



## Variación a largo término (2002-2016) en la densidad y composición del mesozooplankton indica cambio de régimen en isla Margarita (Venezuela).

### Long-term variation (2002-2016) in mesozooplankton density and composition indicates a regime change on Margarita Island (Venezuela).

*Alfredo Gómez Gaspar*

*Museo Marino de Margarita & Universidad de Oriente (Nueva Esparta) Venezuela. agomezgaspar@yahoo.com*

#### RESUMEN

En el este de isla Margarita (Venezuela) durante 15 años (2002 a 2016) se estudió la densidad y composición del mesozooplankton en dos estaciones fijas a cinco millas de la costa. Un total de 655 muestras se colectaron utilizando cada 15 días una red con diámetro de 1.7 m y longitud de 3.5 m (apertura de malla de 400 micras) arrastrada horizontalmente a profundidad de 10 a 15 m durante 20 minutos. La abundancia de 21 grupos planctónicos se estimó por su densidad ( $\text{ind}/\text{m}^3$ ) mediante conteo directo. En 13 grupos: copépodos, cladóceros, sergestidos *Lucifer*, zoeas de brachiura, chaetognatos, larvas de moluscos, larvas de cirripedio, mysis de peneidos, pterópodos y en el plancton gelatinoso (salpas, apendicularias, medusas, sifonóforos) se encontraron menores valores de densidad anual y de representación durante los períodos 2002-2004 y 2014-2016 mientras que en el período 2005-2013 sus valores fueron notoriamente mayores. Los huevos de sardina se apartan de la tendencia indicada, pues fueron más abundantes en 2002-2004 y 2014-2016 y tuvieron menor densidad y representación entre 2005 y 2013. La mayor abundancia de 13 grupos del mesozooplankton sugiere que ocurrió un cambio de régimen que afectó los servicios del ecosistema como la pesca de sardina, generando crisis pesquera durante aproximadamente 10 años.

**PALABRAS CLAVE:** Zooplankton, Abundancia, Composición, Cambio régimen, Venezuela.

#### ABSTRACT

In the east of Margarita Island (Venezuela), the composition and density of mesozooplankton were studied for 15 years (2002 to 2016) in two fixed stations five miles from the coast. Samples (total 655) collected biweekly by hauls using net with a diameter of 1.7 m and a length of 3.5 m (mesh size of 400 microns) towed horizontally at a depth of 10 to 15 m for 20 minutes. The abundance of the main planktonic groups (21) was estimated by their density ( $\text{ind}/\text{m}^3$ ) by direct counting. In 13 groups: copepods, cladocerans, sergestoids *Lucifer*, brachyurans zoea, chaetognaths, mollusk larvae, cirripede larvae, penaeid mysis, pteropods and in the gelatinous plankton (salps, appendicularians, jellyfish, siphonophores) during the periods 2002-2004 and 2014-2016, lower values of annual density and representation were found, while in 2005-2013 the values were notoriously higher. The sardine eggs deviate from the indicated trend, since they were more abundant in years 2002-2004 and 2014-2016 and were lower in density between 2005 and 2013. This trend was more notable in its representation (%) in mesozooplankton. Due to the greater abundance of 13 zooplankton groups and their total density, it is confirmed that a regime shift occurred affecting ecosystem services such as sardine fishing, generating an approximately 10-year long crisis.

**KEYWORDS:** Zooplankton, Abundance, Composition, Regimen shift, Venezuela.

## INTRODUCCIÓN

En el zooplancton, las series de tiempo a largo término (>10 años) aportan información para la comprensión del ecosistema pelágico y permite comparaciones para evaluar cambios y determinar posibles causas de las variaciones temporales (Richardson, 2008; Church *et al.*, 2013). Para describir las diferentes configuraciones de poblaciones, comunidades o el ecosistema y por lo tanto sus variaciones se utilizan las palabras “cambios de régimen” que son indicados por las modificaciones en composición y abundancia del zooplancton (Möllman *et al.*, 2015), en consecuencia el cambio de régimen ecológico es la variación en la estructura comunitaria y/o en especies que se mantienen algún tiempo (Sheffer y Carpenter, 2003).

En el pélagos de la zona fótica es fundamental la importancia trófica del plancton (Roemmich y McGowan, 1995; Beaugrand, 2015), que además responde rápido a los cambios ambientales, en especial el zooplancton, que se considera indicador de efectos climáticos (Hays *et al.*, 2005), lo cual se explica porque en las aguas superficiales la temperatura afecta la fisiología del plancton, su crecimiento, la talla y el tiempo intergeneracional (Peters, 1983; Mauchline, 1998); además la turbulencia del viento altera el comportamiento individual, el metabolismo y las relaciones tróficas (Mackenzie y Legget, 1991; Margalef, 1997; Alcaraz, 1997), en consecuencia el clima impacta todo el ecosistema.

La abundancia de grupos del plancton, su diversidad y ensamble de especies informan del estado del ecosistema pelágico (Beaugrand, 2005) mejor que las variables físicas (Perry *et al.*, 2004). Los cambios ambientales causan modificaciones en el zooplancton (Mackas *et al.*, 2001; Beaugrand y Reid, 2003) e indican cambio de régimen (De Young *et al.*, 2008; Scheffer, 2009; Mölmann y Diekmann, 2012; Möllman *et al.*, 2015) lo que se presenta en todo el mundo (Hare y Mantua, 2000; Oguz *et al.*, 2003; Peterson y Schwing, 2003; Alheit y Niquen, 2004; Cury y Shannon, 2004; Alheit *et al.*, 2005; Weijerman *et al.*, 2005; Kasai y Ono, 2007). La modificación del ecosistema no siempre es acusada, sino que puede ser leve y/o persistente, con variación en la retroalimentación y cambios notables en los servicios (Rocha *et al.*, 2015), como puede ser el colapso de las pesquerías (Worm *et al.*, 2006; Jiao, 2009).

La sardina *Sardinella aurita* está incluida en los peces denominados “pequeños pelágicos” de notable importancia trófica porque son el alimento de peces predadores, aves y mamíferos (Cury *et al.*, 2000; Pikitch *et al.*, 2014). Abundan

## INTRODUCTION

In zooplankton, long-term time series (>10 years) provide information on how to understand the pelagic ecosystem and allow comparisons to assess changes and determine possible causes of time variations (Richardson, 2008; Church *et al.*, 2013). To describe the different configurations of populations, communities or the ecosystem and thus their variations, the terms "regime change" is used to indicate the modifications in zooplankton composition and abundance (Möllman *et al.*, 2015). As such, the change of ecological regime refers to the variation in the community and/or in species structure that are maintained for some time (Sheffer and Carpenter, 2003).

In the pelages of the photic zone, the trophic importance of plankton is fundamental (Roemmich and McGowan, 1995; Beaugrand, 2015), and it responds quickly to environmental changes, especially zooplankton, which is considered an indicator of climatic effects (Hays *et al.*, 2005)- This explains why the temperature in surface waters affects plankton physiology, growth, height and intergenerational time (Peters, 1983; Mauchline, 1998). Furthermore, wind turbulence alters individual behavior, metabolism and trophic relationships (Mackenzie and Legget, 1991; Margalef, 1997; Alcaraz, 1997), resulting in climate impacting the entire ecosystem.

The abundance of plankton groups, their diversity and species assemblage report the state of the pelagic ecosystem (Beaugrand, 2005) better than the physical variables do (Perry *et al.*, 2004). Environmental changes cause changes in zooplankton (Mackas *et al.*, 2001; Beaugrand and Reid, 2003) and indicate regime change (De Young *et al.*, 2008; Scheffer, 2009; Mölmann and Diekmann, 2012; Möllman *et al.*, 2015) as presented worldwide (Hare and Mantua, 2000; Oguz *et al.*, 2003; Peterson and Schwing, 2003; Alheit and Niquen, 2004; Cury and Shannon, 2004; Alheit *et al.*) Ecosystem modification is not always pronounced, but may be mild and/or persistent, with variation in feedback and notable changes in services (Rocha *et al.*, 2015), such as the collapse of fisheries (Worm *et al.*, 2006; Jiao, 2009).

The *Sardinella aurita* sardine is included in the group of so-called "small pelagic" fish of notable trophic importance as food for predatory fish, birds, and mammals (Cury *et al.*, 2000; Pikitch *et al.*, 2014). It abounds in the upwelling ecosystems where it consumes plankton (Nikolioudakis *et al.*, 2015). It is an omnivorous species

en los ecosistemas de surgencia en donde consumen el plancton (Nikolioudakis *et al.*, 2015). Son especies omnívoras que cambian de alimentación particulada a filtradora (James, 1987; Van der Lingen *et al.*, 2006; Garrido *et al.*, 2007), tienen ciclo de vida corto y sus poblaciones presentan acusadas fluctuaciones temporales como respuesta rápida a modificaciones en las condiciones ambientales (Alheit *et al.*, 2009; Deyle *et al.*, 2013).

El recurso pesquero más importante en Venezuela es la sardina *S. aurita*, explotada por 90 años. Su pesquería comenzó en 1927 (Guzmán *et al.*, 2003) y en 1934 su procesamiento (enlatado) en isla Margarita (Gómez *et al.*, 2008, 2014; Gómez, 2018). En 2003-2004 la captura nacional fluctuó alrededor de 200000 toneladas, en 2005 disminuyó apreciablemente comenzando una crisis sardinera con duración aproximada de 10 años porque en 2016 las capturas tuvieron relativa recuperación alcanzando 100000 toneladas (Insopesca inf. pers.). Se pesca en el nororiente del país (estados Sucre y Nueva Esparta), en este último, a comienzos de siglo, las capturas fueron 100000 toneladas y disminuyeron 50% en 2005 y 92% en 2006 (Gómez, 2006; Gómez *et al.*, 2008) continuaron declinando los años subsiguientes (Gómez, 2015) hasta el 2016 cuando se pescaron más de 42000 toneladas (Aprosardine., com. pers.). La crisis sardinera se atribuye a los pescadores por la sobrepesca (González *et al.*, 2007; Rueda, 2012; Mendoza, 2015), pero desde su inicio citan causas ecológicas (Gómez, 2006, 2007; Gómez *et al.*, 2008) y disminuyó la fertilidad regional (Taylor *et al.*, 2012; Gómez and Barceló, 2014; Gómez *et al.*, 2014, 2012) afectando la población sardinera, como ha ocurrido en otras áreas marinas con recursos de peces pequeños pelágicos.

El este de isla Margarita, es una importante área de captura del principal recurso pesquero venezolano, pero desde 2005 la pesca decayó marcadamente, iniciándose una crisis sardinera. En consideración que este recurso se alimenta de plancton, se consideró de importancia estudiar la densidad y la composición del mesozooplankton a largo término (15 años), lo cual permitirá una mejor comprensión de la ecología regional.

## ÁREA ESTUDIO

La región nororiental de Venezuela (Figura 1) incluye los estados Sucre y Nueva Esparta, éste último formado por las islas Margarita, Coche y Cubagua. Es la región marina más productiva del mar Caribe (Gómez, 1996, 2001; Rueda, 2012) principalmente durante los primeros meses del año por la surgencia de aguas subtropicales, siendo objeto de numerosas

that changes from particulate-feeding to filter-feeding (James, 1987; Van der Lingen *et al.*, 2006; Garrido *et al.*, 2007), has a short life cycle, and its populations have marked temporal fluctuations as a rapid response to changes in environmental conditions (Alheit *et al.*, 2009; Deyle *et al.*, 2013).

The most important fishing resource in Venezuela is the *S. aurita* sardine, which has been exploited for 90 years. Its capture began in 1927 (Guzmán *et al.*, 2003) and in 1934; it began to be processed (canned) on Margarita Island (Gómez *et al.*, 2008, 2014; Gómez, 2018). In 2003-2004, the national catch fluctuated around 200,000 tons. In 2005, it decreased appreciably giving rise to a sardine crisis lasting approximately 10 years, until, in 2016, the catches showed a relative recovery, reaching 100,000 tons (Insopesca inf. pers.). It is fished in the northeast of the country in Sucre and Nueva Esparta, in the latter of which, catches were 100,000 tons at the beginning of the century, decreasing by 50% by 2005 and 92% by 2006 (Gómez, 2006; Gómez *et al.*, 2008) and continuing to decline in subsequent years (Gómez, 2015) until 2016 when around 42,000 tons were fished (Aprosardina. com. pers.). The sardine crisis is attributed to fishing communities for overfishing (González *et al.*, 2007; Rueda, 2012; Mendoza, 2015), but ecological causes have been alluded to since the beginning of the crisis (Gómez, 2006, 2007; Gómez *et al.*, 2008). Also, regional fertility decreased (Taylor *et al.*, 2012; Gómez and Barceló, 2014; Gómez *et al.*, 2014, 2012) affecting the sardine population, as has occurred in other marine areas with small pelagic fish resources.

The east of Margarita Island is an important area of capture for the main Venezuelan fishing resource, but since 2005, fishing has declined sharply, initiating a sardine crisis. Considering that this resource feeds on plankton, it was considered important to study the long-term density and composition of mesozooplankton (15 years), in order to better understand the regional ecology.

## STUDY AREA

The northeastern region of Venezuela (Figure 1) includes the states of Sucre and Nueva Esparta, the latter formed by the islands Margarita, Coche, and Cubagua. It is the most productive marine region of the Caribbean Sea (Gómez, 1996, 2001; Rueda, 2012) mainly during the first months of the year due to the upwelling of subtropical waters, which, in turn, are the object of numerous oceanographic

investigaciones oceanográficas (Gómez y Barceló, 2014). La isla Margarita se localiza en el centro de la surgencia regional (Gómez, 1996), está rodeada por aguas con excepcional productividad que originan una considerable riqueza pesquera (Margalef, 1965; Gómez, 2001).

## MATERIALES Y METODOS

Desde mediados de 2002 a diciembre de 2016 quincenalmente se visitaron dos estaciones (Figura 1) localizadas a cinco millas de la costa oriental de Margarita ( $11^{\circ} 03' 19''$  N -  $63^{\circ} 45' 53''$  W y  $10^{\circ} 52' 13''$  N -  $63^{\circ} 50' 29''$  W), en ambas la profundidad alcanza los 30 m. Los muestreos se hicieron entre 5:30 y 10 pm utilizando red con diámetro de 1,7 m y longitud de 3,5 m (abertura de malla de 400 micras) arrastrada horizontalmente a profundidad de 10-15 m durante 20 minutos. Se estimó que en cada arrastre se filtró un volumen aproximado de  $650 \text{ m}^3$  de agua (según distancia recorrida por la embarcación); los primeros años se utilizó un contador de flujo que verificó relativa constancia en el volumen por tiempo de arrastre y por marcas de campo precisas, por lo cual todos fueron ajustados a igual volumen nominal. Esta situación es frecuente en series de tiempo de larga duración como la conocida WEC (occidente del canal inglés) aguas afuera de Plymouth, iniciada a comienzos del siglo XX (Blackett *et al.*, 2014). Las muestras se conservan (formol 5%) en el Museo Marino de Margarita. Con fraccionador de plancton Folsom la muestra se subdividió en dos partes, una para estimar la composición y densidad de los principales grupos del zooplancton mediante conteo al microscopio estereoscópico (Zeiss M7) observando al menos el 10% de la submuestra de volumen conocido y extraída con pipeta Stempel, según pautas generales (Boltovskoy, 1981). Con la otra mitad de muestra se determinó la abundancia total (densidad, volumen sedimentado y peso seco) del zooplancton que constituye trabajo en proceso. Los resultados fueron comparados mediante análisis de varianza multifactorial y con la prueba de rangos múltiples se determinó homogeneidad de grupos de años. Se utilizó el programa estadístico Statgraphics®, se aplicó el cociente del cuadrado de la variación sobre promedio total como prueba de normalidad, en un caso se hizo transformación logarítmica ( $\log n+1$ ). Se excluyeron los anfípodos por su escasa aparición en los muestreos.

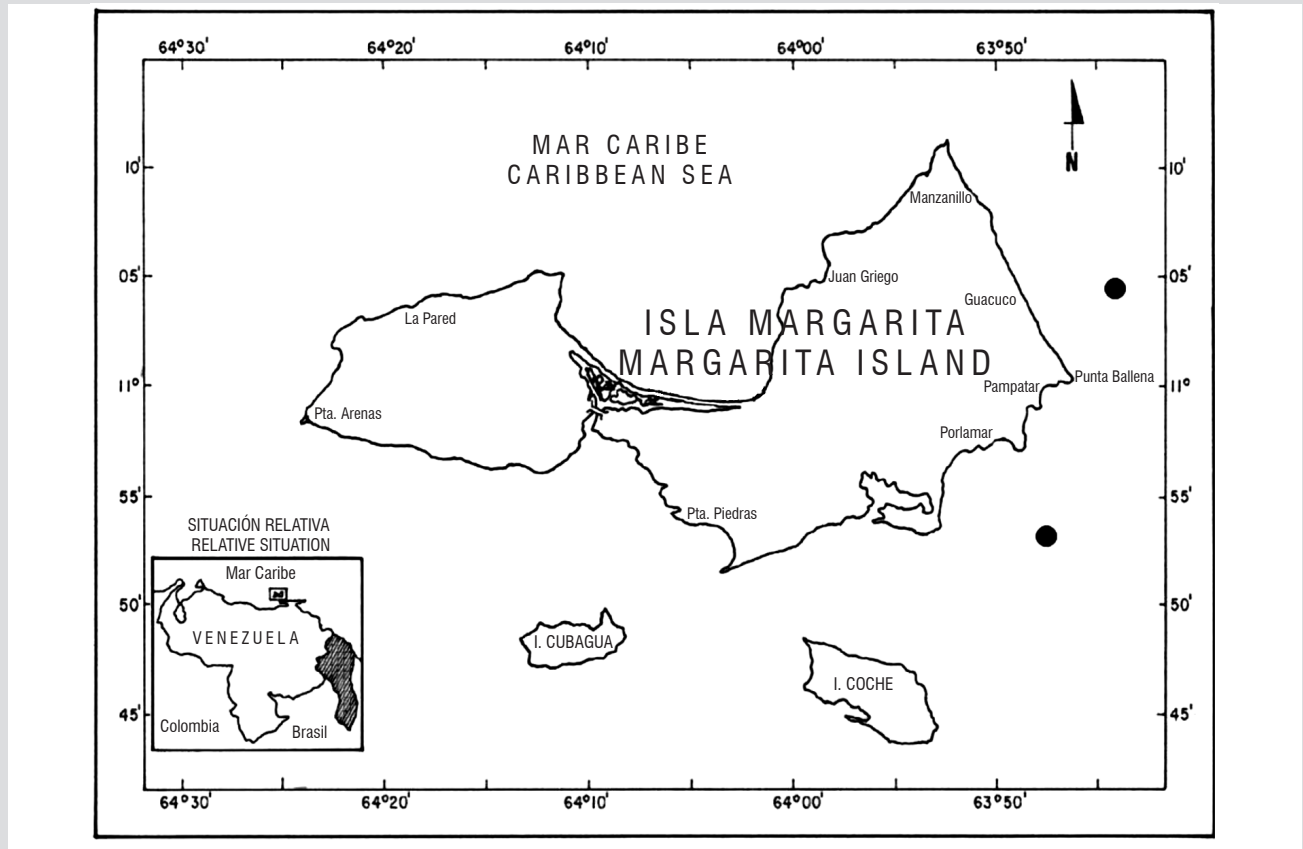
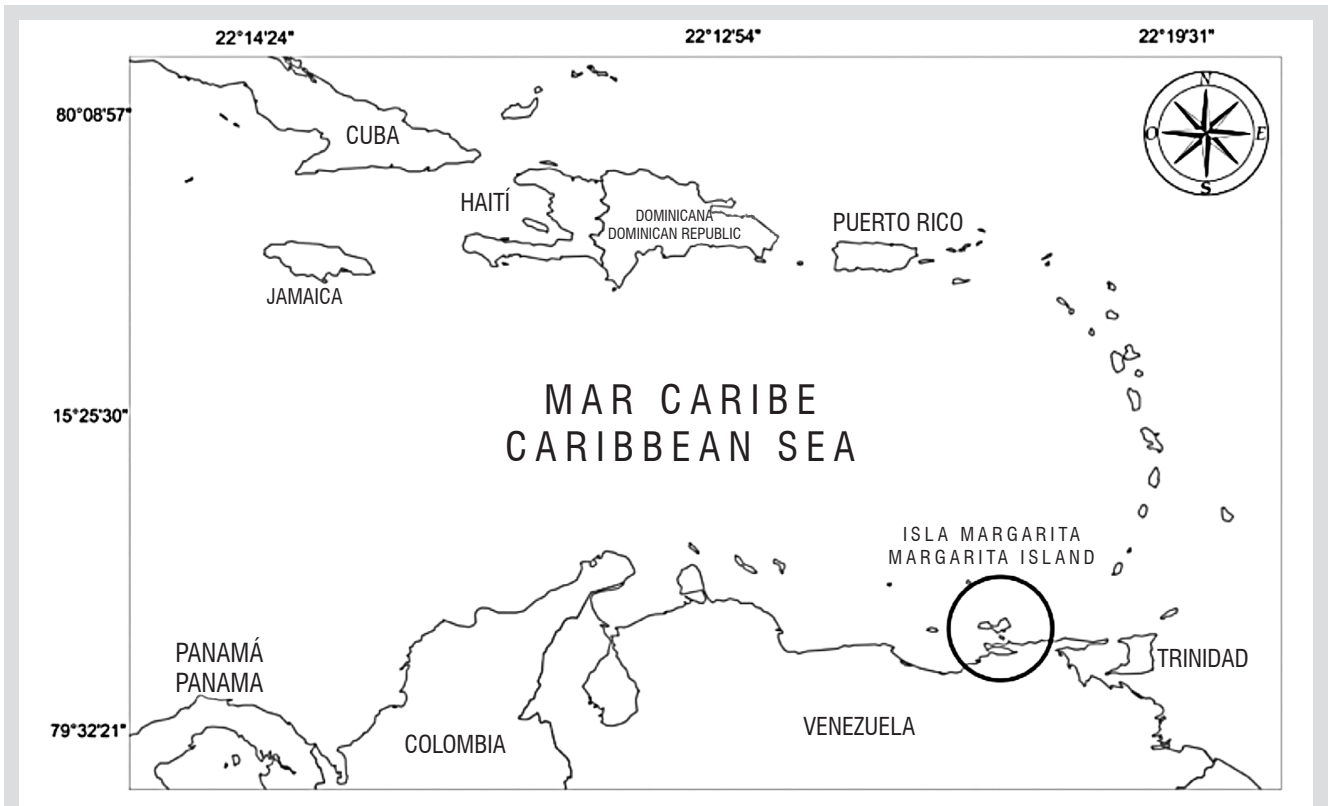
investigations (Gómez and Barceló, 2014). Margarita Island is located in the center of the regional upwelling (Gómez, 1996); it is surrounded by waters with exceptional productivity that give rise to a considerable fishing wealth (Margalef, 1965; Gómez, 2001).

## MATERIALS AND METHODS

From mid-2002 to December 2016, two stations (Figure 1) located five miles off the eastern coast of Margarita ( $11^{\circ} 03' 19''$  N -  $63^{\circ} 45' 53''$  W y  $10^{\circ} 52' 13''$  N -  $63^{\circ} 50' 29''$  W), both with depths of up to 30 m were visited biweekly.

Samples were taken between 5:30 and 10 pm by hauls using net with a diameter of 1.7 m and a length of 3.5 m (mesh size of 400 microns) towed horizontally at a depth of 10 to 15 m for 20 minutes. It was estimated that an approximate volume of  $650 \text{ m}^3$  of water was filtered in each trawl (depending on the distance travelled by the vessel). In the first years, a flow meter was used to confirm relative constancy in the volume by trawl time and by precise field marks, for which all were adjusted to the same nominal volume. This situation is frequent in long time series such as the well-known WEC (West English Channel) off Plymouth, dating back to the early 20th century (Blackett *et al.*, 2014). The samples are kept (in 5% formol) in the Margarita Marine Museum.

Using a Folsom plankton fractionator, the sample was subdivided into two parts. One was used to estimate the composition and density of the main zooplankton groups by means of a stereoscopic microscope (Zeiss M7), observing at least 10% of the known volume sub-sample extracted with a Stempel pipette, according to general guidelines (Boltovskoy, 1981). The other half of the sample was used to determine the total abundance (density, sedimented volume and dry weight) of zooplankton in the process. The results were compared by means of multivariate analysis and a Multiple Range Test and homogeneity of groups of years was determined. The statistical program Statgraphics® was used. The quotient of the square of the variation on total average was applied as a normality test. In one case, logarithmic transformation was performed ( $\log n+1$ ). Amphipods were excluded due to their low occurrence in the samples.



**Figura 1.** Nororiente de Venezuela (O) y Estaciones de muestreo (●) al este de isla Margarita.

**Figure 1.** Northeast Venezuela (O) and Sampling Stations (●) east of Margarita Island.



## RESULTADOS

Los muestreos fueron realizados durante 15 años (2002-2016), se analizaron 655 muestras de mesozooplankton. El análisis de varianza multifactorial simple y con datos transformados indicó diferencia estadística significativa entre los años de estudio ( $p < 0,01$ ), pero no entre las estaciones, por lo cual se analizaron en conjunto. En 21 grupos del zooplankton se cuantificó la densidad ( $\text{ind}/\text{m}^3$ ) y la representación porcentual en la composición general, así como el promedio anual y error estándar. En la Tabla 1 se muestra el promedio y Anova entre los años.

### Abundancia de principales grupos

**Copépodos:** la densidad promedio anual varió entre 4,53 y 56,27  $\text{ind}/\text{m}^3$  (total  $26,47 \pm 2,54$ ); en años 2002-2004 y 2014-2016 se encontraron menores promedios anuales (4,53 a 10,29  $\text{ind}/\text{m}^3$ ) pero más elevados (18,80 a 56,27  $\text{ind}/\text{m}^3$ ) en el período 2006 a 2013 (Tabla 1); esta tendencia interanual es general en la mayoría de grupos estudiados y se muestra en la Figura 2A. Además, la prueba de rangos múltiples verifica que los años 2002, 2003, 2004, 2013, 2014, 2015 y 2016 forman un grupo con los menores promedios; 2005 y 2012 fueron años de quiebre de la tendencia, y otro grupo formado por años 2006, 2007, 2008, 2009, 2010 y 2011 con promedios mayores. Con relación a la representación en el zooplankton, el promedio anual varió entre 13,73 y 34,48 % (total  $22,71 \pm 0,80$ ); en 2002-2004 y 2014-2016 se calcularon menores promedios (hasta 23,90%) mientras que entre 2006 y 2013 fueron más elevados (hasta 34,48%).

**Cladóceros *Penilia*:** la densidad promedio anual fluctuó entre 1,23 y 57,47  $\text{ind}/\text{m}^3$  (total  $20,92 \pm 3,48$ ); en años 2002-2005 y 2014-2016 se encontraron menores promedios (hasta 18,06  $\text{ind}/\text{m}^3$ ) y mayores (hasta 57,47) entre 2006 y 2013 (Tabla 1), la tendencia se observa en Figura 2B. La prueba de rangos múltiples verifica que 2003, 2005, 2014, 2015 y 2016 forman un grupo con menores promedios y otro grupo 2002, 2004, 2006, 2007, 2008, 2009, 2010, 2011, 2012 y 2013 con valores mayores. La representación anual en el zooplankton osciló entre 6,12 y 17,66 % (total  $12,56 \pm 1,02$ ).

**Cladóceros *Podon*:** la densidad promedio anual osciló entre 1,03 y 11,50  $\text{ind}/\text{m}^3$  (total  $6,74 \pm 0,77$ ); en 2002-2004 y 2014-2016 se calcularon menores promedios (hasta 5,92  $\text{ind}/\text{m}^3$ ) y más elevados (hasta 11,50) entre 2006 y 2013 (Tabla 1), la tendencia se observa en Figura 2C. La

## RESULTS

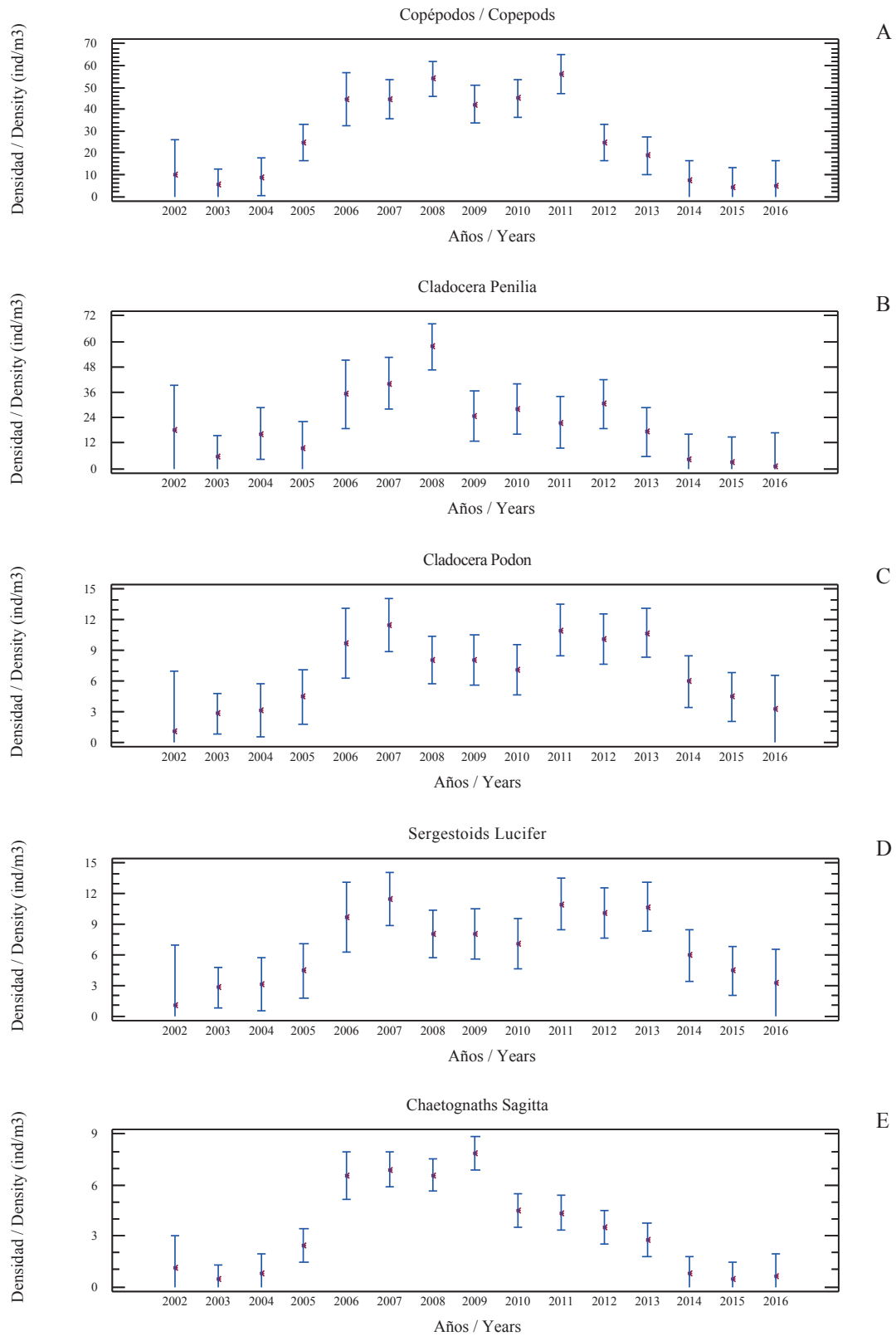
Sampling was carried out over 15 years (2002-2016), and 655 mesozooplankton samples were analyzed. The simple multifactorial variance analysis with transformed data indicated significant statistical difference between years of study ( $p < 0.01$ ), but not between stations, which is why they were analyzed together. In 21 zooplankton groups, the density ( $\text{ind}/\text{m}^3$ ) and the percentage representation in the overall composition were quantified, as were the annual average and standard errors. Table 1 shows the average and the Anova between the years.

### Abundance of main groups

**Copepods:** the average annual density fluctuated between 4.53 and 56.27  $\text{ind}/\text{m}^3$  (total  $26.47 \pm 2.54$ ). Annual averages were lower in the years 2002-2004 and 2014-2016 (4.53 to 10.29  $\text{ind}/\text{m}^3$ ), and higher (18.80 to 56.27  $\text{ind}/\text{m}^3$ ) in the 2006 - 2013 period (Table 1). This interannual trend is generalized in most of the groups studied and is shown in Figure 2A. In addition, the Multiple Range Test confirms that the years 2002, 2003, 2004, 2013, 2014, 2015 and 2016 form a group with the lowest averages; 2005 and 2012 presented a break in the trend, and another group formed by years 2006, 2007, 2008, 2009, 2010 and 2011 showed higher averages. The annual average for zooplankton ranged between 13.73 to 34.48 % (total  $22.71 \pm 0.80$ ). Annual averages were lower in the years 2002-2004 and 2014-2016 (up to 23.90%), and higher for 2006 and 2013 (up to 34.48%).

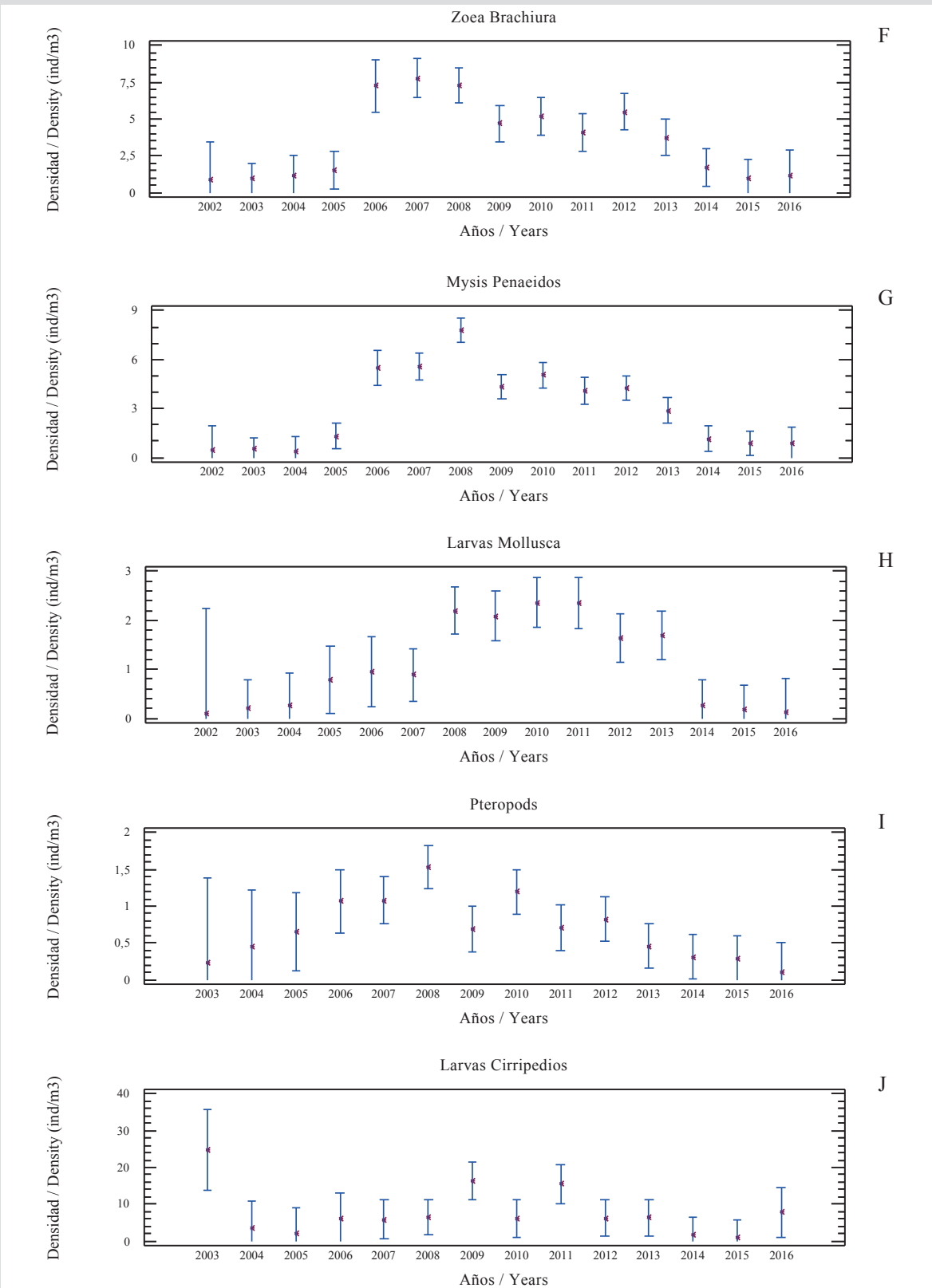
**Cladocerans *Penilia*:** the average annual density fluctuated between 1.23 and 57.47  $\text{ind}/\text{m}^3$  (total  $20.92 \pm 3.48$ ). Annual averages were lower in the years 2002-2005 and 2014-2016 (up to 18.06  $\text{ind}/\text{m}^3$ ) and higher (up to 57.47) between 2006 and 2013 (Table 1). The trend is shown in Figure 2B. The Multiple Range Test shows that annual averages were lower in the years 2003, 2005, 2014, 2015 and 2016 and higher for the group made up by the years 2002, 2004, 2006, 2007, 2008, 2009, 2010, 2011, 2012 and 2013. The annual representation in zooplankton ranged between 6.12 and 17.66 % (total  $12.56 \pm 1.02$ ).

**Cladocerans *Podon*:** the average annual density ranged between 1.03 and 11.50  $\text{ind}/\text{m}^3$  (total  $6.74 \pm 0.77$ ). Annual averages were lower in the years 2002-2004 and 2014-2016 (up to 5.92  $\text{ind}/\text{m}^3$ ) and higher (up to 11.50) between 2006 and 2013 (Table 1). The trend is shown in Figure 2C. The Multiple Range Test indicates that annual averages were lower for the group made up of years 2002,



**Figura 2.** Abundancia anual (ind/m<sup>3</sup>) de mesozooplankton al este de Isla Margarita, Venezuela (2002-2016). Se observa promedio (punto) e intervalos de confianza (95%).

**Figure 2.** Annual abundance (ind/m<sup>3</sup>) of mesozooplankton east of Margarita Island, Venezuela (2002-2016). The figure shows averages (points) and confidence intervals (95%).



**Figura 2** (continuación). Abundancia anual (ind/m<sup>3</sup>) de grupos de mesozooplankton al este de Isla Margarita, Venezuela (2002-2016). Se observa promedio (punto) e intervalos de confianza (95%).

**Figure 2** (continuation). Annual abundance (ind/m<sup>3</sup>) of mesozooplankton east of Margarita Island, Venezuela (2002-2016). The figure shows averages (points) and confidence intervals (95%).



prueba de rangos múltiples indica que 2002, 2003, 2016, 2004 y 2005 constituyen grupo con menores promedios y otro grupo por 2014, 2006, 2008, 2010, 2009, 2011, 2012 y 2013 con valores mayores. La representación anual en el zooplancton varió entre 1,70 y 13,35% (total  $7,60 \pm 0,60$ ).

**Sergestidos *Lucifer faxoni*:** la densidad promedio anual varió entre 3,71 y 28,69 ind/m<sup>3</sup> (total  $14,92 \pm 1,04$ ). En 2002-2004 y 2014-2016 se calcularon menores promedios (hasta 12,48 ind/m<sup>3</sup>) y mayores (hasta 28,19) del 2006 al 2012 (Tabla 1), la tendencia se observa en Figura 2D. La prueba de rangos múltiples determina grupo formado por 2016, 2015, 2014, 2013, 2005, 2004, 2003 y 2002 con menores promedios, y otro grupo 2006, 2007, 2008, 2009, 2010, 2011 y 2012, con valores mayores. La representación anual en el zooplancton fluctuó entre 6,32 y 23,20% (total  $14,52 \pm 0,65$ ).

**Chaetognatos *Sagitta*:** la densidad promedio anual fluctuó entre 0,48 y 7,90 ind/m<sup>3</sup> (total  $3,31 \pm 0,29$ ); en 2002-2004 y 2014-2016 se calcularon menores promedios (hasta 1,12 ind/m<sup>3</sup>) y más elevados (hasta 7,90) entre 2005 y 2013 (Tabla 1), tendencia que se muestra en Figura 2E. La prueba de rangos múltiples indica que 2002, 2003, 2004, 2014, 2015 y 2016, forma grupo con menores promedios; 2005 y 2013 son años de quiebre, y otro grupo formado por el período 2006 a 2012. La representación anual en el zooplancton varió entre 0,75 y 4,38 % (total  $2,51 \pm 0,14$ ).

**Zoeas de brachiura:** la densidad promedio anual osciló entre 0,89 y 7,76 ind/m<sup>3</sup> (total  $3,59 \pm 0,37$ ); entre 2002-2005 y 2014-2016 se determinaron menores promedios (hasta 1,68 ind/m<sup>3</sup>) y mayores (hasta 7,76) entre 2006 y 2013 (Tabla 1), tendencia observada en Figura 2F. La prueba de rangos múltiples indica que 2003, 2004, 2005, 2014, 2015 y 2016, forman grupo con menores promedios (hasta 1,68 ind/m<sup>3</sup>) y otro grupo 2006, 2007, 2008, 2009, 2010, 2011, 2012 y 2013 con promedios mayores (hasta 7,76), en la Figura 2F se muestra la tendencia. La representación anual en el zooplancton varió entre 0,01 y 4,25% (promedio  $3,25 \pm 0,16$ ).

**Mysis de peneidos:** la densidad promedio anual varió entre 0,40 y 7,79 ind/m<sup>3</sup> (total  $3,00 \pm 0,23$ ); en 2002-2004 y 2014-2016 se calcularon menores promedios (hasta 1,13 ind/m<sup>3</sup>) y más altos (hasta 7,79) entre 2005 y 2013 (Tabla 1), la tendencia se observa en Figura 2G. La prueba de rangos múltiples determinó un grupo formado por 2004, 2002, 2003, 2016, 2015 y 2014 con menores promedios; 2005 y 2013 son de quiebre de tendencia y otro

2003, 2016, 2004 and 2005 and higher for the group for 2014, 2006, 2008, 2010, 2009, 2011, 2012 and 2013. Annual representation in zooplankton ranged between 1.70 and 13.35% (total  $7.60 \pm 0.60$ ).

**Sergestoids *Lucifer faxoni*:** the average annual density fluctuated between 3.71 and 28.69 ind/m<sup>3</sup> (total  $14.92 \pm 1.04$ ). Annual averages were lower in the years 2002-2004 and 2014-2016, (up to 12.48 ind/m<sup>3</sup>) and higher (up to 28.19) between 2006 and 2012 (Table 1). The trend is shown in Figure 2D. Multiple Range Test indicates that annual averages were lower for the group made up of years 2016, 2015, 2014, 2013, 2005, 2004, 2003 and 2002, and higher for the group formed by 2006, 2007, 2008, 2009, 2010, 2011 and 2012. Annual representation in zooplankton fluctuated between 6.32 and 23.20% (total  $14.52 \pm 0.65$ ).

**Chaetognaths *Sagitta*:** the average annual density fluctuated between 0.48 and 7.90 ind/m<sup>3</sup> (total  $3.31 \pm 0.29$ ). Annual averages were lower in the years 2002-2004 and 2014-2016 (up to 1.12 ind/m<sup>3</sup>) and higher in (up to 7.90) between 2005 and 2013 (Table 1). The trend is shown in Figure 2E. The Multiple Range Test indicates that annual averages were lower for the group made up of years 2002, 2003, 2004, 2014, 2015, and 2016; 2005 and 2013 presented a break in the trend, and averages were higher for the 2006 to 2012 period. Annual representation in zooplankton ranged between 0.75 to 4.38 % (total  $2.51 \pm 0.14$ ).

**Brachyurans zoea:** the average annual density ranged between 0.89 and 7.76 ind/m<sup>3</sup> (total  $3.59 \pm 0.37$ ). Annual averages were lower in the years 2002-2005 and 2014-2016 (up to 1.68 ind/m<sup>3</sup>) and higher (up to 7.76) between 2006 and 2013 (Table 1). The trend is shown in Figure 2F. The Multiple Range Test indicates that annual averages were lower for the group made up of years 2003, 2004, 2005, 2014, 2015 and 2016, (up to 1.68 ind/m<sup>3</sup>) and higher for the 2006, 2007, 2008, 2009, 2010, 2011, 2012 and 2013 group (up to 7.76). The trend is shown in Figure 2F. Annual representation in zooplankton ranged between 0.01 to 4.25% (average  $3.25 \pm 0.16$ ).

**Penaeid mysis:** the average annual density fluctuated between 0.40 and 7.79 ind/m<sup>3</sup> (total  $3.00 \pm 0.23$ ). Annual averages were lower in the years 2002-2004 and 2014-2016 (up to 1.13 ind/m<sup>3</sup>) and higher (up to 7.79) between 2005 and 2013 (Table 1). The trend is shown in Figure 2G. The Multiple Range Test indicates that annual averages were lower for the group made up of years 2004, 2002, 2003, 2016, 2015 and 2014; 2005 and 2013 presented a break in the trend, and averages were higher for the group including the 2006

grupo el período 2006 a 2012. La representación anual en zooplancton varió entre 0,94 y 4,32% (total  $2,75 \pm 0,20$ ).

**Moluscos (larvas):** el promedio anual fluctuó entre 0,11 y 2,36 ind/m<sup>3</sup> (total  $1,07 \pm 0,20$ ); en 2002-2004 y 2014-2016 los promedios fueron menores (hasta 0,27 ind/m<sup>3</sup>) y mayores (hasta 2,36) entre 2005 y 2013 (Tabla 1) tendencia que se observa en Figura 2H, coherente con prueba de rangos múltiples (transformada log n+1) porque los años 2016, 2002, 2015, 2004, 2014, 2003 y 2004 forman un grupo con promedios menores y otro grupo 2006, 2013, 2012, 2009, 2011, 2008 y 2010. La representación anual en el zooplancton varió entre 0,16 y 1,73% (total  $0,84 \pm 0,10$ ).

**Pterópodos:** el promedio anual osciló entre 0,09 y 1,53 ind/m<sup>3</sup> (total  $0,68 \pm 0,20$ ); en años 2003 a 2005 y 2014 a 2016 se calcularon menores promedios (hasta 0,65 ind/m<sup>3</sup>) y más altos (hasta 1,53) entre 2006 y 2013 (Tabla 1). En la Figura 2I se muestra la tendencia indicada y acorde con prueba de rangos múltiples que forma un grupo constituido por los años 2003, 2004, 2005, 2014, 2015 y 2016 con menores promedios y otro grupo formado por el período 2006 a 2013. La representación anual en el zooplancton varió entre 0,07 y 1,21% (total  $0,59 \pm 0,10$ ).

**Cirripedios:** las larvas tuvieron promedio anual entre 0,83 y 24,83 ind/m<sup>3</sup> (total  $7,83 \pm 1,68$ ); en 2004-2005 y 2014-2015 las densidades fueron menores (hasta 1,63 ind/m<sup>3</sup>) y mayores (hasta 16,26) entre 2006 y 2013 (Tabla 1), la variación anual se muestra en Figura 2J. La representación anual del zooplancton osciló entre 2,45 y 12,84% (total  $5,07 \pm 0,62$ ).

**Huevos de sardina:** el promedio anual varió entre 3,04 y 21,75 huevos/m<sup>3</sup> (total  $9,39 \pm 0,63$ ); en 2004-2005 los promedios fueron menores (hasta 6,25 huevos/m<sup>3</sup>), aumentan (hasta 12,30) en el período 2006 a 2009 y entre 2010-2016 fluctuaron entre 5,95 y 11,07 huevos/m<sup>3</sup> (Tabla 1). En la Figura 3A se observa la variación anual, debe notarse que no tiene la tendencia encontrada en los otros grupos ya mencionados y la prueba de rangos múltiples no indica claramente la formación de grupos de años. La representación anual en el zooplancton fluctuó entre 5,05 y 32,63% (total  $15,84 \pm 0,79$ ) la cual se muestra en la Figura 3B; los mayores valores se encontraron en 2002, 2003, 2014, 2015 y 2016 y menores durante período 2005 a 2012; los años 2004 y 2013 pueden considerarse quiebre de tendencia. La prueba de rangos múltiples verificó lo anterior, en el sentido que el período 2005 a 2013 forma un grupo con menores valores, mientras que otro grupo lo constituyen 2003-2004 y 2014-2016.

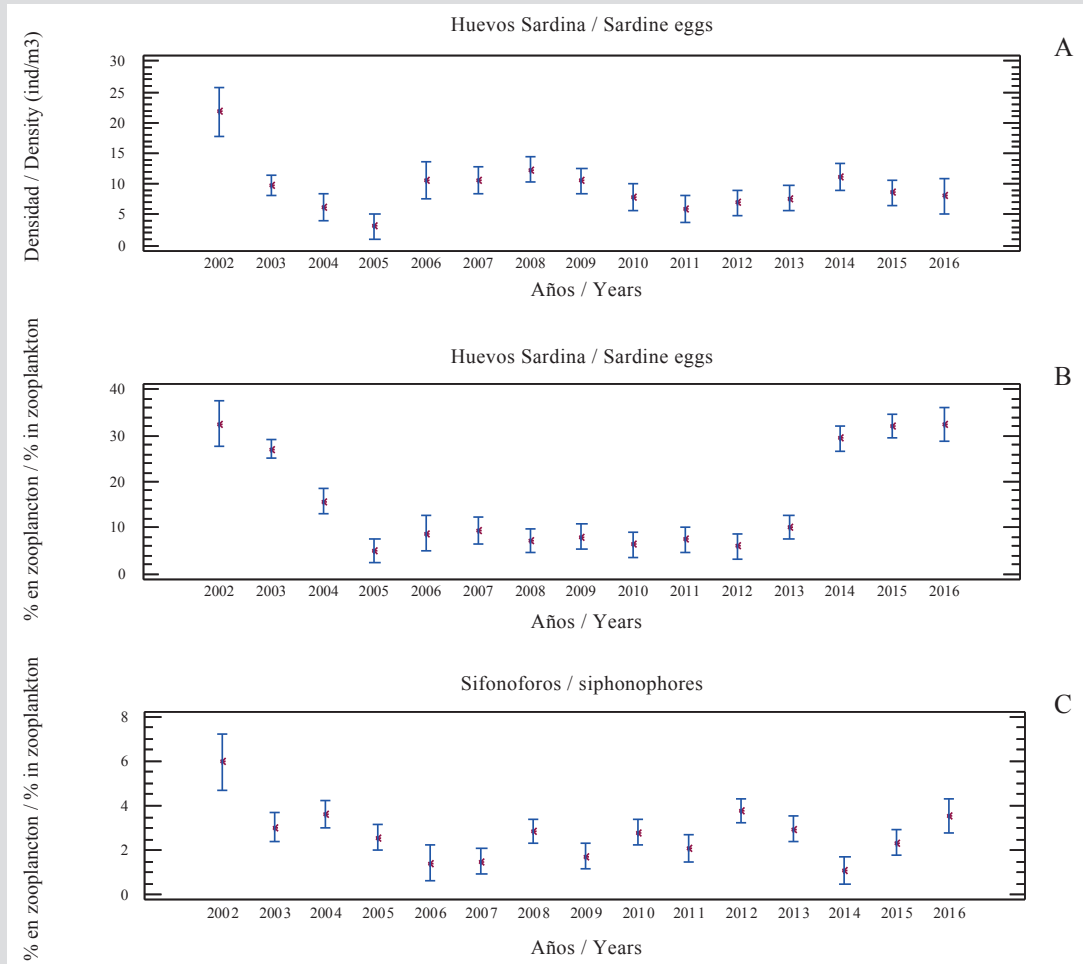
- 2012 period. Annual representation in zooplankton ranged between 0.94 and 4.32% (total  $2.75 \pm 0.20$ ).

**Mollusk (larvae):** the average annual density fluctuated between 0.11 and 2.36 ind/m<sup>3</sup> (total  $1.07 \pm 0.20$ ). Annual averages were lower in the years (up to 0.27 ind/m<sup>3</sup>) in 2002-2004 and 2014-2016, and higher (up to 2.36) between 2005 and 2013 (Table 1). The trend is shown in Figure 2H, and is coherent with the Multiple Range Test (transformed log n+1) because the years 2016, 2002, 2015, 2004, 2014, 2003 and 2004 form a group with lower averages and another group formed by 2006, 2013, 2012, 2009, 2011, 2008 and 2010 with higher averages. Annual representation in zooplankton ranged between 0.16 and 1.73% (total  $0.84 \pm 0.10$ ).

**Pteropods:** the average annual density fluctuated between 0.09 and 1.53 ind/m<sup>3</sup> (total  $0.68 \pm 0.20$ ). Annual averages were lower in the years 2003 to 2005 and 2014 to 2016 (up to 0.65 ind/m<sup>3</sup>), and higher (up to 1.53) between 2006 and 2013 (Table 1). Figure 2I shows the indicated trend which coincides with the Multiple Range Test for which indicates that annual averages were lower for the group made up of years 2003, 2004, 2005, 2014, 2015 and 2016 and another group formed by the 2006 – 2013 period with higher averages. Annual representation in zooplankton ranged between 0.07 and 1.21% (total  $0.59 \pm 0.10$ ).

**Cirripede:** the average annual density ranged between 0.83 and 24.83 ind/m<sup>3</sup> (total  $7.83 \pm 1.68$ ). Annual averages were lower in the years 2004-2005 and 2014-2015 (up to 1.63 ind/m<sup>3</sup>) and higher (up to 16.26) between 2006 and 2013 (Table 1). The annual average is shown in Figure 2J. Annual representation in zooplankton ranged between 2.45 and 12.84% (total  $5.07 \pm 0.62$ ).

**Sardine eggs:** the annual average ranged between 3.04 y 21.75 eggs/m<sup>3</sup> (total  $9.39 \pm 0.63$ ). Annual averages were lower in the years 2004-2005 (up to 6.25 eggs/m<sup>3</sup>), and higher (up to 12.30) in the 2006 - 2009 period, and between 2010 and 2016 fluctuated between 5.95 and 11.07 eggs/m<sup>3</sup> (Table 1). Figure 3A shows the annual variation. It is important to note that it does not present the same trend found for the other groups already mentioned and the Multiple Range Test does not clearly indicate the formation of groups of years. Annual representation in zooplankton ranged between 5.05 and 32.63% (total  $15.84 \pm 0.79$ ) which is shown in Figure 3B. The highest values were found for 2002, 2003, 2014, 2015 and 2016, and the lowest in the 2005 – 2012 period. The years 2004 and 2013 presented a break in the trend. The Multiple Range Test confirmed the above



**Figura 3.** Abundancia anual ( $\text{ind}/\text{m}^3$ ) de los huevos de sardina (A) y su representación en el zooplancton (B) al este de Isla Margarita, Venezuela (2002-2016). También se muestra la representación (%) de sifonóforos (C). Se observa promedio (punto) e intervalos de confianza (95%).

**Figure 3.** Annual abundance ( $\text{ind}/\text{m}^3$ ) of sardine eggs (A) and their representation in zooplankton (B) in the east of Margarita Island, Venezuela (2002-2016). Also shown is the representation (%) of siphonophores (C). The figure shows averages (points) and confidence intervals (95%).

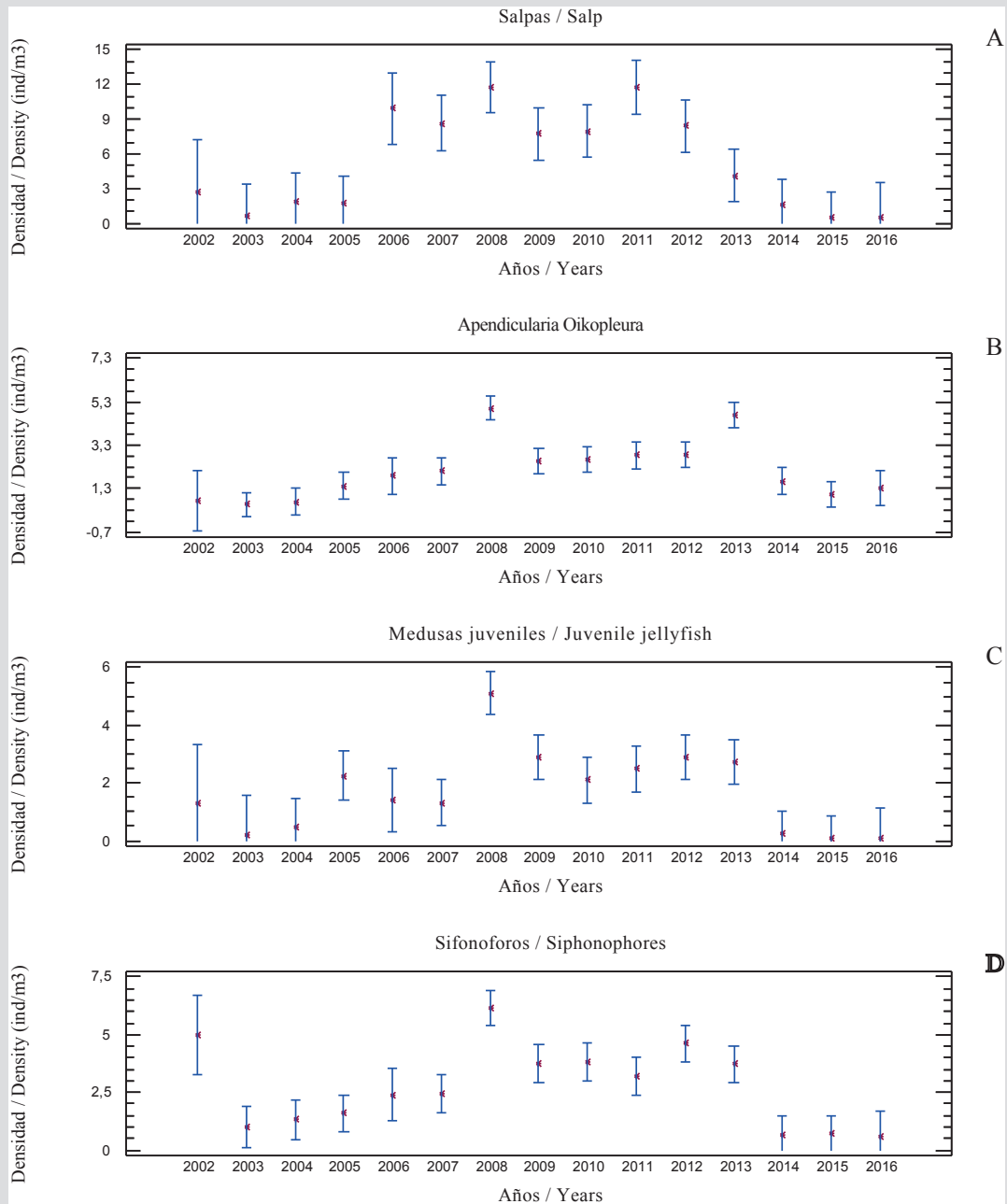
**Zooplancton gelatinoso:** lo constituyen las medusas, los sifonóforos, los ctenóforos, urocordados y tunicados pelágicos o cordados invertebrados que incluye a las salpas, doliólidos y pyrosomas (Condon *et al.*, 2012).

**Salpas:** la densidad anual promedio varió entre 0,44 y  $11,76 \text{ ind}/\text{m}^3$  (total  $5,31 \pm 0,69$ ); de 2002 a 2005 y 2014 a 2016 se calcularon menores promedios (hasta  $1,90 \text{ ind}/\text{m}^3$ ) y mayores (hasta  $11,76$ ) entre 2006 y 2013 (Tabla 1), la tendencia se muestra en Figura 4A. La prueba de rangos indica grupo formado por 2016, 2015, 2014, 2013, 2005. 2004, 2003 y 2002 con menores promedios y otro grupo por 2012, 2011, 2010, 2009, 2008, 2007 y 2006, con valores mayores. En la representación anual del zooplancton osciló entre 1,43 y 6,42% ( $3,99 \pm 0,29 \%$ ).

in the sense that the 2005 - 2013 period forms a group with lower values, whereas another group with higher averages is made up by the years 2003-2004 and 2014-2016.

**Zoogelatinous plankton:** is made up of jellyfish, siphonophores, ctenophores, uruchordates and pelagic tunicates or invertebrate chordates that include the salp, doliolids and pyrosomas (Condon *et al.*, 2012).

**Salp:** the average annual density fluctuated between 0.44 and  $11.76 \text{ ind}/\text{m}^3$  (total  $5.31 \pm 0.69$ ). Annual averages were lower in the years (up to  $1.90 \text{ ind}/\text{m}^3$ ) 2002 to 2005 and 2014 to 2016, and higher (up to  $11.76$ ) between 2006 and 2013 (Table 1). The trend is shown in Figure 4A. The Multiple Range Test indicates that annual



**Figura 4.** Abundancia anual (ind/m<sup>3</sup>) del plancton gelatinoso al este de Isla Margarita, Venezuela (2002-2016). Se observa promedio (punto) e intervalos de confianza (95%).

**Figure 4.** Annual abundance (ind/m<sup>3</sup>) of gelatinous plankton in the east of Margarita Island, Venezuela (2002-2016). The figure shows averages (points) and confidence intervals (95%).

**Apendicularias *Oikopleura*:** el promedio anual fluctuó entre 0,56 y 5.01 ind/m<sup>3</sup> (total 2,13 ± 0,18); en años 2002 a 2004 y 2014 a 2016 se calcularon menores promedios (hasta 1,63 ind/m<sup>3</sup>) y más elevados (hasta 5.01) entre 2006 y 2013 (Tabla 1), la tendencia se muestra en Fig. 4B coherente con prueba de rangos múltiples formando 2003, 2004, 2002, 2015, 2016, 2005 y 2014 un grupo con menores promedios

averages were lower for the group made up of years 2016, 2015, 2014, 2013, 2005, 2004, 2003 and 2002, and higher for 2012, 2011, 2010, 2009, 2008, 2007 and 2006. Annual representation in zooplankton ranged between 1.43 y 6.42% (3.99 ± 0.29 %).

**Larvaceans *Oikopleura*:** the annual average fluctuated between 0.56 and 5.01 ind/m<sup>3</sup> (total 2.13 ± 0.18).

y otro grupo 2006, 2007, 2009, 2010, 20011, 2012, 2013 y 2008 con los mayores. La representación anual en el zooplancton varió entre 1,21 y 4,48 % (total  $2,69 \pm 0,17$ ).

**Medusas:** el promedio anual osciló entre 0,07 y 5,09 ind/m<sup>3</sup> (total  $1,70 \pm 0,26$ ); en 2002-2004 y 2014-2016 se calcularon menores promedios (hasta 1,30 ind/m<sup>3</sup>) y más elevados (hasta 5,09) entre 2005 y 2013 (Tabla 1), tendencia que se observa en Figura 4C conforme con prueba de rangos múltiples formando un grupo 2016, 2015, 2014, 2004, 2003 y 2002 con menores promedios y otro grupo por el periodo 2005 a 2013 con valores mayores. La representación promedio anual en el zooplancton varió entre 0,20 y 3,06% (total  $1,28 \pm 0,13$ ).

**Sifonóforos:** el promedio anual varió entre 0,60 y 6,17 ind/m<sup>3</sup> (total  $2,73 \pm 0,24$ ); en 2002-2005 y 2014-2016 se calcularon menores promedios (hasta 5,00 ind/m<sup>3</sup>) y más elevados (hasta 6,17) entre 2006 y 2013 (Tabla 1), tendencia que se observa en Figura 4D acorde con la prueba de rangos múltiples, porque 2016, 2015, 2014, 2003, 2004 y 2005 forman grupo con menores promedios y otro grupo 2007, 2011, 2013, 2009, 20010, 2012, 2002 y 2008 con valores mayores. En la representación anual del zooplancton el promedio osciló entre 1,10 y 5,95% (total  $2,75 \pm 0,17$ ).

En otros taxones contabilizados (isópodos, ostrácodos, foraminíferos, equinodermos y poliquetos) no se presenta claramente la tendencia general observada en los 13 grupos antes mencionados y tuvieron muy bajos valores de densidad y representación en el zooplancton (Tabla 1).

## DISCUSIÓN

Se consideró apropiado mencionar la densidad total del mesozooplancton; el promedio anual varió entre 30,96 y 223,27 ind/m<sup>3</sup> (total  $113,73 \pm 7,18$  ind/m<sup>3</sup>); debe notarse que en años 2002-2004 y 2014-2016 se encontraron menores promedios (30,96 a 72,90 ind/m<sup>3</sup>) mientras que fueron más elevados (83,81 a 223,2) en periodo 2006 a 2013 (Tabla 1). En la Figura 5 se muestra la variación anual y la prueba de rangos múltiples indica que 2002, 2003, 2004, 2014, 2015, y 2016 forman un grupo homogéneo; 2005 y 2013 son años de quiebre y el periodo 2006 a 2012 otro grupo con promedios homogéneos, lo que también ocurre en 13 grupos del zooplancton a saber: copépodos, cladóceros (*Penilia* y *Podon*), sergestidos *Lucifer*, zoeas de brachiura, chaetognatos *Sagitta*, larvas de moluscos, cirripedios, mysis de peneidos, pterópodos y en el plancton gelatinoso (salpas, apendicularias *Oikopleura*, medusas, sifonóforos).

Annual averages were lower in the years 2002 - 2004 and 2014 - 2016 (up to 1.63 ind/m<sup>3</sup>), and higher (up to 5.01) between 2006 and 2013 (Table 1). The trend is shown in Figure 4B and is coherent with the Multiple Range Test forming 2003, 2004, 2002, 2015, 2016, 2005 and 2014 as a group with lower averages, and another group formed by 2006, 2007, 2009, 2010, 2011, 2012, 2013 and 2008 with higher averages. Annual representation in zooplankton ranged between 1.21 and 4.48 % (total  $2.69 \pm 0.17$ ).

**Jellyfish:** the average annual density fluctuated between 0.07 and 5.09 ind/m<sup>3</sup> (total  $1.70 \pm 0.26$ ). Annual averages were lower in the years 2002-2004 y 2014-2016 (up to 1.30 ind/m<sup>3</sup>), and higher (up to 5.09) between 2005 and 2013 (Table 1), The trend is shown in Figure 4C and is coherent with the Multiple Range Test forming a group for 2016, 2015, 2014, 2004, 2003 and 2002 with lower averages and another group formed by the 2005 - 2013 period with higher averages. Annual representation in zooplankton ranged between 0.20 y 3.06% (total  $1.28 \pm 0.13$ ).

**Siphonophores:** the annual average ranged between 0.60 y 6.17 ind/m<sup>3</sup> (total  $2.73 \pm 0.24$ ). Annual averages were lower (up to 5.00 ind/m<sup>3</sup>) in years 2002-2005 and 2014-2016, and higher (up to 6.17) between 2006 and 2013 (Table 1). The trend is shown in Figure 4D and coincides with the Multiple Range Test, because 2016, 2015, 2014, 2003, 2004 and 2005 form a group with lower averages, and another group is formed by 2007, 2011, 2013, 2009, 2010, 2012, 2002 and 2008 with higher averages. Annual representation in zooplankton ranged between 1.10 and 5.95% (total  $2.75 \pm 0.17$ ).

In other taxa recorded (isopods, ostracods, foraminifera, echinoderms and polychaetes), the general trend observed in the 13 groups mentioned above is not clearly presented and they showed very low density and representation values in the zooplankton (Table 1).

## DISCUSSION

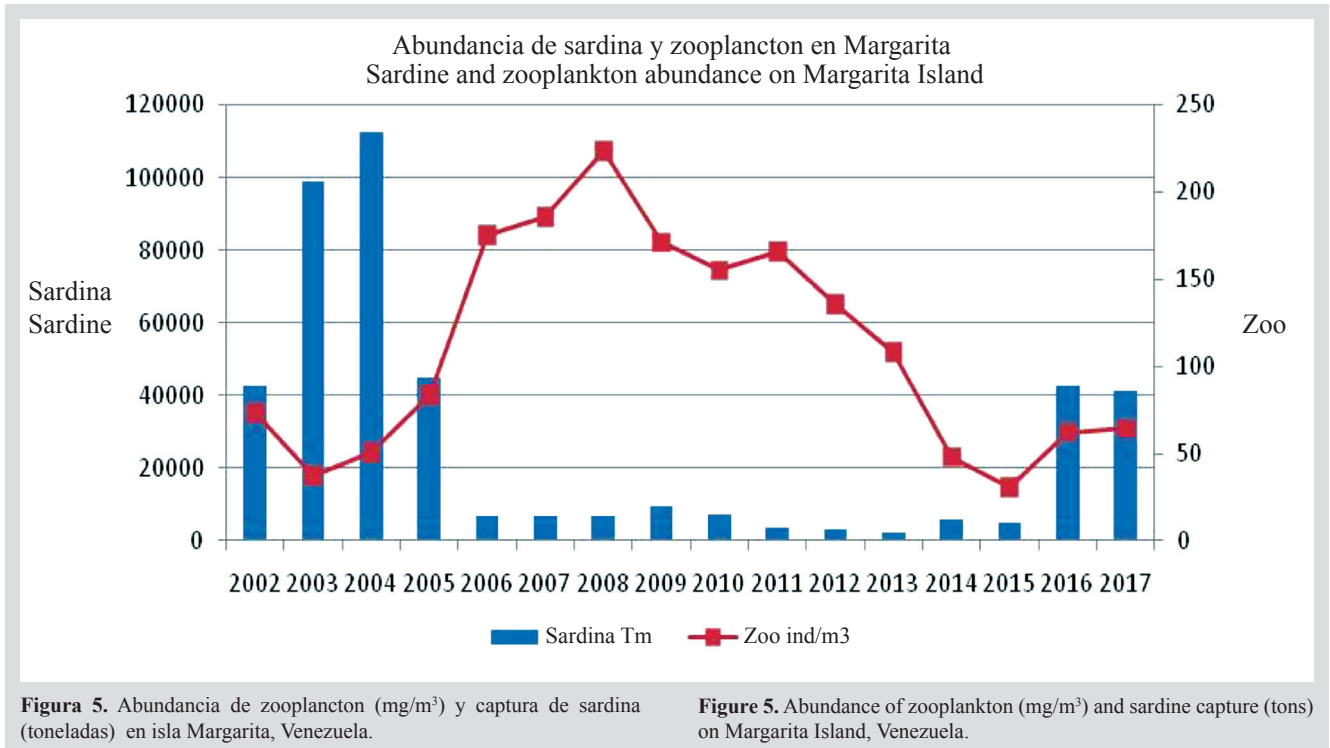
It was considered appropriate to mention the total density of mesozooplancton. The annual average ranged between 30.96 and 223.27 ind/m<sup>3</sup> (total  $113.73 \pm 7.18$  ind/m<sup>3</sup>), and it should be noted that in years 2002-2004 and 2014-2016 lower averages were found (30.96 to 72.90 ind/m<sup>3</sup>) while these were higher (83.81 to 223.2) in the 2006 to 2013 period (Table 1). Figure 5 shows the annual variation, and the Multiple Range Test indicates that 2002, 2003, 2004, 2014, 2015, and 2016 form a homogeneous group;



**Table 1.** Densidad anual (ind /m<sup>3</sup>) y representación porcentual (%) de grupos del zooplancton nocturno durante 15 años de muestreo en el sureste de Isla Margarita (Venezuela) y Anova (valor F y p) entre años de estudio. (p <0,01 \* significativo). Al final densidad del zooplancton total.

Taxa or group	N	2002	2003	2004	2005	2006	2007	2008	2009	2010	2011	2012	2013	2014	2015	2016	F Anova	p
Copepods - ind m <sup>-3</sup>	656	10.29	5.64	8.90	24.72	44.66	44.76	54.04	42.11	45.10	56.27	24.62	18.80	7.44	4.53	5.11	9.20	0.00*
Representation %		15.27	15.77	23.90	34.48	28.18	29.29	26.54	29.52	28.75	27.90	20.99	16.46	14.85	14.99	13.73	11.6	0.00*
Cladocerans <i>Penilia</i>	633	18.06	5.41	16.44	9.84	35.06	40.13	57.47	24.71	27.90	21.72	30.66	17.50	4.60	3.01	1.23	3.36	0.00*
		16.34	11.77	13.94	13.09	11.98	19.63	17.66	8.72	14.59	13.33	17.35	16.58	8.88	7.44	6.12	1.87	0.02
Cladocerans <i>Podon</i>	630	1.03	2.77	3.08	4.42	9.75	11.50	8.06	8.01	7.10	10.95	10.09	10.71	5.92	4.44	3.22	2.95	0.00*
%		1.70	9.14	7.81	6.04	4.99	5.17	3.49	5.18	4.87	10.44	8.15	11.72	12.51	13.35	9.39	5.48	0.00*
Sergestoids <i>Lucifer faxoni</i>	654	12.48	7.96	8.21	9.73	27.18	28.69	26.80	21.81	19.58	17.02	17.66	10.58	7.44	5.00	3.71	9.73	0.00*
%		21.32	23.20	17.96	15.29	18.18	17.38	14.51	14.42	13.14	11.10	12.06	9.37	11.08	12.48	6.32	7.26	0.00*
Sardine eggs	655	21.75	9.78	6.25	3.04	10.49	10.56	12.30	10.48	7.86	5.95	6.95	7.66	11.07	8.58	8.10	3.89	0.00*
%		32.63	27.11	15.69	5.05	8.75	9.36	7.27	8.08	6.37	7.41	5.99	10.07	29.48	32.05	32.44	28.3	0.00*
Cirripede larvae	526	0.00	24.83	3.63	1.99	6.18	5.77	6.53	16.26	6.09	15.45	6.22	6.36	1.54	0.82	7.79	1.81	0.03
%		0.00	12.84	8.44	4.52	3.06	2.81	2.45	6.39	3.47	5.85	5.34	5.10	3.04	2.78	4.91	1.83	0.03
Salp	599	2.74	0.60	1.90	1.68	9.91	8.66	11.76	7.71	7.93	11.71	8.42	4.11	1.56	0.46	0.44	5.88	0.00*
%		3.83	1.96	3.06	2.63	6.09	5.32	5.48	4.86	6.08	4.94	6.42	3.92	2.31	1.43	1.52	5.47	0.00*
Dinoflagellates	518	8.80	0.98	4.14	12.71	2.32	3.06	0.76	7.16	1.76	0.60	1.24	6.82	0.29	0.04	0.02	2.59	0.00*
%		5.53	3.45	9.79	32.31	0.92	0.99	0.36	3.02	1.23	0.39	0.88	3.34	0.56	0.13	0.00	5.48	0.00*
<i>Noctiluca</i>	645	0.89	0.95	1.19	1.52	7.25	7.76	7.30	4.69	5.16	4.10	5.50	3.76	1.68	0.98	1.17	7.14	0.00*
Brachyurans zoea	631	1.12	0.45	0.82	2.42	6.53	6.92	6.58	7.90	4.49	4.35	3.49	2.79	0.77	0.48	0.59	12.1	0.00*
%		1.69	1.66	2.11	3.67	3.92	3.72	2.98	4.38	2.79	2.76	2.58	2.29	1.06	1.31	0.75	8.25	0.00*
Chaetognaths <i>Sagitta</i>	630	0.46	0.58	0.40	1.31	5.49	5.56	7.79	4.33	5.06	4.10	4.25	2.88	1.13	0.89	0.84	16.5	0.00*
%		0.94	1.88	1.30	2.17	3.68	3.90	4.32	2.79	4.14	3.19	3.32	3.50	2.62	2.36	1.17	3.77	0.00*
Siphonophores	604	5.00	1.00	1.31	1.59	2.40	2.43	6.17	3.74	3.81	3.19	4.62	3.73	0.66	0.70	0.60	8.26	0.00*
%		5.95	3.01	3.62	2.56	1.43	1.51	2.86	1.74	2.81	2.07	3.77	2.94	1.10	2.35	3.54	4.39	0.00*
Foraminifera	526	0.38	0.19	0.36	0.44	0.70	0.70	0.92	1.11	1.58	0.52	2.02	2.61	1.12	0.48	27.45	2.57	0.00*
%		0.65	0.66	0.79	0.78	0.30	0.32	0.47	1.13	0.94	0.48	1.58	2.13	2.32	1.65	10.11	6.73	0.00*
Larvaceans	621	0.73	0.56	0.69	1.41	1.88	2.09	5.01	2.58	2.65	2.85	2.86	4.72	1.63	1.03	1.30	9.54	0.00*
%		1.90	1.82	1.85	2.51	1.21	1.65	2.90	2.20	2.18	2.76	2.45	3.97	4.28	4.48	4.13	5.69	0.00*
<i>Oikopleura</i>	559	1.30	0.21	0.47	2.26	1.40	1.32	5.09	2.89	2.10	2.48	2.88	2.72	0.23	0.07	0.07	5.72	0.00*
Juvenile jellyfish	561	1.54	0.67	1.31	3.06	0.77	0.70	2.27	1.11	1.36	1.79	1.55	1.96	0.29	0.20	0.56	6.86	0.00*
%		0.11	0.20	0.27	0.79	0.95	0.89	2.20	2.09	2.36	2.34	1.63	1.69	0.27	0.18	0.13	4.79	0.00*
Mollusk larvae	571	0.33	0.33	0.38	0.76	0.34	0.31	1.79	1.57	2.97	0.33	0.46	0.43	0.17	0.01	0.01	8.31	0.00*
%		0.61	1.14	1.48	1.16	0.32	0.34	0.97	0.98	1.64	0.24	0.38	0.28	0.28	0.01	0.01	7.37	0.00*
Pteropods	499	0.00	0.22	0.46	0.65	1.06	1.07	1.53	0.68	1.19	0.71	0.82	0.46	0.31	0.29	0.09	2.86	0.00*
%		0.00	0.42	0.47	1.21	0.87	0.83	0.76	0.37	0.79	0.37	0.59	0.35	0.76	0.38	0.07	0.39	0.53
Echinoderm larvae	503	0.00	0.13	0.16	0.32	0.21	0.20	0.36	0.05	0.52	0.29	0.83	0.16	0.05	0.02	0.05	3.47	0.00*
%		0.00	0.29	0.40	0.68	0.06	0.05	0.22	0.03	0.36	0.42	0.48	0.18	0.17	0.18	0.40	2.53	0.00*
Isopods	577	0.34	0.42	0.36	0.37	0.21	0.19	0.91	0.57	0.51	0.38	0.36	0.16	0.00	0.01	0.01	4.38	0.00*
%		0.69	1.65	1.21	0.56	0.17	0.18	0.53	0.30	0.39	0.21	0.34	0.14	0.05	0.01	0.01	11.3	0.00*
Polychaeta	488	0.00	0.06	0.11	0.36	0.04	0.03	0.10	0.12	0.10	0.26	0.09	0.09	0.06	0.01	0.02	1.31	0.20
%		0.00	0.38	0.35	0.57	0.01	0.02	0.07	0.10	0.07	0.11	0.05	0.06	0.09	0.02	0.10	3.69	0.00*
Zooplankton total	655	72.90	37.29	50.25	83.81	175.4	185.6	223.2	171.1	155.0	165.7	135.8	108.3	48.07	30.96	62.31	1.81	0.00*





**Figura 5.** Abundancia de zooplancton ( $\text{mg}/\text{m}^3$ ) y captura de sardina (toneladas) en isla Margarita, Venezuela.

**Figure 5.** Abundance of zooplankton ( $\text{mg}/\text{m}^3$ ) and sardine capture (tons) on Margarita Island, Venezuela.

En el oriente de Venezuela, los primeros trabajos realizados sobre el zooplancton mencionan la notable abundancia de los copépodos que constituyen hasta el 64,7% (Legaré, 1961b), sin embargo en el este de Margarita tienen menor representación y en este trabajo constituyeron 22,71% ratificando estudios previos en los cuales varió entre 22,66% y 33,12% (Gómez y Hernández, 2008; Gómez, 2006); igual situación se presenta con el segundo grupo en importancia, los cladóceros, que representaron el 20,2% pero en el golfo de Cariaco constituyen hasta 35,93% (Legaré, 1961a). Se verifica entonces que en Margarita difiere la composición porcentual de los grupos numéricamente más importantes del zooplancton regional, y se ha planteado que su causa es el consumo que hacen especies como la sardina (Gómez, 2006), en especial durante sus primeros estadios cuando son selectivas y luego cuando se alimenta por filtración (Gómez, 2015). El tercero y cuarto grupo en importancia, fueron el sergéstido *Lucifer faxoni* y los chaetognatos *Sagitta*, ambos tienen representación y densidad cercanos a trabajos previos (Hernández y Gómez, 2014; Gómez y Hernández, 2008). En áreas próximas, las *Sagitta* ocupan el tercer lugar en el zooplancton (Urosa, 1978). Otros grupos cuya representación y abundancia se indican en el presente trabajo (Tabla 1) constituyen menos del 10% del mesozooplancton, pero debe mencionarse que

2005 and 2013 presented a break in the trend, and the 2006 to 2012 period forms another group with homogeneous averages. This also occurs in 13 zooplankton groups as follows: copepods, cladocerans (*Penilia* and *Podon*), sergestoids *Lucifer*, brachyurans zoea, chaetognaths *Sagitta*, mollusk larva, cirripede, Penaeid mysis, pteropods and gelatinous plankton (salp, larvaceans *Oikopleura*, jellyfish, siphonophores).

In the east of Venezuela, the first works carried out on zooplankton mention the remarkable abundance of copepods that constitute up to 64.7% (Legaré, 1961b); however, in the east of Margarita Island they have smaller representation and in this work they constituted 22.71% ratifying previous studies in which their representation varied between 22.66% and 33.12% (Gómez and Hernández, 2008; Gómez, 2006). The same occurs with the second most important group, the cladocerans, which represented 20.2%, but in the Gulf of Cariaco they constitute up to 35.93% (Legaré, 1961a). It is therefore confirmed that Margarita Island differs in the percentage composition of the most numerically important groups of regional zooplankton. It has been stated that this is caused by the consumption of species such as sardines (Gómez, 2006), especially during their first stages when they are selective and then when they feed by filtration (Gómez, 2015). The third and fourth groups

las zoea de brachiura y estados larvales de cirripedios fueron muy abundantes en algunas recolectas, como también citan otros estudios (Zoppi, 1961; Legaré, 1961b; Urosa, 1980; Hernández y Gómez, 2014). De esta manera, en el este de Margarita la composición y abundancia del mesozoplancton tiene diferencias en relación a previos trabajos de menor alcance temporal y citan, que con la excepción de los copépodos, los otros grupos constituyen menos del 10% del zooplancton (Cervigón y Marcano, 1965).

Debe notarse que el dinoflagelado *Noctiluca scintillans* durante los años 2002 a 2005 tuvo elevada densidad y representación (hasta 37,76 ind/m<sup>3</sup> y 12,31%) pero fué muy poco abundante durante el periodo 2006 a 2016 (Tabla 1); esta especie fagotrófica ingiere desde bacterias hasta larvas de peces (Nakamura, 1998) y abunda después de las proliferaciones de diatomeas (De la Cruz et al., 2003; Kiorboe, 1998; Tiselius y Kiorboe, 1998). Por lo cual, su poca abundancia en los años de la crisis sardinera venezolana, puede relacionarse con surgencias débiles en intensidad, a diferencia de décadas previas (1960's) cuando *Noctiluca* fue muy abundante y característica en el área de surgencia (Margalef, 1965).

El este de Margarita, es la más importante área de desove de la sardina *S. aurita*, sus huevos fueron contabilizados porque están presentes durante todo el año (Gómez, 2015) y dominan ampliamente, en comparación con los de otras especies o familias que son poco frecuentes y escasos. Los huevos de sardina fueron más abundantes en los años 2002-2004 y 2014-2016 y tuvieron menor densidad durante el periodo 2005 a 2013. La tendencia se observa más claramente en su representación porcentual que fue alta en 2002 y 2003 pero muy inferior durante la crisis sardinera (años 2005 a 2013). En consecuencia, su abundancia y representación no tienen la tendencia observada en los mencionados 13 grupos del mesozoplancton.

También es de notar que desde 2014 aumentó notablemente la representación de los huevos de sardina y en años posteriores ocurrió una relativa recuperación de las capturas de sardina (Figura 5). Lo mencionado es interesante porque los valores altos en la abundancia de huevos conllevan al aumento de las capturas de sardina en el siguiente año, confirmando que la mejor manera de calificar la abundancia de huevos de sardina es por su representación en el plancton, lo que fue planteado previamente (Gómez 2015, 2018) para tener idea del reclutamiento potencial del recurso sardinero y/o estimación indirecta de su abundancia el año siguiente. Los huevos de sardina y los sifonóforos

en términos de importancia fueron los sergestoides *Lucifer faxoni* and the chaetognaths *Sagitta*, both with representation and density close to those found in previous works (Hernandez and Gomez, 2014; Gomez and Hernandez, 2008). In nearby areas, *Sagitta* rank third in zooplankton density (Urosa, 1978). Other groups whose representation and abundance are indicated in the present work (Table 1) constitute less than 10% of mesozooplankton, but it should be mentioned that brachyurans zoea and cirripede larval states were very abundant in some collections, as also cited in other studies (Zoppi, 1961; Legaré, 1961b; Urosa, 1980; Hernández and Gómez, 2014). Thus, in the east of Margarita, the composition and abundance of mesozooplankton differs from previous works of lesser temporal scope which cite that with the exception of copepods, the other groups constitute less than 10% of zooplankton (Cervigón and Marcano, 1965).

It should be noted that during the years 2002 to 2005, the dinoflagellate *Noctiluca scintillans* was high in density and representation (up to 37.76 ind/m<sup>3</sup> and 12.31%) but was very rare during the 2006 to 2016 period (Table 1). This phagotrophic species ingests anything from bacteria up to fish larvae (Nakamura, 1998) and is abundant after the proliferation of diatoms (De la Cruz et al., 2005), 2003; Kiorboe, 1998; Tiselius and Kiorboe, 1998). Therefore, its scarcity in the years of the Venezuelan sardine crisis can be related to weak upwelling intensity, unlike previous decades (1960s) when *Noctiluca* was very abundant and characteristic in the upwelling area (Margalef, 1965).

The east of Margarita is the most important spawning area of the *S. aurita* sardine. Its eggs were counted because they are present throughout the year (Gómez, 2015) and dominate widely, compared to those of other species or families that are rare and scarce. Sardine eggs were more abundant in the years 2002-2004 and 2014-2016 and had a lower density during the 2005 to 2013 period. The trend is most clearly observed in its percentage representation, which was high in 2002 and 2003 but much lower during the sardine crisis (years 2005 to 2013). As a result, it is not as abundant and well represented as the 13 mesozooplankton groups mentioned above.

It should also be noted that since 2014, the representation of sardine eggs has increased significantly and in later years a relative recovery of sardine catches occurred (Figure 5). The above is interesting because the high values in the abundance of eggs leads to an increase in sardine catches in the following year, confirming that

tienen similar tendencia en su representación (%) en el zooplancton (Figuras 3B, 3C), la explicación puede ser de tipo trófico porque los sifonóforos son altamente depredadores de huevos y larvas de pequeños pelágicos (Purcell, 1981; Purcell *et al.*, 2007) así como los quetognatos y eufáusidos (Re, 1987; Krautz *et al.*, 2007; Eloire *et al.*, 2010) que junto con ctenóforos, sifonóforos y medusas forman el zooplancton carnívoro (Hirst *et al.*, 2007).

A partir del 2005, en los muestreos diurnos y nocturnos es mayor la abundancia de zooplancton y fue menor la captura de sardina (Gómez y Hernández, 2008; Hernández y Gómez, 2014), quizás es posible que el zooplancton tuviera menor depredación, a diferencia de los años 2003-2004, cuando la densidad fue menor por el consumo de la sardina que fue muy abundante en el área (Gómez y Hernández, 2008). Entonces, es posible considerar que en el periodo 2005 a 2013 ocurrió un posible cambio de régimen, por la mayor abundancia del zooplancton total y que se verifica también en 13 grupos del mesozooplancton.

El cambio de régimen modifica la estructura trófica del ecosistema, la composición y abundancia de comunidades, pero también causa la variación poblacional de especies ícticas explotadas como respuesta a cambios oceánicos (Polovina 2005) presentándose variaciones en el zooplancton (Blanco *et al.*, 2006; Mackas *et al.*, 2001; Landry *et al.*, 2001). En el Atlántico occidental los cambios de régimen conllevan al aumento en la densidad del zooplancton (Sameoto, 2001) en especial de los copépodos (Kane, 2007) y la sustitución de especies (Pershing *et al.*, 2005); en el mar del Norte, series de tiempo largas (1970 a 2008) indican cambios aproximadamente cada 10 años que afectaron la comunidad planctónica (Alvarez-Fernández *et al.*, 2012), estas fluctuaciones son ocasionadas por la variabilidad ambiental (Ryckaczewsky y Checkley, 2008).

El presente estudio también indica que el posible cambio de régimen ocurrió durante alrededor de 10 años, e investigaciones ecológicas previas verificaron modificaciones ambientales marcadas (mayor temperatura, disminución de nutrientes, de la producción primaria y la biomasa del fitoplancton) que afectó la fertilidad acuática (Gómez, 2015, 2016; Gómez y Barceló, 2014; Gómez *et al.*, 2012, 2014, 2016). Lo cual es consecuencia de surgencias poco intensas por el debilitamiento de los vientos Alisios (Pinckney *et al.*, 2015; Taylor *et al.*, 2012) durante los años de la crisis sardinera venezolana. Es conocido que en áreas con surgencia fuerte y relativamente permanente, el fitoplancton es la dieta dominante de las sardinas, pero

the best way to qualify the abundance of sardine eggs is by their representation in the plankton. This was proposed previously (Gómez 2015, 2018) in order to have an idea of the potential recruitment of the sardine resource and/or an indirect estimate of its abundance the following year. Sardine eggs and siphonophores show a similar trend in their representation (%) in zooplankton (Figures 3B, 3C), the explanation may be of a trophic type because siphonophores are highly predatory of eggs and larvae of small pelagic (Purcell, 1981; Purcell *et al.*, 2007) as well as chaetognaths and euphausiids (Re, 1987; Krautz *et al.*, 2007; Eloire *et al.*, 2010), which together with ctenophores, siphonophores and jellyfish form the group of carnivorous zooplankton (Hirst *et al.*, 2007).

Since 2005, in the diurnal and nocturnal samples, the abundance of zooplankton has been higher and sardine capture lower (Gómez and Hernández, 2008; Hernández and Gómez, 2014). This may be due to zooplankton having had less predation, unlike the years 2003-2004, when the density was lower due to sardine consumption, which was very abundant in the area (Gómez and Hernández, 2008). Therefore, it is possible to consider that in the 2005 to 2013 period, a possible change of regime occurred, due to the greater abundance of the total zooplankton and that this is also confirmed for 13 mesozooplankton groups.

Regime change modifies trophic ecosystem structure, community composition and abundance, and causes population variation of fish species exploited in response to oceanic changes (Polovina 2005) with variations in zooplankton (Blanco *et al.*, 2006; Mackas *et al.*, 2001; Landry *et al.*, 2001). In the western Atlantic, regime changes lead to increased density of zooplankton (Sameoto, 2001), especially copepods (Kane, 2007) and species substitution (Pershing *et al.*, 2005). In the North Sea, long time series (1970 to 2008) indicate changes approximately every 10 years that affected the plankton community (Alvarez-Fernandez *et al.*, 2012); these fluctuations are caused by environmental variability (Ryckaczewsky and Checkley, 2008).

The present study also indicates that the possible regime change occurred over about 10 years, and previous ecological investigations confirmed marked environmental modifications (higher temperature, decreased nutrients, primary production and biomass of phytoplankton) that affected aquatic fertility (Gómez, 2015, 2016; Gómez and Barceló, 2014; Gómez *et al.*, 2012, 2014, 2016). This is a consequence of not very intense upwelling given

cuando la surgencia es débil, predomina el zooplancton (Blaxter y Hunter, 1982) y es característico que las poblaciones de peces explotados tengan fluctuaciones de biomasa por la variabilidad ambiental (Rykalzewsky y Checkley, 2008). Además, en California, estudios verifican que las fluctuaciones de la sardina ocurren desde 2000 años antes de comenzar la pesca comercial (Baumgartner *et al.*, 1992).

Durante los años de la fluctuación sardinera venezolana, la mayor abundancia del zooplancton (Figura 5) puede deberse a escasez de peces filtradores como la sardina. Pero también es posible, que la producción planctónica fuera diferente a la de años previos (2003 y 2004) cuando se determinaron temperaturas mínimas de 21.6 °C en superficie (Gómez, 2006) que indican el ascenso de aguas subtropicales y surgencia intensa, como es conocido (Okuda, 1978,1981) y aceptado (Astor *et al.*, 2004, 2003; Gómez, 2006; Gómez *et al.*, 2012, 2008). Las surgencias intensas favorecen al fitoplancton de mayor tamaño, el cual sería el apropiado para la sardina, especialmente para los jóvenes reclutas que cambian su alimentación de selectiva a filtradora (Gómez 2015, 2018). Durante la crisis sardinera, la surgencia fue débil en intensidad, favoreciendo al fitoplancton de talla pequeña, que puede ser inapropiado como alimento para los reclutas y adultos de sardina y en consecuencia casi colapsaron. Además, durante el periodo 2005-2013 fue baja la representación de huevos de sardina en el zooplancton (Tabla 1 y Fig. 3B).

Estudios en el oriente de Venezuela (Estación Cariaco) verifican cambios en la composición del fitoplancton regional, predominando las diatomeas pequeñas (Astor *et al.*, 2013) y se redujo más de cinco veces la abundancia de diatomeas grandes en el microplancton (talla >20 µm), lo cual sugiere una reorganización del fitoplancton y es respuesta directa a la disminución en intensidad de la surgencia (Pinckney *et al.*, 2015). Por lo cual, es posible que la abundancia de diatomeas pequeñas tuvieron importancia en la crisis de la sardina, porque quizás el fitoplancton predominante, por su tamaño, no fuera adecuado para la alimentación de juveniles y adultos. Pero fue mayor la densidad del zooplancton, verificando un posible cambio de régimen ecológico.

En surgencias del océano Pacífico, la talla media de las células del fitoplancton cambia con el fenómeno El Niño encontrando menores tallas durante estos eventos (Polovina y Woodworth, 2013). En California, el tamaño del zooplancton tiene relación con la intensidad de la surgencia,

the weakening of the trade winds (Pinckney *et al.*, 2015; Taylor *et al.*, 2012) during the years of the Venezuelan sardine crisis. It is known that in areas with strong and relatively permanent upwelling, phytoplankton form the predominant diet for sardines, but when upwelling is weak, zooplankton predominates (Blaxter and Hunter, 1982) and it is characteristic that exploited fish populations display fluctuations in biomass due to environmental variability (Rykalzewsky and Checkley, 2008). In addition, in California, studies confirm that sardine fluctuations began to occur 2000 years before commercial fishing commenced (Baumgartner *et al.*, 1992).

During the Venezuelan sardine fluctuation years, the increased abundance of zooplankton (Figure 5) may have been caused by a shortage of filtering fish such as sardines. But it is also possible that planktonic production was different from that of previous years (2003 and 2004) when minimum surface temperatures of 21.6 °C were determined (Gómez, 2006) which indicate the rise of subtropical waters and intense upwelling, as is known (Okuda, 1978.1981) and accepted (Astor *et al.*, 2004, 2003; Gómez, 2006; Gómez *et al.*, 2012, 2008). Intense upwelling favors the larger phytoplankton, which would be appropriate for sardines, especially for young recruits who change their diet from selective to filtering (Gómez 2015, 2018). During the sardine crisis, the emergence was weak in intensity, favoring small-sized phytoplankton, which may be inappropriate as food for sardine recruits and adults, which consequently almost collapsed. In addition, during the 2005-2013 period, the representation of sardine eggs in zooplankton was low (Table 1 and Fig. 3B).

Studies in eastern Venezuela (Estación Cariaco) confirm changes in the composition of regional phytoplankton, with a predominance of small diatoms (Astor *et al.*, 2013) and a reduction of more than five times in the abundance of large diatoms in microplankton (size >20 µm). This suggests a reorganization of phytoplankton and is a direct response to the decreased intensity of the upwelling (Pinckney *et al.*, 2015). It is therefore possible that the abundance of small diatoms was important in the sardine crisis, perhaps because, due to its size, the predominant phytoplankton was not suitable for feeding juveniles and adults. But the density of zooplankton was higher, confirming a possible change of ecological regime.

In upwelling in the Pacific Ocean, the average size of phytoplankton cells changes with the El Niño phenomenon, making smaller sizes more common

demonstrando como un mecanismo físico actúa sobre los peces y en escala interanual y/o decadal relaciona cambios ambientales con la producción de sardina (Rykaczewsky y Checkley, 2008). Las células pequeñas tienen ventaja competitiva cuando los nutrientes son escasos (Margalef, 1978; Falkowski y Oliver, 2007) mientras que el exceso de nutrientes favorece al fitoplancton con talla más grande (Moloney y Field, 1991). Así, la variabilidad temporal del plancton pequeño o grande afecta las poblaciones de peces planctófagos (Brosset *et al.*, 2016), como puede ser el caso de la sardina en Venezuela.

Puede considerarse que en el nororiente de Venezuela, desde mediados de 2005 las aguas fueron poco fértiles por la debilidad de los Alisios entre 2006 y 2010, propiciando la disminución de la surgencia y el aumento de la zona fótica (Pinckney *et al.*, 2015). Asimismo, fue importante la acusada disminución de las lluvias durante el 2005, lo que conllevó a una baja descarga del río Orinoco, la contracción espacial de su pluma y la reducción de su impacto regional; también en 2005 se obtuvieron las más bajas estimaciones (satelitales) de producción primaria en el Caribe oriental (López *et al.*, 2013), coincidentes con la sequía más intensa de los últimos 100 años en la región Amazónica, (temperaturas del aire de 3 a 5 °C más altas de lo normal). Las causas de la excepcional sequía, no se relacionaron con El Niño, fue impulsada por el Atlántico Norte tropical, anormalmente cálido que redujo la intensidad de los alisios del noreste (Marengo *et al.*, 2008). En 2010 la sequía fue más severa que en 2005 (Lewis *et al.*, 2011).

En consecuencia, es posible que los eventos climáticos críticos de 2005 y 2010 también tuvieran marcada influencia en el área de surgencia de Venezuela. Asimismo, en 2007 y 2008 en isla Margarita no fueron perceptibles las aguas del río Orinoco (Gómez, 2016) y hasta 2012-2013 la fertilidad marina se mantuvo baja en comparación con 2003-2004 (Gómez *et al.*, 2016). En el lapso 2005 a 2014 la variación de las condiciones ambientales causó un cambio de régimen que afectó la abundancia de sardina durante alrededor de 10 años.

## CONCLUSIONES

1. Durante 15 años se determinó la abundancia de 21 grupos del mesozooplancton, en 13 grupos: copépodos, cladóceros (*Penilia* y *Podon*), sergestidos *Lucifer*, zoeas de brachiura, chaetognatos *Sagitta*, larvas de moluscos, cirripedios, mysis de peneidos, pterópodos y en el plancton

during these events (Polovina and Woodworth, 2013). In California, the size of the zooplankton is related to the intensity of the upwelling, demonstrating how a physical mechanism acts on fish and on an interannual and/or decadal scale relates environmental changes to sardine production (Rykaczewsky and Checkley, 2008). Small cells have a competitive advantage when nutrients are scarce (Margalef, 1978; Falkowski and Oliver, 2007) while excess nutrients favor larger-sized phytoplankton (Moloney and Field, 1991). Thus, the temporal variability of small or large plankton affects planktophagous fish populations (Brosset *et al.*, 2016), as may be the case for sardines in Venezuela.

It can be considered that in the northeast of Venezuela, the waters have not been very fertile since mid-2005 due to weak trade winds between 2006 and 2010, propitiating a reduction in the upwelling and an increased photic zone (Pinckney *et al.*, 2015). This led to a low discharge of the Orinoco River, the spatial contraction of its plume, and the reduction of its regional impact. Also in 2005, the lowest estimates (satellite) of primary production in the eastern Caribbean were obtained (López *et al.*, 2013), coinciding with the most intense drought of the last 100 years in the Amazon region, (air temperatures from 3 to 5 °C higher than normal). The causes of the exceptional drought, not related to El Niño, were driven by the abnormally warm tropical North Atlantic, which reduced the intensity of the northeastern trade winds (Marengo *et al.*, 2008). Drought was more severe in 2010 than it was in 2005 (Lewis *et al.*, 2011).

As a result, it is possible that the critical weather events of 2005 and 2010 also had a marked influence in the area of Venezuela's upwelling. Likewise, in 2007 and 2008 on Margarita Island the waters of the Orinoco River were not perceptible (Gómez, 2016) and until 2012-2013, marine fertility remained low when compared to 2003-2004 (Gómez *et al.*, 2016). Between 2005 and 2014, the variation in environmental conditions caused a regime change that affected sardine abundance for about 10 years.

## CONCLUSIONS

1. For 15 years, the abundance of 21 mesozooplankton groups was determined, in 13 groups: copepods, cladocerans (*Penilia* and *Podon*), sergestoids *Lucifer*, brachyurans zoea, chaetognaths *Sagitta*, mollusk larvae, cirripede, penaeid mysis, pteropods, and in the gelatinous plankton (salp, larvaceans *Oikopleura*, jellyfish,



gelatinoso (salpas, apendicularias *Oikopleura*, medusas, sifonóforos) se encontraron mayores valores de densidad y de representación en el periodo 2005 a 2013 mientras que fueron menores en 2002-2004 y 2014-2016.

2. La variación temporal en la abundancia del mesozooplankton y su composición, sugieren que entre 2005 y 2014 ocurrió un cambio de régimen en el este de la isla Margarita, que afectó al recurso sardinero venezolano.

3. Los huevos de sardina fueron abundantes en años 2002-2004 y 2014-2016 pero tuvieron menor densidad entre 2005 y 2013. Esta tendencia es más notable en la composición (%) del zooplankton siendo poco representados durante la crisis sardinera (2005 a 2013).

## AGRADECIMIENTOS

Los pescadores sardineros del Morro de Porlamar facilitan embarcación para los muestreos desde el 2002, realizados con el pescador Sr. Simplicio Rosales. Se agradece a la Asociación de Productores de Sardina de Nueva Esparta (Aprosardine) y al Instituto Socialista de la Pesca (Insopesca) del Ministerio de la Pesca y Acuicultura, por facilitar cifras de captura de sardina. Muchas gracias a evaluadores por valiosas sugerencias.

siphonophores) higher density and representation values were found in the 2005 to 2013 period, while these were lower in 2002-2004 and 2014-2016.

2. The temporal variation in the abundance of mesozooplankton and its composition suggest that between 2005 and 2014 there was a regime change in the east of Margarita Island, which affected the Venezuelan sardine resource.

3. Sardine eggs were abundant in years 2002-2004 and 2014-2016 but less so between 2005 and 2013. This trend is most notable in the composition (%) of zooplankton being under-represented during the sardine crisis (2005 to 2013).

## ACKNOWLEDGEMENTS

The sardine fishermen of Morro de Porlamar have been providing boats for sampling -conducted with the help of fisherman Mr. Simplicio Rosales- since 2002. Thanks are due to the Asociación de Productores de Sardina de Nueva Esparta (Aprosardine) and the Instituto Socialista de la Pesca (Insopesca) of the Ministry of Fisheries and Aquaculture for providing sardine catch figures. Many thanks also to the evaluators for their valuable suggestions.

## BIBLIOGRAFÍA / LITERATURE CITED

- Alcaraz, M. 1997. Copepods under turbulence: grazing, behavior and metabolic rate. *Scientia Marina*, 61(Suppl 1): 177-195.
- Alheit, J. and M. Niquen. 2004. Regime shifts in the Humboldt Current ecosystem. *Prog. Oceanogr.*, 60: 201-222.
- Alheit, J., C. Möllmann, J. Dutz, G. Kornilovs, P. Loewe, V. Mohrholz and N. Wasmund. 2005. Synchronous ecological regime shifts in the central Baltic and the North Sea in the late 1980s. *ICES J. Mar. Sci.*, 62: 1205-1215.
- Alheit, J., C. Roy and S. Kifani. 2009. Decadal-scale variability in populations. 64-87 p. In: Checkley, D., J. Alheit, Y. Oozeki, C. Roy (Eds.). *Climate change and small pelagic fish*. Cambridge University Press, Cambridge. 392 p.
- Alvarez-Fernández, S., H. Lindeboom and E. Meesters. 2012. Temporal changes in plankton of the North Sea: community shifts and environmental drivers. *Mar. Ecol. Prog. Series*, 462: 21-38.
- Astor, Y., F. Muller-Karger y M. Scranton. 2003. Seasonal and interannual variation in the hydrography of the Cariaco Basin: implications for basin ventilation. *Continental Shelf Res.*, 23: 125-144.
- Astor, Y., F. Muller-Karger, R. Bohrer, L. Troccoli 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. Lorenzoni, R. Thunell, R. Varela, F. Muller, L. Troccoli, G. Taylor, M. Scranton, E. Tappa and D. Rueda. 2013. Interannual variability in sea surface temperature and fCO<sub>2</sub> changes in the Cariaco Basin. *Deep Sea Research Part II*, 93: 33-43.
- Baumgartner, T., A. Soutar and V. Ferreira-Bartrina. 1992. Reconstruction of the history of Pacific sardine and northern anchovy populations over the past 2 millennia from sets of the Santa-Barbara Basin, California. *CalCOFI Rep.*, 33: 24-40.
- Beaugrand, G. 2005. Monitoring pelagic ecosystems using plankton indicators. *ICES J. Mar. Sci.*, 62: 333-338.
- Beaugrand, G. 2015. Theoretical basis for predicting climate-induced abrupt shifts in the oceans. *Phil. Trans. R. Soc. B* 370, 20130264. (doi:10.1098/rstb.2013.0264).
- Beaugrand, G. and P. Reid. 2003. Long-term changes in phytoplankton, zooplankton and salmon linked to climate change. *Global Change Biology*, 9: 801-817.





- Boltovskoy, D. 1981. Atlas del zooplancton del Atlántico Sudoccidental y métodos de trabajo con el zooplancton marino. INIDEP, Mar del Plata. 936 p.
- Blackett, P. Licantro and S. Coombs. 2014. Long-term variability of the siphonophores *Muggiaea atlantica* and *M. kochi* in the Western English Channel. Prog. Oceanogr., 128: 1-14.
- Blanco, L., F. Alvarez and J. Cabal. 2006. Changes in the zooplankton community associated with the hydrography off the northwestern Iberian Peninsula. ICES J. Mar. Sci., 63: 799-810.
- Blaxter, J. and J. Hunter. 1982. The biology of clupeoid fishes. Adv. Mar. Biol., 20: 1-223.
- Brosset, P., B. Le Bourg, D. Costalago, B. Banaru, E. Van Beveren, J. Bourdeix, J. Fromentin, F. Menard and C. Saraux. 2016. Linking small pelagic dietary shifts with ecosystem changes in the Gulf of Lyons. Mar. Ecol. Prog. Series, 554: 157-171.
- Cervigón, F. y P. Marciano. 1965. Zooplancton. En: Estudios sobre el ecosistema pelágico del N.E. de Venezuela. Mem. Soc. Cienc. Nat. La Salle, 25(70, 71 y 72): 263-358.
- Church, M., M. Lamas and F. Muller. 2013. Sea change: charting the course for biogeochemical ocean time-series research in a new millennium. Deep Sea Research Part II, 93: 2-15.
- Condon, R., W. Graham, C. Duarte, K. Pitt, C. Lucas, S. Haddock, K. Sutherland, K. Robinson, M. Dawson, M. Decker, C. Mills, J. Purcell, A. Malej, H. Mianzan, S. Uye, S. Gelcich and L. Madin. 2012. Questioning the Rise of Gelatinous Zooplankton in the World's Oceans. BioScience, 62(2): 160-169.
- Cury, P. and L. Shannon. 2004. Regime shifts in upwelling ecosystems: observed changes and possible mechanisms in the northern and southern Benguela. Prog. Oceanogr., 60: 223-243.
- Cury, P., A. Bakun, R. Crawford, A. Jarre, R. Quiñones, L. Shannon and H. Verheye. 2000. Small pelagiques in upwelling systems: patterns of interaction and structural changes in "waspwaist" ecosystems. ICES J. Mar. Sci., 57: 603-618.
- De la Cruz, J., P. Ajani, H. Middleton and M. Suthers. 2003. Population growth and transport of the redtide dinoflagellate *Noctiluca scintillans* in the coastal waters off Sydney, Australia, using cell diameter as a tracer. Limnol. Oceanogr., 48: 656-674.
- Deyle, E., M. Fogarty, C. Hsieh, L. Kaufman, A. McCall, S. Munch, C. Perreti, H. Ye and G. Sugihara. 2013. Predicting climate effects on Pacific sardine. Proc. Nat. Acad. Sci., USA., 110: 6430-6435.
- De Young, B., M. Barange, G. Beaugrand, R. Harris, R. Perry, M. Scheffer y F. Werner. 2008. Regime shifts in marine ecosystems: detection, prediction and management. Trends Ecol. Evol., 23: 402-409.
- Eloire, D., P. Sommerfield, D. Conway, C. Halsband, R. Harris and D. Bonnet. 2010. Temporal variability and composition of zooplankton at station 14 in the Western channel: 20 years of sampling. J. Plankton Res., 32: 657-679.
- Falkowski, P. and M. Oliver. 2007. Mix and match: How climate selects phytoplankton. Nat. Rev. Microbiol., 5: 813-819.
- Garrido, S., A. Marcalo, J. Zwolinsky and C. van der Lingen. 2007. Laboratory investigations on the effect of prey size and concentration on the feeding behavior of sardine *Sardina pilchardus*. Mar. Ecol. Prog. Series, 330: 189-199.
- Gómez, A. 1996. Causas de la fertilidad marina en el nororiente de Venezuela. Interciencia, 21(3): 140-146.
- Gómez, A. 2001. Recursos pesqueros: Caribe. Investigación y Ciencia, 301: 36-38.
- Gómez, A. 2006. Caracterización ecológica del caladero de pesca más importante de Venezuela (Pampatar-La Isleta, Isla de Margarita). Museo Marino Margarita Inf. Final Fondo Nal Invest. Cient. Técn. Ven. (Fonacit Proy. 2000001372). Min. Cienc. Tecnol, Caracas. 648 p.
- Gómez, A. 2007. Producción primaria al sureste de la isla de Margarita, Venezuela. Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela. Univ. Oriente, 46 (2): 97-105.
- Gómez, A. 2015. Crisis de la pesca de sardina en Venezuela: abundancia de huevos de sardina *Sardinella aurita* en el este de Isla Margarita. Once años de estudio (2002-2013) y comentarios sobre muestreo, reproducción y desarrollo. Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela. 54 (2): 95-108
- Gómez, A. 2016. Densidad de huevos de sardina *Sardinella aurita*, abundancia de zooplancton e hidrografía en la Península de Araya y sur de Isla Margarita, Venezuela. Bol. Invest. Mar. Cost., 45(1): 57-72.
- Gómez, A. 2018. Análisis del manejo de la crisis de sardina *Sardinella aurita* en Venezuela y comentario sobre artes de pesca y estadísticas. Bol. Invest. Mar. Cost., 47 (1): 85-106.
- Gómez, A. 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. Venezuela., 53(2): 185-203.
- Gómez, A. e I. Hernández. 2008. Abundancia interanual del zooplancton nocturno en la costa este de isla Margarita, Venezuela. Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela. Univ. Oriente, 47(2): 91-102.
- 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. Venezuela. Univ. Oriente., 47(2): 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. Venezuela. 51 (2): 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. Venezuela., 53 (1): 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(2): 269-288.
- González, W., N. Eslava y E. Gómez. 2007. Parámetros poblacionales de la sardina (*Sardinella aurita*) del sureste de la Isla de Margarita, Venezuela. Bol. Centro Invest. Biol., Univ. Zulia, Venezuela, 41(4): 457-470.
- Guzmán, R., P. Freón y J. Mendoza. 2003. La pesquería de sardina en el oriente de Venezuela, su variabilidad espacio-temporal: periodo 1973-1989. 426-449 p. En: Freón, P. y J. Mendoza (Edits.). La sardina (*Sardinella aurita*), su medio ambiente y explotación en el oriente de Venezuela. IRD Editions, Paris, 549 p.
- Hare, S. y N. Mantua. 2000. Empirical evidence for North Pacific regime shifts in 1977 and 1989. Prog. Oceanogr., 47: 103-145.
- Hays, G., A. Richardson y C. Robinson. 2005. Climate change and marine plankton. Trends Ecol. Evol., 20: 337-344.
- Hernández, I. y A. Gómez. 2014. Patrones de abundancia y composición del zooplancton costero a varias escalas temporales en un ciclo de surgencia estacional en la Isla de Margarita, Venezuela. Interciencia, 39 (2): 122-128.
- Hirst, A., D. Bonnet and R. Harris. 2007. Seasonal dynamics and mortality rates of *Calanus helgolandicus* over two years at a station in the English Channel. Marine Ecology Progress Series, 340: 189-205.
- James, A. 1988. Are clupeoids macrophagist herbivorous or omnivorous? A review of the diets of some commercially important clupeids. S. Afr. J. Mar. Sci., 7: 161-177.
- Jiao, Y. 2009. Regime shift in marine ecosystems and implications for fisheries management, a review. Rev. Fish Biol. Fish. 19: 177-191.
- Kane, J. 2007. Zooplankton abundance trends in Georges Bank, 1977-2004. ICES J. Mar. Sci., 64: 909-919.
- Kasai, H. y T. Ono. 2007. Has the 1998 regime shift also occurred in the oceanographic conditions and lower trophic ecosystem of the Oyashio region? J. Oceanogr., 63: 661-669.
- Kiorboe, T. 1998. Intensive aggregate formation with low flux during an upwelling-induced diatom bloom. Limnol. Oceanogr., 43: 104-116.
- Krautz, M., L. Castro and M. González. 2007. Interaction of two key species in the Humbolt current: euphausiid predation on anchoveta eggs estimated by immunoassays. Mar. Ecol. Prog. Ser., 335:175-185.
- Landry, M., H. Al-Mutairi, K. Self, S. Christensen and S. Nunnery. 2001. Seasonal patterns in mesozooplankton in abundance and biomass at station ALOHA, Deep-Sea Research Part II, 48: 2037-2061.
- Legaré, H. 1961a. Algunos eufausiáceos del Golfo de Paria y Delta del Orinoco, al oriente de Venezuela. Bol. Inst. Oceanogr. 1(1-2): 131-148.
- Legaré, H. 1961b. Estudios preliminares del zooplancton en la región de Cariaco. Bol. Inst. Oceanogr., 1(1-2): 191-218.
- Lewis, S. P. Brando, O. Phillips, G. van der Heijden and D. Nepstad. 2011. The 2010 Amazon drought. Science, 331(6017):554.
- López, R., J. López, J. Morell, J. Corredor and C. Del Castillo. 2013. Influence of the Orinoco river on the primary production of eastern Caribbean surface waters. J. Geophys. Res. Oceans. 118(8): 4617-4632.
- Mackas, D., R. Thomson and M. Galbraith. 2001. Changes in the zooplankton community of the British Columbia continental margin, 1985-1999, and their covariation with oceanographic conditions. Can. J. Fish. Aquat. Sci., 58: 685-702.
- Mackenzie, B. and W. Legget. 1991. Quantifying the contribution of small-scale turbulence to the encounter rates between larval fish and their zooplankton prey: effects of wind and tide. Mar. Ecol. Prog. Series, 73: 149-160.
- Marengo, J., C. Nobre, J. Tomasella, M. Oyama, G. Sampaio de Oliveira, R. de Oliveira, H. Camargo, L. Alves and I. Brown. 2008. The drought of Amazonia in 2005. J. Climate., 21(3): 495-516.
- Margalef, R. 1997. Turbulence and marine life. Scientia Marina, 61(Suppl. 1): 109-123.
- Margalef, R. 1978. Life-forms of phytoplankton as survival alternatives in an unstable environment. Oceanol. Acta, 1: 493-509.
- 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.
- Mauchline, J. 1998. The Biology of Calanoid Copepods. Academic Press, San Diego. 710 p.
- Mendoza, J. 2015. Rise and fall of Venezuela industrial and artisanal marine fisheries: 1950-2010. Fisheries Centre. The University of British Columbia. Working Paper Series 2015-27. 15 p.
- Möllmann, C. and R. Diekmann. 2012. Marine ecosystem regime shifts induced by climate and overfishing: a review for the Northern Hemisphere. Adv. Ecol. Res., 47: 303-347.
- Möllman, C., C. Folke, M. Edwards and A. Conversi. 2015. Marine regime shifts around the globe: theory, drivers and impacts. Phil. Trans. R. Soc., B370: 20130260.
- Moloney, C. and J. Field. 1991. The size-based dynamics of plankton food webs. 1. A simulation-model of carbon and nitrogen flows. J. Plank. Res., 13: 1003-1038.
- Nakamura, Y. 1998. Biomass, feeding and production of *Noctiluca scintillans* in the Seto Inland Sea, Japan. J. Plankton Res., 20: 2213-2222.
- Nikolioudakis, N., S. Isauri and S. Somarakis. 2015. Trophodynamics of anchovy in a non-upwelling system: direct comparison with sardine. Mar. Ecol. Prog. Series, 500: 215-229.

- Oguz, T., T. Cokacar, P. Malanotte-Rizzoli y H. Ducklow. 2003. Climatic warming and accompanying changes in the ecological regime of the Black Sea during 1990s. *Glob. Biogeochem. Cycles*, 17: 1088.
- Okuda, T. 1978. Condiciones hidroquímicas de las aguas superficiales de la Fosa de Cariaco y áreas adyacentes. *FAO Fisheries Report*, No. 200: 349-362.
- Okuda, T. 1981. Análisis hidroquímicos de la Bahía de Pozuelo y sus áreas adyacentes, Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela*. 20 (1 y 2): 11-22.
- Perry, R., H. Batchelder, D. Mackas, S. Chiba, E. Durbin, W. Greve and H. Verheye. 2004. Identifying global synchronies in marine zooplankton populations: issues and opportunities. *ICES J. Mar. Sci.*, 61: 445-456.
- Pershing, A., C. Greene, J. Jossi, I. O'Brien, J. Broadziak and B. Bailey. 2005. Interdecadal variability in the Gulf of Maine zooplankton community with potential effects on fish recruitment. *ICES J. Mar. Sci.*, 62: 1511-1523.
- Peters, R. 1983. *The ecological implications of body size*. Cambridge University Press, Cambridge. 330 p.
- Peterson, W. and F. Schwing. 2003. A new climate regime in northeast pacific ecosystems. *Geophys. Res. Lett.*, 30: 1896. (doi:10.1029/2003gl017528).
- Pikitch, E., K. Rountos, T. Essington, C. Santora and others. 2014. The global contribution of forage fish to marine fisheries and ecosystems. *Fish. Fish.*, 15: 43-64.
- Pinckney, J., C. Benitez, R. Thunell, F. Muller, 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 Research Part I*, 101: 27-37.
- Polovina, J. 2005. Climate variation, regimen shifts, and implications for sustainable fisheries. *Bull. Mar. Sci.*, 76: 233-244.
- Polovina, J. and P. Woodworth. 2013. Declines in phytoplankton size in the subtropical oceans estimated from satellite remotely-sensed temperature and chlorophyll 1998-2007. *Deep Sea Research Part II*, 77-80: 82-88.
- Purcell, J. 1981. Dietary-composition and diel feeding patterns of epipelagic siphonophores. *Mar. Biol.*, 65: 83-90.
- Purcell, J., S. Uye and W. Lo. 2007. Anthropogenic causes of jellyfish blooms and their direct consequences for humans: a review. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 350: 153-174.
- Re, P. 1987. Ecology of the planktonic phase of the anchovy *Engraulis encrasicolus* (Linnaeus, 1758) within Mira estuary (Portugal). *Inv. Pesq.*, (4): 581-598.
- Richardson, A. 2008. In hot water: zooplankton and climate change. *ICES J. Mar. Sci.*, 65: 279-295.
- Rocha, J., J. Yletyinen, R. Biggs, T. Blenckner y G. Peterson. 2015. Marine regimen shifts: drivers and impacts on ecosystem services. *Phil. Trans. R. Soc.*, B370: 20130273.
- Roemmich, D. y J. McGowan. 1995. Climatic warming and the decline of zooplankton in the California current. *Science*, 267: 1324-1326.
- 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.
- Ryckaczewsky, R. and D. Checkley. 2008. Influence of ocean winds on the pelagic ecosystems in upwelling region. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA.*, 105: 1960-1970.
- Sameoto, D. 2001. Decadal changes in phytoplankton color index and selected calanoid copepods in continuous plankton recorder data from the Scotian shelf. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 58:749-761.
- Scheffer, M. 2009. *Critical transitions in nature and society*. Princeton, NJ. Princeton University Press. 384 p.
- Scheffer, M. and S. Carpenter. 2003. Catastrophic regime shifts in ecosystems: linking theory to observation. *Trends Ecol. Evol.*, 18:648-656.
- Taylor, G., F. Muller-Karger, R. Thunell, M. Scranton, Y. Astor, R. Varela, L. Troccoli, L. Lorenzoni, K. Fanning, S. Hameed and O. Doherty. 2012. Ecosystem responses in the southern Caribbean Sea to global climate change. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA.*, 109 (47): 19315-19320.
- Tiselius, P. and T. Kiorboe. 1998. Colonization of diatom aggregates by the dinoflagellate *Noctiluca scintillans*. *Limnol. Oceanogr.*, 43: 154-159.
- Urosa, L. 1978. Fluctuación cualitativa y cuantitativa del Phylum Chaetognata en Golfo de Cariaco, entre 1976 y 1977 y relación con aspectos hidrográficos. Tesis de Postgrado Universidad de Oriente, Instituto Oceanográfico, Cumaná, Venezuela, 112 pp.
- Urosa, L. 1980. Nauplii balanomorfos y variación diurna de la temperatura de la ensenada de Turpialito, Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela*, 19(1-2): 73-92.
- Van der Lingen, C., L. Hutchings and J. Field. 2006. Comparative trophodynamics of anchovy *Engraulis encrasicolus* and sardine *Sardinops sagax* in the southern Bengala: are species alternations between small pelagic fish trophodynamically mediated?. *S. African J. Mar. Sci.*, 28: 465-477.
- Weijerman, M., H. Lindeboom and A. Zuur. 2005. Regime shifts in marine ecosystems of the North Sea and Wadden Sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 298, 21-39.
- Worm, B., E. Barbier, N. Beaumont, J. Duffy, C. Folke, B. Halpern, J. Jackson, H. Lotze, F. Micheli, S. Palumbi, E. Sala, K. Selkoe, J. Stachowicz and R. Watson. 2006. Impacts of biodiversity loss on ocean ecosystem services. *Science*, 314: 787-790.
- Zoppi, E. 1961. Distribución vertical del zooplancton en el golfo y extremo Este de la Fosa de Cariaco. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela*, (1): 219-248.