

CRISIS DE LA PESCA DE SARDINA EN VENEZUELA: POSIBLE CAUSA UN CAMBIO DE RÉGIMEN

ALFREDO GÓMEZ GASPAR

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

E-mail: agomezgaspar@yahoo.com

RESUMEN: La sardina *Sardinella aurita* es el recurso pesquero mas importante de Venezuela, las capturas disminuyeron marcadamente desde mediados de 2005 iniciando una crisis sardinera que puede tener causas ecológicas pero se atribuye a los pescadores por sobreexplotación o sobrepesca. Este estudio plantea que la crisis es consecuencia de un cambio de régimen que ha ocasionado modificaciones en la comunidad planctónica y verificado por la abundancia del zooplancton, como también ocurre en otras áreas de surgencia donde se explotan pequeños pelágicos. Durante 15 años (2002-2016) se visitaron dos estaciones fijas localizadas a cinco (5) millas de la costa este de Isla Margarita para colectas de mesozooplancton utilizando una red con diámetro de 1,7 m y longitud de 3,5 m (abertura de malla de 400 micras) arrastrada horizontalmente a profundidad de 10-15 m durante 20 min. Se colectaron y estudiaron 655 muestras. La abundancia del zooplancton se estimó por su densidad mediante conteo directo, el volumen sedimentado y el peso seco. El estudio verifica que entre 2002-2004 y 2014-2016 fue menor la abundancia del zooplancton mientras que entre los años 2005 a 2013 fue notablemente mayor. Lo cual permite plantear que desde 2005 hasta el 2013 se presentó un cambio de régimen que afectó al recurso sardinero. Además, durante los años de crisis fue baja la abundancia de huevos de sardina en el plancton y en consecuencia su reclutamiento.

Palabras clave: zooplancton, cambio régimen, *Sardinella aurita*, Venezuela

ABSTRACT: The sardine *Sardinella aurita* is the most important fishing resource in Venezuela, the catches decreased sharply in 2005, initiating a sardine crisis. The crisis may have ecological causes but is attributed to overfishing. This study suggests that the crisis is the consequence of a regime shift that affects the planktonic community. The abundance of zooplankton was estimated determining its density using methods as direct counting, sedimented volume, and dry weight. Mesozooplankton collections were carried out at 2 stations in the east coast of Margarita Island during 15 years (2002-2016). The abundance was lower in the periods 2002-2004 and 2014-2016, whereas between 2005-2013 was noticeably higher, which suggests that a regime shift occurred in this last period that affected the sardine resource. In addition, the abundance of sardine eggs in the plankton and its recruitment were low during the years of crisis.

Key words: zooplankton, regime shift, *Sardinella aurita*, Venezuela

INTRODUCCION

El plancton es componente clave en la trofodinámica pelágica porque es el recurso alimenticio más importante (BEAUGRAND 2005) y fundamental para el funcionamiento de ecosistemas marinos y ciclos biogeoquímicos (ROEMMICH & MCGOWAN 1995). Las series de tiempo de largo término (>10 años) aportan información vital para la mejor comprensión del ecosistema pelágico, determinar alteraciones temporales, los cambios y posibles causas (RICHARDSON 2008) y es conocido que cambios en la abundancia y composición del plancton indican modificaciones en el ecosistema que generalmente se conocen como “cambios de régimen”.

Para describir las distintas configuraciones de poblaciones, de comunidades o del ecosistema se utilizan las palabras “régimen” o “estado” por lo tanto las alteraciones entre estadios de los regímenes son “cambios

de régimen o fase de transición” o la combinación de ambas (MÖLLMAN *et al.* 2015). Se prefiere el término “cambio de régimen” por su amplia utilización y porque los diferentes estados del ecosistema siempre son dinámicos, lo que se refleja mejor con la palabra “régimen” en lugar de “estado” que tiene una connotación más estática. Así, el cambio de régimen ecológico indica modificaciones abruptas o marcadas en la estructura de la comunidad que persisten en el tiempo, incluye especies, grupos estructurales y variables independientes de los mecanismos que causan los cambios, los cuales pueden ser provocados por fuerzas muy pequeñas hasta pasar un umbral crítico y el sistema requerirá fuerzas de impulsión más fuertes para retornar al estado inicial, este proceso es denominado histéresis (SHEFFER & CARPENTER 2003).

Se considera que las modificaciones en el plancton son mejores indicadores de los cambios de régimen que las

alteraciones físicas (PERRY *et al.* 2004). Así, en los 1980's en el Atlántico norte y el Pacífico los cambios ambientales fueron acompañados por variaciones en el zooplancton (MACKAS *et al.* 2001; BEAUGRAND & REID 2003) de tal manera que el cambio de régimen puede reconocerse por modificaciones rápidas y/o de larga duración que afectan la estructura y función del plancton (DE YOUNG *et al.* 2008; SCHEFFER 2009; MÖLMANN & DIEKMANN 2012; MÖLLMAN *et al.* 2015) y ocurren en ecosistemas de todo el mundo (HARE & MANTUA 2000; OGUZ *et al.* 2003; PETERSON & SCHWING 2003; ALHEIT & NIQUEN 2004; CURY & SHANNON 2004; ALHEIT *et al.* 2005; WEIJERMAN *et al.* 2005; KASAI & ONO 2007). El zooplancton es buen indicador de los efectos climáticos porque tiene ciclos de vida cortos que propician respuestas rápidas al cambio ambiental (HAYS *et al.* 2005) y en general hidrometeorológico (BEAUGRAND & REID 2003) y lo sugieren como señal de cambio climático (REID & EDWARDS 2001).

En las aguas superficiales, la temperatura es clave para el plancton porque afecta sus tasas fisiológicas (*e.g.* reacciones enzimáticas, respiración y alimentación), su crecimiento, la talla del cuerpo y el tiempo intergeneracional (PETERS 1983; MAUCLINE 1998). Asimismo, el viento causa la turbulencia del agua lo cual influencia el comportamiento individual, el encuentro entre predador y presa (MACKENZIE & LEGGET 1991) y su metabolismo (ALCARAZ 1997; MARGALEF 1997). A nivel de microescala, el continuo forzamiento hidroclimático sobre las especies planctónicas integra sus efectos en el tiempo y los transfiere a la siguiente generación, en consecuencia el clima que afecta a los individuos puede tener impacto en todo el ecosistema. De esta manera el plancton con base a indicadores de su abundancia total, de grupos individuales, de su diversidad y el ensamble de especies o grupos pueden informar sobre el estado del ecosistema pelágico (BEAUGRAND 2005). El cambio de régimen no siempre ocasiona gran modificación del ecosistema, sino que la variación puede ser leve y/o persistente y relacionada con cambios en la retroalimentación, asimismo ocasionan cambios drásticos en los servicios del ecosistema, por ejemplo el colapso de pesquerías (WORM *et al.* 2006; JIAO 2009).

La sardina *Sardinella aurita* hace parte de los peces llamados pequeños pelágicos que tienen gran importancia en la trama trófica porque son transmisores energéticos del plancton a los predadores pelágicos, los mamíferos y aves marinas (CURY *et al.* 2000; PIKITCH *et al.* 2014) abundan en los ecosistemas de surgencia por su plasticidad en la dieta

para explotar el plancton (NIKOLIUDAKIS *et al.* 2015). Son filtradores omnívoros y cambian de alimentación particulada a filtradora (JAMES 1988; VAN DER LINGEN *et al.* 2006; GARRIDO *et al.* 2007). Su ciclo de vida corto, la fecundidad relativa alta y su dependencia trófica al plancton permiten que respondan rápidamente a los cambios en los océanos, además se caracterizan porque sus biomasa fluctúan en décadas o centurias, lo cual se asocia con los cambios de régimen (ALHEIT *et al.* 2009). En todo el mundo las poblaciones de sardinas tienen ciclos de abundancia y de crisis; en la costa de California esta dinámica aparece en los registros sedimentarios desde mucho antes que comenzara la explotación humana, lo cual hace considerar que las condiciones ambientales cambiantes impulsan los colapsos de sardina y sus cambios en distribución (DEYLE *et al.* 2013). El zooplancton tiene ciclos de vida cortos y sensibles a los cambios ambientales, al aumentar la temperatura en la comunidad dominan los copépodos pequeños, los cambios en composición y tallas afectan la pesquería de peces pelágicos (KELLY *et al.* 2016).

En Venezuela la crisis sardinera se atribuye a sobreexplotación de crecimiento (GONZÁLEZ *et al.* 2007) o sobrepesca (RUEDA 2012; MENDOZA 2015) pero también se mencionaron variadas causas como el aumento de la temperatura del agua en los caladeros, la disminución de la producción primaria y otros factores ecológicos (GÓMEZ 2006, 2007; GÓMEZ *et al.* 2008) también se reconoce que ha disminuido la fertilidad acuática regional (GÓMEZ *et al.* 2012, 2014; TAYLOR *et al.* 2012; GÓMEZ & BARCELÓ 2014) y en consecuencia menor abundancia de fitoplancton desde 2005 (GÓMEZ *et al.* 2014) afectando la sardina y su biomasa disminuyó como recurso pesquero presentándose una marcada fluctuación, como es bien conocido en otras áreas marinas caracterizadas por la abundancia de clupeidos y engráulidos que tienen notorios cambios poblacionales con duración incierta.

La sardina *S. aurita* es el recurso pesquero más importante de Venezuela, el cual se ha explotado durante 90 años (GÓMEZ 2018) a comienzos del presente siglo la captura nacional fluctuó alrededor de las 200.000 toneladas métricas, a mediados de 2005 la pesca disminuyó notablemente comenzando una crisis sardinera con duración de una década, en el 2016 las capturas mostraron cierta recuperación alcanzando unas 100.000 toneladas (INSOPESCA *com. per.*) y en Nueva Esparta superaron las 40.000 t (Fig. 1). Se menciona que la desaparición de la sardina o disminución drástica de capturas ha ocurrido en

otras ocasiones, pero no fueron reconocidas (GÓMEZ *et al.* 2014; GÓMEZ 2016). Este trabajo presenta los resultados obtenidos durante 15 años sobre la abundancia del mesozooplankton al sureste de Isla Margarita y plantea que la crisis de la sardina puede ser por un cambio de régimen ocurrido en el área de surgencia del nororiente de Venezuela. Las series de tiempo a largo termino (>10 años) del zooplankton aportan información esencial para la mejor comprensión del ecosistema y por comparaciones evaluar los cambios en el ecosistema (RICHARDSON 2008) e incluso la capacidad predictiva de los mismos (CHURCH *et al.* 2013).

MATERIALES Y MÉTODOS

Área estudio: El nororiente de Venezuela incluye a los estados Sucre y Nueva Esparta, éste último formado por las islas de Margarita, Coche y Cubagua. Es la región pesquera más fértil del mar Caribe (GÓMEZ 1996) por varios factores el más importante es la surgencia de aguas subtropicales evidentes indirectamente por la temperatura del agua en superficie durante los primeros meses del año, propiciando la presencia de valiosos recursos pesqueros pelágicos como la sardina *S. aurita*, el principal recurso marino del país. En el estado Nueva Esparta la crisis sardinera fue muy acentuada y en comparación con los años 2003-2004 durante el periodo 2006-2015 las capturas disminuyeron >90% (Fig. 1).

Durante 171 meses octubre/2002 a diciembre/2016 se visitaron dos estaciones fijas (Fig. 2) localizadas a cinco (5) millas de la costa este de Margarita: aguas afuera de playa Guacuco (11°03'19"N - 63°45'53"W) y de la ciudad de Porlamar (10°52'13"N - 63°50'29"W) en ambas la profundidad máxima alcanza los 30 m. Hasta febrero

de 2016 las colectas fueron quincenales y actualmente mensuales. En el lapso 2002-2011 los muestreos se hicieron entre las 8 y 10 de la noche, en 2012-2016 entre 5:30 pm (atardecer) y 8 pm. Para las colectas de mesozooplankton se ha utilizado una red con diámetro de 1,7 m y longitud de 3,5 m (apertura de malla de 400 micras) que es arrastrada horizontalmente a profundidad de 10-15 m durante 20 min. Se estimó que en cada arrastre se filtró un volumen aproximado de 650 m³ de agua (según distancia recorrida por embarcación). Las muestras están conservadas con formol al 5% en el Museo Marino de Margarita. En el laboratorio utilizando un fraccionador de plancton Folsom se subdividió la muestra en dos partes, una para determinar la abundancia del zooplankton por estimación de la densidad mediante conteo directo al microscopio estereoscópico (Zeiss M7) contabilizando por lo menos el 10% de la submuestra de volumen conocido y extraída con pipeta Stempel, según pautas generales (BOLTOVSKOY 1981); el volumen sedimentado y el peso seco del zooplankton se estimó según técnicas previamente utilizadas (GÓMEZ & HERNÁNDEZ 2008; GÓMEZ 2015, 2016). Los resultados fueron comparados mediante análisis de varianza multifactorial y con la prueba de rangos múltiples se determinó homogeneidad de grupos de años. Se utilizó el programa estadístico Statgraphics Plus, en casos necesarios se hicieron transformaciones logarítmicas (log n+1). Con la otra mitad de la muestra se determinó la composición general del mesozooplankton siendo objeto de trabajo complementario.

RESULTADOS

El estudio considera muestreos realizados durante 15 años, se analizaron 655 muestras de mesozooplankton;

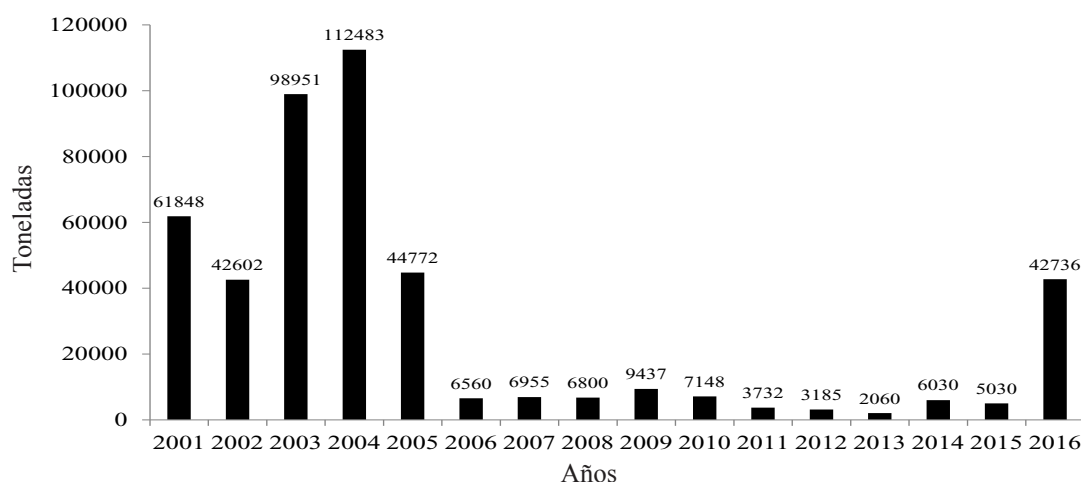


Fig. 1. Captura de sardina *Sardinella aurita* en el estado Nueva Esparta, Venezuela (2001-2016).

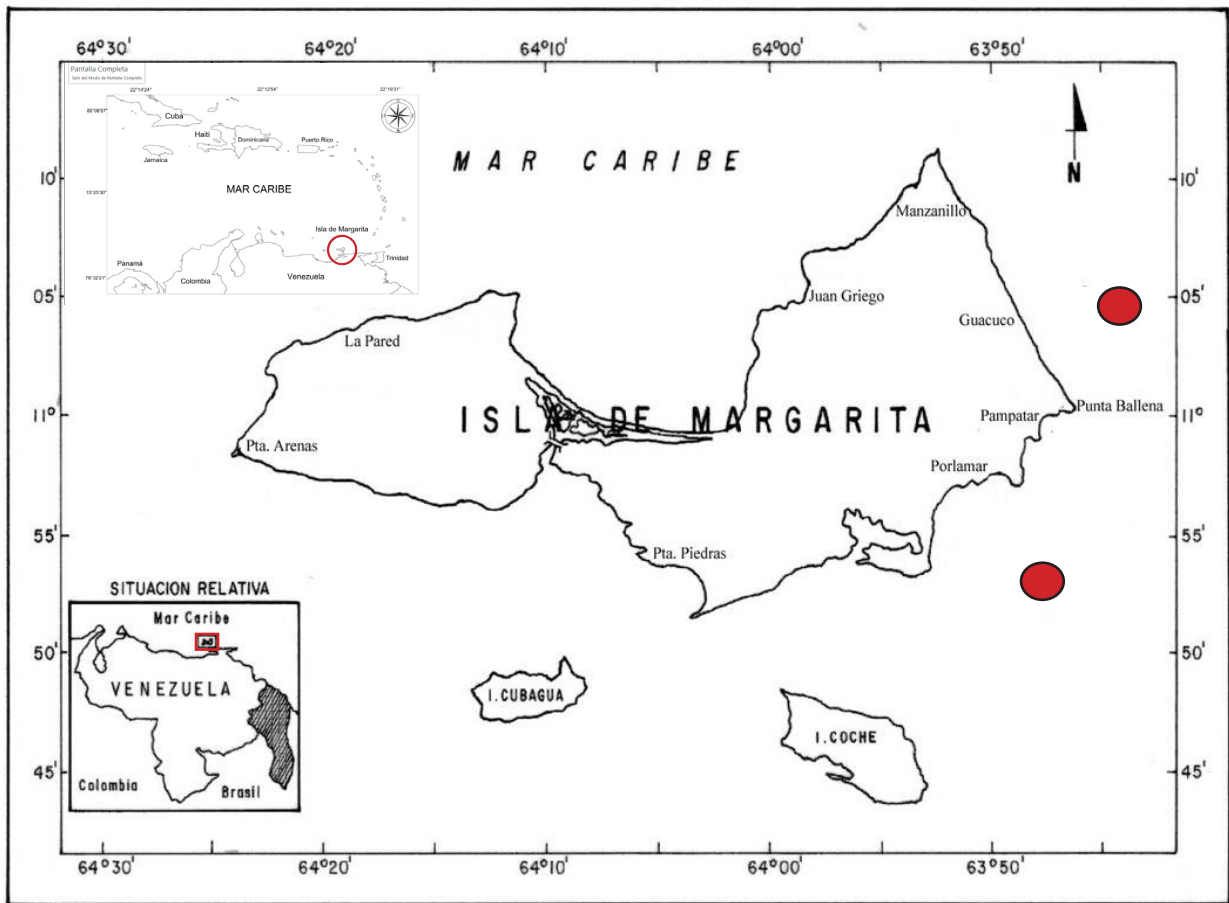


Fig. 2. Estaciones de muestreo (●) al sureste de Isla Margarita (Venezuela).

el análisis de varianza multifactorial simple y con datos transformados indicó diferencia estadística significativa entre los años de estudio ($p < 0,01$) pero no entre las estaciones, por lo cual se analizaron en conjunto.

Abundancia de mesozooplankton

Densidad: el promedio anual varió entre 30,96 y 223,27 ind./m³ en 2015 y 2008 respectivamente; en los 15 años el promedio total fue 113,73 ind./m³. En los periodos 2002-2004 y 2014-2016 se encontraron los menores promedios anuales (entre 30,96 y 72,90 ind./m³) mientras que en periodo comprendido entre 2006 y 2013 los promedios fueron más elevados fluctuando entre 83,81 y 223,27 ind./m³. Se considera que los años 2005 y 2013 podrían ser de quiebre de tendencia, de los promedios bajos en 2005 y de los promedios altos en 2013. En la Fig. 3 se observa la variación interanual y muestra la tendencia antes mencionada y en la Tabla 1 se indica el promedio

anual y error estándar. La prueba de rangos múltiples para la densidad anual indica que los años 2002, 2003, 2004, 2014, 2015 y 2016 forman un grupo homogéneo; 2005 y 2013 otro grupo (años quiebre) y 2006, 2007, 2008, 2009, 2010, 2010, 2011 y 2012 otro grupo de años con promedios homogéneos. En la Tabla 2 se muestra la matriz del test de rangos múltiples para la densidad anual, el asterisco (*) indica que valores del par de años tienen diferencia estadística significativa al nivel de confianza del 95%; se observa que durante los años 2002 a 2004 y 2014 a 2016 entre ellos no se determinó diferencia estadística significativa, a diferencia de su comparación con los valores anuales del periodo 2006 a 2012; asimismo, entre estos años los promedios anuales no tienen diferencia estadística significativa.

Peso seco: el promedio anual fluctuó entre 0,34 y 3,76 mg/m³ en 2016 y 2008 respectivamente; en los 15 años de estudio el promedio total fue 1,97 mg/m³. Aunque menos

marcado que en la densidad, los menores promedios anuales (rango 0,34 a 2,57 mg/m³) se determinaron entre los años 2002-2004 y 2014-2016, mientras que en el periodo 2006 a 2012 los promedios fueron más altos (rango 1,45 a 3,76 mg/m³). Los años 2005 y 2013 se consideran de quiebre en la tendencia. En la Fig. 4 se muestra la variación del promedio anual y en la Tabla 1 los valores del promedio anual y error estándar.

Volumen sedimentado: el promedio anual osciló entre 0,02 y 0,43 ml/m³ en 2015-2016 y 2006 respectivamente; en los 15 años de estudio el promedio total fue 0,17 ml/m³. Los promedios anuales más bajos se determinaron en los años 2002 a 2004 y 2014 a 2016 (rango 0,02 a 0,12 ml/m³) y los mayores valores (rango 0,17 a 0,43 ml/m³) durante el periodo 2006 a 2012. Aunque menos acentuados, los años 2005 y 2013 pueden considerarse años de quiebre en la tendencia de altos y bajos. En la Fig. 5 se observa la variación del promedio anual y la Tabla 1 muestra los valores obtenidos. La prueba de rangos múltiples para el promedio anual del plancton sedimentado indica que los años 2016, 2015, 2014, 2004, 2003 y 2002 forman un grupo homogéneo; en el periodo 2006 a 2011 se encontraron los valores más elevados.

DISCUSION

El presente estudio de 15 años al este de Margarita sobre la abundancia del mesozooplankton verifica que entre 2002-2004 y 2014-2016 se determinaron promedios anuales que variaron entre 30,96 y 72,90 ind./m³ mientras que entre los años 2006 a 2013 los promedios fueron mayores fluctuando entre 83,81 y 223,27 ind./m³; los años 2005 y 2013 podrían ser de quiebre de tendencia, de promedios bajos en 2005 y de promedios altos en 2013 (Fig. 3). En el sureste de Margarita la crisis sardinera, en el sentido de la disminución acusada de capturas del recurso se presentó a partir de mediados de 2005 y más evidente desde 2006 cuando aumentaron marcadamente los valores en la abundancia del zooplankton lo cual se mantuvo hasta el 2013 (Figs. 3, 4, 5). Lo cual hace plantear que desde el 2005 hasta el 2013-2014 se presentó un cambio de régimen verificado por la mayor abundancia del zooplankton en el este de Margarita. En la misma área, estudios previos concluyen que ha aumentado la temperatura del agua superficial, disminuido la concentración de nutrientes inorgánicos, la producción primaria y la biomasa del fitoplancton lo cual ha afectado la fertilidad acuática regional (GÓMEZ & BARCELÓ 2014; GÓMEZ *et al.* 2014; GÓMEZ 2016). Lo cual es consecuencia de surgencias

poco intensas por causa del debilitamiento de los vientos Alisios (TAYLOR *et al.* 2012; PINCKNEY *et al.* 2015) durante los años de crisis sardinera.

El cambio de régimen modifica la estructura trófica del ecosistema, la composición y abundancia de comunidades, también causa la variación poblacional de especies ícticas explotadas como respuesta a los cambios oceánicos (POLOVINA 2005) y se presentan cambios en el zooplankton (MACKAS *et al.* 2001; LANDRY *et al.* 2001; BLANCO *et al.* 2006). Está bien documentado que los cambios de régimen conllevan al aumento del zooplankton, por ejemplo en

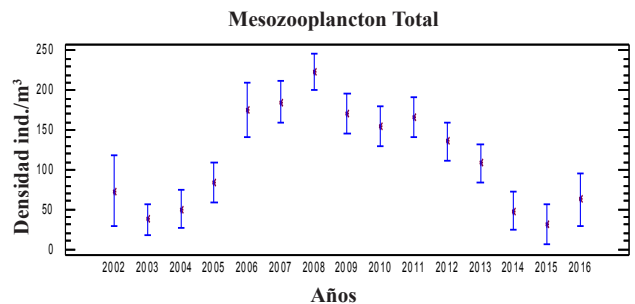


Fig. 3. Densidad total (ind./m³) de zooplankton al este de Isla Margarita, Venezuela (2002-2016).

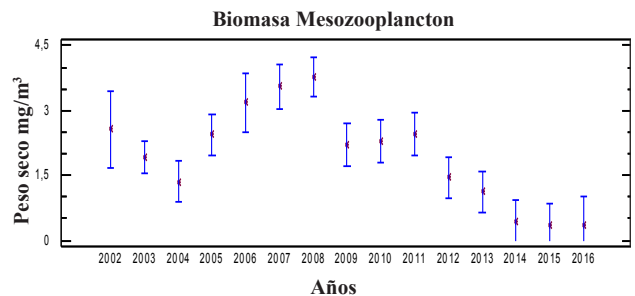


Fig. 4. Peso seco (mg/m³) del zooplankton al sureste de Isla Margarita, Venezuela (2002-2016).

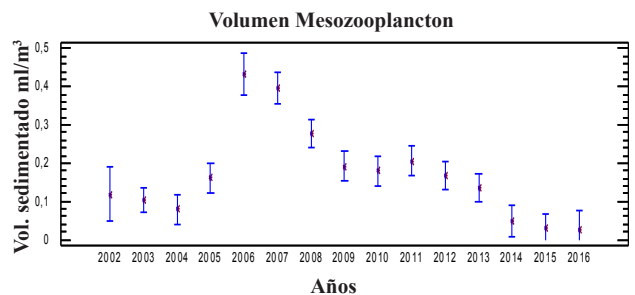


Fig. 5. Volumen sedimentado (ml/m³) del zooplankton al sureste de Isla Margarita, Venezuela (2002-2016).

Tabla 1. Abundancia promedio anual y error estándar del mesozooplankton al este de Isla Margarita, Venezuela (2002-2016).

Año	n	Densidad (ind./m ³)	Peso seco (mg/m ³)	Volumen sed. (ml/m ³)
2002	14	72,90 ± 32,19	2,57 ± 0,64	0,12 ± 0,05
2003	76	37,29 ± 13,81	1,91 ± 0,27	0,10 ± 0,02
2004	48	50,25 ± 17,38	1,35 ± 0,34	0,08 ± 0,03
2005	48	83,81 ± 17,38	2,44 ± 0,34	0,16 ± 0,03
2006	24	175,47 ± 24,58	3,18 ± 0,40	0,43 ± 0,04
2007	42	185,64 ± 18,58	3,56 ± 0,37	0,40 ± 0,03
2008	52	223,27 ± 16,70	3,56 ± 0,37	0,28 ± 0,03
2009	46	171,14 ± 17,76	2,22 ± 0,35	0,19 ± 0,03
2010	46	155,01 ± 17,76	2,29 ± 0,35	0,18 ± 0,03
2011	44	165,73 ± 18,16	2,46 ± 0,36	0,20 ± 0,03
2012	48	135,85 ± 17,38	1,45 ± 0,34	0,17 ± 0,03
2013	48	108,32 ± 17,38	1,12 ± 0,34	0,13 ± 0,03
2014	46	48,07 ± 17,76	0,45 ± 0,35	0,05 ± 0,02
2015	47	30,96 ± 17,57	0,35 ± 0,25	0,03 ± 0,01
2016	26	62,31 ± 23,62	0,34 ± 0,27	0,02 ± 0,01

Tabla 2. Matriz del test de rangos múltiples para la densidad anual del mesozooplankton al este de Isla Margarita, Venezuela. * Indica que valores del par de años tienen diferencia estadística significativa al nivel de confianza del 95%.

	2003	2004	2005	2006	2007	2008	2009	2010	2011	2012	2013	2014	2015	2016
2002				*	*	*	*	*	*	*				
2003				*	*	*	*	*	*	*	*			
2004				*	*	*	*	*	*	*	*			
2005				*	*	*	*	*	*	*			*	
2006											*	*	*	*
2007										*	*	*	*	*
2008							*	*	*	*	*	*	*	*
2009											*	*	*	*
2010												*	*	*
2011											*	*	*	*
2012												*	*	*
2013												*	*	
2014														
2015														
2016														

el Atlántico noroccidental (Georges Bank) desde 1989 aumentó la abundancia de zooplankton (densidad por conteo) lo cual se mantuvo hasta el 2004, todos los grupos aumentaron abruptamente en especial los copépodos (KANE 2007) y ocurrió un cambio de especies grandes a especies más pequeñas (PERSHING *et al.* 2005) y en esos años también aumento el zooplankton al este de Canadá (SAMEOTO 2001). En el mar del Norte estudios a largo plazo (1970 a 2008) indican cambios de régimen en 1978, 1989 y en 1998 vario la abundancia de copépodos y dinoflagelados, los conductores potenciales del cambio fueron la temperatura,

la velocidad del viento y las corrientes que causaron disminución de los nutrientes disueltos y afectaron la comunidad planctónica (ALVAREZ *et al.* 2012) y se considera que en áreas de surgencia las fluctuaciones decadales en la biomasa de peces explotados, son causadas por la variabilidad ambiental (RYKACZEWSKY & CHECKLEY 2008).

En seis ecosistemas del Atlántico se determinaron variaciones a largo término en la biomasa y composición del zoo y las especies tuvieron cambios de dominancia con tendencia hacia una talla menor (DAEWEL *et al.* 2014);

además se ha planteado que el tipo de control descendente (top-down) o ascendente (bottom-up) afecta la estructura de tallas (SUTHERS *et al.* 2006). Lo que también tiene su efecto en las poblaciones ícticas explotadas, por ejemplo en el Mediterráneo (Golfo de Lyon) desde 2008 se observó decrecimiento en talla y condición de la sardina, pero en años previos (1994 y 2007) tuvo crecimiento y condición altos y los estómagos contenían alta proporción de copépodos grandes y cladóceros mientras que en 2011 y 2012 los copépodos pequeños fueron dominantes (BROSSET *et al.* 2016) y plantean que los cambios en talla, la condición y la biomasa de pequeños pelágicos pueden deberse al control ascendente (bottom-up) caracterizado por cambios en la disponibilidad de alimento adecuado. El aumento de copépodos puede ser el signo inicial del cambio en la estructura del plancton, por causa de la disminución de peces planctófagos (BODE *et al.* 2013) y en regiones sardineras la disminución de la sardina coincide con el aumento en la densidad de los copépodos (VERHEYE & RICHARDSON 1998; VERHEYE 2000; CURY *et al.* 2000) lo que también se verificó en el este de Margarita (GÓMEZ & HERNÁNDEZ 2008).

En el caso de la fluctuación sardinera venezolana es notorio que durante los años de fuerte crisis (2006-2013) fue mayor la abundancia de zooplancton (Fig. 3, 4, 5) que puede ser debida a escasez de peces filtradores como la sardina. Pero también es posible que durante este periodo la producción biológica (plancton) tuvo características diferentes a la ocurrida en los años 2003 y 2004. En estos años se determinaron temperaturas mínimas de 21,6 °C en las aguas superficiales, lo cual indica el ascenso de aguas subtropicales y surgencia intensa, como es conocido (OKUDA 1978, 1981) y aceptado (ASTOR *et al.* 2003, 2004; GÓMEZ 2006; GÓMEZ *et al.* 2008, 2012). Las surgencias intensas o fuertes favorecen al fitoplancton de mayor tamaño el cual sería el apropiado para la sardina, especialmente para los jóvenes reclutas que cambian su alimentación de selectiva a filtradora (GÓMEZ 2015). En los años de crisis sardinera la surgencia fue débil en intensidad o poco perceptible por el debilitamiento de los vientos Alisios que impulsan la surgencia en el este de Venezuela (TAYLOR *et al.* 2012; PINCKNEY *et al.* 2015) lo cual incide en la fertilidad marina regional (GÓMEZ *et al.* 2012; GÓMEZ & BARCELÓ 2014; GÓMEZ 2015, 2016) favoreciendo al fitoplancton de talla pequeña que quizás puede ser inapropiado como alimento para los jóvenes reclutas filtradores y en consecuencia colapsaron.

Al respecto es pertinente mencionar que en Venezuela, en la Estación Cariaco durante el periodo 1996-2008 se determinó incremento en la temperatura y la surgencia disminuyó su intensidad y ocurrieron cambios en la composición del fitoplancton variando de diatomeas grandes a pequeñas durante la primera década del siglo 21 (ASTOR *et al.* 2013) y entre los años 1996 y 2010 el microplancton (talla >20 µm) disminuyó más de cinco veces y durante las surgencias la abundancia de diatomeas grandes se redujo cuatro veces lo que sugiere una reorganización del fitoplancton y concluyen que la homogeneidad temporal y el aumento de las tallas pequeñas fueron una respuesta directa a la disminución en intensidad de la surgencia (PINCKNEY *et al.* 2015). Por lo cual, también es posible plantear que el predominio y abundancia de diatomeas pequeñas fueran la causa de la crisis sardinera venezolana durante ~ 9-10 años.

En las surgencias del Pacífico tropical la talla media de las células del fitoplancton varía con el fenómeno de El Niño durante estos eventos las tallas son menores, así entre 1998 y 2007 la talla global disminuyó 2% y 4% en el mar del Norte (POLOVINA & WOODWORTH 2013). Al respecto, es obvio que en el fitoplancton de aguas oligotróficas predominan células pequeñas y la temperatura explica la variabilidad de talla (LÓPEZ & MORAN 2016). En la crisis sardinera venezolana se verificó aumento de la temperatura superficial, la disminución de sales nutritivas, de la producción primaria y de la biomasa fitoplanctónica, por lo cual podría considerarse que durante los años de crisis sardinera, fueron predominantes condiciones oligotróficas al sureste de Margarita y en general en la región nororiental donde está presente el recurso sardinero. Al respecto debe recordarse que estudios sedimentológicos en California verifican que los cambios en abundancia de la sardina ocurren desde 2000 años antes de comenzar la pesca comercial (BAUMGARTNER *et al.* 1992) y sus fluctuaciones verifican la hipótesis que el tamaño del zooplancton tiene relación con la intensidad de la surgencia y se demuestra como un mecanismo físico actúa sobre los peces, relacionando a escala interanual y/o decadal los cambios ambientales con la producción de sardina (RYKACZEWSKY & CHECKLEY 2008). Sucede así porque en el fitoplancton la demanda de nutrientes depende del volumen celular y la entrada máxima a la célula es según su superficie, por esta razón las células pequeñas con alta relación superficie-volumen tienen ventaja competitiva cuando los nutrientes son escasos (MARGALEF 1978; FALKOWSKI & OLIVER 2007) mientras que en las surgencias intensas o fuertes con

nutrientes en exceso se favorece el fitoplancton de talla más grande (MOLONEY & FIELD 1991). De esta manera, la variabilidad temporal del tipo de surgencia influencia la producción de plancton pequeño o grande y afecta las poblaciones de peces planctófagos, como puede ser el caso de la sardina venezolana. Así por ejemplo en la sardina europea, en la dieta de juveniles el fitoplancton es escaso, pero en la dieta de los adultos abundan los copépodos (>1 mm) (NIKOLIOUDAKIS *et al.* 2012) y se menciona que las sardinias por su capacidad para cambiar de alimentación particulada a filtradora (JAMES 1986) abundan en áreas con surgencia (VAN DER LINGEN *et al.* 2006).

Es interesante apreciar que durante los años de la crisis sardinera venezolana, fue mayor la densidad del zooplancton, lo cual puede deberse a la menor abundancia de sardina pero también es posible que por causa del cambio de régimen, el tamaño del zooplancton predominante no fuera adecuado para la alimentación de reclutas, juveniles y/o adultos de sardina. También es pertinente mencionar que en las relaciones depredador-presa cuando las condiciones son favorables por la abundancia de presas, se asegura la alimentación y la reproducción de los predadores, pero esta suposición no es estrictamente válida entre especies porque en Golfo de Maine (noreste de Norteamérica) el atún aleta azul *Thunnus thynnus* disminuyó su condición somática cuando era abundante su alimento preferencial, esta situación paradójica se explica por el cambio en la talla de su presa (GOLET *et al.* 2015).

En otras latitudes se ha planteado que el aumento de la temperatura promedio indica cambio en el estado termal del ecosistema e identificarse como “cambio de régimen” (regime shift) que puede estar paralelo con otros eventos como las lluvias o disminución de la salinidad (MÖLLMANN *et al.* 2005) y se verifica relación entre ambiente y la composición del zooplancton (MÖLLMANN *et al.* 2000, 2002, 2003). En el presente estudio la temperatura anual promedio ha tenido un marcado aumento desde 2005 hasta el 2016 (Fig. 6) sin determinar disminución o valores similares a los de años 2003-2004 cuando ocurrieron las capturas máximas de sardina. Por lo cual el aumento de las capturas sardineras durante 2016 no puede adscribirse a disminución de temperatura, porque esta no ha ocurrido marcadamente. Sin embargo el relativo aumento en las capturas sardineras durante 2016 y también en 2017 podría relacionarse con aumento de la biomasa del fitoplancton apropiado para la sardina en estos años (Fig. 7) a diferencia del periodo 2005-2013 cuando se determinaron las menores biomásas. También

es lícito plantear que en la surgencia venezolana el control es ascendente (bottom-up) es decir físico. Asimismo, en el este de Margarita se ha verificado que durante los años de crisis sardinera fue menor la abundancia de huevos de sardina en el plancton (Fig. 8) lo que indirectamente puede indicar que paralelamente ocurrió un menor reclutamiento del recurso, a diferencia de los años 2002 a 2004 cuando fueron muy abundantes los huevos de sardina (GÓMEZ 2015) y en consecuencia un mayor reclutamiento y las capturas máximas de sardina durante esos años.

Los pequeños pelágicos tienen gran importancia en la red trófica pelágica y además aportan grandes beneficios a la sociedad porque constituyen el 30% de la pesca global y sostienen importantes pesquerías mundiales, benefician la industria alimenticia y la acuicultura por la

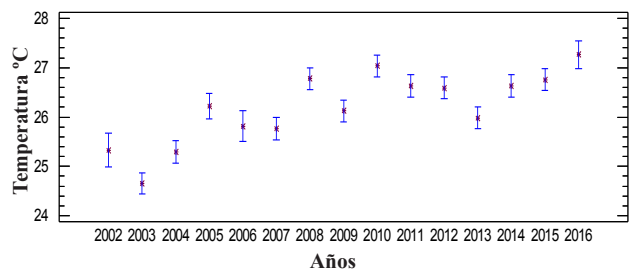


Fig. 6. Rango y promedio anual de temperatura °C (0-20 m) al sureste de Isla Margarita, Venezuela (2002-2016).

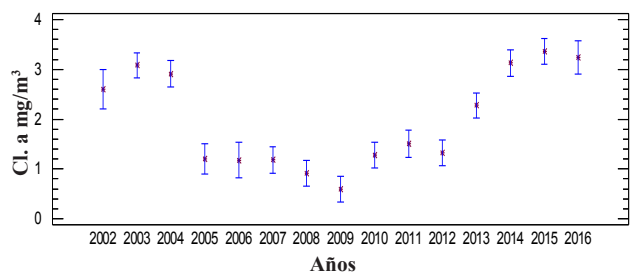


Fig. 7. Rango y promedio anual de la biomasa de fitoplancton (Cl. a mg/m³) al sureste de Isla Margarita, Venezuela (2002-2016).

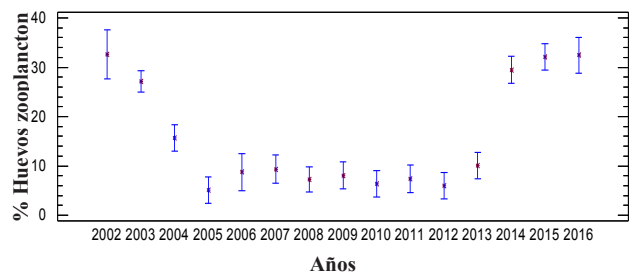


Fig. 8. Representación (%) anual de huevos de sardina en el zooplancton en el sureste de Isla Margarita (2002-2016).

producción de harina y aceite de pescado (CAMPBELL *et al.* 2008). Es conocido que los colapsos poblacionales tienen características comunes, entre ellas la fuerte caída en la producción natural (biomasa) de la población por menor reclutamiento y respuesta tardía en el manejo del recurso para reducir la pesca lo que acentúa la magnitud de la fluctuación natural poblacional de los stocks, por lo que es difícil atribuir los colapsos a la pesca o determinar que los haga más frecuentes, graves y prolongados (ESSINGTON *et al.* 2015). Al respecto, en Venezuela se ha planteado que la crisis sardinera fue causada por la sobreexplotación de crecimiento (GONZÁLEZ *et al.* 2007) o la sobrepesca (RUEDA 2012; MENDOZA 2015), este punto de vista ha sido muy utilizado por los biólogos pesqueros que consideran las especies explotadas como unidades que operan independientemente del ambiente, cuando en realidad son componentes integrales en la función del ecosistema y las intervenciones de manejo dirigidas a una especie determinada pueden tener consecuencias en otras especies objeto de pesquerías (CURY & CHRISTENSEN 2005) y actualmente existe amplio consenso para avanzar hacia una aproximación de la pesca al ecosistema (GARCÍA 2000).

Se ha propuesto que el cambio de régimen en el plancton puede originarse por la interacción entre el nicho ecológico de las especies y el clima que induce cambios ambientales a gran escala (BEAUGRAND 2015) esta teoría rechaza posibles estados alternativos estables en algunos cambios de régimen, pero al menos ofrece una vía para predecir futuros cambios en la comunidad inducidos por el clima y potenciales cascadas tróficas asociadas y/o amplificadas, además en los cambios de régimen proponen descartar la falsa dicotomía entre conductores bióticos descendentes (top-down) versus conductores físicos ascendentes (bottom-up) y más bien enfocarse en conductores individuales sencillos, intentando identificar mecanismos y procesos que causan los cambios o afectan la resiliencia del ecosistema (CONVERSI *et al.* 2015; MÖLLMAN *et al.* 2015). En el hemisferio norte, en 11 ecosistemas pelágicos se determinó la importancia del forzamiento físico ascendente (bottom-up) en los cambios de régimen ocurridos desde finales de 1980's y su sincronía causada por la temperatura y la circulación atmosférica (BEAUGRAND 2015; MÖLLMAN *et al.* 2015). Los cambios de régimen son causados por conductores múltiples, casi impredecibles por su inesperada ocurrencia y tienen fuertes implicaciones económicas, su manejo exitoso se asocia con el monitoreo periódico del ecosistema (ROCHA *et al.* 2015).

CONCLUSIONES

La crisis sardinera venezolana iniciada a mediados de 2005 puede ser debida a un cambio de régimen verificado por variación en la abundancia del zooplancton, lo que también ha ocurrido en otras áreas de surgencia y tienen una duración ~ decadal.

El cambio de régimen fue propiciado por la poca intensidad o debilidad de la surgencia costera regional durante el periodo 2005 a 2013 que causó cambios en la estructura de tallas de la comunidad planctónica, lo cual afectó a la población sardinera.

Durante los años de crisis sardinera también se ha verificado una acusada disminución de huevos de sardina en el zooplancton que indica un bajo reclutamiento del recurso en años de crisis.

AGRADECIMIENTOS

Trabajo en homenaje al Dr. Fernando Cervigón, profesor y amigo durante 47 años, quien siempre propició y estimuló mi actividad científica en el Instituto de Investigaciones Científicas de la Universidad de Oriente y en el Museo Marino de Margarita. Se agradece al Prof. Ernesto Mata (Universidad de Oriente, Nueva Esparta) su colaboración en análisis de clorofila y elaboración de mapa del Caribe. Los pescadores sardineros del Morro de Porlamar facilitan embarcaciones para los muestreos desde el 2002 al presente año.

REFERENCIAS

- ALCARAZ, M. 1997. Copepods under turbulence: grazing, behavior and metabolic rate. *Scientia Marina* 61(Suppl 1): 177-195.
- ALHEIT, J., C. ROY & S. KIFANI. 2009. Decadal-scale variability in populations. In: Climate change and small pelagic fish. Eds. D. Checkley, J. Alheit, Y. Oozeki, C. Roy. Cambridge University Press, Cambridge. pp. 64-87.
- ALHEIT J., C. MÖLLMANN, J. DUTZ, G. KORNILOVS, P. LOEWE, V. MOHRHOLZ & N. WASMUND. 2005. Synchronous ecological regime shifts in the central Baltic and the North Sea in the late 1980s. *ICES J. Mar. Sci.* 62: 1205-1215.
- ALHEIT J. & M. NIQUEN. 2004. Regime shifts in the Humboldt Current ecosystem. *Prog. Oceanogr.* 60: 201-222.

- ALVAREZ, S., H. LINDEBOOM & E. MEESTERS. 2012. Temporal changes in plankton of the North Sea: community shifts and environmental drivers. *Mar. Ecol. Prog. Series* 462: 21-38.
- ASTOR, I., L. LORENZONI, R. THUNELL, R. VARELA, F. MULLER, L. TROCCOLI, G. TAYLOR, M. SCRANTON, E. TAPPA & D. RUEDA. 2013. Interannual variability in sea surface temperature and fCO₂ changes in the Cariaco Basin. *Deep Sea Research Part II* 93: 33-43.
- ASTOR, Y., F. MULLER-KARGER, R. BOHRER, L. TROCCOLI & J. GARCIA. 2004. Variabilidad estacional e interanual del carbono inorgánico disuelto y nutrientes en la fosa de Cariaco. *Mem. Soc. Cien. Nat. La Salle* 161-162: 235-252.
- ASTOR, Y., F. MULLER-KARGER & M. SCRANTON. 2003. Seasonal and interannual variation in the hydrography of the Cariaco Basin: implications for basin ventilation. *Continental Shelf Res.* 23: 125-144.
- BAUMGARTNER, T., A. SOUTAR & V. FERREIRABARTRINA. 1992. Reconstruction of the history of Pacific sardine and northern anchovy populations over the past 2 millennia from sets of the Santa-Barbara Basin, California. *CalCOFI Rep.* 33: 24-40.
- BEAUGRAND, G. 2015. Theoretical basis for predicting climate-induced abrupt shifts in the oceans. *Phil. Trans. R. Soc. B* 370, 20130264. (doi:10.1098/rstb.2013.0264)
- _____. 2005. Monitoring pelagic ecosystems using plankton indicators. *ICES J. Mar. Sci.* 62: 333-338.
- _____. & P. REID. 2003. Long-term changes in phytoplankton, zooplankton and salmon linked to climate change. *Global Change Biol.* 9: 801-817.
- BODE, A., M. ALVAREZ, A. MIRANDA & M. RUIZ. 2013. Shifts between gelatinous and crustacean plankton in a coastal upwelling region. *ICES J. Mar. Sci.* 70: 934-942.
- BOLTOVSKOY, D. 1981. *Atlas del zooplancton del Atlántico Sudoccidental y métodos de trabajo con el zooplancton marino*. INIDEP, Mar del Plata. 936 pp.
- BLANCO, L., F. ALVAREZ & J. CABAL. 2006. Changes in the zooplankton community associated with the hydrography off the northwestern Iberian Peninsula. *ICES J. Mar. Sci.* 63: 799-810.
- BROSSET P., B. LE BOURG, D. COSTALAGO, B. BANARU, E. VAN BEVEREN, J. BOURDEIX, J. FROMENTIN, F. MENARD & C. SARAUX. 2016. Linking small pelagic dietary shifts with ecosystem changes in the Gulf of Lyons. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 554: 157-171.
- CAMPBELL, A., V. KARPOUZI, K. KASCHNER & D. PAULY. 2008. Forage fish: from ecosystems to markets. *Annu. Rev. Environ. Resour.* 33: 153-166.
- CONVERSI, A., V. DAKOS, A. GÄRDMARK, S. LING, C. FOLKE, P. J. MUMBY, C. GREENE, M. EDWARDS, T. BLECKNER, M. CASINI, A. PERSHING & C. MÖLLMANN. 2015. A holistic view of marine regime shifts. *Phil. Trans. R. Soc. B* 370: 20130279.
- CURY, P. & V. CHRISTENSEN. 2005. Quantitative ecosystems indicators for fisheries management. *ICES J. Mar. Sci.* 62: 307-310.
- CURY, P. & L. SHANNON. 2004. Regime shifts in upwelling ecosystems: observed changes and possible mechanisms in the northern and southern Benguela. *Prog. Oceanogr.* 60: 223-243.
- CURY, P., A. BAKUN, R. CRAWFORD, A. JARRE, R. QUIÑONES, L. SHANNON & H. VERHEYE. 2000. Small pelagiques in upwelling systems: patterns of interaction and structural changes in “waspwaist” ecosystems. *ICES J. Mar. Sci.* 57: 603-618.
- CHURCH, M., M. LAMAS & F. MULLER. 2013. Sea change: charting the course for biogeochemical ocean time-series research in a new millennium. *Deep Sea Res. Part II* 93: 2-15.
- DAEWEL, U., S. HJOLLO, M. HURET, R. JI, M. MAAR, S. NIIRANEN, M. TRAVERS, M. PECK & K. VAN DER WOLFSHAAR. 2014. Predation control of zooplankton dynamics: a review of observations and models. *ICES J. Mar. Sci.* 71: 254-271.
- DE YOUNG B., M. BARANGE, G. BEAUGRAND, R. HARRIS, R. PERRY, M. SCHEFFER & F. WERNER. 2008. Regime shifts in marine ecosystems: detection, prediction and management. *Trends Ecol. Evol.* 23: 402-409.
- DEYLE, E., M. FOGARTY, C. HSIEH, L. KAUFMAN, A. MACCALL, S. MUNCH, C. PERRETI, H. YE & G. SUGIHARA. 2013. Predicting climate effects on Pacific sardine. *Proc. Nat. Acad. Sci., USA*. 110: 6430-6435.
- ESSINGTON, T., P. MORIARTY, H. FROELICH, E. HODGSON, L. KOEHN, K. OKEN, M. SIPLE & C. STAWITZ. 2015. Fishing amplifies forage fish population collapses. *Proc. Nat. Acad. Sci., USA* 112: 6648-6652.

- FALKOWSKI, P. & M. OLIVER. 2007. Mix and match: How climate selects phytoplankton. *Nat. Rev. Microbiol.* 5: 813-819.
- GARCIA, S. 2000. The FAO definition of sustainable development and the Code of Conduct for Responsible Fisheries: an analysis of the related principles, criteria and indicators. *Mar. Fresh. Res.* 51: 535-541.
- GARRIDO, S., A. MARCALO, J. ZWOLINSKY & C. VAN DER LINGEN. 2007. Laboratory investigations on the effect of prey size and concentration on the feeding behavior of sardine *Sardina pilchardus*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 330: 189-199.
- GOLET, W., N. RECORD, S. LEHUTA, M. LUTCAVAGE, B. GALUARDI, A. COOPER & A. CAMPBELL. 2015. The paradox of the pelagics: why the blue fin tuna can go hungry in a sea of plenty. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 527: 181-192.
- GÓMEZ, A. 2018. Análisis del manejo de la crisis de sardina *Sardinella aurita* en Venezuela y comentario sobre artes de pesca y estadísticas. *Bol. Invest. Mar. Cost.* 47(1): 85-106.
- _____. 2016. Densidad de huevos de sardina *Sardinella aurita*, abundancia de zooplancton e hidrografía en la Península de Araya y sur de Isla Margarita, Venezuela. *Bol. Invest. Mar. Cost.* 45(1): 57-72.
- _____. 2015. Crisis de la pesca de sardina en Venezuela: abundancia de huevos de sardina *Sardinella aurita* en el este de Isla Margarita. Once años de estudio (2002-2013) y comentarios sobre muestreo, reproducción y desarrollo. *Bol. Inst. Oceanogr. Venez.* 54(2): 95-108.
- _____. 2007. Producción primaria al sureste de la isla de Margarita, Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Venez. Univ. Orient.* 46(2): 97-105.
- _____. 2006. *Caracterización ecológica del caladero de pesca más importante de Venezuela (Pampatar-La Isleta, Isla de Margarita)*. Museo Marino de Margarita, Informe Final al Fondo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas de Venezuela (FONACIT Proy. 2000001372). Ministerio de Ciencia y Tecnología, Caracas. 648 pp.
- _____. 1996. Causas de la fertilidad marina en el nororiente de Venezuela. *Interciencia* 21(3): 140-146.
- _____. & A. BARCELÓ. 2014. Crisis de la pesca de sardina en Venezuela: hidrografía y nutrientes al este de la isla de Margarita, una década de estudio (2003-2012). *Bol. Inst. Oceanogr. Venez.* 53(2): 185-203.
- _____, E. MATA & O. GÓMEZ. 2014. Crisis de la pesca de sardina en Venezuela: variación de la biomasa del fitoplancton en el este de Margarita, una década de estudio (2003-2012). *Bol. Inst. Oceanogr. Venez.* 53(1): 25-36.
- _____, A. BARCELÓ & E. MATA. 2012. Condiciones hidrográficas (2007-2009) al sur de isla Margarita y Península de Araya como indicio de disminución de la fertilidad regional y posible afectación del recurso sardinero venezolano. *Bol. Inst. Oceanogr. Venez.* 51(2): 173-186.
- _____. & I. HERNÁNDEZ. 2008. Abundancia interanual del zooplancton nocturno en la costa este de isla Margarita, Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Venez. Univ. Orient.* 47(2): 91-102.
- _____, E. IZAGUIRRE & O. GÓMEZ. 2008. Ecología de caladeros, aspectos biológicos y pesca (2003-2006) de sardina *Sardinella aurita* (Pisces: Clupeidae) en Nueva Esparta, Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Venez., Univ. Orient.* 47(2): 113-128.
- GONZÁLEZ, W., N. ESLAVA & E. GÓMEZ. 2007. Parámetros poblacionales de la sardina (*Sardinella aurita*) del sureste de la Isla de Margarita, Venezuela. *Bol. Centro Invest. Biol., Univ. Zulia, Venez.* 41(4): 457-470.
- HARE S., & N. MANTUA. 2000. Empirical evidence for North Pacific regime shifts in 1977 and 1989. *Prog. Oceanogr.* 47: 103-145.
- HAYS, G., A. RICHARDSON & C. ROBINSON. 2005. Climate change and marine plankton. *Trends Ecol. Evol.* 20: 337-344.
- JAMES, A. 1986. Are clupeoids macrophagist herbivorous or omnivorous?. A review of the diets of some commercially important clupeids. *S. Afr. J. Mar. Sci.* 7: 161-177.
- JIAO, Y. 2009. Regime shift in marine ecosystems and implications for fisheries management, a review. *Rev. Fish Biol. Fish.* 19: 177-191.
- KASAI, H. & T. ONO. 2007. Has the 1998 regime shift also occurred in the oceanographic conditions and lower trophic ecosystem of the Oyashio region? *J. Oceanogr.* 63: 661-669.

- KANE, J. 2007. Zooplankton abundance trends in Georges Bank, 1977-2004. *ICES J. Mar. Sci.* 64: 909-919.
- KELLY, P., L. CLEMENTSON, C. DAVIES, S. CORNEY & K. SWADLING. 2016. Zooplankton responses to increasing sea surface temperatures in southeastern Australia global marine hotspot. *Est. Coast. Shelf Sci.* 180: 242-257.
- LANDRY, M., H. AL-MUTAIRI, K. SELF, S. CHRISTENSEN & S. NUNNERY. 2001. Seasonal patterns in mesozooplankton in abundance and biomass at station ALOHA. *Deep-Sea Res. Part II* 48: 2037-2061.
- LOPEZ, A. & X. MORAN. 2016. Temperature affects the size-structure of phytoplankton communities in the ocean. *Limnology & Oceanography* 60: 733-738.
- MACKAS D., R. THOMSON & M. GALBRAITH. 2001. Changes in the zooplankton community of the British Columbia continental margin, 1985-1999, and their covariation with oceanographic conditions. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 58: 685-702.
- MACKENZIE, B. & W. LEGGET. 1991. Quantifying the contribution of small-scale turbulence to the encounter rates between larval fish and their zooplankton prey: effects of wind and tide. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 73: 149-160.
- MARGALEF, R. 1978. Life-forms of phytoplankton as survival alternatives in an unstable environment. *Oceanol. Acta* 1: 493-509.
- _____. 1997. Turbulence and marine life. *Scientia Mar.* 61(Suppl 1): 109-123.
- MAUCHLINE, J. 1998. *The Biology of Calanoid Copepods*. Academic Press, San Diego.
- MENDOZA, J. 2015. *Rise and fall of Venezuela industrial and artisanal marine fisheries: 1950-2010*. Fisheries Centre. The University of British Columbia. Working Paper Series # 2015-27. 15 pp.
- MOLONEY, C. & J. FIELD. 1991. The size-based dynamics of plankton food webs. 1. A simulation-model of carbon and nitrogen flows. *J. Plank. Res.* 13: 1003-1038.
- MÖLLMAN, C., C. FOLKE, M. EDWARDS & A. CONVERSI. 2015. Marine regime shifts around the globe: theory, drivers and impacts. *Phil. Trans. R. Soc.* B370: 20130260.
- MÖLLMANN C. & R. DIEKMANN. 2012. Marine ecosystem regime shifts induced by climate and overfishing: a review for the Northern Hemisphere. *Adv. Ecol. Res.* 47: 303-347.
- MÖLLMANN, C., G. KORNILOVS, M. FETTER & F. KÖSTER. 2005. Climate, zooplankton, and pelagic fish growth in the Central Baltic Sea. *ICES J. Mar. Sci.* 62:1270-1280.
- MÖLMANN, C., F. KOSTER, G. KORNILOVS & L. SIDREBRICS. 2003. Interannual variability in population dynamics of calanoid copepods in the central Baltic Sea. *ICES J. Mar. Sci.* 219: 220-230.
- _____. 2002. Long-term trends in abundance of cladocerans in the central Baltic Sea. *Mar. Biol.* 141: 343-352.
- MÖLMANN, C., G. KORNILOVS & L. SIDREBRICS. 2000. Long-term dynamics of main mesozooplankton species in the Central Baltic Sea. *J. Plankton Res.* 22: 2015-2038.
- NIKOLIOUDAKIS, N., S. ISARI & S. SOMARAKIS. 2015. Trophodynamics of anchovy in a non-upwelling system: direct comparison with sardine. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 500: 215-229.
- NIKOLIOUDAKIS, N., S. ISARI, P. PITTA & S. SOMARAKIS. 2012. Diet of sardine *Sardina pilchardus*: an “end to end” field study. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 453: 173-188.
- OGUZ, T., T. COKACAR, P. MALANOTTE-RIZZOLI & H. DUCKLOW. 2003. Climatic warming and accompanying changes in the ecological regime of the Black Sea during 1990s. *Glob. Biogeochem. Cycles* 17: 1088.
- OKUDA, T. 1978. Condiciones hidroquímicas de las aguas superficiales de la Fosa de Cariaco y áreas adyacentes. *FAO Fisheries Report*, No. 200: 349-362.
- _____. 1981. Análisis hidroquímicos de la Bahía de Pozuelo y sus áreas adyacentes, Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Venez.* 20(1&2): 11-22.
- PERRY, R., H. BATCHELDER, D. MACKAS, S. CHIBA, E. DURBIN, W. GREVE & H. VERHEYE. 2004. Identifying global synchronies in marine zooplankton populations: issues and opportunities. *ICES J. Mar. Sci.* 61: 445-456.
- PERSHING, A., C. GREENE, J. JOSSI, I. O'BRIEN, J. BROADZIAK & B. BAILEY. 2005. Interdecadal variability in the Gulf of Maine zooplankton community with potential effects on fish recruitment. *ICES J. Mar. Sci.* 62: 1511-1523.
- PETERS, R. 1983. *The ecological implications of body size*. Cambridge University Press, Cambridge.

- PETERSON W. & F. SCHWING. 2003. A new climate regime in northeast pacific ecosystems. *Geophys. Res. Lett.* 30: 1896. (doi:10.1029/2003gl017528).
- PIKITCH, E., K. ROUNTOS, T. ESSINGTON, C. SANTORA, D. PAULY & OTHERS. 2014. The global contribution of forage fish to marine fisheries and ecosystems. *Fish. Fish.* 15: 43-64.
- PINCKNEY, J., C. BENITEZ, R. THUNELL, F. MULLER, L. LORENZONI, L. TROCCOLI & R. VARELA. 2015. Phytoplankton community structure and depth distribution changes in the Cariaco Basin between 1996 and 2010. *Deep-Sea Res. Part I* 101: 27-37.
- POLOVINA, J. 2005. Climate variation, regimen shifts, and implications for sustainable fisheries. *Bull. Mar. Sci.* 76: 233-244.
- _____. & P. WOODWORTH. 2013. Declines in phytoplankton size in the subtropical oceans estimated from satellite remotely-sensed temperature and chlorophyll 1998-2007. *Deep Sea Res. Part II.* 77-80: 82-88.
- REID, P. & M. EDWARDS. 2001. *Plankton and climate*. En: *Encyclopaedia of Sciences*. Ed. J. Steele. Academic Press, Oxford. 2194-2200 pp.
- RICHARDSON, A. 2008. In hot water: zooplankton and climate change. *ICES J. Mar. Sci.* 65: 279-295.
- ROEMMICH, D. & J. MCGOWAN. 1995. Climatic warming and the decline of zooplankton in the California current. *Science* 267: 1324-1326.
- ROCHA, J., J. YLETYINEN, R. BIGGS, T. BLÉNCKNER & G. PETERSON. 2015. Marine regimen shifts: drivers and impacts on ecosystem services. *Phil. Trans. R. Soc. B370*: 20130273.
- RUEDA, D. 2012. *On the spatial and temporal variability of upwelling in the southern Caribbean Sea and its influence on the ecology of phytoplankton and of Spanish sardine (Sardinella aurita)*. Ph.D. Thesis Univ. South Florida, USA. 168 pp.
- RYKACZEWSKY, R. & D. CHECKLEY. 2008. Influence of ocean winds on the pelagic ecosystems in upwelling region. *Proc. Nat. Acad. Sci., USA*. 105: 1960-1970.
- SAMEOTO, D. 2001. Decadal changes in phytoplankton color index and selected calanoid copepods in continuous plankton recorder data from the Scotian shelf. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 58:749-761.
- SUTHERS, I., C. TAGGART, D. RISSIK & M. BAIRD. 2006. Day and night ichthyoplankton assemblages and zooplankton biomass size spectrum in a deep ocean island wake. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 322: 225-238.
- SCHEFFER M. 2009. *Critical transitions in nature and society*. Princeton, NJ. Princeton University Press.
- _____. & S. CARPENTER. 2003. Catastrophic regime shifts in ecosystems: linking theory to observation. *Trends Ecol. Evol.* 18: 648-656.
- TAYLOR, G., F. MULLER-KARGER, R. THUNELL, M. SCRANTON, Y. ASTOR, R. VARELA, L. TROCCOLI, L. LORENZONI, K. FANNING, S. HAMEED & O. DOHERTY. 2012. Ecosystem responses in the southern Caribbean Sea to global climate change. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*. 109 (47): 19315-19320.
- VAN DER LINGEN, C., L. HUTCHINGS & J. FIELD. 2006. Comparative trophodynamics of anchovy *Engraulis encrasicolus* and sardine *Sardinops sagax* in the southern Bengala: are species alternations between small pelagic fish trophodynamically mediated?. *S. African J. Mar. Sci.* 28: 465-477.
- VERHEYE, H. 2000. Decade-scale trends across several marine trophic levels in the Southern Benguela upwelling system off South Africa. *Ambio* 29: 30-34.
- _____. & A. RICHARDSON, A. 1998. Long-term increase in crustacean zooplankton abundance in the southern Benguela upwelling region (1951-1996): bottom-up or top-down control ?. *ICES. J. Mar. Sci.* 55: 803-807.
- WEIJERMAN, M., H. LINDEBOOM & A. ZUUR. 2005. Regime shifts in marine ecosystems of the North Sea and Wadden Sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 298: 21-39.
- WORM, B. et al. 2006. Impacts of biodiversity loss on ocean ecosystem services. *Science* 314: 787-790.

RECIBIDO: Abril 2018.

ACEPTADO: Octubre 2018.