

## Efectos de la variabilidad de la clorofila *a* y la temperatura (2002-2018) en capturas de sardina al suroriente de isla Margarita, Venezuela

### Effects of chlorophyll *a* and temperature variability (2002-2018) on sardine catches in the southeast of Margarita Island, Venezuela

Alfredo Gómez Gaspar<sup>1</sup>

0000-0002-2430-2738  
agomezgaspar@yahoo.com

Ernesto Mata<sup>1,3</sup>

0009-0008-1997-2789  
matapicos@hotmail.com

Olga Gómez<sup>2</sup>

elelea2001@yahoo.com

María Isabel Criales Hernández<sup>4</sup>

0000-0001-5608-8943  
micrialesh@unal.edu.co

1. Universidad de Oriente (Nueva Esparta), Boca del Río, Isla Margarita, Venezuela.
2. Universidad de Oriente, Núcleo Sucre, Escuela de Ciencias, Cumaná, Venezuela.
3. Centro Nacional de Pesca y Acuicultura (CENIPA), Venezuela.
4. Universidad Nacional de Colombia - Sede Bogotá - Facultad de Ciencias - Departamento de Biología, Bogotá, Colombia.

\* Autor de correspondencia / Corresponding author

Recibido / Received: 14/10/2023

Aceptado / Accepted: 23/07/2024

Citación / Citation: Gómez, A.; Mata, E.; Criales, M.I. 2025. Efectos de la variabilidad de la clorofila *a* y la temperatura (2002-2018) en capturas de sardina al suroriente de isla Margarita, Venezuela. Bol. Invest. Mar. Cost., 54(1): 9-32

#### RESUMEN

Al suroriente de isla Margarita se estudió la variación anual de la clorofila *a* (Chl *a*) y la temperatura durante 17 años (2002 a 2018), así como su relación con la pesca de sardina. Cada 15 días se obtuvieron muestras de agua a profundidades de 1 y 20 m con botella Van Dorn (2.5 L). Se hicieron 1324 análisis y registros de temperatura. Con base en la concentración anual de Chl *a*, se identificaron tres grupos de años: 2002 a 2004, con Chl *a* entre 2.60 y 3.09 mg/m<sup>3</sup>; 2005 a 2013 y 2018, con Chl *a* entre 0.59 y 2.28 mg/m<sup>3</sup>; y 2014 a 2017 con valores entre 3.13 y 3.37 mg/m<sup>3</sup>. La Chl *a* fue mayor a 20 m de profundidad y durante los períodos de surgencia, excepto en 2013 y 2018. Los valores más altos de Chl *a* coinciden con las mayores capturas de sardina, y las menores concentraciones convergen con la crisis sardinera. Entre 2002 y 2004 se registraron los menores promedios de temperatura (24.65 a 25.33 °C) y ocurrieron las máximas capturas de sardina. Desde 2005 hasta 2017, la temperatura promedio aumentó de 26.22 hasta 27.54 °C. Los valores más altos fueron en 2016 y 2017 con recuperación modesta de la pesca. Desde 2003-2004 y hasta 2018, la temperatura tuvo un incremento próximo a 2 °C. Al aumentar la temperatura a partir de 25 °C, la Chl *a* presentó una disminución significativa. La captura de sardina tiene correlación moderada con la concentración de Chl *a* y negativa con la temperatura. En este trabajo se mencionan posibles causas de crisis sardinera.

**Palabras clave:** clorofila *a*, temperatura, surgencia, sardina, mar Caribe.

#### ABSTRACT

To the southeast of Margarita Island, the annual variations in chlorophyll *a* (Chl. *a*) and temperature were studied for 17 years (2002 to 2018) as well as their relationship with sardine fishing. Every 15 days, water samples were obtained at depths of 1 and 20 m using Van Dorn bottles (2.5 L). 1324 analyses and temperature records were taken. Based on the annual concentration of Chl. *a*, three groups of years were identified: 2002 to 2004, with Chl. *a* between 2.60 and 3.09 mg/m<sup>3</sup>; 2005 to 2013 and 2018, with Chl. *a* between 0.59 and 2.28 mg/m<sup>3</sup>; and 2014 to 2017, with values between 3.13 and 3.37 mg/m<sup>3</sup>. Chl. *a* values were greater at a 20 m depth and during upwelling periods, except in 2013 and 2018. The highest values of Chl. *a* coincide with the largest sardine catches, and the lowest concentrations converge with the sardine crisis. Between 2002 and 2004, the lowest average temperatures (24.65 to 25.33 °C) were reported and the maximum sardine catches occurred. From 2005 to 2017, the average temperature increased from 26.22 to 27.54 °C, and the highest values were reported in 2016 and 2017 with a modest recovery of fishing. From 2003-2004 and until 2018, the temperature increased by nearly 2 °C. When the temperature rose from 25 °C, the Chl. *a* has a significant decrease. The sardine catch had a moderate correlation with the Chl. *a* concentration and a negative correlation with temperature. Possible causes of the sardine crisis are mentioned in this work.

**Keywords:** chlorophyll *a*, temperature, upwelling, sardine, Caribbean Sea.

## INTRODUCCIÓN

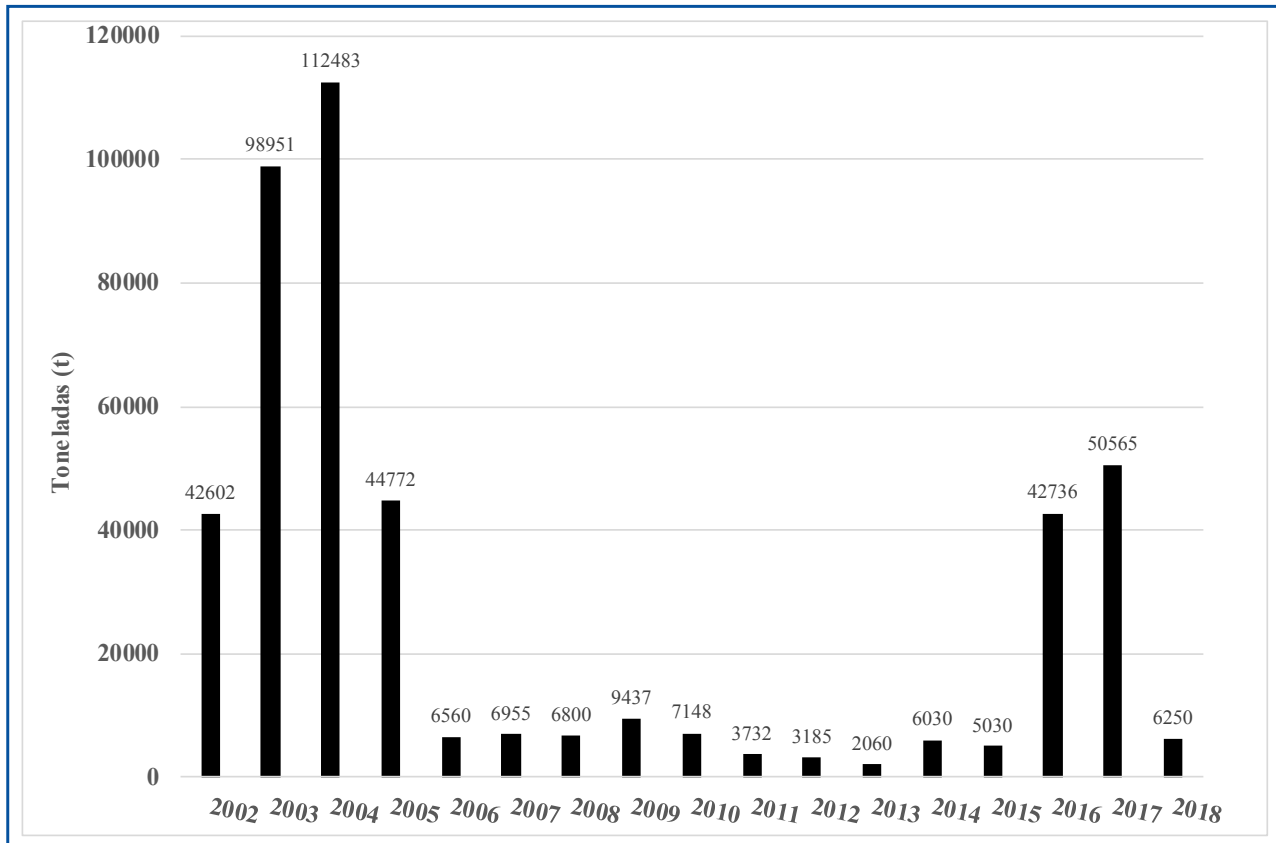
La clorofila *a* (Chl *a*) se encuentra en todos los grupos de microalgas y se sintetiza más rápido que los otros pigmentos; su concentración se utiliza como indicador de la producción primaria y también de la abundancia de la biomasa fitoplanctónica porque es el principal pigmento fotosintético e indispensable para la fotosíntesis de las especies autótrofas y su abundancia fluctúa más pronto que otros pigmentos. La Chl *a* predomina en las diatomeas, las cuales, al responder al enriquecimiento en elementos nutritivos con rápida proliferación, caracterizan los pulsos de producción que coinciden con el ascenso de aguas profundas o el aporte de otros nutrientes. Para estimar la Chl *a* existen diferentes métodos: por cromatografía, por espectrofotometría, por medición de su fluorescencia y desde 1979 con base en las imágenes satelitales del océano que miden las radiaciones electromagnéticas reflejadas o emitidas por la superficie del mar. Se reconoce que las concentraciones derivadas de imágenes sobreestiman varias veces los valores reales, especialmente en las áreas costeras influenciadas por descargas de los ríos que afectan las propiedades ópticas de las aguas, como es el caso del río Orinoco en el oriente de Venezuela; no obstante, debe tenerse en cuenta que las estimaciones *in situ* son las reales (Gómez y Acero, 2020).

En el oriente venezolano la abundancia de sardinas se relaciona con la fertilidad marina regional que generalmente se asocia con la surgencia de aguas por causa de los vientos Alisios que propician el ascenso de agua subsuperficial que contiene abundantes sales inorgánicas disueltas, las cuales favorecen el crecimiento de los productores primarios (diatomeas) que constituyen el alimento preferencial de las sardinas adultas. *Sardinella aurita* es una especie planctófaga con una dieta en la que predominan las diatomeas y contienen la misma composición del fitoplancton presente en el ambiente (Cellamare y Gómez, 2007). El presente trabajo está basado en muestras discretas (Winder y Cloern, 2010; Shi y Wang, 2022) obtenidas durante 17 años en estaciones fijas al suroriente de isla Margarita, que constituyó el caladero de sardina más importante de Venezuela, por la cuantía de las capturas de sardina entre 2002 y 2004 (Gómez, 2006), pero desde 2006 las capturas no recuperan los volúmenes obtenidos a comienzos de siglo (Figura 1).

## INTRODUCTION

Chlorophyll *a* (Chl *a*) can be found in all microalgae groups and is synthesized more rapidly than other pigments. Its concentration is used as an indicator of primary production and the abundance of phytoplankton biomass, as it is the main photosynthetic pigment and is indispensable for photosynthesis in autotrophic species, and its abundance fluctuates sooner than that of other pigments. Chl *a* predominates in diatoms, which respond to enrichment in nutritional elements with rapid proliferation and characterize production pulses coinciding with the rise of deep waters or the contribution of other nutrients. There are different methods for estimating Chl *a*: chromatography, spectrophotometry, fluorescence measurements, and, since 1979, with the use of satellite images of the ocean, which measure the electromagnetic radiation reflected or emitted by the surface of the sea. It is recognized that concentrations derived from images may overestimate real values, especially in coastal areas influenced by river discharges that affect the optical properties of the water, as is the case of the Orinoco River in eastern Venezuela. Nevertheless, it should be considered that *in situ* estimations are the true values (Gómez and Acero, 2020).

In eastern Venezuela, the abundance of sardines is related to the region's marine fertility, which is generally associated with water upwelling caused by trade winds. These winds promote the rise of subsurface water containing an abundance of dissolved inorganic salts that favor the growth of primary producers (diatoms), which constitute preferred food for adult sardines. *Sardinella aurita* is a planktivorous species, with a diet predominantly composed of diatoms and containing the same species of phytoplankton present in the environment (Cellamare and Gómez, 2007). This work is based on discrete samples (Winder and Cloern, 2010; Shi and Wang, 2022) collected over 17 years from fixed stations southeast of Margarita Island, which constituted the most important sardine fishing ground in Venezuela, given the number of sardines captured between 2002 and 2004 (Gómez, 2006). However, since 2006, the catches have not recovered the volume reported at the beginning of the century (Figure 1).



**Figura 1.** Captura (ton) de sardina *Sardinella aurita* en el estado Nueva Esparta (Venezuela) durante el período 2002 a 2018 (fuente: Museo Marino de Margarita e Insopesca).

**Figure 1.** Sardine (*Sardinella aurita*) catches (tons) in the state of Nueva Esparta (Venezuela) during the 2002-2018 period (source: Museo Marino de Margarita e Insopesca).

Considerando que las sardinias capturadas se alimentan principalmente de fitoplancton, el presente trabajo tiene como objetivo determinar la variación interanual de la Chl *a* como una aproximación a la biomasa del fitoplancton (Giani *et al.*, 2012; Bernardi *et al.*, 2013; Robles Jarero y Pérez Peña, 2021; Keerthi *et al.*, 2022), teniendo como variable los cambios en la temperatura del agua como un factor que incide en su abundancia. Es posible que variaciones en la Chl *a* puedan ayudar a explicar la casi desaparición de la sardina en Margarita. Algunos pescadores, biólogos y administradores pesqueros plantean que el incremento de la temperatura, como uno de los factores del calentamiento global, podría afectar la abundancia de sardina, que no se aproxima a la costa donde se captura.

## ÁREA DE ESTUDIO

En Venezuela, la región nororiental (Figura 2) incluye los estados Sucre y Nueva Esparta, principales productores pesqueros porque capturan ~ 60 % del total nacional. Los caracteriza el afloramiento de agua subtropical que aumenta la fertilidad marina, propiciando

Considering that the captured sardines mainly feed on phytoplankton, this work aimed to determine the interannual variation of Chl *a* as an approximation to the phytoplankton biomass (Giani *et al.*, 2012; Bernardi *et al.*, 2013; Robles Jarero and Pérez Peña, 2021; Keerthi *et al.*, 2022), employing the changes in water temperature as a variable that influences its abundance. Variations in Chl *a* may help to explain the near disappearance of sardines in Margarita. Some fishermen, biologists, and fishery managers suggest that the temperature increase, one of the factors linked to global warming, could affect the abundance of sardines, which no longer approach the coast where they are captured.

## STUDY AREA

The northeastern region of Venezuela (Figure 2) includes the States of Sucre and Nueva Esparta, *i.e.*, the main fisheries producers, as they catch ~ 60 % of the national total. They are characterized by a subtropical water upwelling that increases marine fertility, promoting fisheries richness and the abundance of filter-feeding species such

riqueza pesquera y abundancia de especies filtradoras, como la sardina *S. aurita*; en la región se encuentra 90 % de los pequeños pelágicos del mar Caribe (Rueda, 2012). La surgencia alcanza área de 52 000 a 55 000 km<sup>2</sup> (Gómez, 1996; Castellanos *et al.*, 2002), tiene una producción primaria moderada que origina la más importante riqueza pesquera del Caribe (Margalef, 1965; Gómez, 1996, 2001, 2022; Freón y Mendoza, 2003). Es consecuencia de los vientos Alisios del nororiente, que causan el afloramiento, además de otros factores como la presencia de una plataforma continental amplia con archipiélagos e islas, la descarga del gran río Orinoco que aporta materia orgánica disuelta y otros factores (Gómez y Acero, 2020).

La surgencia tiene variaciones interanuales verificadas por la hidrografía, los nutrientes y clorofilas (Astor *et al.*, 2003; Gómez *et al.*, 2014), ha sido objeto de numerosas investigaciones oceanográficas (referencias en Gómez y Barceló, 2014). El estado Nueva Esparta está constituido por las islas de Margarita, Coche y Cubagua que se localizan aproximadamente en el centro del área fértil y tienen importancia pesquera nacional. Existen 77 comunidades pesqueras, más de 7 000 embarcaciones todas artesanales y alrededor de 20 000 pescadores que utilizan 30 artes de pesca (Marval y Cervigón, 2009). La sardina *S. aurita* es fundamental en la estructura trófica regional, explica la cuantía de depredadores y su relevancia en la pesca nacional (Cervigón *et al.*, 2022). El suroriente de isla Margarita constituyó el caladero sardinero más importante del país y fue estudiado intensamente entre 2002 y 2005 (Gómez, 2006), pero en dos estaciones fijas continuaron los muestreos hasta 2018, estudiando la calidad del agua y el zooplancton, así como el seguimiento de la captura estatal de sardina.

## MATERIALES Y MÉTODOS

Al suroriente de isla Margarita, entre julio/2002 y diciembre/2018, utilizando embarcación pesquera artesanal de madera (eslora nueve metros), entre las 18 y 22 horas se visitaron dos estaciones (Figura 2) denominadas Guacuco (11° 05' 32" N - 63° 45' 50" W) y Farallón (10° 58' 02" N - 63° 47' 31" W) localizadas a 11 y 3 km de la costa; en ambas la profundidad alcanza 30 m. Los muestreos fueron nocturnos, en el lapso 2002-2011 se hicieron entre 8 y 10 pm, en período 2012-2018 entre 6 y 8 pm. Cada 15 días se colectaron muestras de agua (mensuales en 2006 y 2018) en profundidad de 1 y 20 m con botella Van Dorn (2.5 L) e introducidas en botellas

as *S. aurita*. 90 % of the Caribbean Sea's small pelagics can be found in this region (Rueda, 2012). The upwelling reaches an area between 52 000 and 55 000 km<sup>2</sup> (Gómez, 1996; Castellanos *et al.*, 2002), and it has a moderate primary production that gives rise to the most important fisheries richness in the Caribbean (Margalef, 1965; Gómez, 1996, 2001, 2022; Freón and Mendoza, 2003). It is a consequence of the northeastern trade winds, as well as of other factors including, among others, the presence of a large continental shelf with archipelagos and islands and the great Orinoco River's discharge, which introduces dissolved organic matter (Gómez and Acero, 2020).

The upwelling exhibits interannual variations evidenced by hydrography, nutrients, and chlorophylls (Astor *et al.*, 2003; Gómez *et al.*, 2014), and it has been the subject of numerous oceanographic studies (references in Gómez and Barceló, 2014). The state of Nueva Esparta comprises the Margarita, Coche, and Cubagua Islands, which are located approximately in the center of the fertile area and have national fisheries importance. There are 77 fishing communities, more than 7000 vessels (all of them artisanal), and around 20 000 fishermen who use 30 fishing gears (Marval and Cervigón, 2009). *S. aurita* is fundamental to the regional trophic structure, which explains the number of predators and their relevance in national fishing (Cervigón *et al.*, 2022). The southeast of Margarita Island constituted the most important fishing ground in the country, and it was intensely studied between 2002 and 2005 (Gómez, 2006). Nevertheless, sampling continued until 2018 in two fixed stations, which examined water and zooplankton quality and monitored the state's sardine catches.

## MATERIALS AND METHODS

In the southeast of Margarita Island, using an artisanal wooden fishing boat (9 m in length), two stations were visited (Figure 2) from 18:00 to 22:00 hours between July 2002 and December 2018. These stations were called *Guacuco* (11° 05' 32" N - 63° 45' 50" W) and *Farallón* (10° 58' 02" N - 63° 47' 31" W) and were located at 11 and 3 km from the coast, both with depths reaching 30 m. The sampling was conducted during nighttime; between 2002 and 2011, it took place between 8:00 and 10:00 PM, and, during the 2012-2018 period, it was carried out from 6:00 to 8:00 PM. Every 15 days, water samples were collected (this was done on a monthly basis in 2006 and 2018) at depths of 1 and 20 m with Van Dorn bottles (2.5 L). These samples were introduced in 500

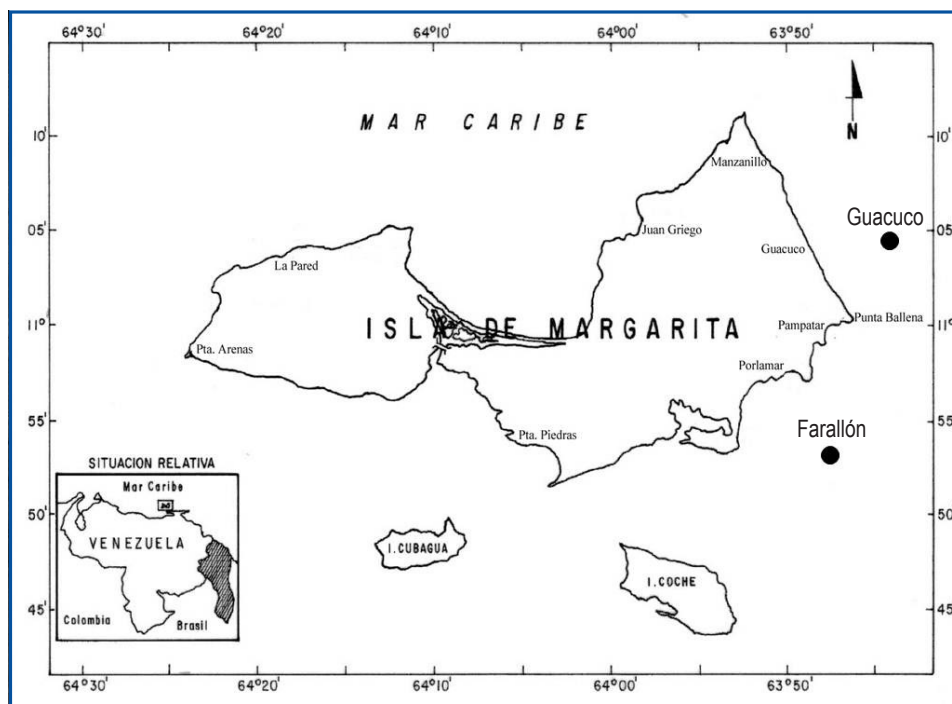


de 500 mL para determinar la temperatura con termómetro digital manual (precisión 0.1 °C) y en laboratorio la concentración de Chl a por el método espectrofotométrico de Strickland y Parsons (1972); las lecturas se hicieron con espectrofotómetro Shimadzu (Mod.120-02). Se calcularon promedios anuales y en períodos, considerando la surgencia entre enero y mayo (Okuda 1975, 1978; Gómez, 1983; Gómez y Chanut, 1993, Gómez *et al.*, 2008; Rueda-Roa y Müller-Karger, 2013) y relajación entre junio y diciembre (Astor *et al.*, 2003; Müller-Karger *et al.*, 2004). En la **Tabla 1** se observa el número de muestras estudiadas cada año y período; se hicieron 1324 análisis de Chl a y lecturas de temperatura.

Para evaluar la normalidad de la distribución de los datos, se aplicó la prueba de Shapiro-Wilk, al identificar distribuciones no normales se procedió con métodos estadísticos no paramétricos. Se buscó la relación entre la temperatura (T) y la clorofila (Chl a) mediante coeficiente de correlación de Spearman. Para observar las diferencias estadísticas en las medianas de temperatura y Chl a entre grupos, se utilizó la prueba de Kruskal-Wallis y se realizó un análisis *post hoc* mediante el test de Dunn para determinar las diferencias. También se comparó la variabilidad anual en la clorofila (Chl a) para evaluar patrones temporales de los datos. Todos los análisis se realizaron en Excel y R (Version 4.3) por RStudio (R Core Team, 2020).

mL bottles to determine their temperature with a digital manual thermometer (0.1 °C accuracy), and the Chl a concentration was measured in the lab through the spectrophotometric method (Strickland and Parsons, 1972). The readings were performed using a Shimadzu spectrophotometer (Mod.120-02). Annual and periodic averages were calculated, considering the upwelling between January and May (Okuda 1975, 1978; Gómez, 1983; Gómez and Chanut, 1993, Gómez *et al.*, 2008; Rueda-Roa and Müller-Karger, 2013) and the relaxation between June and December (Astor *et al.*, 2003; Müller-Karger *et al.*, 2004). **Table 1** shows the number of studied samples for each year and period; 1324 Chl a analyses were conducted.

To evaluate the normality of the data, the Shapiro-Wilk test was applied. Upon identifying non-normal distributions, non-parametric statistical methods were implemented. The relationship between temperature (T) and chlorophyll (Chl a) was determined via Spearman's correlation coefficient. To observe the statistical differences in the median T and Chl a values between groups, the Kruskal-Wallis test was employed, and a *post hoc* analysis was conducted via the Dunn test, in order to determine the differences. Moreover, the annual variability of Chl a was compared to evaluate temporal patterns in the data. All analyses were conducted in Excel and R (version 4.3) by RStudio (R Core Team, 2020).



**Figura 2.** Localización del estudio en el suroriente del mar Caribe y estaciones de muestreo (●) al suroriente de isla Margarita, Venezuela.

**Figure 2.** Location of the study area in the southeast of the Caribbean Sea and sampling stations (●) southeast of Margarita Island, Venezuela.

**Tabla 1.** Número total de muestras analizadas para determinar Chl *a* (mg/m<sup>3</sup>) y la temperatura (°C) en lapso 2002 a 2018 y periodos de surgencia y relajación, al suroriente de isla Margarita, Venezuela.

Año / Year	Total muestras / Total samples	Surgencia / Upwelling	Relajación / Relaxation
2002	40		40
2003	100	44	56
2004	88	36	52
2005	68	32	36
2006	48	20	28
2007	88	36	52
2008	96	40	56
2009	92	36	56
2010	92	36	56
2011	84	40	44
2012	96	40	56
2013	96	40	56
2014	88	36	52
2015	96	40	56
2016	56	28	28
2017	48	20	28
2018	48	20	28
<b>Total</b>	<b>1324</b>	<b>544</b>	<b>780</b>

**Table 1.** Total number of samples analyzed to determine Chl *a* (mg/m<sup>3</sup>) and temperature (°C) between 2002 and 2018 and their upwelling and relaxation periods southeast of Margarita Island, Venezuela.

## RESULTADOS Y DISCUSIÓN

**1. Variación de la concentración de Chl *a* (mg/m<sup>3</sup>).** La **Tabla 2** muestra el promedio anual de la Chl *a*, el error estándar y valores mínimos y máximos de cada año, así como la concentración en la superficie (1 m) y 20 m de profundidad durante periodos de surgencia y relajación. El análisis estadístico de las concentraciones de Chl *a* no indicó diferencias significativas entre estaciones (Kruskal-Wallis  $p > 0.71$ ), pero sí entre los años de estudio (Kruskal-Wallis  $p < 4.87 \times 10^{-65}$ ), las profundidades (Kruskal-Wallis  $p < 6.36 \times 10^{-7}$ ) y periodos de surgencia y relajación (Kruskal-Wallis  $p < 1.06 \times 10^{-9}$ ).

En los primeros años del estudio, en la columna de agua (20 m) el promedio anual varió entre 2.60 mg/m<sup>3</sup> en 2002 y 3.09 mg/m<sup>3</sup> en 2003. En 2005 disminuyó notablemente a 1.20 mg/m<sup>3</sup> y hasta 2013 se determinaron las menores concentraciones con rango entre 0.59 y 2.28 mg/m<sup>3</sup> en 2009 y 2013 respectivamente. En 2014 la concentración anual aumentó a 3.13 mg/m<sup>3</sup> y en 2015, 2016 y 2017 se determinaron los mayores promedios anuales en los 17 años de estudio, fueron 3.36, 3.24 y 3.77 mg/m<sup>3</sup>, pero en 2018 disminuyó a 2.14 mg/m<sup>3</sup> (**Figura 3**). Se observaron diferencias significativas de

## RESULTS AND DISCUSSION

**1. Variations in the concentration of Chl *a* (mg/m<sup>3</sup>).** **Table 2** shows the annual average of Chl *a*, the standard error, and the minimum and maximum values for each year, as well as the concentration at the surface (1 m) and at a depth of 20 m during the upwelling and relaxation periods. A statistical analysis of Chl *a* concentrations indicated no significant differences between stations (Kruskal-Wallis,  $p > 0.71$ ). This was not the case between the years of study (Kruskal-Wallis  $p < 4.87 \times 10^{-65}$ ), depths (Kruskal-Wallis  $p < 6.36 \times 10^{-7}$ ), and upwelling and relaxation periods (Kruskal-Wallis,  $p < 1.06 \times 10^{-9}$ ).

During the first years of study, the annual average oscillated between 2.60 mg/m<sup>3</sup> (2002) and 3.09 mg/m<sup>3</sup> (2003) in the water column (20 m). In 2005, it decreased notably to 1.20 mg/m<sup>3</sup>, and, until 2013, the lowest concentrations were observed, ranging between 0.59 and 2.28 mg/m<sup>3</sup> in 2009 and 2013, respectively. In 2014, the annual concentration increased to 3.13 mg/m<sup>3</sup>, and, in 2015, 2016, and 2017, the highest annual averages in the 17 years of study were reported, *i.e.*, 3.36, 3.24, and 3.77 mg/m<sup>3</sup>. However, this value decreased to 2.14 mg/m<sup>3</sup> in 2018 (**Figure 3**). Significant

la Chl *a* entre los años (Kruskal-Wallis  $p < 4.87 \times 10^{-65}$ ), señalando que las mayores diferencias las presentaron 2002-2004, 2009 y 2014-2017 (test de Dunn  $1.3 \times 10^{-13} - 8.9 \times 10^{-8}$ ).

**Tabla 2.** Variación anual promedio de la concentración de clorofila *a* ( $\text{mg}/\text{m}^3$ ). En la columna de agua, a profundidades de 1 y 20 m y períodos de surgencia (enero-mayo) y relajación (junio-diciembre), al suroriente de isla Margarita (período 2002-2018); n: muestras, es: error estándar.

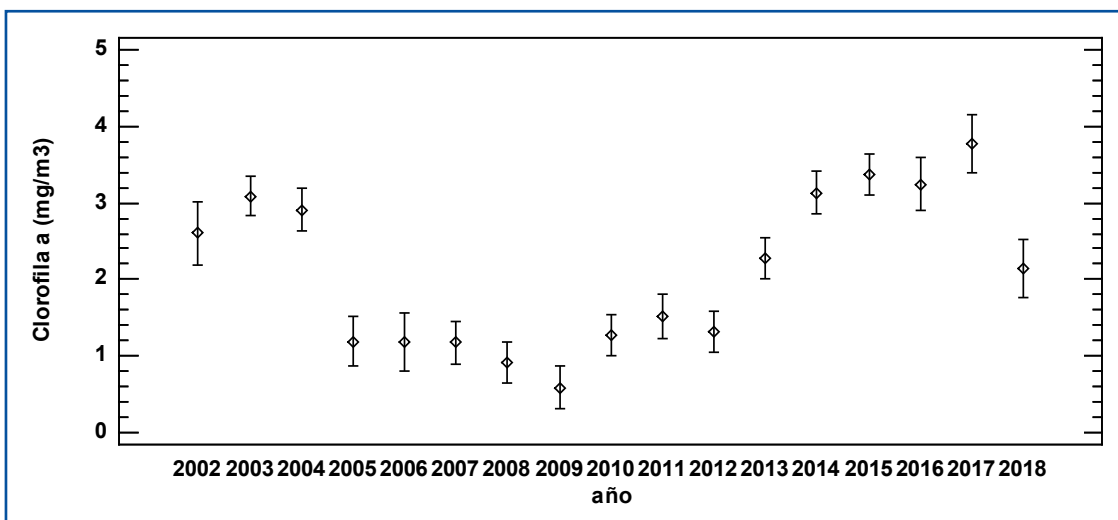
Clorofila <i>a</i> ( $\text{mg}/\text{m}^3$ ) Variación anual / Chlorophyll <i>a</i> ( $\text{mg}/\text{m}^3$ ), annual variation					1 m		20 m		Surgencia / Upwelling	Relajación / Relaxation	
Año / Year	n	Media $\pm$ es / Mean $\pm$ es	Min	Máy	n	Media $\pm$ es / Mean $\pm$ es	Media $\pm$ es / Mean $\pm$ es	n	Media $\pm$ es / Mean $\pm$ es	n	Media $\pm$ es / Mean $\pm$ es
2002	40	2.60 $\pm$ 0.30	2.02	3.19	20	2.74 $\pm$ 0.42	2.47 $\pm$ 0.42			40	2.60 $\pm$ 0.25
2003	100	3.09 $\pm$ 0.19	2.72	3.46	50	3.22 $\pm$ 0.27	2.95 $\pm$ 0.27	44	3.60 $\pm$ 0.31	56	2.68 $\pm$ 0.21
2004	88	2.91 $\pm$ 0.20	2.51	3.30	44	2.89 $\pm$ 0.28	2.92 $\pm$ 0.28	36	3.92 $\pm$ 0.35	55	2.20 $\pm$ 0.22
2005	68	1.20 $\pm$ 0.23	0.75	1.64	34	1.07 $\pm$ 0.32	1.32 $\pm$ 0.32	32	1.52 $\pm$ 0.37	36	0.91 $\pm$ 0.26
2006	48	1.18 $\pm$ 0.18	0.64	1.71	24	0.91 $\pm$ 0.36	1.44 $\pm$ 0.39	20	1.54 $\pm$ 0.46	28	0.92 $\pm$ 0.30
2007	88	1.18 $\pm$ 0.20	0.79	1.57	44	0.92 $\pm$ 0.28	1.45 $\pm$ 0.28	36	1.53 $\pm$ 0.35	52	0.92 $\pm$ 0.22
2008	96	0.91 $\pm$ 0.19	0.54	1.19	48	0.86 $\pm$ 0.27	0.96 $\pm$ 0.27	40	1.62 $\pm$ 0.33	56	0.51 $\pm$ 0.21
2009	92	0.59 $\pm$ 0.20	0.20	0.98	46	0.48 $\pm$ 0.28	0.70 $\pm$ 0.28	36	0.68 $\pm$ 0.35	56	0.53 $\pm$ 0.21
2010	92	1.28 $\pm$ 0.20	0.89	1.67	46	1.02 $\pm$ 0.28	1.54 $\pm$ 0.28	36	2.40 $\pm$ 0.35	56	0.56 $\pm$ 0.21
2011	84	1.51 $\pm$ 0.21	1.11	1.92	42	1.17 $\pm$ 0.29	1.85 $\pm$ 0.29	40	1.82 $\pm$ 0.33	44	1.23 $\pm$ 0.24
2012	96	1.32 $\pm$ 0.19	0.94	1.70	48	0.85 $\pm$ 0.27	1.79 $\pm$ 0.27	40	1.44 $\pm$ 0.33	56	1.23 $\pm$ 0.21
2013	96	2.28 $\pm$ 0.19	1.90	2.65	48	1.80 $\pm$ 0.27	2.75 $\pm$ 0.27	40	1.82 $\pm$ 0.33	56	2.60 $\pm$ 0.21
2014	88	3.13 $\pm$ 0.20	2.74	3.53	44	2.72 $\pm$ 0.28	3.55 $\pm$ 0.28	36	4.14 $\pm$ 0.35	52	2.44 $\pm$ 0.22
2015	96	2.44 $\pm$ 0.22	2.99	3.74	48	2.94 $\pm$ 0.27	3.79 $\pm$ 0.27	40	3.88 $\pm$ 0.33	56	2.99 $\pm$ 0.21
2016	56	3.24 $\pm$ 0.25	2.75	3.76	28	2.97 $\pm$ 0.36	3.51 $\pm$ 0.36	28	4.78 $\pm$ 0.39	28	1.70 $\pm$ 0.30
2017	48	3.77 $\pm$ 0.27	3.23	4.30	24	3.51 $\pm$ 0.39	4.02 $\pm$ 0.39	20	5.55 $\pm$ 0.46	28	2.49 $\pm$ 0.30
2018	48	2.14 $\pm$ 0.27	1.60	2.67	24	1.94 $\pm$ 0.39	2.33 $\pm$ 0.39	20	1.50 $\pm$ 0.46	28	2.60 $\pm$ 0.30
<b>Total 1324</b>											

En la columna de agua los promedios anuales más altos de Chl *a* se encontraron en 2003, 2004, 2014 a 2017, año del mayor valor (**Figura 3**). Los menores promedios de Chl *a* fueron desde 2005 hasta 2013, el menor valor en 2009; estos años fueron de fuerte crisis sardinera en Margarita (Gómez, 2016, 2018b, 2019; Gómez *et al.*, 2016). La disminución de Chl *a* (~ biomasa de fitoplancton) quizás fue un importante factor para la crisis, porque las sardinas adultas son filtradoras, en especial de diatomeas (Cellemare y Gómez, 2007; Gómez, 2015; Gómez y Pérez, 2021). A partir de 2014 aumenta la concentración de Chl *a* y alcanza máximos de 3.27 y 3.89  $\text{mg}/\text{m}^3$  en 2016 y 2017 que coinciden con la relativa recuperación de la pesca; en 2018 disminuye la biomasa de fitoplancton (2.14  $\text{mg}/\text{m}^3$ ) y también la pesca (**Figura 1**).

differences in Chl *a* were observed between years (Kruskal-Wallis,  $p < 4.87 \times 10^{-65}$ ), with the greatest differences reported in 2002-2004, 2009, and 2014-2017 (Dunn test,  $1.3 \times 10^{-13} - 8.9 \times 10^{-8}$ ).

**Table 2.** Average annual variation in the chlorophyll *a* concentration ( $\text{mg}/\text{m}^3$ ) of the water column at depths of 1 and 20 m, as well as during the upwelling (January-May) and relaxation (June-December) periods, southeast of Margarita Island (2002-2018 period). n: samples; es: standard error.

In the water column, the highest annual averages of Chl *a* were observed in 2003, 2004, and 2014 through 2017, with the latter corresponding to the highest value (**Figure 3**). The lowest averages were observed from 2005 to 2013, with the lowest value in 2009. These years represented a strong sardine crisis in Margarita (Gómez, 2016, 2018b, 2019; Gómez *et al.*, 2016). The decrease in Chl *a* (~ phytoplankton biomass) may have been a significant factor in the crisis, as adult sardines are filter feeders, particularly of diatoms (Cellemare and Gómez, 2007; Gómez, 2015; Gómez and Pérez, 2021). Starting in 2014, the concentration of Chl *a* increased and reached maximum values of 3.27 and 3.89  $\text{mg}/\text{m}^3$  in 2016 and 2017, which coincided with the relative recovery of fishing. In 2018, the phytoplankton biomass decreased (2.14  $\text{mg}/\text{m}^3$ ) along with fishing (**Figure 1**).

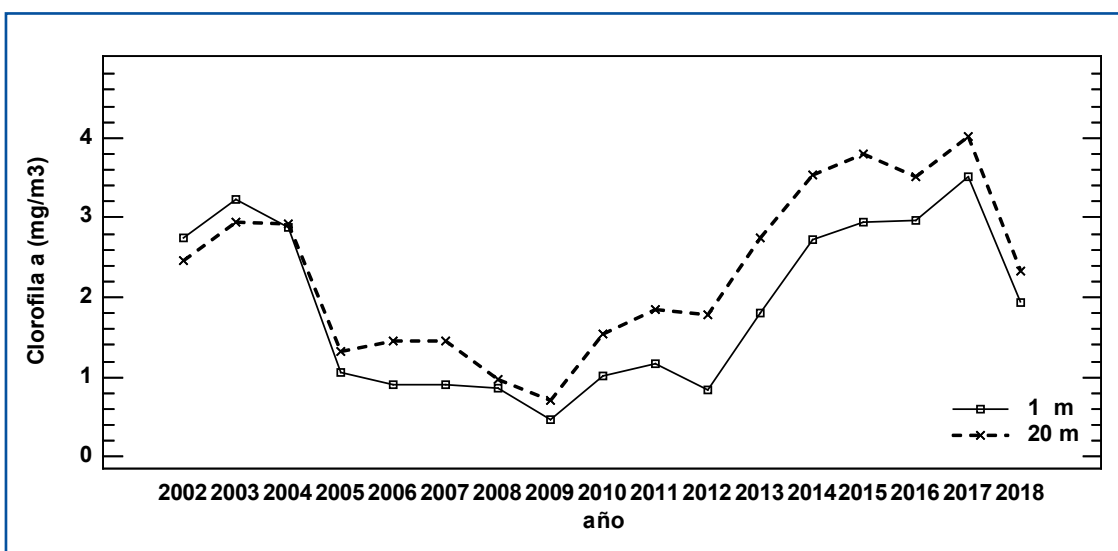


**Figura 3.** Variación anual promedio de Chl a (mg/m<sup>3</sup>) en columna de agua (20 m) al suroriente de isla Margarita, Venezuela (2002-2018).

**Figure 3.** Average annual variation in Chl a (mg/m<sup>3</sup>) in the water column (20 m) southwest of Margarita Island, Venezuela (2002-2018).

En la superficie (1 m) la Chl a varió entre 0 y 8.28 mg/m<sup>3</sup> (marzo 2003), el promedio total fue 1.88 mg/m<sup>3</sup>; a 20 m varió entre 0 y 13.85 mg/m<sup>3</sup> (febrero 2016) y promedio total 2.32 mg/m<sup>3</sup>, en ambas profundidades la concentración de Chl a tiene diferencia significativa ( $p < 6.36 \times 10^{-7}$ ) siendo mayor la de 20 m. Entre 2002 y 2004 la Chl a superficial fue más alta (2.74 a 3.22 mg/m<sup>3</sup>) que a 20 m de profundidad, a partir de 2005 hasta 2018 la concentración fue mayor a 20 m (Figura 4). Las concentraciones más altas se determinaron entre 2015 y 2017 (3.79 a 4.02 mg/m<sup>3</sup>) cuando ocurrió aumento de la pesca de sardina; situación interesante porque quizás los cardúmenes estaban en mayor profundidad, donde la biomasa del fitoplancton era más elevada.

In the surface (1 m), Chl a varied between 0 and 8.28 mg/m<sup>3</sup> (March 2003). The total average was 1.88 mg/m<sup>3</sup>. At 20 m deep, it varied between 0 and 13.85 mg/m<sup>3</sup> (February 2016), for a total average of 2.32 mg/m<sup>3</sup>. At both depths, the concentration of Chl a showed significant differences ( $p < 6.36 \times 10^{-7}$ ), with the values at 20 m being higher. Between 2002 and 2004, the surface Chl a was higher (2.74-3.22 mg/m<sup>3</sup>) than that at 20 m deep. From 2005 to 2018, the concentration was higher at 20 m (Figure 4), the highest concentrations were observed between 2015 and 2017 (3.79-4.02 mg/m<sup>3</sup>), when sardine fishing increased. This is interesting because the shoals of sardine might have been deeper, where the phytoplankton biomass was larger.



**Figura 4.** Variación anual promedio de Chl a (mg/m<sup>3</sup>) en 1 y 20 m de profundidad al suroriente de isla Margarita, Venezuela (2002-2018).

**Figure 4.** Average annual variation in Chl a (mg/m<sup>3</sup>) at 1 and 20 m deep southwest of Margarita Island, Venezuela (2002-2018).

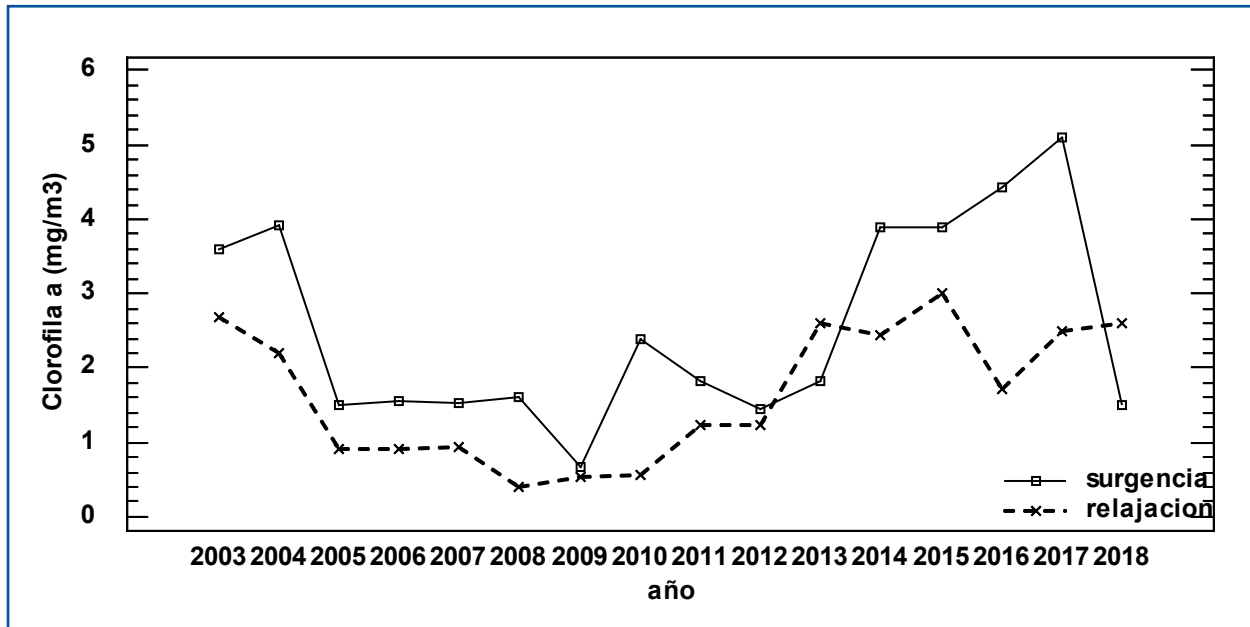


En Margarita, las sardinias capturadas comercialmente son filtradoras y en los contenidos gástricos predominan las diatomeas (Cellemare y Gómez, 2007), siendo posible que las sardinias se mantengan en profundidad donde está presente su alimento caracterizado por la Chl *a*. En otras áreas sardineras cercanas la Chl *a* alcanza hasta 11.1 mg/m<sup>3</sup> en proximidad del fondo (20 m) de isla de Coche (Gómez *et al.*, 2008). Durante 2003-2004 los máximos valores de Chl *a* (14.35 mg/m<sup>3</sup>) se encontraron a 10-12 m de profundidad (Gómez *et al.*, 2014); en esos años los promedios anuales son comparables a los valores puntuales previamente citados entre isla Margarita y península de Araya (Ballester, 1965; Margalef, 1965). Los promedios anuales de Chl *a* mencionados para las áreas costeras del nororiente de Venezuela son muy elevados, en comparación con los encontrados en áreas relativamente cercanas, donde no se captura sardina; por ejemplo, en la cuenca Tuy-Cariaco, el archipiélago Los Roques e isla La Tortuga, el promedio anual varía entre 0.64 y 0.69 mg/m<sup>3</sup> (Ferraz, 1983; González, 1989; Rodríguez Centeno *et al.*, 2010). También se indica que en la región el máximo de Chl *a* en superficie es 8 mg/m<sup>3</sup> (Varela *et al.*, 2003); además para el estado Sucre citan valores puntuales extremadamente altos, hasta 43.48 mg/m<sup>3</sup> (González *et al.*, 2006; Rivas Rojas *et al.*, 2007).

Durante las surgencias fue mayor la concentración de Chl *a* que en los períodos de relajación (Figura 5), se calcularon promedios totales de 2.63 y 1.71 mg/m<sup>3</sup>, respectivamente. En surgencias de 2003 y 2004 se determinaron valores de 3.60 y 3.92 mg/m<sup>3</sup>, pero disminuyeron (~ 60 %) desde 2005 hasta 2013 con rango entre 0.68 y 2.40 mg/m<sup>3</sup>; en surgencias de 2014 a 2017 se verificó aumento notable (entre 3.88 y 5.55 mg/m<sup>3</sup>), pero en 2018 disminuyó a 1.50 mg/m<sup>3</sup>. Durante períodos de relajación de 2002 a 2004 la concentración de Chl *a* fue mayor (rango 2.20 a 2.68 mg/m<sup>3</sup>) que entre 2005 y 2012 (rango 0.41 a 1.23 mg/m<sup>3</sup>); desde 2013 hasta 2018 ocurrió notable aumento en la biomasa del fitoplancton (rango 2.60 a 2.99 mg/m<sup>3</sup>), con excepción de 2016 cuando fue 1.70 mg/m<sup>3</sup>. Se encontraron diferencias significativas en la concentración de Chl *a* entre períodos de surgencia y de relajación (Kruskal-Wallis  $p < 1.06 \times 10^{-9}$ ) las mayores diferencias se presentaron en 2009 y 2018 cuando en surgencia se encontraron los más bajos valores de Chl *a*, 0.68 y 1.50 mg/m<sup>3</sup> respectivamente. Entre 2005 y 2013 la concentración de Chl *a* fue notoriamente menor en comparación con 2003 y 2004 cuando ocurrieron las mayores capturas de sardina (Figura 1); entre 2016 y 2017 aumentó la Chl *a* (3.24 y 3.77 mg/m<sup>3</sup>) y también hubo un relativo aumento de la pesca.

In Margarita, the commercially captured sardinias are filter feeders, with a predominance of diatoms in their gastric contents (Cellemare and Gómez, 2007). It is possible that they remain at depths where their food is present, which is characterized by Chl *a*. In other nearby sardine fishing areas, Chl *a* reaches values of 11.1 mg/m<sup>3</sup> near the bottom (20 m) of Coche Island (Gómez *et al.*, 2008). During the 2003-2004 period, the maximum Chl *a* values (14.35 mg/m<sup>3</sup>) were found at 10-12 m deep (Gómez *et al.*, 2014). The annual averages of those years are comparable to the specific values reported between Margarita Island and the Araya Peninsula (Ballester, 1965; Margalef, 1965). The annual Chl *a* averages reported for the coastal areas of northeastern Venezuela are very high in comparison with those found in relatively nearby areas, where no sardinias are captured. For example, in the Tuy-Cariaco Basin, Los Roques Archipelago, and La Tortuga Island, the annual average varies between 0.64 and 0.69 mg/m<sup>3</sup> (Ferraz, 1983; González, 1989; Rodríguez Centeno *et al.*, 2010). Furthermore, the maximum surface Chl *a* value has been shown to be 8 mg/m<sup>3</sup> (Varela *et al.*, 2003), and, for the state of Sucre, extremely high values have been reported, *i.e.*, up to 43.48 mg/m<sup>3</sup> (González *et al.*, 2006; Rivas Rojas *et al.*, 2007).

During the upwellings, the concentration of Chl *a* was higher than that of the relaxation periods (Figure 5); total averages of 2.63 and 1.71 mg/m<sup>3</sup> were calculated, respectively. In the upwellings of 2003 and 2004, values of 3.60 and 3.92 mg/m<sup>3</sup> were observed, which decreased (~ 60 %) between 2005 and 2013, ranging from 0.68 to 2.40 mg/m<sup>3</sup>. In the upwellings from 2014 to 2017, a notable increase was reported (3.88-5.55 mg/m<sup>3</sup>), but, in 2018, the value decreased to 1.50 mg/m<sup>3</sup>. During the periods of relaxation between 2002 and 2004, the concentration of Chl *a* was higher (2.20-2.68 mg/m<sup>3</sup>) than that between 2005 and 2012 (0.41-1.23 mg/m<sup>3</sup>). From 2013 to 2018, a notable increase in phytoplankton biomass took place (2.60-2.99 mg/m<sup>3</sup>), except for 2016 (1.70 mg/m<sup>3</sup>). Significant differences were found in the concentration values between the upwelling and relaxation periods (Kruskal-Wallis,  $p < 1.06 \times 10^{-9}$ ). The greatest differences were observed in 2009 and 2018: during the upwellings, the lowest Chl *a* values were found (0.68 and 1.50 mg/m<sup>3</sup>, respectively). Between 2005 and 2013, the Chl *a* concentration was notably lower in comparison with those of 2003 and 2004, when the largest sardine catches took place (Figure 1). Between 2016 and 2017, the Chl *a* increased (3.24 and 3.77 mg/m<sup>3</sup>), and there was a relative increase in fishing.



**Figura 5.** Variación anual promedio de la Chl a ( $\text{mg}/\text{m}^3$ ) (~ biomasa de fitoplancton) en periodos de surgencia y relajación al suroriente de isla Margarita, Venezuela (2002-2018).

**Figure 5.** Average annual variation in Chl a ( $\text{mg}/\text{m}^3$ ; ~ phytoplankton biomass) during upwelling and relaxation periods southeast of Margarita Island, Venezuela (2002-2018).

En áreas próximas (estado Sucre) durante períodos de surgencia mencionan valores de Chl a con amplia variación, entre 1 y  $10 \text{ mg}/\text{m}^3$  a 20-30 m de profundidad del golfo de Cariaco (Ferraz, 1989); en ensenada Turpialito  $> 4.5 \text{ mg}/\text{m}^3$  (Marín *et al.*, 2004). En el Caribe colombiano en proximidad de Santa Marta durante la surgencia la biomasa del fitoplancton alcanzó  $1.6 \text{ mg}/\text{m}^3$  (García Hoyos *et al.*, 2010) y en el parque Tayrona varió entre 9.3 y  $13.5 \text{ mg}/\text{m}^3$  (Franco Herrera *et al.*, 2006). En el mar Caribe la cantidad del fitoplancton es baja cuando la concentración de Chl a es  $0.2 \text{ mg}/\text{m}^3$  (Margalef, 1961); con base en fotografías satelitales citan que en aguas oceánicas el fitoplancton tiene  $< 0.25 \text{ mg pigmentos}/\text{m}^3$ , el Caribe sur tiene mayor concentración promedio  $0.63 \text{ mg}/\text{m}^3$  (Müller-Karger y Varela, 1988). Las últimas cifras son muy bajas, comparadas con las obtenidas *in situ* en áreas del nororiente de Venezuela, donde se captura comercialmente la sardina y ocurre la surgencia que fertiliza las aguas. Numerosos estudios también citan concentración (promedio anual) de Chl a:  $1.59$  a  $3.79 \text{ mg}/\text{m}^3$  en suroriente y sur de Margarita (Gómez *et al.*, 2008, 2016), entre  $1.55$  y  $5.88 \text{ mg}/\text{m}^3$  al norte de Margarita (Cabrera, 1987), hasta  $2.27 \text{ mg}/\text{m}^3$  al noroccidente (Cervigón y Gómez, 2018), de  $0.95$  a  $1.85 \text{ mg}/\text{m}^3$  (Gómez y Chanut, 1993);  $2.4 \text{ mg}/\text{m}^3$  (Morris *et al.*, 1981) y  $4.5 \text{ mg}/\text{m}^3$  (Pineda y Aguado, 1980). En el golfo y la fosa de Cariaco citan  $3.8$  y  $3.7 \text{ mg}/\text{m}^3$  (Mandelli y Ferraz, 1982), de  $0.08$  a  $9.61 \text{ mg}/\text{m}^3$  (Ferraz, 1987, 1989) y de  $1.64$  a  $0.74 \text{ mg}/\text{m}^3$  (Moigis, 1986).

In nearby areas (State of Sucre), Chl a values with wide variation during upwelling periods have been mentioned, *i.e.*, between 1 and  $10 \text{ mg}/\text{m}^3$  at 20-30 m deep in the Gulf of Cariaco (Ferraz, 1959). In Turpialito Cove, the concentration was over  $4.5 \text{ mg}/\text{m}^3$  (Marín *et al.*, 2004). In the Colombian Caribbean near Santa Marta, the phytoplankton biomass reached  $1.6 \text{ mg}/\text{m}^3$  during upwelling (García Hoyos *et al.*, 2010), and it varied between 9.3 and  $13.5 \text{ mg}/\text{m}^3$  in Tayrona Park (Franco Herrera *et al.*, 2006). In the Caribbean Sea, the amount of phytoplankton is low when the Chl a concentration is  $0.2 \text{ mg}/\text{m}^3$  (Margalef, 1961). Based on satellite images, it has been reported that phytoplankton has  $< 0.25 \text{ mg pigmentos}/\text{m}^3$  in oceanic waters. The southern Caribbean exhibits a higher average concentration:  $0.63 \text{ mg}/\text{m}^3$  (Müller-Karger and Varela, 1988). These values are very low in comparison with those obtained *in situ* in areas of northeastern Venezuela, where sardine is commercially captured and upwellings that fertilize the water take place. Numerous studies have also reported (average annual) Chl a concentrations ranging from  $1.59$  to  $3.79 \text{ mg}/\text{m}^3$  in the southeast and south of Margarita (Gómez *et al.*, 2008, 2016), from  $1.55$  to  $5.88 \text{ mg}/\text{m}^3$  north of Margarita (Cabrera, 1987), up to  $2.27 \text{ mg}/\text{m}^3$  in the northwest (Cervigón and Gómez, 2018), from  $0.95$  to  $1.85 \text{ mg}/\text{m}^3$  (Gómez and Chanut, 1993),  $2.4 \text{ mg}/\text{m}^3$  (Morris *et al.*, 1981), and  $4.5 \text{ mg}/\text{m}^3$  (Pineda and Aguado, 1980). In the Gulf and Trench of Cariaco,  $3.8$  and  $3.7 \text{ mg}/\text{m}^3$  have been reported (Mandelli and Ferraz, 1982), as well as values ranging from  $0.08$

Al occidente de Margarita (Estación Cariaco) desde 1996 hasta 2013 en la columna de agua integrada (100 m) la Chl *a* disminuyó 1.3 mg/m<sup>2</sup>/año con descenso en la abundancia del fitoplancton, que superó las 200 cel/mL en 1996-1997 y decreció a 50 cel/mL en 2005 (Astor *et al.*, 2017). También citan reducción del microfitoplancton (> 20 µm), el cambio en comunidades y un menor tamaño celular (Taylor *et al.*, 2012; Pinckney *et al.*, 2015). La tendencia fue la disminución de diatomeas grandes, pero aumentaron los grupos del fitoplancton con menor tamaño (nanoplancton < 20 µm) y abundancia de cocolitofóridos, criptofíceas, cianofíceas y flagelados (Pinckney *et al.*, 2015); la mayor biomasa del fitoplancton se ubicó en profundidad > 55 m pero al comienzo de la serie estaba cerca de la superficie (Astor *et al.*, 2017). En 2008 y 2009 los cambios estacionales que tuvo la fosa de Cariaco influyeron en la clorofila, que fue baja (< 0.3 µg/L) en relajación y alta (> 1.4 µg/L) en surgencia (Lorenzoni *et al.*, 2017).

Desde finales del siglo pasado, con imágenes satelitales hicieron estimados de clorofila *a*, el sur del Caribe tiene mayor concentración (promedio 0.63 mg/m<sup>3</sup>) pero gran variabilidad anual (Müller-Karger *et al.*, 1989). En el nororiente de Venezuela, durante la surgencia (enero a mayo) la concentración de pigmentos es mayor (> 0.5 mg/m<sup>3</sup>) al sur de 14 °N sobre el margen continental (Müller-Karger y Varela, 1988). Alrededor de Margarita, la concentración promedio es más alta (1.2 mg/m<sup>3</sup>) e indica intenso afloramiento al borde de la plataforma (Müller-Karger y Aparicio, 1994). Entre 1998-2009 durante las surgencias la Chl *a* tuvo promedio anual de 1.65 mg/m<sup>3</sup> (Rueda Roa, 2012; Rueda Roa y Müller-Karger, 2013). Estas cifras son muy bajas comparadas con los valores *in situ*, previamente citados en este trabajo.

En aguas afectadas por grandes ríos como el Orinoco, es difícil estimar la concentración de Chl *a* desde el espacio y sugieren desarrollar algoritmos con longitudes de onda rojas porque es mínima la influencia de la materia orgánica disuelta y coloreada (Odriozola *et al.*, 2007). En la pluma del Orinoco, las concentraciones de Chl *a* *in situ* son menores que las calculadas a partir de imágenes (Varela *et al.*, 2003) por la materia orgánica disuelta (Müller-Karger y Aparicio, 1994; Odriozola *et al.*, 2007). Así, entre Venezuela y Puerto Rico a 85 km de isla Granada, las imágenes sobreestiman la concentración de Chl *a* e infieren entre 2 y 4 mg/m<sup>3</sup>, mientras que *in situ* fueron 0.2 mg/m<sup>3</sup> y alta proporción en la fracción < 2 µm del fitoplancton (John *et al.*, 2012). En el oriente venezolano, la concentración de clorofila es 1.4 veces

to 9.61 mg/m<sup>3</sup> (Ferraz, 1987, 1989), and from 1.64 to 0.74 mg/m<sup>3</sup> (Moigis, 1986).

West of Margarita (Cariaco station), from 1996 to 2013, Chl *a* values in the integrated water column (100 m) decreased by 1.3 mg/m<sup>2</sup>/year, with a reduction in phytoplankton biomass that exceeded 200 cells/mL in 1996-1997 and decreased to 50 cells/mL in 2005 (Astor *et al.*, 2017). Moreover, a microphytoplankton reduction has been reported (> 20 µm), as well as changes in the communities and a smaller cell size (Taylor *et al.*, 2012; Pinckney *et al.*, 2015). There was a tendency towards the reduction of large diatoms, but the number of smaller-sized phytoplankton groups increased (nanoplankton < 20 µm) along with the abundance of coccolithophores, cryptophytes, cyanophytes, and flagellates (Pinckney *et al.*, 2015). The larger phytoplankton biomass was located at > 55 m deep, but, at the start of the series, it was close to the surface (Astor *et al.*, 2017). In 2008 and 2009, the seasonal changes experienced by the Cariaco Trench exerted an influence on chlorophyll, which reported low values (< 0.3 µg/L) during relaxation and high ones (> 1.4 µg/L) during upwelling (Lorenzoni *et al.*, 2017).

Since the end of the last century, Chl *a* estimates have been made using satellite images, with the Southern Caribbean showing high concentrations (0.63 mg/m<sup>3</sup> on average) but a high annual variability (Müller-Karger *et al.*, 1989). In northeastern Venezuela, during upwelling periods (January to May), the concentration of pigments is higher (> 0.5 mg/m<sup>3</sup>) south of 14 °N over the continental shelf (Müller-Karger and Varela, 1988). Around Margarita, the average concentration is higher (1.2 mg/m<sup>3</sup>) and indicates an intense upwelling at the edge of the shelf (Müller-Karger and Aparicio, 1994). Between 1998 and 2009, during the upwelling, Chl *a* reported an annual average of 1.65 mg/m<sup>3</sup> (Rueda Roa, 2012; Rueda Roa and Müller-Karger, 2013). These findings are very low in comparison with the *in situ* values reported in this work.

In waters affected by large rivers such as the Orinoco, it is difficult to estimate the Chl *a* concentration from space. In this regard, the development of algorithms utilizing red wavelengths has been suggested due to the minimal influence of dissolved and colored organic matter (Odriozola *et al.*, 2007). In the Orinoco plume, *in situ* Chl *a* concentrations are lower than those calculated using imagery (Varela *et al.*, 2003) due to dissolved organic matter (Müller-Karger and Aparicio, 1994; Odriozola *et al.*, 2007). Thereupon, between Venezuela and Puerto Rico, 85 km off Granada Island, images overestimate the concentration of Chl *a* and suggest values of



mayor que en el occidente del Caribe sur (Rueda Roa, 2012) pero la biomasa estimada de los peces pelágicos es cuatro veces mayor (Stromme y Saetersdal, 1989). Por ello, debe haber otras explicaciones para la gran diferencia en la cuantía de biomasa, en especial de las especies filtradoras como la sardina (Gómez y Acero, 2020).

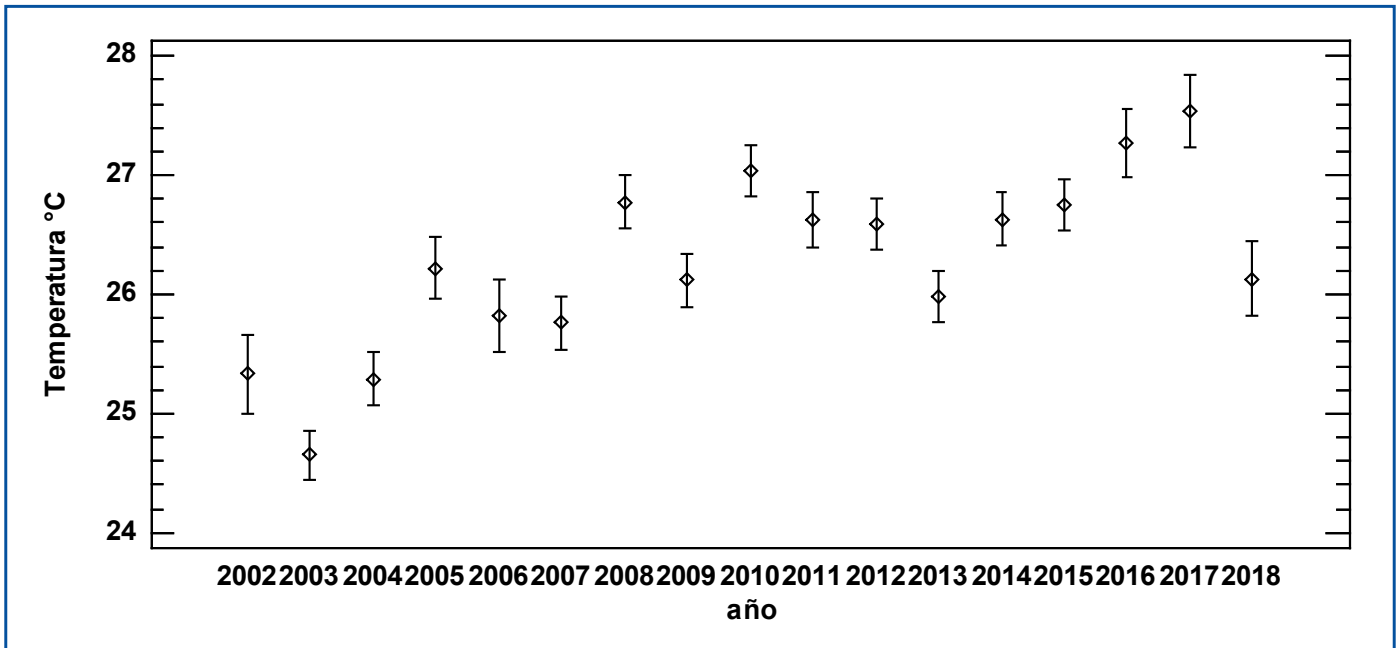
Se menciona que en el oriente de Venezuela, durante septiembre-octubre cerca de los focos de surgencia, la biomasa de sardina es mayor en los primeros 10 km de la costa y se observaron valores de clorofila entre 1-3 mg/m<sup>3</sup>, pero no se encuentra correlación entre la biomasa de sardina con la temperatura y/o la clorofila *in situ* (Rueda, 2012; Rueda Roa *et al.*, 2017). Se considera difícil relacionar factores ambientales con capturas, porque la surgencia y la influencia del río Orinoco alternan sus máximos, con alta productividad todo el año (Freón *et al.*, 2003). Lo cual es cierto, sin embargo deberían hacer correlaciones con capturas en los caladeros, como en este trabajo. Es posible que la diferencia en la concentración media de clorofila en ambas surgencias (1.4 veces) ocurre porque se consideran los años posteriores a 2005, cuando comenzó la crisis sardinera. En Margarita, durante las cuantiosas capturas de 2003 y 2004, los promedios anuales de Chl *a* fueron 3.09 y 2.91 mg/m<sup>3</sup> y desde 2005, la biomasa del fitoplancton disminuyó notablemente (Figuras 3 a 5) y se mantuvo varios lustros (Gómez *et al.*, 2014). También a sotavento del área sardinera, en la estación Cariaco la concentración de la clorofila y la abundancia del fitoplancton tuvieron descenso significativo (Astor *et al.*, 2014).

**2. Variación de la temperatura:** En la **Tabla 3** se muestran el promedio anual, el error estándar y valores mínimos y máximos de cada año; la temperatura en la superficie (1 m) y 20 m de profundidad; también durante los períodos de surgencia y de relajación. En la columna de agua durante 2002, 2003 y 2004 se determinaron los menores promedios anuales (25.33, 24.65 y 25.29 °C respectivamente), el rango varió entre 21.6 °C en 2003 y 28.9 °C en 2004. Mientras que en el resto de los años (2005 a 2018) los promedios anuales fueron más elevados, fluctuando entre 25.76 °C y 27.54 °C en 2017 (Figura 6) y fue mayor el rango desde 22.1 °C al máximo de 30.5 °C en 2012, 2013 y 2016. Se encontraron diferencias significativas de la temperatura entre los años (Kruskal-Wallis  $p < 6.25 \times 10^{-41}$ ), observando en el estudio una tendencia general al incremento de la temperatura, que se diferencia en 2018 con notable disminución (Figura 6).

2-4 mg/m<sup>3</sup>, whereas the *in situ* values were 0.2 mg/m<sup>3</sup>, with a large proportion in the < 2 µm fraction of phytoplankton (John *et al.*, 2012). In eastern Venezuela, the chlorophyll concentration is 1.4 times higher than in the west of the South Caribbean (Rueda Roa, 2012), but the estimated biomass of pelagic fish is four times larger (Stromme and Saetersdal, 1989). Therefore, there must be other explanations for the great difference in biomass, especially regarding filter-feeding species such as sardines (Gómez and Acero, 2020).

However, there is no clarity in this regard, since, between September and October near the upwelling focus in the east of Venezuela, the sardine biomass is larger in the first 10 km of the coast, and chlorophyll values of 1-3 mg/m<sup>3</sup> have been observed and no correlation has been found between sardine biomass and temperature and *in situ* chlorophyll (Rueda, 2012; Rueda Roa *et al.*, 2017). Relating environmental factors with catches is regarded as a difficult task because upwellings and the influence of the Orinoco River alternate their maxima, with high productivity throughout the year (Freón *et al.*, 2003). This is true, but correlations with catches in fishing grounds should be sought, as was the case with this work. It is possible that the difference in the mean chlorophyll concentration of both upwellings (1.4 times) is due to the fact that the years after 2005 are considered, *i.e.*, when the sardine crisis began. In Margarita, during the plentiful catches of 2003 and 2004, the annual Chl *a* averages were 3.09 and 2.91 mg/m<sup>3</sup>, and, starting in 2005, the phytoplankton biomass decreased notably (Figures 3 to 5). This lasted several five-year periods (Gómez *et al.*, 2014). In addition, leeward of the fishing sardine area, at the Cariaco station, the chlorophyll concentration and the abundance of phytoplankton experienced a significant decrease (Astor *et al.*, 2014).

**2. Variations in temperature.** **Table 3** shows the annual average, the standard error, and the minimum and maximum temperature values for each year, the values at the surface (1 m) and at 20 m deep, and those reported during the upwelling and relaxation periods. In the water column, during 2002 and 2004, the lowest annual averages were observed (25.33, 24.65, and 25.29 °C). The range was between 21.6 °C (2003) and 28.9 °C (2004). Meanwhile, the rest of the years (2005-2018) saw higher annual averages, fluctuating between 25.76 and 27.54 °C in 2017 (Figure 6). In 2012, 2013, and 2016, the range was higher (22.1-30.5 °C). Significant temperature differences were found between years (Kruskal-Wallis,  $p < 6.25 \times 10^{-41}$ ), with a general tendency towards increasing temperatures. This differs from 2018, which exhibited a notable decrease (Figure 6).



**Figura 6.** Variación anual de la temperatura °C en columna de agua (hasta 20 m) al suroriente de isla Margarita (2002-2018), Venezuela.

**Figure 6.** Annual temperature variations (°C) in the water column (up to 20 m deep) to the southeast of Margarita Island, Venezuela (2002-2018).

Con relación a la temperatura en las dos profundidades, en la superficie (1 m) el rango del promedio anual varió entre 25.14 y 27.87 °C, a 20 m entre 24.16 y 27.22 °C; los valores mínimos y máximos se determinaron en 2003 y 2017. Entre 2002 y 2004 se obtuvieron los menores promedios: 25.14 a 26.07 °C en superficie y 24.16 a 24.82 °C a 20 m; mientras que entre 2005 y 2018 los promedios anuales fueron más altos, variando entre 25.99 y 27.87 °C en superficie y desde 25.43 a 27.22 °C a 20 m (**Figura 7**), lo cual indica que en este lapso la temperatura mantuvo un aumento próximo a 2 °C (Figuras 7 y 8). Se encontraron diferencias significativas de la temperatura entre las profundidades (Kruskal-Wallis  $p < 6.55 \times 10^{-17}$ ) observándose la misma tendencia de incremento que entre los períodos (**Figura 8**).

Al suroriente de isla Margarita, durante 2002 a 2004 en la columna de agua (20 m) se calcularon los menores promedios anuales de temperatura (24.65 a 25.33 °C). A partir de 2005 aumentó notablemente (26.22 °C) y el ascenso anual continuo hasta 2017 cuando se determinó el promedio máximo (27.54 °C) (**Tabla 3**). En consecuencia, desde 2005 ocurrió marcado aumento de la temperatura, que previamente se había detectado hasta 2012 y la pesca de sardina disminuyó drásticamente (**Gómez, 2014**). El aumento próximo a 2 °C desde 2005 también ocurrió en otros caladeros sardineros (**Gómez et al., 2008**).

Regarding the temperature at both depths, on the surface (1 m), the annual average ranged from 25.14 to 27.87 °C; at 20 m, the range was 24.16-27.22 °C. The minimum and maximum values were observed in 2003 and 2017. Between 2002 and 2004, the lowest averages were obtained: 25.14-26.07 °C on the surface and 24.16-24.82 °C at 20 m. Meanwhile, from 2005 to 2018, the annual averages were higher, varying between 25.99 and 27.87 °C on the surface and from 25.43 to 27.22 °C at 20 m (**Figure 7**), indicating that, during this period, the temperature maintained an increase of nearly 2 °C (Figures 7 and 8). Significant differences were found between depths (Kruskal-Wallis,  $p < 6.55 \times 10^{-17}$ ), observing the same increasing trend as other periods (**Figure 8**).

Southeast of Margarita Island, between 2002 and 2004, the lowest annual temperature averages were reported in the water column (20 m), *i.e.*, 24.65-25.33 °C. Starting in 2005, the temperature rose notably (26.22 °C), and the annual increase continued until 2017, when the maximum average was recorded (27.54 °C) (**Table 3**). Consequently, starting in 2005, a strong temperature increase took place, which had been previously recorded until 2012, and sardine fishing decreased drastically (**Gómez, 2014**). The nearly 2 °C increment starting in 2005 also occurred in other sardine fishing grounds (**Gómez et al., 2008**).



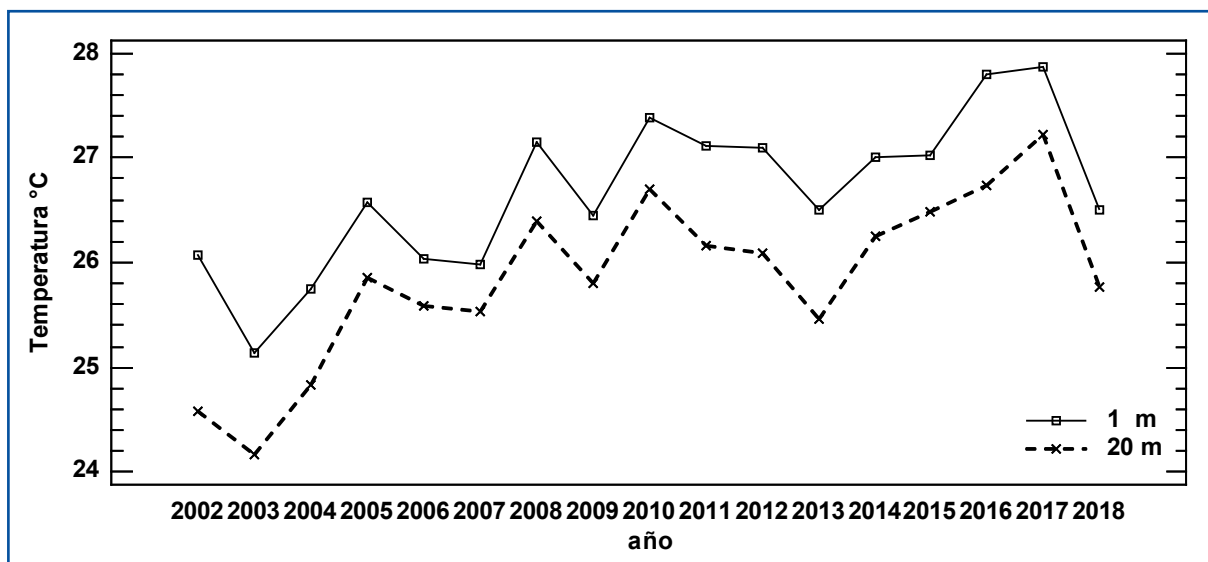


Figura 7. Variación anual de la temperatura °C en 1 y 20 m de profundidad al suroriente de isla Margarita (2002-2018), Venezuela.

Figure 7. Annual temperature variation (°C) at 1 a 20 m deep southeast of Margarita Island, Venezuela (2002-2018).

En cuanto a la variación de la temperatura en los períodos de surgencia debe notarse que en 2003 y 2004 se encontraron los menores promedios anuales (23.79 y 23.89 °C), mientras que en lapso 2005 a 2018 fueron mayores, variando entre 24.83 y 26.65 °C en 2006 y 2017, respectivamente. Asimismo, durante períodos de relajación los menores promedios fueron entre 2002 y 2004 (25.31 a 26.26 °C); mientras que entre 2005 y 2018 variaron entre 26.40 y 28.49 °C (Figura 8). Se encontraron diferencias significativas de la temperatura entre los períodos de surgencia (Kruskal-Wallis  $p < 4.7 \times 10^{-81}$ ) las mayores temperaturas fueron durante los períodos de relajación (Figura 8).

As for the temperature variation during upwelling periods, it should be noted that, in 2003 and 2004, the lowest annual averages were recorded (23.79 and 23.89 °C), whereas, in the 2005-2018 period, these values were higher, oscillating between 24.83 and 26.65 °C in 2006 and 2017, respectively. Likewise, during the relaxation periods, the lowest averages were observed between 2002 and 2004 (25.31-26.26 °C). Meanwhile, between 2005 and 2018, these values varied between 26.40 and 28.49 °C (Figure 8). Significant temperature differences were found between upwelling periods (Kruskal-Wallis  $p < 4.7 \times 10^{-81}$ ). The highest temperatures were recorded during the relaxation periods (Figure 8).

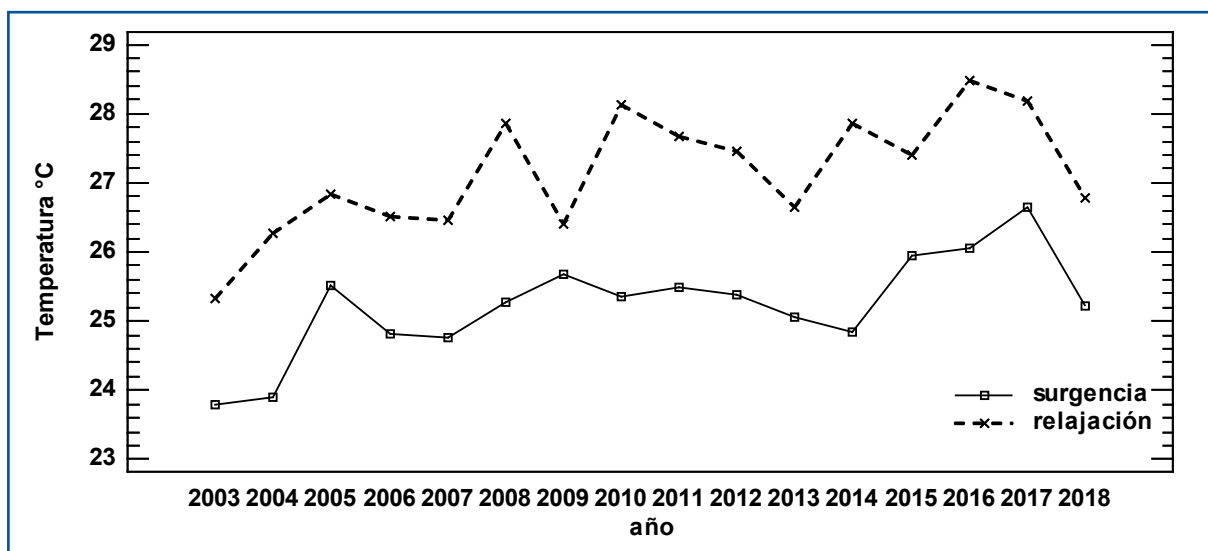


Figura 8. Variación anual de la temperatura °C en períodos de surgencia y relajación al suroriente de isla Margarita (2002-2018), Venezuela.

Figure 8. Annual temperature variation (°C) during upwelling and relaxation periods southeast of Margarita Island, Venezuela (2002-2018).

Es de resaltar que en las surgencias de 2003 y 2004 en algunos puntos del área estudio (Guacuco, Pampatar y El Morro) se midieron valores mínimos de 21.6 °C (Gómez, 2006) que corresponde al agua subtropical (Wüst, 1964), indicando afloramiento de aguas subsuperficiales (Okuda, 1978, 1981) y en esos años la temperatura promedio durante surgencias (23.79 y 23.89 °C) fueron las menores. A partir de 2005 y hasta 2018 en las surgencias la temperatura tuvo marcado aumento (Tabla 3). En consecuencia, puede plantearse que en lapso 2005 a 2018 al oriente de Margarita no ha ocurrido afloramiento de aguas subtropicales en sentido estricto, de acuerdo con criterio de isoterma de 21 °C en la superficie (Okuda, 1978, 1981; Walsh *et al.*, 1999; Astor *et al.*, 2003, 2004; Gómez, 2006; Gómez *et al.*, 2008, 2012). En la región este valor indica surgencia intensa, aumentando la fertilidad, lo que tiene incidencia en la abundancia de especies que se alimentan por filtración, como las sardinas adultas, entre otras.

En el estudio se obtuvieron 1324 lecturas de temperatura e igual número de estimaciones de Chl *a*; entre ambas variables se encontró correlación negativa baja pero significativa (-0.29) y podría indicar más biomasa de fitoplancton cuando es menor la temperatura del agua. Previamente se había citado correlación (-0.06) no significativa porque los valores fueron separados en espacio y tiempo (Margalef, 1980), no es el caso del presente estudio realizado durante 17 años en las mismas estaciones.

**Tabla 3.** Variación anual promedio de la temperatura (°C). En columna de agua, a profundidades de 1 y 20 m y períodos de surgencia (enero-mayo) y relajación (junio-diciembre), al suroriente de isla Margarita (período 2002-2018); n: muestras, es: error estándar.

Temperatura (°C) variación anual / Temperature (°C) annual variation					1 m		20 m		Surgencia / Upwelling	Relajación / Relaxation	
Año / Year	n	Media ± es / Mean ± es	Min	Máx	n	Media ± es / Mean ± es	Media ± es / Mean ± es	n	Media ± es / Mean ± es	n	Media ± es / Mean ± es
2002	40	25.33 ± 0.23	22.7	28.0	20	26.07 ± 0.33	24.59 ± 0.33	-	-	40	25.33 ± 0.21
2003	100	24.65 ± 0.15	21.6	28.0	50	25.14 ± 0.21	24.16 ± 0.21	44	23.79 ± 0.14	56	25.31 ± 0.18
2004	88	25.29 ± 0.16	21.6	28.9	44	25.75 ± 0.22	24.82 ± 0.22	36	23.89 ± 0.15	52	26.26 ± 0.18
2005	68	26.22 ± 0.18	23.8	29.4	34	26.58 ± 0.25	25.86 ± 0.30	32	25.52 ± 0.16	36	26.84 ± 0.22
2006	48	25.82 ± 0.21	22.8	27.9	24	26.04 ± 0.30	25.60 ± 0.30	20	24.83 ± 0.21	28	26.53 ± 0.25
2007	88	25.76 ± 0.16	22.4	28.2	44	25.99 ± 0.22	25.43 ± 0.22	36	24.76 ± 0.15	52	26.45 ± 0.18
2008	96	26.78 ± 0.15	24.5	30.4	48	27.15 ± 0.21	26.40 ± 0.21	40	25.26 ± 0.15	56	27.86 ± 0.18
2009	92	26.12 ± 0.15	24.1	29.2	46	26.44 ± 0.22	25.80 ± 0.22	36	25.69 ± 0.15	56	26.40 ± 0.18
2010	92	27.03 ± 0.15	23.8	30.2	46	27.38 ± 0.22	26.70 ± 0.22	36	25.35 ± 0.15	56	28.12 ± 0.10
2011	84	26.63 ± 0.16	22.8	29.8	42	27.10 ± 0.23	26.16 ± 0.23	40	25.49 ± 0.15	44	27.67 ± 0.20
2012	96	26.59 ± 0.15	23.3	30.5	48	27.09 ± 0.21	26.10 ± 0.21	40	25.37 ± 0.16	56	27.46 ± 0.10

It is worth highlighting that, during the upwellings of 2003 and 2004, some points of the study area (Guacuco, Pampatar, and El Morro) reported minimum values of 21.6 °C (Gómez, 2006), which corresponds to subtropical water (Wüst, 1964), indicating the upwelling of subsurface waters (Okuda 1978, 1981). During those years, the average temperatures during upwelling (23.79 and 23.89 °C) were the lowest. From 2005 until 2017, the upwelling temperature experienced a marked increase (Table 3). As a consequence, it could be stated that, during the 2005-2018 period, to the east of Margarita, no upwelling of subtropical waters has occurred in *stricto sensu*, according to the 21 °C surface isotherm criterion (Okuda, 1978, 1981; Walsh *et al.*, 1999; Astor *et al.*, 2003, 2004; Gómez, 2006; Gómez *et al.*, 2008, 2012). In the region, this value indicates an intense upwelling, increasing fertility and influencing the abundance of filter-feeding species such as adult sardines, among others.

This study obtained 1324 temperatures and the same number of Chl *a* estimates. Between both variables, a low but significant negative correlation was found (-0.29), which could indicate a larger phytoplankton biomass with lower temperatures. A non-significant correlation had been previously reported since the values were separated in space and time (Margalef, 1980). This is not the case with our study, which was carried out for a 17-year period with the same stations.

**Table 3.** Average annual temperature variation (°C) in the water column at depths of 1 and m during periods of upwelling (January-May) and relaxation (June-December) southeast of Margarita Island (2002-2018 period). n: samples; es: standard error.

Temperatura (°C) variación anual / Temperature (°C) annual variation					1 m		20 m		Surgencia / Upwelling	Relajación / Relaxation	
Año / Year	n	Media ± es / Mean ± es	Min	Máx	n	Media ± es / Mean ± es	Media ± es / Mean ± es	n	Media ± es / Mean ± es	n	Media ± es / Mean ± es
2013	96	25.98 ± 0.15	25.7	26.3	48	26.50 ± 0.21	25.46 ± 0.21	40	25.05 ± 0.15	56	26.65 ± 0.18
2014	88	26.63 ± 0.16	26.3	26.9	44	27.01 ± 0.22	26.25 ± 0.22	36	24.85 ± 0.15	52	27.86 ± 0.18
2015	96	26.76 ± 0.15	26.5	27.1	48	27.02 ± 0.21	26.49 ± 0.21	40	25.94 ± 0.14	56	27.34 ± 0.18
2016	56	27.26 ± 0.19	26.9	27.7	28	27.80 ± 0.28	26.73 ± 0.28	28	26.04 ± 0.18	28	28.49 ± 0.25
2017	48	27.54 ± 0.21	27.1	28.0	24	27.87 ± 0.30	27.22 ± 0.30	20	26.65 ± 0.21	28	28.18 ± 0.25
2018	48	26.13 ± 0.21	25.7	26.6	24	26.50 ± 0.30	25.76 ± 0.30	20	25.22 ± 0.21	28	26.79 ± 0.25
<b>Total 1324</b>											

Es importante citar que los máximos promedios anuales de la temperatura fueron en 2016 y 2017 (27.26 y 27.54 °C) y ocurrió una relativa recuperación de la pesca de sardina (**Figura 1**). Sin embargo, se había señalado que temperaturas < 25 °C propician que los cardúmenes de sardina se aproximen a los caladeros costeros (Gómez, 2006; Gómez *et al.*, 2008, 2014), lo cual no sucedió en 2016 y 2017. En realidad, para que la sardina se aproxime a la costa es más importante la presencia de alimento apropiado (fitoplancton de diatomeas); esto se verificó en Margarita, porque en 2003 y 2004, cuando ocurrieron las capturas máximas de sardina, también se cuantificó la mayor abundancia de Chl *a* (**Figuras 3 y 4**) y las diatomeas tuvieron alta densidad de hasta 200 000 células/L (Gómez, 2006; Cellamare y Gómez, 2007) y también se determinaron las temperaturas más bajas (**Figura 6**).

Con estudio satelital de la temperatura (1994-2009) se propuso que el Caribe sur presenta un sistema de surgencias desde Trinidad (61 °W) hasta Colombia (75.5 °W) (citan Barranquilla-Cartagena) donde se encuentran hasta 21 focos surgentes reunidos en siete grupos con temperatura superficial homogénea, pero dos grupos tienen disminución más acentuada de temperatura, la surgencia occidental (74-69.5 °W) con promedio anual de 25.53 °C y la surgencia oriental (63-65 °W) con una temperatura menor 25.24 °C (Rueda Roa y Müller-Karger, 2013). Las observaciones satelitales permiten localizar focos de surgencia (Castellanos *et al.*, 2002), pero temperatura de 25.53 °C no es indicativa de surgencia estricta; es difícil que en proximidad de las ciudades colombianas mencionadas ocurra afloramiento, por la presencia del giro Panamá-Colombia, la contracorriente del Darién o de Colombia (Andrade *et al.*, 2003; Gómez y Acero, 2020) o del Caribe (Orfila *et al.*, 2021) y la pluma del río Magdalena. Asimismo, es reconocido que en el Caribe centroamericano (Panamá a Belice) las aguas son

It is important to mention that the maximum annual temperature averages were observed in 2016 and 2017 (27.26 and 27.54 °C), and that a relative recovery of sardine fishing took place (**Figure 1**). However, it had been pointed out that temperatures < 25 °C promote the approach of shoals to coastal fishing grounds (Gómez, 2006; Gómez *et al.*, 2008, 2014). This did not happen in 2016 and 2017. In fact, for sardines to go near the coast, the presence of suitable food (diatom phytoplankton) is more important. This was also confirmed in Margarita in 2003 and 2004, when the maximum sardine catches took place, the greatest Chl *a* abundance was recorded (**Figures 3 and 4**), and diatoms exhibited a high density, *i.e.*, up to 200 000 cells/L (Gómez, 2006; Cellamare and Gómez, 2007). Moreover, the lowest temperatures were observed (**Figure 6**).

Through a satellite study of temperature (1994-2009), it was proposed that the Southern Caribbean exhibits an upwelling system from Trinidad (61 °W) to Colombia (75.5 °W), particularly mentioning Barranquilla-Cartagena), comprising up to 21 upwelling foci belonging to seven groups with homogenous surface temperature. However, two of these groups boast a steeper temperature decrease: the western upwelling (74-69.5 °W), with an annual average of 25.53 °C; and the eastern upwelling, with the lowest temperature (25.24 °C) (Rueda Roa and Müller-Karger, 2013). Satellite observations allow identifying upwelling foci (Castellanos *et al.*, 2002), but a temperature of 25.53 °C is not, *stricto sensu*, indicative of an upwelling. It is hard for upwellings to occur near the aforementioned Colombian cities due to the Panama-Colombia gyre, the Darién or Colombia countercurrent (Andrade *et al.*, 2003; Gómez and Acero, 2020), the Caribbean current (Orfila *et al.*, 2021), and the Magdalena River plume. Likewise, it is recognized that the waters of the Central American Caribbean (Panama to Belize) are oligotrophic, and that the thermocline is located

oligotróficas y la termoclina se localiza entre 140 y 155 m (Aguirre y Salmerón, 2015; Brenes *et al.*, 2017). También, desde el punto de vista pesquero, las estimaciones de recursos no verifican gran riqueza, sino relativamente en el oriente de Venezuela (Stromme y Saetersdal, 1989) y en el Caribe continental de Colombia la pesca no supera 25 000 toneladas (Gómez y Acero, 2020).

**3. Relación de la Chl a y la temperatura con las capturas de sardina.** La relación entre la Chl a y la temperatura es relativamente baja -0.29, lo que podría indicar que se comportan de manera independiente en el suroriente de isla Margarita (Figura 9). Las concentraciones de Chl a presentan una disminución significativa al aumentar la temperatura a partir de 25 °C, con valores de significancia entre  $3.01 \times 10^{-15}$  y 0.01 (Figura 9). También, mediante regresiones se intentó explorar si la temperatura y la Chl a podían tener un efecto predictivo, pero no se obtuvieron resultados significativos. Por lo cual la temperatura se categorizó cada 2 °C para determinar el comportamiento de clorofila a y fueron encontradas diferencias (Figura 9) que sustentan varios de los planteamientos descriptivos que se mencionaron previamente.

between 140 and 155 m (Aguirre and Salmerón, 2015; Brenes *et al.*, 2017). Furthermore, from a fisheries perspective, resource estimations do not show great richness but rather a relative one in eastern Venezuela (Stromme and Saetersdal, 1989), and, in the Colombian Continental Caribbean, fishing does not exceed 25 000 tons (Gómez and Acero, 2020).

**3. Relationship between Chl a, temperature, and sardine catches.** The relationship between Chl a and temperature is relatively low (-0.29), which could indicate that they behave independently in the southeast of Margarita Island (Figure 9). Chl a concentrations experience a significant decrease as the temperature increases above 25 °C, with significance values between  $3.01 \times 10^{-15}$  and 0.01 (Figure 9). Moreover, by means of regression, we aimed to verify whether temperature and Chl a could have a predictive effect, but no significant values were obtained. Therefore, the temperature was categorized every 2 °C to determine the behavior of chlorophyll a, finding differences (Figure 9) that support several of the previously mentioned descriptive statements.

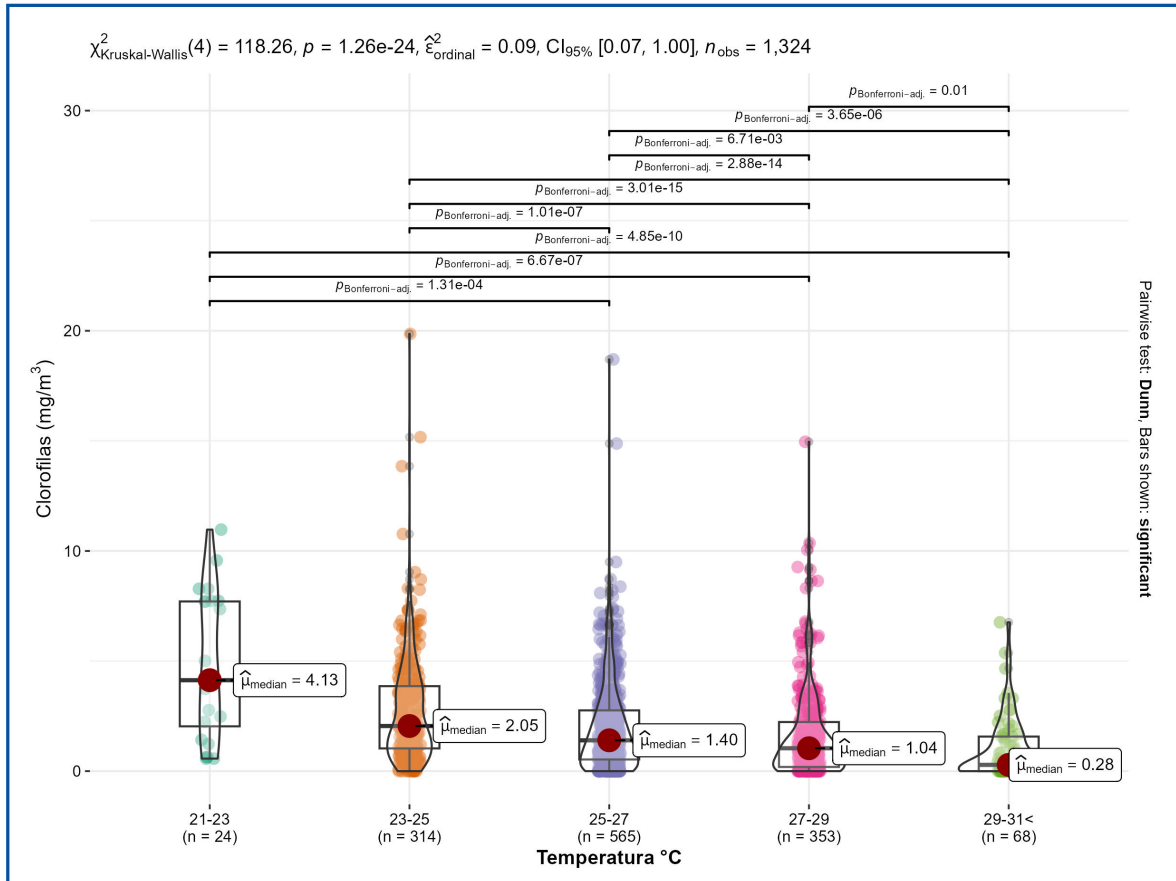
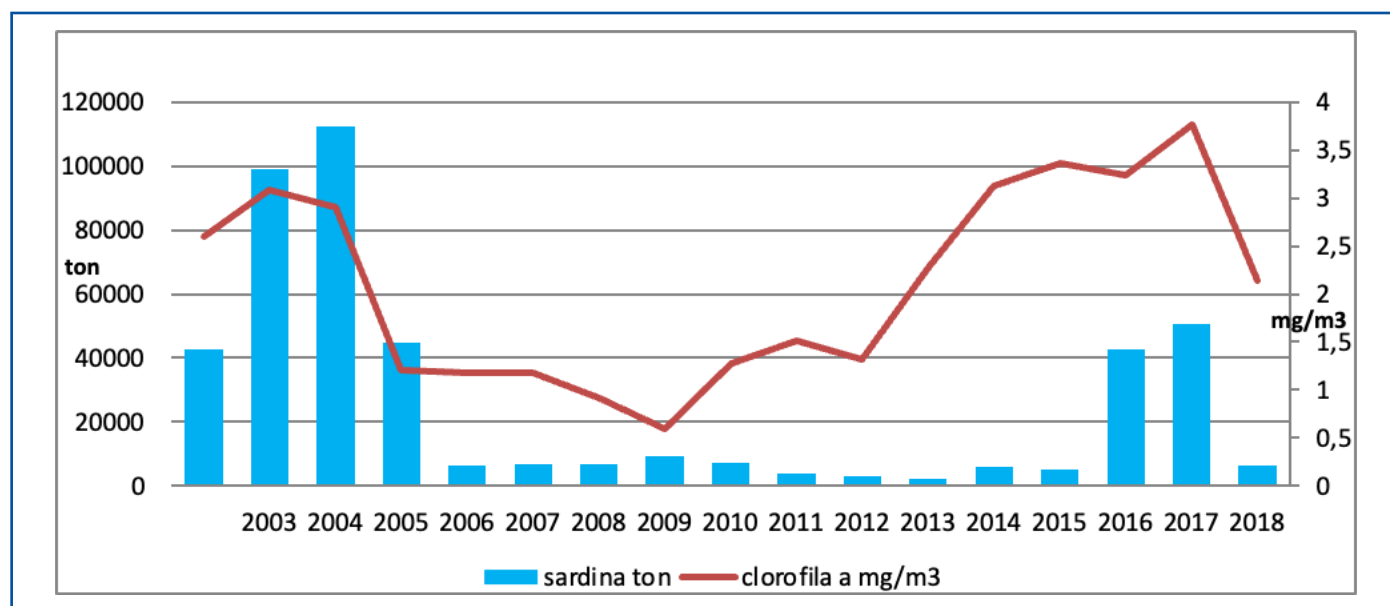


Figura 9. Comparación de la Chl a vs temperatura cada 2 °C en suroriente de isla Margarita (2002-2018).

Figure 9. Comparison of Chl a vs. temperature every 2 °C in the southeast of Margarita Island (2002-2018).

Existe una correlación positiva moderada entre los valores de Chl *a* y negativa con la temperatura con las capturas de sardina 0.40 y -0.40 respectivamente, lo cual tiene relación con valores altos de Chl *a* en 2003 y 2004; a pesar que en 2017 se presenta el mayor valor de la Chl *a*, la temperatura promedio estuvo muy por encima de 25 °C y las capturas de sardina no se lograron recuperar a los volúmenes de captura de 2003-2004. Por otro lado, entre 2005 y 2013 se observa una disminución en las concentraciones de Chl *a* y las temperaturas incrementan (casi 2 °C) por encima de 25 °C, ocasionando la muy drástica disminución de las capturas (crisis sardinera); en 2016 y 2017 aumento la Chl *a* y coincide con la relativa recuperación de la pesca, sin llegar a valores de los primeros años de estudio (2003-2004) debido quizás al efecto de la temperatura, esta tendencia general se observa en la **Figura 10**.

There is a moderate positive correlation between the values of Chl *a* and a negative one with temperature and sardine catches (0.40 and -0.40, respectively), which is related to the high Chl *a* values in 2003 and 2004. Despite the fact that 2017 saw the highest Chl *a* value, the average temperature was well above 25 °C, and sardine catches failed to recover the volume of the 2003-2004 period. On the other hand, between 2005 and 2013, a decrease in Chl *a* concentrations was observed, and temperatures rose (by almost 2 °C) above 25 °C, causing a drastic decrease in catches (sardine crisis). In 2016 and 2017, the Chl *a* concentration increased, coinciding with the relative recovery of fishing, albeit failing to reach the values of the first years of study (2003-2004), which may be due to the effect of temperature. This general tendency is observed in **Figure 10**.



**Figura 10.** Captura de sardina (ton) en Nueva Esparta y concentración de Cl. *a* ( $\text{mg}/\text{m}^3$ ) al suroriente de isla Margarita, Venezuela (2002-2018).

**Figure 10.** Sardine catches (tons) in Nueva Esparta and Chl *a* concentration ( $\text{mg}/\text{m}^3$ ) in the southeast of Margarita Island, Venezuela (2002-2018).

La sardina *S. aurita* tiene más de nueve décadas de explotación en Venezuela (Gómez, 2022), completando en 2027 la centuria. En 2004 se alcanzó pesca récord de 200 235 ton, desde mediados de 2005 comenzó una crisis sardinera que se acentuó en 2006 y las capturas fueron inferiores a 50 000 ton/año en más de una década. En 2016 y 2017 ocurrió recuperación modesta sin alcanzar volúmenes de primeros años del siglo, cuando se aseguraba que la sardina era subexplotada (Guzmán y Gómez, 2000; Freón y Mendoza, 2003; Freón *et al.*, 2003) estando disponibles 850 000 ton (Gerlotto y Ginés, 1988; Stromme y Saetersdal, 1989; Cárdenas y Achury, 2002) y con biomasa de 1 300 000 ton (Cárdenas, 2003).

The sardine, *S. aurita*, has been exploited for over nine decades in Venezuela (Gómez, 2022), completing a century in 2027. In 2004, a record catch of 200 235 tons was reached. Since the middle of 2005, a sardine crisis began, which accentuated in 2006 with catches smaller than 50 000 ton/year for more than a decade. In 2016 and 2017, a moderate recovery took place, albeit failing to reach the volumes of the century's first years, when it was stated that sardine was being underexploited (Guzmán and Gómez, 2000; Freón and Mendoza, 2003; Freón *et al.*, 2003) and that there were 850 000 ton available (Gerlotto and Ginés, 1988; Stromme and Saetersdal, 1989; Cárdenas and Achury,



Al suroriente de isla Margarita, entre 2002 y 2005 se realizaron las máximas capturas del recurso, en 41 meses los pescadores hicieron 1 552 caladas y pescaron 168 204 ton; esta abundancia de sardina explica la captura de 1 655 ton en un lance, registro máximo de pesca (Gómez y González, 2008). Pasados 20 años del inicio de la crisis las capturas de sardina no se recuperan plenamente, a pesar de medidas de manejo vigentes desde 2013 (aumento de talla de captura y veda de tres meses). Inicialmente biólogos y funcionarios pesqueros afirmaron que la causa de la crisis fue la sobrepesca (González *et al.*, 2007; Mendoza, 2015) en proximidad de la costa (Rueda, 2012; Rueda Roa *et al.*, 2017), lo que quizás sucede en el estado Sucre donde la sardina se captura con máquinas de argolla (*purse seines*). A diferencia del estado Nueva Esparta en donde los pescadores utilizan chinchorros playeros pescando los cardúmenes a menos de tres kilómetros de la costa (Gómez, 2006; Gómez *et al.*, 2008) y en Margarita estudio de 15 años demostró que en esas capturas, no ocurrió sobrepesca (Gómez, 2018a).

Es pertinente referirse a otras posibles causas de la crisis, que puede tener origen ambiental (Gómez, 2006a, 2007, 2015, 2016; Gómez *et al.*, 2008, 2012, 2014; Gómez y Barceló 2014) con disminución de la fertilidad marina lo que propicio un cambio de régimen, verificado por la variación en abundancia y composición del mesozooplankton (Gómez, 2018a, 2018b, 2019) y que afectó a la sardina como recurso pesquero (Gómez, 2015; Gómez y Pérez, 2021). También, debe considerarse el cambio climático; al respecto existen dos tendencias, unos investigadores consideran que es realidad y podrá tener graves consecuencias, mientras que otros subestiman el aumento de la temperatura global y aseguran que no es real o sin importancia. Sin embargo, en el suroriente de Margarita durante más de un década (2005 a 2015) la temperatura superficial ha aumentado  $\sim 2$  °C (Gómez, 2006; Gómez *et al.*, 2008, 2014; este trabajo), lo que permite considerar que la sardina se alejó de la costa por el aumento de la temperatura. Sin embargo, en 2016 y 2017 ocurrió relativo aumento de la pesca justamente cuando ocurre aumento de la biomasa del fitoplancton y se determinan los promedios anuales de temperatura más altos (Figuras 6, 7 y 9; Tabla 3). En realidad, para que la sardina se aproxime a la costa es más importante la presencia de alimento apropiado (diatomeas), lo que se verificó en Margarita en 2003 y 2004, cuando se presentó la mayor concentración de Chl *a* (biomasa de fitoplancton), como se mencionó previamente, pero también se determinaron las temperaturas más bajas (Figura 9).

2002), with a biomass of 1 300 000 tons (Cárdenas, 2003). In the southeast of Margarita Island, between 2002 and 2005, the maximum catches of this resource were recorded: in 41 months, the fishermen conducted 1522 net sets and fished 168 204 tons. This abundance of sardines explains the 1655 ton catch per set, which is the fishing record (Gómez and González, 2008). 20 years after the start of the crisis, the sardine catches have not fully recovered, despite the management measures in place since 2013 (increased catch size and a three-month ban). At first, biologists and fisheries officials stated that the cause of the crisis was overfishing (González *et al.*, 2007; Mendoza, 2015) near the coast (Rueda, 2012; Rueda Roa *et al.*, 2017). This could have happened in the state of Sucre, where sardine is caught with *purse seines*, unlike the state of Nueva Esparta, where fishermen use beach *seines* or *chinchorros*, fishing shoals at less than 3 km off the coast (Gómez, 2006; Gómez *et al.*, 2008). In Margarita, a study spanning 15 years demonstrated that, in those catches, no overfishing occurred (Gómez, 2018a).

It is worth mentioning other possible causes of the crisis, which may have an environmental origin (Gómez, 2006a, 2007, 2015, 2016; Gómez *et al.*, 2008, 2012, 2014; Gómez and Barceló 2014), entailing a decrease in marine fertility, thereby promoting a regime change. This was confirmed by the variations in the abundance and composition of mesozooplankton (Gómez, 2018a, 2018b, 2019), affecting sardine as a fishery resource (Gómez, 2015; Gómez and Pérez, 2021). Climate change should also be considered, in this regard, there are two trends: some researchers believe that it is a reality and may have serious consequences, and others underestimate the global temperature increase and argue that it is not real or unimportant. However, in the southeast of Margarita, the surface temperature has increased by  $\sim 2$  °C or above for more than a decade (2005-2015) (Gómez, 2006; Gómez *et al.*, 2008, 2014; this work), which suggests that sardines moved away from the coast due to the temperature increase. However, in 2016 and 2017, a relative temperature increase occurred, precisely when the phytoplankton biomass increased and the highest annual temperature average were recorded (Figures 6, 7, and 9; Table 3). In fact, for sardines to approach the coast, the presence of suitable food (diatoms) is more important. This was confirmed in Margarita in 2003 and 2004, which saw the highest concentration of Chl *a* (phytoplankton biomass), as previously mentioned, but also the lowest temperatures (Figure 9).

Es interesante la aproximación relacionada con el zooplancton superficial que mostró mayor abundancia durante años de crisis sardinera, es decir con menos capturas del recurso ocurría más abundancia del mesozooplancton, quizás de menor tamaño o con predominio de tallas pequeñas, indicando la ocurrencia de un cambio de régimen ecológico (Gómez, 2018b, 2019). Los ecosistemas se caracterizan por los cambios, lentos o rápidos, son realidades que se presentan en el oriente de Venezuela. Al disminuir la intensidad de los vientos Alisios no ocurre con fuerza el fenómeno del afloramiento de aguas subtropicales, en consecuencia disminuye la fertilidad marina y las aguas pueden ser oligotróficas, es decir pobres en nutrientes inorgánicos, siendo lo común en casi todo el Caribe (Margalef, 1961, 1965). En el nororiente venezolano, la respuesta del ecosistema ha sido el cambio en abundancia y estructura del fitoplancton (Pinckney *et al.*, 2015) con predominio de células con tamaño pequeño, quizás inadecuadas para la alimentación de preadultos (reclutas) y adultos de sardina que son filtradores y consumen fitoplancton de mayor tamaño (diatomeas); pero si estas escasean se posibilita mayor mortalidad natural, porque el recurso no tuvo alimento adecuado para recuperar su población o stock, como sí ocurrió en los primeros años del estudio. También es obvio reconsiderar la pesca utilizando artes inadecuados como las máquinas de argolla (*purse seines*), que han ocasionado colapsos sardineros en otras partes. El aumento de las máquinas operativas y la pesca intensiva afectará la sustentabilidad del recurso, si capturan a los juveniles que recién se incorporan al ambiente pelágico, como se ha planteado (Gómez, 2015, 2018a, 2022; Gómez y Pérez, 2021). La disminución, el colapso o agotamiento de la sardina afectará la trama trófica porque es alimento de 152 especies que la depredan (Cervigón *et al.*, 2022) siendo capturadas por miles de pescadores artesanales de isla Margarita.

## CONCLUSIONES

Al suroriente de isla Margarita, la variación (2002 a 2018) en la concentración de Chl. *a* indicó tres grupos de años: 2002-2004 con valores entre 2.60 y 3.09 mg/m<sup>3</sup>; 2005-2013 y 2018 entre 0.59 y 2.28 mg/m<sup>3</sup> y 2014-2017 con Cl. *a* entre 3.13 a 3.37 mg/m<sup>3</sup>. A 20 m de profundidad es mayor la concentración de Chl *a*; sin embargo, entre 2002 y 2004 en superficie fue mayor o igual que a 20 m. Durante períodos de surgencia la Chl *a* fue más elevada, excepto en 2013 y 2018 cuando fue mayor en la relajación. Las mayores concentraciones de Chl *a* coinciden con capturas de

The approach related to surface zooplankton, which exhibited greater abundance during the years of the sardine crisis, is quite interesting. This meant that, with smaller catches of the resource, the abundance of mesozooplankton grew, perhaps smaller in size or with a predominance of small sizes, indicating the occurrence of an ecological regime change (Gómez, 2018b, 2019). Ecosystems are characterized by changes, slow or fast. This is the reality of eastern Venezuela. As the intensity of the trade winds decreases, the subtropical water upwelling phenomenon loses strength, thereby reducing marine fertility and increasing the likelihood of oligotrophic waters, meaning they are poor in inorganic nutrients, which is common in most of the Caribbean Sea (Margalef, 1961, 1965). In the northeast of Venezuela, the ecosystem's response has been a change in the abundance and structure of phytoplankton (Pinckney *et al.*, 2015), with a predominance of small-sized cells, perhaps unsuitable for the feeding of sardine pre-adults (recruits) and adults, which are filter feeders that consume larger phytoplankton (diatoms). If this food becomes scarce, the likelihood of natural mortality increases, since the resource lacks adequate food to recover its population or stock, as indeed happened in the first years of study. It is also obvious that fishing via inadequate gears such as *purse seines* (*máquinas*) should be reconsidered, as this has caused sardine collapses elsewhere. The growing number of operational and intensive *purse seine* fishing will affect the sustainability of the resource if juveniles that have just entered the pelagic environment are captured, as already suggested (Gómez, 2015, 2018a, 2022; Gómez and Pérez, 2021). The decrease, collapse, or exhaustion of sardine will affect the trophic web since it is a food source for 152 species that prey on it (Cervigón *et al.*, 2022) as it is captured by thousands of artisanal fishermen from Margarita.

## CONCLUSIONS

Southeast of Margarita Island, the variation (2002-2018) in the concentration of Chl *a* indicated three year groups: 2002-2004, with values between 2.60 and 3.09 mg/m<sup>3</sup>; 2005-2013, with 0.59-2.28 mg/m<sup>3</sup>; and 2014-2017, with 3.13-3.37 mg/m<sup>3</sup>. At 20 m deep, the Chl *a* concentration was higher. However, between 2002 and 2004, the value at the surface was greater or equal to that at 20 m. During upwelling periods, Chl *a* was higher, except in 2013 and 2018, when the values were higher during relaxation. The highest concentrations of Chl *a* coincided with large sardine

sardina elevadas, mientras que las menores fueron en años de la crisis sardinera.

En el lapso 2002 a 2004 se determinaron los menores promedios anuales de temperatura (24.65 a 25.33 °C) y capturas cuantiosas de sardina. Entre 2005 y 2017 el promedio anual aumento de 26.22 °C a 27.54 °C y coincidente con crisis sardinera. Sin embargo, los máximos promedios (27.26 y 27.54 °C) fueron en 2016 y 2017, cuando ocurrió relativo aumento de la pesca.

Con las capturas de sardina (2002-2018) se verificaron correlaciones positivas moderadas (0.40) con valores altos de Chl a y negativas moderadas (-0.40) con la temperatura, si supera los 25 °C. Al suroriente de isla Margarita se evidencia un cambio en el régimen ecológico a partir del aumento de la temperatura por encima de los 2 °C después de 2005, impidiendo una recuperación de la sardina.

## AGRADECIMIENTOS

Se agradece a pescadores sardineros del Morro de Porlamar, por ayuda en muestreos (2002 a 2018) con el pescador Sr. Simplicio Rosal, que condujo la embarcación y colaboró en las colectas. El trabajo fue posible por investigaciones sobre la ecología costera en Margarita, financiadas por el Ministerio de Ciencia y Tecnología de Venezuela (Proyectos 2000-1372 y PEI 2011-1220), el Consejo de Investigación de la Universidad de Oriente (Proyectos 1364/2007 y 1667/2010) y hasta 2018 financiación personal. El Museo Marino de Margarita facilitó laboratorio. Se agradecen sugerencias de evaluadores.

catches, while the lowest values were recorded during the years of the sardine crisis.

During the 2002-2004 period, the lowest annual temperature averages were recorded (24.65 to 25.33 °C) along with plentiful sardine catches. Between 2005 and 2017, the annual average increased from 26.22 to 27.54 °C, coinciding with the sardine crisis. Nevertheless, the highest averages (27.26 and 27.54 °C) were recorded in 2016 and 2017, together with a relative increase in fishing.

With the sardine catches (2002-2018), moderate positive correlations (0.40) with high Chl a values were found, as well as moderate negative ones (-0.40) with temperatures above 25 °C. Southeast of Margarita Island, a change in the ecological regime is evidenced, stemming from a temperature increase of over ~ 2 °C after 2005, hindering the recovery of sardine.

## ACKNOWLEDGEMENTS

We would like to thank the sardine fishermen of Morro de Porlamar for their help during sampling (2002 to 2018) with fisherman Mr. Simplicio Rosal, who led the vessel and collaborated during collection. This work was made possible thanks to coastal ecology research in Margarita, which was funded by the Venezuelan Ministry of Science and Technology (projects 2000-1372 and PEI 2011-1220), the Research Council of Universidad de Oriente (projects 1364/2007 and 1667/2010), and personal funding until 2018. The Marine Museum of Margarita lent us their lab. We appreciate the suggestions made by the reviewers.

## BIBLIOGRAFÍA / LITERATURE CITED

- Aguirre, R. and O. Salmerón, 2015. Characterization of the western Caribbean Sea waters through *in vivo* chlorophyll fluorescence. *Rev. Mar. Cost.*, 7: 9-26.
- Andrade, C., E. Barton and C. Mooers. 2003. Evidence for an eastward flow along the Central and South American Caribbean coast. *J. Geophys. Res.*, 108 (C6): 3185-3196.
- Astor, Y., F. Müller-Karger and M. Scranton. 2003. Seasonal and interannual variation in the hydrography of the Cariaco Basin: implications for basin ventilation. *Cont. Shelf Res.*, 23: 125-144.
- Astor, Y., F. Müller-Karger, R. Bohrer, L. Tróccoli y J. García. 2004. Variabilidad estacional e interanual del carbono inorgánico disuelto y nutrientes en la fosa de Cariaco. *Mem. Soc. Cienc. Nat. La Salle*, 161-162: 235-252.
- Astor, Y., L. Guzmán, L. Troccoli, L. Lorenzoni y F. Müller-Karger. 2017. Síntesis de las tendencias de los parámetros oceanográficos y ópticos en la estación serie de tiempo CARIACO (enero 1996–diciembre 2013). *Mem. Fund. La Salle Cienc. Nat.*, 73(181-182): 81-101.
- Ballester, A. 1965. Tablas hidrográficas. *Mem. Soc. Cienc. Nat. La Salle*, 25(70-71-72): 39-138.
- Brenes Rodríguez, C., R. Benavides Morera y S. Loza Álvarez. 2017. Descripción de la distribución espacial de la clorofila *a*, temperatura y salinidad en la plataforma y el talud continentales del Caribe centroamericano. *Rev. Mar. Cost.*, 9 (1): 41-59.
- Cabrera, T. 1987. Análisis de las condiciones hidrográficas de bahía de Constanza, isla de Margarita, Venezuela. *Contr. Cient. Centro Invest. Cient.*, 13: 1-33.
- Cárdenas, J. 2003. Distribución y cuantificación de la biomasa íctica del mar nororiental venezolano, con énfasis especial en la sardina, determinadas por medios hidroacústicos: 401-423 p. En: Freón, P. y J. Mendoza (Eds.) *La sardina (Sardinella aurita)*, su medio ambiente y explotación en el oriente de Venezuela. IRD Editions, París. 549 p.
- Cárdenas, J. y A. Achury. 2002. Acústica pesquera de los recursos marinos del nororiente de Venezuela: evaluación y seguimiento espacio-temporal del stock de sardina (*Sardinella aurita* Valenciennes, 1847). *Mem. Soc. Cienc. Nat. La Salle*, 154: 39-54.
- Castellanos, P., R. Varela y F. Müller-Karger. 2002. Descripción de las áreas de surgencia al sur del mar Caribe examinadas con el sensor infrarojo AVHRR. *Mem. Soc. Cienc. Nat. La Salle*, 164: 55-76.
- Cellamare, M. y A. Gómez. 2007. Alimentación de la sardina *Sardinella aurita* (Clupeidae) en el sureste de la isla de Margarita, Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Ven.*, 46 (1): 23-36.
- Cervigón, F. y A. Gómez. 2018. Aportes a la ictiología de Venezuela obtenidos al norte de la península de Macanao (isla de Margarita) Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Ven.*, 57(1): 113-124.
- Cervigón, F., J.L. Marval y A. Gómez Gaspar. 2022. Crisis sardinera y afectación de las especies predatoras en Nueva Esparta, Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Ven.*, 61(2): 1-45.
- Ferraz, E. 1987. Productividad primaria en el golfo de Cariaco, Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Ven.*, 26(1 y 2): 87-110.
- Ferraz, E. 1989. Influencia de los factores físicos en la distribución vertical de la biomasa fitoplanctónica en el golfo de Cariaco, Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Ven.*, 28(1 y 2): 47-56.
- Franco Herrera, A., L. Castro and P. Tigreros. 2006. Plankton dynamics in the south-central Caribbean Sea: Strong seasonal changes in a coastal tropical system. *Caribb. J. Sci.*, 42(1): 24-38.
- Freón, P. y J. Mendoza. 2003. La sardina, su medio ambiente y explotación en el oriente de Venezuela. Síntesis: 25-165. En: Freón, P. y J. Mendoza (Eds.). *La sardina (Sardinella aurita)*: su medio ambiente y explotación en oriente de Venezuela. IRD Editions, París. 549 p.
- Freón, P., M. El Khattabi, J. Mendoza y R. Guzmán. 2003. Una estrategia reproductiva inesperada: el caso de *Sardinella aurita* de las costas de Venezuela y sus relaciones con la surgencia costera. 357-387. En: Freón, P. y J. Mendoza (Eds.). *La sardina (Sardinella aurita)*, su medio ambiente y explotación en el oriente de Venezuela. IRD Editions, París, 549 p.
- García Hoyos, L., A. Franco Herrera, J. Ramírez Barón y D. López Cerón. 2010. Dinámica océano-atmósfera y su influencia en la biomasa fitoplanctónica, en la zona costera del departamento del Magdalena, Caribe colombiano. *Bol. Invest. Mar. Cost.*, 39(2): 307-335.
- Gerlotto, F. y H. Ginés. 1988. Diez años de eointegración en Edimar referida a la sardina del oriente venezolano (*Sardinella aurita*). *Mem. Soc. Cienc. Nat. La Salle*, Suppl. 3(47): 311-324.
- Gómez, A. 1983. Pigmentos clorofílicos, producción primaria y abundancia planctónica en el canal de entrada a la laguna de La Restinga, Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Ven.*, 22(1-2): 43-63.
- Gómez, A. 1996. Causas de la fertilidad marina en el nororiente de Venezuela. *Interciencia*, 21(3): 140-146.
- Gómez, A. 2001. Recursos pesqueros: Caribe. *Invest. Cienc.*, 301: 36-38.
- Gómez, A. 2006. Caracterización ecológica del caladero de pesca más importante de Venezuela (Pampatar-La Isleta, isla de Margarita). *Mus. Mar. Margarita Inf. Final*, Fondo Nal. Invest. Cient. Técn. Ven. (Fonacit Proy. 2000001372). *Min. Cienc. Technol.*, Caracas. 648 p.
- Gómez, A. 2007. Producción primaria al sureste de la isla de Margarita, Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Ven.*, 46: 97-105.
- Gómez, A. 2015. Crisis de la pesca de sardina en Venezuela: abundancia de huevos de sardina *Sardinella aurita* en el este de Isla Margarita. Once años de estudio (2002-2013) y comentarios sobre muestreo, reproducción y desarrollo. *Bol. Inst. Oceanogr. Ven.*, 54: 95-108.
- Gómez, A. 2016. Densidad de huevos de sardina *Sardinella aurita*, abundancia de zooplancton e hidrografía en la península de Araya y sur de isla Margarita, Venezuela. *Bol. Invest. Mar. Cost.*, 45: 57-72.
- Gómez, A. 2018a. Análisis del manejo de la crisis de sardina *Sardinella aurita* en Venezuela y comentario sobre artes de pesca y estadísticas. *Bol. Invest. Mar. Cost.*, 47: 85-106.
- Gómez, A. 2018b. Crisis de la pesca de sardina en Venezuela: posible causa un cambio de régimen. *Bol. Inst. Oceanogr. Ven.*, 57: 70-82.
- Gómez, A. 2019. Variación a largo término (2002-2016) en la densidad y composición del mesozooplancton indica cambio de régimen en isla Margarita (Venezuela). *Bol. Invest. Mar. Cost.*, 48: 65-87.
- Gómez, A. 2022. Nueve décadas de explotación de sardina *Sardinella aurita* en Venezuela, revisión crítica. *Bol. Invest. Mar. Cost.*, 51(1): 171-192.
- Gómez, A. y A. Acero P. 2020. Comparación de las surgencias de la Guajira colombiana y del oriente venezolano. *Bol. Invest. Mar. Cost.*, 49: 131-172.



- Gómez, A. y A. Barceló. 2014. Crisis de la pesca de sardina en Venezuela: hidrografía y nutrientes al este de la isla de Margarita, una década de estudio (2003-2012). Bol. Inst. Oceanogr. Ven., 53: 185-203.
- Gómez, A. y J. Chanut. 1988. Variación estacional de variables ecológicas en la bahía de Charagato, isla de Cubagua, Venezuela. Mem. Soc. Cienc. Nat. La Salle 48 (3): 73-104.
- Gómez, A. y W. González. 2008. Captura récord de sardina *Sardinella aurita* en la isla de Margarita, Venezuela. Mem. Fund. La Salle Cienc. Nat., 169: 135-142.
- Gómez, A. y J. Pérez. 2021. La sardina *Sardinella aurita* Valenciennes, 1847. Ciclo de vida en Venezuela. Bol. Inst. Oceanogr. Ven., 60: 32-56.
- Gómez, A., E. Izaguirre y O. Gómez. 2008. Ecología de caladeros, aspectos biológicos y pesca (2003-2006) de sardina *Sardinella aurita* (Pisces: Clupeidae) en Nueva Esparta, Venezuela. Bol. Inst. Oceanogr. Ven., 47: 113-128.
- Gómez, A., A. Barceló y E. Mata. 2012. Condiciones hidrográficas (2007-2009) al sur de isla Margarita y Península de Araya como indicio de disminución de la fertilidad regional y posible afectación del recurso sardinero venezolano. Bol. Inst. Oceanogr. Ven., 51: 173-186.
- Gómez, A., E. Mata y O. Gómez. 2014. Crisis de la pesca de sardina en Venezuela: variación de la biomasa del fitoplancton en el este de Margarita, una década de estudio (2003-2012). Bol. Inst. Oceanogr. Ven., 53: 25-36.
- Gómez, A., E. Mata y A. Barceló. 2016. Ecología costera al sureste de isla Margarita, Venezuela (abril 2012–mayo 2014). Bol. Invest. Mar. Cost., 45: 269-288.
- González, E. 1989. Producción primaria del fitoplancton y caracterización fisicoquímica de las aguas del cayo Dos Mosquises, Los Roques, Venezuela. Bol. Inst. Oceanogr. Venez. 51(2): 173-186.
- González, F., E. Zoppi y E. Montiel. 2006. Productividad primaria del fitoplancton en la bahía de Mochima, Venezuela. Invest. Mar. Valparaíso, 34(2): 37-45.
- González, W., N. Eslava, L. Troccoli y F. Guevara. 2016. Análisis de la pesquería artesanal de sardina (*Sardinella aurita*) en Venezuela. Tecnocienc. Chihuahua, 10: 81-89.
- Guzmán, R. y G. Gómez. 2000. Crecimiento, mortalidad y patrón de reclutamiento de *Sardinella aurita* en nororiente de Venezuela. Zootecn. Trop., 18: 129-144.
- Keerthi, M., C. Prend, O. Aumont and M. Levy. 2022. Annual variations in phytoplankton biomass driven by small-scale physical processes. Nat. Geosci. 15 (12): 1027-1033.
- Lorenzoni, L., R. Varela, D. Rueda, F. Müller-Karger, J. Rojas, L. Guzmán, Y. Astor y E. Montes. 2017. Cambios espaciales y estacionales en la hidrografía y biogeoquímica de la región de la Fosa de Cariaco. Mem. Fund. La Salle Cienc. Nat., 74 (181-182): 103-124.
- Mandelli, E. and E. Ferraz. 1982. Primary production and phytoplankton dynamics in a tropical inlet, Gulf of Cariaco, Venezuela. Inst. Rev. Hydrobiol., 67(1): 65-85.
- Margalef, R. 1961. Hidrografía y fitoplancton de un área marítima de la costa meridional de Puerto Rico. Inv. Pesq., 18: 33-96.
- Margalef, R. 1965. Composición y distribución del fitoplancton. En: Estudios sobre el ecosistema pelágico del N.E. de Venezuela. Mem. Soc. Cienc. Nat. La Salle 25 (70, 71, 72): 139-206.
- Margalef, R. 1980. La biosfera entre la termodinámica y el juego. Omega, Barcelona. 236 p.
- Marín, B., C. Lodeiros, D. Figueroa y B. Márquez. 2004. Distribución vertical y abundancia estacional del microzooplancton y su relación con los factores ambientales en Turpialito, golfo de Cariaco, Venezuela. Rev. Cient. FCV-LUZ, 14(2): 133-139.
- Marval, J.L. y F. Cervigón. 2009. Actividad pesquera en el Estado Nueva Esparta. Fund. Mus. Mar, FUDECI, Acad. Cienc. Fís., Mat. Nat. Ven. ExLibris, Caracas. 123 p.
- Mendoza, J. 2015. Rise and fall of Venezuela industrial and artisanal marine fisheries: 1950-2010. Fish. Centre. Univ. British Columbia. Working Paper Ser. #2015-27, 15 p.
- Moigis, A. 1986. Variación de la producción primaria del fitoplancton en el golfo y en fosa de Cariaco, Venezuela. Bol. Inst. Oceanogr. Ven., 25(1-2): 115-126.
- Morris, M., A. Smith and H. Glover. 1981. Products of photosynthesis in phytoplankton off the Orinoco River and the Caribbean Sea. Limnol. Oceanogr., 26(6): 1034-1044.
- Müller-Karger, F. and R. Aparicio. 1994. Mesoscale processes affecting phytoplankton abundance in the southern Caribbean Sea. Cont. Shelf Res., 14, 199-221.
- Müller-Karger, F. y R. Varela. 1988. Variabilidad de la biomasa del fitoplancton en aguas superficiales del mar Caribe: Una perspectiva desde el espacio con el CZCS. Mem. Soc. Cienc. Nat. La Salle, 48(3): 179-201.
- Müller-Karger, F., C. McClain, T. Fisher, W. Esaias and R. Varela. 1989. Pigment distribution in the Caribbean Sea: Observations from space. Prog. Oceanogr., 23, 23-64, 1989.
- Müller-Karger, F., R. Varela, R. Thunell, M. Scantron, G. Taylor, J. Capelo, Y. Astor, E. Tappa, J. Akl y H. Tung-Yuan. 2004. Características de la fosa de Cariaco y su importancia desde el punto de vista oceanográfico. Mem. Soc. Cienc. Nat. La Salle 161-162: 215-234.
- Odrozola, A., R. Varela, Ch. Hu, Y. Astor, L. Lorenzoni and F. Müller-Karger. 2007. On the absorption of light in the Orinoco River plume. Cont. Shelf Res., 27: 1447-1464.
- Okuda, T. 1975. Características hidroquímicas del golfo de Santa Fe y áreas adyacentes. Bol. Inst. Oceanogr. Ven., 14 (2): 251-268.
- Okuda, T. 1978. Condiciones hidroquímicas de las aguas superficiales de la fosa de Cariaco y áreas adyacentes. FAO Fish. Rep., 200: 349-362.
- Okuda, T. 1981. Análisis hidroquímicos de la bahía de Pozuelo y sus áreas adyacentes, Venezuela. Bol. Inst. Oceanogr. Ven., 20(1 y 2): 11-22.
- Orfila A, C. Urbano-Latorre, J. Sayol, S. González-Montes, A. Cáceres-Euse, I. Hernández-Carrasco and Á. Muñoz. 2021. On the impact of the Caribbean counter current in the Guajira upwelling system. Front. Mar. Sci. 8:626823.
- Pinckney, J., C. Benítez, R. Thunell, F. Müller, L. Lorenzoni, L. Troccoli and R. Varela. 2015. Phytoplankton community structure and depth distribution changes in the Cariaco Basin between 1996 and 2010. Deep-Sea Res. Part I, 101: 27-37.
- Pineda, J. y A. Aguado. 1980. Variación mensual de la composición química del mejillón *Perna perna* (L.) cultivado y las condiciones ambientales de la bahía del Guamache, isla de Margarita, Venezuela. Bol. Inst. Oceanogr. São Paulo, 29(2): 305-311.



- R Core Team. 2020. R: A Language and Environment for Statistical Computing, R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL: <https://www.R-project.org/>.
- Rivas Rojas, T., J. Díaz, L. Troccoli, L. Charzeddine, S. Subero y A. Márquez. 2007. Variación diaria de algunas variables físico-químicas y de la biomasa del fitoplancton en una playa tropical, Cumaná, estado Sucre, Venezuela. Bol. Inst. Oceanogr. Ven., 46(1): 13-21.
- Robles Jarero, E. and M. Pérez Peña. 2021 Estimation of the phytoplankton biomass in Bahía Manzanillo, Colima (2016-2017). ECORFAN-J. Ecuador, (15): 30-36.
- Rodríguez Centeno, M., J. Díaz Ramos y L. Charzeddine. 2010. Biomasa y abundancia del fitoplancton en la isla La Tortuga, Dependencia Federal, Venezuela. Bol. Inst. Oceanogr. Ven., 49(1): 77-86.
- Rueda, D. 2012. On the spatial and temporal variability of upwelling in the southern Caribbean Sea and its influence on the ecology of phytoplankton and of Spanish sardine (*Sardinella aurita*). Ph.D. Thesis Univ. South Florida, USA. 168 p.
- Rueda-Roa, D. and F. Müller-Karger. 2013. The southern Caribbean upwelling system: Sea surface temperature, wind forcing and chlorophyll concentration patterns, Deep Sea Res. Part I Oceanogr. Res. Pap., 78: 102–114. <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2013.04.008>
- Rueda Roa, D., J. Mendoza, F. Müller-Karger, J. Cárdenas, A. Achury and Y. Astor. 2017. Spatial variability of Spanish sardine (*Sardinella aurita*) abundance as related to the upwelling cycle off the southeastern Caribbean Sea. PLoS One, 12(6): e0179984.
- Strickland, J. and T. Parsons. 1972. Practical handbook of seawater analysis. Bull. Fish. Res. Bd. Can., 167: 310 p.
- Stromme, T. y G. Saetersdal. 1989. Prospecciones de los recursos pesqueros de las áreas de la plataforma entre Surinam y Colombia, 1988. Final Report Surveys R/V Dr. F. Nansen. NORAD/UNDP/FAO. Inst. Mar. Res., Bergen, Noruega. 145 p.
- Taylor, G., F. Müller-Karger, R. Thunell, M. Scranton, Y. Astor, R. Varela, L. Troccoli, L. Lorenzoni, K. Fanning, S. Haned and O. Doherty. 2012. Ecosystem responses in the southern Caribbean Sea to global climate change. PNAS, 109 (47): 19315-19320.
- Varela, R., F. Carvajal y F. Müller-Karger. 2003. El fitoplancton en la plataforma nororiental de Venezuela: 263-294. En: Freón, P. y J. Mendoza (Eds.). La sardina (*Sardinella aurita*), medio ambiente y explotación en el oriente de Venezuela. IRD Editions, París. 549 p.
- Walsh, J., D. Dieterle, F. Müller-Karger, R. Bohrer, W. Paul, R. Varela, R. Aparicio, R. Díaz, R. Thunell, G. Taylor, M. Scranton, K. Fanning and E. Peltzer. 1999. Simulation of carbon-nitrogen cycling during spring upwelling in the Cariaco Basin. J. Geophys. Res., 104 (C4): 7807-7825.
- Wüst, G. 1964. Stratification and circulation in the Antillean Caribbean Basins. Part I. Columbia Univ.

