

LA SARDINA *Sardinella aurita* VALENCIENNES, 1847. CICLO DE VIDA EN VENEZUELA

ALFREDO GÓMEZ GASPAR¹ & JULIO E. PÉREZ^{2,4}

¹ *Universidad de Oriente (Nueva Esparta) & Museo Marino de Margarita, Venezuela*
agomezgaspar@yahoo.com; <https://orcid.org/0000-002-2430-2738>

² *Instituto Oceanográfico de Venezuela, Universidad de Oriente (Sucre), Venezuela*

RESUMEN: El objetivo del presente trabajo es proporcionar información relevante sobre aspectos actualizados de la biología de la sardina *Sardinella aurita*, el principal recurso pesquero de Venezuela. Entre los aspectos considerados se incluye: etología reproductiva, índice gonadosomático, abundancia de huevos en el plancton, desarrollo ontogénico, dinámica larval, alimentación y crecimiento. Al cabo de 12 meses se ha cumplido su ciclo vital. Adicionalmente se comentan aspectos relacionados con la crisis sardinera, la pesca y su futuro. La información es relevante para planificación de investigaciones que permitan actualizar conocimientos sobre temas fundamentales ya señalados, así como también crear políticas para mantener la sostenibilidad del más importante recurso marino nacional, utilizando criterios diferentes a los hasta ahora implementados, para que el manejo sea coherente con la realidad y ecosistémico. En especial la necesidad de cambiar el paradigma de que las especies explotadas se consideren como unidades que operan independientemente del ambiente, cuando son componentes integrales en la estructura y función del ecosistema, en el cual viven.

Palabras clave: *Sardinella aurita*, conservación, ontogenia, ciclo vida, pesquería, Venezuela

ABSTRACT: In this work relevant information on various aspects of the biology of the sardine *Sardinella aurita*, which is the main fishing resource in Venezuela, is to provide. Aspects include: reproductive ethology, gonadosomatic index, abundance of eggs in plankton, ontogenetic development, larval dynamics, feeding and growth. After 12 months its life cycle has been completed. Additionally, aspects related to the sardine crisis, fishing and its future are discussed. This information is relevant for planning research aimed at updating knowledge on the fundamental aspects already mentioned, as well as creating policies that allow maintaining the sustainability of the main national marine resource, using criteria different from those used up to now, so that its management be consistent with reality and ecosystem approach; especially the need to change the paradigm that exploited species are considered as units that operate independently of the environment, when in reality they are integral components in the structure and function of the ecosystem in which they live.

Keywords: conservation, Clupeidae, fishery, ontogeny, *Sardinella aurita*, Caribbean Sea, Venezuela.

INTRODUCCIÓN

La sardina *Sardinella aurita* es el recurso marino más importante de Venezuela, su captura inicio en 1925 y enlatado desde 1934 (GÓMEZ *et al.* 2008). Su abundancia en el nororiente del país se explica por la fertilidad de las aguas ocasionada especialmente por la surgencia de aguas subtropicales los primeros meses del año, la materia orgánica que aporta el río Orinoco durante el segundo semestre y una amplia plataforma continental, entre otros factores (GÓMEZ 1996; GÓMEZ & ACERO 2020). Los estudios con sardina comenzaron en la década de 1950 (HEALD & GRIFFITHS 1967) y también el registro oficial de capturas anuales que han fluctuado entre 8.400 toneladas (t) en 1954 y 200.232 t en 2004 según cifras en estadísticas FAO y Fish Base (FROESE & PAULY 2020). En decada de 1970 se verifico subestimación del 31% en cifras de pesca oficiales (TRUJILLO 1977).

A inicios de siglo se consideró que la sardina estaba subexplotada (GUZMÁN & GÓMEZ 2000; FREÓN & MENDOZA 2003; FREÓN *et al.* 2003), estudios hidroacústicos concuerdan en la disponibilidad de 850.000 t (GERLOTTO & GINÉS 1988; STROMME & SAETERSDAL 1989; CÁRDENAS & ACHURY 2002) y biomasa de 1.300.000 t (CÁRDENAS 2003). En 2004 ocurrió la captura record del recurso (200.232 t) una cifra cuatro veces menor al estimado disponible. A mediados de 2005 la pesca disminuyo notablemente y comienza una crisis sardinera, que superó la década; en 2016 y 2017 las capturas aumentaron levemente, pero no recuperan los volúmenes de comienzos del siglo. Sin estudios concretos, se aseguró que la crisis fue causada por sobreexplotación (GONZÁLEZ *et al.* 2007) o sobrepesca (RUEDA 2012; MENDOZA 2015; RUEDA *et al.* 2017) por los pescadores artesanales. Sin embargo, estudio en

Margarita sobre la talla media de captura durante 15 años (2002-2016) indica que no ocurrió sobrepesca (GÓMEZ 2018). Otras investigaciones consideran que la crisis sardinera tiene causas ecológicas (GÓMEZ 2006a, 2007; GÓMEZ *et al.* 2008) por disminución de la fertilidad acuática (GÓMEZ 2006b; GÓMEZ *et al.* 2012, 2014) que propicio la fluctuación de la población (GÓMEZ 2015), como es frecuente en especies de sardina y documentadas desde finales del siglo XIX con el arenque europeo (HJORT 1914). Con base en serie de tiempo (>15 años) del zooplankton se planteó que la crisis sardinera es consecuencia de un cambio de régimen ecológico (GÓMEZ 2018a, 2019).

La sardina *S. aurita* ha sido la especie más estudiada en Venezuela y el Caribe, siendo importante en esta revisión, actualizar conocimientos de aspectos fundamentales de su ciclo de vida en consideración a investigaciones con criterio ecológico moderno realizadas con otras especies de sardina. Además, que futuras investigaciones posibiliten mantener la sostenibilidad del principal recurso marino nacional, utilizando criterios diferentes a los hasta ahora utilizados, para que su manejo sea coherente con la realidad y ecosistémico. También, deben superarse puntos de vista que durante varias décadas marcan pauta de gobernanza sardinera, utilizados por biólogos pesqueros que consideran las especies explotadas como unidades que operan independientemente del ambiente, cuando en realidad son componentes integrales en la estructura y función del ecosistema. En las acciones de manejo modernas existe amplio consenso para aproximar la pesca al ecosistema y asegurar su productividad actual y futura (GARCÍA 2000, 2003). Especial relevancia tiene el enfoque ecosistémico de las pesquerías (SHANNON *et al.* 2010; DEFEO 2015; GARCÍA *et al.* 2018; FAO 2020; KOEHN *et al.* 2020).

Etología reproductiva, desarrollo inicial, larvas y su dinámica

Las sardinas no tienen dimorfismo sexual externo, son especies gonocóricas. La puesta la realizan desde el crepúsculo y especialmente durante la noche, para lo cual tienen agregaciones efímeras, desovando lotes (batches) de ovocitos pelágicos cuyo número y frecuencia varía, siendo mayor durante los picos reproductivos más intensos (GANIAS *et al.* 2014).

En aguas abiertas del oriente de Venezuela, los cardúmenes de sardina alcanzan alturas entre 3 y 12

m. Las sardinas que van a reproducirse (hembras desovantes) se apartan de los cardúmenes junto con numerosos machos y se sitúan a mayor profundidad (30-50 m) formando agregaciones de desove. Este cambio ocurre por mecanismos fisiológicos (GANIAS & NUNES 2011) siendo etología común de clupeidos con desoves múltiples (GANIAS *et al.* 2008). Este comportamiento también lo tienen *Sardinops sagax* de Australia y Suráfrica; *S. melanostictus* de Japón y la sardina europea *Sardina pilchardus* que desovan en aguas más profundas, porque huevos infértiles y recién fertilizados se colectan a profundidad entre 40 y 60 m (MATSUOKA & KONISHI 1996, FLETCHER & SUMMER 1999; DOPOLO *et al.* 2005; GANIAS *et al.* 2008). Las agregaciones tienen relación con el fondo marino, al cual se aproximan (ZWOLINSKI *et al.* 2007).

Pocas horas antes de la reproducción, las sardinas desovantes incrementan el tamaño de las gónadas por la hidratación de los ovocitos (SOMARAKIS *et al.* 2004) y la vejiga gaseosa se comprime (GANIAS & NUNES 2008). La hidratación conlleva al aumento del peso de la sardina, por lo que en horas, el índice gonadosomático incrementa del 5% (cuando aparece el vitelo en oocitos) al 20% al finalizar la hidratación (SOMARAKIS *et al.* 2004). Por lo cual, es cuestionable la utilización de índices gonadales mensuales y/o quincenales porque no representan la realidad y erróneas las directrices de manejo sardinero relacionadas con esos índices (GÓMEZ 2018).

El aumento del volumen gonadal, se contrabalancea con la contracción de la vejiga gaseosa y las sardinas son más proclives al hundimiento, lo que también explica la segregación batimétrica para desovar (GANIAS & NUNES 2011). Las sardinas expulsan múltiples lotes de ovocitos maduros, cada día una fracción equivalente a 10% de los presentes en las gónadas y con pico de desove hacia las 21 h (BERNAL *et al.* 2011), de tal manera que pueden desovar diariamente (ALHEIT 1993). La sardina *S. pilchardus* libera hasta 3.012 huevos por día (GANIAS *et al.* 2014).

En Isla Margarita, estudio de larga duración (>15 años) sobre la abundancia de huevos de *S. aurita* indica que se reproduce todo el año, con mayor intensidad durante el último trimestre, especialmente en fases de luna creciente y llena (GÓMEZ 2015). Asimismo, la histología gonadal muestra que la sardina siempre tiene ovocitos en diferentes estadios de desarrollo (GASSMAN 2005; KORTNIK 2005). En Venezuela, los primeros

trabajos indicaron que desova de noviembre a junio, con máximo en enero (PETERSON 1958); también citan de noviembre a febrero y de mayo a junio (REYES 1981). Por recolección de huevos en el Golfo de Cariaco, desova todo el año, con mayor intensidad entre diciembre y abril (SIMPSON & GONZÁLEZ 1967). La fecundidad total varía ampliamente, entre 17.120 y 60.800 óvulos con media de 32.975 y una relativa de 681 óvulos/g (REYES 1981); también citan media de 18.567 óvulos y relativa de 158 a 385 óvulos/g (RAMÍREZ & HUQ 1986) y entre 17.509 y 70.687 óvulos con relativa de 522 óvulos/g (HUQ & RODRÍGUEZ 1988).

En el Mediterráneo, la sardina *S. pilchardus*, desova antes o al comenzar los ciclos de enriquecimiento planctónico, por el afloramiento de aguas o su mezcla vertical. En otros casos, se relaciona con áreas de heterogeneidad hidrográfica, como puede ser entre islas, bahías amplias, golfos, o sobre la plataforma poco profunda (MARGALEF 1967), como sucede con *S. aurita* en costas africanas (Senegal) donde la puesta es nocturna y ocurre a menos de 60 m de profundidad (CONAND 1977), al igual que en el golfo de México (DITTY *et al.* 1994). Este también es el caso de la sardina en el oriente venezolano, que desova principalmente en el este y norte de Margarita, a lo largo de la Península de Araya y el sur de islas de Coche, Cubagua y Margarita, también es posible que desove entre la Península de Paria y el Archipiélago Los Testigos. Se reproduce relativamente cerca de la costa en proximidades del fondo (30-50 m). El desove comienza al atardecer y con más intensidad en las horas nocturnas. También puede desovar en golfos, en ensenadas amplias y es posible que en la Península de Paria, se asocie a lentes de agua de baja salinidad, como sucede en otras especies de sardina, siendo un mecanismo de retención y de mayor sobrevivencia (SANTOS *et al.* 2001, 2004; BORGES *et al.* 2003) porque son ricos en plancton y materia orgánica disuelta o particulada (GÓMEZ 1996). En el golfo de Cariaco y de Santa Fe, la sardina puede desovar en su interior, o los huevos entran transportados por las corrientes superficiales desde la Península de Araya.

En Margarita, se encuentran huevos de *S. aurita* durante todo el año (GÓMEZ & HERNÁNDEZ 2008; GÓMEZ 2015), como también ocurre en islas Canarias (BÉCOGNÉE *et al.* 2006) donde plantearon relación entre reproducción de sardina y abundancia del zooplancton durante el periodo de luna llena, por mayor abundancia de huevos y larvas con alta sobrevivencia, por alimentación

adecuada y menor depredación (MOYANO & HERNÁNDEZ-LEÓN 2009). En la India, *Sardina longiceps* desova en días de luna llena (NAIR 1960); en Canarias la puesta de *S. aurita* está influenciada por la iluminación lunar (HERNÁNDEZ-LEÓN 2008) con abundancia de larvas durante luna llena (MOYANO & HERNÁNDEZ-LEÓN 2009; BÉCOGNÉE *et al.* 2006). Lo que también sucede en el oriente de Venezuela, porque la mayor densidad de huevos en el zooplancton, ocurre en las fases de luna creciente y llena (GÓMEZ 2015).

En el Atlántico occidental, *S. aurita* desova oocitos con diámetro entre 1 y 1,35 mm (SIMPSON & GONZÁLEZ 1967; MATSUURA 1971; HOUDE & FORE 1973; DITTY *et al.* 1994; GUTIÉRREZ *et al.* 2002), valores similares se mencionan para la especie en el Pacífico noroccidental (SUFEI & LIYU 1983). Los huevos (Fig. 1) ascienden hasta cerca de la superficie, el desarrollo embrionario se completa en menos de 24 horas, en Venezuela citan 18-22 horas, según la temperatura del agua (GUTIÉRREZ *et al.* 2002) y comienza la eclosión de las prolarvas o larvas iniciales.

En los peces se denomina prolarva o prelarva, desde la eclosión del embrión hasta cuando la larva consume (reabsorbe) el saco vitelino. Se considera larva cuando abre la boca, los ojos son funcionales, tiene movimientos operculares y está formado el tubo digestivo, la mayoría de autores consideran que el estadio larval finaliza cuando comienzan a aparecer las escamas. Son juveniles cuando tienen las aletas funcionales con los radios bien formados y el cuerpo completamente escamado (GÓMEZ 1984).

En Venezuela, se cita que la sardina al eclosionar tiene longitud de 3,5 mm (BALZA *et al.* 2001) mucho mayor que la reportada en el Golfo de México, donde nacen con longitud de 2,5 mm, tienen gota de aceite de 0,16 mm y vitelo de 0,54-0,62 mm (DITTY *et al.* 1994, 2005); en el Pacífico (China) nace con talla de 2,24 mm y las prolarvas tienen 2,48 mm (SUFEI & LIYU 1983). Según la temperatura del agua, al cabo de 2-3 días las larvas (Fig. 2) consumen sus reservas vitelinas, los ojos están pigmentados, abre la boca y comienza la alimentación exógena, como ocurre con otras especies de peces pelágicos locales (GÓMEZ 1984). Por lo que la sobrevivencia aumenta, si está presente en áreas donde abunde alimento microscópico que puedan ingerir, aunque soportan inanición hasta alrededor de un día y es posible que utilicen materia orgánica disuelta, a través de los tejidos. De acuerdo al concepto de estado crítico

(MAY 1974) el punto de no retorno en larvas de sardina europea y japonesa es 1,3 días (CHICHARO 1997; KIMURA *et al.* 2000).

Durante la noche, las larvas tienen movimientos verticales siendo abundantes en la superficie por mayor alimento disponible (SANTOS *et al.* 2006), también migran hacia el fondo para alejarse del estrato (Ekman) dominado por el viento y disminuir pérdidas hacia aguas fuera de la costa (OLIVAR *et al.* 2001). Es conocido que alrededor de islas oceánicas ocurre el “efecto isla” que

propicia el aumento de la biomasa planctónica, situación que también sucede alrededor de islas próximas a continentes y fuertemente influenciadas por el flujo de corrientes, en consecuencia aparecen frentes y giros entre el continente y las islas, o entre las islas, lo que propicia retención del plancton y de las larvas que lo ingieren (ALEMANY *et al.* 2006). Esta situación es frecuente en el oriente de Venezuela, especialmente al Este y el Norte de Isla Margarita, Coche y Cubagua, archipiélagos de Los Frailes, Los Hermanos y Los Testigos.

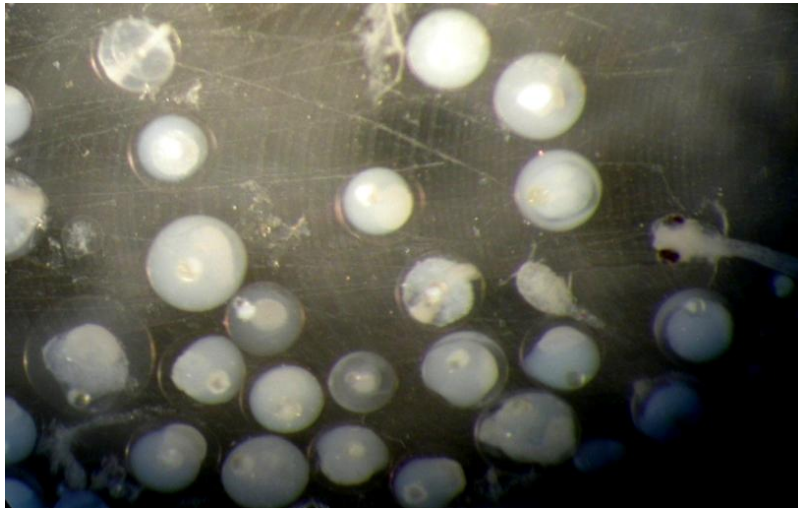


Fig. 1. Huevos de sardina *Sardinella aurita* colectados en el Este de Isla Margarita, Venezuela.



Fig. 2. Larvas de sardina *Sardinella aurita* colectadas en el Este de Isla Margarita, Venezuela.

Se conoce que las corrientes geostróficas propician o forman zonas de convergencia que favorecen la retención de larvas y prejuveniles de sardina en aguas de la plataforma (SANTOS *et al.* 2004, 2006). Esta situación es similar en el área de surgencia nororiental, la migración larval en los primeros 30-40 m disminuye su advección hacia las aguas menos productivas de sotavento o relativamente distantes de la plataforma, como es el caso de la cuenca Cariaco. Además, los juveniles iniciales y prereclutas de sardina pueden ser demersales (GÓMEZ 2015) y permanecer en aguas de la plataforma y/o ensenadas amplias, en proximidades del substrato aprovechando la disponibilidad de alimento. Además, a poca profundidad las corrientes subsuperficiales tienen dirección hacia el Este (FUKUOKA 1965, 1971; FEBRES 1974; ANDRÉS *et al.* 1979; PELEGRÍ & PADRÓN 1986; APARICIO 2003) facilitando su permanencia en las fértiles aguas de la plataforma nororiental de Venezuela, que es muy amplia, por ejemplo en el banco Los Testigos tiene 95 km de longitud, mas de 40 km de ancho y profundidad de 37 m (MALONEY 1971).

Alimentación y crecimiento de larvas, juveniles iniciales y prereclutas

Las larvas son depredadoras diurnas, en estas horas su incidencia alimentaria supera 68% (en nocturnas 7%) siendo de las mayores en los clupeidos (MOROTE *et al.* 2008). En el Mediterráneo, las larvas de 3,5 mm abren la boca e ingieren las primeras presas con tamaño < 30 μ m y al alcanzar longitud de 14,5 mm sus presas miden hasta 450 μ m. Las larvas con < 8 mm se alimentan de nauplios de copépodos, cladóceros pequeños y escaso fitoplancton; con talla > 8 mm ingieren cladóceros, copepoditos y copépodos *Oithona* y *Clausocalanus*. Así, las larvas de *S. aurita* ingieren microcrustáceos, en especial estadios larvales de copépodos, sus huevos y cladóceros (MOROTE *et al.* 2008). En Brasil, las larvas de *S. brasiliensis* tienen alimentación similar, con talla < 6 mm ingieren nauplios de copépodos (de 30-100 μ m), las larvas de 7-16 mm consumen copepoditos y copépodos hasta de 350 μ m; concluyen que las larvas pequeñas se alimentan selectivamente de nauplios y las mayores de copépodos *Oncaea* (KURTZ & MATSUURA 2001). La importancia de los nauplios como alimento inicial de sardinas está documentada (BLAXTER & HUNTER 1982; JAMES 1988; GARRIDO & VAN DER LINGEN 2014).

Las larvas de *S. aurita* con longitud ~10-12 mm forman los arcos branquiales, estas estructuras son fundamentales para las sardinas porque constituyen

su aparato de alimentación o cesta branquial; tienen branquiaspinas con denticulos, su morfología determina la talla mínima de presas que puede retener el pez, al pasar el agua por la cesta filtradora. Las larvas iniciales se alimentan de nauplios y de huevos de copépodos, pero también pueden ingerir presas más pequeñas (ciliados y células de fitoplancton desnudo). En Venezuela, es conocido que el número de branquiaspinas aumenta con la talla de la sardina, los ejemplares juveniles con talla de 20 y 75 mm tienen 40 y 70 branquiaspinas en la rama inferior del primer arco branquial y las sardinas adultas con longitud de 180 y 225 mm tienen 180 y 245 respectivamente (CERVIGÓN 1991); se menciona que tienen hasta 365 y el espacio entre branquiaspinas varía entre 1,08 y 1,72 mm (HUQ 2003). Su aumento se explica para tener más superficie filtrante y eficiencia para retener el alimento. En la sardina europea, las larvas de 20-22 mm tienen branquiaspinas que también aumentan, hasta cuando los juveniles tienen 70 mm de longitud (COSTALAGO & PALOMERA 2014).

La morfología y características de la cesta branquial cambia en las especies de sardina, pero los ítems alimenticios son parecidos, por ejemplo en Suráfrica ingieren nauplios; en California, larvas de < 5 mm comen huevos de copépodos y nauplios (hasta de 70 μ m) y también dinoflagelados, tintínidos y foraminíferos, no observados en larvas más grandes; en larvas de 10 mm predominan los nauplios y huevos de copépodo; en larvas mayores (16-25 mm) predominan copepoditos y copépodos. En la sardina del Perú, las larvas de 4-5 mm ingieren nauplios, huevos de copépodos y poco fitoplancton; en la chilena las larvas < 7 mm comen huevos de copépodos, nauplios, dinoflagelados y larvas de molusco; las larvas con > 12 mm consumen copepoditos y copépodos. Así, se concluye que las larvas de sardinas del Atlántico americano, de Europa, Suráfrica, California, Perú y Chile, tienen dieta muy similar, todas son zooplanctófagas selectivas, como se menciona (GARRIDO & VAN DER LINGEN 2014) y el fitoplancton tiene poca importancia, también comprobado en ensayos de cultivo (IGLESIAS & FUENTES 2014).

En oriente de Venezuela, las larvas de sardina (Fig. 2) quizás utilizan materia orgánica particulada o disuelta, muy abundante por el inmenso aporte del gran río Orinoco (GÓMEZ & ACERO 2020). En *Clupea harengus* y otras especies, los huevos en desarrollo absorben aminoácidos y las larvas materia orgánica

disuelta, a través del tegumento (ROSENTHAL & FONDS 1973; SIEBERS & ROSENTHAL 1977). Así, la ley de Pütter planteada a inicios del siglo XX sobre su utilización por estados larvales de organismos marinos, tiene plena vigencia (JORGENSEN 1976; SEPERS 1977).

En la sardina venezolana, este siglo comenzaron estudios sobre la edad y el crecimiento de larvas y juveniles, por la microestructura de los otolitos (sagittae) para cuantificar y medir las marcas diarias (BALZA & MARÍN, 2000; BALZA *et al.* 2001, 2006, 2007; RAMÍREZ & MARÍN 2006). En la Bahía de Mochima y Margarita, las larvas crecen 1,10 mm/día (RAMÍREZ & MARÍN 2006) y juveniles con talla entre 77 y 116 mm tienen crecimiento de 0,66 mm/día y con edad entre 82 y 122 días alcanzan talla entre 101 y 130 mm (BALZA *et al.* 2006), lo cual significa que crecen entre 1,06 y 1,23 mm/día. Estos valores son similares al citado en el Golfo de México, donde las larvas crecen 1,2 mm/día y juveniles de 40 días tienen talla de 44 mm LT (DITTY *et al.* 1994). Esta tasa de crecimiento es similar al observado en Margarita, durante el levante de larvas y juveniles de peces pelágicos, como la paguara *Chaetodipterus faber*, sus larvas crecen ~1 mm/día y son juveniles a los 30 días (GÓMEZ 1984, 1994).

Se menciona que *S. aurita* se transforma en juvenil cuando tiene entre 16 y 23 mm (DITTY *et al.* 1994, 2005), longitud similar citan en Senegal y Gambia (CONAND & FAGETTI 1971) y las larvas mayores de 12 mm están próximas al fondo en horas diurnas (CONAND 1977); *S. brasiliensis* logra el estadio juvenil a los 19 mm (MATSUURA 1975). En Venezuela, es posible que *S. aurita* alcance el estado juvenil inicial cuando tiene ~20 mm de longitud total (LT) y edad de 20 días. En los primeros estadios la tasa de crecimiento es alta, según la microestructura del otolito, método útil para larvas y juveniles (MORALES-NIN 1992).

En el oriente de Venezuela, las sardinas que desovan en el último trimestre (octubre a diciembre) cuando es más intensa la reproducción (GÓMEZ 2015), durante su periodo larval (17 a 20 días) crecen 1 mm/día, igual crecimiento tienen los juveniles iniciales (otros 40 días de vida) hasta cuando alcanzan talla de 50-60 mm, siendo prereclutas. Hasta esta longitud, la sardina tiene alimentación selectiva de zooplancton, ingiere principalmente copépodos (OROPEZA 1984) y presas presentes en las proximidades del sustrato (por ejemplo, misidáceos y copépodos bentónicos) porque estos juveniles tienen hábitos demersales (GÓMEZ

2015). En varias ocasiones, en la costa este de isla Cubagua, en profundidad que supera los 15-20 m con fondos arenofangosos, se observan grandes manchas de sardinas pequeñas desplazándose lentamente sobre el sustrato, en donde están presentes inmensas cantidades de misidáceos.

Las sardinas juveniles demersales (prereclutas) son depredadas por peces bentónicos entre otros, tiburones de talla pequeña, como la viuda amarilla *Mustelus higmani* en Margarita (TAGLIAFICO *et al.* 2015) que abunda en la costa norte de la Península de Macanao, donde se captura por pescadores (MARVAL & CERVIGÓN 2009) en sitios que superan los 100-200 m de profundidad (CERVIGÓN & GÓMEZ 2018) donde también están presentes peces de gran importancia comercial, como pargos (Lutjanidae), meros (Serranidae), catalanas (Priacanthidae), merluzas (Gadiformes) y tiburones ángel del género *Squatina*. Estas especies se encuentran sobre la plataforma en fondos fangosos, arenosos y/o calcáreos (FROESE & PAULY 2020) y pueden alimentarse de las sardinas juveniles que viven próximas al sustrato. Luego, los prereclutas de sardina comienzan a agregarse y exploran áreas más distantes del fondo, su alimentación cambia de selectiva a principalmente por filtración. Las sardinas con talla de ~70 mm, se asocian formando grandes cardúmenes que se alimentan en las aguas superficiales, en áreas donde ocurren proliferaciones masivas de fitoplancton, por causa de la surgencia durante los primeros meses del año y en los meses finales pueden aproximarse a las lagunas costeras.

Alimentación y crecimiento de reclutas y adultos de *S. aurita*

En estudio sobre alimentación de sardinas con longitud entre 120 y 230 mm; en los estómagos se diferenciaron 150 formas de fitoplancton, predominando las diatomeas (93,8 %) representadas por 20 géneros y 78 especies, los dinoflagelados por 29 especies y tres cianobacterias (CELLAMARE & GÓMEZ 2007). Las diatomeas *Pseudonitzschia seriata*, *Thalassionema nitzschioides* y *Thalassiosira* spp. son el alimento dominante (Fig. 3), el dinoflagelado *Exuviaella baltica*, es eventual; los zooplanctontes frecuentes son los copépodos (94%), el sergéstido *Lucifer faxoni* y los cladóceros *Evadne* y *Podon*; en la ocurrencia numérica predominaron *P.seriata*, *Thalassiosira* spp., *T. nitzchioides* y *R. setigera*. Además, se observaron diatomeas bentónicas, isópodos, anfipodos, briozoos y espículas de esponjas, sugiriendo que se alimenta de bentos, cuando el

fitoplancton escasea en el pélagos. La sardina *S. aurita* es planctófaga oportunista, los preadultos y adultos se alimentan de fitoplancton (CELLAMARE & GÓMEZ 2007) siendo escaso el zooplancton. En estudios previos no identificaron las especies o grupos, citan que se alimenta de fitoplancton (GARCÍA *et al.* 1985; CALDERA *et al.* 1988; HUQ 2003). Con base en principales vías tróficas del ecosistema pelágico, la Fig. 4 muestra el esquema alimenticio simplificado de *S. aurita* en Venezuela.

En sardinas de Suráfrica y el Perú, los juveniles y adultos son fitófagos, su dieta principal es la diatomea *Chaetoceros*; en California, se considera zooplanctófaga, pero en áreas con surgencia fuerte, su alimento es el fitoplancton; pero cuando es débil, abunda el zooplancton (BLAXTER & HUNTER 1982). En Suráfrica, las sardinas juveniles ingieren grandes cantidades de fito y zooplancton; en el Golfo de California, los copépodos y larvas de braquiuros son la dieta de juveniles, pero las adultas se alimentan de fitoplancton

(GANIAS *et al.* 2014). Pocos estudios citan que consuman zooplancton (McFARLANE *et al.* 2010). En la sardina europea, investigaciones recientes concluyen que las adultas son filtradoras (BODE *et al.* 2004; GARRIDO *et al.* 2007; NIKOLIUDAKIS *et al.* 2012, 2015; COSTALAGO & PALOMERA 2014).

Con relación al crecimiento y edad de la sardina venezolana, el estudio inicial fue por lectura de escamas, concluyen que *S. anchovia*, al primer año alcanza 137 mm LT, pero otras sardinas, consideradas una segunda especie alcanzan 170 mm; en ese orden, al segundo año tendrían 168 y 199 mm (HEALD & GRIFFITHS 1967). Utilizando otolitos se concluye que sardinas de un año tienen entre 115-120 mm de longitud y 135 a 140 mm, a los dos años (GONZÁLEZ 1985), ambos trabajos citan captura de sardinas de hasta cinco años. Estos estudios, están lejos de la realidad, *S. aurita* es la especie que se explota en Venezuela, en su área de distribución las tallas pueden diferir, pero los estudios genéticos no

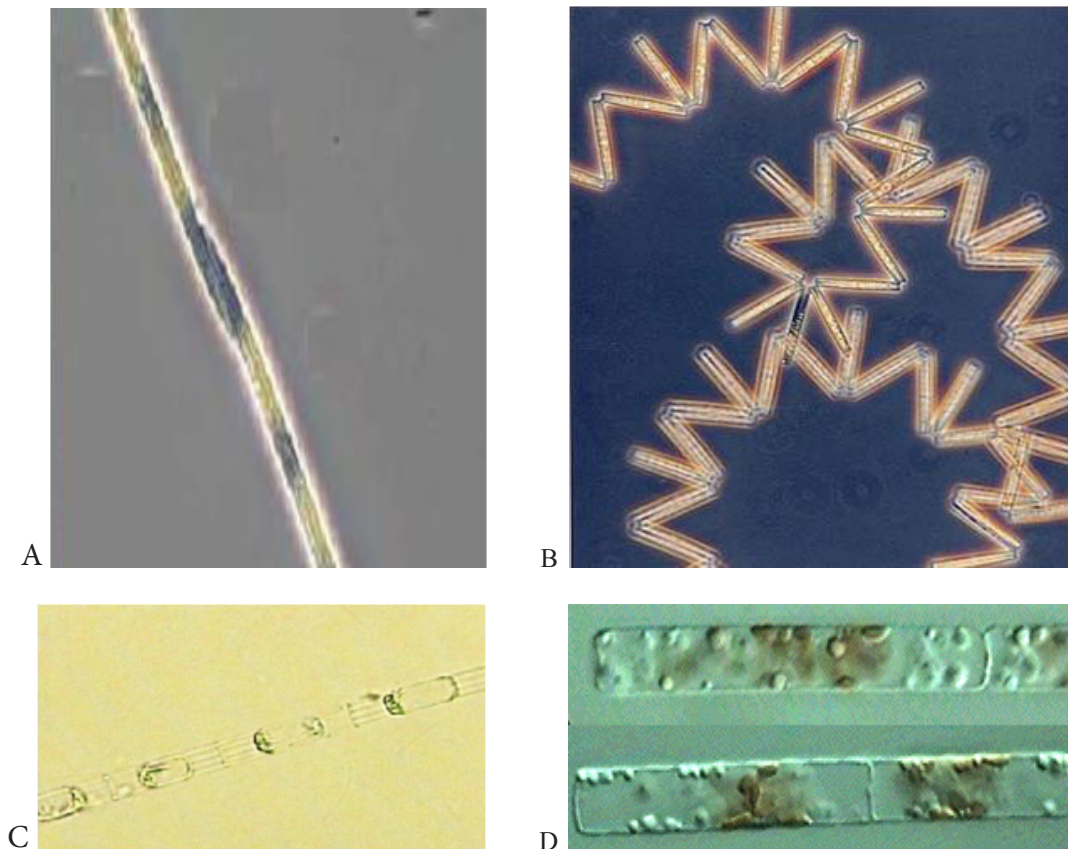


Fig. 3. Principales diatomeas que consumen juveniles y adultos de sardina *S. aurita* en Venezuela. A. *Pseudonitzschia seriata*. B. *Thalassionema nitzschioides*. C. *Skeletonema costatum*. D. *Leptocylindrus danicus*. (Fotografías Dra. M. Cellemare).

indican gran diferencia poblacional (DE DONATO *et al.* 2005). Las sardinas con edad de un año no alcanzan las tallas antes citadas y menos aún que alcancen longitud de 135-140 mm al segundo año. Las estimaciones con base en escamas y otolitos indican un crecimiento lento, mientras que las progresiones modales señalan que es rápido (MENDOZA *et al.* 2003). Es reconocido que en su primer año de vida, la sardina alcanza una longitud alrededor de 20 cm (FREÓN & MENDOZA 2003; FREÓN *et al.* 2003; GÓMEZ 2018).

También, utilizaron el desplazamiento de las tallas para estimar crecimiento, HAUGEN (1969) lo considero rápido en el primer semestre del año y estancamiento entre julio y octubre; sus datos fueron trabajados por ETCHEVERS (1974) quien calcula que las modas se desplazan 10-15 mm/mes entre febrero y junio, creciendo entre 40-60 mm y luego ocurre detención, estima que al primer año la sardina tiene entre 154,5 y 172,4 mm LT y a los dos años entre 202,1 y 208,1 mm. Durante 1956 y 1973, las curvas de frecuencia muestran que en las modas la progresión mensual fluctúa entre 1 y 14 mm, las mayores entre mayo-noviembre y las sardinas crecieron de 134 a 190 mm (ETCHEVERS 1974). Otros estudios citan menor crecimiento, en 1982-1983

la talla se desplazó de 130 a 150 mm entre marzo y julio (RAMÍREZ & HUQ 1986), es decir 20 mm en cuatro meses (0,17 mm/día). También se cita que juveniles con talla entre 90 y 135 mm crecen 0,20 mm/día y alcanzan 195 mm al año de edad (BARRIOS 2002). Entre 1967-1989 las progresiones modales indican que a los seis meses, la sardina tiene 100 mm y es la talla de reclutamiento (MENDOZA *et al.* 2003). Entre el reclutamiento y la biomasa, ocurre un desfase de 5-6 meses, es el tiempo requerido para lograr la talla media de madurez (Lm 50%) estimada en 20 cm (FREÓN *et al.* 2003). Estos valores de crecimiento calculados en Venezuela, pueden considerarse bajos, porque en el Mediterráneo *S. aurita* alcanza talla de ~130 mm a los ~ cuatro meses de edad, según figura (TSIKLIRAS *et al.* 2005).

También, el crecimiento de juveniles fue estimado con las marcas diarias en otolitos, las sardinas con longitud de 50-60 mm crecen ~ 0,60 mm/día (BALZA *et al.* 2006) y en seis meses aumentan 108 mm, entonces a los 8-9 meses de edad tendrían talla de ~168-170 mm LT; después la tasa de crecimiento es menor ~ 0,20-0,25 mm/día, según progresión modal (RAMÍREZ & HUQ 1986; BARRIOS 2002; BARRIOS *et al.* 2010) y en los siguientes 3-4 meses, crece solamente 24-30 mm. Así, al cabo

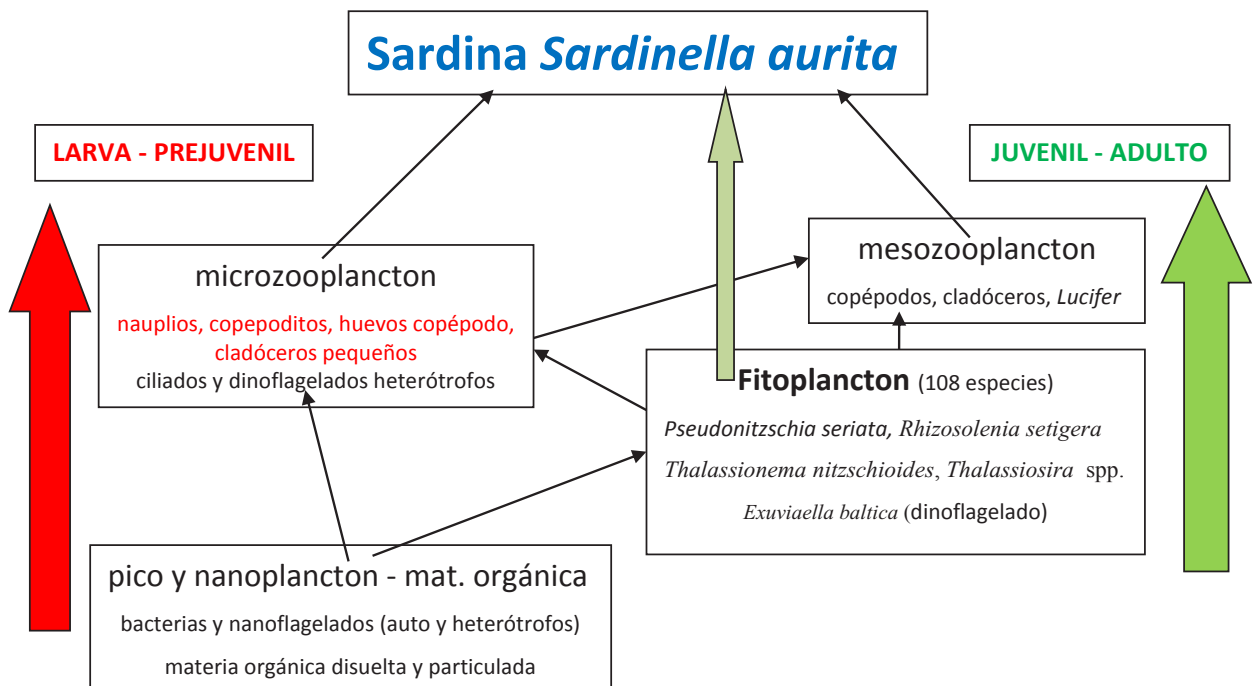


Fig. 4. Vías tróficas principales en el pélagos superficial del nororiente de Venezuela y alimentación de la sardina *S. aurita* en estadios de larva y prereclutas (selectivos), reclutas y adultos (filtradores).

del primer año la sardina tiene entre 192 y 198 mm LT (Fig. 5) siendo coherente con los estimados de talla para sardinas con un año de edad, que se menciona alcanza entre 19,5 y 20 cm (BARRIOS 2002; FREÓN *et al.* 2003; MENDOZA *et al.* 2003; BARRIOS *et al.* 2010).

En relación al reclutamiento en la pesquería, se cita que ocurre a los seis meses de edad cuando la sardina tiene 100 mm (MENDOZA *et al.* 2003). Pero según los estimados de crecimiento antes citados, el reclutamiento sucede alrededor de los cuatro meses de vida. Asimismo, las sardinas con edad de 8-9 meses tendrían 168-170 mm de longitud (Fig. 5) alcanzando la talla media (Lm 50%) de reproducción de ≤ 17 cm LT (REYES 1981; RAMÍREZ & HUQ 1986; KORTNIK 2005; KORTNIK & POSADA 2006).

En la Tabla 1, se muestra el crecimiento (mm/día) de *S. aurita* en Venezuela, el Golfo de México y el Mediterráneo, en la última columna aparece el aumento diario calculado de valores citados en la literatura. Durante el periodo larval (17-20 días) y juvenil inicial (hasta 60 días de vida) su crecimiento es ~ 1 mm/día (DITTY *et al.* 1994; RAMÍREZ & MARÍN 2006); entre los tres y ocho meses, el crecimiento de juveniles es $\sim 0,66$ mm/día (BALZA *et al.* 2006) y durante los últimos cuatro meses del primer año, su crecimiento es $\sim 0,20$ - $0,25$ mm/día según progresión modal (RAMÍREZ & HUQ 1986; BARRIOS 2002; BARRIOS *et al.* 2010). Por lo cual, al

finalizar su primer año la sardina tiene entre 192 y 198 mm LT (Fig. 5) y completado su ciclo de vida.

Reproducción, desove intensivo y causas de la abundancia de sardina

En relación con la talla mínima de madurez, en el golfo de Cariaco se obtuvieron sardinas de 134 mm ya maduras sexualmente (SIMPSON & GONZÁLEZ 1967), aunque se cita madurez a 115 mm (D'SOUZE 1981). En el Sureste de Margarita, las tallas mínimas fueron 136 y 141 mm en machos y hembras (KORTNIK 2005). Otros estudios citan que la reproducción inicia a los 15 cm (GUZMÁN *et al.* 1999; FREÓN & MENDOZA 2003).

Con respecto a la talla media de madurez (Lm 50%) de *S. aurita*, el primer trabajo fue realizado con sardinas de Sucre (1956) y concluye que es 195 mm (FAO 1963); en décadas de 1980 y 1990 se estimó en 169 mm (RAMÍREZ & HUQ 1986) y 198 mm (GUZMÁN *et al.* 1998). Con datos de 11 años (1956-1965) varió entre 166 y 247 mm con promedio 184 mm (HUQ & RODRÍGUEZ 1988); en 1997 con sardinas del Golfo de Santa Fe, Península de Paria y Margarita, se estimó en 195 mm (GUZMÁN *et al.* 1999; GUZMÁN & GÓMEZ 2000). Con ejemplares colectados entre 1956 y 1989 se estimó en 19,7 cm (20 cm) (FREÓN *et al.* 2003; FREÓN & MENDOZA 2003). En Margarita, citan entre 19,83 y 20 cm (MENDIALDÚA 2004;

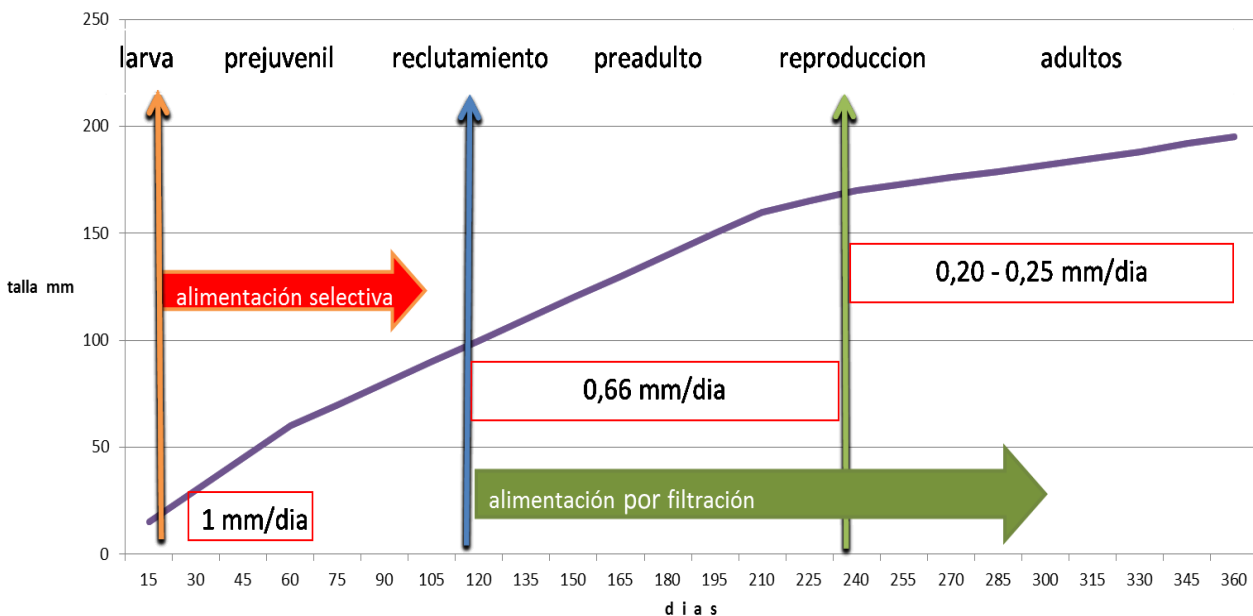


Fig. 5. Ciclo de vida de *S. aurita* en el nororiente de Venezuela. Las flechas verticales muestran los días de los diferentes estadios y su crecimiento diario en recuadro. Las flechas horizontales muestran el tipo de alimentación en su primer año de vida y la línea sólida su crecimiento.

GASSMAN 2005; TAGLIAFICO 2005) pero más de 75% de la sardina muestreada, había alcanzado la madurez (TAGLIAFICO *et al.* 2008).

Los trabajos que concluyen que la Lm 50% de la sardina son ~ 19,5 o 20 cm tienen igual falencia, que se explica por muestreos defectuosos, al utilizar sardinas capturadas por las artes de pesca comerciales, obteniendo ejemplares de las tallas más comunes en las caladas y casi siempre se excluyen sardinas de las tallas menores. Por lo cual, si la mayoría de material estudiado corresponde a sardinas que habían alcanzado la madurez

(TAGLIAFICO *et al.* 2008), es de esperar que la talla media tenga un marcado sesgo. El valor real o verdadero de la Lm 50% se obtiene cuando sardinas de otras tallas (Fig. 6) tienen igual oportunidad en el estudio (GÓMEZ 2006b, 2018).

En Margarita, otro estudio concluye que la Lm 50% de la población sardinera es entre 158 y 162 mm LE (longitud estándar) y la talla de 17 cm LT (=166 LE) garantiza la reproducción de la especie (KORTNIK 2005; KORTNIK & POSADA 2006). En el Atlántico oriental, en Ghana (África occidental) la talla media de madurez de

Tabla 1. Crecimiento estimado (mm/día) de sardina *S. aurita* en Venezuela, Golfo de México y el mar Mediterráneo (Fuente GÓMEZ 2018).

Autor	Método	Talla 1 año cm	Crecimiento citado mm	Crecimiento mm/día
HEAD & GRIFFITHS 1967	Escamas	13,7 17,0		0,37 0,46
HAUGEN 1969	Modas (estima de Etchevers 1974)	15,4 a 17,2		0,42 - 0,47
ETCHEVERS 1974	Modas		En-Abr: 14/mes My-Nov: 56mm	0,47 0,31
GONZÁLEZ 1984	Otolito	11,5 - 12,0		0,31 - 0,33
RAMÍREZ & HUQ 1986	Modas		130 a 150mm /4meses	0,17
BARRIOS 2002	Modas	19,5		0,53
FREÓN <i>et al.</i> 2003	Modas	20		0,55
MENDOZA <i>et al.</i> 2003	Modas		100 mm 6 meses	0,55
BALZA & MARÍN 2000	Microestructura Sagitta		Larvas al nacer	0,32
BALZA <i>et al.</i> 2006	Microestructura Sagitta ARN/ADN		Juveniles talla <130 mm	0,66
RAMÍREZ & MARÍN 2006	Microestructura Sagitta		Larvas Talla <15,9mm	1,10
BALZA <i>et al.</i> 2007	Microestructura Sagitta		Larvas talla < 17 mm	0,60-0,69
BARRIOS <i>et al.</i> 2010	Modas		8,58 mm/mes	0,29
DITTY <i>et al.</i> 1994 (México)	Observaciones en vivo		Larvas y juveniles	1,1 - 1,2
DULCIC 1998 (Mediterráneo)	Microestructura otololito		Larvas	0,72

S. aurita es 16,7 cm los machos y 17,1 cm las hembras (QUAATEY & MARAVELIUS 1999); en el mar Mediterráneo (Túnez) es 14,3 cm (GAAMOUR *et al.* 2004); en el mar Egeo es 15,5 cm (machos) y 16,8 cm en hembras (TSIKLIRAS & ANTONOPOULOU 2006) y en el Adriático es 15,8 cm (machos) y 16,6 cm las hembras (MUSTAC & SINOVCIC 2012). En estos estudios, la talla media de madurez es similar a la determinada en Margarita por KORTNIK (2005). A pesar de la diferencia geográfica, resultados similares en África, el Mediterráneo y Venezuela, se explican por la relación genética entre poblaciones, encontrándose que las sardinias venezolanas tienen más relación con *S. aurita* del Mediterráneo, que con la africana (DE DONATO *et al.* 2005). En Venezuela, se concluyó que los fenotipos electroforéticos de *S. aurita* y *S. brasiliensis* son idénticos, siendo la misma especie (MONTERO & PÉREZ 1981).

En el país, oficialmente se acepta que la talla media de madurez (Lm 50%) de la sardina son ~20 cm LT, en consecuencia un manejo pesquero apropiado debería establecer talla de captura superior a 20 cm, lo cual equivale a impedir la pesca en el Golfo de Cariaco, Oeste de la Península de Araya y el Golfo de Santa Fe, además de reducción de las capturas en el área norte de su distribución (FREÓN & MENDOZA 2003). En realidad, su aplicación significaría prohibir la pesca de sardina en Venezuela, porque la mayoría de las tallas medias anuales de las capturas entre 2002 y 2013 en el Sureste de Margarita y las obtenidas (2013 a 2016) en Nueva Esparta, son inferiores a 20 cm (GÓMEZ 2018). Si la Lm 50% de la sardina fuera 20 cm LT, el principal recurso pesquero nacional se habría agotado en el siglo pasado, como se planteó hace 60 años (FAO 1963).



Fig. 6. Sardinias *S. aurita* de 16 cm (hembra con gónada madura) y de 12 cm LT de la Isla Margarita, Venezuela.

La captura nacional de sardina disminuyó acusadamente a partir de 2005 (GÓMEZ 2006b, 2007) comenzando una crisis sardinera (GÓMEZ *et al.* 2008). En estos años también se concluyó que la talla de primera madurez de la sardina es 20 cm (GASSMAN *et al.* 2008) y para recuperar el recurso sugieren incrementar la talla de captura hasta 20 cm y establecer veda el primer semestre anual (GASSMAN *et al.* 2012). En 2013, las autoridades pesqueras, aumentan a 19 cm la talla de captura y veda (Gaceta Oficial 40308 de 4/12/2013). Sin embargo, en 2020 las capturas no recuperan niveles previos a la crisis, lo cual debería ocurrir al cabo de los primeros años de implementar las medidas. Reciente estudio concluye que no ocurrió sobrepesca de sardina en Margarita y cuestiona las medidas de manejo, porque afectan amplios sectores de la población nacional, que la consumen (GÓMEZ 2018).

Con respecto a la veda, la sardina desova durante todo el año, pero en el periodo octubre-diciembre es más intensa la reproducción, por la mayor abundancia de huevos en el plancton (GÓMEZ 2015). Lo que tiene sentido ecológico, porque el desove debe ser anterior al proceso de surgencia y también desde el punto de vista de la permanencia o “conservación” de los huevos y larvas de sardina en el área, porque en los meses finales del año, especialmente entre octubre y noviembre es menor la intensidad del viento e incluso predominar vientos del sur o el suroeste. Es decir, ocurre menor advección de huevos y larvas hacia áreas periféricas menos productivas del oeste y menos alimento a disposición de las larvas, lo que afectaría el reclutamiento. Así, es de gran importancia que los huevos y larvas no salgan del área donde ocurre la surgencia fuerte, que es justamente sobre la plataforma nororiental y delimitada al sur por las Penínsulas de Paria y Araya, al norte por los Archipiélagos de Los Frailes y Los Testigos y al oeste por las islas Margarita, Coche, Cubagua, en donde se presentan los focos o plumas de aguas surgentes. El límite extremo donde se encontraron sus huevos fueron 56 km al norte de Margarita (LÓPEZ 1972). Asimismo, es reconocido que la reproducción de *S. aurita* es afectada por la temperatura del agua, que cuando aumenta, abundan sus huevos (SABATÉS *et al.* 2006), lo cual también se aplica a la sardina venezolana, pues la mayor abundancia de huevos es durante el último trimestre anual (octubre a diciembre), cuando la temperatura del agua alcanza valores más elevados (GÓMEZ 2015).

En síntesis, durante su periodo larval (16-20 días) su alimentación es particulada (selectiva) ingiriendo

zooplancton, crecen ~ 1 mm/día, al igual que los juveniles iniciales (otros 40 días) que se alimentan de presas cercanas al sustrato, porque tienen hábitos demersales (GÓMEZ 2015) siendo consumida por depredadores bentónicos. Cuando alcanza ~ 70 mm forman cardúmenes y exploran hábitats más distantes del sustrato y cambia sus hábitos alimentarios, estos juveniles (reclutas) y los adultos, son filtradores como todas las especies de sardina. Los cardúmenes se desplazan activamente buscando áreas con abundancia de fitoplancton. En su primer año de vida la sardina tiene entre 192 y 198 mm de longitud y cumple su ciclo vital. A los dos años de edad tiene longitud de 24 cm y en los tres años siguientes crece un cm (FREÓN *et al.* 2003a), se cita que vive cinco años (HEALD & GRIFFITHS 1967; FREÓN *et al.* 2003a), aunque se menciona hasta 10 años (GONZÁLEZ 1985). En el Atlántico de Estados Unidos, alcanza los seis años (JOHNSON & VAUGHT 1986).

En el nororiente de Venezuela, *S.aurita* vive atrapada de manera relativamente pasiva durante los primeros estadios de vida, por las corrientes geostróficas subsuperficiales hacia el Este, en los estadios juveniles (reclutas), preadultos y adultos son muy activos buscando áreas próximas a la costa con abundancia de fitoplancton, para alimentarse. La explicación ecológica reside en que su población abunda por la relativa fertilidad de las aguas, que proporciona los nutrientes para el crecimiento exponencial del alimento para larvas, juveniles y adultos, el aporte de materia orgánica por el Orinoco y plataforma continental amplia, con presencia de islas y archipiélagos (GÓMEZ & ACERO 2020). Pero, si la fertilidad acuática disminuye, como ocurrió desde 2005 hasta 2014, la sardina es afectada y disminuye su población, como recurso pesquero.

Explicación de crisis sardinera, pesca y futuro del recurso en Venezuela

Crisis sardinera: las sardineras hacen parte de los peces “pequeños pelágicos” de gran importancia en la trama trófica (PIKITCH *et al.* 2014) abundan en los ecosistemas de surgencia, donde explotan el plancton (NIKOLILOUDAKIS *et al.* 2015). Se caracterizan porque al crecer, cambian su alimentación de particulada a filtradora (JAMES 1988; VAN DER LINGEN *et al.* 2006; GARRIDO *et al.* 2007). Su ciclo de vida corto y dependencia alimentaria del plancton, posibilitan su respuesta rápida a los cambios oceánicos, por lo cual sus biomazas tienen fluctuaciones (ALHEIT *et al.* 2009). Las poblaciones de sardina tienen ciclos de abundancia y escasez, esta dinámica aparece

en registros sedimentarios de California, desde antes que comenzara la explotación humana, considerándose que factores ambientales impulsan los colapsos sardineros (DEYLE *et al.* 2013).

Para entender las causas ecológicas de la crisis sardinera iniciada en 2005 (GÓMEZ 2006a, 2006b) es necesario explicar de manera general los dos tipos de surgencia: la costera y la de rizo, que quizás también ocurre en el país. La primera ocurre en proximidades de la costa, es un fenómeno oceanográfico por el cual afloran aguas que ascienden desde una profundidad variable, que generalmente supera 100 m para reemplazar las aguas superficiales que fueron desplazadas horizontalmente (transporte Ekman) por la acción de los vientos Alisios del Nordeste que se desplazan de Este a Oeste, a lo largo de la costa. Las aguas que ascienden tienen mayor concentración de nutrientes y menor temperatura que las desplazadas. La surgencia de rizo ocurre en el mar abierto, lejos de la costa. El efecto del viento sobre grandes superficies de océano por la fricción o raspado horizontal, causa o propicia una divergencia del transporte Ekman que es balanceado o compensado por un transporte vertical muy lento. En California y Perú-Chile, donde ocurre con amplitud el rizo del viento, el ascenso de volumen de agua es comparable o superior, al asociado con la surgencia costera (DEVER *et al.* 2006). Se menciona que en el nororiente de Venezuela, hacia medio año aguas afuera de la costa, ocurre surgencia durante algunas semanas (RUEDA 2012), quizás relacionada con el rizo del viento.

La producción biológica resultante en cada tipo de surgencia, es diferente: en la costera cuando es intensa (fuerte) favorece al fitoplancton de mayor tamaño (Fig. 7), mientras que en la surgencia débil (poco intensa) como la ocasionada por el rizo del viento, se favorece al fitoplancton de talla pequeña. Ocurre así, porque en el fitoplancton la demanda de nutrientes depende del volumen celular y la entrada máxima del nutriente al interior de la célula depende de su superficie. Por lo cual, las células pequeñas con una relación superficie-volumen elevada, tienen ventaja competitiva en ambientes con escasez de nutrientes (MARGALEF 1978; FALKOWSKI & OLIVER 2007); mientras que en ambientes con exceso de nutrientes, como las surgencias costeras fuertes o intensas, se favorece al fitoplancton con las tallas más grandes (MOLONEY & FIELD 1991).

La variabilidad temporal de los dos tipos de surgencia controla la producción del plancton pequeño o grande,

afectando las poblaciones de los pequeños pelágicos, planctívoros. Por ejemplo, en el Pacífico la sardina desova aguas afuera, lejos de las surgencias costeras (CHECKLEY *et al.* 2000), los juveniles y adultos tienen una cesta branquial fina para retener partículas planctónicas de hasta 10 micras; en comparación con la anchoa (engráulido) que desova cerca de la costa y tiene una cesta branquial para capturar presas mayores. Lo cual, parece que también ocurre con la sardina venezolana que desova en aguas de la plataforma cerca de la costa, los juveniles y adultos ingieren principalmente fitoplancton (diatomeas) de tallas relativamente grandes.

Los conceptos mencionados pueden aplicarse a otras regiones con afloramiento, pero los efectos de la surgencia costera y la de rizo, varían según las condiciones específicas en cada área. En el hemisferio sur, la latitud y la fuerza de Coriolis tienen influencia significativa y la surgencia aguas afuera, es tres veces mayor que en la corriente de California, por lo cual en el Perú los planctontes son grandes y causan que predomine el engráulido *Engraulis ringes*, que ingiere plancton de más tamaño (VAN DER LINGEN *et al.* 2006). Estos ejemplos demuestran como un mecanismo físico actúa en los peces, relacionando la producción de sardina con los cambios ambientales a escala interanual o durante décadas (RYKACZEWSKY & CHECKLEY 2008).

En el nororiente de Venezuela, cuando las surgencias son intensas (fuertes) favorecen al fitoplancton de mayor tamaño, el cual es apropiado para la sardina, especialmente para los juveniles, cuando cambian su alimentación de selectiva a filtradora (GÓMEZ, 2015). En los años de crisis sardinera, la surgencia fue débil en intensidad por el debilitamiento de los Alisios que impulsan la surgencia (TAYLOR *et al.* 2012; PINCKNEY *et al.* 2015). Lo cual incidió en la fertilidad marina (GÓMEZ

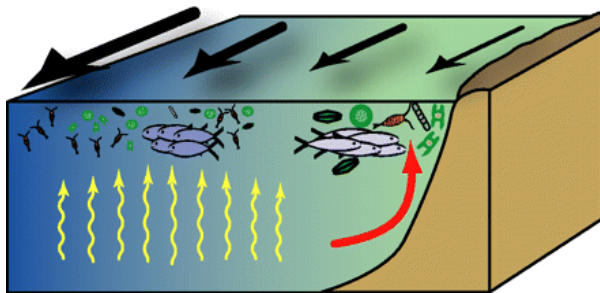


Fig. 7. Esquema de los dos tipos de surgencia, la costera más intensa propicia un fitoplancton de mayor talla, mientras que la surgencia débil y la de rizo lejos de la costa favorece la abundancia de fitoplancton con menor tamaño (Figura en RYKACZEWSKY & CHECKLEY 2008).

et al. 2012; GÓMEZ & BARCELÓ 2014; GÓMEZ 2015, 2016) favoreciendo al fitoplancton de talla pequeña, que es inapropiado como alimento para los reclutas y adultos, que en consecuencia casi colapsaron.

En la Estación Cariaco (oriente de Venezuela) durante el periodo 1996-2008 disminuyó la intensidad de la surgencia, ocurriendo cambios en el fitoplancton que varió de diatomeas grandes a pequeñas, durante la primera década del siglo XXI (ASTOR *et al.* 2013). Entre 1996 y 2010, el microplancton (talla >20 micras) disminuyó y las diatomeas grandes redujeron cuatro veces su abundancia, sugiriendo reorganización del fitoplancton, con aumento de las tallas pequeñas como respuesta a la menor intensidad de la surgencia (PINCKNEY *et al.* 2015). Entonces, es posible plantear que el predominio de formas pequeñas en el fitoplancton, fue factor importante de la crisis sardinera local. Al disminuir la biomasa de la sardina, los fitoplanctontes de pequeño tamaño fueron consumidos por un zooplancton también caracterizado por las tallas pequeñas, explicando su mayor abundancia durante la crisis sardinera, como se determinó en serie de tiempo de 16 años en el Sureste de Margarita (Fig. 8) y verifica el cambio de régimen ecológico (GÓMEZ 2018a, 2019). Hay consenso en que las fluctuaciones de biomasa de los pequeños pelágicos, ocurren por la trama trófica (SCHWARTZLOSE *et al.* 1999; VAN DER LINGEN *et al.* 2006; AYÓN *et al.* 2011).

La crisis sardinera venezolana no la ocasionaron los pescadores, por sobreexplotación o sobrepesca como se cita (GONZÁLEZ *et al.* 2007; RUEDA 2012; MENDOZA 2015; RUEDA *et al.* 2017) sino que tuvo causas ecológicas (GÓMEZ 2006b, 2007, 2015, 2016; GÓMEZ *et al.* 2008, 2012, 2014; GÓMEZ & BARCELÓ 2014) que propiciaron un cambio de régimen verificado por serie de tiempo del mesozooplancton (GÓMEZ 2018a, 2019). La debilidad de los Alisios durante más de una década, varió la composición del fitoplancton (ASTOR *et al.* 2013; PINCKNEY *et al.* 2015) y en general del plancton. En consecuencia ocurrió fluctuación en la abundancia de sardina.

Pesca de sardina y su futuro: las pesquerías mundiales colapsarán en 2048 (PAULY & ZELLER 2017) y por la pesca industrial “pequeños pelágicos” como la sardina, están casi agotados (LLUCH-BELDA *et al.* 1989). A comienzos de siglo constituyeron 33% de la pesca, pero en 2018 fueron 20,6% (FAO 2020). Pronto se consumirán directamente (PAULY 2009) lo que en Venezuela es situación actual, por su precio, la sardina es alimento importante de numerosas personas.

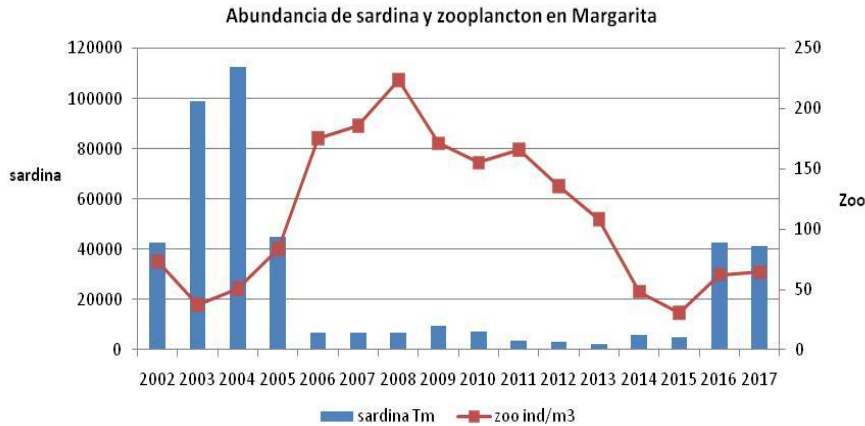


Fig. 8. Captura de sardina (toneladas) y abundancia de zooplancton (ind/m³) en isla Margarita, Venezuela (GÓMEZ, 2019). Se observa cambio de régimen entre 2005 y 2015.

En 2017 se cumplieron 90 años del inicio de la captura de sardina, lo cual sorprende, porque estuvo sin regulación durante ~ 50 años y pronosticaron su agotamiento en 1993 (FAO 1963). En 1950 comienza registro de capturas, que fluctuaron entre 84.000 y 47.500 t hasta 1973, faenaban 194 chinchorros y activas 12 fábricas. En 1974, la primera regulación pesquera estableció talla mínima de captura de 15 cm LT (juveniles) y podía extraerse hasta 40% de sardinas con longitud menor. Lo cual es inexplicable, porque desde 1963 estimaron la talla media de madurez del recurso (Lm 50%) en 19,5 cm. La talla de pesca, al ser inferior a la reproductiva, fundamentó que pronosticaran su desaparición (FAO 1963).

Entre 1974 y 2000 la pesca fluctuó entre 22.835 t y 186.060 t en 1998. En el presente siglo, se afirmó subexplotación de la sardina (GUZMÁN 2000; FREÓN & MENDOZA 2003) con capturas posibles entre 160.000 y 470.000 t/año (MENDOZA & GUZMÁN 2000). También, se incrementan las actividades con sardina, funcionaban 121 empresas (7 enlatadoras tradicionales, 25 medianas y pequeñas, 12 de congelación, 32 picadoras y 45 de salado-ahumado) que utilizaban 140.000 t/año, incluyendo para carnada y el consumo directo (GASTÓN 2003). En el lapso 2000-2005 las capturas variaron desde 73.534 t hasta 200.232 t en 2004, año de la captura máxima. En 2005 la pesca disminuyó $\sim 50\%$ comparada con 2003-2004, fue inicio de la crisis y capturas < 50.000 t/año, durante una década (GÓMEZ 2018), faenaban 246 artes. En 2006, se aumenta a 17 cm la talla de pesca, que disminuyó a 36.157 t en 2008, faenaban 294 artes. Desde 2014 se aplica la ordenanza vigente, establece

veda (tres meses) y aumentó a 19 cm la talla de captura, ese año se pescaron 48.777 t y 91.565 t en 2017, cuando operaban en total 357 artes, entre ellos 115 cercos o máquinas de argolla (purse seines) en Sucre. Entre 2015 y 2017 ocurrió recuperación moderada de la pesca, porque la fertilidad acuática aumentó desde 2014, por mayor concentración de nutrientes (nitratos), clorofila *a* y producción primaria (GÓMEZ 2016), a diferencia de años previos (GÓMEZ & BARCELÓ 2014).

La talla mínima de captura (19 cm) establecida desde 2014, es menor a la talla media de reproducción aceptada (20 cm), siendo incoherente y no ecosistémica. Su aplicación afecta a pescadores, fábricas de enlatado, empresas y consumidores que adquieren cantidades de sardina, por su precio asequible. También establece veda de tres meses, cuestionada, porque estudio de larga duración (11 años) sobre la abundancia de huevos de sardina, indica que en el último trimestre anual (octubre-diciembre) tienen mayor actividad reproductiva (GÓMEZ 2015) y conforme con estudio que concluye que la sardina tiene más cantidad de lípidos, seis meses después de la surgencia (FREÓN *et al.* 2003) y evidente en sardinas con talla ≥ 17 cm (TORNES *et al.* 1971). La verdadera talla media de reproducción de la sardina venezolana es ≤ 17 cm (GÓMEZ 2018) como en *S. aurita* del Atlántico occidental (mar Mediterráneo y África). Por lo cual, en Venezuela la talla de captura de la sardina debería ser 18 cm.

Las capturas tienen gran variación (NASCIMENTO & ROJAS 1971) por estadísticas no confiables (GUZMÁN *et al.* 2003) y capturas no registradas (RUEDA *et al.*

2017). En todos los países las estadísticas pesqueras son incompletas (PAULY & ZELLER 2017). Con las cifras de captura de sardina obtenidas de FAO (<http://www.fao.org/fi/statist/>) y Fish Base (FROESE & PAULY 2020) entre 1950 y 2017 se capturaron 4'386.758 t en Venezuela, siendo inferiores a las de *S. brasiliensis* en Brasil. Entre 2000 y 2017, la captura nacional fueron 1'374.900 t, que constituyen 19,9% de la pesca mundial de la especie (6'909.653 t), en su mayoría utilizada para elaborar harina. En ese lapso, la captura sardinera nacional represento 7,19% de la pesca de *Sardina pilchardus* en Europa (19'126441 t) muy apreciada como alimento. A comienzos de siglo, la industria enlatadora considero que el recurso local tenía importancia mundial (GASTÓN 2000), sin embargo, desde 1934 la sardina sostiene una importante industria conservera y ahora suministra alimento directo, al país. Se tiene la suerte de tener una riqueza pesquera modesta, pero única en el mar Caribe (GÓMEZ 1996, 2001).

En Nueva Esparta, la sardina se captura únicamente con chinchorros, desde 1950 se utilizan motores. El arte en longitud supera los 1000 m, consta de copo (saco) y dos mangas laterales, su altura alcanza 20-22 m. Los pescadores capturan la sardina muy cerca del borde costero, es pesca no agresiva, porque esperan que los

cardúmenes se acerquen para encerrarlos con el arte; si el cardúmen pasa por donde la profundidad supera 20 m, no pescan. El record nacional fueron 1.655 t/lance en Margarita, a 300 m de la costa (GÓMEZ & GONZÁLEZ 2008). El arte con la sardina viva se traslada hasta proximidad de la playa, donde se fondea. Durante ~60 años, el chinchorro fue arte único para pescar sardina y venderla a enlatadoras (Fig. 9). Es el apropiado para la explotación del recurso, porque realizada la captura, la sardina se mantiene viva en el chinchorro, para que la autoridad pesquera verifique la talla y determine si puede extraerse para la venta, en caso contrario, se libera. La pesca del recurso utilizando chinchorros y la talla media de reproducción (≤ 17 cm) explica que todavía se capture sardina en Venezuela. La crisis pesquera global, valoriza a la pesca artesanal como la apropiada para la sustentabilidad (MARVAL & CERVIGÓN 2009) y debe propiciarse para que la actividad sea sostenible (PAULY 2019).

En Sucre, desde finales de los 1980 utilizan los cercos de argolla (máquinas o bolsos) con longitud hasta 1500 m (NOVOA *et al.* 1998). Es arte altamente agresivo, considerado artesanal, pero realmente son purse seine similares a los utilizados en la pesca industrial, oficialmente deben tener hasta 400 m de longitud y altura 40 m. En 1996, faenaban



Fig. 9. Sardina *S. aurita* capturada con chinchorro en el Morro de Porlamar (sureste de Isla Margarita), Venezuela.

52 (Barrios *et al.* 2010), aumentan a 115 en 2017 (Gaceta 41295/2017) los ilegales pueden alcanzar 130 (GONZÁLEZ *et al.* 2016). Su intensa actividad, cerca o lejos de la costa (>50 km), tiene efectos negativos en el recurso, porque el arte llega al fondo en la plataforma, como el banco de Los Testigos (profundidad 37 m). La sardina capturada muere rápidamente, siendo posible el predominio de sardinas juveniles, que recién se incorporan al ambiente pelágico, el cual explotan activamente los cardúmenes (GÓMEZ 2015). Si en estas capturas predominan los reclutas, la utilización de máquinas o bolsos (purse seine) puede ser muy lesiva, porque evitar la pesca de juveniles, es fundamental para la sostenibilidad del stock de sardina.

La pesca industrial ha colapsado varias especies de pequeños pelágicos, todas utilizando barcos y purse seine (ARMSTRONG & THOMAS 1989; ARMSTRONG *et al.* 1989; LLUCH-BELDA *et al.* 1989; SCHWARTZLOSEL *et al.* 1999). Las máquinas deben reglamentarse estrictamente, de ocurrir la sobrepesca, la causará este arte y en riesgo la sustentabilidad de la sardina, llegando su agotamiento. Quizás rápido, porque de España arribó al país (junio 2021) el primer barco industrial con purse seine, para pescar sardina se informa que aportará 2.560 t a la producción nacional (Prensa MinPesca 19/05/2021).

AGRADECIMIENTOS

Artículo dedicado al Dr. Julio E. Pérez R. (QPD) muy estimado amigo en Cumaná y Margarita, excelente docente e investigador de la Universidad de Oriente. Se agradece colaboración (2002-2018) de los pescadores sardineros del Morro de Porlamar (Playa Valdéz) y del Museo Marino de Margarita, que facilitó laboratorio. Gracias a los evaluadores por sugerencias.

REFERENCIAS

- ALEMANY, F., S. DEUDERO., B. MORALES., J. LÓPEZ., J. JANSÁ., N. PALMER & I. PALOMERA. 2006. Influence of physical environmental factors on the composition and horizontal distribution of summer larval fish assemblages off Mallorca island (Balearic archipelago, western Mediterranean). *J. Plankton Res.*, 28 (5): 473-487.
- ALHEIT, J. 1993. Use of the daily egg production method for estimating biomass of clupeoid fishes: a review and evaluation. *Bull. Mar. Sci.*, 53: 750-767.
- ALHEIT, J., C. ROY & S. KIFANI. 2009. Decadal-scale variability in populations. In: Climate change and small pelagic fish. Eds. D. Checkley, J. Alheit, Y. Oozeki, C. Roy. Cambridge University Press, Cambridge, p. 64-87.
- ANDRÉS, J., G. FEBRES & L. HERRERA. 1979. Circulación geostrofica frente a Venezuela, Mar Caribe suroriental. *Bol. Inst. Oceanogr. Univ. Oriente*, 18 (1-2): 115-126.
- APARICIO, R. 2003. *Revisión de las características oceanográficas de la plataforma nororiental de Venezuela*. En: *La sardina (Sardinella aurita): su medio ambiente y explotación en el Oriente de Venezuela*. Eds. Freón, P. & J. Mendoza. IRD Editions. París: 171-205.
- ARMSTRONG, M. & R. THOMAS. 1989. *Clupeoids*. In: *Oceans of Life off Southern Africa*. Eds. Payne, A. & R. Crawford. Cape Town. Vlacberg: 105-121.
- ARMSTRONG, M., B. ROEL & R. PROSCH. 1989. Long-term trends in patterns of maturity in the southern Benguela pilchard populations. Evidence for density-dependence. *S. Afr. J. Mar. Sci.*, 8: 91-101.
- ASTOR, I., L. LORENZONI, R. THUNELL, R. VARELA, F. MÜLLER, L. TROCCOLI, G. TAYLOR, M. SCRANTON, E. TAPPA & D. RUEDA. 2013. Interannual variability in sea surface temperature and fCO₂ changes in the Cariaco Basin. *Deep Sea Research Part II*, 93: 33-43.
- AYÓN, P., G. SWARTZMAN, P. ESPINOZA & A. BERTRAND. 2011. Long-term changes in zooplankton size distribution in the Peruvian Humboldt current system: conditions favoring sardine or anchovy. *Mar. Ecol. Prog. Series*, 422: 211-222.
- BALZA, M. & B. MARÍN. 2000. Verificación de la marca de eclosión en los otolitos de sagitta de larvas de *Sardinella aurita* (Pisces: Clupeidae). *Rev. Biol. Trop.*, 48 (Supl. 1): 183-186.
- BALZA, M., M. GUTIÉRREZ & B. MARÍN. 2001. Descripción morfológica y crecimiento en los primeros estadios larvarios de la sardina *Sardinella aurita* (Valenciennes, 1847) (Pisces: Clupeidae). *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela*. 40 (1-2): 91-101.
- BALZA, M., B. MARÍN & M. LEMUS. 2006. Crecimiento somático y la 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(1): 41-49.
- BALZA, M., M. LEMUS & B. MARÍN. 2007. Tasa de crecimiento en larvas de *Sardinella aurita*

- Valenciennes 1847 (Pisces: Clupeidae) del Morro de Puerto Santo, Venezuela. *Interciencia*, 32(5): 333-338.
- BARRIOS, A. 2002. Periodicidad del reclutamiento y formación de cohortes juveniles en la sardina, *Sardinella aurita* Valenciennes 1847 (Pisces: Clupeidae) en el golfo de Cariaco, Edo Sucre, Venezuela. Trab. Grad. Lic. Biología, Universidad de Oriente, Cumaná, Venezuela. 49 p.
- BARRIOS, A., R. GUZMÁN, J. MENDOZA, G. GÓMEZ & G. VIZCAÍNO. 2010. Parámetros de crecimiento y mortalidad total de la sardina *Sardinella aurita* Valenciennes 1847 en el nororiente venezolano durante el periodo 1990 a 2008. *Zootecnia Tropical*, 28(4): 457-466.
- BÉCOGNÉE, P., C. ALMEIDA, A. BARRERA, A. HERNÁNDEZ & S. HERNÁNDEZ. 2006. Annual cycle of clupeiform larvae around Gran Canary island, Canary Islands. *Fish. Oceanogr.*, 15: 293-300.
- BERNAL M., D. BORCHERS, L. VALDÉS, A. LAGO E LANZOS & S. BUCKLAND. 2011. A new ageing method for eggs of fish species with daily spawning synchronicity. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 58:2330-2340.
- BLAXTER, J. & J. HUNTER 1982. The biology of clupeoid fishes. *Adv. Mar. Biol.*, 20: 1-223.
- BODE, A., M. ALVAREZ-OSORIO, P. CARRERA & J. LORENZO. 2004. Reconstruction of the trophic pathways between plankton and the North Iberia sardine (*Sardina pilchardus*) using stable isotopes. *Sci. Mar.*, 68: 165-178.
- BORGES, M., A. SANTOS., N. CRATO, H. MENDES & B. MOTTA. 2003. Sardine regime shifts off Portugal: a time series analysis of catches and wind conditions. *Sci. Mar.*, 67: 235-244.
- CALDERA, M., M. HUQ & I. RAMÍREZ. 1988. Aspectos alimenticios de la sardina *Sardinella aurita* Valenciennes 1847 (Pisces: Clupeidae) de alrededores de la región noroccidental de la Península de Araya y de las islas de Coche y Cubagua, Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela*, 27 (1-2): 129-143.
- CÁRDENAS, J. & A. ACHURY. 2002. Acústica pesquera de los recursos marinos del nororiente de Venezuela: evaluación y seguimiento espacio-temporal del stock de sardina (*Sardinella aurita* Valenciennes, 1847). *Mem. Soc. Cienc. Nat. La Salle*, 154: 39-54.
- CÁRDENAS, J. 2003. *Distribución y cuantificación de la biomasa íctica del mar nororiental venezolano, con énfasis especial en la sardina, determinadas por medios hidroacústicos*. En: *La sardina (Sardinella aurita), su medio ambiente y explotación en el oriente de Venezuela*. Eds. Freón, P. & J. Mendoza. IRD Editions, París: 401-423.
- CELLAMARE, M. & A. GÓMEZ. 2007. Alimentación de la sardina *Sardinella aurita* (Clupeidae) en el sureste de la isla de Margarita, Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela*, 46 (1): 23-36.
- CERVIGÓN, F. 1991. Los peces marinos de Venezuela. Vol. I. Fundación Científica Los Roques, Caracas, Venezuela. 427 p.
- CERVIGÓN, F. & A. GÓMEZ 2018. Aportes a la ictiología de Venezuela obtenidos al Norte de la Península de Macanao (Isla Margarita) Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela*, 57(1): 113-124.
- CHECKLEY, D. JR., R. DOTSON & D. GRIFFITH. 2000. Continuous, underway sampling of eggs of Pacific sardine (*Sardinops sagax*) and northern anchovy (*Engraulis mordax*) in spring 1996 and 1997 off Southern and Central California. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 47: 1139-1155.
- CHICHARO, M. 1997. Starvation percentages in field caught sardina *Sardina pilchardus* larvae off Portugal. *Sci. Mar.*, 61(4): 507-516.
- CONAND, F. & E. FAGETTI. 1971. Description et distribution saisonniere des larves de sardinelles des cotes du Senegal et de la Gambie en 1968 et 1969. *Cah. ORSTOM., Ser. Oceanogr.* IX (3): 293-318.
- CONAND, F. 1977. Oeufs et larves de la sardine ronde (*Sardinella aurita*) au Sénégal: distribution, croissance, mortalité, variations d'abondance de 1971 á 1976. *Cah. ORSTOM., Ser. Oceanogr.* XV (3): 201-214.
- COSTALAGO, D. & I. PALOMERA. 2014. Feeding of European pilchard (*Sardina pilchardus*) in the northwestern Mediterranean: from late larvae to adults. *Sci. Mar.*, 78(1): 41-54.
- DE DONATO, M., I. LIMBELLA, I. RAMÍREZ & B. MARÍN. 2005. Low genetic differentiation among sardine populations *Sardinella aurita* from eastern Venezuela. *Ciencias Marinas*, 31(3): 529-535.

- DEFEO, O. 2015. Enfoque ecosistémico pesquero: conceptos fundamentales y aplicación en pesquerías de pequeña escala de América Latina. *FAO documento técnico de pesca y acuicultura*. No. 592: 83 p.
- DEVER, E., C. DORMAN & J. LARGIER. 2006. Surface boundary-layer variability off Northern California USA, during upwelling. *Deep-Sea Res. Part II Top. Stud. Oceanogr.*, 53: 2887-2905.
- DEYLE, E., M. FOGARTY, C. HSIEH, L. KAUFMAN, A. MACCALL, S. MUNCH, C. PERRETI, H. YE & G. SUGIHARA. 2013. Predicting climate effects on Pacific sardine. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.*, 110: 6430-6435.
- DITTY, J., E. HOUDE & R. SHAW. 1994. Egg and larval development of Spanish sardine, *Sardinella aurita* (Family Clupeidae) with a synopsis of characters to identify clupeid larvae from the northern Gulf of Mexico. *Bull. Mar. Sci.*, 54(2): 367-380.
- DITTY, J., T. FAROOQI & R. SHAW. 2005. *Clupeidae: sardines & herrings*: 73-100 p. In: Richards, W. (Ed.). *Early stages of Atlantic fishes. An identification guide for the Western Central North Atlantic Volume I & II*. CRC Press, USA. 1312 p.
- DOPOLLO, M., C. VAN DER LINGEN & C. MOLONEY. 2005. Stage dependent vertical distribution of pelagic fish eggs on the western Agulhas Bank, South Africa. *Afr. J. Mar. Sci.*, 27: 249-256.
- D'SOUZE, G. 1981. Aspectos de la energética reproductiva del pez migratorio *Sardinella aurita*, Clupeidae. Trab. Grado, Lic. Biología. Universidad de Oriente, Cumana, Venezuela. 99 pp.
- ETCHEVERS, S. 1974. Variaciones morfométrico-morfológicas, biología y tamaño mínimo del stock de sardina en el nororiente de Venezuela. *Bol. Cient. Tec. Serie Rec. Mar. Centro Invest. Cient. U. Oriente, Nueva Esparta*, 1(3): 1-82.
- FALKOWSKI, P. & M. OLIVER. 2007. Mix and match: How climate selects phytoplankton. *Nat. Rev. Microbiol.*, 5: 813-819.
- FAO. 1963. Development of the marine fisheries research program. Report to the Government of Venezuela. *Program of Technical Assistance* 1606, 61 p.
- FAO. 1979. Políticas de desarrollo pesquero. FAO Ven/78/006. *Informe Técnico*: p. 54-56. Ministerio Agricultura y Cría, Venezuela. 78 p., y anexos.
- FAO. 2020. The state of world fisheries and aquaculture 2020. Sustainability in action. Roma. <https://doi.org/10.4060/ca9229en>
- FEBRES-ORTEGA, G. 1974. Circulación de las aguas superiores de la fosa de Cariaco en abril de 1974. *Bol. Inst. Oceanogr. Univ. Oriente*, 13(1-2): 79-86.
- FLETCHER, W. & N. SUMMER. 1999. Spatial distribution of sardine (*Sardinops sagax*) eggs and larvae: an application of geostatistics and resampling to survey data. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 56: 907-914.
- FROESE, R. & D. PAULY. 2020. Fish Base. World Wide Web electronic publication. www.fishbase.org. version (12/2020).
- FREÓN, P., M. EL KHATTABI, J. MENDOZA & R. GUZMÁN. 1997. Unexpected reproductive strategy of *Sardinella aurita* off the coast of Venezuela. *Marine Biology*, 128(3): 363-372.
- FREÓN, P. & J. MENDOZA. 2003. *La sardina, su medio ambiente y explotación en el oriente de Venezuela. Síntesis*. En: *La sardina (Sardinella aurita): su medio ambiente y explotación en el Oriente de Venezuela*. Eds. Freón, P. & J. Mendoza (Eds.). IRD Editions, París: 25-165.
- FREÓN, P., M. EL KHATTABI, J. MENDOZA & R. GUZMÁN. 2003. *Una estrategia reproductiva inesperada: el caso de Sardinella aurita de costas de Venezuela y sus relaciones con la surgencia costera*. En: *La sardina (Sardinella aurita), su medio ambiente y explotación en el oriente de Venezuela*. Eds. Freón, P. y J. Mendoza. IRD Editions, París: 357-387.
- FREÓN P., R. GUZMÁN & R. APARICIO. 2003a. *Relaciones entre capturas, esfuerzo pesquero y surgencia costera en la pesquería de sardina del Oriente de Venezuela*. En: *La sardina (Sardinella aurita): su medio ambiente y explotación en el Oriente de Venezuela*. Eds. Freón, P. & J. Mendoza. IRD Editions, París: 451-471.
- FUKUOKA, J. 1965. Hydrography of the adjacent sea (II). Some characteristics of oceanographical conditions in the Caribbean Sea, specially the region adjacent to Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Univ. Oriente*, 4(2): 234-245.
- FUKUOKA, J. 1971. *Coastal upwelling and sinking in the Caribbean Sea specially about the existence of the under current*. In: *Fertility of the Sea*. Ed. J. Costlow. Gordon & Breach Sci. Publ. New York. I: 123-142.

- GAAMOUR, A., L. BEN ABDALLAH, S. KHEMIRI & S. MILL. 2004. Etudes de la biologie et de l'exploitation des petites pelagiques en Tunisie. *Med. Sud. Med. Technical Documents* No. 5: 48-66.
- GANIAS, C. 2008. Ephemeral spawning aggregations in the Mediterranean sardines, *Sardina pilchardus*: a comparison with other multiple-spawning clupeoids. *Mar. Biol.*, 155: 293-301.
- GANIAS, C & C. NUNES. 2011. Bathymetric segregation of the spawning stages in the Atlantic sardine *Sardina pilchardus*. *Mar. Ecol. Prog. Series*, 428: 235-244.
- GANIAS, K., S. SOMARAKIS & C. NUNES. 2014. *Reproductive potential*. In: *Biology and ecology of sardines and anchovies*. Ed. Ganiás, K. CRC Press, Boca Ratón, USA. 79-121.
- GARCÍA, O., M. HUQ & I. RAMÍREZ. 1985. Aspectos alimenticios de la sardina *Sardinella aurita* Valenciennes 1847 (Pisces: Clupeidae) de alrededores de la isla de Margarita, Estado Nueva Esparta, Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela*. 24 (1-2): 31-42.
- GARCIA, S. 2000. The FAO definition of sustainable development and the Code of Conduct for Responsible Fisheries: an analysis of the related principles, criteria and indicators. *Mar. Fresh. Res.*, 51: 535-541.
- GARCÍA, S., A. ZERBI, C. ALIAUME, T. DO CHI AND G. LASSERRE. 2003. The ecosystem approach to fisheries: Issues, terminology, principles, institutional foundations, implementation and outlook. *FAO Fisheries Technical Paper*. Rome (Italy): Food and Agriculture Organization of the United Nations. 76 p. Paper No.: 443.
- GARCIA, S., Y. YE, J. RICE & A. CHARLES (EDS.). 2018. Rebuilding of marine fisheries. Part 1: Global review. *FAO Fisheries and Aquaculture Technical Paper* No. 630/1. Rome, FAO. 294 pp.
- GARRIDO, S. & C. VAN DER LINGEN. 2014. *Feeding biology and ecology*. In: *Biology and ecology of sardines and anchovies*. Ed. Ganiás, K. CRC Press, Boca Ratón, USA. 122-179.
- GARRIDO, S., A. MARCALO, J. ZWOLINSKY & C. VAN DER LINGEN. 2007. Laboratory investigations on the effect of prey size and concentration on the feeding behavior of sardine *Sardina pilchardus*. *Mar. Ecol. Prog. Series*, 330: 189-199.
- GASSMAN, J. 2005. *Ovogénesis, madurez sexual, época de desove y fecundidad parcial de la sardina (Sardinella aurita) Valenciennes 1847 (Teleostei: Clupeidae) en el eje Pampatar-La Isleta, Isla de Margarita*. Trab. Grad, Universidad de Oriente, Boca del Rio, Venezuela. 47 p.
- GASSMAN, J., N. ESLAVA, W. GONZÁLEZ. 2008. Reproducción de la sardina, *Sardinella aurita* (Clupeiformes: Clupeidae) del sureste de la Isla de Margarita, Venezuela. *Rev. Biol. Trop.*, 56(4): 1813-1824.
- GASSMAN, J., N. ESLAVA, W. GONZÁLEZ & N. AGUADO. 2012. Indicadores reproductivos de la sardina *Sardinella aurita* (Clupeiformes: Clupeidae) del sureste de la Isla de Margarita, Venezuela. *Bol. Centro Invest. Biol.*, Univ. Zulia, Venezuela., 46(2): 121-136.
- GASTÓN, F. 2000. Inconvenientes para la adecuada comercialización de la sardina en Venezuela: 83-93. Memoria-Taller: Evaluación, Tecnología e Industrialización de pequeños pelágicos. Universidad Central de Venezuela, Facultad de Ciencias Instituto de Ciencia y Tecnología de Alimentos. Cumaná, Edo. Sucre 6-8 diciembre 2000. 168 p.
- GASTÓN, F. 2003. Propuestas para el desarrollo integral del sector sardinero venezolano. Informe Técnico CAVENPESCA presentado al Instituto Nacional de Pesca y Acuicultura (INAPESCA) mayo de 2003. Caracas. 28 p.
- GERLOTTO, F. & H. GINÉS. 1988. Diez años de ecointegración en EDIMAR referida a la sardina del oriente venezolano (*Sardinella aurita*). *Mem. Soc. Cienc. Nat. La Salle.*, Suppl. 3 (XLVII): 311-324.
- GÓMEZ, A. 1984. Inducción del desove, desarrollo embrionario y larval de *Chaetodipterus faber* (Pisces, Ehippidae) en la Isla de Margarita. *Anales Inst. Inv. Mar. Punta de Betín*, 14: 85-104.
- GÓMEZ, A. 1994. Induced spawning and rear larvae of spadefish *Chaetodipterus faber* in Margarita Island, Venezuela. *Proc. Gulf & Carib. Fish. Inst.*, 47: 15-24.
- GÓMEZ, A. 1996. Causas de la fertilidad marina en el Nororiente de Venezuela. *Interciencia*, 21(3):140-146.
- GÓMEZ, A. 2001. Recursos pesqueros: Caribe. *Investigación y Ciencia*, 301: 36-38.

- GÓMEZ, A. 2006a. Margalef, el sabio de Cataluña. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela*. 45 (2): 165-178.
- GÓMEZ, A. 2006b. Caracterización ecológica del caladero de pesca más importante de Venezuela (Pampatar-La Isleta, Isla de Margarita). Museo Marino de Margarita Informe Final al Fondo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas de Venezuela (FONACIT Proy. 2000001372). Ministerio de Ciencia y Tecnología, Caracas. 648 p.
- GÓMEZ, A. 2007. Producción primaria al sureste de la isla de Margarita, Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela*. 46 (2): 97-105.
- GÓMEZ, A. 2015. Crisis de la pesca de sardina en Venezuela: abundancia de huevos de sardina *Sardinella aurita* en el este de Isla Margarita. Once años de estudio (2002-2013) y comentarios sobre muestreo, reproducción y desarrollo. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela*. 54 (2): 95-108.
- GÓMEZ, A. 2016. Densidad de huevos de sardina *Sardinella aurita*, abundancia de zooplancton e hidrografía en la Península de Araya y sur de Isla Margarita, Venezuela. *Bol. Invest. Mar. Cost.*, 45 (1): 57-72.
- GÓMEZ, A. 2018. Análisis del manejo de la crisis de sardina *Sardinella aurita* en Venezuela y comentario sobre artes de pesca y estadísticas. *Bol. Invest. Mar. Cost.*, 47 (1): 85-106.
- GÓMEZ, A. 2018a. Crisis de la pesca de sardina en Venezuela: posible causa un cambio de régimen. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela*. 57(1): 70-82.
- GÓMEZ, A. 2019. Variación a largo término (2002-2016) en la densidad y composición del mesozooplancton indica cambio de régimen en isla Margarita (Venezuela). *Bol. Invest. Mar. Cost.*, 48 (1): 65-87.
- GÓMEZ, A., E. IZAGUIRRE & O. GÓMEZ. 2008. Ecología de caladeros, aspectos biológicos y pesca (2003-2006) de sardina *Sardinella aurita* (Pisces: Clupeidae) en Nueva Esparta, Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela*. 47(2): 113-128.
- GÓMEZ, A., & I. HERNÁNDEZ. 2008. Abundancia interanual del zooplancton nocturno en la costa este de Isla Margarita, Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela*, 47(2): 91-102.
- GÓMEZ, A. & W. GONZÁLEZ. 2008. Captura record de sardina *Sardinella aurita* en la Isla de Margarita, Venezuela. *Mem. Fund. La Salle Cienc. Nat.*, 169: 135-142.
- GÓMEZ, A., A. BARCELÓ & E. MATA. 2012. Condiciones hidrográficas (2007-2009) al sur de Isla Margarita y Península de Araya como indicio de disminución de la fertilidad regional y posible afectación del recurso sardinero venezolano. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela*. 51 (2): 173-186.
- GÓMEZ, A. & A. BARCELÓ. 2014. Crisis de la pesca de sardina en Venezuela: hidrografía y nutrientes al este de la isla de Margarita, una década de estudio (2003-2012). *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela*. 53(2): 185-203.
- GÓMEZ, A., E. MATA & O. GÓMEZ. 2014. Crisis de la pesca de sardina en Venezuela: variación de la biomasa del fitoplancton en el este de Margarita, una década de estudio (2003-2012). *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela*. 53 (1): 25-36.
- GÓMEZ, A. & A. ACERO. 2020. Comparación de las surgencias de la Guajira colombiana y del oriente venezolano. *Bol. Invest. Mar. Cost.*, 49 (2): 131-172.
- GONZÁLEZ, L. W. 1985. Determinación de edad y crecimiento de sardina *Sardinella aurita*, Valenciennes 1847 (Pisces: Clupeidae) de la región nororiental de Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela*. 24(1-2): 111-128.
- GONZÁLEZ, L. W., N. ESLAVA & E. GÓMEZ. 2007. Parámetros poblacionales de la sardina (*Sardinella aurita*) del sureste de la Isla de Margarita, Venezuela. *Bol. Centro Invest. Biol., Univ. Zulia, Venezuela*, 41(4): 457-470.
- GONZÁLEZ, W., N. ESLAVA, L. TROCCHI & F. GUEVARA. 2016. Análisis de la pesquería artesanal de sardina (*Sardinella aurita*) en Venezuela. *Tecnociencia Chihuahua*, 10(2): 81-89.
- GUTIÉRREZ, M., M. BALZA & B. MARÍN. 2002. Efecto de la temperatura en el desarrollo embrionario de la sardina, *Sardinella aurita* (Valenciennes, 1847) (Pisces: Clupeidae) en condiciones controladas de laboratorio. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela*. 41 (1-2): 67-72.
- GUZMÁN, R. 2000. La pesquería de sardinas en el nororiente de Venezuela; seguimiento y evolución. 26-32. Memoria-Taller: Evaluación, Tecnología e Industrialización de pequeños pelágicos. Universidad

- Central de Venezuela, Facultad de Ciencias Instituto de Ciencia y Tecnología de Alimentos. Cumaná, Edo. Sucre 6-8 diciembre 2000. 168 p.
- GUZMÁN, R. & G. GÓMEZ. 2000. Crecimiento, mortalidad y patrón de reclutamiento de *Sardinella aurita* en el nororiente de Venezuela. *Zootec. Trop.*, 18(2): 129-144.
- GUZMÁN, R., G. GÓMEZ & M. PENOTT. 1998. Aspectos biológicos y pesquería de la sardina (*Sardinella aurita*) en Golfo de Cariaco, Venezuela. *Zootec. Trop.*, 16(2):149-162.
- GUZMÁN, R., G. GÓMEZ, M. PENOTT & G. VIZCAÍNO. 1999. Estructura de tallas y reproducción de la sardina *Sardinella aurita* en el nororiente de Venezuela. *Zootec. Trop.*, 17(2): 155-174.
- HAUGEN, C. 1969. Crecimiento y edad de la sardina (*Sardinella* sp.) de las costas nororientales de Venezuela. *Memoria Fund. La Salle Cienc. Nat.*, 29: 72-83.
- HEALD, E. & R. GRIFFITHS. 1967. La determinación por medio de la lectura de escamas de la edad de la sardina, *Sardinella anchovia*, del Golfo de Cariaco, Venezuela Oriental. *Ministerio de Agricultura y Cria. Ser. Rec. Explot. Pesq.*, 1 (10): 373 - 446.
- HERNÁNDEZ-LEÓN, S. 2008. Annual cycle of epipelagic copepods in Canary Island waters. *Fish. Oceanogr.*, 7: 252-257.
- HJORT, J. 1914. Fluctuations in the great fisheries of northern Europe viewed in the light of biological research. *Rapp.P. -V. Reun. Cons. Int. Explor. Mer.* 20: 1-228.
- HOUDE, E. & P. FORE. 1973. Guide to identity of eggs and larvae of some Gulf of Mexico clupeid fishes. *Fla.Dept. Nat. Resour., Mar. Res. Lab. Leaf 1. Ser.* 4(23), 14 p.
- HUQ, M. & J. RODRÍGUEZ. 1988. Algunos aspectos biométricos y reproductivos de la sardina, *Sardinella aurita* (Pisces: Clupeidae) en zona nor-oriental de Venezuela en periodo 1958-1966. *Acta Cien. Venez.* 39 (1): 228-231.
- HUQ, M. 2003. *Estado del conocimiento biológico pesquero de la sardina (Sardinella aurita, Valenciennes 1847) en el Oriente de Venezuela.* En: *La sardina (Sardinella aurita), su medio ambiente y explotación en el oriente de Venezuela.* Eds. Freón, P. & Mendoza, J. IRD Editions, Paris, 331-356.
- IGLESIAS J., & L. FUENTES. 2014. Culture viability of *Sardina pilchardus* (Fish, Teleost): Preliminary results of growth in captivity up to 18 months. *Sci. Mar.* 78(3): 371-375.
- JAMES, A. 1988. Are clupeoids macrophagist herbivorous or omnivorous?. A review of the diets of some commercially important clupeids. *S. Afr. J. Mar. Sci.*, 7: 161-177.
- JOHNSON, A. & R. VAUGHT. 1986. Species profile of Spanish sardine (*Sardinella aurita*). *NOAA Technical Memorandum NMFS-SEFC-187.* 82 pp.
- JØRGENSEN, B. 1976. August Pütter, August Krogh, and modern ideas on the use of dissolved organic matter in aquatic environments. *Biol. Rev.*, 51 (3): 291-328.
- KIMURA, R., Y. WATANABE & H. ZENITANI. 2000. Nutritional condition of first-feeding larvae of Japanese sardine in the coastal waters along the Kuroshio current. *ICES J. Mar. Sci.*, 57: 240-248.
- KOEHN, L., T. ESSINGTON, P. LEVIN, K. MARSHALL, L. ANDERSON, A. BUNDY, C. CAROTHERS, F. COLEMAN, J. GRABOWSKI, E. HOUDE, O. JENSEN, C. MÖLLMANN & A. SMITH. 2020. Case studies demonstrate capacity for a structured planning process for ecosystem-based fisheries management. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 77:1256-1274. dx.doi.org/10.1139/cjfas-2019-0202
- KORTNIK, J. 2005. *Biología reproductiva de la sardina Sardinella aurita, en la zona oriental del Edo. Nueva Esparta.* Trab. Grad. Lic. Biología. Universidad Simón Bolívar. Caracas. 88 pp.
- KORTNIK, J. & J. POSADA. 2006. Biología reproductiva de la sardina *Sardinella aurita*. 530-611 p. En: Gómez, A. 2006b. Caracterización ecológica del caladero de pesca más importante de Venezuela (Pampatar-La Isleta, Isla de Margarita). Museo Marino de Margarita Informe Final al Fondo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas de Venezuela (FONACIT) Proy. 2000001372. Ministerio de Ciencia y Tecnología, Caracas. 648 p.
- KURTZ, F. & Y. MATSUURA. 2001. Food and feeding ecology of Brazilian sardine *Sardinella brasiliensis* larvae from the southeastern Brazilian Bight. *Rev. Bras. Oceanogr.*, 49(1-2): 61-74.

- LÓPEZ, H. 1972. Distribución y abundancia estimada de huevos de la sardina (*Sardinella anchovia*) en la región oriental de Venezuela, 1968-1969. *Ministerio de Agricultura y Cría. Proyecto Investigación y Desarrollo Pesquero MAC-PNUD-FAO. Informe Técnico* 46: 1-28.
- LLUCH-BELDA, D., R. CRAWFORD, T. KAWASAKI, A. MCCALL, R. PARRISH, R. SCHWARTZLOSE & P. SMITH. 1989. World-wide fluctuations of sardine and anchovy stocks: the regime problem. *S. Afr. J. Mar. Sci.*, 8: 195-205.
- MARGALEF, R. 1967. Ritmos, fluctuaciones y sucesión. En: *Ecología Marina. Fund. La Salle, Caracas*: 493-532.
- MARGALEF, R. 1978. Life-forms of phytoplankton as survival alternatives in an unstable environment. *Oceanol. Acta*, 1: 493-509.
- MARVAL, J. & F. CERVIGÓN. 2009. *Actividad pesquera en el Estado Nueva Esparta. Fundación Museo del Mar*, FUDECI y Academia de Ciencias Físicas, Matemáticas y Naturales. Edit. Ex Libris, Caracas. 123 p.
- MALONEY, N. 1971. *Continental margin off Central Venezuela*. Colloquium on resources of the Caribbean Sea and adjacent áreas. (Paris). UNESCO: 262-266.
- MATSUOKA M. & Y. KONISHI. 1996. Morphological characteristics of unfertilized eggs of the Japanese sardine, compared with fertilized ones. *Fish. Sci.*, 62: 855-859.
- MATSUURA, Y. 1971. A study of the life history of Brazilian sardines, *sardinella aurita*. I. Distribution and abundance of sardine eggs in the region of Ilha Grande, Rio de Janeiro. *Bol. Inst. Oceanogr.*, 20: 33-60.
- MATSUURA, Y. 1975. A study of the life history of Brazilian sardine, *Sardinella brasiliensis* III Development of sardine larvae. *Bol. Inst. Oceanogr., Sao Paulo*. 24: 17-29.
- MAY, R. 1974. *Larval mortality in marine fishes and the critical period concept*. In: Blaxter, J. (Edit.). *The early life history of fishes*, p: 3-9. New York, Heidelberg-Berlin.
- MCFARLANE, G., J. SCHWEIGERT, J. DETERING & V. HODES. 2010. Diet analysis of Pacific sardine *Sardinops sagax* off the west coast of Vancouver Island, British Columbia from 1997 to 2008. *CalCOFI Rep.* 51: 169-181.
- MENDIALDÚA, J. 2004. *Aspectos reproductivos de la sardina (Sardinella aurita) del sureste de Isla Margarita*. Trab. Grad., Universidad de Oriente, Boca del Rio, Venezuela. 37 pp.
- MENDOZA, J. 2015. Rise and fall of Venezuela industrial and artisanal marine fisheries: 1950-2010. *Fisheries Centre. The University of British Columbia. Working Paper Series #2015-27*. 15 p.
- MENDOZA, J. & R. GUZMÁN. 2000. Evaluación del recurso sardina en el Nororiente de Venezuela: situación actual. En: *Memorias del Taller: Evaluación. Tecnología e industrialización de pequeños pelágicos*. Universidad Central de Venezuela, Facultad de Ciencias, Instituto de Ciencia y Tecnología de Alimentos. 16-25 p.
- MENDOZA, J., P. FREÓN & R. GUZMÁN. 2003. *Estimaciones de crecimiento, mortalidad y biomasa explotada de la sardina (Sardinella aurita) en el oriente Venezolano por medio de frecuencias de longitudes*. En: *La sardina (Sardinella aurita), su medio ambiente y explotación en el oriente de Venezuela*. Eds. Freón, P. & Mendoza, J. (Eds.). IRD Editions, París. 473-492 p.
- MOLONEY, C. & J. FIELD. 1991. The size-based dynamics of plankton food webs. 1. A simulation-model of carbon and nitrogen flows. *J. Plank. Res.*, 13: 1003-1038.
- MONTERO, G. & J. PÉREZ. 1981. Relaciones taxonómicas entre algunas especies de la familia Clupeidae (Pisces). *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela*. 20(1-2): 79-84.
- MORALES-NIN, B. 1992. Determination of growth in bony fishes from otolith microstructure. *FAO Fish. Tech. Pap.*, 322: 51 p.
- MOROTE, E., M. OLIVAR, F. VILLATE & I. URIARTE. 2008. Diet of round sardinella *Sardinella aurita* larvae in relation to plankton availability in the N.W, Mediterranean. *J. Plankton Res.*, 30(7): 807-816.
- MOYANO, M. & HERNÁNDEZ-LEÓN, S. 2009. Temporal and along-shelf distribution of the larval fish assemblage at Gran Canaria, Canary Islands. *Sci. Mar.*, 73S1: 85-96.
- MUSTAC, B. & G. SINOVIC. 2012. Reproductive cycle of gilt sardine, *Sardinella aurita*, Valenciennes

- 1847, in the eastern middle Adriatic Sea. *J. Applied Ichthyology*, 28: 46-50.
- NAIR, R. 1960. Synopsis on the biology and fishery of the Indian sardines. Species synopsis No. II. *Proc. World Sci. Meeting Biology Sardines*, 2: 329-414. FAO, Rome.
- NIKOLIOUDAKIS, N., S. ISARI, P. PITTA & S. SOMARAKIS. 2012. Diet of sardine *Sardina pilchardus*: an “end to end” field study. *Mar. Ecol. Prog. Series*, 453: 173-188.
- NIKOLIOUDAKIS, N., S. ISAURI & S. SOMARAKIS. 2015. Trophodynamics of anchovy in a non-upwelling system: direct comparison with sardine. *Mar. Ecol. Prog. Series*, 500: 215-229.
- NOVOA, D., J. MENDOZA, L. MARCANO & J. CÁRDENAS. 1998. *El Atlas Pesquero Marítimo de Venezuela*. MAC-SARPA y VECEP, Neográfica, Caracas, 197 p.
- OLIVAR, M., J. SALAR & I. PALOMERA. 2001. Comparative study of spatial distributions patterns of the early stages of anchovy and pilchard in the NW Mediterranean Sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 217: 111-120.
- OROPEZA, A. 1984. *Aspectos alimenticios de sardina Sardinella aurita Valenciennes 1847 (Pisces: Clupeidae) de la costa norte de la Península de Paria*. Estado Sucre, Venezuela. Trab. Grad. Lic. Biología, Universidad de Oriente, Cumana, Venezuela. 128 pp.
- PAULY, D. 2009. Beyond duplicity and ignorance in global fisheries. *Sci.Mar.*, 73(2): 215-224.
- PAULY, D. 2019. *Vanishing fish. Shifting baselines and the future of global fisheries*. Greystone Books LTD. Berkeley. USA 304 p.
- PAULY, D. & D. ZELLER. 2017. Comments on FAO's State of World Fisheries and Aquaculture (SOFIA 2016). *Marine Policy*, 77: 176-181.
- PELEGRÍ, J. & D. PADRÓN. 1986. Algunas características del régimen de corrientes en la plataforma continental al norte de la Península de Paria. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela*, 26 (1-2): 35-53.
- PETERSON, C. L. 1958. Informe al Gobierno de Venezuela sobre la evaluación de sus recursos pesqueros marinos. *FAO/E.P.T.A. Rep.754*, 32 p.
- PIKITCH, E., K. ROUNTOS, T. ESSINGTON, C. SANTORA, D. PAULY, R. WATSON, U. SUMAILA, P. BOERSMA, I. BOYD, D. CONOVER, P. CURY, H. HEPPPELL, E. HOUDE, M. MANGEL, E. PLAGANYI, K. SAINSBURY, R. STENECK, T. GEERS, N. GOWNARIS & S. MUNCH. 2014. The global contribution of forage fish to marine fisheries and ecosystems. *Fish Fish.*, 15: 43-64.
- PINCKNEY, J., C. BENÍTEZ, R. THUNELL, F. MULLER, L. LORENZONI, L. TROCCOLI & R. VARELA. 2015. Phytoplankton community structure and depth distribution changes in the Cariaco Basin between 1996 and 2010. *Deep-Sea Research Part I*, 101: 27-37.
- QUAATEY, S. & C. MARAVELIUS. 1999. Maturity and spawning pattern of *Sardinella aurita* in relation to water temperature and zooplankton abundance off Ghana, West Africa. *J. Appl. Ichthyol.* 15(2): 63-69.
- RAMÍREZ, I. & M. HUQ. 1986. Aspectos reproductivos de la sardina, *Sardinella aurita* Valenciennes, 1847 (Pisces: Clupeidae) del golfo de Cariaco, Estado Sucre, Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela*. 25(1-2): 3-20.
- RAMÍREZ, T. & B. MARÍN. 2006. Age and growth of larval *Sardinella aurita* (Pisces Clupeidae) from northeastern Venezuela, determined by otolith microstructure analysis. *Ciencias Marinas*, 32(3): 559-567.
- REYES, D. 1981. *Aspectos reproductivos de Sardinella aurita (Pisces: Clupeidae)*. Trab. Grad. Lic. Biología, Universidad de Oriente, Cumana, Venezuela. 22 p.
- ROSENTHAL, H. & FONDS, M., 1973. Biological observations during rearing experiments with the garfish *Belone belone*. *Mar. Biol.*, 21: 203-218.
- RYKACZEWSKY, R. & D. CHECKLEY. 2008. Influence of ocean winds on the pelagic ecosystems in upwelling region. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 105: 1960-1970.
- RUEDA, D. 2012. *On the spatial and temporal variability of upwelling in the southern Caribbean Sea and its influence on the ecology of phytoplankton and of Spanish sardine (Sardinella aurita)*. Ph.D. Thesis Univ. South Florida, USA., 168 p.
- RUEDA-ROA, D., J. MENDOZA, F. MÜLLER-KARGER, J. CÁRDENAS, A. ACHURY & Y. ASTOR. 2017. Spatial variability of Spanish sardine (*Sardinella aurita*) abundance as related to the upwelling cycle off the southeastern Caribbean Sea. *PLoS ONE* 12(6): e0179984.

- SABATES, A., P. MARTIN, J. LLORET & V. RAYA. 2006. Sea warming and fish distribution: the case of the small pelagic fish, *Sardinella aurita*, in the western Mediterranean. *Global Change Biology*, 12: 2209-2219.
- SANTOS, A., M. BORGES & S. GROOM. 2001. Sardine and horse mackerel recruitment and upwelling off Portugal. *ICES. J. Mar. Sci.*, 58: 589-596.
- SANTOS, A., A. PELIZ, J. DUBERT, P. OLIVEIRA, M. ANGELICO & P. RÉ. 2004. Impact of a winter upwelling event on the distribution and transport of sardine (*Sardina pilchardus*) eggs and larvae of western Iberia: a retention mechanism. *Cont. Shelf Res.*, 24: 149-165.
- SANTOS, M., P. RÉ., A. DOS SANTOS & A. FELIZ. 2006. Vertical distribution of the European sardine (*Sardina pilchardus*) larvae and its implications for their survival. *J. Plankton Res.*, 28(5): 523-532.
- SCHWARTZLOSE, R., J. ALHEIT, A. BAKUN, T. BAUMGARTNER, R. CLOETE, R. CRAWFORD, W. FLETCHER, Y. GREENRUIZ, E. HAGEN, T. KAWASAKI, D. LLUCH-BELDAIO, S. LLUCH-COTA, A. MACCALL, Y. MATSUURA, M. NEVAREZ-MARTINEZ, R. PARRISH, C. ROY, R. SERRA, K. SHUST, M. WARD & J. ZUZUNAGA. 1999. World large-scale of sardine and anchovy fluctuations. *S. Afr. J. Mar. Sci.*, 21: 289-347.
- SEPERS, A. 1977. The utilization of dissolved organic compounds in aquatic environments. *Hydrobiologia*, 52: 39-54.
- SHANNON, L., A. JARRE & S. PETERSEN. 2010. Developing a science base for implementation of the ecosystem approach to fisheries in South Africa. *Prog Oceanogr.* 87(1-4): 289-303. <https://doi.org/10.1016/j.pocan.2010.08.005>
- SIEBERS, D. & H. ROSENTHAL. 1977. amino-acid absorption by developing herring eggs. *Helgolander wiss. Meeresunters.*, 29: 464-472.
- SIMPSON, J. & G. GONZÁLEZ. 1967. Algunos aspectos de las primeras etapas de vida y el medio ambiente de la sardina, *Sardinella anchovia*, en el oriente de Venezuela. *Ser. Rec. Exp. Pesq., MAC.* 1(2):1-93.
- SOMARAKIS S, K. GANIAS, G. TSERPES & C. KOUTSIKOPOULOS. 2004. On gonadal allometry and the use of the gonosomatic index: a case study in the Mediterranean sardine, *Sardina pilchardus*. *Mar. Biol.*, 146:181-189.
- STROMME, T. & G. SAETERSDAL. 1989. Prospecciones de los recursos pesqueros de las áreas de la plataforma entre Surinam y Colombia, 1988. Informe Final. Report Surveys R/V Dr. F. Nansen. NORAD/UNDP/FAO. Inst. Mar. Res., Bergen, Norway. 145 p.
- SUFEI, J. & L. LIYU 1983. Studies on the eggs and larvae of *Sardinella aurita* (Cuv. & Val.) in the fishing grounds of Southern and Fujian and the Taiwan bank. *Chinese J. Ocean. Limnol.*, 4(1): 108-118.
- TAGLIAFICO, A. 2005. *Parámetros de crecimiento y reproductivos de la sardina (Sardinella aurita) en el eje Pamptar - La Isleta, Isla de Margarita, Venezuela*. Trab. Grad. Universidad de Oriente, Boca del Rio, Venezuela. 35 pp.
- TAGLIAFICO, A., W. GONZALEZ & N. ESLAVA. 2008. Estimación de los parámetros de crecimiento y reproducción de la sardina (*Sardinella aurita*) del sureste de la Isla de Margarita, Venezuela. *Bol. Inv. Mar. Cost.*, 37 (2): 45-54.
- TAGLIAFICO A., I. HERNÁNDEZ-ÁVILA, S. RANGEL, & N. RAGO. 2015. Size of catch, reproduction and feeding of the small-eye smooth-hound, *Mustelus higmani* (Carcharhiniformes: Triakidae), in Margarita Island, Venezuela. *Sci. Mar.*, 79(4): 443-452.
- TAYLOR, G., F. MÜLLER-KARGER, R. THUNELL, M. SCRANTON, Y. ASTOR, R. VARELA, L. TROCCOLI, L. LORENZONI, K. FANNING, S. HAMEED & O. DOHERTY. 2012. Ecosystem responses in the southern Caribbean Sea to global climate change. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA.*, 109 (47): 19315-19320.
- TORNES, E., P. GEORGE & D. SÁNCHEZ. 1971. Variación en el contenido de grasa y sólidos no grasos en cuatro especies de importancia industrial en Venezuela. Ministerio de Agricultura Proy. Investigación y Desarrollo Pesquero. PNUD-FAO Venezuela. *Informe Técnico* 35: 30 p.
- TRUJILLO, H. 1977. Factores que limitan el empleo de la estadística pesquera oficial en la evaluación del stock de la sardina *Sardinella anchovia*. Ministerio Agricultura y Cría. *Informe Técnico*, 73: 1-43.
- TSIKLIRAS, A. & E. ANTENOPOULOU. 2006. Reproductive biology of round sardinella *Sardinella aurita* in the Northeastern Mediterranean. *Sci. Mar.*, 70: 281-290.
- TSIKLIRAS, A., E. KOUTRAKIS & K. STERGIU. 2005. Age and growth of round sardinella *Sardinella aurita* in

the Northeastern Mediterranean. *Sci. Mar*, 69 (2): 231-240.

VAN DER LINGEN, C., L. HUTCHINGS & J. FIELD. 2006. Comparative trophodynamics of anchovy *Engraulis encrasicolus* and sardine *Sardinops sagax* in the southern Bengala: are species alternations between small pelagic fish trophodynamically mediated?. *S. African J. Mar. Sci.*, 28: 465-477.

ZWOLINSKI, J., A. MORAIS, V. MARQUES, Y. STRATOUDAKIS & P. FERNANDES. 2007. Diel variation in the vertical distribution and schooling behavior of sardine (*Sardina pilchardus*) off Portugal. *ICES J. Mar. Sci.*, 64: 963-972.

RECIBIDO: ABRIL 2021

ACEPTADO: JULIO 2021