Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela 57(1): 83-96 (2018). 4 Figs., 6 Tabs.

DINÁMICA ESPACIAL Y TEMPORAL DEL ICTIOPLANCTON EN EL CAÑO MÁNAMO, DELTA ORINOCO, VENEZUELA

María Alejandra Balza[1], Baumar Marín[2], Annie Silva[3] & Luis Troccoli[4]

[1] *Departamento de Biología*, *Escuela de Ciencias*, *Universidad de Oriente*. *Cumaná*, *Venezuela*
E-mail: *malebalza@yahoo.com*

[2] *Departamento de Biología Marina*, *Instituto Oceanográfico de Venezuela*

[3] *Laboratorio de Pesquería*, *Centro de Investigaciones Agrícolas del estado Delta Amacuro* (*INIA*)

[4] *Postgrado de Biología Marina*, *Instituto Oceanográfico de Venezuela*

RESUMEN: En el caño Mánamo en el delta del Orinoco se estudió la abundancia y distribución espacial y temporal del ictioplancton, estableciendo relaciones entre los huevos y larvas de peces con algunas variables fisicoquímicas. Se analizaron muestras de ictioplancton colectadas desde diciembre de 2010 hasta octubre de 2011 en seis estaciones, que abarcaron las regiones del delta superior, medio e inferior del caño. Las larva se ubicaron taxonómicamente y se analizó la estructura comunitaria. La comunidad ictioplanctónica estuvo conformada principalmente por Engraulidae (90%) Clupeidae (4%), Sciaenidae (3%), Pimelodidae (2%) y Achiridae (1%). Los análisis estadísticos evidenciaron diferencias espaciales y temporales en la abundancia y distribución de huevos y larvas de peces. Se determinó la existencia de un patrón de distribución espacial en función del gradiente de salinidad y una mayor abundancia de larvas durante la temporada de lluvia. Para el delta inferior se reportaron los mayores valores de densidades de ictioplancton, riqueza específica, diversidad y equidad. Las regiones del delta superior-inferior y medio-inferior mostraron disimilitud en las especies. Los análisis de correspondencias canónica mostró una fuerte relación entre las asociaciones de larvas de peces con la salinidad, el oxígeno disuelto y las precipitaciones. En conclusión las variaciones espaciales en el caño Mánamo son más importantes que las temporales en la determinación de la composición ictioplanctónica, que reveló ciertas preferencias que pudieran estar asociadas a requerimientos fisiológicos u ontogénicos, particulares para cada especie.

Palabras claves: Larvas, peces, delta, Mánamo.

ABSTRACT: The abundance and spatial-temporal distribution of ichthyoplankton was studied in Manamo Creek, Orinoco Delta establishing relationships between the eggs and fish larvae with some physicochemical variables. Samples were collected from December 2010 to October 2011 at six workstations. The ichthyoplankton community was formed by Engraulidae (90%), Clupeidae (4%), Sciaenidae (3%), Pimelodidae (2%) and Achiridae (1%). Statistical analyses showed spatial and temporal differences in the abundance and distribution of the eggs and fish larvae. It was found a spatial pattern distribution depending on the salinity and abundance of the larvae during the rainy season. The highest ichthyoplankton densities, species richness, diversity and equity were reported in the lower delta. The analysis of canonical correspondent showed strengthen relationship between fish larvae with the salinity, dissolved oxygen and precipitations.

Key words: Larvae, fish, delta, Manamo.

INTRODUCCIÓN

Las variaciones espaciales y temporales de la abundancia de huevos y larvas de peces en áreas estuarinas son el resultado de cambios en las condiciones físicas que influyen en los movimientos estacionales de las especies (Vieira 1991; Barletta *et al*. 2003; Sanvicente-Añorve *et al*. 2011; Paighambari *et al*. 2017; Ramos *et al*. 2017). En este sentido, se debe considerar que existen variaciones anuales en los patrones reproductivos de las especies, especialmente relacionadas con el área y el tiempo de desove. Estas fluctuaciones frecuentemente dependen de las condiciones ambientales requeridas por las especies o para la reproducción exitosa de las poblaciones de acuerdo con su ciclo de vida. En consecuencia, la dinámica entre los procesos reproductivos y las condiciones ambientales afectan directamente la distribución de las especies, así como también el desove (Vazzoler 1996; Gogola *et al*. 2013; Rousseau *et al*. 2018).

Las condiciones climáticas que se relacionan directamente con el crecimiento, la reproducción, la abundancia y la distribución de los peces son principalmente la temperatura, la salinidad, la conductividad eléctrica, el oxígeno disuelto, el pH, las precipitaciones, los nutrientes, los contaminantes, las corrientes, las mareas, la turbidez en

la columna de agua, entre otras (Jayachandra *et al*. 2013). En cada río, existe un régimen fluvial característico al que se asocian comunidades biótica particulares. El delta del Orinoco no es la excepción, y en él se presentan tres ambientes claramente diferenciados según el gradiente salino, conformados por el delta fluvial, el delta estuarino y el delta oceánico. La clasificación o delimitación precedente puede considerarse como longitudinal, en la cual existe un gradiente geomorfológico, físico-químico y por ende biológico (Cervigón 1985; Lasso & Novoa 2010; Lasso & Sánchez-Duarte 2011).

Generalmente, los peces juveniles no se asientan en los mismos hábitats que los adultos, esto con el fin de evitar la competencia por el espacio y los recursos. Además, se ha observado que varias especies realizan cambios ontogénicos en el hábitat a medida que los reclutas crecen. Aunque, al optimizar sus habilidades de forraje y aumentar su capacidad para defenderse de los depredadores y competidores, los reclutas se desplazan a otras áreas, lo que les permite explorar hábitats y recursos, para finalmente incorporarse a la población adulta local (Félix 2012). En este sentido, las especies de peces que usan los hábitats y regiones del estuario superior, medio e inferior, clasificación propuesta por Canales (1985), lo hacen de acuerdo a sus estadios de vida y cuando las condiciones ambientales lo permiten (Barletta *et al*. 2008; Komoroske *et al*. 2014).

Las fluctuaciones de las características físico-químicas en los ambientes estuarinos tienen una profunda influencia en la ocurrencia estacional de las larvas y juveniles de peces. Ciertamente los cambios en las aguas salobres causan variaciones en la supervivencia, el crecimiento y la alimentación de los peces. El espectro completo de la distribución y composición de especies de larvas y juveniles de peces en relación con la dinámica de cambios de las características hidrográficas de los estuarios es poco conocido (Saperdonti *et al*. 2008; Brida *et al*. 2010; Jayachandra *et al*. 2013; Komoroske *et al*. 2014; Rousseau *et al*. 2018).

Por consiguiente, el objetivo es describir cómo responden las especies a un conjunto de variables ambientales observadas. Los aportes de este tipo de estudios sirven para un mayor conocimiento de la dinámica de las poblaciones de peces y por ende un mejor manejo y administración de los recursos pesqueros. Consecuentemente, dada la importancia de los recursos pesqueros en el delta del Orinoco, se analizó la dinámica espacial y temporal de las especies de larvas de peces más representativas en relación con las variables ambientales del caño Mánamo durante el estudio.

MATERIALES Y MÉTODOS

Para esta investigación se analizaron muestras de ictioplancton colectadas bimestralmente, desde diciembre de 2010 hasta octubre de 2011 en seis estaciones del caño Mánamo en el delta del río Orinoco (Fig. 1). El caño Mánamo está ubicado a lo largo de la zona limítrofe noroccidental del estado Delta Amacuro con el estado Monagas, este caño atraviesa los municipios Tucupita y Pedernales hasta su salida al mar (09º00'-10º10' N y 61º40'-62º30' W). Las estaciones se ubicaron en tres grandes regiones del abanico deltaico: delta superior (DS), delta medio (DM) y delta inferior (DI), según la división planteada por Canales (1985) considerando la altura sobre el nivel del mar y la influencia de las mareas. El recorrido del caño Mánamo se inicia en el delta superior, atravesando el delta medio, el delta inferior y desembocando en el océano Atlántico.

Los calados de ictioplancton se realizaron con el empleo de una red de plancton tipo estándar de abertura de malla de 550 µm y diámetro de boca de 30 cm. Los arrastres superficiales se efectuaron desde un bote con motores fuera de borda durante 15 min a una velocidad aproximada de 2 nudos. Las muestras se almacenaron en envases de plástico de 1 l de capacidad y se fijaron con formaldehido al 4% neutralizado a pH neutro con tetraborato de sodio (bórax).

Las variables físico-químicas se determinaron *in situ* en cada una de las seis estaciones. La temperatura (ºC), el oxígeno disuelto (mg/l) y la salinidad (PSU) se registraron con el empleo de una sonda multiparamétrica YSI modelo 63. El pH se estableció con el empleo de tiras indicadoras de pH (0-14) con escala colorimétrica marca Merck. La transparencia (m) se calculó de con un disco de Secchi. La división de Hidrología, Meteorología y Oceanología del ministerio del Ambiente, seccional Monagas proporcionó los registros de precipitaciones de la estación de San José de Buja (09°32' N - 62°41' W).

La abundancia total del ictioplancton se registró como el número de huevos y larvas en 100 m^3 de agua (huevos o larvas/100 m^3). Las larvas se ubicaron taxonómicamente, hasta el nivel taxonómico más bajo posible, basados en caracteres merísticos, morfométricos, descripciones morfológicas y características como pigmentación y

distribución de los cromatóforos, descritos en textos de claves de identificación (Nakatani *et al*. 2001; Fahay 1983; Moser *et al*. 1984; Cervigón 1991, 1996; Ahlstrom & Moser 1981; Richards 2005). A las especies no identificadas de cada familia se les asignó una numeración indicando la presencia de un morfotipo (*e.g.*: Clupeidae sp. 1).

Los índices comunitarios como la riqueza específica se obtuvieron del inventario taxonómico que permitió conocer el número total de especies (S) obtenido por un censo de la comunidad. La diversidad se estimó calculando el índice de diversidad (H') de Shannon-Wiener y la equidad se determinó con el índice de equidad (J') de Lloyd & Ghelardi (Krebs 1989).

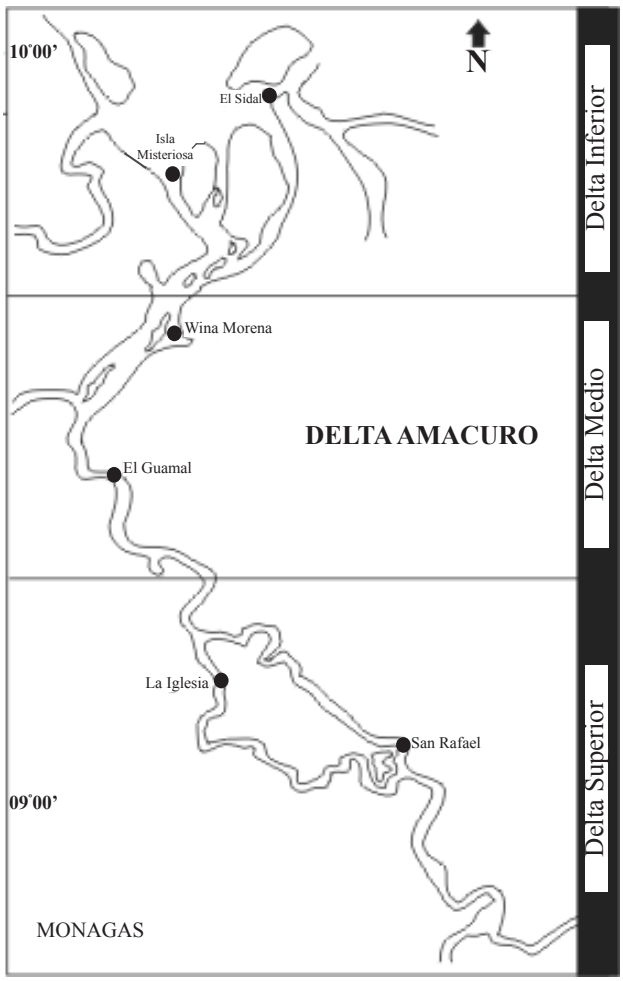


Fig. 1. Mapa del caño Mánamo, delta del Orinoco señalando con círculos las seis estaciones de muestreo y la división del abanico deltaico en delta superior, delta medio y delta inferior.

Análisis estadístico

Para los análisis estadísticos, se determinó si los datos cumplían con los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianzas (homocedasticidad). Al no cumplir con los supuestos a pesar de ser transformados, se aplicaron análisis no paramétricos con las pruebas Kruskal-Wallis en el caso de tener más de dos grupos y la de Mann Whithey-Wilcoxon en el caso de comparar dos grupos (Zar 1999), mediante el programa Statgraphics plus versión 5.1®.

Las pruebas se aplicaron para determinar la existencia o no de diferencias entre la abundancia de larvas y entre las distintas variables fisicoquímicas. Las diferencias espaciales se determinaron en las tres regiones del delta (DS, DM y DI); y diferencias temporales entre las dos épocas (sequía y lluvia) de muestreo. Como variables independientes se utilizaron las regiones del delta y las épocas, y como variables dependientes la abundancia de huevos, larvas y las distintas variables fisicoquímicas (Zar 1999). Se utilizó un nivel de significancia alfa de 0,05 para todos los análisis (Montgomery 1997).

Para establecer si existen o no diferencias en la estructura comunitaria de larvas entre las regiones y épocas se realizó un análisis de escalamiento multidimensional no métrico (nMDS) para las regiones y las épocas y un análisis de similitud (ANOSIM). Para estos análisis se empleó el programa PRIMER v.6 (Plymouth Routines in Multivariate Ecological Research; Clarke & Gorley 2006).

Para el ANOSIM se realizó una prueba estadística Global R la cual varía desde R <0 (grupos indistinguibles uno del otro) hasta R =1 (cuando no hay similitud entre los grupos; Clarke 1993; Clarke & Gorley 2006). Para reconocer aquellas especies que son responsables de la similitud dentro de los grupos y la disimilitud entre los grupos se realizó un SIMPER (Clarke 1993; Clarke & Gorley 2006). Los porcentajes de disimilitud, así como la contribución de cada especie a estas diferencias, se determinaron mediante la prueba SIMPER. Con el fin de examinar la relación entre la comunidad de larvas de peces en las tres regiones establecidas en el caño Mánamo y en las dos épocas de estudio, se realizó un análisis de clasificación y ordenación utilizando el coeficiente de similaridad de Bray-Curtis para los datos biológicos y la distancia Euclidiana para los datos abióticos (Kruskal & Wish 1978; Clarke 1993). Los datos bióticos fueron transformados a log (x+1) y los abióticos a raíz cuarta.

La relación de las especies de larvas de peces con las variables ambientales, se determinó con un análisis de correspondencias canónica (ACC) y se consideró la frecuencia de las especies (>5 % de FO) pertenecientes a las familias más representativas en el caño Mánamo durante el estudio. Los datos abióticos fueron previamente transformados a raíz cuarta.

En los gráficos biplot del ACC las variables estarán representadas con flechas (vectores), que irradiaran desde el origen de ordenación. La longitud del vector ambiental exhibirá la fortaleza de la relación entre la variable ambiental que representa el vector y la variable biológica (especies) analizada (Ter Braak 1986; Ter Braak & Verdonshot 1995). El análisis fue realizado con el programa Multivariate Statistical Package versión 3.12 (MVSP 1985-2000).

RESULTADOS

Durante este estudio se colectaron 542 huevos/100 m^3 (3%) y 34496 larvas/100 m^3 (97%) de peces. Las larvas capturadas fueron ubicadas dentro de 6 órdenes, 12 familias, 16 géneros y 18 especies (Tabla 1). La familia Engraulidae (90%) dominó en todas las estaciones, otras familias representativas en caño Mánamo fueron Clupeidae (4%), Sciaenidae (3%), Pimelodidae (2%) y Achiridae (1%). La familia Pimelodidae se ubicó exclusivamente en los DS y DM, en este último en menor proporción, mientras Achiridae sólo estuvo presente en el DI.

Las variables ambientales no mostraron diferencias estadísticamente significativas entre las tres regiones, a excepción de la salinidad (KW =27,47; p <0,05***). En el DI (salinidades 1,00-13,10 PSU) se detectó una considerable incidencia de huevos (99%) principalmente de Pleuronectiformes y de Engraulidae. Igualmente, en esta región se evidenciaron altos registros de larvas (1977 larvas/100 m^3), conjuntamente con los mayores índices ecológicos (S =9 spp; H' =1,75 bits/inds y J' =0,76) determinados durante este estudio. Se detectaron diferencias estadísticamente significativas en la distribución espacial de huevos y larvas de peces en el caño Mánamo, así como también en sus índices ecológicos (Tabla 2).

Entre las épocas de sequía y lluvia no evidenciaron diferencias estadísticamente significativas para las variables ambientales, a excepción de la temperatura (U =304,00; p <0,05***). Se estableció una relación positiva (R^2 =0,80; y =17,92x - 58,64) entre las densidades de larvas y los registros de precipitación (Fig. 2). Los análisis demostraron que existen diferencias estadísticamente significativas en la distribución temporal de larvas de peces en el caño Mánamo (Tabla 3).

El análisis de similitud (ANOSIM) reveló que existen diferencias estadísticas en la abundancia de larvas de peces entre las tres regiones (R =0,236; p =0,001) del delta del Orinoco en el caño Manano (Tabla 4). Sin embargo, no se observaron diferencias estadísticas en la abundancia de las especies de larvas de peces entre las épocas (R =0,006; p =0,312).

El análisis SIMPER identificó pocas especies responsables de aportar similitud dentro de cada región y evidenció que Engraulidae sp. 1 fue el principal contribuyente de similitud (DS =88,58%; DM =76,23%; DI =43,45 %) en las tres regiones (Tabla 5). Las disimilitudes que ocasionaron las especies por las diferencias de abundancia mostraron los mayores valores entre las regiones DM-DI (72,19) y 10 especies contribuyeron al 92,15% de disimilitud (Tabla 6).

El ordenamiento nMDS (Fig. 3) presentó un coeficiente de Stress de 0,11; indicando que la gráfica resultante es útil para ser interpretada (Clarke & Warwick 2001). Se observó una tendencia de agrupamiento de las estaciones por región y evidencia la disimilitud de las larvas entre las regiones. Pero acorde con el valor R (0,236) del ANOSIM, la separación no es completa y se presenta solapamiento (Clarke & Warwick 2001). Se revelan conglomerados de especies de larvas de peces que sólo se encuentran en DS y DM, conglomerados de especies de larvas en DI y pequeños grupos aislados de especies de larvas del DI.

El análisis de correspondencias canónica (ACC) entre las asociaciones de larvas de peces, los índices comunitarios y las variables ambientales en el caño Mánamo, reveló un 92,96% de la variación explicada por los dos primeros componentes (Tabla 7). Las variables continuas que presentaron mayor asociación con la distribución de las comunidades de larvas de peces (Fig. 4) a lo largo del caño Mánamo fueron: la salinidad (0,92), el oxígeno disuelto (0,69) y la precipitación (0,74).

DISCUSIÓN

En las últimas décadas, se ha desarrollado un creciente interés en los estudios ictioplanctónicos, principalmente en la identificación de las áreas de reproducción y los sitios de crecimiento. La localización de estas áreas constituye uno de los datos más precisos para optimizar

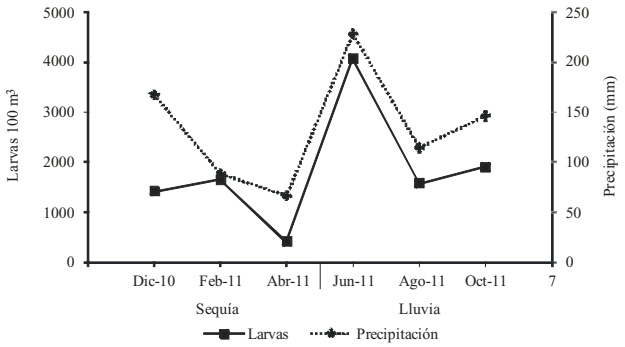


Fig. 2. Variación promedio mensual de la densidad de larvas de peces y los registros mensuales de la precipitación en el caño Mánamo, delta del Orinoco, desde diciembre de 2010 hasta octubre de 2011.

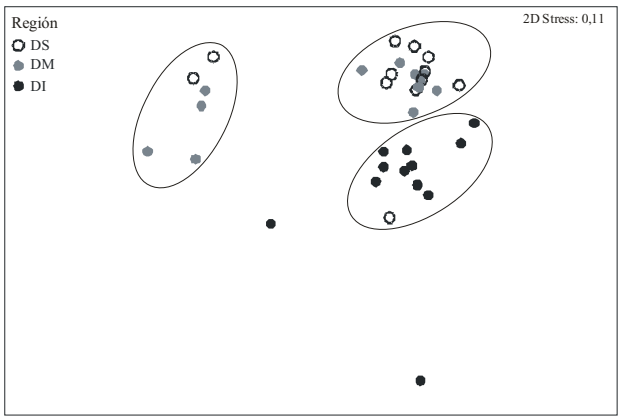


Fig. 3. Ordenación nMDS mostrando los agrupamientos de las comunidades de larvas de peces para las tres regiones en el caño Mánamo, delta del Orinoco, desde diciembre de 2010 hasta octubre de 2011.

el aprovechamiento de los recursos hídricos, tornándose en una contribución tanto para la ictiología como para la biología pesquera (Nakatani *et al*. 1997; Baumgartner *et al*. 2004; Bonecker *et al*. 2009; Gilby *et al*. 2017; Ramos *et al*. 2017).

La comunidad ictioplanctónica del caño Mánamo en el delta del Orinoco establecida durante esta investigación estuvo conformada principalmente por Engraulidae, Clupeidae (Clupeiformes), Sciaenidae (Perciformes), Pimelodidae (Siluriformes) y Achiridae (Pleuronectiformes), coincidiendo con algunas de las familias más conspicuas señaladas en los estudios de pesquerías en el caño Mánamo (Lasso *et al*. 2008; Lasso & Sánchez-Duarte 2011). Asimismo, la composición ictioplanctónica en el río Caeté (norte de Brasil) estuvo conformada por las mismas familias Sciaenidae (46,5%), Engraulidae (41,9%), Achiridae (3%), Clupeidae (2,8%) y Pimelodidae (2,1%) (Barletta-Bergan *et al*. 2002). En el estuario de Curuçá (norte de Brasil) Sarpedonti *et al*. 2008 señalaron a las familias Engraulidae (60%), Sciaenidae (18%) y Clupeidae (13%) como dominantes. Igualmente, para el estuario de Taperaçu (desembocadura del río Caeté) Costa *et al*. (2011) reportaron las mismas familias, coincidiendo con las señaladas en este informe. Lo anterior podría ser atribuido la uniformidad sugerida por Cervigón (1985) en la ictiofauna desde el Golfo de Paria y sur de Trinidad hasta el río Amazonas.

La uniformidad en la ictiofauna se caracteriza por la existencia de una gran área estuarina producto del aporte fluvial de los ríos Orinoco, Esequibo, Coppename,

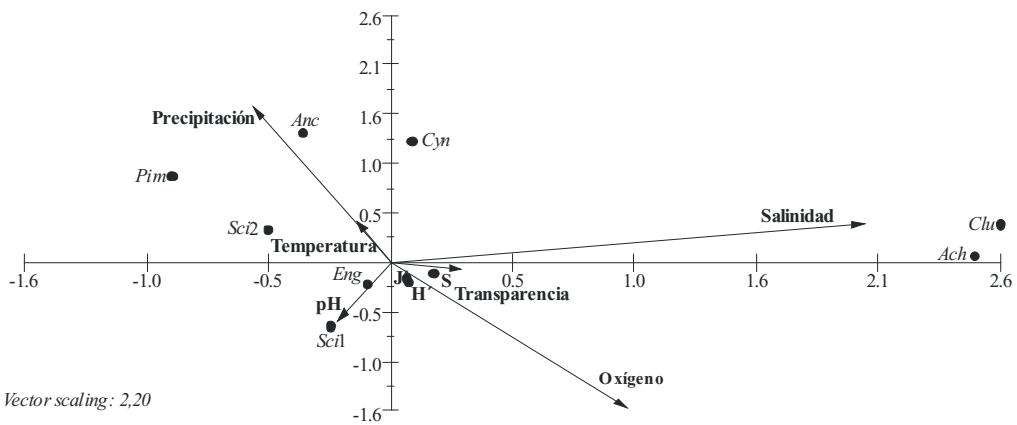


Fig. 4. Proyección ortogonal de los dos primeros componentes del análisis de correspondencias canónica entre la comunidad de larvas de peces, los índices comunitarios y las variables ambientales en el caño Mánamo, delta del Orinoco, desde diciembre de 2010 hasta octubre de 2011. Especies ●: Clupeidae sp. 1 (Clu); Engraulidae sp. 1 (Eng); *Anchoa* sp. (*Anc*); Sciaenidae sp. 1 (Sc1); Sciaenidae sp. 2 (Sc2); *Cynoscion* sp. (*Cyn*); Pimelodidae sp. 1 (Pim) y *Achirus achirus* (*Ach*). Índices ecológicos: Riqueza específica (S), Diversidad Shannon-Wiener (H') y el índice de equidad de Lloyd & Ghelardi (J').

Tabla 1. Lista de larvas colectadas en el caño Mánamo, delta del Orinoco desde diciembre 2010 hasta octubre 2011. Frecuencia de ocurrencia (FO %) y abundancia relativa (AR) de las larvas peces, por región y por época. Regiones: delta superior (DS), delta medio (DM) y delta inferior (DI).

Grupos Taxonómicos	DS		DM		DI		Sequía		Lluvia	
	FO	AR	FO	AR	FO	AR	FO	AR	FO	AR
Clupeiformes										
Clupeidae										
Clupeidae sp. 1	8,33	0,45	0,00	0,00	83,33	7,85	27,78	2,76	33,33	4,77
Engraulidae										
Engraulidae sp. 1	83,33	90,26	66,67	59,01	83,33	84,32	83,33	87,77	72,22	76,47
Anchoa sp.	16,67	1,31	33,33	39,08	8,33	1,75	11,11	6,67	27,78	12,00
Pristigasteridae										
Pellona flavipinnis	0,00	0,00	8,33	0,01	0,00	0,00	0,00	0,00	5,56	0,00
Perciformes										
Carangidae										
Oligoplites sp.	0,00	0,00	8,33	0,01	58,33	0,15	27,78	0,16	16,67	0,04
Centropomidae										
Centropomus sp.	0,00	0,00	0,00	0,00	8,33	0,01	5,56	0,01	0,00	0,00
Gobiidae										
Gobiidae sp. 1	16,67	0,07	0,00	0,00	25,00	0,08	5,56	0,03	22,22	0,07
Gobiidae sp. 2	0,00	0,00	0,00	0,00	16,67	0,54	11,11	0,30	0,00	0,00
Gobionellus oceanicus	0,00	0,00	0,00	0,00	8,33	0,01	5,56	0,01	0,00	0,00
Sciaenidae										
Sciaenidae sp. 1	16,67	0,71	16,67	0,09	16,67	0,54	22,22	0,96	11,11	0,27
Sciaenidae sp. 2	50,00	1,65	41,67	0,73	16,67	0,17	22,22	0,22	50,00	0,86
Cynoscion sp.	16,67	0,02	8,33	0,15	33,33	2,67	16,67	0,18	22,22	1,95
Larimus breviceps	0,00	0,00	0,00	0,00	8,33	0,11	0,00	0,00	5,56	0,08
Scombridae										
Scomberomorus brasiliensis	0,00	0,00	0,00	0,00	8,33	0,01	5,56	0,01	0,00	0,00
Pleuronectiformes										
Achiridae										
Achirus achirus	0,00	0,00	16,67	0,03	83,33	2,10	38,89	0,77	27,78	1,23
Siluriformes										
Pimelodidae										
Pimelodidae sp. 1	8,33	5,44	41,67	0,72	0,00	0,00	5,56	0,01	27,78	2,16
Syngnathiformes										
Syngnathidae										
Microphis brachyurus	8,33	0,01	3,33	0,13	8,33	0,05	11,11	0,03	22,22	0,07
Tetraodontiformes										
Diodontidae										
Chilomycterus antillarum	25,00	0,07	8,33	0,03	33,33	0,02	27,78	0,09	16,67	0,01

Tabla 2. Resultados de los test de Kruskall-Wallis (K) aplicado a las variables bióticas, abióticas e índices ecológicos por región en caño Mánamo, delta del Orinoco, desde diciembre 2010 hasta octubre 2011. Regiones: delta superior (DS), delta medio (DM) y delta inferior (DI).

	Región			Kruskall-Wallis
Variables	DS	DM	DI	(K)
Huevos (100 m^3)	0,00	0,00	1,00	P <0,05***
	(0,00-0,00)	(0,00-1,00)	(0,00-346,00)	
Larvas (100 m^3)	59,00	230,00	367,00	P <0,05***
	(8,00-1764,00)	(21,00-948,00)	(2,00-1977,00)	
Temperatura (ºC)	29,35	29,50	29,25	P >0,05
	(28,30-31,90)	(27,90-31,30)	(27,60-30,70)	
Salinidad (PSU)	0,00	0,05	5,40	P <0,05***
	(0,00-7,55)	(1,56-7,41)	(1,60-13,10)	
Oxígeno (mg/l)	4,35	3,67	4,04	P >0,05
	(1,80-7,55)	(1,56-7,41)	(1,44-6,68)	
pH	7,00	7,00	7,55	P >0,05
	(6,50-8,00)	(6,60-8,00)	(6,30-9,00)	
Transparencia (m)	0,43	0,49	0,47	P >0,05
	(0,21-1,00)	(0,20-1,16)	(0,25-1,00)	
Riqueza específica (S)	2,00	4,00	5,00	P <0,05***
	(2,00-5,00)	(1,00-4,00)	(1,00-9,00)	
Índice de diversidad (H')	0,22	0,08	0,80	P <0,05***
	(0,00-1,10)	(0,00-1,15)	(0,00-1,75)	
Índice de equidad (J')	0,22	0,05	0,37	P <0,05***
	(0,00-0,50)	(0,00-0,57)	(0,00-0,76)	

Mediana
(Mínimo-Máximo)

Suriname y Amazonas (Cervigón 1985). De hecho investigaciones recientemente sobre la ictiofauna en estuario del río Caeté (Marceniuk *et al*. 2017), señalan que la costa norte del Brasil está bien definida biogeográficamente y es determinada por la influencia de los ríos Orinoco y Amazonas. Las plumas de ambos ríos constituyen una barrera costera formada por la descarga de agua dulce y sedimentos que alteran las propiedades físico-químicas de las aguas costeras desde Venezuela hasta el norte de ese país (Briggs 1995). Según Cervigón (1985), la similitud está vinculada en mayor o menor grado a las áreas estuarinas, y se hace patente hasta el sur de Brasil en el caso de algunas familias como Engraulidae y Sciaenidae, pero no en otras pertenecientes al orden Siluriformes (bagres), más directamente relacionados a las aguas dulces o con baja salinidad y cuya distribución se extiende solamente hasta el Amazonas.

En el caño Mánamo la composición taxonómica larvaria se caracterizó por el predominio de los Clupeiformes a lo largo del mismo y en ambas épocas de estudio. Resultados similares fueron reportados para el estuario de Mahury en la Guyana Francesa (Rousseau *et al*. 2018) donde más de un tercio de la comunidad ictioplactónica estuvo conformada por Engarulidae. Posiblemente, esto se deba a que la fecundidad media suele ser bastante elevada para muchas especies de este orden y en algunos casos, experimentan desoves continuos (Cervigón 1991). En consecuencia, la alta tasa de fecundidad de los Clupeiformes permitiría explicar la gran abundancia de larvas tanto de Engraulidae como de Clupeidae en el caño Mánamo. Posiblemente, las altas densidades de larvas de Engraulidae reportadas para los DS, DM y DI influyeron en la similitud ictioplanctónica revelada para el caño.

Los miembros de la familia Engraulidae realmente son muy similares en las primeras etapas de vida, debido a que sus caracteres merísticos y morfométricos aún no están bien definidos. Por lo cual, Sarpedonti *et al*. 2008 sugieren el uso de herramientas genéticas moleculares para lograr la identificación taxonómica de las larvas. Lo anterior con el propósito de mejorar los resultados limitados taxonómicamente, que generan cierta pérdida de información sobre la biología y ecología del taxón especie.

Tabla 3. Resultados de los test de Mann Whithey-Wilcoxon (U) aplicado a las variables bióticas, abióticas e índices ecológicos por época en caño Mánamo, delta del Orinoco, desde diciembre 2010 hasta octubre 2011. Épocas: sequía y lluvia.

Variables	Época		Mann Whithey-Wilcoxon
	Sequía	Lluvia	(U)
Huevos (100 m^3)	0,00	0,00	P >0,05
	(0,00-101,00)	(0,00-346,00)	
Larvas (100 m^3)	113,00	384,00	P <0,05***
	(2,00-1764,00)	(21,00-1977,00)	
Temperatura (ºC)	28,90	30,10	P <0,05***
	(27,60-29,70)	(28,80-31,90)	
Salinidad (PSU)	0,10	0,05	P >0,05
	(0,00-11,60)	(0,00-13,10)	
Oxígeno (mg/l)	3,90	5,037	P >0,05
	(2,77-5,77)	(1,44-7,55)	
pH	7,21	7,00	P >0,05
	(6,30-9,00)	(6,50-8,00)	
Transparencia (m)	0,43	0,43	P >0,05
	(0,20-1,00)	(0,20-1,16)	
Riqueza específica (S)	4,00	4,00	P >0,05
	(1,00-9,00)	(1,00-4,00)	
Índice de diversidad (H')	0,55	0,08	P >0,05
	(0,00-1,75)	(0,00-1,52)	
Índice de equidad (J')	0,11	0,23	P >0,05
	(0,00-0,76)	(0,00-0,65)	

Tabla 4. Resultados de la prueba por pares del análisis de similitud (ANOSIM) de las comunidades de larvas de peces en caño Mánamo, delta del Orinoco, desde diciembre 2010 hasta octubre 2011. Regiones: delta superior (DS), delta medio (DM) y delta inferior (DI).

Regiones	R	Nivel de significancia (p)
DS-DM	-0,005	0,416
DS-DI	0,379	0,001
DM-DI	0,370	0,001

Evidentemente el gradiente salino determina la distribución espacial en los diversos ambientes longitudinales del caño, que a su vez determinó la presencia de algunas especies de larvas de peces en las tres regiones estudio. Estas preferencias del ictioplancton pudieran estar asociadas a requerimientos fisiológicos u ontogénicos, distintivos para cada especie. En este particular, se observaron larvas de Pimelodidae sp. 1 (bagres) sólo en los DS y DM donde las salinidades fueron nulas o mínimas, es de acotar que los miembros de esta familia son dulceacuícolas (Lasso *et al*. 2010). Igualmente se reportaron larvas de esta familia en los estuario superior y medio del río Caeté (Barletta-Bergan *et al*. 2002).

Por su parte, larvas de *Achirus achirus* (lenguado) sólo estuvieron presentes en el DI donde se registraron los mayores valores de salinidad. Cervigón (1996) señala que esta especie es común y a veces muy abundante en el DI del Orinoco y aguas salobres adyacentes. Muchas especies de Pleuronectidae son estuarino dependientes o marino independientes, las primeras necesitan del estuario para desarrollar un estadio de su ciclo de vida y las segundas no necesariamente requieren del estuario para completar su ciclo de vida (Day *et al*. 1989, 2013; Rousseau *et al*. 2018). La preferencia de *A*. *achirus* por aguas salobres y marinas se comprobó en los análisis por la fuerte relación que presentó esta especie con la salinidad.

En el DI se observaron principalmente zonas de manglares, los cuales se han relacionado con sitios de refugio y alimento para muchos organismos (Day *et al*. 1989, 2013; Sarpedonti *et al*. 2008; Mérigot *et al*. 2017; Rousseau *et al*. 2018). La alta densidad de huevos y larvas de peces en el DI seguramente está relacionado a sus preferencia por áreas poco profundas y ricas en nutrientes con corrientes reducidas, lo cual enfatiza la importancia de los manglares como áreas de cría para estos organismos.

Tabla 5. Resultados del análisis SIMPER para el porcentaje de similitud y contribución de las comunidades de larvas de peces en caño Mánamo, delta del Orinoco, desde diciembre 2010 hasta octubre 2011. Regiones: delta superior (DS), delta medio (DM) y delta inferior (DI).

Regiones	Especies	Abund. Prom.	Sim. Prom.	Sim./SD	% Contri.	% Acum.
DS (44,70)	Engraulidae sp. 1	4,35	39,60	1,29	88,58	88,58
	Sciaenidae sp. 2	1,21	3,90	0,50	8,73	97,31
DM (39,07)	Engraulidae sp. 1	4,02	29,79	0,83	76,23	76,23
	Anchoa sp.	1,98	4,44	0,31	11,37	87,60
	Sciaenidae sp. 2	0,84	2,06	0,39	5,27	92,87
DI (48,74)	Engraulidae sp. 1	5,27	21,18	1,39	43,45	43,45
	Clupeidae sp. 1	3,54	15,23	1,37	31,24	74,69
	Anchoa sp.	2,23	7,61	1,21	15,61	90,29

(Promedio de similitud). Abundancia promedio (Abund. Prom.), Similitud promedio (Sim. Prom.), Desviación estándar (SD), Porcentaje de contribución (% Contri.), Porcentaje acumulado (% Acum.)

Laprise & Dodson (1990, 1993) establecen que los mecanismos que generan variabilidad ambiental para los animales estuarinos pueden reducirse a dos componentes. El primero corresponde a la presencia de gradientes longitudinales y verticales de los parámetros físico-químicos. El segundo es dinámico y corresponde a la circulación de los animales frente a los gradientes espaciales producto de la variabilidad ambiental. El ictioplancton puede ser transportado por las corrientes de marea y se mueven aguas arriba y aguas abajo, de acuerdo con el desplazamiento de estas masas de aguas, lo que fortalece la argumentación para la ocurrencia de mayores concentraciones de huevos y larvas en el DI.

Especies como Engraulidae sp. 1, Sciaenidae sp. 2 y *Cynoscion* sp. estuvieron presentes a lo largo del caño Mánamo y durante las dos épocas de estudio, afrontando principalmente cambios de salinidad. Ciertamente, algunos autores señalan a estas especies en ambientes dulceacuícolas, estuarios y marino-estuarinos (Day *et al*. 1989, 2013; Barletta *et al*. 2008; Macedo-Soares *et al*. 2009; Rousseau *et al*. 2018).

Para el delta del Orinoco se han señalado alrededor de 23 especies de Sciaenidae (Lasso & Sánchez-Duarte 2011). Entre ellas, existen especies que pueden ser clasificadas como dulceacuícolas, dulceacuícolas ocasionales, estuarinas, estuarinas ocasionales y marinas (Elliott *et al*. 2007). Esta familia de peces tolera amplios rangos de salinidad, lo cual les permite habitar estuarios fuertemente afectados por agua dulce (Bonecker *et al*. 2007). Los Sciaenidae comúnmente se establecen en los estuarios neotropicales (Camargo & Isaac 2005), lo que explicaría la presencia de Sciaenidae sp. 2 y *Cynoscion* sp. en las tres regiones estudiadas del caño durante las dos épocas de estudio.

Los resultados indican cierta segregación de algunos grupos de especies a determinados hábitats que presenten las condiciones idóneas para satisfacer demandas nutricionales y fisiológicas. Indiscutiblemente los análisis demuestran que los factores espaciales (longitudinales) afectan más la distribución de las especies, de acuerdo con el concepto de continuum (Ricklefs 1998; Rondon & Petrere 2007). De hecho, se observó que la presencia de algunas especies de larvas de peces varió a lo largo del caño de acuerdo con las variables ambientales, principalmente debido al gradiente salino.

En cuanto a la dinámica temporal del ictioplancton se comprobó que durante la época de lluvia se incrementó significativamente el número de individuos. En este sentido, los estudios ictioplanctónicos realizados en zonas estuarinas de regiones tropicales y subtropicales (Barletta *et al*. 2008; Saperdonti *et al*. 2008; Jayachandra *et al*. 2013; Ramos *et al*. 2017; Rousseau *et al*. 2018) coinciden en que la salinidad es el factor determinante en la distribución espacial de algunas especies de peces, mientras que factores como la lluvia, la temperatura y el oxígeno disuelto determinan la distribución temporal.

Los Pimelodidae presentan reproducción sincrónica, regida por el ciclo hidrológico del ambiente. La maduración ocurre al inicio de la temporada de lluvias cuando las aguas suben, momento aprovechado por los bagres maduros para la dispersión de sus productos

Tabla 6. Resultados del análisis SIMPER para el porcentaje de disimilitud de las comunidades de larvas de peces entre las regiones del caño Mánamo, delta del Orinoco, desde diciembre 2010 hasta octubre 2011. Regiones: delta superior (DS), delta medio (DM) y delta inferior (DI).

Entre Regiones	Especies	Abund. Prom.	Abund. Prom.	Disim. Prom.	Disim./SD	% Contri.	% Acum.
DS-DM		DS	DM				
(57,84)	Engraulidae sp. 1	4,35	4,02	18,27	1,44	31,59	31,59
	Anchoa sp.	0,67	1,98	12,57	0,76	21,73	53,33
	Sciaenidae sp. 2	1,21	0,84	7,72	1,14	13,35	66,67
	Pimelodidae sp.1	0,51	0,88	6,02	0,78	10,40	77,08
	Sciaenidae sp. 1	0,40	0,24	3,20	0,52	5,53	82,60
	Microphis brachyurus	0,06	0,37	2,04	0,68	3,53	86,14
	Clupeidae sp. 1	0,30	0,00	1,91	0,30	3,31	89,44
	Chilomycterus antillarum	0,25	0,09	1,79	0,56	3,09	92,54
DS-DI		DS	DI				
(68,34)	Clupeidae sp. 1	0,30	3,54	14,55	1,78	21,29	21,29
	Engraulidae sp. 1	4,35	5,27	14,46	0,95	21,16	42,45
	Achirus achirus	0,00	2,23	8,86	1,54	12,97	55,42
	Sciaenidae sp. 2	1,21	0,34	5,27	0,88	7,71	63,13
	Cynoscion sp.	0,12	1,32	5,16	0,71	7,56	70,69
	Anchoa sp.	0,67	0,48	4,06	0,50	5,94	76,63
	Oligoplites sp.	0,00	0,85	3,52	1,08	5,16	81,79
	Sciaenidae sp. 1	0,40	0,52	3,37	0,52	4,94	86,73
	Gobiidae sp. 1	0,23	0,37	1,92	0,63	2,80	89,53
	Gobiidae sp. 2	0,00	0,41	1,66	0,41	2,43	91,96
DM-DI		DM	DI				
(72,19)	Clupeidae sp. 1	0,00	3,54	14,58	1,96	20,20	20,20
	Engraulidae sp. 1	4,02	5,27	14,44	0,93	20,01	40,21
	Anchoa sp.	1,98	0,48	8,85	0,67	12,26	52,47
	Achirus achirus	0,12	2,23	8,31	1,55	11,51	63,97
	Cynoscion sp.	0,21	1,32	5,21	0,72	7,22	71,20
	Sciaenidae sp. 2	0,84	0,34	3,88	0,79	5,38	76,57
	Oligoplites sp.	0,06	0,85	3,37	1,12	4,67	81,25
	Pimelodidae sp.1	0,88	0,00	3,33	0,70	4,61	85,86
	Sciaenidae sp. 1	0,24	0,52	2,74	0,53	3,80	89,66
	Microphis rachyurus	0,37	0,18	1,79	0,68	2,49	92,15

Abundancia promedio (Abund. Prom.), Disimilitud promedio (Disim. Prom.), Desviación estándar (SD), Porcentaje de contribución (% Contri.), Porcentaje acumulado (% Acum.)

reproductivos (Escobar & Taphorn 2006; Silva-Acuña & Barrios 2013). Los análisis evidenciaron la estrecha relación de Pimelodidae sp. 1 con la precipitación, y ratifica que las lluvias son el detonante para que diversas especies de peces inicien la reproducción, principalmente del orden Siluriformes (Agostinho *et al*. 2003; Escobar & Taphorn 2006; Montoya *et al*. 2011; Silva-Acuña & Barrios 2013). En este sentido, consecutivamente al desove la ocurrencia de larvas producto del desarrollo ontogénico. Por otra parte, *A*. *achirus* se reproduce entre julio y septiembre (Lasso & Sánchez-Duarte 2011). Lo anterior justificaría el incremento de la abundancia de larvas de la familia Pimelodidae en los DS y DM y de *A*. *achirus* en el DI durante la época de lluvia (junio-octubre).

Es importante señalar que después del desove, los huevos y larvas de muchas especies de peces en estadios iníciales de desarrollo son transportados pasivamente por las corrientes a los sitios de alimentación y crecimiento, o lagunas marginales a lo largo del río que funcionan como criaderos y hacen posible su desarrollo. Por consiguiente, la deriva de huevos y larvas es de gran importancia en el ciclo de vida de los peces, porque permite la dispersión

de los individuos en estos ambientes y aumenta las posibilidades de supervivencia de las especies (Olivera & Araujo-Lima 1998; Day *et al*. 2013; Ramos *et al*. 2017). En consecuencia, las precipitaciones y probablemente la deriva serían los factores determinantes de los mayores valores de densidades tanto de huevos como de larvas de peces en el DI durante la época de lluvia en este estudio.

Los cambios estacionales en las comunidades de peces estuarinos han sido atribuidos a una combinación de fluctuaciones temporales de la abundancia de peces inducida por la lluvia, la reproducción y el reclutamiento de especies dulceacuícolas, estuarinas y marinas (Barletta *et al*. 2005, 2008; Rousseau *et al*. 2018). La repercusión de las lluvias en las variables hidrológicas genera alteraciones en los patrones fisiológicos y conductuales de los peces, tal como lo han señalado diversos autores (Vazzoler 1996; Winemiller & Jepsen 1998; Wootton 1998; Lowe-McConnel 1999; Gogola *et al*. 2013; Ramos *et al*. 2017).

Por lo tanto, la dinámica de las larvas de peces contribuye significativamente al entendimiento de la ecología de poblaciones, dado que ella puede indicar la biomasa del stock desovante y el posterior reclutamiento al stock adulto (Reynalte-Tataje *et al*. 2008; Mérigot *et al*. 2017). Además, el desarrollo inicial de los peces es particularmente vulnerable y está influenciado por los procesos físicos y biológicos. En realidad, diversos factores se han relacionado con la supervivencia y distribución del ictioplancton (*e.g*.: condiciones hidrológicas, procesos de transporte, variabilidad estacional, patrones de desove de los adultos, disponibilidad de alimento) (Baumgartner *et al*. 2008; Bonecker *et al*. 2009; Gogola *et al*. 2013; Paighambari *et al*. 2017; Ramos *et al*. 2017).

En este sentido, en el caño Mánamo se desarrollan actividades como la pesca, la extracción de hidrocarburos y además está el hecho del cierre del caño. Lo antes mencionado, aunado al cambio climático global, pudieran afectar la comunidad ictioplanctónica del caño. De allí, la importancia de contar con estudios de referencia para el futuro, debido a que los efectos del clima en las poblaciones de peces pueden también mostrar tendencias a largo plazo en las poblaciones del ictioplancton (Jayachandra *et al*. 2013; Komoroske *et al*. 2014; Paighambari *et al*. 2017). Además, los organismos de menores niveles tróficos pueden ser más sensibles al efecto de las perturbaciones ambientales, más rápidamente que los de mayores niveles tróficos. Sin embargo, los estadios de vida temprana ambientalmente sensibles pueden compensarlo a través de mecanismos denso dependientes. De allí que, el conocimiento de la dinámica de las comunidades del ictioplancton es importante en el discernimiento de los cambios en los grupos de peces del delta del Orinoco.

AGRADECIMIENTO

Los autores agradecemos a TOTAL GAS & OIL en Venezuela por el financiamiento de esta investigación ("Caracterización bioecológica de la ictiofauna dulceacuícola, estuarina y marina de los caños Mánamo, Macareo y Río Grande en el delta del río Orinoco; estado Delta Amacuro"), al extraordinario equipo de trabajo del Instituto Nacional de Investigaciones Agrícolas (INIA) Delta Amacuro por toda la colaboración.

REFERENCIAS

Agostinho, A., L. Gomes, H. Suzuki & H Júlio-Junior. 2003. *Migratory fishes of the upper Paraná River basin*, *Brazil*. In: *Migratory fishes of South America*: *Biology*, *fisheries and conservation status*. Eds. J. Carolsfeld, B. Harvey, C. Ross & A. Baer. World Bank and IDRC. Victoria, Canada. 19-99.

Ahlstrom, E. & Moser, H. 1981. Systematics and development of early life history stage of marine fishes: Achievements during the past century, present status and suggestions for the future. *Rápp*. *P*. *V*. *Reun*. *Cons*. *Int*. *Explor*. *Mer*. 178: 541-546.

Barletta-Bergan, A., M. Barletta & U. Saint-Paul. 2002. Structure and seasonal dynamics of larval fish in the Caeté river estuary in north Brazil. *Estuar*. *Coast*. *Shelf S*. 54: 193-206.

Barletta, M., A. Barletta-Bergan, U. Saint-Paul & G. Hubold. 2003. Seasonal changes in density, biomass and diversity of estuarine fishes in tidal mangrove creeks of the lower Caeté Estuary (northern Brazilian coast, east Amazon). *Mar*. *Ecol*. *Prog*. *Ser*. 256: 217-228.

Barletta, M., A. Barletta-Bergan, U. Saint-Paul, & G. Hubold. 2005. The role of salinity in structuring the fish assemblages in a tropical estuary. *J*. *Fish Biol*. 66: 45-72.

Barletta, M., C. Amaral, M. Correas, F. Gueberts, D. Dantas, L. Lorenzi & U. Saint-Paul. 2008. Factors affecting seasonal variations in demersal fish assemblages at an eocline in a tropical-subtropical estuary. *J*. *Fish Biol*. 73: 1314-1336.

Baumgartner, G., K. Nakatani, L. Gomes, A. Bialetzki, P. Sanches & M. Makrakis. 2004. Identification of

spawning site and natural nurseries of fishes in the upper Paraná River, Brazil. *Environ*. *Biol*. *Fish*. 71: 115-125.

Baumgartner, G., K. Nakatani, L. Gomes, A. Bialetzki, P. Vandelei & M. Cavicchioli. 2008. Fish larvae from the upper Paraná River: Do abiotic factors affect larval density? *Neotrop*. *Ichthyol*. 6(4): 551-558.

Bonecker, A., M. Salustiano, C. Pereira, F. Bonecker & F. Gomes. 2007. Larval fish composition of tropical estuary in northern Brazil (2º18'-2º47' S/ 044º20'-044º25' W) during the dry season. *PanamJAS* 2(3): 235-241.

Bonecker, F., M. Castro & F. Bonecker. 2009. Larval fish assemblage in a tropical estuary in relation to tidal cycle, day/night and seasonal variations. *PanamJAS* 4(2): 239-246.

Brida, S., M. Srinivasan & S. Balakrishnan. 2010. Studies on diversity of fin fish larvae in Vellar Estuary, Southeast Coast of India. *World J*. *Fish & Marine Sci*. 2(1): 44-50.

Briggs, J. 1995. *Global biogeography*. 1st edition. New York, USA. Elsevier Science. 451 pp.

Camargo, M & V. Isaac. 2005. Reproductive biology and spatio-temporal distribution of *Stellifer rastrifer*, *Stellifer naso* and *Macrodon ancylodon* (Sciaenidae) in the Caetén estuary, northern Brazil. *Braz*. *J*. *Oceanogr*. 53(1/2): 13-21.

Canales, H. 1985. La cobertura vegetal y el potencial forestal del Territorio Federal Delta Amacuro (Sector norte del río Orinoco). Informe técnico, M.A.R.N.R. División del Ambiente. Sección de Vegetación. Caracas, Venezuela.

Cervigón, F. 1985. *Ictiofauna de las aguas costeras estuarinas del delta del río Orinoco en la costa atlántica occidental*: *Caribe*. En: *Fish community ecology in estuaries and coastal lagoons toward an ecosystem integration*. Yañes-Arancibia, A. (Ed.) UNAM. México. 57-58.

_____. 1991. *Los peces marinos de Venezuela*. Volumen I. 2da edición. Fundación Científica Los Roques. Caracas, Venezuela. 425 pp.

_____. 1996. *Los peces marinos de Venezuela*. Volumen IV. 2da edición. Fundación Científica Los Roques. Caracas, Venezuela. 254 pp.

Clarke, K. 1993. Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Aust*. *J*. *Ecol*. 18: 117-143.

_____. & R. Gorley. 2006. *PRIMER v.6*. *User manual/ tutorial*. Plymouth PRIMER-E Ltd. 190 pp.

_____. & R. Warwick. 2001. *Change in marine communities*: *an approach to statistical analysis and interpretation*. 2nd edition. PRIMER-E Plymouth.

Costa, A., K. Da Costa, L. Pereira, M. Sampaio & R. Da Costa. 2011. Dynamics of hydrological variables and the fish larva community in an Amazonian estuary of northern Brazil. *J*. *Coastal Res*. 64: 1960:1964.

Day, J., C. Hall, M. Kemp & A. Yáñez-Arancibia. 1989. *Estuarine Ecology*. John Wiley & Sons, Inc., New York, USA. 558 pp.

Day, J., B. Crump, M. Kemp & A. Yáñez-Arancibia. 2013. *Estuarine Ecology*. 2nd edition. John Wiley & Sons, Inc. Publication, New Jersy, USA. 550 pp.

Elliott, M., A. Whitfield, I. Potter, S. Blaber, D. Cyrus, F. Nordlie & T. Harrison. 2007. The guild approach to categorizing estuarine fish assemblages: A global review. *Fish Fish*. 8: 241-268.

Escobar, M. & D. Taphorn. 2006. Manejo de las poblaciones de bagres *Pseudoplatystoma fasciatum* y *P*. *tigrinum* (Siluriformes, Pimelodidae) del Orinoco, a partir del análisis de variabilidad genética. *Mem*. *Soc*. *Cien*. *Nat*. *La Salle* 164: 79-100.

Fahay, M. 1983. Guide to the early stages of marine fishes occurring in the western North Atlantic Ocean, Cape Hatteras to the Southern Scotian Shelf. *J*. *North*. *Atlant*. *Fish*. *Sci*. 4: 1-423.

Félix, F. 2012. *Ecology of Mediterranean reef fish early life history state*, *population connectivity and implications for marine protected areas design*. Trab. Grad. Ph. D. Universidad de Murcia, España, 210 pp.

Gilby, B., A. Olds, N. Yabsley, R. Connolly, P. Maxwell & T. Schlacher. 2017. Enhancing the performance of marine reserves in estuaries: Just add water. *Biol*. *Conserv*. 210: 1-7.

Gogola, T., P. Sanches, E. Gubiani & P. Da Silva. 2013. Spatial and temporal variations in fish larvae assemblages of Ilha Grande National Park, Brazil. *Ecol*. *Freshw*. *Fish* 22: 95-105.

Jayachandra, P., S. Bijoy Nandan, O. Sreedevi & V. Sanu. 2013. Influences of environmental factors on fish assemblage in the tropical estuary of south west coast of India, a case study of Kodungallur-Azhikode estuary. *Int*. *J*. *Mar*. *Sci*. 3(2): 4-16.

Komoroske, L., R. Connon, J. Lindberg, B. Cheng., G., Castillo, M. Hasenbein & N. Fangue. 2014. Ontogeny influences sensitivity to climate change stressors in an endangerred fish. *Conserva*. *Physiol*. 2: 1-13.

Krebs, C. 1989. *Ecological Methodology*. Harper & Collins Pub., London, UK. 654 pp.

Kruskal, J. & M. Wish. 1978. *Multidimensional scaling*. Sage Publications, Beverly Hills, California, USA. 93 pp.

Laprise, R. & J. Dodson. 1990. The mechanism of retention of pelagic tomcod, *Microgadus tomcod*, larvae and juveniles in the well-mixed part of the St. Lawrence Estuary. *Environ*. *Biol*. *Fish*. 29: 293-302.

_____. 1993. Nature of environmental variability experienced by benthic and pelagic animals in the SI. Lawrence Estuary, Canada. *Mar*. *Ecol*. *Prog*. *Ser*. 94: 129-139.

Lasso, C. & D. Novoa. 2010. *Fauna Acuática*. En: *Reserva de Biosfera delta del Orinoco*, *Venezuela*: *Síntesis de los Estudios de Línea Base*. Ministerio del Poder Popular para el Ambiente (Ed.). Proyecto GEF - PNUD - MARN VEN / 99 / G 31. Caracas, Venezuela. 96-132.

Lasso, C. & P. Sánchez-Duarte. 2011. *Los Peces del Delta Del Orinoco*. *Diversidad*, *bioecología*, *uso y conservación*. Fundación La Salle de Ciencias Naturales y Chevron C.A. Caracas, Venezuela. 500 pp.

Lasso, C., J. Usma, F. Trujillo & A. Rial. 2010. *Biodiversidad de la cuenca del Orinoco*: *bases científicas para la identificación de áreas prioritarias para la conservación y uso sostenible de la biodiversidad*. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, WWF Colombia, Fundación Omacha, Fundación La Salle e Instituto de Estudios de la Orinoquia (Universidad Nacional de Colombia). Bogotá, D. C., Colombia. 609 pp.

Lasso, C., O. Lasso-Alcalá, A. Giraldo, P. Sánchez, K. González, J. Hernández & J. Rodríguez. 2008. *Peces de Macareo-Punta Pescador*, *delta del Orinoco*. En: *Biodiversidad animal del caño Macareo*, *Punta Pescador y áreas adyacentes*, *Delta del Orinoco*. Lasso, C. & Señaris, J. (Eds.). StatoilHydro Venezuela AS-Fundación La Salle de Ciencias Naturales. Caracas, Venezuela. 73-126.

Lowe-McConnel, R. 1999. *Estudos ecológicos de comunidades de peixes tropicais*. Editora da Universidade de São Paulo. São Paulo. 534 pp.

Macedo-Soares, L., A. Birolo & A. Freide. 2009. Spatial and temporal distribution of fish eggs and larvae in a subtropical coastal lagoon, Santa Catarina State, Brazil. *Neotrop*. *Ichthyol*. 7(2): 231-240.

Marceniuk, A., R. Caires, M. Rotundo, R. Alcántara & W. Wosiacki. 2017. The icthyofauna (Teleostei) of the Rio Caeté estuary, norheast Pará, Brazil, with a species identification key from northern Brazilian coast. *PanamJAS* 12(1): 31-79.

Mérigot, B., F. Lucena, A. Pontes, B. Padovia, E. Costa, C. Beserra & T. Frédou. 2017. Fish assemblages in tropical estuaries of northeast Brazil: A multicomponent diversity approach. *Ocean Coast*. *Manage*. 143: 175-183.

Montoya, J., M. Castillo, & Sánchez L. 2011. La importancia de las inundaciones periódicas para el funcionamiento y conservación de los ecosistemas inundables de grandes ríos tropicales: Estudios en la cuenca del Orinoco. *Interciencia* 36(12): 900-907.

Montgomery, D. 1997. Design and analysis of experiments, 3rd edition. Wiley. New York, USA. 680 pp.

Moser, H., W. Richards, D. Cohen, M. Fahay, A. Kendall & S Richardson. 1984. *Ontogeny and systematic of fishes*. American Society of Ichthyologists and Herpetologists, Special Publications. 1760 pp.

Nakatani, K., Baumgartner, G. & Cavicchioli, M. 1997. *Ecologia de ovos e larvas de peixes*. En: *A planície de inundação do alto rio Paraná*: *aspectos físicos*, *biológicos e socioeconômicos*. Vazzoler, A., Agostinho, A. & Hahn, N. (Eds.). EDUEM. Maringá, Brasil. 281-306.

Nakatani, K., A. Agostinho, G. Bauhngarther, A. Bialetzki, P. Sanches, M. Makrakis & C. Pavanelli. 2001. *Ovos e larvas de peixes agua doce*: *desenvolvimiento e manual de identificação*. EDUEM. Maringá, Brasil. 378 pp.

Oliveira, E. & C. Araujo-Lima. 1998. Distribução das larvas de *Mylossoma aureum* e *M. duriventre* (Pisces: Serrasalmidae) no rio Solimões, AM. *Rev. Brasil. Biol.* 58: 349-358.

Paighambari, S., M. Pouladi, M. Parsa, N. Mehdipour, N. Haghighatjou, A. Jabaleh & A. Hedayati. 2017. Seasonal relative abundance of fish larvae in Helleh River estuary (north of the Persian Gulf, Iran). *Biodiversitas* 18(2): 541-547.

Ramos S., C. Paris & M. Angélico. 2017. Larval fish dispersal along a estuarie-ocean gradient. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 72(9): 1462-1473.

Reynalte-Tataje, D., S. Hermes-Silva, P. Silva, A. Bialetzki & E. Zaniboni-Filho. 2008. *Locais de crescimento de larvas de peixes na região do alto rio Uruguai* (*Brasil*). En: *Reservatório de Itá. Estudos ambientais, desenvolvimento de tecnologia e conservação da ictiofauna*. Zaniboni-Filho, E. & A. Nuñer (Eds.). Editora UFSC. Florianópolis, Brasil. 319 pp.

Richards, W. 2005. *Early Stages of Atlantic Fishes*: *An Identification Guide for the Western Central North Atlantic*. CRC Press, Boca Raton, Florida, USA. 1824 pp.

Ricklefs, R. 1998. *Invitación a la Ecología. La economía de la naturaleza*. Editorial Médica Panamericana S. A. Buenos Aires, Argentina. 693 pp.

Rondon, Y. & M. Petrere. 2007. Environmental factors predicting fish community structure in two neotropical rivers in Brazil. *Neotrop. Ichthyol.* 5(1): 61-68.

Rousseau Y., F. Blanchard & A. Gardel. 2018. Spatio-temporal dynamics of larval fish in a tropical estuarine mangrove: example of the Mahury river estuary (French Guiana). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 72(2): 235-246.

Sanvicente-Añorve, L., M. Sánchez-Ramírez, A. Ocaña-Luna, C. Floe-Coto & U. Ordóñez-López. 2011. Metacommunity structure of estuarine fish larvae: the role of regional and local processes. *J. Plankton Res.* 33(1): 179-194.

Saperdonti, V., E. Silva & V. Nahum. 2008. Ichthyoplankton variations in two mangrove creeks of the Curuçá estuary, Pará, Brazil. *Ecotrópicos* 21(1): 1-12.

Silva-Acuña, A. & A. Barrios. 2013. Reproductive cycle of the barred sorubim *Pseudoplatystoma fasciatum* (Linnaeus, 1766), in the upper delta of the Orinoco River, Delta Amacuro State, Venezuela. *Mar. Freshwater Res.* 65: 124-132.

Ter Braak, C. 1986. Canonical correspondence analysis: a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology* 67: 1167-1179.

_____. & F. Verdonshot. 1995. Canonical correspondence analysis a related multivariate methods in Aquatic Ecology. *Aquat. Sci.* 57: 255-586.

Vazzoler, A. 1996. *Biologia da reprodução de peixes teleósteos*: *teoria e prática*. EDUEM, Maringá, Brasil. 169 pp.

Vieira, J. 1991. Juvenile Mullets (Pisces: Mugilidae) in the Estuary of Lagoa dos Patos, RS, Brazil. *Copeia* (2): 409-418.

Winemiller, K. & D. Jepsen. 1998. Effects of seasonality and fish movement on tropical river food webs. *J. Fish Biol.* 53: 267-296.

Wootton, R. 1998. *Ecology of teleost fishes*. 2nd Edition. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Netherlands. 392 pp.

Zar, J. 1999. *Biostatistical Analysis*. 4th edition. Prentice Hall. New Jersey, USA. 564 pp.

Recibido: Septiembre 2018.
Aceptado: Octubre 2018.