Bol. Inst. Oceanog. Venez. 59(01): 122-139 (2020). 07 Figs., 04 Tabs.

ESTRUCTURA ESPACIO-TEMPORAL DEL ICTIOPLANCTON ASOCIADO A LAS COMUNIDADES CORALINAS DEL ÁREA DE SURGENCIA ORIENTAL DEL CARIBE SUR

Herrera-Reveles Ana Teresa[1], Marín Baumar[2], Martínez Alan [2], González-Rivero María Fernanda, López-Ordaz Adriana[3], Narváez Mariela[2], Núñez José Gregorio [2] & Ariza Luis Alejandro[2]

[1]*Instituto de Zoología y Ecología Tropical. Facultad de Ciencias. Universidad Central de Venezuela*
E-mail: anat.herrera@ciens.ucv.ve / ana.teresa.herrera.r@gmail.com

[2]*Instituto Oceanográfico de Venezuela. Universidad de Oriente. Núcleo Sucre*

[3]*Departamento de Biología de Organismos. Universidad Simón Bolívar*

RESUMEN: El conocimiento del patrón de distribución de las etapas tempranas de peces permite la exploración de recursos, localizar áreas y períodos de desove. El objetivo de este estudio fue evaluar patrones espacio-temporales del ictioplancton asociados a comunidades coralinas del Parque Nacional Mochima e isla La Tortuga (Venezuela) durante un ciclo anual de eventos de surgencia. Se cuantificaron 74.411 huevos y 2.096 larvas, identificándose 72 especies de peces de hábitos costeros, coralinos y oceánicos. Análisis multivariados demostraron variación de la estructura de etapas de vida, densidad y composición a diferentes escalas espacio-temporales. El factor temporal presentó mayor efecto en comparación a factores espaciales, sugiriendo que el clima regional domina los procesos en las primeras etapas de vida de los peces. Altas densidades de huevos (5.380±1.182 ind·1.000m^{-3}) y larvas (84±30 ind·1.000 m^{-3}) fueron reportadas durante la surgencia fuerte y débil, respectivamente, sugiriendo una ventana óptima de reproducción y desarrollo larval durante estos periodos. No se encontraron diferencias entre áreas (separadas por centenas de km) ni localidades (separadas por decenas de km). No obstante, la interacción significativa entre meses de un mismo periodo y sitios (separadas por centenas de metros) evidencia que los factores locales son relevantes en las dinámicas de retención y exportación del ictioplancton. Los resultados sugieren desoves constantes de las poblaciones de peces, mostrando la importancia del área de estudio como zona de desove y desarrollo de las etapas más vulnerables de las especies asociadas a estos ambientes marinos tan productivos para la región del Caribe sur.

Palabras clave: Parque Nacional Mochima, isla La Tortuga, huevos, larvas, peces marinos

ABSTRACT: Studies about patterns of distribution of early life stages of marine fish allows exploration of resources and identification of spawning grounds. Our aim was to evaluate the spatial-temporal patterns of ichthyoplankton associated to coral communities, during an upwelling cycle, at Mochima National Park and La Tortuga Island. We quantified 74,411 eggs and 2,096 larvae from 72 species of coastal, coral and oceanic habits. Multivariate analyzes demonstrated variation in life stage structure, density, and composition at different spatio-temporal scales. The temporal factor had main effect compared to spatial factors, suggesting that the regional climate dominates the processes associated to the first fish life stages. The highest densities of eggs (5,380±1,182 ind·1,000m-3) and larvae (84 ± 30 ind · 1,000m^{-3}) were reported for strong and weak upwelling periods, respectively, suggesting an optimal window for reproduction and larval development during these periods. At the spatial level, we did not found differences between zones (100's km) nor localities (10's km). However, the significant interaction between months of same upwelling periods and sites (100's m) shows that local factors are important. Hydrodynamics and local biological interactions may be important in retention - exportation dynamics of eggs and larvae. The results suggest constant spawning through the year, showing the importance of the area as a hatching site, especially for species of fishing interest, being an area of biodiversity and fishing importance, as well as highly productive for the South Caribbean region.

Key words: Mochima National Park, La Tortuga Island, eggs, larvae, marine fishes

INTRODUCCIÓN

El ictioplancton marino representa una fracción del zooplancton, concretamente del grupo de meroplancton u organismos que sólo forman parte del plancton durante las etapas tempranas de su ciclo de vida (Boltovskoy 1999). Específicamente está constituido por los huevos y larvas de peces; y su estudio es relevante, entre otras cosas, por su estrecha relación con los recursos marinos explotados por las poblaciones humanas (Richards 1984).

En general, la aparición de los huevos y larvas de peces en el zooplancton, está íntimamente relacionada con el ciclo anual de maduración sexual de los adultos y su sincronía con otros componentes del plancton. Por lo tanto, la composición cualitativa y cuantitativa

del ictioplancton es muy variable a lo largo de todo el año y está sujeta a procesos fisiológicos de los adultos de diferentes especies, pero también a factores locales (batimetría, relaciones biológicas) y regionales (hidroperiodos, ciclos de surgencia) (Fuiman & Werner 2002; Miller & Kendall 2009).

En el Caribe sur se han realizado estudios de variaciones espaciales y temporales de los organismos del ictioplancton, los cuales han establecido que el régimen hídrico (lluvia-sequía) y la hidrodinámica de la región son determinantes en la variación espacio-temporal de las etapas tempranas de los peces (López 1972; González 1984; Gómez & Granado 1986; Luckhurst & Powles 1986; Marín *et al*. 1989; 1990; Manjarrés *et al*. 2005a, 2005b; Henríquez 2007; Montoya 2017). Específicamente, en la región nororiental de Venezuela, denominada como *Eco-región Zona de Surgencia Oriental* en Venezuela (Klein 2008), las evaluaciones del ictioplancton marino han permitido clasificarla como una de las áreas más productiva del Caribe, constituyéndola como área imprescindible para la reproducción, alimentación y crecimiento de diversas especies de peces, la mayoría de interés comercial (Freon *et al*. 1997; Villalba 2002; Marín *et al*. 2003; Cedeño *et al*. 2008; Allen-Peña *et al*. 2009). La alta abundancia de individuos de etapas tempranas de peces marinos en esta zona se debe a la continua incorporación de nutrientes a través de escorrentía y descarga de los ríos durante la época de lluvias y por el ascenso de aguas sub-superficiales ricas en nutrientes debido a la surgencia costera originada por los vientos Alisios en época de sequía (Moigis & Bonilla 1985; Gaspar 1996; Castellanos *et al*. 2000; Hu *et al*. 2004; Rueda-Roa & Müller- Karger 2013).

No obstante, el éxito reproductivo de los peces no sólo está vinculado con la presencia de altas concentraciones de alimento, sino también de ciertas condiciones hidrodinámicas (locales y regionales) que permitan la obtención del alimento con el menor gasto energético, así como también la retención de huevos y larvas o el transporte a otras áreas cercanas y adecuadas para el reclutamiento a las poblaciones demersales (Fuiman & Werner 2002; Sale 2006). Es por esta razón, que se requieren estudios que permitan establecer las escalas temporales y espaciales a las cuales ocurren las variaciones de abundancia y composición de las etapas iniciales de los peces marinos. Adicionalmente, se hace imprescindible evaluaciones de la distribución espacio-temporal, de especies de peces asociadas a las zonas litorales, específicamente a las comunidades coralinas que son altamente vulnerables a los cambios climáticos globales y antropogénicos (Hughes 1994; Munday *et al*. 2012).

El objetivo principal de esta investigación fue evaluar los patrones espacio-temporales de los ensamblajes ictioplanctónicos asociados a comunidades coralinas del nororiente de Venezuela durante las diferentes fases de un ciclo de surgencia. Para ello, se evaluaron variaciones espaciales y temporales en la (i) estructura de etapas de vida, (ii) densidad de organismos y (iii) composición del ictioplancton.

MATERIALES Y MÉTODOS

El estudio se llevó a cabo entre el Parque Nacional Mochima (10°09’50″ - 10°26’00″ N / 64°13’20″ - 64°47’32″ W) y las costas sur y este de la isla La Tortuga (10º56’50” N / 065º18’50” W). Ambas áreas ubicadas dentro de la región de surgencia oriental de Venezuela, Caribe sur.

El muestreo se realizó bajo un diseño jerárquico anidado, donde los sitios de estudio fueron seleccionados considerando la distribución de las comunidades coralinas dentro del Parque Nacional Mochima (PNM) y la isla La Tortuga (IT), las características geomorfológicas y la hidrodinámica del área evaluada. Como se muestra en la Fig. 1, el área de estudio fue dividida en tres escalas: dos áreas (PNM e IT, con separación de aproximadamente 100 km), cuatro *localidades* (Mochima Las Borrachas, Mochima Las Caracas, Este de La Tortuga, Sur de La Tortuga con separación de decenas de km) y tres *sitios* dentro de cada localidad (separación de decenas de metros).

La evaluación temporal se llevó a cabo a través de diez muestreos mensuales entre julio – octubre de 2010 y enero - junio de 2011, con la finalidad de cubrir las diferentes fases de un ciclo de surgencia. En cada muestreo se tomaron tres réplicas: dos con mallas de plancton tipo Tucker (área de 0,275 m^2 y 500 µm de poro) y una con red de plancton tipo estándar (área de 0,246 m^2 y 300 µm de poro).

Los calados realizados fueron de tipo integral por períodos de 15 minutos, es decir, la mitad del tiempo fueron arrastres horizontales cercanos al fondo coralino y la otra mitad del tiempo en la superficie. La velocidad de la embarcación siempre se mantuvo a baja

intensidad (< 4 m seg^{-1}), buscando minimizar que las larvas de etapas avanzadas evadieran la entrada a la red (Spounaugle *et al*. 2003). Las muestras de ictioplancton fueron congeladas, mientras que las de zooplancton fueron preservadas en formol neutralizado al 10%, y trasladadas al laboratorio para su análisis posterior.

Adicionalmente, durante el 14 y 15 de octubre de 2010 (inicio del evento de surgencia), se realizó un muestreo a bordo del B/O GUAIQUERI II, durante el cual se tomaron muestras de ictioplancton a lo largo de siete transectos de 620 metros de largo. En la Fig. 2 se muestra como estos recorridos fueron distribuidos en el área de estudio: tres en el PNM, dos en la IT y dos en el área marina que se encuentra entre el PNM y la IT (Tabla 1).

Las muestras fueron obtenidas con arrastres oblicuos de una red de plancton del tipo estándar con una malla de 500 µm de poro y 58,5 cm de diámetro de boca. Se hicieron calados integrales desde el fondo (30 m) a la superficie, durante 10 min y manteniendo la velocidad de la embarcación igual a 2 nudos. El material colectado fue fijado con etanol al 90%.

Asociada a las redes, se colocó un medidor de flujo modelo Rigosha, a través del cual se estimó el volumen de agua filtrado durante cada arrastre. De esta forma, todas las muestras fueron analizadas para la estimación de densidad y composición de huevos y larvas de peces. La identificación se realizó hasta el nivel taxonómico más bajo posible (familia, género y/o especie), empleando descripciones realizadas por Fahay (2007), Leis & Rennis (1983), Moser *et al*. (1984), Marín *et al*. (1989), Kendall & Matarese (1994), Beltrán & Ríos (2000), Richards (2005).

Análisis de datos

Los meses evaluados fueron clasificados como periodos de calma, surgencia débil y surgencia fuerte, dependiendo de los valores estimados del índice de surgencia derivado de Bowden (ISB). Las estimaciones fueron realizadas siguiendo las ecuaciones de Bowden (1983) con las modificaciones explicadas en Marín *et*

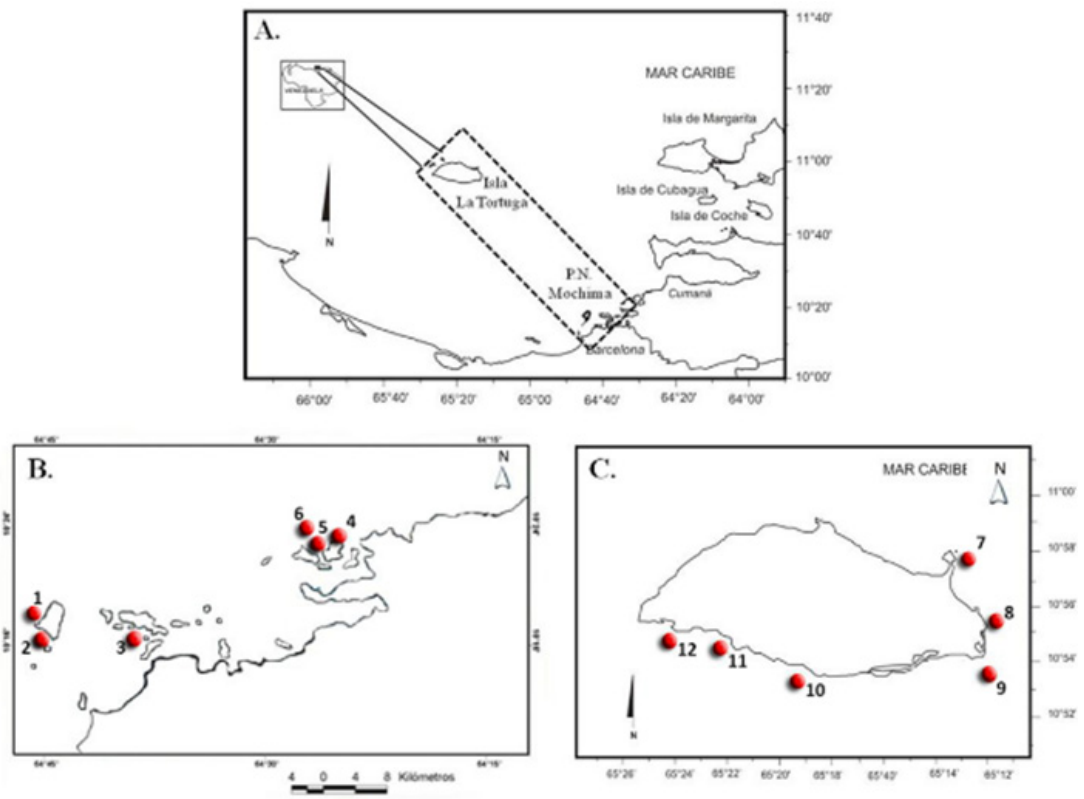


Fig. 1. Área de estudio. A. Ubicación de las dos áreas evaluadas. B. Localidades y sitios de estudio dentro del Parque Nacional Mochima. C. Localidades y sitios de estudio dentro de la isla La Tortuga.

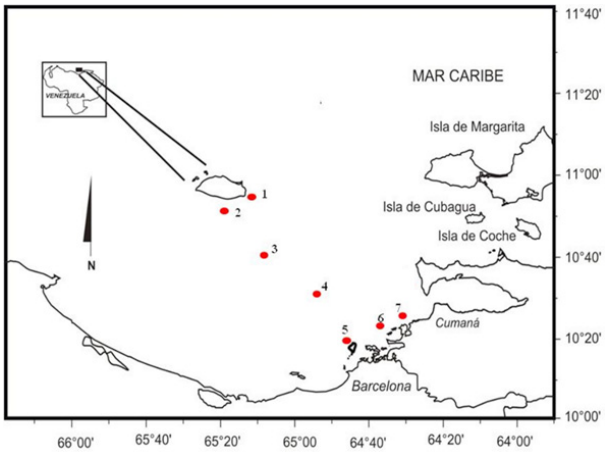


Fig. 2. Ubicación geográfica del área de estudio señalizando los transectos de muestreo durante el crucero a bordo del B/O GUAIQUERI II en octubre de 2010 .

al. (2003). El ISB representa valores equivalentes a los estimados con el índice de surgencia propuesto por Bakun *et al*. (1974) y es una expresión del transporte de Ekman, el cual refleja valores positivos cuando el transporte Ekman es vertical y ocurre surgencia de las aguas sub-superficiales (vientos con dirección entre 0 y 90°), y refleja valores negativos cuando ocurre hundimiento de las masas de agua generada por la advección de las aguas costeras superficiales (vientos con dirección >90°).

Para estimar el ISB se emplearon valores de la velocidad (m seg^{-1}) y dirección (grados) de los vientos tomados de la Estación Meteorológica del Aeropuerto Antonio José de Sucre, Cumaná-Edo. Sucre. Se seleccionó dicha estación meteorológica porque su esquema anual de variación del viento presenta mayor similitud con el patrón de vientos marinos en cuanto al comportamiento y la duración en comparación a otras estaciones meteorológicas cercanas, señalándolo como el más apropiado para relacionarlo con los eventos de surgencia que suceden en el área (Rueda-Roa 2000; Aparicio-Castro & Contreras 2003).

Para el análisis de datos de huevos y larvas de peces, todas las densidades fueron estimadas considerando el volumen de agua filtrado. Seguidamente, se utilizó una combinación de gráficos descriptivos, análisis multivariados e índices ecológicos para evaluar posibles cambios espacio-temporales de los ensamblajes ictioplanctónicos.

Se emplearon análisis de varianza multivariado con base en permutaciones (Permanova), para someter a prueba las hipótesis nulas de que no existen diferencias en: (i) la estructura de etapas de vida que conforman al ictioplancton en el área y tiempo de estudio, (ii) la composición ictioplanctónica en el área y tiempo de estudio (Anderson 2008). Estos análisis fueron realizados a partir de matrices de disimilitud *Bray-Curtis*, donde los datos fueron transformados con la raíz cuarta para darle peso al ensamblaje completo de todos los grupos registrados y no sólo a los grupos dominantes (Clarke & Green 1988).

Se elaboraron dos modelos para las evaluaciones espacio-temporales:

(1) modelo empleado para el diseño jerárquico anidado con dos factores fijos: periodo del ciclo evaluado (tres niveles: calma, surgencia débil y surgencia fuerte) y localidad (cuatro niveles: oeste del PNM, este del PNM, este de la IT y sur de la IT), y dos factores aleatorios: mes (anidado a periodo del ciclo evaluado) y sitios (anidado al factor localidad).

(2) modelo empleado para el diseño de muestreo a bordo del B/O GUAIQUERI II con un factor fijo: área (tres niveles: PNM, IT y área intermedia) y un factor aleatorio: transecto (anidado a área).

En estos análisis, la probabilidad del estadístico correspondiente fue estimada bajo 9.999 permutaciones, para establecer valores de significancia de la prueba de $p < 0{,}01$. Sin embargo, en aquellos análisis donde debido a un bajo número de muestras no fue posible obtener un alto número de permutaciones, se procedió a realizar las estimaciones correspondientes utilizando simulaciones

TABLA 1. Coordenadas geográficas de los transeptos de muestreo durante el crucero a bordo del B/O GUAIQUERI II en octubre de 2010

Transepto	Long. N	Lat. W
1. La Tortuga.Punta Garambeo	10° 53´00,0´´	65° 18´30,0´´
2. La Tortuga.Punta Oriental	10° 53´48,3´´	65°12´15,0´´
3. Área intermedia	10° 49´10,0´´	65°06´10,0´´
4. Área intermedia	10°37´30,0´´	64°55´00,0´´
5. Mochima.Las Borrachas	10°17´45,0´´	64°42´05,0´´
6. Mochima. Las Caracas	10°23´45,0´´	64°26´10,0´´
7. Mochima. Bahía	10°23´45,0´´	64°20´45,0´´

de Monte Carlo. Esta prueba es una alternativa para realizar inferencias a un nivel estadístico de al menos una significancia de 0,05 (Clarke & Green 1988; Anderson & Robinson 2003).

Al encontrar diferencias significativas, se realizaron pruebas de comparaciones pareadas *Pair-wise test* para así detectar diferencias entre pares de niveles de los factores fijos. Adicionalmente, se empleó un análisis de similitud porcentual (SIMPER) para identificar los taxa que más contribuyen a las diferencias encontradas (Clarke & Warwick 2001). Todos los análisis mencionados anteriormente se realizaron con programa estadístico PRIMER V6.1.13 & PERMANOVA+ V1.0.3 (Clarke & Gorley 2006; Anderson *et al*. 2008).

Finalmente, siguiendo la ecuación 1 se calculó un índice de composición larval (ICL). Este consiste en establecer, por medio de métricas de resiliencia y vulnerabilidad de las etapas adultas, cuán frágil podría ser el grupo de larvas que componen al ictioplancton en cada periodo y sitio evaluado y está fundamentado en el índice de vulnerabilidad ecológica propuesto por Cinner *et al*. (2013).

$$ICL = S\text{-}PR \qquad \text{(Ec. 1)}$$

donde:

S: susceptibilidad ecológica de las especies.

PR: potencial de recuperación de las especies. Evaluados como:

$$S = \sum_{i}^{n} AR_i . V_i + \sum_{i}^{n} AR_i . DB_i \qquad \text{(Ec. 2)}$$

$$PR = \sum_{i}^{n} AR_i . T_i \qquad \text{(Ec. 3)}$$

donde:

AR_i: Abundancia relativa de cada especie *i*

V*i*: Vulnerabilidad de la especie *i* a la pesca. Valores jerarquizados del 0 al 1 y tomados de Cheung *et al*. (2005) y Froese & Pauly (2019).

DB_i: Dependencia de la especie *i* a las comunidades bentónicas coralinas. Valores jerarquizados del 0 al 1 y tomados de Luiz *et al*. (2012).

T_i: resiliencia medida como tiempo que tarda la población en duplicar su tamaño. Valores jerarquizados del 0 al 1 y tomados de Froese *et al*. (2017) y Froese & Pauly (2019).

El valor final fue re-escalado, de tal forma que el índice presenta valores entre 0 y 1. Valores del ICL cercanos a 1 corresponden a ensamblajes larvarios constituidos

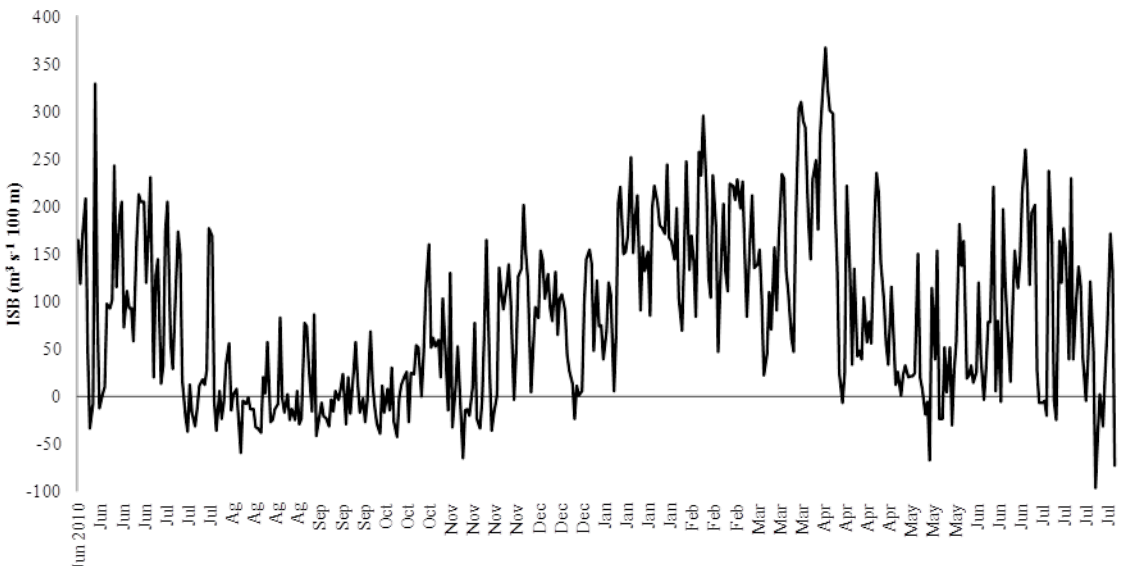


Fig. 3. Variación diaria del índice de surgencia (m^3. s^{-1} 100 m) entre junio 2010 y julio 2011.

principalmente por especies altamente vulnerables a la pesca, con alta dependencia a las comunidades bentónicas y/o con largos periodos para la duplicación del tamaño poblacional. Valores del ICL cercanos a 0 corresponden a ensamblajes larvarios constituidos principalmente por individuos pertenecientes a especies poco vulnerables a la pesca, con baja dependencia a las comunidades bentónicas y/o con cortos periodos para la duplicación del tamaño poblacional.

RESULTADOS

El periodo evaluado presenta una estructura temporal enmarcada por la magnitud de los vientos Alisios y su efecto en la columna de agua. Los valores estimados para el ISB (Fig. 3), permitieron estructurar el año en tres periodos:

i. Calma (21 julio - 15 octubre 2010): velocidad de viento 2 – 3 m seg^{-1}; IS ≤ 100 m^3. s^{-1} 100 m y bajos valores de desviación estándar diario del IS ≤50 m^3. s^{-1} 100 m.

ii. Surgencia débil (octubre - diciembre 2010 y mayo - junio 2011): velocidad de viento 3 – 5 m seg^{-1}; IS hasta 250 m^3. s^{-1} 100 m y altos valores de desviación estándar diario del IS: 50 - 325 m^3. s^{-1} 100 m.

iii. Surgencia fuerte (enero - abril 2011): velocidad de viento 5 – 7 m seg^{-1}; IS hasta 370 m^3. s^{-1} 100 m y valores medios de desviación estándar diario del IS: 50 - 260 m^3. s^{-1} 100 m.

Los ensamblajes de ictioplancton dentro del área y periodo de estudio presentaron una estructura de etapas de vida constituida en: embriones (huevos), etapa larval 1 (larvas con saco vitelino o pro-larvas), etapa larval 2 (larvas en fases de desarrollo de la estructura caudal) y etapa larval 3 (larvas con la estructura caudal completamente formada o post-larvas). Se contabilizaron un total de 74.411 huevos de peces lo que corresponde a una densidad de 851.214 huevos por 1000 m^3, mientras que en el caso de las larvas (etapas 1, 2 y 3) se cuantificó un total de 2.096 individuos, lo cual corresponde a 17.437 larvas por 1.000 m^3.

Los factores espacio y tiempo considerados en esta evaluación logran explicar el 40,6% de las diferencias observadas en la estructura de etapas del ictioplancton, donde lo más relevante son diferencias significativas entre periodos del ciclo evaluado (Tabla 2), específicamente entre el periodo de calma y el de surgencia fuerte (*Pair-wise test*; t= 2,55; p= 0,0007). Como este es el único factor fijo que resultó significativo, se infiere del análisis que la densidad de las etapas de vida cambia entre periodos, independientemente del área, localidad o sitio de estudio. Específicamente, en surgencia fuerte se presenta la tendencia de mayores densidades de organismos del ictioplancton, particularmente de huevos y post-larvas, mientras que las menores densidades se observan para el periodo de calma (Fig. 4).

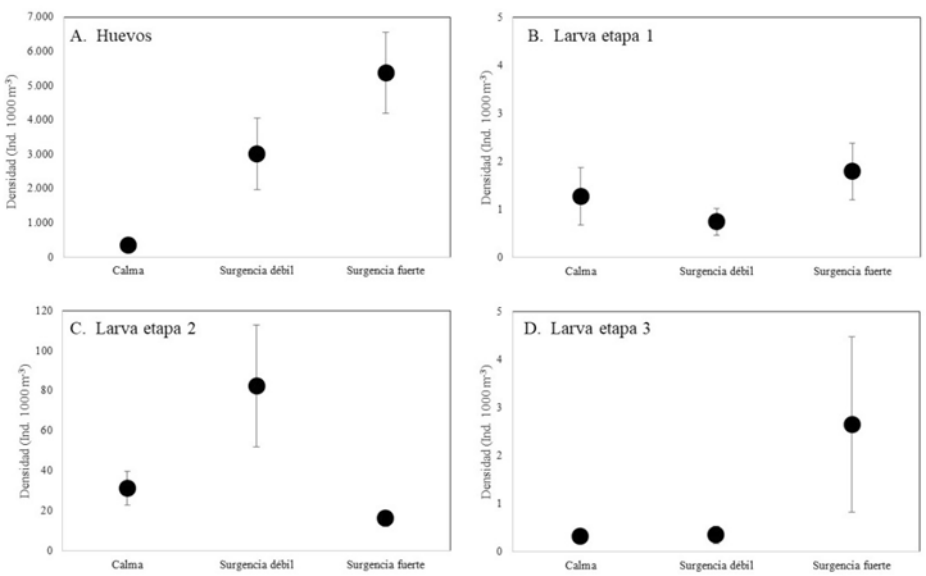


Fig. 4. Promedio y desviación estándar de las densidades de las etapas de vida durante los periodos evaluados del ciclo de surgencia de julio 2010 a junio 2011. Nótese las diferencias en la escala de densidad del eje *y* en los gráficos.

No obstante, es importante considerar los factores aleatorios del diseño, ya que indican variabilidad en las otras escalas espaciales y temporales evaluadas. En la tabla 2, se observa que el análisis reveló: (i) diferencias en la interacción Mes(periodo) x Localidad, lo que indica heterogeneidad espacial a la escala de decenas de kilómetros dentro de cada periodo del ciclo evaluado; y (ii) diferencias entre sitios de cada localidad, indicando heterogeneidad espacial a escala de decenas de metros.

Se destaca que no existen diferencias entre localidades. De hecho, la estructura de los ensamblajes ictioplanctónicos evaluados durante la campaña oceanográfica tampoco mostró diferencias espaciales (Permanova; $F= 2,81$; $p= 0,11$), a pesar de que los valores máximos de todas las etapas de vida fueron registradas en los transectos del PNM (Fig. 5).

La identificación de las larvas reveló la presencia de 72 especies de peces pertenecientes a 37 familias de 14 órdenes taxonómicos (Tabla 3). En general, se identificó que de las especies encontradas 22 son dependientes de ambientes coralinos, 48 son costeras de hábitos generalistas y 2 son oceánicas durante la etapa adulta. El grupo más importante, en términos de abundancia, fueron los clupeidos (54,37%), siendo *Sardinella aurita* la especie más abundante. Seguidamente, fueron los pomacéntridos, carángidos y escómbridos los grupos con mayor abundancia relativa (11, 9 y 3%, respectivamente), dentro del área de estudio.

La composición ictioplanctónica resultó variable a las escalas espaciales y temporales empleadas en esta evaluación (Tabla 4, Fig. 6). El análisis Permanova identificó que los factores espacio y tiempo, explican el 43,3% de las diferencias observadas en la composición de los ensamblajes ictioplanctónicos (Tabla 4). Específicamente, los factores temporales presentaron mayor coeficiente de variación (18%) en comparación a los factores espaciales (7%), encontrándose diferencias significativas entre las fases del ciclo de surgencia evaluado. Comparaciones pareadas entre periodos, indican que la composición del ictioplancton en surgencia débil es diferente al encontrado en los meses de calma y surgencia fuerte (*Pair-wise test*; $t \geq 1,68$; $p < 0,01$). Estas diferencias se deben principalmente a las mayores densidades de las especies de las familias Clupeidae, Pomacentridae y Carangidae durante los meses de surgencia débil en comparación a lo registrado para los meses de calma y surgencia fuerte (SIMPER, 96% de disimilitud).

A su vez, el Permanova muestra que no hay interacción significativa entre los factores fijos del tiempo y espacio, indicando así que el patrón temporal es similar entre localidades y sitios evaluados. No obstante, en cuanto a los factores aleatorios del diseño de muestreo, el análisis reveló que existen diferencias significativas en la interacción meses y sitios, lo cual indica que hay variabilidad a la escala de decenas de metros dependiendo del mes dentro de cada periodo de surgencia.

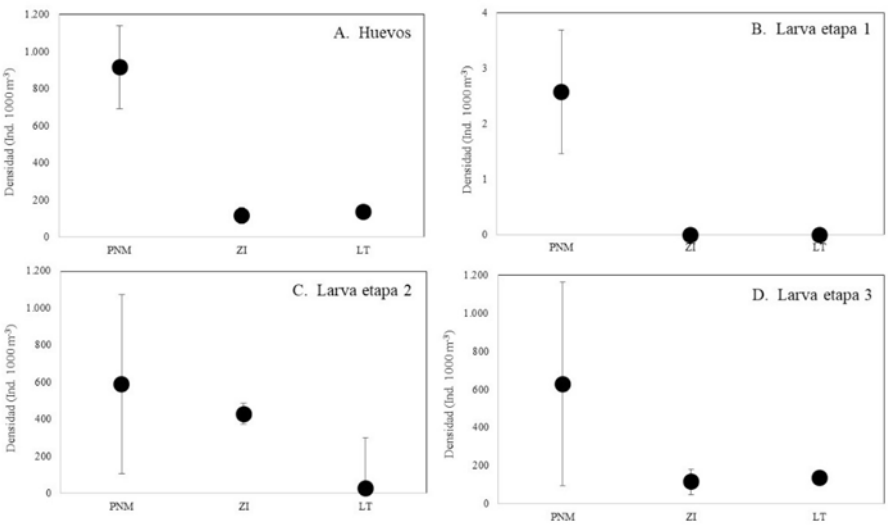


Fig. 5. Promedio y desviación estándar de las densidades de las etapas de vida en el Parque Nacional Mochima (PNM), área intermedia (AI) e isla La Tortuga (IT) durante crucero oceanográfico (octubre 2010). Nótese las diferencias en la escala de densidad del eje *y* en los gráficos.

TABLA 2. Permanova para evaluar diferencias de la estructura de etapas de vida que conforman al ictioplancton en el área y tiempo de estudio (gl: grados de libertad, SC: suma de cuadrados, MC: media de los cuadrados, F: valor del estadístico, p: probabilidad estimada por permutaciones o simulaciones de Monte Carlo, %CV: porcentaje del componente de variación atribuible a cada fuente).

Fuente de variación	gl	SC	SM	F	p	% C.V
Periodo	2	20025	10012	2,0687	0,0474	7,51
Localidad	3	8504,1	2834,7	1,277	0,2307	1,27
Mes(Periodo)	7	36743	5249,1	7,3094	0,0001	16,6
Sitio(Localidad)	8	13051	1631,3	2,2548	0,0066	4,23
Periodo x Localidad	6	11381	1896,9	1,3829	0,107	3,33
Periodo x Sitio(Localidad)	16	10250	640,62	0,89506	0,6412	0
Mes(Periodo) x Localidad	19	24835	1307,1	1,8157	0,0095	7,64
Mes(Periodo) x Sitio(Localidad)	44	31576	717,64	0,96502	0,5674	0
Residuales	151	112290	743,65			59,4
Total	256	289860				100

Por su parte, la estructura de los ensamblajes ictioplanctónicos evaluados con la campaña oceanográfica en surgencia débil no mostró diferencias espaciales (Permanova; t= 2,11; p= 0,1), aunque los valores máximos fueron encontrados en los transeptos del PNM. En general, los grupos Clupeidae (45%), Scombridae (16%) y Carangidae (13%) fueron los más abundantes para el momento del estudio, principalmente las especies *Sardinella aurita*, *Auxis thazard* y *Decapterus* sp., en toda el área de estudio.

En cuanto a los valores del índice de composición larval (ICL), se encontró que en periodos de:

- calma y surgencia fuerte alcanza valores hasta de 0,55 para varios sitios de ambas áreas (Fig 7). Esto se debe a que los ensamblajes ictioplanctónicos están constituidos principalmente por individuos cuyos adultos son altamente vulnerables a la pesca (*Sphyraena barracuda*, *Caranx* sp., *Thunnus* sp., *Mugil* sp., *Haemulon* sp. *Epinephelus* sp.), dependientes de comunidades coralinas (*Haemulon* sp., *Stegastes* spp., *Halichoeres* spp.) y de lenta maduración sexual o pocos eventos reproductivos al año (especies de las familias Carangidae y Serranidae).

- surgencia débil alcanza valores entre 0,27 y 0,35 para algunos sitios evaluados (Fig 7). La mayoría de las larvas provienen principalmente de pequeños pelágicos, que si bien en su etapa adulta tienden a ser vulnerables a la pesca, también son organismos de hábitat generalista, maduración sexual relativamente rápida y con varios eventos reproductivos al año, tales como *Sardinella aurita*, *Caranx* sp., *Decapterus* sp., *Seriola* sp., *Lutjanus* sp. y *Trachurus lathami*.

DISCUSIÓN

El ictioplancton del PNM y la IT presentan una estructura temporal y espacial que es variable de acuerdo a factores regionales (asociados al ciclo de surgencia) y locales (posiblemente asociados a características bióticas y abióticas de cada sitio estudiado). El factor temporal, presentó mayor efecto en comparación a factores espaciales, sugiriendo que el clima regional domina los procesos asociados a las primeras etapas de vida de los peces. No obstante, se evidencia que los factores locales son relevantes en las dinámicas de retención y exportación de huevos y larvas de peces.

Los resultados indican que la temporalidad juega un papel determinante en las variaciones de la densidad de organismos y composición de especies que conforman al ictioplancton. Esto sugiere que posiblemente los individuos presentan cierta sincronía con los cambios de temperatura, corrientes y concentración de nutrientes, asociado a cada uno de los periodos evaluados. El ciclo climático anual de la región se encuentra dirigido por la acción de los vientos Alisios y puede ser dividido en cuatro fases temporales: calma, inicio de surgencia, surgencia principal y segunda surgencia (Rueda-Roa 2000, 2012; Rueda-Roa & Müller-Karger 2013), las cuales fueron evidenciadas en el patrón de la velocidad del viento e ISB durante el período de este estudio (junio

TABLA 3. Lista de especies de larvas de peces en las áreas de estudio en todos los muestreos (PNM: Mochima, IT: isla La Tortuga, AI: área intermedia).

ORDEN	FAMILIA	ESPECIE	PNM	IT	AI
Anguilliformes	Anguillidae	Anguillidae sp. 1			X
Atheriniformes	Atheriniidae	*Atherinomorus stipes*	X	X	
Aulopiformes	Aulopidae	*Alepisaurus* sp.		X	
	Synodontidae	*Synodus* sp.	X	X	
Beloniformes	Belonidae	*Tylosurus crocodilus*	X		
		Belonidae sp. 1		X	
	Exocoetidae	*Paraexocoetus brachypterus*		X	
		Exocoetidae sp. 1		X	
	Hemiramphidae	*Hemiramphus* sp.	X	X	
Beryciformes	Holocentridae	*Holocentrus* sp.		X	
		Myripristis sp.		X	
Clupeiformes	Clupeidae	*Jenkinsia lamprotaenia*	X	X	
		Sardinella aurita	X	X	X
		Clupeidae sp. 1	X	X	
		Clupeidae sp. 2		X	
		Clupeidae sp. 3	X	X	
	Engraulidae	*Anchoa* sp.	X		
		Engraulidae sp. 1	X		
Dactylopteriformes	Dactylopteridae	*Dactylopterus volitans*		X	
Gadiformes	Bregmacerotidae	*Bregmacerus cantori*	X	X	X
Ophidiiformes	Ophidiidae	*Lepophidium* sp.	X	X	
Gobiesociformes	Gobiesocidae	*Gobiesocidae* sp.		X	
Perciformes	Blenniidae	*Blenniidae* sp.	X	X	X
	Chaenopsidae	*Chaenopsidae* sp.	X		
	Gobiidae	Gobiidae sp. 1	X	X	X
		Gobiidae sp. 2	X		X
		Gobiidae sp. 3	X		X
		Gobiidae sp. 4	X		
		Gobiidae sp. 5	X		
	Labridae	Labridae sp. 1	X	X	
		Sparisoma sp.	X		
	Mugillidae	*Mugil* sp.	X	X	
	Carangidae	*Caranx* sp.	X	X	
		Chloroscombrus sp.	X	X	
		Decapterus sp.	X	X	X
		Oligoplites sp.	X	X	
		Selene vomer	X	X	
		Seriola sp.	X	X	
		Trachurus lathami	X	X	X

TABLA 3 Continuación...

		Carangidae sp. 1	X	X	
	Gerreidae	*Eucinostomus* sp.	X	X	
	Haemulidae	*Haemulon* sp.	X	X	X
		Haemulidae sp. 1	X	X	
	Lutjanidae	*Lutjanus* sp.	X	X	X
	Pomacentridae	*Abudefduf saxatilis*	X	X	
		Chromys multilineata		X	
		Micropathodon chrysurus	X		
		Stegastes leucostictus	X		
		Stegastes partitus		X	
		Pomacentridae sp. 1	X		
Perciformes	Sciaenidae	*Cynoscion* sp.	X	X	
		Sciaenidae sp. 1	X	X	
	Serranidae	*Anthias* sp.	X		X
		Epinephelus sp.	X		X
		Serranus sp.	X		
		Serranidae sp. 1			X
	Sparidae	*Diplodus* sp.	X		
		Sparidae sp. 1	X	X	
	Scombridae	*Thunnus* sp.		X	
		Auxis sp.	X		X
		Scombridae sp. 1	X	X	
	Sphyraenidae	*Sphyraena barracuda*	X	X	
Pleuronectiformes	Achiriidae	*Achirus lineatus*	X		
	Cynoglossidae	*Symphurus* sp.	X	X	X
		Syacium papillosum	X		
	Paralichthyidae	*Citharichthys* sp.	X		
		Syacium sp.	X		
Scorpaeniformes	Scorpaenidae	*Scorpaena* sp.	X	X	
	Triglidae	Triglidae sp. 1	X		
Tetraodontiformes	Diodontidae	*Diodon* sp.		X	
	Monacanthidae	*Aluterus scriptus*		X	X
	Tetraodontidae	Tetraodontidae sp. 1		X	
Riqueza total:			**55**	**48**	**17**

2010 a julio 2011). El patrón general evidenciado para el ictioplancton, indica que:

(i) el periodo de calma, asociado a bajas velocidades de viento, se caracteriza por bajas densidades de organismos de 32 especies y composición larvaria proveniente de adultos de moderada a alta vulnerabilidad (ICL ≥ 0,25).

(ii) el periodo de surgencia fuerte, asociado a las mayores velocidades de viento del año, presenta altas densidades de individuos de 30 especies aunque con dominancia de siete especies. Se destacan sitios con composición larvaria proveniente de adultos de moderada a alta vulnerabilidad (ICL ≥ 0,25).

(iii) periodos de surgencia débil, asociado a velocidades de viento de magnitudes muy variables, muestran altas densidades de larvas de 32 especies, cuya etapa adulta están catalogados con vulnerabilidades de bajas a moderadas magnitudes (ICL < 0,5).

La ventana óptima de reproducción y asentamiento de peces habitantes de este tipo de ecosistema se reduce o se extiende dependiendo de la variabilidad temporal de los vientos Alisios y consecuentemente en la duración de cada fase del ciclo de la surgencia (Roy *et al*. 1992; Myers 1998; Marín *et al*. 2003; Cury & Shannon 2004). Considerando los resultados de las densidades de huevos y larvas, así como la cantidad de especies que conformaron los ensamblajes ictioplanctónicos, se puede inferir que los meses que componen los periodos de surgencia débil y fuerte comprenden una ventana óptima de desarrollo de las primeras etapas pelágicas de un alto número de especies de peces en el área. Lo anterior, sin desestimar la importancia de las características ambientales generadas por el periodo de calma, donde se observa la mayor tasa de asentamiento en los hábitats demersales (Leis 1984, 1991; Leis & McCormick 2006).

En diferentes regiones influenciadas por eventos de surgencia, tales como las costas ubicadas al este del océano Atlántico y al este del océano Pacífico, se reporta que el éxito reproductivo de especies de pequeños pelágicos está asociado a desoves masivos durante los picos máximo y moderados de surgencia (Ware & Thompson 1991; Santos *et al*. 2001; Van der Lingen *et al*. 2001; Rojas & Landaeta 2014). Esto permitiría que el desarrollo de las larvas y los procesos de reclutamiento ocurran durante periodos de condiciones tróficas óptimas, asociadas a altas concentraciones de alimento y turbulencias intermedias, estas últimas generadas por velocidades moderadas de viento (< 6 m seg^{-1}) (Cury & Roy 1989; Houde 2009).

Si bien la duración e intensidad de cada periodo del ciclo de surgencia es variable entre años, las fechas de inicio y culminación para cada periodo registrado en este estudio se encuentran dentro de uno de los patrones observado con más frecuencia según la data histórica (Fukuoka 1966; Okuda 1975; Müller-Karger *et al*. 1989; 2001; 2004a; Rueda-Roa 2012; Rueda-Roa & Müller-Karger 2013). Sin embargo, cabe destacar que se han registrado años donde no se observan condiciones de surgencia durante los meses de junio y julio (Rueda-Roa 2000; 2012), por lo cual, posiblemente los años con esas condiciones climáticas presenten estrechas ventanas óptimas de reproducción y desarrollo larval.

En términos espaciales, lo primero que se debe destacar es la importancia del área de estudio como zona de desove, considerando que los huevos y las larvas tempranas fueron las etapas de vida más abundantes dentro del ictioplancton, tal y como se ha observado en otras localidades de la región (Mago *et al*. 2003; Cedeño *et al*. 2008; Allen-Peña *et al*. 2009). Igualmente, se evidencia la importancia del transporte larval costa afuera, ya que el haber capturado larvas de especies de peces arrecifales y costeros en el área intermedia, sugiere posibles patrones de conectividad demográfica

TABLA 4. Permanova para evaluar diferencias de la composición ictioplanctónica en el área y tiempo de estudio (gl: grados de libertad, SC: suma de cuadrados, MC: media de los cuadrados, F: valor del estadístico, p: probabilidad estimada por permutaciones o simulaciones de Monte Carlo, %CV: porcentaje del componente de variación atribuible a cada fuente).

Fuente de variación	gl	SC	SM	F	p	% CV
Periodo	2	20592	10296	2,4442	0,0047	11,9
Localidad	3	17715	5905,1	1,272	0,1748	2,8
Mes(Periodo)	7	35034	5004,8	1,6273	0,0493	6,1
Sitio(Localidad)	8	34551	4318,9	1,3666	0,1406	4,0
Periodo x Localidad	6	18938	3156,4	0,94641	0,6123	0,0
Periodo x Sitio(Localidad)	10	24810	2481	0,79333	0,8128	0,0
Mes(Periodo) x Localidad	13	56034	4310,3	1,3834	0,0819	9,2
Mes(Periodo) x Sitio(Localidad)	16	51191	3199,4	1,3119	0,0445	9,5
Residuales	60	146330	2438,8			56,7
Total	125	403610				

entre poblaciones del PNM e IT. Adicionalmente, la posición geográfica y el patrón de corrientes dentro del área de estudio evidenciado por Alvera-Azcárate *et al*. (2008), nos permiten hipotetizar que entre estas dos áreas existen patrones de conectividad demográfica entre diversas poblaciones de organismos marinos.

Por otra parte, la dominancia de larvas de sardinas (Clupeidae), jureles (Carangidae) y anchoas (Engraulidae), resaltan la importancia de la localidad de estudio como área de reproducción de pequeños pelágicos. Esto coincide con lo evidenciado por Rueda-Roa *et al*. (2017), quienes indicaron que estas especies,

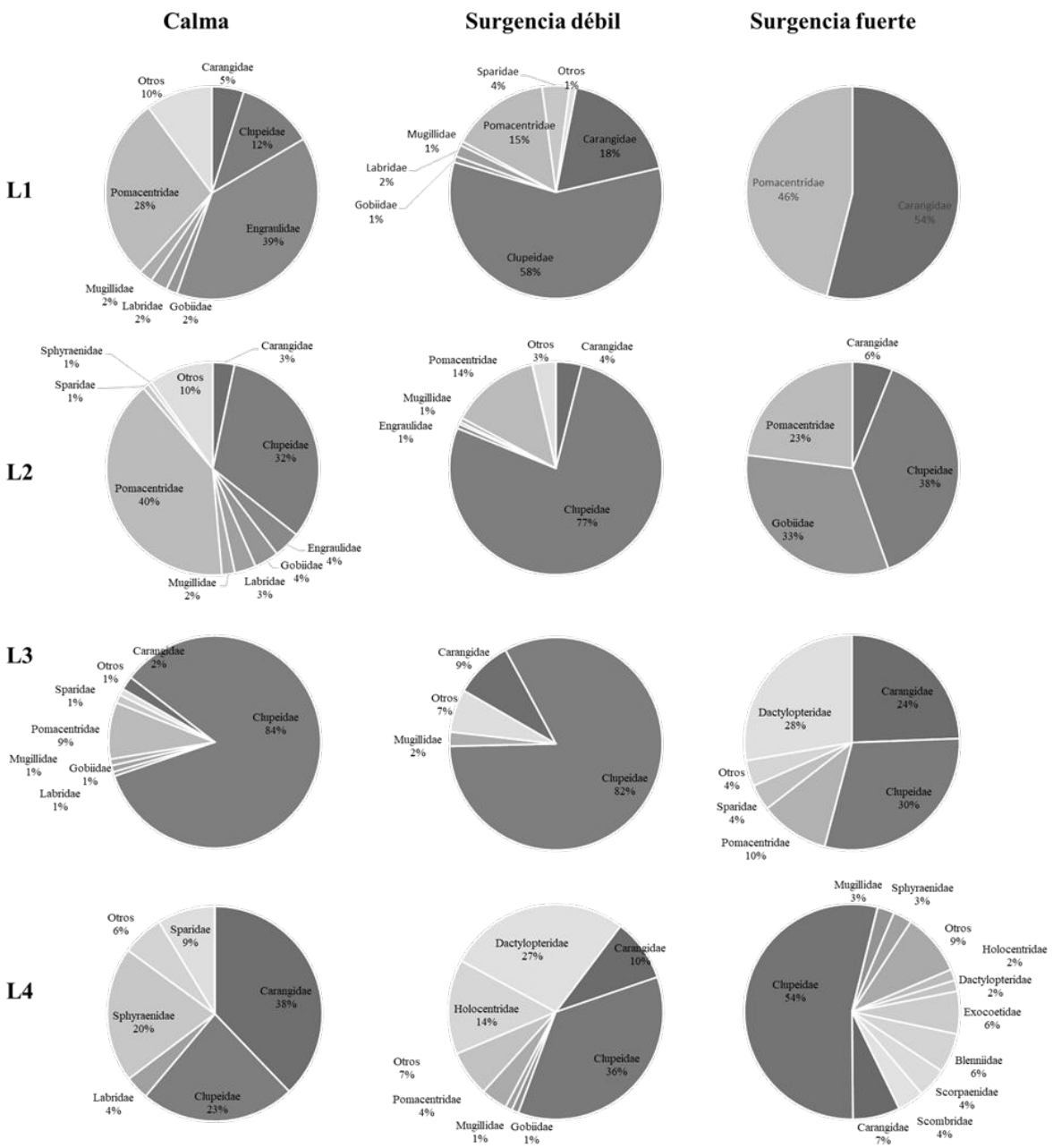


Fig. 6. Abundancia relativa (%) de las familias identificadas en el ictioplancton en las cuatro localidades evaluadas: L1: Mochima Las Borrachas, L2: Mochima Las Caracas, L3: este de La Tortuga y L4: Sur de La Tortuga, durante los tres periodos del ciclo de surgencia.

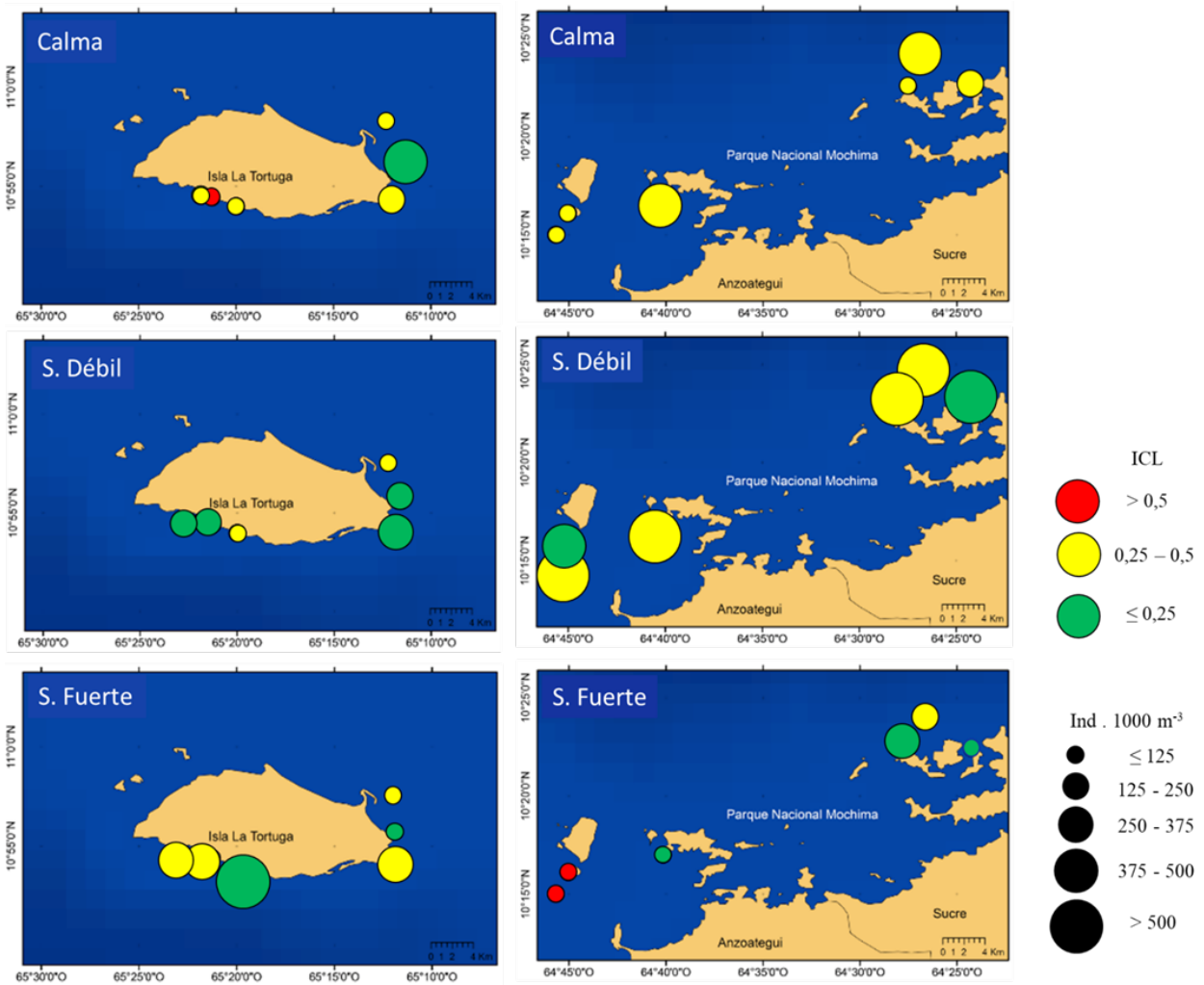


Fig.. 7. Variación espacio-temporal de las abundancias larvales y los valores del índice de composición larval (ICL) dentro del área de estudio durante los periodos evaluados del ciclo de surgencia de julio 2010 a junio 2011.

de interés pesquero, presentan la mayor productividad en el nororiente de Venezuela en comparación al resto del área marina del Caribe sur.

Todo lo mencionado anteriormente indica que el área de estudio debe presentar protección a intervenciones antrópicas, ya que las primeras etapas de vida de los peces marinos son los momentos más vulnerables del ciclo de vida, donde las tasas de mortalidad oscilan entre el 90 y 99% durante los estados pelágicos pre-reclutamiento (Houde 2002). Adicionalmente, el índice de composición larval indica que los ensamblajes ictioplanctónicos, están constituidos por un porcentaje importante de larvas que provienen de especies con etapas adultas muy vulnerables a la pesca y dependientes de comunidades coralinas asociadas a las costas litorales de la región (Cheung *et al*. 2005; Luiz *et al*. 2012; Froese *et al*. 2017; Froese & Pauly 2019). Este último punto es importante, ya que los sistemas coralinos son muy frágiles y vulnerables a los cambios globales, tales como lo son el aumento de temperatura y concentración de CO_2, así como también a perturbaciones locales tales como la sedimentación propia de las zonas costeras (Ross & De Lorenzo 1997), tales como las observadas en las cercanías del PNM (Bonilla *et al*. 1998).

Si bien es cierto que el patrón regional del ciclo de surgencia es preponderante sobre los patrones ictioplanctónicos observados, se debe destacar que los factores locales también son importantes en la

distribución espacio-temporal de las primeras etapas de vida de peces. Esto quedó evidenciado en la interacción significativa entre meses de un mismo periodo del ciclo de surgencia y sitios de una misma localidad.

Hay épocas donde se generan oportunidades para la retención de larvas locales, así como también habrá períodos con mayor exportación de larvas. No obstante, estos procesos pueden aumentar o disminuir dependiendo de la geomorfología y microclima de cada localidad. Particularmente, la costa sur de La Tortuga colinda directamente con la depresión occidental de la Cuenca de Cariaco, lo que implica que la hidrografía de la isla y los procesos biológicos asociados, están afectados directamente por la dinámica de esta fosa (Febres-Ortega & Herrera 1975). Adicionalmente, esta área tiene características oceánicas particulares a pesar de estar ubicada en la plataforma continental (Müller-Karger *et al*. 2004b). Por su parte, el PNM debido a sus características costeras y geomorfológicas presentan un importante número de áreas de retención, tales como bahías y ensenadas, que generarían dinámicas particulares de retención y exportación de larvas.

Al mismo tiempo, la composición larvaria está sujeta a la fecundidad y distribución de las etapas adultas. La comunidad de peces tiende a variar de acuerdo con la topografía, así como también de la condición de las comunidades bentónicas, particularmente de las comunidades coralinas, factores que a su vez generan variaciones particulares en: temperatura, concentración de otras especies del plancton (tanto fito como zooplancton), composición de peces adultos y zonas de desove de adultos (Sale 1991, 2006). En general, el PNM, presenta comunidades bentónicas más heterogéneas que las encontradas en los sitios evaluados de la IT (Herrera-Reveles 2016), así como también una mayor cantidad de nutrientes dada su condición de alta producción costera (Rueda-Roa & Müller-Karger 2013; Rodríguez-Centeno *et al*. 2010), por lo cual deben existir diferencias en la comunidad de peces y sus dinámicas asociadas.

Finalmente, los resultados permiten recomendar estudios con diseños de muestreo a diferentes escalas espaciales (desde pocos metros hasta varios kilómetros) y temporales, particularmente dentro de los periodos de surgencia débil, como por ejemplo variaciones semanales (asociadas al periodo lunar) e intra-diarias (diurnas – nocturnas). Esto permitiría establecer las condiciones ambientales que generan las características particulares observadas en la densidad y composición del ictioplancton durante este periodo.

CONCLUSIONES

Los patrones espacio-temporales observados en el ictioplancton indican que la dinámica del área de estudio, dada por los eventos de surgencia, condiciona significativamente los procesos asociados a las primeras etapas de vida de los peces marinos del área de estudio. La variabilidad entre sitios dependiendo del mes dentro de cada periodo del ciclo de surgencia, indica que los factores locales juegan un rol determinante en la estructura de etapas de vida, densidad y composición de especies, lo que hace que el área de surgencia oriental del Caribe sur, constituya una zona de importancia en cuanto a biodiversidad y a productiva pesquera para la región.

AGRADECIMIENTO

Parte de esta investigación fue realizada a través del Proyecto de Investigación de Grupo financiado por el Consejo de Investigación de la Universidad de Oriente (CI-2-030700-1671-10). Los autores agradecen al Prof. Antonio Quintero por el apoyo prestado en la realización de la expedición oceanográfica. Igualmente, hacemos extensivo nuestro agradecimiento al Sr. Jenner Rodríguez por toda la colaboración prestada en la logística de campo. Un agradecimiento especial a la Prof. Evelyn Zoppi, quien a varios de nosotros inició e impulsó en el mundo del plancton, con su enorme conocimiento, en el estudio de los organismos zooplanctónicos.

REFERENCIAS

Allen-Peña, T., L. Marcano, B. Marín-Espinoza & B. Márquez-Rojas, B. 2009. Abundancia del ictioplancton y macrozooplancton en el suroeste del Golfo de Cariaco, Venezuela. *Bol*. *Centro Invest*. *Biol* 43(4): 501-526.

Alvera-Azcárate, A., A. Barth & R Weisberg. 2008. A nested model of the Cariaco Basin (Venezuela): description of the basin's interior hydrography and interactions with the open ocean. *Ocean*. *Dyn*. 59: 97-120.

Anderson, M.J. & J. Robinson. 2003. Generalized discriminant analysis based on distances. *Aust*. *N.Z*. *J*. *Stat*. 45:301-318.

Anderson, M.J. 2008. A new method for nonparametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecol*. 26(1): 32-46.

Anderson, M.J., R.N. Gorley & K.R. Clarke. 2008. PERMANOVA+ for PRIMER: guide to software and statistical methods. Primer-e, Plymouth, UK, 214pp.

Aparicio-Castro, R. & R. Contreras. 2003. Índices de surgencia costera inducida por el viento para la región nororiental de Venezuela. En: *La sardina* (*Sardinella aurita*), *su medio ambiente y explotación en el Oriente de Venezuela*. Ed. Fréon P. & J. Mendoza. IRD Editions Institut de Recherme pour le development, Paris, Francia. 207-220.

Bakun, A., D.R. McLain & F.V. Mayo. 1974. The mean anual cycle of coastal upwelling off western North America as observed from surface measurements. *Fish*. *Bull*. 72: 843-844.

Beltrán, B. & R. Ríos. 2000. *Estadios tempranos de peces del Pacifico colombiano*. Tomo I – II. Inst. Nac. Pesca y Acuicultura INPA, Buenaventura, Colombia. 727 pp.

Boltovskoy, D. 1999. *Zooplankton*: *South Atlantic*. Backhuys Publishers, Leiden, Netherlands. 1706 pp.

Bonilla, J., Fermín, J. & C. González. 1998. Análisis estadístico multivariante aplicado al grado textural y a los aspectos geoquímicos de los sedimentos del ecosistema marino costero de Jose, Edo. Anzoátegui, Venezuela. *Bol*. *Inst*. *Oceanogr*. *Venezuela*. 37: 53-62.

Bowden, K.F. 1983. *Physical oceanography of coastal waters*. Ellis Horwood Ltd., Chichester, UK. 302 pp.

Castellanos, P., R. Varela & F. Müller-Karger. 2000. Descripción de las áreas de surgencia al sur del Mar Caribe examinadas con el sensor infrarrojo AVHRR. *Mem*. *Soc*. *Cienc*. *Nat*. *La Salle* 60(154): 55-76.

Cedeño, K. 2008. *Composición*, *distribución y abundancia de huevos y larvas de peces arrecifales de la costa sur del Golfo de Cariaco* (*ensenada de Turpialito*), *Estado Sucre*, *Venezuela*. Trab. Grad. Lic. Biología, Universidad de Oriente, Cumaná, Venezuela, 100 pp.

Cheung, W.W.L., T.J. Pitcher & D. Pauly. 2005. A fuzzy logic expert system to estimate intrinsic extinction vulnerabilities of marine fishes to fishing. *Biol*. *Conserv*. 124: 97-111.

Cinner, J. E., C. Huchery, E.S. Darling, A.T. Humphries, N.A. Graham, C. Hicks, N. Marshall & T.R. McClanahan. 2013. Evaluating social and ecological vulnerability of coral reef fisheries to climate change. *PloS one* 8(9): e74321.

Clarke, K.R & R.H. Green. 1988. Statistical design and analysis for a 'biological effects' study. *Mar*. *Ecol*. *Prog*. *Ser*. 46:213-226

Clarke, K.R. & R.M. Warwick. 2001. Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation. Primer-E., Plymouth, 172 pp.

Clarke, K.R. & R.N. Gorley. 2006. PRIMER: User Manual/Tutoria. PRIMER-E Ltd, Plymouth, UK.

Cury, P. & C. Roy.1989. Optimal environmental window and pelagic fish recruitment success in upwelling areas. *Can*. *J*. *Fish*. *Aquat*. *Sci*. 46(4): 670-680.

Cury, P. & L. Shannon. 2004. Regime shifts in upwelling ecosystems: observed changes and possible mechanisms in the northern and southern Benguela. *Prog*. *Oceanogr*. 60: 223-243.

Fahay, M. 2007. *Early stages of fishes in the Western North Atlantic Ocean* (Vol I-II). Pub NAFO. Canada. 1692 pp.

Febres-Ortega, G. & L. Herrera. 1975. Interpretación dinámica de algunas de las características oceanográficas de la fosa de Cariaco, Mar Caribe. *Bol*. *Inst*. *Oceanogr*. *Univ*. *Oriente* 14: 3-29.

Freón, M., E.L. Khattabi, R. Guzmán. 1997. Unexpected reproductive strategy of *Sardinella aurita* of the coast of Venezuela. *Mar*. *Biol*. 128: 363-372.

Froese, R., N. Demirel, G. Coro, K.M. Kleisner & H. Winker. 2017. Estimating fisheries reference points from catch and resilience. *Fish Fish*. 18(3): 506-526.

Froese, R. & D. Pauly. 2019. FishBase. World Wide Web electronic publication. Disponible en http// www.fishbase.org (revisada abril 2020).

Fuiman, L. & R. Werner R. 2002. *Fishery science*: *The unique contributions of early life stages*. Blackwell Science, Oxford, U.K. 325 pp.

Fukuoka, J. 1966. Coastal upwelling near Venezuela (II): Certain periodicities of hydrographical conditions. *Bol*. *Inst*. *Oceanogr*. *Univ*. *Oriente* 5: 84-95.

Gaspar, A. 1996. Causas de la fertilidad marina en el nororiente de Venezuela. *Interciencia* 21(3): 140-146.

Gómez, A. & A. Granado. 1986. Observaciones sobre huevos y larvas de tres especies de peces sapo (Batyrchoididae) en la isla de Margarita, Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela*. 25 (1&2): 99-106.

González, E. 1984. Estudio preliminar sobre huevos y larvas de peces en el estrecho de Maracaibo y la Bahía del Tablazo. *Bol. Centro Invest. Biol*. 16: 97-117.

Herrera-Reveles, A.T. 2016. *Dinámica espacial y patrones de conectividad de poblaciones de Abudefduf saxatilis* (*PISCES*: *Pomacentridae*) *en el Parque Nacional Mochima y el Archipiélago Isla La Tortuga*, *Venezuela*. Trab. Grad. Ph.D. Ecología, Universidad Central de Venezuela, Caracas, Venezuela. 318 pp.

Henríquez, E. 2007. *Abundancia y distribución del ictioplancton en la plataforma externa de la fachada atlántica de Venezuela*. Trab. Grad. Lic. Biología, Universidad de Oriente, Cumaná, Venezuela, 112 pp.

Houde, E.D. 2002. *Mortality*. En: *Fishery Science*: *The unique contributions of early life stages*. Eds. Fuiman, L. & R. Werner. Blackwell Science, Oxford, U.K. 3: 64-87.

Houde, E.D. 2009. Recruitment variability. En: Fogarty M, B. Megrey y E. Mokness (Eds). Fish reproductive biology. Implications for assessment and management. Blackwell Publishing Ltd, Oxford, U.K. 3: 98-187.

Hu, C., E.T Montgomery, R.W. Schmitt & F.E. Müller-Karger. 2004. The dispersal of the Amazon and Orinoco River water in the tropical Atlantic and Caribbean Sea: Observation from space and S-PALACE floats. *Deep Sea Res. Part II Top. Stud. Oceanogr* 51(10&11): 1151-1171.

Hughes, T.P. 1994. Catastrophes, phase shifts, and a large-scale degradation of Caribbean coral reef. *Science*. 265:1547–1551

Kendall, A. & A. Matarese. 1994. Status of the early life history of marine teleosts. *Fish. Bull*. 92: 725-736.

Klein, E. 2008. *Prioridades de PDVSA en la conservación de la biodiversidad en el Caribe venezolano*. Petróleos de Venezuela, S.A. Universidad Simón Bolívar. The Nature Conservancy. Caracas, Venezuela 72 pp.

Leis, J.M. & D.S. Rennis. 1983. *The larvae of Indo-Pacific coral reef fishes*. New South Wales University Press, Sydney and University Press of Hawaii, Honolulu. U.S.A. 269 pp.

Leis, J. 1984. Larval fish dispersal and the east Pacific Barrier. *Trop. Oceanogr* 19: 181-192.

Leis, J. 1991. *The pelagic stage of reef fishes*: *The larval biology of coral reef fishes*. En: *The ecology of fishes on coral reefs*. Ed. P. Sale. Academic Press Inc., California, USA 8: 183-230.

Leis J. & M. McCormick. 2006. *The biology, behavior and ecology of the pelagic, larval stage of coral reef fishes*. En: *Coral Reef Fishes*: *Dynamics and diversity in complex ecosystems*. Ed. P. Sale, P. Academic Press Inc., California, USA. 8: 171-200.

López, H. 1972. *Distribución y abundancia estimada de huevos de sardina* (*Sardinella anchovia*) *en la región oriental de Venezuela*, *1968-1969*. Caracas. Proyecto de investigación y Desarrollo Pesquero. MAC-PNUD.FAO, Informe Técnico, 42:27.

Luckhurst, B. & H. Powles. 1986. Ichthyoplankton of the central Venezuelan coast. Composition, abundance and seasonality. *Northeast Gulf Sci*. 8(21): 129-141.

Luiz, O.J., J.S. Madin, D.R. Robertson, L.A. Rocha, P. Wirtz & S.R. Floeter. 2012. Ecological traits influencing range expansion across large oceanic dispersal barriers: insights from tropical Atlantic reef fishes. *Proc. R. Soc. Biol. Sci*. 279: 1033–1040.

Mago, Y.M., B. Marín & L. RUIZ. 2003. Larvas de peces de la Bahía de Mochima, Estado Sucre, Venezuela. *Saber* 15(1&2): 96-98.

Manjarrés, L., A. Vergara, J. Torres, G. Rodríguez, E. Arteaga, J. Viaña, J. Arévalo & R. Galvis. 2005a. Evaluación de peces demersales e ictioplancton en el mar Caribe de Colombia, incluyendo condiciones oceanográficas. Parte I: Crucero INPA-VECEP/UE/DEMER/9507 (julio de 1995). *Rev. Intropica*. 2 (1): 51–86.

Manjarrés L., G. Rodríguez, J. Torres, A. Vergara, E. Arteafa, J. Arévalo, R. Galvis, D. Rodríguez & J. Vía. 2005b. Evaluación de peces demersales e ictioplancton en el mar Caribe de Colombia, incluyendo condiciones oceanográficas parte II: crucero INPA-ECEP/UE/DEMER/9510 (octubre-noviembre de 1995). *Rev. Intropica* 2(1): 87–115.

Marín, B., A. Gómez & L. Urosa. 1989. Taxonomía y distribución del ictioplancton de la fosa de Cariaco en octubre de 1979. *Bol*. *Inst*. *Oceanogr*. *Venezuela*. 28 (l&2): 15-28.

Marín, B., C. Flores, J. Rodríguez & M. Huq. 1990. Variación estacional de larvas de Cupleidos y Engraulidos al norte de la Península de Araya, Venezuela, en el Periodo Junio1989-Marzo 1990. *Act*. *Cientif*. *Venezolana*. 1(Supl 1): 96.

Marín, B., A. Quintero, D. Brussiere & J. Dodson. 2003. Reproduction and recruitment of the white mullet *Mugil curema* to a tropical lagoon (Margarita Island, Venezuela) as revealed by otolith microstructure. *Fish*. *Bull*. 101(4): 809-821.

Miller, B.S. & W. Kendall. 2009. *Early life history of marine fishes*. University of California. Press, Berkeley, USA 354 pp.

Moigis, A. & J. Bonilla. 1985. La productividad primaria del fitoplancton e hidrografía del golfo de Paria, Venezuela, durante la estación de lluvias. *Bol*. *Inst*. *Oceanogr*. *Venezuela*. 24(1&2): 163-175.

Montoya, M. 2017. *Composición y variabilidad espacial de los ensamblajes ictioplanctónicos asociados a tres islas del Parque Nacional San Esteban*, *Venezuela*. Trab. Grad. Lic. Biología, Universidad de Carabobo, Valencia, Venezuela, 89 pp.

Moser, H.G., W.J. Richards, D.M. Choen, M.P. Fahaya, A.W. Kendall Jr. & S.L. Richardson. 1984. *Ontogeny and systematic of fishes*. *Based on an International Symposium dedicated to the memory of Elbert Ahlstrom*. Amer. Soc. Ichthyol. Herpetol. Spec. Pub., Lawrence, USA 760 pp.

Munday, P. L., M.I. McCormick & G.E. Nilsson. 2012. Impact of global warming and rising CO2 levels on coral reef fishes: what hope for the future? *J*. *Exp*. *Biol*. 215(22): 3865-3873.

Müller-Karger, F., C.R. McClain & T.R. Fisher. 1989. Pigment distribution in the Caribbean Sea; Observations from space. *Prog*. *Oceanogr*. 23: 23-64.

Müller-Karger, F., R.Varela, R. Thunell, M. Scranton, R. Bohrer, G. Taylor, J. Capelo, Y. Astor, E. Tappa, T. Ho & J. Walsh. 2001. Annual cycle of primary production in the Cariaco Basin: Response to upwelling and implications for vertical export. *J*. *Geophys*. *Res*. *C*: *Oceans* (1978–2012) 106(C3): 4527-4542.

Müller-Karger, F., R. Varela, R. Thunell, Y. Astor, H. Zhang, R. Luerssen & C. Hu. 2004a. Processes of coastal upwelling and carbon flux in the Cariaco Basin. *Deep Sea Res*. *Part II*, 51: 927-943.

Müller-Karger F., R .Varela, R. Thunnell, M. Scranton, G. Taylor, J. Capelo, Y. Astor, E. Tappa, J. Akl & T. Ho. 2004b. Características de la fosa de Cariaco y su importancia desde el punto de vista oceanográfico. *Mem*. *Soc*. *Cienc*. *Nat*. *La Salle* 161-162: 215-234.

Myers, R.A. 1998. When do environment–recruitment correlations work? *Rev*. *Fish Biol*. *Fish*. 8: 285-305.

Okuda, T. 1975. Características hidroquímicas del golfo de Santa Fe y áreas adyacentes. *Bol*. *Inst*. *Oceanogr*. *Univ*. *Oriente*. 14:251-268.

Richards, W. 1984. *Kinds and abundance of fish larvae in the Caribbean Sea and adjacent areas*.

NOAA Tech. Rep. NMFS-SSRF-776, U.S. Dep. Commer. 54 pp.

Richards, W. 2005. *Early stages of Atlantic fishes*: *an identification guide for the Western Central North Atlantic*. CRC press, Florida. USA 2632 pp.

Rodríguez-Centeno, M., J. Díaz-Ramos, L. Charzeddine-Charzeddine, S. Subero-Pino & L.Troccoli-Ghinaglia. 2010. Biomasa y abundancia del fitoplancton en la isla La Tortuga, Dependencia Federal, Venezuela. *Bol*. *Inst*. *Oceanogr*. *Venezuela*. 49: 77-86.

Rojas, P. M. & M. F. Landaeta. 2014. Fish larvae retention linked to abrupt bathymetry at Mejillones Bay (northern Chile) during coastal upwelling events. *Lat*. *Am*. *J*. *Aquati*. *Res*. 42(5): 989-1008.

Ross, P. & M.E. De Lorenzo. 1997. Sediment contamination problems in the Caribbean islands: research and regulation. *Environ*. *Toxicol*. *Chem*. 16(1): 52-58.

Roy, C., P. Cury & S. Kifani. 1992. Pelagic fish recruitment success and reproductive strategy in upwelling areas: environmental compromises. *Afr*. *J*. *Mar*. *Sci*. 12: 135-146.

Rueda-Roa, D. 2000. *Variabilidad temporal de la distribución vertical de la biomasa fitoplanctónica en la depresión oriental de la cuenca de Cariaco y sus relaciones con los aspectos hidrográficos del*

estrato superficial (*1996-1998*). Trab. Grad. M. Sc. Universidad de Oriente, Cumaná, Venezuela, 222 pp.

Rueda-Roa, 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 the Spanish sardine* (*Sardinella aurita*). Trab. Grad. Ph.D. University of South Florida, Florida, USA, 167 pp.

Rueda-Roa, D. T. & F.E. Müller-Karger. 2013. The southern Caribbean upwelling system: Sea surface temperature, wind forcing and chlorophyll concentration patterns. *Deep Sea Res*. *Part I* 78: 102-114.

Rueda-Roa, D., J. Mendoza, F. Müller-Karger, J.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.

Sale, P. 1991. *The ecology of fishes on coral reefs*. Academic Press Inc., California, USA, 754 pp.

Sale, P. 2006. *Coral reef fishes*: *Dynamics and diversity in complex ecosystems*. Academic Press Inc., California, USA, 549 pp.

Santos, A., M. Borges & S. Groom, S. 2001. Sardine and horse mackerel recruitment and upwelling off Portugal. *ICES J*. *Mar*. *Sci*. 58(3): 589-596.

Sponaugle, S., J. Fortuna, K. Grorud & T. Lee. 2003. Dynamics of larval fish assemblages over a shallow coral reef in the Florida Keys. *Mar*. *Biol*. 143: 175- 189.

Van der Lingen, C. D., L. Hutchings, D. Merkle, J.J. Van der Westhuizen & J. Nelson. 2001. *Comparative spawning habitats of anchovy* (*Engraulis capensis*) *and sardine* (*Sardinops sagax*) *in the southern Benguela upwelling ecosystem*. En: *Spatial processes and management of marine populations*. Eds. G.H. Kruse, N. Bez, A. Booth, M.W. Dorn, S. Hills, R.N. Lipcius, D. Pelletier, C. Roy, S.J. Smith & D. Witherell. University of Alaska Sea Grant, AK-SG-01-02, Fairbanks, USA. 3: 185-209.

Villalba, W. 2002. *Abundancia y distribución de larvas de peces al sur de la isla de Margarita y alrededor de Cubagua*, *Venezuela*. Trab. Grad. M. Sc. Ciencias Marina, Universidad de Oriente, Cumaná, Venezuela, 70 pp.

Ware, D. M. & R.E. Thomson. 1991. Link between long-term variability in upwelling and fish production in the northeast Pacific Ocean. *Can*. *J*. *Fish*. *Aquat*. *Sci*. 48(12): 2296-2306.

Recibido: Marzo 2020
Aceptado: Juniio 2020