

EDAD Y CRECIMIENTO EN LA FASE LARVAL DE *Bregmaceros cantori* (MILLIKEN & HOUDE, 1984) (PISCES: BREGMACEROTIDAE), EN LA FOSA DE CARIACO, VENEZUELA.

NÚÑEZ J. GREGORIO* & MARÍN BAUMAR

Universidad de Oriente, Instituto Oceanográfico de Venezuela, Departamento de Biología Marina, Laboratorio de Ecofisiología de Peces

*E-mail: jgnp31@gmail.com

RESUMEN: Los Bregmacéridos, se encuentran entre las diez familias más abundantes, en aguas neríticas y oceánicas, con una reconocida migración vertical única en aguas anóxicas. Con el fin de evaluar aspectos poblacionales de *Bregmaceros cantori*, se realizaron ocho campañas a bordo del buque oceanográfico HNO. GUINES, entre los años 2012 y 2015. Los ejemplares se capturaron utilizando una red Bongo de 75 cm de diámetro de boca, equipada con dos mangas de 333 μm . Los calados fueron oblicuos, durante 15 min a una profundidad de 50 m. Las muestras fueron colocadas en formol al 5%. Las larvas fueron medidas, pesadas y fotografiadas. Los otolitos fueron extraídos, conservados en seco y fijados en resina termoplástica, posteriormente se pulieron, fotografiaron, midieron y realizaron el conteo de las líneas de crecimiento diario. Se capturaron 1770 individuos en diferentes fases de desarrollo ontogénico, su abundancia promedio entre los periodos fue 220 ± 124 individuos. Sus tallas estuvieron comprendidas entre los 1110,67 y 22000,00 μm Ls. Las edades estuvieron comprendidas entre 18 y 95 días. Se observó una relación positiva entre el crecimiento en tallas y el incremento del tamaño del otolito. Igualmente se observaron diferencias estadísticas en su tasa de crecimiento ($KW=44,1303$, $p=2,01643E^{-7}$), mostrando para febrero-2013 la menor tasa de crecimiento promedio retrocalculada (43,59 $\mu\text{m}/\text{día}$), y un aumento en abril-2013 (302,10 $\mu\text{m}/\text{día}$). La temperatura del agua presentó diferencias estadísticas entre los periodos de surgencia y calma ($K-W=40,3741$; $p=2,0970E^{-10}$), observándose una fuerte correlación entre ésta y la tasa de crecimiento (Spearman= 0,4944; $p=0,0002$), apreciándose que a medida que sube la temperatura la tasa de crecimiento se incrementa. *B. cantori* es una especie abundante en la fosa de Cariaco, adaptada a vivir en este ambiente extremo, el cual es usado por esta especie para cumplir con todo su ciclo vital por las condiciones ambientales óptimas que representa para su población.

Palabras claves: Mesopelágico, peces, postlarvas.

ABSTRACT: The Bregmaceridae, are among the ten most abundant families in neritic and oceanic waters with a unique vertical migration through anoxic waters. Population aspects of *Bregmaceros cantori* was evaluated by otolith analysis in the Cariaco Trench. Through trawls, with a Bongo net, 1770 individuals were captured, measured, weighed and photographed in eight oceanographic cruises on board the *O/V HNO. GINES*, between 2012 and 2015. The results showed monthly average abundance of 220 ± 124 individuals; sizes between 1110.67-22000.00 μm (SL); ages of 18-95 days; positive relationship between the growth and otolith size; statistical differences in their growth rate ($KW=44.303$; $p=2.01643E^{-7}$); the lowest retro-calculated average (43.59 $\mu\text{m}/\text{day}$) in February 2013; and the highest (302.10 $\mu\text{m}/\text{day}$) in April 2013; statistical differences of water temperature between upwelling and calm periods ($KW=40.3741$; $p=2.0970E^{-10}$) and a strong correlation with the growth rate (Spearman= 0.4944; $p=0.0002$) appreciating that as temperature rises, growth rate increases. *B. cantori* is an abundant specie in the Cariaco Trench, adapted to live his entire life cycle in this extreme environment.

Key words: Mesopelagic, fishes, postlarvae.

INTRODUCCIÓN

Los peces mesopelágicos son generalmente pequeños y viven en la zona crepuscular del océano, constituyendo uno de los rasgos más característicos del océano abierto. Es probable que sean los vertebrados más abundantes de la tierra; siendo estos peces mesopelágicos uno de los componentes menos investigados del ecosistema de mar abierto. Las estimaciones de arrastre sugieren que su biomasa es de ~1000 millones de toneladas. IRIGOIEN *et al.* (2014) determinaron una biomasa 10 veces superior que la encontrada en estudio reciente (GASCUEL *et al.*

2008). Por lo que estos organismos revisten una gran importancia, debido a que proporcionan conectividad trófica y transportan carbono orgánico entre la superficie y la zona mesopelágica del Océano (IRIGOIEN *et al.* 2014).

Las primeras fases de vida de los peces mesopelágicos poseen áreas de distribución más restringidas, respecto a la de los adultos, debido a procesos hidrográficos de concentración y retención de larvas y prejuveniles, así como a migraciones verticales que les permiten permanecer en ciertas áreas (MOSER *et al.* 1987).

La Familia Bregmacerotidae es una de las diez familias más comunes y abundantes en las recolecciones ictioplantónicas, tanto en aguas neríticas, como oceánicas, estando ampliamente representada en los mares de las regiones tropicales y subtropicales (HOUDE 1984). El género *Bregmaceros* presenta 3 especies (*B. cantori*, *B. atlanticus* y *B. macclellandi*) que han sido registradas para la fosa de Cariaco en Venezuela: (HOUDE 1981; MILLIKEN & HOUDE 1984; SAKSENA & RICHARDS 1986).

Para la determinación de la edad y el crecimiento en peces, se han utilizado distintos métodos, siendo el más utilizado el de identificación y conteo de marcas de crecimiento en los tejidos calcificados presentes en algunas estructuras duras, como los otolitos (RAMÍREZ & MARÍN 2006; MOLTSCHANIWSKYJ & CAPPO 2009; BELTRÁN *et al.* 2010 y KELLER *et al.* 2010). Dichas marcas se originan debido a factores intrínsecos y varían con el desove, el metabolismo y los cambios de residencia, así como también por componentes ambientales, como temperatura, salinidad, luz y alimento (MORALES-NIN 2000; DOWER *et al.* 2009; MILLNER *et al.* 2011). Este último método, parte del supuesto de que estos anillos se forman con frecuencia constante, y que la distancia entre anillos consecutivos es proporcional al crecimiento del pez (MORALES-NIN 1987). Los otolitos proveen una gran cantidad de información sobre la edad, tamaño, crecimiento y ontogenia diaria de estos organismos (GERARD & MALCA 2011).

En este sentido, la técnica del incremento diario fue desarrollada a comienzos de los años 70 y durante los últimos 46 años ha ganado amplia aceptación al permitir la determinación de la biocronología de los peces (CAMPANA & THORROLD 2001). La presencia de microincrementos en los otolitos de larvas de peces, ha dado apoyo a los estudios en la determinación de la edad, crecimiento, mortalidad e historia de la vida temprana de los peces (SPONAUGLE *et al.* 2009; FOLKVORD *et al.* 2010; BYSTYDZIENSKA *et al.* 2010; MEHANNA & SALEM, 2011; GUNNARSSON *et al.* 2012; WARD *et al.* 2012, DEHGHANI *et al.* 2015). Algunos trabajos previos como ARAYA *et al.* (2003) con *Trachurus symmetricus*; BALZA & MARÍN (2006) en larvas de *Sardinella aurita*; QUEIROZ DE ALBUQUERQUE *et al.* (2009) con *Micropogonias furnieri*; BROWN & SÁNCHEZ (2010) en larvas y juveniles de *Engraulis anchoita* y *Sprattus fuegensis*, han demostrado que la estructura del crecimiento en otolitos de peces tiene una base diaria.

En Venezuela, se han realizado estudios de edad y crecimiento a través del análisis de los otolitos en ciertas

especies de peces como: *Mugil curema* (MARÍN *et al.* 2003), *Sardinella aurita* (BALZA & MARÍN 2006; BALZA *et al.* 2006; RAMÍREZ & MARÍN 2006), *Xenomelaniris brasiliensis* (MARÍN *et al.* 2010), *Haemulon steindachneri* (MORALES & GONZÁLEZ 2010), y *Eucinostomus argenteus* (HERRERA-REVELES *et al.* 2012). Por otro lado, no se ha realizado ningún tipo de estudio poblacional sobre *Bregmaceros cantori*, por lo que se esperaría cambios en su abundancia y tasa de crecimiento entre periodos climáticos contrastantes de aguas frías y cálidas del nororiente de Venezuela.

METODOLOGÍA

Área de estudio

La fosa de Cariaco está ubicada al oeste de la península de Araya, estación fija (Fig. 1), costa oeste del estado Sucre (Latitud 10°30'N y Longitud 64°40'O). Es una depresión con 1400 m de profundidad aproximadamente, localizada en la plataforma continental de Venezuela, entre cabo Codera y la península de Araya, conectada con la parte sureste del Mar Caribe a través de un umbral que alcanza 140 m en su punto más profundo (OKUDA *et al.* 1974; LLANO *et al.* 1991). Ésta se caracteriza por su ambiente anóxico por debajo de los 250 m de profundidad, debido al carácter restringido de los movimientos de advección y mezcla de profundidades (ASTOR *et al.* 1998).

La colecta de las muestras planctónicas se realizó en una única estación a bordo del *B/O HNOS. GINES*, propiedad de Fundación La Salle como parte del proyecto CARIACO (FONACIT, PROYECTO 2011000353); en dos campañas por año, durante cuatro años (octubre y diciembre 2012, febrero y abril 2013, octubre y diciembre 2014 y marzo y abril 2015).

Se utilizó una red de plancton tipo Bongo de 75 cm de diámetro de boca, equipada con dos mangas (300 micras de poro). Los calados se realizaron de manera oblicua, con una duración de 15 min, a una profundidad de 50 m aproximadamente, a una velocidad constante de arrastre de 2 nudos.

Las muestras fueron concentradas usando un tamiz de 300 micras; seguidamente fueron fijadas con formaldehído al 5% en agua de mar, y almacenadas en frascos plásticos debidamente rotulados, para trasladarlas al Laboratorio de Ictioplancton del Departamento de Biología Marina del Instituto Oceanográfico de Venezuela, en donde les fue cambiado el fijador por etanol al 70% para conservar y mantener en buen estado los otolitos de las larvas y juveniles de peces.

La identificación de las larvas y prejuveniles se realizó a través de caracteres merísticos, morfométricos y descripciones morfológicas específicas, utilizando para ellos los caracteres utilizados por MILLIKEN & HOUDE (1984), RICHARDS (2005) y FAHAY (2007), correspondiéndose con una especie mesopelágica migradora vertical (MILLIKEN & HOUDE 1984). Se tomaron las siguientes medidas morfométricas: la longitud estándar (Ls), longitud total (LT). Para ello se utilizó el programa para análisis de imágenes SigmaScan Pro5. También se tomó el peso húmedo de la muestra, en una balanza analítica de cuatro decimales. Las comparaciones entre las abundancias durante los periodos de muestreo se evaluaron por medio de un análisis de Kruskal-Wallis (SOKAL & ROHLF 1997).

La relación longitud-peso se estableció a través de la relación alométrica definida por BEVERTON & HOLT (1957), en esta ecuación se compara con $b=3$ a través de un t-student (SOKAL & ROHLF 1997), ya que se considera que el peso del cuerpo varía en función a la potencia cúbica de la longitud. Si “b” no difiere de 3 significativamente, se dice que el crecimiento es isométrico, si “b” difiere de 3 se le considera alométrico, que será mayorante si “b” es mayor que 3 y minorante si “b” es menor que 3.

Se extrajeron los otolitos *sagitta* con ayuda de agujas de disección y pinzas bajo una lupa estereoscópica. La preparación de los otolitos se hizo siguiendo la

metodología de SECOR *et al.* (1992). Cada par de otolitos fue fijado en láminas porta-objetos con resina termoplástica Crystalbond™ 509, para después ser medidos (diámetro del otolito- D_{Oto}). Una vez se observasen los anillos de crecimiento diario, cada otolito fue fotografiado y mediante el sistema de análisis de imágenes SigmaScan Pro5 se procedió al conteo de los anillos de crecimiento diario, teniendo en cuenta que en condiciones normales los microincrementos tienen una base diaria (PANNELLA 1971; MOKSNESS 1992; BALZA & MARÍN 2006), y suponiendo que el primer anillo es el de eclosión; se determinó que el número de anillos contados representa el número de días de edad de cada organismo. Así mismo, se midió la anchura de cada microincremento o anillo de crecimiento en su totalidad. También se tomaron las medidas desde el núcleo hasta los anillos 13 y 25, los cuales se corresponde a la fase de crecimiento exponencial de la especie, coincidiendo con la fase postlarvaria previamente descrita (MARÍN *et al.* 1989; FLORES-COTO *et al.* 2008) para así calcular la tasa de crecimiento teórico o retrocalculada durante esa etapa (KAUFFMAN 1981; JONES 1986). Para estos cálculos se aplicó el modelo 2 descrito por GREEN *et al.* (2009).

Para determinar la duración de las distintas fases del ciclo larvario, se midieron los grosores de los anillos de crecimiento desde el primer anillo hasta el último, y la diferencia entre grupos de grosor indicó un cambio

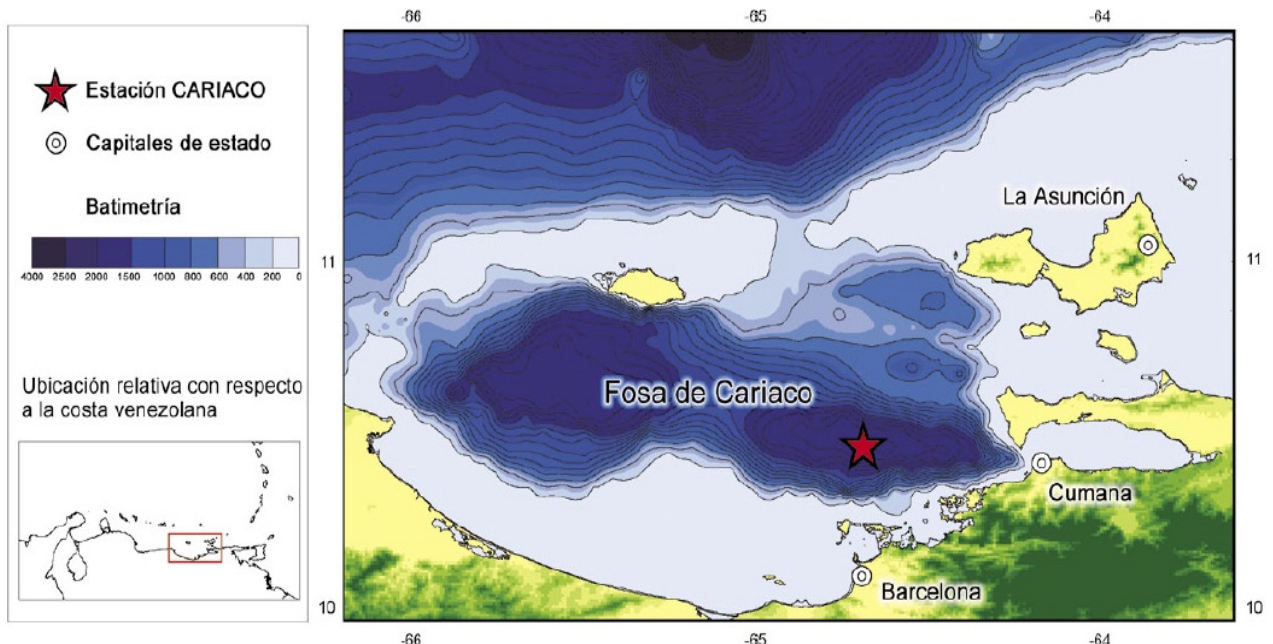


Fig. 1. Ubicación geográfica de la estación de muestreo del Proyecto Cariaco.

ontogénico dentro del ciclo de vida temprano de esta especie, utilizando la microestructura y aparición de estos grupos de anillos (WILSON & MCKORMICK 1999; RAVENTOS & MACPHERSON 2001), que definiría en qué momento del ciclo se encuentran los individuos, es decir, cuando están en fase de prolarvas, larvas, postlarvas o prejuveniles.

Se realizó un análisis de regresión para establecer la relación morfológica entre la longitud estándar de la especie y el radio de sus otolitos. Se ajustaron los datos de L_s -R_oto a un modelo lineal para describir el crecimiento larval (crecimiento reciente), donde la pendiente (b) de esta ecuación ($L_s = a + bR_{ot}$) describía la tasa de crecimiento promedio poblacional (mm/día) (KAUFFMAN 1981; JONES 1986).

El crecimiento retrocalculado se determinó empleando las tallas pretéritas, considerando que el tamaño del otolito es proporcional al tamaño de la larva (THORROLD & WILLIAMS 1989); para esto se tomó la franja del otolito considerada como la fase de crecimiento exponencial en etapa postlarval, siendo la ecuación que predice el crecimiento retrocalculado individual:

$$\Delta = (L_{s2} - L_{s1}) / (t_2 - t_1)$$

Dónde: Δ : El crecimiento retrocalculado; L_{s1} : Longitud estándar a la edad 1; L_{s2} : Longitud estándar a la edad 2; t_1 : Edad 1 a la longitud estándar 1; t_2 : Edad 2 a la longitud estándar 2.

Para el cálculo de las longitudes pretéritas se utilizó el radio del otolito formado por cada incremento diario y la ecuación resultante de relacionar la L_s de la larva con el radio del otolito. La pendiente de esta ecuación representa la tasa pretérita de crecimiento promedio para cada día de vida de la larva. La pendiente de las tasas de crecimiento en distintas épocas del año se comparó a través de un análisis de varianza (SOKAL & ROHLF 1997). Además se realizó un análisis de correlación de Spearman para determinar la relación existente entre la tasa de crecimiento larvario y la temperatura del agua a 55 m de profundidad, siendo esta variable ambiental tomada por la CTD de la embarcación, en las épocas de surgencia y calma, disponibles en la data histórica del proyecto CARIACO (CARIACO: Ocean Time-Series Program en <http://imars.usf.edu/>).

RESULTADOS

Se analizó la estructura poblacional de larvas de *Bregmaceros cantori* sobre la base de una muestra de 1770 individuos, de las cuales el 59,14% fueron

capturados en horas diurnas; no se observaron diferencias significativas de la abundancia entre periodos climáticos (KW=2,0833; $p=0,1489$). La abundancia entre los periodos muestreados de esta población fluctuó entre 439 individuos en febrero de 2013 y 8 individuos en diciembre de 2014, con promedio de 220 ± 124 individuos. A pesar de no encontrarse diferencias estadísticas entre los periodos, se puede observar que la época de surgencia *B. cantori* aumenta su abundancia (Fig. 2).

Las tallas obtenidas estuvieron comprendidas entre los 1110,67 y 22000,00 μm de longitud estándar, con promedio general de $3805,43 \pm 1987,53$ μm de longitud estándar. El rango de tallas por el cual se presentó la mayor abundancia fue de 3000 a 5000 μm de L_s . A través del conteo de los anillos de crecimiento diario de los otolitos *sagitta*, las edades estuvieron comprendidas entre 18 y 95 días, promediando $44,93 \pm 17,33$ días de nacidas (Tabla 1).

Bregmaceros cantori presentó una distribución de la talla con comportamientos unimodales por campaña, con predominio de ejemplares a las longitudes comprendidas entre los 3 y 5 mm de L_s , estas tallas correspondieron a los estadios prolarvales y larvales, con inicio de flexión del notocordio, pero sin llegar a la fase postlarval. En general, esta especie presentó longitudes que oscilaron entre los $2198,93 \pm 485,68$ μm para octubre de 2014 y $5734,19 \pm 3724,41$ μm para diciembre de 2014, observándose la talla más grande capturada en el mes de abril de 2015 con 22 mm de longitud estándar (Fig. 3).

La zona de estudio sirve para la especie como área de reproducción, según la abundancia de larvas en fases tempranas encontradas, y posiblemente como zona de alevinaje y alimentación. Como la mayor cantidad de ejemplares se presentaron en tallas pequeñas, siendo pocas las tallas ≥ 7000 μm se tomaron todos los valores de las mediciones de la longitud estándar (L_s) y peso (p) para

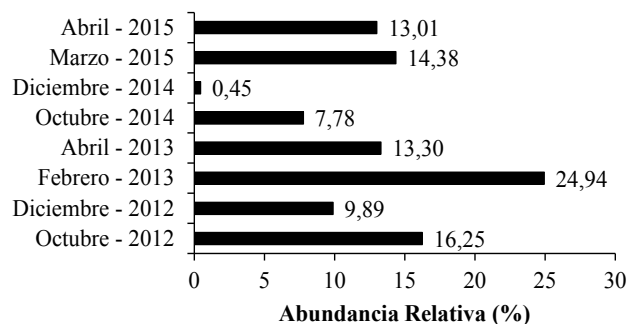


Fig. 2. Variación temporal de la abundancia de *B. cantori* en 8 campañas oceanográficas entre el 2012 y 2015.

Tabla 1. Datos básicos de los ejemplares examinados de *Bregmaceros cantori* de la Fosa de Cariaco, Venezuela.

Mes/año	n	Longitud estándar (micras)		Edad
		Min - Max	Promedio ± Desv. Est.	Promedio (días)
Oct-12	286	1545,20 - 10252,94	4824,71±1384,01	27±6,1
Dic-12	174	2228,38 - 10687,67	5155,32±1863,93	27,5±6,8
Feb-13	439	1478,76 - 14254,51	2966,15±1877,76	57,7±19,0
Abr-13	234	1298,80 - 11405,81	4079,9±2417,43	23,3±4,8
Oct-14	137	1110,67 - 3893,07	2198,93±485,68	53,29±9,18
Dic-14	8	1737,01 - 11452,05	5734,19±3724,41	64,67±18,59
Mar-15	253	1400,96 - 8222,18	2934,21±901,07	38,71±9,59
Abr-15	229	1942,18 - 22000	4671,13±1928,18	49±10,89
TOTAL	1760	1110,67 - 22000	3805,43±1987,53	44,93±17,33

generar la curva de regresión, obteniendo así una ecuación única para los ocho meses, la cual describe la relación que existe entre la longitud y su peso. Esta ecuación es $P=2e-12Ls^{2,376}$; $R^2=0,86$; $n=1760$ (Fig. 4).

De acuerdo con la prueba *t-student*, aplicada al valor de la pendiente *b* se aceptó la hipótesis de $b<3$ ($T_s=-15,85$; $p<0,001$), por lo que esta especie presentó un crecimiento larvario de tipo alométrico minorante, debido a que crece más a lo largo que a lo ancho, haciendo que según la ecuación potencial, su peso no se corresponda con lo esperado para su tamaño.

Tanto el análisis de regresión como el de correlación de la longitud estándar con el radio de los otolitos se ajustaron a un modelo lineal en todos los periodos, encontrándose altos coeficientes de correlación para todos los meses evaluados (octubre 2012: $R^2=0,79$; diciembre 2012: $R^2=0,91$; febrero 2013: $R^2=0,72$; octubre 2014: $R^2=0,83$; diciembre 2014: $R^2=0,95$; marzo 2015: $R^2=0,62$; abril 2015: $R^2=0,82$). El valor más bajo observado fue en el mes de abril 2013: $R^2=0,59$. Esto demuestra la relación positiva que existe entre el crecimiento en tallas de la especie y el incremento del tamaño del otolito, es decir, a medida que crecen los individuos también va aumentando el diámetro del otolito. Estos permitieron ajustar el cálculo de la edad individual retrocalculada, la cual proporcionó la información de la tasa de crecimiento promedio por periodo climático de *B. cantori* en la fosa de Cariaco en las campañas evaluadas entre los años 2012 al 2015 (Fig. 5).

Se observaron diferencias estadísticas para la tasa de crecimiento de la especie ($KW=44,1303$; $p=2,01643E-7$). Esto es evidente en la Fig. 6 en la cual se muestra para febrero 2013 la menor tasa de crecimiento promedio

retrocalculada de la especie, con 43,59 $\mu\text{m}/\text{día}$ (0,0436 mm/día), observándose un aumento de la misma en los demás meses, y obteniéndose en abril 2013 la mayor tasa de crecimiento retrocalculada promedio, con 302,1 $\mu\text{m}/\text{día}$ (0,3021 mm/día).

Bregmaceros cantori crece mejor en época de lluvia y de estratificación térmica (época de calma de la surgencia), teniendo una tasa de crecimiento diario de 0,30 mm/día. Por otra parte, los organismos de esta especie presentaron tasas de crecimiento muy bajas en periodo de plena surgencia costera y de sequía llegando a 0,043 mm/día, efecto causado quizás por la turbulencia del agua debida a los vientos alisios, lo cual dificultaría la alimentación de esta especie en este periodo particular del año.

La Fig. 7 muestra la tasa de crecimiento poblacional de *Bregmaceros cantori* en la cual el modelo que mejor explica la longitud estándar estimada a partir de una edad determinada es $Ls=(152,88-\text{Edad})-235,48$; entendiendo que “a” representa la longitud que debió tener la larva a la edad cero “0”. Esta edad es -235,48; siendo común encontrar en esta fase primigenia del ciclo de vida de los peces valores negativos, los cuales no coinciden con la realidad, representando un efecto o error implícito en estos modelos que predicen una variable a partir de otra. Por otro lado, la pendiente “b” (152,88 micras) representa la longitud estándar que debió poseer los individuos de esta especie al nacer (edad cero). El porcentaje de la variabilidad de los datos, que explicó variación en la edad según su longitud estándar fue alto, con un porcentaje del coeficiente de regresión de más de un 81%, este es considerado un buen predictor de la longitud estándar a partir de la edad o viceversa para la población de esta especie en aguas de la fosa de Cariaco.

Se pudieron apreciar diferencias altamente significativas (KW= 1469,26; p= 0,00001) para el grosor promedio de los microincrementos en la fase exponencial de crecimiento. La Fig. 8 muestra el menor grosor promedio de los microincrementos en los meses de diciembre 2014

y marzo 2015 (0,90 y 0,94 μm , respectivamente), mientras que para abril 2013 se muestra el valor mayor con 6,78 μm , seguido por 5,04 μm en el mes de febrero 2013. La fase de crecimiento exponencial de la especie se observó con un aumento en el grosor de los anillos de crecimiento

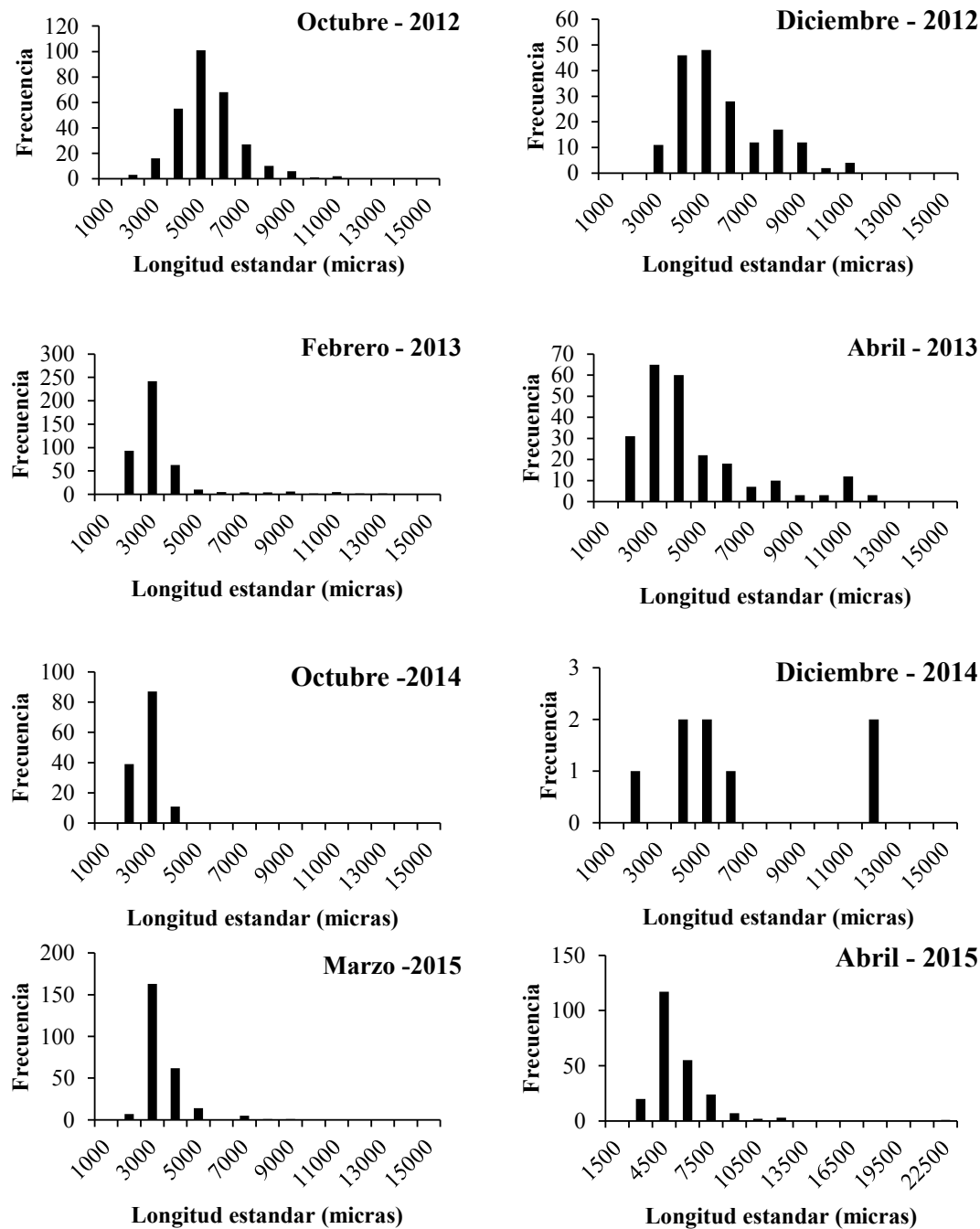


Fig. 3. Estructura de frecuencias de longitudes estándar de *Bregmaceros cantori*, capturados en la Fosa de Cariaco, Venezuela.

diario, aproximadamente entre los días 13 y 20 para octubre y diciembre de 2012, entre los días 16 y 41 para febrero de 2013, y entre los días 10 y 18 de nacidas para abril de 2013, para octubre de 2014 entre los días 10 y 37, entre los días 10 y 37 para diciembre de 2014, en marzo de 2015 entre los días 10 y 28 y en abril de 2015 entre los días 12 y 25 (Fig. 9).

En relación a la temperatura del agua a los 55 m de profundidad, esta presentó diferencias estadísticas entre los periodos de surgencia y calma ($K-W=40,3741$; $p=2,0970E^{-10}$), observándose los menores valores en el periodo de surgencia, oscilando entre 20,74 y 21,82 °C, con promedio de $21,31\pm0,47$ °C, y los mayores valores de la temperatura en el periodo de calma, fluctuando de 23,39 hasta 24,73 °C, con promedio de $24,22\pm0,43$ °C. Al relacionar la tasa de crecimiento con la temperatura (Periodos climáticos), a pesar del bajo número de datos, se observó la existencia de una fuerte correlación positiva entre estas variables (Spearman= 0,4944; $p= 0,0002$), apreciándose que a medida que sube la temperatura la tasa de crecimiento se incrementa, siendo el caso contrario cuando la temperatura baja en la época de surgencia.

DISCUSIÓN

La conformación de agrupamientos de larvas de peces puede ser propia de cada región y generalmente está relacionada con factores físico-químicos y biológicos. Por ejemplo, se ha observado que las características topográficas y el hábitat de los adultos influyen en la formación de las asociaciones de larvas de peces (RICHARDSON *et al.* 1980; SABATÉS 1990; SANVICENTE-AÑORVE *et al.* 1998; FUNES-RODRÍGUEZ *et al.* 2002). También, la distribución de larvas ha sido relacionada sobre la base de diferentes factores ambientales tales como salinidad, temperatura, productividad, densidad y estratificación del agua (GRIOCHE *et al.* 1999; MARANCIK *et*

al. 2005). Por otro lado, la organización poblacional de una especie está relacionada con sus ciclos reproductivos, que a su vez, son influenciados por el ambiente hidrográfico (WALKER *et al.* 1987; LAZZARI 2000; FEYRER 2004) y los requerimientos de subsistencia (FRANK & LEGGETT 1983; SOMARAKIS *et al.* 2000).

En la fosa de Cariaco, el ictioplancton es dominado por la presencia de especies de peces mesopelágicos, donde *Bregmaceros cantori* dominó en presencia y constancia (PUGH 1972; BAIRD *et al.* 1975; MARÍN *et al.* 1989). Se tiene referencia de la presencia y dominancia de la especie en otros estudios previos con identificación errónea (MEAD 1963; WILSON 1972; BAIRD 1973) que fueron posteriormente reclasificados como *B. cantori* (MILLIKEN & HOUDE 1984; MARÍN *et al.* 1989). Igualmente estos autores reportan migraciones verticales de la especie, tanto de adultos (LOVE *et al.* 2004), como de larvas (MARÍN *et al.* 1989) en la fosa de Cariaco y adicionalmente para aguas brasileñas (MATSUURA *et al.* 2007).

En los resultados del presente estudio, *B. cantori* presentó una abundancia temporal de larvas en la fosa de Cariaco poco variable, presentando cierta homogeneidad durante las campañas de colectas realizadas del 2012 al 2015 en diferentes periodos climáticos; correspondiendo este comportamiento de la abundancia propio de especies mesopelágicas, donde la temperatura no es el factor principal que causa una respuesta adversa al aumento de su biomasa, ya que esta especie entre sus adaptaciones está el habitar zonas profundas con temperaturas muy bajas, con un amplio rango térmico, siendo un migrador vertical que puede llegar a tener presencia importante en la zona epipelágica de esta fosa, donde las temperaturas pueden llegar a ser altas.

Las diferencias en las características hidrológicas de la columna de agua (mezcla o estratificación) son las que influyen en la conformación de la población de larvas, lo que estaría relacionado con las estrategias reproductivas de los adultos (HERNÁNDEZ-MIRANDA *et al.* 2003). En el Pacífico central mexicano, las larvas de *Bregmaceros bathymaster*, constituyen más del 80% del ictioplancton durante el año (FRANCO-GORDO *et al.* 1999), siendo una especie clave en las cadenas tróficas marinas de la región.

Estudios realizados para explicar la supervivencia y el éxito en el reclutamiento, señalan que las especies responden tanto a ciclos de producción del ambiente (FRANK & LEGGETT 1983; SOMARAKIS *et al.* 2000); como

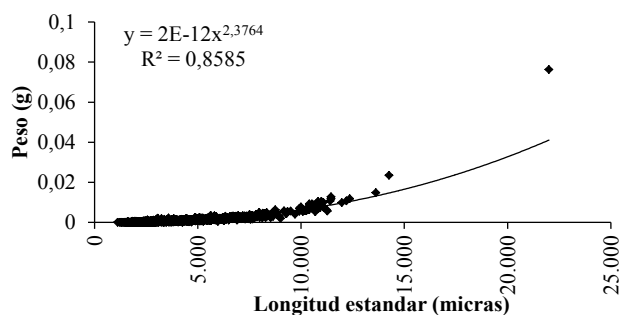


Fig. 4. Relación longitud-peso de *B. cantori*, capturados en la Fosa de Cariaco, Venezuela.

también a la selección del área y época de reproducción de los adultos (FUIMAN & WERNER 2002). De tal forma, es de esperar que a un incremento en la abundancia de los individuos, pudiera tener relación con un ambiente favorable para el desarrollo de sus primeros estadios. Esto explicaría el incremento del número de larvas registrado

durante la evaluación (2012-2015) para *B. cantori*, en coincidencia con incrementos y valores máximos de zooplancton, por ser estas las aguas más productivas del Mar Caribe (MULLER KARGER *et al.* 1989; RUEDA *et al.* 2018). Al respecto, se conoce que para los peces, el hecho de encontrar sus larvas a lo largo del año, pudiera implicar

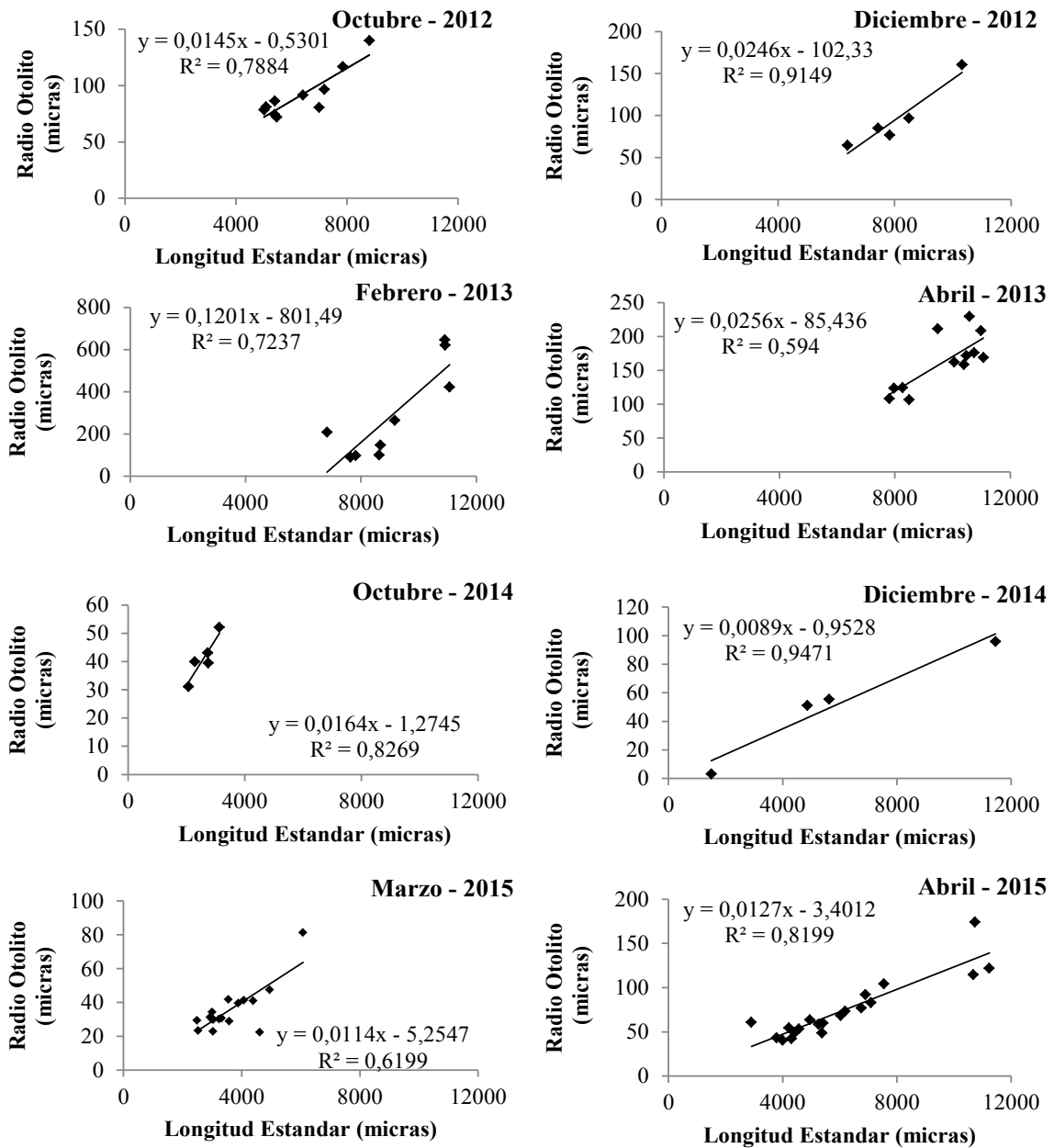


Fig. 5. Relación longitud estándar y radio de los otolitos de *B. cantori*, en 8 campañas oceanográficas entre el 2012 y 2015, en la fosa de Cariaco, Venezuela.

que los adultos tengan desoves múltiples, como ha sido sugerido por LAUTH & OLSON (1996) en situaciones donde la disponibilidad de presas es relativamente incierta para garantizar la supervivencia de sus larvas, como usualmente ocurre en regiones tropicales, entonces, es reconocida la importancia del acoplamiento entre los productos del desove y su alimento (CUSHING 1990).

Por otro lado, en el sur del golfo de México, ZAVALA-GARCÍA & FLORES-COTO (1994) encontraron que la especie *Bregmaceros cantori* eclosiona a los 1,22 mm alcanzando su talla máxima de 20,34 mm a los 60 días. BERNARDES *et al.* (2005) encontró para las costas del sureste de Brazil tallas máximas para *B. cantori* de 76 mm de longitud total y para *B. atlanticus* 90 mm de longitud total. En esta evaluación la talla mínima observada fue similar a la de Zabala y Flores (1,29 mm) y el ejemplar capturado con talla más grande alcanzó los 14,25 mm de Ls, alejándose considerablemente de las tallas capturadas por los investigadores anteriores, en aguas de la plataforma continental mexicana en el hemisferio norte y en las aguas oceánicas brasileras en el hemisferio sur, ambos ubicados en el Océano Atlántico. Sin embargo, estos datos pueden considerarse preliminares en el sentido que no se ha podido capturar tallas mayores de la especie, debido principalmente al arte de pesca, el cual está dirigido o diseñado para la captura de ejemplares en fases tempranas de su ciclo de vida, y a la profundidad de calado (≈ 45 m), ya que esta especie ha sido reportada como una migradora vertical que puede llegar a alcanzar los 800 metros de profundidad; siendo capturados en fase adulta por PUGH (1984) y LOWE-McCONNELL (1987), a través de la utilización de redes con dimensiones mayores (>1 m²) a las utilizadas en esta investigación y a profundidades por debajo de los 1000 m.

En los peces es común encontrar alometrías positivas o negativas dentro de una misma especie para diferentes áreas geográficas, lo cual se ha asociado a la estructura de tallas, en particular de cada especie y área de captura (SQUIRE & SUZUKI 1990) o también a los cambios interanuales de las condiciones nutricionales y reproductivas de los organismos (RICKER 1975). Además, las diferencias observadas responden a la tasa de crecimiento en peso, que puede variar en peces de diferentes localidades, sexos, edades y fases de crecimiento (WEATHERLEY 1972). Según LAGLER (1982), uno de los aspectos más importantes de la relación talla-peso, lo constituye el poder calcular el peso a partir de una longitud conocida y viceversa; además, de la aplicación importante en la regulación de las pesquerías.

Las zonas frontales, particularmente la fosa de Cariaco, son altamente productivas, y se caracterizan por presentar un comportamiento cíclico anual que es normal, de los factores oceanográficos y atmosféricos,

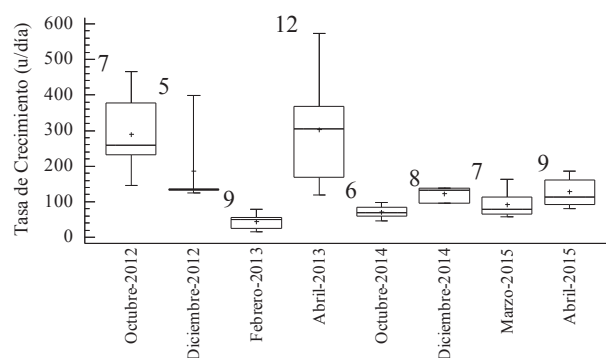


Fig. 6. Promedio de la tasas de crecimiento retrocalculada de *B. cantori* por campaña oceanográfica entre el 2012 y 2015 (n=60 otolitos analizados).

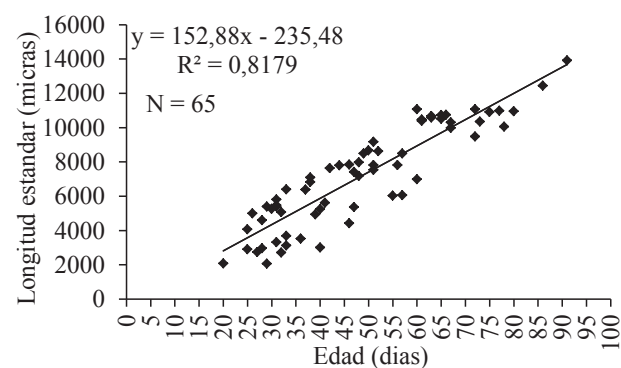


Fig. 7. Tasa de crecimiento poblacional de *Bregmaceros cantori*, entre el periodo 2012-2015 en la fosa de Cariaco, Venezuela.

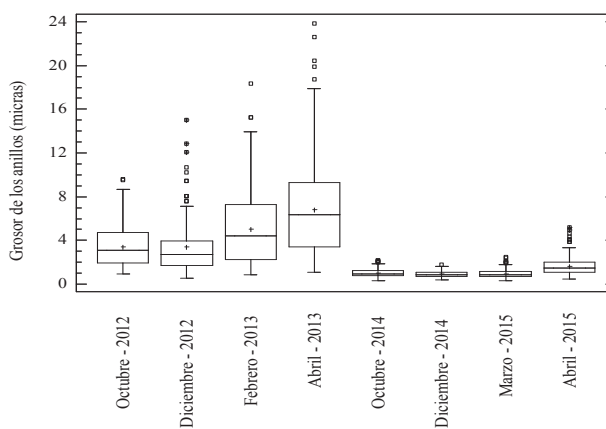


Fig. 8. Grosor promedio de los anillos de crecimiento diario de *B. cantori* por mes.

observándose valores bajos de la temperatura en la época de surgencia, en pleno período de sequía, donde la velocidad de los vientos provenientes del noreste aumentan, y el caso contrario ocurre en el período de lluvia, donde el agua de mar se estratifica térmicamente, alcanzando las mayores temperaturas en las capas

superiores, producto de la disminución en la velocidad de los vientos. Esto provoca estallidos de producción biológica en los diferentes niveles de producción de biomasa vegetal y animal, que se ha documentado profundamente para esta área (MARGALEF 1965; MULLER-KARGER *et al.* 1989; RUEDA 2000).

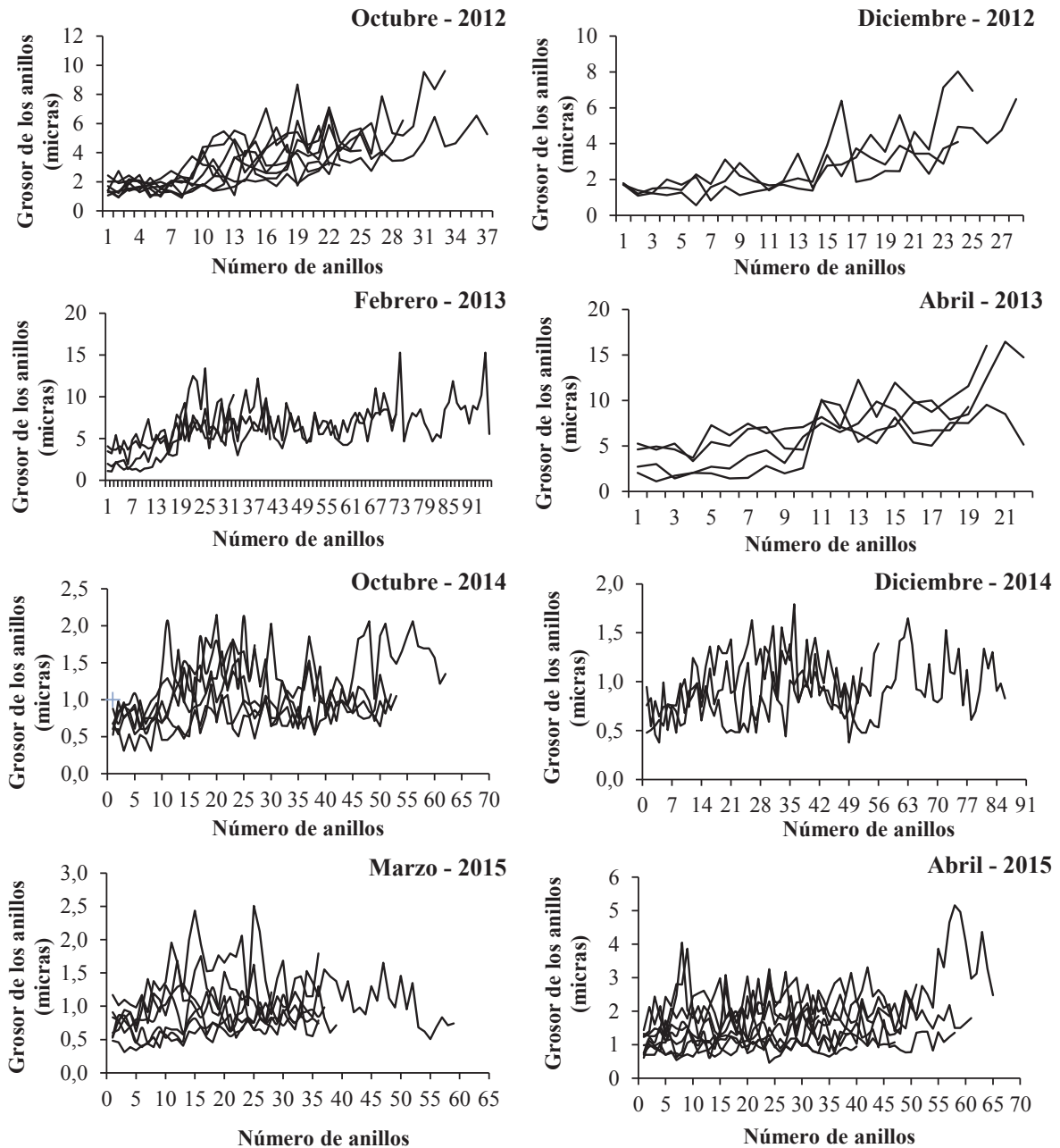


Fig. 9. Variación del grosor de los anillos de crecimiento diario de ejemplares de *B. cantori* por mes, entre el periodo 2012-2015 en la fosa de Cariaco, Venezuela.

Diversos autores, como RICHARDS (1960), MARGALEF (1965), FERRAZ (1983), GÓMEZ (1996) y ESTRELLA (1988), señalan que este fenómeno antes descrito, se da en un período comprendido entre diciembre-abril en el oriente venezolano, por incidencia de ciertos factores ambientales que caracterizan al mismo. Sin embargo, otros estudios como el de RUEDA (2000) y MARÍN *et al.* (2004) indican que puede presentarse un segundo evento de surgencia, conocido como pulsos de surgencia o surgencias menores, que se presenta durante uno o dos meses del trimestre junio-agosto, relacionado con la discontinuidad de la termoclina, disminución de la transparencia del agua, bajas temperaturas y altas salinidades, originando un aporte importante de materia orgánica e inorgánica, aunado a este fenómeno explican la alta productividad del medio marino venezolano. Estas condiciones han establecido un hábitat que ha sido aprovechado por *B. cantori*, además a su estrategia de sobrevivencia especial, en la evasión de depredadores migrando hacia aguas anóxicas (LOWE-McCONNELL 1987), permitiendo el desarrollo de una población dominante y constante en las aguas de la fosa de Cariaco, en comparación con otras áreas de distribución de la especie (MEAD 1963; PUGH 1984; LOWE-McCONNELL 1987; MARÍN *et al.* 1989).

La evidente variabilidad del crecimiento en *B. cantori*, hace necesario una observación prolongada en el tiempo de la población para corroborar las tendencias observadas tanto en la tasa de crecimiento como en el grosor de los anillos del otolito entre el 2012 y el 2015, que podría estar influenciado por cambios en la temperatura ambiental anual, o por fenómenos oceanográficos atmosféricos de mayor impacto en el clima mundial, como lo son el fenómeno ENSO y la falta de intensidad y duración del periodo lluvioso en la zona de estudio.

Dado a que el aumento de temperatura puede afectar fuertemente la tasa fisiológica de los peces en diferentes vías, tales como su metabolismo, consumo de presas y crecimiento (KITCHELL *et al.* 1977; BRANDT 1993, así como consumo y pastoreo (PERSSON 1986) y selección de hábitat y distribución espacial (BRANDT 1993) entre otros; la información obtenida en *B. cantori* pueden estar reflejando la posibilidad de este efecto como consecuencia de las fluctuaciones temporales de esta variable en el transcurso del muestreo. El desempeño del crecimiento postlarvario en aguas altamente estables que caracterizan el medio oceánico de la fosa sobre todo en los periodos no afectados por la surgencia, pudiese estar dando indicios de un cambio incipiente inducido por una variación

térmica interanual. Las evidencias del incremento de la temperatura del agua en la fosa de Cariaco, permite suponer la posibilidad de este efecto (TAYLOR *et al.* 2012).

Un aumento de la temperatura ambiental en el hábitat de esta especie debería inducir a un aumento de la tasa de crecimiento, en razón de la aceleración de la digestión y el metabolismo, tal como especifica BRANDER (1995) para el bacalao *Gadus morhua*, e igualmente puede aumentar la necesidad de alimento, tal como cita SHIN & ROCHET (1998), con la sardina, *Clupea harengus*. Es de considerar que directamente ligado a la variabilidad de la tasa de crecimiento está la disponibilidad de alimento en las especies, siendo la concentración en clorofila *a* utilizada como un “proxy” de la disponibilidad de alimento fitoplanctónico como factor limitante. Las evidencias en la reducción del fitoplancton característico de la fosa de Cariaco y de la intensidad de la surgencia en las últimas décadas en el nororiente de Venezuela (GÓMEZ *et al.* 2012; TAYLOR *et al.* 2012), puede estar apoyando más a una afección en la tasa de crecimiento poblacional vía alteraciones en la alimentación inicial de *B. cantori*. La población larvaria dependería para mejor crecimiento de una microflora y microzooplancton característicos que pudiesen estar variando a raíz de cambios ambientales paulatinos, como se ha observado en la sardina, *Sardinella aurita*, cuyos estadios iniciales dependen principalmente de la alimentación fitoplanctónica (CELLAMARE & GÓMEZ 2007).

Un dato curioso es que los niveles más altos de larvas de *B. cantori* en el Sureste del golfo de México, fueron detectados durante los años de actividad de El Niño, específicamente los años 1987, 1992 y 1995, esto posiblemente contribuyó a una relación de depredador/presa compensada (FLORES-COTO *et al.* 2008). En esta evaluación se presentó una abundancia moderadamente alta durante todo el tiempo del estudio a pesar de que solo el periodo de anomalía ambiental correspondiente al Niño se presentó entre los años 2014 y 2015; sin embargo, es importante acotar que los años 2012 y 2013 fueron periodos igualmente de sequías extremas no asociadas al fenómeno del Niño, pero con consecuencias similares sobre las poblaciones naturales dentro del ambiente.

REFERENCIAS

- ARAYA, M., M. MEDINA & H. ARANCIBIA. 2003. Preliminary results of the empirical validation of daily increments in otoliths of Jack mackerel *Trachurus symmetricus* (Aires, 1855) marked with oxytetracycline. Departamento

- Ciencias del Mar, Universidad Arturo Prat, Iquique-Chile, pp. 471-475.
- ASTOR, Y., J. MERI & F. MÜLLER-KARGER. 1998. Variabilidad estacional hidrográfica en la fosa de Cariaco. *Mem. Soc. Cienc. Nat. La Salle* 149: 61-72.
- BAIRD, R., D. WILSON & D. MILLIKEN. 1973. Observations on *Bregmaceros nectabanus* Whitley in the anoxic, sulphurous water of the Cariaco Trench. *Deep-Sea Res.* 20(1): 503-504.
- BAIRD, R., T. HOPKINS & D. WILSON. 1975. Diet and feeding chronology of *Diaphus Taaningi* (Myctophidae) in the Cariaco Trench. *Copeia* 2: 356-365.
- BALZA, M. & B. MARÍN. 2006. Validación de la formación de marcas diarias en los otolitos sagita de larvas de 0 a 3 días de *Sardinella aurita* Valenciennes, 1847 (Pisces: Clupeidae) de sur de la Isla de Cubagua, Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela* 45(2): 101-107.
- BALZA, M., M. LEMUS & B. MARÍN. 2006. Crecimiento somático y relación ARN/ADN en juveniles de la sardina *Sardinella aurita* Valenciennes, 1847 (Pisces: Clupeidae) del Golfo de Santa Fe, Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela* 45: 41-49.
- BELTRÁN, A., J. SÁNCHEZ & G. VALDEZ. 2010. Edad y crecimiento de la mojarra *Oreochromis aureus* (Pisces: Cichlidae) en la Presa Sanalona, Sinaloa, México. *Rev. Biol. Trop.* 58(1): 325-338.
- BERNARDES, R., J. FIGUEIREDO, A. RODRIGUES, L. FISCHER, C. VOOREN, M. HAIMOVICI & C. ROSSIWONGTSCHOWSKI. 2005. Peixes da zona exclusiva da região Sudeste-Sul do Brasil: levantamento com armadilhas, pargueiras e rede de arrasto de fundo. São Paulo: EDUSP. Série Documentos REVIZEE. 304 pp.
- BEVERTON, R. & S. HOLT. 1957. On the dynamics of exploited fish populations. *Fishery Investigations. Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación* 19:533 p.
- BRANDER, K. 1995. The effect of temperature on growth of Atlantic cod (*Gadus morhua* L.). *ICES J. Mar. Sci.* 52(1): 1-10.
- BRANDT, S. 1993. The effect of thermal fronts on fish growth: a bioenergetics evaluation of food and temperature. *Estuaries* 16:142-159.
- BROWN, D. & R. SANCHEZ. 2010. Larval and juvenile growth of two Patagonian small pelagic fishes: *Engraulis anchoita* and *Sprattus fuegensis*. *Rev. Invest. Desarro. Pesq.* 20: 35-50.
- BYSTYDZIENSKA, Z., A. PHILLIPS & T. LINKOWSKI. 2010. Larval stage duration, age and growth of blue lanternfish *Tarletonbeania crenularis* (Jordan and Gilbert, 1880) derived from otolith microstructure. *Environ. Biol. Fishes* 89: 493-503.
- CAMPANA, S. & S. THORROLD. 2001. Otoliths, increments, and elements: keys to a comprehensive understating of fish populations?. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 58: 30-38.
- CELLAMARE, M. & A. GÓMEZ. 2007. Alimentación de la sardina *Sardinella aurita* (Clupeidae) en el surestede la Isla Margarita, Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela. Univ. Oriente.* 46(1): 3-11
- CUSHING, D. 1990. Plankton production and years-class strength in fish populations: an update of the match/mismatch hypothesis. *Adv. Mar. Biol.* 26: 250-293.
- DEGHANI, M., E. KAMRANI, A. SALARPOURI & E. KAMALI. 2015. Age and growth of Sind sardine (*Sardinella sindensis*) using otolith from Qeshm Island (Persian Gulf). *Iran. J. Fish. Sci.* 14:217-231.
- DOWER, J., P. PEPIN & G. KIM. 2009. Covariation in feeding success, size-at-age and growth in larval radiated shanny (*Ulvaria subbifurcata*): insights based on individuals. *J. Plankton Res.* 31:235-247.
- ESTRELLA, G. 1988. *Estudio fisiológico del fitoplancton del golfo de Cariaco*. Trab. Grad. Lic. Biología, Universidad de Oriente, Cumaná, Venezuela, 65 pp.
- FAHAY, M. 2007. *Early stages of fishes in the western north Atlantic Ocean*. Volumes I and II. Dartmouth: Northwest Atlantic Fisheries Organization. Nova Scotia, Canada, 1696 p.
- FERRÁZ, E. 1983. Estudio del fitoplancton en la cuenca Tuy-Cariaco, Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela* 22(1&2): 111-124.
- FEYER, F. 2004. Ecological segregation of native and alien larval fish assemblages in the southern Sacramento-San Joaquin Delta. *Am. Fish. Soc. Symp.* 39:67-79.
- FLORES-COTO, C., F. ZAVALA-GARCÍA, R. FUNES-RODRÍGUEZ, M. ESPINOSA-FUENTES & J. ZAVALA-HIDALGO. 2008. Larval abundance variation of *Bregmaceros cantori* Milliken & Houde, 1984, related to the El Niño events (1987-1996), southern Gulf of Mexico. *Rev. Biol. Mar. Oceanogr.* 43(1): 91-98.

- FOLKVORD, A., R. KOEDIJK, V. LOKØY & A. IMSLAND. 2010. Timing and selectivity of mortality in reared Atlantic cod revealed by otolith analysis. *Environ. Biol. Fishes* 89:513-519.
- FRANCO-GORDO, C., R. FLORES-VARGAS, C. NAVARRO-RODRÍGUEZ, R. FUNES-RODRÍGUEZ & R. SALDIERNA-MARTÍNEZ. 1999. Ictioplankton de las costas de Jalisco y Colima, México. (Diciembre de 1995 a Diciembre de 1996). *Cienc. Mar.* 25: 107-118.
- FRANK, K. & W. LEGGETT. 1983. Multispecies larval fish associations: accident or adaptation? *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 40: 754-762.
- FUIMAN, L. & R. WERNER. 2002. *Fishery Science. The unique contributions of early life stages*. Blackwell Science. Oxford, UK. 325 p.
- FUNES-RODRÍGUEZ, R., C. FLORES-COTO, A. ESQUIVEL-HERRERA, M. FERNÁNDEZ-ALAMO & A. GRACIA-GÁSCA. 2002. Larval fish community structure along the west coast of Baja California during and after the El Niño event (1983). *Bol. Cienc. Mar* 70(1): 41-54.
- GASCUEL, D., L. MORISSETTE, M. PALOMARES & V. CHRISTENSEN. 2008. Trophic flow kinetics in marine ecosystems: toward a theoretical approach to ecosystem functioning. *Ecol. Model.* 217: 33-47.
- GERARD, T. & E. MALCA. 2011. Silver nitrate staining improves visual analysis of daily otolith increments. *J. Am. Sci.* 7:120-124.
- GÓMEZ, A. 1996. Causas de la fertilidad en el nororiente de Venezuela. *Interciencia* 21 (3): 140-146.
- GÓMEZ, A., A. BARCELO & E. MATA. 2012. Condiciones hidrográficas (2007-2009) al sur de Isla Margarita y península de Araya como indicio de disminución de la fertilidad regional y posible afectación del recurso sardinero venezolano. *Bol.Inst. Oceanogr. Venezuela, Univ. Oriente* 51(2): 173-186.
- GREEN, B., B. MAPSTONE, C. GARY & G. BEGG. 2009. *Tropical Fish Otoliths: Information for assessment, management and ecology*. Springer Pub. London. UK. 313 p.
- GRIOCHE, A., P. KOUUBI & X. HARLAY. 1999. Spatial patterns of ichthyoplankton assemblages along the eastern English Channel French coast during spring 1995. *Est. Coast. Shelf Sci.* 49: 141-152.
- GUNNARSSON, S., A. IMSLAND, S. SIIKAVUOPIO, J. ÁRNASON, A. GÚSTAVSSON & A. THORARENSEN. 2012. Enhanced growth of farmed Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) following a short-day photoperiod. *Aquaculture* 350-353: 75-81.
- HERNÁNDEZ-MIRANDA, E., A. PALMA & F. OJEDA. 2003. Larval fish assemblages in nearshore coastal waters off central Chile: temporal and spatial patterns. *Est. Coast. Shelf Sci.* 56: 1075-1092.
- HERRERA-REVELES, A., M. LEMUS & B. MARÍN. 2012. Crecimiento somático y relación ARN/ADN en estadios juveniles de *Eucinostomus argenteus* (Pisces: Gerreidae) en dos localidades del Caribe de Venezuela. *Rev. Biol. Trop.* 60(1): 151-163.
- HOUDE, E. 1981. Distribution and abundance of four types of codlet (Pisces: Bregmacerotidae) larvae from the eastern Gulf of Mexico. *Oceanogr. Mar. Biol.* 1: 81-104.
- HOUDE, E. 1984. Bregmacerotidae: development and relationships. En: *Ontogeny and Systematics of Fishes*. H. Moser, W. Richards, D. Cohen, M. Fahay, A. Kendall, Jr. and S. Richardson (eds.). *Am. Soc. Ichthyol. Herpetol.* (1) 760 p.
- IRIGOIEN, X., T. KLEVJER, A. RØSTAD, U. MARTINEZ, G. BOYRA, J. ACUÑA, A. BODE, F. ECHEVARRIA, J. GONZALEZ-GORDILLO, S. HERNANDEZ-LEON, S. AGUSTI, D. AKSNES, C. DUARTE & S. KAARTVEDT. 2014. Large mesopelagic fishes biomass and trophic efficiency in the open ocean. *Nat. Commun.* 5: 1-10.
- JONES, C. 1986. Determining age of larval fish with the otolith increment technique. *Fish. Bull.* 84: 91-103.
- KAUFFMAN, K. 1981. Fitting and using growth curves. *Oecologia* 49: 293-299.
- KELLER, P., A. SCHMIDT, A. SANTELLA, K. KHAIRY, Z. BAO, J. WITTBRODT & E. STELZER. 2010. Fast, high-contrast imaging of animal development with scanned light sheet-based structured illumination microscopy. *Nat. Methods* 7:637-642.
- KITCHELL, J., D. STEWART & D. WEININGER. 1977. Applications of a bioenergetics model to yellow perch (*Perca flavescens*) and walleye (*Stizostedion vitreum vitreum*). *J. Fish. Res. Board Can.* 34:1922-1935.
- LAGLER, K. 1982. *Freshwater fishery biology*. Wm. C. Brown. Dubuque, Iowa. 421 p.
- LAUTH, R. & R. OLSON. 1996. Distribución y abundancia de escómbridos larvales en relación al ambiente

- físico en el noroeste del Recodo de Panamá. *I-ATTC* 21(3): 149-167.
- LAZZARI, M. 2000. Dynamics of larval fish abundance in Penobscot Bay, Maine. *Fish. Bull.* 99: 81-93.
- LLANO, M., J. CÁRDENAS, L. MAYZ, P. GUEVARA & A. ARMAS. 1991. Elementos biogénicos de los sedimentos de la Fosa de Cariaco y los recursos ícticos del nororiente venezolano. *Mem. Soc. Cienc. Nat. La Salle* 51(135-136): 57-72.
- LOVE, R., R. FISHER, M. WILSON & R. NERO. 2004. Unusual swimbladder behavior of fish in the Cariaco Trench. *Deep-Sea Res.* 51(1): 1-16.
- LOWE-McCONNELL, R. 1987. *Ecological studies in tropical fish communities*. Cambridge Tropical Biology Series. Cambridge Press, Cambridge. 382 p.
- MARANCIK, K., L. CLOUGH & J. HARE. 2005. Cross-shelf and seasonal variation in larval fish assemblages in the southeast United States continental shelf off the coast of Georgia. *Fish. Bull.* 103: 108-129.
- MARGALEF, R. 1965. Composición y distribución del fitoplancton. *Mem. Fund. La Salle Cienc. Nat.* 25: 141-205.
- MARÍN, B., A. GÓMEZ & L. UROSA. 1989. Taxonomía y distribución del ictioplancton en la fosa de Cariaco. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela* 28(1&2): 15-28.
- MARÍN, B., A. QUINTERO, D. BUSSIERE & J. DODSON. 2003. Reproduction and recruitment of white mullet (*Mugil curema*) to a tropical lagoon (Margarita Island, Venezuela) as revealed by otolith microstructure. *Fish. Bull.* 101: 802-821.
- MARÍN, B., C. LODEIROS, D. FIGUEROA & B. MÁRQUEZ. 2004. Distribución vertical y abundancia estacional del microzooplancton y su relación con los factores ambientales en Turpialito, golfo de Cariaco, Venezuela. *Facultad de Ciencias Veterinarias, Universidad del Zulia, XIV* 2: 133-139.
- MARÍN, B., T. ALLEN, M. BALZA, R. TAVARES, A. BARRIOS, E. VILLARROEL & W. VELÁSQUEZ. 2010. Determinación del crecimiento post-larvario del tinicalo *Xenomelaniris brasiliensis* (Quoy y Gaimard) (Pisces: Atherinidae) utilizando el análisis de sus otolitos. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela* 49(1): 17-22.
- MATSUURA, Y., A. SILVA, M. KATSURAGAWA & K. SUZUKI. 2007. Distribution and abundance of two species of codlet (Teleostei, Bregmacerotidae) larvae from the south-eastern Brazilian Bight. *Fish. Oceanogr.* 2(2):82-90.
- MEAD, G. 1963. Observations on fishes caught over the anoxic waters of the Cariaco Trench, Venezuela. *Deep-Sea Res.* 10:725-734.
- MEHANNA, S. & M. SALEM. 2011. Population dynamics of rond sardine *Sardinella aurita* in EL-ARISH waters, Southeastern Mediterranean, Egypt. *Indian. Indian Journal of Fundamental and Applied Life Science* 1(4): 286-294.
- MILLIKEN, D. & E. HOUDE. 1984. A new species of Bregmacerotidae (Pisces), *Bregmaceros cantori*, from the western Atlantic Ocean. *Bull. Mar. Sci.* 35: 11-19.
- MILLNER, R., G. PILLING & S. McCULLY. 2011. Changes in the timing of otolith zone formation in North Sea cod from otolith records: an early indicator of climate-induced temperature stress? *Mar. Biol.* 158: 21-30.
- MOKSNESS, E. 1992. Otolith microstructure: a new method in recruitment studies and management of herring (*Clupea* sp.). Trab. Asc. Prof. Asociado. Departamento de Pesquería y Biología Marina de la Universidad de Bergen, Bergen, Norway. 246 pp.
- MOLTSCHANIWSKYJ, N. & M. CAPPO. 2009. Alternatives to sectioned otoliths: the use of other structures and chemical techniques to estimate age and growth for marine vertebrates and invertebrates. pp. 133-173. En: *Tropical Fish Otoliths: Information for Assessment, Management and Ecology*. B. Green, B. Mapstone, G. Carlos and G. Begg. Springer. 313 p.
- MORALES, M. & L. GONZÁLEZ. 2010. Edad y Crecimiento del pez *Haemulon steindachneri* (Perciformes: Haemulidae) en el suroeste de la Isla de Margarita, Venezuela. *Rev. Biol. Trop.* 58(1): 299-310.
- MORALES-NIN, B. 1987. Métodos de determinación de la edad de los osteictios en base a estructuras de crecimiento. *Inf. Tecn. Inv. Pesq.* 143:3-30.
- MORALES-NIN, B. 2000. Review of the growth regulation processes of otolith daily increment formation. *Fish. Res.* 46: 53-67.
- MOSER, H., P. SMITH & L. EBER. 1987. Larval fish assemblages in the California Current region, 1954-1960, a period of dynamic environmental change. *CalCOFI Rep.* 28: 97-127.

- MULLER-KARGER, F., C. McCLAIN, T. FISHER, W. ESAIAS & R. VARELA. 1989. Pigment distribution in the Caribbean Sea: Observations from space. *Prog. Oceanogr.* 23: 23-64.
- OKUDA, T., J. BENITEZ., J. SELIER DE CIVIEUX., J. FUKUOKA & B. GAMBOA. 1974. Revisión de los datos oceanográficos en el Mar Caribe suroriental, especialmente en el margen continental de Venezuela. Cuadernos Azules No. 15. Publicaciones de la III Conferencia de las Naciones Unidas sobre el Derecho del Mar. Caracas, 177 pp.
- PANNELLA, G. 1971. Fish otoliths, daily growth layers and periodical patterns. *Science* 173: 1124-1127.
- PERSSON, L. 1986. Temperature-induced shift in foraging ability in two fish species, roach (*Rutilus rutilus*) and perch (*Perca fluviatilis*): implications for coexistence between. *J. Ani.Ecol.* 55:829-839.
- PUGH, W. 1972. Collections of mid water organisms in the Cariaco Trench, Venezuela. *Bull. Mar. Sci.* 22:592-600.
- PUGH, P. 1984. The diel migrations and distributions within a mesopelagic community in the North East Atlantic. 7. Siphonophores. *Prog. Oceanogr.* 13(3): 461-489.
- QUEIROZ DE ALBUQUERQUE, C., J. MUELBERG & L. SAMPAIO. 2009. Early developmental aspects and validation of daily growth increments in otoliths of *Micropogonias furnieri* (Pisces, Sciaenidae) larvae reared in laboratory. *Pan-Am. J. Aq. Sci.* 4(3): 259-266.
- RAMÍREZ, T. & B. MARÍN. 2006. Edad y crecimiento en larvas de *Sardinella aurita* (Pisces: Clupeidae) del nororiente de Venezuela, mediante el análisis de sus otolitos. *Cienc. Mar.* 32(3): 559-567.
- RAVENTÓS, N. & E. MACPHERSON. 2001. Panktonic larval duration and settlement marks on the otoliths of Mediterranean littoral fishes. *Mar. Biol.* 138: 1115-1120.
- RICHARDS, F. 1960. Some chemical and hydrographic observations along the north coast of South America. I Cabo Tres Puntas to Curacao, including the Cariaco Trench and the Gulf of Cariaco. *Deep-Sea Res.* (7): 163-182.
- RICHARDS, W. 2005. Early stages of Atlantic fishes: an identification guide for the Western Central North Atlantic. Vol 1-2. CRC press, Boca Raton, Florida. United States. 1312 p.
- RICHARDSON, S., J. LAROCHE & M. RICHARDSON. 1980. Larval fish assemblages and association in the North-east Pacific Ocean along the Oregon coast, winter-spring 1972-1975. *Est. Coast. Mar. Sci.* 2: 671-699.
- RICKER, W. 1975. Computation and interpretation of biological statistics of fish populations. *Bull. Fish. Res. Board Can., No 119*. Ottawa. 382 p.
- RUEDA, D. 2000. *Variación temporal de la distribución vertical de la biomasa fitoplanctónica en la depresión oriental de la cuenca de Cariaco y sus relaciones con los aspectos hidrográficos del estrato superficial (1996-1998)*. Trab. Grad. M. Sc. Ciencias Marinas, Universidad de Oriente, Cumaná, Venezuela, 167 pp.
- RUEDA, D., E. TAL, & F. MULLER. 2018. Description and mechanisms of the mid-year upwelling in the southern Caribbean Sea from remote sensing and local data. *J. Mar. Sci. Eng.* 6(36): 1-19.
- SABATÉS, A. 1990. Distribution pattern of larval fish populations in the Northwestern Mediterranean. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 59: 75-82.
- SAKSENA, V. & W. RICHARDS. 1986. A new species of gadiform fish, *Bregmaceros houdei*, from the western Atlantic. *Bull. Mar. Sci.* 38(2): 285-292.
- SANVICENTE-AÑORVE, L., C. FLORES-COTO & L. SÁNCHEZ-VELASCO. 1998. Spatial and seasonal patterns of larval fish assemblages in the southern Gulf of Mexico. *Bull. Mar. Sci.* 62(1): 17-30.
- SECOR, D., J. DEAN & E. LABAN. 1992. Otolith removal and preparation for microstructural examination. En: *Otolith microstructure examination and analysis*. D. Stevenson, y S. Campana (eds.). *Can. Spec. Pub. Fish. Aq. Sci.* 117: 73-100.
- SHIN, Y. & M. ROCHET. 1998. A model for the phenotypic plasticity of North Sea herring growth in relation to trophic conditions. *Aq. Living Res.* 11: 315-324
- SOKAL, R. & F. ROHLF. 1997. Biometry. The principles and practice of statistics in biological research. 3^a ed. Freeman. New York, EEUU. 887 p.
- SOMARAKIS, S., E. MARAVEYA & N. TSIMENIDES. 2000. Multispecies ichthyoplankton associations in epipelagic species: is there any intrinsic adaptive function? *Belgian J. Zool.* 130(1): 125-129.
- SPONAUGLE, S., J. LLOPIZ, L. HAVEL & T. RANKIN. 2009. Spatial variation in larval growth and gut fullness in a coral reef fish. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 383:239-249.

- SQUIRE, J. & Z. SUZUKI. 1990. *Migration trends of striped marlin (Tetrapturus audax) resources in the Pacific Ocean*. p. 67-80. En: *Planning the future of billfishes*. R. Stroud (Ed). National Coalition for Marine Conserveation Inc. Savannah, G.A.
- 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 response in the southern Caribbean Sea to global climate change. *Proc. Nat. Acad. Sci. US* 109(47): 19315-19320.
- THORROLD, S. & D. WILLIAMS. 1989. Analysis of otolith microstructure to determine growth histories in larval cohorts of tropical herring (*Herklotsichthys castelnaui*). *Can. J. Fish. Aq. Sci.* 46: 1615-1624.
- WALKER, H., W. WATSON & A. BARNETT. 1987. Seasonal occurrence of larval fishes in the nearshore southern California Bight of San Onofre, California. *Est., Coast. Shelf Sci.* 25: 91-109.
- WARD, T., P. BURCH & R. IVEY. 2012. South Australian sardine (*Sardinops sagax*) fishery: Stock assessment report 2012. Report to PIRSA Fisheries. South Australian Research and Development Institute (Aquatic Sciences), Adelaide. SARDI publication No. F2007/000765-4. *SARDI Res. Rep. Ser.* 667:101 p.
- WEATHERLEY, A. 1972. Growth and ecology of fish populations. London, England, Academic Press. 293 p.
- WILSON, D. 1972. Diel migration of sound scattered in to, and out of, the Cariaco Trench anoxic water. *J. Mar. Res.* 30:168-176.
- WILSON, D. & M. MCCORMICK. 1999. Microstructure of settlement-marks in the otoliths of tropical reef fishes. *Mar. Biol.* 134: 29-41.
- ZAVALA-GARCÍA, F. & C. FLORES-COTO. 1994. Abundance and distribution of Breagmacerotidae (Pisces) larvae in Campeche Bay, Mexico. *Cienc. Mar.* 20: 219-241.

RECIBIDO: Abril 2018.

ACEPTADO: Octubre 2018.