & M. Cedeño Fonseca. 2017. Presence of the Australian redclaw crayfish *Cherax quadricarinatus* (von Martens, 1868) (Parastacidae, Astacoidea) in a freshwater system in the Caribbean drainage of Costa Rica. *BioInvasions Records* 6: 351-355.
- Bauer, R. T. 2004. Remarkable shrimps: adaptations and natural history of the carideans. Oklahoma: University of Oklahoma Press.
- Bauer, R. T. 2011a. Amphidromy and migrations of freshwater shrimps. I. Costs, benefits, evolutionary origins, and an unusual case of amphidromy. In: *New Frontiers in Crustacean Biology*, 145-156.
- Bauer, R. T. 2011b. Amphidromy and migrations of freshwater shrimps. II. Delivery of hatching larvae to the sea, return juvenile upstream migration, and human impacts. In: *New Frontiers in Crustacean Biology*, 157-168.
- Bauer, R. T. 2013. Amphidromy in shrimps: a life cycle between rivers and the sea. *Latin American Journal of Aquatic Research* 41(4): 633-650.
- Beita, W. S. 2008. Caracterización fisicoquímica de las aguas superficiales de la cuenca del río Rincón en la Península de Osa, Puntarenas, Costa Rica. Tesis de Licenciatura. Escuela de Química. Universidad de Costa Rica, Costa Rica. 95p
- Bentes, B. S., J. Martinelli, L. Souza, D. Cavalcante, M. Almeida & V. Isaac. 2011. Spatial distribution of the Amazon River prawn *Macrobrachium amazonicum* (Heller, 1862) (Decapoda, Caridea, Palaemonidae) in two perennial creeks of an estuary on the northern coast of Brazil (Guajará Bay, Belém, Pará). *Brazilian Journal of Biology* 71(4): 925-935.
- Bilder, R. C & T. Loughin. 2015. *Analysis of Categorical Data with R*. Editorial CRC Press. New York. pp 547
- Bowles, D. E., K. Aziz & C. L. Knight. 2000. *Macrobrachium* (Decapoda: Caridea: Palaemonidae) in the contiguous United State: review of the species and an assessment of threats to their survival. *Journal of Crustacean Biology* 20: 158-171.
- Brusca, R. C. & G. J. Brusca. (Ed). 2003. *Invertebrates*. Sunderland: Sinauer Associates.

- Cabrera, P. J. 1983. Carácter práctico para la diferenciación de sexos en *Macrobrachium tenellum* (Crustacea: Decapoda: Natantia). *Revista Biología Tropical* 31:159-160.
- Cabrera P. J. 1994. Morphometric relationships and yield in Costa Rican *Procambarus clarkii* (Decapoda: Cambaridae). *Revista de Biología Tropical* 42: 743-744.
- Calcagno, V. & de Mazancourt, C. (2010). glmulti: An R Package for Easy Automated Model Selection with (Generalized) Linear Models. *Journal of Statistical Software* 34(12): 1-29.
- Cedeño, O. F. 1986. Contribución al conocimiento de los camarones de agua dulce de Costa Rica. Colección perteneciente al Museo de Zoología de la Escuela de Biología de la Universidad de Costa Rica. Práctica Dirigida. Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica. 117 p.
- Chace, F. A., Jr. & H. Hobbs. 1969. The freshwater and terrestrial decapods crustaceans of the West Indies with special reference to Dominica. *United States National Museum Bulletin* 292: 1-258.
- Chaves, Q. A., R. J. Romero, D. J. F. Fallas, A. F. Quesada, E. F. Zamora, A. K. Rojas & A. I. Grant. 2013. Análisis socioeconómico y biofísico de los afluentes del río Parismina, para el establecimiento de criterios que contribuyan a la definición de los límites del sitio de compensación (“offset”). Instituto Costarricense de Electricidad, Costa Rica. Período 2013. 87 p.
- Cruz-Sánchez, J. L., A. Wakida-Kusunoki, M. A. Perera-García & R. Brito-Pérez. (2018). Fecundidad del camarón de río *Macrobrachium acanthurus* (Decapoda: Palaemonidae) en el río Palizada, Campeche, México. *Ciencia Pesquera* 26(1); 37-43.
- De Grave, S., Y. Cai & A. Anker. 2008. Global diversity of shrimps (Crustacea: Decapoda: Caridea) in freshwater. *Hydrobiologia* 595: 287-293.
- De Grave, S., N. D. Pentcheff, S. T. Ahyong, T. Y. Chan, K. A. Crandall, P.C. Dworschak, D. L. Felder, R. M. Feldmann, C. H. Fransen, L. Y. Goulding, R. Lemaitre, M. E. Low, J. W. Martin, P. K. Ng, C. E. Schweitzer, S. H. Tan, D. Tshudy & R. Wetzer . 2009. A classification of living and fossil genera of decapod crustaceans. *Raffles Bulletin of Zoology, Suppl.* 21: 1-109.
- Eaton, A. D. & M. H. Franson. 2005. *Standard Methods for the Examination of Water & Wastewater*. American Public Health Association. Washington. 1200 p
- Fièvet, E. .1999. Daylight migration of freshwater shrimp (Decapoda, Caridea) over a weir during water release from the impoundment. *Crustaceana*. 72 (3): 351-356.

- García-Guerrero, M., F. Becerril-Morales, F. Vega-Villasante & L. D. Espinosa-Chaurand. 2013. Los langostinos del género *Macrobrachium* con importancia económica y pesquera en América Latina: conocimiento actual, rol ecológico y conservación. *Latin American Journal of Aquatic Research*. 41(4): 651-675.
- Graziani, C., K. Chung, & M. De Donato. 1993. Comportamiento reproductivo y fertilidad de *Macrobrachium carcinus* (Decapoda: Palaemonidae) en Venezuela. *Revista de Biología Tropical*, 41(3), 657–665.
- Gutiérrez, Y. 2007. Inventario de decápodos (Caridea y Brachyura) dulceacuícolas de la Cuenca del río Parismina, Limón, Costa Rica. Investigación por tutoría. Universidad de Costa Rica, Costa Rica. 27 p.
- Gutiérrez, Y. 2010. Morfometría y reproducción de tres especies langostinos de la vertiente del Pacífico de Costa Rica: *Macrobrachium panamense*, *M. americanum* y *M. tenellum* (Decapoda: Palaemonidae). Tesis de Licenciatura en Biología con énfasis en Recursos Acuáticos. Universidad de Costa Rica, Costa Rica. 53 p.
- Hanson, P., M. Springer & A. Ramírez. 2010. Introducción al grupo de los macroinvertebrados acuáticos. *Revista de Biología Tropical*. 58 (4): 3-37
- Hart, D. D. & C. M. Finelli. 1999. Physical-biological coupling in streams: The pervasive effects of flow on benthic organisms. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 30 (1): 363-395.
- Hein, C. L. 2009. River Network Structure: A Template for Understanding Predator-Prey Dynamics and Potential Anthropogenic Impacts. All Graduate Theses and Dissertations. Utah State University, United States. 352p.
- Hobbs, H. H. & C. W. Hart. 1982. The shrimp genus *Atya* (Decapoda: Atyidae). *Smithsonian Contribution to Zoology* 364: 1-143.
- Holthuis, L. B. 1952. A general revision of the Palaemonidae (Crustacea: Decapoda: Natantia) of the Americas. University of Southern California Press. Los Angeles, United States. 396 p
- Hunte, W. 1977. Laboratory rearing of the atyid shrimps *Atya innocous* Herbst and *Micratya poeyi* Guerin-Meneville (Decapoda, Atyidae). *Aquaculture*. 11: 373-378.
- Hunte, W. 1978. The distribution of freshwater shrimps (Atyidae and Palaemonidae) in Jamaica. *Zoological Journal of the Linnean Society*. 64(2): 135-150.
- Instituto Costarricense de Electricidad (ICE). 2008a. Estudio de Impacto Ambiental P.H. Reventazón. Expediente SETENA No. 0331-08. Instituto Costarricense de Electricidad: 1265p y anexos.

- Instituto Costarricense de Electricidad (ICE). 2012. Proyecto Hidroeléctrico Reventazón: Estudios Ambientales Adicionales Parte H: Efectos Acumulativos. Costa Rica. Documento técnico. 35 p.
- Instituto Costarricense de Electricidad (ICE), PH Reventazón. 2014a. Estudio de Factibilidad para el Sitio de Compensación Fluvial Parismina. Chaves A. & J. Romero (eds). San José, Costa Rica. ICE.
- Instituto Costarricense de Electricidad (ICE), PH Reventazón. 2014b. Plan de Gestión del Sitio de Compensación Fluvial Parismina. Karla Posada ed. 2014. San José, Costa Rica.
- Instituto Costarricense de Electricidad (ICE), PH Reventazón. 2015. Informe y evidencia sobre el avance en la gestión del Programa de Compensación Fluvial Parismina, fase construcción. San José, Costa Rica. ICE. 144p
- King, A. J. & Crook, D. A. 2002. Evaluation of a sweep net electrofishing method for the collection of small fish and shrimp in lotic freshwater environments. *Hydrobiologia* 472(1-3): 223-233.
- Lara, L. R. 2006. Morfometría y biología reproductiva de *Macrobrachium carcinus* (Decapoda, Palaemonidae), río San Carlos-río San Juan, Costa Rica-Nicaragua. Tesis de licenciatura. Universidad de Costa Rica, Costa Rica. 74 p
- Lara, L. R. 2009. Camarones dulceacuícolas (Decapoda; Palaemonidae) de la cuenca del río Grande de Térraba Costa Rica. Guía ilustrada. Instituto Costarricense de Electricidad, Proyecto Hidroeléctrico Diquís.
- Lara, L. R. & I. S. Wehrtmann. 2009. Reproductive biology of the freshwater shrimp *Macrobrachium carcinus* (L.) (Decapoda: Palaemonidae) from Costa Rica, Central America. *Journal of Crustacean Biology*. 29(3): 343-349.
- Lara, L. R. & I. S. Wehrtmann. 2011. Diversity, abundance and distribution of river shrimps (Decapoda, Caridea) in the largest river basin of Costa Rica, Central America. In: Akira Asakura *et al* (eds.). *New Frontiers in Crustacean Biology*. 197-211.
- Lara, L. R., I. S. Wehrtmann, C. Magalhães & F.L. Mantelatto. 2013. Species diversity and distribution of freshwater crabs (Decapoda: Pseudothelphusidae) inhabiting the basin of the Rio Grande de Térraba, Pacific slope of Costa Rica. *Latin American Journal of Aquatic Research*. 41(4): 685-695.
- McDonald, J. 2014. Handbook of biological statistics. 3era edición. University of Delaware, Baltimore Maryland, USA. 305 pp.
- MacKenzie, D. I., & J. A. Royle. 2005. Designing occupancy studies: general advice and allocating survey effort. *Journal of Applied Ecology*. 42: 1105-1114.

- Mafla, M. 2009. Camarones y cangrejos de agua dulce del Caribe Sur de Costa Rica. Documento didáctico. Programa Biomonitorio de Ríos Asociación ANAI.
- McLarney, W. O., M. Mafla., A. M. Arias & D. Bouchnnet. 2010a. Amenazas a la biodiversidad y el funcionamiento de los ecosistemas en el sitio de patrimonio mundial La Amistad por las propuestas de represas hidroeléctricas, Panamá-Costa Rica. Informe Científico Técnico. Asociación ANAI. Período 2010. 135p.
- McLarney, W. O., M. Mafla., A. M. Arias & D. Bouchnnet. 2010b. Threats to aquatic biodiversity and biological corridor function in Talamanca, Costa Rica – A participatory approach to analyzing and addressing problems. Informe Científico Técnico. Asociación ANAI. Período 2010. 83p
- Mejía-Ortíz, L. M., F. Alvarez, R. Román & J. A. Viccon-Pale, 2001. Fecundity and distribution of freshwater prawns of the genus *Macrobrachium* in the Huitzilapan river, Veracruz, Mexico. *Crustaceana*. 74: 69-77.
- Mejía-Ortíz L. M. & F. Alvarez . 2010. Seasonal patterns in the distribution of three species of freshwater shrimp, *Macrobrachium* spp., along an altitudinal river gradient. *Crustaceana* 83: 385-397.
- Miquel, J. C., P. M. Arnaud & T. Do-Chi. 1985. Population structure and migration of the stone crab *Lithodes murrayi* in the Crozet Islands, Subantarctic Indian Ocean. *Marine Biology* 89: 263-269.
- Mossolin, E., & Bueno, S. (2002). Reproductive biology of *Macrobrachium olfersi* (Decapoda, Palaemonidae) in São Sebastião , Brazil. *Journal Of Crustacean Biology*. 22 (2), 367–376.
- Organización Meteorológica Mundial (OMM). 1994. Guía de prácticas hidrológicas: adquisición y proceso de datos, análisis, predicción y otras aplicaciones. 5ta ed. Ginebra, Suiza. 781p
- Ramírez, A. & F. P. Gutiérrez. 2014. Functional feeding groups of aquatic insect families in Latin America: a critical analysis and review of existing literature. *Revista de Biología Tropical*. 62 (Suppl. 2): 155-167.
- R Development Core Team. R: a language and environment for statistical computing. Vienna (Austria): R Foundation for Statistical Computing; 2015.
- Scott-Brown Miles, J. Quintero, R. Roca, T. Boag, G. Krallis, E. Buchack. 2012a. Proyecto Hidroeléctrico Reventazón: Estudios Ambientales Adicionales. Parte H: Efectos Acumulativos. BID – ICE. 31p

- Scott-Brown Miles, J. Quintero, R. Roca, T. Boag, G. Krallis. 2012b. Proyecto Hidroeléctrico Reventazón: Estudios Ambientales Estratégicos, Fase 2. BID – ICE. 172p
- Snyder, M. N., E. P. Anderson & C. M. Pringle. 2011. A migratory shrimp's perspective on habitat fragmentation in the neotropics: extending our knowledge from Puerto Rico. In: Akira Asakura *et al.* (eds.) Ed. Brill. *New Frontiers in Crustacean Biology*. 169-182.
- Snyder, M. N., M. C. Freeman, S. T. Purucker, & C. M. Pringle. 2016. Using occupancy modeling and logistic regression to assess the distribution of shrimp species in lowland streams, Costa Rica: does regional groundwater create favorable habitat? *Freshwater Science* 35(1): 80-90.
- Torati, L. S., S. De Grave, T. J. Page & A. Anker. 2011. Atyidae and Palaemonidae (Crustacea: Decapoda: Caridea) of Bocas del Toro, Panama. *Check List*. 7: 798-805.
- Valencia, D. M. & M. R. Campos. 2007. Freshwater prawns of the genus *Macrobrachium* Bate, 1868 (Crustacea: Decapoda: Palaemonidae) of Colombia. *Zootaxa*. 1456: 1-44.
- Vega-Villasante, F., M. U. García-Guerrero, E. Cortés-Jacinto, S. Yamasaki-Granados, C. E. Montoya-Martínez, M. A. Vargas-Ceballos, O. Chong-Carrillo, M. A. Rubio-Padilla, M. Guzmán- Arroyo, O. V. Carrillo- Farnés, L. D. Espinosa-Chaurand & H. G. Nolasco- Soria. 2014. Los camarones de agua dulce del género *Macrobrachium*: biología, ecología y explotación. Universidad de Guadalajara, México. *Temas Sobre Investigaciones Costeras* 13: 273-315.
- Wehrtmann, I. S. 1990. Distribution and reproduction of *Ambidexter panamense* and *Palaemonetes schmitti* in Pacific Costa Rica (Crustacea, Decapoda). *Revista de Biología Tropical*. 38(2A): 327-329.
- Wehrtmann, I.S., A. Ramírez & O. Pérez-Reyes (2016). Chapter 9. Freshwater decapod diversity and conservation in Central America and the Caribbean. Pp. 267-301. In: T. Kawai & N. Cumberlidge (eds). *A Global Overview of the Conservation of Freshwater Decapod Crustaceans*. Springer International Publishing AG, Germany. DOI 10.1007/978-3-319-42527-6_9
- Wickham, H. 2016. *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. Springer-Verlag New York.
- Wickham, H., R. François, L. Henry & K. Müller. 2019. *dplyr: A Grammar of Data Manipulation*. R package version 0.8.0.1. <https://CRAN.R-project.org/package=dplyr>

- Williams, A. B. 1984. Shrimps, lobsters, and crabs from the Atlantic coast of the eastern United States, Maine to Florida. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C. pp 550.
- Williner, V. & P. Collins. 2002. Variación espacio-temporal de la actividad del camarón dulceacuícola *Macrobrachium jelskii* (Miers, 1877) (Crustacea, Decapoda, Caridea, Palaemonidae). *Ecología Austral* 12(1): 3-10.
- Yeo, D. C. J., P. K. L. Ng, N. Cumberlidge, C. Magalhães, S. R. Daniels & M. R. Campos. 2008. Global diversity of crabs (Crustacea: Decapoda: Brachyura) in freshwater. *Hydrobiologia* 595: 275-286.
- Zuur, A. F., E. N. Ieno & C. S. Elphick .2009. A protocol for data exploration to avoid common statistical problems. *Methods in Ecology and Evolution* 1(1): 3-14.

9. Anexos

Anexo 1. Listado de los sitios de muestreo con su respectivo código, coordenadas y elevación

Río	Zona del río	Sitio	Código sitio	X	Y	Elevación (msnm)
Río Parismina	Alta	Caverna	CVA	534666.4	1118738.5	670
		Cascada	CSA	534391.39	1118674.1	659
		Kaylua	KLA	536837.05	1124373.5	187
	Media	Tajo Puente Parismina	TPP	538920	1127461	74
		Agrimaga	AGR	541441	1129338	44
	Baja	Muelle Silencio	MSI	554738	1132752	18
		Desanti	DTI	556009	1136573	15
		Sotacaballo	STB	560691	1138184	11
	Río Dos Novillos	Alta	Dos Novillos Alto	DNA	538485	1119660
Media		Dos Novillos Medio	DNM	542920	1124643	106
		Escalera de Mono	EDM	545899	1131587	75

Anexo 2. Muestreo con electropesca y red tipo chinchorro en el río Parismina, Siquirres, Limón.



Anexo 3. Trampas que se utilizaron para la captura de camarones en las zonas profundas del río Parismina.



Anexo 4. Hembra ovígera de *Macrobrachium heterochirus*. Se le observan manchas amarillas en sus pleuras I, II y III.



Anexo 5. Promedios de precipitación mensuales en el año 2015, estación meteorológica del IMN La EARTH, Guácimo, Limón.

Mes	Precipitación promedio mensual (mm)
Enero	412,6
Febrero	398,6
Marzo	135,2
Abril	171,6
Mayo	642,8
Junio	687
Julio	537,6
Agosto	230,2
Setiembre	84,8
Octubre	ND
Noviembre	302,6
Diciembre	397,4