



Variación espacial y temporal de larvas de peces en una bahía hipersalina del Caribe colombiano

Spatial and temporal variation of fish larvae in a hypersaline bay of the Colombian Caribbean

Juan José Gallego Zerrato y Alan Giraldo

0000-0002-4633-1265

0000-0001-9182-888X

Universidad del Valle, Facultad de Ciencias Naturales y Exactas, Departamento de Biología, Calle 13 # 100-00, Cali, Colombia.
juan.j.gallego@correounivalle.edu.co, alan.giraldo@correounivalle.edu.co, oceanografia@correounivalle.edu.co

RESUMEN

Los patrones de distribución espacial y la diversidad de los organismos son resultado de la evolución, la biogeografía y la interacción entre los factores abióticos y bióticos locales que operan a diferentes escalas temporales y espaciales. En este trabajo se describe la dinámica espacial y temporal del ensamblaje de estadios larvales de peces en bahía Portete y se evalúa la relación entre la variación espacial y temporal de la abundancia y las condiciones oceanográficas locales. El registro de información oceanográfica y biológica se obtuvo a partir de dos campañas de muestreos realizadas en julio (época seca) y noviembre (época lluviosa) de 2015 para incorporar condiciones climáticas contrastantes de esta localidad. Durante cada campaña de muestreo se siguió una malla de 21 estaciones, distribuidas de manera sistemática en la bahía. Se capturaron 2763 larvas de peces, pertenecientes a 66 especies y 37 familias. La estructura y composición del ensamblaje de larvas, fue significativamente diferente entre los períodos de estudio, así como la riqueza y diversidad de especies, siendo mayor en noviembre (época lluviosa) en comparación con julio (época seca). En términos generales, la abundancia y riqueza de larvas de peces en bahía Portete parecen estar relacionadas con la disponibilidad de alimento (biomasa de zooplancton) y las condiciones de temperatura y salinidad local, siendo probablemente influenciada su variación espacial por el patrón de circulación local.

PALABRAS CLAVE: Bahía Portete, Diversidad, Ensamblaje, Guajira, Ictioplankton.

ABSTRACT

Spatial distribution patterns and the diversity of organisms are the result of evolution, biogeography and the interaction between the local abiotic and biotic factors that operate at different temporal and spatial scales. This paper describes the spatial and temporal dynamics of the assembly of larval stages of fish in Bahía Portete and evaluates the relationship between spatial and temporal variation in abundance and local oceanographic conditions. Oceanographic and biological information was obtained from two sampling campaigns in July (dry season) and November (rainy season) 2015 to incorporate these contrasting climatic conditions. During each sampling campaign a mesh of 21 stations was performed, distributed in a systematic way in the Bay. 2763 larvae of fish, belonging to 37 families and 66 species were captured. The structure and composition of the assembly of larvae was significantly different between the periods of study, as well as the richness and diversity of species, being higher in November (rain season) in comparison with July (dry season). In general terms, the abundance and richness of fish larvae in Bahía Portete seem to be related to the availability of food (zooplankton biomass) and local conditions of temperature and salinity, being its variation probably influenced by the local circulation pattern.

KEY WORDS: Portete Bay, Diversity, Assembly, Guajira, Ichthyoplankton.

INTRODUCCIÓN

Los patrones de distribución espacial y la diversidad de los organismos son el resultado de la evolución, la biogeografía y la interacción entre los factores abióticos y bióticos locales que operan a diferentes escalas temporales y espaciales (Berasategui, 2003). El zooplancton es uno de los factores bióticos de mayor importancia para entender la estructuración de las redes tróficas pelágicas y se puede considerar en un nivel intermedio ya que transfiere la energía de la producción primaria a niveles superiores (González, 1988). Por tanto, la comunidad zooplánctica se convierte en uno de los factores que representa y determina la productividad de una región, ya que define las rutas de transferencia energética y por ende estaría estrechamente asociado con los niveles de producción secundaria en una localidad (Franke *et al.*, 2005).

La primera fase de desarrollo de los organismos marinos es de gran interés dentro de las investigaciones en oceanografía biológica debido al reabastecimiento de las poblaciones, la conectividad o intercambio de individuos entre las mismas (Cowen *et al.*, 2000, 2006; Lefevre y Bellwood, 2015). Dentro del zooplancton, las larvas y huevos de peces (ictiopláncton) han sido de interés permanente para los investigadores. En términos generales, el ictiopláncton se constituye en un elemento primordial para comprender la biología, ecología y patrones de distribución de las especies de peces en su estado adulto, además de ser un elemento esencial en los procesos de flujo de energía y estabilidad de los ecosistemas acuáticos (Köster *et al.*, 2001; Frederiksen *et al.*, 2006; Montagnes *et al.*, 2010; Zhou *et al.*, 2011). Sin embargo, a pesar de su importancia existen vacíos en el conocimiento de su taxonomía y ecología en algunas regiones del mundo, como en la zona costera tropical, debido a su complejidad taxonómica (Leis y Thrunski, 1989; Leis, 1991; Neira *et al.*, 1998).

En los ambientes marinos costeros, las variaciones de las condiciones ambientales en diferentes escalas de tiempo pueden modular la distribución y abundancia de larvas de peces (Kingsford, 2001). Durante un ciclo anual, que incorpora diferentes condiciones hidrográficas, la distribución, abundancia y composición de los ensamblajes de peces responderá en esa misma escala, generando variaciones en su composición y abundancia (Leis y McCormick, 2002).

INTRODUCTION

The patterns of diversity and the spatial distribution of organisms are the result of evolution, biogeography, and interactions among local biotic and abiotic factors operating at different spatial and temporal scales (Berasategui, 2003). Zooplankton is one of the most important biotic factors in understanding the structure of pelagic trophic networks; specifically, it occupies an intermediate trophic level and transfers energy generated from primary production to higher levels (González, 1988). Therefore, the zooplankton community is representative and determinative of the productivity of a region as it provides pathways for energy transfer and, accordingly, is closely associated with the level of secondary production in a locality (Franke *et al.*, 2005).

In the field of biological oceanography, the initial development phases of marine organisms are of great interest because they are important to the recovery of populations and the connectivity or exchange of individuals between populations (Cowen *et al.*, 2000, 2006; Lefevre and Bellwood, 2015). Within the zooplankton, fish larvae and eggs (ichthyoplankton) are also of continuing research interest because they are a key element for understanding the biology, ecology, and distribution patterns of fish species in their adult stages and are essential to energy flow processes in and the stability of aquatic ecosystems (Köster *et al.*, 2001; Frederiksen *et al.*, 2006; Montagnes *et al.*, 2010; Zhou *et al.*, 2011). However, despite the importance of ichthyoplankton, several gaps remain in the knowledge of their taxonomy and ecology in several regions of the world, including the tropical coastal zone, due to their taxonomic complexity (Leis and Thrunski, 1989; Leis, 1991; Neira *et al.*, 1998).

In coastal marine environments, variations in environmental conditions at different time scales can modulate the distribution and abundance of fish larvae (Kingsford, 2001). The distribution, abundance, and composition of fish assemblages will respond to an annual cycle of varying hydrographic conditions, leading to variations in fish composition and abundance (Leis and McCormick, 2002).

The magnitude of seasonal fluctuations depends on the distance from the equator, yet intra-annual variations in climate patterns can strongly affect the



Aunque la magnitud de las fluctuaciones estacionales depende de la distancia del ecuador; variaciones de tipo intra-anual en los patrones climáticos pueden tener un fuerte efecto en las comunidades biológicas presentes en los ambientes marinos tropicales (Longhurst y Pauly, 1987; Alongi, 1990). En términos generales, las variaciones temporales y espaciales de los factores físicos generalmente son las que más contribuyen a las respuestas biológicas de las comunidades marinas. Por ejemplo, fluctuaciones en la circulación, la estabilidad de la columna de agua, la turbidez, la salinidad, el oxígeno, o la temperatura pueden llegar a ser determinantes para la viabilidad de una especie en particular (Blaxter, 1991; Lamber *et al.*, 2003; Perry *et al.*, 2010; Villamizar *et al.*, 2011).

En general, el ictioplancton y las variaciones espacio-temporales que exhibe generan gran curiosidad en el mundo científico por ser un grupo de interés comercial. El primer registro sobre ictioplancton en el Caribe colombiano se remonta a la década de los años 70 del siglo pasado, con el trabajo de Mercado (1970), quien describió la taxonomía de las larvas del sábalo (*Megalops atlanticus*), especie de importancia comercial, y Ávila de Tabarés (1978), quien realizó la descripción taxonómica del ictioplancton asociado a la Ciénaga Grande de Santa Marta entre enero 1970 y mayo 1972. Posteriormente, el programa INPAVEcep (1994-1999) evaluó los recursos pesqueros presentes en la plataforma externa y el talud superior a lo largo del Caribe colombiano hasta la isóbata de 200 m, generando la mayor cantidad de información científica del ictioplancton de la región (Manjarrés *et al.*, 1994, 1997; 1998a, 1998b, 1998c; INPA, 1999; Vergara y Arteaga, 1999; Vergara *et al.*, 1999).

Aunque se han realizado otros estudios sobre ictioplancton en el Caribe colombiano, como los de Escobar y Manjarrés (1987), Rodríguez (1996), Vergara (1997) y Medellín *et al.* (2013), la información disponible sobre esta fase de desarrollo de la fauna íctica en ambientes costeros de la zona norte del Caribe colombiano es escasa y más aún hacia el sector de la Alta Guajira. En este sector, la bahía de Portete se considera un ambiente hipersalino de alta importancia ecológica (Fajardo, 1979; Cabrera y Donoso, 1993; Gutiérrez-Moreno *et al.*, 2008), en la que han sido registradas 224 especies de peces adultos pertenecientes a 70 familias (Garzón-Ferreira, 1989). Esta localidad, fue declarada como Parque Nacional Natural (PNN) en diciembre de 2014 (MADS, 2014), teniendo como uno de sus objetivos de conservación “contribuir a la generación de servicios ecosistémicos que brindan los

biological communities in tropical marine environments (Longhurst and Pauly, 1987; Alongi, 1990). Overall, temporal and spatial variation in physical factors, which are among the most influential, significantly influence the biological response of marine communities. For example, fluctuations in circulation, the stability of the water column, turbidity, salinity, oxygen, or temperature determine the viability of individual species (Blaxter, 1991; Lamber *et al.*, 2003; Perry *et al.*, 2010; Villamizar *et al.*, 2011).

Furthermore, the ichthyoplankton and its spatio-temporal variation are of interest scientifically because of the interest in harvesting commercial species. The first record of the ichthyoplankton of the Colombian Caribbean dates to the 1970s, when Mercado (1970) described the taxonomy of the larvae of the Atlantic tarpon (*Megalops atlanticus*), an important commercial species. Later, Ávila de Tabarés (1978) taxonomically described the ichthyoplankton associated with Ciénaga Grande de Santa Marta between January 1970 and May 1972. The INPAVECEP program (1994–1999) evaluated the fish resources of the outer continental shelf and the upper continental slope of the Colombian Caribbean up to an isobath of 200 m, generating the largest quantity of scientific information on the ichthyoplankton of the region (Manjarrés *et al.*, 1994; 1997; 1998a; 1998b; 1998c; INPA, 1999; Vergara and Arteaga, 1999; Vergara *et al.*, 1999).

Other ichthyoplankton studies have been carried out in the Colombian Caribbean, including those of Escobar and Manjarrés (1987), Rodríguez (1996), Vergara (1997), and Medellín *et al.* (2013). However, the available information about this developmental stage of the ichthyofauna is scarce for the northern coastal environments of the Colombian Caribbean, especially in the Alta Guajira region of which Bahía Portete is a hypersaline bay of great ecological importance (Fajardo, 1979; Cabrera and Donoso, 1993; Gutiérrez-Moreno *et al.*, 2008) where adults of 224 fish species belonging to 70 families have been recorded (Garzón-Ferreira, 1989). This locality was declared a National Natural Park (Parque Nacional Natural [PNN]) in December 2014 (MADS, 2014), and one of the conservation objectives is to “contribute to the generation of the ecosystem services provided by maritime and coastal ecosystems and their associated species to favor the productivity of fishing activities in the Alta Guajira by protecting areas

ecosistemas marítimos y costeros y sus especies asociadas, favoreciendo la productividad pesquera de la alta Guajira a través de la protección de los espacios de incubación y crianza de juveniles de especies hidrobiológicas”.

Considerando la importancia biológica, ecológica y económica relacionada con el conocimiento de la composición taxonómica, abundancia y variación espacio-temporal de los estudios iniciales de desarrollo de los peces, el propósito de este trabajo de investigación fue describir la composición y cuantificar la abundancia del ensamblaje ictioplanetónico en bahía Portete y establecer su relación con las condiciones locales de temperatura, salinidad, clorofila-*a*, oxígeno disuelto, transparencia y campo instantáneo de circulación superficial. Se tuvieron en consideración los dos períodos climáticos contrastantes que fueron descritos para esta localidad por Guzmán-Alvis *et al.* (2006), el periodo de vientos o periodo seco entre junio-agosto y el periodo de precipitación entre los meses de septiembre y noviembre.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

Bahía Portete se encuentra al norte del departamento de La Guajira, Caribe continental colombiano, y está ubicada entre el cabo de la Vela y Punta Gallinas, a 12°07' N-72° 02' W (Figura 1). Cubre una superficie aproximada de 125 km², con 13 km de diámetro y se comunica con el mar abierto a través de una boca de 2 km de ancho. En términos generales, es una bahía somera, con un ámbito de profundidad entre 3 y 9 m, en donde se encuentran formaciones coralinas sobre los costados sur y occidental, y praderas de pastos marinos y bosques de manglar bordeando el litoral sureste (Garzón, 1989; Solano, 1994; Gutiérrez-Moreno *et al.*, 2008).

Colecta y análisis de muestras

Se recolectaron 84 muestras de zooplancton durante dos campañas de muestreo oceanográfico, la primera realizada en julio de 2015, periodo de mayor influencia de los vientos y menor precipitación promedio en la zona, y la segunda en noviembre de 2015, periodo inmediatamente posterior al momento de máxima precipitación en la zona (Guzmán-Alvis *et al.*, 2006). La malla de muestreo estuvo conformada por 21 estaciones, distribuidas de manera sistemática en la bahía, con el propósito de cubrir todos los hábitats submareales y litorales descritos para esta localidad (Fig. 1).

used by hydrobiological species to incubate eggs and rear juvenile individuals.”

Considering the biological, ecological, and economic importance of understanding the taxonomic composition, abundance, and spatio-temporal variation of fish in their early developmental stages, the objectives of the present study were to describe the composition and quantify the abundance of the ichthyoplankton assemblage in Bahía Portete. In addition, the relationship between this assemblage and the local temperature, salinity, chlorophyll-*a*, dissolved oxygen, and transparency conditions as well as the instantaneous field of surface currents (circulation) was established. Two contrasting climate periods described by Guzmán-Alvis *et al.* (2006) for this locality were considered: the windy or dry season from June to August and the rainy season from September to November.

MATERIALS AND METHODS

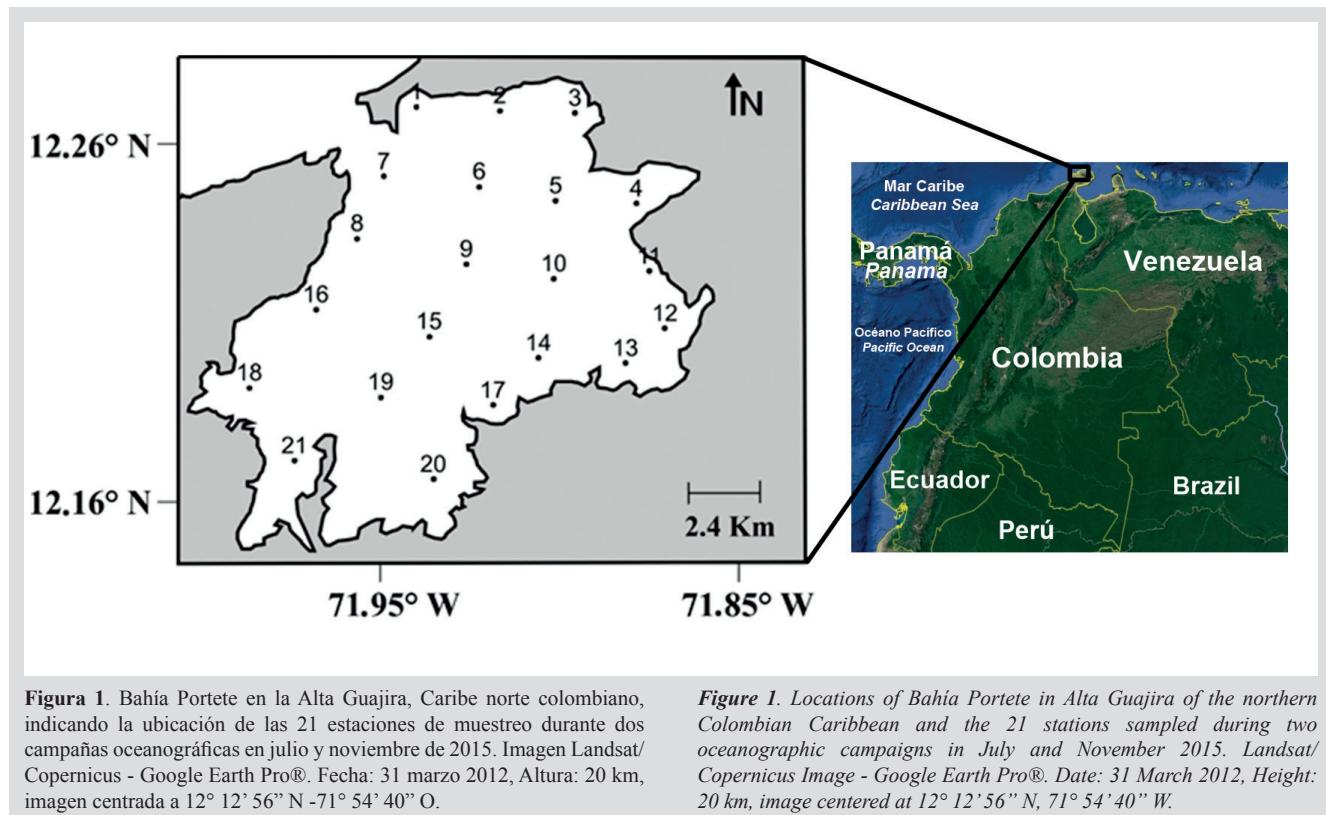
Study area

Bahía Portete is in the northern region of La Guajira in the continental Colombian Caribbean between the cape of Vela and Punta Gallinas at 12°07' N-72° 02' W (Figure 1). It is a shallow bay ranging from 3 to 9 m in depth that covers an approximate area of 125 km² with a width of 13 km, and it meets the sea through a mouth with a 2-km opening. Coral formations are found at the southern and western portions of the bay, and seagrass meadows and mangrove forests border the southeastern littoral zone (Garzón, 1989; Solano, 1994; Gutiérrez-Moreno *et al.*, 2008).

Sample collection and analysis

Eighty-four zooplankton samples were collected during two oceanographic sampling campaigns. The first was performed in July 2015 during the windy season, when rainfall is below average, and the second was performed in November 2015, immediately after the period of maximum rainfall (Guzmán-Alvis *et al.*, 2006). The sampling grid was composed of 21 stations systematically distributed throughout the bay to cover all the subtidal and littoral habitats described for the locality (Figure 1).

At each station, vertical temperature and salinity measurements were taken with a Sea-Bird 19 CTD, and



En cada estación se efectuaron registros verticales de temperatura y salinidad con un CTD Sea-Bird 19 y se determinó la transparencia del agua con un disco Secchi. Adicionalmente se tomaron muestras discretas de agua a una profundidad de 1 m utilizando una botella Niskin, registrándose la temperatura, pH y oxígeno disuelto a través de una sonda multiparamétrica YSI 85® y la concentración de clorofila-*a* in-vivo y la turbidez con un fluorómetro portátil AquaFlour® previamente calibrado.

En cada estación se realizó pesca de zooplancton utilizando una red bongo de 30 cm de boca, equipada con mallas de 300 y 500 μm , mediante arrastres superficiales (1 a 10 m) diurnos, circulares, con una duración de 10 min. Se utilizó un flujómetro Hydrobios® adosado a cada boca de la red para cuantificar el volumen de agua filtrada y estandarizar la abundancia por unidad de volumen. Las muestras de zooplancton fueron fijadas en una solución de formalina-agua de mar a una concentración final de 4%, y transportadas al laboratorio de Ecología Animal de la Universidad del Valle (UV) (Cali, Colombia). Posteriormente en el laboratorio, se revisó la totalidad de cada una de las muestras y se separaron, contaron e identificaron hasta el menor nivel taxonómico posible todas

water transparency was measured using a Secchi disk. Direct water samples were taken with a Niskin bottle at a depth of 1 m to determine temperature, pH, and dissolved oxygen using a YSI 85® multiparametric meter, and the in vivo concentration of chlorophyll-*a* and turbidity were determined with a previously calibrated portable AquaFlour® fluorometer.

At each station, zooplankton were caught using a bongo net with a 30-cm opening equipped with 300- and 500- μm mesh nets via daily surface dragging (at a depth of 1 to 10 m) in a circular pattern for 10 min. A Hydrobios® flowmeter was attached to the opening of each net to quantify the volume of filtered water and to standardize the abundance per unit volume. The zooplankton samples were fixed in a formalin-sea water solution with a final concentration of 4% and transported to the Laboratory of Animal Ecology at the University of Valle (Universidad del Valle, UV) (Cali, Colombia), where each sample was reviewed and all fish larvae were separated, counted, and identified to the lowest possible taxonomic level following the guides of Beltrán and Herrera (2000) and Richards (2005). All identified material was deposited in the reference collection of the UV Marine Biology Unit (UNIVALLE: CIR-UV: 0150001 and 0150533).

las larvas de peces, siguiendo las guías de Beltrán y Herrera (2000) y Richards (2005). Todo el material identificado fue depositado en la colección de referencia de Biología Marina de UV (UNIVALLE: CIR-UV: 0150001 y 0150533).

Para cuantificar la biomasa de zooplancton se utilizó la mitad de la muestra recolectada con la malla de 300 μm concentrada sobre filtros de celulosa previamente pesados. Las muestras se secaron a 60 °C por 24 horas y se pesaron en una balanza analítica con precisión de 0.0001 g, determinando la biomasa seca por diferencia de pesos.

Análisis de datos

Se estableció la representatividad del esfuerzo de muestreo a partir de la construcción de curvas de rarefacción para cada período de estudio y se definió la riqueza esperada a partir de los estimadores Chao 2 y Jackknife de segundo orden. Se describió la diversidad y riqueza de los ensambles de larvas de peces utilizando los índices de atributos comunitarios Shannon y Margalef, y se realizó una comparación entre períodos por remuestreo con 1000 repeticiones utilizando la técnica de Bootstrap. Además, se utilizó el método de interpolación “kriging” con el programa computacional Surfer11® para representar la variación espacial de la abundancia de larvas de peces, las condiciones oceanográficas y el campo de circulación superficial instantáneo en el área de estudio para ambos períodos.

La estructura del ensamblaje se describió con base en el índice de similitud de Bray Curtis, definido a partir de la matriz de abundancia de las especies con una frecuencia de aparición igual o superior a 5%. Se realizó una transformación utilizando la función log ($x+1$) para disminuir el efecto de las especies dominantes en abundancia. Se utilizó el algoritmo de agrupación promedio para construir un dendrograma de similitud, y se utilizó la rutina del perfil de similitud (SIMPROF) para establecer la significación de las agrupaciones. Finalmente, se estableció la contribución de las especies dentro de las agrupaciones generadas en el análisis de similitud mediante la rutina de Porcentajes de Similitud (SIMPER) también en el programa PRIMER v6.0®.

Por último, se evaluó el grado de relación entre la estructura establecida del ensamblaje de larvas de peces y las condiciones oceanográficas del área de estudio utilizando un análisis de correspondencia canónica (ACC) desarrollado con el software estadístico de libre acceso Past v3.0. Esta prueba de asociación multivariada maximiza el grado de correlación entre la abundancia de larvas peces y los parámetros físico-químicos.

To quantify the zooplankton biomass, half of the samples collected with the 300- μm mesh were concentrated on previously weighed cellulose filters. The samples were dried at 60 °C for 24 hours and then weighed using an analytical balance with a precision of 0.0001 g. The dry biomass was determined by calculating the difference between the weight after drying and the initial weight.

Data analysis

The representativeness of the samples was evaluated by constructing rarefaction curves for each study period, and the expected richness was calculated using the Chao 2 and second-order Jackknife estimators. The diversity and richness of the fish larvae assemblages were characterized by the Shannon and Margalef indices, which describe the community attributes. The two periods were compared by bootstrap resampling using 1000 repetitions, and kriging interpolation in Surfer11® software was used to represent the spatial variation in the abundance of fish larvae, oceanographic conditions, and the instantaneous fields of surface currents (circulation) in the study area for both periods.

The structure of the assemblage was described using the Bray Curtis similarity index based on the abundance matrix of species with a frequency of occurrence greater than or equal to or 5%. Data were transformed using the log ($x+1$) function to decrease the effect of dominant species on abundance. The group-average algorithm was used to construct a similarity dendrogram, and the similarity profile (SIMPROF) routine was used to determine the significance of the resulting groups. Finally, the contribution of individual species to the groups generated by the similarity analysis was established via a similarity percentage (SIMPER) routine run in PRIMER v6.0® software.

Lastly, the degree of correlation between the established structure of the fish larval assemblage and the oceanographic conditions of the study area was evaluated using a canonical correspondence analysis (CCA) in the free software PAST v3.0. This multivariate association test maximizes the degree of correlation between the abundance of fish larvae and physico-chemical parameters.



RESULTADOS

Composición y estructura del ensamblaje de larvas de peces

Se capturaron 2763 larvas de peces, pertenecientes a 66 especies y 37 familias (Tabla 1). La representatividad del muestreo estuvo entre 91 y 96%. En todas las estaciones de muestreo se recolectaron larvas de peces, durante ambos períodos. La riqueza y diversidad de especies variaron significativamente entre los períodos de estudio, siendo mayor en noviembre que en julio, (riqueza, d : julio = 5.43 - noviembre = 9.15, $p = 0.001$; diversidad, H' : julio = 2.64 nats/ind – noviembre = 3.17 nats/ind, $p=0.001$). Sin embargo, la abundancia de larvas (ind/1000m³) fue significativamente mayor en julio que en noviembre (Mann-Whitney $p < 0.005$, Figura 2).

Tabla 1. Lista taxonómica del ictioplankton en bahía Portete durante julio y noviembre de 2015. Se indican la abundancia relativa (Ar.) y la frecuencia de captura (FrC.) durante los dos períodos de muestreo y el total en el área de estudio. Se utilizó la información de FishBase® para establecer el hábitat, uso e interés comercial (Frose et al., 2017).

Taxón / Taxon	Ar. Julio / July (%)	Ar. Noviembre / November (%)	Ar. Total (%)	FrC. Julio / July (%)	FrC. Noviembre / November (%)	FrC. Total (%)	Hábitat / Habitat	Usos / Uses	Interés comercial / Commercial Interest
Engraulidae	7.56	6.19	7.15	0.47	0.72	0.60			
<i>Anchoa spinifer</i> (Valenciennes, 1848)	7.10	6.19	6.79	0.33	0.67	0.50	Pelágico-nerítico, especie costera / Pelagic-neritic, coastal species	Pesca / Fishing	Comercial menor / Minor Comercial interest
<i>Anchoa lyolepis</i> (Evermann y Marsh, 1900)	0.56	0.07	0.36	0.14	0.05	0.10	Asociado a arrecifes, especie costera / Associated with reefs, coastal species	Cebo para pesca / Fish Bait	Pesca de subsistencia / Subsistence fishing
Clupeidae	0.35	0.84	0.43	0.05	0.43	0.23			
<i>Opisthonema oglinum</i> (Lesueur, 1818)	0	0.09	0	0	0.05	0.02	Pelágico, especie costera / Pelagic, coastal specie	Pesca, Harina de pescado / Fishing, Fishmeal	Industrial / Industrial
<i>Sardinella brasiliensis</i> (Steindachner, 1879)	0	0.28	0.07	0	0.05	0.02	Pelágico, especie costera, cardumen / Pelagic coastal specie, shoaling	Pesca / Fishing	Industrial / Industrial
<i>Sardinella aurita</i> Valenciennes, 1847	0.35	0.47	0.36	0.05	0.33	0.19	Pelágico, especie costera, cardumen / Pelagic coastal specie, shoaling	Pesca / Fishing	Industrial / Industrial
Myctophidae	0	0.09	0	0	0.05	0.02			
<i>Diaphus mollis</i> Taning, 1928	0	0.09	0	0	0.05	0.02	Mesopelágico-oceánico / Mesopelagic-oceanic		No es de interés / Not of interest
Bregmacerotidae	3.16	0.38	2.09	0.48	0.1	0.29			
<i>Bregmaceros</i> sp.	3.16	0.38	2.09	0.48	0.10	0.29			
Carapidae	0	0.09	0	0	0.05	0.02			

RESULTS

Composition and structure of the fish larval assemblage

A total of 2763 fish larvae belonging to 66 species and 37 families were caught (Table 1), and the representativeness of the sample varied from 91% to 96%. Fish larvae were collected at all sampling stations during both periods, and the species richness and diversity varied significantly between the study periods and was greater in November than in July (richness, d : July = 5.43 and November = 9.15, $p = 0.001$; diversity, H' : July = 2.64 nats/ind and November = 3.17 nats/ind, $p = 0.001$). However, the abundance of larvae (ind/1000 m³) was significantly higher in July than in November (Mann-Whitney $p < 0.005$, Figure 2).

Table 1. Taxonomic list of ichthyoplankton in Bahía Portete during July and November 2015. Relative abundance (Ra.) and catch frequency (FrC.) are indicated for each sampling season and for the entire sampling period. Data from FishBase® were used to establish the habitat, uses, and commercial interest of the species (Frose et al., 2017).

Taxón / Taxon	Ar. Julio / July (%)	Ar. Noviembre / November (%)	Ar. Total (%)	FrC. Julio / July (%)	FrC. Noviembre / November (%)	FrC. Total (%)	Hábitat / Habitat	Usos / Uses	Interés comercial / Commercial Interest
<i>Carapus bermudensis</i> (Jones, 1874)	0	0.09	0	0	0.05	0.02	Especie común, asociada a algas / Common species, associated with algae		No es de interés / Not of interest
Ophidiidae	0	0.47	0.14	0	0.05	0.02			
<i>Ophidion</i> sp.	0	0.47	0.14	0	0.05	0.02			
Gobiidae	1.93	0.66	1.52	0.53	0.14	0.34			
<i>Gobionellus</i> sp.	1.52	0.66	1.23	0.43	0.14	0.29			
<i>Ioglossus</i> sp.	0.41	0	0.29	0.10	0	0.05			
Microdesmidae	0	0.09	0	0	0.05	0.02			
<i>Microdesmus</i> sp.	0	0.09	0	0	0.05	0.02			
Syngnathidae	0.12	0.56	0.23	0.05	0.24	0.14			
<i>Penetopteryx nanus</i> (Rosén, 1911)	0.12	0.09	0.07	0.05	0.05	0.05	Pelágico / Pelagic	Ornamental / Ornamental	No es de interés / Not of interest
<i>Pseudophallus</i> sp.	0	0.09	0	0	0.05	0.02			
<i>Cosmocampus</i> sp.	0	0.38	0.14	0	0.14	0.07			
Fistulariidae	0.59	0.09	0.43	0.19	0.1	0.14			
<i>Fistularia</i> sp.	0.59	0.09	0.43	0.19	0.10	0.14			
Bramidae	0	0.09	0	0	0.05	0.02			
<i>Brama dussumieri</i> Cuvier, 1831	0	0.09	0	0	0.05	0.02	Pelágico / Pelagic	Pesca / Fishing	Artesanal e industrial / Artisanal and industrial
Trichiuridae	1.93	0	1.23	0.43	0	0.21			
<i>Trichiurus lepturus</i> Linnaeus, 1758	1.93	0	1.23	0.43	0	0.21	Especie costera, fondos fangosos, pelágico / Coastal specie, muddy bottoms, pelagic	Pesca / Fishing	Artesanal e industrial / Artisanal and industrial
Scombridae	0	0.56	0.22	0	0.05	0.02			
<i>Auxis</i> sp.	0	0.56	0.22	0	0.05	0.02			
Carangidae	7.03	17.27	11.05	1.52	2.72	2.14			
<i>Caranx</i> sp. 1	2.23	6.57	3.90	0.48	0.81	0.64			
<i>Caranx</i> sp. 2	0.06	0	0.07	0.05	0	0.02			
<i>Caranx cryos</i> (Mitchill, 1815)	1.58	4.79	2.82	0.19	0.48	0.33	Pelágicos, especie costera / Pelagic, coastal species	Pesca, cebo para pesca / Fishing, fish bait	Comercial menor / Minor comercial interest
<i>Selar crumenophtalmus</i> (Bloch, 1793)	0	0.09	0.07	0	0.05	0.05	Pelágicos, especie oceánica, cardumen / Pelagics, oceanic species, shoaling	Pesca, cebo para pesca / Fishing, Fish bait	Artesanal e industrial / Artisanal and industrial
<i>Trachurus lathami</i> Nichols, 1920	0	0.28	0.07	0	0.05	0.02	Bento-pelágicos / Benthopelagic	Pesca / Fishing	Comercial / Comercial
<i>Alectis ciliaris</i> (Bloch, 1787)	0.47	0	0.29	0.19	0	0.10	Pelágicos, especie costera / Pelagic, coastal species	Pesca, ornamental / Fishing, ornamental	Comercial menor / Minor comercial interest
<i>Decapterus</i> sp.	1.17	2.35	1.66	0.24	0.62	0.43			
<i>Oligoplites saurus</i> (Bloch y Schneider, 1801)	0.35	1.97	0.94	0.14	0.38	0.26	Pelágicos, especie costera, playas arenosas / Pelagic, coastal species Sandy beaches	Pesca, cebo para pesca / Fishing, fish bait	Comercial menor / Minor comercial interest



Taxón / Taxon	Ar. Julio / July (%)	Ar. Noviembre / November (%)	Ar. Total (%)	FrC. Julio / July (%)	FrC. Noviembre / November (%)	FrC. Total (%)	Hábitat / Habitat	Usos / Uses	Interés comercial / Commercial Interest
<i>Seriola dumerili</i> (Risso, 1810)	1.11	1.22	1.16	0.19	0.33	0.26	Asociado a arrecifes / Associated with reefs	Pesca, acuicultura, ornamental / Fishing, aquaculture, ornamental	Comercial menor / Minor comercial interest
<i>Selene</i> sp.	0.06	0	0.07	0.05	0	0.02			
Bothidae	1.46	0.28	0.94	0.14	0.15	0.14			
<i>Bothus</i> sp.	1.46	0.19	0.94	0.14	0.10	0.12			
<i>Engyophrys senta</i> Ginsburg, 1953	0	0.09	0	0	0.05	0.02	Demersal, suelos blandos / Demersal, soft bottoms		No es de interés / Not of interes
Achiridae	0.35	2.15	1.01	0.14	0.48	0.31			
<i>Achirus lineatus</i> (Linnaeus, 1758)	0.35	2.06	1.01	0.14	0.43	0.29	Bentónico, fondos arenosos y fangosos / Benthic, sandy and muddy bottoms	Ornamental/ Ornamental	No es de interés / Not of interest
<i>Trinectes</i> sp.	0	0.09	0	0	0.05	0.02			
Paralichthyidae	0	0.28	0.07	0	0.1	0.05			
<i>Syacium</i> sp.	0	0.28	0.07	0	0.10	0.05			
Mugilidae	0	0.75	0.29	0	0.24	0.12			
<i>Mugil</i> sp.	0	0.75	0.29	0	0.24	0.12			
Gobiesocidae	0.76	0	0.43	0.14	0	0.07			
<i>Gobiesox</i> sp.	0.76	0	0.43	0.14	0	0.07			
Blenniidae	0.88	5.44	2.6	0.33	1.29	0.81			
<i>Ophioblennius</i> sp.	0.41	1.03	0.65	0.14	0.33	0.24			
<i>Hypsoblennius</i> sp.1	0	0.94	0.36	0	0.29	0.14			
<i>Hypsoblennius</i> sp.2	0	0.28	0.07	0	0.10	0.05			
<i>Scartella cristata</i> (Linnaeus, 1758)	0.47	3.19	1.52	0.19	0.57	0.38	Áreas rocosas y charcas de marea / Rocky areas and tide pools	Ornamental/ Ornamental	No es de interés / Not of interest
Labrisomidae	19.22	1.60	12.49	0.86	0.19	0.52			
<i>Labrisomus</i> sp.	19.22	1.60	12.49	0.86	0.19	0.52			
Monacanthidae	0.47	0.47	0.51	0.19	0.29	0.24			
<i>Stephanolepis hispidus</i> (Linnaeus, 1766)	0.47	0.47	0.51	0.19	0.29	0.24	Arena y fondos de lodo / Sand and muddy bottoms	Ornamental/ Ornamental	Pesca de subsistencia / Subsistence fishing
Balistidae	0.53	0.47	0.5	0.14	0.24	0.20			
<i>Balistes capriscus</i> Gmelin, 1789	0	0.38	0.14	0	0.19	0.10	Pelágico, asociado a arrecifes / Pelagic, associated with reefs	Pesca, ornamental / Fishing, ornamental	Comercial / Comercial
<i>Balistes vetula</i> Linnaeus, 1758	0.53	0.09	0.36	0.14	0.05	0.10	Pelágico, áreas rocosas o de coral / Pelagic, rocky areas or coral	Pesca, ornamental / Fishing, ornamental	Comercial menor / Minor comercial interest
Tetraodontidae	0.35	0.19	0.29	0.10	0.1	0.10			
<i>Sphoeroides spengleri</i> (Bloch, 1785)	0.35	0.19	0.29	0.10	0.10	0.10	Lechos de algas marininas y planos de arrecifes / Marine algal beds and reef bottoms	Ornamental/ Ornamental	No es de interés / Not of interest
Barbourisiidae	0	0.09	0	0	0.05	0.02			
<i>Barbourisia rufa</i> Parr, 1945	0	0.09	0	0	0.05	0.02	Bento-pelágicos / Benthopelagic		No es de interés / Not of interest

Taxón / Taxon	Ar. Julio / July (%)	Ar. Noviembre / November (%)	Ar. Total (%)	FrC. Julio / July (%)	FrC. Noviembre / November (%)	FrC. Total (%)	Hábitat / Habitat	Usos / Uses	Interés comercial / Commercial Interest
Elopidae	0	0.09	0	0	0.05	0.02			
<i>Elops</i> sp.	0	0.09	0	0	0.05	0.02			
Pomacentridae	23.85	5.72	16.90	0.95	0.48	0.71			
<i>Stegastes</i> sp.	23.85	5.72	16.90	0.95	0.48	0.71			
Gempylidae	0	1.69	0.65	0	0.24	0.12			
<i>Gempylus serpens</i> Cuvier, 1829	0	1.69	0.65	0	0.24	0.12	Pelágico, oceánico / Pelagic, oceanic	Pesca, cebo para pesca / Fishing, fish bait	Comercial menor / Minor comercial interest
Gerreidae	1.58	17.83	7.87	0.34	1.1	0.81			
<i>Eucinostomus</i> sp.	0.12	6.85	2.74	0.05	0.48	0.26			
<i>Eugerres</i> sp.	1.46	10.98	5.13	0.29	0.62	0.45			
Haemulidae	22.97	25.99	24.12	1.48	1.57	1.52			
<i>Anisotremus virginicus</i> (Linnaeus, 1758)	19.86	23.55	21.30	0.90	0.86	0.88	Arrecifes y fondos rocosos / Reefs and rocky bottoms	Pesca, ornamental / Fishing, ornamental	Comercial menor / Minor comercial interest
<i>Haemulon</i> sp.1	1.58	0	0.94	0.19	0	0.10			
<i>Haemulon</i> sp.2	1.05	1.60	1.23	0.29	0.43	0.36			
<i>Haemulon</i> sp.3	0.47	0.84	0.65	0.10	0.29	0.19			
Lutjanidae	0	0.84	0.36	0	0.29	0.14			
<i>Lutjanus</i> sp. 1	0	0.75	0.29	0	0.24	0.12			
<i>Lutjanus</i> sp. 2	0	0.09	0.07	0	0.05	0.02			
Sciaenidae	0.76	0.38	0.57	0.14	0.14	0.14			
<i>Stellifer rastrifer</i> (Jordan, 1889)	0	0.38	0.14	0	0.14	0.07	Especie costera, fondos fangosos, pelágico / Coastal species, muddy bottoms, pelagic	Pesca / Fishing	Comercial menor / Minor comercial interest
<i>Bairdiella ronchus</i> (Cuvier, 1830)	0.76	0	0.43	0.14	0	0.07	Especie costera, fondos fangosos y arenosos / Coastal species, muddy and sandy bottoms	Pesca / Fishing	Comercial / Comercial
Labridae	1.99	0.47	1.66	0.24	0.19	0.21			
<i>Halichoeres</i> sp.	1.99	0.47	1.66	0.24	0.19	0.21			
Ephippidae	0.23	0	0.14	0.05	0	0.02			
<i>Chaetodipterus faber</i> (Broussonet, 1782)	0.23	0	0.14	0.05	0	0.02	Especie costera, manglar y playas arenosas / Coastal species, mangrove and sandy beaches	Pesca, acuicultura, ornamental / Fishing, aquaculture, ornamental	Comercial menor / Minor comercial interest
Kyphosidae	0.23	1.22	0.65	0.10	0.38	0.24			
<i>Kyphosus incisor</i> (Cuvier, 1831)	0.23	1.22	0.65	0.10	0.38	0.24	Fondos rocosos en áreas de arrecife de coral / Rocky bottoms in coral reefs	Pesca / Fishing	Comercial menor / Minor comercial interest
Phosichthyidae	0	0.19	0.07	0	0.10	0.05			
<i>Pollichthys mauli</i> (Poll, 1953)	0	0.19	0.07	0	0.10	0.05	Especie oceánica y mesopelágica / Oceanic and mesopelagic species		No es de interés / Not of interest
Serranidae	1.58	6.38	3.39	0.24	0.62	0.42			
<i>Epinephelus</i> sp.	0	0.19	0.07	0	0.14	0.07			

Taxón / Taxon	Ar. Julio / July (%)	Ar. Noviembre / November (%)	Ar. Total (%)	FrC. Julio / July (%)	FrC. Noviembre / November (%)	FrC. Total (%)	Hábitat / Habitat	Usos / Uses	Interés comercial / Commercial Interest
<i>Hypoplectrus guttavarius</i> (Poey, 1852)	0	0.09	0	0	0.05	0.02	Arrecifes rocosos y de coral / Rocky reefs, and coral	Ornamental / Ornamental	No es de interés / Not of interest
<i>Diplectrum</i> sp.	1.58	6.10	3.32	0.24	0.43	0.33			

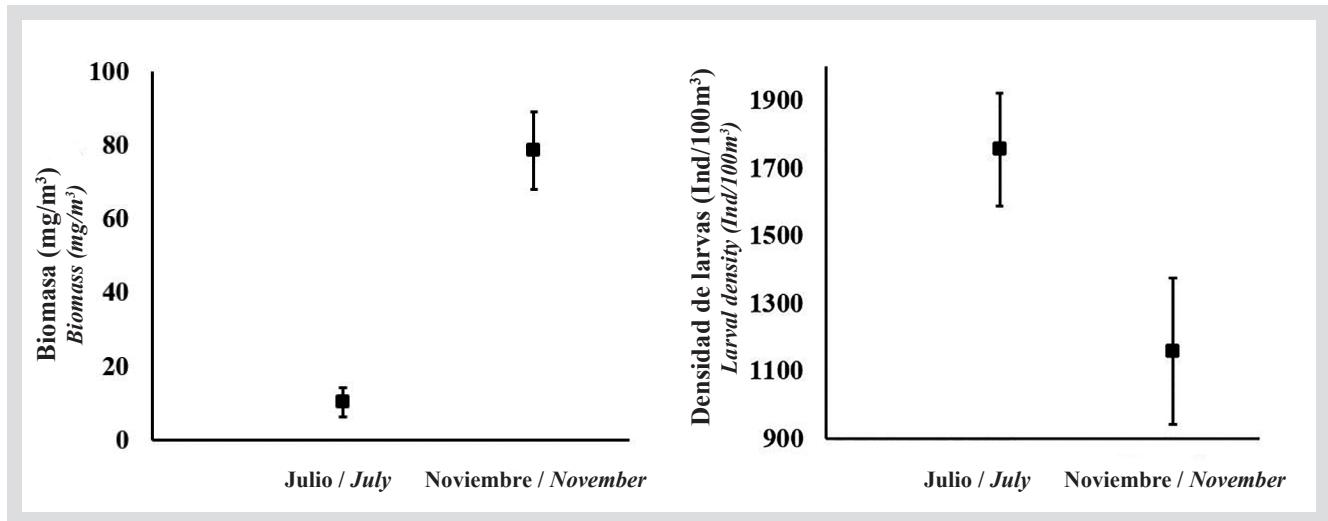


Figura 2. Biomasa de zooplancton y densidad de larvas de peces en la columna de agua sobre el área de estudio en julio y noviembre.

Figure 2. Zooplankton biomass and fish larval density in the water column of the study area during July and November.

Durante julio las familias con mayor frecuencia de captura fueron Haemulidae, Carangidae y Pomacentridae, mientras que durante noviembre fueron Carangidae, Haemulidae y Blenniidae. En este mismo sentido, las especies con mayor frecuencia de captura durante julio fueron *Anisotremus virginicus*, *Stegastes* sp. y *Labrisomus* sp.; mientras que durante noviembre fueron *Anchoa spinifer*, *Caranx* sp.1 y *A. virginicus*.

Considerando ambos períodos de muestreo, las familias más abundantes en bahía Portete fueron Haemulidae (24.3%), Pomacentridae (16.9%) y Labrisomidae (12.5%), siendo las especies más abundantes *A. virginicus* (21.3%) y *Stegastes* sp. (16.9%) (Tabla 1). De las 66 especies identificadas, 38% correspondió a especies de interés para las actividades pesqueras, destacando por su abundancia *A. virginicus* (21.3%) (Figura 3).

La familia más diversa fue Carangidae, con un total de 10 especies identificadas, seguida por Haemulidae y Blenniidae con 4 especies cada una. Además, es importante destacar que el mayor número de especies se registró en el mes de noviembre con 57, mientras que durante julio sólo se registraron 37.

The families most frequently caught in July were Haemulidae, Carangidae, and Pomacentridae, and those in November were Carangidae, Haemulidae, and Blenniidae. The species with the greatest catch frequency in July were *Anisotremus virginicus*, *Stegastes* sp., and *Labrisomus* sp., and those in November were *Anchoa spinifer*, *Caranx* sp.1, and *A. virginicus*.

Considering both sampling periods, the most abundant families in Bahía Portete were Haemulidae (24.3%), Pomacentridae (16.9%), and Labrisomidae (12.5%), and the most abundant species were *A. virginicus* (21.3%) and *Stegastes* sp. (16.9%) (Table 1). Of the 66 species identified, 38% were of interest for fishing activities including *A. virginicus* (21.3%), which was highly abundant (Figure 3).

With a total of 10 identified species, the most diverse family was Carangidae, followed by Haemulidae and Blenniidae with 4 species each. Notably, the greatest number of species (57) was recorded in the month of November, whereas only 37 species were recorded in July.



Figura 3. Larvas de peces de especies comerciales más abundantes. A) *Anisotremus virginicus*, B) *Caranx* sp. 1, C) *Sardinella aurita* y D) *Trichiurus lepturus*.

Con base en el análisis de similitud entre estaciones y períodos se establecieron cinco grupos significativos (SIMPROF, $p < 0.05$), con porcentajes de disimilitud entre grupos superiores a 70% (Figura 4). El grupo que incluyó más estaciones (grupo e) estuvo conformado por 18 estaciones de julio, distribuidas en toda el área de estudio con excepción del área suroriental y 9 estaciones de noviembre, ubicadas al sur de la bahía, en donde se encuentran bosques de manglar, bajos de arena y arrecifes rocosos (Figura 4). Este grupo se conformó debido al aporte de *Stegastes* sp. 1, *A. virginicus* y *Labrisomus* sp. 1 (SIMPER, 57.6% de la similitud).

Tres estaciones de julio, ubicadas en un sitio con pastos marinos conformaron el grupo c (Figura 4), debido al aporte de *Eugerres* sp., *Caranx* sp. 1, *Eucinostomus* sp. y *Diplectrum* sp. (SIMPER, 76.5% de la similitud). Las estaciones de noviembre ubicadas en las zonas central

Figure 3. Larvae of the most abundant commercial fish species: A) *Anisotremus virginicus*, B) *Caranx* sp. 1, C) *Sardinella aurita*, and D) *Trichiurus lepturus*.

Based on the similarity analysis between stations and periods, five significant groups (SIMPROF, $p < 0.05$) with dissimilarity percentages greater than 70% were established (Figure 4). The group with the most stations (group e) was formed by 18 stations in July; these were distributed across the entire study area except for one station in the southeastern portion and another 9 stations of November located south of the bay, both of which are home to mangrove forests, sandy shallows, and rocky reefs (Figure 4). This group was formed due to the contribution of *Stegastes* sp. 1, *A. virginicus*, and *Labrisomus* sp. 1 (SIMPER, 57.6% similarity).

In July, three stations located at sites with seagrass formed group c (Figure 4) because of the contribution of *Eugerres* sp., *Caranx* sp. 1, *Eucinostomus* sp., and *Diplectrum* sp. (SIMPER, 76.5% similarity). In November, stations located at the central and northern portions of the study area,

y norte del área de estudio, en donde predominan bajos rocosos y de arena, conformaron el grupo d (Figura 4), debido al aporte de *Eugerres* sp., *A. virginicus* y *Stegastes* sp. 1 (SIMPER, 38.5% de la similitud).

Por último, los grupos a y b estuvieron compuestos por una sola estación de noviembre cada uno. La número 19 para el primer grupo, cuya mayor abundancia fue de *Decapterus* sp. y la estación 14 (Figura 4), en la que dominó *Caranx crysos*. Ambas especies pertenecen a la familia Carangidae que se caracteriza por presentar desove pelágico.

where rocky and sandy shallows are dominant, formed group d (Figure 4) because of the contribution of *Eugerres* sp., *A. virginicus*, and *Stegastes* sp. 1 (SIMPER, 38.5% similarity).

Finally, groups a and b were each composed from single stations in November. Group a was represented by station 19, where the most abundant species was *Decapterus* sp., and group b was represented by station 14 (Figure 4), where *Caranx crysos* was dominant. Both these species belong to the family Carangidae, which is characterized by pelagic spawning.

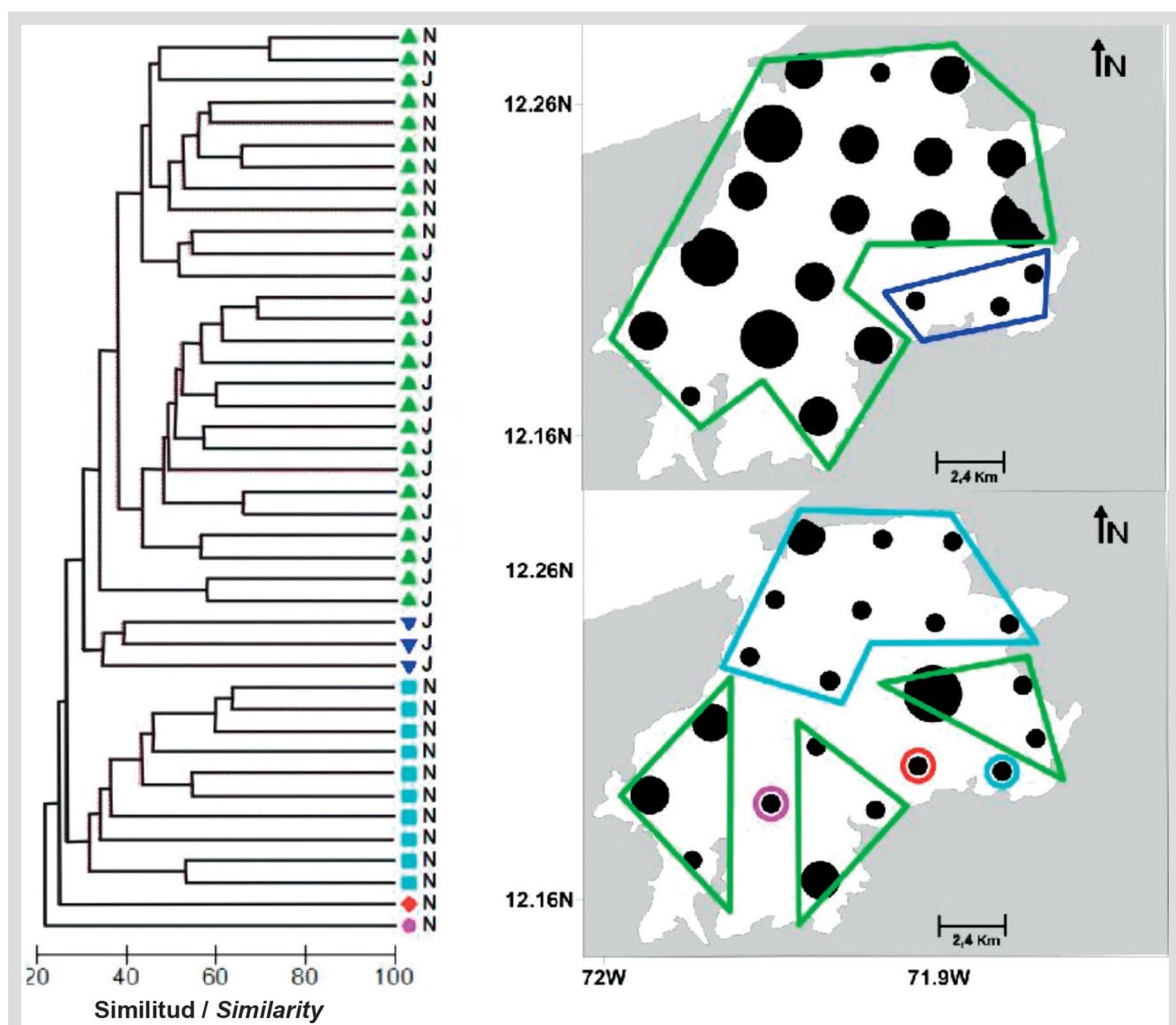


Figura 4. Dendrograma de similitud para el ensamblaje de larvas de peces en bahía Portete y variación espacial de la densidad ($\text{ind}/100\text{m}^3$) en el área de estudio considerando las dos temporadas de estudio. Se representan las agrupaciones significativas (test Simprof, $p < 0.05$) con líneas negras en el dendrograma y se identifica su ubicación espacial con polígonos de colores correspondientes a cada uno de las cinco agrupaciones identificadas.

Figure 4. Similarity dendrogram for the fish larvae assemblage at Bahía Portete and the spatial variation in density ($\text{ind}/100 \text{ m}^3$) during the two study seasons. The five significantly different groups (SIMPROF test, $p < 0.05$) are represented with black lines in the dendrogram, and their spatial locations are identified with colored polygons on the maps.

Condiciones ambientales

La transparencia en julio varió entre 0.7 y 3.0 m de profundidad, mientras que para noviembre se encontró entre 0.8 y 3.3 m de profundidad (Tabla 2), siendo menor la transparencia durante los dos períodos de estudio en las estaciones 13 y 14 de la malla de muestreo. La temperatura, salinidad, clorofila-a y pH superficial del mar fueron significativamente menores durante julio (Mann-Whitney, $p < 0.001$, Tabla 2, Figura 5, Figura 6), mientras que el oxígeno disuelto superficial fue significativamente menor durante noviembre (Mann-Whitney $p < 0.001$, Tabla 2, Figura 6). Para la clorofila-a no se encontraron diferencias significativas entre julio y noviembre (Mann-Whitney $p > 0.005$, Figura 5).

Tabla 2. Parámetros fisico-químicos registrados en bahía Portete durante julio y noviembre de 2015. n: número de estaciones donde se registraron los parámetros fisico-químicos, μ : promedio, D.s.: desviación estándar, Min: valor mínimo registrado y Max: valor máximo registrado.

	Julio / July					Noviembre / November				
	n	μ	D.s.	Min	Max	n	μ	D.s.	Min	Max
Transparencia (m) / Transparency	21	1.62	0.55	0.70	3.0	21	2.20	0.73	0.80	3.3
Temperatura (°C) / Temperature	21	26.97	0.44	25.9	27.8	21	27.80	0.44	26.75	28.55
Salinidad (UPS) / Salinity	21	35.62	0.28	35.08	36.08	21	36.72	0.85	35.1	38.2
Oxígeno disuelto (ml/L)	21	5.58	0.29	5.16	6.48	21	4.85	0.26	4.27	5.52
pH / Dissolved oxygen	21	7.25	0.22	6.43	7.65	21	8.58	0.03	8.53	8.69
Clorofila-a (mg/m3) / Chlorophyll-a	21	1.36	0.73	0.39	3.42	21	1.65	0.81	0.24	2.9
Biomasa Zoo (mg/m3) / Zooplankton biomass	21	10.26	4.98	1.23	19.03	21	78.46	47.95	16.43	148.17

La velocidad superficial del agua en bahía Portete durante julio estuvo entre 0.1 y 1.1 m/s, con dirección predominante hacia el noroeste (Figura 6). Aunque el patrón general de circulación al interior de Portete se mantuvo durante noviembre definiéndose un eje central de circulación superficial, con dirección hacia la entrada (Figura 6), la velocidad fue significativamente menor, con registros entre 0.05 a 0.3 m/s (Mann-Whitney $p < 0.001$, Tabla 2). En cuanto a la biomasa zooplanctónica se establecieron diferencias significativas entre los períodos de estudio (Mann-Whitney $p < 0.001$) siendo un orden de magnitud mayor durante noviembre (julio: 1.2 a 19.0 mg/m³, noviembre: 16.4 a 148.2 mg/m³) (Tabla 2) (Figura 2).

Relación entre larvas de peces y variables ambientales

Los dos primeros ejes de ordenación del análisis de correspondencia canónica (ACC) explicaron 73.24% de la varianza total del ensamblaje de larvas de peces en bahía

Environmental conditions

Water transparency varied between 0.7 and 3.0 m in July and between 0.8 and 3.3 m in November (Table 2); the lowest transparency during the two study periods was found at stations 13 and 14. Temperature, salinity, chlorophyll-a, and surface pH were significantly lower in July (Mann-Whitney, $p < 0.001$, Table 2, Figures 5 and 6), while surface dissolved oxygen was significantly lower in November (Mann-Whitney $p < 0.001$, Table 2, Figure 6). No significant differences in chlorophyll-a were found between July and November (Mann-Whitney $p > 0.005$, Figure 5).

Table 2. Physico-chemical parameters recorded in Bahía Portete during July and November 2015. n: number of stations at which physico-chemical patterns were recorded, μ : average, S.D.: standard deviation, Min: minimum recorded value, Max: maximum recorded value.

In July, surface water velocity varied from 0.1 to 1.1 m/s, and water predominantly moved in a northwest direction (Figure 6). The overall circulation pattern at the interior of Bahía Portete was maintained in November. Water circulated around a central circulation axis toward the entrance of the bay (Figure 6), yet the velocity was significantly lower and ranged from 0.05 to 0.3 m/s (Mann-Whitney, $p < 0.001$, Table 2). Significant differences in zooplankton biomass were found between the study periods (Mann-Whitney $p < 0.001$); greater biomass was recorded in November (July: 1.2 to 19.0 mg/m³, November: 16.4 to 148.2 mg/m³) (Table 2, Figure 2).

Relationship between fish larvae and environmental variables

The first two ordination axes of the CCA explained 73.24% of total variance in the fish larval assemblage of Bahía Portete. The concentration of dissolved oxygen was inversely related to temperature, salinity, pH,

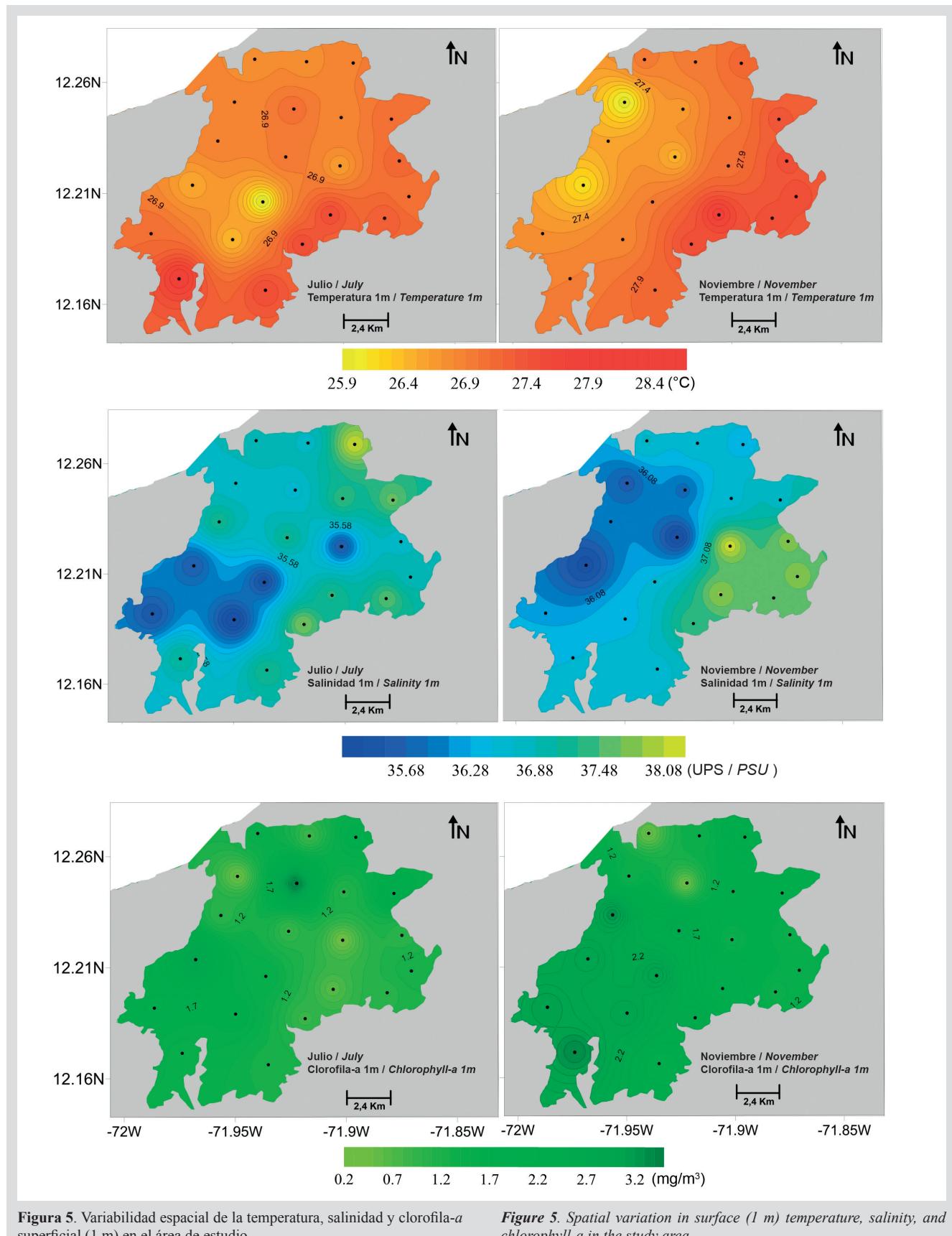


Figura 5. Variabilidad espacial de la temperatura, salinidad y clorofila-a superficial (1 m) en el área de estudio.

Figure 5. Spatial variation in surface (1 m) temperature, salinity, and chlorophyll-a in the study area.

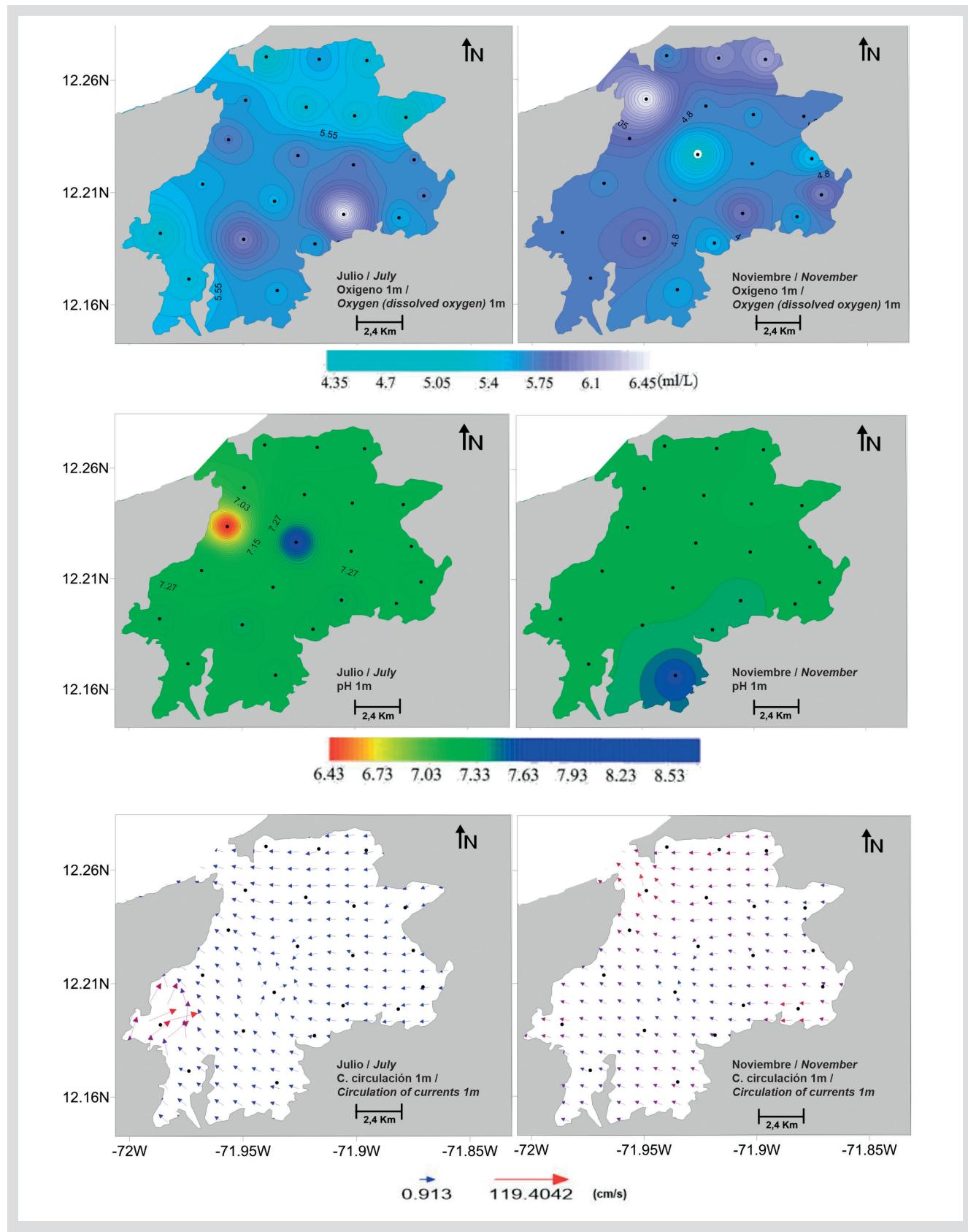


Figura 6. Variabilidad espacial del oxígeno disuelto, pH y el campo de circulación superficial (1 m) instantáneo en el área de estudio.

Figure 6. Spatial variation in dissolved oxygen, pH, and the instantaneous field of surface currents (circulation; 1 m) in the study area.



Portete. La concentración de oxígeno estuvo inversamente relacionada con la temperatura, salinidad, pH, clorofila-a y biomasa zooplanctónica tanto en el eje 1 como en el 2, mientras que la biomasa zooplanctónica estuvo inversamente relacionada con la temperatura, salinidad, pH y clorofila-a en el eje 2 (Figura 7). Además, la abundancia total de larvas de peces estuvo directamente relacionada con la clorofila-a ($r = 0.87$; $p = -0.035$) e inversamente relacionada con la biomasa zooplanctónica ($r = -0.31$; $p = 0.046$).

Labrisomus sp., *Anchoa spinifer*, *Bregmaceros* sp., *Gobionellus* sp., *Halichoeres* sp., *Fistularia* sp., *Bothus* sp.1, *Alectis ciliaris*, *Haemulon* sp.1, *Sphoeroides spengleri*, *Gobiesox* sp., *Bairdiella ronchus*, *Ioglossus* sp., *Stegastes* sp., *Balistes vetula* y *Anchoa lyolepis* estuvieron directamente correlacionadas con la concentración de oxígeno disuelto, mientras que *Anisotremus virginicus*, *Sciaenidae* sp., *Decapterus* sp., *Gobiidae* sp.1 y *Sardinella aurita* estuvieron directamente correlacionados con la concentración de clorofila-a. Por último, la mayoría de especies identificadas en los dos períodos de estudio estuvieron directamente correlacionadas con la temperatura, salinidad, pH y biomasa, algunas como por ejemplo *Scartella cristata*, *Caranx cryos*, *Oligoplites saurus*, *Haemulon* sp.1 y *Stellifer rastrifer* (Figura 7).

DISCUSIÓN

De acuerdo con Garzón-Ferreira (1989), las familias de peces más diversas en bahía Portete son Haemulidae (12), Sciaenidae (12) y Carangidae (11), siendo las especies con mayor frecuencia de captura *Eucinostomus gula*, *Archosargus rhomboidalis* y *Diapterus rhombeus*. A partir del análisis taxonómico realizado al ictioplancton en la presente investigación, las familias con mayor riqueza de especies fueron Carangidae (10), seguida por Haemulidae (4), siendo las especies con mayor frecuencia de captura *Anisotremus virginicus*, *Caranx* sp. 1 y *Anchoa spinifer*. Aunque los resultados obtenidos en cuanto a las familias más diversas son similares, las especies de peces adultos con mayor frecuencia de captura fueron diferentes a las especies de larvas de peces con mayor frecuencia de captura en Portete.

Es necesario tener en cuenta que el trabajo de Garzón-Ferreira (1989) se realizó con base en el análisis de la captura de peces adultos mediante el uso de un chinchorro de playa y redes agalleras, complementado con censo visual y uso de icticida. Aunque esta es la referencia bibliográfica más completa a la fecha sobre la fauna de peces de bahía Portete, a los especímenes capturados no se les analizó el estado de desarrollo de las góndolas, por lo que su captura no

chlorophyll-a, and zooplankton biomass on both axis 1 and 2, while zooplankton biomass was inversely related to temperature, salinity, pH, and chlorophyll-a on axis 2 (Figure 7). In addition, the total abundance of fish larvae was directly related to chlorophyll-a ($r = 0.87$; $p = -0.035$) and inversely related to zooplankton biomass ($r = -0.31$; $p = 0.046$).

Specifically, the following species were directly correlated with the concentration of dissolved oxygen: *Labrisomus* sp., *A. spinifer*, *Bregmaceros* sp., *Gobionellus* sp., *Halichoeres* sp., *Fistularia* sp., *Bothus* sp.1, *Alectis ciliaris*, *Haemulon* sp.1, *Sphoeroides spengleri*, *Gobiesox* sp., *Bairdiella ronchus*, *Ioglossus* sp., *Stegastes* sp., *Balistes vetula*, and *Anchoa lyolepis*. Furthermore, the following species were directly correlated with the concentration of chlorophyll-a: *A. virginicus*, *Sciaenidae* sp., *Decapterus* sp., *Gobiidae* sp. 1, and *Sardinella aurita*. Lastly, most species identified in the two study periods were directly correlated with temperature, salinity, pH, and biomass, including *Scartella cristata*, *C. cryos*, *Oligoplites saurus*, *Haemulon* sp.1, and *Stellifer rastrifer* (Figure 7), among others.

DISCUSSION

According to Garzón-Ferreira (1989), the most diverse fish families in Bahía Portete are Haemulidae (12), Sciaenidae (12), and Carangidae (11), and those most frequently caught are *Eucinostomus gula*, *Archosargus rhomboidalis*, and *Diapterus rhombeus*. Based on the taxonomic analysis of ichthyoplankton in the present study, the family with the highest species richness was Carangidae (10) followed by Haemulidae (4), and the most frequently caught species were *A. virginicus*, *Caranx* sp. 1, and *A. spinifer*. Comparing these two studies, the most diverse families are similar, yet the most frequently caught adult fish species in the first study differed from the most frequently caught fish larvae in Bahía Portete.

In addition, the previous study by Garzón-Ferreira (1989) was based on an analysis of adult fish caught using a small fishing boat and gill nets in addition to a visual census and the use of an ichthycide. While it is the most complete bibliographic reference on the fish fauna of Bahía Portete to date, it did not account for the gonadal development state of the specimens. For this reason, the fish species are not necessarily using the catch locality for reproduction, so a direct comparison of the

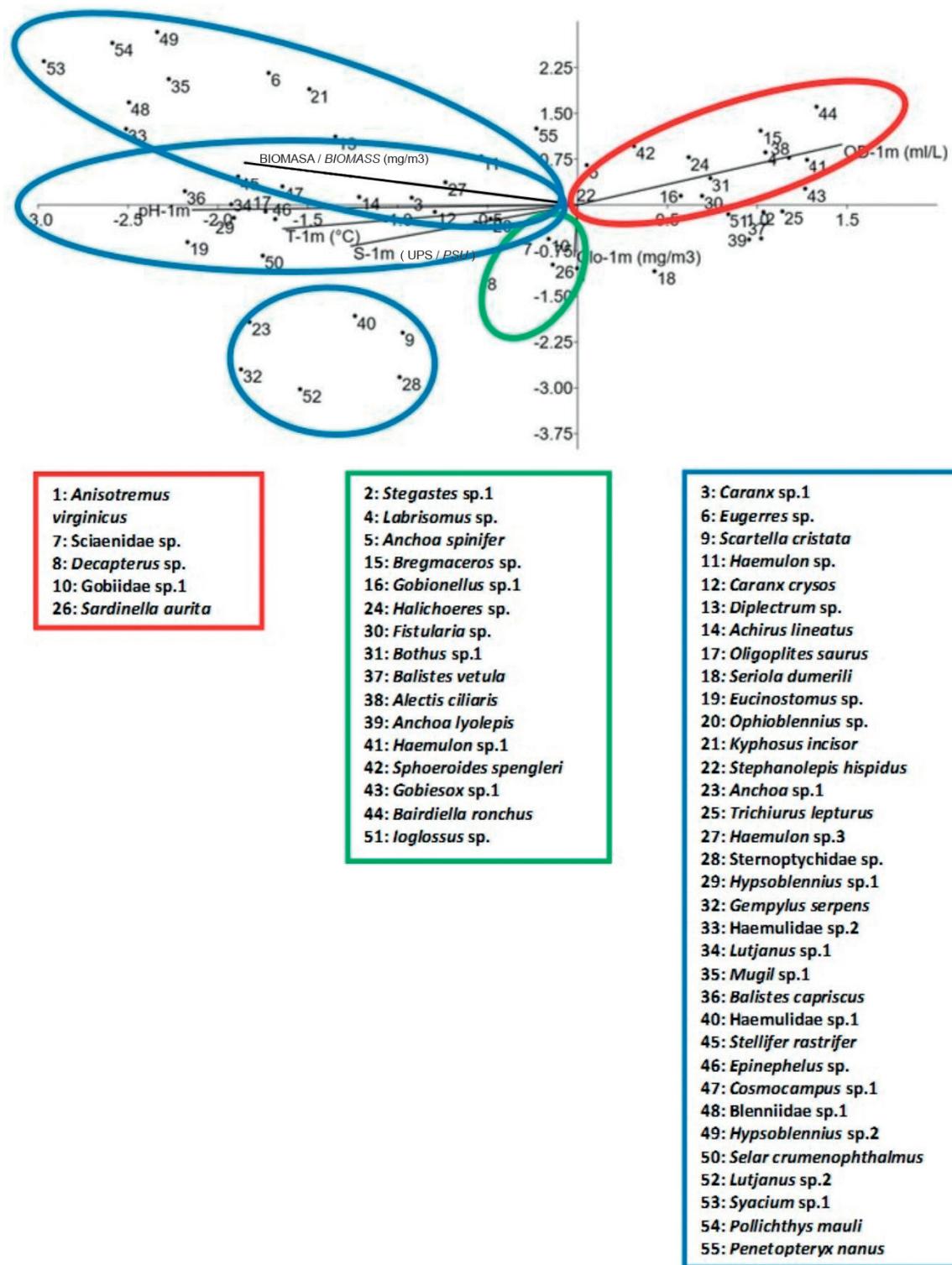


Figura 7. Análisis de correspondencia canónica utilizando la abundancia de las especies encontradas con frecuencia > 5%. Los dos primeros ejes canónicos explican 73.24% de la varianza total.

Figure 7. Canonical correspondence analysis of species with > 5% abundance. The first two canonical axes explain 73.24% of the total variance.



necesariamente signifique que estén utilizando esta localidad para procesos reproductivos, razón por la cual no es viable establecer una relación directa entre los resultados obtenidos por Garzón-Ferreira (1989) y los de la presente investigación.

Al comparar los resultados de estructura y composición del ensamblaje de larvas de peces establecido para bahía Portete en el presente estudio con trabajos similares desarrollados en otros ecosistemas marinos y estuarios someros del mar Caribe y Golfo de México, se encontró que en todos esos estudios las densidades larvales tienden a ser relativamente bajas, predominan larvas pequeñas y se establece una baja riqueza de especies en comparación con el ictioplancton e ictiofauna registrada para los ambientes costeros adyacentes (Houde y Lovdal, 1984; Ditty, 1986; Powell *et al.*, 1989; Vásquez-Yeomans y Richards, 1999).

Estudios previos en la zona costera norte del Caribe colombiano registraron que las familias de larvas de peces más abundantes son Gobiidae, Carangidae, Sciaenidae y Synodontidae, siendo las especies con mayor porcentaje de aparición *Eucinostomus* sp., *Lutjanus synagris* y *Upeneus parvus* (Manjarrés *et al.*, 2005a, 2005b). Esos autores realizaron el trabajo de identificación considerando las larvas capturadas con un ojo de malla de 500 μm . A diferencia de esos trabajos previos, la descripción de la composición de larvas de peces presentes en bahía Portete se realizó a partir del análisis de las capturas realizadas con malla de 300 y 500 μm , lo que incrementa de manera sustancial la probabilidad de captura de larvas de un mayor número de familias, estando dominado el ictioplancton de esta localidad por cinco familias de peces (Haemulidae, Carangidae, Engraulidae, Labrisomidae y Pomacentridae) que juntas representaron 72.12 % del total de las larvas de peces identificadas.

Las larvas de *A. virginicus*, *Stegastes* sp., *Caranx* sp. 1 y *Labrisomus* sp. fueron las dominantes en el área de estudio. Esos peces están ampliamente distribuidos en el mar Caribe y han sido registrados previamente en el Caribe colombiano (Manjarrés *et al.*, 2005a, 2005b). En bahía Portete esas especies fueron encontradas en ambos períodos de estudio, lo que sugiere que su presencia como estadio larval no es estacional. Los haemúlidos son peces tropicales y subtropicales que se localizan en cardúmenes en aguas costeras someras, en áreas de arrecife y pastos marinos (Nelson, 1994). Poco se conoce sobre la temporada reproductiva de esta familia y en particular de *A. virginicus*, por lo que los resultados obtenidos en la presente investigación se convierten en un punto de partida para profundizar en la comprensión de los períodos reproductivos de esta especie, la cual es de interés comercial para la región (Correa y Manjarrés, 2004; Viloria-Maestre *et al.*, 2016).

results obtained by Garzón-Ferreira (1989) and those of the present study is not possible.

Comparing the structure and composition of the fish larval assemblage of Bahía Portete in the present study with the results of similar studies in other marine ecosystems and the shallow estuaries of the Caribbean Sea and the Gulf of Mexico, the larval densities reported in other studies tend to be relatively low. Overall, small larvae are dominant with low species richness in comparison with the ichthyoplankton and ichthyofauna recorded for adjacent coastal environments (Houde and Lovdal, 1984; Ditty, 1986; Powell *et al.*, 1989; Vásquez-Yeomans and Richards, 1999).

Previous studies along the northern coastal zone of the Colombian Caribbean found Gobiidae, Carangidae, Sciaenidae, and Synodontidae to be the most abundant families of fish larvae and *Eucinostomus* sp., *Lutjanus synagris*, and *Upeneus parvus* to be the most common species (Manjarrés *et al.*, 2005a, 2005b). The authors of these latter studies identified larvae caught with a mesh opening of 500 μm , whereas the fish larval composition in the present study was based on catches using 300- and 500- μm mesh, which substantially increased the probability of capturing larvae from a greater number of families. In this study, the ichthyoplankton of Bahía Portete was dominated by five fish families (Haemulidae, Carangidae, Engraulidae, Labrisomidae, and Pomacentridae) that together represented 72.12% of the total fish larvae identified.

In addition, the larvae of *A. virginicus*, *Stegastes* sp., *Caranx* sp. 1, and *Labrisomus* sp. were dominant in the study area. These fishes are widely distributed in the Caribbean Sea and have been previously recorded in the Colombian Caribbean (Manjarrés *et al.*, 2005a, 2005b). These species were found during both study periods in Bahía Portete, suggesting that their presence in a larval stage is not seasonal. In general, hemulids are tropical and subtropical fish that form shoals in shallow coastal waters in areas with reefs and seagrass (Nelson, 1994), but little is known about the reproductive season of this family, particularly *A. virginicus*. Thus, the results of the present study represent a starting point from which the reproductive periods of *A. virginicus* may be examined in greater depth, as this species is of commercial interest in the region (Correa and Manjarrés, 2004; Viloria-Maestre *et al.*, 2016).

Over the last several decades, the highly dynamic spatial and temporal behavior of marine fish

A lo largo de las últimas décadas ha sido descrito que los ensamblajes de larvas de peces marinos presentan una alta dinámica espacial y temporal, en donde las variaciones en la composición y abundancia se presentan tanto horizontal como verticalmente en escalas temporales que van desde horas hasta diferencias marcadas por las estaciones anuales (Leis, 1991). En términos generales, esta variabilidad temporal modula el efecto simultáneo de múltiples factores hidrográficos y ambientales que pueden llegar a determinar la supervivencia de las larvas (Robertson, 1991; Leis y McCormick, 2002; Lo *et al.*, 2010; Sánchez *et al.*, 2017). Por lo tanto, en el ambiente pelágico la variación temporal de las condiciones ambientales estaría modulando la distribución, abundancia y, en general, la estructura de los ensamblajes de larvas de peces (Franco *et al.*, 2002; Funes, 2002; Aceves *et al.*, 2003, 2008; Hsieh *et al.*, 2016).

De acuerdo con los resultados obtenidos, los atributos comunitarios de los ensamblajes de larvas de peces en el área de estudio fueron diferentes entre los períodos de estudio, siendo mayor la riqueza y la diversidad durante noviembre en comparación con julio. En la región de la alta Guajira, ha sido descrita una variabilidad climática anual típica consistente en un periodo seco en julio y agosto, caracterizado por fuertes vientos, y una temporada de lluvias intensas de septiembre a noviembre, caracterizada por una menor intensidad del viento (Andrade, 1993; Guzmán-Alvis *et al.*, 2006). Durante el período seco (fuertes vientos) se intensifica un proceso de surgencia costera al frente de bahía Portete, cuyo núcleo se localiza a 100 km de la línea de costa, y que trae como consecuencia un incremento en la productividad primaria en el sistema pelágico costero (Andrade y Barton, 2005; Rueda-Roa y Muller-Karger, 2013), promoviendo condiciones de disponibilidad de alimento adecuadas para que las larvas de peces incrementen su probabilidad de supervivencia (Castonguay *et al.*, 2008; Ottersen *et al.*, 2010; Coelho-Souza *et al.*, 2012).

El patrón de circulación es quizás uno de los factores físicos que más influencia tiene en la distribución espacial de la abundancia de las larvas de peces (Reiss *et al.*, 2000; Feng *et al.*, 2010), dando origen a procesos advectivos o de retención que tienden a incrementar o disminuir la abundancia de las larvas de peces en una localidad (Sánchez-Velasco *et al.*, 2006; Olivar *et al.*, 2010). En bahía Portete, la dirección predominante de la circulación superficial fue hacia el occidente y en dirección hacia la boca de la bahía en ambos períodos de estudio. Esta condición probablemente estaría favoreciendo la movilización superficial interna de larvas de peces en toda la bahía desde el sector oriental de la bahía, en donde se encuentran las zonas de manglar y formaciones coralinas y rocosas submareales. Aunque no se realizaron registros de circulación a media

larvae assemblages has been described, and variations in composition and abundance are presented both horizontally and vertically and at temporal scales that range from several hours to seasons (Leis, 1991). Generally, temporal variation modulates the simultaneous effects of multiple hydrographic and environmental factors that can determine the survival of larvae (Robertson, 1991; Leis and McCormick, 2002; Lo *et al.*, 2010; Sánchez *et al.*, 2017), so in pelagic environments, temporal variation in environmental conditions modulates the distribution, abundance, and overall structure of fish larval assemblages (Franco *et al.*, 2002; Funes, 2002; Aceves *et al.*, 2003, 2008; Hsieh *et al.*, 2016).

According to the obtained results, the community attributes of the fish larval assemblage in the study area differed between the study periods; the richness and diversity of fish larvae were greater in November than in July. In this region of Alta Guajira, the typical annual climate and its variability have been described as a dry season in July and August characterized by strong winds and a rainy season from September to November with less intense winds (Andrade, 1993; Guzmán-Alvis *et al.*, 2006). During the dry period (strong winds), coastal upwelling intensifies in front of Bahía Portete, whose center is located 100 km from the coastline, so the primary productivity of the pelagic coastal system increases (Andrade and Barton, 2005; Rueda-Roa and Muller-Karger, 2013), thus enhancing food availability for fish larvae and increasing their probability of survival (Castonguay *et al.*, 2008; Ottersen *et al.*, 2010; Coelho-Souza *et al.*, 2012).

Furthermore, the circulation pattern is one of the most important physical factors influencing the spatial distribution of the abundance of fish larvae (Reiss *et al.*, 2000; Feng *et al.*, 2010); it originates advective or retention processes that tend to increase or decrease the abundance of fish larvae in a locality (Sánchez-Velasco *et al.*, 2006; Olivar *et al.*, 2010). In Bahía Portete, the dominant surface circulation pattern during both study periods was characterized by the circulation of water toward the western portion and the mouth of the bay, which probably favors the surface mobility of fish larvae from the western sector, where mangroves, coral formations, and rock subtidal zones are found, throughout the bay. Water circulation at medium water depths or near the bottom of the mouth of the bay was not analyzed, but the surface circulation pattern toward the mouth of the



agua o cerca del fondo en la boca de la bahía, la tendencia de circulación superficial en dirección hacia la boca de la bahía sugiere que esta localidad estaría aportando larvas de peces para la zona costera aledaña durante todo el año, proceso fundamental para el mantenimiento de los recursos pesqueros de una región (Pineda *et al.*, 2007, Planes *et al.*, 2009, Harrison *et al.*, 2012).

Teniendo en cuenta que las larvas de peces se alimentan principalmente de organismos planctónicos, su supervivencia y crecimiento dependerá en gran medida de la disponibilidad del alimento (Somaraskis *et al.*, 2002). Generalmente, la densidad de larvas de peces se encuentra estrechamente relacionada con la biomasa de zooplancton, coincidiendo con un incremento en la disponibilidad local del alimento (Kaunda-Arara *et al.*, 2009; Sponaugle *et al.*, 2009). Esto coincide con los resultados obtenidos en este estudio, en el cual la mayoría de especies de larvas encontradas en la bahía están directamente correlacionadas con la biomasa del zooplancton.

En términos generales, las fluctuaciones estacionales de la producción larval están fuertemente asociadas a los eventos reproductivos de las especies, los cuales parecen estar sincronizados con los requerimientos de las larvas para incrementar el éxito en el reclutamiento, definiendo el patrón espacial de distribución (Johannes, 1978; Robertson, 1991; Pineda *et al.*, 2010; China y Holzman, 2012). En los sistemas heterogéneos existe una alta diversidad de especies de peces con diferentes requerimientos y patrones de desove, donde algunas especies presentan uno o dos picos de reproducción durante un año y otras se reproducen durante todo el año (Pittman *et al.*, 2004). Con base en esto, en bahía Portete la variabilidad temporal encontrada del ensamblaje puede reflejar los diferentes patrones reproductivos que presentan las especies que como adultos habitan en este sistema. De esta manera, es posible que especies como *A. virginicus*, que tiene frecuencia de ocurrencia en Portete mayor a 60%, se reproduzca varias veces al año. Por el contrario, aquellos estadios larvales que solo fueron registrados en uno de los períodos de muestreo podrían corresponder a especies con un solo periodo reproductivo anual o que fueron transportadas accidentalmente al área de estudio por procesos advectivos locales (Gray, 1993).

CONCLUSIONES

En bahía Portete, el ensamblaje de larvas de peces estuvo representado por cinco familias abundantes, Haemulidae, Pomacentridae, Labrisomidae, Carangidae y Engraulidae. Además, de las 66 especies identificadas 38%

bay suggests that Bahía Portete is contributing fish larvae to the surrounding coastal area throughout the year. This process is fundamental to the maintenance of the fishing resources of the region (Pineda *et al.*, 2007, Planes *et al.*, 2009, Harrison *et al.*, 2012).

Furthermore, considering that fish larvae mainly feed on planktonic organisms, the survival and growth of fish larvae largely depend on the availability of food sources (Somaraskis *et al.*, 2002). Generally, the density of fish larvae is closely related to zooplankton biomass and coincides with increases in the local food availability (Kaunda-Arara *et al.*, 2009; Sponaugle *et al.*, 2009). These findings were also confirmed in the present study, as most larval species found in the bay were directly related to zooplankton biomass.

Overall, seasonal fluctuations in larval production are strongly associated with the reproductive events of species, which appear to be synchronized with the requirements for increasing successful larval recruitment, so these events define the spatial distribution patterns of species (Johannes, 1978; Robertson, 1991; Pineda *et al.*, 2010; China and Holzman, 2012). In heterogeneous systems, there is a high diversity of fish species with different spawning requirements and patterns; some species may present one or two reproductive peaks during the year while others may reproduce continuously (Pittman *et al.*, 2004). Similarly, the temporal variability in the Bahía Portete assemblage is likely reflective of the different reproductive patterns of the species inhabiting the system as adults, so it is possible that species such as *A. virginicus*, which has a greater than 60% occurrence frequency in Bahía Portete, reproduce several times per year. In contrast, larval stages that were only recorded in one of the sampling periods possibly correspond to species with a single annual reproductive period or that were accidentally transported to the study area by local advective processes (Gray, 1993).

CONCLUSIONS

In Bahía Portete, the assemblage of fish larvae was represented by five abundant families: Haemulidae, Pomacentridae, Labrisomidae, Carangidae, and Engraulidae. In addition, of the 66 species identified, 38% were of commercial interest in the Caribbean. Notably, *A. virginicus* was recorded in high abundance during the two study periods, and its presence supports the importance of

fueron de interés comercial en el Caribe. Es importante destacar que el registro de *Anisotremus virginicus* en altas abundancias durante los dos períodos de estudio, proporciona un valor de importancia adicional a Portete ya que es una especie de interés para las pesquerías del Caribe colombiano.

Los ensamblajes de larvas de peces en bahía Portete fueron significativamente diferentes entre los períodos de estudio, no solamente en cuanto a la abundancia de las larvas de peces sino también en su riqueza. Esta variación podría ser el resultado del efecto de varios factores, entre los que se destacan el patrón de circulación superficial del agua, la disponibilidad de alimento y los eventos reproductivos de las especies presentes en el área; además, de que la heterogeneidad de hábitats, tales como lo son los pastos marinos, arrecifes rocosos, áreas de manglar y fondos lodosos pueden estar favoreciendo una alta riqueza de especies en esta localidad.

Los resultados de este trabajo incrementan el conocimiento disponible sobre el ensamblaje de larvas de peces presente en el PNN Bahía Portete-Kaurele y fortalecerán la información requerida por los administradores de esta área protegida para incorporar acciones de manejo y conservación. Sin embargo, considerando el alcance temporal abordado no es posible establecer tendencias de variación, lo cual limita la capacidad predictiva del esfuerzo de investigación en relación a las zonas de desove o épocas reproductivas.

AGRADECIMIENTOS

A Marisol Rivera, Isabel Cristina Calle, Andrés Cuellar y Mauricio Jerez por el apoyo durante las campañas de muestreo oceanográfico. A María Claudia Díaz Granados, coordinadora del programa marino de Conservación Internacional Colombia (CIC), por su apoyo incondicional en la gestión administrativa y logística requerida para el desarrollo de esta investigación. Las fotografías de los especímenes fueron realizadas por Juan Felipe Ortega y el primer autor en el laboratorio de imágenes del Departamento de Biología de UV. Este trabajo fue financiado parcialmente por la UV, el programa marino de CIC y Cerrejón Puerto Bolívar en el marco del Convenio Acuerdos de Pesca 2015. La recolección de zooplankton en el PNN Portete-Kaurele estuvo amparada por el permiso individual de recolección de especímenes de especies silvestres de la diversidad biológica con fines de investigación científica no comercial –PIDB DTCA No. 024-15, Resolución 183 de 24 de noviembre de 2015 del Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sostenible, Parques Nacionales Naturales de Colombia.

Bahía Portete for fishing as this species is of interest for fisheries in the Colombian Caribbean.

The fish larval assemblages encountered during two study periods in Bahía Portete significantly differed in abundance and richness, and this variation may be influenced by several factors including the surface water circulation pattern, food availability, and the reproductive events of the species in the area. In addition, habitat heterogeneity is likely influential; the area contains seagrasses, rocky reefs, mangrove areas, and muddy bottoms that may favor high species richness.

The results of the present study increase the existing knowledge of the fish larval assemblage in PNN Bahía Portete-Kaurele and are relevant to the management and conservation of this protected area. However, considering the temporal scope of the present study, it was not possible to establish long-term trends in the spatial variation of fish species, which limits the capacity of this study to predict spawning zones or reproductive periods.

ACKNOWLEDGMENTS

To Marisol Rivera, Isabel Cristina Calle, Andrés Cuellar, and Mauricio Jerez for their support during the oceanographic sampling campaigns. To María Claudia Díaz Granados, Coordinator of the Marine Program of Conservation International Colombia (Conservación Internacional Colombia [CIC]), for her unconditional support fulfilling the administrative and logistical duties necessary to perform this research. The photographs of the specimens were taken by Juan Felipe Ortega and the first author in the Laboratory of Images of the UV Biology Department. This research was partially financed by the UV, the Marine Program of CIC, and Cerrejón Puerto Bolívar under the framework of the 2015 Fisheries Agreement (Convenio Acuerdos de Pesca 2015). The collection of zooplankton in PNN Portete-Kaurele was authorized by an individual collection permit for wildlife species of biological diversity for purposes of non-commercial scientific research (PIDB DTCA No. 024-15; Resolution 183 of November 24, 2015, Ministry of the Environment and Sustainable Development, National Natural Parks of Colombia [Resolución 183, 24 November 2015, Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sostenible, Parques Nacionales Naturales de Colombia]).



BIBLIOGRAFÍA / LITERATURE CITED

- Aceves, G., S.P. Jiménez, A. Hinojosa, R. Funes, R.J. Saldierna, D. Lluch, P.E. Smith and W. Watson. 2003. Fish larvae from the Gulf of California. *Sci. Mar.*, 67(1): 1–11.
- Aceves, G., R. Saldierna, A. Hinojosa, S.P.A. Jiménez, M.E. Hernández and R. Morales. 2008. Vertical structure of larval fish assemblages during diel cycles in summer and winter in the southern part of Bahía de La Paz, Mexico. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, 76: 889–901.
- Alongi, D. 1990. The ecology of tropical soft-bottom benthic ecosystems. *Oceanography Mar. Biol. Ann. Rev.*, 28:381-496.
- Andrade, C.A. 1993. Análisis de la velocidad del viento sobre el mar Caribe. *Bol. Cient. CIOH*, 13: 33–44.
- Andrade, C.A. and D. Barton. 2005. The Guajira upwelling system. *Cont. Shelf Res.*, 25: 1003-1022.
- Ávila de Tabarés, G. 1978. Ictioplancton de la Ciénaga Grande de Santa Marta; enero 1970-mayo 1972. *Inderena—Div. Pesq.*, 12(1).
- Beltrán B.S. y R. Herrera. 2000. Estudios tempranos de peces del Pacífico colombiano. Ministerio de Agricultura y Desarrollo Rural (INPA), Buenaventura, Colombia. 727 p.
- Berasategui, A. 2003. An historical review of the planktonic copepods diversity of the Río de la Plata and the Argentine-Uruguay common fishing zone. *Inf. Técn. Proyecto FREPLATA*. 22 p.
- Blaxter, J.H. 1991. The effect of temperature on larval fishes. *Neth. J. Zool.*, 42(2):336-357.
- Cabrera, E. y M.C. Donoso. 1993. Estudio de las características oceanográficas del Caribe colombiano, Región III zona I PDCTM. *Bol. Cient. CIOH*, 13:19-32.
- Castonguay, M., S. Plourde, D. Robert, J.A. Runge and L. Fortier. 2008. Copepod production drives recruitment in a marine fish. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 65(8), 1528-1531.
- China, V. and R. Holzman. 2014. Hydrodynamic starvation in first-feeding larval fishes. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, 111(22): 8083-8088.
- Coelho-Souza, S.A., M.S. López, J.R.D. Guimarães, R. Coutinho and R.N. Candella. 2012. Biophysical interactions in the Cabo Frio upwelling system, Southeastern Brazil. *Braz. J. Oceanogr.*, 60(3): 353-365.
- Correa, F. y L. Manjarrés. 2004. Recursos de peces demersales explotados por las pesquerías artesanales marítimas de La Guajira, Caribe colombiano: 77-92. En: Manjarrés, L. (Ed.). *Pesquerías dermales del área norte del mar Caribe de Colombia y parámetros biológicos pesqueros y poblacionales del recurso pargo*. Universidad del Magdalena, Santa Marta.
- Cowen, R.K., K.M. Lwiza, S. Sponaugle, C.B. Paris and D.B. Olson. 2000. Connectivity of marine populations: open or closed? *Science*, 287: 857–859.
- Cowen, R.K., C.B. Paris and A. Srinivasan. 2006. Scaling of connectivity in marine populations. *Science*, 311: 522–527.
- Ditty, J.G. 1986. Ichthyoplankton in neritic waters of the northern Gulf of Mexico off Louisiana: composition, relative abundance, and seasonality. *Fish. Bull.*, 84: 935-946.
- Escobar, A. y G. Manjarrés. 1987. Consideraciones generales sobre el ictioplancton de la región de La Guajira, Colombia. *Rev. Ing. Pesq.*, 7(1-2): 8-29.
- Fajardo, G.E. 1979. Surgencia costera en las proximidades de la península colombiana de la Guajira. *Bol. Cient. CIOH*, 2:7-19.
- Feng, M., D. Slawinski, L.E. Beckley and J.K. Keesing. 2010. Retention and dispersal of shelf waters influenced by interactions of ocean boundary current and coastal geography. *Mar. Freshwater. Res.*, 61(11): 1259-1267.
- Franco, C., E. Godínez and M. Suárez. 2002. Larval fish assemblages in waters off the central Pacific coast México. *J. Plankton. Res.*, 24(8): 775–784.
- Franke, K., B. Petrie, J. Choi and W. Leggett. 2005. Tropic cascades in a formerly Cod-dominated ecosystem. *Science*, 308(5728): 1621-1623.
- Frederiksen, M., M. Edwards, A.J. Richardson, N.C. Halliday and S. Wanless. 2006. From plankton to top predators: bottom-up control of a marine food web across four trophic levels. *J. Anim. Ecol.*, 75(6): 1259-1268.
- Froese, R. and D. Pauly. (Eds.). 2017. FishBase. World Wide Web electronic publication. www.fishbase.org, version 10/2017.
- Funes, R., C. Flores, A. Esquivel, M.A. Fernández and A. Gracia. 2002. Larval fish community structure along the west coast of Baja California during and after the El Niño event (1983). *Bull. Mar. Sci.*, 70(1): 41–54.
- Garzón-Ferreira, J. 1989. Contribución al conocimiento de la ictiofauna de la bahía Portete, Departamento de La Guajira, Colombia. *Inderena-Trianea*, 3: 149-172.
- González, A. 1988. Plancton de las aguas continentales. Secretaría General, Organización de los Estados Americanos, Programa Regional de Desarrollo Científico y Tecnológico, Washington, D.C. 130 p.
- Gray, C.A. 1993. Horizontal and vertical trends in the distribution of larval fishes in coastal waters off central New South Wales Australia. *Mar. Biol.*, 116: 649-666.
- Gutiérrez-Moreno, C., D. Alonso y C. Segura-Quintero. 2008. Diseño de un área marina protegida para bahía Portete – La Guajira, Caribe colombiano. *Bol. Invest. Mar. Cost.*, 37(2): 189-212.
- Guzmán-Alvis, A.I., P. Lattig and J.A. Ruiz. 2006. Spatial and temporal characterization of soft bottom polychaetes in a shallow tropical bay (Colombian Caribbean). *Bol. Invest. Mar. Cost.*, 35(1): 19-36.

- Harrison, H.B., D.H. Williamson, R.D. Evans, G.R. Almany, S.R. Thorrold, G.R. Russ and M.L. Berumen. 2012. Larval export from marine reserves and the recruitment benefit for fish and fisheries. *Curr. Biol.*, 22(11), 1023-1028.
- Houde, E.D. and J.D.A. Lovdal. 1984. Seasonality of occurrence foods and food preferences of ichthyoplankton in Biscayne Bay, Florida. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, 18: 403-419.
- Hsieh, H.Y., W.T. Lo, H.H Chen and P.J. Meng. 2016. Larval fish assemblages and hydrographic characteristics in the coastal waters of southwestern Taiwan during non-and post-tsunami summers. *Zool. Stud.*, 55(18).
- INPA. 1999. Boletín estadístico pesquero 1997–1998. Instituto Nacional de Pesca y Acuicultura, Bogotá, 118 p.
- Johannes, R.E. 1978. Traditional marine conservation measures in Oceania and their demise. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 9:349-364.
- Kaunda-Arara, B., J.M. Mwaluma, G.A. Locham, V. Øresland and M.K. Osore. 2009. Temporal variability in fish larval supply to Malindi Marine Park, coastal Kenya. *Aquat. Conserv. Mar. Freshw. Ecosyst.*, 19(S1): S10-S18.
- Kingsford, M.J. 2001. Diel patterns of abundance of presettlement reef fishes and pelagic larvae on a coral reef. *Mar. Biol.*, 138:853–867.
- Köster, F.W., H. Hinrichsen, M.A. St. John, D. Schnack, B.R. MacKenzi, J. Tomkiewicz and M. Plikshs. 2001. Developing Baltic cod recruitment models. II. Incorporation of environmental variability and species interaction. *Can. J. Fish. Aq. Sci.*, 58(8): 1534-1556.
- Lambert, Y., N.A. Yaragina, G. Kraus, G. Marteinsdottir and P.J. Wright. 2003. Using environmental and biological indices as proxies for egg and larval production of marine fish. *J. Northw. Atl. Fish. Sci.*, 33(115): 159 p.
- Lefevre, C.D. and D.R. Bellwood. 2015. Disturbance and recolonisation by small reef fishes: the role of local movement versus recruitment. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 537:205-215.
- Leis, J.M. 1991. The pelagic stage of reef fishes: the larval biology of coral reef fishes: 183-230. In: Sale, P.F. (Ed.). *The ecology of fishes on coral reefs*. University of Hawaii. Honolulu.
- Leis, J.M. and M.I. McCormick. 2002. The biology, behaviour and ecology of the pelagic, larval stage of coral-reef fishes, p 171-199. In Sale, P.F. (Ed.). *Coral reef fishes: New insights into their ecology*. Academic Press, San Diego.
- Leis, J.M. and T. Trnski. 1989. The larvae of Indo-Pacific shorefishes. University of Hawaii. 371 p.
- Lo, W.T., H.Y. Hsieh, L.J. Wu, H.B. Jian, D.C. Liu and W.C. Su. 2010. Comparison of larval fish assemblages between during and after northeasterly monsoon in the waters around Taiwan, western North Pacific. *J Plankton Res.*, 32(7): 1079-1095.
- Longhurst, A.R. and D. Pauly. 1987. *Ecology of tropical oceans*. Academic Press, San Diego. 407 p.
- Manjarrés, L., J. Torres, A. Vergara, G. Rodríguez, J. Viaña y J. Correa. 1994. Crucero de evaluación de recursos demersales en el Caribe colombiano VECEP/DEMER/9401. Informe final, INPA, Santa Marta. 52 p.
- Manjarrés, L., J. Torres, G. Rodríguez, A. Vergara, E. Arteaga, J. Viaña, J. Arévalo, R. Galvis, J. Rodríguez, F. Amaya, D. García, J. y G. León. 1997. Crucero de evaluación de peces pelágicos pequeños en el Caribe colombiano. Informe final, INPA, Santa Marta, 34 p.
- Manjarrés, L., J. Torres, G. Rodríguez, A. Vergara, E. Arteaga, J. Viaña, J. Arévalo, R. Galvis, J. Rodríguez, F. Amaya, D. García, J. Páramo y G. León. 1998a. Crucero de evaluación de peces pelágicos pequeños en el Caribe colombiano. Informe final, Instituto Nacional de Pesca y Acuicultura (INPA), Santa Marta, 47 p.
- Manjarrés, L., J. Torres, G. Rodríguez, A. Vergara, E. Arteaga, J. Viaña, J. Arévalo, R. Galvis, J. Rodríguez, F. Amaya, D. García, J. Páramo y G. León. 1998b. Campaña de evaluación de peces pelágicos pequeños en el Caribe colombiano. Informe final, INPA, Santa Marta, 57 p.
- Manjarrés, L., J. Torres, G. Rodríguez, A. Vergara, E. Arteaga, J. Viaña, J. Arévalo, R. Galvis, J. Rodríguez, F. Amaya, D. García, J. y G. León. 1998c. Campaña de evaluación de peces pelágicos pequeños en el Caribe colombiano. Informe final, INPA, Santa Marta, 58 p.
- Manjarrés, L., A. Vergara, J. Torres, G. Rodríguez, E. Arteaga, J. Viaña, J. Arévalo y R. Galvis. 2005a. Evaluación de peces demersales e ictioplancton en el mar Caribe de Colombia, incluyendo condiciones oceanográficas. Parte I: Crucero INPA- ECEP/UE/DEMER/9507. Santa Marta, 51 p.
- Manjarrés, L., G. Rodriguez, J. Torres, A. Vergara, E. Arteaga, J. Arévalo, R. Galvis, D. Rodríguez y J. Viaña. 2005b. Evaluación de peces demersales e ictioplancton en el mar Caribe de Colombia, incluyendo condiciones oceanográficas. Parte II: Crucero INPA-VECEP/UE/DEMER/9507. Santa Marta, 87 p.
- Medellín-Mora, J., A. Polanco y G. Navas. 2013. Inventario de larvas de peces registradas para el Caribe colombiano. *Bol. Invest. Mar. Cost.*, 42(2): 233-253.
- Mercado, J. 1970. Notas sobre los estados larvales del sábalo, *Megalops atlanticus*, con comentarios sobre su importancia comercial y deportiva. Trabajo de grado. Universidad Jorge Tadeo Lozano, Cartagena. 32 p.
- Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sostenible (MADS). 2014. Resolución 2096 de 19 de diciembre de 2014. Por medio de la cual se declara, reserva, delimita y alindera el Parque Nacional Natural Bahía Portete – Kaurele. Ministerios de Ambiente y Desarrollo Sostenible. 30 p.
- Montagnes, D.J., J.F. Dower and G.M. Figueiredo. 2010. The protozooplankton-ichthyoplankton trophic link: an overlooked aspect of aquatic food webs. *J. Eukaryot. Microbiol.*, 57(3): 223-228.
- Neira, F.J., A.G. Miskiewicz and T. Trnski. 1998. Larvae of temperate Australian fishes. Laboratory guide for larval fish identification. University of Western Australia, Perth. 474 p.
- Nelson, J. S. 1994. *Fishes of the world*. Third ed. John Wiley and Sons, Inc., New York. 600 p.



- Olivar, M.P., M. Emelianov, F. Villate, I. Uriarte, F. Maynou, I. Álvarez and E. Morote. 2010. The role of oceanographic conditions and plankton availability in larval fish assemblages off the Catalan coast (NW Mediterranean). *Fish. Oceanogr.*, 19(3): 209-229.
- Ottersen, G., S. Kim, G. Huse, J.J. Polovina and N.C. Stenseth. 2010. Major pathways by which climate may force marine fish populations. *J. Mar. Syst.*, 79(3): 343-360.
- Perry, R.I., P. Cury, K. Brander, S. Jennings, C. Möllmann and B. Planque. 2010. Sensitivity of marine systems to climate and fishing: concepts, issues and management responses. *J. Marine. Syst.*, 79(3):427-435.
- Pineda, J., J.A. Hare and S.U. Sponaugle. 2007. Larval transport and dispersal in the coastal ocean and consequences for population connectivity. *Oceanography*. 20(3), 22-39.
- Pineda, J., F. Porri, V. Starczak and J.Blythe. 2010. Causes of decoupling between larval supply and settlement and consequences for understanding recruitment and population connectivity. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 392(1), 9-21.
- Pittman, S.C., A. McAlpine and K. Pittman. 2004. Linking fish and prawns to their environment: a hierarchical landscape approach. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 283:233 – 254.
- Planes, S., G.P. Jones and S.R. Thorrold. 2009. Larval dispersal connects fish populations in a network of marine protected areas. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, 106(14), 5693-5697.
- Powell, A.B., D.E. Hoss, W.F. Hettler, D.S. Peters and S. Wagner. 1989. Abundance and distribution of ichthyoplankton in Florida Bay and adjacent waters. *Bull. Mar. Sci.*, 44: 35-48.
- Reiss, C., C. Panteleev, C. Taggart, J. Sheng and B. De Young. 2000. Observations on larval fish transport and retention on the Scotian shelf in relation to geostrophic circulation. *Fish. Oceanogr.*, 9:195–213.
- Richards, W. 2005. Early stages of Atlantic fishes: an identification guide for the Western Central North Atlantic. Vol. 1. Taylor y Francis Group, CRC Press, Boca Ratón, USA. 2640 p.
- Robertson, R. 1991. The role of adult biology in the timing of spawning of tropical reef fishes. Page 754. In: Sale, P. (Ed.). *The ecology of fishes on coral reefs*. Academic Press, San Diego.
- Rodríguez, J. 1996. Abundancia y distribución de larvas de peces demersales en el área suroccidental del Caribe colombiano. Tesis Universidad Jorge Tadeo Lozano, Santa Marta, 110 p.
- Rueda-Roa, D.T. and F.E. Muller-Karger. 2013. The southern Caribbean upwelling system: sea surface temperature, wind forcing and chlorophyll concentration patterns. *Deep Sea Research Part I: Oceanogr. Res. Pap.*, 78: 102-114.
- Sánchez-Velasco, L., E. Beier, C. Ávalos-García and M.F. Lavín. 2006. Larval fish assemblages and geostrophic circulation in Bahía de La Paz and the surrounding southwestern region of the Gulf of California. *J. Plankton. Res.*, 28:1081– 1098.
- Sánchez-Velasco, L., E. Beier, V.M. Godínez, E.D. Barton, E. Santamaría-del-Ángel, S.P.A. Jiménez-Rosemberg and S.G. Marinone. 2017. Hydrographic and fish larvae distribution during the “Godzilla El Niño 2015–2016” in the northern end of the shallow oxygen minimum zone of the Eastern Tropical Pacific Ocean. *J. Geophys. Res-Oceans*, 122(3): 2156-2170.
- Solano, O. 1994. Corales, formaciones arrecifales y blanqueamiento de 1987 en bahía Portete (Guajira, Colombia). *An. Inst. Mar. Punta Betín*, 23: 149-163.
- Somarakis, S., P. Drakopoulos and V. Filippou. 2002. Distribution and abundance of larval fish in the northern Aegean Sea—eastern Mediterranean—in relation to early summer oceanographic conditions. *J. Plankton. Res.*, 24(4): 339-358.
- Sponaugle, S., J.K. Llopiz, L.N. Havel and T.L. Rankin. 2009. Spatial variation in larval growth and gut fullness in a coral reef fish. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 383: 239-249.
- Vásquez-Yeomans, L. and W.J. Richards. 1999. Variación estacional del ictioplancton de la Bahía de la Ascensión, Reserva de la Biosfera de Sian Ka'an (1990-1994). *Rev. Biol. Trop.*, 47: 201-212.
- Vergara, A. 1997. Distribución, abundancia y diversidad de larvas de peces demersales comerciales en la zona nerítica frente al departamento de La Guajira, Caribe colombiano. Tesis M.Sc., Universidad Nacional de Colombia, Santa Marta. 171 p.
- Vergara, A. and E. Arteaga. 1999. Abundancia y distribución de larvas de peces de las familias Carangidae, Clupeidae y Engraulidae en el nororiente del litoral Caribe colombiano. INPA Bol. Cient. Supl., 6: 83-95.
- Vergara, A., E. Arteaga and J. Rodríguez. 1999. Composición abundancia y distribución del ictioplancton del Caribe colombiano. INPA Bol. Cient. Supl., 6: 77-83.
- Villamizar, N., B. Blanco-Vives, H. Migaud, A. Davie, S. Carboni and F.J. Sánchez-Vázquez. 2011. Effects of light during early larval development of some aquacultured teleosts: a review. *Aquaculture*, 315(1):86-94.
- Viloria-Maestre E., M. Santos-Acevedo, S. Chávez and J.A. Romero. 2016. Pesquería artesanal del margen costero entre Los Cocos (Magdalena) y Punta Gallinas (La Guajira), Caribe colombiano. Serie de Publicaciones Generales del INVEMAR 92, Santa Marta, 60 p.
- Zhou, M., Y. Lin, S. Yang, W. Cao and L. Zheng. 2011. Composition and ecological distribution of ichthyoplankton in eastern Beibu Gulf. *Acta Oceanol. Sin.*, 30(1): 94-105.