

Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras

Since 1967

Bulletin of Marine and Coastal Research



Serie de Publicaciones Periódicas

Volumen 52 (2)
Año 2023 (julio-diciembre / July-December)



Santa Marta • Colombia

ISSN: 0122-9761
e-ISSN: 2590-4671

BOLETÍN DE INVESTIGACIONES MARINAS Y COSTERAS

Bulletin of Marine and Coastal Research

(Bol. Invest. Mar. Cost.)

ISSN 0122-9761 | e-ISSN 2590-4671

La revista científica *Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras* está dirigida a la comunidad científica y a las personas relacionadas con temas medioambientales en zonas marino-costeras, con particular énfasis en América tropical. Considera para su publicación trabajos inéditos sobre cualquier tópico de investigación en el mar o en ambientes acuáticos de la zona costera, realizados en las áreas tropicales y subtropicales de América. Es editada desde 1967 por el Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras “José Benito Vives de Andrés” (Invemar). Hasta el volumen 8 llevó el nombre de “Mitteilungen aus dem Instituto Colombo-Alemán de Investigaciones Científicas Punta de Betín” y entre los volúmenes 9 y 24 se denominó “Anales del Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras”. A partir del año 2008 se publican dos números por volumen anual manteniendo esta periodicidad hasta la fecha. La revista se encuentra indexada en Web of Knowledge, SciELO-Colombia, en Scopus (ubicándose en el Q3 del Scimago Journal Ranking (SJR) en la categoría “Animal Science and Zoology”) y recientemente en Publindex.

El Boletín es una publicación completamente **bilingüe** (inglés y español) de **libre acceso**, que puede ser consultada en www.invemar.org.co/boletin y que es distribuida nacional e internacionalmente a través del sistema de canje y donación. Las instrucciones a los autores para la preparación y el envío de manuscritos se encuentran en las últimas páginas de este número y en el portal de Internet.

El *Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras* se acoge a normas éticas para la publicación de documentos científicos, en particular, a la evaluación por pares (simple ciego) de todos los manuscritos aceptados. Así mismo, se espera que todos los autores hagan seguimiento de un código ético que garantice el avance de la ciencia y la protección del ambiente natural.

.....

The scientific journal Bulletin of Marine and Coastal Research is written for the science community and any person interested in environmental issues in marine and coastal areas, with emphasis in the tropical Americas region. It considers unedited works about research topics on the sea or coastal aquatic environments, undertaken in the tropical and subtropical areas of the Americas. It has been edited since 1967 by the Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras “José Benito Vives de Andrés” (Invemar) (Marine and Coastal Research Institute). Volumes 1-8 were named “Mitteilungen aus dem Instituto Colombo-Alemán de Investigaciones Científicas Punta de Betín” and between volumes 9 and 24 it was called “Anales del Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras”. Since 2008, the journal has published two issues per annual volume.

The journal is indexed in Web of Science, SciELO-Colombia, Scopus (in Q3 of Scimago Journal Ranking (SJR) on Animal Science and Zoology category) and currently on Publindex..

The Bulletin is a bilingual (English and Spanish) and an open access publication, which can be consulted on www.invemar.org.co/boletin and it is also distributed nationally and internationally through exchange and donation systems. Instructions to authors for preparation and submission of manuscripts are in the final pages of this issue and in our website.

The Bulletin of Marine and Coastal Research is based on ethical standards for the publications of scientific documents, in particular about peer review process (single peer review) of all accepted manuscripts. In the same way, The Bulletin expects an ethic code from authors as a guaranty of science advance and natural environment protection.

Director general / General Director

Francisco A. Arias Isaza, *PhD*

Director de la revista / Journal Director

Jesús A. Garay, *MSc*

Invemar, Colombia

Editor general / Editor-in-Chief


Arturo Acero Pizarro, *PhD*

Universidad Nacional de Colombia sede Caribe (Cecimar), Colombia


Comité editorial / Editorial Board

Andia Chávez Fonnegra, *PhD*  0000-0002-6781-0089
Florida Atlantic University, EE. UU.


Antonio Baeza, *PhD*  0000-0002-2573-6773
Clemson University y Smithsonian Marine Station at Fort Pierce, EE. UU.

Arturo Acero Pizarro, *PhD*  0000-0002-6637-9901
Universidad Nacional de Colombia sede Caribe (Cecimar), Colombia

Diego L. Gil Agudelo, *PhD*  0000-0001-7873-4694
Texas A&M University at Galveston, EE. UU.

Edgardo Londoño-Cruz, *PhD*  0000-0001-5762-9430
Universidad del Valle, Colombia.

Gabriel R. Navas S., *PhD*  0000-0001-9554-6345
Universidad de Cartagena, Colombia


Gladys Bernal, *PhD*  0000-0001-6333-6028
Universidad Nacional de Colombia sede Medellín, Colombia


Guillermo Díaz Pulido, *PhD*  0000-0002-0901-3727
Griffith University, Australia

Javier A. Díaz Ochoa, *PhD*  0000-0002-1911-0467
Universidad de Magallanes, Chile


Jorge Enrique Páramo, *PhD*  0000-0002-8380-2716
Universidad del Magdalena, Colombia


José Horrillo Caraballo, *PhD*  0000-0001-7694-3812
Swansea University, Reino Unido

José Julián Tavera, *PhD*  0000-0003-4517-9238
Universidad del Valle, Colombia

Julio César Herrera Carmona, *PhD*  0000-0003-0446-3275
Universidad del Valle, Colombia

Marco Alejandro Correa, *PhD*  0000-0002-4714-9553
Invemar, Colombia

María del Pilar Blanco Parra, *PhD*  0000-0003-2492-2168
Universidad de Quintana Roo, México


María Isabel Criales, *PhD*  0000-0001-5608-8943
Universidad Nacional de Colombia sede Bogotá, Colombia

Maribeb Castro, *PhD*  0000-0001-6353-1018
Universidad Militar Nueva Granada, Colombia

Mateo López Victoria, *Dr.rer.nat.*  0000-0002-7307-8680
Pontificia Universidad Javeriana Cali, Colombia

Nikita Gaibor, *PhD*  0000-0002-4773-3434
Instituto Nacional de Pesca, Ecuador

Óscar Álvarez Silva, *PhD*  0000-0002-5121-5875
Universidad del Norte. Colombia

Valentina Hurtado-McCormick, *PhD*  0000-0001-9407-5924
Commonwealth Scientific and Industrial Research Organisation (CSIRO), Environment Perth, WA, Australia

Jefe de Comunicación Científica / Head of Scientific Communication

Isabela Katime Arroyave

Invemar, Colombia

Asistente del comité editorial / Editorial Board Professional

Tatiana Gómez Orgulloso, *MSc*

Invemar, Colombia

Comité científico / *Scientific Board*

- Adolfo Sanjuan Muñoz, *MSc*  0000-0002-4786-862X
Universidad de Bogotá Jorge Tadeo Lozano, Colombia
- Alfredo Gómez Gaspar, *MSc*  0000-0002-2430-2738
Museo Marino de Margarita y Universidad de Oriente (Nueva Esparta), Venezuela
- Efraín Rodríguez Rubio, *PhD*  0000-0002-1150-3194
Centro de Innovación y Tecnología-ICP y Ecopetrol, Colombia
- Gloria E. Sánchez, *PhD*
Universidad de Magallanes, Chile
- Juan Manuel Díaz, *Dr.rer.nat.*  0000-0002-2026-6522
Fundación Marviva, Colombia
- Kludia Hernández, *PhD*  0000-0002-8490-2882
Universidad Andrés Bello, Chile
- Luisa Espinosa, *PhD*  0000-0003-1452-3104
Invemar, Colombia
- Marie Luise Schnetter, *Dr.rer.nat.*
Justus-Liebig-Universität Gießen, Alemania
- Mónica Puyana, *PhD*  0000-0001-7600-3118
Universidad de Bogotá Jorge Tadeo Lozano, Colombia
- Yves François Thomas, *PhD*  0000-0003-1896-0774
Université Paris 1 Panthéon-Sorbonne, Francia

Evaluadores de este número / *Reviewers for this issue*

- | | |
|---|---|
| Ana Cristina Bolaños, <i>PhD</i> | Universidad del Valle, Colombia |
| Alexis Castillo, <i>PhD</i> | Universidad Católica del Maule, Chile |
| Arturo Acero, <i>PhD</i> | Universidad Nacional de Colombia |
| César Chávez, <i>PhD</i> | Centro Neotropical de Entrenamiento en Humedales, Chile |
| David Avalos, <i>PhD</i> | Universidad de Guadalajara, México |
| Diana Milena Bustos Montes, <i>PhD</i> | Universidad Jorge Tadeo Lozano, Colombia |
| Emilio Palacios, <i>PhD</i> | Universidad de Guadalajara, México |
| Germán Bolívar, <i>PhD</i> | Universidad del Valle, Colombia |
| Gustavo Barrantes, <i>PhD</i> | Universidad Nacional, Costa Rica |
| Juan Manuel Gutiérrez, <i>PhD</i> | Invemar, Colombia |
| Juan David Osorio Cano, <i>PhD</i> | Universidad Nacional de Colombia |
| Juan Luis Mata, <i>PhD</i> | University of South Alabama, EE. UU. |
| Jesús Gabriel Rangel Peraza, <i>PhD</i> | Tecnológico Nacional de México |
| Johanna Vanessa Segovia de González, <i>PhD</i> | Universidad Francisco Gavidia, El Salvador |
| Julio César Herrera Carmona, <i>PhD</i> | Universidad del Valle, Colombia |
| Luis Alonso Zapata Padilla, <i>MSc</i> | WWF Colombia |
| Luis Hernán Chasqui Velasco, <i>MSc</i> | Invemar, Colombia |
| María Isabel Criales Hernández, <i>PhD</i> | Universidad Nacional de Colombia |
| Mateo López, <i>Dr.rer.nat.</i> | Pontificia Universidad Javeriana, Colombia |
| Yaneth Alejandra Bustos Terrones, <i>PhD</i> | Tecnológico Nacional de México |
| Valentina Hurtado-McCormick, <i>PhD</i> | Commonwealth Scientific and Industrial Research Organisation (CSIRO),
Environment Perth, WA, Australia |

Foto portada / *Cover Photo*

Ejemplar de pez tamborín (*Canthigaster rostrata*) en la Isla de Providencia (Foto: Andres Acosta)

Traducción / *Translation*

José Daniel Gutiérrez Mendoza

Diagramación y montaje / *Layout and Assembly*

John Khatib (Ediprint SAS)

Canje / *Exchange*

Centro de Documentación / *Documentation Center (CDO)* • E-mail: bibliote@invemar.org.co

Boletín en línea / *Online Bulletin*

www.invemar.org.co/boletin

Derechos reservados conforme a la ley
El Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras está bajo la licencia de Creative Commons
Atribución-No comercial-Compartir igual 4.0 Internacional

All rights reserved by law
The Bulletin of Coastal and Marine Research is under Creative Commons license
BY-NC-SA 4.0



Citar los artículos / Citation Style:
Autores. 2023. Título del artículo. Bol. Invest. Mar. Cost., 52(2): rango de páginas.
Authors. 2023. Title of article or note. Bull. Cost. Mar. Res., 52(2): page range.

BOLETÍN DE INVESTIGACIONES MARINAS Y COSTERAS

Bulletin of Marine and Coastal Research

(Bol. Invest. Mar. Cost.)

Registrado en Scopus, Publindex, Biological Abstracts, Biosis Previews,
Periódica, Zoological Record, Latindex, Scielo-Colombia
DOAJ e ISI Web of Knowledge

52 (2)



**Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras
“José Benito Vives de Andrés”**

Vinculado al Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sostenible

Santa Marta, Colombia, 2023 (julio-diciembre / *July-December*)

TABLA DE CONTENIDO / CONTENTS

ARTÍCULOS / ARTICLES

- Brightdoom Márquez-Rojas y Evelyn Zoppi de Roa†**
Copépodos planctónicos del Caribe nororiental y Atlántico venezolano
Planktonic copepods of the northeastern Caribbean and Atlantic Venezuelan 9
- Dani Abigail Carrillo-Isiordia, Oscar Iram Zavala-Leal, Juan Ramón Flores-Ortega, Breidy Lizeth Cuevas-Rodríguez, Francisco Javier Valdez-González, Claudia Azucena González-Huerta y Elifonso Isiordia-Pérez**
Biología reproductiva de la corvina rayada *Cynoscion reticulatus* del suroriente del Golfo de California
Reproductive biology of the striped weakfish *Cynoscion reticulatus* in the southeast Gulf of California 41
- Antonio González Dumar, Gladys Rocío Bernal Franco y Jaime Ignacio Vélez Upegui**
Transporte de humedad entre el mar Caribe, el Pacífico tropical oriental y el norte de Suramérica
y sus consecuencias en la salinidad superficial del mar
Moisture Transport between the Caribbean Sea, the Eastern Tropical Pacific, and Northern South America
and its Consequences for the Sea Surface Salinity 57
- Oswaldo Coca y Constanza Ricaurte-Villota**
Morfodinámica de una playa tropical macromareal: La Bocana, costa Pacífica de Colombia
Morphodynamics of a macro-tidal tropical beach: La Bocana, Pacific coast of Colombia 77
- Julio Marín, Oswaldo Moreno, Eglimar Bastidas, Angel Corona y Andreina Fernández**
Estimación de resiliencia ecológica en la laguna Las Peonías (Venezuela) mediante análisis integrado GIS-LiDAR
Estimation of ecological resilience in Las Peonías lagoon (Venezuela) by integrated analysis GIS-LiDAR 103
- Ángelo Gomez, Héctor Aponte y Sergio Gonzales**
¿Cómo proteger los humedales costeros peruanos? Una respuesta a partir de un modelo conceptual de sus impulsores de cambio
How to protect Peruvian coastal wetlands? An answer based on a conceptual model of their drivers of change 125
- J. Alexander Osorio, Yajaira Ríos y Riikka Linnakoski**
Hongos endófitos aislados de manglares en la Reserva Natural San Pedro, Buenaventura
Fungal endophytes isolated from mangroves in San Pedro Nature Reserve, Buenaventura 143

NOTAS / NOTES

Marco Antonio Ramírez-Vargas, Maikol Castillo-Chinchilla y Lilliana María Piedra-Castro

Mortalidad masiva del pez tamboril *Canthigaster rostrata* (Tetraodontiformes: Tetraodontidae) en el Caribe sur de Costa Rica durante 2020
Mass mortality event of the Caribbean sharpnose puffer *Canthigaster rostrata* (Tetraodontiformes: Tetraodontidae)
in the Costa Rican southern Caribbean during 2020 161

Lilliana María Piedra Castro y Marco Antonio Ramírez-Vargas

Primer registro de arribo masivo de sargazo pelágico (*Sargassum* sp) a la costa del Caribe Sur de Costa Rica durante el año 2022
First record of massive arrival of pelagic sargassum (*Sargassum* sp.) into Costa Rica's south Caribbean shore during 2022 167

Andrés F. Navia, Alexander Tobón-López, Carlos E. Segura, Diego F. Córdoba, Diego F. Amariles, Julián A. Caicedo y Paola A. Mejía-Falla

Confirmación de la presencia y distribución latitudinal de *Echinorhinus cookei* en la zona costera del Pacífico Oriental Tropical
Confirmation of the presence and latitudinal distribution of *Echinorhinus cookei* in the coastal zone of the Tropical Eastern Pacific 173

Andrés Acosta-Chaparro, Andrea Polanco F. y Raúl Navas-Camacho

Confirmación de la presencia del pez globo *Chilomycterus spinosus* (Diodontidae) en el Caribe colombiano
Confirmation of the presence of the brown burrfish *Chilomycterus spinosus* (Diodontidae) in the Colombian Caribbean 179

Maribeb Castro-González y Diana Isabel Gómez-López

Micobiota endófito de *Thalassia testudinum* König en el Caribe colombiano
Endophyte Mycobiota of *Thalassia testudinum* König in the Colombian Caribbean 185

Guía de autores / Author's guide 193

Ética de publicación / Publication ethics 198



Copépodos planctónicos del Caribe nororiental y Atlántico venezolano

Planktonic copepods of the northeastern Caribbean and Venezuelan Atlantic

Brightdoom Márquez-Rojas^{1*} y Evelyn Zoppi de Roa² †

 0000-0002-2703-8696

1. Universidad de Oriente, Instituto Oceanográfico de Venezuela, Departamento de Biología Marina, Laboratorio de Ecología y Taxonomía del Zooplankton Marino, Cumaná, Venezuela. bmarquez2001@gmail.com*
 2. Universidad Central de Venezuela, Instituto de Zoología y Ecología Tropical, Centro de Ecología y Evolución, Laboratorio de Ecología de Sistemas Acuáticos Plancton, Caracas, Venezuela.
- * Autor de correspondencia / Corresponding author

RESUMEN

Este trabajo recopila las investigaciones de copépodos en cinco áreas de la costa nororiental de Venezuela: Bahía de Mochima (BM), Cuenca de Cariaco (CC), Golfo de Cariaco (GC), Mar Caribe Nororiental (MCN) y Península y Golfo de Paria (PGP). Se utilizó un método descriptivo longitudinal bibliográfico, que presenta un inventario de registros publicados e inéditos de copépodos. Un total de 234 especies de copépodos (145 Calanoida, 68 Cyclopoida, 14 Harpacticoida, 7 Siphonostomatoida) y un género para Monstrilloida forman actualmente la lista de especies. Cinco especies reconocidas en tesis de grado necesitan confirmación taxonómica y fueron excluidas. En la BM, CC y GC se registraron 75, 139 y 136 especies, respectivamente. En el área MCN y PGP se citan 166 y 77 especies. Se registran por primera vez para Venezuela y el Caribe: *Aetideus bradyi*, *Euchirella formosa*, *Eucalanus elongatus*, *Pontella mediterranea*, *Scolecitrichopsis tenuipes*, *Ditrichocorycaeus andrewsi*, *Oncaea venusta venella*, *Sapphirina maculosa*, *Harpacticus chelifera* y *Paraeuchaeta tonsa*. Mediante la revisión bibliográfica se comprobó que la composición de la comunidad de copépodos en las cinco áreas incluyó formas marinas, estuarinas y de aguas dulces, además se confirmó que la variabilidad estacional y espacial observada en la ocurrencia y distribución de los copépodos planctónicos está directamente relacionada con la surgencia costera.

PALABRAS CLAVE: biodiversidad, distribución, lista taxonómica, mar Caribe, zooplancton.

ABSTRACT

This work compiles the research of copepods in five areas of the northeastern coast of Venezuela: Bahía de Mochima (BM), Cuenca de Cariaco (CC), Gulf of Cariaco (GC), Northeastern Caribbean Sea (MCN) and the Peninsula and Gulf of Paria. (PGP). A bibliographic longitudinal descriptive method was used, which presents an inventory of published and unpublished records of copepods. A total of 234 copepod species (145 Calanoida, 68 Cyclopoida, 14 Harpacticoida, 7 Siphonostomatoida) and one genus for Monstrilloida currently make up the species list. Five species recognized in graduate theses need taxonomic confirmation and were excluded. In the BM, CC and GC, 75, 139 and 136 species were reported, respectively. In the MCN and PGP area, 166 and 77 species are cited. The following are reported for the first time for Venezuela and the Caribbean: *Aetideus bradyi*, *Euchirella formosa*, *Eucalanus elongatus*, *Pontella mediterranea*, *Scolecitrichopsis tenuipes*, *Ditrichocorycaeus andrewsi*, *Oncaea venusta venella*, *Sapphirina maculosa*, *Harpacticus chelifera* and *Paraeuchaeta tonsa*. Through the bibliographic review, it was verified that the composition of the copepod community in the five areas included marine, estuarine, and freshwater forms, in addition, it was confirmed that the seasonal and spatial variability observed in the occurrence and distribution of planktonic copepods is directly related with the coastal upwelling.

KEY WORDS: biodiversity, distribution, taxonomic list, Caribbean Sea, zooplankton.

INTRODUCCIÓN

En el mar Caribe y Caribe suroriental venezolano, la comunidad de copépodos constituye el grupo mesozooplancónico más cuantioso, diverso y con la mayor cantidad de estudios sobre distribución espacio-temporal. Sin embargo, existen algunas estimaciones restringidas al determinar su distribución y abundancia general (Calef y Grice, 1967; Zoppi 1977; Márquez-Rojas y Marín, 2007) y pocos son los trabajos que se conocen que incluyen taxonomía (Cervigón, 1963; Legaré, 1964; Cervigón y Marcano, 1965; Owre y Foyo, 1967; Michel y Foyo, 1976). Estos estudios están limitados a la zona costera nororiental del país, principalmente el golfo y cuenca de Cariaco (Legaré, 1961, 1964; Zoppi, 1961; Cervigón, 1963; Cervigón y Marcano, 1965; Márquez-Rojas *et al.*, 2006, 2014a, 2014b, 2020). Por lo tanto, no hay estimaciones actuales de la diversidad de este grupo en la región nororiental de Venezuela.

Las limitaciones de no tener un conocimiento exacto de los copépodos identificados, podría ser en parte por los cambios continuos en la sistemática del grupo, además las pequeñas diferencias morfológicas existentes entre algunas especies contribuyen a que muchos estudios incluyan errores en la identificación de especies. La gran diversidad de formas por las que atraviesa una misma especie antes de alcanzar la fase adulta (seis nauplios, cuatro o cinco fases de copepodito y el copépodo adulto) han sido motivos para dificultar la caracterización de ciertas especies (Miracle, 2015). Todo lo antes expuesto, pudo incidir en el desconocimiento que se tiene de este grupo en Venezuela, aunado al limitado número de científicos venezolanos dedicados al estudio taxonómico de esta subclase de crustáceos (Liñero-Arana *et al.*, 2009).

De las evidencias anteriores, y con base a unificar criterios sobre la diversidad de copépodos en la región nororiental de Venezuela, se presenta una lista actualizada y revisada de los copépodos registrados en las cinco grandes áreas en que se ha dividido esta región: Bahía de Mochima (BM), Cuenca de Cariaco (CC), Golfo de Cariaco (GC), Mar Caribe Nororiental (MCN) y Península y Golfo de Paria (PGP) (Figura 1). Por ello, esta investigación, va a permitir reconocer los vacíos de información, y orientar las futuras líneas de investigación en el mundo de los copépodos.

MATERIALES Y MÉTODOS

Las fuentes bibliográficas incluidas en este listado son todas aquellas publicaciones, nacionales e internacionales, que proporcionan inventario de copépodos identificados

INTRODUCTION

In the Caribbean Sea and the Venezuelan Southeastern Caribbean, the copepod community is the most numerous and diverse mesozooplankton group which reports the largest number of spatial-temporal distribution studies. However, some estimations are constrained in determining their overall distribution and abundance (Calef and Grice, 1967; Zoppi 1977; Márquez-Rojas and Marín, 2007), and there are few works which are known to include taxonomy (Cervigón, 1963; Legaré, 1964; Cervigón and Marcano, 1965; Owre and Foyo, 1967; Michel and Foyo, 1976). These studies are limited to the country's northeastern coastal area, mainly the Cariaco Gulf and Basin (Legaré, 1961, 1964; Zoppi, 1961; Cervigón, 1963; Cervigón and Marcano, 1965; Márquez-Rojas *et al.*, 2006, 2014a, 2014b, 2020). Therefore, there are no current estimations of this group's diversity in the northeastern region of Venezuela.

The limitations associated with an inaccurate knowledge of the identified copepods may be partly due to continuous changes in the group's systematics. In addition, the small morphological differences between some species contribute to species identification errors in many studies. The great diversity of shapes that a species takes before reaching the adult stage (six nauplii, four or five copepodite stages, and the adult copepod) is among the reasons why it is difficult to characterize certain species (Miracle, 2015). All the above may have had an influence in the lack of knowledge about this group in Venezuela, together with the limited number of Venezuelan scientists dedicated to the taxonomic study of this crustacean subclass (Liñero-Arana *et al.*, 2009).

Based on the above-presented evidence, and with the aim of unifying criteria regarding copepod diversity in the northeastern region of Venezuela, we present an updated and revised list of the copepods recorded in the five major areas in which this region has been divided: Mochima Bay (BM), Cariaco Basin (CC), Gulf of Cariaco (GC), Northeastern Caribbean Sea (MCN), and the Paria Peninsula and Gulf (PGP) (Fig. 1). Therefore, this research allows identifying information gaps and orienting future lines of research in the field of copepods.

MATERIALS AND METHODS

The bibliographic sources included in this list are all national and international publications that provide an inventory of copepods identified at least at the species level,

al menos a nivel de especies, aunque se incluyen algunos pocos hasta géneros. Se consideraron diversos estudios (taxonómicos, listados, ecológicos), publicados entre 1961 y 2020. También se incluyen datos de fuentes de poca accesibilidad como trabajos de pregrado, maestría y doctorado, así como informes finales de proyectos de investigación. La revisión se basó en aproximadamente 50 trabajos, de los cuales cinco fueron para aclarar sinonimias, incluir notas de relevancia u obtener datos en general. De los documentos revisados, se extrajo la información de los tipos de redes de zooplancton y tamaños de malla utilizados, el tipo de muestreo y la profundidad de colecta, así como los estudios publicados y revisados en cada una de las áreas estudiadas (Tabla 1).

Tabla 1. Aspectos metodológicos de muestreo de estudios zooplanctónicos donde se extrajeron los copépodos en la región nororiental y Atlántico Venezolano. 1: Bagdo (1977), 2: Bastardo (1975), 3: Brito (2013), 4: Calef y Grice (1967), 5: Caraballo (1976), 6: Cervigón (1963), 7: Cervigón (1964), 8: Cervigón y Marcano (1965), 9: Colina (2019), 10: Cova (2018), 12: Espinoza (1977), 13: Expósito (1997), 14: González (2003), 15: Infante y Urosa (1986), 16: Kim *et al.* (2019), 17: Legaré (1961), 18: Legaré (1964), 19: Marcano (2007), 20: Marcano *et al.* (2010), 21: Márquez-Rojas (2005), 22: Márquez-Rojas (2010), 23: Márquez-Rojas (2016), 24: Márquez-Rojas y Marín (2007), 25: Márquez-Rojas *et al.* (2006), 26: Márquez-Rojas *et al.* (2007), 27: Márquez-Rojas *et al.* (2008), 28: Márquez-Rojas *et al.* (2009), 29: Márquez-Rojas *et al.* (2011), 30: Márquez-Rojas *et al.* (2014a), 31: Márquez-Rojas *et al.* (2014b), 32: Márquez-Rojas y Zoppi (2017), 33: Márquez-Rojas *et al.* (2020), 34: Martín *et al.* (2007), 35: Morales (2008), 36: Morales (2014), 37: Narváez *et al.* (2019), 38: Peñuela (2000), 39: Pineda-Polo (1979), 40: Serrano (2015), 41: Zoppi (1961), 42: Zoppi (1977), 43: Zoppi *et al.* (2008).

although a few of them that include genera are presented. Diverse studies (taxonomic and ecological as well as lists) published between 1961 and 2020 were considered. Data from sources with limited accessibility are also included, *i.e.*, undergraduate, Master's, and doctoral works and final research project reports. The review was based on approximately 50 works, out of which five were intended to clarify synonymies, to include relevant notes, or to generally obtain data. From the reviewed documents, we extracted information regarding the types of zooplankton nets and the mesh sizes used, the sampling type, and the collection depth, in addition to the published and reviewed studies on each of the areas under analysis (Table 1).

Table 1. Methodological aspects of the sampling performed in zooplanktonic studies that extracted copepods in the northeastern region and the Atlantic of Venezuela. 1: Bagdo (1977), 2: Bastardo (1975), 3: Brito (2013), 4: Calef y Grice (1967), 5: Caraballo (1976), 6: Cervigón (1963), 7: Cervigón (1964), 8: Cervigón and Marcano (1965), 9: Colina (2019), 10: Cova (2018), 12: Espinoza (1977), 13: Expósito (1997), 14: González (2003), 15: Infante and Urosa (1986), 16: Kim *et al.* (2019), 17: Legaré (1961), 18: Legaré (1964), 19: Marcano (2007), 20: Marcano *et al.* (2010), 21: Márquez-Rojas (2005), 22: Márquez-Rojas (2010), 23: Márquez-Rojas (2016), 24: Márquez-Rojas and Marín (2007), 25: Márquez-Rojas *et al.* (2006), 26: Márquez-Rojas *et al.* (2007), 27: Márquez-Rojas *et al.* (2008), 28: Márquez-Rojas *et al.* (2009), 29: Márquez-Rojas *et al.* (2011), 30: Márquez-Rojas *et al.* (2014a), 31: Márquez-Rojas *et al.* (2014b), 32: Márquez-Rojas and Zoppi (2017), 33: Márquez-Rojas *et al.* (2020), 34: Martín *et al.* (2007), 35: Morales (2008), 36: Morales (2014), 37: Narváez *et al.* (2019), 38: Peñuela (2000), 39: Pineda-Polo (1979), 40: Serrano (2015), 41: Zoppi (1961), 42: Zoppi (1977), 43: Zoppi *et al.* (2008).

Sitio de estudio / Study site	Red y poro / Network and pore (µm)	Tipo de muestreo / Sampling type (H: horizontal, V: vertical)	Profundidad / Depth (m)	Referencias / References
Bahía de Mochima / Mochima Bay	75 - 300	Redes / Nets (H - V)	0 - 60	3,9,13,14,20,26,27,32,37
Cuenca de Cariaco / Cariaco Basin	76-524	Redes / Nets (H - V)	0 - 500	8,17,18,28,38,39,41
Golfo de Cariaco / Gulf of Cariaco	100 - 300	Redes / Nets (H - V)	0 - 75	1,2,12,15,17,16, 19,22,23,25,29,30, 31,33,35,36,40,41,
Mar Caribe Nororiental / Northeastern Caribbean Sea	100-300	Redes / Nets (H - V) Clarke-Bumpus	0 - 1000	5,8,21,42
Península y Golfo de Paria / Paria Peninsula and Gulf	100 - 500	Redes / Nets (H - V)	0 - 1000	4,6,7,8,10,21,24,34,42,43

Una vez completada la base de datos, los nombres científicos fueron actualizados según la nomenclatura utilizada en la página WoRMS Editorial Board (2023), la cual se basa en Boxshall y Halsey (2004) y Walter y Boxshall (2021). Para cada especie se presenta su distribución espacial teniendo en cuenta las cinco grandes áreas en que se ha dividido la región nororiental del país, así como los trabajos que las registraron (Tabla 2).

Once the database was complete, the scientific names were updated according to the nomenclature in the WoRMS Editorial Board website (2023), which is based on Boxshall and Halsey (2004) and Walter and Boxshall (2021). The spatial distribution of each species is presented while considering the five major areas in which the northeastern region of the country has been divided, as well as the works reporting them (Table 2).

Tabla 2. Listado taxonómico de las especies de copépodos identificadas en las cinco áreas de la costa del nororiente de Venezuela: Bahía de Mochima (BM), Cuenca de Cariaco (CC), Golfo de Cariaco (GC), Mar Caribe Nororiental (MCN) y Península y Golfo de Paria (PGP). *Especies citadas en sus respectivos trabajos por primera vez para Venezuela y el mar Caribe. ? registro no confirmado. 1: Bagdo (1977), 2: Bastardo (1975), 3: Brito (2013), 4: Calef y Grice (1967), 5: Caraballo (1976), 6: Cervigón (1963), 7: Cervigón (1964), 8: Cervigón y Marcano (1965), 9: Colina (2019), 10: Cova (2018), 12: Espinoza (1977), 13: Expósito (1997), 14: González (2003), 15: Infante y Urosa (1986), 16: Kim *et al.* (2019), 17: Legaré (1961), 18: Legaré (1964), 19: Marcano (2007), 20: Marcano *et al.* (2010), 21: Márquez-Rojas (2005), 22: Márquez-Rojas (2010), 23: Márquez-Rojas (2016), 24: Márquez-Rojas y Marín (2007), 25: Márquez-Rojas *et al.* (2006), 26: Márquez-Rojas *et al.* (2007), 27: Márquez-Rojas *et al.* (2008), 28: Márquez-Rojas *et al.* (2009), 29: Márquez-Rojas *et al.* (2011), 30: Márquez-Rojas *et al.* (2014a), 31: Márquez-Rojas *et al.* (2014b), 32: Márquez-Rojas y Zoppi (2017), 33: Márquez-Rojas *et al.* (2020), 34: Martín *et al.* (2007), 35: Morales (2008), 36: Morales (2014), 37: Narváez *et al.* (2019), 38: Peñuela (2000), 39: Pineda-Polo (1979), 40: Serrano (2015), 41: Zoppi (1961), 42: Zoppi (1971), 43: Zoppi (1977), 44: Zoppi (1999), 45: Zoppi *et al.* (2008), 46: Suárez-Morales *et al.* (2012), 47: Díaz-Díaz (2000).

Table 2. Taxonomic list of the copepod species identified in the five areas of the northeast coast of Venezuela: Mochima Bay (BM), Cariaco Basin (CC), Gulf of Cariaco (GC), Northeast Caribbean Sea (MCN) and the Peninsula and Gulf of Paria (PGP). *Species cited in their respective works for the first time for Venezuela and the Caribbean Sea; (?) unconfirmed record. 1: Bagdo (1977), 2: Bastardo (1975), 3: Brito (2013), 4: Calef y Grice (1967), 5: Caraballo (1976), 6: Cervigón (1963), 7: Cervigón (1964), 8: Cervigón y Marcano (1965), 9: Colina (2019), 10: Cova (2018), 12: Espinoza (1977), 13: Expósito (1997), 14: González (2003), 15: Infante y Urosa (1986), 16: Kim *et al.* (2019), 17: Legaré (1961), 18: Legaré (1964), 19: Marcano (2007), 20: Marcano *et al.* (2010), 21: Márquez-Rojas (2005), 22: Márquez-Rojas (2010), 23: Márquez-Rojas (2016), 24: Márquez-Rojas y Marín (2007), 25: Márquez-Rojas *et al.* (2006), 26: Márquez-Rojas *et al.* (2007), 27: Márquez-Rojas *et al.* (2008), 28: Márquez-Rojas *et al.* (2009), 29: Márquez-Rojas *et al.* (2011), 30: Márquez-Rojas *et al.* (2014a), 31: Márquez-Rojas *et al.* (2014b), 32: Márquez-Rojas y Zoppi (2017), 33: Márquez-Rojas *et al.* (2020), 34: Martín *et al.* (2007), 35: Morales (2008), 36: Morales (2014), 37: Narváez *et al.* (2019), 38: Peñuela (2000), 39: Pineda-Polo (1979), 40: Serrano (2015), 41: Zoppi (1961), 42: Zoppi (1971), 43: Zoppi (1977), 44: Zoppi (1999), 45: Zoppi *et al.* (2008), 46: Suárez-Morales *et al.* (2012), 47: Díaz-Díaz (2000).

Taxones / Taxa	BM	CC	GC	MCN	PGP	Referencias / References
Phylum Arthropoda						
Subphylum Crustacea						
Clase Maxillopoda Dahl, 1956						
Subclase Copepoda Milne Edwards, 1840						
Infraclase Neocopepoda Huys y Boxshall, 1991						
Superorden Gymnoplea Giesbrecht, 1882						
Orden Calanoida G. O. Sars, 1903						
Familia Acartiidae Sars 1903						
<i>Acartia (Acanthacartia) spinata</i> Esterly, 1911	x	x	x			5,8,13,14,22,32,35,36
<i>Acartia (Acanthacartia) tonsa</i> Dana, 1849	x	x	x	x	x	5,8,13,14,19,21,22,25,32,35,36,40,42
<i>Acartia (Acartia) danae</i> Giesbrecht, 1889	x	x	x	x	x	8,17,18,19,21,22,25,32,35,40
<i>Acartia (Acartia) negligens</i> Dana, 1849		x	x			8,19,22
<i>Acartia (Acartiura) bermudensis</i> Esterly, 1911		x	x	x		8,19,22,35
<i>Acartia (Acartiura) clausi</i> Giesbrecht, 1889			x	x		17,18,19,22,25,35,43
<i>Acartia (Odontacartia) lilljeborgi</i> Giesbrecht, 1889	x	x	x	x		5,8,17,18,21,22,32,35,41,44
Familia Aetideidae Giesbrecht, 1893						
<i>Aetideopsis multiserrata</i> (Wolfenden 1904)		x	x	x		8,25
<i>Aetideus acutus</i> Farran, 1929	x	x		x		8 (<i>Euaetideus acutus</i>),18,32
<i>Aetideus armatus</i> (Boeck 1872)	x	x	x			8,18,25
<i>Aetideus bradyi</i> Scott A., 1909*				x		8 (<i>Euaetideus bradyi</i>)
<i>Aetideus giesbrechti</i> Cleve, 1904	x	x	x	x		8 (<i>Euaetideus giesbrechti</i>),17,18,32,41
<i>Bradyidius</i> sp.		x				18
<i>Chiridius poppei</i> Giesbrecht, 1893				x		8
<i>Chirundina streetsii</i> Giesbrecht, 1895				x		8
<i>Euchirella amoena</i> Giesbrecht, 1888		x		x	x	8,18,43,21,24
<i>Euchirella formosa</i> Vervoort, 1949*		x				8
<i>Euchirella pulchra</i> (Lubbock 1856)				x		8
<i>Euchirella rostrata</i> (Claus, 1866)			x	x		8,36
<i>Gaetanus miles</i> Giesbrecht, 1888		x				8



Taxones / Taxa	BM	CC	GC	MCN	PGP	Referencias / References
<i>Gaetanus minor</i> Farran, 1905		x				8
<i>Paivella inaciae</i> Vervoort, 1965				x		8
<i>Pseudeuchaeta brevicauda</i> Sars G.O., 1905				x		8
Familia Augaptilidae Sars G.O. 1905						
<i>Augaptilus longicaudatus</i> (Claus 1863)				x		8
<i>Centraugaptilus rattrayi</i> (Scott T. 1893)	x					1,3
<i>Euaugaptilus fosaii</i> Pineda-Polo 1979		x	x			25,39
<i>Euaugaptilus hecticus</i> (Giesbrecht 1892)		x		x		8,18
<i>Euaugaptilus nodifrons</i> (Sars G.O. 1905)				x		8
<i>Euaugaptilus palumboii</i> (Giesbrecht 1889)				x		8
<i>Haloptilus acutifrons</i> Giesbrecht 1893)		x	x			8,17,18,25,41
<i>Haloptilus fertilis</i> (Giesbrecht 1893)		x		x		8
<i>Haloptilus longiceps</i> Tanaka 1964				x		8
<i>Haloptilus longicirrus</i> Brodsky 1950			x	x		8 (<i>H. setuliger</i>), 25
<i>Haloptilus longicornis</i> (Claus 1863)		x	x	x		8,17,18,43
<i>Haloptilus ornatus</i> (Giesbrecht 1893)		x		x		8
<i>Haloptilus spiniceps</i> (Giesbrecht 1893)		x		x		8
Familia Calanidae Dana, 1849						
<i>Mesocalanus tenuicornis</i> (Dana, 1849)		x	x	x	x	8 (<i>Calanus tenuicornis</i>),18,21,25
<i>Nannocalanus minor</i> (Claus, 1863)		x	x	x	x	8,17,18,22,41,43,24,25,35,36
<i>Neocalanus gracilis</i> (Dana, 1852)	x	x	x	x	x	8,17,18,19,21,22,24,25,32
<i>Neocalanus robustior</i> (Giesbrecht, 1888)		x	x	x	x	8,21,36
<i>Undinula vulgaris</i> (Dana, 1849)	x	x	x	x	x	8,18,21,22,24,32,35,43
Familia Candaciidae Giesbrecht, 1893						
<i>Candacia bipinnata</i> (Giesbrecht, 1889)		x	x			8,18,25
<i>Candacia bispinosa</i> (Claus, 1863)				x	x	8
<i>Candacia curta</i> (Dana, 1849)			x	x	x	17,18,24,25,41,43
<i>Candacia longimana</i> (Claus, 1863)	x			x	x	8,32
<i>Candacia pachydactyla</i> (Dana, 1849)		x	x	x	x	8,17,18,21,22,25,35,36
<i>Candacia simplex</i> (Giesbrecht, 1889)		x		x		8,18
<i>Candacia varicans</i> (Giesbrecht, 1893)		x	x		x	17,18,21,22,25,35
Familia Centropagidae Giesbrecht, 1893						
<i>Centropages furcatus</i> (Dana, 1849)		x	x	x		5,8,17,18,25,36,41,43
<i>Centropages typicus</i> Krøyer, 1849?	x					3
<i>Centropages velificatus</i> (Oliveira, 1947)	x		x	x	x	19,22,24,32,35,36,40
<i>Centropages violaceus</i> (Claus, 1863)	x	x	x	x	x	8,18,24,25,32
Familia Clausocalanidae Giesbrecht, 1893						
<i>Clausocalanus arcuicornis</i> (Dana, 1849)	x	x	x	x	x	8,17,18,19,22,24,25,32,35,36,41,42
<i>Clausocalanus furcatus</i> (Brady, 1883)	x	x	x	x	x	5,8,17,18,19,22,24,32,35,36,41,42

Taxones / Taxa	BM	CC	GC	MCN	PGP	Referencias / References
<i>Ctenocalanus vanus</i> Giesbrecht, 1888		x		x		8
<i>Microcalanus pygmaeus</i> (Sars G.O., 1900)	x					14,32
Familia Eucalanidae Giesbrecht, 1893						
<i>Eucalanus elongatus</i> (Dana, 1848)*	x	x	x	x		8,25,32
<i>Pareucalanus attenuatus</i> (Dana, 1849)		x	x	x		8 (<i>Eucalanus attenuatus</i>),17,18,25,41,42
<i>Pareucalanus sewelli</i> (Fleminger, 1973)				x	x	10,43
<i>Subeucalanus crassus</i> (Giesbrecht, 1888)	x	x	x		x	8(<i>Eucalanus crassus</i>),18,21,23,24,32,35,43
<i>Subeucalanus monachus</i> Giesbrecht, 1888	x	x	x	x		5,17,18 (<i>Eucalanus monachus</i>),32,41,43,44
<i>Subeucalanus pileatus</i> (Giesbrecht, 1888)	x	x		x	x	8 (<i>Eucalanus pileatus</i>),18,21,24,32,43
<i>Subeucalanus subcrassus</i> (Giesbrecht, 1888)	x		x		x	19,21,24,25,32,35,36
<i>Subeucalanus subtenuis</i> (Giesbrecht, 1888)	x	x	x	x	x	5, 8 (<i>Eucalanus subtenuis</i>),18,21,24,32,40,43
Familia Euchaetidae Giesbrecht, 1893						
<i>Euchaeta acuta</i> Giesbrecht, 1893					x	21,24
<i>Euchaeta marina</i> (Prestandrea, 1833)	x	x	x	x	x	8,17,18,19,22,24,25,32,35,36,41,43
<i>Euchaeta media</i> Giesbrecht, 1888		x				8 (<i>Paraeuchaeta media</i>)
<i>Euchaeta paraconcinna</i> Fleminger, 1957		x		x	x	8,18,21,24
<i>Euchaeta spinosa</i> Giesbrecht, 1893	x					32
<i>Paraeuchaeta tonsa</i> (Giesbrecht, 1895)*		x				28
Familia Heterorhabdidae Sars, 1902						
<i>Heterorhabdus abyssalis</i> (Giesbrecht, 1889)				x		8
<i>Heterorhabdus papilliger</i> (Claus, 1863)		x		x		8,18
<i>Heterorhabdus spinifrons</i> (Claus, 1863)				x		8,18
<i>Paraheterorhabdus vipera</i> (Giesbrecht, 1889)				x		8
Familia Lucicutiidae Sars G.O., 1902						
<i>Lucicutia clausi</i> (Giesbrecht, 1889)		x	x	x	x	8,17,18,22,24,25,35,41
<i>Lucicutia flavicornis</i> (Claus, 1863)		x	x	x	x	8,17,18,24,25,36,43
<i>Lucicutia gaussae</i> Grice, 1963		x		x		8
<i>Lucicutia gemina</i> Farran, 1926		x		x		8
<i>Lucicutia magna</i> Wolfenden, 1903				x		8
<i>Lucicutia ovalis</i> (Giesbrecht, 1889)				x		8
Familia Metridinidae Sars G.O., 1902						
<i>Metridia brevicauda</i> Giesbrecht, 1889				x		8, 43
<i>Metridia princeps</i> Giesbrecht, 1889				x		8
<i>Pleuromamma abdominalis</i> (Lubbock, 1856)		x		x		8,18
<i>Pleuromamma gracilis</i> Claus, 1863	x	x	x		x	17,18,24,25
<i>Pleuromamma piseki</i> Farran, 1929		x	x	x	x	18,25
<i>Pleuromamma quadrungulata</i> (Dahl F., 1893)				x		8
<i>Pleuromamma xiphias</i> (Giesbrecht, 1889)				x		8



Taxones / Taxa	BM	CC	GC	MCN	PGP	Referencias / References
Familia Nullosetigeridae Soh, Ohtsuka, Imabayashi y Suh, 1999						
<i>Nullosetigera bidentata</i> (Brady, 1883)				x		8 (<i>Phyllopus bidentatus</i>)
Familia Paracalanidae Giesbrecht, 1893						
<i>Acrocalanus andersoni</i> Bowman, 1958		x	x			8,25
<i>Acrocalanus longicornis</i> Giesbrecht, 1888	x	x	x	x	x	8,17,18,21,24,25,32,36
<i>Calocalanus contractus</i> Farran, 1926	x	x	x	x		8,25,32
<i>Calocalanus pavo</i> (Dana, 1852)	x	x	x		x	8,18,24,25,32
<i>Calocalanus pavoninus</i> Farran, 1936		x				8,18,24
<i>Calocalanus plumulosus</i> (Claus, 1863)		x	x	x		8 (<i>Ischnocalanus plumulosus</i>),18,25
<i>Calocalanus styliremis</i> Giesbrecht, 1888		x	x			8,17,25
<i>Mecynocera clausi</i> Thompson I.C., 1888	x	x	x	x	x	8,18,25,32,36
<i>Paracalanus aculeatus</i> Giesbrecht, 1888	x	x	x	x	x	5,8,17,18,19,21,22,24,25,32,35,36,40,41,43
<i>Paracalanus parvus</i> (Claus, 1863)		x	x	x	x	5,8,17,18,19,22,25,36,40,41,43
<i>Paracalanus pygmaeus</i> (Claus, 1863)?		x		x		5,8
<i>Paracalanus quasimodo</i> Bowman, 1971	x		x	x	x	19,21,22,24,32,35,36,40
<i>Parvocalanus crassirostris</i> (Dahl F., 1894)	x		x	x	x	5,21,24,25,32,43
<i>Parvocalanus scotti</i> (Früchtl, 1923)		x				8 (<i>Paracalanus scotti</i>)
Familia Phaennidae Sars, 1902						
<i>Phaenna spinifera</i> Claus, 1863				x		8
<i>Xanthocalanus</i> sp.		x				18
Familia Pontellidae Dana, 1852						
<i>Calanopia americana</i> Dahl F. 1894	x	x	x	x	x	8,18,19,21,22,24,32,35,43
<i>Labidocera acuta</i> (Dana, 1849)				x	x	10,43
<i>Labidocera acutifrons</i> (Dana, 1849)	x	x	x	x		8,17,18,19,22,25,32,41,43
<i>Labidocera aestiva</i> Wheeler, 1900			x	x		40
<i>Labidocera detruncata</i> (Dana, 1849)			x			2,3
<i>Labidocera fluviatilis</i> Dahl F., 1894				x	x	8
<i>Labidocera johnsoni</i> Fleminger, 1964?					x	10
<i>Labidocera nerii</i> (Krøyer, 1849)				x	x	8,18
<i>Labidocera scotti</i> Giesbrecht, 1897	x	x	x	x	x	8,18,19,21,22,24,25,32,43
<i>Pontella mediterranea</i> (Claus, 1863)				x		8
<i>Pontella mimocerami</i> Fleminger, 1957				x		8,43
<i>Pontellina plumata</i> (Dana, 1849)			x	x	x	8,18,25
<i>Pontellopsis brevis</i> (Giesbrecht, 1889)		x	x	x		8,17,18,25,43
<i>Pontellopsis perspicax</i> (Dana, 1849)			x		x	8,25
<i>Pontellopsis villosa</i> Brady, 1883	x	x	x			8,25,32,40
Familia Pseudodiaptomidae Sars G.O., 1902						
<i>Pseudodiaptomus acutus</i> (Dahl F., 1894)		x	x	x	x	8,24,36,43

Taxones / Taxa	BM	CC	GC	MCN	PGP	Referencias / References
<i>Pseudodiaptomus cokeri</i> González & Bowman, 1965	x		x	x		5,23,32
<i>Pseudodiaptomus marshi</i> Wright S., 1936			x			23
<i>Pseudodiaptomus pelagicus</i> Herrick, 1884			x			22,35
Familia Rhincalanidae Geletin, 1976						
<i>Rhincalanus cornutus</i> (Dana, 1849)	x	x	x	x	x	8,17,18,21,25,32,41,43
Familia Scolecitrichidae Giesbrecht, 1893						
<i>Archescocithrix auropecten</i> (Giesbrecht, 1893)				x		5(<i>Scolecithricella auropecten</i>)
<i>Lophothrix latipes</i> (Scott T., 1894)		x				1,8
<i>Scaphocalanus echinatus</i> (Farran, 1905)				x		8(<i>Scolecithricella echinatus</i>)
<i>Scaphocalanus major</i> (Scott T., 1894)				x		8
<i>Scolecithricella abyssalis</i> (Giesbrecht, 1888)				x		8
<i>Scolecithricella dentata</i> (Giesbrecht, 1893)				x		8
<i>Scolecithricella longifurca</i> (Giesbrecht, 1888)			x			36
<i>Scolecithricella tenuiserrata</i> (Giesbrecht, 1893)		x		x		8
<i>Scolecithricella vittata</i> (Giesbrecht, 1893)				x		8
<i>Scolecithrix bradyi</i> Giesbrecht, 1888		x		x		8
<i>Scolecithrix danae</i> (Lubbock, 1856)		x	x	x	x	8,17,18,24,25,43
<i>Scolecitrichopsis stenopus</i> (Giesbrecht, 1888)		x		x		8,18,43
<i>Scolecitrichopsis tenuipes</i> (Scott T., 1894)*				x		8 (<i>Scolecithricella marquesae</i>)
<i>Scottocalanus helenae</i> (Lubbock, 1856)				x		8
<i>Scottocalanus securifrons</i> (Scott T., 1894)				x		8
Familia Spinocalanidae Vervoort, 1951						
<i>Spinocalanus abyssalis</i> Giesbrecht, 1888		x				8
<i>Spinocalanus angusticeps</i> Sars G.O., 1920		x	x			17,18,25
<i>Spinocalanus aspinosus</i> Park, 1970		x		x		8
Familia Tharybidae Sars G.O., 1902						
<i>Parundinella manicula</i> Fleminger, 1957				x		8
<i>Parundinella spinodenticula</i> Fleminger, 1957		x				18
Familia Temoridae Giesbrecht, 1893						
<i>Temora stylifera</i> (Dana, 1849)	x	x	x	x	x	5,8,17,18,19,22,24,25,32,35,36,40,41,43
<i>Temora turbinata</i> (Dana, 1849)	x	x	x	x	x	5,8,17,18,19,22,24,25,32,35,36,40,41,43
<i>Temoropia mayumbaensis</i> Scott T., 1894		x	x	x		8,15,18,25,36
Superorden Podoplea Giesbrecht, 1882 Orden Cyclopoida						
Familia Oithonidae Dana 1853						
<i>Dioithona oculata</i> (Farran 1913)	x					44 (<i>Oithona oculata</i>)
<i>Oithona atlantica</i> Farran, 1908	x	x	x	x	x	17,18,21,23,24,40,41
<i>Oithona brevicornis</i> Giesbrecht, 1891	x					13,32
<i>Oithona hebes</i> Giesbrecht, 1891	x			x		5,13,32
<i>Oithona nana</i> Giesbrecht, 1892	x	x	x	x	x	5,8,19,32,35,36,40,43



Taxones / Taxa	BM	CC	GC	MCN	PGP	Referencias / References
<i>Oithona plumifera</i> Baird, 1843	x	x	x	x	x	8,17,18,19,24,32,35,36,40,41,43
<i>Oithona robusta</i> Giesbrecht, 1891		x	x	x		8,4
<i>Oithona setigera</i> (Dana, 1849)	x	x	x	x	x	5,8,18,19,22,24,32,35,40,43
<i>Oithona similis</i> Claus, 1866	x		x	x		19,22,23,32,35,40
<i>Oithona simplex</i> Farran, 1913			x	x		40
Familia Cyclopoida incertae sedis						
<i>Pachos punctatum</i> (Claus, 1863)	x			x		8,32
Familia Clausidiidae Embleton, 1901						
<i>Saphirella tropica</i> Wolfenden, 1906	x		x	x		15,25,32,40,42
Familia Corycaeidae Dana, 1852						
<i>Agetus flaccus</i> (Giesbrecht, 1891)		x	x	x		7 y 18 [<i>Corycaeus (Agetus) flaccus</i>], 17,36,40
<i>Agetus limbatus</i> (Brady, 1883)		x	x	x		7 y 18 [<i>Corycaeus (Agetus) limbatus</i>],25
<i>Agetus typicus</i> Krøyer, 1849	x	x	x	x	x	7 y 18 [<i>Corycaeus (Agetus) typicus</i>], 17,22,43,30,31,32,35,36,40
<i>Corycaeus clausi</i> F. Dahl, 1894	x	x	x	x	x	18 [<i>Corycaeus (Corycaeus) clausi</i>] 22,24,30,31,32,35,40
<i>Corycaeus crassiusculus</i> Dana, 1849		x				7 y 18 [<i>Corycaeus (Corycaeus) crassiusculus</i>]
<i>Corycaeus (Monocorycaeus) robustus</i> Giesbrecht, 1891			x	x		35 (<i>Corycaeus robustus</i>), 22,31,40
<i>Corycaeus speciosus</i> Dana, 1849	x	x	x	x	x	17, 18 [<i>Corycaeus (Corycaeus) speciosus</i>],19,22,24,30,31,32,35,36,40,41,43
<i>Ditrichocorycaeus affinis</i> (McMurrich, 1916)			x	x		19 (<i>Corycaeus affinis</i>), 22,31,40
<i>Ditrichocorycaeus africanus</i> (Dahl F., 1894)		x	x			7 [<i>Corycaeus (Ditrichocorycaeus) africanus</i>], 18
<i>Ditrichocorycaeus amazonicus</i> (Dahl F., 1894)		x	x	x		5, 7 [<i>Corycaeus (Ditrichocorycaeus) amazonicus</i>], 19,22,30,31,35,36,40
<i>Ditrichocorycaeus americanus</i> (Wilson M.S., 1949)			x			25, 41 (<i>Corycaeus americanus</i>)
<i>Ditrichocorycaeus andrewsi</i> (Farran, 1911)*			x			35 [<i>Corycaeus (Ditrichocorycaeus) andrewsi</i>]
<i>Ditrichocorycaeus anglicus</i> (Lubbock, 1857)		x		x		7 [<i>Corycaeus (Ditrichocorycaeus) anglicus</i>]
<i>Ditrichocorycaeus subulatus</i> Herrick, 1887		x		x		5, 7 [<i>Corycaeus (Ditrichocorycaeus) subulatus</i>]
<i>Farranula carinata</i> (Giesbrecht, 1891)	x		x	x	x	24,30,31,32,40
<i>Farranula gracilis</i> (Dana, 1849)	x	x	x	x	x	5,7,17,18,22,24,30,31,32,35,36,40,41
<i>Farranula rostrata</i> (Claus, 1863)	x		x	x	x	7 y 18 (<i>Corycella rostrata</i>), 5,19,22,24,30,31,32,36
<i>Onychocorycaeus agilis</i> (Dana, 1849)		x	x	x		7 [<i>Corycaeus (Onchocorycaeus) agilis</i>], 18
<i>Onychocorycaeus catus</i> (Dahl F., 1894)	x		x		x	24 (<i>Corycaeus catus</i>), 22,30,31,32,35,36
<i>Onychocorycaeus giesbrechti</i> (Dahl F., 1894)		x	x	x	x	7 y 18 [<i>Corycaeus (Onchocorycaeus) giesbrechti</i>], 17,22,30,31,35,36,41,43
<i>Onychocorycaeus latus</i> (Dana, 1849)	x		x	x	x	7, [<i>Corycaeus (Onchocorycaeus) latus</i>],18,19,22,24,30,31,32,35,40
<i>Onychocorycaeus pacificus</i> (Dahl F., 1894)		x	x	x		7 [<i>Corycaeus (Onchocorycaeus) pacificus</i>], 18
<i>Urocorycaeus furcifer</i> (Claus, 1863)		x	x	x		7 [<i>Corycaeus (Urocorycaeus) furcifer</i>],18,40

Taxones / Taxa	BM	CC	GC	MCN	PGP	Referencias / References
<i>Urocorycaeus lautus</i> (Dana, 1849)	x	x	x	x	x	18 [<i>Corycaeus (Urocorycaeus) lautus</i>], 19, 22,30,31,32,35,40
<i>Urocorycaeus longistylis</i> (Dana, 1849)			x			7 y 17 [<i>Corycaeus (Urocorycaeus) longistylis</i>],18,19,22,30,31
Familia Lubbockiidae Huys y Böttger-Schnack 1997						
<i>Lubbockia aculeata</i> Giesbrecht, 1891	x	x				8,32
<i>Lubbockia squillimana</i> Claus, 1863	x	x	x	x		8,17,18,32,41
Familia Oncaeiidae Giesbrecht, 1893						
<i>Conaea rapax</i> Giesbrecht, 1891				x		8
<i>Monothula subtilis</i> (Giesbrecht, 1893)			x			35
<i>Oncaea curta</i> Sars G.O., 1916		x	x	x		8,22,35
<i>Oncaea media</i> Giesbrecht, 1891	x	x	x	x	x	18,19,21,22,24,32,35,40
<i>Oncaea mediterranea</i> (Claus, 1863)	x	x	x	x	x	8,17,18,19,22,32,35,36,40,43,44
<i>Oncaea prolata</i> Heron, 1977			x	x		19 (<i>Oncaea notopus</i>), 23,40
<i>Oncaea venusta</i> Philippi, 1843	x	x	x	x	x	5,8,19,22,24,32,35,36,40
<i>Oncaea venusta venella</i> Farran, 1929*		x		x		5,18
<i>Triconia furcula</i> (Farran 1936)?		x	x	x		8,17,18,19,22,35,41
<i>Triconia minuta</i> (Giesbrecht 1893)		x		x		8 y 18 (<i>Oncaea minuta</i>)
Familia Sapphirinidae Thorell 1859						
<i>Copilia mirabilis</i> Dana, 1852-1853	x	x	x	x	x	17,18,21,24,32,1,43
<i>Copilia quadrata</i> Dana, 1849				x	x	8,21,24
<i>Copilia vitrea</i> (Haeckel, 1864)		x	x			18,25
<i>Sapphirina angusta</i> Dana, 1849		x	x	x	x	17,18,25,41
<i>Sapphirina auronitens</i> Claus, 1863		x	x			18,25
<i>Sapphirina darwini</i> Haeckel, 1864		x				18
<i>Sapphirina intestinata</i> Giesbrecht, 1891		x	x			17,18,25
<i>Sapphirina maculosa</i> Giesbrecht, 1893*					x	8
<i>Sapphirina metallina</i> Dana, 1849		x		x		8,18
<i>Sapphirina nigromaculata</i> Claus, 1863	x	x	x			17,18,25,32
<i>Sapphirina opalina</i> Dana, 1849		x	x		x	17,18,24,25
<i>Sapphirina ovatolanceolata</i> Dana, 1849		x	x			18,25
<i>Sapphirina scarlata</i> Giesbrecht, 1891		x	x	x	x	8,18,24,36
<i>Sapphirina sinuicauda</i> Brady, 1883		x				18
<i>Vetoria granulosa</i> (Giesbrecht, 1891)		x				8,18
<i>Vetoria parva</i> (Farran, 1936)		x		x		8 (<i>Corissa parva</i>), 5, 18
Orden Harpacticoida						
Familia Aegisthidae Giesbrecht, 1893						
<i>Aegisthus aculeatus</i> Giesbrecht, 1981			x	x		40
<i>Aegisthus mucronatus</i> Giesbrecht, 1891				x		8



Taxones / Taxa	BM	CC	GC	MCN	PGP	Referencias / References
Familia Ectinosomatidae Sars G.O., 1903						
<i>Microsetella norvegica</i> (Boeck, 1865)	x	x				8,18,32
<i>Microsetella rosea</i> (Dana, 1847)	x	x	x	x		8,17,18,36,40,41
Familia Harpacticidae Dana, 1846						
<i>Harpacticus chelifer</i> (Müller O.F., 1776)*				x		5
<i>Tigriopus</i> sp.			x			40
Familia Laophontidae Scott, 1905						
<i>Heterolaophonte</i> sp.			x			40
Familia Metidae Boeck, 1873						
<i>Metis holothuriae</i> (Edwards, 1891)				x		5
Familia Miraciidae Dana, 1846						
<i>Distioculus minor</i> (Scott T., 1894)		x		x		8 (<i>Miracia minor</i>)
<i>Macrosetella gracilis</i> (Dana, 1846)	x	x	x	x	x	17,18,21,24,32,40,41,43
<i>Miracia efferata</i> Dana, 1849		x	x	x	x	8,17,18
<i>Oculosetella gracilis</i> (Dana, 1849)		x				8
Familia Peltidiidae Claus, 1860						
<i>Clytemnestra scutellata</i> Dana, 1847	x	x	x	x	x	5,8,18,21,24,40
<i>Goniopsyllus rostratus</i> Brady, 1883		x	x	x		8 y 18 [<i>Clytemnestra rostrata</i>], 5,17,36,40,41
Familia Porcellidiidae Boeck, 1865						
<i>Porcellidium fimbriatum</i> Claus, 1863?			x			40
Familia Tegastidae						
<i>Parategastes</i> sp.				x		5
Familia Tachidiidae Sars G.O., 1909						
<i>Euterpina acutifrons</i> (Dana, 1847)	x	x	x	x		5,17,18,19,22,32,35,36,40,41,43
Orden Monstrilloida						
Familia Monstrillidae Dana, 1849						
<i>Monstrilla</i> sp.					x	21
Orden Siphonostomatoidea Thorell, 1859						
Familia Caligidae Burmeister, 1835						
<i>Caligus atromaculatus</i> Wilson C.B., 1913			x			40,46
<i>Caligus evelynae</i> Suárez-Morales, Camisotti y Martín, 2012			x			16,46
<i>Caligus littoralis</i> Luque and Cezar, 2000			x			16
<i>Caligus praetextus</i> Bere, 1936			x			16
<i>Caligus rufimaculatus</i> Wilson C.B., 1905			x			16,46
<i>Lepeophtheirus nordmannii</i> (Milne Edwards, 1836)			x			40,47
Familia Pandaridae Milne Edwards, 1840						
<i>Cecrops latreillii</i> Leach, 1816			x			40

Algunos ejemplares de las diferentes especies de copépodos se encuentran catalogados y depositados en la colección de referencia del Laboratorio de Ecología y Taxonomía del Zooplancton del Instituto Oceanográfico de Venezuela (LEZ-IOV).

Descripción de las áreas de estudio

Bahía de Mochima (BM): Es de gran importancia e interés ecológico por ser uno de los ecosistemas marinos más fértiles del país, debido a su ubicación en un área de surgencia costera (Okuda *et al.*, 1968; Quintero *et al.*, 2004; Figura 1).

Cuenca de Cariaco (CC): Es la más grande cuenca anóxica oceánica del mundo con elevadas concentraciones de nutrientes. Con una forma elongada, la conforman dos grandes depresiones: la depresión occidental, es la más grande (78 km de largo y 35 km de ancho) y más profunda (1435 m), se unen por una Silla Central (915 m) y la depresión oriental, mucho más pequeña (76 km de largo y 18 km de ancho), con una profundidad máxima de 1350 m.

Golfo de Cariaco (GC): De forma elíptica alargada, con una superficie de 642 km² y una profundidad promedio de 50 m y una máxima de 90 m, de aproximadamente 62 km de largo y 15 km de ancho (Okuda *et al.*, 1978). Presenta comunicación con el mar Caribe a través de su boca por el lado occidental a través de un paso angosto de 5 km, el cual le permite comunicación con la cuenca de Cariaco.

Mar Caribe Nororiental (MCN): Abarca la plataforma continental más amplia de Venezuela, mide de 80 a 100 km de ancho, con profundidades que varían entre 10 y 30 m, las cuales se incrementan hacia el oriente, donde alcanzan de 100 a 500 m de profundidad (Figura 1).

Península y Golfo de Paria (PGP): La península de Paría presenta un foco de surgencia bien definido, con influencia del mar abierto; el golfo de Paría exhibe una recirculación continua de sus aguas, ambas presentan una influencia con la pluma del Orinoco y Amazonas de menor a mayor, respectivamente. En general toda esta región, se caracteriza por ser una zona por presentar una alta productividad primaria (Gómez, 2001; Martín *et al.*, 2007; Figura 1).

Some specimens of the different copepod species have been catalogued and deposited in the reference collection of the Ecology and Taxonomy Lab of the Oceanographic Institute of Venezuela (LEZ-IOV).

Description of the study areas

Mochima Bay (BM): It is of great importance and ecological interest. It is one of the most fertile marine ecosystems in the country, as it is located in a coastal upwelling area (Okuda *et al.*, 1968; Quintero *et al.*, 2004; Fig. 1).

Cariaco Basin (CC): It is the world's largest anoxic basin and has very high nutrient concentrations. With an elongated shape, it is made up of two great depressions. The western depression is the largest (78 km long and 35 km wide) and the deepest one (1435 m). Both depressions are joined by a Central Sill (915 m). And the eastern one is much smaller (76 km long and 18 km wide), with a maximum depth of 1350 m.

Gulf of Cariaco (GC): It has an elongated elliptical shape, an average surface of 642 km², and average and maximum depths of 50 and 90 m, respectively. It is approximately 62 km long and 15 km wide (Okuda *et al.*, 1978). It is connected to the Caribbean Sea by means of its western mouth through a narrow 5 km pass.

Northeastern Caribbean Sea (MCN): It encompasses Venezuela's largest continental shelf, and it is 80-100 km wide and 10-30 m deep. These depths increase towards the East, where they reach values between 100 and 500 m (Fig. 1).

Paria Peninsula and Gulf (PGP): The Paria Peninsula is a well-defined upwelling focus that is influenced by the open sea, and the Gulf of Paria shows a continuous water recirculation. Both of them are influenced by the Amazon-Orinoco plume, which is lower in the former and higher in the latter. Generally speaking, this entire region is characterized by a high primary productivity (Gómez, 2001; Martín *et al.*, 2007; Fig. 1).

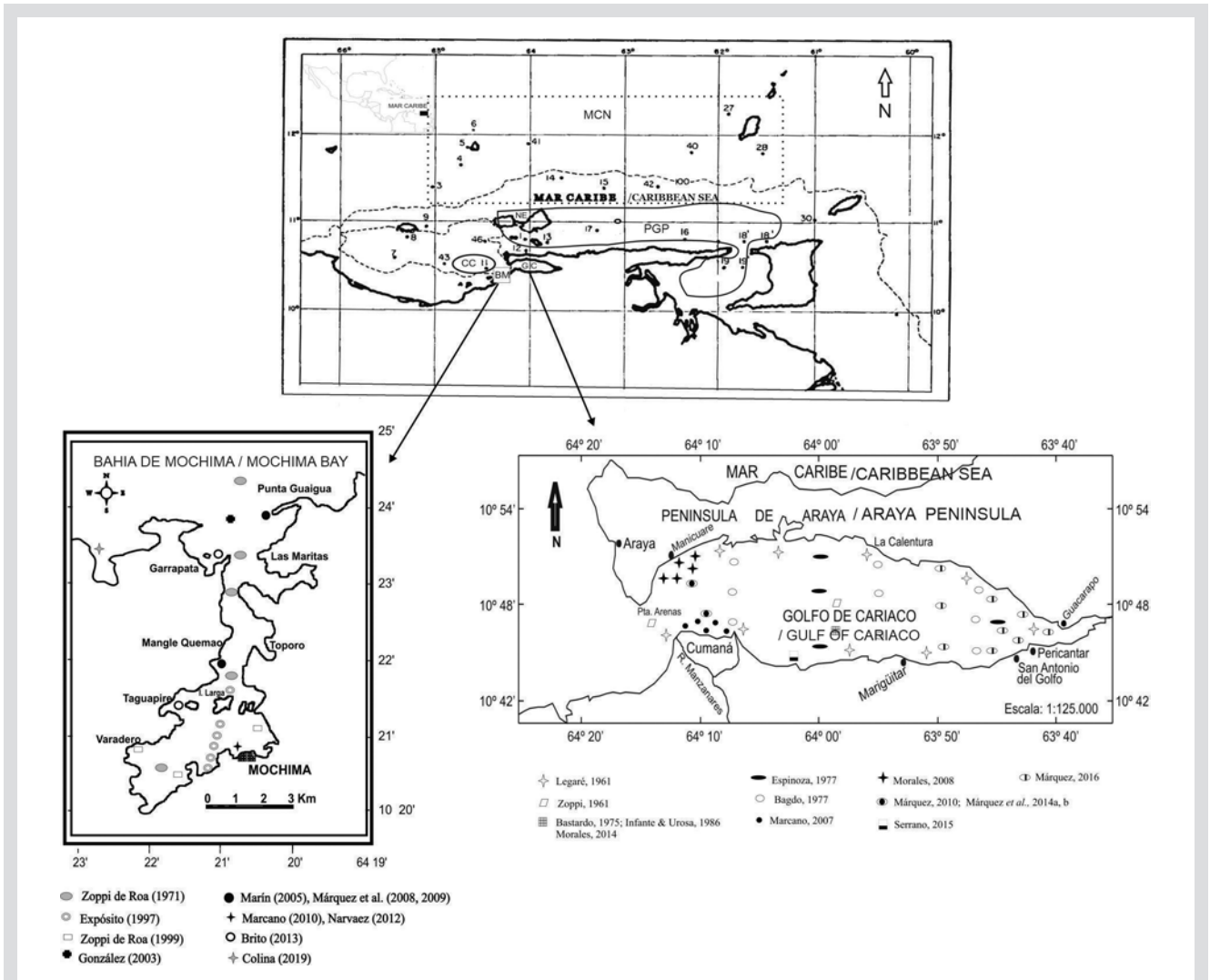


Figura 1. Ubicación geográfica de las cinco áreas estudiadas en la región nororiental de Venezuela. En la Bahía de Mochima (BM) y Golfo de Cariaco (GC) se muestran las estaciones analizadas por los diferentes autores. El Mar Caribe Nororiental (MCN), indicado con la línea punteada y Península y Golfo de Paria (PGP) señalados con la línea sólida. Los números indican las estaciones que comprendió el estudio de Cervigón y Marcano (1965).

Figure 1. Geographical location of the five study areas in the northeastern zone of Venezuela. For Mochima Bay (BM) and the Gulf of Cariaco (GC), the seasons analyzed by different authors are shown. The Northeastern Caribbean Sea (MCN) is indicated with a dotted line, and the Paria Peninsula and Gulf (PGP) is shown with a solid line. The numbers indicate the seasons comprised by Cervigón and Marcano's study (19+65).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

En la tabla 2 se presenta el listado taxonómico de especies de la subclase Copepoda registradas en aguas neríticas, oceánicas y estuarinas del nororiente y Atlántico de Venezuela. De esta subclase para el área de estudio se encuentran registrados los órdenes Calanoida, Cyclopoida, Harpacticoida, Siphonostomatoida y Monstrilloida. De estos órdenes se incluyen 41 familias, 97 géneros y 234 especies. Las familias y especies se distribuyeron como se describe en cada orden: Calanoida con 22 familias y 142 especies, Cyclopoida 6 y 67, Harpacticoida 10 y 13, Siphonostomatoida 2 y 7 y un género de Monstrilloida (Tabla 3).

RESULTS AND DISCUSSION

Table 2 presents the taxonomic list of species of the subclass Copepoda recorded in neritic, oceanic, and estuarine waters of the Venezuelan North-East and Atlantic. From this subclass, the orders Calanoida, Cyclopoida, Harpacticoida, Siphonostomatoida, and Monstrilloida have been recorded for the study area. These orders include 41 families, 97 genera, and 234 species. The families and species were distributed as described for each order: Calanoida: 22 families and 142 species; Cyclopoida: 6 and 67; Harpacticoida: 10 and 13; Siphonostomatoida: 2 and 7; and one genera of Monstrilloida (Table 3).

Tabla 3. Número de familias, géneros y especies de los órdenes de copépodos del Caribe nororiental y Atlántico venezolano.

	Familias / Families	Géneros / Genus	Especies aceptadas / Species accepted	Especies sin confirmación / Species no confirmation
Calanoida	22	60	142	3
Cyclopoida	6	18	67	1
Harpacticoida	10	15	13	1
Monstrilloida	1	1		
Siphonostomatoida	2	3	7	
Total	41	97	229	5

Table 3. Number of families, genera and species of the orders of copepods of the northeastern Caribbean and Venezuelan Atlantic.

Bahía de Mochima (BM)

En la bahía de Mochima hasta la fecha se han identificado 75 especies distribuidas en 4 órdenes y 26 familias (Tabla 2). Estos representan aproximadamente 33 % del total de taxones contabilizados de la fauna de copépodos para el nororiente del país (Márquez-Rojas y Zoppi, 2017).

El mayor número de especies (44) identificadas en esta bahía corresponde al orden Calanoida; entre los géneros más frecuentes se menciona *Acartia*, *Temora*, *Calanus*, *Paracalanus*, *Labidocera* y *Corycaeus* (Márquez-Rojas *et al.*, 2007, 2008; Márquez-Rojas y Zoppi, 2017). Expósito (1997) registró a *Paracalanus quasimodo*, *Oithona nana* y *P. cokeri* como las especies más abundantes, mientras González (2003) halló a *Clausocalanus arcuicornis*, *Acartia danae*, *Corycaeus speciosus*, *Euterpina acutifrons*, *Oithona plumifera*, *Oncaea venusta*, *O. similis*, *Subeucalanus subcrassus*, *Temora turbinata* y *T. stylifera* como las más abundantes en su estudio. Este último autor también indicó que existen cambios en la estructura del ensamble de copépodos entre el período de surgencia y no surgencia, considerando como indicadoras del periodo de surgencia a *Copilia mirabilis*, *Aetideus acutus* y *A. giesbrechti*.

Diferentes autores (Expósito, 1997; González, 2003; Márquez-Rojas y Zoppi, 2017; Colina, 2019) mencionan a *Acartia tonsa* y *Temora turbinata* como las especies más importantes en representación numérica y frecuencia dentro de esta bahía. Es importante señalar que estas especies son de aguas superficiales o cercanas a las plataformas continentales y típicas de latitudes tropicales. Esto concuerda con los precedentes sobre la fauna copepodológica del Caribe suroriental (Michel y Foyo, 1976) y sur del golfo de México (Campos-Hernández y Suarez-Morales, 1994; Ruiz-Pineda *et al.*, 2016). Esta coincidencia podría estar relacionada con su conformación geográfica; la BM es un sistema costero

Mochima Bay (BM)

In Mochima Bay, 75 species have been identified to date, which are distributed in four orders and 26 families (Table 2). These represent approximately 33% of the taxa counted for the copepod fauna in the country's North-East (Márquez-Rojas and Zoppi, 2017).

The largest number of species (44) identified in this bay corresponds to the order Calanoida. Among the most frequent genera, *Acartia*, *Temora*, *Calanus*, *Paracalanus*, *Labidocera*, and *Corycaeus* are mentioned (Márquez-Rojas *et al.*, 2007, 2008; Márquez-Rojas and Zoppi, 2017). Expósito (1997) reported *Paracalanus quasimodo*, *Oithona nana*, and *P. cokeri* as the most abundant species, whereas González (2003) found *Clausocalanus arcuicornis*, *Acartia danae*, *Corycaeus speciosus*, *Euterpina acutifrons*, *Oithona plumifera*, *Oncaea venusta*, *O. similis*, *Subeucalanus subcrassus*, *Temora turbinata*, and *T. stylifera* as the most abundant in his study. The latter also indicated that there are changes in the copepod assembly structure between the upwelling and the non-upwelling periods. He considered *Copilia mirabilis*, *Aetideus acutus*, and *A. giesbrechti* to be indicators of the upwelling period.

Different authors (Expósito, 1997; González, 2003; Márquez-Rojas and Zoppi, 2017; Colina, 2019) have mentioned *Acartia tonsa* and *Temora turbinata* as the most important species in terms of numerical representation and frequency within this bay. It is important to point out that these species belong to surface waters or those close to continental shelves and are typical of tropical latitudes. This agrees with the precedents regarding the copepod fauna in the southeastern Caribbean (Michel and Foyo, 1976) and the south of the Gulf of Mexico (Campos-Hernández and Suarez-Morales, 1994; Ruiz-Pineda *et al.*, 2016). This coincidence might be related with these species' geographical conformation; BM is

semicerrado con una amplia boca hacia el norte, alcanzando unos 60 m de profundidad que disminuye progresivamente hacia el sur con profundidades entre 10 - 20 m. Tiene una gran influencia marina, por la penetración de aguas subsuperficiales tanto de la cuenca como del golfo de Cariaco (Okuda *et al.*, 1968; Quintero *et al.*, 2004), permitiendo el ingreso de especies de afinidad nerítico-oceánica.

La mayor parte del año estos microcrustáceos constituyen el grupo más abundante, representando entre 40–60 % de la comunidad zooplanctónica (Expósito, 1997; González, 2003; Márquez-Rojas *et al.*, 2007, 2008; Marcano *et al.*, 2010; Narváez *et al.*, 2019). Los valores máximos de abundancia regularmente ocurren durante la época de mayor intensidad de la surgencia costera (González, 2003; Márquez-Rojas *et al.*, 2007, 2008; Brito 2013).

Colina (2019) estudió la familia Temoridae, identificando a *Temora turbinata* y *T. stylifera*. La primera especie fue más abundante y dominante; esto coincide con los trabajos de Kiørboe (2006) y Rimoldi (2008), debido a su ciclo de vida corto y alto número de generaciones por año, el cual le confiere ventaja reproductiva sobre las otras especies.

En esta área de estudio, Expósito (1997) cita por primera vez para Venezuela a *Centraugaptilus rattrayi*, *Oithona brevicornis*, *Triconia furcula* y *Dioithona oculata* (Tabla 2). La primera especie es mesopelágica, fue registrada en la época de surgencia por este autor. Ha sido registrada para el golfo de México y el mar Caribe por Owre y Foyo (1967) y Suárez-Morales y Gasca (1998). *Oithona brevicornis* es epipelágica, marina y salobre; esto último concuerda con las captura de los ejemplares, en las estaciones cercanas a la laguna de oxidación de la población de Mochima, donde la salinidad oscila entre 15–20 UPS.

Con respecto, a *Triconia furcula*, existe cierta confusión con la identificación, y quizás se trate de *Triconia conifera*, ya que algunas claves de identificación citan *Triconia conifera* var. *furcula*. Desafortunadamente, esta especie fue identificada en una tesis y posiblemente no fue confirmada por un taxónomo, lo que tiende a indicar probablemente una identificación errónea.

Dioithona oculata es una especie epipelágica, originaria del Indopacífico habría pasado al Atlántico por la corriente de Agulhas (Razouls *et al.*, 2023). Según Björnberg (1963) esta especie es fácilmente reconocible por los lentes oculares. Ha sido registrada en las aguas más cálidas de Brasil en la Corriente Ecuatorial Sur, en el Caribe colombiano, Golfo de México, Jamaica, Belice, Mar Caribe (Razouls *et al.*, 2023).

a semi-closed coastal system with a wide mouth towards the North, reaching 60 m in depth, which decreases progressively towards the South, with depths between 10 and 20 m. It has a great marine influence due to the penetration of sub-surface waters from both the Basin and the Gulf of Cariaco (Okuda *et al.*, 1968; Quintero *et al.*, 2004), even allowing for the entry of species with neritic-oceanic affinity.

Most of these micro-crustaceans make up the most abundant group, representing 40-60% of the zooplankton community (Expósito, 1997; González, 2003; Márquez-Rojas *et al.*, 2007, 2008; Marcano *et al.*, 2010; Narváez *et al.*, 2019). The maximum abundance values often occur during times with the most intense coastal upwelling (González, 2003; Márquez-Rojas *et al.*, 2007, 2008; Brito 2013).

Colina (2019) studied the family Temoridae, identifying *Temora turbinata* and *T. stylifera*. The former was more abundant and dominant, which agrees with the works by Kiørboe (2006) and Rimoldi (2008). This is due to its short lifecycle and the high number of generations per year, which grants it a reproductive advantage over the other species.

For this study area, Expósito (1997) provides the first reports of *Centraugaptilus rattrayi*, *Oithona brevicornis*, *Triconia furcula*, and *Dioithona oculata* in Venezuela (Table 2). The first of these species is mesopelagic, and it was reported during times of upwelling. It has been reported for the Gulf of Mexico and the Caribbean Sea by Owre and Foyo (1967) and Suárez-Morales and Gasca (1998). *Oithona brevicornis* is epipelagic, marine, and brackish. This agrees with the fact that the specimens were captured in stations close to the oxidation lagoon of the town of Mochima, where salinity values oscillate between 15 and 20 UPS.

As for *Triconia furcula*, there is some confusion regarding its identification; it may actually be *Triconia conifera*, since some identification keys mention *Triconia conifera* var. *furcula*. Unfortunately, this species was identified in a thesis and was likely not confirmed by a taxonomist, which tends to indicate an erroneous identification.

Dioithona oculata is an epipelagic species from the Indo-Pacific, which might have gone into the Atlantic via the Agulhas current (Razouls *et al.*, 2023). According to Björnberg (1963), this species can be easily recognized for its ocular lenses. It has been recorded in the warmer waters of Brazil in the South Equatorial Current, the Colombian Caribbean, the Gulf of Mexico, Jamaica, Belice, and the Caribbean Sea (Razouls *et al.*, 2023).

Más tarde, González (2003) cita a *Euchaeta spinosa* y *Microcalanus pygmaeus*, especies epi-mesopelágicas, en una estación ubicada en la boca de la bahía, en la época de surgencia. La primera especie también fue capturada por Owre y Foyo (1967) en la corriente de Florida, entre 50 y 907 m. *Microcalanus pygmaeus*, igualmente fue registrada por Medellín-Mora y Navas (2010) en época de surgencia en el Caribe colombiano.

Centropages typicus, es epipelágica, nerítica, euritérmica y una de las especies más abundantes del Atlántico norte (Durbin y Kane, 2007). Ha sido encontrada entre Cabo Cape a la bahía de Chesapeake y en el golfo de Maine (Razouls *et al.*, 2023). Posiblemente sea necesario hacer una nueva revisión o verificación de esta especie, ya que fue registrada en una tesis de licenciatura (Brito, 2013).

Cuenca de Cariaco (CC)

En el presente trabajo se citan 139 especies para esta cuenca (Tabla 2). La máxima profundidad a la que se ha muestreado es 500 m. El primer investigador de esta cuenca sobre estudios de copépodos fue Legaré (1961); identificó 64 especies y concluyó que la comunidad de las aguas profundas estuvo caracterizada por la presencia de *Euaetideus*, *Haloptilus*, *Lucicutia*, *Rhincalanus* y *Scolecithrix*. Zoppi (1961) realizó muestreos horizontales y verticales (0 – 500 m) en el extremo oriental de la cuenca de Cariaco; identificó 31 especies de copépodos, encontrando a *Eucalanus monachus*, *Lucicutia clausi*, *Oncaea conifera* y *Rhincalanus cornutus* como las más abundantes en las aguas más profundas (500 – 300 m), mientras que en las aguas intermedia (300 – 100 m) halló a *Clausocalanus furcatus* y *Calanus minor* y en aguas más superficiales (100 – 50 m) encontró a *Clausocalanus arcuicornis*, *C. arcuicornis*, *T. turbinata* y *Oithona atlántica*.

Posteriormente, Legaré (1964) realizó capturas verticales desde 500 m hacia la superficie, identificando 102 especies. De la captura total, el 62 % estuvo conformado por los géneros *Clausocalanus*, *Paracalanus*, *Oithona* y *Temora*. Concluyó que la fauna copepodológica de la cuenca está integrada por una mezcla de especies litorales, oceánicas, epipelágicas y mesopelágicas; indicó además, que todas las especies son marinas y la gran mayoría son exclusivamente tropicales.

Cervigón y Marcano (1965) realizaron un estudio de los copépodos a lo largo de la costa norte del estado Sucre, abarcando la Cuenca de Cariaco e identificaron 99 especies. Señalaron además, que el máximo de abundancia en las horas diurnas se presentó en las capas intermedias

González (2003) would later report *Euchaeta spinosa* and *Microcalanus pygmaeus*, epi-mesopelagic species, during upwelling at a station located in the bay mouth. The former was also captured by Owre and Foyo (1967) in the Florida current between 50 and 907 m. *Microcalanus pygmaeus* was also reported by Medellín-Mora and Navas (2010) during upwelling in the Colombian Caribbean.

Centropages typicus is epipelagic, neritic, eurythermal, and one of the most abundant species in the northern Atlantic (Durbin and Kane, 2007). It has been found between Cabo Cape and the Chesapeake Bay, as well as in the Gulf of Maine (Razouls *et al.*, 2023). It may be necessary to conduct a new review or verify this species, as it was reported in an undergraduate thesis (Brito, 2013).

Cariaco basin (CC)

This work mentions 139 species for this basin (Table 2). The maximum sampled depth is 500 m. The first researcher to conduct copepod studies in this basin was Legaré (1961), who identified 64 species and concluded that the deep-water community was characterized by the presence of *Euaetideus*, *Haloptilus*, *Lucicutia*, *Rhincalanus*, and *Scolecithrix*. Zoppi (1961) conducted horizontal and vertical samplings (0-500 m) at the eastern end of the Cariaco basin, identifying 31 copepod species. She found *Eucalanus monachus*, *Lucicutia clausi*, *Oncaea conifera*, and *Rhincalanus cornutus* to be the most abundant in the deeper waters (500-300 m), *Clausocalanus furcatus* and *Calanus minor* in intermediate waters (300-100 m), and *C. arcuicornis*, *T. turbinata*, and *Oithona atlantica* in shallower waters (100-50 m).

Later, Legaré (1964) conducted vertical captures from 500 m towards the surface, identifying 102 species. Out of the total capture, 62% was composed of the genera *Clausocalanus*, *Paracalanus*, *Oithona*, and *Temora*. He concluded that the copepod fauna of the basin consists of a mixture of littoral, oceanic, epipelagic, and mesopelagic species. Furthermore, he indicated that all species are marine, with the vast majority being exclusively tropical.

Cervigón and Marcano (1965) conducted a study on copepods along the northern coast of the state of Sucre, covering the Cariaco basin, and identified 99 species. They observed peak abundance during daylight hours in the intermediate layers (50-100 m); below 150 m, copepods were sparse. Among the most abundant species were *Eucalanus pileatus*, *Clausocalanus arcuicornis*, *C. furcatus*,

(50 – 100 m); por debajo de 150 m los copépodos fueron escasos. Entre las especies más abundantes destacan *Eucalanus pileatus*, *Clausocalanus arcuicornis*, *C. furcatus*, *T. turbinata*, *Oncea venusta*, *Microsetella norvegica* y *M. rosea*. En este estudio se realizaron gráficos de las especies más importantes, indicando que *Nannocalanus minor* es típica de superficie (< 50 m) y de aguas cálidas; *E. pileatus* fue la especie típica y constante de la comunidad durante los meses en que predominan los vientos y menor temperatura. *Paracalanus aculeatus* y *C. arcuicornis* se encuentran vinculadas a los estratos superficiales y a la abundancia de fitoplancton. *Mecynocera clausi* es rara en superficie. Parece estar ligada a los estratos intermedios en la época de calma y de mayor temperatura; *Euchaeta paraconcinna* es una especie típica de las capas superficiales y de la época de vientos y bajas temperaturas; *Scolecitrichopsis ctenopus* y *Scolecithricella ctenopus*, típicas de esta cuenca a partir de los 100 m, rara vez llegan a los 50 m, solamente en la época de aguas más frías (< 24 °C) *Temora turbinata* y *T. stylifera* son abundantes en las capas superficiales, por debajo de 100 m disminuyen drásticamente su abundancia; están vinculadas a la época de calma y alta temperatura, mientras que *Temoropia mayumbaensis* es típica de las capas intermedias, incluso por debajo de los 100 m es relativamente abundante; *Lucicutia flavicornis* nunca se capturó en superficie en las horas diurnas, fue abundante a partir de los 50 m; *Haloptilus longicornis* es una de las especies más típicas de las capas intermedias y profundas de la cuenca. *Oncaea venusta* nunca se encontró en la superficie a pesar de ser una de las especies más abundantes a lo largo de todo el año; su abundancia aumenta cuando la temperatura del agua es más cálida y *Farranula gracilis* una de las especies indicadoras más evidente, claramente vinculada a las capas superficiales y a temperatura elevada (> 27 °C).

Pineda-Polo (1979) identificó una nueva especie de copépodo de la familia Euaugaptilidae, proveniente de las aguas subsuperficiales (110 m) de la cuenca; realizó descripciones morfológicas importantes que separan esta especie de los otros miembros del género. Propuso el nombre *Euaugaptilus fosaii*.

Márquez-Rojas *et al.* (2009) estudiaron el zooplancton en el estrato superficial (< 100 m) de la CC. Los copépodos resultaron ser el grupo más abundante (> 60 % de la abundancia total durante todos los meses muestreados). Se identificaron 40 especies; las más abundantes y dominantes fueron: *P. quasimodo*, *T. turbinata*, *Undinula vulgaris*, *P. aculeatus*, *Calanopia americana* y *C. arcuicornis*, las cuales

T. turbinata, *Oncea venusta*, *Microsetella norvegica*, and *M. rosea*. In this study, graphs of the most important species were elaborated, indicating that *Nannocalanus minor* is typical of the surface layer (< 50 m) and warm waters. *Eucalanus pileatus* was the characteristic and constant species of the community during the months with prevailing winds and lower temperatures. *Paracalanus aculeatus* and *C. arcuicornis* are associated with the surface strata and the abundance of phytoplankton. *Mecynocera clausi* is rare on the surface. It appears to be connected to the intermediate layers during calm periods and higher temperatures. *Euchaeta paraconcinna* is typical of the surface layers and the windy and cooler period. *Scolecitrichopsis ctenopus* and *Scolecithricella ctenopus*, typical of this basin at 100 m, rarely reach 50 m, only doing so in times with cooler water (< 24 °C). *Temora turbinata* and *T. stylifera* are abundant in the surface layers, and, below 100 m, their abundance drastically decreases. They are associated with calm periods and high temperatures, while *Temoropia mayumbaensis* is typical of the intermediate layers – even below 100 m, it is relatively abundant. *Lucicutia flavicornis* was never captured on the surface during daylight hours and was seen to be abundant from 50 m onward. *Haloptilus longicornis* is one of the most typical species of the intermediate and deep layers of the basin. *Oncaea venusta* was never found on the surface, despite being one of the most abundant species throughout the year – its abundance increases when the water temperature is warmer. *Farranula gracilis* is one of the most evident indicator species, clearly linked to the surface layers and high temperatures (>27 °C).

Pineda-Polo (1979) identified a new copepod species from the family Euaugaptilidae originating in the subsurface waters (110 m) of the basin. He provided significant morphological descriptions that distinguish this species from other members of the genus. He proposed the name *Euaugaptilus fosaii*.

Márquez-Rojas *et al.* (2009) studied the zooplankton in the surface layer (< 100 m) of the CC. Copepods turned out to be the most abundant group (> 60% of the total abundance during all sampled months). They identified 40 species. The most abundant and dominant were *P. quasimodo*, *T. turbinata*, *Undinula vulgaris*, *P. aculeatus*, *Calanopia americana*, and *C. arcuicornis*, which show similarities with the warm tropical waters that occupy the region, as confirmed by Björnberg (1981) and Suárez-Morales (1997). These authors also identified the Atlantic oceanic forms *Euchaeta marina*, *T. stylifera*,

muestran similitud con las aguas cálidas tropicales que ocupan la región, como lo confirman Björnberg (1981) y Suárez-Morales (1997). También se identificaron las formas oceánicas atlánticas *Euchaeta marina*, *T. stylifera*, *C. furcatus* y *C. pavo*, como lo indicaron Owre y Foyo (1967). La presencia de estos ejemplares en la cuenca tendría su explicación por el efecto de la surgencia costera, además de la comunicación abierta que tienen las aguas de esta cuenca con las aguas colindantes del océano Atlántico, pudiendo ser arrastradas hacia aguas del mar Caribe, como consecuencia de los diferentes remolinos o corrientes (Astor *et al.*, 2003, 2004). Los autores corroboraron que estos microcrustáceos son importantes bioindicadores del fenómeno de surgencia costero característico de la región (Rueda-Roa y Müller-Karger, 2013).

Entre los trabajos realizados en esta cuenca y que incrementaron el conocimiento del grupo, por constituir nuevos registros para aguas venezolanas durante estas investigaciones, destacan el de Legaré (1964) y Cervigón y Marcano (1965), quienes identificaron la presencia de *Gaetanus miles*, *G. minor*, *Euchaeta media*, *Calocalanus pavoninus*, *Lophothrix latipes*, *Spinocalanus abyssalis*, *Parundinella spinodenticula*, *Sapphirina sinuicauda*, *Vetoria granulosa*, *Oculosetella gracilis* y *Corycaeus crassiusculus*, mientras que para el mar Caribe Cervigón y Marcano (1965) y Márquez-Rojas *et al.* (2009) señalan por primera vez la presencia de *Euchirella formosa* y *Paraeuchaeta tonsa*, respectivamente (Tabla 2). *Euchirella formosa* es una especie epipelágica, hallada entre 100-115 m de profundidad en la estación 3 (ubicada entre las islas la Tortuga y la Blanquilla). El área más cercana donde se ha encontrado esta especie es el sur de Brasil. Por su parte, *P. tonsa* fue capturada entre 75-100 m de profundidad, en la época de surgencia; ha sido citada para la costa caribeña de Costa Rica (Morales-Ramírez y Suárez-Morales, 2008) y el Caribe colombiano (Medellín-Mora y Navas, 2010; Gaviria *et al.*, 2019).

Golfo de Cariaco (GC)

Recientemente, Márquez-Rojas *et al.* (2020) realizaron un inventario de los copépodos planctónicos registrados para este golfo, registrando un total de 136 especies, de las cuales 71 especies pertenecen al orden Calanoida (52,2 %), 48 a Cyclopoida (35,3 %), 10 a Harpacticoida (7,3 %) y 7 a Siphonostomatoida (5,1 %) (Tabla 2). A nivel familiar y de géneros, el orden Calanoida es notoriamente el grupo más diverso, con 18 familias y 38 géneros, seguido de Cyclopoida 6 y 14 y Harpacticoida 9 y 11. Dentro de los Calanoida, los principales géneros en orden de abundancia son *Temora*, *Acartia*, *Paracalanus*

C. furcatus, and *C. pavo*, as indicated by Owre and Foyo (1967). The presence of these specimens in the basin could be explained by the effect of coastal upwelling, in addition to the open connection of the waters in this basin with the neighboring waters of the Atlantic Ocean, possibly being dragged into Caribbean Sea waters due to eddies or currents (Astor *et al.*, 2003, 2004). The authors confirmed that these microcrustaceans are important bioindicators of the coastal upwelling phenomenon typical of the region (Rueda-Roa and Müller-Karger, 2013).

Among the studies conducted in this basin which expanded the knowledge of the group by constituting new records for Venezuelan waters, the works by Legaré (1964) and Cervigón and Marcano (1965) stand out. They identified the presence of *Gaetanus miles*, *G. minor*, *Euchaeta media*, *Calocalanus pavoninus*, *Lophothrix latipes*, *Spinocalanus abyssalis*, *Parundinella spinodenticula*, *Sapphirina sinuicauda*, *Vetoria granulosa*, *Oculosetella gracilis*, and *Corycaeus crassiusculus*. Meanwhile, for the Caribbean Sea, Cervigón and Marcano (1965) and Márquez-Rojas *et al.* (2009) provided the first reports of the presence of *Euchirella formosa* and *Paraeuchaeta tonsa*, respectively (Table 2). *Euchirella formosa* is an epipelagic species, which was found between 100 and 115 m deep at station 3 (located between Tortuga Island and Blanquilla, Venezuela). The closest area where this species has been found is southern Brazil. On the other hand, *P. tonsa* was captured between 75 and 100 m deep during the upwelling season, and it has been reported for the Caribbean coast of Costa Rica (Morales-Ramírez and Suárez-Morales, 2008) and the Colombian Caribbean (Medellín-Mora and Navas, 2010; Gaviria *et al.*, 2019).

Golfo de Cariaco (GC)

Recently, Márquez-Rojas *et al.* (2020) elaborated an inventory of the planktonic copepods recorded for this gulf, reporting a total of 136 species, out of which 71 belong to the order Calanoida (52,2%), 48 to Cyclopoida (35,3%), 10 to Harpacticoida (7,3%), and 7 to Siphonostomatoida (5,1%) (Table 2). At the family and genus levels, the order Calanoida is notably the most diverse group, with 18 families and 38 genera, followed by Cyclopoida with 6 and 14 and by Harpacticoida with 9 and 11. Within Calanoida, the main genera in order of abundance are *Temora*, *Acartia*, *Paracalanus*, and *Subeucalanus*, and, within them, the species *T. turbinata*, *A. tonsa*, and *P. quasimodo* have been considered to be the dominant copepods in the area (Legaré, 1961; Zoppi, 1961; Márquez-Rojas *et al.*, 2006; Márquez-Rojas, 2010).

y *Subeucalanus* y dentro de estos géneros las especies *T. turbinata*, *A. tonsa* y *P. quasimodo* han sido consideradas como los copépodos dominantes en la zona (Legaré, 1961; Zoppi, 1961; Márquez-Rojas *et al.*, 2006; Márquez-Rojas, 2010).

En la revisión realizada por Márquez-Rojas *et al.* (2020) encontraron dentro del orden Cyclopoida únicamente a la familia Oithonidae, solo con el género *Oithona*, con siete especies; *Oithona plumifera* y *O. setigera*, como las más abundantes y frecuentes. Coincidiendo con las áreas costeras y estuarinas del Golfo de México y Mar Caribe (Owre y Foyo, 1967; Suárez-Morales y Gasca, 1997). Todas las especies de *Oithona* documentadas en la presente investigación están citadas para el Caribe mexicano (Suarez-Morales y Gasca, 1998), mar Caribe (Owre y Foyo, 1967) y en Razouls *et al.* (2023) para Venezuela, Caribe y la Florida.

En el inventario realizado por Márquez-Rojas *et al.* (2020), con respecto al suborden Poecilostomatoida, la familia Corycaeidae fue la más abundante, con cinco géneros y 22 especies. Para la región del Caribe venezolano solamente 23 especies de *Corycaeus* y 3 de *Farranula* han sido registradas (Zoppi, 1961; Legaré, 1964; Cervigón y Marcano, 1965; Razouls *et al.*, 2023). De estas, 19 han sido registradas para el golfo de Cariaco. Las más comunes y abundantes para la región del Caribe suroriental, cuenca y golfo de Cariaco son *Corycaeus speciosus*, *Urocorycaeus lautus* y *Ditrichocorycaeus amazonicus* (Cervigón, 1964; Legaré, 1964; Cervigón y Marcano, 1965; Márquez-Rojas *et al.*, 2014a, 2014b).

Dentro de este suborden, las familias Oncaeidae y Sapphirinidae también son representativas con 7 y 10 especies respectivamente, siendo *Oncaea mediterranea* la más abundante y frecuente, seguida por *O. media* y *O. venusta*. Dentro de los Sapphirinidae, *Copilia mirabilis*, *Sapphirina angusta*, *S. intestinata*, *S. opalina* y *S. nigromaculata* son las especies más comunes y abundantes.

Los harpacticoides son habitualmente bentónicos, pero con unas cuantas especies planctónicas. *Euterpina acutifrons* es el harpacticoides más frecuente en las muestras de plancton en este golfo, al igual que en el golfo de México y mar Caribe (Legaré, 1961; Zoppi, 1961; Márquez-Rojas *et al.*, 2006; Hernández-Trujillo *et al.*, 2010). También se identificaron a *Microsetella rosea*, *Macrosetella gracilis* y *Miracia efferata*. Serrano (2015), en su estudio en la ensenada de Turpialito, listó 11 especies de harpacticoides, identificando por primera vez a *Porcellidium fimbriatum* dentro del golfo.

In the review carried out by Márquez-Rojas *et al.* (2020), within the order Cyclopoida, only the family Oithonidae was found, solely with the genus *Oithona* and seven species. Here, *Oithona plumifera* and *O. setigera* were the most abundant and frequent. This is in line with the coastal and estuarine areas of the Gulf of Mexico and the Caribbean Sea (Owre and Foyo, 1967; Suárez-Morales and Gasca, 1997). All *Oithona* species documented in this research have been reported for the Mexican Caribbean (Suárez-Morales and Gasca, 1998), the Caribbean Sea (Owre and Foyo, 1967), and in the database presented by Razouls *et al.* (2023) for Venezuela, the Caribbean, and Florida.

In the inventory by Márquez-Rojas *et al.* (2020), concerning the suborder Poecilostomatoida, the family Corycaeidae was the most abundant, with five genera and 22 species. For the Venezuelan Caribbean region, only 23 *Corycaeus* species and 3 *Farranula* species have been recorded (Legaré, 1964; Zoppi, 1961; Cervigón and Marcano, 1965; Razouls *et al.*, 2023). Of these, 19 have been reported for the Gulf of Cariaco. The most common and abundant for the southeastern Caribbean region and the Cariaco basin and gulf are *Corycaeus speciosus*, *Urocorycaeus lautus*, and *Ditrichocorycaeus amazonicus* (Legaré, 1964; Cervigón, 1964; Cervigón and Marcano, 1965; Márquez-Rojas *et al.*, 2014a, 2014b).

Within this suborder, the families Oncaeidae and Sapphirinidae are also representative, with seven and ten species respectively. *Oncaea mediterranea* is the most abundant and frequent, followed by *O. media* and *O. venusta*. Among the Sapphirinidae, *Copilia mirabilis*, *Sapphirina angusta*, *S. intestinata*, *S. opalina*, and *S. nigromaculata* are the most common and abundant species.

Harpacticoids are typically benthic but include a few planktonic species. *Euterpina acutifrons* is the most frequent harpacticoid in plankton samples in this gulf, as well as in the Gulf of Mexico and the Caribbean Sea (Legaré, 1961; Zoppi, 1961; Márquez-Rojas *et al.*, 2006; Hernández-Trujillo *et al.*, 2010). *Microsetella rosea*, *Macrosetella gracilis*, and *Miracia efferata* were also identified. Serrano (2015), in his study in the Turpialito bay, identified 11 harpacticoid species, including the first reported case of *Porcellidium fimbriatum* in the gulf.

The harpacticoid *P. fimbriatum* has been not reported for Caribbean Sea waters but has been well-studied in Australian waters (Harris and Robertson, 1994) and the Mediterranean Sea (Harris, 2014). This species requires taxonomic confirmation, as it was reported in a thesis.

El harpacticóide *P. fimbriatum* no se encuentra citado para las aguas del mar Caribe; sin embargo, ha sido muy estudiados en aguas australianas (Harris y Robertson, 1994) y del mar Mediterráneo (Harris, 2014). Esta especie necesita confirmación taxonómica para determinar claramente, la especie ya que fue reportada en una tesis.

Los copépodos Siphostomatoides del género *Caligus* son uno de los más diversos representantes de los crustáceos parásitos o ectoparásitos de peces teleosteos. Estos parásitos en su primera etapa de vida son de natación libre y forman parte del zooplancton. *Lepeophtheirus nordmanni* y *Cecrops latreillii* fueron encontrados por primera vez como ectoparásitos del pez luna *Mola mola* en el golfo de Cariaco (Díaz-Díaz, 2000). Más tarde, Kim *et al.* (2019) registraron por primera vez a *Caligus littoralis*, *C. evelynae*, *C. praetextus* y *C. rufimaculatus* para el golfo de Cariaco, indicando además que *C. evelynae* y *C. rufimaculatus* se ha encontrado únicamente en el plancton, y todavía permanecen desconocidos sus hospederos, además revelaron que no habían sido registrados previamente en aguas venezolanas ni para el Caribe venezolano, y por tanto, su hallazgo en el área de estudio contribuyen al conocimiento zoogeográfico de su distribución regional.

Mar Caribe Nororiental (MCN)

Una de las primeras investigaciones más largas en tiempo y extensa en kilómetros fue la de Cervigón y Marcano (1965), quienes estudiaron el zooplancton desde isla La Tortuga hasta la costa Atlántica venezolana, incluyendo la cuenca de Cariaco, costas del estado Nueva Esparta, golfo de Paria y Boca de Serpiente; realizaron muestreos en 38 estaciones en toda esa amplia área nororiental del país desde 1962 hasta 1965, empleando redes estándar de zooplancton y red Clarke-Bumpus, con propósitos de conocer la diversidad de especies. Identificaron 172 especies, de las cuales 35 pertenecen a las estaciones (12) mar afuera o lo que corresponde propiamente a lo indicado en este estudio como el área del MCN (11°11' N, 63°52' O; Figura 1).

De las estaciones de mar afuera, nombrada por ellos como la **Estación 6** (11°55' N, 64°37' O) fue donde se registró el mayor número de especies (14): *Eucalanus elongatus*, *Aetideopsis multiserrata*, *Scottocalanus helenae*, *Metridia brevicauda*, *M. princeps*, *Lucicutia magna*, *L. ovalis*, *Heterorhabdus abyssalis*, *Paraheterorhabdus vipera*, *H. longicirrus*, *Euaugaptilus nodifrons*, *E. palumbii*, *Nullosetigera bidentata* y *Conaea rapax*. En esta estación se realizaron los muestreos desde los 1000 m a la superficie.

Siphonostomatoid copepods of the genus *Caligus* are among the most diverse representatives of crustacean parasites or ectoparasites of teleost fishes. These parasites, in their initial life stage, are free-swimming and part of the zooplankton. *Lepeophtheirus nordmanni* and *Cecrops latreillii* were first found as ectoparasites of the sunfish *Mola mola* in the Gulf of Cariaco (Díaz-Díaz, 2000). Later, Kim *et al.* (2019) reported *Caligus littoralis*, *C. evelynae*, *C. praetextus*, and *C. rufimaculatus* for the first time in the Gulf of Cariaco, indicating that *C. evelynae* and *C. rufimaculatus* had only been found in plankton and that their hosts were still unknown. Furthermore, they revealed that these had not been previously recorded in Venezuelan waters or the Venezuelan Caribbean, so their discovery in the study area contributes to the zoogeographic knowledge of their regional distribution.

Northeastern Caribbean Sea (MCN)

One of the first and most extensive studies in terms of both duration and distance was carried out by Cervigón and Marcano (1965), who studied zooplankton from La Tortuga Island to the Venezuelan Atlantic coast, including the Cariaco Basin, the coasts of the Nueva Esparta state, the Gulf of Paria, and Boca de Serpiente. They conducted samplings at 38 stations throughout this vast northeastern area of the country from 1962 to 1965, using standard zooplankton nets and the Clarke-Bumpus net, aiming to understand species diversity. They identified 172 species, out of which 35 belonged to offshore stations (12), corresponding in this study to the MCN area (11°11' North, 63°52' West; Fig. 1).

Among the offshore stations, the one they named **Station 6** (11°55' North, 64°37' West) recorded the highest number of species (14): *Eucalanus elongatus*, *Aetideopsis multiserrata*, *Scottocalanus helenae*, *Metridia brevicauda*, *M. princeps*, *Lucicutia magna*, *L. ovalis*, *Heterorhabdus abyssalis*, *Paraheterorhabdus vipera*, *H. longicirrus*, *Euaugaptilus nodifrons*, *E. palumbii*, *Nullosetigera bidentata*, and *Conaea rapax*. Samplings at this station were conducted from a 1000 m depth to the surface.

Station 3 also showed a high number of mesopelagic species. It is situated between La Tortuga Island and La Blanquilla Island. The copepods identified include *Spinocalanus aspinosus*, *Aetideus bradyi*, *Pseudeuchaeta brevicauda*, *Phaenna spinifera*, *Archescolecithrix auropecten*, *H. longiceps*, and *Sapphirina scarlata*. It is worth highlighting that *Aetideus bradyi* was captured at

La **Estación 3** fue otro de los lugares que presentó elevado número de especies mesopelágicas, ubicada entre la isla La Tortuga e isla La Blanquilla. Los copépodos identificados son *Spinocalanus aspinosus*, *Aetideus bradyi*, *Pseudeuchaeta brevicauda*, *Phaenna spinifera*, *Archescoclethrix auropecten*, *H. longiceps* y *Sapphirina scarlata*. Es importante destacar que en esta estación, se capturó *A. bradyi*, lo cual fue el primer registro de esta especie para Venezuela. Según Razouls *et al.* (2023), es epi y mesopelágica superior, con registro de capturas por encima de los 200 m de profundidad; su distribución biogeográfica está señalada para el sur de Brasil, golfo de Guinea, noroccidente de África e isla Cabo Verde. Por lo tanto, su presencia en Venezuela podría deberse a las aguas de floración que ocurren fuera de la costa, señalado anteriormente; con esto, se extiende su distribución geográfica en el mar Caribe.

Zoppi (1977) recolectó muestras de zooplancton en la plataforma que va desde la península de Araya al occidente (10° 38' N, 64° 18' O), la península de Paria al oriente (10° 43' N, 61° 52' O), la costa sur de la isla de Margarita (10° 59' N, 64° 25' O) hasta el paralelo 11° N y el meridiano 61° O, formando en su totalidad un rectángulo (Figura 1). Identificó 44 especies de copépodos, citándose por primera vez para las aguas venezolanas a *Oithona nana* y *Paracalanus crassirostris*. Las mayores abundancias aparecieron en las estaciones comprendidas entre Carúpano y Araya y en la 5 (10° 42' N, 61° 52' O) y 9 (11° 05' N, 63° 20' O), también mencionó que 14 especies fueron las más comunes y de mayor abundancia.

En esta región se cita la mayor cantidad de especies de copépodos, 166 (Tabla 2). En primer lugar esto pudo ser debido a la amplitud de la zona y en segundo lugar a la presencia de especies de aguas profundas en esta región donde algunas estaciones superan 500 m de profundidad, constituyendo una evidencia de los avances de las aguas de afloramiento que ocurren lejos de la costa y que debido a fenómenos de advección se extienden alcanzando esta región. Partiendo de los resultados obtenidos en esta región, se puede indicar que en el oriente de Venezuela se presenta una de las dos áreas principales de surgencia del país, ocasionando una mayor fertilidad y producción pesquera, debido a que la masa de Agua Subsuperficial Subtropical es la que abastece la surgencia durante los primeros meses del año (época de sequía). En el segundo semestre, cuando la surgencia se relaja, el área se enriquece con materia orgánica del río Orinoco y el aporte de biomasa fitoplanctónica proveniente de lagunas costeras, golfos y bahías semicerradas. Asimismo,

this station, which corresponds to the first record of this species for Venezuela. According to Razouls *et al.* (2023), it is epi- and upper mesopelagic, with capture records above 200 m deep. Its biogeographic distribution is said to include southern Brazil, the Gulf of Guinea, northwest Africa, and Cape Verde Island. Therefore, its presence in Venezuela could be due to the upwelling waters off the coast, as previously indicated, thereby extending its geographical distribution in the Caribbean Sea.

Zoppi (1977) collected zooplankton samples on the continental shelf extending from the Araya peninsula in the west (10° 38' N, 64° 18' W) to the Paria peninsula in the east (10° 43' N, 61° 52' W), the southern coast of Margarita Island (10° 59' N, 64° 25' W) up to the parallel 11° N and the meridian 61° W, forming a rectangle (Fig. 1). She identified 44 copepod species, with the first records of *Oithona nana* and *Paracalanus crassirostris* in Venezuelan waters. The highest abundances were observed in the stations between Carúpano and Araya and in **Stations 5** (10° 42' N, 61° 52' W) and **9** (11° 05' N, 63° 20' W). She also mentioned that 14 species were the most common and abundant.

This area reports the highest number of copepod species (166) (Table 2). Firstly, this could be due to the vastness of the area and, secondly, to the presence of deep-water species in this region – some stations exceed 500 m in depth. This serves as evidence of the upwelling waters advancing from off the coast, which, due to advection phenomena, extend to reach this region. Based on the results obtained for this region, it can be noted that one of the two main upwelling areas of the country lies in eastern Venezuela. This results in increased fertility and fishery production, as the Subsurface Subtropical Water mass is the one that fuels the upwelling during the first months of the year (drought season). In the second half of the year, when the upwelling relaxes, the area is enriched with organic matter from the Orinoco River and the contribution of phytoplanktonic biomass from coastal lagoons, semi-closed gulfs, and bays. Likewise, the breadth of the continental shelf plays a fundamental role in enriching this zone, with the presence of archipelagos and major and minor islands that cause local blooms and the concentration and retention of plankton, enhancing biological productivity and in turn fostering the reproduction of these organisms (Rueda-Roa *et al.*, 2018; Gómez and Acero, 2020).

la amplitud de la plataforma continental juega un papel fundamental en el enriquecimiento de esta área, con la presencia de archipiélagos, islas mayores y menores que causan florecimientos locales y la concentración y retención del plancton, favoreciendo el aumento de la productividad biológica y a su vez propicia la reproducción de esos organismos (Rueda-Roa *et al.*, 2018; Gómez y Acero, 2020).

Península y Golfo de Paria (PGP)

Cervigón y Marcano (1965) realizaron muestreos de zooplancton con propósitos de conocer la diversidad de especies desde la isla la Tortuga hasta la costa atlántica venezolana, incluyendo el golfo de Paria y Boca Serpiente. Entre los copépodos identificados en esta área destacan: *Pleuromamma piseki*, *Labidocera fluviatilis*, *L. nerii*, *Candacia bispinosa*, *Pontellina plumata*, *Pontellopsis perspicax*, *Sapphirina angusta* y *S. maculosa*.

Zoppi (1977) colectó muestras de zooplancton en la península y golfo de Paria, estableció cuatro estaciones (Figura 1) con profundidades entre 20-80 m y en un sector adyacente al océano Atlántico, entre los 10° 15' N, 62° 00' O en su línea del límite oriental (Figura 1). Observó las máximas concentraciones de copépodos entre febrero -abril; en general, aparecieron con mayor abundancia en las estaciones en el golfo de Paria y en la Estación 5 (10° 42' N, 61° 52' O). Las especies comunes y de mayor abundancia fueron *T. turbinata*, *T. stylifera*, *O. mediterránea*, *P. attenuatus*, *S. subtenuis*, *P. aculeatus*, *P. parvus*, *C. arcuicornis*, *C. furcatus*, *A. clausi*, *O. plumifera*, *O. nana*, *C. giesbrechti* y *A. typicus*. No obstante, también indicó que *T. turbinata* y *P. parvus* resultaron ser las dominantes y frecuentes, mientras que *P. aculeatus* presentó la mayor abundancia en dicho golfo; además señaló, la presencia de especímenes indicadores de aguas dulces como *Pseudodiaptomus acutus*, *Parvocalanus crassirostris* y *A. clausi*.

Años más tarde, se llevó a cabo el Proyecto Línea Base Ambiental Plataforma Deltana (LBAPD), dividido en dos campañas: periodo de lluvias (25–30 de octubre 2004) y periodo de sequía (28 mayo al 9 junio 2005). Conformado por 57 estaciones, distribuidas por grandes sectores, a saber: golfo de Paria (Estaciones 1–6), Boca de Serpiente (Estaciones 7–13) y Plataforma Deltana (Estaciones 14–57) (Ver Figura 2 en Martín *et al.*, 2007). Para efectos de este trabajo solo se tomaron en cuentas las estaciones del golfo de Paria. Los copépodos dominaron en 61,90 % (Martín *et al.*, 2007; Zoppi *et al.*, 2008). En temporada de lluvias, las abundancias más elevadas se hallaron en el golfo de Paria y

Paria Gulf and Peninsula (PGP)

Cervigón and Marcano (1965) conducted zooplankton samplings with the aim of understanding species diversity from La Tortuga Island to the Venezuelan Atlantic coast, including the Gulf of Paria and Boca Serpiente. Among the copepods identified in this area are *Pleuromamma piseki*, *Labidocera fluviatilis*, *L. nerii*, *Candacia bispinosa*, *Pontellina plumata*, *Pontellopsis perspicax*, *Sapphirina angusta*, and *S. maculosa*.

Zoppi (1977) collected zooplankton samples in the Paria Peninsula and Gulf. She established four stations (Fig. 1) with depths between 20-80 m and in a sector adjacent to the Atlantic Ocean, between 10° 15' N and 62° 00' W in its eastern boundary line (Fig. 1). She observed the highest concentrations of copepods between February and April. Generally, they appeared more abundantly in the stations in the Gulf of Paria and at **Station 5** (10° 42' N, 61° 52' W). The common and most abundant species were *T. turbinata*, *T. stylifera*, *O. mediterranea*, *P. attenuatus*, *S. subtenuis*, *P. aculeatus*, *P. parvus*, *C. arcuicornis*, *C. furcatus*, *A. clausi*, *O. plumifera*, *O. nana*, *C. giesbrechti*, and *A. typicus*. Nevertheless, she also noted that *T. turbinata* and *P. parvus* were the dominant and frequent species, while *P. aculeatus* exhibited the highest abundance in said gulf. In addition, she pointed out the presence of specimens indicative of freshwater, such as *Pseudodiaptomus acutus*, *Parvocalanus crassirostris*, and *A. clausi*.

Years later, the Environmental Baseline Project for the Deltana Shelf (LBAPD) was carried out, which was divided into two campaigns: the rainy season (October 25–30, 2004) and the dry season (May 28 to June 9, 2005). It consisted of 57 stations, distributed across major sectors, namely: the Gulf of Paria (**Stations 1–6**), Boca de Serpiente (**Stations 7–13**), and the Deltan Continental Shelf (**Stations 14–57**) (See Fig. 2 in Martín *et al.*, 2007). For the purposes of this study, only the stations in the Gulf of Paria were considered. The copepods were dominant, representing 61.90 % (Martín *et al.*, 2007; Zoppi *et al.*, 2008). In the rainy season, the highest abundances were found in the Gulf of Paria and Boca de Serpiente, unlike the dry season, during which they were grouped in Boca de Serpiente and the oceanic zone.

Márquez-Rojas (2005) studied the temporal and spatial variation of zooplankton in this area within the framework of the Mariscal Sucre Project (LBPMS), funded by Petróleos de Venezuela (PDVSA), in order to



Boca de Serpiente, a diferencia de la época de sequía que se agruparon en Boca de Serpiente y la zona oceánica.

Márquez-Rojas (2005) estudió la variación temporal y espacial del zooplancton en esta área, a través del Proyecto Mariscal Sucre (LBPMS), financiado por Petróleos de Venezuela (PDVSA) para conocer los recursos naturales y para cuantificar los posibles impactos ambientales que se puedan presentar. Este proyecto abarcó 50 estaciones, muestreadas en dos salidas: período de sequía (marzo 2005) y período de lluvias (octubre 2005). La distribución de las estaciones de muestreo comprendió dos grandes sectores: la parte nororiental de la plataforma norte de la península de Paria con una profundidad desde 4 a 111 m (Estaciones 1-22) y la parte norte del golfo de Paria de 7 a 57 m de profundidad (Estaciones 30-50; ver Figura 1 en Márquez-Rojas, 2005). Se contabilizó 61 especies de copépodos, indicando que 57 de estas especies ya han sido registradas en otras investigaciones en el Atlántico tropical occidental y el mar Caribe sudamericano (Calef y Grice, 1967; Owre y Foyo, 1967; Campos-Hernández y Suárez-Morales, 1994), y las especies restantes constituyen nuevos aportes al área de estudio *Pseudodiaptomus acutus*, *Mesocalanus tenuicornis*, *Clytemnestra scutellata* y el género *Monstrilla*. De este mismo proyecto, Márquez-Rojas y Marín (2007) realizaron un inventario de los copépodos calanoideos planctónicos, tomando en cuenta consideraciones zoogeográficas, reconocieron 42 y 49 especies para el período de sequía y lluvia, respectivamente. Las especies de copépodos de la zona estudiada pertenecen completamente a ambientes tropicales, 33 % propias de aguas oceánicas, 49 % mostraron afinidad nerítica y 18 % son habitantes comunes en las zonas neríticas y oceánicas, destacándose la presencia dominante de las especies epiplanctónicas o subsuperficiales (65 %).

Cova (2018) analizó la composición y abundancia del zooplancton en el sector norte y sur de la península de Paria (octubre de 2015), en 16 estaciones extendidas entre 11°02' N, 62°81' O (Figura 1). Los copépodos presentaron alta frecuencia de aparición (51,8 %), correspondiendo 43,7 % a los Calanoidea y 8,08 % a los Cyclopoida. En general, la estación 10, ubicada en la región sur de la península, presentó el porcentaje de aparición más bajo de copépodos (15,5 %), mientras que la estación 14, ubicada en la porción norte, cuantificó el mayor porcentaje con 89,4 %. Se identificaron 13 familias y 29 especies de copépodos. Los más representativos fueron *Temora turbinata*, *Centropages velificatus*, *Acartia lilljeborgi*, *A. tonsa*, *Labidocera scotti*, *Subeucalanus subcrassus*, *S. crassus*, *Corycaeus catus*,

gain knowledge of natural resources and quantify potential environmental impacts. This project covered 50 stations, sampled in two expeditions: during the dry season (March 2005) and during the rainy season (October 2005). The distribution of the sampling stations covered two major sectors: the Northeastern part of the northern continental shelf of the Paria Peninsula, with depths ranging from 4 to 111 m (**Stations 1-22**) and the northern part of the Gulf of Paria from 7 to 57 m deep (**Stations 30-50**) (see Fig. 1 in Márquez-Rojas, 2005). 61 copepod species were recorded, 57 of which had been reported in other studies in the Western Tropical Atlantic and the South American Caribbean Sea (Calef and Grice, 1967; Owre and Foyo, 1967; Campos-Hernández and Suárez-Morales, 1994). The remaining species provide new contributions to the study area: *Pseudodiaptomus acutus*, *Mesocalanus tenuicornis*, *Clytemnestra scutellata*, and the genus *Monstrilla* sp. Within the same project, Márquez-Rojas and Marín (2007) conducted an inventory of planktonic calanoid copepods while making some zoogeographic considerations. They identified 42 and 49 species of copepods for the dry and rainy periods, respectively. The entirety of the copepod species in the studied area belong to tropical environments: 33% are typical of oceanic waters, 49% showed neritic affinity, and 18% are common inhabitants in both neritic and oceanic zones, with the dominant presence of epiplankton or subsurface species (65%).

Cova (2018) analyzed the composition and abundance of zooplankton in the North and South sectors of the Paria Peninsula in October 2015, in 16 stations spanning between 11°02' North, 62°81' West (Fig. 1). Copepods showed a high frequency of occurrence (51,8%), with 43,7% corresponding to Calanoidea and 8,08% to Cyclopoida. In general, **Station 10**, located in the South region of the peninsula, reported the lowest percentage of copepod occurrence (15,5%), while **Station 14**, located in the North portion, had the highest percentage (89,4%). 13 copepod families and 29 species were identified. The most representative were *Temora turbinata*, *Centropages velificatus*, *Acartia lilljeborgi*, *A. tonsa*, *Labidocera scotti*, *Subeucalanus subcrassus*, *S. crassus*, *Corycaeus catus*, *C. speciosus*, *C. lautus*, *Farranula gracilis*, and *F. rostrata*. It was also mentioned that *Candacia curta*, *Eucalanus elongatus*, *Neocalanus gracilis*, and *Clausocalanus furcatus* were the only species absent in the southern zone; while *C. furcatus*, *L. acuta*, *Undinula vulgaris*, *Acrocalanus longicornis*, *Paracalanus quasimodo*, *Mecynocera clausi*, *Nannocalanus minor*, and *Paraeucalanus sewelli* were found only in the southern region of the Paria Peninsula.

C. speciosus, *C. lautus*, *Farranula gracilis* y *F. rostrata*. También mencionó que *Candacia curta*, *Eucalanus elongatus*, *Neocalanus gracilis* y *Clausocalanus furcatus* resultaron ser las únicas especies ausentes en la zona sur; mientras que, *C. furcatus*, *L. acuta*, *Undinula vulgaris*, *Acrocalanus longicornis*, *Paracalanus quasimodo*, *Mecynocera clausi*, *Nannocalanus minor* y *Paraeucalanus sewelli* se encontraron sólo para la región sur de la península de Paria.

Es importante mencionar que esta región, a pesar de ser uno de los ambientes de mayor importancia para las pesquerías del país, y en los últimos años, un foco de impulso de las operaciones petroleras en la región nororiental de Venezuela, luego de la información compilada y el inventario de copépodos generados en la presente investigación, son escasos los estudios que se han realizado en taxonomía de copépodos; por lo cual, hasta el momento solamente se han identificado 77 especies (Tabla 2). De estas especies, es fundamental resaltar la presencia solo en esta región de Venezuela de *Sapphirina maculosa* citada por Cervigón y Marcano (1965), *Labidocera johnsoni* por Cova (2018) y el género *Monstrilla* por Márquez-Rojas (2005). Por su parte *Labidocera johnsoni* necesita confirmación taxonómica, ya que esta citada exclusivamente en referencias no publicadas (tesis de licenciatura); además, esta especie esta citada para el Pacífico Tropical Oriental (Centroamérica, Galápagos, norte de Perú), según Razouls *et al.* (2023).

CONSIDERACIONES FINALES

Cambios en la nomenclatura

La lista de especies (Tabla 2) fue elaborada con base en el esquema publicado por Márquez-Rojas *et al.* (2020), con algunas modificaciones. En las referencias bibliográficas de la Tabla 2 se indican los nombres de las especies como fueron escritas en la publicación original. Con el paso del tiempo han ocurrido varios cambios en la nomenclatura de órdenes, familias, géneros y especies. Dentro del orden Calanoida, cuatro especies de *Eucalanus* (*E. crassus*, *E. subtenuis*, *E. pileatus* y *E. monachus*) se consideran ahora pertenecientes al género *Subeucalanus* y *Eucalanus attenuatus* ahora corresponde al género *Pareucalanus* (familia Eucalanidae). Dentro de esta misma familia, Cervigón y Marcano (1965) ubicaron a *Rhincalanus cornutus*, que ahora corresponde a la familia Rhincalanidae.

De acuerdo a la clasificación utilizada en este inventario, en la familia Paracalanidae, *Paracalanus scotti* cambio de género por *Parvocalanus* e *Ischnocalanus*

It is important to note that this region, despite being one of the most significant environments for the country's fisheries and, in recent years, a focus of the promotion of oil operations in the northeastern region of Venezuela, the compiled information and copepod inventory provided by this research show limited studies on copepod taxonomy. Only 77 species have been identified so far (Table 2). Regarding these species, it is crucial to highlight, only for this region of Venezuela, the presence of *Sapphirina maculosa*, as reported by Cervigón and Marcano (1965); of *Labidocera johnsoni*, as mentioned by Cova (2018); and of the genus *Monstrilla*, according to Márquez-Rojas (2005). *Labidocera johnsoni* requires taxonomic confirmation, as it has been exclusively reported in unpublished references (*i.e.*, undergraduate thesis). Furthermore, note that this species has been reported for the Eastern Tropical Pacific (Central America, Galápagos, northern Peru) according to Razouls *et al.* (2023).

FINAL CONSIDERATIONS

Nomenclature changes

The species list (Table 2) was developed based on the scheme published by Márquez-Rojas *et al.* (2020), with some modifications. In the bibliographic references of Table 2, the species names are indicated as they were written in the original publication. Over time, there have been several changes in the nomenclature of orders, families, genera, and species. Within the order Calanoida, four *Eucalanus* species (*E. crassus*, *E. subtenuis*, *E. pileatus*, and *E. monachus*) are now considered to belong to the genus *Subeucalanus*, and *Eucalanus attenuatus* now belongs to the genus *Pareucalanus* (family Eucalanidae). Within this same family, Cervigón and Marcano (1965) located *Rhincalanus cornutus*, which now corresponds to the family Rhincalanidae.

According to the classification used in this inventory, in the family Paracalanidae, *Paracalanus scotti* changed its genus to *Parvocalanus*, and *Ischnocalanus plumulosus* to *Calocalanus*. Similarly, *Calocalanus contractus*, *C. pavo*, *C. pavoninus*, *C. styliremis*, and *Mecynocera clausi* were relocated to this family. Some members of the family Pseudocalanidae were moved to Clausocalanidae. Some species from the family Aetideidae changed the genus *Euaetideus* to *Aetideus*. Within the family Scolecitrichidae, the following species were synonymized: *Scolecitrichella auropecten* as

plumulosus por *Calocalanus*. Así mismo, *Calocalanus contractus*, *C. pavo*, *C. pavoninus*, *C. styliremis* y *Mecynocera clausi* fueron reubicadas en esta familia. Por su parte, algunos de los miembros de la familia Pseudocalanidae fueron trasladados a Clausocalanidae. Algunas especies de la familia Aetideidae, cambiaron el género *Euaetideus* por *Aetideus*. Dentro de la familia Scolecitrichidae, fueron sinonimizadas *Scolecithricella auropecten* por *Archescocleithrix auropecten*, *Scolecithricella echinatus* por *Scaphocalanus echinatus* y *Scolecithricella marquesae* por *Scolecitrichopsis ctenopus*. En la familia Augaptilidae, la especie *Haloptilus longicirrus* no es aceptada actualmente y fue sinonimizada con *Haloptilus longicirrus*. El calanoide *Phyllopus bidentatus* pertenecía originalmente a la familia Arietellidae, y fue cambiado a la familia Nullosetigeridae y fue reescrito taxonómicamente por Soh *et al.* (1999) como *Nullosetigera bidentata*.

Debido a que el orden Poecilostomatoida es considerado ahora como parte de Cyclopoida (Khodami *et al.*, 2017), este último incluye ahora siete familias adicionales en el oriente Venezolano: Clausidiidae, Corycaeidae, Cyclopoida, Lubbockiidae, Oithonidae, Oncaeidae y Sapphirinidae, con 18 géneros y 67 especies (Tablas 1 y 2). Márquez-Rojas *et al.* (2014a, b) estudiaron la distribución y abundancia de la familia Corycaeidae del golfo de Cariaco, mencionando a *Corycaeus (Monocorycaeus) robustus* y *Farranula carinata* como primer registro para el mar Caribe y el golfo de Cariaco, respectivamente; en estos estudios, esta familia fue clasificada dentro del orden Poecilostomatoida y divididos en seis subgéneros. A partir del inventario de Márquez-Rojas *et al.* (2020) se adopta la nueva nomenclatura; en la familia Corycaeidae, cuatro subgéneros de *Corycaeus (Agetus, Ditrichocorycaeus, Onychocorycaeus y Urocorycaeus)* fueron elevados a la categoría de género. Dentro de la familia Oithonidae, *Oithona oculata* pertenece ahora al género *Dioithona*. En la familia Oncaeidae, el género *Oncaea* fue dividido en dos géneros (*Oncaea* y *Triconia*) (Böttger-Schnack *et al.*, 2011). *Oncaea minuta* se denomina ahora *Triconia minuta*. La especie *Oncaea notopus* no es aceptada actualmente y fue sinonimizada con *Oncaea prolata*. A partir del inventario de Márquez-Rojas *et al.* (2020) las dos especies *Lubbockia* fueron excluidas de la familia Oncaeidae y ubicadas en la familia Lubbockiidae. Por último, la especie *Pachos punctatum* se clasificaba dentro de la familia Oncaeidae (Owre y Foyo, 1967), actualmente está separada en la familia Cyclopoida considerada de ubicación incierta (*incertae sedis*).

Archescocleithrix auropecten, *Scolecithricella echinatus* as *Scaphocalanus echinatus*, and *Scolecithricella marquesae* as *Scolecitrichopsis ctenopus*. In the family Augaptilidae, the species *Haloptilus longicirrus* is currently not accepted and has been synonymized as *Haloptilus longicirrus*. The calanoid *Phyllopus bidentatus* originally belonged to the family Arietellidae and was moved to Nullosetigeridae. It was taxonomically rewritten by Soh *et al.* (1999) as *Nullosetigera bidentata*.

As the order Poecilostomatoida is now considered to be a part of Cyclopoida (Khodami *et al.*, 2017), the latter now includes seven additional families in Eastern Venezuela: Clausidiidae, Corycaeidae, Cyclopoida, Lubbockiidae, Oithonidae, Oncaeidae, and Sapphirinidae, with 18 genera and 67 species (Tables 1 and 2). Márquez-Rojas *et al.* (2014a, b) studied the distribution and abundance of the family Corycaeidae in the Gulf of Cariaco, reporting *Corycaeus (Monocorycaeus) robustus* and *Farranula carinata* as the first records for the Caribbean Sea and the Gulf of Cariaco, respectively. In these studies, this family was classified within the order Poecilostomatoida and divided into six subgenera. Starting with the inventory by Márquez-Rojas *et al.* (2020), the new nomenclature has been adopted. Within the family Corycaeidae, four subgenera of *Corycaeus (Agetus, Ditrichocorycaeus, Onychocorycaeus, and Urocorycaeus)* were elevated to the genus category. Regarding the family Oithonidae, *Oithona oculata* now belongs to the genus *Dioithona*. In the family Oncaeidae, the genus *Oncaea* genus was divided into two: *Oncaea* and *Triconia* (Böttger-Schnack *et al.*, 2011). *Oncaea minuta* is now called *Triconia minuta*. The species *Oncaea notopus* is currently not accepted and was synonymized as *Oncaea prolata*. Based on the inventory by Márquez-Rojas *et al.* (2020), the two *Lubbockia* species were excluded from the family Oncaeidae family and placed in Lubbockiidae. Finally, the species *Pachos punctatum* used to be classified within the family Oncaeidae (Owre & Foyo, 1967), but it is now separated in the family Cyclopoida and considered to be of uncertain placement (*incertae sedis*).

Dentro del orden Harpacticoida, la familia Clytemnestridae paso a subfamilia, reorganizando a las especies en la familia Peltidiidae; en esta familia *Clytemnestra rostrata* se denomina ahora *Goniopsyllus rostratus*. En la familia Miraciidae, *Miracia minor* no es aceptada actualmente y fue sinonimizada con *Distioculus minor*.

Distribución de la diversidad por áreas

Dentro de las regiones estudiadas la BM, CC y GC son las que presentan mayor esfuerzo de muestreo. En estas áreas se han identificado entre 30–60 % de los copépodos de la región, esto debido posiblemente a la cercanía a la costa, lo que facilita las operaciones de campo. No obstante, en la porción MCN se registró la mayor cantidad de especies de copépodos (71,86 %). En primer lugar, debido a la amplitud de la región y en segundo lugar a la presencia de especies de aguas profundas (> 500 m), constituyendo una indicación de los avances de las aguas de afloramiento que ocurren lejos de la costa y que debido a fenómenos de advección se extienden alcanzando esta región.

La PGP constituye uno de los sectores más productivas del trópico y componen un área indispensable para la alimentación, reproducción y crecimiento de numerosas especies de peces de interés comercial (Lasso *et al.*, 2004). Este mismo autor, indicó que a pesar de ser uno de los ambientes de mayor importancia para las pesquerías y en los últimos años un foco de impulso de las operaciones petroleras, ha sido escaso el interés por las investigaciones y estudios de su biota marina y dulceacuícola, así como sus relaciones con las condiciones oceanográficas. Esto explicaría por qué ha sido registrado solamente 30 % de las especies de copépodos del total de identificadas en las cinco áreas que revisó este estudio. El poco esfuerzo de muestreo que se ha realizado en esta área, posiblemente esté influenciado por el difícil acceso terrestre a numerosas playas ubicadas en la costa norte, así como también, la alta dinámica del oleaje en esta parte del mar Caribe venezolano, el cual dificulta el acceso de embarcaciones con equipo científico.

La presencia de especies oceánicas del Atlántico, en las costas venezolanas incluso en la CC y GC se relacionarían al fenómeno de surgencia costera, y a la comunicación que tienen estas masas de aguas con el océano Atlántico, produciéndose un movimiento hacia el mar Caribe como consecuencia de remolinos o corrientes (Astor *et al.*, 2004). Al respecto, Pauluhn y Chao (1999) y Astor *et al.* (2004) indicaron que en el mar Caribe se ha observado la presencia de remolinos fluyendo hacia el noroccidente con la corriente del Caribe. En

Within the order Harpacticoida, the family Clytemnestridae became a subfamily, reorganizing the species into the family Peltidiidae. In this family, *Clytemnestra rostrata* is now called *Goniopsyllus rostratus*. Within the family Miraciidae, *Miracia minor* is currently not accepted and was synonymized as *Distioculus minor*.

Diversity distribution per area

Within the studied regions, BM, CC, and GC are the ones with the most sampling efforts. In these areas, between 30 and 60% of the copepods of the region have been identified, possibly due to their proximity to the coast, which facilitates field operations. However, in the MCN portion, the highest number of copepod species was recorded (71.86%), given the vastness of the area and the presence of deep-water species (>500 m) in this region, indicating the advances of upwelling waters that occur far from the coast and that, due to advection phenomena, extend to reach this region.

PGP is one of the most productive sectors in the tropics and constitutes an essential area for the feeding, reproduction, and growth of numerous commercially important fish species, according to Lasso *et al.* (2004). This author noted that, despite being one of the most important environments for fisheries and, in recent years, a focus for boosting oil operations, there has been little interest in research and studies on its marine and freshwater biota, as well as on their relationships with oceanographic conditions. This would explain why only 30% of copepod species have been recorded out of the total identified in the five areas reviewed in this study. The minimal sampling effort in this area is possibly influenced by difficult land access to many beaches located on the north coast, as well as by the high dynamics of the waves in this part of the Venezuelan Caribbean, which hinders access to vessels with scientific equipment.

The presence of oceanic species from the Atlantic on the Venezuelan coasts, even in CC and GC, could be related to coastal upwelling and the communication of these water masses with the Atlantic Ocean, resulting in a movement towards the Caribbean Sea due to eddies or currents (Astor *et al.*, 2004). In this regard, Pauluhn and Chao (1999) and Astor *et al.* (2004) indicated that eddies flowing northwest with the Caribbean current have been observed in the Caribbean Sea. Sometimes, these eddies are close to the Venezuelan continental shelf, and their true origin is unknown. Certain gyres form outside the

algunas oportunidades, estos remolinos se encuentran cerca de la plataforma continental venezolana, desconociéndose su verdadero origen; ciertos giros se forman fuera del mar Caribe al desprenderse del área de retroflexión de la corriente norte de Brasil, mientras que otros se difunden a partir de la corriente del Caribe. Todo esto, provocaría la penetración de aguas del Caribe a la cuenca sobre el paso del canal de La Tortuga (Astor *et al.*, 2003). Por consiguiente, sería factible encontrar copépodos propios del Atlántico en las aguas del nororiente venezolano. Esto quedó demostrado, con la presencia de *Euchaeta tonsa* y *E. spinosa*, las cuales han sido consideradas por Owre y Foyo (1967), Bjornberg (1981) y Campos-Hernández y Suárez-Morales (1994) como especies de aguas profundas del Atlántico norte occidental.

Registros para el Caribe nororiental y Atlántico venezolano

En la lista actualizada (Tabla 2) se totalizan 229 especies de copépodos con identificación confiable, pertenecientes a cinco órdenes, 41 familias y 97 géneros (Tabla 3). Un grupo de cinco especies de copépodos no tienen una identificación confirmada, debido a que fueron mencionadas exclusivamente en tesis de pregrado (*Triconea furcula*, *Centropages typicus*, *Porcellidium fimbriatum* y *Labidocera johnsoni*).

El número total de especies en el Caribe nororiental y Atlántico venezolano representa un poco menos de 50 % de la diversidad de copépodos conocidos en el Gran Caribe. Para el mar Caribe se citan 468 especies (Medellín-Mora y Navas, 2010) y para el sector suroriental, que forma parte del Caribe colombiano, registraron 214 especies (Gaviria *et al.*, 2019) y recientemente aumentó la lista a 247 (Dorado-Roncancio *et al.*, 2021). El número de especies registradas en este inventario es similar que en otras áreas del Caribe; en aguas mexicanas el número total de especies conocidas es de 223 (Suárez-Morales y Gasca, 1998; Hernández-Trujillo y Esqueda-Escárcega, 2002).

En el Caribe nororiental y Atlántico venezolano, los copépodos calanoideos (142 especies) constituyen el orden con la mayor diversidad. En este inventario, se indican las especies que en su momento fueron mencionadas como aporte a la ampliación de su distribución para Venezuela y el mar Caribe: *Aetideus bradyi*, *Euchirella formosa*, *Eucalanus elongatus*, *Pontella mediterranea*, *Scolecitrichopsis tenuipes*, *Paraeuchaeta tonsa*.

Dentro del inventario de los calanoideos se contabilizó a *Paracalanus pygmaeus*, el cual fue identificado por Cervigón y Marcano (1965) y Caraballo (1976) para la cuenca de Cariaco

Caribbean Sea, detaching from the retroflexion area of the North Brazil current, while others spread from the Caribbean current. This might therefore cause Caribbean waters to penetrate the basin over the passage of La Tortuga channel (Astor *et al.*, 2003). Consequently, it would be feasible to find copepods typical of the Atlantic in the waters of northeastern Venezuela. This was demonstrated with the presence of *Euchaeta tonsa* and *E. spinosa*, which have been considered by Owre and Foyo (1967), Bjornberg (1981), and Campos-Hernández and Suárez-Morales (1994) as deep-water species of the western North Atlantic.

Records for the northeastern Caribbean and the Venezuelan Atlantic

In the updated list (Table 2), there is a total of 229 reliably identified copepod species, which belong to 5 orders, 41 families, and 97 genera (Table 3). A group of 5 copepod species does not have confirmed identification, as they were mentioned exclusively in undergraduate theses (*Triconea furcula*, *Centropages typicus*, *Porcellidium fimbriatum*, and *Labidocera johnsoni*).

The total number of species in the northeastern Caribbean and the Venezuelan Atlantic represents slightly less than 50% of the known copepod diversity in the Greater Caribbean. For the Caribbean Sea, 468 species are reported (Medellín-Mora and Navas, 2010), and, for the southeastern sector, which is part of the Colombian Caribbean, 214 species have been recorded (Gaviria *et al.*, 2019), which recently increased to 247 (Dorado-Roncancio *et al.*, 2021). The number of species recorded in this inventory is similar to that in other Caribbean areas, *e.g.*, in Mexican waters, the total known species number is 223 (Suárez-Morales and Gasca, 1998; Hernández-Trujillo and Esqueda-Escárcega, 2002).

In the northeastern Caribbean and the Venezuelan Atlantic, calanoid copepods (142 species) make up the order with the highest diversity. This inventory indicates the species that were once mentioned as contributing to the expansion of their distribution for Venezuela and the Caribbean Sea: *Aetideus bradyi*, *Euchirella formosa*, *Eucalanus elongatus*, *Pontella mediterranea*, *Scolecitrichopsis tenuipes*, and *Paraeuchaeta tonsa*.

Within the inventory of calanoids, *Paracalanus pygmaeus* was included, which was identified by Cervigón and Marcano (1965) and Caraballo (1976) for the Cariaco Basin as well as on the coasts of the state of Sucre. These authors used the keys of Tanaka (1956) and Vervoort (1963,

y en las costas del estado Sucre. Estos autores utilizaron las claves de Tanaka (1956) y Vervoort (1963, 1965) para identificar este espécimen. Sin embargo, según WoRMS (2023) su estatus es incierto, ya que existe incertidumbre taxonómica o nomenclatural y no puede clasificarse como aceptado o no aceptado. Mientras que en Razouls *et al.* (2023) existen opiniones encontradas de que *P. pygmaeus* y *P. denudatus* son conespecíficas. Por lo tanto, se espera en un futuro hacer una revisión más exhaustiva de esta especie.

El orden con el segundo lugar en número de especies (67) es Cyclopoida (incluyendo Poecilostomatoida). Los géneros más ricos en especies son *Sapphirina* (doce especies), *Oithona* (nueve) y *Oncaea* (seis). La familia Corycaeidae, está bien representada (8 géneros y 25 especies) ya ha sido registrada previamente (Márquez-Rojas *et al.* 2014 a, 2014b; 2020). Las especies *Oncaea venusta venella*, *Sapphirina maculosa* y *Ditrichocorycaeus andrewsi* constituyeron nuevos registros para el nororiente de Venezuela en los trabajos de Legaré (1964), Cervigón y Marcano (1965) y Morales (2008).

En la presente lista se recopilieron 13 especies del orden Harpacticoida. Este es un número bajo en comparación con las especies de harpacticoides del medio marino. Suárez-Morales *et al.* (2006) registran 178 especies en el mar Caribe, mientras que, Gómez y Morales-Serna (2014) listan 71 especies en México. Las 13 especies de harpacticoides registradas para el nororiente de Venezuela representan solo un 7 %, lo que indica un gran déficit de conocimiento de este orden para la región.

Debido a su rareza en el plancton y complejidad taxonómica, existen grandes áreas geográficas en las que la fauna de copépodos monstrolidos permanece en gran parte desconocida (Suárez-Morales, 2015; Suárez-Morales y Castellanos-Osorio, 2019). El orden Monstrolloida para esta región está representado por un género, *Monstrilla*. Este registro corresponde a un macho adulto encontrado en las muestras de plancton del sector PGP (Márquez-Rojas, 2005). Este orden está representado en el Caribe y el golfo de México por 24 especies (Suárez-Morales, 2015), por lo que se espera en un futuro un incremento del número de especies para el nororiente de Venezuela.

Siphonostomatoida es un orden diverso, todas las especies son parásitas o están asociadas a otras especies de vertebrados e invertebrados (Hernández-Trujillo, 2015). Dentro de este orden la familia Caligidae es la más rica en especies (Kim *et al.*, 2019). Los Caligidae contienen 559 especies en dos géneros: *Lepeophtheirus* (162 especies) y *Caligus* (268 especies) (Ho y Lin, 2004). La fauna conocida de calígidos

(1965) to identify this specimen. However, according to WoRMS (2023), its status is uncertain, as there is taxonomic or nomenclatural uncertainty, and it cannot be classified as accepted or not accepted. Meanwhile, in Razouls *et al.* (2023), there are conflicting opinions that *P. pygmaeus* and *P. denudatus* are conspecific. Therefore, a more exhaustive review of this species is anticipated.

The order with the second-highest number of species (67) is Cyclopoida (including Poecilostomatoida). The genera with the most species are *Sapphirina* (12 species), *Oithona* (9), and *Oncaea* (6). The family Corycaeidae, which is well represented (8 genera and 25 species), has already been recorded (Márquez-Rojas *et al.* 2014 a,b; 2020). The species *Oncaea venusta venella*, *Sapphirina maculosa*, and *Ditrichocorycaeus andrewsi* constituted new records for northeastern Venezuela in the works by Legaré (1964), Cervigón and Marcano (1965), and Morales (2008).

In our list, 13 species of the order Harpacticoida were compiled. This is a low number compared to the marine harpacticoid species. Suárez-Morales *et al.* (2006) recorded 178 species in the Caribbean Sea, while Gómez and Morales-Serna (2014) listed 71 in Mexico. The 13 harpacticoid species recorded for northeastern Venezuela represent only 7%, indicating a significant knowledge deficit of this order in the region.

Due to their rarity in plankton and taxonomic complexity, there are large geographical areas where the fauna of monstrolloid copepods remains largely unknown (Suárez-Morales, 2015; Suárez-Morales & Castellanos-Osorio, 2019). In this region, the order Monstrolloida is represented by one genus: *Monstrilla*. This record corresponds to an adult male found in plankton samples from the PGP sector (Márquez-Rojas, 2005). In the Caribbean and the Gulf of Mexico, this order is represented by 24 species (Suárez-Morales, 2015), so an increase in the number of species for northeastern Venezuela is expected in the future.

Siphonostomatoida is a diverse order; all species are parasites or are associated with other species of vertebrates and invertebrates (Hernández-Trujillo, 2015). Within this order, the family Caligidae is the richest in species (Kim *et al.*, 2019). Caligidae contains 559 species in two genera: *Lepeophtheirus* (162 species) and *Caligus* (268 species) (Ho and Lin, 2004). As of 2003, the known Venezuelan caligid fauna consisted of 10 *Caligus* species (Ho and Bashirullah, 1977; Díaz-Díaz, 2000; Zambrano *et al.*, 2003). Suárez-Morales *et al.* (2012a, 2012b) would later increase the number to 12. Subsequently, Kim *et al.*



venezolanos hasta 2003, era de 10 especies de *Caligus* (Ho y Bashirullah, 1977; Díaz-Díaz, 2000; Zambrano *et al.*, 2003). Posteriormente, Suárez-Morales *et al.* (2012a, 2012b) aumentaron el número a 12. Posteriormente, Kim *et al.* (2019), ampliaron a 13, con la descripción de *Caligus littoralis* en aguas del golfo de Cariaco y la especie número 60 del género registrado en la región Neotropical. Del total de especies de *Caligus* para Venezuela, se citan cinco en este inventario en el golfo de Cariaco, además de *Lepeophtheirus nordmanni* y *Cecrops latreillii*.

Es importante resaltar la revisión y verificación de especímenes que solamente se ubicaron a nivel de género: *Bradyidius*, *Xanthocalanus*, *Tigriopus*, *Heterolaophonte*, *Parategastes* y *Monstrilla*. Esto pudo deberse a la falta de apoyo bibliográfico para el momento de la identificación o por haber capturado un solo ejemplar.

AGRADECIMIENTOS

La primera autora agradece al Instituto Oceanográfico de Venezuela de la Universidad de Oriente, Cumaná, Venezuela, por todo el apoyo logístico y económico para la realización de las distintas campañas oceanográficas. A Oscar Díaz-Díaz y Luis Troccoli por la revisión del manuscrito, que tanto ayudaron con sus correcciones, comentarios y críticas.

(2019) expanded it to 13 with the description of *Caligus littoralis* in the waters of the Gulf of Cariaco and the 60th species of the genus recorded in the Neotropical region. Out of the total *Caligus* species for Venezuela, five have been reported for the Gulf of Cariaco in this inventory, in addition to the species *Lepeophtheirus nordmanni* and *Cecrops latreillii*.

It is worth highlight the importance of reviewing and verifying the specimens that were only classified at the genus level: *Bradyidius*, *Xanthocalanus*, *Tigriopus*, *Heterolaophonte*, *Parategastes*, and *Monstrilla*. This might be due to the lack of bibliographic support at the time of identification or to the fact that only one specimen was captured.

ACKNOWLEDGEMENTS

The first author would like to thank the Oceanographic Institute of Venezuela at Universidad de Oriente, Cumaná, Venezuela, for all their logistic and economic support in carrying out the different oceanographic campaigns, as well as Oscar Díaz-Díaz and Luis Troccoli for reviewing this manuscript, who provided great assistance with their corrections, comments, and criticism.

BIBLIOGRAFÍA / LITERATURE CITED

- Astor, Y., F. Müller-Karger and M. Scranton. 2003. Seasonal and interannual variation in the hydrography of the Cariaco Basin: Implication for basin ventilation. *Cont. Shelf Res.*, 23 (1): 125-144. [https://doi.org/10.1016/S0278-4343\(02\)00130-9](https://doi.org/10.1016/S0278-4343(02)00130-9)
- Astor, Y., F. Müller-Karger, R. Bohrer, L. Troccoli and J. García. 2004. Variabilidad estacional e interanual del carbono inorgánico disuelto y nutrientes en la Cuenca de Cariaco. *Mem. Fund. La Salle Cien. Nat.*, 161-162: 235- 252.
- Bagdó, E. 1977. Abundancia, distribución horizontal y biomasa del zooplancton en el Golfo de Cariaco entre marzo y diciembre de 1975. Tesis Biol., Univ. Oriente. Cumaná. 59 p.
- Bastardo, H. 1975. Abundancia, composición relativa y biomasa del zooplancton en un área del golfo de Cariaco, Venezuela. Tesis Biol. Univ. de Oriente. Cumaná. 54 p.
- Björnberg, T.K. 1963. On the marine free-living copepods off Brazil. *Bol. Inst. Paul. Oceanogr.*, 13 (1): 3-142.
- Björnberg, T.K. 1981. Copepoda: 587-679. En: Boltovskoy D. (ed.). Atlas del zooplancton del Atlántico Sudoccidental y métodos de trabajo con el zooplancton marino. Publicación Especial del Inidep, Mar de Plata.
- Böttger-Schnack, R., J. Ryuj and J. Machida. 2011. Comparison of morphological and molecular traits for species identification and taxonomic grouping of oncaeid copepods. *Hydrobiologia*, 666: 111–125.
- Boxshall, G.A and S.H. Halsey. 2004. An introduction to copepod diversity. The Ray Society, London. 468 p.
- Brito A. 2013. Variación y composición del zooplancton asociado a las formaciones coralinas de la bahía de Mochima, estado sucre, Venezuela. Tesis Biol., Univ. de Oriente. Cumaná. 81 p.
- Calef, G.W. and G.D. Grice. 1967. Influence of the Amazon River outflow on the ecology of the western tropical Atlantic. ii. Zooplankton abundance, copepod distribution with remarks on the fauna of low salinity areas. *J. Mar. Res.*, 25 (1): 84 -94.
- Campos-Hernández, A. y E. Suárez-Morales. 1994. Copépodos pelágicos del golfo de México y mar Caribe. I. Biología y sistemática. Centro de investigaciones de Quintana Roo (CIQRO). Chetumal, México.

- Caraballo, B. 1976. Taxonomía y aspectos ecológicos de los copépodos de la laguna de la Restinga, isla de Margarita. Tesis Biol., Univ. de Oriente. Cumaná. 75 p.
- Cervigón, F. 1963. Contribución al conocimiento de los copépodos pelágicos de las costas de Venezuela. Mem. Fund. La Salle Cien. Nat., 22 (63): 181-197.
- Cervigón, F. 1964. Los Corycaeidae del Caribe Suroriental Copepoda: Cyclopoida. Mem. Fund. La Salle Cien. Nat., 24 (68): 162-201.
- Cervigón, F. y P. Marcano. 1965. Zooplankton. Estudios sobre el ecosistema pelágico del NE de Venezuela. Mem. Fund. La Salle Cien. Nat., 70: 363-268.
- Colina, H. 2019. Composición, abundancia y distribución de la familia Temoridae (Copepoda: Calanoida) en el Parque Nacional Mochima, Venezuela. Tesis Biol., Univ. Oriente. Cumaná. 62 p.
- Cova, C.S. 2018. Composición y abundancia del zooplankton de la zona norte y sur de la península de Paría, Venezuela. Tesis Biol., Univ. Oriente. Cumaná. 73 p.
- Díaz-Díaz, O. 2000. Copépodos ectoparásitos del pez luna *Mola mola* Giglioli, 1883 (Pisces: Molidae) en el golfo de Cariaco, Venezuela. Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela., 39 (1y2): 11-16.
- Dorado-Roncancio, E.F., J. Medellín-Mora and J.E. Mancera-Pineda. 2021. Taxonomic diversity and ecological attributes of copepods of the Colombian Caribbean Sea. Neotrop. Biodivers., 7(1): 491-502. <https://doi.org/10.1080/23766808.2021.2000295>
- Durbin, E. and J. Kane. 2007. Seasonal and spatial dynamics of *Centropages typicus* and *C. hamatus* in the western North Atlantic. Prog. Oceanogr., 72 (2-3): 249-258. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2007.01.008>
- Espinoza, E.A. 1977. Plancton carnívoro del golfo de Cariaco y su abundancia relativa. Tesis Biol., Univ. de Oriente. Cumaná. 71 p.
- Expósito, L.N. 1997. Estudio de los efectos de las descargas de una laguna de oxidación sobre las comunidades planctónicas en la bahía de Mochima Edo. Sucre. Tesis Biol Univ. Oriente. Cumaná. 76 p.
- Gaviria, S., J. Dorado-Roncancio y M.J. Ahrens. 2019. Revisión y actualización de la lista de especies de copépodos (Crustacea: Hexanauplia) del Caribe colombiano. Bol. Investig. Mar. Cost., 48 (1): 119-151. <https://doi.org/10.25268/bimc.invenmar.2019.48.1.761>
- Gómez, G. 2001. Causas de fertilidad marina en el nororiente de Venezuela. Interciencia 21 (3): 140-146.
- Gómez, G. y A. Acero P. 2020. Comparación de las surgencias de la Guajira colombiana y del oriente venezolano. Bull. Mar. Coast. Res. 49 (2), 131-172. <https://doi.org/10.25268/bimc.invenmar.2020.49.2.943>.
- Gómez, S., and F.N Morales-Serna. 2014. Updated checklist of published and unpublished records of harpacticoid copepods (Crustacea: Copepoda: Harpacticoida) from Mexico. Proc. Biol. Soc. Wash., 127(1): 99-121
- González, F. 2003. Índice de surgencia asociado con los factores abióticos y la dinámica del plancton en la bahía de Mochima Edo. Sucre. Tesis doctoral. Univ. Central de Venezuela. Caracas. 150 p.
- Harris, V.A. 2014. Porcellidiidae of Australia (Harpacticoida, Copepoda). I. A reassessment of the European species of *Porcellidium*. Rec. Aust. Mus., 66 (2): 63-110. <https://doi.org/10.3853/j.2201-4349.66.2014.1594>
- Harris, V.A. and H.M. Robertson. 1994. New species belonging to the family Porcellidiidae (Harpacticoida: Copepoda) from the southern coast of New South Wales, Australia. Rec. Aust. Mus., 46 (3): 257-301. <https://doi.org/10.3853/j.0067-1975.46.1994.7>
- Hernández-Trujillo, S. y GM Esqueda-Escárcega. 2002. La diversidad de copépodos marinos en México. Oceanides. 17(1):57-68.
- Hernández-Trujillo, S., R. Palomares-García y G. López. 2010. Riqueza específica de copépodos en bahía Magdalena, Baja California Sur, México. An. Inst. Biol. Univ. Nac. Autón. México., 75 (2): 253-270.
- Ho, J.S and A.K. Bashirullah. 1977. Two species of caligid copepods (Crustacea) parasitic on marine fishes of Venezuela, with discussion of *Metacaligus* Thomsen, 1949. J. Nat. Hist., 11:703-714.
- Huys, R. and G.A. Boxshall. 1991. Copepod evolution. The Ray Society, London. 468 p.
- Infante, J. y L. Urosa. 1986. Distribución vertical de copépodos en aguas deficientes de oxígeno. Bol. Inst. Oceanogr. Venez., 25 (1 y 2): 175-194.
- Kim, I.H., E. Suárez-Morales and B. Márquez-Rojas. 2019. Caligid copepods Copepoda: Siphonostomatoida: Caligidae as zooplankters off the Venezuelan coast, Western Caribbean Sea. Thalassas. <https://doi.org/10.1007/s41208-019-00130-w>
- Khodami, S., J.V. McArthur, L. Blanco-Bercial and P. Martínez Arbizu. 2017. Molecular phylogeny and revision of copepod orders (Crustacea: Copepoda). Scient. Rep., 7(1):1-11.
- Kjørboe, T. 2006. Sex, sex-ratio, and the dynamics of pelagic copepod population. Oceanologia, 148: 40-50.
- Lasso, C., J.I. Mojica y J.S. Usma. 2004. Peces de la cuenca del río Orinoco. Parte I: lista de especies y distribución por subcuencas. Biota Colomb., 5 (2): 95-158.
- Legaré, H. 1961. Estudios preliminares del zooplankton en la región de Cariaco. Bol. Inst. Oceanogr. Venez., 1(1): 191-218.
- Legaré, H. 1964. The pelagic copepoda of Eastern Venezuela. 1. The Cariaco Trench. Bol. Inst. Oceanogr. Venez., 3(1 y 2): 15-81.
- López-Peralta, R.H. y L.H. Mojica-López. 2015. Influencia abiótica sobre algunos géneros de copépodos Crustacea epipelágicos en el Pacífico colombiano. Septiembre de 2002. Rev. Fac. Cien Bas. Univ. Militar Nueva Granada., 11 (1): 20-33. <https://doi.org/10.18359/rfcb.379>
- Marcano, L. 2007. Caracterización cuantitativa y cualitativa de los diferentes espectros de tallas del zooplankton, en la zona Caguire – El Peñón, estado Sucre, Venezuela. Tesis Biol. Univ. Oriente. Cumaná. 87 p.
- Marcano, Y., B. Márquez-Rojas, J.R. Díaz-Ramos y L. Troccoli. 2010. Variables físicoquímicas que influyen a corto plazo en el zooplankton de la bahía de Mochima, Venezuela. Bol. Inst. Oceanogr. Venez., 49(2): 129-145.







- Márquez-Rojas, B. 2005. Zooplancton. 135-155. En: Senior, W. (Ed.). Estudio integrado de las características ambientales del medio marino costero en la plataforma norte de la Península de Paría y sector norte del golfo de Paría. Consultora Ambiental de la Universidad de Oriente (CAMUDOCA), Venezuela. 320 p.
- Márquez-Rojas, B. 2010. Composición, abundancia y distribución de los copépodos planctónicos del golfo de Cariaco. Trabajo Ascenso. Univ. de Oriente. Cumaná. 79 p.
- Márquez-Rojas, B. 2016. Dinámica del mesozooplancton en el sector oriental sado del golfo de Cariaco, estado Sucre, Venezuela. Tesis doctoral. Univ. Central de Venezuela. Caracas. 140 p.
- Márquez-Rojas, B. y B. Marín. 2007. Copépodos planctónicos de la Península y Golfo de Paría, Venezuela; Consideraciones Zoogeográficas. Resúmenes XII Congreso Latinoamericano sobre Ciencias del Mar COLACMAR. Florianópolis, Brasil.
- Márquez-Rojas, B., B. Marín, E. Zoppi y C. Moreno. 2006. Zooplancton del Golfo de Cariaco. Bol. Inst. Oceanogr. Venez., 45(1): 61-78.
- Márquez-Rojas, B., B. Marín, J.R. Díaz-Ramos, L. Troccoli y S. Subero. 2007. Variación estacional y vertical de la biomasa del macrozooplancton en la bahía de Mochima, Estado Sucre – Venezuela, durante 1997 – 1998. Rev. Biol. Mar. Oceanogr., 42 (3): 241 – 252. <https://doi.org/10.4067/S0718-19572007000300004>
- Márquez-Rojas, B., B. Marín, J.R. Díaz-Ramos y L. Troccoli. 2008. Biomasa; densidad y composición zooplanctónica de la bahía de Mochima; Venezuela. Gayana, 72(1): 52-67. <https://doi.org/10.4067/S0717-65382008000100008>
- Márquez-Rojas, B., J.R. Díaz-Ramos, L. Troccoli, B. Marín y R. Varela. 2009. Densidad, biomasa y composición del zooplancton, en el estrato superficial de la cuenca de Cariaco, Venezuela. Rev. Biol. Mar. Oceanogr., 44 (3): 737-749. <https://doi.org/10.4067/S0718-19572009000300019>
- Márquez-Rojas, B., L. Troccoli, L. Marcano y J. Morales. 2011. Estructura comunitaria del zooplancton en dos localidades del golfo de Cariaco, Venezuela. Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela, 45 (1): 61 – 78.
- Márquez-Rojas, B., O. Díaz-Díaz, L. Troccoli, J. Morales y L.M. Marcano. 2014a. Corycaeidae Dana, 1852 (Copepoda: Poecilostomatoida) del Golfo de Cariaco, Venezuela. Mét. Ecol. Sist., 9(3): 1-18.
- Márquez-Rojas, B., O. Díaz-Díaz, L. Troccoli, J. Morales y L.M. Marcano. 2014b. Distribución espacial y abundancia de la familia Corycaeidae Dana, 1852 Copepoda: Poecilostomatoida en el Golfo de Cariaco, Venezuela. Bol. Inst. Oceanogr. Venez., 53(2): 221-233.
- Márquez-Rojas, B. y E. Zoppi. 2017. Zooplancton de la bahía de Mochima: retrospectiva y prospectiva. Saber., 29: 110-119.
- Márquez-Rojas, B., E. Zoppi and J. Zegarra. 2020. An updated checklist of copepod species (Arthropoda: Crustacea) from the Gulf of Cariaco, Venezuela. Pan. Am. J. Aquat. Sci., 15(3):143-150.
- Martín, A., L. Malavé, D. Sánchez, R. Aparicio y F. Arocha. 2007. Línea base ambiental plataforma deltana. Petróleos de Venezuela; S. A. - Universidad Simón Bolívar. Caracas. 299 p.
- Medellín-Mora, J. y G.R. Navas. 2010. Listado taxonómico de copépodos Arthropoda: Crustacea del mar Caribe colombiano. Bol. Investig. Mar. Cost., 39(2): 265-306.
- Medellín-Mora, J., R. Escribano and W. Schneider. 2016. Community response of zooplankton to oceanographic changes 2002-2012 in the central/southern upwelling system of Chile. Prog. Oceanogr., 142: 17-29. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2016.01.005>
- Michel, H. and M. Foyo. 1976. Studies of Caribbean zooplankton. Cooperative investigations of the Caribbean and adjacent regions—II Symposium on Progress in Marine Research in the Caribbean and Adjacent Regions. FAO Fisheries Report. 200: 275–289.
- Miracle, M. 2015. Orden Cyclopoida. Revista IDE@ - SEA. Disponible en http://www.sea-entomologia.org/IDE@/revista_95.pdf [Revisada Nov 30, 2019].
- Morales, J. 2008. Abundancia, composición y biomasa de los espectros de tallas del zooplancton en la plataforma Pariche-Manicuare, golfo de Cariaco, estado Sucre, Venezuela. Tesis Biol., Univ. de Oriente. Cumaná. 81 p.
- Morales, J. 2014. Distribución vertical de los copépodos en la depresión de Guaracayal, Golfo de Cariaco, Venezuela. Tesis Biol. Mar., Univ. Oriente, Cumaná. 85 p.
- Morales-Ramírez, A. y E. Suarez-Morales. 2008. Chapter 24: Copepods: 507-534. In: Wehrmann, I.S. and J. Cortés (eds.). Marine Biodiversity of Costa Rica, Central America.
- Narváez, M., B. Márquez-Rojas, L. Troccoli, B. Marín y J.R. Díaz-Ramos. 2019. Variabilidad a corto plazo del micro y mesozooplancton en la bahía de Mochima, estado Sucre, Venezuela, durante la época de sequía. Bol. Inst. Oceanogr. Venez., 58 (2): 38-53.
- Okuda, T., J. Benítez, A. García y E. Fernández. 1968. Condiciones hidrográficas de la bahía de Mochima y laguna Grande del Obispo desde 1964 a 1966. Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela., 7(1): 7-37.
- Okuda, T., J. Benítez, J. Bonilla y G. Cedeño. 1978. Características hidrográficas del golfo de Cariaco, Venezuela. Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela., 17 (1y2): 69-88.
- Owre, H. and M. Foyo. 1967. Report on a collection of Copepoda from the Caribbean Sea. Bull. Mar. Sci., 14 (2): 359-372.
- Pauluhn, A. and Y. Chao. 1999. Tracking eddies in the subtropical north-western Atlantic Ocean. Phys. Chem. Earth., 24 (4): 415-421.
- Peñuela, M. 2000. Análisis cuantitativo y cualitativo del zooplancton superficial de la cuenca de Cariaco, Venezuela. Tesis Biol., Univ. Oriente. Cumaná. 61 p.
- Pineda-Polo, F.H. 1979. A new species of Euaugaptilidae Copepoda - Calanoida from the Cariaco Trench. Bol. Inst. Oceanogr. Venez., 18 (1y2): 13-15.
- Quintero, A., J. Bonilla, L. Serrano y M. Amaro. 2004. Características ambientales de la bahía de Mochima y cuenca de Cariaco, Venezuela. Bol. Inst. Oceanogr. Venez., 43 (1y2): 49-64.
- Razouls C., F. de Bovée, J. Kouwenberg and N. Desreumaux. 2005-2018. Diversity and geographic distribution of marine planktonic copepods. Sorbonne Université, CNRS. Available at <http://copepodes.obs-banyuls.fr/en> [Accessed Jun 26, 2021]

- Rimoldi, D. 2008. Estudio comparativo dos copépodos *Temora stylifera* e *T. turbinata* na plataforma continental sudeste do Brasil na verao e inverno de 2002. Tesis Biol. Mar., Univ. de Sao Pablo, Brasil. 134 p.
- Rueda-Roa, D. and F. Müller-Karger. 2013. The southern Caribbean upwelling system: Sea surface temperature, wind forcing and chlorophyll concentration patterns. *Deep-Sea Res. I.*, 78 :102-114. <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2013.04.008>
- Rueda-Roa, D., J. Mendoza, F. Müller-Karger and J.J. Cárdenas. 2017. Spatial variability of Spanish sardine *Sardinella aurita* abundance as related to the upwelling cycle off the southeastern Caribbean Sea. *PLoS ONE.*, 12; 6:e0179984. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0179984>
- Rueda-Roa, D., T. Ezer, and F. Müller-Karger. 2018. Description and mechanisms of the mid-year upwelling in the southern Caribbean Sea from remote sensing and local data. *J. Mar. Sci. Eng.*, 6(2):36. <https://doi.org/10.3390/jmse6020036>
- Ruiz-Pineda, C., E. Suárez y R. Gasca. 2016. Copépodos planctónicos de la bahía de Chetumal, Caribe Mexicano: variaciones estacionales durante un ciclo anual. *Rev. Biol. Mar. Oceanogr.*, 51 (2): 301-316.
- Serrano, R. 2015. Variación espacial y temporal del zooplancton en dos ambientes neríticos del nororiente de Venezuela. Tesis Biol. Mar., Univ. Oriente. Cumaná. 74 p.
- Soh, H.Y., S. Ohtsuka, H. Imabayashi and H.L. Suh. 1999. A new deep-water calanoid copepod and the phylogeny of the genus *Nullosetigera* nom. nov. in the Nullosetigeridae nom. nov. (pro Phyllopus: Phyllopodidae) from Japanese waters. *J. Nat. Hist.*, 33(11):1581-1602.
- Steenbeek, J., C. Piroddi, M. Coll and J.H. Heymans. 2014. Ecopath 30 Years Conference Proceedings: Extended Abstracts. *Fish. Cent. Res. Rep.*, 22: 1-237.
- Suárez-Morales, E. 1997. Pelagic copepod assemblages during spring upwelling off the Yucatan Peninsula 1985. Intergovernmental Oceanographic Commission SCOR/ UNESCO, Workshop Report, 142: 345-352.
- Suárez-Morales, E. 2000. Copépodos, seres ubicuos y pocos conocidos. *Biodiversitas*, 29: 7 – 11.
- Suárez-Morales, E. 2015. Clase Maxillopoda: subclase Copepoda: orden Monstrilloida. *Rev. Soc. Entomol. Aragon.*, 96: 1–12.
- Suárez-Morales, E. y R. Gasca. 1997. Copépodos (Crustacea) de aguas superficiales del mar Caribe mexicano (mayo, 1991). *Rev. Biol. Trop.*, 45(4): 1523-1529.
- Suárez-Morales, E. and R. Gasca. 1998. Updated checklist of the marine Copepoda Crustacea of México. *An. Inst. Biol. Univ. Nac. Autón. Méx., Ser. Zool.*, 69: 105-119.
- Suárez-Morales, E. e I.A. Castellanos-Osorio. 2019. A new species of *Monstrilla* (Copepoda, Monstrilloida) from the plankton of a large coastal system of the northwestern Caribbean with a key to species. *Zookeys*. 876:111-123. <https://doi.org/10.3897/zookeys.876.38400>
- Suárez-Morales, E., M. de Troch and F. Fiers. 2006. A checklist of the marine Harpacticoida (Copepoda) of the Caribbean Sea. *Zootaxa*, 1285: 1-19.
- Suárez-Morales, E., J.W. Fleeger and P.A. Montagna. 2009. Free-living Copepoda Crustacea of the Gulf of Mexico: 841-869. In: Felder, D.L. and D.K. Camp. (eds.). *Gulf of Mexico—Origins, Waters and Biota Biodiversity*. Texas A y M University Press, College Station, Texas.
- Suthers, L., D. Rissik and A. Richardson. 2019. *Plankton: a guide to their ecology and monitoring for water quality*. 2da edition. Csiro Publishing, Australia.
- Tanaka, O. (1956). The pelagic copepods of the Izu region, Middle Japan. Systematic account II. Families Paracalanidae and Pseudocalanidae. *Publ. Seto Mar. Biol. Lab.*, 5(3):367-406.
- Urosa, L.J. 1983. Distribución del zooplancton en la cuenca Tuy-Cariaco, área de posible actividad petrolera en Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Venez.*, 22 (1-2): 125-143.
- Vervoort, W. 1963. Pelagic copepoda. Part I: Copepoda Calanoida of the families Calanidae upto and including Euchaetidae. *Atlant. Rep.*, 1: 77-194.
- Vervoort, W. 1965. Pelagic Copepoda. Part II. Copepoda Calanoida of the families Phaennidae up to and including Acartiidae, containing the description of a new species of Aetideidae. *Atlant. Rep.*, 8: 9-216.
- Walter, T.C. and G. Boxshall. 2021. World of Copepods Database. Available at <http://www.marinespecies.org/copepoda>. [Accessed May 31, 2021]
- Wang, Y.G., L.C. Tseng, M. Lin and J.S. Hwang. 2019. Vertical and geographic distribution of copepod communities at late summer in the American Basin, Arctic Ocean. *PLoS ONE* 14 (7): e0219319. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0219319>.
- WoRMS Editorial Board 2019. World register of marine species. Available from <http://www.marinespecies.org> at. [Accessed Oct 17, 2020].
- Zambrano, J.L., C.S. Rojas and Y.R. León. 2003. Parásitos en juveniles de *Lutjanus griseus* de la Laguna de la Restinga, Isla de Margarita, Venezuela. *Interciencia* 28:463–468.
- Zoppi, E. 1961. Distribución vertical del zooplancton en el Golfo y extremo este de la Fosa de Cariaco. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela.*, 1 (1): 219-248.
- Zoppi, E. 1977. El zooplancton marino de la región oriental de Venezuela. Tesis doctoral. Univ. Central de Venezuela. Caracas, Venezuela. 299 p.
- Zoppi, E., Y. Díaz, B. Marín y B. Márquez. 2008. Variación espacial y temporal del zooplancton en la plataforma deltana venezolana. *Rev. Cuba Investig. Pesque.*, 25: 64-74.



Biología reproductiva de la corvina rayada *Cynoscion reticulatus* del suroriente del Golfo de California

Reproductive biology of the striped weakfish *Cynoscion reticulatus* in the southeast Gulf of California

Dani Abigail Carrillo-Isiordia¹, Oscar Iram Zavala-Leal^{2*}, Juan Ramón Flores-Ortega², Breidy Lizeth Cuevas-Rodríguez²,
 0000-0001-6951-0904  0000-0001-8581-5724  0000-0002-9809-6586  0000-0002-6173-322X

Francisco Javier Valdez-González², Claudia Azucena González-Huerta² y Elifonso Isiordia-Pérez²
 0000-0002-2517-4811  0000-0003-3489-202X  0000-0002-6821-123X

1. Programa de Maestría en Ciencias Biológico Agropecuarias. Unidad Académica de Agricultura, Universidad Autónoma de Nayarit. Km. 9 Carretera Tepic-Compostela, Xalisco, Nayarit, C.P. 63780, México. danny_armajedon@hotmail.com
 2. Escuela Nacional de Ingeniería Pesquera. Universidad Autónoma de Nayarit. Km. 12 Carretera Los Cocos, Bahía de Matanchén, San Blas, Nayarit, C.P. 63740, México. ziram28@hotmail.com* iram.zavala@uan.edu.mx*, percebes5@gmail.com, breidy@hotmai.com, pacoblof@hotmail.com, claudia.gonzalez@uan.edu.mx, perez7831@hotmail.com
- * Autor de correspondencia / Corresponding author

RESUMEN

En el estado de Nayarit, al suroriente del Golfo de California, la pesca representa un porcentaje considerable en cuanto a fuente de ingresos para la población. La pesquería de corvinas es de gran importancia, sin embargo, no existe información biológica pesquera sobre estas en la región. Debido a su importancia, se describió la biología reproductiva de la corvina rayada *Cynoscion reticulatus* durante el año 2019. Se recolectaron muestras mensuales provenientes de desembarcos pesqueros para un total de 390 organismos. Se estimaron índices morfofisiológicos y se realizó un análisis histológico de las gónadas. Se observó una proporción sexual mayor en hembras (1:0,5) H: M. Se describió el desarrollo gonadal y el ciclo reproductivo. De acuerdo a los índices y el análisis histológico, se determinó que la corvina presenta un amplio periodo reproductivo entre los meses de abril a agosto. La temperatura superficial del mar y fotoperiodo presentaron una correlación positiva con la reproducción. En cuanto a la talla de madurez, se encontraron tallas muy similares para ambos sexos, para las hembras de 24,5 cm y de 23,6 cm de longitud estándar para los machos.

PALABRAS CLAVES: Desarrollo gonadal, índices de condición, periodo reproductivo, sciaenidae, talla de madurez.

ABSTRACT

In the state of Nayarit, in the southeastern Gulf of California, fishing represents a considerable percentage in terms of source of income for the population. The croaker fishery is of great importance; however, there is no biological-fishing information on them in the region. Due to its importance, the reproductive biology of the striped croaker *Cynoscion reticulatus* was described during 2019. Monthly samples from fish landings were collected for a total of 390 organisms. Morphophysiological indices were estimated and a histological analysis of the gonads was performed. A higher sex ratio was observed in females (1: 0.5) H: M. The gonadal development and the reproductive cycle were described. According to the indices and histological analysis, it was determined that the striped croaker has a wide reproductive period between April to August. Sea superficial temperature and photoperiod showed a positive correlation with reproduction. Regarding the size at first maturity, very similar sizes were found for both sexes, 24.5 cm for females and 23.6 cm of standard length for males.

KEYWORDS: Gonadal development, condition indices, reproductive period, sciaenidae, size at maturity.

INTRODUCCIÓN

El estado de Nayarit, localizado en el suroriente del Golfo de California, cuenta con 296 km de litoral, lo que representa el 2,7 % del total nacional (Conapesca, 2013). La pesca en el estado hace uso de una gran diversidad de recursos pesqueros y ecosistemas naturales para desarrollar su actividad, de esta manera mantiene una presión permanente sobre peces, moluscos, crustáceos y otros organismos acuáticos. La pesquería de escama marina está integrada por un grupo importante de peces, tanto marinos como estuarinos, particularmente las especies conocidas en la región comúnmente como mojarra, guachinangos, chigüiles, róbalo, sierras, pargos, lisas y corvinas, entre otras (Ramírez-Zavala y Bojórquez-Sauceda, 2006).

La corvina rayada *Cynoscion reticulatus* se distribuye desde el sur de la península de Baja California, incluyendo el Golfo de California, hasta Colombia y habita en aguas costeras, entre 1 y 107 m de profundidad (Robertson y Allen, 2008). Pertenece a la familia Sciaenidae, la cual incluye alrededor de 66 géneros y aproximadamente 291 especies (Eschmeyer and Fong, 2013), que se distribuyen en regiones templadas y tropicales del mundo y también se les encuentra en ríos, lagos, lagunas y estuarios (Parenti, 2020). Las corvinas o roncadoreas son considerados depredadores, presentan una importancia ecológica y económica en los sistemas costeros en los que se distribuyen (Chao, 1995). Son especies euritermas y eurihalinas, resisten cambios bruscos de temperatura desde 2 a 38 °C y salinidad desde 5 a 39 g L⁻¹ (Sabater-Pascual, 2012). Existen pocos trabajos con relación a la reproducción de las corvinas del género *Cynoscion* en áreas del Pacífico Oriental (Palacios *et al.*, 2015). De manera general, se ha registrado que la reproducción de los sciaénidos tiene lugar entre la primavera y el verano, los adultos suelen desplazarse a lo largo de la línea de costa y se agrupan en grandes bancos para desovar en estuarios y lagunas costeras. Al parecer la familia Sciaenidae incluye especies iteroparas y gonocóricas, con desoves parciales e indeterminados y desarrollo ovárico asincrónico (Cárdenas, 2012).

En San Blas, Nayarit, la actividad pesquera es una fuente de ingresos importante para la población, siendo la corvina rayada *C. reticulatus*, una de las principales especies aprovechadas comercialmente. Debido a su tamaño y abundancia, este sciaénido se captura a lo largo de todo el año y sin restricción alguna, por lo que es un recurso bastante atractivo para los pescadores ribereños comerciales y para la pesca deportiva. Pese a lo anterior, no existe información

INTRODUCTION

The state of Nayarit, located in the southeastern Gulf of California, has a 296 km coastline, which represents 2.7 % of the Mexican total (Conapesca, 2013). The fishery in the state uses a great diversity of fishery resources and natural ecosystems to carry out its activities, thus keeping a permanent pressure on fish, mollusks, crustaceans, and other aquatic organisms. The marine flake fishery consists of an important group of both marine and estuarine fish, specifically the species commonly known in the region as *mojarra*, the northern red snapper, *chiuiles*, the sea bass, sawfish, *planiliza*, and corvina, among others (Ramírez-Zavala and Bojórquez-Sauceda, 2006).

The striped weakfish *Cynoscion reticulatus* is distributed from the south of the Baja California Peninsula – including the Gulf of California – to Colombia, and it inhabits some coastal waters between 1 and 107 m deep (Robertson and Allen, 2008). It belongs to the corvina family, Sciaenidae, which includes 66 genera and approximately 291 species (Eschmeyer and Fong, 2013), distributed in temperate and tropical regions around the world and found in rivers, lakes, lagoons, and estuaries as well (Parenti, 2020). Corvinas or *roncadoreas* are regarded as predators with ecological and economic importance in the coastal systems where they are distributed (Chao, 1995). They are a eurythermal and euryhaline species, resistant to sudden changes in temperature (from 2 to 38 °C) and salinity (from 5 to 39 g L⁻¹) (Sabater-Pascual, 2012). There are few studies related to the reproduction of the genus *Cynoscion* in areas of the Eastern Pacific (Palacios *et al.*, 2015). In general, it has been reported that sciaenid reproduction occurs between spring and summer, with adults usually moving along the coastline and grouping in large schools of fish to spawn in estuaries and coastal lagoons. Apparently, the family Sciaenidae includes iteroparous and gonochoric species, with partial and indeterminate spawning and asynchronous ovarian development (Cárdenas, 2012).

In San Blas, Nayarit, fishing activity is an important source of income for the population, and the striped corvina *C. reticulatus* is one of the main commercially used species. Due to its size and abundance, this sciaenid is caught throughout the year without restrictions, making it a very attractive resource for commercial coastal fishermen and sport fishing. Despite the above, there is not enough biological and/or ecological information that can be used to plan and implement fisheries management measures

biológica y/o ecológica suficiente en la región que pueda ser usada en el planteamiento e implementación de medidas de manejo pesquero para pesquerías sostenibles. De esta manera, en este trabajo se plantea describir la biología reproductiva de la corvina rayada *C. reticulatus* y la relación que presenta con los factores ambientales [temperatura superficial del mar (TSM), clorofila y foto-periodo] del área en que habita, y con ello generar información que aporte elementos para mejorar su aprovechamiento sostenible.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio. El municipio de San Blas, se localiza en la región norte del estado de Nayarit ($21^{\circ} 20'$ y $21^{\circ} 43' N$; $105^{\circ} 02'$ y $105^{\circ} 27' O$), en el suroriente del Golfo de California, tiene una superficie de $849,78 \text{ km}^2$ ocupando el duodécimo lugar en extensión territorial (3,0 % de la superficie de Nayarit), y es el municipio con la mayor actividad pesquera en el estado (Figura 1) (Buhaya-Lora y Ramírez-Partida, 2015).

for sustainable fishing. In this way, this work aims to describe the reproductive biology of the striped weakfish *C. reticulatus*, as well as the existing relationship with the environmental factors [sea surface temperature (SST), chlorophyll, and photoperiod] of the area it inhabits, in order to generate information that provides elements for improving its sustainable utilization.

MATERIAL AND METHODS

Study area. The municipality of San Blas is located in the northern region of the state of Nayarit ($21^{\circ} 20'$ and $21^{\circ} 43' N$; $105^{\circ} 02'$ and $105^{\circ} 27' W$), Mexico, to the southeast of the Gulf of California. It has an area of 849.78 km^2 and ranks twelfth in terms of territorial extension (3.0 % of the surface of Nayarit), and it is the municipality with the highest fishing activity in the state (Figure 1) (Buhaya-Lora and Ramírez-Partida, 2015).

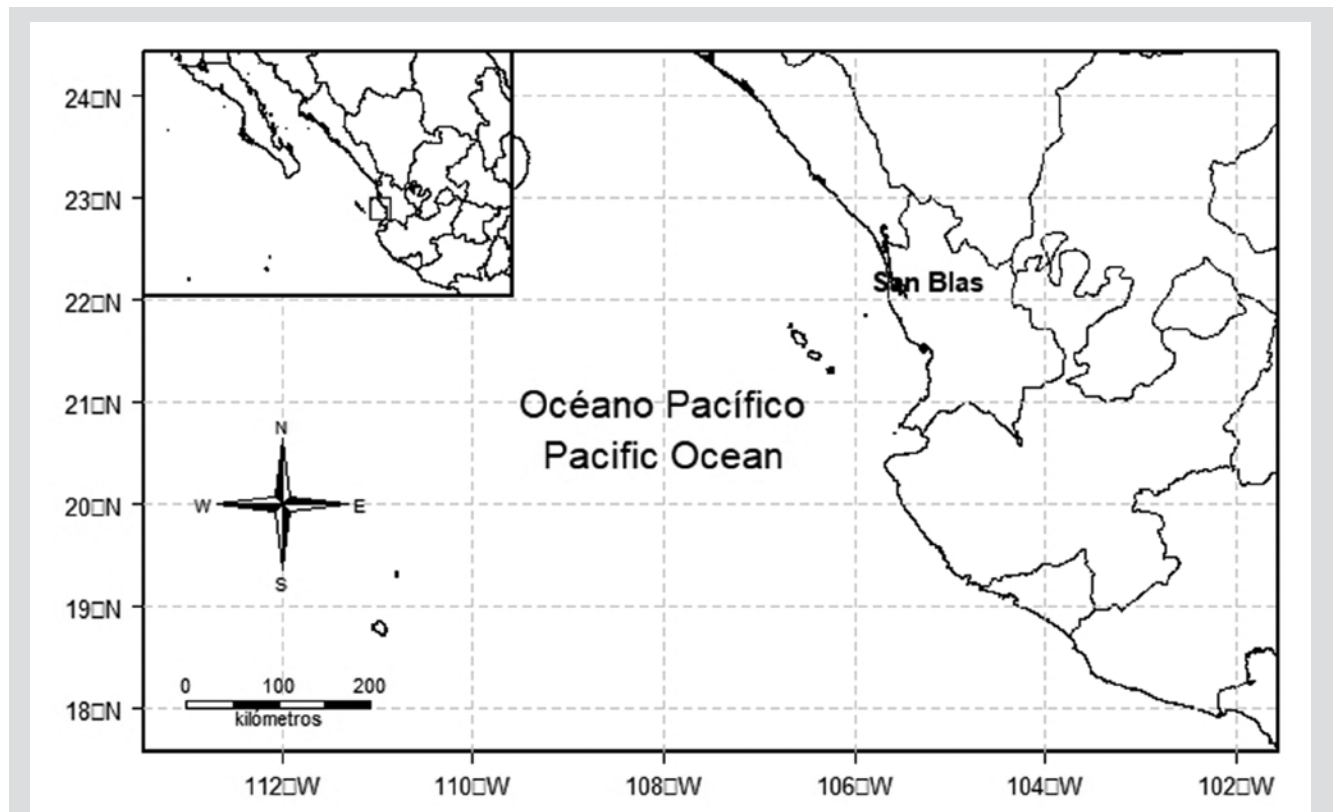


Figura 1. Área de estudio utilizada para la captura de la corvina rayada *Cynoscion reticulatus* por los pescadores de San Blas, Nayarit, suroriente del Golfo de California.

Figure 1. Study area used to catch striped weakfish, *Cynoscion reticulatus*, by fishermen in San Blas, Nayarit in the southeastern Gulf of California.

Factores ambientales. Los datos de foto-periodo se obtuvieron de la estación oceanográfica de Puerto Balleto, Nayarit, por medio del programa Mar V1.0 2011, del Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada (CICESE). La TSM y la clorofila-a se determinaron a través de imágenes satelitales. Se utilizaron imágenes promedio mensuales de una composición de imágenes de los sensores MODIS-Terra y MODIS-Aqua con una resolución espacial de 1 km² (Kahru *et al.*, 2004).

Obtención de las muestras. Se recolectaron entre 17 y 40 organismos por mes (de acuerdo a la disponibilidad) entre enero y diciembre de 2019 de la pesca comercial ribereña del puerto de San, Blas, Nayarit. Las artes de pesca con que se capturaron fueron redes de enmalle [luz de malla de 5,1; 6,35; 7,6; 8,9 y 10,2 cm (2, 2 ½, 3, 3 ½ y 4”)], redes de arrastre camarónicas [(luz de malla de 5,1 a 8,9 cm (2 a 3,5”)] y palangres con anzuelos de distintos calibres (# 8 al #2) con la finalidad de obtener mayor representatividad de tallas para el estudio.

Procesamiento de las muestras. De los organismos obtenidos se registró la longitud estándar (Ls) mediante un ictiómetro, el peso total (Pt) y peso eviscerado (Pe), así como el peso de la gónada (Pg) e hígado (Ph), con una báscula electrónica (precisión de ± 0,01g). Las gónadas se fijaron en formol al 10 % saturado con borato de sodio. Para el análisis cualitativo y cuantitativo del desarrollo gonadal se aplicó la técnica histológica convencional (Hematoxilina-Eosina) y las muestras se observaron en un microscopio óptico (Zavala-Leal *et al.*, 2022).

Proporción sexual. Se determinó la proporción sexual de manera mensual (para cada muestreo) y la proporción sexual total. La significancia estadística se probó con una prueba de Chi-cuadrado (χ^2) estableciendo como hipótesis nula una proporción de sexos de una hembra por un macho ($H_0 = 1:1$) (Zar, 2010). Después de conocer el sexo de los organismos se aplicó la prueba t de Student para determinar diferencias en talla y peso por sexos.

Índices morfofisiológicos. Se calcularon el índice gonadosomático, hepatosomático y factor de condición. Se obtuvo el índice gonadosomático (IGS) con la expresión empleada por Vazzoler (1996):

$$IGS = \left(\frac{\text{Peso de la gónada}}{\text{peso eviscerado}} \right) * 100$$

El índice hepatosomático (IHS) con la ecuación de Rodríguez-Gutiérrez (1992):

Environmental factors. Photoperiod data were obtained from the Puerto Balleto Oceanographic Station, Nayarit, using the Mar V1.0 2011 software, at Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada (CICESE). The SST and chlorophyll were determined from satellite images. Monthly averaged images from an image composition of MODIS-Terra and MODIS-Aqua were used, with a spatial resolution of 1 km² (Kahru *et al.*, 2004).

Sample collection. Between 17 and 40 organisms per month (depending on availability) were collected from commercial coastal fishery in the port of San Blas, Nayarit, between January and December 2019. The fishing gear used for catching included gill nets [(mesh sizes 5.1, 6.3, 7.6, 8.9 and 10.2 cm (2, 2 ½, 3, 3 ½, and 4”)], shrimp nets [(mesh sizes from 5.1 to 8.9 cm (2 to 3 ½”)], and longlining with different hook sizes (#8 to #2) in order to obtain more size representativeness for the study.

Sample processing. The standard length (SI) of the obtained specimens were measured with an ichthyometer, and the total weight (Tw), the eviscerated weight (Ew), the gonad weight (Gw), and the liver weight (Lw) with an electronic balance (± 0.01g accuracy). The gonads were fixed in 10 % formalin, saturated with sodium borate. For the quantitative and qualitative analysis of gonadal development, the conventional histological technique was applied (hematoxylin–eosin), and the samples were observed with an optical microscope (Zavala-Leal *et al.*, 2022).

Sex ratio. The sex ratio was determined monthly (for each sampling) and the total sex ratio. Statistical significance was tested using a chi-squared (χ^2) test, with a null hypothesis of one female per male ($H_0 = 1:1$) (Zar, 2010). Once the sex of the organisms was known, a t-Student test was applied to determine the size and weight differences for each sex.

Morpho-physiological indices. The gonadosomatic and hepatosomatic indices, as well as the condition factor, were calculated. The gonadosomatic index (GSI) was obtained through the expression used by Vazzoler (1996):

$$GSI = \left(\frac{\text{Gonad weight}}{\text{Eviscerated weight}} \right) * 100$$

The hepatosomatic index (HSI) through the Rodríguez-Gutiérrez equation (1992):

$$IHS = \left(\frac{\text{Peso del hígado}}{\text{peso eviscerado}} \right) * 100$$

El factor de condición (K) se determinó con la ecuación propuesta por Le Cren (1951):

$$K = \frac{Pt}{aLs^b} * 100$$

Donde: K = factor de condición, Pt = peso total y Ls = longitud estándar, a = intercepto, b = pendiente.

Desarrollo gonádico. Se identificaron las fases de desarrollo gonádico para establecer el ciclo reproductivo (en función de las frecuencias de las fases de desarrollo) y con esto la época reproductiva. Para las hembras se utilizaron seis fases de desarrollo: reposo, desarrollo inicial, desarrollo avanzado, madurez, desove y post-desove, mientras que para los machos se emplearon cinco fases de desarrollo: reposo, desarrollo, madurez, espermiación y eyaculado. Se calcularon las frecuencias relativas mensualmente de las fases de desarrollo gonádico para ambos sexos. Se consideró como época de reproducción al periodo donde se observan el 50 % de organismos con estadios de desarrollo gonádico avanzado tanto para hembras (desarrollo avanzado, madurez y desove) como para machos (madurez y espermiación). Todo esto se realizó de acuerdo con Sánchez-Cárdenas *et al.* (2011), con pequeños ajustes para esta especie en particular en función de nuestras observaciones.

Relación entre la reproducción y los factores ambientales. Para establecer si existe una relación entre el desarrollo gonadal de la corvina rayada y las condiciones ambientales que prevalecen en la área de estudio, se realizó el análisis de correlación de Spearman. Para ello se emplearon las frecuencias de desarrollo gonádico de cada mes y el promedio mensual de la TSM, fotoperiodo y clorofila-a. El coeficiente de Spearman puede tomar un valor de +1 y -1, donde un valor de +1 significa una asociación perfecta (directa), un valor de -1 indica una asociación perfecta negativa (o inversa), mientras que un valor de 0 denota que no hay asociación. Este análisis se realizó en el software Statistica 7.1 de StatSoft®.

Talla de madurez. Esta se definió como la longitud en la que el 50 % (L_{50}) de los peces muestreados han madurado sexualmente (Sánchez-Cárdenas *et al.*, 2011). Partiendo de tal concepto se calculó la frecuencia relativa y la frecuencia relativa acumulada para cada sexo por intervalos de talla de los organismos considerados en reproducción. Para obtener la L_{50} los datos se ajustaron a un modelo logístico a través del programa CurveExpert 1.4.

$$HSI = \left(\frac{\text{Liver weight}}{\text{Eviscerated weight}} \right) * 100$$

The condition factor (K) was determined with the equation proposed by Le Cren (1951):

$$K = \frac{Tw}{aSl^b} * 100$$

Where: K = Condition factor, Tw = Total weight, Sl = standard length, a = intercept, b = slope.

Gonadal development. The gonadal developmental stages were identified in order to determine the reproductive cycle (as a function of the frequencies of the developmental stages) and thus the reproductive season. For females, six developmental stages were used: resting, initial development, advanced development, maturity, spawning, and post-spawning. Meanwhile, five developmental stages were used for males: resting, development, maturity, spermiation, and ejaculation. Relative frequencies were calculated monthly for the gonadal development stages in both sexes. The reproductive season was considered to be the period when 50 % of the organisms were observed with advanced gonadal development stages, both for females (advanced development, maturity, and spawning) and for males (maturity and spermiation). All this was done according to Sánchez-Cárdenas *et al.* (2011), with minor adjustments for this particular species based on our observations.

Relationship between reproduction and environmental factors. In order to determine whether there is a relationship between the gonadal development of the striped weakfish and the environmental conditions prevailing in the study area, the Spearman correlation analysis was performed. For this purpose, the monthly frequencies of gonadal development and the monthly averages of SST, photoperiod, and chlorophyll-a were used. The Spearman coefficient can take a value of +1 or -1, where +1 indicates a perfect (direct) association, a value of -1 indicates a perfect negative (inverse) association, and a value of 0 indicates no association. This analysis was performed using the StatSoft® Statistica 7.1 software.

Maturity size. This was defined as the length at which 50 % (L_{50}) of the sampled fish were sexually mature (Sánchez-Cárdenas *et al.*, 2011). Based on this concept, the relative and the cumulative frequencies were calculated for each sex per size interval of the organisms considered in reproduction. To obtain the L_{50} , the data were adjusted to a logistic model using the CurveExpert 1.4 software.

$$M\% = \frac{a}{1 + be^{-cLs}}$$

Dónde M % = porcentaje de individuos maduros, a = intercepto, b = pendiente, c = constante y Ls = longitud estándar.

RESULTADOS

Se obtuvo un total de 390 organismos de *Cynoscion reticulatus*. Los cuales presentaron talla y peso promedio de 27,9 cm de Ls y 344,4 g de peso para ambos sexos. Se observó que las hembras presentan mayor longitud y peso que los machos ($p = 0,0000$ y $p = 0,0010$, para Ls y Pt, respectivamente). Se encontraron 246 hembras y 144 machos, las hembras presentaron tallas mínimas y máximas de 18,5 cm de Ls y 110 g de peso hasta 40,3 cm y 960 g (respectivamente), mientras que los machos fueron de 19,7 cm de Ls y 120 g de peso hasta 38,6 cm y 925 g.

Proporción sexual. De acuerdo con la prueba de Chi-cuadrada (χ^2), se encontró que la proporción sexual fue diferente de 1:1 (M: H) para el total de la muestra. Sin embargo, para la mayoría de los meses no hubo diferencias significativas entre machos y hembras, con excepción de mayo, julio, septiembre y diciembre (Tabla 1).

Tabla 1. Proporción sexual de la corvina rayada *Cynoscion reticulatus* del suroriente del Golfo de California.

Meses / Months	M	H	H : M	χ^2	p
Enero / January	5	12	1 : 0.4	2.88	0.090
Febrero / February	12	11	1 : 1	0.04	0.841
Marzo / March	11	10	1 : 1.1	0.05	0.823
Abril / April	24	16	1 : 1.5	1.60	0.206
Mayo / May	8	31	1 : 0.2	13.56	0.000*
Junio / June	19	17	1 : 1.2	0.11	0.507
Julio / July	2	21	1 : 0.09	15.70	0.000*
Agosto / August	17	18	1 : 0.9	0.03	0.862
Septiembre / September	4	30	1 : 0.1	19.88	0.000*
Octubre / October	13	17	1 : 0.7	0.53	0.466
Noviembre / November	16	15	1 : 1	0.03	0.862
Diciembre / December	13	48	1 : 0.2	20.08	0.000*
Total	144	246	1 : 0.5	26.68	0.000*

El asterisco (*) denota diferencias significativas ($p \leq 0,05$).

$$M\% = \frac{a}{1 + be^{-cLs}}$$

Where M % = percentage of mature individuals, a = intercept, b = slope, c = constant, and Sl = standard length.

RESULTS

A total of 390 specimens of *C. reticulatus* were obtained. They showed an average size and weight of 27.9 cm Sl, and 344.4 g for both sexes. It was observed that females had greater length and weight than males ($p = 0.0000$ and $p = 0.0010$, for Sl and Tw, respectively). 264 females and 144 males were found. Females showed minimum and maximum sizes of 18.5 cm and 110 g in weight up to 40.3 cm Sl and 960 g, while males showed 19.7 cm and 120 g up to 38.6 cm Sl and 925 g.

Sex ratio. According to the chi-squared test (χ^2), the sex ratio was found different from 1:1 (M:H) for the whole sample. However, there were no significant differences between males and females in most months, except for May, July, September and December (Table 1).

Table 1. Sex ratio of *Cynoscion reticulatus* from the southeast of the Gulf of California.

The asterisk (*) denotes significant differences ($p \leq 0.05$).

Índices morfofisiológicos. La corvina rayada *C. reticulatus* mostró un índice gonadosomático con valores elevados entre los meses de abril a agosto, mostrando valores bajos de este índice de enero a marzo para hembras y machos (Figura 2). El índice hepatosomático mostró los mayores valores de abril a mayo y fue relativamente constante de junio a diciembre para ambos sexos (Figura 2). Del mismo modo, el factor de condición presenta un patrón similar al IGS e IHS, con valores más elevados en abril (Figura 2).

Morpho-physiological indices. The striped weakfish *C. reticulatus* showed a gonadosomatic index with high values from April to August, and low values for this index from January to March for both males and females (Figure 2). The hepatosomatic index showed the highest values from April to May and was relatively constant from June to December for both sexes (Figure 2). The Condition Factor also showed a pattern similar to GSI and HIS, with higher values in April (Figure 2).

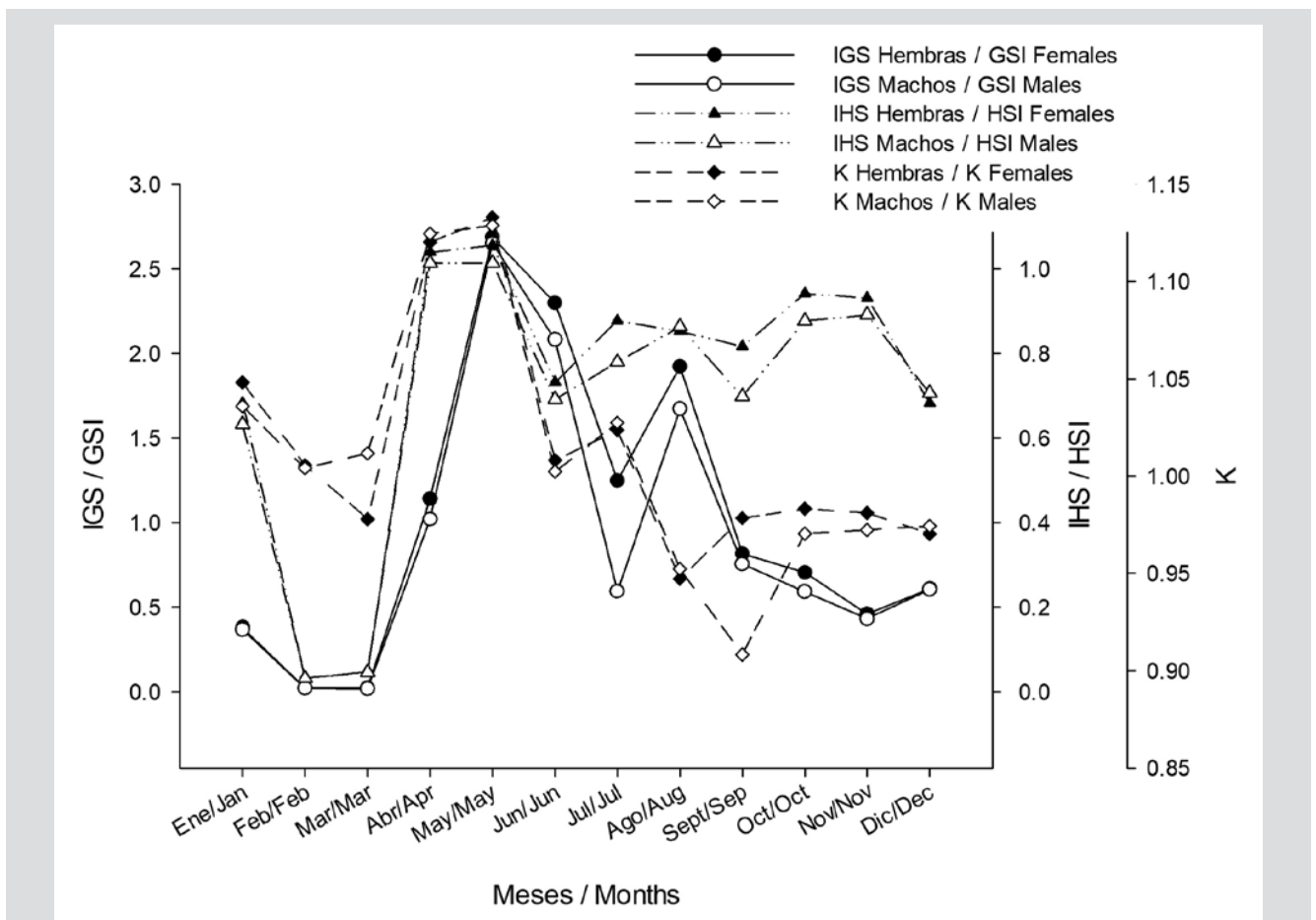


Figura 2. Índices morfofisiológicos en la corvina rayada *Cynoscion reticulatus* del suroriente del Golfo de California.

Figure 2. Morpho-physiological indices in striped corvina *Cynoscion reticulatus* from the southeastern Gulf of California.

Desarrollo gonádico. La corvina presenta un desarrollo gonadal asincrónico. Las hembras presentan una organización lamelar concéntrica, mientras que en los machos los conductos seminíferos se disponen longitudinalmente. Para hembras se describieron seis fases de desarrollo (reposo, desarrollo inicial, desarrollo avanzado, madurez, desove y post-desove) (Tabla 2), mientras que para los machos se emplearon cinco fases (reposo, desarrollo, madurez, espermiación y eyaculado) (Tabla 2).

Gonadal development. The corvina shows an asynchronous gonadal development. Females show a concentric lamellar organization, whereas, in males, the seminiferous tubules are arranged longitudinally. Six developmental stages were described for females (resting, initial development, advanced development, maturity, spawning, and post-spawning) (Table 2), while five stages were described for males (resting, development, maturity, spermiation, and ejaculation) (Table 2).

Tabla 2. Fases de desarrollo gonádico de la corvina rayada *Cynoscion reticulatus* del suroriente del Golfo de California.

Table 2. Gonadal developmental stages of striped weakfish *C. reticulatus* from southeastern Gulf of California.

Hembras / Females	Machos / Males
<p>Reposo: Se caracteriza por la formación de surcos donde predominan ovocitos en crecimiento primario: (cromatina nuclear y perinuclear). /</p> <p>Resting: Characterized by the formation of grooves with a predominance of oocytes in primary growth: (nuclear and perinuclear chromatin).</p>	<p>Reposo: El testículo se encuentra ocupado en su mayoría por espermatogonias, no se observan agrupaciones espermáticas. /</p> <p>Resting: Testis is mostly occupied by spermatogonia. No sperm grouping observed.</p>
<p>Desarrollo inicial: Presencia de ovocitos en fase de alveolo cortical en abundancia y ovocitos en vitelogénesis primaria. Aún con presencia de ovocitos en cromatina nuclear y perinuclear. /</p> <p>Initial development: Presence of abundant oocytes in cortical alveolus stage and oocytes in primary vitellogenesis. Presence of oocytes in nuclear and perinuclear chromatin.</p>	<p>Desarrollo: Se observa una estructura de acinos donde se presentan formaciones concéntricas de espermatozoides. Espermatogonias en menor cantidad. /</p> <p>Development: A structure of acini is observed where concentric formations of spermatocytes are present. Spermatogonia are present in smaller numbers.</p>
<p>Desarrollo avanzado: Se identifica un aumento de tamaño de los ovocitos, En el estroma se observan ovocitos en estadio de vitelogénesis intermedia y tardía, así como la migración del núcleo y escasa presencia de ovocitos en estadios previos. /</p> <p>Advanced development: An increase in oocyte size is identified. Oocytes in the middle and late stages of vitellogenesis are observed, as well as nuclear migration and scarce presence of oocytes in previous stages.</p>	<p>Madurez: Formación concéntrica y disminución drástica en el tamaño de los espermatozoides. Los acinos muestran un vacío entre la pared y las células sexuales. Pueden presentarse espermátides y espermatozoides. /</p> <p>Maturity: Concentric formation and drastic decrease in the size of spermatozoa. The acini show a gap between the wall and the sexual cells. Spermatids and spermatozoa may be present.</p>
<p>Desove: Destaca por presentar folículos postovulatorios junto con ovocitos en fase de maduración (hidratación y núcleo migratorio). En algunos casos se observó presencia de ovocitos en vitelogénesis. Por la periferia ovocitos en crecimiento primario. /</p> <p>Spawning: It stands out for showing postovulatory follicles together with oocytes in the maturation stage (hydration and migrating nucleus). In some cases, the presence of oocytes in vitellogenesis was observed. Oocytes in primary growth in the periphery.</p>	<p>Espermiación: Formación de surcos de espermatozoides que convergen en un saco céntrico. Contracción de los acinos. /</p> <p>Spermiation: Formation of spermatozoa grooves that converge in a central pouch. Acini contraction.</p>
<p>Post-desove: Se observa una gran cantidad de folículos postovulatorios en reabsorción y ovocitos atrésicos. Además, una reorganización ovárica con evidente tejido conectivo y ovocitos en crecimiento primario. /</p> <p>Post-spawning: A large number of postovulatory follicles in reabsorption and atretic oocytes. Moreover, ovarian reorganization with evident connective tissue and oocytes in primary growth.</p>	<p>Eyaculado: Testículo con gran cantidad de tejido conjuntivo. Presencia de espermatozoides rezagados en menor cantidad. /</p> <p>Ejaculation: Testis with large amount of connective tissue. Presence of delayed spermatozoa in smaller quantity.</p>

En cuanto al ciclo reproductivo, se observó que las hembras presentan una alta proporción de organismos en fases de desarrollo avanzado, madurez y desove en los meses de mayo a agosto, mientras que de octubre a marzo predominan hembras en reposo y desarrollo inicial. Los machos se encuentran maduros y en espermiación de

Regarding the reproductive cycle, it was observed that females show a high proportion of organisms in advanced developmental, mature, and spawning stages from May to August, while females in resting and initial developmental stages are predominant from October to March. Males are mature and in spermiation from April to

abril a septiembre, y de octubre a marzo se observa alto porcentaje de organismos en fases de reposo y en desarrollo (Figura 3).

September, and a high percentage of organisms in resting and developmental stages is observed from October to March (Figure 3).

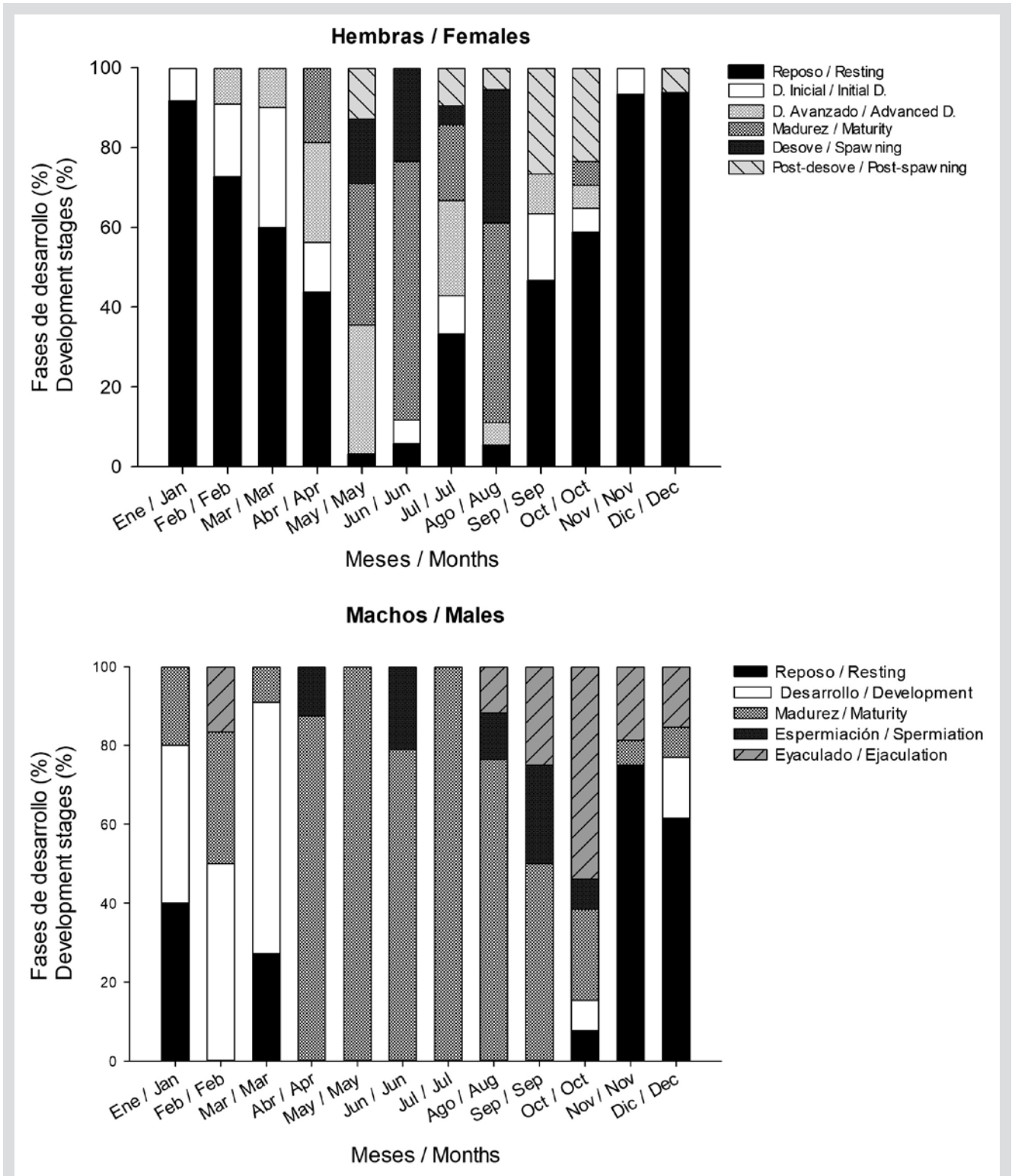


Figura 3. Fases de desarrollo gonádico de la corvina rayada *Cynoscion reticulatus* del suroriente del Golfo de California.

Figure 3. Gonadal developmental stages of striped weakfish *C. reticulatus* from southeastern Gulf of California.

Relación entre la reproducción y los factores ambientales. Con el análisis de correlación de Spearman se estableció que el desarrollo gonadal de *C. reticulatus* presenta relación con la TSM y el fotoperíodo, más no con la concentración de clorofila-a. De manera específica, en las hembras se observó una correlación positiva con la TSM y la fase de post desove, mientras que el fotoperíodo mantuvo correlación positiva con las fases de madurez y desove, y una correlación negativa con la fase de reposo. En los machos solo se observó una correlación positiva entre el fotoperíodo y fase de madurez, mientras que las fases de reposo y desarrollo mostraron correlaciones negativas con el fotoperíodo y la temperatura superficial del mar (Tabla 3).

Tabla 3. Correlaciones entre el evento reproductivo de la corvina rayada *Cynoscion reticulatus* y los factores ambientales, en el suroriente del Golfo de California.

Fases de desarrollo / Development stages	TSM / SST	Clorofila-a / Chlorophyll-a	Fotoperíodo / Photoperiod
Hembras / Females			
Reposo / Resting	-0.3426	-0.2587	-0.9300*
Desarrollo inicial / Initial development	-0.3739	0.4127	-0.0881
Desarrollo avanzado / Advanced development	-0.0035	0.4207	0.4956
Madurez / Maturity	0.4142	0.0223	0.8547*
Desove / Spawning	0.3827	0.0707	0.7821*
Post desove / Post Spawning	0.6382*	-0.362	0.1828
Machos / Males			
Reposo / Resting	-0.1403	-0.4054	-0.7953*
Desarrollo / Development	-0.6082*	0.4132	-0.6394*
Madurez / Maturity	0.2276	0.2802	0.8651*
Espermiación / Spermiation	0.3431	-0.1403	0.4522
Eyacuado / Ejaculation	0.3471	-0.4852	-0.459

El asterisco (*) denota diferencias significativas ($p \leq 0.05$). n = 81 hembras y 83 machos.

Relationship between reproduction and environmental factors. The Spearman correlation analysis showed that the gonadal development of *C. reticulatus* was related to the SST and the photoperiod, but not to the chlorophyll-a concentration. Specifically, a positive correlation between the SST and the spawning stage was observed in females, while the photoperiod maintained a positive correlation with the maturation and spawning stages, as well as a negative one with the resting stage. In males, only a positive correlation between the photoperiod and the maturity stage was observed, whereas the resting and development stages showed negative correlations with the photoperiod and the sea surface temperature (Table 3).

Table 3. Correlations between the reproductive events of striped weakfish *C. reticulatus* and the environmental factors in the southeastern Gulf of California

The asterisk (*) indicates significant differences ($p \leq 0.05$). n = 81 females and 83 males.

Talla de madurez sexual. La corvina rayada presentó una talla media de madurez relativamente mayor para las hembras que para los machos. En hembras la L_{50} fue de 24,5 cm de L_s , mientras que para los machos fue de 23,6 cm (Figura 4). Los intervalos de madurez y parámetros de ajuste del modelo sigmooidal aplicado se presentan en la Tabla 4.

Sexual maturity size. The striped corvina showed a relatively smaller mean size at maturity for females than for males. For females, L_{50} was 24.5 cm of L_s , whereas, for males, it was 23.6 cm (Figure 4). The maturity intervals and adjustment parameters of the applied sigmoidal model are shown in Table 4.

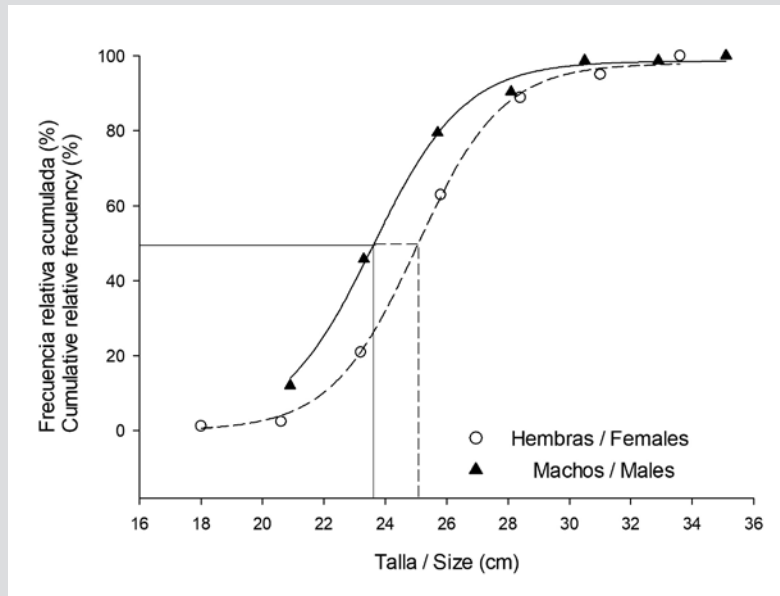


Figura 4. Talla de madurez sexual (n = 164) de la corvina rayada *Cynoscion reticulatus* del suroriente del Golfo de California. Las líneas indican la intersección de la frecuencia relativa acumulada y la talla de los organismos.

Figure 4. Sexual maturity size (n=164) of the striped weakfish *C. reticulatus* from southeastern Gulf of California. The lines indicate the intersection of the cumulative relative frequency and the organisms' size.

Tabla 4. Parámetros de ajuste del modelo sigmoideal e intervalos de talla de madurez de la corvina rayada.

Table 4. Adjustment parameters of the sigmoidal model and intervals of the striped weakfish's sexual maturity size

Parámetros / Parameters	Hembras / Females	Machos / Males
a	0.125	0.986
b	0.571	0.695
c	-0.714	-0.668
r	0.999	0.998
L_{50} (cm)	24.5	23.6
Límite inferior / Lower limit (cm)	18.5	20.9
Límite superior / Higher limit (cm)	35.0	37.4
n	81	83

DISCUSIÓN

Determinar la composición por talla de una población de peces es de suma importancia, ya que permite conocer las diferentes etapas biológicas por la que atraviesan y diferenciar los grupos poblacionales de una especie en una pesquería (Longart *et al.*, 2011). De acuerdo con los resultados de las tallas de cada sexo en la corvina rayada *Cynoscion reticulatus*, se observó que las hembras tuvieron tallas mayores que los machos. Ortiz *et al.*, (2021) registran tallas y pesos muy similares para esta especie en Guatemala, ($\bar{X} = 32,48$ cm y $\bar{P}t = 340,05$ g). En un estudio realizado en 2016 sobre

DISCUSSION

Determining the size composition of a fish population is of the utmost importance, as it allows knowing the different biological stages they go through and differentiating the population groups of a species in a fishery (Longart *et al.*, 2011). According to the results regarding the size of each sex in the striped weakfish *C. reticulatus*, females were larger than males. Ortiz *et al.* (2021) report very similar sizes and weights for this species in Guatemala, ($\bar{X} = 32.48$ cm and $\bar{P}t = 340.05$ g). In a study conducted in 2016 on the composition of the ichthyofauna caught in the

la composición de la ictiofauna capturada en la pesquería artesanal de Isla Isabel, Nayarit, México (Torrescano-Castro *et al.*, 2016), se encontraron tallas más grandes de ejemplares de *C. reticulatus*, ($\bar{X} = 40,8$ cm y $\bar{P}t = 619,4$ g) de peso. La diferencia en las tallas presentadas en el último trabajo mencionado con respecto a las dos anteriores, se puede atribuir a las diferentes artes de pesca utilizadas, ya que este trabajo registra el uso de redes de enmalle de 8,9; 10,2 y 12,7 cm (3,5, 4 y 5") de luz de malla (para 96,4 % de la captura total), mientras que Ortiz *et al.* (2021) registran el uso de redes de enmalle de 6,4 y 7,6 cm (2,5 y 3") y para el presente estudio se emplearon de 5,1 a 10,2 cm (2 a 4") de luz de malla. Además, a diferencia de la zona de estudio registrada por Torrescano-Castro *et al.* (2016), la cual está a 35 km de distancia de la costa más cercana, los otros dos estudios se realizaron en la zona estuarina y costera adyacente, la cual tiene una alta presión pesquera tanto en Nayarit como en Guatemala (Ramírez-Zavala y Bojórquez-Sauceda, 2006; Ortiz *et al.* 2021). Otro factor que puede considerarse para la diferencia en la talla encontrada podría ser el hecho que de acuerdo con información del Centro de Predicción del Clima de la NOAA (NOAA, 2022), el estudio se realizó en un año tipo, mientras que el realizado por Ortiz *et al.* (2021) fue realizado en medio del fenómeno de La Niña, y el estudio aquí presentado fue durante parte del fenómeno de El Niño.

En cuanto a la proporción sexual, es un parámetro que se ha empleado como base para interpretar la composición de los stocks explotados y las variaciones en su abundancia (Punt *et al.*, 1993). En este estudio, la prueba de Chi-cuadrado evidenció diferencias significativas ($\chi^2 = 26,68$; $p < 0,05$) en la proporción sexual entre hembras (63 %) y machos (37 %). Ortiz *et al.* (2021), registran datos similares para la misma especie, con una proporción sexual mayor para hembras, lo mismo que para la corvina agria *Micropogonias altipinnis*. Las diferencias observadas en la proporción sexual (1:1) pueden atribuirse a la diferencia de la tasa de crecimiento entre machos y hembras, ocasionando capturas en mayor o menor medida de ejemplares de uno u otro sexo. También pueden deberse a diferencias en el comportamiento alimentario de los peces sexualmente maduros, y a la selectividad de las artes de pesca (Tello-Martín *et al.*, 1992). Por su parte, Jaramillo-Londoño (2010) argumenta que, dependiendo del comportamiento de las especies, en la mayoría de estas se puede observar un mayor número de hembras con respecto a los machos conforme se aproximan a los meses de maduración sexual y desove, lo cual coincide en algunos aspectos con el estudio realizado. En la corvina golfina *C.*

artesanal fishery of Isla Isabel, Nayarit, Mexico (Torrescano-Castro *et al.*, 2016), larger individuals of *C. reticulatus* were found ($\bar{X} = 40.8$ cm and $\bar{P}t = 619.4$ g). The difference between the sizes stated in the aforementioned work and the other two can be attributed to the different fishing gear used, since this work reports the use of gill nets with mesh sizes of 8.9, 10.2 and 12.7 cm (3.5, 4 and 5") (for 96.4 % of the total catch), while Ortiz *et al.* (2021) report the use of gill nets with mesh sizes of 5.1 and 7.6 cm (2 and 3"). In this study, 2 to 4" mesh sizes were used. Furthermore, unlike the study area reported by Torrescano-Castro *et al.* (2016), which is 35 km away from the nearest coast, the other two studies were conducted in the estuary and adjacent coastal areas, which have a high fishing pressure in both Nayarit and Guatemala (Ramírez-Zavala and Bojórquez-Sauceda, 2006; Ortiz *et al.* 2021). Another factor to consider in the size difference could be the fact that, according to information from the NOAA Weather Forecast Center (NOAA, 2022), the study was conducted in a representative year, whereas that of Ortiz *et al.* (2021) was conducted in the midst of La Niña. Our study was conducted during part of El Niño.

As for the sex ratio, it is a parameter used as a basis to interpret the composition of exploited stocks and the variations in their abundance (Punt *et al.*, 1993). In this study, the chi-squared test showed significant differences ($\chi^2 = 26.68$; $p < 0.05$) in the sex ratio between females (63 %) and males (37 %). Ortiz *et al.* (2021) report similar data for the same species, with a higher sex ratio for females, as is the case of the golden croaker *Micropogonias altipinnis*. The differences observed in the sex ratio (1:1) can be attributed to differences in growth rate between males and females, resulting in greater or smaller catch of individuals of either sex. It may also be due to the different feeding behavior of the sexually mature fish, as well as to the selectivity of the fishing gear (Tello-Martín *et al.*, 1992). In turn, Jaramillo-Londoño (2010) argues that, depending on the behavior of the species, a greater number of females can be mostly observed as the sexual maturity and spawning months approach, which coincides in some aspects with the conducted study. In the gulf weakfish *Cynoscion othonopterus*, a sex ratio of 1:1 (H : M) has been reported (Acosta-Valenzuela, 2008), but also a higher proportion of males (1:2) (Román-Rodríguez, 2000). According to Nikolsky (1963), the sex ratio can vary considerably between species, between populations and even from one year to another within the same population due to changes in environmental factors and food availability, among others.

othoapterus se ha registrado una proporción sexual de 1: 1 (H : M) (Acosta-Valenzuela, 2008), pero también una mayor proporción de machos (1: 2) (Román-Rodríguez, 2000); de acuerdo con Nikolsky (1963), la proporción de sexos puede variar considerablemente entre las especies, entre poblaciones e incluso de un año a otro dentro de la misma población por cambio en los factores ambientales, disponibilidad de alimento, entre otros.

De acuerdo con el análisis de frecuencia de las fases de desarrollo gonadal, la corvina rayada presentó un periodo amplio de actividad reproductiva. En esta especie se observó una alta proporción de hembras y machos en maduración entre abril y junio. Esto coincide con los valores altos en el IGS que también muestra que el evento reproductivo se lleva a cabo de mayo a agosto en esta zona. En el Pacífico central en Guatemala, se encontró que esta especie presenta un periodo reproductivo amplio con dos picos marcados, uno de menor intensidad de marzo a abril y el más representativo entre julio y agosto (Ortiz *et al.*, 2021). De acuerdo con Lowerre-Barbieri *et al.* (2011), la duración de la temporada de desove es fundamental en el éxito reproductivo y puede verse afectada por cuestiones de la pesca, a nivel de poblaciones la estacionalidad del desove varía en cuanto a duración, grado de sincronización entre periodos individuales de desove y la temporada en que ocurre (otoño-invierno o primavera-verano). Se ha registrado que es más común una temporada de desove amplia o extendida en las épocas cálidas (Pavlov *et al.*, 2009). Para otros sciénidos en México, como la corvina golfina (*C. othoapterus*), se ha registrado que presenta mayor actividad reproductiva en los meses de abril y mayo, durante la migración que hacen al alto Golfo de California (Ríos-Medina, 2012). Mientras que Valdez-Muñoz (2010) y Landeros (2016) registraron que la totoaba (*Totoaba macdonaldi*) realiza su reproducción en la desembocadura del río Colorado que inicia a finales de febrero y se extiende hasta junio, observando que el mayor pico reproductivo se da de abril a junio. Para otras especies del género *Cynoscion* en el Golfo de Montijo, Panamá, la temporada reproductiva también suele variar entre especies. Robles-Pineda (2007) registra que la corvina blanca (*C. albus*) presenta organismos maduros a partir de octubre hasta mayo, al final de la temporada de lluvias y a mediados de secas, mientras que la corvina cherela (*C. phoxocephalus*) cuenta con dos temporadas marcadas, la de mayor intensidad se presenta en enero y la menor en junio, y para la corvina aguada (*C. squamipinnis*) se observaron organismos maduros durante todo el año, principalmente en la temporada de lluvias y secas. Se ha registrado que para algunos sciénidos existen

According to the frequency analysis of the gonadal development stages, the striped weakfish showed a broad period of reproductive activity. In this species, a high proportion of mature females and males was observed between April and June. This coincides with high GSI values, which also shows that the reproduction in this area takes place from May to August. In the Central Pacific in Guatemala, this species was found to have a broad reproductive period with two distinct peaks, one of lower intensity from March to April and the most representative from July to August (Ortiz *et al.*, 2021). According to Lowerre-Barbieri *et al.* (2011), the duration of the spawning season is fundamental for reproductive success and can be affected by fishing issues. Regarding the population, the spawning seasonality varies in duration and in the degree of synchronization between individual spawning periods and the season in which they occur (fall-winter or spring-summer). It has been reported that an extended or expanded spawning period is more common in warm seasons (Pavlov *et al.*, 2009). As for other sciaenids in México such as the gulf weakfish (*C. othoapterus*), it has been reported to show a higher reproductive activity in April and May, during its migration towards the upper Gulf of California (Ríos-Medina, 2012). Valdez-Muñoz (2010) and Landeros (2016) report that the totoaba (*Totoaba macdonaldi*) reproduces at the mouth of the Colorado River from the end of February until June, observing that the highest reproductive peak occurs from April to June. For other species of the genus *Cynoscion* in the Gulf of Montijo, Panama, the reproductive season usually varies between species. Robles-Pineda (2007), reports that the queen weakfish (*C. albus*) shows mature organisms from October to May, at the end of the rainy season and in the middle of the dry season, while the cachema weakfish (*C. phoxocephalus*) has two distinct seasons, the most intense being in January and the weaker in June. For the scalyfin weakfish (*C. squamipinnis*), mature organisms were observed throughout the year, mainly in the rainy and dry seasons. It has been reported that, for some sciaenids, there are migrations with reproductive purposes up to the river mouths and estuarine lagoons, coinciding with the rainy seasons (Cárdenas, 2012; Cotero-Altamirano *et al.*, 2018).

The influence of abiotic factors has been extensively studied in fish, with the aim to learn their reproductive biology and be able to control different biological aspects for achieving their reproduction. Temperature and salinity are among the main controlled factors. However, there

migraciones con fines reproductivos hacia desembocaduras de ríos y lagunas estuarinas, coincidiendo estas con épocas de lluvias (Cárdenas, 2012; Coteró-Altamirano *et al.*, 2018).

La influencia de los factores abióticos ha sido investigada extensamente en peces para conocer su biología reproductiva y poder controlar diferentes aspectos biológicos para lograr la reproducción. Entre los principales factores que se controlan están la temperatura y la salinidad. Sin embargo, existen otras variables ambientales, como el fotoperíodo, que pueden tener influencia sobre el desarrollo de los peces (Aragón-Flores *et al.*, 2014). En el presente estudio se observó que la corvina rayada presentó una correlación positiva con la temperatura superficial del mar y el fotoperíodo. Palacios *et al.* (2015) registran que el aumento y descenso continuo de la temperatura, bajo la cantidad de horas luz apropiada, tienen un efecto en el diámetro y grado de madurez de los ovocitos de *C. phoxocephalus* en cautiverio. Se ha demostrado ampliamente que los cambios anuales en el fotoperíodo son los responsables del inicio de la maduración gonádica, activando el eje reproductivo endocrino de los peces con la consecuente utilización de recursos energéticos por parte de los tejidos reproductivos. En cambio, la temperatura es un factor de sincronización que indica si las condiciones son apropiadas para la reproducción e induce la maduración final de los gametos y el desove (Estrada-Godínez *et al.*, 2014).

En cuanto a la talla de madurez sexual, se registró para esta misma especie en el Pacífico de Guatemala una talla de madurez ligeramente mayor (Ortiz *et al.*, 2021). Esta diferencia puede ser atribuida a la forma en que se tomaron las medidas, ya que estos autores registran longitud total, mientras que en este estudio se registra en longitud estándar. En la corvina golfina *C. othonopterus* se han registrado variaciones en la talla de madurez en el mismo sitio en diferentes años (2008: $L_{50} = 50,2$ cm; 2013 = 55,9 cm; 2014 = 49,9 cm y 2015 = 48 cm) (Mendivil-Mendoza *et al.*, 2018). De acuerdo con estos autores, las diferencias en la talla de madurez pueden ser atribuidas al método que se emplea para estimarla, a los sesgos que se presentan por la pesca (muestreo) y la presión pesquera que pueda soportar la población en el periodo determinado.

CONCLUSIONES

Este trabajo es el primero realizado para *Cynoscion reticulatus* en el suroriente del Golfo de California para conocer su biología reproductiva. La corvina rayada presenta un periodo reproductivo amplio que va desde mediados de

are other environmental variables such as the photoperiod which can influence the development of fish (Aragón-Flores *et al.*, 2014). In this study, it was observed that the striped corvina showed a positive correlation with the sea surface temperature and the photoperiod. Palacios *et al.* (2015) report that the continuous increase and decrease in temperature, with the appropriate number of light hours, have an effect on the diameter and maturity degree of the oocytes of the captive *C. phoxocephalus*. It has been widely demonstrated that annual changes in the photoperiod are responsible for the onset of gonadal maturation, activating the endocrine reproductive axis of fish with the consequent use of energy resources by the reproductive tissues. Instead, the temperature is a synchronizing factor that indicates whether the conditions are suitable for reproduction and induces the final maturation of the gametes and the spawning (Estrada-Godínez *et al.*, 2014).

Regarding the sexual maturity size, a slightly higher size was reported for this same species in the Guatemalan Pacific (Ortiz *et al.*, 2021). This difference can be attributed to the way in which the measurements were taken, as these authors report total length, while this study reports standard length. In the gulf wakfish *C. othonopterus*, variations in maturity size have been reported in the same location for different years (2008: $L_{50} = 50.2$ cm, 2013 = 55.9 cm, 2014 = 49.9 cm and 2015 = 48 cm) (Mendivil-Mendoza *et al.*, 2018). According to these authors, the differences in size at maturity can be attributed to the estimation method used, to bias in fishing (sampling), and to the fishing pressure that the population can withstand during a given period.

CONCLUSIONS

This is the first work aimed at understanding the reproductive biology of *Cynoscion reticulatus* in the southeastern Gulf of California. The striped corvina shows a wide reproductive period ranging from mid-May to August. This species was found to be a partial spawner because it shows an asynchronous gonadal development. Furthermore, the reproductive event was found to be directly related to the sea surface temperature and the photoperiod. Finally, the mean size at sexual maturity is 24.5 cm SL for females and 23.6 cm for males. This information can be useful as a basis for approaching fishery management.



mayo a agosto. Esta especie mostró ser desovadora parcial, ya que presenta un desarrollo gonádico asincrónico. Además, se estableció que el evento reproductivo presenta una relación directa con la temperatura superficial del mar y el fotoperíodo. Finalmente, la talla media de madurez sexual es de 24,5 cm de Ls para hembras y de 23,6 cm para los machos. Esta información puede servir como base para el planteamiento de su manejo pesquero.

BIBLIOGRAFÍA / LITERATURE CITED

- Acosta-Valenzuela, Y.A. 2008. Aspectos de la biología reproductiva de la curvina golfina *Cynoscion othonopterus* en el Alto Golfo de California. Tesis de Licenciatura. Instituto Tecnológico del Valle del Yaqui, Sonora. 100 p.
- Aragón-Flores, E.A., L. Martínez-Cárdenas, y E.F. Valdez-Hernández. 2014. Efecto del fotoperíodo en peces de consumo cultivados en distintos tipos de sistemas experimentales. *Rev. Bio Cienc.*, 3(1): 17-27. <http://dx.doi.org/10.15741/revbio.03.01.03>
- Buhaya-Lora, D.A. y H.R. Ramírez-Partida. 2015. Análisis de impacto de políticas públicas para el desarrollo local en comunidades costeras y rurales: El caso de la pesca en San Blas, Nayarit. *RIDE Rev. Iberoam. Invest. Des. Ed.*, 3(6): 24-43.
- Cárdenas, S. 2012. Biología y acuicultura de corvinas en el mundo. *AquaTIC*, 37: 1-14.
- Chao, L.N. 1995. Sciaenidae. 1427–1518. En: Fischer, W., F., Krupp, W., Schneider, C., Sommer, K.E. Carpenter, y V. Niem, (Eds.). Guía FAO para identificación de especies para los fines de la pesca. Pacífico Centro-oriental III. FAO, Roma. 264 p.
- Cotero-Altamirano, C.E., C. Enciso-Enciso, L. Hernández-Escalante, L. Zobeyda-Brasil, H. Valles-Ríos, y B. Venegas. 2018. Reproducción de la curvina golfina *Cynoscion othonopterus* en el Golfo de California. *Cienc. Pesq.*, 26(2): 37-46.
- Conapesca. 2013. Anuario estadístico de acuicultura y pesca 2013. Sec. Agric., Gan., Des. Rur., Pesca Alim., Com. Nal. Acuac. Pesca, México. 295 p.
- Eschmeyer, W.N., 2013. Catalog of Fishes: Genera, Species, References. <http://research.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp> (accessed 07.03.23).
- Estrada-Godínez, J.A., M. Maldonado-García, V. Gracia-López, M. Carrillo, R. Rebollar-Prudente, y M. Spanopoulos-Zarco. 2014. Efecto del fotoperíodo y la temperatura sobre la composición bioquímica en reproductores silvestres de cabrilla sardinera, *Mycteroperca rosacea* (Streets, 1877). *Lat. Am. J. Aquat. Res.*, 42(1): 85-96. <http://dx.doi.org/103856/vol42-issue1-fulltext-6>
- Jaramillo-Londoño, A. M. 2010. Estudio de la biología trófica de cinco especies de peces bentónicos de la costa de Cullera. Relaciones con la acumulación de metales pesados. Tesis Doctoral, Universidad Politécnica de Valencia, Valencia. 478 p.
- Kahru, M. S.G. Marinone, S.E. Lluch-Cota, A. Parés-Sierra, and G.B. Mitchell. 2004. Ocean-color variability in the Gulf of California: Scales from days to ENSO. *Deep-Sea Res.*, 51:139-146.
- Landeros, A. 2016. La totoaba: Gigante del alto Golfo de California. Grupo Comersia, México, D.F. 28 p.
- Le Cren, E.D. 1951. The length-weight relationships and seasonal cycle in gonad weight and condition in perch *Perca fluviatilis*. *J. Anim. Ecol.*, 20: 201-219.
- Longart, R.Y., V. Acosta, B. Parra B., y M. Lista. 2011. Aspectos biométricos de *Hemirhamphus brasiliensis* (Peces:Hemirhamphidae), Isla de Cubagua, Venezuela. *Zootec. Trop.*, 29(4): 385-398.
- Lowerre-Barbieri, S.K., K. Ganas, F. Saborido-Rey, H. Murua, and J.R. Hunter. 2011. Reproductive timing in marine fishes: variability, temporal scales, and methods. *Mar. Coast. Fish. Dyn., Manag., Ec. Sci.*, 3(1): 71-91.
- NOAA. 2022. Climate prediction center, cold & warm episodes by season. https://origin.cpc.ncep.noaa.gov/products/analysis_monitoring/ensostuff/ONI_v5.php [27/09/2022].
- Nikolski, G.V. 1963. The ecology of fishes. Academic Press, New York. 234 p.
- Ortiz, M.S.J.R., A.J.P. Barahona, F.E.P. Vásquez, y T.L.P.G. Arroyave. 2021. Aspectos reproductivos de *Cynoscion reticulatus* y *Micropogonias altipinnis* de los desembarques de la pesca artesanal en Sipacate, Pacífico de Guatemala. *Inf. Final. Cent. Est. Mar Acuac.*, Guatemala. 93 p.
- Palacios, E., Y. Rosales, y G. Rabinovich. 2015. Efecto del fotoperíodo y temperatura sobre la maduración y reproducción de *Cynoscion phoxocephalus* (Ccorvina-Ccherela) en la zona norte del Perú. *Manglar*, 12(2): 3-10.
- Parenti, P. 2020. An annotated checklist of fishes of the family Sciaenidae. *J. Animal Divers.*, 2(1): 1-92.

- Pavlov, D.A., N.G. Emel'yanova, and G.G. Novikov. 2009. Reproductive dynamics. 48–90. In: Jakobsen, T., M.J. Fogarty, B.A. Megrey, and E. Moksness, (Eds). Fish reproductive biology. Wiley-Blackwell, Chichester, UK.
- Punt, A.E., P.A. Garratt, and A. Govender. 1993. On an approach for applying per-recruit methods to a protogynous hermaphrodite, with an illustration for the slinger *Chrysoblephus puniceus* (Pisces: Sparidae). S. Afr. J. Mar. sci., 13:1, 109-119. <https://doi.org/10.2989/025776193784287293>
- Ramírez-Zavala, J. y J. Bojórquez-Sauceda. 2006. Carta Estatal Pesquera Nayarit 2005. <https://doi.org/10.13140/RG.2.1.1430.4726>
- Ríos-Medina, K. 2012. Diversidad genética de la corvina golfina *Cynoscion othonopterus* en la Reserva de la Biosfera del Alto Golfo de California y Delta del Río Colorado. Tesis de Maestría, Universidad Autónoma de Baja California, Ensenada. 103 p.
- Robertson, D.R y G.R. Allen. 2008. Peces Costeros del Pacífico Oriental Tropical: Sistema de Información en Línea. Versión 1.0. Inst. Smiths. Invest. Trop., Balboa, Panamá. www.neotropicalfishes.org/sfstep
- Robles-Pineda, Y.A. 2007. Análisis biológico-pesquero de pargos (Lutjanidae) y corvinas (Scianidae), en el Golfo de Montijo, Veraguas, Panamá. Tesis de Maestría, Universidad de Panamá, Panamá. 95 p.
- Rodríguez-Gutiérrez, M. 1992. Técnicas de evaluación cuantitativa de la madurez gonádica en peces. AGT Editor, México. 79 p.
- Román-Rodríguez, M.J. 2000. Estudio poblacional del chano norteño, *Micropogonias megalops* y la curvina Golfina *Cynoscion othonopterus* (Gilbert) (Pisces: Sciaenidae), especies endémicas del Alto Golfo de California, México. Instituto del Medio Ambiente y Desarrollo Sustentable del Estado de Sonora. Informe final SNIB-CONABIO, México D.F. 143 p.
- Sabater-Pascual, C. 2012. Eficacia de la inducción hormonal con distintas dosis de GnRHα en corvina *Argyrosomus regius*. Efecto sobre la producción y la calidad de las puestas. Tesis Master Oficial en Cultivos Marinos. Universidad de Las Palmas de Gran Canarias, España. 98 p.
- Tello-Martín, J. S., V.H. Montreuil-Frias, J.T. Maco-García, R.A. Ismiño-Orbe, y H. Sánchez-Ribeiro. 1992. Bioecología de peces de importancia económica de la parte inferior de los ríos Ucayali y Marañón-Perú. Fol. Amaz., 4(2): 87-107. <https://doi.org/10.24841/fa.v4i2.196>
- Torrescano-Castro, C.G., R.E. Lara-Mendoza, L.A. Torres-Covarrubias, y M. Cortés-Hernández. 2016. Composición de la ictiofauna capturada en la pesquería artesanal de la Isla Isabel (sureste del Golfo de California), México. Lat. Am. J. Aquat. Res., 44(4): 792-799. <http://dx.doi.org/10.3856/vol44-issue4-fulltext-14>
- Valdez-Muñoz, C. 2010. Distribución y abundancia de juveniles de Totoaba *Totoaba macdonaldi* (Gilbert, 1981) en relación con las variables ambientales en el Alto Golfo de California y del delta del Río Colorado. Tesis Doctoral, Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, La Paz, B.C.S., 75 p.
- Vazzoler, A. 1996. Biología da reprodução da peixes teleosteos: teoria e prática. Maringá. EDUEM. Brasil. 169 pp.
- Vergara-Chen, C., W.E. Aguirre, M. González-Wangüemert, and E. Bermingham. 2019. A mitochondrial DNA based phylogeny of weakfish species of the *Cynoscion* group (Pisces: Sciaenidae). Mol. Phyl. Evol., 53: 602-607. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2009.06.013>
- Zar, J.H. 2010. Biostatistical analysis. 5th edition. Prentice Hall. New Jersey. 944p.
- Zavala-Leal, O.I., M. Mena-Alcántar, F. Valdez-González, C.A. González-Huerta, J. Cepeda-Morales, J.M. Pacheco-Vega y B. Cuevas-Rodríguez. 2022. Biología reproductiva del ostión de roca *Striostrea prismatica* en el sureste del Golfo de California. Ecosist. Recur. Agropec. 9(2): e3153.

RECIBIDO / RECEIVED: 01/11/2021

ACEPTADO / ACCEPTED: 11/04/2023



Transporte de humedad entre el mar Caribe, el Pacífico tropical oriental y el norte de Suramérica y sus consecuencias en la salinidad superficial del mar

Moisture Transport between the Caribbean Sea, the Eastern Tropical Pacific, and Northern South America and its Consequences for the Sea Surface Salinity

Antonio González Dumar*, Gladys Rocío Bernal Franco y Jaime Ignacio Vélez Upegui

0000-0002-6537-7015

0000-0001-6333-6028

0000-0002-2042-9459

Universidad Nacional de Colombia, sede Medellín, Antioquia. amgonzalezd@unal.edu.co*, gbernal@unal.edu.co, jivelezu@unal.edu.co

* Autor de correspondencia / Corresponding author

RESUMEN

El transporte de humedad entre el Caribe y el Pacífico tropical oriental se canaliza en chorros de bajo nivel y tiene efectos en la salinidad, con repercusiones en la circulación global. Para entender cuánta agua se transporta en distintas escalas temporales, cuál es el papel de los chorros de bajo nivel y cuál es la relación con la salinidad superficial en las cuencas Colombia (Caribe) y Panamá (Pacífico), con datos de ERA5 se calcularon los balances de humedad de cada vertiente y con datos de GODAS las condiciones de salinidad superficial. Los valores absolutos del transporte de humedad en los chorros fueron mayores que los de toda la frontera. Hay transporte de humedad en dirección contraria a los chorros en niveles más altos de la atmósfera. Las condiciones medias de los balances, así como su variabilidad anual, guardan relación con la cambiante salinidad del mar. El balance atmosférico neto de la vertiente Caribe es negativo generando condiciones de mayor concentración de sal, mientras el de la vertiente Pacífico es positivo, generando condiciones de dilución. En las escalas estacionales los balances atmosféricos y su respuesta de salinidad indican diferencias importantes entre las dos vertientes. En cambio, en escalas interanuales los balances atmosféricos no mostraron relación con el ENSO y las respuestas de la salinidad parecen estar controladas por la advección de agua en la circulación superficial.

PALABRAS CLAVE: balance de humedad atmosférica, chorros de bajo nivel, salinidad superficial del mar, cuenca Colombia, cuenca Panamá

ABSTRACT

Moisture transport between the Caribbean and the Pacific Tropical Eastern is funneled in low-level jets and has effects on oceanography, with repercussions on global circulation. To understand how much water is transported on different time scales, what is the role of low-level jets, and their relationship with surface salinity in the Colombia (Caribbean) and Panama (Pacific) basins, data from ERA5 were used to calculate the moisture balances of each catchment area, and data from GODAS to estimate the surface salinity. The absolute values of moisture transport in the jets were greater than those of the entire boundaries. There is moisture transport in the opposite direction to the jets at higher levels of the atmosphere. The average conditions of the balances, as well as their annual variability, are related to the salinity conditions of the sea. The net atmospheric balance of the Caribbean catchment area is negative, generating conditions of higher salt concentration, while that of the Pacific is positive, generating dilution. At the seasonal scales, the atmospheric balances and their salinity response indicate important differences between the two catchment areas. Meanwhile, at the interannual scales, the atmospheric balances did not show relationship with ENSO and the salinity answer seems to be forced by advection of water in the surface circulation.

KEYWORDS: Atmospheric humidity balance, Low level jets, Sea surface salinity, Colombia Basin, Panama Basin

INTRODUCCIÓN

El cinturón de la circulación global se mantiene gracias a la formación de masas de agua profunda en el Atlántico norte, uno de cuyos motores es la alta salinidad del océano Atlántico, debida, entre otros factores, al transporte de humedad atmosférica desde el Atlántico hacia el Pacífico, que ocurre principalmente a través del istmo de Panamá (Zaucker *et al.*, 1994; Benway y Mix, 2004). Así, el océano Pacífico recibe humedad desde el océano Atlántico por la atmósfera que a través de la precipitación mantiene una salinidad menor que la del Atlántico resultando un gradiente de sal entre estos dos océanos fundamental para la circulación global (Zaucker *et al.*, 1994; Rahmstorf, 1996).

Las variaciones en la salinidad superficial del mar se originan en los flujos de agua dulce a través de la superficie en un balance entre la advección, la mezcla vertical, la evaporación (E) y la precipitación (P) (Martins y Stammer, 2015). Cerca de los continentes, la descarga de los ríos (R), también juega un papel importante. En la región de estudio, hacia el lado del Pacífico, la piscina de agua dulce del Pacífico tropical oriental (EPFP por sus siglas en inglés) corresponde a la zona del Pacífico tropical oriental que permanece con salinidades menores a 34, con un núcleo de valores menores a 33 en la esquina de Centro y Sudamérica, en la cuenca de Panamá (Alory *et al.*, 2012). De acuerdo con Benway y Mix (2004), esta baja salinidad es producto de un exceso de precipitación sobre la evaporación bajo la Zona de Convergencia Intertropical (ITCZ por sus siglas en inglés) en conjunto con flujos de agua dulce desde los Andes y la región Caribe. El lado Caribe recibe menos precipitación y está sujeto a mayor evaporación que el Pacífico tropical oriental, lo que explica sus aguas más saladas (Amador *et al.*, 2006). Sin embargo, aunque la esquina suroccidental del mar Caribe es una región donde en las condiciones medias la evaporación domina sobre la precipitación, el rincón entre Centro y Sudamérica (cuenca Colombia) tiene una alta estacionalidad en la que parte del año (junio a noviembre) domina la precipitación sobre la evaporación (Beier *et al.*, 2017).

El transporte atmosférico de agua entre el Caribe, el Pacífico tropical oriental y el norte de Suramérica se intensifica en varios chorros atmosféricos de bajo nivel (Low Level Jets, Figura 1). El chorro del Caribe (Caribbean Low Level Jet, CLLJ), con dirección predominante oriente-occidente, está asociado con mucho del transporte de humedad desde el Atlántico tropical hasta el Caribe, llevándola hasta el istmo de Panamá (Cook y Vizy, 2010). Parte de esta humedad

INTRODUCTION

The global circulation belt is maintained thanks to the formation of deep-water masses in the northern Atlantic, one of whose drivers is the high salinity of the Atlantic Ocean, which, among other factors, is due to the transport of atmospheric moisture from the Atlantic towards the Pacific, mainly taking place by means of the Panama Isthmus (Zaucker *et al.*, 1994; Benway and Mix, 2004). Thus, the Pacific Ocean receives moisture from the Atlantic Ocean through the atmosphere, which, by means of precipitation, maintains a salinity lower than that of the Atlantic, resulting in a salt gradient between these two oceans, which is fundamental for global circulation (Zaucker *et al.*, 1994; Rahmstorf, 1996).

Variations in sea surface salinity originate in freshwater flows across the surface, with a balance between advection, vertical mixing, evaporation (E), and precipitation (P) (Martins and Stammer, 2015). Near the continents, river discharge (R) also plays a fundamental role. In the study region, towards the Pacific, the Eastern Pacific Freshwater Pool (EPFP) is the area of the eastern tropical Pacific that maintains salinities lower than 34, with a core of values lower than 33 at the corner of Central and South America in the Panama basin (Alory *et al.*, 2012). According to Benway and Mix (2004), this low salinity is the product of an excess of precipitation over evaporation under the Intertropical Convergence Zone, together with freshwater flows from the Andes and the Caribbean region. The Caribbean side receives less precipitation and undergoes a higher evaporation than the eastern tropical Pacific, which explains its saltier waters (Amador *et al.*, 2006). However, even though the southwestern corner of the Caribbean Sea is a region where evaporation prevails over precipitation under average conditions, the corner between Central and South America (Colombian basin) has a high seasonality, in which precipitation prevails over evaporation during a part of the year (June to November) (Beier *et al.*, 2017).

The atmospheric transport of water between the Caribbean, the eastern tropical Pacific, and northern South America intensifies in several low-level atmospheric jets (Figure 1). The Caribbean low-level jet (CLLJ), with a predominant East-West direction, is associated with a great portion of the moisture transport from the tropical Atlantic to the Caribbean, taking it up to the Panama isthmus (Cook and Vizy, 2010). A part of this moisture goes onto the Pacific via the Panama isthmus through two topographic straits (the

pasa hacia el Pacífico a través del istmo de Panamá por dos estrechos topográficos (las planicies bajas de Nicaragua y Costa Rica y el istmo de Panamá), transportada por los chorros de viento de Papagayo y Panamá (Chelton *et al.*, 2000a; Amador *et al.*, 2006; Kessler, 2006). En la cuenca de Panamá (que corresponde a la ecorregión de la Ensenada de Panamá), un chorro de dirección contraria al CLLJ (oeste-este), el chorro del Chocó (Choco Jet, ChJ) (Poveda y Mesa, 2000), transporta agua hacia el continente y alimenta las cuencas de grandes ríos en Colombia, que vierten sus aguas principalmente al Caribe. La escorrentía que llega al Caribe colombiano compensa en buena medida el desbalance entre evaporación y precipitación en la cuenca Colombia, generando una zona de dilución al sur de 12° N (Beier *et al.*, 2017). El comportamiento estacional e interanual del sistema océano – atmósfera en la región está condicionado por la migración de los centros subtropicales de presión atmosférica y la ITCZ, así como los chorros de viento de bajo nivel mencionados

El transporte de humedad mediante advección es el movimiento de masas de agua en forma de vapor que se produce como resultado de la circulación del viento. Junto con la precipitación y la evaporación, determina las condiciones climáticas locales de un territorio, como la presencia de sequías o precipitaciones intensas (Schumacher *et al.*, 2020). Matemáticamente, es posible cuantificarlo a través del producto de la humedad específica de un territorio con la velocidad del viento, integrado en una porción de la atmósfera; de esta manera, el transporte de humedad mediante advección corresponde a una variable con magnitud y dirección (Cuartas y Poveda, 2002).

El transporte neto de humedad, que relaciona el flujo de entrada y salida en una zona, indica si hay ganancias o pérdidas (Schumacher *et al.*, 2020) en la atmósfera, que en el balance de conservación de masa se compensan con el intercambio de agua líquida superficial en el océano. Cuando el transporte neto es positivo hay un aporte de agua dulce a la superficie, pero si es negativo la superficie pierde agua por evaporación. De esta forma, los balances atmosféricos pueden ser indicadores de balances oceánicos y explicar cambios de salinidad en cuencas oceánicas.

Entonces el transporte de agua entre el Caribe, el Pacífico tropical oriental y el continente en el norte de Suramérica conforma un ciclo que tiene efectos en la oceanografía de estos dos rincones del Pacífico y el Atlántico, con repercusiones en la circulación global. Sin embargo, no existe información sobre cuánta agua se recircula en este ciclo, cuánta es intercambiada fuera de él, y cómo se acoplan los

low plains of Nicaragua and Costa Rica and the Panama isthmus), transported by the Papagayo and Panama wind jets (Chelton *et al.*, 2000a; Amador *et al.*, 2006; Kessler, 2006). In the Panama basin (which corresponds to the Panama Cove eco-region), a jet with a direction contrary to the CLLJ (West-East), the Chocó jet (ChJ) (Poveda and Mesa, 2000), transports water towards the continent and feeds the basins of large rivers in Colombia, which mainly pour their waters into the Caribbean. The runoff arriving at the Colombian Caribbean greatly compensates the imbalance between evaporation and precipitation in the Colombian basin, generating a dilution zone south of 12° N (Beier *et al.*, 2017). The seasonal and interannual behavior of the ocean-atmosphere system in the region is conditioned by the migration of the subtropical atmospheric pressure centers and the ITCZ, as well as the aforementioned low-level wind jets.

Moisture transport by advection is the movement of water masses in the form of vapor which is produced as a result of wind circulation. Together with precipitation and evaporation, it determines the local climatic conditions of a territory, such as the presence of droughts or intense precipitations (Schumacher *et al.*, 2020). Mathematically, it is possible to quantify it by means of the product between the specific moisture of a territory and the wind velocity, integrated in a portion of the atmosphere. Thus, moisture transport by advection corresponds to a variable with a magnitude and a direction (Cuartas and Poveda, 2002).

The net moisture transport, which relates the entry and exit flows of an area, indicates whether there are gains or losses (Schumacher *et al.*, 2020) in the atmosphere. In the balance of mass conservation, these compensate with exchange of surface liquid water in the ocean. When the net transport is positive, there is a freshwater contribution to the surface, but, if it is negative, the surface loses water by evaporation. In this way, atmospheric balances can be indicators of oceanic balance and explain salinity changes in oceanic basins.

Thus, water transport between the Caribbean, the eastern tropical Pacific, and the continent in northern South America constitutes a cycle with effects on the oceanography of these two corners of the Pacific and the Atlantic, as well as repercussions in global circulation. However, there is no information about how much water is recirculated in this cycle, how much is exchanged outside it, and how the water balances are coupled to seasonal and interannual conditions within the cycle. Therefore, the purpose of this research was to make a conceptual representation of the water cycle in the

balances de agua dentro del ciclo a las condiciones estacionales e interanuales. Por lo tanto, el propósito de esta investigación fue hacer una representación conceptual del ciclo del agua en la zona SW del mar Caribe, el norte de Suramérica y el Pacífico tropical oriental. Para lograrlo, se cuantificaron los flujos de agua atmosféricos en las vertientes Caribe y Pacífico (incluidos continente y océano), y se calcularon los balances entre las entradas y salidas de estos en distintas escalas temporales (media, trimestral e interanual). Ya que en estos balances el agua en exceso o defecto es recibida o perdida por el océano, los resultados se discuten en función de la oceanografía de la zona SW del mar Caribe y el Pacífico tropical oriental; sus implicaciones en el sistema climático; y su relación con fenómenos macro climáticos.

Cuantificar los flujos que ocurren en este ciclo permite comprender la interacción climática de estas tres regiones en fronteras más amplias que los chorros, lo cual es importante a la hora de interpretar resultados de modelos de distribución de humedad en la zona. La información de los balances en distintas escalas temporales es de interés en múltiples ámbitos, como el pronóstico de lluvias y caudales de ríos para los sectores de agricultura y generación de energía; o la elaboración de políticas para la gestión del riesgo de crecientes o sequía; o la interpretación de los forzamientos de salinidad superficial de las cuencas oceánicas.

METODOLOGÍA

Para calcular los transportes de humedad entre el Caribe (cuenca Colombia) y el Pacífico (cuenca de Panamá), se delimitaron dos regiones marinas con sus respectivas vertientes hidrológicas, separadas por la divisoria de aguas de las cordilleras, tal como se muestra en la Figura 1.

El transporte de humedad atmosférica fue calculado en las fronteras de cada vertiente mediante la integración del flujo de masa que ocurre en un diferencial de área sobre las paredes que delimitan cada región, según la metodología de Cuartas y Poveda (2002). Para ello, se calcularon los transportes de humedad meridional y zonal que se presentan en una latitud y longitud establecidas (Ecuación 1) y se integraron entre dos niveles de presión en la atmósfera (Ecuación 2).

$$Q(\lambda, \varphi, t) = Q_{\lambda}I + Q_{\varphi}J \text{ Ecuación 1}$$

$$Q_{\lambda} = \int_{p_i}^{p_s} qu \cdot \frac{dp}{g}; \quad Q_{\varphi} = \int_{p_i}^{p_s} qv \cdot \frac{dp}{g} \text{ Ecuación 2}$$

SW area of the Caribbean Sea, northern South America, and the eastern tropical Pacific. To this effect, the atmospheric water flows in the Caribbean and Pacific catchment areas (including the continent and the ocean) were quantified, and the balances between their inlets and outlets were calculated in different temporal scales (mean, quarterly, and interannual). Given that, in these balances, excess water is received by the ocean and a lack thereof is lost by it. The results are discussed in terms of the oceanography of the SW area of the Caribbean Sea and the eastern tropical Pacific, as well as of its implications in the climate system and its relationship with macroclimatic phenomena.

Quantifying the flows occurring in this cycle allows understanding the climatic interaction of these three regions in boundaries broader than the jets, which is important when it comes to interpreting the results of moisture distribution models in the area. The information regarding balances at different temporal scales is of interest in multiple fields, such as the forecasting of rainfall and river flows for the agriculture and energy generation sectors, policymaking for risk management with regard to rising waters and droughts, or the interpretation of surface salinity forcings in oceanic basins.

METHODOLOGY

In order to calculate the moisture transport between the Caribbean (Colombian basin) and the Pacific (Panama basin), two marine regions were defined along with their corresponding hydrological catchment areas, separated by the mountain range water divide, as shown in Figure 1.

The atmospheric moisture transport was calculated for the boundaries of each catchment area by integrating the flow of mass occurring within an area differential on the walls demarcating each region, according to the methodology of Cuartas and Poveda (2002). To this effect, the meridional and zonal moisture transports taking place at an established latitude and longitude (Equation 1) were calculated and integrated between two pressure levels in the atmosphere (Equation 2).

$$Q(\lambda, \varphi, t) = Q_{\lambda}I + Q_{\varphi}J \text{ Equation 1}$$

$$Q_{\lambda} = \int_{p_i}^{p_s} qu \cdot \frac{dp}{g}; \quad Q_{\varphi} = \int_{p_i}^{p_s} qv \cdot \frac{dp}{g} \text{ Equation 2}$$



Figura 1. Delimitación de las vertientes y límites de cálculo de flujos. Cada extremo de las fronteras está marcado por los triángulos amarillos así: (1) cordillera oriental de Colombia (2) cuenca de Venezuela (3) cuenca Caimán (4) Centroamérica (5) cordillera occidental de Colombia (6) océano Pacífico (7) norte de Centroamérica. Se muestra la ubicación de los chorros de bajo nivel atmosféricos incluidos en el área (Caribe, Papagayo, Panamá y Chocó).

Figure 1. Demarcation of the flow calculation catchment areas and boundaries. Each edge of these boundaries is outlined with yellow triangles as follows: (1) Colombian Eastern Mountain Range, (2) Venezuela Basin, (3) Caimán Basin, (4) Central America, (5) Colombian Western Mountain Range, (6) Pacific Ocean, and (7) Northern Central America. The location of low-level atmospheric jets in the area (Caribbean, Papagayo, Panamá, and Chocó) is shown.

En las ecuaciones anteriores, q corresponde a la humedad específica, medida en kg de agua sobre kg de aire; u y v a la magnitud de las componentes zonal y meridional del viento; dp es un diferencial de presión atmosférico; g la aceleración de la gravedad; p_i el tope inferior de la porción de la atmósfera en el cual se realiza la integración y p_s el tope superior. El transporte de humedad meridional Q_p (zonal Q_z) es obtenido a partir de la componente meridional del viento v (zonal u). I y J son los vectores unitarios $(0,1)$ y $(1,0)$ que representan el sentido de las componentes en el espacio y descomponen el transporte total de humedad en un pixel.

La información de las variables hidroclimáticas fue tomada de promedios mensuales del reanálisis ERA-5 (Hersbach *et al.*, 2020), para una altura entre 300 hPa y 1000 hPa, que abarca la magnitud vertical de los chorros centroamericanos. El periodo de registro de los datos comprende entre enero de 1979 y febrero de 2019 y la resolución espacial es $0,25^\circ \times 0,25^\circ$. Los transportes de humedad en las fronteras y los balances de cada vertiente se calcularon para el valor medio, los trimestres hidrometeorológicos en Colombia (diciembre-febrero DEF,

In the above equations, q corresponds to the specific moisture, measured in kg of water by kg of air; u and v denote the magnitude of the zonal and meridional components of the wind; dp is an atmospheric pressure differential; g is the acceleration of gravity; p_i is the lower limit of the portion of the atmosphere on which the integration is performed; and p_s is the upper limit. The meridional moisture transport Q_p (zonal: Q_z) is obtained from the original component of the wind v (zonal: u). I and J are unit vectors $(0,1)$ and $(1,0)$ representing the direction of the components in space and decomposing the total moisture transport in a pixel.

The data regarding hydroclimatic variables were taken from monthly averages of the ERA-5 reanalysis (Hersbach *et al.*, 2020) for an altitude between 300 hPa and 1000 hPa, which encompasses the vertical magnitude of the Central American jets. The data recording period goes from January 1979 to February 2019, and the spatial resolution is $0.25^\circ \times 0.25^\circ$. The moisture transport at the boundaries and the balances of each catchment area were calculated for a mean value, the hydrometeorological quarters of Colombia (December-February, DEF; March-May, MAM;

marzo-mayo MAM, junio-agosto JJA, septiembre-noviembre SON), y las condiciones ENSO (Niño, Niña y Neutral). Las condiciones ENSO fueron basadas en el índice ONI (Oceanic Niño Index), promediando los transportes de todos los meses para cada condición. El índice ONI fue escogido ya que es el índice más utilizado para definir los eventos Niño y Niña y su duración. Así se incluyeron los eventos El Niño canónico (1979-1980, 1982-1983, 1986-1988, 1991-1992, 1994-1995, 2002-2003, 2004-2005, 2014-2016, 2018-2019), el Niño Modoki (1997-1998, 2006-2007, 2009-2010) y La Niña (1983-1984, 1984-1985, 1988-1989, 1995-1996, 1998-2001, 2005-2006, 2007-2008, 2008-2009, 2010-2012, 2016, 2017-2018). La salinidad media, estacional y para cada condición ENSO fue tomada del sistema GODAS (Behringer y Xue, 2004), con datos entre 1980 – 2019, y resolución espacial $0,33^{\circ}$ N x $1,0^{\circ}$ W.

RESULTADOS

Las velocidades del viento y los transportes de humedad en los chorros de bajo nivel incluidos en el área de estudio se representan en la Figura 2. La Tabla 1 resume las velocidades y los transportes de humedad máximos (90 %) para cada chorro. La máxima advección de humedad en los chorros del Caribe y Papagayo está desplazada del núcleo de máxima velocidad del viento. CLLJ tiene la velocidad y transporte de humedad más altos entre los chorros.

La entrada de humedad a la vertiente Caribe ($480,5$ t/s) es mayor que la de la vertiente Pacífico (367 t/s), pero en el Caribe las salidas de humedad son mayores que las entradas (Tabla 2). Así, el flujo neto de humedad atmosférica en la vertiente Caribe es negativo, indicando que en las condiciones medias la cuenca Colombia pierde agua (aumenta la salinidad). El flujo neto de la vertiente Pacífico es positivo, indicando que la cuenca de Panamá gana agua (disminuye la salinidad). No obstante, las pérdidas de humedad de la atmósfera en la vertiente Caribe son una décima parte de las ganancias de humedad de la atmósfera en la vertiente Pacífico. Los valores netos del transporte integrado en las fronteras de Centroamérica y Cuenca de Venezuela son menores que el transporte en el núcleo de los chorros centroamericanos y del Caribe. El transporte integrado en la frontera de la cordillera occidental tiene una resultante en dirección contraria al ChJ. Estos resultados se explican por los flujos en la alta atmósfera en dirección contraria a los chorros de bajo nivel (Figura 2).

Los balances estacionales (Tabla 3) indican diferencias importantes en las dos vertientes atmosféricas.

June-August, JJA; September-November, SON), and ENSO conditions (Niño, Niña, and Neutral). The ENSO conditions were based on the ONI (Oceanic Niño Index), averaging the transports of all months for each condition. The ONI was selected because it is the most widely used to define El Niño and La Niña events and their duration. Thus, canonic El Niño events were included (1979-1980, 1982-1983, 1986-1988, 1991-1992, 1994-1995, 2002-2003, 2004-2005, 2014-2016, 2018-2019), as well as El Niño Modoki events (1997-1998, 2006-2007, 2009-2010) and La Niña events (1983-1984, 1984-1985, 1988-1989, 1995-1996, 1998-2001, 2005-2006, 2007-2008, 2008-2009, 2010-2012, 2016, 2017-2018). The mean and seasonal salinities, as well as those for each ENSO condition, were taken from the GODAS system (Behringer and Xue, 2004), with data from the 1980-2019 period and a 0.33° N x 1.0° W spatial resolution.

RESULTS

Wind speeds and moisture transport in the low-level jets included in the study area are depicted in Figure 2. Table 1 summarizes the maximum speeds and moisture transports (90 %) for each jet. The maximum moisture advection in the Caribbean and Papagayo jets is offset from the maximum wind speed core. The CLLJ has the highest speed and moisture transport among the jets.

The moisture entry to the Caribbean catchment area (480.5 t/s) is higher than that of the Pacific catchment area (367 t/s), but, in the Caribbean, the moisture exit is higher than the entry (Table 2). Thus, the net atmospheric moisture flow in the Caribbean catchment area is negative, indicating that, in average conditions, the Colombian basin loses water (*i.e.*, the salinity increases). The net flow of the Pacific catchment area is positive, indicating that the Panama basin gains water (*i.e.*, the salinity decreases). Nevertheless, atmospheric moisture losses in the Caribbean catchment area are a tenth of the atmospheric moisture gains in the Pacific catchment area. The net integrated transport values at the boundaries of Central America and the Venezuela Basin are lower than the transport at the core of the Central American and Caribbean jets. The integrated transport of the Western Mountain Range has a resultant in the opposite direction to the ChJ. These results are explained by the high-atmospheric flows in the opposite direction to the low-level jets (Figure 2).

The seasonal balances (Table 3) indicate significant differences in the two atmospheric catchment areas. While the balance is negative in the Caribbean catchment area during

Mientras en la vertiente Caribe el balance es negativo el primer semestre del año y positivo el segundo, en la vertiente Pacífico los balances son positivos en todos los trimestres. La variabilidad estacional en el Caribe es mayor, existiendo diferencias entre estaciones de hasta 233 t/s en el Caribe y de 92 t/s en el Pacífico. La estación en la cual pierde más humedad el Caribe es DEF y en la cual gana más humedad es SON. La estación en la cual gana más humedad el Pacífico es JJA y en la cual gana menos es SON.

the first semester of the year and positive during the second, the balances are positive in the Pacific catchment area in all quarters. The seasonal variability of the Caribbean is higher, with differences between stations of up to 233 t/s in the Caribbean and 92 t/s in the Pacific. The season in which the Caribbean loses the most moisture is DEF, and it gains the most moisture in SON. The station in which the Pacific gains the most moisture is JJA, and it gains the least moisture during SON.

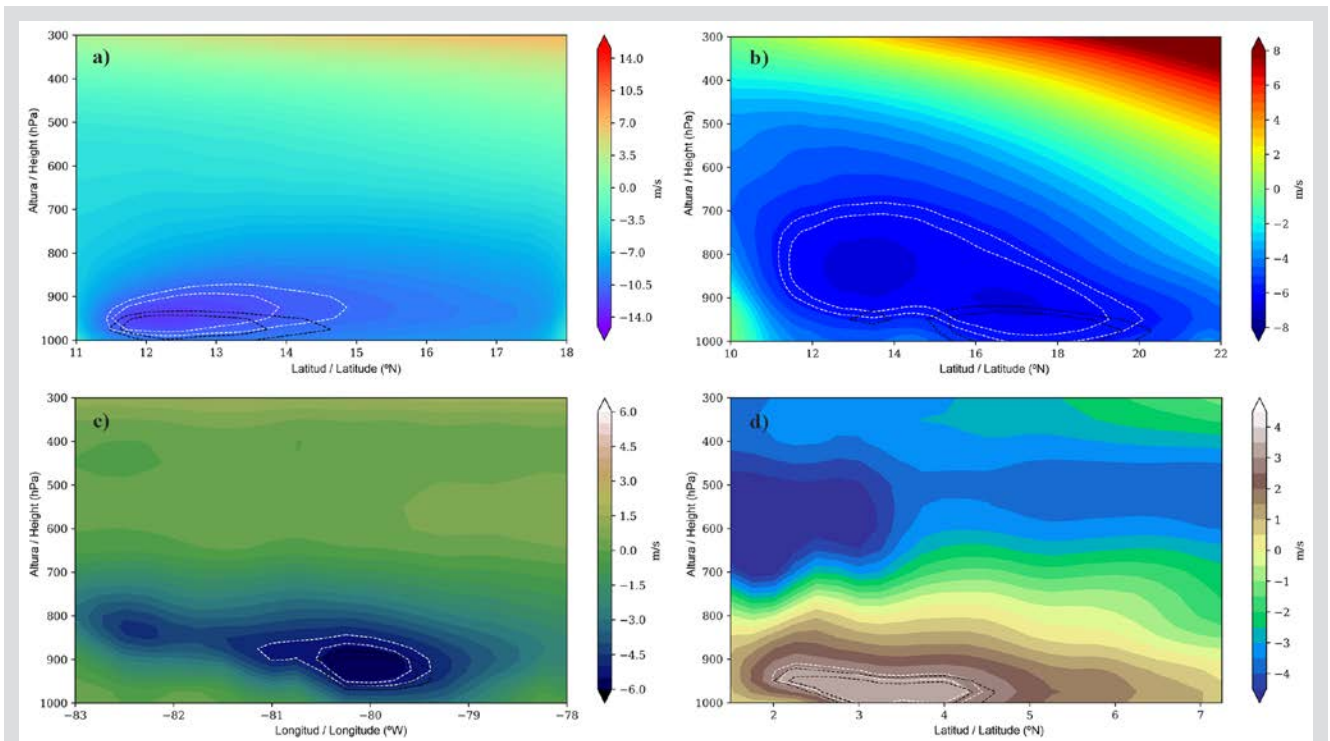


Figura 2. Velocidad del viento promedio (colores y contornos de líneas punteadas blancas) y advección de humedad promedio (contornos de líneas punteadas negras) en **a)** el chorro del Caribe (71° W, 11° N y 18° N), **b)** el chorro de Papagayo (83,75° W, 10° N y 22° N) **c)** el chorro de Panamá (8° N, 78° W y 83° W) y **d)** el chorro del Chocó (78° W, 1,5° N 7,25° N). Los contornos representan los núcleos de máxima velocidad del viento (blancos) y máximo transporte de humedad mediante advección (negros). Para ambos casos, el contorno interior representa 95 % del valor máximo encontrado en el perfil mientras que el contorno exterior representa 90 %. Note que las escalas de color de la velocidad del viento son diferentes para cada chorro.

Figure 2. Average wind speed (colors and contours with white dotted lines) and average moisture advection (contours with black dotted lines) in **a)** the Caribbean jet (71° W, 11° N, and 18° N), **b)** the Papagayo jet (83,75° W, 10° N, and 22° N), **c)** the Panama jet (8° N, 78° W, and 83° W), and **d)** the Chocó jet (78° W, 1,5° N, and 7,25° N). Contours represent the wind maximum speed cores (white) and the maximum moisture transport via advection (black). For both cases, the inner contour represents 95 % of the maximum value found in the profile, whereas the outer contour represents 90 %. Note that the color scales of the wind speed are different for each jet.

Tabla 1. Velocidad del viento y advección de humedad en los núcleos (90 % de advección de humedad) en cada chorro incluido en el área.

Chorro de bajo nivel / Low-level jet	Velocidad del viento / Wind speed (m/s)	Transporte de agua / Water transport (t/s)
Caribe / Caribbean	11.6	1,291.7
Papagayo	6.04	644.4
Panamá	5.4	536.1
Chocó	3.03	350

Table 1. Wind speed and moisture advection in the cores (90% of moisture advection) for each jet in the area.

Tabla 2. Balances medios de transporte de humedad atmosférica para las vertientes Caribe y Pacífico.

Flujos atmosféricos vertiente Caribe / Atmospheric flows of the Caribbean catchment area		Flujos atmosféricos vertiente Pacífico / Atmospheric flows of the Pacific catchment area	
Frontera / Boundary	Transporte / Transport (t/s)	Frontera / Boundary	Transporte / Transport(t/s)
Cuenca Caimán / Cayman Basin	-137.84	Norte de Centroamérica / Northern Central America	-5.15
Cuenca de Venezuela / Venezuelan Basin	259.70	Océano Pacífico / Pacific Ocean	-116.50
Cordillera oriental de Colombia / Colombian Eastern Mountain Range	220.81	Centroamérica / Central America	320.27
Centroamérica / Central America	-320.27	Cordillera occidental de Colombia / Colombian Eastern Mountain Range	46.90
Cordillera occidental de Colombia / Colombian Western Mountain Range	-46.90		
Balance	-24.50	Balance	245.53

No ocurre entonces que cuando el Caribe pierde más humedad, el Pacífico gane más o viceversa. Ya que en DEF la mayor salida de humedad de la vertiente Caribe es hacia la del Pacífico, el hecho de que esta última gana más humedad en JJA que en DEF se explica porque en DEF la vertiente Pacífico exporta más humedad al océano que en JJA. En SON, cuando se intensifica el ChJ, se presentan los valores más bajos de transporte neto desde la vertiente Caribe al Pacífico por la cordillera occidental.

Table 2. Mean atmospheric moisture transport balances for the Caribbean and Pacific catchment areas.

Therefore, it does not happen that, when the Caribbean loses more moisture, the Pacific gains more, or *vice versa*. Given that, in DEF, the highest moisture exit of the Caribbean catchment area heads towards that of the Pacific. The fact that the latter gains more moisture during JJA than in DEF is due to the fact that, during DEF, the Pacific catchment area exports more moisture to the ocean than in JJA. In SON, when the ChJ intensifies, the lowest net transport values are reported from the Caribbean to the Pacific catchment area through the Western Mountain Range.

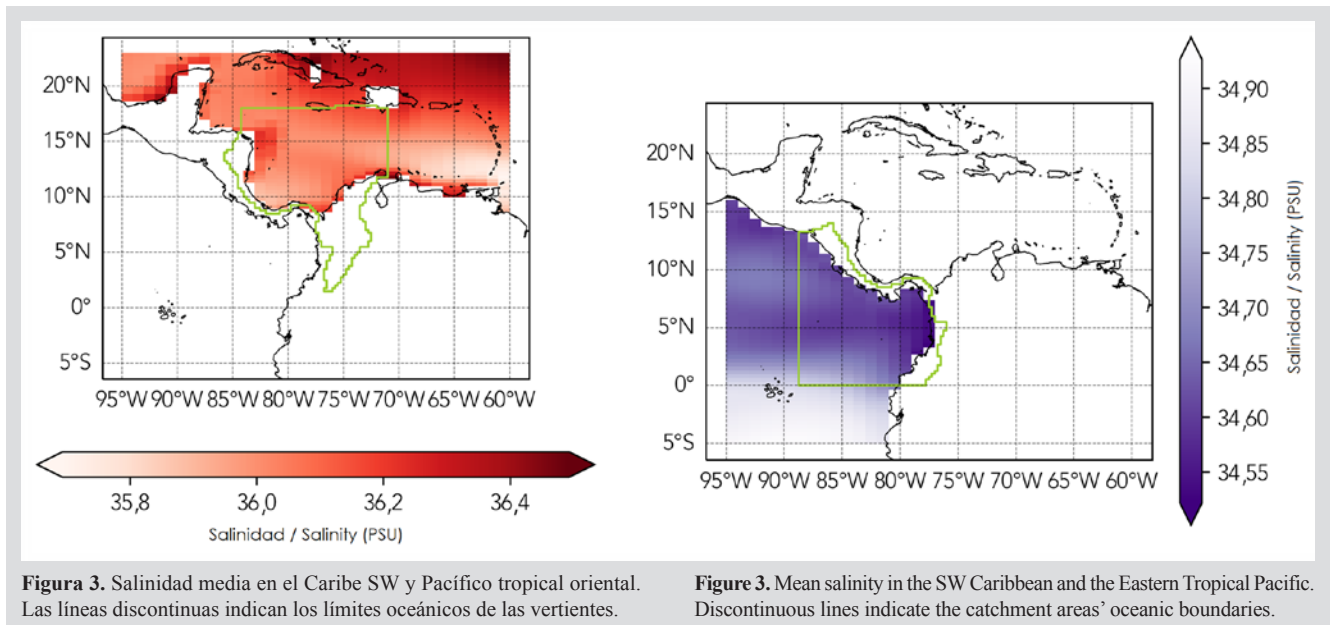
Tabla 3. Balances de transporte de humedad atmosférica para condiciones estacionales.

Flujos atmosféricos vertiente Caribe / Atmospheric flows of the Caribbean catchment area					Flujos atmosféricos vertiente Pacífico / Atmospheric flows of the Pacific catchment area				
Frontera / Boundary	Transporte / Transport (t/s)				Frontera / Boundary	Transporte / Transport (t/s)			
	DEF	MAM	JJA	SON		DEF	MAM	JJA	SON
Cuenca Caimán / Cayman Basin	-52.95	-106.11	-277.54	-116.17	Norte de Centroamérica / Northern Central America	11.50	-0.44	-30.56	-1.38
Cuenca de Venezuela / Venezuelan Basin	233.85	216.18	350.44	238.77	Océano Pacífico / Pacific Ocean	-246.88	-128.67	-81.55	-6.72
Cordillera oriental de Colombia / Colombian Eastern Mountain Range	145.13	192.49	370.81	176.09	Centroamérica / Central America	428.90	299.14	337.27	213.96
Centroamérica / Central America	-428.9	-299.14	-337.27	-213.96	Cordillera occidental de Colombia / Colombian Western Mountain Range	52.95	46.63	80.32	7.62
Cordillera occidental de Colombia / Colombian Western Mountain Range	-52.95	-46.63	-80.32	-7.62					
Balance	-155.83	-43.21	26.12	77.11	Balance	246.48	216.66	305.47	213.47

Table 3. Atmospheric moisture transport balances for seasonal conditions

Las respuestas a los déficits o ganancias de humedad por las fronteras atmosféricas se ven reflejadas en las condiciones de salinidad de las cuencas Colombia y Panamá. Las Figuras 3 a 5 representan la salinidad superficial media, y las anomalías trimestrales e interanuales de la salinidad en estas cuencas. En la condición media se destaca la mayor salinidad del Caribe (35,7 - 36,6) respecto al Pacífico (34,4 - 35,2). En la cuenca Colombia las menores salinidades se presentan a la entrada de la corriente del Caribe desde el Atlántico (aguas influenciadas por el Amazonas y el Orinoco) y en la esquina de Centroamérica. En la cuenca Panamá se ve la formación de una lengua de agua con baja salinidad que corresponde a la EPPF.

The responses to the moisture deficits or gains by the atmospheric boundaries are reflected on the salinity conditions of the Colombian and Panama basins. Figures 3 to 5 represent the mean surface salinity and the quarterly and interannual salinity anomalies in these basins. Among the average conditions, the higher salinity of the Caribbean (35.7 - 36.6) with respect to the Pacific (34.4 - 35.2) stands out. In the Colombian basin, the lowest salinities occur at the entrance of the Caribbean current from the Atlantic (waters influenced by the Amazon and the Orinoco) and at the corner of central America. In the Panama basin, the formation of a low-salinity water tongue which corresponds to the EPPF.



Estacionalmente, tanto en la cuenca Colombia como en la de Panamá se presentan salinidades más altas y bajas en MAM y SON, respectivamente. Durante SON en el Caribe y MAM en el Pacífico, hay coherencia con los flujos netos atmosféricos. Así, la máxima anomalía negativa en el Caribe ocurre durante los meses con el máximo flujo neto atmosférico positivo, y la máxima anomalía positiva en el Pacífico ocurre durante un trimestre con ganancias bajas. En cambio, durante MAM en el Caribe y SON en el Pacífico, la salinidad parece responder al balance del trimestre anterior.

Seasonally, and both the Colombian and the Panama basin, higher and lower salinities are observed in MAM and SON, respectively. During SON in the Caribbean and MAM in the Pacific, there is coherence with the net atmospheric flows. Thus, the maximum negative anomaly in the Caribbean occurs during the months with the maximum positive net atmospheric flow, and the maximum positive anomaly in the Pacific occurs during a quarter with low gains. On the other hand, during MAM in the Caribbean and SON in the Pacific, salinity seems to respond to the balance of the previous quarter.

Por su parte, los balances de los transportes de humedad en las vertientes para distintas condiciones ENSO se presentan en la Tabla 4. Las diferencias de los transportes netos atmosféricos entre las condiciones ENSO no son muy altas en ninguna de las dos cuencas, del orden de 31 t/s para

For their part, the moisture transport balances of the catchment areas for different ENSO conditions are presented in Table 4. The differences in the net atmospheric transports between the ENSO conditions are not very high in any of the two basins: 31 t/s for the Caribbean catchment area and 18.5 t/s

la vertiente Caribe y de 18,5 t/s para la Pacífico. De hecho, la correlación entre los balances de las dos vertientes con el índice ONI es muy baja (0,35 para la vertiente Caribe y 0,34 para la Pacífico). Un análisis de funciones empíricas ortogonales de las series temporales con los balances de las vertientes indicó que los modos de variabilidad mejor relacionados con el ENSO explican muy poco de la varianza, como se muestra en la Tabla 5 para las primeras 10 componentes principales de cada vertiente.

for the Pacific catchment area. In fact, the correlation between the balances of the two catchment areas with the ONI is very low (0.35 for the Caribbean catchment area and 0.34 for the Pacific catchment area). An orthogonal empirical functions analysis regarding the time series with the balances of the catchment areas indicated that the variability modes that are better related to the ENSO explain very little of the variance, as shown in Table 5 for the first ten principal components of each catchment area.

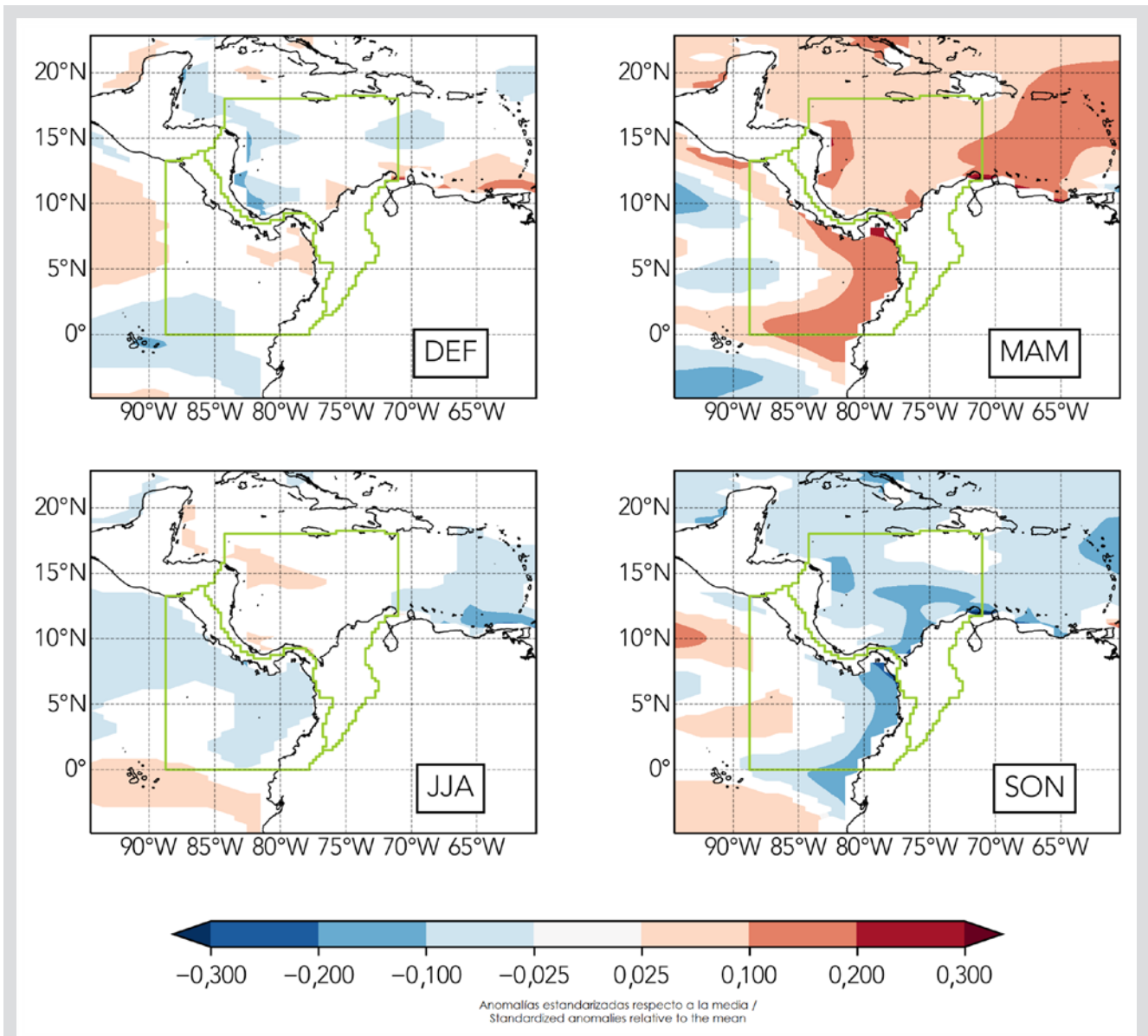


Figura 4. Anomalías estacionales de salinidad estandarizadas con respecto a la media en el Caribe SW y Pacífico tropical oriental.

Figure 4. Seasonal salinity anomalies standardized with respect to the mean in the SW Caribbean and the Eastern Tropical Pacific

**Tabla 4.** Balances de transporte de humedad atmosférica para condiciones ENSO.

Vertiente Caribe / Caribbean catchment area					Vertiente Pacífico / Pacific catchment area				
Frontera / Boundary	Transporte / Transport (t/s)				Frontera / Boundary	Transporte / Transport (t/s)			
	El Niño	La Niña	Neutro / Neutral	Media / Average		El Niño	La Niña	Neutro / Neutral	Media / Average
Cuenca Caimán / Cayman Basin	-128.74	-100.27	-159.05	-137.84	Norte de Centroamérica / Northern Central America	-2.43	0.77	-9.12	-5.15
Cuenca de Venezuela / Venezuelan Basin	259.81	243.33	266.95	259.7	Océano Pacífico / Pacific Ocean	-137.72	-113.23	-107.56	-116.5
Cordillera oriental de Colombia / Colombian Eastern Mountain Range	222.12	180.67	238.07	220.81	Centroamérica / Central America	343.09	317.50	310.33	320.27
Centroamérica / Central America	-343.09	-317.50	-310.33	-320.27	Cordillera occidental de Colombia / Colombian Western Mountain Range	54.58	33.92	48.93	46.90
Cordillera occidental de Colombia / Colombian Western Mountain Range	-54.58	-33.92	-48.93	-46.90					
Balance	-44.47	-27.69	-13.29	-24.5	Balance	257.51	238.95	242.59	245.53

Table 4. Atmospheric moisture transport balances for ENSO conditions.**Tabla 5.** Varianza explicada y correlación con el ONI para las primeras 10 componentes principales de las series temporales de los balances en las vertientes Caribe y Pacífico.

Componente / Component	Vertiente Pacífico / Pacific catchment area		Vertiente Caribe / Caribbean slope	
	Varianza explicada / Variance explained (%)	Correlación ONI / Correlation ONI	Varianza explicada / Variance explained (%)	Correlación ONI / Correlation ONI
1	14.96	0.01	27.01	-0.01
2	14.89	0.00	26.86	0.02
3	5.31	0.01	7.85	0.00
4	5.25	-0.03	7.80	0.00
5	3.80	-0.03	3.55	0.00
6	3.99	-0.01	3.56	0.00
7	3.98	0.01	0.82	-0.06
8	1.64	0.00	0.80	0.35
9	1.59	0.00	0.73	0.34
10	1.57	-0.06	0.71	0.20

Table 5. Variance explained and correlation with the ONI for the first ten principal components of the time series for the balances in the Caribbean and Pacific catchment areas.

Sin embargo, en los balances separados por condiciones ENSO la vertiente Caribe pierde más humedad durante condiciones El Niño y menos durante condiciones neutras, la vertiente Pacífico gana más humedad durante condiciones El Niño y menos durante La Niña. Durante La

However, in the balances separated by ENSO conditions, the Caribbean catchment area loses more moisture under El Niño conditions and less under neutral conditions. The Pacific catchment area gains more moisture under El Niño conditions and less during La Niña. During La

Niña, cuando el chorro del Chocó es más intenso, disminuye el transporte neto de humedad desde la vertiente Caribe a la Pacífico a través de la cordillera occidental. El valor más negativo del balance en la vertiente Caribe durante condiciones neutras se debe a un mayor transporte de humedad desde la cuenca Venezuela y Suramérica y menor salida por Centroamérica.

Los balances atmosféricos en condiciones ENSO muestran coherencia con las anomalías de salinidad en el Pacífico, pero no en el Caribe. En el Pacífico, durante El Niño, cuando el balance es más positivo, la anomalía de salinidad es negativa, y durante La Niña, cuando el balance es menos positivo, la anomalía de salinidad es positiva. En el Caribe, las anomalías de salinidad negativa son muy pronunciadas durante La Niña, pero el balance atmosférico es menos negativo durante las condiciones neutras. Y durante El Niño, cuando el balance indica más déficit de agua, las anomalías de salinidad positiva solo son evidentes en la costa centroamericana.

Niña, when the Chocó jet is more intense, the net moisture transport from the Caribbean catchment area to that of the Pacific through the Western Mountain Range decreases. The most negative value for the balance in the Caribbean catchment area under neutral conditions is due to a greater moisture transport from the Venezuelan basin and South America, as well as to a lower exit through Central America.

The atmospheric balances under ENSO conditions are coherent with the salinity anomalies in the Pacific, but not so in the Caribbean. In the Pacific, during El Niño, when the balance is more positive, the salinity anomaly is negative, and, during La Niña, when the balance is less positive, the salinity anomaly is positive. In the Caribbean, the negative salinity anomalies are very pronounced during La Niña, but the atmospheric balance is less negative under neutral conditions. Moreover, during El Niño, when the balance indicates a higher water deficit, the positive salinity anomalies are only evident on the Central American coast.

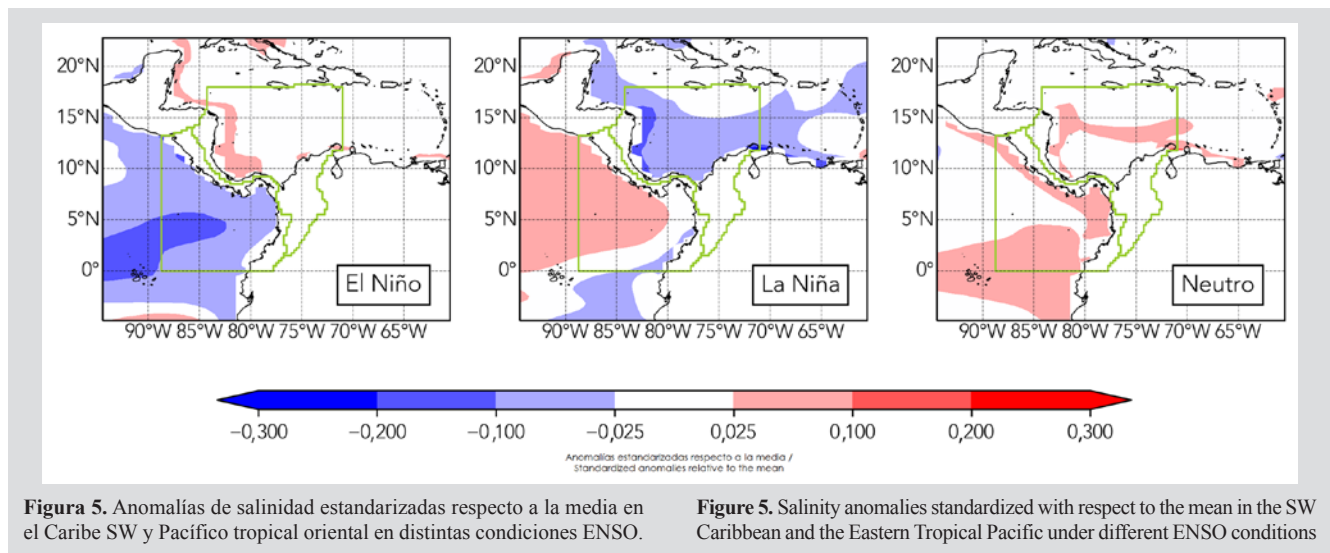


Figura 5. Anomalías de salinidad estandarizadas respecto a la media en el Caribe SW y Pacífico tropical oriental en distintas condiciones ENSO.

Figure 5. Salinity anomalies standardized with respect to the mean in the SW Caribbean and the Eastern Tropical Pacific under different ENSO conditions

DISCUSIÓN

Los chorros de bajo nivel en la región canalizan el transporte de humedad entre el Caribe, el Pacífico y el norte de Suramérica. La importancia del CLLJ y el ChJ como transportadores de humedad hacia Centroamérica y norte de Sudamérica, y su influencia en la precipitación, han sido reconocidas por diversos autores (Poveda *et al.*, 2006, 2014; Sakamoto *et al.*, 2012; Durán-Quesada *et al.*, 2017; Hoyos *et al.*, 2018). Por su parte, los chorros de Papagayo y Panamá están acoplados a las variaciones en los vientos alisios del Caribe que

DISCUSSION

The low-level jets in the region funnel the moisture transport between the Caribbean, the Pacific, and Northern South America. The importance of the CLLJ and the ChJ as transporters of moisture towards Central America and Northern South America, as well as their influence on precipitation, has been recognized by several authors (Poveda *et al.*, 2006, 2014; Sakamoto *et al.*, 2012; Durán-Quesada *et al.*, 2017; Hoyos *et al.*, 2018). For their part, the Papagayo and Panama jets are related to the variations in the

se canalizan hacia el Pacífico (Chelton *et al.*, 2000a, 2000b). Los resultados de los balances del transporte de humedad realizados en este estudio mostraron que efectivamente los núcleos de los chorros son sitios de alta concentración en el transporte de humedad en las fronteras, pero la máxima advección de humedad puede estar desplazada del núcleo de máxima velocidad del viento (como en los chorros Caribe y Papagayo, Figura 2). El transporte de humedad calculado es función de dos variables: la velocidad del viento y la humedad específica (Cuartas y Poveda, 2002). Aunque en los chorros la velocidad del viento siempre es máxima, puede haber zonas con mayor humedad fuera del núcleo. Esto explicaría el por qué en algunos casos los núcleos de velocidad del viento y de advección de humedad se encuentran desplazados. Resultados similares se han encontrado en otros chorros (Eiras-Barca *et al.*, 2017; Algarra *et al.*, 2019).

Los valores absolutos del transporte de humedad en los chorros fueron mayores que los de toda la frontera. Los transportes de humedad en los núcleos de los chorros respecto a las fronteras totales se presentan en la Tabla 6. En todos los casos hay sectores de las fronteras donde el transporte de humedad está en dirección contraria a la de los chorros dominantes, especialmente en las regiones altas de la atmósfera. Esta situación es especialmente marcada en el ChJ donde por encima de 700 hPa las velocidades del viento son contrarias al chorro, con magnitudes similares, a modo de un chorro en un nivel más alto. Esto explica el por qué, a pesar de que la dirección del chorro indica transporte de humedad hacia el continente, el neto de la frontera calculada es hacia el océano.

Tabla 6. Valores de transportes de humedad en los núcleos de los chorros comparados con las fronteras en las cuales se encuentran (el valor negativo en el ChJ indica que la dirección es contraria al valor medio en la frontera).

Chorro / Jet	Frontera / Boundary	Advección chorro / Jet advection (t/s)	Advección frontera / Boundary advection (t/s)
Caribe / Caribbean	(2) Cuenca de Venezuela / Venezuelan Basin	1,291	260
Papagayo y Panamá / Papagayo and Panama	(4) Centroamérica / Central America	1,180	320
Chocó	(5) Cordillera occidental de Colombia / Colombian Western Mountain Range	-350	47

De acuerdo con la Tabla 6, 91 % de la humedad transportada por el CLLJ es llevada hacia el Pacífico a través de los chorros centroamericanos (Papagayo y Panamá). Y el chorro del Chocó lleva a la vertiente Caribe un tercio de la humedad del CLLJ. Se ha reconocido que el CLLJ es no solamente una estructura portadora de humedad sino

trade winds of the Caribbean that are funneled towards the Pacific (Chelton *et al.*, 2000a, 2000b). The results obtained in this study regarding the moisture transport balances showed that the cores of the jets are places with a high concentration in the moisture transport at the boundaries, but the maximum moisture advection may be offset from the maximum wind speed core (as in the Caribbean and Papagayo jets, Figure 2). The calculated moisture transport is a function of two variables: wind speed and specific moisture (Cuartas and Poveda, 2002). Even though the wind speed is always maximal in the jets, there may be zones with higher moisture outside the core. This would explain why the wind speed and moisture advection cores are sometimes offset. Similar results have been found in other jets (Eiras-Barca *et al.*, 2017; Algarra *et al.*, 2019).

The absolute values for moisture transport in the jets were higher than those of the whole boundary. The moisture transports at the cores of the jets with respect to the total boundaries are presented in Table 6. In all cases, there are sectors of the boundaries where the moisture transport goes in the opposite direction to the dominant jets, especially in the higher regions of the atmosphere. This is especially pronounced in the ChJ, where, above 700 hPa, the wind speeds are opposite to the jet, with similar magnitudes, in the form of a jet at a higher level. This explains why, despite the fact that the direction of the subject indicates moisture transport towards the continent, the net value of the calculated boundary heads towards the ocean.

Table 6. Moisture transport values at the cores of the jets in comparison with the boundaries in which they are (the negative value for the ChJ indicates an opposite direction to the mean value of the boundary).

According to Table 6, 91 % of the moisture transported by the CLLJ is taken towards the Pacific by means of the Central American jets (Papagayo and Panama). Furthermore, the Chocó jet takes one third of the CLLJ's moisture towards the Caribbean catchment area. It has been recognized that the CLLJ is not only a moisture-bearing structure, but also a

también un mecanismo capaz de aumentar la evaporación y el gradiente de humedad (Amador, 2008; Durán-Quesada *et al.*, 2017) y que los chorros de Papagayo y Panamá canalizan el transporte de humedad desde el Caribe (Chelton *et al.*, 2000a, 2000b; Amador *et al.*, 2006). El ChJ, a su vez, está controlado por gradientes de presión y la fuerza de Coriolis (Amador *et al.*, 2006) y recibe humedad desde el Pacífico tropical norte y sur, así como desde el flanco oriental de los Andes tropicales y la cuenca amazónica (Hoyos *et al.*, 2018).

Los balances resultantes dependen de la altura de las fronteras para el cálculo de la advección de humedad. La altura seleccionada en este caso (entre 300 y 1000 hPa) contiene todos los chorros de bajo nivel que se presentan en el área. Aunque los chorros del Caribe, Panamá y Chocó tienen su núcleo en 950 hPa, ejercen influencia hasta 800 hPa, y el chorro de Papagayo tiene un núcleo a 800 hPa influyendo hasta 400 hPa (Figura 2). Otra característica importante de la altura seleccionada es que comprende la mayor parte de la troposfera, que es la capa donde se desarrollan todos los procesos meteorológicos y climáticos y por tanto ocurre todo el transporte de agua en la atmósfera. Así, aunque por debajo de 800 hPa el ChJ transporta humedad hacia el interior de Colombia, el efecto neto sobre toda la frontera de la vertiente Pacífico al occidente de Colombia hasta 300 hPa muestra que domina el transporte desde la vertiente Caribe. Es decir, el transporte de humedad en la troposfera superior de esta frontera hacia el océano es mayor que el transporte hacia el continente por debajo de 800 hPa (Figura 2d).

Diversos estudios han comparado la estacionalidad de los chorros del Caribe y Chocó, indicando que cuando uno se refuerza, el otro se debilita (Cook y Vizy, 2010; Morales *et al.*, 2017; Hoyos *et al.*, 2018). Aunque el transporte de humedad por el ChJ es relativamente pequeño comparado con el del CLLJ, su estacionalidad es un forzamiento clave del ciclo anual de la precipitación de Centroamérica (Durán-Quesada *et al.*, 2017) y norte de Suramérica (Poveda y Mesa, 1999). En la vertiente Caribe, la variación anual del balance neto de humedad muestra que esta pierde (gana) más humedad en DEF (SON). Mientras que en la vertiente Pacífico, la máxima y mínima ganancia de humedad ocurre en JJA y SON, respectivamente. De esta manera, no ocurre que cuando el Caribe pierde más humedad, el Pacífico gane más, y viceversa. En DEF, la mayor salida de la vertiente Caribe es hacia la vertiente Pacífico, pero esta última exporta más humedad hacia el Océano Pacífico abierto. En JJA la vertiente Pacífico gana más humedad que en otros trimestres, mientras que la vertiente Caribe también gana humedad. En esta época

mechanism capable of increasing evaporation and the moisture gradient (Amador, 2008; Durán-Quesada *et al.*, 2017), and that the Papagayo and Panama jets funnel the moisture transport from the Caribbean (Chelton *et al.*, 2000a, 2000b; Amador *et al.*, 2006). The ChJ, in turn, is controlled by pressure gradients and the Coriolis force (Amador *et al.*, 2006), and it receives moisture from the Northern and Southern Tropical Pacific, as well as from the eastern flank of the tropical Andes and the Amazon basin (Hoyos *et al.*, 2018).

The resulting balances depend on the altitude of the boundaries in order to calculate the moisture advection. In this case, the selected altitude (between 300 and 1000 hPa) contains all the low-level jets occurring in the area. Even though the cores of the Caribbean, Panama, and Chocó jets are at 950 hPa, they exert an influence down to 800 hPa. The Papagayo jet has a core at 800 hPa, with an influence reaching 400 hPa (Figure 2). Another important characteristic of the selected altitude is that it comprises most of the troposphere, which is the layer where all meteorological and climatic processes take place, hence including the entirety of the water transport in the atmosphere. Thus, even though the ChJ transports moisture below 800 hPa towards the interior of Colombia, the Pacific catchment area's net effect down to 300 hPa on the whole boundary west of Colombia shows that it dominates the transport from the Caribbean catchment area. That is to say that the moisture transport in the upper troposphere from this boundary towards the ocean is higher than the transport towards the continent below 800 hPa (Figure 2d).

Several studies have compared the seasonality of the Caribbean and Chocó Jets, indicating that, when one is reinforced, the other one weakens (Cook and Vizy, 2010; Morales *et al.*, 2017; Hoyos *et al.*, 2018). Although the moisture transported by the ChJ is relatively low when compared to that of the CLLJ, its seasonality is a key forcing of the annual precipitation cycle in Central America (Durán-Quesada *et al.*, 2017) and Northern South America (Poveda and Mesa, 1999). The annual variation in the net moisture balance shows that the Caribbean catchment area loses (gains) more moisture in DEF (SON), whereas, in the Pacific catchment area, the maximum and minimum moisture gains occur in JJA and SON, respectively. Thus, it does not happen that, when the Caribbean loses more moisture, the Pacific gains more, and *vice versa*. In DEF, the higher exit of water from the Caribbean catchment area heads towards the Pacific catchment area, but the latter exports more moisture towards the open Pacific Ocean. In JJA, the Pacific catchment area gains more moisture than in other quarters, while the

la vertiente Caribe recibe importantes aportes de agua desde la cuenca Venezuela y Suramérica. En SON, cuando la ITCZ está en su posición más al norte, el ChJ es máximo y el CLLJ mínimo (Morales *et al.*, 2021), la vertiente Caribe gana más humedad y la vertiente Pacífico gana menos, esto se explica porque hay un menor transporte de humedad desde el Caribe al Pacífico y el Pacífico está transportando más humedad hacia el continente al nivel del ChJ.

Los trabajos de transporte de humedad en la región han considerado alturas cercanas a los núcleos de los chorros, por lo que las climatologías que ellos presentan no son del todo comparables con los resultados aquí presentados. Por ejemplo, Cook y Víz (2010) afirman que entre mayo y septiembre la humedad del Caribe es llevada hacia Centroamérica y el Pacífico, mientras que entre octubre y abril se transporta hacia el norte (C. Caimán). En los balances aquí presentados, el mayor transporte de humedad de la vertiente Caribe hacia Centroamérica y el Pacífico es en DEF y hacia la cuenca Caimán es en JJA. Por otro lado, Hoyos *et al.* (2018) indican que en JJA la región Andina muestra divergencia de humedad y en SON convergencia, debida a la mayor y menor ganancia de humedad en la baja atmósfera desde el océano Pacífico, lo que coincide con los resultados en la frontera de la cordillera occidental, que muestra un paso de humedad mayor por esta frontera hacia el Pacífico en JJA que en SON.

En los balances calculados, el resultado neto en la vertiente Caribe es negativo, mientras que el de la vertiente Pacífico es positivo. Esto indica que, en condiciones medias, la cuenca Colombia aumenta la salinidad superficial del mar, mientras que en la cuenca de Panamá en el Pacífico disminuye. La salinidad es un buen indicador de las condiciones de precipitación y evaporación dentro de una cuenca oceánica (Delcroix y Hénin, 1999). Efectivamente, las condiciones medias de salinidad en estas cuencas (Figura 3) son mayores para el Caribe que para el Pacífico. En el ciclo anual, mientras que en la vertiente Caribe el balance neto de transporte de humedad es negativo en la primera parte del año y positivo en la segunda, en la vertiente Pacífico el balance neto es siempre positivo. En términos de la salinidad superficial del mar, estos resultados indicarían que la cuenca Colombia alterna entre ganancias (pérdidas) de agua dulce durante la primera (segunda) parte del año, en tanto que la vertiente Pacífico gana agua dulce durante todo el año. Los resultados de las anomalías estacionales de salinidad encontrados en este trabajo son comparables con los presentados por Beier *et al.* (2017) para el Caribe y Fiedler y Talley (2008) y Alory *et al.* (2012) para el Pacífico. Pero claramente la salinidad

Caribbean catchment area also gains moisture. During this time, the Caribbean catchment area receives important water contributions from the Venezuelan basin and South America. In SON, when the ITCZ is in its northernmost position, the ChJ is maximal and the CLLJ minimal (Morales *et al.*, 2021), the Caribbean catchment area gains more moisture, and the Pacific catchment area gains less. This is explained by the fact that there is a lower moisture transport from the Caribbean to the Pacific, and the Pacific is transporting more moisture towards the continent at the level of the ChJ.

The works on moisture transport in the region have considered altitudes close to the cores of the jets, which is why the weather conditions exhibited by them are not fully comparable to the results presented herein. For example, Cook and Víz (2010) state that, between May and September, the moisture of the Caribbean is taken towards Central America and the Pacific, while, between October and April, it is transported towards the north (Caimán B.). In the balances presented herein, the Caribbean catchment area's highest moisture transport towards Central America and the Pacific takes place in DEF, and that towards the Caimán basin occurs in JJA. On the other hand, Hoyos *et al.* (2018) indicate that, in JJA, the Andean region shows moisture divergence, as well as convergence in SON, due to the higher and lower moisture gains from the Pacific Ocean in the lower atmosphere, which coincides with the results for the Western Mountain Range, showing a higher moisture passing through this boundary towards the Pacific in JJA when compared to SON.

As for the calculated balances, the net result for the Caribbean catchment area is negative, whereas that of the Pacific catchment area is positive. This indicates that, under average conditions, the Colombian basin increases the sea surface salinity, which decreases in the Panama basin in the Pacific. Salinity is a good indicator of the precipitation and evaporation conditions of an oceanic basin (Delcroix and Hénin, 1999). Indeed, the average salinity conditions in these basins (Figure 3) are higher for the Caribbean than for the Pacific. In the annual cycle, while the Caribbean catchment area's net moisture transport balance is negative during the first part of the year and positive during the second one, in the Pacific catchment area, the net balance is always positive. In terms of the sea surface salinity, these results would indicate that the Colombian basin alternates between freshwater gains (losses) during the first (second) part of the year, while the Pacific catchment area gains freshwater throughout the year. The results found in this work regarding the seasonal salinity anomalies are comparable to those presented by Beier *et al.*,

estacional de estas dos cuencas no sigue siempre los balances del transporte de humedad atmosférico. Esto es debido a que las cuencas no están cerradas y la salinidad superficial está influenciada por la atmósfera, pero también por la advección de agua en la circulación.

Para el caso del Caribe, las anomalías más bajas de salinidad se presentan en SON, cuando el balance atmosférico tiene su valor máximo positivo, mostrando una coherencia con la atmósfera. Pero las anomalías más altas de salinidad se presentan en MAM, mientras el balance más negativo del transporte atmosférico de humedad se presenta en DEF. En el mapa de anomalías de salinidad durante MAM se ve que la máxima anomalía proviene del Caribe oriental. Así que posiblemente lo que se está presentando en los resultados es el efecto de agua con mayor salinidad traída en la corriente Caribe. De acuerdo con Yoo and Carton (1990) y Hu *et al.* (2004) la masa de agua influenciada por el Amazonas y el Orinoco que penetra a la cuenca Caribe, tiene menor aporte de agua dulce entre noviembre y abril.

Para el caso del Pacífico, las anomalías más positivas de salinidad se presentan en MAM, cuando el balance atmosférico tiene valores cercanos al mínimo positivo. Pero en SON, cuando precisamente se produce el mínimo positivo, es cuando se presentan las anomalías más negativas de salinidad. Tanto en MAM como en SON las anomalías más fuertes de salinidad se dan cerca de la costa. Sin embargo, en JJA, cuando la ganancia de humedad atmosférica es mayor, se ve una anomalía negativa de salinidad en toda la cuenca, que indica una respuesta coherente del océano a la atmósfera. Las fuertes anomalías negativas de salinidad en SON cerca de la costa deben ser producto de las fuertes lluvias locales en el flanco occidental de la cordillera occidental con un ChJ más intenso.

Las variables hidrometeorológicas involucradas en los balances tienen alta correlación con el ENSO. La intensificación del CLLJ durante eventos El Niño ha sido ampliamente reconocida (e.g. Amador *et al.*, 2006; Hoyos *et al.*, 2019; Morales *et al.*, 2020). De acuerdo con Durán-Quesada *et al.* (2017), la intensificación del CLLJ bajo condiciones El Niño aumenta el transporte de humedad y contribuye al aumento de la inestabilidad atmosférica. Adicionalmente, en condiciones La Niña aumenta el transporte de humedad en el ChJ (e.g. Amador *et al.*, 2006; Sakamoto *et al.*, 2011; Morales *et al.*, 2020). En función de esta relación, este trabajo se basó en la hipótesis de que los balances atmosféricos en las dos vertientes tendrían igualmente alta correlación con el ENSO. Sin embargo, los resultados

(2017) for the Caribbean and by Fiedler and Talley (2008) and Alory *et al.*, (2012) for the Pacific. However, it is clear that the seasonal salinity of these two basins does not always follow the atmospheric moisture transport balances. This is due to the fact that the basins are not closed and the surface salinity is influenced by the atmosphere, as well as by the advection of water during circulation.

For the case of the Caribbean, the lowest salinity anomalies occur in SON, when the atmospheric balance reaches its maximum positive balance, showing coherence with the atmosphere. However, the highest salinity anomalies take place in MAM, while the most negative atmospheric moisture transport balance occurs in DEF. In the salinity anomalies map for MAM, it is observed that the highest anomaly stems from the eastern Caribbean. Thus, what likely appears in the results is the effect of higher-salinity water brought in the Caribbean current. According to Yoo and Carton (1990) and Hu *et al.* (2004), the water mass influenced by the Amazon and the Orinoco Rivers which penetrates the Caribbean basin reports less freshwater contributions between November and April.

In the case of the Pacific, the most positive salinity anomalies occur in MAM, when the atmospheric balance shows values close to the positive minimum. However, it is in SON, precisely when the positive minimum occurs, that the most negative salinity anomalies take place. Both in MAM and SON, the strongest salinity anomalies occur near the coast. Nevertheless, in JJA, when the atmospheric moisture gains are higher, a negative salinity anomaly is observed in the whole basin, which indicates a coherent response by the ocean to the atmosphere. The strong negative salinity anomalies that occur near the coast in SON must be a product of the strong local rains in the western flank of the Western Mountain Range, with a more intense ChJ.

The hydrometeorological variables involved in the balances are highly correlated with the ENSO. The intensification of the CLLJ during El Niño events has been widely recognized (e.g., Amador *et al.*, 2006; Hoyos *et al.*, 2019; Morales *et al.*, 2020). According to Durán-Quesada *et al.* (2017), the intensification of the CLLJ under El Niño conditions increases the moisture transport and contributes to an increment in atmospheric instability. Additionally, under La Niña conditions, the moisture transport in the ChJ increases (e.g., Amador *et al.*, 2006; Sakamoto *et al.*, 2011; Morales *et al.*, 2020). Given this relationship, this work was based on the hypothesis that the atmospheric balances in the two catchment areas are also highly correlated with the ENSO. However, the results showed the opposite. In both catchment

mostraron lo contrario. En ambas vertientes, los balances y sus componentes principales tuvieron una correlación baja con el ONI. Esto se puede explicar, en primera instancia, por el efecto de agregación espaciotemporal, donde distintas manifestaciones localizadas pueden contrarrestarse unas con otras en el periodo de tiempo analizado. No obstante, la explicación física merece un estudio más detallado.

La salinidad en el Caribe bajo condiciones El Niño muestra anomalías positivas de salinidad cerca de la costa centroamericana. Durante condiciones La Niña hay anomalías negativas muy marcadas en toda la cuenca. En el Pacífico se presentan anomalías positivas de salinidad en condiciones El Niño y negativas en La Niña. Durante La Niña, las anomalías positivas se presentan alejadas de la costa, mientras que cerca de la costa se ven anomalías negativas. A pesar de que los balances atmosféricos no se encontraron correlacionados con el ENSO, sí se observan respuestas claras de la salinidad, especialmente en el Pacífico. Esto indicaría que el papel de la advección de salinidad por las corrientes marinas es muy importante.

Así, la anomalía positiva de salinidad alejada de la costa durante La Niña en el Pacífico puede ser explicada por aguas más saladas en el Pacífico central debido a evaporación y surgencias. Las anomalías negativas cerca de la costa en la misma condición se explicarían por la retención de humedad del ChJ por parte de la cordillera occidental y alta precipitación en el flanco occidental de esta hacia la costa. A su vez, la anomalía negativa de salinidad durante El Niño en la cuenca Pacífico provendría de agua menos salada del Pacífico Central. En el caso del Caribe, las anomalías de salinidad negativa durante La Niña pueden ser aumentadas por flujos de agua dulce desde el Orinoco y Amazonas.

Hoyos *et al.* (2019) afirman que el ENSO tiene efectos asimétricos sobre la hidroclimatología del norte de Suramérica, es decir, que los efectos de El Niño no necesariamente son opuestos a los de La Niña, y que esta diferencia se acentúa cuando se tienen en cuenta los tipos de ENSO: Canónico y Modoki. Al respecto, Serna *et al.* (2018) indican que el impacto durante los eventos El Niño Modoki es menor que durante los eventos El Niño Canónico. Para este trabajo, no se calcularon las diferencias de los balances entre los eventos El Niño Canónico y Modoki y su relación con las anomalías de salinidad, ya que en el periodo de análisis no se presentaron suficientes casos para una muestra representativa. Un alcance futuro al respecto sería la estimación de los flujos de humedad entre las tres regiones considerando los distintos tipos de eventos ENSO.

areas, the balances and their principal components showed a low correlation with the ONI. This could be first explained by the effect of spatial-temporal aggregation, where different, localized manifestations may counter each other during the analyzed period of time. Nevertheless, the physical explanation warrants a more detailed study.

Salinity in the Caribbean under El Niño conditions shows positive salinity anomalies near the Central American coast. Under La Niña conditions, there are very strong negative anomalies across the basin. In the Pacific, there are positive salinity anomalies under El Niño conditions and negative anomalies during La Niña, when positive anomalies occur far from the coast while negative anomalies are observed close to it. Despite the fact that the atmospheric balances were not found to be correlated with ENSO, clear responses are observed on the part of salinity, especially in the Pacific. This would indicate that the role of salinity advection through the currents is very important.

Thus, the fact that a positive salinity anomaly occurs far from the coast in the Pacific during La Niña may be explained by saltier waters in the Central Pacific, due to evaporation and upwellings. The negative anomalies near the coast under the same conditions would be explained by the retention of moisture in the ChJ by the Western Mountain Range and the high precipitation in its western flank towards the coast. In turn, the negative salinity anomaly during El Niño in the Pacific basin would stem from less salty water in the Central Pacific. In the case of the Caribbean, the negative salinity anomalies during La Niña may be increased by freshwater flows from the Orinoco and the Amazon Rivers.

Hoyos *et al.* (2019) state that the ENSO has asymmetrical effects on the hydroclimatology of Northern South America. That is to say that the effects of El Niño are not necessarily opposite to those of La Niña, and that this difference increases when considering the types of ENSO: Canonical and Modoki. In this regard, Serna *et al.* (2018) indicate that the impact during Modoki El Niño events is lower than that during Canonical El Niño events. This work did not calculate the balance differences between Canonical and Modoki El Niño events and their relation to salinity anomalies, since, in the period analyzed, there were not enough cases for a representative sample. A future work in this regard would be the estimation of the moisture flows between the three regions, considering the different types of ENSO events.

CONCLUSIONES

Los resultados de los balances del transporte de humedad realizados en este estudio confirman que los núcleos de los chorros son sitios de altos transportes de humedad en las fronteras. No obstante, la máxima advección de humedad puede estar desplazada del núcleo de máxima velocidad del viento, como en los chorros Caribe y Papagayo, como resultado de variaciones en la concentración de la humedad en la atmósfera.

El transporte de humedad al interior de los núcleos de los chorros no representa una fracción del transporte de humedad sobre la pared vertical en toda la atmósfera. Incluso el transporte neto sobre la misma puede ocurrir en sentido contrario al del chorro, como es el caso del ChJ. Esto es debido a que hay transporte de humedad contrario a los chorros en regiones altas de la atmósfera.

El análisis del transporte de humedad en el núcleo de las corrientes en chorro muestra que la mayor parte de la humedad transportada por el CLLJ es llevada hacia el Pacífico a través de los chorros centroamericanos (Papagayo y Panamá) y el ChJ lleva a la vertiente Caribe un tercio de la humedad del CLLJ. El paso de humedad desde la vertiente Caribe hacia el Pacífico no se limita a los chorros centroamericanos de bajo nivel, existiendo un importante transporte por la frontera de la cordillera occidental colombiana en la alta atmósfera.

La altura seleccionada en este caso (entre 300 y 1000 hPa) contiene todos los chorros de bajo nivel que se presentan en el área. No obstante, la altura sobre la que cada corriente ejerce influencia sobre el transporte de humedad es distinta: los chorros del Caribe, Panamá y Chocó tienen su núcleo en 950 hPa y ejercen influencia hasta 800 hPa, mientras que el chorro de Papagayo tiene un núcleo en 800 hPa influyendo hasta 400 hPa.

En la vertiente Caribe, la variación anual del balance neto de humedad muestra que esta pierde (gana) más humedad en DEF (SON). Mientras que en la vertiente Pacífico, la máxima y mínima ganancia de humedad ocurre en JJA y SON, respectivamente. No ocurre que cuando el Caribe pierde más humedad, el Pacífico gane más, y viceversa, debido a las interacciones con otras fronteras. Estos resultados son sensibles a la selección de la altura de las fronteras que delimitan la región, por tanto, no son comparables con resultados de otros autores que han trabajado únicamente la baja atmósfera.

En los balances calculados, el resultado neto en la vertiente Caribe es negativo, mientras que el de la vertiente Pacífico es positivo. Esto indica que, en condiciones medias, la cuenca Colombia aumenta la salinidad superficial del mar,

CONCLUSIONS

The results obtained in this study regarding the moisture transport balances confirm that the cores of the jets are places with high moisture transports at the boundaries. Nevertheless, the maximum moisture advection may be offset from the maximum wind speed core, as in the Caribbean and Papagayo jets, as a result of variations in the concentration of moisture in the atmosphere.

The transport of moisture within the cores of the jets does not represent a fraction of the moisture transport over the vertical wall in the entire atmosphere. Moreover, the net transport over it may occur opposite to the jet, as is the case of the ChJ. This is due to the fact that there is a moisture transport opposite to the jets in high regions of the atmosphere.

The analysis performed on the moisture transport at the cores of the jet currents shows that most of the moisture transported by the CLLJ is taken towards the Pacific via the Central American jets (Papagayo and Panama), and that the ChJ takes a third of the CLLJ's moisture towards the Caribbean catchment area. The passage of moisture from the Caribbean catchment area to the Pacific is not limited to the Central American low-level jets, as there is a significant transport through the Colombian Western Mountain Range boundary in the high atmosphere.

The altitude selected in this case (between 300 and 1000 hPa) contains all the low-level jets that occur in the area. Nevertheless, each current exerts an influence on the moisture transport at different altitudes: the Caribbean, Panama, and Chocó jets have cores at 950 hPa and their influence reaches 800 hPa, while the Papagayo jet's core is at 800 hPa, with an influence reaching 400 hPa.

The annual variation in the net moisture balance shows that the Caribbean catchment area loses (gains) more moisture in DEF (SON). Meanwhile, in the Pacific catchment area, the maximum and minimum moisture gains occur in JJA and SON, respectively. It does not happen that, when the Caribbean loses more moisture, the Pacific gains more, and *vice versa*, given the interactions with other boundaries. These results are sensitive to the selected altitude of the boundaries delimiting the region. Hence, they are not comparable to the results of other authors who have only worked with the lower atmosphere.

In the calculated balances, the net result for the Caribbean catchment area is negative, whereas that of the Pacific catchment area is positive. This indicates that, under average conditions, the Colombian basin increases the sea



mientras que en la cuenca de Panamá en el Pacífico disminuye, lo cual se representa en las condiciones medias de salinidad de las dos cuencas oceánicas en la región de análisis.

La salinidad estacional de las cuencas de Colombia (Caribe) y Panamá (Pacífico) no siempre responde directamente a los balances estacionales del transporte de humedad atmosférico. En el Caribe, en SON las más bajas salinidades superficiales concuerdan con los balances atmosféricos más positivos, pero en MAM las más altas salinidades superficiales no coinciden con los balances atmosféricos más negativos. En el Pacífico, las máximas salinidades en MAM coinciden con el valor más bajo del balance positivo, pero las mínimas salinidades en SON no coinciden con el valor más alto del balance positivo. En el caso del Caribe la respuesta en MAM se explica por advección de aguas más saladas desde el Atlántico y en el caso del Pacífico en SON por el efecto de las lluvias que existen en el flanco occidental de la cordillera occidental.

A pesar de que se ha reconocido que las variables hidroclimatológicas en la región están altamente relacionadas con el ENSO, los balances del transporte de humedad en las dos vertientes y sus dos componentes principales tuvieron correlaciones bajas con el ONI. Esto podría explicarse por un efecto de agregación espaciotemporal, pero merece un estudio más detallado. De esta manera, la relación de la salinidad en las dos cuencas oceánicas colombianas con el ENSO parece ser mejor explicada por la advección de aguas superficiales que por los balances atmosféricos.

surface salinity, which decreases in the Panama basin in the Pacific. This is reflected in the mean salinity conditions of both oceanic basins in the analyzed region.

The seasonal salinity of the Colombian (Caribbean) and Panama (Pacific) basins does not always directly respond to the seasonal atmospheric moisture transport balances. In the Caribbean, during SON, the lower surface salinities agree with the more positive atmospheric balances. However, during MAM, the higher surface salinities do not agree with the more negative balances. In the Pacific, the maximum salinities in MAM coincide with the lowest positive balance value, but the minimum salinities in SON do not coincide the highest positive balance value. In the case of the Caribbean, the response in MAM is explained by the advection of saltier waters from the Atlantic. The case of the Pacific during SON is due to the rains in the western flank of the Western Mountain Range.

Even though it has been recognized that the hydroclimatological variables of the region are highly related to the ENSO, the moisture transport balances in the two catchment areas and their two principal components showed low correlations with the ONI. This could be explained by a spatial-temporal aggregation effect, but it requires a more detailed study. Thus, the relationship between salinity in the two Colombian oceanic basins and the ENSO seems to be better explained by the advection of surface waters than by atmospheric balances.

BIBLIOGRAFÍA / LITERATURE CITED

- Algarra, I., J. Eiras-Barca, G. Míguez-Macho, R. Nieto and L. Gimeno. 2019. On the assessment of the moisture transport by the Great Plains low-level jet. *Earth Syst. Dyn.*, 10, 107-119. doi:<https://doi.org/10.5194/esd-10-107-2019>, 2019
- Alory, G., C. Maes, T. Delcroix, N. Reul and S. Illig. 2012. Seasonal dynamics of sea surface salinity off Panama: the Far Eastern Pacific Fresh Pool. *JGR.*, 117. doi:<https://doi.org/10.1029/2011JC007802>, 2012
- Amador, J. 2008. The Intra-Americas Sea low-level jet: overview and future research. *Ann. New York Acad. Sci.*, 1146, 153-188. doi:<https://doi.org/10.1196/annals.1446.012>, 2008
- Amador, J., E. Alfaro, O. Lizajo and V. Magaña, 2006. Atmospheric forcing of the eastern tropical Pacific: a review. *Prog. Oceanogr.*, 69, 101-142. doi:<https://doi.org/10.1016/j.pocean.2006.03.007>, 2006
- Behringer, D. and Y. Xue. 2004. Evaluation of the global ocean data assimilation system at NCEP: The Pacific Ocean. Eighth Symposium on Integrated Observing and Assimilation Systems for Atmosphere, Oceans, and Land Surface. AMS 84th Annual Meeting, Washington State Convention and Trade Center, (págs. 11-15). Seattle, WA.
- Beier, E., G. Bernal, M. Ruiz-Ochoa and E.D. Barton. 2017. Freshwater exchanges and surface salinity in the Colombian basin, Caribbean Sea. *PLOS ONE*, 12. doi:<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0182116>, 2004
- Benway, H. and A. Mix. 2004. Oxygen isotopes, upper-ocean salinity and precipitation sources in the eastern tropical Pacific. *EPSL.*, 224, 493-507. doi:<https://doi.org/10.1016/j.epsl.2004.05.014>, 2004
- Chelton, D., M. Freilich and S. Esbensen. 2000a. Satellite Observations of the Wind Jets off the Pacific Coast of Central America. Part I: Case Studies and Statistical Characteristics. *MWR*, 128, 1993-2018. doi:[https://doi.org/10.1175/1520-0493\(2000\)128<1993:SOOTWJ>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1175/1520-0493(2000)128<1993:SOOTWJ>2.0.CO;2), 2000
- Chelton, D., M. Freilich and S. Esbensen. 2000b. Satellite Observations of the Wind Jets off the Pacific Coast of Central America. Part II: Regional Relationships and Dynamical Considerations. *MWR*, 128, 2019-2043. doi:[https://doi.org/10.1175/1520-0493\(2000\)128<2019:SOOTWJ>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1175/1520-0493(2000)128<2019:SOOTWJ>2.0.CO;2), 2000

- Cook, K. and E. Vizy. 2010. Hydrodynamics of the Caribbean Low-Level Jet and its Relationship to Precipitation. *JCLI*, 23, 1477-1494. doi:<https://doi.org/10.1175/2009JCLI3210.1>, 2010
- Copernicus Climate Change Service (C3S). 2017. ERA5: Fifth generation of ECMWF atmospheric reanalyses of the global climate. Copernicus Climate Change Service Climate Data Store (CDS). Obtenido de <https://www.ecmwf.int/en/forecasts/dataset/ecmwf-reanalysis-v5>, 2017
- Cuartas, L. A. y G. Poveda. 2002. Balance atmosférico de humedad y estimación de la precipitación reciclada en Colombia según el Reanálisis NCEP/NCAR. *Meteorol. Colomb.*, 57-65. Obtenido de <https://repositorio.unal.edu.co/handle/unal/7936>, 2002
- Delcroix, T. and C. Hénin. 1999. Seasonal and interannual variations of sea surface salinity in the Tropical Pacific Ocean. *JGR*, 96, 135-150. doi:<https://doi.org/10.1029/91JC02124>, 1999
- Durán-Quesada, A. M., L. Gimeno and J.A Amador-Astúa. 2017. Role of moisture transport for Central American precipitation. *Earth Syst. Dyn.*, 8, 147-161. doi:<https://doi.org/10.5194/esd-2016-66>, 2017
- Eiras-Barca, J., F. Domínguez, H. Hu, D. Garaboa-Paz and G. Miguez-Macho, G. 2017. Evaluation of the Moisture Sources in two Extreme Landfalling Atmospheric River Events using an Eulerian WRF-Tracers tool. *Earth Syst. Dyn.*, 8, 1247-1261. doi:<https://doi.org/10.5194/esd-8-1247-2017>, 2017
- Fiedler, P. and L. Talley. 2008. Hydrography of the eastern tropical Pacific: A review. *Prog. Oceanogr.*, 69, 143-180. doi:<https://doi.org/10.1016/j.pocean.2006.03.008>, 2008.
- Hersbach, H., B. Bell, P. Berrisfor, S. Hiraha, A. Horányi, J. Muñoz-Sabater and J-N. Thépaut. 2020. The ERA5 global reanalysis. *Q. J. R. Meteorol. Soc.*
- Hoyos, I. A. Martínez, F. Domínguez and R. Nieto. 2018. Moisture origin and transport processes in Colombia, northern South America. *Clim. Dyn.*, 50. doi:<https://doi.org/10.1007/s00382-017-3653-6>, 2018.
- Hoyos, I., J. Cañón-Barriga, F. Arenas-Suárez, F. Domínguez and B-A. Rodríguez. 2019. Variability of regional atmospheric moisture over Northern South America: patterns and underlying phenomena. *Clim. Dyn.*, 52, 893-911. doi:<https://doi.org/10.1007/s00382-018-4172-9>, 2019.
- Hu, C., E. Montgomery, R.W. Schmitt and F. Müller-Karger. 2004. The dispersal of the Amazon and Orinoco River water in the tropical Atlantic and Caribbean Sea: Observation from space and S-PALACE floats. *Deep-sea Res.*, 51, 1151-1171. doi:<https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2004.04.001>, 2004.
- Kessler, W. 2006. The circulation of the eastern tropical Pacific: A review. *Prog. Oceanogr.*, 69, 181-217. doi:<https://doi.org/10.1016/j.pocean.2006.03.009>, 2006.
- Martins, M. S. and D. Stammer. 2015. Pacific Ocean surface freshwater variability underneath the double ITCZ as seen by satellite sea surface salinity retrievals. *JGR*, 120, 5870-5885. doi:<https://doi.org/10.1002/2015JC010895>, 2015.
- Morales, J., P. Arias and A. Martínez. 2017. Role of the Caribbean low-level jet and the Choco jet in the patterns of atmospheric moisture transport towards Central America. *CHyCle-2017*. doi:<https://doi.org/10.3390/CHyCle-2017-04861>, 2017.
- Morales, J., P. Arias, A. Martínez and A. Durán-Quesada. 2020. The role of low-level circulation on water vapour transport to central and northern South America: Insights from a 2D Lagrangian approach. *Int. J. Climatol.*, 41, E2801-E2819. doi:<https://doi.org/10.1002/joc.6873>, 2020.
- Poveda, G. y O. Mesa. 1999. La Corriente de Chorro Superficial del Oeste (“del CHOCÓ”) y otras dos corrientes de chorro atmosféricas sobre Colombia: Climatología y Variabilidad durante las fases del ENSO. *Revista Acad. Colomb. Ci. Exact.*, 23, 517-528, 1999.
- Poveda, G. and O. Mesa. 2000. On the existence of Lloró (the rainiest locality on earth): Enhanced Ocean-land-atmosphere interaction by a low-level jet. *Geophys. Res. Lett.*, 27, 1675-1678. doi:<https://doi.org/10.1029/1999GL006091> doi:<https://doi.org/10.1002/2013WR014087>, 2000.
- Poveda, G., P. Waylen and R. Pulwarty. 2006. Annual and inter-annual variability of the present climate in northern South America and southern Mesoamerica. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.*, 234, 3-27. doi:<https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2005.10.031>, 2006.
- Poveda, G., L. Jaramillo-Moreno and L.F. Vallejo. 2014. Seasonal Precipitation Patterns Along Pathways of South American Low-Level Jets and Aerial Rivers. *Water Resour. Res.*, 16, 1-21, 2014.
- Rahmstorf, S. 1996. On the freshwater forcing and transport of the Atlantic thermohaline circulation. *Clim. Dyn.*, 12, 799-811. doi:<https://doi.org/10.1007/s003820050144>, 1996.
- Sakamoto, M. S., T. Ambrizzi and G. Poveda. 2012. Moisture Sources and Life Cycle of Convective Systems over Western Colombia. *Adv. Meteorol.*, 2011. doi:<https://doi.org/10.1155/2011/890759>, 2012.
- Schumacher, D., J. Keune and D. Miralles. 2020. Atmospheric heat and moisture transport to energy- and water-limited ecosystems. *Ann. New York Acad. Sci.*, 123-138. doi:[10.1111/nyas.14357](https://doi.org/10.1111/nyas.14357), 2020.
- Serna, L. M., P. Arias y S. Vieira. 2018. Las corrientes superficiales de chorro del Chocó y el Caribe durante los eventos de El Niño y El Niño Modoki. *Revista Acad. Colomb. Ci. Exact.*, 42, 410-421. doi:<https://doi.org/10.18257/raccefyn.705>, 2018
- Yoo, J.-M., J. Carton. 1990. Annual and Interannual Variation of the Freshwater Budget in the Tropical Atlantic Ocean and the Caribbean Sea. *JPO*, 831-845. doi:[https://doi.org/10.1175/1520-0485\(1990\)020%3C0831:AAIVOT%3E2.0.CO;2](https://doi.org/10.1175/1520-0485(1990)020%3C0831:AAIVOT%3E2.0.CO;2), 1990.
- Zaucker, F., T.F. Stocker, and B. Wallace. 1994. Atmospheric freshwater fluxes and their effect on the global thermohaline circulation. *JGR.*, 99, 12443-12457. doi:<https://doi.org/10.1029/94JC00526>, 1994.



Morfodinámica de una playa tropical macromareal: La Bocana, costa Pacífica de Colombia

Morphodynamics of a macro-tidal tropical beach: La Bocana, Pacific coast of Colombia

Oswaldo Coca y Constanza Ricaurte-Villota*

0000-0002-3987-4376

0000-0003-1554-4994

Programa de Geociencias Marinas y Costeras, Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras "José Benito Vives de Andrés" (Invemar), Playa Salguero, Santa Marta, Colombia. constanza.ricaurte@invemar.org.co*

* Autor de correspondencia / Corresponding author

RESUMEN

Este estudio analiza la morfodinámica de la playa La Bocana en el Pacífico tropical colombiano, en un régimen macromareal. Los datos se tomaron con un sistema de posicionamiento global diferencial para generar modelos digitales de elevación y perfiles de playa entre 2014 y 2019. Posteriormente, se realizó una clasificación morfodinámica utilizando los parámetros de velocidad de caída adimensional y amplitud relativa de las mareas. Los resultados indican que los tipos de playa predominantes fueron dominados y modificados por la marea tipo disipativas (modificadas por mareas, dominadas por mareas y erosivas) e intermedias (modificadas por mareas y no erosivas). Se observaron perfiles reflectantes frente a la playa (época erosiva) en 2014 y 2015. A pesar de que la playa estudiada se localiza en el trópico, los resultados no difieren con los propuestos para playas de latitudes medias. Los resultados sugieren el dominio del rango mareal en la determinación de los estados morfodinámicos de la playa. Este estudio muestra que la playa La Bocana tiene diferentes estados morfodinámicos espacio-temporales, es decir que no existe un único estado de playa representativo. Seis años de datos muestran variaciones intranuales (estacionales) o bajo ciertas condiciones ambientales, las cuales cambian significativamente las playas.

PALABRAS CLAVE: morfología de playa, erosión costera, oleaje, mareas, clasificación morfológica.

ABSTRACT

This study analyzes the morphodynamics of La Bocana beach in the tropical Colombian Pacific, in a macro-tidal regime. The data were taken with a differential global positioning system to generate digital elevation models and beach profiles between 2014 and 2019. Subsequently, a morphodynamic classification was performed using the parameters of dimensionless fall speed and relative amplitude of the tides. The results indicated that the predominant beach types were dominated and modified by the tide: dissipative type (modified by tides, dominated by tides and erosive) and intermediate (modified by tides and non-erosive). Reflective profiles were observed in front of the beach (erosive season) in 2014 and 2015. Although the studied beach is located in the tropics, the results do not differ from those proposed for mid-latitude beaches. The results suggest the dominance of the tidal range in the determination of the morphodynamic states of the beach. This study shows that La Bocana beach has different spatiotemporal morphodynamic states, that is, there is no single representative beach state. Six years of data show intra-annual (seasonal) variations or under certain environmental conditions which significantly change the beaches.

KEYWORDS: beach morphology, coastal erosion, wave, tidal, morphological classification.

INTRODUCCIÓN

La morfodinámica proporciona una mejor comprensión de las relaciones entre los procesos costeros y las respuestas morfológicas en la zona litoral (Wright y Thom, 1977). Esta interacción se aplica a las playas (Wright *et al.*, 1979) y fue insertada inicialmente por autores como Sonu (1973) y Sonu *et al.* (1973). Short (2020) define el tipo de playa como la forma de una playa en función de la contribución relativa de las olas y las mareas, mientras que el estado de la playa se refiere al rango morfodinámico de cada tipo. Además del dominio del espacio-tiempo, el núcleo de la morfodinámica es la interacción constante de dos grupos de parámetros: por un lado, sedimentos y geología y, por el otro, olas, vientos y corrientes (Jackson y Short, 2020).

Las playas están moduladas por el oleaje. Esto (con la marea) les permite organizarse en una secuencia de estados y tipos morfodinámicos (Jackson y Short, 2020), los cuales han sido propuestos por Wright y Short (1984), Masselink y Short (1993) y Short (1999). Por lo tanto, la morfodinámica de las playas en ambientes naturales se puede clasificar como continuamente dominada (predominante) por el oleaje o modificada y dominada por las mareas (Gómez-Pujol y Orfila, 2020; Short, 2020). Otros estudios (Short, 1999; Masselink *et al.*, 2006; Reichmüth y Anthony, 2007, 2008; Price *et al.*, 2014) especifican que las mareas, el nivel de energía de las olas y la morfología de la playa determinan el tipo, la intensidad y la duración de los procesos que operan en el perfil transversal de la playa. Estos procesos dan forma a la playa, pero dependen del balance de sedimentos, los cuales son aportados a través de diferentes fuentes que están determinadas por la entrada o salida de la playa (células litorales) (USACE, 1984) y relacionadas con la acreción y la erosión costera (Komar, 1983). En los sistemas mareales o de mareas dominantes (TD), la energía de las olas es muy baja, y la oscilación de las mareas y las corrientes de marea cobran importancia. Esto hace que la clasificación varíe de una energía más alta donde dominan las olas a una más baja donde domina la marea (Short, 2020).

Las clasificaciones de playas más importantes a nivel mundial se han realizado en Australia (Wright *et al.*, 1979; Wright and Short, 1984; Masselink y Short, 1993; Masselink y Pattiaratchi, 2001; Masselink *et al.*, 2006; Sénéchal *et al.*, 2009; Valiente *et al.*, 2019) y el Reino Unido (Scott *et al.*, 2011; Valiente *et al.*, 2019). También se han realizado clasificaciones en Brasil (Pereira *et al.*, 2010; Andreoli *et al.*, 2019; Holanda *et al.*, 2020), Malasia (Mustapa *et al.*,

INTRODUCTION

Morphodynamics provide a better understanding of the relationship between coastal processes and morphological responses in littoral areas (Wright and Thom, 1977). This interaction applies to beaches (Wright *et al.*, 1979) and was introduced by authors such as Sonu (1973) and Sonu *et al.* (1973). Short (2020) defines the beach type as the shape of a beach according to the relative contribution of the waves and the tides, while the beach state refers to the morphodynamic range of each type. In addition to the spatial-temporal domain, the core of morphodynamics is the constant interaction between two parameter groups: on the one hand, sediments, and geology; and on the other hand, waves, winds, and currents (Jackson and Short, 2020).

Beaches are modulated by the waves. This (with the tide) allows them to be organized within a sequence of morphodynamic states and types (Jackson and Short, 2020), which have been proposed by Wright and Short (1984), Masselink and Short (1993) and Short (1999). Thereupon, beach morphodynamics in natural environments can be classified as continuously dominated (predominant) by the waves or as modified and dominated by the tide (Gómez-Pujol and Orfila, 2020; Short, 2020). Other studies (Short, 1999; Masselink *et al.*, 2006; Reichmüth and Anthony, 2007, 2008; Price *et al.*, 2014) state that the tides, the wave energy level, and beach morphology determine the type, intensity, and duration of the processes at work in the transversal profile of a beach. These processes shape the beach but depend on the balance of sediments, which are contributed through different sources determined by the beach inputs and outputs (littoral cells) (USACE, 1984) and related to accretion and coastal erosion (Komar, 1983). In tidal or tide-dominated (TD) systems wave energy is very low, and the oscillation of the tides and the tide currents becomes important. This causes the classification to vary from a high energy dominated by waves to a lower energy dominated by the tide (Short, 2020).

The most important beach classifications around the world have been carried out in Australia (Wright *et al.*, 1979; Wright and Short, 1984; Masselink and Short, 1993; Masselink and Pattiaratchi, 2001; Masselink *et al.*, 2006; Sénéchal *et al.*, 2009; Valiente *et al.*, 2019), and the United Kingdom (Scott *et al.*, 2011; Valiente *et al.*, 2019). Classifications have also been carried out in Brazil (Pereira *et al.*, 2010; Andreoli *et al.*, 2019; Holanda *et al.*, 2020), Malaysia (Mustapa *et al.*, 2015), Mexico (where

2015), México (donde se realizaron análisis comparativos entre secciones subaéreas y submareales) (Ruiz de Alegría-Arzaburu *et al.*, 2013, 2016, 2017; Torres-Freyermuth *et al.*, 2017; Ruiz de Alegría-Arzaburu y Vidal-Ruiz, 2018) y Francia (Sénéchal *et al.*, 2009; Castelle *et al.*, 2014; Sénéchal y Ruiz de Alegría-Arzaburu, 2020).

Pocos trabajos en Colombia han clasificado los estados morfodinámicos de las playas. Agámez (2013) clasificó algunas playas del Caribe. En la región del Pacífico se han realizado trabajos en playas mesomareales rocosas, como el de Gómez-García *et al.* (2014); por otro lado, se han realizado estudios en la región, pero relacionados con la morfodinámica deltaica (Restrepo *et al.*, 2002; Restrepo y López, 2008). Otros autores caracterizaron la morfodinámica de las playas colombianas como resultado de las condiciones climáticas, es decir, perfiles de época seca (perfil de invierno en latitudes medias) o época húmeda (perfil de verano en latitudes medias) dominados únicamente por el oleaje, pero omitiendo las condiciones ambientales de cada región (Correa y Restrepo, 2002; Agámez, 2013). Teniendo en cuenta que existen muchas diferencias ambientales entre el Caribe y el Pacífico colombianos y sus correspondientes playas (Ricaurte-Villota *et al.*, 2018; Coca y Ricaurte-Villota, 2019), no se puede generalizar una clasificación para las costas de Colombia.

El objetivo de esta investigación es generar una clasificación morfodinámica para la playa La Bocana en el Pacífico colombiano y determinar las causas naturales que afectan la morfología de la playa a escala intra e interanual. Se presenta una clasificación morfodinámica de una playa dentro del Pacífico tropical colombiano, la cual está dominada por un sistema macromareal. Además, las variables que influyen en la clasificación se definen a diferentes escalas espaciales y temporales. Desde puntos de vista de ciencia básica y aplicada, y en una perspectiva de gestión costera, es importante generar los estudios morfodinámicos de las playas, ya que aún no se comprende bien cómo las playas tropicales responden a los procesos ambientales que varían a lo largo de un año, como el suministro de arena (modulado por la precipitación a través de la descarga de ríos) y el forzamiento de las olas, lo cual impide el desarrollo racional de las zonas costeras colombianas. Comprender el funcionamiento, el período, la duración y las causas de la migración de los sedimentos es esencial desde la perspectiva de las intervenciones (obras de mitigación) de las playas con un historial de erosión costera (Karunaratna *et al.*, 2012; Castelle *et al.*, 2014; Sénéchal y Ruiz de Alegría-Arzaburu, 2020).

comparative analyses between subaerial and sub-tidal sections were carried out) (Ruiz de Alegría-Arzaburu *et al.*, 2013, 2016, 2017; Torres-Freyermuth *et al.*, 2017; Ruiz de Alegría-Arzaburu and Vidal-Ruiz, 2018), and France (Sénéchal *et al.*, 2009; Castelle *et al.*, 2014; Senechal and Ruiz de Alegría-Arzaburu, 2020).

In Colombia, few works have classified beach morphodynamic states. Agámez (2013) classified some beaches in the Caribbean. In the Pacific region, works have been carried out in rocky mesotidal beaches, such as the one by Gómez-García *et al.* (2014). On the other hand, studies have been conducted in the region, albeit related to delta morphodynamics (Restrepo *et al.*, 2002; Restrepo and López, 2008). Other authors have characterized the morphodynamics of Colombian beaches because of climatic conditions, that is, dry epoch profiles (winter profiles in middle latitudes) or wet epoch profiles (summer profiles in middle latitudes), only dominated by the waves, but omitting the environmental conditions of each region (Correa and Restrepo, 2002; Agámez, 2013). Considering that there are many environmental differences between the Colombian Caribbean and Pacific regions and their corresponding beaches (Ricaurte-Villota *et al.*, 2018; Coca and Ricaurte-Villota, 2019), a classification for the Colombian coasts cannot be generalized.

The objective of this research is to carry out a morphodynamic classification for La Bocana beach in the Colombian Pacific and determine the natural causes affecting beach morphology at intra- and interannual scales. The morphodynamic classification on a beach in the Colombian tropical Pacific is presented, which is dominated by a microtidal system. Moreover, the variables influencing the classification are defined on different spatial and temporal scales. From basic and applied science points of view, and from a perspective of coastal management, it is important to carry out beach morphodynamic studies, as the way in which tropical beaches respond to environmental processes such as sand supply (modulated by precipitation via river discharge) and wave forcing, which hinders the rational development of coastal areas in Colombia. Understanding the functioning, period, duration and causes of sediment migration is essential from a perspective of interventions (mitigation works) in beaches with a coastal erosion background (Karunaratna *et al.*, 2012; Castelle *et al.*, 2014; Senechal and Ruiz de Alegría-Arzaburu, 2020).

ÁREA DE ESTUDIO

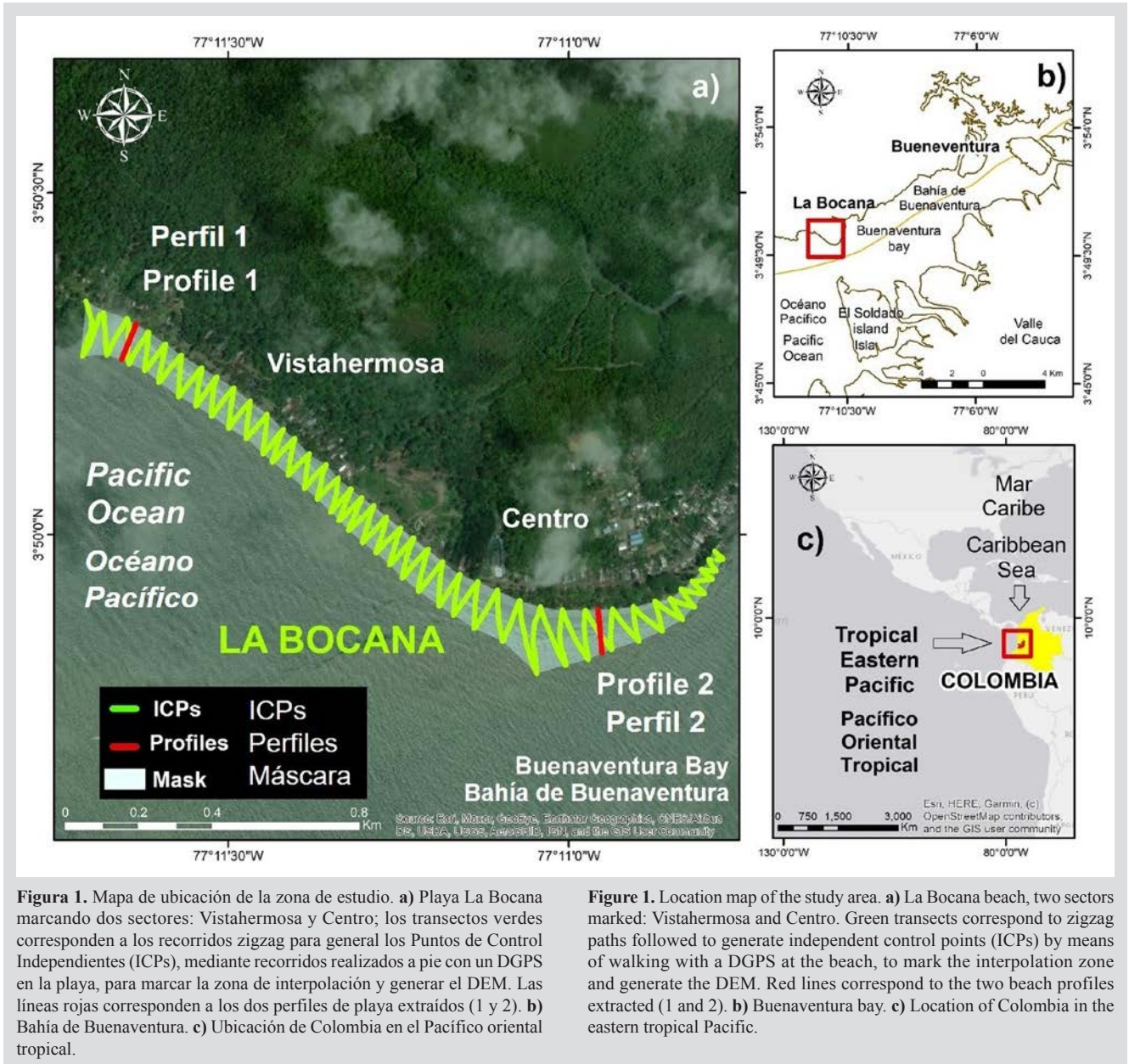
La playa La Bocana, de 2,13 km de longitud, se ubica al norte de la boca de la bahía de Buenaventura, en la costa del Pacífico colombiano, que forma parte del Pacífico oriental tropical (Figura 1). La playa precede a acantilados activos, con pendientes de 2 - 6°, compuesta por arenas líticas de grano fino-medio con abundante contenido en minerales ferromagnesianos, por lo que adquiere colores oscuros, y presencia ocasional de bioclastos. La región se caracteriza por una precipitación media anual de 7 609 mm·año⁻¹ (Ricaurte-Villota *et al.*, 2018), entre las más altas del mundo. Las mareas son mixtas semidiurnas con una amplitud macromareal media (Vásquez-López *et al.*, 2020) de aproximadamente 4,5 m en marea viva (Correa y Morton, 2010). El oleaje alcanza aproximadamente 0,5-1,5 m (Martínez-Ardila *et al.*, 2005), pero puede alcanzar una altura de 2,5 a 3,5 m durante períodos de viento fuerte (Correa y Morton, 2010). Thomas *et al.* (2014) menciona una altura significativa de la ola (Hs) entre 0,88 y 1,02 m, con una mínima de Hs de 0,71 y una máxima de 1,21 m. En abril presenta la altura de ola más baja, mientras que en octubre se observa la altura de ola más alta (Ricaurte-Villota *et al.*, 2018). El promedio del viento es de 2,3 a 3,7 m·s⁻¹ y una orientación predominantemente nororiental (Thomas *et al.*, 2014). La geomorfología del Pacífico está dominada por costas bajas (71 %) clasificadas como deltas (San Juan), islas barrera, costas fangosas, bocas, playas continentales y estuarios (Posada *et al.*, 2009).

Las playas en el área de estudio generalmente tienen una amplitud variable (entre 2 m en marea alta y aproximadamente 600 m en marea baja) y una berma bien definida en la línea de vegetación con una gran acumulación de materiales vegetales y basura. La berma tiene una altura de hasta 5 m y, en algunas partes, pequeñas crestas que marcan el avance de la última marea más alta (Posada *et al.*, 2009). Las estructuras sedimentarias, como las ondas, son comunes en la banda de la marea media, mientras que los rastros de bioturbación se vuelven más frecuentes en la parte expuesta durante la marea baja; también se observan estructuras de escorrentía (Posada *et al.*, 2009). El rango de mareas del área deriva de la presencia de un extenso delta de marea baja en el extremo sur de la boca de la bahía (isla El Soldado), lo que evidencia el predominio de fuertes corrientes de marea baja en la deriva costera. Este delta de refluo no se ve frente a la playa La Bocana.

STUDY AREA

La Bocana beach (2.13 km long) is located north of the Buenaventura Bay mouth in the Colombian Pacific coast, which is part of the eastern tropical Pacific (Figure 1). The beach precedes active cliffs with 2 - 6° slopes and is composed of medium-fine grain lithic sands with abundant ferromagnesian mineral contents, which is why it acquires dark colors, with the occasional presence of bioclasts. The region is characterized by an annual average precipitation of 7,609 mm·year⁻¹ (Ricaurte-Villota *et al.*, 2018), among the highest in the world. The tides are mixed semidiurnal, with an average macrotidal amplitude (Vásquez-López *et al.*, 2020) of approximately 4.5 m in spring tides (Correa and Morton, 2010). The waves reach approximately 0.5-1.5 m (Martínez-Ardila *et al.*, 2005), but they can reach heights between 2.5 and 3.5 m during strong wind periods (Correa and Morton, 2010). Thomas *et al.* (2014) mentions a significant wave height (Hs) between 0.88 and 1.02 m, with a minimum Hs 0.71 and a maximum value of 1.21 m. The lowest wave height occurs in April, while the highest value is observed in October (Ricaurte-Villota *et al.*, 2018). The average wind speed is 2.3 to 3.7 m·s⁻¹, with a predominantly northeastern direction (Thomas *et al.*, 2014). The geomorphology of the Pacific is dominated by low coasts (71 %) classified as deltas (San Juan), barrier islands, muddy coasts, lagoon mouths, continental beaches, and estuaries (Posada *et al.*, 2009).

The beaches in the study area generally have variable amplitude (between 2 m during high tides and approximately 600 m during low tides) and a well-defined berm at the vegetation line, with a great accumulation of plant material and wastes. The berm is up to 5 m high, and, in some parts, it has little crests that mark the advancement of the latest highest tide (Posada *et al.*, 2009). Wave-formed sedimentary structures are common in the medium-tide strip, whereas bioturbation traces are more frequent in the areas exposed during low tides. Runoff structures are also observed (Posada *et al.*, 2009). The tide range in the area derives from the presence of an extensive low-tide delta at the southern end of the bay mouth (El Soldado island), which evinces the predominance in the coastal drift of strong low-tide currents. This ebb delta is not seen in front of La Bocana beach.



METODOS

Datos topográficos (DEM y perfiles de playa)

Los datos topográficos de los Puntos de Control Independientes (ICP, por sus siglas en inglés) se obtuvieron entre febrero y noviembre durante seis años (2014–2019) (Tabla 1) en el área expuesta durante la marea más baja o playa del área emergida. Los datos se obtuvieron con un sistema de posicionamiento global diferencial (DGPS) con GNSS (GPS y GLONASS) y corrección geoidal post-proceso (Fontán *et al.*, 2009) utilizando el software Topcon Tools y la estación Buenaventura MAGNA ECO Network que se

METHDOS

Topographic data (DEM and beach profiles)

The topographic data on the independent control points (ICPs) were obtained between February and November for six years (2014–2019) (Table 1) in the area exposed during the lowest tides or at the beach of the emerged area. The data were obtained via a differential global positioning system (DGPS) with GNSS (GPS and GLONASS) and post-processing geoidal correction (Fontán *et al.*, 2009) using the Topcon Tools software and the MAGNA ECO network Buenaventura station located 15 km away from the study

ubica a 15 km del área de estudio. Los ICPs (X,Y,Z) fueron obtenidos utilizando el equipo mencionado en puntos y modo Autocollect (1 dato por segundo) y referenciados en WGS 84 zona 17. Las elevaciones en los sitios fueron la altura media de marea baja (MLT) (+ 12 m de alturas elipsoidales, punta Buenaventura). Los datos fueron tomados en la marea viva (o pujas, nombre local) de cada mes para asegurar una mayor área de playa cubierta por el muestreo, desde el borde del agua, hasta el de la playa trasera. La duración de cada muestreo fue de 4 h (2 h antes y 2 h después del momento de marea más baja) y se utilizó el método de zigzag (Fontán *et al.*, 2009). Los perfiles de playa se tomaron teniendo el mismo punto de referencia: para Centro (3° 49,894' N – 77° 10,954' O) y para Vistahermosa (3° 50,334' N – 77° 11,638' O), y siguiendo la misma dirección tomados con brújula: para Centro (175°) y para Vistahermosa (220°), a partir del punto de referencia. Para el análisis sedimentológico se tomaron tres muestras de los perfiles de playa (zonas infra, meso y supramareal), sobre los dos perfiles de playa (Figura 1).

area. The ICPs (X, Y, Z) were obtained using the equipment at the points and in the *Autocollect* mode (1 data per second), as well as referenced in WGS 84, zone 17. The elevations at the sites were the average height of the low tide (MLT) (+ 12 m in ellipsoidal heights, Buenaventura Point). The data were taken during the spring tide (or *pujas*, a local name) of each month to ensure that a larger beach area was covered by the sampling process, from the edge of the water to the edge of the back beach. The duration of each sampling was 4 h (2 h before and 2 h after the moment with the lowest tide), and the zigzag method was employed (Fontán *et al.*, 2009). The beach profiles were taken with the same reference point (for Centro: 3° 49.894'N–77° 10.954'O; for Vistahermosa: 3° 50.334'N–77° 11.638'O), following the same direction and using a compass (for Centro: 175°; for Vistahermosa: 220°) from the reference point. For the sedimentological analysis, three samples of the two beach profiles were taken (infra-, supra-, and mesotidal areas) (Figure 1).

Tabla 1. Adquisición de datos temporal con DGPS en Playa La Bocana. X con datos y O sin datos.

Table 1. Temporal data acquisition via DGPS from La Bocana beach. X: with data; O: no data.

	Ene / Jan	Feb / Feb	Mar / Mar	Abr / Apr	May / May	Jun / Jun	Jul / Jul	Ago / Aug	Sep / Sep	Oct / Oct	Nov / Nov	Dic / Dec
2014	O	O	X	X	X	X	X	X	X	X	O	O
2015	O	O	X	X	X	X	X	X	X	X	X	O
2016	O	O	X	X	X	X	X	X	X	X	O	O
2017	O	O	X	O	O	O	X	O	X	O	X	O
2018	O	O	X	X	X	X	X	X	X	X	X	O
2019	O	O	O	X	X	X	X	X	X	X	X	O

Los datos se exportaron en un archivo *shapefile* utilizando el software ArcGIS. El primer filtro consistió en eliminar los puntos con una precisión vertical superior a 0,75 cm. El segundo filtro se calculó utilizando el error cuadrático medio (RMSE), que verificó la precisión de los ICPs frente al valor Z. Posteriormente, los puntos fueron interpolados utilizando sus valores Z bajo el método Kriging (Fontán *et al.*, 2009). Los perfiles de la playa se tomaron con DGPS en los sectores Vistahermosa (Perfil 1) y Centro (Perfil 2), tomando los datos de la corrección ortométrica (Figura 1). El DEM permitió identificar la morfología característica dominante. Las características observadas en los DEM 3D (escala 1:2 000), permitieron generar el modelo de vista en planta predominante adaptado de Wright y Short (1984). Por otro lado, se adaptaron los modelos conceptuales de playa de

The data were exported in *shapefile* format using the ArcGIS software. The first filter consisted of eliminating the points with a vertical precision higher than 0.75 cm. The second filter was calculated using the root mean square error (RMSE), which verified the precision of the ICPs with regard to the Z value. Afterwards, the points were interpolated using their Z values through the Kriging method (Fontán *et al.*, 2009). The beach profiles were taken via DGPS in the Vistahermosa (Profile 1) and Centro (Profile 2) sectors, taking the orthometric correction data (Figure 1). The DEM allowed identifying the dominant characteristic morphology. The characteristics observed in the 3D DEMs (1:2,000 scale) allowed generating the predominant plan view model adapted from Wright and Short (1984). On the other hand, the conceptual beach models of Masselink and

Masselink y Short (1993), para identificar y proponer unos modelos de acuerdo con lo observado en la playa La Bocana. Esos modelos fueron definidos como tipos de playa.

Datos del estado de la playa (morfodinámica)

Para llevar a cabo la clasificación morfodinámica se consideran la pendiente de la playa, el rango de marea, la altura de la ola y el tamaño del grano de sedimento. La pendiente fue extraída de los perfiles de playa 1 y 2 para cada muestreo. Para obtener los datos granulométricos de los sedimentos, las muestras se tamizaron con un vibrador estándar de siete mallas con diferencias de 1ϕ (Phi) con las siguientes aberturas: 2 mm, 1 mm, 500 μm , 250 μm , 125 μm , 63 μm y la medida base (Blott y Pye, 2001). Para la descripción de la marea se emplearon datos de 2014 a 2019 cada cuatro horas de una boya virtual ubicada en la bahía de Buenaventura ($3^{\circ} 54,00' \text{ N}$, $77^{\circ} 6,00' \text{ W}$), extraídos de la predicción de marea “*Windows tide and current prediction program*” (<http://www.wxtide32.com/>). Mientras que la descripción del oleaje se realizó usando los datos de una boya virtual frente al puerto de Buenaventura ($3,61^{\circ} \text{ N}$, $77,61^{\circ} \text{ W}$) para el periodo 2014 a 2019, esta boya corresponde al reanálisis de quinta generación Era-5 proporcionado por el Centro Europeo de Pronósticos a Medio Plazo (ECMWF), con resolución espacial de $0,12^{\circ}$ y resolución temporal cada seis horas (Hersbach *et al.*, 2019). Los regímenes medios y extremos de oleaje en aguas profundas (ECMWF) fueron propagados hacia el borde costero de La Bocana, mediante el modelo numérico de propagación de oleaje espectral SWAN (*Simulating Waves Nearshore*) (Booij *et al.*, 1999). Este modelo numérico incorpora todos los procesos fundamentales asociados a la propagación del oleaje (refracción, difracción, asomeramiento y rotura).

Estado de playa previsto

El análisis del estado morfodinámico se realizó utilizando los datos mencionados y las clasificaciones propuestas por Wright y Short (1984) y Masselink y Short (1993). Las clasificaciones utilizan un método integrado por una ecuación matemática que predice el estado morfodinámico de una playa a través del parámetro adimensional de caída de grano. La clasificación considera la pendiente de la playa, el rango de marea, la altura de la ola y el tamaño del grano de sedimento. Las ecuaciones para los parámetros de estado morfodinámico de Wright y Short (1984) proponen que los estados de la playa están relacionados con las características de las olas y los sedimentos a través de la velocidad de caída adimensional (ecuación propuesta por Ferguson y Church, 2004):

Short (1993) were adapted, aiming to identify and propose models according to that observed in La Bocana beach. These models were denoted as *beach types*.

Beach state data (morphodynamics)

In performing morphodynamic classification, the beach slope, the tidal range, the wave height, and the sediment grain size are considered. The slope was extracted from beach profiles 1 and 2 for each sampling. To obtain the sediments' granulometric data, the samples were sieved with a seven-mesh vibrating sifter, with differences of 1ϕ (Phi) and the following openings: 2 mm, 1 mm, 500 μm , 250 μm , 125 μm , 63 μm , and the base measurement (Blott and Pye, 2001). To describe the tide, data for the 2014-2019 period were employed. These data were taken from a virtual buoy located in Buenaventura Bay ($3^{\circ} 54.00' \text{ N}$, $77^{\circ} 6.00' \text{ W}$), which extracted information every four hours based on the *Windows tide and current prediction program* (<http://www.wxtide32.com/>). The wave description was carried out using data from a virtual buoy in front of the port of Buenaventura (3.61° N , 77.61° W) for the 2014 - 2019 period. This buoy corresponds to the fifth-generation Era-5 reanalysis provided by the European Center for Medium-Range Weather Forecasts (ECMWF), with a spatial resolution of 0.12° and a temporal resolution of six hours (Hersbach *et al.*, 2019). The average and extreme deepwater wave regimes (ECMWF) were propagated towards the coastal edge of La Bocana, by means of the SWAN (Simulating Waves Nearshore) numerical spectral wave propagation model (Booij *et al.*, 1999). This numerical model incorporates all of the fundamental processes associated with wave propagation (refraction, diffraction, shoaling, and breaking).

Expected beach state

The morphodynamic state analysis was carried out using the data and the classifications proposed by Wright and Short (1984) and Masselink and Short (1993). These classifications employ a method comprising a mathematical equation that predicts the morphodynamic state of a beach by means of the grain fall dimensionless parameter. The classification considers the beach slope, the tidal range, the wave height, and the sediment grain size. The equations for Wright and Short's morphodynamic state parameters (1984) posit that beach states are related with the characteristics of the waves and sediments via the dimensionless fall velocity (equation proposed by Ferguson and Church, 2004):

$$\Omega = H_b / (w_s T)$$

Donde H_b es la altura de la ola en rompiente, w_s es la velocidad de caída de grano, y T es el periodo medio de la ola. Según Wright y Short (1984), $\Omega < 1$ denota una playa reflectante, $\Omega \sim 6$ denota una playa disipativa y los estados intermedios se denotan por $1 < \Omega < 6$.

De igual manera, se utilizó el modelo de rango relativo de mareas (RTR) (Masselink y Short, 1993), para playas macromareales (> 3 m), que expresa la relación entre el rango de mareas y la altura de la rompiente. Los valores RTR grandes (> 3 m) y pequeños (< 3 m) indican el dominio de las mareas y las olas, respectivamente.

$$RTR = TR / H_b$$

Donde TR es el rango de mareas, y H_b es la altura de la ola en rompiente. Finalmente, se utilizó el modelo conceptual propuesto por Masselink y Short (1993), denominado *Beach Model*, en el que la morfología de la playa (tipo de playa) se puede predecir usando las dos ecuaciones, obteniendo una clasificación morfodinámica basada en la velocidad de caída adimensional (Ω) y el RTR. El modelo mencionado clasifica los estados morfodinámicos en reflejantes, intermedios y disipativos, en función de los modificadores o agentes dominantes según la amplitud de las mareas vivas (*Mean Spring Tide Range*, MSR). Los escenarios son de olas dominantes (WD), mareas modificadas (TM) y mareas dominantes (TD) para rangos bajos, intermedios y altos, respectivamente.

RESULTS

Tipos y estados de playa observados

A partir de la definición y clasificación de los tipos y estados de playa, se tomaron los perfiles de playa medidos y agrupados según su forma y pendiente predominante. Posteriormente, según los resultados de estado y tipo de playa de cada perfil, se adaptaron a los perfiles clasificados y propuestos por Masselink y Short, (1993) y Wright y Short (1984), donde se generaron y propusieron cuatro tipos de playa y uno adicional tras una leve modificación (Tabla 3 y Figura 2). El tipo 4 tuvo una variación espacial y se clasificó como 4-A y 4-B, la diferencia se debe a que se identificó que la berma en ocasiones se encuentra al borde de la playa trasera, mientras que en otras ocasiones se ubica aproximadamente a 20 m de la misma playa trasera en dirección al mar.

$$\Omega = H_b / (w_s T)$$

Where H_b is the wave height at breaking, w_s is the grain fall velocity, and T is the mean wave period. According to Wright and Short (1984), $\Omega < 1$ denotes a reflective beach, $\Omega \sim 6$ denotes a dissipative beach, and the intermediate states are denoted by $1 < \Omega < 6$.

In the same way, this work employed Masselink and Short's (1993) relative tidal range (RTR) model for macrotidal beaches (> 3 m), which expresses the relationship between the tidal range and the breaking height. High (> 3 m) and low (< 3 m) RTR values indicate the dominance of waves and tides, respectively.

$$RTR = TR / H_b$$

Where TR is the tidal range and H_b is the wave height at breaking. Finally, the conceptual model proposed by Masselink and Short (1993) was employed. This model is called *Beach Model*, and it can predict beach morphology (beach type) using the two equations, thus obtaining a morphodynamic classification based on the dimensionless fall velocity (Ω) and the RTR. The model classifies morphodynamic states as reflective, intermediate, and dissipative, as a function of modifiers or dominant agents according to the spring tide amplitudes (*Mean Spring Tide Range*, MSR). Scenarios may involve dominant waves (WD), modified tides (TM), and dominant tides (TD) for low, intermediate, and high ranges, respectively.

RESULTS

Observed beach types and states

Based on the definition and classification of the beach types and states, the beach profiles were taken, measured, and grouped according to their predominant shape and slope. Afterwards, the results obtained regarding the beach state and type of each profile were adapted to the profiles proposed by Masselink and Short (1993) and Wright and Short (1984), generating and proposing four beach types and an additional one with a slight modification (Table 2 and Figure 2). Type 4 showed a special variation and was classified as 4-A and 4-B. The difference is because the berm was occasionally seen at the edge of the back beach, whereas, at other times, it is located 20 m away from the same beach in a seaward direction.

Tabla 3. Resultados de los parámetros Ω , RTR y estado morfodinámico, según la clasificación propuesta por Masselink y Short, (1993).

Tipo / Type	Rango / Range Ω	Rango / Range RTR	Estado morfodinámico / Morphodynamic state
1	$\Omega > 5$	7–15	Disipativo / Dissipative
2	$\Omega > 5$	3–7	Disipativo / Dissipative
3	$\Omega 2-5$	3–7	Intermedio / Intermediate
4-A	$\Omega 0-2$	7–15	Reflexivo / Reflective
4-B	$\Omega 0-2$	7–15	Reflexivo / Reflective

Table 2. Results obtained for the Ω , RTR, and morphodynamic state parameters according to the classification proposed by Masselink and Short (1993).

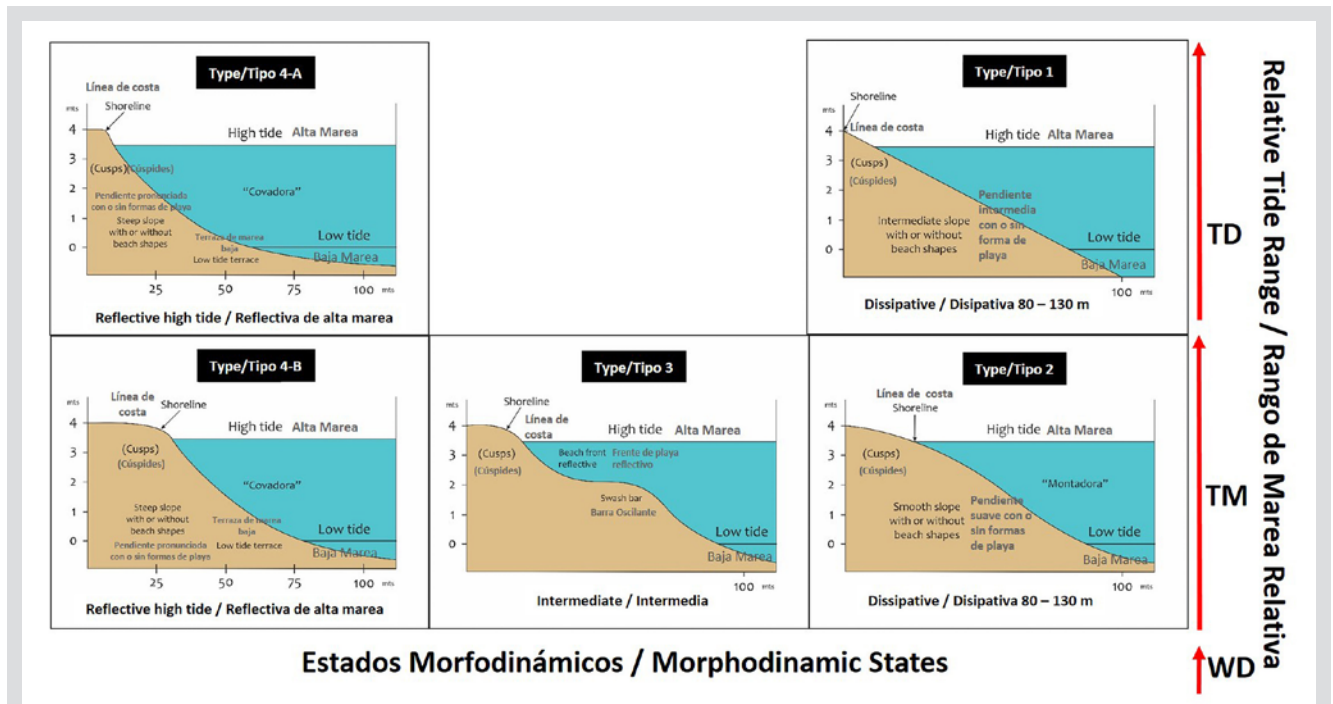


Figura 2. Tipos de playa propuestos a partir de los estados de playa predominantes en la playa La Bocana. Se relacionan con el RTR (Rango de Marea Relativo) propuesto por Masselink y Short (1993).

Figure 2. Beach types proposed based on the predominant beach states in La Bocana beach. They are related to the RTR (Relative Tide Range) proposed by Masselink and Short (1993).

En la figura 2, se puede observar que el perfil de la playa tipo 1 es simple y presenta una sola pendiente hacia el océano; la playa muestra una pendiente suave y presencia de cúspides hacia la parte trasera de la playa; otras formaciones de la playa son suaves o están ausentes; este tipo se clasificó como morfodinámica de playa disipativa. El perfil tipo 2 tiende a acumular sedimentos y presenta una amplia berma hacia el fondo de la playa (sin acantilados ni taludes). La comunidad local llama a este perfil “Montador”, porque acumula gran cantidad de sedimentos, aumentando la elevación de la playa. El tipo 2 presenta una línea costera de posición intermedia que es generada por la berma y no está asociada con procesos de erosión costera o retroceso de la línea costera. Finalmente, la playa puede contener formaciones o ser lisa y se clasifica en un estado morfodinámico disipativo.

Figure 2 shows that the type-1 beach profile is simple and exhibits a single slope towards the ocean. The beach shows a gentle slope and cusps towards the back part of the beach. Other beach formations are soft or absent. This beach type was classified as having dissipative beach morphodynamics. The type-2 profile tends to accumulate sediments and shows a wide berm towards the bottom of the beach (with no cliffs or embankments). This profile is called “Montador” by the local community, as it accumulates a large amount of sediments, increasing the elevation of the beach. Type 2 shows an intermediate-position coastline that is generated by the berm and is not associated with coastal erosion or coastline retreat processes. Finally, the beach may contain formations or be flat, and it is classified into a dissipative morphodynamic state.

El perfil tipo 3 presenta una berma con sedimento acumulado hacia el fondo de la playa; la berma es más corta que la del tipo 2 porque el sedimento se redistribuye a lo largo del perfil, generando una nueva berma (la barra oscilante) en una zona más baja. Se genera un frente de playa reflectante entre las dos bermas y el final del perfil de la playa, que se clasifica como de estado morfodinámico intermedio. Finalmente, la única diferencia entre los tipos 4-A y 4-B es la posición de la berma, que en ocasiones se sitúa hacia la playa trasera (4-A) y en otras ocasiones hacia la mitad del perfil (4-B). El tipo 4-A es propenso a la erosión costera. Los dos tipos de perfil se caracterizan por tener las pendientes más pronunciadas de todos los tipos antes mencionados; las playas pueden o no contener formaciones; las terrazas de marea baja pueden estar presentes en la base o al final del perfil. Las playas de tipo 4 se clasifican como de morfodinámica reflectante de marea alta; los lugareños llaman a este tipo de playa “Covador”.

Se obtuvo cuatro tipos de perfiles de playa para la zona (Tabla 3 y Figura 2). El tipo 4 tuvo una variación espacial y se clasificó como 4-A y 4-B, la diferencia se debe a que se identificó que la berma en ocasiones se encuentra al borde de la playa trasera, mientras que en otras ocasiones se ubica aproximadamente a 20 m de la misma playa trasera en dirección al mar.

Se obtuvieron seis modelos en planta de la playa, relacionados con el tipo de playa (Figura 3b). Del mismo modo, los modelos son el resultado de los promedios de las campañas y de la observación de los DEM obtenidos (Figura 3a). Cada modelo representa las diferencias morfológicas dentro de un mismo año, resultado de diferentes procesos costeros (clima, marea, oleaje, corrientes). Los modelos de vista en planta están relacionados con las formas del relieve observadas en el DEM (Figura 3a) y se clasifican como P11, P12, P13, P14, P15 y P16 (Figura 3b), que se describen a continuación.

El modelo en planta P11 es una representación gráfica en planta superior (modelo playa), correspondiente a los perfiles tipo 1 y 2. En P12 se observa una combinación o intercalación de los estados morfodinámicos reflejante (pendiente alta) y disipativo (pendiente baja), con presencia de formaciones de playa (p. ej. cúspides). El proceso observado en el modelo de planta P13 está relacionado con un perfil tipo 3 con barra oscilante, en el que las olas en dirección perpendicular u oblicua (dos escenarios) generan formas de onda largas (cúspides anchas) en la zona intermedia de la playa; no se descarta la presencia de cúspides de onda corta (poco anchas).

The type-3 profile shows a berm with accumulated sediments towards the bottom of the beach. The berm is shorter than that of type 2, as the sediments are redistributed along the profile, generating a new berm (oscillating bar) in a lower area. A reflective beach front is generated between the two bermas and the end of the beach profile, which is classified into an intermediate morphodynamic state. Finally, the only difference between types 4-A and 4-B is the position of the berm, which is sometimes located towards the back beach (4-A) and sometimes towards the middle of the profile (4-B). Type 4-A is prone to coastal erosion. The two types of profile are characterized by having the most pronounced slopes among the types. The beaches may or may not contain formation. There may be low-tide terraces at the base or at the end of the profile. Type-4 beaches are classified as exhibiting high-tide reflective morphodynamics. This beach type is called “Covador” by the locals.

Four beach profile types were obtained for the area (Table 2 and Figure 2). Type 4 showed a spatial variation and was classified as 4-A or 4-B. The difference is because the berm is sometimes located at the edge of the back beach, and it sometimes is approximately 20 m away from it in a seaward direction.

Six plan models were obtained for the beach, which are related to the beach type (Figure 3b). In the same way, the models are the result of the average of the campaigns and of the observation of the DEMs obtained (Figure 3a). Each model represents the morphological differences within a year, as a result of different coastal processes (weather, tide, waves, currents). The plan view models are related with the relief shapes observed in the DEM (Figure 3a) and are classified as P11, P12, P13, P14, P15, and P16 (Figure 3b), which is described below.

The P11 plan view model is an upper plan graphic representation corresponding to the type 1 and 2 profiles. In P12, a combination or intercalation between the reflective (high slope) and dissipative (low slope) morphodynamic states is observed, with the presence of beach formations, (e.g., cusps). The process observed in the P13 model is related to a type-3 profile with an oscillating bar, in which the waves, in a perpendicular or oblique direction (two scenarios) generate long wave shapes (wide cusps) in the intermediate zone of the beach. The presence of short-wave cusps (small width) is not discarded.

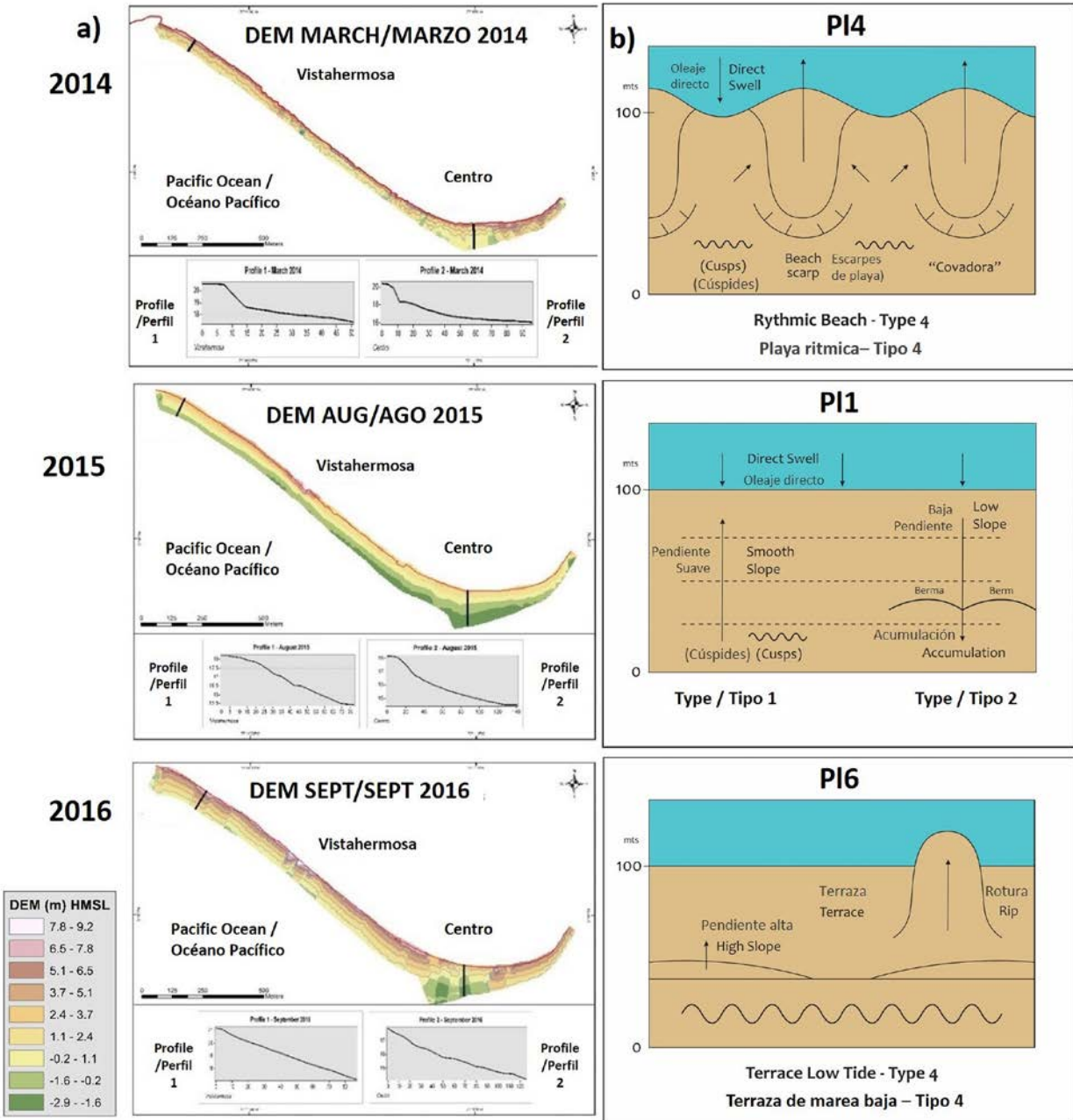


Figura 3. a) Se muestran ejemplos de DEM de playa y perfiles extraídos (1 y 2) para un mes representativo de cada año (2014-2019) con alturas medias en metros sobre el nivel del mar. **b)** Modelo de vista en planta relacionado con el DEM y el tipo de perfil.

Figure 3. a) Examples of the beach DEMs and the extracted profiles (1 and 2) are shown for a representative month of each year (2014-2019), with average heights in meters above the sea level. **b)** Plan view model related with the DEM and the profile type.

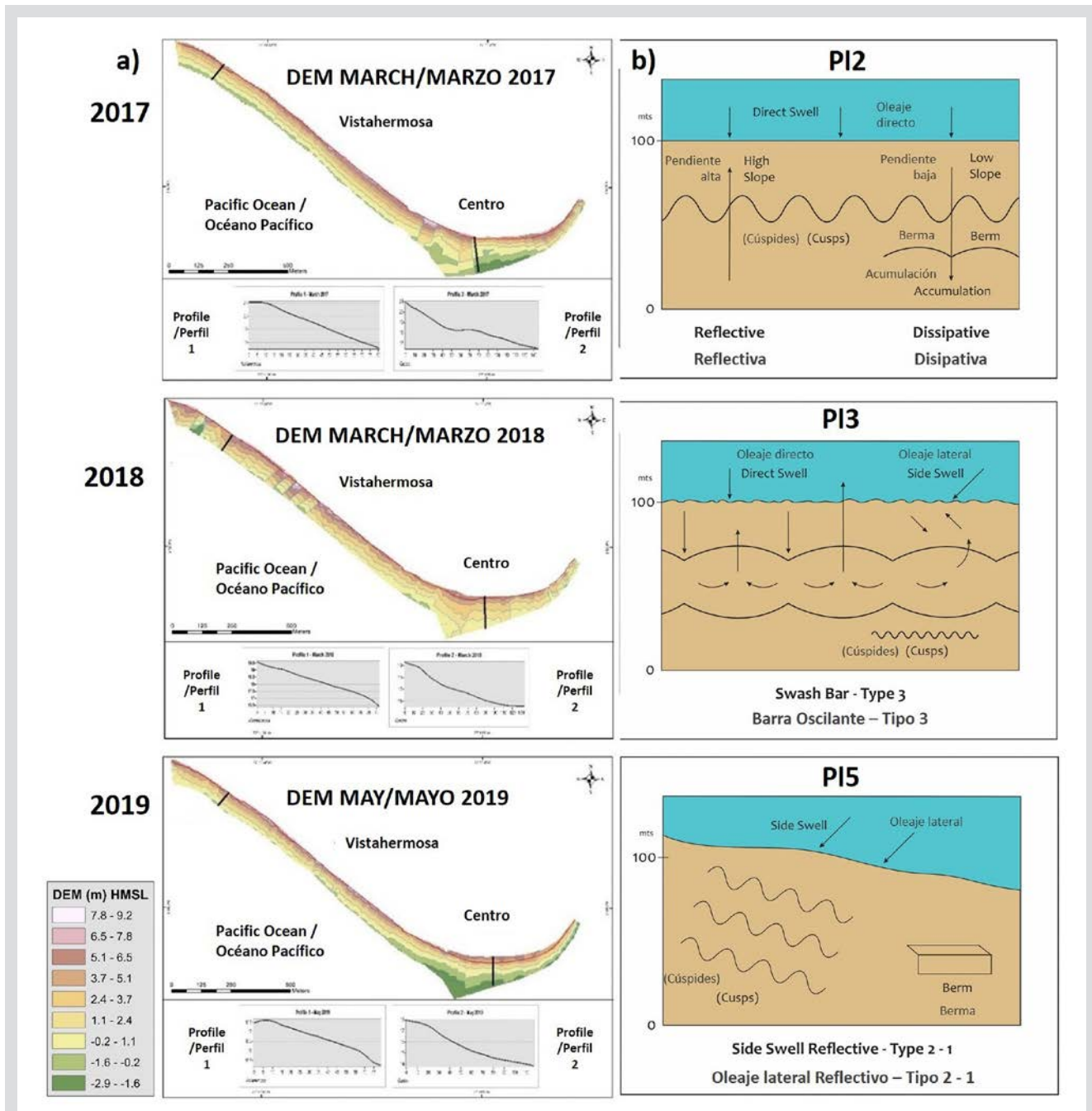


Figura 3 (Continuación). a) Se muestran ejemplos de DEM de playa y perfiles extraídos (1 y 2) para un mes representativo de cada año (2014-2019) con alturas medias en metros sobre el nivel del mar. b) modelo en vista en planta relacionado con el DEM y el tipo de perfil.

Figure 3 (Continuation). a) Examples of the beach DEMs and the extracted profiles (1 and 2) are shown for a representative month of each year (2014-2019), with average heights in meters above the sea level. b) Plan view model related with the DEM and the profile type.

El modelo PI4 presenta una playa rítmica con amplias ondulaciones o cúspides que se desplazan desde la línea de bajamar hasta la línea de costa; se generan escarpes con cúspides pronunciadas y de onda larga (y pueden acompañar a cúspides de onda corta), propias de un perfil de playa tipo 4. El modelo en planta PI5 se caracteriza por olas laterales que generan una playa inclinada y pueden presentar cúspides con

The PI4 model shows a rhythmic beach with broad undulations or cusps that move from the low-water line to the coastline. Long-wave escarpments with pronounced cusps are generated (which may also accompany short-wave cusps), typical of a type-4 beach profile. The PI5 plan model is characterized by lateral waves that generate an inclined beach and may have cusps with berms. These formations

bermas. Estas formaciones también pueden estar presentes en los perfiles tipo 1 y 2. Por último, el plano modelo P16 tiene una pendiente mayor que los demás planos, una terraza en bajamar y secuencias de pequeñas bahías y cuernos producidos por corrientes de resaca que pueden acompañar a la terraza. La playa superior puede presentar las cúspides de onda corta características de los perfiles tipo 4. La morfología de la playa observada y propuesta desde el DEM, se observa a lo largo de la playa, y puede tener variaciones por sectores, es decir, por ejemplo, la zona Centro puede tener un P13 y a la vez en otra zona de Vistahermosa un P16.

Datos del estado de la playa (morfodinámica)

La dinámica costera está asociada con el flujo y reflujo de la marea (entrada y salida de agua) y su relación con las planicies intermareales locales. La playa tiene una composición sedimentológica característica de origen continental con cuarzo y minerales pesados y un ambiente de depósito marino somero agitado. No se detectó variación entre los años en los que se realizaron campañas de muestreo: se observó arena fina (100 %) para todas las campañas, lo que sugiere un régimen de baja energía consistente a lo largo de los años. El tamaño de grano fino promedio de la selección varió de moderadamente bueno a bueno en todas las campañas de muestreo. Los valores del coeficiente de simetría varían con las asimetrías de delgado a grueso. La forma de campana para la distribución de datos entre % en peso y ϕ es generalmente mesocúrtica, pero varía de platicúrtica a leptocúrtica. La pendiente de la playa varía de 1 a 4°.

El comportamiento de los frentes de oleaje representados por el SWAN, satisface las condiciones iniciales de estado de mar proporcionadas (especialmente la H_s); alcanzando alturas de ola que en condiciones medias no superan los dos metros y que en un escenario de altura de ola con mínima probabilidad de excedencia no superarían 2,5 m; lo que concuerda con lo encontrado por Otero (2004). Por esta razón, la zona costera de la boca de la bahía de Buenaventura puede ser considerada como de baja energía, donde las olas más energéticas (de mayor altura), no se localizan en la playa La Bocana, se localizan al frente en isla Soldado. La máxima altura se observa hacia el sector de Vistahermosa, alcanzando un H_b de 0,9 m (Figura 4).

La figura 5 muestra que el rango mareal en marea viva tiene dos valores máximos a lo largo de cada año, un primer máximo alrededor de febrero o marzo, y el segundo entre septiembre y octubre, observándose además los mayores rangos mareales entre 2014 y principios de 2016, seguidos por los máximos de 2019, aunque estos últimos de menor magnitud.

may also be present in type 1 and 2 profiles. Finally, the P16 plan model has the highest slope, a low-water terrace, and sequences of small bays and horns created by rip currents that may accompany the terrace. The upper beach may have short-wave cusps typical of type-4 profiles. The beach morphology observed and proposed based on the DEM is seen along the beach, and it may show sectoral variations. For example, the Centro area may have a P13, and there may be a P16 at the same time in another area of Vistahermosa.

Beach state data (morphodynamics)

Coastal dynamics are associated with the flow and reflow of the tide (water entry and exit) and their relationship with local intertidal flats. The beach has a sediment composition that is continental in origin, with quartz and heavy minerals, as well as a shallow agitated marine depositional environment. No variations were detected for the years in which the sampling campaigns were carried out. Fine sand (100 %) was observed in all campaigns, which suggests a low-energy regime that has been consistent over the years. The average fine grain size of the selection varied from moderately good to good in all sampling campaigns. The symmetry coefficient values vary from thin to thick with the asymmetries. The bell shape of the data distribution between % weight and ϕ is generally mesokurtic, but it varies from platykurtic to leptokurtic. The beach slope varies from 1 to 4°.

The behavior of the wave fronts represented by the SWAN satisfies the initial sea state conditions provided (especially H_s), reaching wave heights that do not exceed 2.0 m in average conditions and that, in a wave height scenario with a minimal probability of exceeding, would not go over 2.5 m. This agrees with what was found by Otero (2004). Therefore, the coastal area of the Buenaventura Bay mouth may be regarded as a low-energy one, where the most energetic waves (the highest ones) are not located in La Bocana beach; they are in front of Soldado island. The maximum height is observed towards the Vistahermosa sector, reaching an H_b of 0.9 m (Figure 4).

Figure 5 shows that the tidal range during the spring tide has two maximum values throughout each year: one around February or March, and another one between September and October. Moreover, the greatest tidal ranges are observed between 2014 and early 2016, followed by the maxima of 2019, although the latter had a lower magnitude. As for the maximum wave height, (H_{max}) for the day with the highest tide and its period, the values reported throughout this study oscillate between 0.55 and 1.4 m and between 4

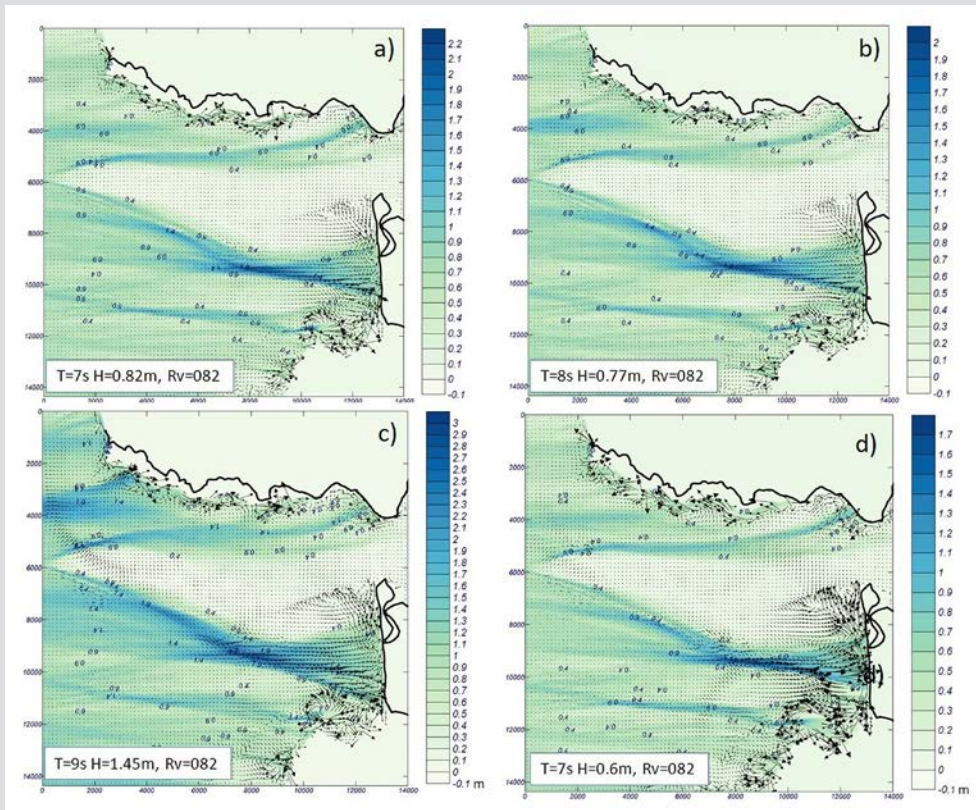


Figura 4. Salida del modelo visualizando los vectores de corriente y en la paleta las alturas de ola obtenidas (m). Los oleajes fueron simulados con los periodos típicos de la zona de 7 a) 8 b) y 9 c) segundos; d) escenario de oleaje medio.

Figure 4. Model output showing the current vectors, and, in the palette, the wave heights obtained (m). The waves were simulated with the periods typical of the zone with 7 a), 8 b), and 9 c) sec. d) average wave scenario.

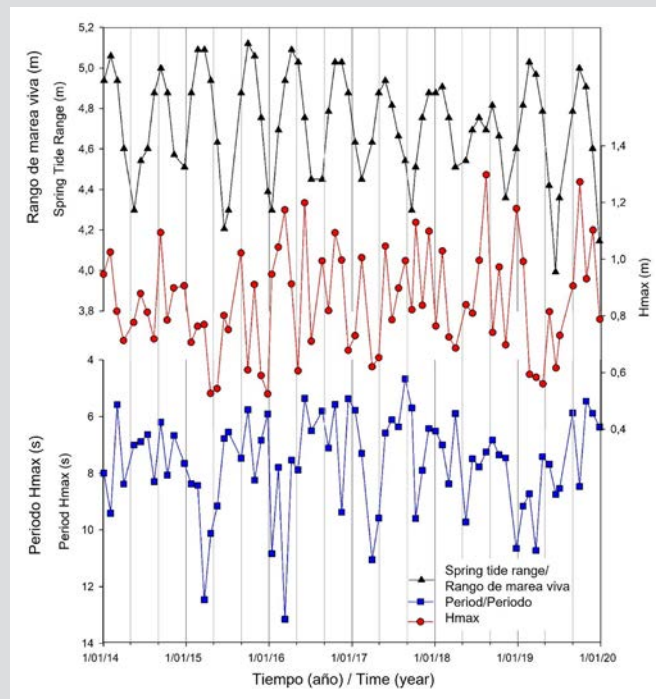


Figura 5. Rango mareal máximo, altura de la ola máxima durante el día de máximo rango mareal y su periodo de 2014 a 2019 para Buenaventura.

Figure 5. Maximum tidal range, maximum wave height during the day with the maximum tidal range, and its period from 2014 to 2019 for Buenaventura.

Con respecto a la altura máxima de la ola (H_{max}) para el día de más alta marea y su período, los valores a lo largo del tiempo de estudio oscilan entre 0,55 y 1,4 m y entre 4 y 14 s, respectivamente. Los parámetros del oleaje no muestran una tendencia en el tiempo del estudio, aunque entre 2016 y 2018 se observan las mayores alturas de H_{max} del periodo de análisis, de igual manera durante estos años hay una amplia variabilidad en los valores tanto de H_{max} como del período. Mientras que en 2014 y el segundo semestre de 2015 la H_{max} muestra una menor variabilidad de los datos, manteniéndose por encima de 0,7 m y con periodos entre 9 y 5 s, es decir alturas de la ola intermedias, y un tren de olas más recurrente, lo cual coincide con estados morfodinámicos reflectivos observados.

Estado de playa previsto

Los resultados mostraron un predominio de los estados intermedio y disipativo, representados para la mayoría de los datos, y la presencia de algunos datos en estado reflejante para 2014 y 2015. Las mareas en los rangos TM y TD fueron el agente dominante, registradas por el número de datos en cada casilla (Figura 6).

and 14 s, respectively. The wave parameters do not show a tendency during the analyzed time, even though, between 2016 and 2018, the greatest H_{max} heights were observed. Similarly, during these years, there is a high variability in the values for both H_{max} and the period, whereas, in 2014 and in the second semester of 2015, H_{max} shows a lower data variability, remaining over 0.7 m and with periods between 5 and 9 s, that is, intermediate wave heights, and a more recurrent wave train, which agrees with the observed reflective morphodynamic states.

Expected beach state

The results showed a predominance of the intermediate and dissipative states, represented by most of the data, as well as the presence of some data corresponding to reflective states for 2014 and 2015. The tides in the TM and TD ranges were the dominant agent, recorded by the number of data in each field (Figure 6).

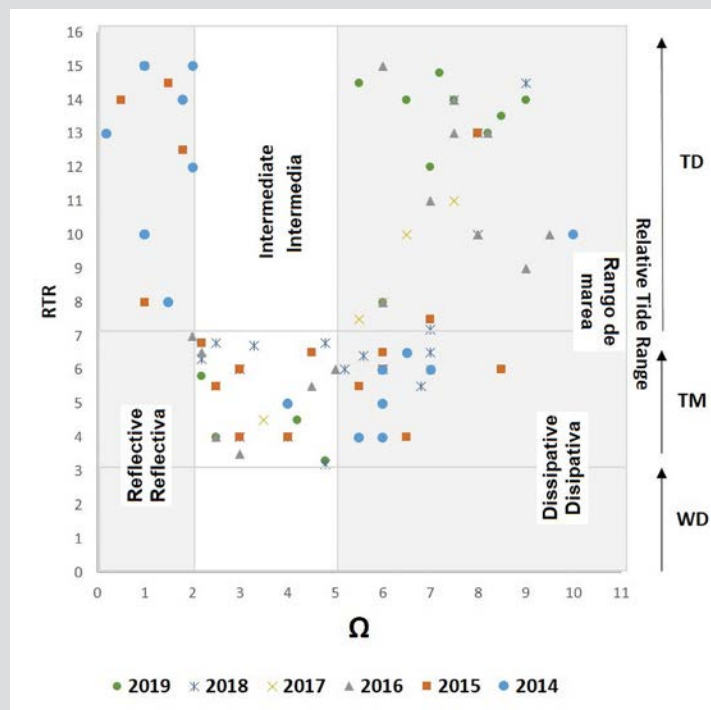


Figura 6. Distribución de los resultados de los parámetros Ω (estado de playa) y RTR (tipo de playa) y el estado y tipo morfodinámico, respectivamente, según la clasificación propuesta por Masselink y Short, (1993). Tipo de playa: WD, TM y TD (Masselink y Short, 1993; Wright y Short, 1984; Short, 2020). Estado de la playa: reflejante, intermedio y disipativo. Cada punto (forma geométrica) representa el valor obtenido por cada medición en relación a Ω y RTR (estado y tipo de playa), los colores corresponden a los diferentes años de la serie temporal.

Figure 6. Results distribution for the Ω (beach state) and RTR (beach type) and the morphodynamic state and type, respectively, according to the classification proposed by Masselink and Short (1993). Beach type: WD, TD, and TM (Masselink and Short, 1993; Short, 2020; Wright and Short, 1984). Beach state: reflective, intermediate, and dissipative. Each point (geometric shape) represents the value obtained in each measurement with regard to Ω and RTR (beach state and type). Colors correspond to the different years in the time series.

Relación entre tipo de playa y estado morfodinámico (estado playa)

El análisis del tipo de perfil de playa predominante mostró una distribución temporal variada. El tipo 2 fue dominante en 2014 en la playa de Vistahermosa (perfil 1, Figura 1, “Montador”) (62,5 %), con una clasificación morfodinámica disipativa. Perfiles tipo 4-A (25 %) clasificados como morfodinámicos reflejantes con tendencia a la erosión costera o retroceso de la línea de costa, ocurridos en marzo y agosto. El perfil de playa del sector Centro (perfil 2, Figura 1) presentó predominantemente los tipos 4A y 4B, lo que indica una tendencia a la pérdida de sedimentos o erosión costera y un estado morfodinámico reflejante (Figura 7). En 2015, el perfil de la playa de Vistahermosa estuvo dominado por el tipo 3 (morfodinámica intermedia, 44,4 %), el tipo 1 y el tipo 4B. En el mismo año, el sector Centro estuvo dominado por el tipo 2 (morfodinámica disipativa, 44,4 %) (Figura 7).

El tipo 1 (morfodinámico disipativo) fue dominante (100 %) en 2016, 2017 y 2019 en el sector de Vistahermosa. En el sector Centro predominó la morfodinámica intermedia tipo 3 hasta agosto; y el tipo 1 predominó en septiembre y octubre (Figuras 8 y 9). En 2018, los tipos 1, 2 y 3 fueron dominantes en el sector de Vistahermosa; el sector Centro estuvo dominado por el tipo 3.

Los modelos en planta revelaron condiciones variables en diferentes partes de la playa y contienen combinaciones de tipos de perfiles. Este es generado por diferentes condiciones climáticas e hidrodinámicas, la posición de otros planos sedimentarios y la orientación de la costa.

El tipo 1 (morfodinámico-erosivo disipativo) fue generalmente el estado de playa predominante durante los años de muestreo (promedio 35,1 %) y tuvo la mayor presencia en 2016 y 2019. El segundo estado más común fue el tipo 3 (morfodinámico intermedio-no erosivo, promedio 33 %), que tuvo una mayor frecuencia en 2015 y 2018. El tipo 2 representó un promedio de 17 % y tuvo una mayor frecuencia en 2014 y 2015. En el mismo período predominó el estado tipo 4-A (morfodinámico-erosivo reflejante) pero representó sólo el 8 % del sector Centro. Los cambios en los estados y el tipo de playa que se pueden observar en relación con las variaciones mensuales, indican que la playa se adapta rápidamente a las condiciones oceanográficas, en algunas ocasiones se observan fuertes cambios de un mes a otro, con variaciones importantes en la morfología de la playa (perfiles y DEM), la playa no muestra un marco temporal necesario para adaptarse a los cambios, al contrario, como ya se ha dicho, se ajusta rápidamente.

Relationship between the beach type and the morphodynamic state (beach state)

The analysis regarding the predominant beach profile showed a varied temporal distribution. Type 2 was dominant in 2014 at Vistahermosa beach (profile 1, Figure 1, “Montador”) (62.5 %), with a dissipative morphodynamic classification. The type-4-A profiles (25 %), classified as reflective with a tendency towards coastal erosion or coastline retreat, were observed in March and August. The beach profile of the Centro sector (profile 2, Figure 1) showed a predominance of types 4A and 4B, which indicates a tendency towards sediment loss or coastal erosion and a reflective morphodynamic state (Figure 7). In 2015, the Vistahermosa beach profile was dominated by type 3 (intermediate morphodynamics, 44.4 %), type 1, and type 4B. In the same year, the Centro sector was dominated by type 2 (dissipative morphodynamics, 44.4 %) (Figure 7).

Type 1 (dissipative) was dominant (100 %) in 2016, 2017, and 2019 in the Vistahermosa sector. In the Centro sector, there was a predominance of type-3 intermediate morphodynamics until August, and type 1 predominated in September and October (Figures 8 and 9). In 2018, types 1, 2, and 3 were dominant in the Vistahermosa sector; the Centro sector was dominated by type 3.

The plan models revealed variable conditions in different parts of the beach and contain combination of profile types. This is caused by different climatic and hydrodynamic conditions, by the position of other sediment planes, and by the orientation of the coast.

Type 1 (morphodynamic-erosive dissipative) was, in general, the predominant beach state during the sampling years (average: 35.1 %) and showed the highest presence in 2016 and 2019. The second most common state was type 3 (intermediate morphodynamic-non-erosive, average: 33 %), which was more frequent in 2015 and 2018. Type 2 reported an average of 17 % and was more frequent in 2014 and 2015. In the same period, the 4-A state (morphodynamic-erosive reflective) predominated, but it only represented 8 % of the Centro sector. The observed changes in the beach states and types regarding monthly variations indicate that the beach adapts rapidly to oceanographic conditions. On some occasions, marked changes are seen from one month to another, with significant beach morphology variations (profiles and DEMs). The beach does not exhibit the temporal framework necessary to adapt to changes; on the contrary, as mentioned before, it adjusts rapidly.

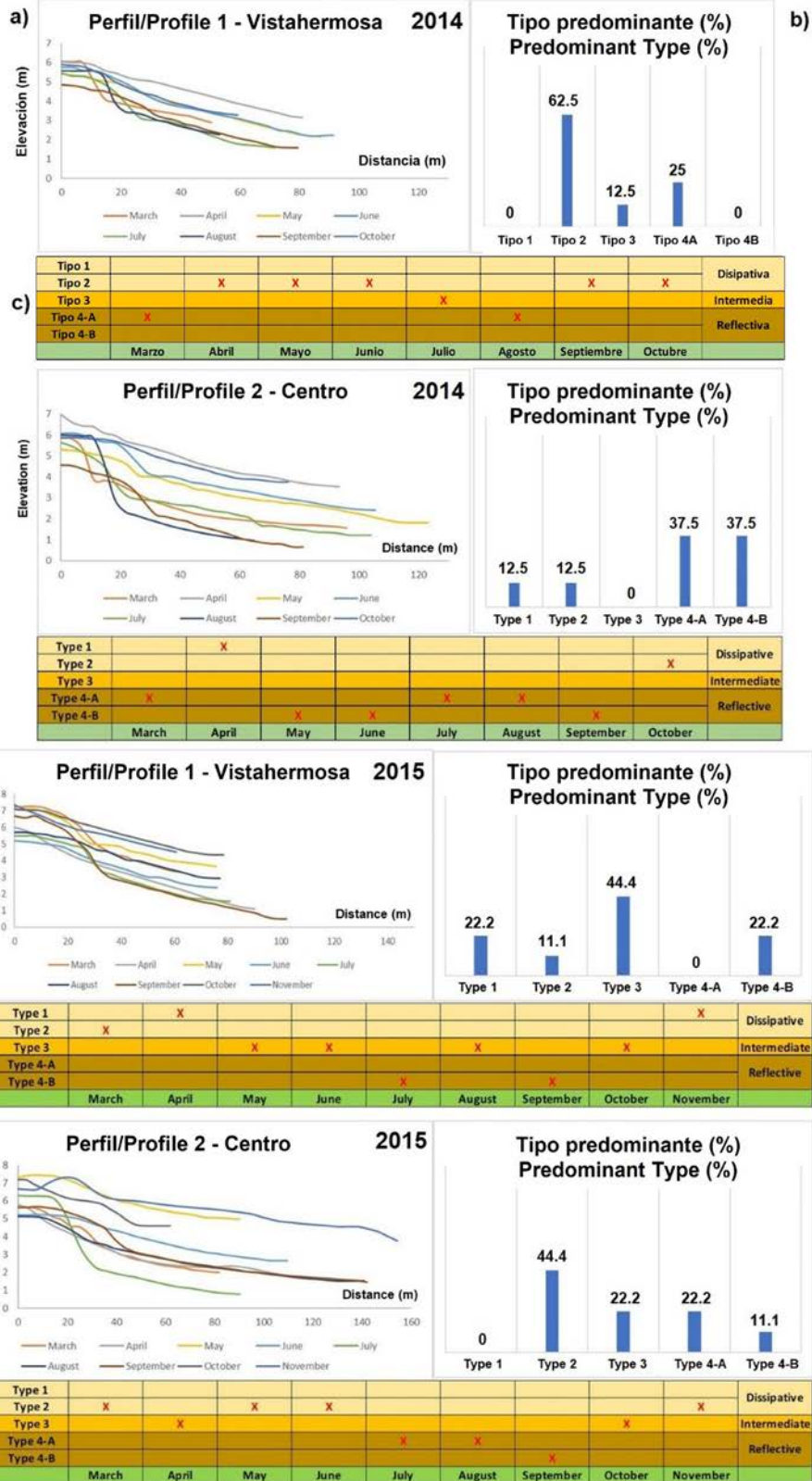


Figura 7. a) Perfiles de playa mensuales (Vistahermosa y Centro) para 2014 y 2015. b) Tipo de perfil de playa predominante en % para cada año, sector y perfil. c) Tipo de perfil de playa para cada mes y el estado morfodinámico correspondiente, marcado con una (x) roja.

Figure 7. a) Monthly beach profiles (Vistahermosa and Centro) for 2014 and 2015. b) Predominant beach profile type in % for each year, sector, and profile. c) Beach profile type for each month and its corresponding morphodynamic state, marked with a red x.

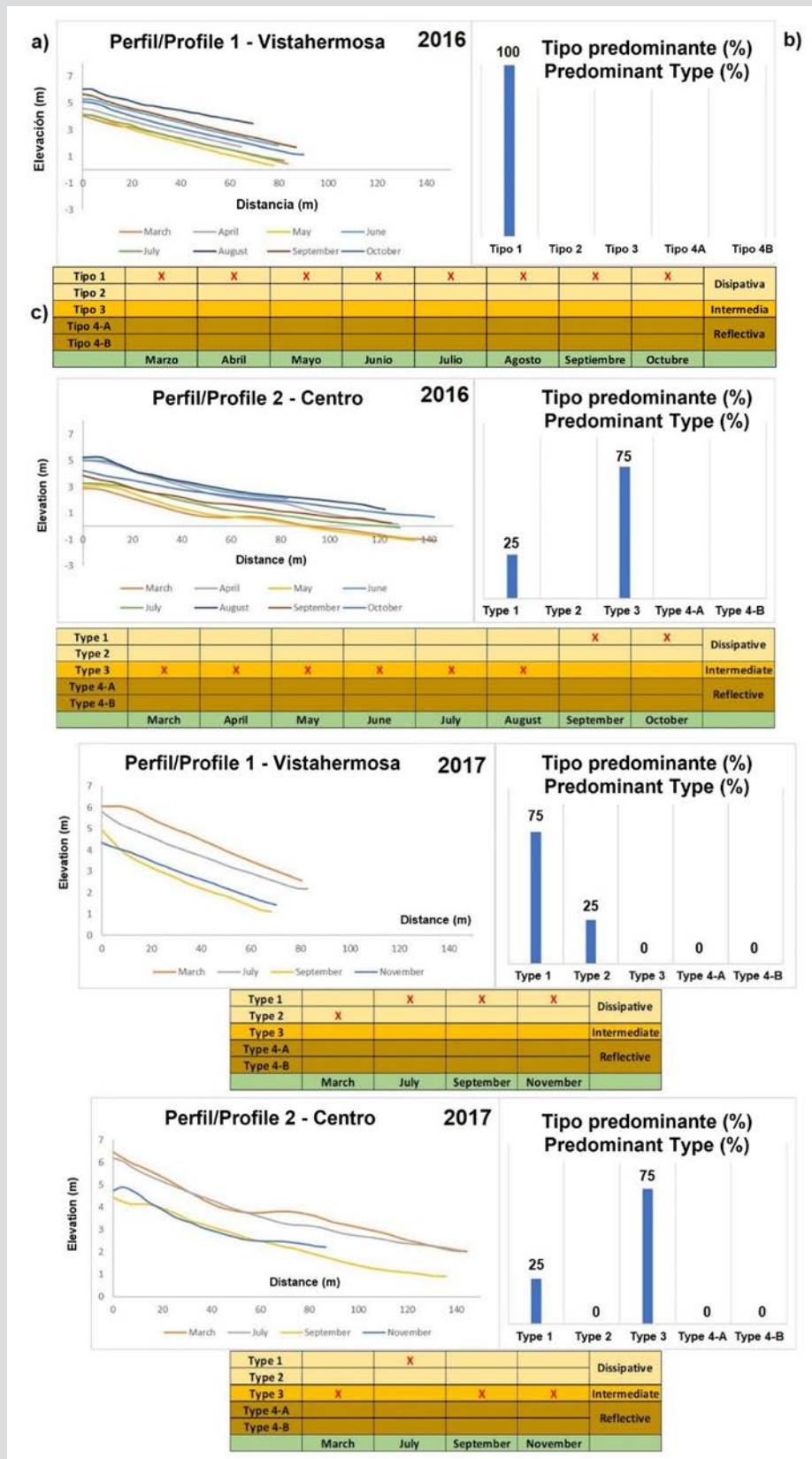


Figura 8. a) Perfiles de playa mensuales (Vistahermosa y Centro) para 2016 y 2017. **b)** Tipo de perfil de playa predominante en % para cada año, sector y perfil. **c)** Tipo de perfil de playa para cada mes y el estado morfodinámico correspondiente, marcado con una (x) roja.

Figure 8. a) Monthly beach profiles (Vistahermosa and Centro) for 2016 and 2017. **b)** Predominant beach profile type in % for each year, sector, and profile. **c)** Beach profile type for each month and its corresponding morphodynamic state, marked with a red x.

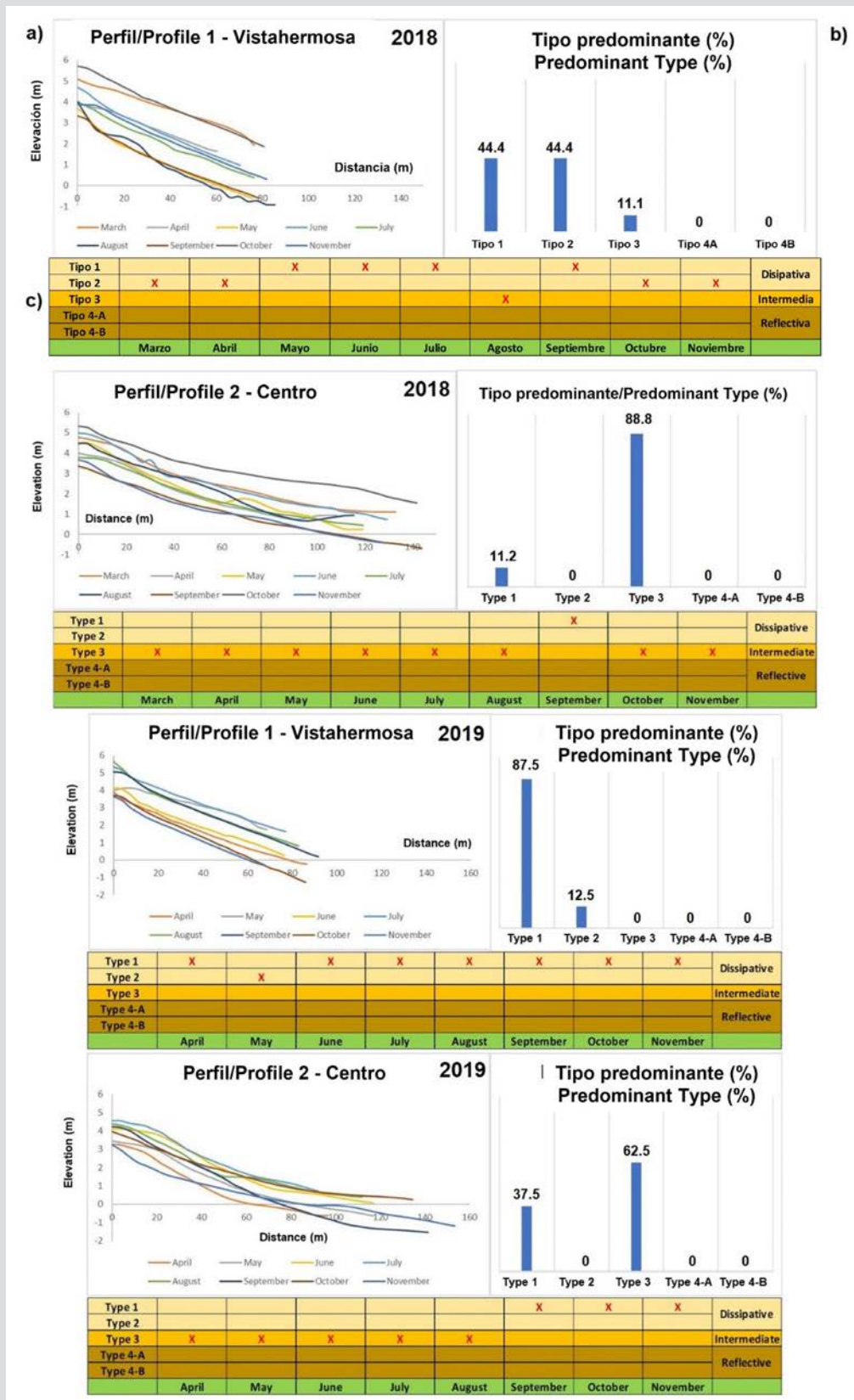


Figura 9. a) Perfiles de playa mensuales (Vistahermosa y Centro) para 2018 y 2019. **b)** Tipo de perfil de playa predominante en % para cada año, sector y perfil. **c)** Tipo de perfil de playa para cada mes y el estado morfodinámico correspondiente, marcado con una (x) roja.

Figure 9. a) Monthly beach profiles (Vistahermosa and Centro) for 2018 and 2019. **b)** Predominant beach profile type in % for each year, sector, and profile. **c)** Beach profile type for each month and its corresponding morphodynamic state, marked with a red x.

En relación con los valores máximos de la marea en el comportamiento intranual de la playa, se esperaría que en los meses en que se da un aumento de la marea se presenten estados reflejantes de la playa, pero esto solo sucedió en 2014 y 2015. De manera general, se evidencia que, con valores de marea altos o bajos, se mantiene la presencia de los estados disipativo e intermedio (Figura 9). Los resultados interanuales muestran que en 2014 y 2015, cuando la marea alcanzó sus valores máximos, se presentaron estados de playa reflectiva, representados por procesos de erosión, pero cuando la marea estuvo baja (2016 a 2019), pasó a estados disipativos e intermedios (Figura 10).

Cuando la marea se encuentra con valores de altura que no superan 4,5 m (2016 a 2019) en el perfil de la zona Centro (dentro de la bahía), sucede que en los primeros meses del año se encuentra en estado intermedio, pasando a disipativo en la segunda mitad del año. Por su parte, Vistahermosa estuvo siempre en estado disipativo. Otra observación es que la relación de los estados con la marea es inversa. En 2014 y 2015, el estado de la playa es dominado por la marea (TD), lo que implica un aumento de la influencia del oleaje, es decir, que hay más área de la playa donde el oleaje interactúa con la superficie de la playa. Después de esto, hay procesos sin dominio del oleaje.

As for the maximum tide values in the intra-annual beach behavior, it would be expected that, in the months with increased tides, reflective beach states are observed, but this only happened in 2014 and 2015. It was evidenced that, with high or low tide values, the presence of dissipative and intermediate states is maintained (Figure 9). The interannual results show that in 2014 and 2015, when the tide reached its maximum values, reflective states were observed, represented by erosion processes. However, when the tide was low (2016-2019), dissipative and intermediate states were observed (Figure 10).

When the tide height exhibits values not higher than 4.5 m (2016-2019) in the Centro sector profile (inside the bay), an intermediate state is observed in the first months of the year, which becomes dissipative in the second half of the year. On the other hand, Vistahermosa always showed a dissipative state. another observation is that the relationship between the states and the tide is inverse. In 2014, and 2015, the beach state was dominated by the tide (TD), which implies an increase in the influence of the waves, that is, there is a larger beach area where the waves interact with the surface of the beach. After this, there are processes with no dominance of the waves.

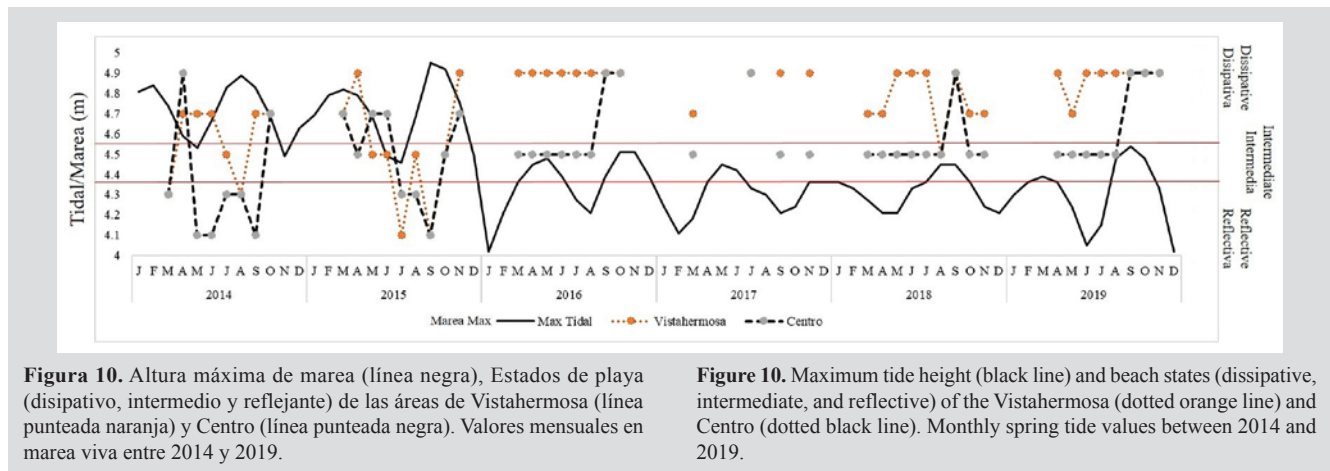


Figura 10. Altura máxima de marea (línea negra), Estados de playa (disipativo, intermedio y reflejante) de las áreas de Vistahermosa (línea punteada naranja) y Centro (línea punteada negra). Valores mensuales en marea viva entre 2014 y 2019.

Figure 10. Maximum tide height (black line) and beach states (dissipative, intermediate, and reflective) of the Vistahermosa (dotted orange line) and Centro (dotted black line). Monthly spring tide values between 2014 and 2019.

DISCUSIÓN

Las descripciones generadas en los modelos en planta de esta investigación coinciden con los resultados y las diferentes características descritas por Correa y Restrepo (2002), quienes utilizaron observaciones de campo para describir e incluir un modelo morfodinámico de la playa El Choncho (Pacífico colombiano); estos autores representaron

DISCUSSION

The descriptions provided by the plan models of this research match the results and the different characteristics described by Correa and Restrepo (2002), who employed field observations to describe and propose a morphodynamic model of El Choncho beach (Colombian Pacific). These authors represented the main morphological characteristics

las principales características morfológicas y procesos costeros y clasificaron la playa en un estado morfodinámico intermedio. Asimismo, estos resultados coinciden con los perfiles de playa realizados previamente sobre geoformas asociadas a islas barrera (Martínez y González, 1997). Cabe recordar que los modelos de planta son adaptaciones de los modelos propuestos y las observaciones morfológicas obtenidas de los DEM generados, es decir, lo que se hizo fue recolectar las características morfológicas predominantes y representarlas en modelos ya adaptados por los autores ya mencionados.

Los resultados de este estudio muestran que los estados morfodinámicos disipativos e intermedios predominaron en la playa macromareal del Pacífico oriental tropical, La Bocana, con procesos dominantes de TM y TD que coinciden con los propuestos por Short (2020) y autores anteriores (Masselink y Short, 1993; Masselink *et al.*, 2006; Scott *et al.*, 2011) para latitudes medias. Estos estados se distribuyen estacional e interanualmente y brindan un enfoque para la comprensión de los procesos temporales de rotación de playas propuestos por Loureiro y Ferreira (2020). Los mayores cambios de estados morfodinámicos intranuales (2014 y 2015) muestran un efecto sinérgico entre el rango de marea y la altura máxima del oleaje, mostrando un cambio a perfiles reflectivos principalmente, cuando esta supera 0,7 m y el período es corto (entre 5 y 9 s). Esto puede ser más crítico en la zona de estudio ante eventos extremos, ya que se han llegado a registrar alturas máximas de la ola de hasta 2,18 m (Portilla *et al.*, 2015), lo que podría traducirse en pérdida del frente costero, lo cual debe ser analizado en futuros trabajos.

Este método agrupa cronológica y espacialmente los estados morfodinámicos de dos perfiles de playa. Pereira *et al.* (2010) realizaron un agrupamiento homogéneo y heterogéneo y una clasificación morfodinámica de un segmento costero de más de 300 km de longitud e identificaron los tres estados que se encuentran en este segmento. Así, el área costera contiene diferentes escalas de variación espacio-temporal de estados morfodinámicos.

Se observó un predominio de los perfiles tipo 1 (disipativo-erosivo) y tipo 3 (intermedio-no erosivo). Los estados están dominados por la marea con patrones anuales que dependen de la variabilidad ambiental estacional e interanual en la zona tropical. Esto confirma la clasificación del estado morfodinámico propuesta por Wright y Short (1984) y Masselink y Short (1993) para playas macromareales.

En el sector Vistahermosa (área expuesta) predominó la playa tipo 1 (disipativa), mientras que en el sector Centro

and coastal processes, and they classified the beach as being in an intermediate morphodynamic state. These results agree with the beach profiles previously elaborated regarding the geoforms associated with barrier islands (Martínez and González, 1997). It is worth remembering that the plan models are adaptations of the proposed models and the morphological characteristics obtained from the generated DEMs, that is, the predominant morphological characteristics were collected and represented in models that had already been adapted by different authors.

The results of this study show a predominance of the dissipative and intermediate morphodynamic states in the macrotidal beach of La Bocana in the eastern tropical Pacific, with dominant TM and TD processes that coincide with those proposed by Short (2020) and previous authors (Masselink and Short, 1993; Masselink *et al.*, 2006; Scott *et al.*, 2011) for middle latitudes. These states are seasonally and interannually distributed and provide an approach for understanding the temporal beach rotation processes proposed by Loureiro and Ferreira (2020). The greatest intra-annual morphodynamic state changes (2014 and 2015) show a synergic effect between the tide range and the maximum wave height, with a transition towards mainly reflective profiles when the latter exceeds 0.7 m, and the period is short (between 5 and 9 s). This may be more critical in the study area in the face of extreme events, as maximum wave heights of up to 2.18 m have been reported (Portilla *et al.*, 2015), which could translate into a loss of the coastline. This should be analyzed in future works.

This method groups chronologically and spatially the morphodynamic states of two beach profiles. Pereira *et al.* (2010) performed a homogenous and heterogenous grouping and a morphodynamic classification of a coastal segment more than 300 km in length. They identified the three states in this segment. Thus, the coastal area contains different spatial-temporal variation scales with regard to morphodynamic states.

A predominance of type-1 (dissipative-erosive) and type-3 (intermediate-non-erosive) profiles was observed. The states are dominated by the tide, with annual patterns that depend on the seasonal and interannual environmental stability of the tropical zone. This confirms the morphodynamic state classification proposed by Wright and Short (1984) and Masselink and Short (1993) for macrotidal beaches.

In the Vistahermosa sector (exposed area), there was a predominance of type-1 beaches (dissipative),

(área interna de la bahía) predominó el tipo 3 (intermedio). La velocidad del viento y la altura del oleaje aumentan en el segundo semestre del año (Thomas *et al.*, 2014; Ricaurte-Villota *et al.*, 2018), pero la playa no presenta tipos de WD estacionales ni estados relacionados con la climatología mencionada, un factor que puede estar alterando esta relación, no es sólo el dominio evidente de la marea, sino que la playa del sector Centro (área interna de la bahía), tiene una influencia antrópica debido al oleaje generado por los barcos que ingresan al puerto de Buenaventura que altera las condiciones normales de una posible playa tipo estuario. Por su parte, la playa Vistahermosa (área exterior y expuesta), que debe tener una correlación con el oleaje, tiene una fuerte intervención antrópica para protegerse de la erosión costera con muros de hormigón y madera, que altera las condiciones normales de la playa, que actualmente se encuentra bajo un estado disipativo (predominante). Esto puede estar alterando los resultados y quizás no permite visualizar las condiciones naturales estacionales, pero evidencia la influencia antrópica en los cambios en los estados morfodinámicos de la playa.

Las clasificaciones morfodinámicas de playas se han desarrollado principalmente en latitudes medias, por ejemplo, en el Reino Unido (Scott *et al.*, 2011) y Australia (Masselink y Short, 1993; Masselink *et al.*, 2006) con condiciones ambientales muy diferentes a las del Pacífico tropical oriental. El potencial para playas de WD de alta energía es mayor en latitudes medias, ya que la altura de las olas generalmente disminuye en latitudes por debajo de 30 ° y por encima de 60 ° (Davies, 1980). Los sedimentos también se controlan latitudinalmente; los trópicos son dominados por una abundancia de sedimentos terrígenos finos y playas reflectantes de baja energía (Short, 2020). A pesar de la ubicación tropical y las condiciones ambientales variables, las clasificaciones coinciden con las propuestas para las latitudes medias, lo que sugiere el dominio del rango de mareas en la determinación de los estados morfodinámicos de la playa.

En este estudio no se utilizaron análisis matemáticos de datos topográficos multitemporales para dilucidar patrones morfológicos que varían temporal y espacialmente (Winant *et al.*, 1975; Miller y Dean, 2007a, 2007b; Conlin *et al.*, 2020), ya que el énfasis principal fue el de identificar las características morfológicas y realizar el análisis morfodinámico de la playa, y posteriormente con base en los resultados obtenidos de los estados de playa, realizar el análisis temporal y espacial de estos. Sería interesante y bajo otro objetivo, poder adaptar los análisis cuantitativos desde la perspectiva utilizada en este estudio. Otro factor a tener

while, in Centro (internal bay area), type 3 (intermediate) was predominant. The wind speed and the wave height increase in the second semester of the year (Thomas *et al.*, 2014; Ricaurte-Villota *et al.*, 2018), but the beach shows no seasonal WD types nor states related with the climatology. A factor that may influence this relationship is not only the evident dominance of the tide, but also the fact that the Centro sector beach (internal bay area) is under anthropic influence due to the waves generated by the ships entering the port of Buenaventura, which alters the normal conditions of a possibly estuarine beach. On the other hand, Vistahermosa beach (exterior and exposed area), which should be correlated with the waves, shows a marked anthropic intervention, as concrete and wooden walls are built for protection against coastal erosion, which alters the normal conditions of a beach. This beach currently shows a (predominantly) dissipative state, which may have altered the results and perhaps does not allow visualizing the natural seasonal conditions, although it evidences the anthropic influence on the changes in beach morphodynamic states.

Morphodynamic beach classifications have been mainly carried out in middle latitudes, *e.g.*, in the United Kingdom (Scott *et al.*, 2011) and Australia (Masselink and Short, 1993; Masselink *et al.*, 2006), under environmental conditions very different from those of the eastern tropical Pacific. The potential for high-energy WD beaches is greater in middle latitudes, as the wave height generally decreases in latitudes below 30° and above 60 ° (Davies, 1980). Sediments are also controlled latitudinally, and the tropics are dominated by an abundance of fine terrigenous sediments and low-energy reflective beaches (Short, 2020). Despite the tropical location and the variable environmental conditions, the classifications match those proposed for middle latitudes, which suggests the dominance of the tidal range in the determination of beach morphodynamic states.

This study did not employ mathematical analyses on multitemporal topographic data in order to determine morphological patterns with temporal and spatial variations (Winant *et al.*, 1975; Miller and Dean, 2007a, 2007b; Conlin *et al.*, 2020), as the main emphasis was the identification of morphological characteristics and carrying out a beach morphodynamic analysis, and, later, based on the results obtained, on temporally and spatially analyzing the beach states. It would be interesting, under another objective, to be able to adapt quantitative analyses in the perspective used in this study.

en cuenta, son los datos faltantes, equivalentes a los meses de diciembre, enero y febrero. El parámetro Ω implementado en este estudio, predice la morfología de la playa, con las condiciones predominantes; esto es una ventaja frente a estos vacíos en los datos. Aun así, el muestreo realizado durante seis años, por nueve meses cada uno, es una muestra representativa, teniendo en cuenta las condiciones naturales predominantes de la playa.

CONCLUSIONES

Se proponen cuatro tipos predominantes de playa, clasificadas según la morfodinámica y estado de la playa, caracterizadas estacionalmente y según la posición de la playa, es decir, un perfil de playa en condiciones externas y expuestas a condiciones de oleaje directo (sector Vistahermosa) y un perfil de la playa dentro de la bahía (sector Centro). Se observó que para playa Vistahermosa predomina el tipo 1 de playa en estado morfodinámico disipativo y para playa Centro predomina el tipo 3 en estado intermedio. Asimismo, se proponen seis modelos de plantas obtenidos a partir de observaciones morfológicas.

En la playa macromareal del Pacífico tropical oriental (La Bocana), el principal resultado fue que predominan los estados morfodinámicos disipativos e intermedios, con procesos dominantes de MT y TD, lo que sugiere la dominancia del rango de mareas en la determinación de los estados morfodinámicos de la playa. Además, el estado TD observado en 2014 y 2015 muestra un frente de playa reflectante debido al posible aumento de las olas debido a condiciones más energéticas.

La clasificación morfodinámica de playas para el litoral Pacífico colombiano y la determinación de las causas del cambio morfológico de las playas a escalas de tiempo intra e interanual, contribuye al conocimiento de las playas tropicales, a partir de dilucidar cómo responden a los procesos ambientales que varían de manera intra e interanual, por ejemplo los efectos sinérgicos entre la marea y el oleaje, lo cual puede favorecer el desarrollo racional de las zonas costeras del Pacífico colombiano.

Finalmente, se evidencia la importancia del monitoreo *in situ* de los sistemas costeros. Esta primera serie temporal de seis años de perfiles y modelos de playa para el Pacífico tropical oriental y Colombia relaciona variables oceanográficas y climáticas y ayuda a comprender la dinámica espacio-temporal, aunque se requiere mayor frecuencia de observaciones pues se desconoce el efecto de eventos

Another factor to be considered is the missing data corresponding to December, January, and February. The parameter Ω employed in this study can predict beach morphology with the predominant conditions. This is an advantage against these gaps in the data. Still, the sampling carried out for six (nine months for each one) constitutes a representative sample, considering the predominant natural conditions of the beach.

CONCLUSIONS

Four predominant beach types are proposed classified according to beach morphodynamics and states, characterized seasonally and according to the position of the beach, that is, one beach profile under external conditions and exposed to direct wave conditions (Vistahermosa sector) and one profile of the beach within the bay (Centro sector). It was observed that, in Vistahermosa beach, type 1 is predominant in a dissipative morphodynamic state, while Centro shows a predominance of type 3 in an intermediate state. Similarly, six plan models obtained from morphological observations are proposed.

In this macrotidal beach of the eastern tropical Pacific (La Bocana beach), the main result was a predominance of dissipative and intermediate morphodynamic states, with dominant MT and TD processes, thus suggesting a dominance of the tidal range in determining the beach morphodynamic states. In addition, the TD state observed in 2014 and 2015 shows a reflective beach front due to the possible increase in the waves caused by more energetic conditions.

The morphodynamic classification of beaches in the Colombian Pacific littoral and the determination of the causes for beach morphological changes on intra- and interannual scales contribute to understanding tropical beaches, upon the basis of elucidating the way in which they respond to environmental processes with intra- and interannual variations, *e.g.*, the synergic effects between tides and waves, which may favor the rational development of coastal areas in the Colombian Pacific.

Finally, this work evidences the importance of monitoring coastal systems *in situ*. This first time series spanning six years of beach profiles and models for the eastern tropical Pacific and Colombia relates oceanographic and climatic variables, and it helps to understand spatial-temporal dynamics, although more frequent observations is required, given that the effect of external events is unknown.

extremos, los resultados contribuyen al conocimiento regional y local de las playas y son útiles para proponer soluciones para mitigar la erosión costera y ayudar a los tomadores de decisiones, planificadores e instituciones de gestión de riesgo.

The results contribute to the regional and local knowledge of the beaches, as well as to aiding decision-makers, planners, institutions with regard to risk management.

AGRADECIMIENTOS

Esta investigación científica ha sido financiada con recursos del Banco Nacional de Proyectos de Inversión (BPIN) Proyecto “Investigación científica hacia la generación de información y conocimiento de las áreas marinas y costeras de interés para la nación” de Invemar. Los autores agradecen a los investigadores del programa de Geociencias Marinas y Costeras de Invemar que participaron en las campañas de campo y laboratorio y a la comunidad de la localidad de La Bocana por su acompañamiento y apoyo durante el desarrollo de este estudio. Gracias a todos los revisores que contribuyeron a mejorar este documento. Finalmente agradecen a Tatiana Behar y Ricardo De La Vega por su apoyo en el diseño gráfico.

ACKNOWLEDGEMENTS

This scientific research has been funded with resources from Invemar’s National Investment Projects Bank (BPIN) through the project “Scientific research oriented towards generating information and knowledge on marine and coastal areas of national interest”. The authors would like to thank the researchers from the Invemar Marine and Coastal Geoscience program who participated in the field and laboratory campaigns, as well as the community of La Bocana locality for their accompaniment and support during the development of this study. Thanks to all reviewers, who helped to improve this document. Finally, the authors would like to thank Tatiana Behar and Ricardo De La Vega for their support regarding graphic design.

BIBLIOGRAFÍA / LITERATURE CITED

- Agámez, N. 2013. Análisis de la evolución morfodinámica de las playas en el Caribe colombiano, para las zonas de Galerazamba, Cartagena de Indias e Isla Barú (Bolívar, Colombia). <https://www.academia.edu/8197649>
- Andreoli, R.V., M.T. Kayano, J. Viegas, S.S. de Oliveira, R.A.F. de Souza, S.R. García, W.H.T. Rego and M.B.I. de Oliveira. 2019. Effects of two different La Niña types on the South American rainfall. *Int. J. Climatol.*, 39: 1415–1428. <https://doi.org/10.1002/joc.5891>
- Blott, S.J. and K. Pye. 2001. Gradstat: A grain size distribution and statistics package for the analysis of unconsolidated sediments. *Earth Surf. Process. Landforms.*, 26: 1237–1248. <https://doi.org/10.1002/esp.261>
- Booij, N., R.C. Ris and L.H. Holthuisen. 1999. A third-generation wave model for coastal regions: 1. Model description and validation. *J. Geophys. Res. Oceans.*, 104: 7649–7666. <https://doi.org/10.1029/98JC02622>
- Castelle, B., V. Marieu, S. Bujan, S. Ferreira, J.P. Parisot, S. Capo, N. Sénéchal and T. Chouzenoux. 2014. Equilibrium shoreline modelling of a high-energy meso-macrotidal multiple-barred beach. *Mar. Geol.*, 347: 85–94. <https://doi.org/10.1016/j.margeo.2013.11.003>
- Coca, O. and C. Ricaurte-Villota. 2019. Validation of the hazard and vulnerability analysis of coastal erosion in the Caribbean and pacific coast of Colombia. *J. Mar. Sci. Eng.*, 7: 260. <https://doi.org/10.3390/jmse7080260>
- Conde-Frias, M., L. Otero, J.C. Restrepo, J.C. Ortiz, J. Ruiz and A.F. Osorio. 2017. Swash Oscillations in a Microtidal Dissipative Beach. *J. Coast. Res.*, 336: 1408–1422. <https://doi.org/10.2112/jcoastres-d-16-00147.1>
- Conlin, M.P., P.N. Adams, J.M. Jaeger and R. MacKenzie. 2020. Quantifying seasonal-to-interannual-scale storm impacts on morphology along a cusped coast with a hybrid empirical orthogonal function approach. *JGR Earth Surface.*, 125: 12. <https://doi.org/10.1029/2020JF005617>
- Correa, I. and R. Morton. 2010. Pacific Coast of Colombia. 193-198. In: Bird, E.C.F. (Ed.). *Encyclopedia of the World’s Coastal Landforms*. Springer Netherlands, Dordrecht. 1516 p. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-8639-7_29
- Correa, I.D. y J.D. Restrepo. 2002. Geología y Oceanografía del delta del río San Juan. *Litoral Pacífico colombiano*. Universidad EAFIT, Medellín. 221 p.
- Davies, J.L. 1980. *Geographical variation in coastal development*. Longman, London. 212 p.
- Ferguson, R.I. and M. Church. 2004. A simple universal equation for grain settling velocity. *J. Sediment. Res.* 74: 933–937. <https://doi.org/10.1306/051204740933>
- Fontán, A., S. Albarracín and J. Alcántara-Carrió. 2009. Estudios de erosión en costas sedimentarias mediante GPS diferencial y ecosondas Monohaz/Multihaz. 100–122. En: Alcántara-Carrió, J., I. Stalliviere, F. Isla, M. Alvarado, A. da Fontoura, A. Cabrera y R. Sandoval. (Eds.). *Métodos en teledetección aplicada a la prevención de riesgos naturales en el litoral*. CYTED. 415 p.



- Gómez-García, A.M., G.R. Bernal, A.F. Osorio and V. Botero. 2014. Morphodynamics of a mesotidal rocky beach: Palmeras beach, Gorgona Island National Natural Park, Colombia. *J. South Am. Earth Sci.*, 54: 196–209. <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2014.06.002>
- Gómez-Pujol, L., and A. Orfila. 2020. Reflective–dissipative continuum. 421–437. In: Jackson, D.W.T. and A.D. Short. (Eds.). *Sandy Beach Morphodynamics*. Elsevier. 793 p. <https://doi.org/10.1016/B978-0-08-102927-5.00018-7>
- Guza, R.T. and D.L. Inman. 1975. Edge Waves and Beach Cusps. *J. Geophys. Res.*, 80: 2997–3011. <https://doi.org/10.9753/icce.v16.81>
- Hersbach, H., B. Bell, P. Berrisford, A. Horányi, J.M. Sabater, J. Nicolas and D. Dee. 2019. Global reanalysis: goodbye ERA-Interim, helloERA5. *ECMWF Newsl.*, 159: 17-24.
- Holanda, T.F., R. Mikosz Gonzalves, A. Pereira Lino and P. de Souza Pereira. 2020. Morphodynamic classification, variations and coastal processes of Paiva beach, PE, Brazil. *Rev. Bras. Geomorfol.*, 21: 2. <https://doi.org/10.20502/rbg.v21i2.1769>
- Jackson, D.W.T. and A.D. Short. 2020. Introduction to beach morphodynamics. 1–14. In: Jackson, D.W.T. and A.D. Short (Eds.). *Sandy Beach Morphodynamics*. Elsevier, 793 p. <https://doi.org/10.1016/b978-0-08-102927-5.00001-1>
- Karunarathna, H., J.M. Horrillo-Caraballo, R. Ranasinghe, A.D. Short and D.E. Reeve. 2012. An analysis of the cross-shore beach morphodynamics of a sandy and a composite gravel beach. *Mar. Geol.*, 299–302: 33–42. <https://doi.org/10.1016/j.margeo.2011.12.011>
- Komar, P.D. and R. Moore. 1983. *Handbook of Coastal Processes and Erosion*. Taylor and Francis group, New York. 48 p.
- Levoy, F., E.J. Anthony, O. Monfort and C. Larssonneur. 2000. The morphodynamics of megatidal beaches in Normandy, France. *Mar. Geol.*, 171: 39–59. [https://doi.org/10.1016/S0025-3227\(00\)00110-9](https://doi.org/10.1016/S0025-3227(00)00110-9)
- Loureiro, C. and Ó. Ferreira. 2020. Mechanisms and timescales of beach rotation. 593–614. In: Jackson, D.W.T. and A.D. Short (Eds.) *Sandy Beach Morphodynamics*. Elsevier, 793 p. <https://doi.org/10.1016/b978-0-08-102927-5.00024-2>
- Martínez-Ardila, N.J. 2005. Amenazas naturales en el litoral Pacífico colombiano asociadas al ascenso del nivel del mar. *Cuad. Geogr. Rev. Colomb. Geogr.*, 14: 83–96.
- Martínez, J.O. y J.L. González. 1997. Evolución histórica de las islas barrera del sector de Buenaventura y El Naya. *Invemar*, Santa Marta. 72 p.
- Masselink, G., Kroon, A., Davidson-Arnott, R.G.D., 2006. Morphodynamics of intertidal bars in wave-dominated coastal settings—A review. *Geomorphology.*, 73: 33–49. <https://doi.org/10.1016/j.geomorph.2005.06.007>
- Masselink, G., and C.B. Pattiaratchi. 2001. Seasonal changes in beach morphology along the sheltered coastline of Perth, Western Australia. *Mar. Geol.*, 172: 243–263. [https://doi.org/10.1016/S0025-3227\(00\)00128-6](https://doi.org/10.1016/S0025-3227(00)00128-6)
- Masselink, G. and A.D. Short. 1993. The Effect of Tide Range on Beach Morphodynamics and Morphology: A Conceptual Beach Mode. *J. Coast. Res.*, 9: 785–800.
- Miller, J.K. and R.G. Dean. 2007a. Shoreline variability via empirical orthogonal function analysis: Part I temporal and spatial characteristics. *Coast. Eng.*, 54: 111–131. <https://doi.org/10.1016/j.coastaleng.2006.08.013>
- Miller, J.K. and R.G. Dean. 2007b. Shoreline variability via empirical orthogonal function analysis: Part II relationship to nearshore conditions. *Coast. Eng.*, 54: 133–150. <https://doi.org/10.1016/j.coastaleng.2006.08.014>
- Mustapa, M.Z., S. Saad, M.S.A. Hadi, K. Yunus and N. Sapon. 2015. Beach-face morphodynamics of different morphological setting along Teluk Chempedak to Kuala Pahang, Malaysia. *J. Teknol.*, 77: 51–56. <https://doi.org/10.11113/jt.v77.6739>
- Pereira, P.S., L. Júlio Calliari and R. Carmo Barletta. 2010. Heterogeneity and homogeneity of Southern Brazilian beaches: A morphodynamic and statistical approach. *Cont. Shelf Res.*, 30: 270–280. <https://doi.org/10.1016/j.csr.2009.11.007>
- Portilla, J., A.L. Caicedo, R. Padilla-Hernández and L. Cavaleri. 2015. Spectral wave conditions in the Colombian Pacific Ocean. *Ocean Model.*, 92: 149–168. <https://doi.org/10.1016/j.ocemod.2015.06.005>
- Posada, B.O., W. Henao Pineda y G. Guzmán Ospitia. 2009. Diagnóstico de la erosión y sedimentación en la zona costera del Pacífico colombiano. *Invemar*, Santa Marta. 148 p.
- Price, T.D., B.G. Ruessink and B. Castelle. 2014. Morphological coupling in multiple sandbar systems—a review. *Earth Surf. Dyn.*, 2: 309–321. <https://doi.org/10.5194/esurf-2-309-2014>
- Reichmüth, B. and E.J. Anthony. 2008. Dynamics of intertidal drainage channels on a multi- barred macrotidal beach. *Earth Surf. Process. Landforms.*, 33: 142–151. <https://doi.org/10.1002/esp.1561>
- Reichmüth, B. and E.J. Anthony. 2007. Tidal influence on the intertidal bar morphology of two contrasting macrotidal beaches. *Geomorphology.*, 90: 101–114. <https://doi.org/10.1016/j.geomorph.2007.01.015>
- Restrepo, J.D., B. Kjerfve, I.D. Correa and J. González. 2002. Morphodynamics of a high discharge tropical delta, San Juan River, Pacific coast of Colombia. *Mar. Geol.*, 192: 355–381. [https://doi.org/10.1016/S0025-3227\(02\)00579-0](https://doi.org/10.1016/S0025-3227(02)00579-0)

- Restrepo, J.D. and S.A. López. 2008. Morphodynamics of the Pacific and Caribbean deltas of Colombia, South America. *J. South Am. Earth Sci.*, 25: 1–21. <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2007.09.002>
- Ricaurte-Villota, C., O. Coca, M. González, M. Bejarano-Espinosa, D.F. Morales, C. Correa-Rojas, F. Briceño-Zuluaga, G., Legarda y M., Arteaga. 2018. Amenaza y vulnerabilidad por erosión costera en Colombia: Enfoque regional para la gestión del riesgo. *Invemar, Santa Marta*. 272 p.
- Ruiz de Alegría-Arzaburu, A., M.A. Arreola-Cortez, H. García-Nava, R. Hernández-Walls and A. Mejía-Trejo. 2016. The Effects of Beach Morphology Variations on the Profile of Nearshore Currents on a Gently Sloping Mesotidal Beach. *J. Coast. Res.*, 75: 457–461. <https://doi.org/10.2112/si75-092.1>
- Ruiz de Alegría-Arzaburu, A. and J.A. Vidal-Ruiz. 2018. Beach recovery capabilities after El Niño 2015 – 2016 at Ensenada Beach, Northern Baja California. *Ocean Dyn.*, 68: 749–759. <https://doi.org/10.1007/s10236-018-1164-6>
- Ruiz de Alegría-Arzaburu, A., J.A. Vidal-Ruiz, H. García-Nava and A. Romero-Arteaga. 2017. Seasonal morphodynamics of the subaerial and subtidal sections of an intermediate and mesotidal beach. *Geomorphology*, 295: 383–392. <https://doi.org/10.1016/j.geomorph.2017.07.021>
- Ruiz de Alegría-Arzaburu, A., I. Mariño-Tapia, R. Silva and A. Pedrozo-Acuña. 2013. Post-nourishment beach scarp morphodynamics. *J. Coast. Res.*, 65: 576–581. <https://doi.org/10.2112/si65-098.1>
- Scott, T., G. Masselink and P. Russell. 2011. Morphodynamic characteristics and classification of beaches in England and Wales. *Mar. Geol.*, 286: 1–20. <https://doi.org/10.1016/j.margeo.2011.04.004>
- Sénéchal, N., T. Gouriou, B. Castelle, J.-P. Parisot, S. Capo, S. Bujan and H. Howa. 2009. Morphodynamic response of a meso- to macro-tidal intermediate beach based on a long-term data set. *Geomorphology*, 107: 263–274. <https://doi.org/10.1016/j.geomorph.2008.12.016>
- Sénéchal, N. and A. Ruiz de Alegría-Arzaburu. 2020. Seasonal imprint on beach morphodynamics. 461–486. In: Jackson, D.W.T. and A.D. Short (Eds.). *Sandy Beach Morphodynamics*. Elsevier, 793 p. <https://doi.org/10.1016/b978-0-08-102927-5.00020-5>
- Short, A.D. 1999. *Handbook of Beach and Shoreface Morphodynamics*. Wiley, Chichester. 379 pp. [https://doi.org/10.1002/1099-0755\(200009/10\)10:5<391::AID-AQC418>3.0.CO;2-F](https://doi.org/10.1002/1099-0755(200009/10)10:5<391::AID-AQC418>3.0.CO;2-F)
- Short, A.D. 2020. Wave-dominated, tide-modified and tide-dominated continuum. 363–389. In: Jackson, D.W.T. and A.D. Short (Eds.). *Sandy Beach Morphodynamics*. Elsevier, 793 p. <https://doi.org/10.1016/B978-0-08-102927-5.00016-3>
- Sonu, C. 1973. Three-Dimensional beach changes. *J. Geol.*, 81(1): 42-64. <https://doi.org/10.1086/627806>
- Sonu, C., S. Murray, S.A. Hsu, J. Suhayda and E. Waddell. 1973. Sea breeze and coastal processes. *Eos, Trans. Am. Geophys. Union.*, 54(9): 820-833. <https://doi.org/10.1029/EO054i009p00820>
- Thomas, Y., C. Ricaurte-Villota y O. Coca. 2014. Atlas climatológico del océano Pacífico colombiano y áreas adyacentes. *Invemar, Santa Marta*. 172 p.
- Torres-Freyermuth, A., J.A. Puleo, N. Di Cosmo, M.E. Allende-Arandia, P. Chardón-Maldonado, J. López, B. Figueroa-Espinoza, A. Ruiz de Alegría-Arzaburu, J. Figlus, T.M. Roberts Briggs, J. de la Roza and J. Candela. 2017. Nearshore circulation on a sea breeze dominated beach during intense wind events. *Cont. Shelf Res.*, 151: 40–52. <https://doi.org/10.1016/j.csr.2017.10.008>
- U.S. Army Corps of Engineers–USACE. 1984. *Shore protection manual*. The Coastal Engineering Research Center (CERC), Washington, D.C. 143 p.
- Valiente, N.G., G. Masselink, T. Scott, D. Conley and R.J. Mccarroll. 2019. Role of waves and tides on depth of closure and potential for headland bypassing. *Mar. Geol.*, 407: 60–75. <https://doi.org/10.1016/j.margeo.2018.10.009>
- Vásquez-López, L.M., R.R. Torres-Parra, J.D. Iriarte-Sánchez, F. Oviedo-Barrero, Y.V. Camacho-De Angulo y H.F. Quiñonez-Torres. 2020. Medición y características generales del nivel del mar en la Cuenca Pacífica Colombiana. 134–152. En: *División General Marítima (Ed.), Compilación Oceanográfica de La Cuenca Pacífica Colombiana II*. Editorial Dimar, Bogotá. 229 p.
- Winant, C.D., D.L. Inman and C.E. Nordstrom. 1975. Description of seasonal beach changes using empirical Eigenfunctions. *J. Geophys. Res.*, 80: 1979–1986.
- Wright, L.D., J. Chappell, B.G. Thom, M.P. Bradshaw and P. Cowell. 1979. Morphodynamics of reflective and dissipative beach and inshore systems: Southeastern Australia. *Mar. Geol.*, 32: 105–140. [https://doi.org/10.1016/0025-3227\(79\)90149-X](https://doi.org/10.1016/0025-3227(79)90149-X)
- Wright, L.D. and A.D. Short. 1984. Morphodynamic variability of surf zones and beaches: A synthesis. *Mar. Geol.*, 56: 93–118. [https://doi.org/10.1016/0025-3227\(84\)90008-2](https://doi.org/10.1016/0025-3227(84)90008-2)
- Wright, L.D. and B.G. Thom. 1977. Coastal depositional landforms: a morphodynamic approach. *Prog. Phys. Geogr. Earth Environ.*, 1: 412–459. <https://doi.org/10.1177/030913337700100302>

RECIBIDO / RECEIVED: 29/01/2022

ACEPTADO / ACCEPTED: 05/01/2023



Estimación de resiliencia ecológica en la laguna Las Peonías (Venezuela) mediante análisis integrado GIS-LiDAR

Estimation of ecological resilience in Las Peonías lagoon (Venezuela) by integrated analysis GIS-LiDAR

Julio Marín^{1*}, Oswaldo Moreno¹, Eglimar Bastidas¹, Angel Corona² y Andreina Fernández³

 0000-0003-2770-5978  0000-0001-5147-7691  0000-0001-9792-1188  0000-0003-2830-4252  0000-0002-4677-0698

1. Departamento de Ingeniería Sanitaria y Ambiental (DISA), Escuela de Ingeniería Civil, Facultad de Ingeniería, Universidad del Zulia, Maracaibo, Venezuela. jmarin@fing.luz.edu.ve*, waldom1593@gmail.com, eglimarbastidas@gmail.com

2. Departamento de Hidráulica, Escuela de Ingeniería Civil, Facultad de Ingeniería, Universidad del Zulia, Maracaibo, Venezuela. ancorona@gmail.com

3. Área de Industria, Vicerrectoría Académica, Centro de Formación Técnica CENCO, Enrique Mac Iver 125, Santiago, Chile. andreinafernandez@gmail.com

* Autor de correspondencia / Corresponding author

RESUMEN

La resiliencia ecológica refleja la capacidad de un ecosistema para mantener sus condiciones funcionales y estructurales ante la acción de perturbaciones externas, cuyos límites son dependientes de las características específicas y de la velocidad de recuperación. En este trabajo se estimó la resiliencia ecológica de la laguna Las Peonías (Zulia, Venezuela) entre 2011 y 2019, mediante el análisis integrado GIS-LiDAR (por su siglas en inglés, *Geographic Information System – Light Detection and Ranging*), con la finalidad de conocer su capacidad para absorber los impactos de las actividades antrópicas y orientar la gestión ambiental futura en este cuerpo de agua. Para ello, se determinaron las zonas de actividad antrópica y se calcularon los indicadores de transformación del terreno, de impactos antrópicos y los derivados de la transformación. Los resultados exhibieron un índice de resiliencia ecológica entre $< 0,01$ (2013) y $0,08$ (2011), mientras que la regeneración costera se ubicó entre $0,46$ (2013) y $75,37$ (2011); indicando que la laguna se encuentra en un constante proceso regenerativo, con una capacidad muy pequeña de soportar impactos antrópicos continuos sin sufrir perturbaciones en su equilibrio, lo cual se traduce en un estado de riesgo ambiental elevado debido al desarrollo de un proceso de eutrofización activo y en nivel avanzado.

PALABRAS CLAVE: impacto antrópico, Lago de Maracaibo, laguna costera tropical, regeneración ecológica, transformación del terreno.

ABSTRACT

Ecological resilience reveals the ability of ecosystems to conserve their structural and dynamic characteristics in the face of external instabilities, so their limits are dependent on the specific conditions and the regaining velocity. In the present work, the ecological resilience of the Las Peonías lagoon (Zulia, Venezuela) was estimated between 2011 and 2019, through an integrated analysis GIS-LiDAR (Geographic Information System – Light Detection and Ranging), with the aim of determining its capacity to absorb the impacts of anthropic activities and guide future environmental management in this water body. Thus, the anthropic activity zones and the indicators of land transformation, anthropic impacts, and those derived from the transformation were estimated. The results showed an ecological resilience index between < 0.01 (2013) and 0.08 (2011) and a coastal regeneration degree between 0.46 (2013) and 75.37 (2011); indicating that the lagoon is in a constant regenerative process, with a very small capacity to counteract continuous anthropic impacts without suffering disturbances in its ecosystem balance. This refers to a condition of high environmental risk due to the development of an active and advanced eutrophication process.

KEYWORDS: anthropic impact, ecological regeneration, Maracaibo Lake, territorial transformation, tropical coastal lagoon.

INTRODUCCIÓN

La gestión ambiental aplicada al caso de las lagunas costeras permite utilizar diferentes mecanismos técnicos y tecnológicos, tanto para diagnosticar y analizar las necesidades actuales y futuras, como para diseñar e implementar medidas de acción que permitan la convivencia entre las actividades antrópicas existentes (p. ej. turismo, agricultura, pesca, recreación, industria, entre otras) y la preservación de los valores naturales de estos territorios (García-Ayllón, 2017). Está bien documentado que estos cuerpos de agua están frecuentemente sometidos a diversos problemas ambientales, como producto de su interacción con dichas actividades humanas, originando procesos de perturbación, fragmentación y degradación de hábitats que potencialmente afectan la biodiversidad y la estabilidad del ecosistema (Kennish, 2015; Pelletier *et al.*, 2020; De Wit *et al.*, 2021; Scapin *et al.*, 2022). Adicionalmente, el grado de afectación del territorio circundante en estos ambientes costeros también repercute sobre la estabilidad ecosistémica, producto de la intervención humana en estas zonas protectoras, mediante: desviaciones de ríos, construcción de presas, deforestación de cuencas, obras de control de erosión y sedimentación marina, desarrollo de viviendas y edificaciones recreacionales, construcción de carreteras, cierre de las bocas, destrucción del manglar, instalaciones de salinas y camarónicas, dragado de canales, rellenos para expansión urbana e industrial, depósitos de basura, cambio climático, entre otros (Anthony *et al.*, 2009; Ansari *et al.*, 2011; Glibert *et al.*, 2014; Friedland *et al.*, 2019; Lenzi y Cianchi, 2022).

El problema de contaminación de los ecosistemas lénticos depende de la habilidad de asimilación de los contaminantes, la cual está controlada por su capacidad de autopurificación, dada por sus mecanismos naturales de defensa (Semenov *et al.*, 2019). Esta habilidad y capacidad para absorber, amortiguar y resistir los cambios abióticos y bióticos que ocurren después de las perturbaciones de origen natural o antrópico, se define como resiliencia ecológica; un indicador que permite identificar, monitorear y desarrollar estrategias de manejo y conservación (Holling, 1973; Ludwig *et al.*, 1996; Gunderson, 2000, 2010; Bellwood *et al.*, 2004; Baho *et al.*, 2017; García-Ayllón, 2017). Dicha capacidad de recuperación o amortiguamiento es determinada por variables específicas asociadas con la regeneración, como la composición de plantas, productividad biológica, biomasa, acumulación de nutrientes y diversidad ecológica (Pimm, 1999).

INTRODUCTION

Environmental management applied to the case of coastal lagoons enables the use of different technical and technological mechanisms both to diagnose and analyze current and future needs and to design and implement action steps allowing for the coexistence of anthropic activities (*e.g.*, tourism, agriculture, fishing, recreation, industry, among other) and the preservation of these territories' natural values (García-Ayllón, 2017). It has been well documented that these bodies of water are frequently subjected to diverse environmental issues, as a product of their interaction with said human activity. This entails habitat perturbation, fragmentation, and degradation processes with a potential to affect ecosystem biodiversity and stability (Kennish, 2015; Pelletier *et al.*, 2020; De Wit *et al.*, 2021; Scapin *et al.*, 2022). The degree of affectation in the territory surrounding these coastal environments also has an impact on ecosystem stability as a result of human intervention in these protective areas. This happens through river deviations, the dam construction, basin construction, erosion and marine sedimentation control works, the development of housing and recreational buildings, road construction, mouth closure, mangrove destruction, the installation of salt extraction and shrimp fishing operations, channel dredging, landfills for urban and industrial expansion, waste deposits, climate change, among others (Anthony *et al.*, 2009; Ansari *et al.*, 2011; Glibert *et al.*, 2014; Friedland *et al.*, 2019; Lenzi and Cianchi, 2022).

The issue of pollution in lentic ecosystems depends on pollutant assimilation capabilities, which are dictated by lakes' self-purification capacity according to their natural defense mechanisms (Semenov *et al.*, 2019). This ability to absorb, dampen, and resist the biotic and abiotic changes that occur after natural or anthropogenic perturbations is defined as ecological resilience, an indicator that allows identifying, monitoring, and developing management and conservation strategies (Holling, 1973; Ludwig *et al.*, 1996; Gunderson, 2000, 2010; Bellwood *et al.*, 2004; Baho *et al.*, 2017; García-Ayllón, 2017). These recovery or dampening capabilities are determined by specific variables associated with regeneration, such as plant composition, biological productivity, biomass, nutrient accumulation, and ecological diversity (Pimm, 1999).

To estimate ecological resilience in natural environments, different approaches have been employed, including *i*) the study and understanding of the mechanisms

Para estimar la resiliencia ecológica en ambientes naturales se han aplicado diferentes enfoques, entre los que se cuentan: *i*) estudio y comprensión de los mecanismos a través de los cuales se desarrolla la robustez, entendiéndose por robustez la persistencia de características sistémicas para las que no existen herramientas matemáticas donde se apliquen la teoría de la estabilidad (Jen, 2003); *ii*) aplicación de los conceptos de resiliencia ecológica, ciclos adaptativos y panarquías para comparar sistemas comunitarios, ecológicos y humanos (Gunderson, 2010); *iii*) cuantificación y descripción de servicios ecosistémicos, incluidos los cambios en los riesgos de floración de algas nocivas, para lo cual se proponen dos indicadores integradores de resiliencia: extensión de la vegetación acuática sumergida y distribución espacial de los peces (Wainger *et al.*, 2017); *iv*); enfoque cuantitativo para medir y evaluar la resiliencia, con el propósito de cerrar las brechas entre la ciencia, política y gestión, considerando los atributos complementarios (escalas, capacidad de adaptación, umbrales y regímenes alternativos) que abarcan la complejidad inherente a los ecosistemas (Baho *et al.*, 2017); y *v*) enfoque multidisciplinario mediante un análisis integrado GIS-LiDAR (por su siglas en inglés, Geographic Information System – Light Detection and Ranging), planteando una evaluación integral de la situación y de los desafíos que enfrentan estos ambientes, ayudando a resolver sus problemas actuales (García-Ayllón, 2017). Esta última visión surge como una herramienta innovadora que permite generar resultados objetivos mediante el análisis cuantitativo de los impactos, efectos y amenazas de las actividades humanas sobre los ecosistemas acuáticos, aplicando una metodología sencilla y relativamente precisa.

El objetivo de este trabajo consistió en estimar la resiliencia ecológica de la laguna Las Peonías (Zulia, Venezuela) entre 2011 y 2019, mediante el análisis integrado GIS-LiDAR. Para ello, se determinaron las dimensiones de las áreas de actividad antrópica y se calcularon los indicadores de transformación del terreno y de impactos antrópicos (ocupación costera, afectación agrícola, incidencia mixta y transformación anual media del terreno), y los derivados de la transformación (fragmentación de impacto, regeneración costera y resiliencia ecológica), a fin de conocer el grado de estabilidad ecosistémica y aportar herramientas técnicas para su recuperación ambiental y gestión integral del recurso agua. La adopción de esta metodología con indicadores que permiten realizar diagnósticos globales, susceptibles de ser comparados de una laguna a otra en diferentes partes del mundo, permite resaltar la capacidad de estos ecosistemas

through which robustness is developed (this concept is understood as the persistence of systemic characteristics for which there are no mathematical tools where stability theory is applied) (Jen, 2003); *ii*) the application of the concepts of ecological resilience, adaptive cycles, and panarchy in comparing community, ecological, and human systems (Gunderson, 2010); *iii*) the quantification and description of ecosystem services, including changes in the risks of harmful algae blooms, for which two integrating resilience indicators are proposed: the extension of submerged aquatic vegetation and the spatial distribution of fish (Wainger *et al.*, 2017); *iv*) a qualitative approach to measure and evaluate resilience, with the purpose of closing the gaps between science, policies, and management while considering complementary attributes (scales, adaptation capabilities, thresholds, and alternative regimes) encompassing ecosystems' inherent complexity (Baho *et al.*, 2017); and *v*) a multidisciplinary approach using integrated GIS-LiDAR analysis (Geographic Information Systems-Light Detection and Ranging), which proposes a comprehensive evaluation of the situations and challenges faced by these environments and helps to resolve their current issues (García-Ayllón, 2017). The latter appears as an innovative tool that allows generating objective results via a quantitative analysis of the impacts, effects, and threats caused by human activities on aquatic ecosystems, applying a simple and relatively precise methodology.

The objective of this work was to estimate the ecological resilience of Las Peonías lagoon (Zulia, Venezuela) between 2011 and 2019, by means of integrated GIS-LiDAR analysis. To this effect, the dimensions of the anthropic activity areas were determined, and terrain transformation and anthropic impact indicators were calculated (coastal occupation, agricultural affectation, mixed incidence, and average annual terrain transformation), as well as those derived from transformation (impact fragmentation, coastal regeneration, and ecological resilience). This, in order to understand the degree of ecosystem stability and contribute with technical tools for environmental recovery and the integral management of water resources. The adoption of this methodology, together with indicators allowing to carry out global diagnostics comparable to those of other lagoons in other parts of the world, allows highlighting these ecosystems' ability to absorb the impacts of the activities surrounding them, as well as steering their future management (García-Ayllón, 2017).

para absorber los impactos de las actividades que los rodean y orientar hacia dónde debe encaminarse su gestión futura (García-Ayllón, 2017).

ÁREA DE ESTUDIO

La laguna Las Peonías está ubicada geográficamente entre las coordenadas huso 19 N proyección UTM 1 191 049,27 – 210 319,57 N y 1 189 178,13 – 193 657,96 O, en el sector noroccidente del Estrecho de Maracaibo, entre los municipios Maracaibo y Mara del estado Zulia (Venezuela), formando parte de la cuenca hidrográfica del sistema Lago de Maracaibo (Figura 1). Es un cuerpo de agua eutrófico somero (60-67 cm aproximadamente), situado en tierra firme y separado parcialmente de la bahía El Tablazo por una barrera litoral, ofreciendo canales estrechos como el caño Araguato (aprox. 1 km de longitud; 4,0 m de ancho y 2,5 m de profundidad), que permiten su comunicación con el lago de acuerdo con los ciclos de marea y manteniendo un régimen fluctuante de salinidad y una alta productividad fitoplanctónica (Acevedo y Cañas, 1980; Iclam, 1988, 2000, 2005; Mora, 2009).

Tiene un área superficial de aprox. 6,3 km², longitud máxima de 5 900 m y anchura máxima de 2 200 m; cuyo relieve es principalmente plano con altitudes que varían entre 0 y 2 msnm (metros sobre el nivel del mar), y un vaso hidráulico de aprox. 4,15 × 10⁶ m³ de volumen (Iclam, 1988, 2000, 2005; González *et al.*, 2007). La forma de la laguna es irregular, observándose la formación de tierras intermedias (islotos) con pasajes naturales, donde la vegetación forma estrechos corredores y espacios abiertos con grandes proporciones de agua. La vegetación de manglares del perímetro de la laguna define su contorno, sirviendo además como hábitat para una gran variedad de flora y fauna (Iclam, 1988, 2004, 2005).

Durante las últimas décadas esta laguna ha experimentado el deterioro de su calidad ambiental como resultado de la influencia antrópica en su espejo de agua y área circundante (Iclam, 1988, 2000, 2005; González *et al.*, 2007; Minec, 2018; Marín-Leal *et al.*, 2019), principalmente debido a: urbanización e industrialización, deforestación y modificación del terreno, vertido de aguas residuales no tratadas, criaderos porcinos, producción de sal, entre otros. Esto ha producido una disminución notable en el intercambio de aguas con el Lago de Maracaibo, generando el estancamiento y empobrecimiento de las mismas, con el subsecuente impacto sobre la biota autóctona. Además del agua drenada por la cuenca tributaria que rodea la laguna,

STUDY AREA

Las Peonías lagoon is geographically located between the 19N zone, UTM projection coordinates 1,191,049.27 – 210,319.57 N and 1,189,178.13 – 193,657.96 W, in the northwestern sector of the Maracaibo Strait, between the municipalities of Maracaibo and Mara in the state of Zulia (Venezuela). This lagoon is part of the Lake Maracaibo hydrographic basin (Figure 1). It is a mainland, shallow eutrophic body of water (approximately 60-67 cm) partially separated from El Tablazo bay by a littoral barrier, offering narrow channels such as the Araguato channel (approx. 1 km long, 4.0 m wide, and 2.5 m deep), which allow it to communicate with the lake according to tidal cycles while maintaining a fluctuating salinity regime and a high phytoplankton productivity (Acevedo and Cañas, 1980; Iclam, 1988, 2000, 2005; Mora, 2009).

It has a surface area of approximately 6.3 km², a maximum length of 5,900 m, and a maximum width of 2,200 m. Its relief is mainly flat, with altitudes varying between 0 and 2 masl (meters above sea level), and it has a hydraulic vessel volume of about (Iclam, 1988, 2000, 2005; González *et al.*, 2007). The shape of the lagoon is irregular; the formation of intermediate lands (islets) with natural landscapes where the vegetation creates narrow passages and open spaces with great proportions of water. The perimeter of the lagoon is defined by mangrove vegetation, which also serves as a habitat for a wide variety of flora and fauna (Iclam, 1988, 2004, 2005).

In recent decades this lagoon has experienced a decline in its environmental quality as a result from anthropic influence in its water mirror and surrounding area (Iclam, 1988, 2000, 2005; González *et al.*, 2007; Minec, 2018; Marín-Leal *et al.*, 2019), mainly due to urbanization and industrialization, terrain deforestation and modification, nontreated wastewater dumping, pig farms, and salt production, among others. This has caused a noticeable decrease in the water exchange with Maracaibo lake, which entails stagnation and pauperization, with a subsequent impact on native biota. In addition to the water drained along the tributary watershed surrounding it, the lagoon receives contributions from the Iragorri and Fénix glen from the west and northwest, respectively. These glen drain a large portion of Maracaibo's northern zone and lead a significant wastewater flow to the lagoon (1,100 l/sec). In addition, pluvial drainage causes higher-flow peaks and a faster response to precipitation (Iclam, 2005; González *et al.*, 2012; Corona, 2016; Minec, 2018).

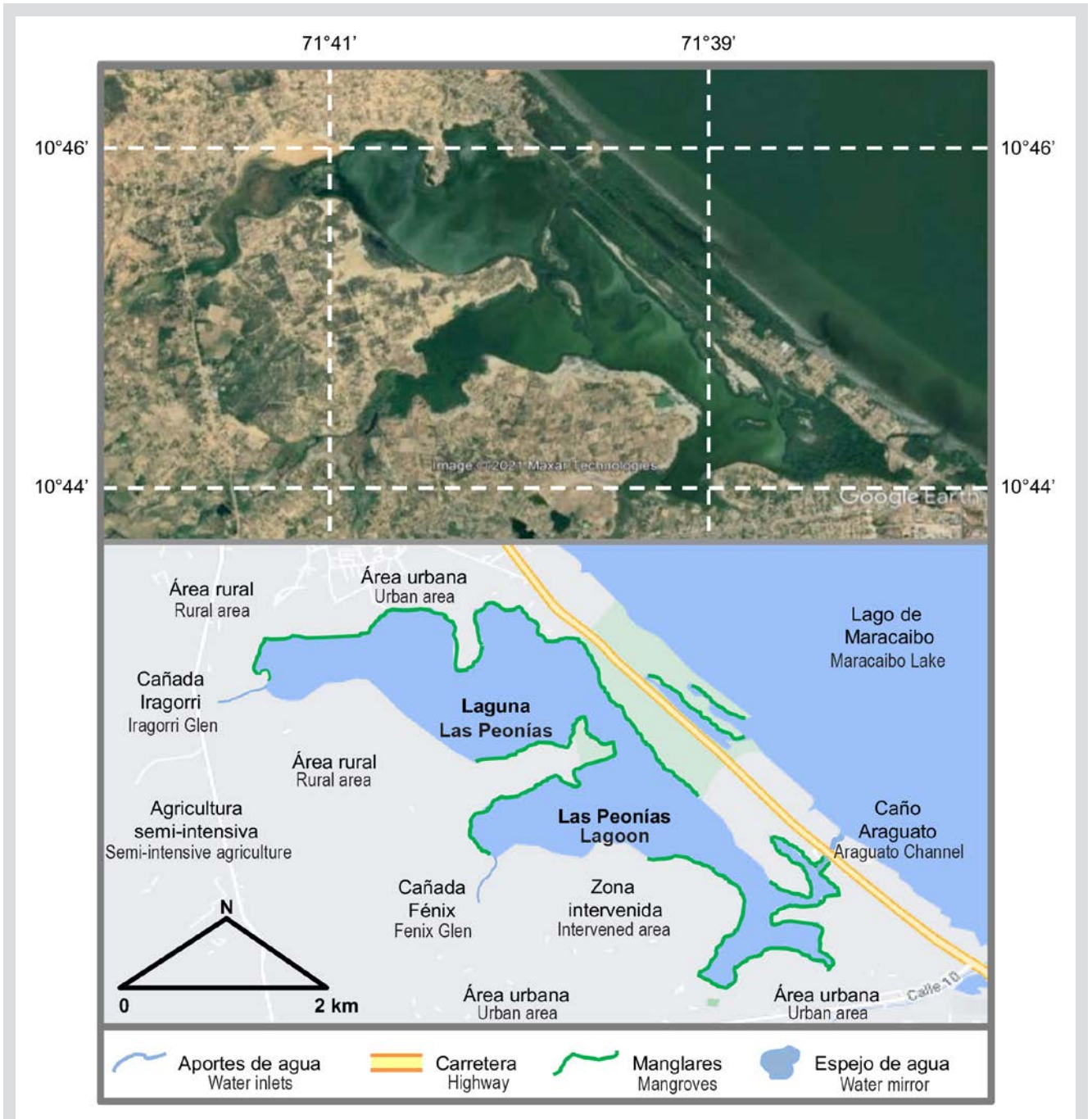


Figura 1. Área de estudio. Ubicación geográfica de la laguna Las Peonías (Zulia, Venezuela) y características del área circundante (modificado de Google Earth).

Figure 1. Study area. Geographical location of Las Peonías lagoon (Zulia, Venezuela) and characteristics of the surrounding area (modified from Google Earth).

esta recibe por el occidente y noroccidente los aportes de las cañadas Iragorri y Fénix (Figura 1), respectivamente, que drenan buena parte del sector norte de Maracaibo y conducen a la laguna un importante caudal de aguas residuales (1 100 l/seg), aparte del drenaje pluvial que produce picos de mayor caudal y más rápida respuesta a la precipitación (Iclam, 2005; González *et al.*, 2012; Corona, 2016; Minec, 2018).

MATERIALES Y MÉTODOS

Delimitación de zonas de actividad antrópica

Para la delimitación de las áreas de actividad antrópica en la laguna (área urbanizada, zonas perimetrales y área agrícola), se utilizó el análisis de imágenes satelitales Landsat TM 7 entre 2011 y 2019 (resolución 1 pixel = 30 × 30 m), las cuales fueron inspeccionadas visualmente y clasificadas de forma no supervisada (ITC, 0000). Las fechas de estas imágenes fueron: 25-oct-2011, 27-oct-2012, 30-oct-2013, 17-oct-2014, 20-oct-2015, 22-oct-2016, 25-oct-2017, 28-oct-2018 y 25-oct-2019 (USGS, 2020). Haciendo uso del mapa de vegetación actualizado, se calculó la extensión original y actual de las zonas de actividad antrópica (Landsat-7, 2019a, 2019b). La digitalización, georreferenciación y análisis de las imágenes se realizó con el programa ArcGIS 10.5 (Esri, 2012; 2019), obteniéndose la información detallada de las áreas urbanizadas, zonas perimetrales y áreas agrícolas, para la estimación de los indicadores que se describen a continuación.

Indicadores de transformación del terreno y de impactos antrópicos

La estimación de indicadores de transformación del terreno y de los asociados a impactos antrópicos a través de criterios básicos comunes permite realizar comparaciones entre diferentes casos de estudio, en cuanto a cuerpos de agua costeros se refiere. Este grupo de indicadores proporciona información clara sobre la naturaleza real del contexto al que está sometido el cuerpo de agua.

Índice de ocupación costera

Este índice representa el factor de carga de los primeros 500 m de la costa para el área de referencia. Así, la superficie costera del territorio conformada por áreas aún no urbanizadas, con relación a la superficie costera total en el perímetro de la laguna, se estimó mediante la siguiente ecuación (García-Ayllón, 2017):

$$IOC = \frac{U_A}{S_A} \quad (1)$$

Donde: IOC, índice de ocupación costera (porcentaje de terreno ocupado por superficies artificiales en los primeros 500 m de la costa); U_A , área urbanizada (km² ocupados por áreas artificiales) y S_A , área de referencia de 500 m en la costa (divisiones en km² dentro de la zona de amortiguación de 500 m consideradas en paralelo a la orilla de la laguna).

MATERIALS AND METHODS

Delimitation of anthropic activity zones

In order to delimit the areas of anthropic activity in the lagoon (urbanized area, perimeter zones, and agricultural area), 2011-2019 Landsat TM 7 images were used (resolution 1 pixel = 30 × 30 m), which were visually inspected and classified in an unsupervised fashion (ITC, 0000). The dates of these images are 25-Oct-2011, 27-Oct-2012, 30-Oct-2013, 17-Oct-2014, 20-Oct-2015, 22-Oct-2016, 25-Oct-2017, 28-Oct-2018, and 25-Oct-2019 (USGS, 2020). Using the updated vegetation map, the original and current extension of the anthropic activity zones was calculated (Landsat-7, 2019a, 2019b). Image digitization, geo-referencing, and analysis were performed via the ArcGIS 10.5 software (Esri, 2012; 2019), thus obtaining detailed information on the urbanized, perimeter, and agricultural areas in order to estimate the indicators described below.

Indicators of terrain transformation and anthropic impacts

Estimating terrain transformation indices and those associated with anthropic impacts using common basic criteria allows comparing different study cases regarding coastal bodies of water. This group of indicators provides clear information about the actual nature of a body of water's context.

Coastal occupation index

This index represents the load factor of the first 500 m of the coast for the reference area. Thus, the coastal surface of the territory comprising areas that have not yet been urbanized was estimated in relation to the total coastal surface in the lagoon's perimeter via the following equation (García-Ayllón, 2017):

$$IOC = \frac{U_A}{S_A} \quad (1)$$

Where: IOC: coastal occupation index (percentage of the terrain occupied by artificial surfaces in the first 500 m of the coast; U_A ; urbanized area (km² occupied by artificial areas); S_A : 500 m reference area in the coast (divisions and km² within the 500 m dampening zone considered as parallel to the lagoon's shore).

Índice de afectación agrícola

Este índice representa el área agrícola cultivada cuyas contribuciones superficiales y subterráneas mantienen algún tipo de vínculo físico con la laguna, definida de manera homogénea para admitir comparaciones posteriores. Esta relación adimensional entre la presencia de actividades agrícolas y la superficie de la laguna, se calculó aplicando la siguiente ecuación (García-Ayllón, 2017):

$$IAA = \frac{S_A}{S_L} \quad (2)$$

Donde: IAA, índice de afectación agrícola (porcentaje de tierras agrícolas vinculadas a la laguna); S_A , terreno transformado para la agricultura con algún tipo de vínculo con la laguna y S_L , área superficial de la laguna.

Índice de incidencia mixta

Es la relación adimensional entre la presencia de diferentes actividades humanas y la superficie de la laguna, indicando la contribución de dichas actividades a la transformación del terreno, sin incluir la agricultura. La contribución de cada una de estas actividades en la laguna, se determinó utilizando sus áreas superficiales y los factores de corrección específicos, de acuerdo con la siguiente ecuación (García-Ayllón, 2017):

$$IIM = \sum \frac{(S_i \times C_i)}{S_L} \quad (3)$$

Donde: IIM, índice de incidencia mixta; S_i , actividad i medida; C_i , factor de corrección para la actividad i y S_L , área superficial de la laguna. Para la definición de los factores de corrección, C_i , se consideran actividades que tengan un vínculo directo o indirecto con el entorno; por ello, se identificaron las variables de calidad de agua: demanda bioquímica de oxígeno (DBO), demanda química de oxígeno (DQO), nitrógeno total (NT) y fósforo total (PT), como indicadoras de las principales actividades de impacto en la zona (aguas residuales provenientes de las zonas urbanas e industriales) y que afectan directamente a la laguna a través de las cañadas Irigorri y Fénix y caño Araguato (Tabla 1), de acuerdo con estudios previos (Iclam, 1988, 2000, 2005; Mora, 2009; González *et al.*, 2012; Corona, 2016; Fernández, 2017; Marín-Leal *et al.*, 2019). De esta manera, los valores de C_i se calcularon según Monsalve (2008) y Beltrán y Rangel (2013):

$$C_i = \frac{C_o}{C_{max}} \quad (4)$$

Agricultural affectation index

This index represents the harvested agricultural area whose surface and below-ground contributions maintain some type of physical link to the lagoon. It is homogeneously defined to support later comparisons. This dimensionless relation between agricultural activity and the lagoon's surface was calculated by applying the following equation (García-Ayllón, 2017):

$$IAA = \frac{S_A}{S_L} \quad (2)$$

Where: IAA: agricultural affectation index (percentage of agricultural land linked to the lagoon); S_A : terrain transformed for agriculture with some type of link to the lagoon; S_L : surface area of the lagoon.

Mixed incidence index

It is the dimensionless relation between the presence of different human activities and the surface of the lagoon, and it indicates the contribution of said activities to terrain transformation, without including agriculture. The contribution of each activity was determined by using the surface area and specific correction factors according to the following equation (García-Ayllón, 2017):

$$IIM = \sum \frac{(S_i \times C_i)}{S_L} \quad (3)$$

Where: IIM; mixed incidence index; S_i ; measured activity i ; C_i ; correction factor for activity i ; S_L : lagoon surface area. To define the correction factors (C_i), activities are considered which are directly or indirectly linked to the environment. Therefore, variables related to water quality were identified, *i.e.*, biochemical oxygen demand (DBO), chemical oxygen demand (DQO), total nitrogen (NT), and total phosphorus (PT), as indicators of the main activities with an impact in the area (residual waters from urban and industrial areas) which directly affect the lagoon by means of the Irigorri and Fénix glen and the Araguato channel (Table 1) according to previous studies (Iclam, 1988, 2000, 2005; Mora, 2009; González *et al.*, 2012; Corona, 2016; Fernández, 2017; Marín-Leal *et al.*, 2019). Thus, C_i values were calculated as per Monsalve (2008) and Beltrán and Rangel (2013):

$$C_i = \frac{C_o}{C_{max}} \quad (4)$$

Donde: Co, concentración de la variable (DBO, DQO, NT o PT) en el sitio específico y C_{máx}, concentración máxima de la variable que excede el límite permisible de la norma ambiental (Decreto 883, 1995).

Tabla 1. Concentraciones (Co, media aritmética ± desviación estándar) de los indicadores de contaminación identificados: demanda bioquímica de oxígeno (DBO), demanda química de oxígeno (DQO), nitrógeno total (NT) y fósforo total (PT) (González *et al.*, 2012; Fernández, 2017; Marín-Leal *et al.*, 2019), y factores de corrección calculados (Ci) en las zonas de alto impacto antrópico en la laguna Las Peonías.

Zona / Area	DBO (mg/l)	DQO (mg/l)	NT (mg/l)	PT (mg/l)
	Co			
Cañada Irigorri / Irigorri Glen	9.9 ± 5.8	377.2 ± 491.0	11.5 ± 3.8	3.4 ± 2.3
Cañada Fénix / Fenix Glen	6.3 ± 3.4	2.7 ± 280.3	5.5 ± 1.6	3.0 ± 1.8
Caño Araguato / Araguato Channel	8.9 ± 5.3	238.5 ± 121.9	2.5 ± 3.4	2.3 ± 0.8
Zona / Area	Ci			
Cañada Irigorri / Irigorri Glen	0.028	6.283	0.288	0.340
Cañada Fénix / Fenix Glen	0.018	0.046	0.140	0.300
Caño Araguato / Araguato Channel	0.025	3.966	0.062	0.230

Where: Co; concentration of the DBO, DQO, NT, or PT variable at the specific site; C_{máx}: maximum concentration of the variable which exceeds the permissible limit as per environmental regulations (Decree 883, 1995).

Table 1. Concentrations (Co, arithmetic mean±standard deviation) of the identified pollution indicators: biochemical oxygen demand (DBO), chemical oxygen demand (DQO), total nitrogen (NT), and total phosphorus (PT) (González *et al.*, 2012; Fernández, 2017; Marín-Leal *et al.*, 2019). Calculated correction factors (Ci) in areas of high anthropic impact in Las Peonías lagoon.

Indicador de transformación anual media del terreno

La tasa de crecimiento anual de transformación del terreno permite introducir la variable del tiempo en el análisis de la resiliencia ecológica, con el fin de evaluar la velocidad de transformación. Este indicador es de particular interés debido a que permite definir la relación entre la velocidad de consumo del terreno para actividades humanas y sus derivados en el área de referencia. Se expresa como el porcentaje de territorio consumido durante un período de tiempo específico, según (García-Ayllón, 2017):

$$Ti = 100 \times \sum \frac{(C_2 \times C_1)}{(a \times C_1)} \quad (5)$$

Donde: Ti, tasa media de crecimiento; C_i, área de terreno consumido (hectáreas) en la fecha i (representado como C₁ y C₂) y a, factor de corrección (en el caso de territorios transformados homogéneamente es igual a 1).

Indicadores derivados de la transformación

Estos indicadores permiten identificar de manera precisa el nivel de impacto de las actividades antrópicas sobre la laguna y su capacidad para asumirlas, mediante un diagnóstico integral.

Average annual terrain transformation indicator

The annual growth rate of the terrain allows introducing the time variable in analyzing ecological resilience, with the purpose of evaluating the transformation speed. This indicator is of particular interest since it allows defining the relationship between the terrain's consumption rate for human activities and their derivatives in the reference area. It is expressed as the percentage of consumed territory over a specific period of time, according to García-Ayllón (2017):

$$Ti = 100 \times \sum \frac{(C_2 \times C_1)}{(a \times C_1)} \quad (5)$$

Where: Ti: average growth rate; C_i: consumed terrain area (ha) on date i (represented as C₁ and C₂): a: correction factor (in the case of territories that have been homogeneously transformed, it is equal to 1).

Indicators derived from transformation

These indicators allow for a more accurate identification of the impact of anthropic activities on the lagoon, as well as of its ability to deal with them, by means of integral diagnostics.

Indicador de fragmentación de impacto

Permite conocer cómo los cambios antrópicos afectan el área circundante de la laguna. Es un índice adimensional que relaciona la fragmentación de los impactos antrópicos en los perímetros, con la superficie de la laguna. Un valor elevado indica un mayor grado de dispersión o fragmentación de impactos. Se calculó aplicando la siguiente ecuación (García-Ayllón, 2017):

$$IFI = \sum_i \frac{L_i}{S_{Ai}} \times \sqrt{S_L} \quad (6)$$

Donde: IFI, indicador de fragmentación de impacto; L_i , límite de la laguna afectado por la actividad antrópica en la franja costera i (m); S_{Ai} , área de actividad antrópica vinculada a la laguna a través de la franja costera i (m^2) y S_L , área superficial de la laguna (m^2). Se estableció el área a 1 000 m de la costa como la de afectación por la actividad antrópica.

Índice de regeneración costera

Este índice relaciona las posibles causas exógenas de impacto con la capacidad de regeneración natural de la laguna. Se expresa mediante la relación del número y la capacidad de los elementos de desequilibrio de entrada con los elementos de recuperación de las condiciones naturales del sistema, teniendo en cuenta los impactos del clima. Cuanto menor es el índice, más insostenible será la tendencia, según la siguiente ecuación (García-Ayllón, 2017):

$$IRC = \sum_i \left[\frac{n_{1i}}{n_{2i}} \times \frac{C_{1i}}{C_{2i}} \right] \quad (7)$$

Donde: IRC, índice de regeneración costera; n_{1i} , número de conexiones al mar abierto o canales de restauración; n_{2i} , número de efluentes o elementos que generan impactos antrópicos; C_{1i} , capacidad física de las conexiones al mar abierto o canales de restauración y aportes climáticos; y C_{2i} , capacidad de los efluentes y variaciones climáticas.

Índice de resiliencia ecológica

Este indicador aporta información acerca de la persistencia del cuerpo de agua frente a los cambios en las variables ambientales, debido a causas naturales o antrópicas, para conservar esencialmente la misma función, estructura, identidad y retroalimentación. Desde un punto de vista integral, relaciona las capacidades para digerir los impactos de las actividades estudiadas con su amplitud, mediante los indicadores anteriores. Un valor más alto de este índice adimensional revela una mayor resiliencia, según la siguiente ecuación (García-Ayllón, 2017):

Impact fragmentation indicator

It allows knowing how anthropic changes affect the lagoon's surrounding area. It is a dimensionless index that relates the anthropic impacts in the perimeters and the lagoon surface. A high value indicates a greater degree of impact dispersion or fragmentation. This indicator was calculated by applying the following equation (García-Ayllón, 2017):

$$IFI = \sum_i \frac{L_i}{S_{Ai}} \times \sqrt{S_L} \quad (6)$$

Where: IFI: impact fragmentation indicator; L_i : lagoon limit affected by anthropic activity at the coastal edge i (m); S_{Ai} : area of anthropic activity linked to the lagoon via the coastal edge i (m^2); S_L : surface area of the lagoon (m^2). The area 1,000 m from the coast was established as the zone of affectation by anthropic activity.

Coastal regeneration index

This index relates the possible exogenous causes of the impacts and the lagoon's natural regeneration. It is expressed as the relation between the number and capacity of entry imbalance elements and the recovery elements of the system's natural conditions. All this, while taking climatic impacts into account. The lower the index, the more unsustainable the trend, according to the following equation (García-Ayllón, 2017):

$$IRC = \sum_i \left[\frac{n_{1i}}{n_{2i}} \times \frac{C_{1i}}{C_{2i}} \right] \quad (7)$$

Where: IRC: coastal regeneration index; n_{1i} : number of connections to the open sea or restoration channels; n_{2i} : number of effluents or elements generating anthropic impacts; C_{1i} : physical capacity of the open-sea connections or restoration channels and climatic contributions; C_{2i} : effluent capacity and climate variations.

Ecological resilience index

This indicator provides information about a body of water's persistence in the face of changes in environmental variables due to natural or anthropic causes, with the aim of essentially preserving the same function, structure, identity, and feedback. From a comprehensive point of view, it relates the capacities to absorb the impacts of the studied activities to their amplitude by means of the above-presented indicators. A higher value of this dimensionless index shows a greater resilience, according to the following equation. (García-Ayllón, 2017):

$$IRE = \frac{S_L \times P \times IRC}{\sum S_{Ai} \times IFI \times P_u} \quad (8)$$

Donde: IRE, índice de resiliencia ecológica; S_L , área superficial de la laguna (m^2); P , profundidad media de la laguna (m); IRC, índice de regeneración costera; S_{Ai} , actividades vinculadas a la superficie de la laguna (m); IFI, indicador de fragmentación de impacto y P_u , perímetro urbanizado de laguna (m).

Análisis integrado GIS-LiDAR

En este estudio se aplicó el análisis integrado GIS-LiDAR para el caso de la laguna Las Peonías entre 2011 y 2019 (estimaciones cada dos años), con la finalidad de determinar la evolución temporal de los indicadores y aportar información de base para la recuperación ambiental y gestión integral de este cuerpo de agua. Los datos de las variables ambientales (capacidad de las conexiones abiertas al mar, precipitaciones, capacidad de los efluentes y concentración de los parámetros de calidad de agua) requeridos para los cálculos de los distintos indicadores, se obtuvieron del material documental correspondiente (González *et al.*, 2012; Corona, 2016; Fernández, 2017; Fernández *et al.*, 2017; Meteo-Urbe 1, 2017; Marín-Leal *et al.*, 2019; Ideam, 2021).

RESULTADOS

El análisis de las imágenes satelitales y el uso de la herramienta ArcGis 10.5 permitieron estimar las distintas variables requeridas para calcular los índices de regeneración costera y de resiliencia ecológica en la laguna Las Peonías (Figura 2), particularmente con referencia al área superficial, área del espejo de agua, área de vegetación, zona de afectación a 500 m, zona de afectación a 1000 m, área urbanizada y transformación del terreno. En las Tablas 2, 3 y 4 se detallan los resultados de las variables estimadas para el cálculo de los indicadores de transformación del terreno, de impactos antrópicos y los derivados de la transformación.

Los resultados de los indicadores de transformación del terreno, de impactos antrópicos y los derivados de la transformación, para el período de estudio en la laguna Las Peonías, se resumen en la Tabla 5. Los valores medios de IOC, IAA, IIM, Ti, IFI, IRC e IRE fueron de $0,41 \pm 0,21$ %; $1,15 \pm 0,33$ %; $0,97 \pm 0,09$, $4,65 \pm 3,79$ %; $114,89 \pm 27,33$; $25,04 \pm 29,74$ y $0,02 \pm 0,03$; respectivamente.

En las Tablas 6 y 7 se incluyen los resultados de las variables estimadas para el cálculo de IRC e IRE. La variabilidad temporal de IRC e IRE en la laguna Las Peonías

$$IRE = \frac{S_L \times P \times IRC}{\sum S_{Ai} \times IFI \times P_u} \quad (8)$$

Where: IRE: ecological resilience index; S_L : lagoon surface area (m^2); P : lagoon average depth (m); IRC: coastal regeneration index; S_{Ai} : activities linked to the lagoon surface (m); IFI: impact fragmentation indicator; P_u : urbanized perimeter of the lagoon (m).

Integrated GIS-LiDAR analysis

In this study, integrated GIS-LiDAR analysis was applied to the case of Las Peonías lagoon for the period between 2011 and 2019 (estimations every two years), with the purpose of determining the temporal evolution of the indicators and provide baseline information for environmental recovery and for the integral management of this body of water. The data on the environmental variables (the capacity of open-sea connections, precipitations, effluent capacity, and the concentration of water quality parameters) required to calculate the different indicators were obtained from the corresponding document material (González *et al.*, 2012; Corona, 2016; Fernández, 2017; Fernández *et al.*, 2017; Meteo-Urbe 1, 2017; Marín-Leal *et al.*, 2019; Ideam, 2021).

RESULTS

The analysis of satellite images and the use of the ArcGis 10.5 tool allowed estimating the different variables required to calculate the coastal regeneration and ecological resilience indices of Las Peonías lagoon (Figura 2), in particular reference to the surface area, the water mirror area, the vegetation area, the affectation zone at 500 m, the affectation zone at 1000 m, the urbanized area, and the terrain transformation. Tables 2, 3, and 4 detail the results of the estimated variables for the terrain transformation and anthropic impact indicators, as well as for those derived from transformation.

Table 5 summarizes the results regarding the terrain transformation and anthropic impact indicators and those derived from transformation for the studied period in Las Peonías lagoon. The mean values of IOC, IAA, IIM, Ti, IFI, IRC, and IRE were 0.41 ± 0.21 %; 1.15 ± 0.33 %; 0.97 ± 0.09 , 4.65 ± 3.79 %; 114.89 ± 27.33 ; 25.04 ± 29.74 y 0.02 ± 0.03 ; respectively.

Tables 6 and 7 include the results of the variables estimated to calculate the IRC and IRE. The temporal variability of IRC and IRE in Las Peonías lagoon during

durante el período de estudio se muestra en la Figura 3. De manera general, se observó una tendencia al aumento de los valores de los indicadores entre 2013 y 2019, particularmente de IOC, IAA, IIM, IRC e IRE.

the studied period is shown in Figure 3. Generally speaking, an increasing tendency was observed for the indicator values between 2013 and 2019, particularly for IOC, IAA, IIM, IRC, and IRE.

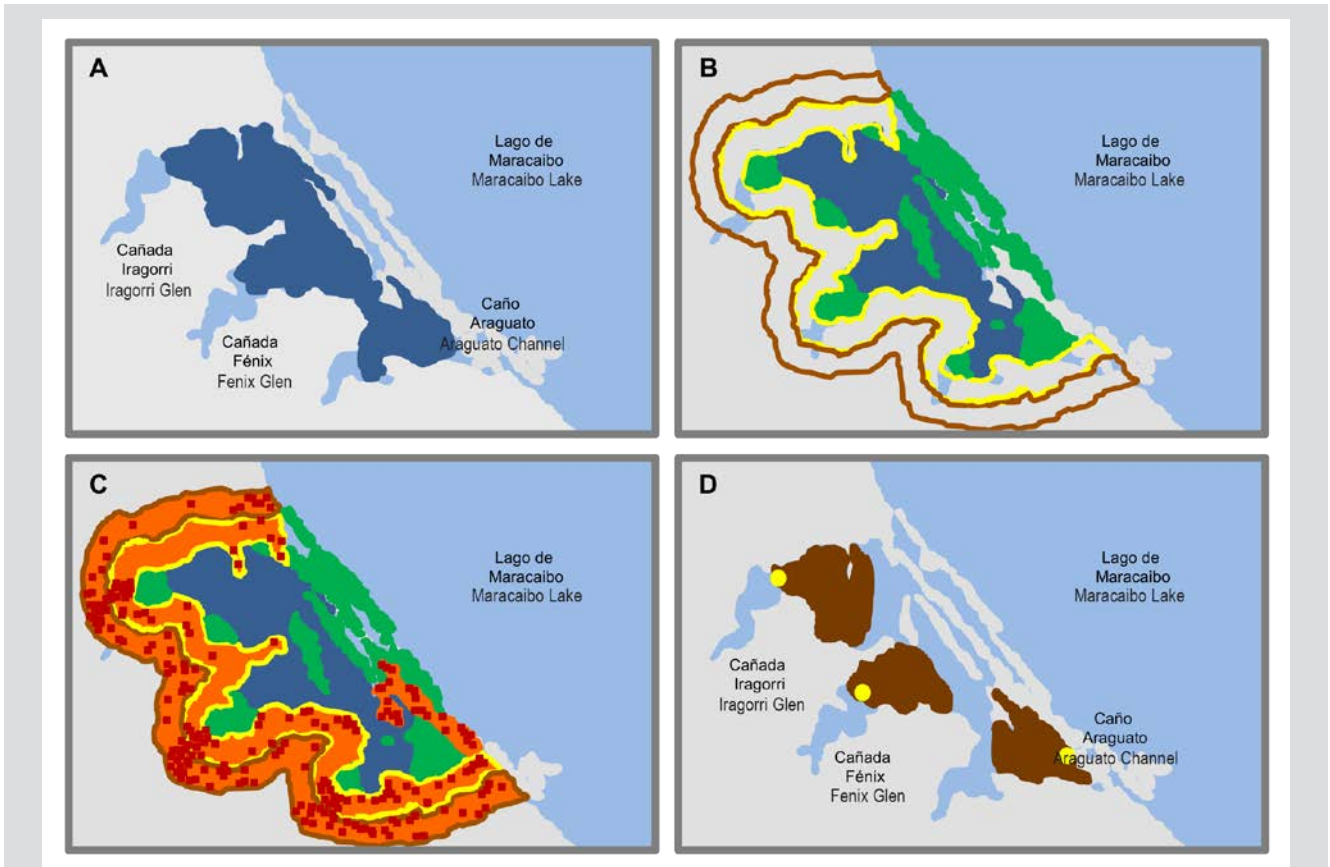


Figura 2. Imágenes que ilustran la definición de algunas variables para la estimación de los indicadores de transformación del terreno, de impactos antrópicos y los derivados de la transformación en la laguna Las Peonías, utilizando imágenes satelitales Landsat TM 7 y el programa ArcGis 10.5. A) Área superficial (azul); B) Espejo de agua (azul), vegetación (verde), área a 500 m (amarillo), área a 1000 m (marrón); C) Espejo de agua (azul), vegetación (verde), área a 500 m (amarillo), área a 1000 m (marrón), zona urbanizada (naranja), terreno transformado (rojo); D) Áreas de afectación (marrón) con su punto de inicio (amarillo) para la cañada Iragorri, cañada Fénix y caño Araguato.

Figure 2. Images illustrating the definition of some variables for estimating the terrain transformation and anthropic impact indicators and those derived from transformation in Las Peonías lagoon, using Landsat TM 7 satellite images and the ArcGis 10.5 software. A) Surface area (blue); B) water mirror (blue), vegetation (green), area at 500 m (yellow), area at 1000 m (brown); C) water mirror (blue), vegetation (green), area at 500 m (yellow), area at 1000 m (brown), urbanized area (orange), transformed terrain (red); D) affection areas (brown) with their starting point (yellow) for the Iragorri and Fénix glen and the Araguato channel.

Tabla 2. Índice de ocupación costera (IOC), índice de afección agrícola (IAA) e índice de incidencia mixta (IIM) para la laguna Las Peonías en el período de estudio.

Año / Year	U_A (km ²)	S_A (km ²)	IOC (%)
2011	2.06	8.24	0.25
2013	5.03	10.43	0.48
2015	3.12	9.82	0.32
2017	2.31	9.40	0.25
2019	6.30	8.40	0.75

Table 2. Coastal occupation index (IOC), agricultural affection index (IAA), and mixed incidence index (IIM) for Las Peonías lagoon in the studied period.

Año / Year	S_a (km ²)	S_l (km ²)	IAA / AAI (%)
2011	10.64	6.18	1.72
2013	7.38	6.78	1.08
2015	5.97	6.47	0.92
2017	6.30	6.51	0.97
2019	6.71	6.30	1.06
Año / Year	$\sum (S_i \times C_i)$ (km ²)	S_l (km ²)	IIM / MII
2011	6.72	6.18	1.08
2013	6.19	6.78	0.91
2015	5.67	6.47	0.87
2017	6.29	6.51	0.96
2019	6.59	6.30	1.04

$\sum (S_i \times C_i)$: sumatoria de áreas por factor de corrección, S_i : actividad i medida, C_i : factor de corrección para la actividad i, S_l : área superficial de la laguna, S_a : terreno transformado para la agricultura, S_u : área superficial de la laguna, U_a : área urbanizada, S_x : área de referencia a 500 m de la costa.

$\sum (S_i \times C_i)$: sum of areas per correction factor; S_i : measured activity I; C_i : correction factor for activity I; S_l : lagoon surface area; S_a : terrain transformed for agriculture; S_u : lagoon surface area; U_a : urbanized area, S_x : reference area 500 m from the coast.

Tabla 3. Indicador de transformación anual media del terreno (Ti) para la laguna Las Peonías en el período de estudio.

Table 3. Indicator of the average annual transformation of the terrain (Ti) for Las Peonías lagoon in the studied period.

Año / Year	C_1 (ha)	C_2 (ha)	a	Ti (%)
2011	-	-	-	-
2013	617.78	677.94	1	9.74
2015	646.84	677.94	1	4.81
2017	646.84	651.40	1	0.70
2019	630.30	651.40	1	3.35

C_1 : área de terreno consumido (transformación respecto al año anterior), C_2 : transformación de terreno del año correspondiente, a: factor de corrección, -: no aplica.

C_1 : consumed terrain area (transformation with respect to the previous year); C_2 : terrain transformation for the corresponding year; a: correction factor; -: not applicable.

Tabla 4. Indicador de fragmentación de impacto de (IFI) para la laguna Las Peonías en el período de estudio.

Table 4. Impact fragmentation indicator (IFI) for Las Peonías lagoon in the studied period.

Año / Year	L_i (m)	S_{ai} (m ²)	$\sqrt{S_{ai}}$ (m)	IFI
2011	11 140.27	262 378.31	2485.49	105.53
2013	11 150.32	281 676.78	2603.73	103.07
2015	11 047.50	298 223.72	2543.30	94.21
2017	8794.53	137 862.31	2552.24	162.81
2019	11 848.84	273 283.58	2510.58	108.85

L_i : límite costero afectado por la actividad antrópica, S_{ai} : área costera de la actividad antrópica, S_l : área superficial de la laguna.

L_i : coastal limit affected by anthropic activity; S_{ai} : coastal area for anthropic activity; S_l : lagoon surface area.

Tabla 5. Resumen de los indicadores de transformación del terreno, de impactos antrópicos y derivados de la transformación, estimados para la laguna Las Peonías en el período de estudio.

Table 5. Summary of the terrain transformation and anthropic impact indicators, as well as those derived from transformation, estimated for Las Peonías lagoon in the studied period.

Año / Year	IOC (%)	IAA (%)	IIM	Ti (%)	IFI
2011	0.25	1.72	1.08	-	105.53
2013	0.48	1.08	0.91	9.74	103.07
2015	0.32	0.92	0.87	4.81	94.21
2017	0.25	0.97	0.96	0.71	162.81
2019	0.75	1.06	1.04	3.35	108.85
Media / Mean	0.41	1.15	0.97	4.65	114.89
Desviación estándar / Standard deviation	0.21	0.33	0.09	3.79	27.33

IOC: índice de ocupación costera, IAA: índice de afectación agrícola, IIM: índice de incidencia mixta, Ti: indicador de transformación anual media del terreno, IFI: indicador de fragmentación de impacto, -: no estimado.

IOC: coastal occupation index; IAA: agricultural affection index; IIM: mixed incidence index; Ti: average annual terrain transformation indicator; IFI: impact fragmentation indicator; -: not estimated.

Tabla 6. Índice de regeneración costera (IRC) para la laguna Las Peonías en el período de estudio.

Año / Year	n_{ii}	n_{2i}	C_{ii}	C_{2i}	IRC
2011	1	2	169 591.58	1125	75.37
2013	1	2	1030.26	1125	0.46
2015	1	2	12 479.97	1125	5.55
2017	1	2	49 303.84	1125	21.91
2019	1	2	49 303.84	1125	21.91

n_{ii} : número de conexiones a mar abierto o canales de restauración, n_{2i} : número de efluentes o elementos que generan impactos antrópicos, C_{ii} : capacidad física de las conexiones al mar o canales de restauración y aportes climáticos, C_{2i} : capacidad de los efluentes y variaciones climáticas.

Table 6. Coastal regeneration index (IRC) for Las Peonías lagoon in the studied period.

n_{ii} : number of open-sea connections or restoration channels; n_{2i} : number of effluents or elements generating anthropic impacts; C_{ii} : physical capacity of the open-sea connections or restoration channels and climatic contributions; C_{2i} : effluent capacity and climate variations.

Tabla 7. Índice de resiliencia ecológica (IRE) para la laguna Las Peonías en el período de estudio.

Año / Year	S_L (m ²)	P (m)	IRC	S_{Ai} (m ²)	IFI	P_u (m)	IRE
2011	6.17×10^3	0.67	75.37	262 378.31	105.53	148 089.37	7.61×10^{-2}
2013	6.78×10^3	0.67	0.46	281 676.78	103.07	216 337.39	0.33×10^{-3}
2015	6.47×10^3	0.67	5.55	298 223.72	94.21	286 255.51	2.99×10^{-3}
2017	6.51×10^3	0.67	21.91	137 862.31	162.81	178 353.99	2.39×10^{-2}
2019	6.30×10^3	0.67	21.91	273 283.58	108.85	163 734.97	1.89×10^{-2}

S_L : área superficial de la laguna, P: profundidad media de la laguna, IRC: índice de regeneración costera, S_{Ai} : área costera de la actividad antrópica, IFI: indicador de fragmentación de impacto, P_u : perímetro urbanizado de la laguna.

Table 7. Ecological resilience index (IRE) for Las Peonías lagoon in the studied period.

S_L : lagoon surface area; P: average depth of the lagoon; IRC: coastal regeneration index; S_{Ai} : coastal anthropic activity index; IFI: Impact fragmentation indicator; P_u : urbanized perimeter of the lagoon.

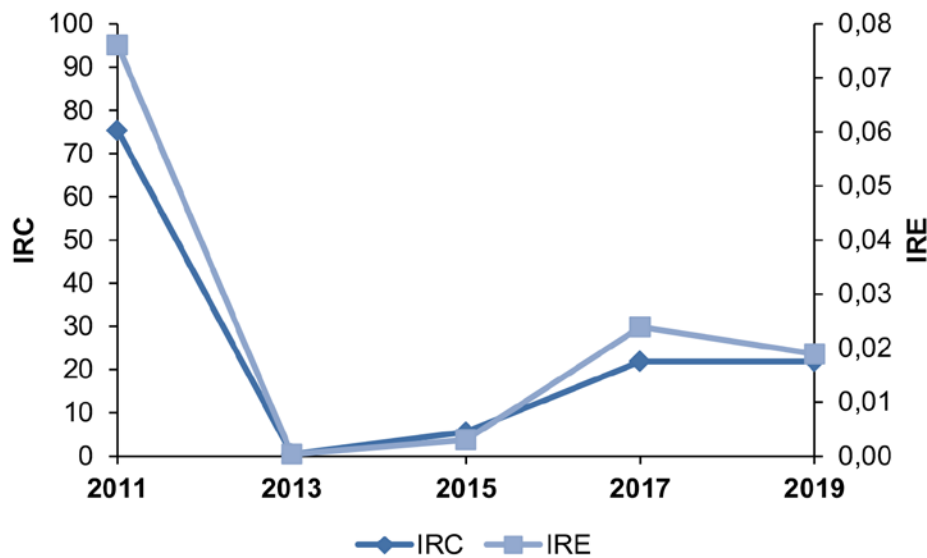


Figura 3. Variabilidad temporal de los índices de regeneración costera (IRC) y de resiliencia ecológica (IRE) en la laguna Las Peonías durante el período de estudio.

Figure 3. Temporal variability of the coastal regeneration (IRC) and ecological resilience (IRE) indices for Las Peonías lagoon during the studied period.

DISCUSIÓN

Indicadores de transformación del terreno y de impactos antrópicos

La evolución temporal del IOC mostró un incremento entre 2011 (0,25 %) y 2019 (0,75 %), como evidencia del aumento progresivo de las áreas urbanizadas alrededor de la laguna (Tablas 2 y 5), con variaciones en función de la situación socioeconómica nacional e incremento de la densidad poblacional. En tal sentido, los valores de U_A aumentaron desde 2,06 (2011) hasta 6,30 (2019) km^2 , mostrando la magnitud del desarrollo urbano en la zona de afectación de este cuerpo de agua. En contraste, el IAA exhibió un decrecimiento durante este período de tiempo (de 1,72 a 1,06 %), en respuesta a la transformación del terreno y la reducción de las zonas agrícolas adyacentes (Tablas 2 y 5). En este sentido, para la población de esta área se ha registrado un índice de sostenibilidad social bajo de 0,52, que proviene de la interpretación matemática de indicadores, como: condición de vida de los productores, nivel educativo, nivel de salud, índice de pobreza y participación ciudadana, lo que refleja una alta inestabilidad social en las actividades agrícolas (Villalobos *et al.*, 2007). Esta característica social se vio reflejada en el IAA, mostrando el relativo bajo impacto de la agricultura como actividad antrópica en el área circundante.

En cuanto al IIM, se presentó una fluctuación relativamente baja de los valores, cuyo máximo de 1.08 se obtuvo en 2011 (Tablas 2 y 4), como resultado del término S_L que exhibió su menor magnitud en este período de tiempo, debido a la reducción del área de la laguna producto de una sequía prolongada (Reliefweb, 2014; Fernández, 2017; Meteo-Urbe 1, 2017; Ideam, 2021). En general, como el impacto antrópico de las actividades identificadas para el cálculo de este índice fue relativamente constante en el tiempo, se obtuvo una relativa estabilidad de los valores en los años subsiguientes. El indicador T_i , por su parte, presentó alta variabilidad en el período de estudio con un mínimo de 0,71 % en 2017 y un máximo de 9,74 % en 2013 (Tablas 3 y 5), reflejando la dinámica urbana y tal vez la baja precisión durante la delimitación de las zonas de transformación en las imágenes satelitales, por lo que se hace necesario un análisis conjunto con los indicadores anteriores y una comparación del comportamiento del cuerpo de agua en el período de estudio, a fin de identificar los factores que influyeron sobre estos valores, de acuerdo a lo expuesto por García-Ayllón (2017). Al respecto, Dobson *et al.* (2021)

DISCUSSION

Terrain transformation and anthropic impact indicators

The temporal evolution of the IOC showed an increase between 2011 (0.25 %) and 2019 (0.75 %), as evidence of the progressive increment in urbanized areas around the lagoon (Tables 2 and 5), with variations as a function of the national socioeconomic situation and an increased population density. In this sense, the U_A values increased from 2.06 (2011) to 6.30 (2019) km^2 , showing the magnitude of urban development in the affectation zone of this body of water. In contrast, the IAA exhibited a decrease during this time period (from 1.72 to 1.06 %), in response to the transformation of the terrain and the reduction of adjacent agricultural zones (Tables 2 and 5). Thus, for the population of this area, a low social sustainability index has been reported (0.52), which stems from the mathematical interpretation of indicators such as the life conditions of producers, the education level, the health level, the poverty index, and citizen participation, which evidences a high social instability in agricultural activities (Villalobos *et al.*, 2007). This social characteristic was reflected on the IAA, showing the relatively low impact of agriculture as an anthropic activity in the surrounding area.

As for the IIM, a relatively low fluctuation in the values was observed, whose maximum (1.08) was obtained for 2011 (Tables 2 and 4), as a result of S_L , which reported its lowest magnitude in this period of time due to the reduction of the lagoon area stemming from a prolonged drought (Reliefweb, 2014; Fernández, 2017; Meteo-Urbe 1, 2017; Ideam, 2021). Generally speaking, as the anthropic impact of the identified activities with regard to calculating this index was relatively constant over time, there was a relative stability in the values for the subsequent years. The T_i indicator, in turn, showed a high variability during the studied period, with a minimum of 0.71 % in 2017 and a maximum of 9.74 % in 2013 (Tables 3 and 5), evidencing urban dynamics and perhaps low precision in delimiting the transformation areas from satellite images, which is why a combined analysis with the previous indicators is necessary, as well as a comparison of the body of water's behavior during the studied period, with the purpose of identifying the factors that influenced these values according to that presented by García-Ayllón (2017). In this regard, Dobson *et al.* (2021) recommend that GIS analyses be accompanied by site-level assessments in

recomiendan que los análisis GIS sean acompañados de evaluaciones a nivel del sitio para corroborar los resultados y desarrollar planes detallados de diseño e ingeniería. De esta manera, los resultados están limitados por los datos disponibles en el momento del análisis y por la exactitud y precisión subyacentes de las fuentes de datos originales; por lo tanto, es posible que el análisis no capture todas las amenazas relacionadas con las inundaciones, los bienes de la comunidad, los recursos pesqueros y la vida silvestre o las áreas de espacios abiertos. El análisis conjunto de los indicadores de transformación del terreno y de impactos antrópicos devela la carencia de políticas de planificación urbana y gestión de los recursos hídricos en Venezuela, con una marcada dinámica en función del crecimiento poblacional y la ocupación del terreno sin considerar la afectación al entorno, lo que ha originado un problema ambiental de larga data en la laguna Las Peonías.

Indicadores derivados de la transformación

El IFI con valores altos y variables, entre 94,21 (2015) y 162,81 (2017) (Tablas 4 y 5), mostró un grado de dispersión elevado del total de los impactos antrópicos respecto a la superficie del territorio, entendiéndose como una fragmentación geográfica que afecta a la cuenca de la laguna. El proceso de fragmentación ecológica implica la aparición de discontinuidades en los ecosistemas; lo que era originalmente una porción continua de ecosistema se transforma en un conjunto de fragmentos desconectados y aislados entre sí (Santos y Tellería, 2006; Quintero-Ángel *et al.*, 2012), implicando una ruptura de la estructura ecosistémica con la focalización de microambientes independientes y disfuncionales.

El IRC mostró niveles altamente variables entre 0,46 (2013) y 75,37 (2011), con valores alrededor de 22 hacia finales del período de estudio (Figura 3). Estos cálculos integran una serie de características del ecosistema que se pueden detallar, como sigue: *i)* los términos n_1 y n_2 representan los aportes de naturaleza restaurativa y de tipo antrópico, respectivamente (Tabla 6); y *ii)* los términos C_1 y C_2 reflejan las capacidades volumétricas de los afluentes. Así, la magnitud de C_1 no solo varía por el ingreso de agua proveniente del Lago de Maracaibo a través del caño Araguato, sino también por las precipitaciones que caen sobre la cuenca, mientras que C_2 depende de los caudales de las cañadas Iragorri y Fénix provenientes de las zonas urbanas e industriales aledañas, que son de flujo relativamente constante (Iclam, 2004, 2005; Mora, 2009; Corona, 2016; Minec, 2018). Considerando lo anterior, los

order to corroborate the results and develop detailed design and engineering plans. Thereupon, the results are limited by the data available at the time of analysis and by the accuracy and precision underlying the original data source. Therefore, the analysis might not capture all the threats related to floods, community assets, fishing resources, and wildlife or areas with open spaces. The combined analysis of the terrain transformation and anthropic impact indices reveals a lack of policies for urban planning and water resources management in Venezuela, with marked dynamics as a function of population growth and the occupation of the terrain while disregarding affectations to the environment, which has caused a longstanding environmental problem in Las Peonías lagoon.

Indicators derived from transformation

The IFI, with high and variable values between 94.21 (2015) and 162.81 (2017) (Tables 4 and 5), showed a high degree of dispersion for the total anthropic impacts with respect to the surface of the territory, understood as a geographical fragmentation that affects the lagoon watershed. The ecological fragmentation process implies the appearance of discontinuities in ecosystems; what once was a continuous portion of an ecosystem becomes in a set of disconnected and isolated fragments (Santos and Tellería, 2006; Quintero-Ángel *et al.*, 2012), implying the breaking of the ecosystem structure, with the focalization of independent and dysfunctional micro-environments.

The IRC showed highly variable levels, *i.e.*, between 0.46 (2013) and 75.37 (2011), with values around 22 towards the end of the studied period (Figure 3). These calculations integrate a series of ecosystem characteristics that can be detailed as follows: *i)* the terms n_1 and n_2 represent the contributions of a restorative nature and those of anthropic origin, respectively (Table 6); and *ii)* the terms C_1 and C_2 reflect the volumetric capacities of the tributaries. Thus, the magnitude of C_1 varies not only because of the entry of water from Maracaibo lake via the Araguato channel, but also due to the precipitations falling on the watershed, whereas C_2 depends on the flows of the Iragorri and Fénix glen stemming from the neighboring urban and industrial areas, which have a relatively constant stream (Iclam, 2004, 2005; Mora, 2009; Corona, 2016; Minec, 2018). Considering the above, the low IRC values observed between 2013 and 2015 are the result of the minimal precipitation levels in the area, among other factors (Reliefweb, 2014; Corona, 2016; Fernández, 2017; Meteo-Urbe 1, 2017; Ideam, 2021), followed by a recovery

bajos valores de IRC durante 2013 y 2015 resultaron, entre otros factores, de los mínimos niveles de precipitaciones en el área (Reliefweb, 2014; Corona, 2016; Fernández, 2017; Meteo-Urbe 1, 2017; Ideam, 2021), seguidos de una recuperación en la regeneración del ecosistema con la llegada de las lluvias hacia principios de 2016.

El IRE en la laguna evidenció una marcada variabilidad durante el tiempo de estudio, en correspondencia con el IRC, cuyo nivel mínimo de $< 0,01$ se observó en 2013 (Figura 3 y Tabla 7), precedido del valor máximo en 2011 (0,08), debido a la posible acumulación de eventos perturbadores como la magnificación de las áreas urbanizadas (IOC) y las actividades antrópicas (S_{Ai}), así como a la disminución de la capacidad de regeneración (Tabla 5). El análisis de los distintos términos del IRE (Ecuación 8), destaca que la disminución de las precipitaciones afectó negativamente la resiliencia ecológica de la laguna, en función de su capacidad para asimilar los impactos antrópicos en su área de afectación. La correspondencia entre IRC e IRE expresa que ante una perturbación el grado de afectación depende de la resiliencia ecológica, requiriéndose un período de autoorganización y recuperación mediante cambios internos, dependientes de la capacidad de regeneración e involucrando el nivel de perturbación (natural o antrópica), el tiempo transcurrido, la duración de los eventos perturbadores, entre otros (Gunderson, 2000; Gunderson y Holling, 2002), hasta llegar a un estado de equilibrio, a partir del cual comienza a aumentar el grado de resiliencia, debido a que no es una propiedad absoluta y fija, por el contrario, es variable en el tiempo y el espacio; depende en gran medida de la posición geográfica, volatilidad ambiental y fuentes regenerativas (Holling, 1986, 1992, 1996; Gunderson, 2000). Adicionalmente, las desestabilizaciones y perturbaciones provocadas por fuentes puntuales de contaminación en la cuenca de la laguna, que corresponden principalmente a las cañadas, básicamente como descargas de aguas residuales domésticas e industriales no tratadas con caudales de 375 y 750 l/seg (Iclam, 2004, 2005; González *et al.*, 2007; Hidrolago, 2015; Corona, 2016), respectivamente, agregan sustancias contaminantes que deben disiparse y asimilarse por intermedio de las fuentes regenerativas, disminuyendo la habilidad para desarrollar e incrementar la capacidad de adaptación del ecosistema ante las continuas transformaciones sufridas en los últimos años.

A partir de 2015 se observó una recuperación débil del IRE, en comparación de los niveles de 2011,

regarding ecosystem regeneration with the advent of rainfall in early 2016.

The IRE of the lagoon evidenced a marked variability during the studied period, in correspondence with the IRC, whose maximum level of < 0.01 was observed in 2013 (Figure 3 and Table 7), preceded by the maximum value for 2011 (0.08), due to the possible accumulation of upsetting events such as the magnification of urbanized areas (IOC) and anthropic activities (S_{Ai}), as well as a decrease in regeneration capabilities (Table 5). The analysis of the different terms of the IRE (Equation 8) reveals that the decreased precipitations negatively affected the lagoon's ecological resilience with regard to its ability to assimilate the anthropic impacts in its affectation area. The correspondence between the IRC and the IRE allows stating that, in the face of a perturbation, the degree of affectation is dependent on ecological resilience, requiring a period of self-organization and recovery by means of internal changes that in turn depend on the regeneration capacity and involve the perturbation level (natural or anthropic), the time elapsed, and the duration of upsetting events, among others (Gunderson, 2000; Gunderson and Holling, 2002). All this, until a state of equilibrium is reached, from which the resilience level begins to increase, as it is not an absolute and fixed property. On the contrary, it is variable in time and space, and it depends, to a large extent, on the geographical position, on environmental volatility, and on regeneration sources (Holling, 1986, 1992, 1996; Gunderson, 2000). In addition, the destabilization and perturbations caused by specific pollution sources in the lagoon's watershed, which mainly correspond to the glen, basically in the form of nontreated domestic and industrial wastewater discharges with flows of 375 y 750 l/sec, respectively (Iclam, 2004, 2005; González *et al.*, 2007; Hidrolago, 2015; Corona, 2016), add polluting substances that must be dissipated and assimilated by means of regeneration sources, hindering the ability to develop and increase the ecosystem's capacity to adapt in the face of the continuous transformations experienced in recent years.

Starting in 2015, a weak recovery was observed in the IRE, in comparison with the levels reported for 2011. It was accompanied by increased IRC values (Figure 3 and Table 7), as a result of the dominance of regeneration sources in the lagoon, which include *i*) water from rainfall (considering frequency and intensity), particularly in 2017; and *ii*) water from the Maracaibo lake, which enters by means of the tidal channel, *i.e.*, Araguato (Figure 1). This

acompañada del aumento de los valores del IRC (Figura 3 y Tabla 7), como resultado del dominio de las fuentes regenerativas en la laguna, entre las que se encuentran: *i*) el agua proveniente de las lluvias (considerando frecuencia e intensidad), particularmente en 2017; y *ii*) el agua del Lago de Maracaibo que ingresa por medio del canal de marea; el caño Araguato (Figura 1). Este caño ha mostrado gran impacto en la capacidad de regeneración de la laguna, ya que a medida que se avanza hacia el espejo de agua (alejándose del lago), se observa una disminución gradual en la calidad del agua (Iclam, 2004, 2005; Mora, 2009; Marín-Leal *et al.*, 2019), siendo la presencia de la macrofita *Lemna* sp. y de otras plantas acuáticas, la posible causa de la reducción del flujo a través de este canal (González *et al.*, 2007). Así, la resiliencia y la sustentabilidad de los ecosistemas acuáticos están directamente relacionadas con las consecuencias de las transformaciones en el largo plazo y con el cambio interno en el corto plazo, por lo cual, cuanto menor sea el IRE más insostenible será la tendencia de sustentabilidad en el tiempo (Calvente, 2007). A este respecto, Campbell *et al.* (2019) y Pelletier *et al.* (2020) exponen la importancia de gestionar los factores de estrés que afectan negativamente la resiliencia de los sistemas acuáticos, así como comprender los ciclos ambientales y climáticos, y los cambios que afectan al recurso. La resiliencia acuática puede mejorarse manteniendo y mejorando la conectividad del hábitat, así como la redundancia funcional y la diversidad física y biológica. La gestión para la resiliencia requiere la implementación de una gestión adaptativa y preferiblemente colaborativa, mediante el desarrollo de un marco de monitoreo efectivo para detectar cambios clave en el ecosistema.

Comparación de los indicadores de resiliencia ecológica entre distintas lagunas costeras

En la Tabla 8 se presentan los indicadores de transformación del terreno, de impactos antrópicos y los derivados de la transformación para la laguna de Las Peonías y otras lagunas costeras del mundo: Mar Menor (España), Mar Chica (Marruecos) y Mar Salton (EE.UU.), lo cual permite realizar un análisis comparativo considerando cuerpos de aguas de diferentes regiones geográficas, con características climáticas, físicas y socioeconómicas contrastantes.

channel has been shown to have a great impact on the lagoon's regeneration capacity since, as one advances towards the water mirror (away from the lake), a gradual decrease in the water quality is observed (Iclam, 2004, 2005; Mora, 2009; Marín-Leal *et al.*, 2019), with the presence of the macrophyte *Lemna* sp. and other aquatic plants being the possible cause for the flow reduction in this channel (González *et al.*, 2007). Thus, the resilience and sustainability of aquatic ecosystems is directly related to the consequences of transformations in the long term and to internal changes in the short term. Therefore, the lower the IRE, the more unsustainable the sustainability trend over time (Calvente, 2007). In this regard, Campbell *et al.* (2019) and Pelletier *et al.* (2020) state the importance of managing the stress factors negatively affecting the resilience of aquatic ecosystems, as well as of understanding the environmental and climatic cycles and changes that affect the resource. Water resilience can be enhanced by maintaining and improving a habitat's connectivity, as well as its functional redundancy and physical and biological diversity. Managing for resilience requires the implementation of adaptive and preferably collaborative handling by developing an effective monitoring framework to detect key changes in ecosystems.

Comparing the ecological resilience indicators of different coastal lagoons

Table 8 presents the terrain transformation and anthropic impact indicators, as well as those derived from transformation, for Las Peonías and other coastal lagoons around the world: Mar Menor (Spain), Mar Chica (Morocco), the Salton Sea (USA). This allows for a comparative analysis that considers bodies of water in different geographical regions, with contrasting climatic, physical, and socioeconomic characteristics.

Tabla 8. Comparación de indicadores de transformación del terreno, de impactos antrópicos y derivados de la transformación entre la laguna de Las Peonías y otras lagunas costeras del mundo.

Indicadores / Indicators	Mar Menor* (España / Spain)	Mar Chica* (Marruecos / Morocco)	Mar Salton* (EE.UU. / USA)	Las Peonías (Venezuela, 2019)
Área / Area (km ²)	1024.6	197.6	2718.7	6.3
IOC (%)	0.67	0.41	0.09	0.75
IAA (%)	4.67	0.47	2.27	1.06
IIM	0.19	0.11	0.02	1.04
Ti (%)	0.07	0.21	0.05	3.35
IFI	0.12	0.13	< 0.01	108.85
IRC	0.61	0.67	0.07	21.91
IRE	0.63	0.41	0.29	0.02

*Datos de García-Ayllón (2017). ICO: índice de ocupación costera, IAA: índice de afectación agrícola, IIM: índice de incidencia mixta, Ti: indicador de transformación anual media del terreno, IFI: indicador de fragmentación de impacto, IRC: índice de regeneración costera, IRE: índice de resiliencia ecológica.

Table 8. Comparison of terrain transformation, anthropic impact, and transformation-derived indicators for Las Peonías and other coastal lagoons around the world.

*Data from García-Ayllón (2017). ICO: coastal occupation index; IAA: agricultural affectation index; IIM: mixed incidence index; Ti: average annual terrain transformation indicator; IFI: impact fragmentation indicator; IRC: coastal regeneration index; IRE: ecological resilience index.

La laguna Mar Menor, con un área de 1 024,6 km², denota una alta densidad de zonas urbanizadas en su entorno, con la mayor cantidad de zonas ocupadas para la agricultura y otras actividades antrópicas que producen un aumento de la fragmentación, exhibiendo valores importantes de regeneración y resiliencia, lo que facilita amortizar y regenerar cualquier impacto negativo producto de la contaminación, sin alterar fuertemente su ecosistema (Tabla 8). La laguna Mar Chica con 197,6 km², posee características similares a la Mar Menor, con la diferencia que su volumen de agua, al ser más reducido, revela un menor grado de resiliencia, por lo que pueden ocurrir cambios a mediano plazo en su ecosistema, generando posibles consecuencias como la desestabilización y eutrofización. La laguna Mar Salton con la mayor área geográfica (2 718,7 km²), presenta la menor área ocupada alrededor de su línea costera, tanto para estructuras urbanas como para la agricultura y actividades antrópicas, como la pesca. A pesar de la posible contaminación y factores que alteran el ecosistema, no hay impactos notables como la fragmentación, al tener un valor de regeneración bajo y siendo su resiliencia lo que ha permitido que no existan cambios drásticos en este cuerpo de agua (García-Ayllón, 2017). En el caso de la laguna Las Peonías, al ser un cuerpo de agua mucho más pequeño (6,3 km²) que los tres anteriores, ubicado próximo a densas zonas urbanizadas, fuertemente influenciado por la acción de la descarga de efluentes no tratados y elevado nivel de fragmentación, exhibe un grado de regeneración apreciable como resultado de sus fuentes regenerativas (agua de lluvia y del Lago de Maracaibo), con un nivel de resiliencia bastante bajo, resultante de la prevalencia de los factores

The Mar Menor lagoon, with an area of 1,024.6 km², shows a high density of urbanized areas in its surroundings, with the highest number of zones occupied for agriculture and other anthropic activities, which entail increased fragmentation, exhibiting significant regeneration and resilience values. This facilitates mitigating and regenerating any negative impact caused by pollution without strongly altering the ecosystem (Table 8). The characteristics of the Mar Chica lagoon, with 197.6 km², are similar to those of Mar Menor. However, its water volume, as it is lower, exhibits a lower degree of resilience, which is why middle-term changes can occur in the ecosystem, with possible consequences such as destabilization and eutrophication. The Salton Sea, with the largest geographical area (2,718.7 km²), shows the lowest occupied coastal line, both for urban structures and agriculture and anthropic activities such as fishing. Despite the possible pollution and factors altering the ecosystem, there are no noticeable impacts such as fragmentation, as the lagoon has a low regeneration value, and its resilience has prevented drastic changes (García-Ayllón, 2017). In the case of Las Peonías lagoon, as it is a much smaller body of water (6.3 km²) and is located next to dense urbanized areas, it is strongly influenced by the discharge of nontreated effluents and a high fragmentation level. It exhibits a noticeable regeneration level, as a result of its regeneration sources (rainwater and Maracaibo lake), with a quite low resilience level stemming from the prevalence of upsetting factors on the regeneration sources, which implies a fragile ecosystem that is susceptible to imbalance. This entails the need for internal changes in

perturbadores sobre las fuentes regenerativas, indicando que es un ecosistema frágil y susceptible al desequilibrio, tenido que generar cambios internos en la búsqueda de un nuevo estado de equilibrio, afectando con ello la supervivencia de las especies biológicas que en él habitan.

Por lo anterior, se evidencia la necesidad de reducir los factores de perturbación debido a las actividades humanas sobre la laguna, ya que si las fuentes regenerativas se ven afectadas en tiempo y espacio por sequía y/u obstrucción del caño Araguato, provocarían que los reducidos niveles de resiliencia no ayuden a evitar el colapso del ecosistema, que puede afectar la disponibilidad del recurso hídrico y de su diversidad biológica. De esta manera, el concepto de resiliencia aplicado a la teoría de conservación biológica actúa como posible indicador del estado ambiental de los ecosistemas acuáticos y su posible aplicación para la sustentabilidad de áreas sensibles a perturbaciones, garantizando la perpetuidad del recurso acuático y protegiendo a las especies autóctonas.

CONCLUSIONES

El análisis integrado GIS-LiDAR mediante el uso de imágenes satelitales e indicadores multifactoriales, permitió estimar la resiliencia ecológica de la laguna Las Peonías de una manera práctica y eficaz, determinando su capacidad para absorber los impactos de las actividades antrópicas y aportando herramientas para la gestión ambiental futura de este cuerpo de agua.

El IOC reflejó el impacto antrópico producido por el aumento progresivo de las áreas urbanizadas. En tanto que el IAA develó un desarrollo reducido de la agricultura en la zona, debido a múltiples factores sociales. La combinación de los efectos de las descargas de las cañadas Iragorri y Fénix, aunado a una sequía prolongada durante el período de estudio, determinaron los niveles del IIM, evidenciando los impactos antrópicos en el cuerpo de agua. El Ti precisó una desaceleración en la transformación del terreno, permitiendo que la laguna recupere territorio, aumentando el espejo de agua y mejorando su capacidad de amortiguación de los impactos. El IFI mostró que la fragmentación es muy elevada, determinando el nivel de dispersión de los impactos. El IRC permitió develar que la laguna está en un proceso regenerativo constante, influenciado por los aportes del caño Araguato y las precipitaciones. No obstante, las fuentes de perturbación: períodos prolongados de sequía y descargas de las cañadas Iragorri y Fénix, determinaron los bajos valores del IRE. En general, durante 2011 se encontró la condición

the search for a new state of equilibrium, thus affecting the survival of the biological species inhabiting this ecosystem.

In light of the above, there is an evident need to reduce upsetting factors due to human activity in the lagoon, given that, if the regeneration sources are affected in time and space by droughts and/or the obstruction of the Araguato channel, the reduced resilience levels would not help to prevent the ecosystem's collapse, which may affect the availability of the water resource and its biological diversity. In this way, the concept of *resilience* applied to biological preservation theory acts as a possible indicator of the environmental state of aquatic ecosystems and is likely applicable to the sustainability of areas sensitive to perturbation, ensuring the perpetuity of the water resource and protecting native species.

CONCLUSIONS

An integrated GIS-LiDAR analysis using satellite images and multi-factor indicators allowed practically and effectively estimating the ecological resilience of Las Peonías lagoon, determining its ability to absorb the impacts of anthropic activities and providing tools for the future environmental management of this body of water.

The IOC evidenced the anthropic impact caused by the progressive increase in urbanized areas. Meanwhile, the IAA showed reduced agricultural development in the area due to multiple social factors. The combined effects of the Iragorri and Fénix glen discharge, together with a prolonged drought during the studied period, determined the IIM levels, evidencing the anthropic impacts on the body of water. The Ti reported a decelerated terrain transformation, allowing the lagoon to recover some territory, increasing the water mirror, and improving its impact absorption capabilities. The IFI showed that fragmentation is very high, which determines the level of impact dispersion. The IRC showed that the lagoon undergoes a constant regeneration process influenced by the Araguato channel and precipitations. Nevertheless, the perturbation sources (prolonged drought periods and the discharge from the Iragorri and Fénix glen) determined the low IRE values. In general terms, during 2011, the most beneficial conditions regarding the IRC and the IRE were found, with the most unfavorable values in 2013, as a result of drought and the occupation and transformation of the adjacent territory.

The low resilience potential of the lagoon depends on a relatively high regeneration capacity, which prepares it

más beneficiosa en cuanto a IRC e IRE, con los valores más desfavorables en 2013, como resultado de la sequía y de la ocupación y transformación del territorio adyacente.

El bajo potencial resiliente de la laguna es dependiente de la relativamente elevada capacidad de regeneración encontrada, preparándola para soportar o amortiguar las perturbaciones sin alterar fuertemente el equilibrio ecosistémico, lo cual lo convierte en un cuerpo de agua impactado y frágil. Aunque se encuentra en constante estado de regeneración, son evidentes los cambios en la calidad ambiental, con una eutrofización generalizada. La desaceleración de este proceso está determinada por el decrecimiento urbanístico e industrial del territorio contiguo, así como por la interrupción del vertido de efluentes no tratados.

RECOMENDACIONES

Se recomienda seguir abordando la problemática relacionada con el estudio de la capacidad de los ecosistemas lagunares costeros para mantener sus condiciones ambientales ante la acción de perturbaciones externas, mediante el uso de una metodología estandarizada que involucre indicadores de diagnóstico enfocados en el análisis cuantitativo de los cambios estructurales y funcionales desde una perspectiva multidisciplinaria. Esto garantizará la obtención de resultados comparables que sirvan de base para el desarrollo de planes de recuperación ambiental y gestión integral del recurso agua a escala macro.

to endure or mitigate perturbations without strong alterations to the ecosystem balance, which makes it an affected and fragile body of water. Although it is in a constant state of regeneration, there are evident changes in environmental quality, with a generalized eutrophication. The deceleration of this process is determined by the urban and industrial decline of the neighboring territory, as well as by the interruption of nontreated effluent dumping.

RECOMMENDATIONS

We recommend further study of the issues related to coastal lagoon ecosystems' capabilities to maintain their environmental conditions in the face of external perturbations by means of a standardized methodology involving diagnostic indicators focused on a quantitative analysis of structural and functional changes from a multidisciplinary perspective. This will ensure comparable results which will serve as the basis for the development of plans for environmental recovery and the comprehensive management of water resources on a macro scale.

BIBLIOGRAFÍA / LITERATURE CITED

- Acevedo, L. y H. Cañas. 1980. Estudio del régimen hidráulico de la laguna Las Peonías. Tesis de grado, Univ. del Zulia, Maracaibo. 72 p.
- Ansari A.A., S.S. Gill, G.R. Lanza and W. Rast. 2011. Eutrophication: causes, consequences and control. Springer Science+Business Media B.V. 401 p. London. UK. <https://doi.org/10.1007/978-90-481-9625-8>
- Anthony, A., J. Atwood, P. August, C. Byron, S. Cobb, C. Foster, C. Fry, A. Gold, K. Hagos, L. Heffner, D.Q. Kellogg, K. Lellis-Dibble, J.J. Opaluch, C. Oviatt, A. Pfeiffer-Herbert, N. Rohr, L. Smith, T. Smythe, J. Swift and N. Vinhateiro. 2009. Coastal lagoons and climate change: ecological and social ramifications in U.S. Atlantic and Gulf coast ecosystems. *Ecol. Soc.*, 14(1): 8-39.
- Baho, D.L., C.R. Allen, A. Garmestani, H. Fried-Petersen, S.E. Renes, L. Gunderson and D.G. Angeler. 2017. A quantitative framework for assessing ecological resilience. *Ecol. Soc.*, 22(3): 17-31. <https://doi.org/10.5751/ES-09427-220317>
- Bellwood, D.R., T.P. Hughes, C. Folke and M. Nyström. 2004. Confronting the coral reef crisis. *Nature*, 429: 837-833. <https://doi.org/10.1038/nature02691>
- Beltrán, J. y J. Rangel. 2013. Modelación del estado trófico del humedal de Jaboque, Bogotá D. C., Colombia. *Acta Biolo. Col.*, 18(1): 1-13.
- Calvente, A. 2007. Resiliencia: un concepto clave para la sustentabilidad. Universidad Abierta Interamericana, Buenos Aires. 4 p.
- Campbell, T., J. Simmons, J. Saenz, C.L. Jerde, W. Cowan, S. Chanda and Z. Hogan. 2019. Population connectivity of adfluvial and stream-resident Lahontan cutthroat trout: implications for resilience, management and restoration. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 76: 426-437. <https://doi.org/10.1139/cjfas-2017-0483>
- Corona, A. 2016. Modelo hidrogeográfico de la cuenca de la laguna Las Peonías. Tesis de maestría, Univ. del Zulia, Maracaibo. 99 p.
- Decreto 883. 1995. Normas para la clasificación y el control de la calidad de los cuerpos de aguas y vertidos de efluentes líquidos. Gaceta Oficial de la República de Venezuela No. 5021 extraordinaria, sección III. Caracas, 18 de diciembre de 1995. p. 89-90.



- De Wit, R., P. Chaubron-Couturiera and F. Galletti. 2021. Diversity of property regimes of Mediterranean coastal lagoons in S. France; implications for coastal zone management. *Ocean Coast. Manag.*, 207: 105579. <https://doi.org/10.1016/j.ocecoaman.2021.105579>
- Dobson, G., I. Johnson, V. Kowal, K. Rhodes, K. Byler and B. Lussier. 2021. Guam coastal resilience assessment. UNC Asheville National Environmental Modeling and Analysis Center, Asheville. 63 p.
- Esri. 2012. ArcGIS resource center. <http://resources.arcgis.com/es/help/getting-started/articles/026n0000000v000000.html> 02/11/2019.
- Esri. 2019. Centro de ayuda ArcGIS *online*. <https://doc.arcgis.com/es/arcgis-online/> 02/11/2019.
- Fernández, A. 2017. Aplicación de índices de calidad y modelaje computacional en la predicción de la calidad de agua de la laguna Las Peonías. Tesis doctoral, Univ. del Zulia, Maracaibo. 253 p.
- Fernández, A., J. Marín, A. Corona, J. Flores, I. González y R. Perozo. 2017. Evolución en la morfología de la laguna Las Peonías: 1979-2016. *Rev. Univ. Zulia · 3ra Época*, 8(21): 41-59.
- Friedland, R., G. Schernewski, U. Gräwe, I. Greipsland, D. Palazzo and Pastuszek M. 2019. Managing eutrophication in the Szczecin (Oder) Lagoon-development, present state and future perspectives. *Front. Mar. Sci.*, 5: 521. <https://doi.org/10.3389/fmars.2018.00521>
- García-Ayllón, S. 2017. Integrated management in coastal lagoons of highly complexity environments: resilience comparative analysis for three case-studies. *Ocean Coast. Manag.*, 143: 16-25. <http://dx.doi.org/10.1016/j.ocecoaman.2016.10.007>
- Glibert P.M., D.C. Hinkle, B. Sturgis and R.V. Jesien. 2014. Eutrophication of a Maryland/Virginia coastal lagoon: a tipping point, ecosystem changes, and potential causes. *Estuaries Coast.*, 37(1): S128-S146. <https://doi.org/10.1007/s12237-013-9630-3>
- González, M., G. Aldana y A. Fuenmayor. 2007. Mecanismos de variación de la concentración de los nutrientes y del sedimento en la laguna Las Peonías. *Rev. Téc. Ing. Univ. Zulia*, 30(especial): 71-81.
- González, M., G. Aldana y L. Saules. 2012. Ciclos de marea y condiciones climáticas sobre la variación del nitrógeno en la laguna Las Peonías. *Bol. Centro Invest. Biol.*, 46(2): 137-157.
- Gunderson, L.H. 2000. Ecological resilience – in theory and application. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 31: 425-439.
- Gunderson, L.H. 2010. Ecological and human community resilience in response to natural disasters. *Ecol. Soc.*, 15(2): 18-29. <https://doi.org/10.5751/ES-03381-150218>
- Gunderson, L.H. and C.S. Holling. 2002. *Panarchy: understanding transformations in systems of human and nature*. Island Press, Washington DC. 274 p.
- Hidrologo. 2015. En la cañada Fénix Hidrologo recolectó 70 toneladas de basura. <http://hidrologo.gov.ve/nota5.html> 13/03/2020.
- Holling, C.S. 1973. Resilience and stability of ecological systems. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 4: 1-23.
- Holling, C.S. 1986. The resilience of terrestrial ecosystems: local surprise and global change. 214-223. In: Clark, W.C. and R.E. Munn (Eds.). *Sustainable development of the biosphere*. Cambridge Univ. Press, Cambridge. 517 p.
- Holling, C.S. 1992. Cross-scale morphology, geometry and dynamics of ecosystems. *Ecol. Monogr.*, 62: 447-502.
- Holling, C.S. 1996. Engineering resilience vs. ecological resilience. 32-45. In: Schulze, P.C. (Ed.). *Engineering within ecological constraints*. Natl. Acad., Washington, DC. 156 p.
- Iclam. 1988. Estudio sobre el comportamiento hidrodinámico de la laguna Las Peonías. Informe técnico, Instituto para la Conservación de la Cuenca Hidrográfica del Lago de Maracaibo (Iclam), Maracaibo. 46 p.
- Iclam. 2000. Problemática ambiental del parque Las Peonías. Informe técnico, Instituto para la Conservación de la Cuenca Hidrográfica del Lago de Maracaibo (Iclam), Maracaibo. 7 p.
- Iclam. 2004. Inspección y toma de muestras de agua de la laguna Las Peonías (sector Los Pescadores) y la fosa Los Compatriotas (sector Monte Claro), municipio Mara, estado Zulia. Informe técnico IT-2004-09-053, Instituto para la Conservación de la Cuenca Hidrográfica del Lago de Maracaibo (Iclam), Maracaibo. 6 p.
- Iclam. 2005. Evaluación de la calidad de las aguas en caño Araguato, laguna Las Peonías y cañada Fénix, municipio Maracaibo, estado Zulia. Informe técnico IT-2005-02-005, Instituto para la Conservación de la Cuenca Hidrográfica del Lago de Maracaibo (Iclam), Maracaibo. 12 p.
- Ideam. 2021. Boletín climatológico 2011-2019. <http://www.ideam.gov.co> 01/10/2021.
- Jen, E. 2003. Stable or robust? What's the difference? *Complexity*, 8(3): 12-18. <https://doi.org/10.1002/cplx.10077>
- Kennish, M.J. 2015. Coastal lagoons. 140-143. In: Kennish, M.J. (Ed.). *Encyclopedia of Estuaries*. Springer Science+Business Media, Dordrecht. 760 p. https://doi.org/10.1007/978-94-017-8801-4_47
- Landsat-7. 2019a. Earth images. <http://earthimages.geocento.com/> 06/11/2019.
- Landsat-7. 2019b. Galería de imágenes Landsat-7. <http://geocento.es/galeria-de-satelites-para-buscar-y-adquirir-imagenes/satelite-imagenes-landsat-7/> 06/11/2019.
- Lenzi, M., F. Cianchi. 2022. Summer dystrophic criticalities of non-tidal lagoons: the case study of a Mediterranean lagoon. *Diversity*, 14: 771. <https://doi.org/10.3390/d14090771>
- Ludwig, D., B. Walker and C.S. Holling. 1996. Sustainability, stability and resilience. *Conserv. Ecol.*, 1: 1-27.

- Marín-Leal, J.C., A.M. Fernández-Álvarez, J.B. Flores-Nava, Y. del V. López-Inaudi y Á.E. Corona-Quintero. 2019. Dinámica espaciotemporal de la calidad de agua en la laguna Las Peonías (Zulia, Venezuela): 2013-2016. *Rev. Fac. Cienc. Básicas*, 15(2): 83-106. <https://doi.org/10.18359/rfcb.4204>
- Meteo-Urbe 1. 2017. Laboratorio de observación climatológica de la Urbe. <https://www.urbe.edu/meteo/monthlyrecord.htm> 05/03/2020.
- Minec. 2018. Laguna Las Peonías, parroquia Idelfonso Vásquez, municipio Maracaibo y parroquia Ricaurte, municipio Mara-estado Zulia. Ministerio del Poder Popular para Ecosocialismo (Minec), Unidad Territorial para Ecosocialismo – Zulia, Maracaibo. 65 p.
- Monsalve, G. 2008. Hidrología en la ingeniería, 2^a edición. Editorial Escuela Colombiana de Ingeniería, Bogotá. 357 p.
- Mora, R. 2009. Variaciones en la composición, abundancia y biomasa de fitoplancton de la laguna de Las Peonías (Edo. Zulia, Venezuela). Trabajo de ascenso, Univ. del Zulia, Maracaibo. 103 p.
- Pelletier, M.C., J. Ebersole, K. Mulvaney, B. Rashleigh, M.N. Gutierrez, M. Chintala, A. Kuhn, M. Molina, M. Bagley and C. Lane. 2020. Resilience of aquatic systems: Review and management implications. *Aquat. Sci.*, 82(2): 1-44. <https://doi.org/10.1007/s00027-020-00717-z>
- Pimm, S.L. 1999. The dynamics of the flows of matter and energy. 172-193. In: McGlade, J. (Ed.). *Advanced ecological theory, principles and applications*. Blackwell Science, London. 346 p.
- Quintero-Ángel, A., D. Osorio-Domínguez y L. Valenzuela. 2012. Algunas reflexiones sobre fragmentación y sus retos para la investigación. *Rev. Biodivers. Neotrop.*, 2(1): 15-20.
- Reliefweb. 2014. Venezuela atraviesa una de las sequías más fuertes de los últimos 60 años. <https://reliefweb.int/report/venezuela-bolivarian-republic/venezuela-atraviesa-una-de-las-sequ-m-s-fuertes-de-los-ltimos> 18/03/2020.
- Santos, T. y J.L. Tellería. 2006. Pérdida y fragmentación del hábitat: efecto sobre la conservación de las especies. *Ecosistemas*, 2: 3-12.
- Scapin, L., M. Zucchetta, F. Pranovi and P. Franzoi. 2022. Influence of seascape on coastal lagoon fisheries: the Role of habitat mosaic in the Venice lagoon. *Est. Coast.*, 45: 793-811. <https://doi.org/10.1007/s12237-021-00986-3>
- Semenov, M.Y., Y.M. Semenov, A.V. Silaev and L.A. Begunova. 2019. Assessing the self-purification capacity of surface waters in Lake Baikal watershed. *Water*, 11: 1505. <https://doi.org/10.3390/w11071505>
- Suárez, C. 2016. Uso y abuso de las lagunas costeras venezolanas. *Rev. Invest.*, 40(87): 63-94.
- USGS. 2020. Earth explorer. United States Geological Survey (USGS). <https://earthexplorer.usgs.gov/> 10/05/2020.
- Villalobos, Y., N. Rincón, W. Gutiérrez y E. Martínez. 2007. Desarrollo sostenible en el sistema de producción de yuca *Manihot esculenta* Crantz del municipio Mara del estado Zulia, Venezuela. *Rev. Fac. Agron. (LUZ)*, 24: 367-387.
- Wainger, L.A., D.H. Secor, C. Gurbisz, W.M. Kemp, P.M. Glibert, E.D. Houde, J. Richkus and M.C. Barber. 2017. Resilience indicators support valuation of estuarine ecosystem restoration under climate change. *Ecosyst. Health Sust.*, 3(4): 26-32. <https://doi.org/10.1002/ehs2.1268>

RECIBIDO / RECEIVED: 18/02/2022

ACEPTADO / ACCEPTED: 30/03/2023



¿Cómo proteger los humedales costeros peruanos? Una respuesta a partir de un modelo conceptual de sus impulsores de cambio

How to protect Peruvian coastal wetlands? An answer based on a conceptual model of their drivers of change

Ángelo Gomez*, Héctor Aponte y Sergio Gonzales

0000-0003-1573-6160 0000-0001-5249-9534 0000-0002-6357-033X

I. Carrera de Biología Marina y Coastal Ecosystems of Perú, Research Group, Facultad de Ciencias Veterinarias y Biológicas. Universidad Científica del Sur, Lima, Perú. angelo1996biomar@gmail.com*, haponte@cientifica.edu.pe, sergiogonzalesdp@gmail.com

* Autor de correspondencia / Corresponding author

RESUMEN

El presente trabajo consistió en determinar y analizar los impulsores de cambio (IC) de 24 humedales de la costa peruana a partir de una revisión de artículos científicos publicados entre el año 2000 y 2020. Se emplearon las plataformas Science Direct, Google Académico, Scopus y Scielo para la búsqueda de información. Se revisaron 172 artículos científicos, identificando 22 IC. La agricultura, ganadería, introducción de especies y acumulación de escombros fueron los IC directos más frecuentes, mientras que la mala gobernanza fue el IC indirecto más común (38 %); el humedal con mayor número de IC fueron Los Pantanos de Villa. Se verificó una correlación positiva entre la producción de artículos científicos y el número de IC identificados por humedal. Cuatro grupos de humedales tuvieron alta similitud en sus IC ($\geq 50\%$), lo que sugiere que las medidas de gestión para hacerles frente a estos impactos sean similares. La coaparición de los IC se conformó en dos grupos con una similitud $\geq 50\%$. Se elaboró un modelo conceptual de las interacciones entre IC (identificando IC clave) y sus efectos sobre los procesos ecológicos. La información de este trabajo puede servir como herramienta de gestión para el manejo los ecosistemas en la costa peruana.

PALABRAS CLAVE: conservación de humedales; gobernanza costera; lagunas costeras; manglares; modelo conceptual.

ABSTRACT

The present work consisted of determining and analyzing the Drivers of Change (DCh) of 24 wetlands of the Peruvian coast from a review of the scientific articles published between 2000 and 2020, with the use of the platforms Science Direct, Google Scholar, Scopus and Scielo. 172 scientific articles were reviewed, identifying 22 DCh. Agriculture, livestock, species introduction and debris accumulation were the most frequent direct DCh, while poor governance was the most common indirect DCh (38 %); the wetland with the highest number of DCh was Los Pantanos de Villa. A positive correlation was verified between the production of scientific articles and the number of DCh identified per wetland. Four groups of wetlands had high similarity in their DCh ($\geq 50\%$), which suggests that the management measures to face these impacts are similar. The co-appearance of DCh was divided into two groups with a similarity $\geq 50\%$. A conceptual model of DCh interactions (identifying key DCh) and their effects on ecological processes was developed. The information from this work can guide measures for better managing these ecosystems on the Peruvian coast.

KEYWORDS: coastal lakes; conceptual model; governance; mangroves; similarity; wetland conservation.

INTRODUCCIÓN

El afloramiento de masas de agua de la capa freática en áreas de baja altitud adyacentes a la costa (Arana y Salinas, 2003), el flujo superficial y las mezclas temporales de agua marina con masas de agua continentales, son propicios para el desarrollo de los humedales costeros como pantanos, marismas, estuarios, arrecifes, praderas de pastos marinos y manglares. Estos se constituyen en un mosaico de áreas conformados por vegetación y cuerpos de agua estacionales, periódicos o continuos (Berkowitz *et al.*, 2018). Los humedales costeros presentan oportunidades recreativas como turismo (Aponte-Ubillús, 2015) y avistamiento de aves (Woodward y Wui, 2001), además de presentar servicios ecosistémicos como la regulación del clima por medio de la captura de carbono, la reducción de la erosión y la provisión de habitats para centenares de especies (Engelhardt y Ritchie, 2001; Jiang *et al.*, 2015; Gonzales *et al.*, 2019; Pérez *et al.*, 2022; Ochoa-Balbacea *et al.*, 2022). Pese a estos beneficios, a nivel global estos ecosistemas se encuentran amenazados por influencia de actividades antropogénicas (Wang *et al.*, 2021). La conversión de áreas para la agricultura y la extracción de madera son actividades que alteran a los humedales como es el caso de los manglares del centro-occidental de África (Feka y Ajonina, 2011); el desarrollo socioeconómico (integración de mercados, reformas sociopolíticas, económicas e innovación tecnológica) afecta de manera indirecta como potenciadores de conversión de pantanos y estuarios con fines agrícolas como se ha registrado en Europa al suroriente de España (Zorrilla-Miras *et al.*, 2014); el ingreso de aguas residuales, mala política ambiental e introducción de especies, son considerados como impactos que afectan el estado y composición de la población del humedal, tal es el caso de la bahía de San Francisco en el Pacífico (Cloern y Jassby, 2012). Así mismo, la contaminación por metales pesados y los incendios pueden repercutir sobre la biodiversidad que habita en estos ambientes y, así, reducir los beneficios que proveen (Ram *et al.*, 2018; Ramirez, *et al.*, 2018).

Los impulsores de cambio (IC) son definidos como factores que generan cambios directos e indirectos sobre el funcionamiento de los ecosistemas (Sarkar *et al.*, 2020). Los IC directos reflejan los impactos físicos y químicos que inciden inmediatamente en el ecosistema, como la agricultura y el pastoreo; mientras que, los indirectos influyen sobre los IC directos (Finlayson *et al.*, 2005). Tal es el caso del crecimiento poblacional (IC directo) y las reformas socioeconómicas (IC indirecto), los cuales generan presión sobre la calidad del humedal y modifican las actividades

INTRODUCTION

The upwelling of water masses from the water table in lowland areas adjacent to the coast (Arana and Salinas, 2003), surface flows, and temporary mixtures of marine and inland water masses favor the development of coastal wetlands such as swamps, marshes, estuaries, reefs, seagrass meadows, and mangroves. These constitute a mosaic of seasonal, periodic, or continuous vegetation and water bodies (Berkowitz *et al.*, 2018). Coastal wetlands offer recreational opportunities such as tourism (Aponte-Ubillús, 2015) and bird-watching (Woodward and Wui, 2001), in addition to providing ecosystem services such as climate regulation through carbon sequestration, erosion reduction, and the provision of habitats for hundreds of species (Engelhardt and Ritchie, 2001; Jiang *et al.*, 2015; Gonzales *et al.*, 2019; Pérez *et al.*, 2022; Ochoa-Balbacea *et al.*, 2022). Despite these benefits, these ecosystems are globally threatened by the influence of anthropic activities (Wang *et al.*, 2021). The conversion of areas for agriculture and timber extraction are activities that alter wetlands, which is the case of mangroves in west-central Africa (Feka and Ajonina, 2011). Socioeconomic development (market integration, socio-political and economic reforms, and technological innovation) has an indirect impact as a conversion enhancer of wetland and estuaries for agricultural purposes, as has been reported in Europe in southeastern Spain (Zorrilla-Miras *et al.*, 2014). Moreover, sewage inflow, poor environmental policies, and species introduction affect the conditions and composition of wetland populations, as is the case of San Francisco Bay in the Pacific (Cloern and Jassby, 2012). Likewise, heavy metal pollution and fires can impact the biodiversity inhabiting these environments and thus reduce the benefits they provide (Ram *et al.*, 2018; Ramirez, *et al.*, 2018).

Drivers of change (DCh) are defined as factors that entail direct and indirect changes in the functioning of ecosystems (Sarkar *et al.*, 2020). Direct DCh reflect the physical and chemical impacts that immediately influence an ecosystem, such as agriculture and shepherding, while indirect ones influence direct DCh (Finlayson *et al.*, 2005). This is the case of population growth (direct DCh) and socioeconomic reforms (indirect DCh), which put pressure on the quality of wetlands and modify the activities carried out in its surroundings (Rongoei *et al.*, 2013; Zorrilla-Miras *et al.*, 2014). DCh can also develop synergistically, favoring the magnification of negative effects (co-occurrence) such as agricultural activity along with population growth, economic

que se realizan en su entorno (Rongoei *et al.*, 2013; Zorrilla-Miras *et al.*, 2014). Los IC pueden también desarrollarse sinérgicamente y propiciar la magnificación de los efectos negativos (coaparición), como la actividad agrícola junto al crecimiento poblacional, el desarrollo económico (Asselen *et al.*, 2013), y la incidencia del drenaje de agua superficial y subterránea (McKenna *et al.*, 2019). Dichas interacciones entre IC han permitido el estudio de los IC directos e indirectos y el efecto conjunto que desencadenan en los humedales (Zorrilla-Miras *et al.*, 2014); los cuales, pueden ser representados a través de un modelo conceptual.

El modelo conceptual es una representación gráfica de las relaciones integradas y elementos estructurales de un problema específico, que permite identificar las afinidades entre los objetos de estudio (Chamanara y König-Ries, 2014). Los modelos conceptuales han sido aplicados para la generación de herramientas dinámicas que pueden fortalecer la gestión de los humedales a través de evidencia científica (Broszeit *et al.*, 2019). Para el caso de los IC, Sarkar *et al.* (2020) desarrolló un MC, donde lograron representar de manera gráfica las interacciones entre los IC y sus potenciales consecuencias. El desarrollo de otros MCs en humedales ha permitido representar los vínculos entre IC frente a los procesos y servicios ecosistémicos (Wingard y Lorenz, 2014). Por otro lado, Finlayson *et al.* (2005) señalaron la relación entre IC directos e indirectos, los servicios ecosistémicos y el desarrollo humano, además, se indica a los modelos conceptuales como herramientas útiles para el entendimiento del uso racional de los recursos e importancia de la administración conjunta de las autoridades, para asegurar el bienestar humano y estado de los humedales.

La costa peruana presenta una red interconectada de humedales costeros y, junto a ello, el desarrollo de diferentes impactos antrópicos que han sido investigados o comentados en una variedad de estudios hasta la actualidad (Aponte-Ubillús y Ramírez-Huaroto, 2011; Mendoza-Carbajal, 2020; Ruiz-Santillán *et al.*, 2020; Rivera *et al.*, 2022); sin embargo, aún se desconoce los tipos y números de IC, además del entendimiento sobre sus interacciones. Teniendo en consideración esta potencialidad, el presente estudio tuvo por objetivos a) identificar y cuantificar los IC de los humedales de la costa peruana registrados en el período 2000-2020, b) determinar la distribución de estos IC a lo largo de la costa peruana, c) evaluar la relación entre los IC con el número de artículos científicos publicados y el número de artículos con el número de trabajos con IC registrados, d) evaluar la coaparición de los IC en los

development (Asselen *et al.*, 2013), and the influence of superficial and groundwater drainage (McKenna *et al.*, 2019). Such interactions have allowed studying direct and indirect DCh and the joint effect they trigger in wetlands (Zorrilla-Miras *et al.*, 2014), which can be represented through a conceptual model.

A conceptual model (CM) is a graphical representation of the intrinsic relationships and structural elements of a specific problem, which allows identifying affinities between the objects studied (Chamanara and König-Ries, 2014). Conceptual models have been applied to elaborate dynamic tools that can strengthen wetland management using scientific evidence (Broszeit *et al.*, 2019). Sarkar *et al.* (2020) developed a CM depicting the interactions between DCh and their potential consequences. Developing other CMs in wetlands has allowed representing the links between DCh regarding ecosystem processes and services (Wingard and Lorenz, 2014). On the other hand, Finlayson *et al.* (2005) pointed out the relationship between direct and indirect DCh, ecosystem services, and human development, also indicating that CMs are useful tools for understanding the rational use of resources and the importance of a joint administration by the authorities which ensures human well-being and the conditions of wetlands.

The Peruvian coast shows an interconnected network of coastal wetlands, along with different anthropic impacts that have to date been studied or commented in a variety of works (Aponte-Ubillús and Ramírez-Huaroto, 2011; Ruiz-Santillán *et al.*, 2020; Mendoza-Carbajal, 2020; Rivera *et al.*, 2022). However, the types and number of DCh are still unknown, and their interactions are not yet understood. Considering this potentiality, this study aimed at a) identifying and quantifying the wetland DCh in the Peruvian coast as reported between 2000 and 2020; b) determining the distribution of said DCh along the Peruvian coast; c) evaluating the relationship between DCh and the number of published articles, as well as between the number of articles and the number of works with reported DCh; d) evaluating the co-occurrence of DCh in the evaluated wetlands and the similarities between wetlands regarding their DCh; and e) analyzing the interactions between DCh and the main wetland ecological processes through a CM.

humedales evaluados y la similitud entre humedales respecto a sus IC e) analizar las interacciones entre los IC y los procesos ecológicos principales de los humedales a través de un modelo conceptual.

ÁREA DE ESTUDIO

La costa norte, centro y sur del litoral peruano presenta una serie de humedales marino-costeros, continentales y artificiales, que conforman parte de las áreas marinas, espacios desérticos y urbanos (Jimenez *et al.*, 2010), ubicados entre 3 y 18° S. La extensión de manglares (Charcape-Ravelo y Moutarde, 2005; Cabanillas *et al.*, 2016), lagunas (Díaz *et al.*, 2021), pantanos (Ramirez y Cano, 2010) son solo algunos ejemplos de los tipos de humedales costeros, caracterizados por la riqueza biológica y filogenética que albergan (Gonzales y Aponte, 2022). La relevancia de estos ecosistemas permitió realizar un análisis de la producción científica producida durante el período 2000-2020 considerando a los estuarios y manglares con registros científicos como humedales costeros continentales y tomando como referencia el listado de los humedales costeros conocidos en esta región, registrados en el Atlas de los humedales de la costa del Pacífico (humedalescosteros.org). Los humedales costeros que tuvieron esta característica se muestran en la Figura 1.

MATERIALES Y MÉTODOS

Identificación de los impulsores de cambio (IC)

Los IC fueron identificados a partir de una revisión sistemática de los artículos científicos sobre los humedales costeros del Perú, publicados durante el período 2000-2020. La búsqueda de los artículos se realizó en plataformas digitales (i.e. Science Direct, Scopus, Google Académico y Scielo, considerando las palabras clave humedal, manglar, lago, albufera, laguna, estuario y sus equivalentes en inglés, en combinación con las palabras Perú y costa peruana (ej. “manglar Perú”; “lago Perú”). Todos los artículos publicados en inglés/español fueron considerados en este estudio. El reconocimiento de los IC se obtuvo a través de la revisión del material completo de cada trabajo, tal como se indica en el método desarrollado por Sarkar *et al.* (2020), identificando además los impactos que afectaban los procesos ecológicos del ecosistema. La información recopilada fue organizada en tablas (Material Suplementario 1).

STUDY AREA

The north, central, and south coasts of the Peruvian littoral show a series of marine-coastal, continental, and artificial wetlands, which are part of marine, desertic, and urban spaces (Jimenez *et al.*, 2010), located between the 3 and 18° south latitudes. The extension of mangroves (Charcape-Ravelo and Moutarde, 2005; Cabanillas *et al.*, 2016), lagoons (Díaz *et al.*, 2021), and swamps (Ramirez and Cano, 2010) is just an example of the types of coastal wetlands, which are characterized by the biological and phylogenetic richness they harbor (Gonzales and Aponte, 2022). The relevance of these ecosystems allows conducting an analysis of the scientific production for the 2000-2020 period, taking estuaries and mangroves with scientific reports as continental coastal wetlands, and using the list of coastal wetlands known in this region as a reference, which are reported in the *Atlas of the Wetlands of the Pacific Coast* (humedalescosteros.org). Figure 1 shows the coastal wetlands that meet these characteristics.

MATERIALS AND METHODS

Identifying the Drivers of Change (DCh)

The DCh were identified from a systematic review of scientific papers on Peru's coastal wetlands published during the 2000-2020 period. The search for articles was conducted on digital platforms (i.e., ScienceDirect, Scopus, Google Académico and SciELO, using the following keywords: wetland, mangrove, lake, albufera, lagoon, estuary, and their equivalents in Spanish, in combination with the words *Peru* and *Peruvian Coast* (i.e., “manglar Perú”, “lago Perú”). All articles published in Spanish or English were considered in this study. The acknowledgment of DCh was made by reviewing the whole material of each work, as indicated in the method developed by Sarkar *et al.* (2020), while identifying the impacts on the systems' ecological processes. The collected information was organized in tables (Supplementary Material 1)



Figura 1. Humedales de la costa peruana estudiados en la presente investigación. Manglar de Tumbes (MT), Manglares de San Pedro (MSP), Eten (ETEN) Salaverry (SL), Choc Choc (CHCH), Campo Nuevo (CN), Cerro Negro (CG), Tres Palos (TP), Balsares de Huanchaco (BH), Villa María (VM), La Encantada (ENC), Medio Mundo (MM), Carquín (CAR), Paraíso (PAR), Santa Rosa (SR), Ventanilla (VEN), Arenilla (ARE), Pantanos de Villa (PAN), Puerto Viejo (PV), Tambo Mora (TM), Caucato (CAU), Las Salinas de Chilca (SCH), Reserva Nacional de Paracas (RNP) y Humedal de Ite (ITE).

Figure 1. Wetlands of the Peruvian coast studied in this research. Mangroves of Tumbes (MT), San Pedro (MSP), Eten (ETEN) Salaverry (SL), Choc Choc (CHCH), Campo Nuevo (CN), Cerro Negro (CG), Tres Palos (TP), Balsares de Huanchaco (BH), Villa María (VM), La Encantada (ENC), Medio Mundo (MM), Carquín (CAR), Paraíso (PAR), Santa Rosa (SR), Ventanilla (VEN), Arenilla (ARE), Pantanos de Villa (PAN), Puerto Viejo (PV), Tambo Mora (TM), Caucato (CAU), Las Salinas de Chilca (SCH), Paracas National Reserve (RNP), and Wetland of Ite (ITE).

Distribución de número de los IC en la costa peruana

Utilizando los datos recopilados del número de los IC de cada humedal, se procedió a graficar un mapa de distribución de estos impactos en la costa peruana. Como localidad se utilizó el distrito al cual pertenecía cada humedal costero; cabe precisar, en algunos casos se tomaron más de dos distritos, debido a que estos mismos colindan o comparten territorio con un determinado humedal. El mapa de distribución fue elaborado mediante uso del software Arc Gis V.10.8 mediante método natural breaks jenks (Dent *et al.*, 2009). La información de los IC fue añadida como una columna nueva a la tabla de atributos de la capa departamental y distrital respectivamente. Luego, se procedió a modificar las propiedades de simbología, cantidades y graduado de colores y la escala para la obtención del mapa de la distribución del número de IC de los humedales costeros con relación a los distritos en los cuales se encuentran ubicados. Una vez graficados los IC, se procedió a obtener un mapa de distribución dividido en tres secciones; norte (Manglar de Tumbes – Humedal de Villa María), centro (Medio Mundo – Puerto Viejo) y sur (Tambo de Mora – Ite).

Análisis de correlación

Se realizó una prueba de correlación por pares entre a) el número de IC por cada humedal con el número de publicaciones y b) el número de IC por cada humedal con el número de publicaciones con IC registrados. Debido a que los datos no presentaron una distribución normal ($p < 0,05$ para la prueba de Shapiro Wilk), se aplicó la prueba de correlación de Spearman. Los análisis se realizaron en el software PAST V.3.15 (Hammer, *et al.*, 2001) y las figuras se generaron en software Excel.

Análisis de coaparición de IC y de similitud entre humedales según sus IC

Con la finalidad de identificar el tipo de IC que fueron registrados con mayor frecuencia en los artículos, se determinó la coaparición de los IC; para ello, se realizó un análisis de agrupamiento multivariado (dendrograma de similitud o análisis clúster) con el método UPGMA. Se construyó una matriz a partir de las incidencias de los IC por humedal, para luego ser agrupada mediante utilización del índice de Jaccard (medida que usa las incidencias para agrupar componentes que aparecen juntos con mayor frecuencia, para este caso, los IC). Posteriormente, se calculó el coeficiente de correlación cofenético. El mismo procedimiento se siguió para evaluar la similitud entre humedales según sus IC identificados. Esta evaluación fue realizada en el software PAST V.3.15 (Hammer *et al.*, 2001).

Distribution of the number of DCh for the Peruvian coast

By using the collected data on the number of DCh in each wetland, a map was drawn with the distribution of these impacts on the Peruvian coast. The district containing each coastal wetland was used as the location. It should be noted that, in some cases, more than two districts were selected, as they were adjacent or shared territory with a specific wetland. The distribution map was elaborated via the Arc Gis V.10.8 software, using the natural break Jenks method (Dent *et al.*, 2009). The information of the DCh was added as a new column to the table of attributes in the departmental and district layers. Then, the properties of symbology, quantities, color adjustment, and the scale to obtain the distribution map were modified with the number of DCh in the coastal wetlands in relation to their districts. Once the DCh were plotted, a distribution map was obtained divided into three sections: north (Tumbes Mangrove – Villa María Wetland), central (Medio Mundo – Puerto Viejo), and south (Tambo de Mora – Ite).

Correlation analysis

A paired correlation test was carried out between a) the number of DCh per wetland and the number of publications and b) the number of DCh per wetland and the number of publications with reported DCh. A Spearman correlation test was conducted since the data did not show a normal distribution ($p < 0.05$ in a Shapiro-Wilk test). The analyses were done in the PAST V.3.15 software (Hammer, *et al.*, 2001), and figures were generated via Excel.

Analysis of co-occurrence of DCh and similarities between wetlands

The co-occurrence of DCh was determined to identify the most reported types of DCh in the articles. To this effect, a multivariate grouping analysis (similarity dendrogram or cluster analysis) was carried out via the UPGMA method. A matrix was prepared with the DCh influences per wetland, which were grouped using Jaccard's index (a measurement that uses influences to group components that occur together, *i.e.*, DCh in this case). Afterwards, the cophenetic correlation coefficient was calculated. The same procedure was followed to evaluate the similarity between wetlands according to their identified DCh. This evaluation was performed in the PAST V.3.15 software (Hammer *et al.*, 2001).

Elaboración del modelo conceptual

El modelo conceptual fue elaborado mediante la técnica modificada utilizada previamente por Sarkar, *et al.* (2020). En este estudio se consideró la calidad del agua y el suelo como un solo proceso ecológico, además se tomó en cuenta el flujo de energía, y se evaluaron los efectos independientes para cada IC. Se utilizó la lista de IC recopilados de cada trabajo y se identificaron las veces que cada IC era menciona junto a otro IC. Con ello, se establecieron las relaciones entre IC y los efectos que generaban sobre los procesos ecológicos (PE) más importantes: hidrología (H), desarrollo de la biodiversidad (DB), calidad del suelo y del agua (CSA) y flujo de energía (FE) fueron extraídos con la finalidad de determinar el estado del ecosistema de humedales (Sarkar *et al.*, 2020). Se elaboró una matriz con las menciones de los efectos causados por los IC sobre los procesos ecológicos y una matriz adicional de interacciones entre IC; posteriormente, estas interacciones fueron graficadas y se agregaron las frecuencias correspondientes a cada interacción. El diseño del MC se elaboró en el software Power Point.

RESULTADOS

Un total de 177 artículos científicos fueron revisados, de los cuales 66 (37,28 %) registraron IC descritos mediante observaciones directas sobre los IC. En base al análisis se identificaron 22 IC (Material Suplementario 2). Los IC directos más frecuentes (≥ 50 %) fueron la ganadería y pastoreo (58 %), agricultura (50 %), acumulación de escombros y/o basura (50 %) e introducción de especies exóticas (50 %); mientras que la gobernanza (38 %) fue el IC indirecto más frecuente. Los humedales que presentaron mayor número de IC (≥ 10), fueron Los Pantanos de Villa (15), Paraíso (12), Manglar de San Pedro (11), Villa María (10) y Ventanilla (10) (Tabla 1).

Respecto a la distribución geográfica de los IC a lo largo de la costa peruana, se observó mucha variabilidad en los sectores norte y centro, con humedales con alta (> 10) y baja (< 10) cantidad de IC, a diferencia de la zona sur donde se encontraron humedales con un bajo número de IC reportados (1 – 3 IC) (Figura 2, material suplementario 2). Se identificó una correlación directa ($p < 0,05$) entre el número de publicaciones y el número de IC ($r_s = 0,77$); del mismo modo, se observó una correlación directa ($p < 0,95$) entre el número de publicaciones con IC registrados y el número de publicaciones ($r_s = 0,95$) (Figura 3, material suplementario 3).

Elaborating the conceptual model

The CM was elaborated via a modified technique previously used by Sarkar *et al.* (2020). Water and soil quality were considered as a single ecological process in this study. In addition, the energy flow was included, and the independent effects were evaluated for each DCh. The list of the DCh collected in each work was used, as well as the number of times each of them was mentioned next to another one. With all that, the relationships between the DCh and their effects on the most important ecological processes (EP) were established. Hydrology (H), the development of biodiversity (DB), soil and water quality (SWQ), and energy flow (EF) were obtained in order to determine the conditions of the wetland ecosystem (Sarkar *et al.*, 2020). A matrix was elaborated which included the effects caused by DCh on ecological processes, in addition to an additional matrix with the interactions between DCh. Then, these interactions were plotted, and the corresponding frequencies of each interaction were added. The design of the CM was carried out in PowerPoint.

RESULTS

177 scientific articles were reviewed, 66 of which (37.28 %) had recorded DCh via direct observations. Based on the analysis, 22 DCh were identified (Supplementary Material 2). The most frequent (≥ 50 %) direct DCh were livestock and shepherding (58 %), agriculture (50 %), the accumulation of debris and/or garbage (50 %), and the introduction of exotic species (50 %). Governance (38 %) was the most frequent indirect DCh. The wetlands that showed the highest number of DCh (≥ 10), were Los Pantanos de Villa (15), Paraíso (12), San Pedro Mangrove (11), Villa María (10), and Ventanilla (10) (Table 1).

Regarding the geographic distribution of the DCh along the Peruvian coast, a high variability was observed in the north and central zones, in wetlands with large (> 10) and small (< 10) numbers of DCh, unlike the south zone, where wetlands with a small number of reported DCh were found (1-3 DCh) (Figure 2; Supplementary Material 2). A direct correlation ($p < 0.05$) between the number of publications and the number of DCh ($r_s = 0.77$) was identified. Likewise, a direct correlation ($p < 0.95$) between the number of publications with reported DCh and the number of publications was observed ($r_s = 0.95$) (Figure 3; Supplementary Material 3).

Tabla 1. Listado de los IC identificados para los humedales de la costa peruana. Manglar de Tumbes (MT), Manglares de San Pedro (MSP), Eten (ETEN) Salaverry (SL), Choc Choc (CHCH), Campo Nuevo (CN), Cerro Negro (CG), Tres Palos (TP), Balsares de Huanchaco (BH), Villa María (VM), La Encantada (ENC), Medio Mundo (MM), Carquín (CAR), Paraíso (PAR), Santa Rosa (SR), Ventanilla (VEN), Arenilla (ARE), Pantanos de Villa (PAN), Puerto Viejo (PV), Tambo Mora (TM), Caucato (CAU), Las Salinas de Chilca (SCH), Reserva Nacional de Reserva Nacional de Paracas (RNP) y Humedal de Ite (ITE).

Table 1. List of DCh identified for the Peruvian coast wetlands. Mangroves of Tumbes (MT), San Pedro (MSP), Eten (ETEN) Salaverry (SL), Choc Choc (CHCH), Campo Nuevo (CN), Cerro Negro (CG), Tres Palos (TP), Balsares de Huanchaco (BH), Villa María (VM), La Encantada (ENC), Medio Mundo (MM), Carquín (CAR), Paraíso (PAR), Santa Rosa (SR), Ventanilla (VEN), Arenilla (ARE), Pantanos de Villa (PAN), Puerto Viejo (PV), Tambo Mora (TM), Caucato (CAU), Las Salinas de Chilca (SCH), Paracas National Reserve (RNP), and Wetland of Ite (ITE).

Tipos de IC / Types of DC	Impulsores de cambio (IC) / Drivers of change (DC)	Humedales / Wetlands																							
		MT	MSP	ETEN	SL	CHCH	CN	CG	TP	BH	VM	ENC	MM	CAR	PAR	SR	VEN	ARE	PAN	PV	TM	CAU	SCH	RNP	ITE
Directos / Direct	Acuicultura / Aquaculture	x									x													x	
	Acumulación de escombros y basura / Accumulation of debris and garbage		x	x		x				x	x		x	x	x	x			x	x					
	Agricultura / Agriculture	x	x	x		x			x			x			x	x	x		x			x		x	
	Aguas residuales / Sewage water		x			x	x				x	x				x	x		x						
	Caza deportiva / Game hunting														x										
	Cambio climático / Climate change										x								x						
	Contaminación materia orgánica / Organic matter contamination					x													x						
	Contaminación microbiológica / Microbiological contamination																x		x						
	Contaminación química / Chemical contamination	x									x				x		x		x						
	Crecimiento demográfico y urbanización / Population growth and urbanization	x	x			x					x		x	x	x	x	x		x						x
	Deportes náuticos / Nautical sports																							x	
	Ganadería y pastoreo / Livestock farming and grazing		x	x		x			x		x		x	x	x	x	x		x	x	x				x
	Incendios / Fires										x		x		x		x		x	x		x			
	Pesquería industrial y artesanal / Industrial and artisanal fishery	x	x								x								x						
	Introducción de especies exóticas / Introduction of exotic species	x				x					x		x	x	x	x	x		x	x	x				
	Minería / Mining		x																						
	Parque automotriz / Automotive park		x		x										x	x			x						x
Sobreexplotación de recursos / Resource overexploitation	x	x	x									x		x		x				x					
Uso de canales para lavandería / Use of channels for laundry														x				x							
Indirectos / Indirect	Gobernanza / Governance	x	x			x				x	x		x		x			x	x						
	Factores socioculturales / Sociocultural factors																				x				
	Turismo / Tourism	x	x												x	x		x						x	

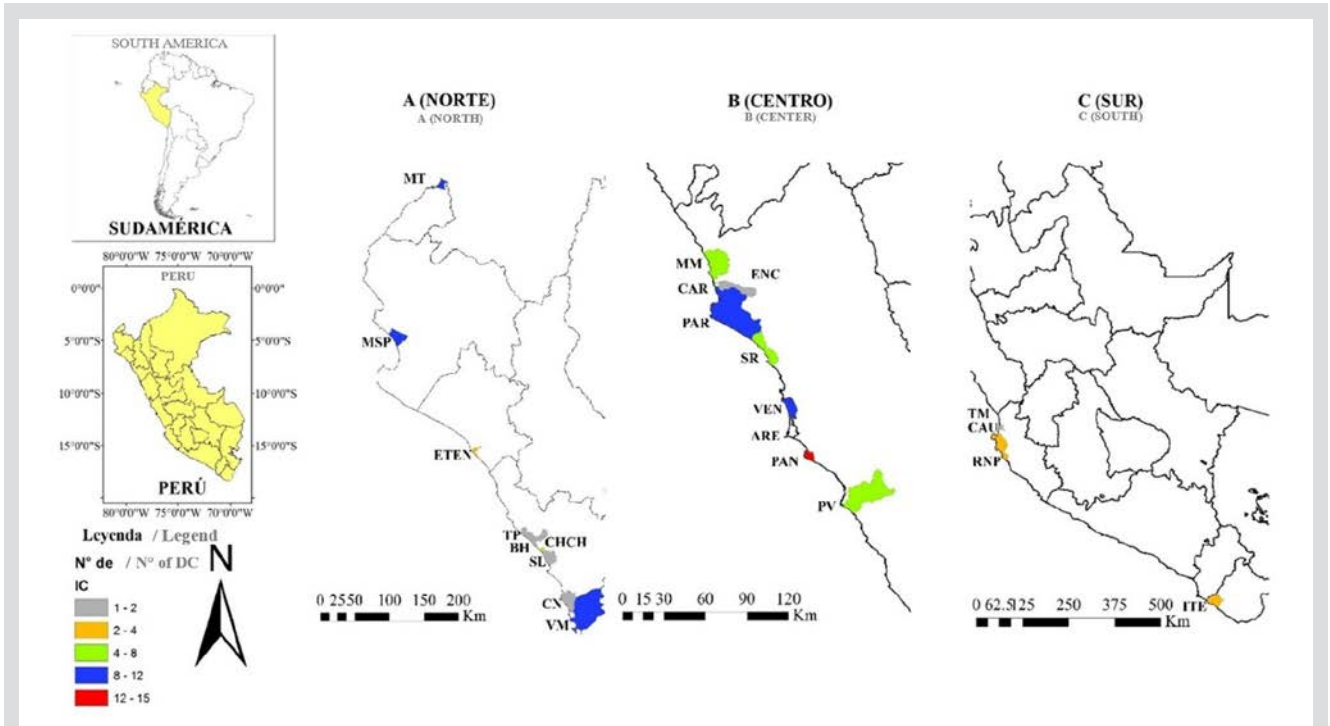


Figure 2. Distribution map of DCh for the wetlands of the Peruvian coast per district. Mangroves of Tumbes (MT), San Pedro (MSP), Eten (ETEN) Salaverry (SL), Choc Choc (CHCH), Campo Nuevo (CN), Cerro Negro (CG), Tres Palos (TP), Balsares de Huanchaco (BH), Villa María (VM), La Encantada (ENC), Medio Mundo (MM), Carquín (CAR), Paraíso (PAR), Santa Rosa (SR), Ventanilla (VEN), Arenilla (ARE), Pantanos de Villa (PAN), Puerto Viejo (PV), Tambo Mora (TM), Caucato (CAU), Las Salinas de Chilca (SCH), Paracas National Reserve (RNP), and Wetland of Ite (ITE).

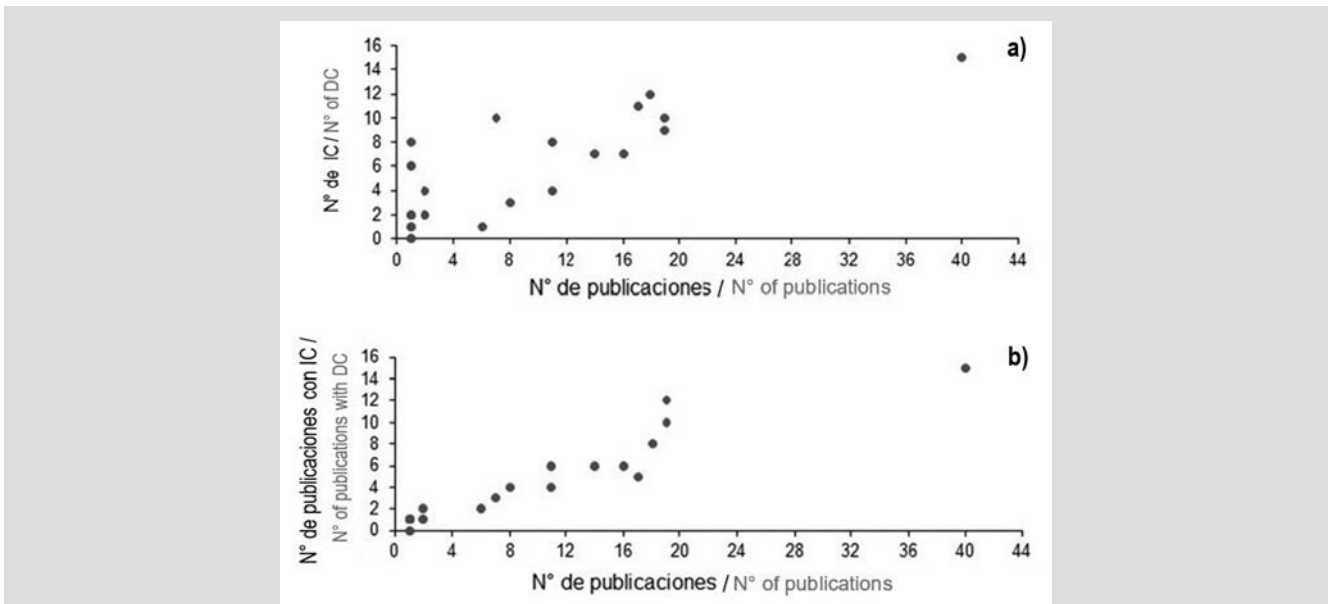


Figure 3. (a) Relationship between the number of publications and the number of DCh with a $1.38E-05$ significance ($p < 0.05$) and a 0.77 correlation coefficient. (b) Relationship between the number of publications and the number of publications with reported DCh with a $3.93E-13$ significance ($p < 0.05$) and a correlation coefficient of 0.95.

El análisis de coaparición de los IC evidenció una conformación de dos grupos (\geq similitud 50 %) representados por a) industria pesquera y contaminación química, b) crecimiento demográfico y urbanización, acumulación de escombros o basura, ganadería y pastoreo e introducción de especies exóticas (Figura 4). La representación gráfica de estas relaciones fue confiable (coeficiente de correlación cofenético = 0,88).

The DCh co-occurrence analysis evidenced two groups (similarity \geq 50 %) represented by a) the fishing industry and chemical pollution; b) demographic growth and urbanization, the accumulation of debris or garbage, livestock and shepherding, and the introduction of exotic species (Figure 4). The graphical representation of these relationships was reliable (cophenetic correlation coefficient = 0.88).

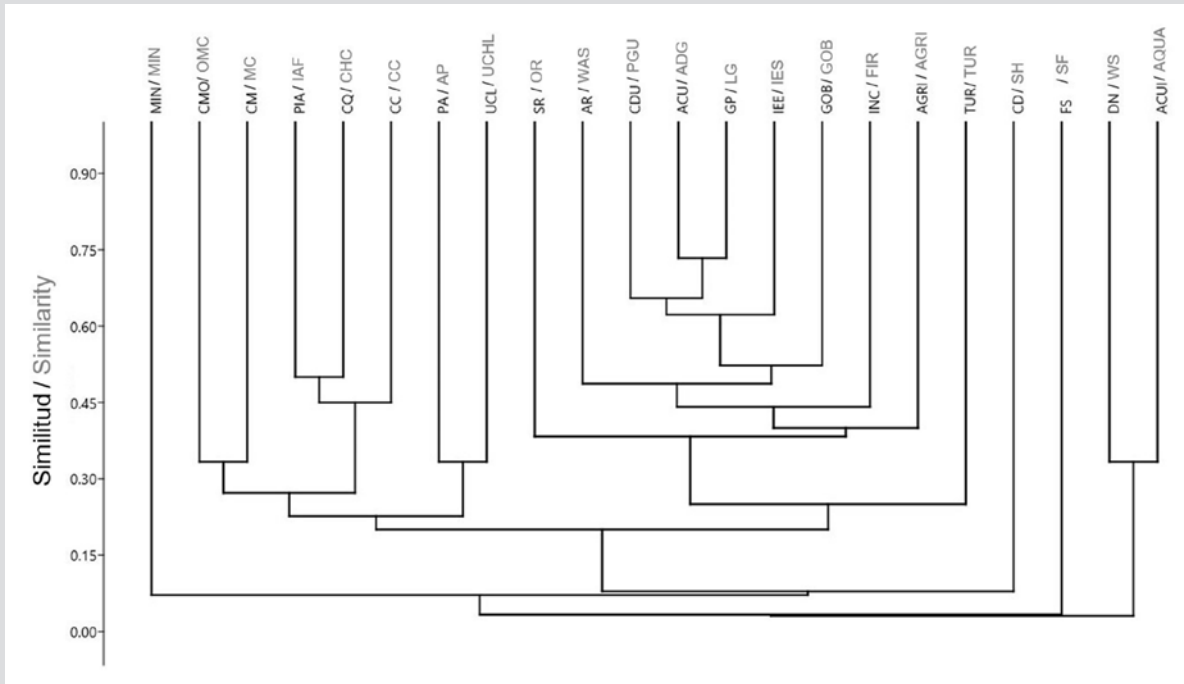


Figura 4. Dendrograma de similitud para los IC de los humedales de la costa peruana. Acuicultura (ACUI), acumulación de escombros y/o basura (ACU), agricultura (AGRI), aguas residuales (AR), caza deportiva (CD), contaminación materia orgánica (CMO), contaminación microbiológica (CM), contaminación química (CQ), crecimiento demográfico y urbanización (CDU), deportes náuticos (DN), ganadería y pastoreo (GP), incendios (INC), pesquería industrial/artesanal (PIA), introducción de especies exóticas (IEE), minería (MIN), parque automotriz (PA), sobreexplotación de recursos (SR), uso de canales para lavandería (UCL), gobernanza (GOB), cambio climático (CC), factores socioculturales (FS) y turismo (TUR). Coeficiente de correlación cofenético 0,88.

Figure 4. Similarity dendrogram for the DCh for the wetlands of the Peruvian coast. Aquaculture (ACUI), accumulation of debris and/or garbage (ACU), agriculture (AGRI), wastewater (AR), sport hunting (CD), pollution with organic material (CMO), microbiological pollution (CM), chemical pollution (CQ), demographic growth and urbanization (CDU), water sports (DN), livestock and shepherding (GP), fire (INC), industrial/artisan fishery (PIA), exotic species introduction (IEE), mining (MIN), automobile fleet (PA), overexploitation of resources (SR), use of channels for laundry (UCL), governance (GOB), climate change (CC), sociocultural factors (FS), and tourism (TUR). The coefficient of cophenetic correlation is 0.88.

Cuatro grupos de humedales fueron identificados con similitud mayor o igual a 50 %. Las agrupaciones estuvieron compuestas por a) el Humedal de Eten y el Humedal de Tres Palos, b) Humedal de Choc Choc y el Humedal de Santa Rosa, c) Humedal de Medio Mundo y el Humedal de Puerto Viejo y d) un grupo conformado por el Humedal de Villa María, Humedal de Pantanos de Villa, Humedal de Paraíso y el Humedal de Ventanilla (Figura 5). La representación gráfica de estas relaciones fue confiable (coeficiente de correlación cofenético = 0,92).

Four groups of wetlands were identified, with similarities equal to or greater than 50 %. The groupings comprised a) Eten and Tres Palos, b) Choc Choc and Santa Rosa, c) Medio Mundo and Puerto Viejo, and d) Villa María, Pantanos de Villa, Paraíso, and Ventanilla (Figure 5). The graphical representation of these relationships was reliable (cophenetic correlation coefficient = 0.92).

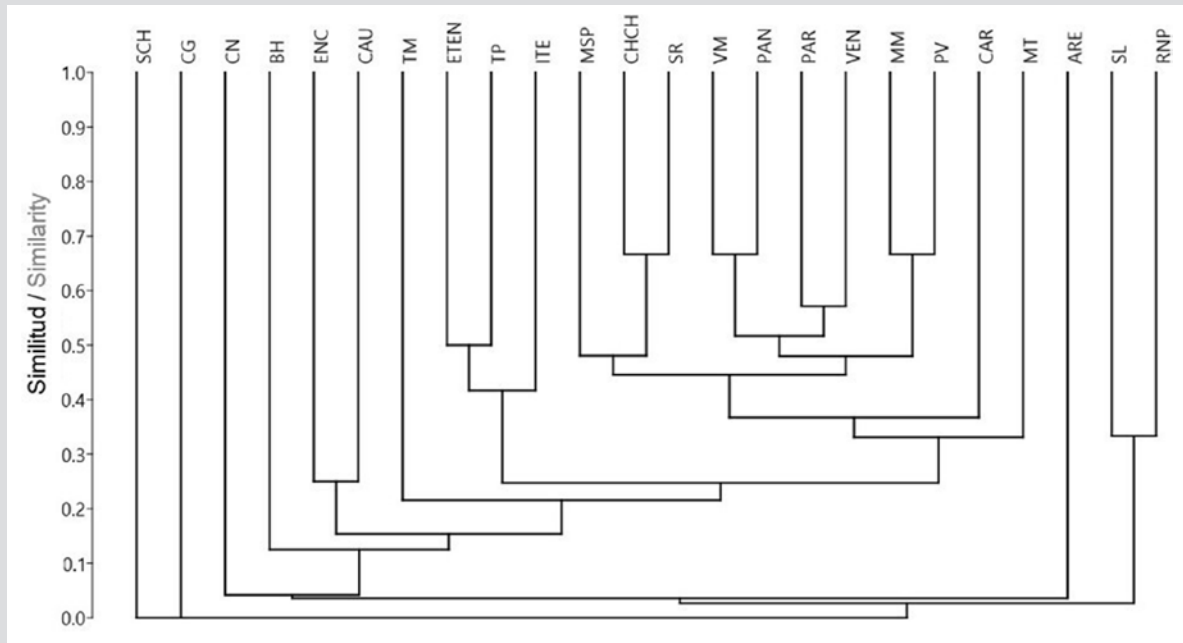


Figura 5. Dendrograma de similitud para los humedales de la costa peruana. Manglar de Tumbes (MT), Manglares de San Pedro (MSP), Eten (ETEN) Salaverry (SL), Choc Choc (CHCH), Campo Nuevo (CN), Cerro Negro (CG), Tres Palos (TP), Balsares de Huanchaco (BH), Villa María (VM), La Encantada (ENC), Medio Mundo (MM), Carquín (CAR), Paraiso (PAR), Santa Rosa (SR), Ventanilla (VEN), Arenilla (ARE), Pantanos de Villa (PAN), Puerto Viejo (PV), Tambo Mora (TM), Caucato (CAU), Las Salinas de Chilca (SCH), Reserva Nacional de Paracas (RNP) y Humedal de Ite (ITE). Coeficiente de correlación cofenético = 0,92.

Figure 5. Similarity dendrogram for the wetlands of the Peruvian coast. Mangroves of Tumbes (MT), San Pedro (MSP), Eten (ETEN) Salaverry (SL), Choc Choc (CHCH), Campo Nuevo (CN), Cerro Negro (CG), Tres Palos (TP), Balsares de Huanchaco (BH), Villa María (VM), La Encantada (ENC), Medio Mundo (MM), Carquín (CAR), Paraiso (PAR), Santa Rosa (SR), Ventanilla (VEN), Arenilla (ARE), Pantanos de Villa (PAN), Puerto Viejo (PV), Tambo Mora (TM), Caucato (CAU), Las Salinas de Chilca (SCH), Paracas National Reserve (RNP), and Wetland of Ite (ITE). Cophenetic correlation coefficient = 0.92.

A partir del MC se identificaron 4 IC que afectan los procesos ecológicos mencionados con una frecuencia mayor al 10 %: (i.e. crecimiento demográfico y urbanización con 23,52 % y turismo sin control, parque automotriz y agricultura, todos con 13,72 %). Se identificaron cuatro IC con mayor cantidad de interacciones con otros IC: crecimiento demográfico y urbanización, acumulación de escombros y/o basura, incendios, contaminación de materia orgánica, microbiológica y química y mala disposición de aguas residuales. Se observó que el crecimiento demográfico y la urbanización son IC que están relacionados con la introducción de especies exóticas y acumulación de escombros o basura. La mala disposición de aguas residuales genera problemas de contaminación de los cuerpos de agua. Por otro lado, una mala gobernanza, acumulación de escombros o basura y el crecimiento demográfico se relacionan con los eventos de incendios, mientras que la actividad turística y la acuicultura están vinculados con la sobreexplotación de los recursos. Respecto a los procesos ecológicos, el desarrollo de la biodiversidad es el más afectado por los IC, mientras que el flujo de energía es el menos perturbado (Figura 6, material suplementario 4).

From the CM, four DCh were identified which affect the aforementioned ecological processes with a frequency higher than 10 % (i.e., demographic growth and urbanization with 23.52 %, uncontrolled tourism with 13.72 %, the automobile fleet with 13.72 %, and agriculture with 13.72 %). Four DCh with more interactions with other DCh were identified: demographic growth and urbanization, the accumulation of debris and/or garbage, fire, pollution with organic, microbiological, and chemical material, and poor wastewater disposal. It was observed that demographic growth and urbanization are the DCh most related to the introduction of exotic species and the accumulation of debris or garbage. Poor wastewater disposal entails issues associated with the pollution of water bodies. On the other hand, poor governance, the accumulation of debris and/or garbage, and demographic growth are related to fire events, while tourism and aquaculture are linked to the overexploitation of resources. Regarding ecological processes, the development of biodiversity is the most affected by DCh, while the energy flow is the least affected (Figure 6; Supplementary Material 4).

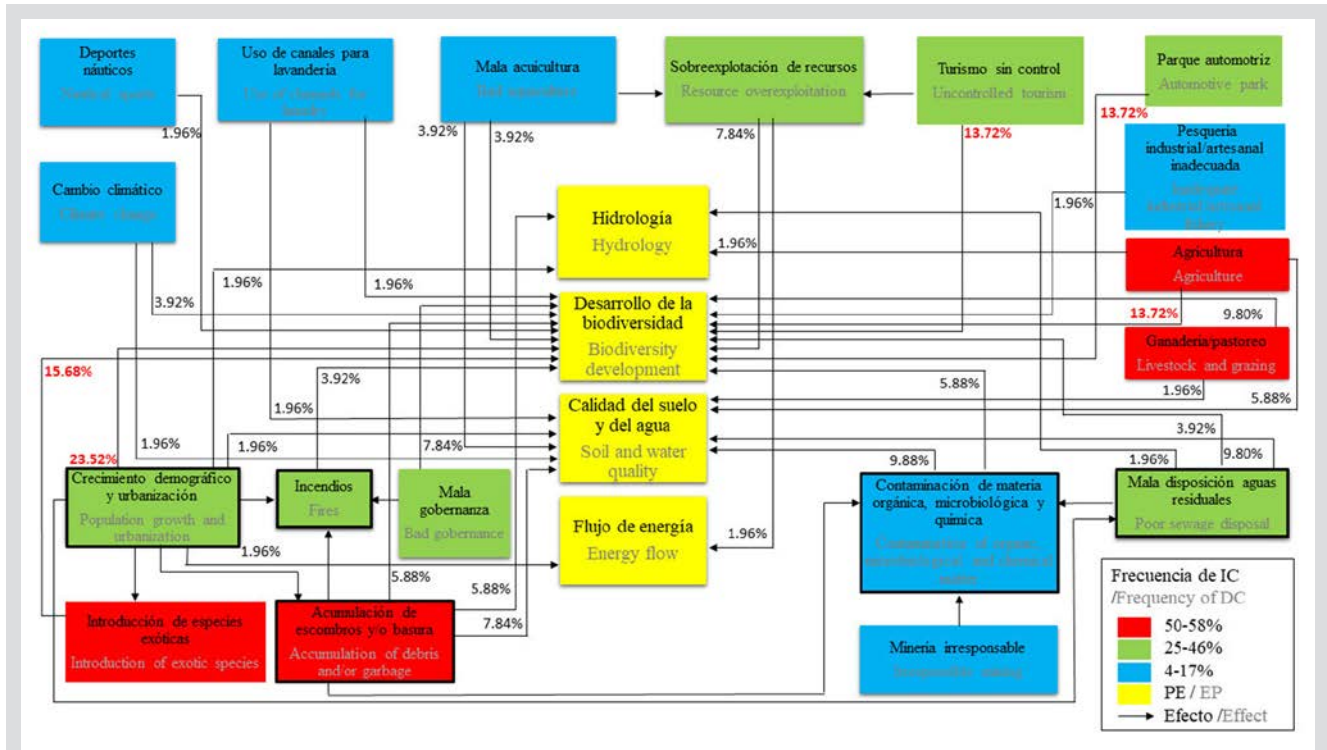


Figura 6. Modelo conceptual para los humedales de la costa peruana. Impulsores de cambio (IC) y procesos ecológicos (PE). Los porcentajes señalan la frecuencia (%) de las relaciones representadas por las flechas y el marco sombreado los IC que influyen sobre otros IC.

Figure 6. Conceptual model for the Peruvian coast wetlands. Drivers of Change (DCh) and ecological processes (PE). Percentages indicate the frequency (%) of the relationships represented by arrows. Shaded frames represent DCh that influence other DCh.

DISCUSIÓN

La variada distribución de los IC en el área de estudio (con localidades con mucha información, pero también con aquellas carentes de información) podría ser un indicativo del esfuerzo imparcial por desarrollar trabajos científicos en los humedales de la costa peruana. Esta variabilidad de producción científica es explicada por tres posibles causas: (i) poco interés por mencionar o registrar el efecto de un IC en los estudios, (ii) poco esfuerzo por estudiar directamente los IC o (iii) aspectos económicos que no permiten el estudio de los IC (Seifollahi-Aghmiuni *et al.*, 2019). Los resultados mostraron otro posible factor: el ser un área protegida permite que haya mayor esfuerzo por reportar los IC. Esto marca una gran diferencia en el interés por los investigadores en incrementar las evidencias de impactos que deterioran los humedales protegidos, como es el caso de MT, MSP, PAR, VEN y PAN que presentan más de 11 artículos científicos con IC registrados en el período 2000-2020. Se vuelve así necesario incrementar los esfuerzos por estudiar los IC en áreas no protegidas, donde podrían estar ocurriendo con más frecuencia. Es importante considerar que la búsqueda sistemática de literatura especializada

DISCUSSION

The varied distribution of DCh in the study area (with locations containing much information or no information) could indicate the unbiased effort to conduct scientific work in Peruvian coastal wetlands. This variability in scientific production could be due to three causes: (i) little interest in mentioning or reporting the effects of DCh in studies; (ii) little effort to directly study DCh, or (iii) economic aspects that do not allow studying DCh (Seifollahi-Aghmiuni *et al.*, 2019). The results showed another possible factor: because these areas are protected, a more significant effort is required to report DCh. This, makes a tremendous difference in researchers' interest in increasing the evidence of the impacts that deteriorate protected wetlands, as is the case of MT, MSP, PAR, VEN, and PAN, which represent more than 11 scientific articles with reported DCh in the 2000-2020 period. Thus, it is necessary to increase the efforts to study DCh in unprotected areas, where they could be occurring more frequently. It is important to consider that a systematic search for specialized literature (as the one conducted in this research) is an auxiliary tool to identify DCh; there are other direct methods or tools to estimate these

(como la utilizada en esta investigación) constituye una herramienta auxiliar para la identificación de IC; existen otros métodos o herramientas directas para contabilizar de estos impactos, tales como las entrevistas (Shalizi *et al.*, 2020), uso de imágenes satelitales (Lahai *et al.*, 2022) y anotaciones observacionales (Obubu *et al.*, 2022). Estas estrategias pueden ser utilizadas en especial para aquellos humedales menos estudiados.

Las agrupaciones de humedales con IC similares muestran las falencias comunes en el manejo que generan la aparición de algunos IC (Figura 5); por ello podemos sugerir que, para estos humedales, las estrategias de gestión podrían ser similares. A pesar de que la ubicación geográfica de los humedales de un mismo grupo es distinta, es posible aplicar políticas de flujos múltiples entre las instituciones municipales y regionales que identifiquen los problemas, elaboren medidas y evalúen el riesgo de las acciones tomadas para una mejor gestión y mitigación de los IC (Floress *et al.*, 2017). Cabe señalar que una mala gobernanza afectaría indirectamente los esfuerzos para la aplicación de estas nuevas normas, que traería consigo la continuidad de los impactos sinérgicos, tal como se sugiere en el modelo conceptual desarrollado en el presente estudio.

El análisis de similitud entre IC permitió identificar dos agrupaciones (Figura 4). La primera se encuentra compuesta por el desarrollo de la pesquería industrial o artesanal como un impulsor que abarca el ambiente marino y, a la vez, influye sobre los ecosistemas costeros. Esta actividad está relacionada con la coaparición de la contaminación química, que podría estar relacionada al mal manejo de hidrocarburos en el sector pesquero (Shi *et al.*, 2022); ello hace fundamental hacer seguimiento de estos impactos a fin de contrarrestar este bloque de IC. La segunda agrupación, está conformada por el crecimiento demográfico y urbanización; esos IC influyen sobre la aparición de otros impactos frecuentes registrados en anteriores trabajos de humedales de la costa central como el arrojado de desechos y la introducción de especies (Aponte *et al.*, 2020). Esto último nos permite insistir en la necesidad de un adecuado planeamiento territorial. Los humedales costeros generalmente se encuentran rodeados por urbanizaciones que, en muchos casos, generan la alteración en la sedimentación y la dinámica de nutrientes (Faulkner, 2004); además de causar efectos negativos sobre el régimen hidrológico y de relacionarse con la deposición de los contaminantes químicos por el mal manejo de las aguas residuales (Rodríguez *et al.*, 2017; Camas-Guardamino

impacts, such as interviews (Shalizi *et al.*, 2020), satellite images (Lahai *et al.*, 2022), and observational notes (Obubu *et al.*, 2022).

Grouping wetlands with similar DCh shows the common lack of handling generated by the occurrence of some DCh (Figure 5). Thus, it can be suggested that management strategies are similar for these wetlands. Despite the different geographical locations of wetlands in the same group, it is possible to implement multiple flow policies between municipal and regional institutions which are able to identify problems, define measures, and evaluate the risk of the actions taken for the sake of better management and DCh mitigation (Floress *et al.*, 2017). It should be noted that poor governance could indirectly affect the efforts to implement these new norms, prolonging the synergic impacts, as suggested by the CM elaborated in this study.

The analysis of the similarity between DCh allowed the identification of two groups (Figure 4). The first one comprises industrial or artisanal fishery as a driver that encompasses the marine environment and, at the same time, influences coastal ecosystems. This activity is related to the co-occurrence of chemical pollution, which could be related to a poor management of hydrocarbons in the fishing sector (Shi *et al.*, 2022). Therefore, monitoring these impacts to counteract this DCh block is essential. The second group is composed of demographic growth and urbanization. These DCh influence other frequent impacts reported in previous works for the central coastal wetlands, such as waste disposal and species introduction (Aponte *et al.*, 2020). The latter stresses the need for proper territorial planning. Coastal wetlands are generally surrounded by urbanization, which, in many cases, alters sedimentation and nutrient dynamics (Faulkner, 2004), which is associated with adverse effects on the hydrological regime and the deposit of chemical pollutants due to poor wastewater handling (Rodríguez *et al.*, 2017; Camas-Guardamino and Mamani-Sinche, 2022). Considering the urban expansion surrounding the Peruvian coast's wetlands is essential to articulating an effective management plan for these environments, as most of the DCh identified are caused by the human population. The Peruvian coast has the particularity of harboring most of the country's population (58 % according to INEI-CENSO-2017 data), which is still growing and thus demanding more area to build housing, commercial areas, and corporate buildings. Wetlands such as Quilcay, Ventanilla, and Pantanos de Villa have these kinds of conflicts in their buffer or direct

y Mamani-Sinche, 2022). Tomar en cuenta la expansión urbana que rodea a los humedales de la costa peruana, es fundamental para articular un plan efectivo de gestión de estos ambientes; debido a que la mayor parte de los IC identificados son causados por la población humana. La costa peruana tiene la característica particular de albergar la mayor cantidad de la población del país (58 %, según los datos del INEI-CENSO-2017), que sigue creciendo y con ello demandando más área para construir viviendas, zonas comerciales y edificios empresariales. Humedales como Quilcay, Ventanilla y Pantanos de Villa tienen conflictos de este tipo en sus zonas de amortiguamiento o zonas de influencia directa. Por ello, hacer un seguimiento temporal de los procesos de expansión urbana es fundamental para entender lo que está pasando con los humedales de esta región.

Respecto a la agricultura y la ganadería, estas actividades propician la reducción de la cobertura terrestre de los humedales costeros para la conversión de espacios a tierras de cultivo y crianza de ganado (Feka y Ajonina, 2011; Moreno-Casasola *et al.*, 2014). En ese sentido, es posible que esta reducción también esté ocurriendo de forma generalizada en los humedales de la costa peruana, debido a que se ha registrado la pérdida de cobertura vegetal por efecto de estos IC (Mendoza-Carbajal, 2020) generando consecuentemente la fragmentación del hábitat (Ruiz-Santillán *et al.*, 2020). Es necesario realizar estudios que evalúen directamente estas variables para confirmar esta hipótesis.

La información ilustrada en el MC es una herramienta que puede ser usada por científicos y gestores para dar explicación a la interacción de los IC y sus efectos sobre el estado de los humedales costeros (Euliss *et al.*, 2004; Davis *et al.*, 2005; Sarkar *et al.*, 2020). El modelo conceptual propuesto no solo permite identificar las relaciones entre IC y aquellos IC que merecen más atención por ser los más frecuentes (introducción de especies, acumulación de escombros, agricultura y ganadería). Se considera que es necesario que los tomadores de decisión pongan en funcionamiento normativas como la del Decreto Supremo DS 006-2021-MINAM (que promueve el trabajo conjunto entre las instituciones peruanas encargadas de la gestión de los humedales) y adicione proyectos eficientes con el objetivo de mitigar los principales IC y reducir los efectos negativos sobre la biota de los humedales estudiados.

influence zones. Therefore, monitoring the urban expansion processes over time is fundamental to understanding what is happening to wetlands in this region.

Agriculture and livestock favor the reduction of coastal wetland cover, turning these areas into farming and livestock lands (Feka and Ajonina, 2011; Moreno-Casasola *et al.*, 2014). In this sense, this reduction may also be happening in a generalized way in the wetlands of the Peruvian coast, as a loss of vegetation cover due to these DCh has been reported (Mendoza-Carbajal, 2020), which entails habitat fragmentation (Ruiz-Santillán *et al.*, 2020). Conducting studies that directly evaluate these variables is necessary to confirm this hypothesis.

The information shown by the CM is a tool that scientists and managers can use to explain the interaction between DCh and their effects on the conditions of coastal wetlands (Euliss *et al.*, 2004; Davis *et al.*, 2005; Sarkar *et al.*, 2020). Our CM allows identifying the relationships between DCh and those that deserve more attention for being the most frequent (the introduction of species, accumulation of debris, agriculture, and livestock). We believe that decision-makers must effect norms such as the Supreme Decree DS 006-2021-MINAM (which favors joint work between the Peruvian institutions in charge of wetland management) and include efficient projects aimed at mitigating the main DCh and reducing their adverse effects on the studied wetlands' biota.



CONCLUSIONES

Se identificaron 22 IC en los humedales de la costa peruana a partir de la literatura existente entre el periodo 2000-2020, encontrándose mayor cantidad de estos impulsores para los sectores norte y centro de costa peruana. El número de trabajos publicados permitió la identificación de los IC, además de la coaparición de impulsores que generan efectos sinérgicos y humedales con IC similares.

Los IC con mayores interacciones fueron crecimiento demográfico y urbanización, acumulación de escombros y/o basura, incendios, contaminación de materia orgánica, microbiológica o química y mala disposición de aguas residuales, mientras que el proceso ecológico que fue afectado en mayor medida por los IC es el desarrollo de la biodiversidad.

La gestión de estos humedales es una tarea conjunta entre los tomadores de decisión y la sociedad. Esta investigación sienta las bases para otros estudios que busquen mejorar el esquema sobre los IC que ocurren en otros humedales del Perú. Es de suma importancia conservar la diversidad biológica de estos ecosistemas que, a pesar de los IC registrados, continúan brindando servicios ecosistémicos valiosos para la subsistencia de los peruanos.

AGRADECIMIENTOS

Este manuscrito es producto de la tesis de pregrado para optar el título de Biólogo Marino en la Universidad Científica del Sur. Los autores agradecen a Gabriel Rivera por brindarnos parte de la base de datos. Asimismo, al Dr. José Arenas por sus valiosos aportes durante la revisión del manuscrito.

CONCLUSIONS

In the Peruvian coastal wetlands, 22 DCh were identified from the existent literature for the 2000-2020 period. Most of these drivers were found in the central and northern zones of the Peruvian coast. The number of published works allowed for the identification of DCh, in addition to the co-occurrence of drivers that generate synergic effects and wetlands with similar DCh,

The DCh with the most interactions were demographic growth and urbanization, the accumulation of debris and/or garbage, fire, pollution with organic, microbiological, and chemical material, and poor wastewater disposal. At the same time, the ecological process most affected by the DCh is the development of biodiversity.

The management of these wetlands is a joint task between decision-makers and society. This research lays the groundwork for other studies that seek to improve the schema of DCh occurring in other wetlands of Peru. It is paramount to preserve the biological diversity of these ecosystems, which, despite the reported DCh, continue to provide us with ecosystems valuable for our survival.

ACKNOWLEDGMENTS

This paper is a result of an undergraduate thesis to obtain the degree of Marine Biologist in Universidad Científica del Sur. The authors would like to thank Gabriel Rivera for providing part of the database and Dr. José Arenas for his valuable contributions in reviewing the manuscript.

BIBLIOGRAFÍA / LITERATURE CITED

- Aponte, H., S. Gonzales y A. Gomez. 2020. Impulsores de cambio en los humedales de América Latina: el caso de los humedales costeros de Lima. *South Sustainability*, 1(2), e023-e023. <https://doi.org/10.21142/SS-0102-2020-023>
- Aponte-Ubillús, H. 2015. Ecosistemas potenciales para el turismo en la Costa de Lima y Callao: Oportunidades y perspectivas. *Novum Otium*. 1(1): 57-64.
- Aponte-Ubillús, H. y D.W. Ramírez-Huaroto. 2011. Humedales de la costa central del Perú: Estructura y amenazas de sus comunidades vegetales. *Ecol. Aplic.* . 10(1): 31-39. <https://doi.org/10.21704/rea.v10i1-2.411>
- Arana, C. y L. Salinas. 2003. Flora vascular de los Humedales de Chimbote, Perú. *Rev. Per. Biol.*, 10(2), 221–224. <https://doi.org/10.15381/rpb.v10i2.2508>
- Asselen, S., P.H. Verburg, J.E. Vermaat and J.H. Janse. 2013. Drivers of wetland conversion: a global meta-Analysis. *PLoS ONE* 8(11): e81292. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0081292>
- Berkowitz, J.F., C.M. VanZomeren, C.D. Piercy and J.R. White. 2018. Evaluation of coastal wetland soil properties in a degrading marsh. *Est. Coast. and Shelf Sci.*, 212: 311-317. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2018.07.021>
- Broszeit, S., N.J. Beaumont, T.L. Hooper, P.J. Somerfield and M.C. Austen. 2019. Developing conceptual models that link multiple ecosystem services to ecological research to aid management and policy, the UK marine example. *Mar. Poll. Bull.*, 141: 236-243. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2019.02.051>
- Cabanillas, R., O. Advíncula y C. Gutiérrez. 2016. Diversidad de Polychaeta (Annelida) en el intermareal de los esteros del Santuario Nacional Los Manglares De Tumbes, Perú. *Rev. Per. Biol.*, 23 (2):117-126. <https://doi.org/10.15381/rpb.v23i2.12383>
- Camas-Guardamino, D.J. and M.S. Mamani-Sinche. 2022. Evaluation of vegetation and soil saturation in the Ventanilla Wetlands Regional Conservation Area using remote sensing in Peru, 2006-2021. *Rev. Cienc. Amb.*, 56(1), 54-74. <https://doi.org/10.15359/rca.56-1.3>
- Chamanara, J. and B. König-Ries. 2014. A conceptual model for data management in the field of ecology. *Ecol. Inf.*, 24, 261-272. <https://doi.org/10.1016/j.ecoinf.2013.12.003>
- Charcape-Ravelo, M. y F. Moutarde. 2005. Diversidad florística y conservación del Santuario Regional De Piura Manglares San Pedro De Vice-Sechura. *Rev. Per. Biol.*. 12 (2): 327-334. <https://doi.org/10.15381/rpb.v12i2.2406>
- Cloern, J.E. and A.D. Jassby. 2012. Drivers of change in estuarine-coastal ecosystems: Discoveries from four decades of study in San Francisco Bay. *Rev. Geophys.*, 50(4). <https://doi.org/10.1029/2012RG000397>
- Davis, S.M., D.L. Childers, J.J. Lorenz, H.R. Wanless and T.E. Hopkins. 2005. A conceptual model of ecological interactions in the mangrove estuaries of the Florida Everglades. *Wetlands*. 25(4): 832. [https://doi.org/10.1672/0277-5212\(2005\)025\[0832:ACMOEI\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1672/0277-5212(2005)025[0832:ACMOEI]2.0.CO;2)
- Dent, B.D., J.S. Torguson and T.W. Hodler. 2009. *Cartography: thematic map design*. McGraw-Hill, New York. 328 p.
- Díaz, A., L. Sáenz-Zúñiga y B. Zutta. 2021. Formación de un humedal en la costa norte del Perú: estabilidad biofísica y diversidad biológica. *Rev. Per. Biol.*, 28(3): e21132. <https://doi.org/10.15381/rpb.v28i3.21132>
- Engelhardt, K.A.M. and M.E. Ritchie. 2001. Effects of macrophyte species richness on wetland ecosystem functioning and services. *Nature*, 411(6838): 687-689. <https://doi.org/10.1038/35079573>
- Euliss, N.H., J.W. LaBaugh, L.H. Fredrickson, D.M. Mushet, M.K. Laubhan, G.A. Swanson, T.C. Winter, D.O. Rosenberry and R.D. Nelson. 2004. The wetland continuum: A conceptual framework for interpreting biological studies. *Wetlands*. 24(2): 448-458. [https://doi.org/10.1672/0277-5212\(2004\)024\[0448:TWCACF\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1672/0277-5212(2004)024[0448:TWCACF]2.0.CO;2)
- Faulkner, S. 2004. Urbanization impacts on the structure and function of forested wetlands. *Urb. Ecosyst.*, 7(2): 89-106. <https://doi.org/10.1023/B:UECO.0000036269.56249.66>
- Feka, N.Z. and G.N. Ajonina. 2011. Drivers causing decline of mangrove in West-Central Africa: A review. *Int. J. Biodiv. Sci. Ecosyst. Serv. Manag.*. 7(3): 217-230. <https://doi.org/10.1080/21513732.2011.634436>
- Finlayson, C.M., M.G. Bellio and J.B. Lowry. 2005. A conceptual basis for the wise use of wetlands in northern Australia – linking information needs, integrated analyses, drivers of change and human well-being. *Mar. Freshw. Res.*. 56(3): 269-277. <https://doi.org/10.1071/MF04077>
- Floress, K., M.B. Kolozsvary and J. Mangun. 2017. Expert perceptions of approaches to protecting isolated wetlands in the northeastern United States. *JAWRA J. Am. Wat. Res. Assoc.*, 53(5), 1048–1061. <https://doi.org/10.1111/1752-1688.12553>
- Gonzales, S. y H. Aponte. 2022. Diversidad taxonómica y patrones de diversidad de la flora en humedales de la costa peruana. *Rev. Acad. Col. Cienc. Exac. Fis. Nat.* Recuperado a partir de <https://raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/1696>



- Gonzales, S., H. Aponte y A. Cano. 2019. Actualización de la flora vascular del humedal Santa Rosa—Chancay (Lima, Perú). *Arnaldoa*, 26(3): 867-882.
- Hammer, Ø.; D.A.T. Harper and P.D. Rayan. 2001. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeont. Electr.*, 4(1): 9.
- Jiang, T., J. Pan, X.M. Pu, B. Wang and J.J. Pan. 2015. Current status of coastal wetlands in China: Degradation, restoration, and future management. *Est. Coast. Shelf Sci.*, 164: 265-275. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2015.07.046>
- Jiménez. R., C. Godfrey, M. Alcalde y C. Germaná. 2010. Humedales en la costa peruana. *Pronaturaleza*, Perú, 89 p.
- Lahai, M.K., V.T. Kabba and L.R. Mansaray. 2022. Drivers of land-use and land-cover change in rural landscapes; a case in eastern Sierra Leone. *Geoc. Internat.*, 1-22. <https://doi.org/10.1080/10106049.2022.2129834>
- McKenna, O.P., S.R. Kucia, D.M. Mushet, M.J. Anteau and M.T. Wiltermuth. 2019. Synergistic interaction of climate and land-use drivers alter the function of North American, prairie-pothole wetlands. *Sustainability*, 11(23): 6581. <https://doi.org/10.3390/su11236581>
- Mendoza-Carbajal, L.H. 2020. Primer reporte de Lemmermanniella uliginosa (Synechococcaceae, Cyanobacteria) en América del sur, y primer reporte del género para Perú. *Rev. Per. Biol.*, 27(3): 401-405. <https://doi.org/10.15381/rpb.v27i3.17301>
- Moreno-Casasola, P., H.L. Rosas and K. Rodríguez-Medina. 2014. From tropical wetlands to pastures on the coast of the Gulf of Mexico. *Pastos*, 42(2): 185-217.
- Obubu, J.P., R. Odong, T. Alamerew, T. Fetahi and S. Mengistou. 2022. Application of DPSIR model to identify the drivers and impacts of land use and land cover changes and climate change on land, water, and livelihoods in the L. Kyoga basin: implications for sustainable management. *Environ. Syst. Res.*, 11(1), 1-21. <https://doi.org/10.1186/s40068-022-00254-8>
- Ochoa-Balbacea, D., S. Gonzales, A. Apeño y H. Aponte. 2022. Hábitats prioritarios en un humedal costero del Pacífico: Propuesta de un índice basado en servicios ecosistémicos. *Rev. Acad. Col. Cienc. Exac., Fis. Nat.*, 46(178). <https://doi.org/10.18257/raccefy.1569>
- Pérez, A., R. Escobedo, R. Castro, R. Jesus, J. Cardich, P.E. Romero, R. Salas-Gismondi, D. Ochoa, H. Aponte, C.J. Sanders and M. Carré. 2022. Carbon and nutrient burial within Peruvian coastal marsh driven by anthropogenic activities. *Mar. Poll. Bull.*, 181, 113948. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2022.113948>
- Ram, S.S., A. Aich, P. Sengupta, A. Chakraborty and M. Sudarshan. 2018. Assessment of trace metal contamination of wetland sediments from eastern and western coastal region of India dominated with mangrove forest. *Chemosphere*, 211: 1113-1122. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2018.07.201>
- Ramírez, D. W. y A. Cano. 2010. Estado de la diversidad de la flora vascular de los Pantanos de Villa (Lima-Perú). *Rev. Per. Biol.*, 17(1): 111-114. <https://doi.org/10.15381/rpb.v17i1.58>
- Ramírez, D.W., H. Aponte, G. Lertora y F. Gil. 2018. Incendios en el humedal Ramsar Los Pantanos de Villa (Lima-Perú): Avances en su conocimiento y perspectivas futuras. *Rev. Invest. Altoand.*, 20(3): 347-360. <https://doi.org/10.18271/ria.2018.398>
- Rivera, G., S. Gonzales and H. Aponte. 2022. Wetlands of the South American Pacific coast: A bibliometric analysis. *Wetl. Ecol. Manag.*, 30: 869-877. <https://doi.org/10.1007/s11273-021-09830-8>
- Rodríguez, R., R. Retamozo-Chavez, H. Aponte y E. Valdivia. 2017. Evaluación microbiológica de un cuerpo de agua del ACR Humedales de Ventanilla (Callao, Perú) y su importancia para la salud pública local. *Ecol. Apl.*, 16(1), 15-21. <https://doi.org/10.21704/rea.v16i1.899>
- Rongoei, P.J.K., J. Kipkemboi, J.B. Okeyo-Owuor and A. Van Dam. 2013. Ecosystem services and drivers of change in Nyando floodplain wetland, Kenya. *Afr. J. Environ. Sci. Technol.*, 7(5): 274-291.
- Ruiz-Santillán, M.P., E.H. Rodríguez y F.M. Coico. 2020. Diagnóstico ecológico del humedal Chochoc. *Rebiol*, 39(2): 3-18. <http://dx.doi.org/10.17268/rebiol.2019.39.02.01>
- Sarkar, P., M. Salami, Y. Githiora, R. Vieira, A. Navarro, D. Clavijo and M. Padgurschi. 2020. A conceptual model to understand the drivers of change in tropical wetlands: A comparative assessment in India and Brazil. *Biota Neotrop.*, 20(suppl. 1): e20190913. <https://doi.org/10.1590/1676-0611-BN-2019-0913>
- Seifollahi-Aghmiani, S., Z. Kalantari, M. Land and G. Destouni. 2019. Change drivers and impacts in Arctic wetland landscapes—Literature review and gap analysis. *Water*, 11(4), 722. <https://doi.org/10.3390/w11040722>
- Shalizi, M.N., S. Khurram, J.W. Groninger, K. Akamani and R.C. Morrissey. 2020. Redbud woodlands conservation estatus in Afghanistan: Implications for sustaining vulnerable ecosystems under multiple drivers of change. *Global Ecol. Cons.*, 22, e00942. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2020.e00942>
- Shi, C., C. Qu, W. Sun, J. Zhou, J. Zhang, Y. Cao and S. Qi. 2022. Multimedia distribution of polycyclic aromatic hydrocarbons in the Wang Lake Wetland, China. *Environ. Poll.*, 306, 119358. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2022.119358>

- Wang, N., J.-M. Li and Z.H. Xu. 2021. Public preference for the ecological restoration of coastal wetlands in Jiaozhou Bay in China based on a choice experiment. *Mar. Pol.*, 128: 104487. <https://doi.org/10.1016/j.marpol.2021.104487>
- Wingard, G.L. and J.J. Lorenz. 2014. Integrated conceptual ecological model and habitat indices for the southwest Florida coastal wetlands. *Ecol. Ind.* 44: 92-107. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2014.01.007>
- Woodward, R.T. and Y.-S. Wui. 2001. The economic value of wetland services: A meta-analysis. *Ecol. Econ.*, 37(2): 257-270. [https://doi.org/10.1016/S0921-8009\(00\)00276-7](https://doi.org/10.1016/S0921-8009(00)00276-7)
- Zorrilla-Miras, P., I. Palomo, E. Gómez-Baggethun, B. Martín-López, P.L. Lomas and C. Montes, C. 2014. Effects of land-use change on wetland ecosystem services: A case study in the Doñana marshes (SW Spain). *Landsc. Urb. Plann.*, 122: 160-174. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2013.09.013>

RECIBIDO / RECEIVED: 23/03/2022




ACEPTADO / ACCEPTED: 24/03/2023



Hongos endófitos aislados de manglares en la Reserva Natural San Pedro, Buenaventura

Fungal endophytes isolated from mangroves in San Pedro Nature Reserve, Buenaventura

J. Alexander Osorio^{1*}, Yajaira Ríos¹ y Riikka Linnakoski²

 0000-0003-1774-616X  0000-0002-4303-6703  0000-0002-3294-8088

1. Programa de Biología, Universidad del Quindío, Carrera 15 # 12N, Armenia-Quindío, Colombia. jaosrior@uniquindio.edu.co, osorio.romero17@gmail.com*, yriosa@ugvirtual.edu.co

2. Natural Resources Institute Finland (Luke), Latokartanonkaari 9, 00790 Helsinki, Finland. riikka.linnakoski@luke.fi

* Autor de correspondencia / Corresponding author

RESUMEN

Los árboles de mangle crecen en zonas estuarinas de las regiones tropicales y subtropicales, donde prestan importantes servicios económicos, ecológicos y culturales. Los estudios han demostrado que estos árboles son importantes reservorios de microorganismos fúngicos, que comprenden una serie de hongos morfológicamente diversos incluyendo patógenos, endófitos o saprobios, desempeñando un papel clave en el ciclo de nutrientes, protección del hospedero frente a condiciones adversas y, en muchas ocasiones, el declive de los hospederos. Con el fin de determinar la diversidad de hongos endófitos asociados a árboles de mangle en la Reserva Natural San Pedro, Buenaventura, Colombia; se colectaron ramas sanas (longitud aprox. 10 cm) de *Laguncularia racemosa*, *Mora oleifera*, *Pelliciera rhizophorae* y *Rhizophora racemosa* para los respectivos aislamientos fúngicos. Se extrajo ADN y se amplificó la región del espaciador transcrito interno (ITS), seguido de análisis filogenéticos tales como Bayesiano (BI), Máxima Verosimilitud (ML) y Máxima Parsimonia (MP). En total se identificaron nueve géneros, *Bipolaris*, *Ciboria*, *Coprinellus*, *Cylindrobasidium*, *Epicoccum*, *Fusarium*, *Lasiodiplodia*, *Neofusicoccum* y *Neurospora* pertenecientes a ocho familias. De estos, *Fusarium*, *Lasiodiplodia* y *Neofusicoccum* son bien conocidos por su alto potencial para amenazar la salud de sus huéspedes cuando sus condiciones son adversas, igualmente los hongos endófitos también cumplen un papel importante en la producción de biocompuestos para la protección de sus hospederos.

PALABRAS CLAVE: Análisis molecular, asociación hongo-huésped, ecosistemas costeros, patógenos fúngicos.

ABSTRACT

Mangrove trees grow in estuarine zones in tropical and subtropical regions, where they provide important economic, ecological and cultural services. Studies have shown that these trees are important reservoirs of fungal microorganisms, which encompasses a range of morphologically diverse fungi that are either pathogens, endophytes or saprobes, playing a key role in nutrient cycling, host protection against adverse conditions and in many occasions host decline. To determine the diversity of endophytic fungi associated with mangrove trees in the San Pedro Natural Reserve, Buenaventura, Colombia, healthy branches (length approx. 10 cm) of *Laguncularia racemosa*, *Mora oleifera*, *Pelliciera rhizophorae* and *Rhizophora racemosa* were collected for the respective fungal isolations. DNA was extracted and the Internal Transcribed Spacer (ITS) region was amplified, followed by phylogenetic analyses such as Bayesian (BI), Maximum Likelihood (ML) and Maximum Parsimony (MP). A total of nine genera, *Bipolaris*, *Ciboria*, *Coprinellus*, *Cylindrobasidium*, *Epicoccum*, *Fusarium*, *Lasiodiplodia*, *Neofusicoccum* and *Neurospora* belonging to eight families were identified. Of these, *Fusarium*, *Lasiodiplodia* and *Neofusicoccum* are well known for their high potential to threaten the health of their hosts when conditions are adverse. Endophytic fungi also play an important role in the production of biocompounds for the protection of their hosts.

KEYWORDS: Coastal ecosystems, fungal pathogens, fungus-host association, molecular analysis.

INTRODUCCIÓN

Los bosques de manglar son ecosistemas altamente productivos de las áreas intermareales de las regiones tropicales y subtropicales (Spalding *et al.*, 2010; Tomlinson, 2016). Colombia tiene la tercera mayor extensión de manglares en Latinoamérica, con un área aproximada de 371 081 ha, de las cuales 282 835 ha están en la costa del Pacífico (Giri *et al.*, 2011).

En el Pacífico colombiano, los ecosistemas de manglar consisten principalmente en ocho especies: *Avicennia germinans* (L.), *Conocarpus erectus* L., *Laguncularia racemosa* (L.) C.F. Gaertn., *Mora oleifera* (Triana ex Hemsl.) Ducke, *Pelliciera rhizophorae* Planch. y Triana, *Rhizophora harrisonii* Leechm., *Rhizophora mangle* L. y *Rhizophora racemosa* G. Mey. (García, 2010; Cornejo *et al.*, 2014; Mejía *et al.*, 2014). Estas especies también brindan servicios importantes a las comunidades locales de la región (Palacios y Cantera, 2017). Sin embargo, a pesar de estos beneficios, se ha reconocido ampliamente que una combinación de actividades humanas y eventos naturales está relacionada con el declive de estos árboles en esta parte del país (Prahl, 1989; Álvarez, 2003; López *et al.*, 2016).

En los últimos años, se ha prestado una atención considerable al potencial productivo de los ecosistemas de manglar debido a la actividad metabólica de las comunidades fúngicas (Hyde y Lee, 1995; Rineau *et al.*, 2013; Thatoi *et al.*, 2013). Este potencial ha despertado gran interés en la investigación de las asociaciones entre árboles de mangle y hongos potencialmente beneficiosos como los endófitos (Petrini, 1991; Wilson, 1995), que colonizan los tejidos internos de las plantas, protegiéndolas de factores adversos (Gilbert *et al.*, 2002; Arnold, 2007) o desempeñándose como patógenos oportunistas cuando los hospederos están bajo diferentes niveles de estrés (Slippers y Wingfield, 2007).

Para Colombia se han registrado números de hongos endófitos en plantas nativas o no nativas y sintomáticas o asintomáticas (e.g., Salazar y Garcia, 2005; Ordóñez *et al.*, 2012; Gamboa y Otero, 2016). Sin embargo, los estudios sobre estos grupos fúngicos asociados con especies de manglar en el país aún son muy escasos (Bolívar-Anillo *et al.*, 2015). El objetivo de este estudio fue evaluar la presencia de endófitos fúngicos asociados con especies de manglar en la Reserva Natural San Pedro (Buenaventura, Colombia), así como determinar su posible rol en el desarrollo de enfermedades con base en la literatura relevante.

INTRODUCTION

Mangrove forests are highly productive ecosystems of intertidal areas in tropical and subtropical regions (Spalding *et al.*, 2010; Tomlinson, 2016). Colombia is the third-largest mangrove country in the Latin America, with an approximate area of 371,081 ha. of which 282,835 ha. are on the Pacific coast (Giri *et al.*, 2011).

In the Colombian Pacific, mangrove ecosystems consist mainly of eight species including *Avicennia germinans* (L.), *Conocarpus erectus* L., *Laguncularia racemosa* (L.) C.F. Gaertn., *Mora oleifera* (Triana ex Hemsl.) Ducke, *Pelliciera rhizophorae* Planch. and Triana, *Rhizophora harrisonii* Leechm., *Rhizophora mangle* L., and *Rhizophora racemosa* G. Mey. (García, 2010; Cornejo *et al.*, 2014; Mejía *et al.*, 2014). In addition, these species also provide important services to the local communities of the region (Palacios and Cantera, 2017). However, despite these benefits, combinations of human activities and natural events have been widely recognized to be associated with the decline of these trees in this part of the country (Prahl, 1989; Álvarez, 2003; López *et al.*, 2016).

In recent years, the productive potential of mangrove ecosystems has been largely considered due to the metabolic activity of fungal communities (Hyde and Lee, 1995; Rineau *et al.*, 2013; Thatoi *et al.*, 2013). This potential has aroused great interest in investigating associations between mangrove trees and potentially beneficial fungi such as endophytes (Petrini, 1991; Wilson, 1995), which colonize the internal tissues of plants by protecting them from adverse factors (Gilbert *et al.*, 2002; Arnold, 2007), or turning as opportunistic pathogens when plants are under different levels of stress (Slippers and Wingfield, 2007).

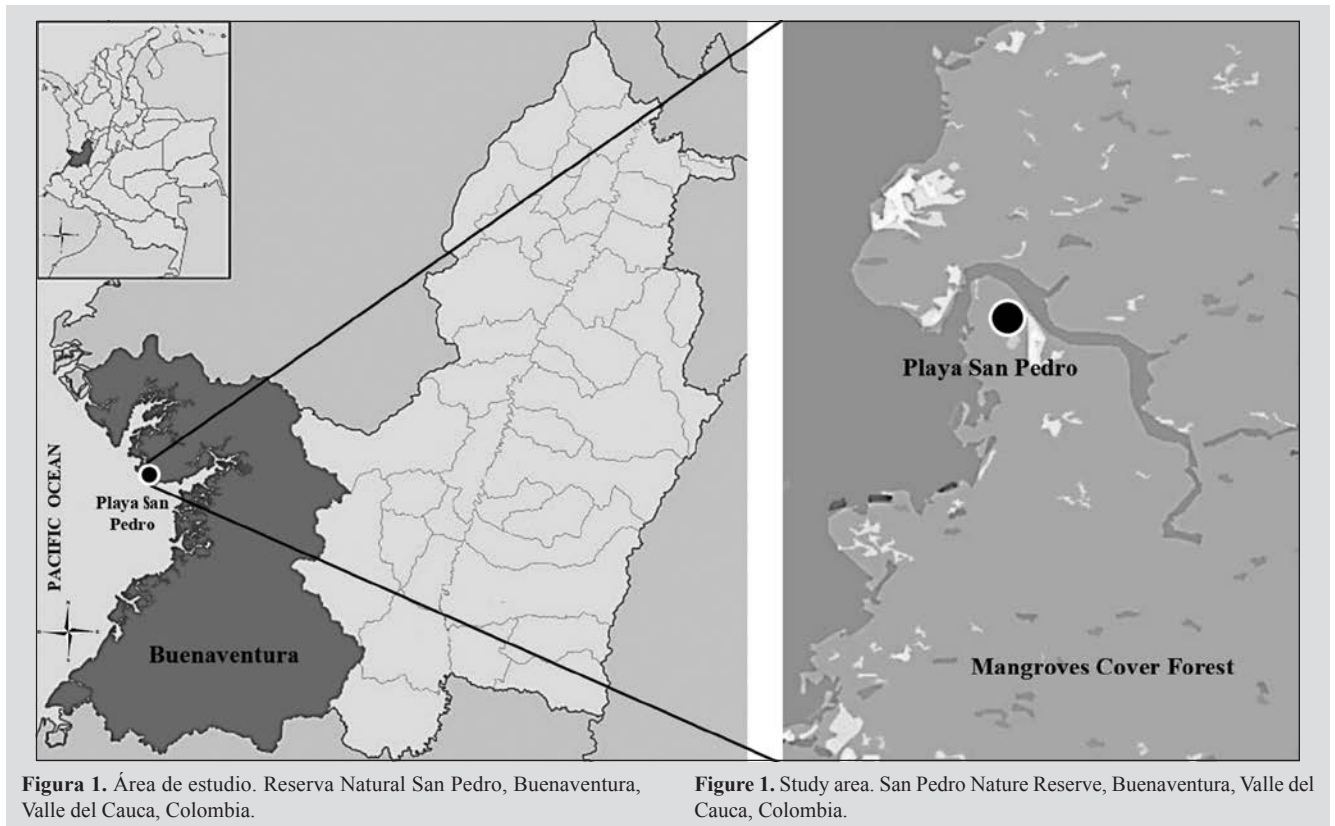
Numerous species of endophytic fungi have been reported in Colombia, either from native or non-native symptomatic or asymptomatic plants (e.g., Salazar and Garcia, 2005; Ordóñez *et al.*, 2012; Gamboa and Otero, 2016). However, studies on these fungal groups associated with mangrove species in the country remain very limited (Bolívar-Anillo *et al.*, 2015). The objective of this study was to evaluate the presence of fungal endophytes associated with mangrove species in the San Pedro Nature Reserve, Buenaventura, Colombia, and to determine their possible role in disease development based on relevant literature.

ÁREA DE ESTUDIO

La Reserva Natural San Pedro (03° 50' 06" N y 77° 15' 28" W) está ubicada en el istmo de Pichidó, en el área media de la costa pacífica colombiana, municipio de Buenaventura (Valle del Cauca). La reserva tiene una extensión de 100 ha, de las cuales el 40 % corresponde a ecosistemas de manglar y 60 % a bosques lluviosos. Tiene una temperatura anual promedio de 26 °C, una humedad relativa de 80-98 % y una precipitación anual promedio de 7 000 mm. Hay cuatro especies de manglar en esta reserva natural: *Laguncularia racemosa*, *Mora oleifera*, *Pelliciera rhizophorae* y *Rhizophora racemosa* (Fig. 1).

STUDY AREA

The San Pedro Nature Reserve (03° 50' 06" N y 77° 15' 28" W), is located at the isthmus of Pichidó, in the middle area of the Colombian Pacific coast, in the municipality of Buenaventura (Valle del Cauca). The reserve has an area of 100 ha, of which 40 % is mangrove ecosystem and 60 % rainforest. It has an average annual temperature of 26 °C, the relative humidity is 80 % to 98 %, and an average annual rainfall of 7,000 mm. Four mangrove species are present at this nature reserve, including *Laguncularia racemosa*, *Mora oleifera*, *Pelliciera rhizophorae*, and *Rhizophora racemosa* (Fig. 1).



MATERIALES Y MÉTODOS

Muestreo de campo

Se realizó un reconocimiento del área de estudio, seguido de un muestreo aleatorio de segmentos de ramas asintomáticas del área media del dosel. Se recolectó un total de 20 ramas de aproximadamente 10 cm de longitud (ca.). Se colocaron cinco de cada especie de manglar (*Laguncularia racemosa*, *Mora oleifera*, *Pelliciera rhizophorae* y

MATERIALS AND METHODS

Field sampling

Prior recognition of the study area was performed, followed by a random sampling of asymptomatic branch segments from the middle part of canopy. In total 20 branches of approximately 10 cm long (ca.) were collected, five from each mangrove species including *Laguncularia racemosa*, *Mora oleifera*, *Pelliciera rhizophorae* and *Rhizophora*

Rhizophora racemosa) en bolsas de papel y se almacenaron en un refrigerador portátil. Acto seguido, las muestras fueron transferidas y preservadas en el laboratorio del Programa de Biología de la Universidad del Quindío para aislamiento fúngico. Debe tenerse en cuenta que, en este estudio, el tamaño de la muestra (el número de ramas recolectadas) dependió de los permisos de muestreo otorgados por la Autoridad Nacional de Licencias Ambientales (ANLA).

Aislamiento fúngico

El aislamiento de endófitos se realizó siguiendo el protocolo descrito por Slippers y Wingfield (2007), con ciertas modificaciones hechas por Osorio *et al.* (2017). Las ramas recolectadas se lavaron con agua de la llave para remover el exceso de desechos y, para cada rama, se cortaron cinco porciones de 0.5 cm aproximadamente. Estos fragmentos se sumergieron en etanol al 90 % por 1 min, luego en hipoclorito de sodio (NaOCl) al 4 % (1 min) y después en etanol al 70 % (1 min), finalizando con un enjuague en agua destilada (1 min).

Después de esterilizar la superficie y colocar las piezas en papel estéril para secarlas, cada fragmento se transfirió a agar de extracto de malta al 2 % (MEA; 20 g de extracto de malta, 20 g de agar Biolab en 1 L de agua destilada), el cual contenía 50 mg de estreptomycin para prevenir la colonización bacteriana. Las muestras se incubaron a temperatura ambiente, en luz y oscuridad naturales. Las colonias resultantes se purificaron utilizando el método de ‘punta hifal única’, tal y como se describe en el procedimiento realizado por Osorio *et al.* (2017). Acto seguido, las colonias se separaron en morfogrupos para la posterior extracción de su ADN, la cual se llevó a cabo siguiendo la metodología de Raeder y Broda (1985).

Amplificación y secuenciación por PCR directa

Se realizó PCR directamente de cultivos puros representativos sin purificación previa de ADN, utilizando el kit Phire Plant Direct PCR (Thermo Scientific, EE. UU.) y siguiendo las instrucciones del fabricante. Se utilizaron los cebadores ITS1-F e ITS4 (White *et al.*, 1990) para amplificar la región ITS. Las reacciones PCR de 25 µl contenían 0.5 µl de molde de ADN, 0.5 µM de los cebadores ITS1-F e ITS4, 15 µl 2 × del *buffer* PCR Phire Plant (que incluye dNTPs y MgCl₂) (Thermo Scientific) y 0.5 µl de polimerasa II de ADN Phire Hot Start (Thermo Scientific). La desnaturalización inicial se llevó a cabo a 98 °C por 5 min, seguida de 35 ciclos de (1) desnaturalización a 98 °C por 5 s, (2) recocido a 55 °C por 5 s y (3) extensión a 72 °C por 20 s. La extensión final ocurrió a 72 °C por 1 min. Los productos PCR amplificados se colocaron

racemosa were placed in paper bags and stored in a portable refrigerator. They were subsequently transferred and preserved in the laboratory of the Biology Program of the Universidad del Quindío for further fungal isolation. It needs to be considered that the sampling size (number of branches collected) performed in this study depended on the sampling permits obtain from the National Environmental Licensing Authority.

Fungal isolations

The isolation of endophytes was carried out following the protocol described by Slippers and Wingfield (2007), with certain modifications made by Osorio *et al.*, (2017). The collected branches were washed with tap water to remove excess debris and for each branch, five portions of 0.5 cm approximately were cut. These fragments were submerged in 90 % ethanol for one minute, followed by sodium hypochlorite (NaOCl) at 4 % (1 min), then in 70 % ethanol (1 min), and ending with a rinse in distilled water (1 min).

After surface sterilization and the pieces were placed on sterile paper for drying, each fragment was transferred to 2 % malt extract agar (MEA; 20 g malt extract, 20 g Biolab Agar in 1 L of distilled water), containing 50 mg of streptomycin to prevent bacterial colonization. The samples were incubated at room temperature, in natural light and darkness. The resulting colonies were purified using the “single hyphal tip” method, as described in the procedure carried out by Osorio *et al.*, (2017), subsequently, the resulting colonies were separated into morph-groups for the following DNA extraction, which was performed by following the methodology of Raeder and Broda (1985).

Direct PCR amplification and sequencing

PCR was performed directly from representative pure cultures without prior DNA purification using Phire Plant Direct PCR kit (Thermo Scientific, USA) following the manufacturer’s instructions. ITS1-F and ITS4 primers (White *et al.*, 1990) were used for the amplification of the ITS region. 25 µl PCR reactions contained 0.5 µl DNA template, 0.5 µM ITS1-F and ITS4 primers, 15 µl 2 × Phire Plant PCR buffer (includes dNTPs and MgCl₂) (Thermo Scientific) and 0.5 µl Phire Hot Start II DNA Polymerase (Thermo Scientific). Initial denaturation was performed at 98 °C for 5 min followed by 35 cycles of (1) denaturation at 98 °C for 5 s, (2) annealing at 55 °C for 5 s, and (3) extension at 72 °C for 20 s. The final extension occurred at 72 °C for 1 min. The amplified PCR products were run on 1 % agarose gels, and

en geles de agarosa, y aquellos que fueron amplificados con éxito se purificaron mediante el protocolo EXO-SAP, *i.e.*, el producto PCR (20 μ l) se mezcló con 8 μ l de Exo-SAP [5 μ l de exonucleasa I (20 U/ μ l) (Fermentas, Vilnius, Lituania) y 100 μ l de fosfatasa alcalina de camarón (1 U/ μ L) (Roche Diagnostics, Indianapolis, EE. UU.) en una mezcla de reacción de 1000 μ l]. Las muestras fueron incubadas a (1) 37 °C por 15 min y (2) a 80 °C por 15 min. Los productos PCR fueron secuenciados en Macrogen Europe. Las secuencias resultantes se analizaron manualmente, y se obtuvieron secuencias de consenso utilizando el *software* Sequencher v.5.

Análisis filogenético

Las secuencias obtenidas se compararon con los datos de especie en GenBank (<https://blast.ncbi.nlm.nih.gov/Blast.cgi>) realizando búsquedas BLAST mediante el algoritmo BLASTn (Altschul *et al.*, 1990). Se obtuvieron secuencias de ADN de especies estrechamente relacionadas desde GenBank y se combinaron en conjuntos de datos con las secuencias ITS de los aislados obtenidos en este estudio (Table 1). La selección del grupo externo de cada conjunto de datos se llevó a cabo con base en los resultados de estudios anteriores, incluyendo los de Sun y Guo (2012) y Osorio *et al.* (2017). Los conjuntos de datos se alinearon utilizando el programa MAFFT (<https://mafft.cbrc.jp/alignment/server/>), seleccionando el método de refinamiento iterativo *G-INS-i* (Kuraku *et al.*, 2013; Katoh *et al.*, 2019), y se editaron manualmente en MEGA v. 10.1.7 (Kumar *et al.*, 2018). Se realizaron reconstrucciones filogenéticas por máxima parsimonia (MP), máxima verosimilitud (ML) e inferencia bayesiana (BI) para cada conjunto de datos obtenido.

Tabla 1. Números e información de acceso en GenBank para los aislados obtenidos de árboles de mangle en la Reserva Natural San Pedro de Buenaventura (Colombia).

Especie / Specie	# del aislado / # Isolated	Anfitrión / Host	Código de acceso Genbank para la región del gen ITS / Genbank Access code for the ITS gene region
<i>Bipolaris</i> sp.	COLPR-12	<i>Pelliciera rhizophorae</i>	MW029957
<i>Bipolaris</i> sp.	COLPR-15	<i>Pelliciera rhizophorae</i>	MW029956
<i>Ciboria aestivalis</i>	COLLR-3	<i>Laguncularia racemosa</i>	MW029950
<i>Coprinellus radians</i>	COLRR-11	<i>Rhizophora racemosa</i>	MW029960
<i>Cylindrobasidium torrendii</i>	COLLR-1	<i>Laguncularia racemosa</i>	MW029959
<i>Cylindrobasidium torrendii</i>	COLPR-13	<i>Pelliciera rhizophorae</i>	MW029958
<i>Epicoccum nigrum</i>	COLRR-10	<i>Rhizophora racemosa</i>	MW029955

successfully amplified products were purified with EXO-SAP protocol: the PCR product (20 μ l) was mixed with 8 μ l of Exo-SAP [5 μ l of Exonuclease I (20 U/ μ l) (Fermentas, Vilnius, Lithuania) and 100 μ l of Shrimp Alkaline Phosphatase (1 U/ μ L) (Roche Diagnostics, Indianapolis, USA) in a 1000 μ l reaction mixture]. The samples were incubated at (1) 37 °C for 15 minutes and (2) at 80 °C for 15 minutes. The PCR products were sequenced at Macrogen Europe. The resulting sequences were manually analyzed, and consensus sequences obtained by using Sequencher v.5 software.

Phylogenetic analysis

The obtained sequences were compared to the species data in GenBank (<https://blast.ncbi.nlm.nih.gov/Blast.cgi>) by performing BLAST searches on GenBank using the BLASTn algorithm (Altschul *et al.*, 1990). DNA sequences of closely related species were obtained from GenBank and combined into datasets with the ITS sequences of the isolates obtained in this study (Table 1). The selection of the outgroup for each dataset was made according to the results of previous studies, including those of Sun and Guo (2012) and Osorio *et al.* (2017). The data sets were aligned using the MAFFT program (<https://mafft.cbrc.jp/alignment/server/>), selecting the iterative refinement method *G-INS-i* (Kuraku *et al.*, 2013; Katoh *et al.*, 2019) and were manually edited with MEGA v. 10.1.7 (Kumar *et al.*, 2018). Phylogenetic reconstructions were performed by maximum parsimony (MP), maximum likelihood (ML), and bayesian inference (BI) for each dataset obtained.

Table 1. Isolate numbers and access information to GenBank of isolates obtained from mangrove trees in the San Pedro Buenaventura Nature Reserve (Colombia).

Especie / Specie	# del aislado / # Isolated	Anfitrión / Host	Código de acceso Genbank para la región del gen ITS / Genbank Access code for the ITS gene region
<i>Fusarium oxysporum</i>	COLLR-2	<i>Laguncularia racemosa</i>	MW029951
<i>Fusarium oxysporum</i>	COLPR-14	<i>Pelliciera rhizophorae</i>	MW029952
<i>Fusarium oxysporum</i>	COLMO-16	<i>Mora oleifera</i>	MW029953
<i>Lasiodiplodia theobromae</i>	COLLR-17	<i>Laguncularia racemosa</i>	MW029949
<i>Lasiodiplodia venezuelensis</i>	COLRR-9	<i>Rhizophora racemosa</i>	MW029948
<i>Neofusicoccum</i> sp.	COLRR-6	<i>Rhizophora racemosa</i>	MW029946
<i>Neofusicoccum</i> sp.	COLRR-7	<i>Rhizophora racemosa</i>	MW029947
<i>Neofusicoccum batangarum</i>	COLLR-5	<i>Laguncularia racemosa</i>	MW029944
<i>Neofusicoccum batangarum</i>	COLRR-8	<i>Rhizophora racemosa</i>	MW029945
<i>Neurospora crassa</i>	COLLR-4	<i>Laguncularia racemosa</i>	MW029954

Los análisis de MP se llevaron a cabo en PAUP v. 4.0b10 (Swofford, 2003), utilizando una búsqueda heurística y el algoritmo de reorganización de bisección-reconexión de árboles. Las brechas se trataron como datos faltantes, y todos los caracteres fueron tratados de manera no ordenada y con el mismo peso. Se obtuvo soporte estadístico para los nuevos mediante 1000 repeticiones bootstrap. Para los análisis de ML y BI, se obtuvieron modelos de reemplazo con antelación utilizando el *software* jModelTest v. 2.1.10 (Darriba *et al.*, 2012) y los criterios de información Akaike (AIC) (Akaike, 1974). Los análisis de ML se llevaron a cabo en el programa PhyML v. 3.1 (Guindon y Gascuel, 2003), teniendo en cuenta los modelos obtenidos a través de jModelTest. Los valores de soporte para los nuevos estimaron utilizando 1000 repeticiones bootstrap de ML. Posteriormente, se determinaron las probabilidades de BI con base en el algoritmo de cadena de Markov Monte Carlo (MCMC) en MrBayes v. 3.2.7a (Ronquist *et al.*, 2012). Se realizaron dos ejecuciones independientes de manera simultánea para cinco millones de generaciones. Los valores de quemado se determinaron mediante el *software* Tracer v. 1.7.1 (Rambaut *et al.*, 2018). Los primeros 0.25 árboles muestreados que representaran la fase de quemado fueron descartados, y los restantes se utilizaron para construir el árbol de consenso. Por último, los árboles filogenéticos obtenidos de los análisis de BI, ML y MP fueron editados en FigTree v. 1.4.4 (<http://tree.bio.ed.ac.uk/software/figtree/>) y/o MEGA v. 10.1.7 (Kumar *et al.*, 2018).

Analyses of the MP were performed in PAUP v. 4.0b10 (Swofford, 2003) using a heuristic search and tree-bisection-reconnection (TBR) reorganization algorithm. Gaps were treated as missing data and all characters were treated as unordered type with the same weight. Statistical support for the nodes was obtained by performing 1000 bootstrap replicates. For ML and BI analyses, replacement models were previously obtained using the jModelTest software v. 2.1.10 (Darriba *et al.*, 2012) using the Akaike (AIC) information criteria (Akaike, 1974). ML analyses were performed with the PhyML v. 3.1 program (Guindon and Gascuel, 2003), considering the models obtained with jModelTest. The support values for the nodes were estimated using 1000 ML bootstrap replicates. Subsequent probabilities for BI were determined based on the Markov Chain Monte Carlo (MCMC) algorithm that was performed on MrBayes v. 3.2.7a (Ronquist *et al.*, 2012). Two independent runs were conducted simultaneously for 5 million generations. The burn-in values were determined through Tracer software v. 1.7.1 (Rambaut *et al.*, 2018), the first 0.25 sampled trees that represented the burn-in phase were discarded and the remaining trees were used to build the consensus tree. Finally, the phylogenetic trees obtained from the BI, ML and MP analyses were edited in FigTree v. 1.4.4 (<http://tree.bio.ed.ac.uk/software/figtree/>) and/or MEGA v. 10.1.7 (Kumar *et al.*, 2018).

RESULTADOS

Se muestrearon 20 ramas en total, pertenecientes a cuatro especies de manglar. De estas, se aislaron 17 hongos endófitos, que representan nueve géneros pertenecientes a ocho familias, incluyendo a Botryosphaeriaceae, Didymellaceae, Nectriaceae, Physalacriaceae, Pleosporaceae, Psathyrellaceae, Sclerotiniaceae y Sordariaceae; dos en Basidiomycota y seis en Ascomycota. De estos aislados, se obtuvieron seis de *L. racemosa*, seis de *R. racemosa*, cuatro de *P. rhizophorae* y uno de *M. oleifera*.

Amplificación y secuenciación por PCR

Los fragmentos obtenidos de las secuencias ITS tenían un tamaño aproximado de entre 465 y 606 bp. Las secuencias incluidas en este estudio se depositaron en la base de datos GenBank de secuencias de ADN (Tabla 1).

Análisis filogenético

Los análisis de BI, ML y MP para la región genética ITS mostraron topologías congruentes soportadas por valores de soporte bootstrap y probabilidades subsiguientes, identificando ocho familias de hongos (Fig. 2). La filogenia generada para Botryosphaeriaceae incluyó 15 especies

RESULTS

A total of 20 branches were sampled, belonging to four mangrove species. Of these, 17 endophytic fungi were isolated, representing nine genera belonging to eight families including Botryosphaeriaceae, Didymellaceae, Nectriaceae, Physalacriaceae, Pleosporaceae, Psathyrellaceae, Sclerotiniaceae and Sordariaceae; two in the Basidiomycota and six in the Ascomycota. Of these isolates, six were obtained from *L. racemosa*, six from *R. racemosa*, four from *P. rhizophorae* and one from *M. oleifera*.

PCR amplification and sequencing

Fragments obtained from the ITS sequences, comprised approximately 465 to 606 bp in size. The sequences included in this study were deposited in the GenBank DNA sequence database (Table 1).

Phylogenetic analysis

Analyses of BI, ML and MP, for the ITS gene region showed congruent topologies supported by bootstrap values and subsequent probabilities, thus identifying eight fungal families (Fig. 2). The phylogeny generated for Botryosphaeriaceae included fifteen species previously

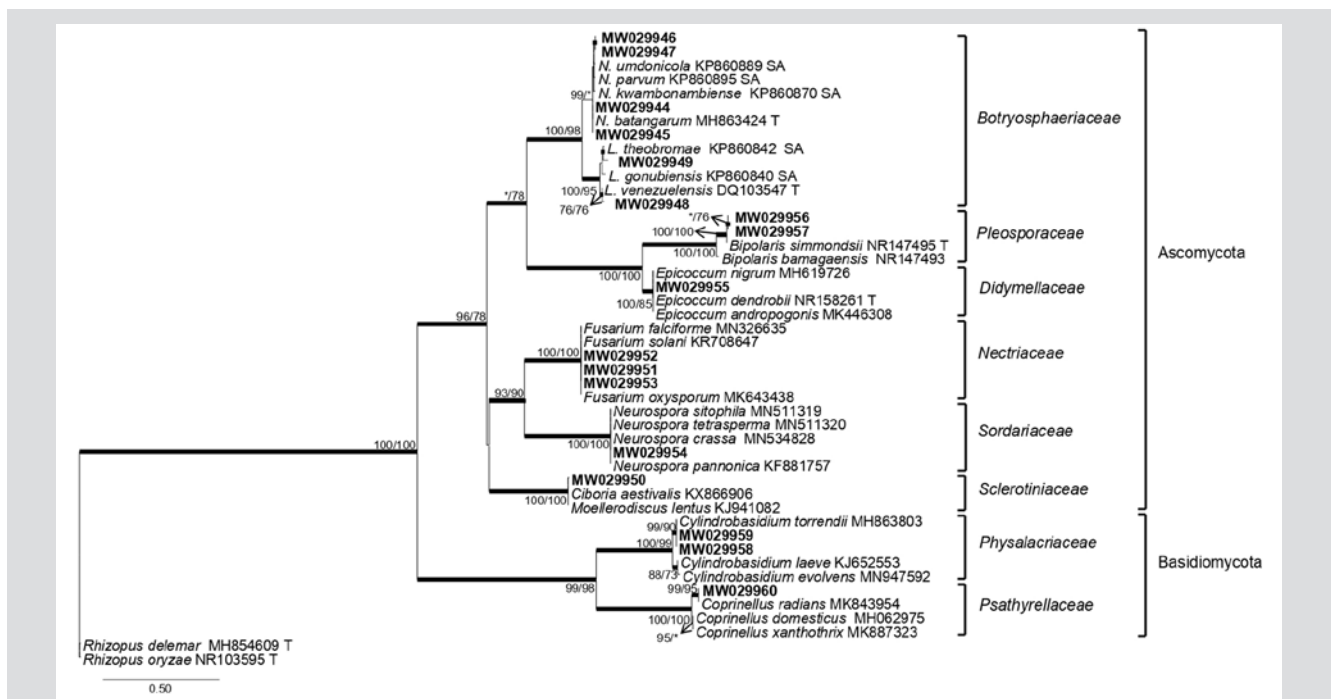


Figura 2. Familias de hongos endófitos aislados de cuatro especies de manglar. Filograma obtenido de los análisis de BI, ML y MP del conjunto de datos ITS. Las secuencias obtenidas en este estudio se muestran en negrita. Las probabilidades subsiguientes $\geq 95\%$ de BI se representan con ramas gruesas. Los valores de soporte bootstrap $> 70\%$ se indican cerca a los nodos como MP/ML. * • Valores de soporte bootstrap $< 70\%$.

Figure 2. Families of isolated endophyte fungi of four mangrove species. A phylogram obtained from the BI, ML and MP analyses of the ITS dataset. The sequences obtained in this study are in bold. The subsequent probabilities $\geq 95\%$ of BI are represented by thick branches. Bootstrap support values $> 70\%$ are indicated near nodes as MP/ML. * • Bootstrap support values $< 70\%$.

previamente descritas con base en la región ITS (Fig. 3a). En Didymellaceae, se realizó una comparación filogenética de 18 especies, de las cuales solo se obtuvo un aislado (MW029955) de los manglares (Fig. 3b). Para Nectriaceae, se tomaron 14 especies previamente descritas como referencia, y tres aislados obtenidos de árboles de mangle (MW029951, MW029952, MW029953) fueron agrupados en el mismo clado con *Fusarium falciforme* (Carrión) Summerb. y Schroers 2002, *F. oxysporum* y *F. solani* (Fig. 4a).

La filogenia de Physalacriaceae incluyó nueve especies previamente descritas. Dos aislados obtenidos de manglares (MW029959, MW029958) presentaron una estrecha relación con *Cylindrobasidium torrendii* (Fig. 4b). Para Pleosporaceae, el análisis filogenético incluyó 16 especies previamente descritas. Dos aislados obtenidos de manglares (MW029957, MW029956) formaron un clado independiente dentro de la familia (Fig. 4c). En Psathyrellaceae, los análisis filogenéticos incluyeron 13 especies, de las cuales se agrupó un único aislado de manglar (MW029960) con *Coprinellus radians* (Fig. 5a). En Sclerotiniaceae, el aislado MW029950 se agrupó estrechamente con dos especies en el mismo clado: *Ciboria aestivalis* y *Moellerodiscus lentus* (Fig. 5b). Para Sordariaceae, un aislado de manglar (MW029954) se agrupó con *Neurospora crassa*, *N. pannonica*, *N. sitophila* y *N. tetrasperma* (Fig. 5c).

described based on the ITS region (Fig. 3a). In Didymellaceae 18 species were phylogenetically compared, of which only one isolate (MW029955), was obtained from mangroves (Fig. 3b). For Nectriaceae, fourteen species described earlier were used as references; three isolates obtained from mangrove trees (MW029951, MW029952, MW029953) grouped in the same clade with *Fusarium falciforme* (Carrión) Summerb. and Schroers 2002, *F. oxysporum* and *F. solani* (Fig. 4a).

Phylogeny of Physalacriaceae included nine previously described species; two isolates obtained from mangroves (MW029959, MW029958) were closely related to *Cylindrobasidium torrendii* (Fig. 4b). In Pleosporaceae, 16 species described earlier were included in the phylogenetic analysis; two isolates obtained from mangroves (MW029957, MW029956) formed a separate clade within the family (Fig. 4c). In Psathyrellaceae, 13 species were included in the phylogenetic analyses, of these, a single isolate obtained from mangroves (MW029960) grouped with *Coprinellus radians* (Fig. 5a). In Sclerotiniaceae, the isolate (MW029950) was closely grouping with two species in the same clade, *Ciboria aestivalis* and *Moellerodiscus lentus* (Fig. 5b). In Sordariaceae, a mangrove isolate (MW029954) was grouping with *Neurospora crassa*, *N. pannonica*, *N. sitophila* and *N. tetrasperma* (Fig. 5c).

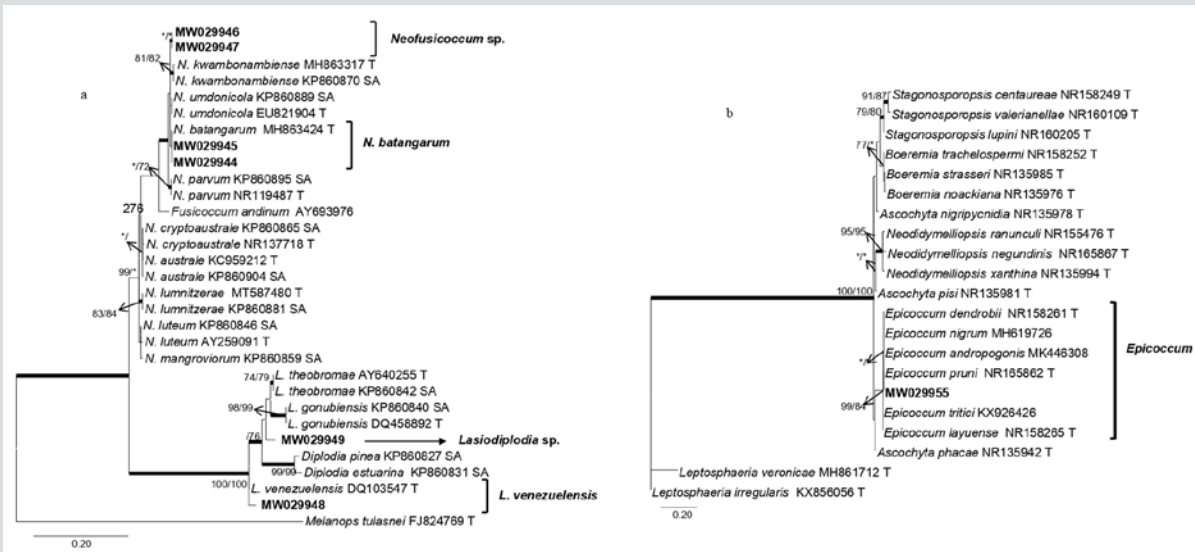


Figura 3. Filograma de géneros en Botryosphaeriaceae. Seis de los 17 aislados obtenidos de manglar están estrechamente agrupados con los géneros *Lasiodiplodia* y *Neofusicoccum* (3a). Filograma del género Didymellaceae, indicando que uno de los aislados obtenidos de *Rhizophora racemosa* (negrita) está agrupado con diferentes especies de *Epicoccum* (3b). Filogramas obtenidos de los análisis de BI, ML y MP para el conjunto de datos ITS. Las probabilidades subsiguientes $\geq 95\%$ de BI se representan con ramas gruesas. Los valores de soporte bootstrap $> 70\%$ se indican cerca a los nodos como MP/ML. * • Valores de soporte bootstrap $< 70\%$.

Figure 3. Phylogram of genera in Botryosphaeriaceae. Six of the 17 mangrove isolates are closely grouped with the genera *Lasiodiplodia* and *Neofusicoccum* (3a). A phylogram of Didymellaceae genera, indicating that one of the isolates obtained from *Rhizophora racemosa* (in bold) is grouped with different species of *Epicoccum* (3b). Phylograms obtained from BI, ML and MP analyses of the ITS dataset. The subsequent probabilities $\geq 95\%$ of IB are represented by thick branches. Bootstrap support values $> 70\%$ are indicated near nodes as MP/ML. * • Bootstrap support values $< 70\%$.

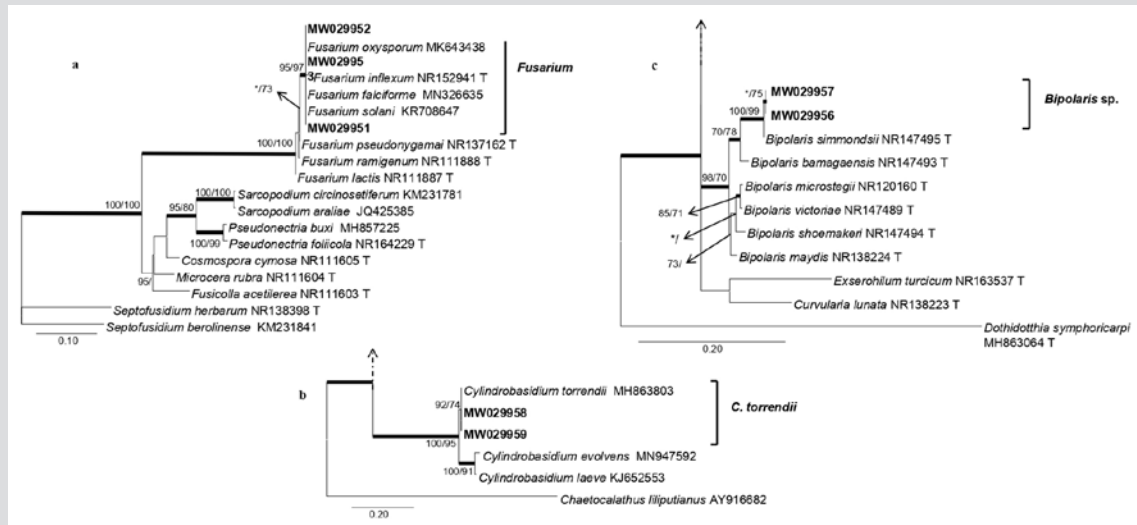


Figura 4. Análisis filogenético de los géneros en Nectriaceae. Los aislados de manglar (**negrita**) se agrupan con diferentes especies de *Fusarium* (4a). Filograma con el género *Physalacriaceae*. Los aislados obtenidos de manglares se agrupan claramente con *Cyindrobasidium torrendii* (4b). Filograma del género *Pleosporaceae*. Los aislados obtenidos de *Pelliciera rhizophorae* (**negrita**) sugieren una relación estrecha con *Bipolaris simmondsii* (4c). Filogramas obtenidos de los análisis de BI, ML y MP para el conjunto de datos ITS. Las probabilidades subsiguientes $\geq 95\%$ de BI se representan con ramas gruesas. Los valores de soporte bootstrap $> 70\%$ se indican cerca a los nodos como MP/ML. * • Valores de soporte bootstrap $< 70\%$.

Figure 4. Phylogenetic analysis of genera in Nectriaceae. Mangrove isolates (in bold) are grouped with different species of *Fusarium* (4a). Phylogram with genus *Physalacriaceae*, the isolates obtained from mangroves are clearly grouping with *Cyindrobasidium torrendii* (4b). Phylogram of *Pleosporaceae* genera. Isolations obtained from *Pelliciera rhizophorae* (in bold) suggest a close relationship with *Bipolaris simmondsii* (4c). Phylograms obtained from BI, ML and MP analyses of the ITS dataset. The subsequent probabilities $\geq 95\%$ of IB are represented by thick branches. Bootstrap support values $> 70\%$ are indicated near nodes as MP/ML. * • Bootstrap support values $< 70\%$.

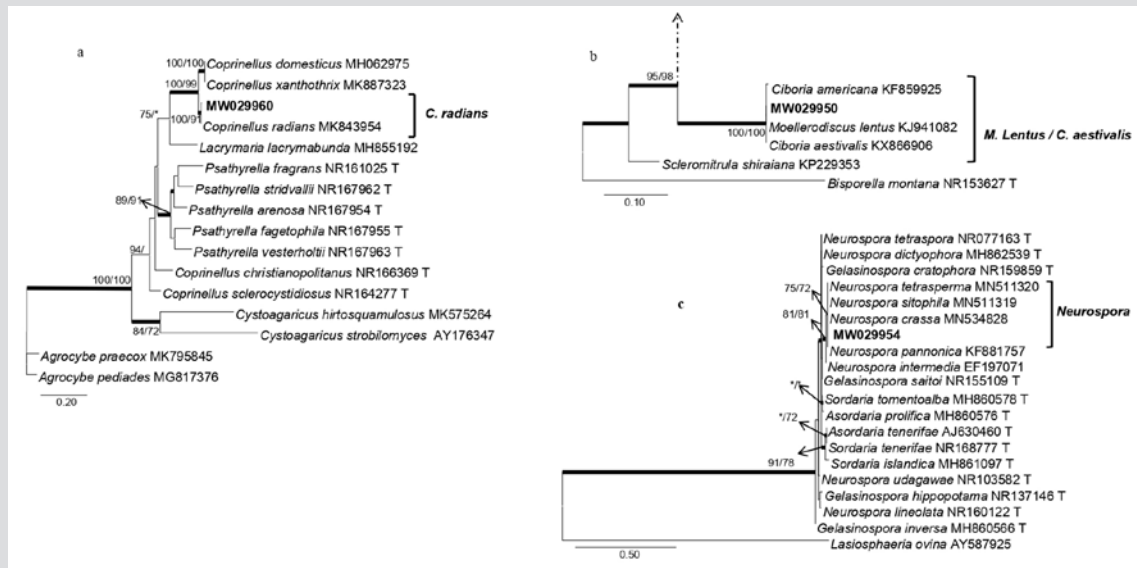


Figura 5. Filogramas obtenidos de los géneros en *Psathyrellaceae*, indicando que uno de los aislados obtenidos de *Rhizophora racemosa* (**negrita**) está estrechamente relacionado con *Coprinellus radians* (5a). Filograma de géneros en *Sclerotiniaceae*, indicando que uno de los aislados obtenidos de *Laguncularia racemosa* (**negrita**) se agrupa con *Moellerodiscus lentus* y *Ciboria aestivalis* (5b). Filograma obtenido de los géneros en *Sordariaceae*. Se muestra que los aislados obtenidos de las ramas de *Laguncularia racemosa* (**negrita**) se agrupan con cuatro especies de *Neurospora* (5c). Filogramas obtenidos de los análisis de BI, ML y MP para el conjunto de datos ITS. Las probabilidades subsiguientes $\geq 95\%$ de BI se representan con ramas gruesas. Los valores de soporte bootstrap $> 70\%$ se indican cerca a los nodos como MP/ML. * • Valores de soporte bootstrap $< 70\%$.

Figure 5. Phylograms obtained from genera in *Psathyrellaceae* indicating that one of the isolations obtained from *Rhizophora racemosa* (in bold) is closely related to *Coprinellus radians* (5a). Phylogram of genera in *Sclerotiniaceae* indicating that one of the isolates obtained from *Laguncularia racemosa* (in bold) groups with *Moellerodiscus lentus* and *Ciboria aestivalis* (5b). Phylogram obtained from genera in *Sordariaceae*, shows that isolations obtained from branches of *Laguncularia racemosa* (in bold) groups with four species of *Neurospora* (5c). Phylograms obtained from BI, ML and MP analyses of the ITS dataset. The subsequent probabilities $\geq 95\%$ of IB are represented by thick branches. Bootstrap support values $> 70\%$ are indicated near nodes as MP/ML. * • Bootstrap support values $< 70\%$.

DISCUSIÓN

Este estudio representa la primera aproximación filogenética a los hongos endófitos asociados con árboles de mangle en un área de la costa del Pacífico colombiano. Se identificaron nueve géneros fúngicos con base en datos de secuencia de ADN para la región ITS, la cual es ampliamente utilizada como un marcador molecular en la identificación de hongos y en estudios taxonómicos (Hibbett *et al.*, 2011; Joel y Bhimba, 2013). A partir del análisis filogenético, se verificó la identidad de los aislados, revelando que los endófitos recolectados en este estudio se agrupan estrechamente con especies como *Ciboria aestivalis*, *Coprinellus radians*, *Cylindrobasidium torrendii*, *Epicoccum nigrum*, *Fusarium oxysporum*, *Lasiodiplodia theobromae*, *Lasiodiplodia venezuelensis*, *Neofusicoccum batangarum* y *Neurospora crassa*. Esto, además de dos aislados que no pudieron confirmarse a nivel de especie. Se registraron *Bipolaris* sp. y *Neofusicoccum* sp. por primera vez en la costa del Pacífico colombiano.

Los hongos obtenidos en este estudio pertenecen en su mayoría a Ascomycota, con 14 aislados en distintos géneros. Entretanto, tres aislados fueron miembros de Basidiomycota. Curiosamente, estudios anteriores han confirmado que las partes aéreas y sumergidas de los árboles de mangle son mayoritariamente dominadas por ascomicetos, mientras que los basidiomicetos se encuentran en menor proporción (Alias *et al.*, 2010; Sun y Guo, 2012; Abdel *et al.*, 2014; Simões *et al.*, 2015). Esto es consistente con la actividad saprofitica que presenta un gran número de basidiomicetos (Agrios, 2005; Mohapatra, 2008). Mientras los basidiomicetos se encuentran principalmente en ambientes terrestres (Shearer *et al.*, 2007), los ascomicetos son vistos como un grupo ecológico importante, y una gran variedad de ellos aparece en ambientes diversos, incluyendo los marinos (Jones y Tan, 1987; Hyde y Jones, 1988; Abdel-Wahab, 2005; Vittal y Sarma, 2006; Alias *et al.*, 2010; Suetrong *et al.*, 2017). Además, se considera que un amplio rango de variables, incluyendo la edad del huésped, la arquitectura, los niveles de brillo, el genotipo y la altura de la copa, entre otros, afectan la estructura de las comunidades fúngicas, así como las interacciones entre endófitos y plantas (Saikkonen, 2007).

En este estudio se obtuvieron dos géneros en Botryosphaeriaceae (*Lasiodiplodia* y *Neofusicoccum*). Esto es consistente con estudios anteriores, que registran un amplio rango de hongos diversamente ecológicos en todas las áreas geográficas y climáticas del mundo (excepto en las regiones

DISCUSSION

This study represents the first phylogenetic approach of endophytic fungi associated with mangrove trees in an area of the Colombian Pacific coast. Nine fungal genera were identified based on the DNA sequence data for the ITS region, a gene region widely used as a molecular marker in fungal identification and taxonomic studies (Hibbett *et al.*, 2011; Joel and Bhimba, 2013). Based on the phylogenetic analysis, the identity of the isolates were verified and revealed that the endophytes collected in this study closely grouped with species such as *Ciboria aestivalis*, *Coprinellus radians*, *Cylindrobasidium torrendii*, *Epicoccum nigrum*, *Fusarium oxysporum*, *Lasiodiplodia theobromae*, *Lasiodiplodia venezuelensis*, *Neofusicoccum batangarum* and *Neurospora crassa*, and two isolates that could not be confirmed to species level, *Bipolaris* sp. and *Neofusicoccum* sp., all are reported for the first time at the Colombian Pacific coast.

The fungi obtained in this study belong mostly to Ascomycota, with fourteen isolates within seven genera; meanwhile, three isolates were members of Basidiomycota. Interestingly, previous studies have confirmed that the aerial and submerge parts of mangrove trees, are largely dominated by ascomycetes, while basidiomycetes have a lower proportion (Alias *et al.*, 2010; Sun and Guo, 2012; Abdel *et al.*, 2014; Simões *et al.*, 2015), this is consistent with the saprophytic activity that present a large number of Basidiomycetes (Agrios, 2005; Mohapatra, 2008). While most Basidiomycetes are mostly found in terrestrial environments (Shearer *et al.*, 2007), the Ascomycetes are considered as an important ecological group, with a wide variety occurring in diverse environments, including marine environments (Jones and Tan, 1987; Hyde and Jones, 1988; Abdel-Wahab, 2005; Vittal and Sarma, 2006; Alias *et al.*, 2010; Suetrong *et al.*, 2017). Moreover, a wide range of variables including host age, architecture, brightness levels, genotype, height of crown, among others, have been considered to affect fungal community structure, as well as endophyte-plant interactions (Saikkonen, 2007).

Two genera in the Botryosphaeriaceae, including *Lasiodiplodia* and *Neofusicoccum* were obtained in this study, it is consistent with previous studies reporting their wide range of ecologically diverse fungi, found in all geographical and climatic areas of the world (except in polar regions) (Slippers and Wingfield, 2007; Phillips *et al.*, 2013). For instance, reports of *Botryosphaeria*, *Lasiodiplodia*, and

polares) (Slippers y Wingfield, 2007; Phillips *et al.*, 2013). Por ejemplo, registros de *Botryosphaeria*, *Lasiodiplodia* y *Neofusicoccum* en manglares brasileños (De Souza *et al.*, 2013), de *Neofusicoccum* en China (Xing *et al.*, 2011) y de 14 especies pertenecientes a cuatro géneros (*Botryosphaeria*, *Diplodia*, *Lasiodiplodia* y *Neofusicoccum*) en manglares sudafricanos (Osorio *et al.*, 2017) confirman la ubicuidad de las especies de esta familia fúngica.

Neofusicoccum fue el género más comúnmente aislado, dada su habilidad de habitar una amplia variedad de especies de plantas y áreas geográficas alrededor del mundo (Slippers *et al.*, 2005; Sakalidis *et al.*, 2011). Esto es consistente con nuestros resultados, según los cuales *Neofusicoccum* fue el género más comúnmente aislado, lo que indica su amplio rango geográfico (Shetty *et al.*, 2011).

Lasiodiplodia theobromae es considerado un hongo altamente fitopatógeno (Slippers y Wingfield, 2007) que se encuentra comúnmente en regiones tropicales y subtropicales (Punithalingam, 1980; Burgess *et al.*, 2006; Phillips *et al.*, 2013; Mehl *et al.*, 2017). Estudios anteriores indican que esta especie se asocia con diferentes plantas huésped, causando enfermedades y daños serios en cultivos económicamente importantes (Coutinho *et al.*, 2017). También ha sido mencionada como el agente causal de la podredumbre, el marchitamiento y la necrosis de semillas en plantas de manglar en India (Misral, 2002), además de ser un patógeno fúngico de las plantas de mangle en el delta del Níger en Nigeria (Ukoima y Amakiri 2000), posiblemente como respuesta al desbalance de los ecosistemas de manglar. Este es, por lo tanto, un tema de preocupación, teniendo en cuenta que los manglares de Buenaventura están bajo estrés constante debido a perturbaciones antropogénicas, que se observaron durante el trabajo de campo, si bien no se encontraron síntomas obvios de enfermedad. En este sentido, es muy recomendable realizar más estudios para determinar el grado de patogenicidad de esta especie en los manglares colombianos.

Los análisis filogenéticos apoyaron la idea de que MW029948 está estrechamente relacionado con *Lasiodiplodia venezuelensis*, el cual fue aislado de ramas de *Rhizophora racemosa*. A la fecha, esta especie no ha sido ampliamente reportada en otras partes del mundo; *L. venezuelensis* es considerada como una especie rara con una distribución geográficamente limitada (Mohali, *et al.*, 2017). Este es el primer registro de *L. venezuelensis* en asociación con árboles de mangle en Colombia.

Los aislados MW029951, MW029952 y MW029953 fueron agrupados dentro del género *Fusarium*, y los análisis

Neofusicoccum in mangroves of Brazil (De Souza *et al.*, 2013), *Neofusicoccum* in China (Xing *et al.*, 2011) and fourteen species belonging to four genera, *Botryosphaeria*, *Diplodia*, *Lasiodiplodia*, and *Neofusicoccum* in mangroves of South Africa (Osorio *et al.*, 2017), confirms the ubiquity of the species belonging to this fungal family.

Neofusicoccum was the most commonly isolated genus, given the ability of species of this genus to inhabit a wide variety of plant species and geographical areas worldwide (Slippers *et al.*, 2005; Sakalidis *et al.*, 2011). This is consistent with our results, since *Neofusicoccum* was the most isolated genus, indicating its wide geographical range (Shetty *et al.*, 2011).

Lasiodiplodia theobromae is considered a highly phytopathogenic fungus (Slippers and Wingfield, 2007), which is commonly found in tropical and subtropical regions (Punithalingam, 1980; Burgess *et al.*, 2006; Phillips *et al.*, 2013; Mehl *et al.*, 2017). Previous reports indicate that this species is associated with different host plants, causing plant diseases and being responsible for serious damage to crops of economic importance (Coutinho *et al.*, 2017). It has also been reported as the causal agent of rot, withering and necrosis of seeds in mangrove plants in India (Misral, 2002), and also as a fungal pathogen of mangrove plants in the Niger Delta in Nigeria (Ukoima and Amakiri 2000), possibly in response to an imbalance in the mangrove ecosystems. It is then of concern, considering that mangroves in Buenaventura are under constant stress due to the anthropogenic disturbances observed during field work, although no obvious symptoms of disease were found. In this sense, further studies are highly recommended to determine the degree of pathogenicity of this species in Colombian mangroves.

In this study, phylogenetic analyses supported that the isolate MW029948 is closely related to *Lasiodiplodia venezuelensis*, isolated from branches of *R. racemosa*. To date, this species has not been widely reported in other parts of the world; *L. venezuelensis* is considered as a rare species having geographically limited distribution (Mohali, *et al.*, 2017). This is the first report of *L. venezuelensis* associated with mangrove trees in Colombia.

The isolates MW029951, MW029952 and MW029953 grouped within the genus *Fusarium*, and subsequent analyses revealed their proximity to *F. oxysporum*, which is a widely existing species (Munkvold, 2017). This isolate was obtained from three of the four

posteriores revelaron su proximidad a *F. oxysporum*, una especie ampliamente recurrente (Munkvold, 2017). Este aislado fue obtenido de tres de los cuatro manglares muestreados en San Pedro (*L. racemosa*, *M. oleifera* y *P. rhizophorae*) y correspondió a la única especie aislada de *M. oleifera*. El género incluye un gran número de especies ubicuas que pueden colonizar un amplio rango de hábitats (Munkvold, 2017). En ambientes de manglar, este género ha sido visto colonizando los mangles de Mangalvan (Pal y Purkayastha, 1992), las hojas y ramas de *Avicennia schaueriana*, *L. racemosa* y *R. mangle* en Brasil (De Souza *et al.*, 2013) y recientemente en el microbioma de la rizosfera de manglar de *Avicennia marina* en el Mar Rojo, Arabia Saudita (Simões *et al.*, 2015). Adicionalmente, se sabe que los miembros del complejo *F. oxysporum* causan enfermedades de marchitamiento vascular y son importantes como patógenos de podredumbre en las raíces (Munkvold, 2017). Aunque *F. oxysporum* incluye cepas patógenas y no patógenas, sería importante desarrollar estudios en el futuro para investigar su patogenicidad en manglares, para así estimar la posible amenaza a estos ecosistemas.

Los miembros de Didymellaceae son cosmopolitas (Aveskamp *et al.*, 2008, 2009; Chen *et al.*, 2015a, 2015b). El aislado MW029955 reside en esta familia y guarda una estrecha relación filogenética con *Epicoccum nigrum* (99 / 100 %). Se sabe que diferentes especies de *Epicoccum* producen metabolitos secundarios bioactivos con actividad antiviral (Guo *et al.*, 2009), antifúngica (Harwoko *et al.*, 2019), antiinflamatoria (Gonda *et al.*, 2016) y citotóxica (Wang *et al.*, 2010). Entre estas especies, el complejo *E. nigrum* (Favaro *et al.*, 2011) ha sido una parte importante de la investigación sobre compuestos bioactivos de hongos endófitos aislados del manglar *Acanthus ilicifolius* L. (Yan *et al.*, 2019). Dicha investigación se ha nutrido de la amplia distribución geográfica y la alta variabilidad de huéspedes (Perveen *et al.*, 2017; Ahumada *et al.*, 2018; Rhim *et al.*, 2019; El-Sayed *et al.*, 2020).

Nuestros análisis filogenéticos confirmaron que el aislado obtenido de *R. racemosa* (MW029960) corresponde a *Coprinellus radians*. *Coprinellus* es uno de los linajes de hongos coprinoides en Psathyrellaceae (Hussain *et al.*, 2018), con aproximadamente 80 especies descritas (Kirk *et al.*, 2008; Nagy *et al.*, 2012; Gomes y Wartchow, 2014). Estos hongos son saprotrofos comunes en virutas de madera, láminas de hojas y estiércol de animales herbívoros (Schafer, 2010). *Coprinellus radians* ha sido aislada principalmente de pacientes humanos (Lu *et al.*, 2020). Sin embargo, la información sobre su relación con árboles de manglar es aún escasa. *Neurospora crassa*, aislada de ramas de *L. racemosa* en San Pedro, también

mangroves sampled in San Pedro; *L. racemosa*, *M. oleifera* and *P. rhizophorae*, and was the only isolated species from *M. oleifera*. The genus includes numerous ubiquitous species that can colonize a wide range of habitats (Munkvold, 2017). In mangrove environments the genus has been found colonizing the mangroves of Mangalvan (Pal and Purkayastha, 1992), the leaves and branches of *Avicennia schaueriana*, *L. racemosa* and *R. mangle* in Brazil (De Souza *et al.*, 2013), and recently in microbiome of the mangroves rhizosphere of *Avicennia marina* in the Red Sea, Saudi Arabia (Simões *et al.*, 2015). Also, members of the *F. oxysporum* complex are known to cause vascular withering diseases, and are important as root rot pathogens (Munkvold, 2017). Although *F. oxysporum* includes both pathogenic and nonpathogenic strains, it will be then important to conduct future studies to investigate its pathogenicity in mangroves, and thus to estimate a possible threat to these ecosystems.

Members of the Didymellaceae are cosmopolitan (Aveskamp *et al.*, 2008, 2009; Chen *et al.*, 2015a, 2015b). The isolate MW029955 resides in this family, being phylogenetically closely related to *Epicoccum nigrum* (99 / 100 %). Different species of *Epicoccum* are known to produce bioactive secondary metabolites with antiviral (Guo *et al.*, 2009), antifungals (Harwoko *et al.*, 2019), anti-inflammatory (Gonda *et al.*, 2016), and cytotoxic activities (Wang *et al.*, 2010). Among these species, the *E. nigrum* species complex (Favaro *et al.*, 2011), has been an important part of research on bioactive compounds of endophytic fungi isolated from the mangrove *Acanthus ilicifolius* L. (Yan *et al.*, 2019). Such research is also facilitated due to the wide geographical distribution and high hosts' variability (Perveen *et al.*, 2017; Ahumada *et al.*, 2018; Rhim *et al.*, 2019; El-Sayed *et al.*, 2020).

The current phylogenetic analyses confirmed that the isolate obtained from *R. racemosa* (MW029960) corresponded to *Coprinellus radians*. *Coprinellus* is one of the most important lineages of Coprinoid fungi in the Psathyrellaceae (Hussain *et al.*, 2018), with approximately 80 described species (Kirk *et al.*, 2008; Nagy *et al.*, 2012; Gomes and Wartchow, 2014). These fungi are common saprotrophs in wood chips, leaf blades and herbivorous manure (Schafer, 2010). *Coprinellus radians* has been mainly isolated from human patients (Lu *et al.*, 2020), however, information on its relationship to mangrove trees still remains very limited. *Neurospora crassa* isolated from branches of *L. racemosa* in San Pedro, was also isolated from leaves of *Rhizophora mucronata* Lam (Joel and Bhimba,

fue aislada de hojas de *Rhizophora mucronata* Lam (Joel y Bhimba, 2013) para determinar su actividad antimicrobiana y citotóxica. *Neurospora* es común en regiones tropicales y subtropicales húmedas (Turner *et al.*, 2001), y también se encuentra en sedimentos de manglar en India (Thamizhmani y Senthilkumaran, 2012) y en el microbioma de la rizosfera de los manglares marinos *Avicennia* del Mar Rojo (Simões *et al.*, 2015). Tanto *C. radians* como *N. crassa* son especies que representan una fuente promisoría de moléculas bioactivas con uso potencial en la industria farmacéutica (Demers *et al.*, 2018).

De las cuatro especies de manglar muestreadas en San Pedro, *L. racemosa* y *R. racemosa* han sido previamente registradas como huéspedes de hongos endófitos (Vázquez *et al.*, 2000; De Souza *et al.*, 2013; Ukoima *et al.*, 2013), mientras que aún no hay datos disponibles para *M. oleifera* y *P. rhizophorae*. De igual manera, aún es escasa la información sobre *Bipolaris* sp., *Ciboria aestivalis* y *Cylindrobasidium torrendii*, las cuales se han asociado con árboles de mangle. Con respecto a *M. oleifera* y *P. rhizophorae*, la primera pertenece a un género nativo de las tierras bajas de los bosques lluviosos de Centro y Suramérica y las islas del Caribe (Bernal *et al.*, 2015). La segunda es la única especie del género, y es nativa desde Centroamérica hasta Ecuador (Ulloa *et al.*, 2017). Esta distribución limitada de huéspedes, en conjunto con los escasos estudios sobre hongos asociados con ecosistemas de manglar, ilustra la poca información sobre los microorganismos fúngicos asociados con estos árboles alrededor del mundo. *Bipolaris* (MW029956 y MW029957) incluye miembros considerados como patógenos importantes para más de 60 géneros de plantas (Sivanesan, 1984; Agrios, 2005; Manamgoda *et al.*, 2011; Hyde *et al.*, 2014).

Los análisis filogenéticos también confirmaron que el aislado MW029950 obtenido de *L. racemosa* guarda una estrecha relación con *C. aestivalis*. Esta especie ha sido encontrada en especímenes de herbario de *Cydonia oblonga* Miller (Rosaceae) (Galan y Palmer, 2001). Adicionalmente, nuestros análisis soportan la idea de que los aislados MW029958 y MW029959 están estrechamente relacionados con *C. torrendii*, un hongo que causa una descomposición débil y limitada en la madera (Floudas *et al.*, 2015). Estos grupos fúngicos se registraron por primera vez en ramas asintomáticas de manglares en Colombia.

A pesar de la gran riqueza florística de Colombia, los estudios sobre su microbiota asociada aún son muy escasos. En este sentido, este estudio contribuye al conocimiento de la diversidad fúngica asociada a los árboles de mangle en Colombia.

2013) to determine their antimicrobial and cytotoxic activity. *Neurospora* is common in humid tropical and subtropical regions (Turner *et al.*, 2001), also found in mangrove sediments in India (Thamizhmani and Senthilkumaran, 2012) and in the mycobiome of the rhizosphere of the red Sea marine *Avicennia* mangroves (Simões *et al.*, 2015). Both *C. radians* and *N. crassa* are species that represent a promising source of bioactive molecules with potential use in the pharmaceutical industry (Demers *et al.*, 2018).

Of the four mangrove species sampled in San Pedro, *L. racemosa* and *R. racemosa* have previously been reported as hosts of endophytic fungi (Vázquez *et al.*, 2000; De Souza *et al.*, 2013; Ukoima *et al.*, 2013), while for *M. oleifera* and *P. rhizophorae* there is still no data available. Likewise, information for *Bipolaris* sp., *Ciboria aestivalis* and *Cylindrobasidium torrendii* known to be associated with mangrove trees remain limited. Regarding *M. oleifera* and *P. rhizophorae*, the former belongs to a genus native to lowlands of the rainforests of South America, Central America and the Caribbean islands (Bernal *et al.*, 2015), and the latter is the only species of the genus, being native to Central America from Honduras to Ecuador (Ulloa *et al.*, 2017). This limited distribution of hosts, coupled with the limited fungal studies associated with mangrove ecosystems, and illustrates the lack of information on fungal microorganisms associated with these trees worldwide. *Bipolaris* (MW029956 and MW029957) includes members considered important pathogens of more than 60 plant genera (Sivanesan, 1984; Agrios, 2005; Manamgoda *et al.*, 2011; Hyde *et al.*, 2014).

Phylogenetic analyses also confirmed that the isolate MW029950 obtained from *L. racemosa* was closely related to *C. aestivalis*. This species has been found in herbarium specimens of *Cydonia oblonga* Miller (Rosaceae) (Galan and Palmer, 2001). In addition, current analyses supported that the isolates MW029958 and MW029959 were closely related to *C. torrendii*, a fungus that causes weak and limited decomposition of wood (Floudas *et al.*, 2015). These fungal groups are reported for the first time from asymptomatic branches of mangroves in Colombia.

Despite Colombia's great floristic richness, studies in terms of its associated mycobiota remain very limited. In this sense, this study contributes to the knowledge of fungal diversity associated with mangrove trees in Colombia.

AGRADECIMIENTOS

Se agradece a la Autoridad Nacional de Licencias Ambientales (ANLA) por las licencias de muestreo (permiso 2019080900-1) bajo el marco nacional otorgado por la resolución No. 01789. También a los estudiantes del Programa de Biología de la Universidad del Quindío por su asistencia en campo. De igual manera, se agradece a los programas de Agroindustria y Biología de la Universidad del Quindío por suministrar los espacios físicos para desarrollar los procedimientos de laboratorio.

ACKNOWLEDGMENT

We acknowledge to the National Environmental Licensing Authority (ANLA) for sampling permits (Permission: 2019080900-1) under the National Framework granted by resolution No. 01789., as well as the students from the Biology Program, Universidad del Quindío for assistance in the field. Likewise, thanks to the Agro-Industry and Biology Departments of the Universidad del Quindío for providing the physical spaces to carry out the laboratory procedures.

BIBLIOGRAFÍA / LITERATURE CITED

- Abdel, M.A., M.S. Hodhod, A.H., Bahkali and E.B. Jones. 2014. Marine fungi of Saudi Arabia. *Bot. Mar.*, 57: 323–335. <https://doi.org/10.1515/bot-2014-0010>
- Abdel-Wahab, M.A. 2005. Diversity of marine fungi from Egyptian Red Sea mangroves. *Bot. Mar.*, 48: 348–355. <https://doi.org/10.1515/BOT.2005.047>
- Agrios, G.N. 2005. *Plant pathology*. 5th ed. Elsevier/Academic Press. London. 948 p.
- Ahumada, R., V. Novoa and J. Becerra. 2018. Morphological response to salinity, temperature, and pH changes by marine fungus *Epicoccum nigrum*. *Environ. Monit. Assess.*, 191. <https://doi.org/10.1007/s10661-018-7166-5>
- Akaike, H. 1974. A new look at the statistical model identification. *IEEE Trans. Autom. Control*, 19: 716–723. <http://dx.doi.org/10.1109/TAC.1974.1100705>
- Alias, S.A., N. Zainuddin and E.B. Jones. 2010. Biodiversity of marine fungi in Malaysian mangroves. *Bot. Mar.*, 53: 545–554. <https://doi.org/10.1515/bot.2010.066>
- Altschul, S.F., W. Gish, W. Miller, E.W. Myers and D.J. Lipman. 1990. Basic local alignment search tool. *J. Mol. Biol.*, 215: 403–410. [https://doi.org/10.1016/S0022-2836\(05\)80360-2](https://doi.org/10.1016/S0022-2836(05)80360-2)
- Álvarez L., R. 2003. Los manglares de Colombia y la recuperación de sus áreas degradadas: revisión bibliográfica y nuevas experiencias. *Mad. Bosq.*, 9: 3–25. <https://doi.org/10.21829/myb.2003.911286>
- Arnold, A.E. 2007. Understanding the diversity of foliar endophytic fungi: progress, challenges, and frontiers. *Fungal Biol. Rev.*, 21: 51–66. <https://doi.org/10.1016/j.fbr.2007.05.003>
- Aveskamp, M.M., J. De Gruyter and P.W. Crous. 2008. Biology and recent developments in the systematics of *Phoma*, a complex genus of major quarantine significance. *Fungal Divers.*, 31: 1–18. <https://www.fungaldiversity.org/fdp/sfdp/31-1.pdf>
- Aveskamp, M.M., G. Verkley, J. De Gruyter, M.A. Murace, A. Perelló, J.H.C. Woudenberg, J.Z. Groenewald and P.W. Crous. 2009. DNA phylogeny reveals polyphyly of *Phoma* section *Peyronellaea* and multiple taxonomic novelties. *Mycologia*, 101: 363–382. <https://doi.org/10.3852/08-199>
- Bernal, R., S.R. Gradstein y M. Celis. 2015. Catálogo de plantas y líquenes de Colombia, *Mora oleifera* (Hemsl.) Ducke. *Inst. Cienc. Nat., Univ. Nal. Col., Bogotá*. Available at: <http://catalogoplantasdecolombia.unal.edu.co>
- Bolívar-Anillo, H.J., A.Z. Visbal, M.C. Serrano, H.S. Moreno and D.A.V. Daza. 2020. A preliminary review on the Importance of Colombian mangroves as a source of endophytic microorganisms relevant in pharmaceutical industry. *J. Trad. Chin. Med.*, 3, 006
- Burgess, T.I., P.A. Barber, S. Mohali, G. Pegg, W. de Beer and M.J. Wingfield. 2006. Three new *Lasiodiplodia* spp. from the tropics, recognized based on DNA sequence comparisons and morphology. *Mycologia*, 98: 423–435. <https://doi.org/10.1080/15572536.2006.11832677>
- Chen, Q., J.R. Jiang, G.Z. Zhang, L. Cai and P.W. Crous. 2015a. Resolving the *Phoma* enigma. *Stud. Mycol.*, 82: 137–217. <https://doi.org/10.1016/j.simyco.2015.10.003>
- Chen, Q., K. Zhang, G.Z. Zhang and L. Cai. 2015b. A polyphasic approach to characterise two novel species of *Phoma* (Didymellaceae) from China. *Phytotaxa*, 197: 267–281. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.197.4.4>
- Coutinho, I., F., Freire, C. Lima, J. Lima, F. Gonçalves, A. Machado, A. Silva and J. Cardoso. 2017. Diversity of genus *Lasiodiplodia* associated with perennial tropical fruit plants in northeastern Brazil. *Plant. Pathol.*, 66: 90–104. <https://doi.org/10.1111/ppa.12565>
- Cornejo, X., E. Peña, J. Cantera, P. Silverstone, R. Linares, M. Monzón and C. Bonifaz. 2014. Mangrove forest of the Pacific coast of Colombia: 12-20. In: *Plants of South American pacific mangrove swamps* (Colombia, Ecuador, Peru).



- Darriba, D., G. Taboada, R. Doallo and D. Posada. 2012. jModelTest2: more models, new heuristics and parallel computing. *Nat. Meth.*, 9. <https://doi.org/10.1038/nmeth.2109>
- De Souza, S.F.L., A.S.R. Dumaresq, P.T. Lacava, R. Harakava, J.L. Azevedo, I.S. de Melo and A. Pizzirani. 2013. Species diversity of culturable endophytic fungi from Brazilian mangrove forests. *Curr. Gen.*, 59: 153–166. <https://doi.org/10.1007/s00294-013-0396-8>
- Demers, D.H., M.A. Knestrick, R. Fleeman, R. Tawfik, A. Azhari, *et al.* (2018). Exploitation of mangrove endophytic fungi for infectious disease drug discovery. *Mar. Drugs*, 16. <https://doi.org/10.3390/md16100376>
- El-Sayed, ER., A.S. Ahmed and H.K. Abdel-hakim. 2020. A novel source of the cardiac glycoside digoxin from the endophytic fungus *Epicoccum nigrum*: Isolation, characterization, production enhancement by gamma irradiation mutagenesis and anticancer activity evaluation. *J. Appl. Microbiol.*, 128: 747–762. <https://doi.org/10.1111/jam.14510>
- Favaro, L.C., F.L. De Melo, C.I. Aguilar and W.L. Araújo. 2011. Polyphasic analysis of intraspecific diversity in *Epicoccum nigrum* warrants reclassification into separate species. *PLoS One*, 6. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0014828>
- Floudas, D., B.W. Held, R. Riley, L.G. Nagy, G. Koehler, A.S. Ransdell, H. Younus, J. Chow, J. Chiniqy, A. Lipzen, A. Tritt, H. Sun, S. Haridas, K. LaButti, R.A. Ohm, U. Kues, R.A.
- Blanchette, I.V. Grigoriev, R.E. Minto and D.S. Hibbett. 2015. Evolution of novel wood decay mechanisms in Agaricales revealed by the genome sequences of *Fistulina hepatica* and *Cylindrobasidium torrendii*. *Fungal. Gen. Biol.*, 76: 78–92. <https://doi.org/10.1016/j.fgb.2015.02.002>
- Galan, R. and J.T. Palmer. 2001. The occurrence of the rare *Ciboria aestivalis* in Europe. *Czech Mycol.*, 52: 227–287. <https://doi.org/10.33585/cmy.52404>
- Gamboa-Gaitán, M.A. and J.T. Otero-Ospina. 2016. Colombian vanilla and its microbiota. III. Diversity and structure of the endophytic community. *Acta Bot. Hung.*, 58: 241–256. <https://doi.org/10.1556/abot.58.2016.3-4.2>
- García, C. 2010. Diagnóstico de las áreas marinas y costeras protegidas, y de las áreas de manejo en el Pacífico colombiano: 65. Fundación MarViva, Colombia. Available at: <https://www.researchgate.net/publication/323656733>
- Gilbert, G.S., M. Mejia and E. Rojas. 2002. Fungal diversity and plant disease in mangrove forests: salt excretion as a possible defense mechanism. *Oecologia*, 132: 278–285. <https://doi.org/10.1007/s00442-002-0966-9>
- Giri, C., E. Ochieng, L.L. Tieszen, Z. Zhu, A. Singh, T. Loveland, J. Masek and N. Duke. 2011. Status and distribution of mangrove forests of the world using earth observation satellite data. *Global Ecol. Biogeogr.*, 20: 154–159. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2010.00584.x>
- Gomes, A.R.P. and F. Wartchow. 2014. *Coprinellus arenicola*, a new species from Paraíba, Brazil. *Sydowia*, 66: 249–256. <https://doi.org/10.12905/0380>
- Gonda, S., A. Kiss-Szikszai, Z. Szucs, B. Balla and G. Vasas. 2016. Efficient biotransformation of non-steroid anti-inflammatory drugs by endophytic and epiphytic fungi from dried leaves of a medicinal plant, *Plantago lanceolata* L. *Int. Biodeter. Biodegrad.*, 108: 115–121. <https://doi.org/10.1016/j.ibiod.2015.12.018>
- Guindon, S. and O. Gascuel. 2003. A simple, fast and accurate method to estimate large phylogenies by maximum-likelihood. *Syst. Biol.*, 52: 696–704. <https://doi.org/10.1080/10635150390235520>
- Guo, H., B. Sun, H. Gao, X. Chen, S. Liu, X. Yao, X. Liu and Y. Che. 2009. Diketopiperazines from the *Cordyceps*-colonizing fungus *Epicoccum nigrum*. *J. Nat. Prod.*, 72: 2115–2119. <https://doi.org/10.1021/np900654a>
- Harwoko, H., G. Daletos, F. Stuhldreier, J. Lee, S. Wesselborg, M. Feldbrügge, W.E.G.
- Müller, R. Kalscheuer, E. Ancheeva and P. Proksch. 2019. Dithiodiketopiperazine derivatives from endophytic fungi *Trichoderma harzianum* and *Epicoccum nigrum*. *Nat. Prod. Res.*, 18: 1–9. <https://doi.org/10.1080/14786419.2019.1627348>
- Hibbett, D.S., A. Ohman, D. Glotzer, M. Nuhn, P. Kirk and R.H. Nilsson. 2011. Progress in molecular and morphological taxon discovery in fungi and options for formal classification of environmental sequences. *Fungal Biol. Rev.*, 25: 38–47. <https://doi.org/10.1016/j.fbr.2011.01.001>
- Hussain, S., M. Usman, N-ul-S. Afshan, H. Ahmad, J. Khan and A.N. Khalid. 2018. The genus *Coprinellus* (Basidiomycota; Agaricales) in Pakistan with the description of four new species. *MycKeys*, 39: 41–61. <https://doi.org/10.3897/mycokeys.39.26743>
- Hyde, K.D. and E.B.G. Jones. 1988. Marine mangrove fungi. *P.S.Z.N.I. Mar. Ecol.*, 9: 15–33. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0485.1988.tb00196.x>
- Hyde, K.D. and S.Y. Lee. 1995. Ecology of mangrove fungi and their role in nutrient cycling – what gaps occur in our knowledge. *Hydrobiologia*, 295: 107–118. <https://doi.org/10.1007/BF00029117>
- Hyde, K.D., R.H., Nilsson, S.A. Alias, H.A. Ariyawansa, J.E. Blair, L. Cai, A.W.A.M de Cock, A.J. Dissanayake, S.L. Glockling, I.D. Goonasekara, M. Gorczak, M. Hahn, R.S. Jayawardena, J.A.L. Kan, M.H. Laurence, C.A. Lévesque, X. Li, J.K. Liu, S.S.N. Maharachchikumbura, D.S. Manamgoda, F.N. Martin, E.H.C. McKenzie, A.R. McTaggart, P.E. Mortimer, P.V.R. Nair, J. Pawłowska, T.L. Rintoul, R.G. Shivas, C.F.J. Spies, B.A. Summerell, P.W.J. Taylo, R.B. Terhem, D. Udayanga, N. Vaghefi, G. Walther, M. Wilk, M. Wrzosek, J.C. Xu, J.Y. Yan and N. Zhou. 2014. One stop shop: backbone trees for important phytopathogenic 5 genera: I. *Fungal Divers.*, 67: 21–125. <https://doi.org/10.1007/s13225-014-0298-1>

- Joel, E.L. and B.V. Bhimba. 2013. Biological activity of secondary metabolites isolated from mangrove fungi *Neurospora crassa*. J. Environ. Biol., 34: 729–32
- Jones, E.B.G. and T.K. Tan. 1987. Observations on manglicolous fungi from Malaysia. Trans. Br. mycol., 89: 390–392. <https://doi.org/10.1007/BF00029116>
- Katoh, K., J., Rozewicki and K.D. Yamada. 2019. MAFFT online service: multiple sequence alignment, interactive sequence choice and visualization., Brief. Bioinf., 20: 1160–1166. <https://doi.org/10.1093/bib/bbx108>
- Kirk P.M., P.F. Cannon, D.W. Minter and J.A. Stalpers. 2008. Dictionary of the Fungi, 10th edn. CABI, Wallingford.
- Kumar, S., G. Stecher, M. Li, C. Knyaz and K. Tamura. 2018. MEGA X: Molecular Evolutionary Genetics Analysis across computing platforms. Mol. Biol. Evol., 35: 1547–1549. <https://doi.org/10.1093/molbev/msy096>
- Kuraku, S., C.M. Zmasek, O. Nishimura and K. Katoh. 2013. Leaves facilitates on-demand exploration of metazoan gene family trees on MAFFT sequence alignment server with enhanced interactivity. Nucl. Acids, 41: W22–W28. <https://doi.org/10.1093/nar/gkt389>
- López, A., C. Roberts, A. Tilley, J. Hawkins and R. Cooke. 2016. Mangroves and people: Lessons from a history of use and abuse in four Latin American countries. For. Ecol. Manag., 368: 151–162. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.03.020>
- Lu, X., X. Wang, L. Zhang, X. Li and X. Qi. 2020. Rare fungal keratitis caused by *Coprinellus radians*. Mycopathologia, 18: 389–394. <https://doi.org/10.1007/s11046-019-00414-y>
- Manamgoda, D.S., L. Cai, A.H. Bahkali, E. Chukeatirote and K.D. Hyde. 2011. *Cochliobolus*: an overview and current status of species. Fungal. Divers., 51: 3–42. <https://doi.org/10.1007/s13225-011-0139-4>
- Mejía, Q., J. Molina, M. Sanjuan, B. Grijalba and M. Niño. 2014. Bosque de manglar, un ecosistema que debemos cuidar: 27. Univ. Jorge Tadeo Lozano, Inst. Col. Desarr. Rur., Cartagena DT.
- Mehl, J., M.J. Wingfield, J. Roux and B. Slippers. 2017. Invasive everywhere? Phylogeographic analysis of the globally distributed tree pathogen *Lasiodiplodia theobromae*. Forests, 8. <https://doi.org/10.3390/f8050145>
- Misral, D.S. 2002. Development of mixed formation of fungal (*Trichoderma*) and bacterial (*Pseudomonas*) biocontrol agents for management of plant disease. Ph.D. Thesis, Univ. Agriculture Technology Pantnager. 185 p.
- Mohali, S.R., F. Castro, J.R. Úrbez and W.D. Gubler. 2017. First report of *Lasiodiplodia theobromae* and *L. venezuelensis* associated with blue stain on *Ficus insipida* wood from the natural forest of Venezuela. For. Path., 47: 1–5. <https://doi.org/10.1111/efp.12355>
- Mohapatra. 2008. Textbook of environmental microbiology. I K International Publishing, New Delhi. 546 p.
- Munkvold, G.P. 2017. *Fusarium* species and their associated mycotoxins. Meth. Mol. Biol., 1542:51–106. https://doi.org/10.1007/978-1-4939-6707-0_4
- Nagy, L.G., S. Kocsubé, Z. Csanádi, G.M. Kovács, T. Petkovits, C. Vágvölgyi and T. Papp. 2012. Re-mind the gap! Insertion–deletion data reveal neglected phylogenetic potential of the nuclear ribosomal Internal Transcribed Spacer (ITS) of Fungi. PLoS One, 7. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0049794>
- Ordóñez, N.F., J.T. Otero y M.C. Díez. 2012. Hongos endófitos de orquídeas y su efecto sobre el crecimiento en *Vanilla planifolia* Andrews. Acta Agron., 61: 282–290.
- Osorio, J.A., C.J. Crous, Z.W. De Beer, M.J. Wingfield and J. Roux. 2017. Endophytic Botryosphaeriaceae, including five new species, associated with mangrove trees in South Africa. Fungal. Boil., 121: 361–393. <http://dx.doi.org/10.1016/j.funbio.2016.09.004>
- Pal, A.K. and R.P. Purkayastha. 1992. New parasitic fungi from Indian mangrove. J. Mycopathol. Res., 30: 173–176.
- Palacios, M.L. and J.R. Cantera. 2017. Mangrove timber use as an ecosystem service in the Colombian Pacific. Hydrobiologia, 803: 345–358. <https://doi.org/10.1007/s10750-017-3309-x>
- Perveen, I., M.A. Raza, T. Iqbal, I. Naz, S. Sehar and S. Ahmed. 2017. Isolation of anticancer and antimicrobial metabolites from *Epicoccum nigrum*; endophyte of *Ferula sumbul*. Microb. Pathog., 110: 214–224. <https://doi.org/10.1016/j.micpath.2017.06.033>
- Petrini, O. 1991. Fungal endophytes of tree leaves. In: Andrews, J.H. and S.S. Hirano (Eds). Microbial ecology of leaves. Springer, New York, NY. https://doi.org/10.1007/978-1-4612-3168-4_9
- Phillips, A.J.L., A. Alves, J. Abdollahzadeh, B. Slippers, M.J. Wingfield, J.Z. Groenewald and P.W. Crous. 2013. The Botryosphaeriaceae: genera and species known from culture, Stud. Mycol., 76: 51–167. <https://doi.org/10.3114/sim0021>
- Prahl, H.v. 1989. Manglares de Colombia. Villegas (Ed.), Banco Occidente. 205 p. Punithalingam, E. 1980. Plant diseases attributed to *Botryodiplodia theobromae* Pat. Vadus, Germany. 121 p.
- Punithalingam, E. 1980. Plant Diseases Attributed to *Botryodiplodia theobromae* Pat. Vadus, Germany. 121 p.
- Raeder, U. and P. Broda. 1985. Rapid preparation of DNA from filamentous fungi. Lett. Appl. Microbiol., 1: 17–20. <https://doi.org/10.1111/j.1472-765X.1985.tb01479.x>



- Rambaut A, A.J. Drummond, D. Xie, G. Baele and M.A. Suchard. 2018. Posterior summarization in Bayesian phylogenetics using Tracer 1.7. *Syst. Biol.*, 67: 901–904. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syy032>
- Rhim, H., J.Y. Park, D.J. Lee and J.I. Han. 2019. *Epicoccum nigrum*-induced respiratory infection in a wild Eurasian scops owl (*Otus scops*). *J. Vet. Med.*, 81: 1348–1350. <https://dx.doi.org/10.1292/jvms.19-0172>
- Rineau, F., F. Shah, M.M. Smits, P. Persson, T. Johansson, R. Carleer, C. Troein and A. Tunlid. 2013. Carbon availability triggers the decomposition of plant litter and assimilation of nitrogen by an ectomycorrhizal fungus. *ISME J.*, 7. <https://doi.org/10.1038/ismej.2013.91>
- Ronquist, F., M. Teslenko, P. van der Mark, D.L. Ayres, A. Darling, S. Höhna, B. Larget, L. Liu, M.A. Suchard and J.P. Huelsenbeck. 2012. MRBAYES 3.2: Efficient Bayesian phylogenetic inference and model selection across a large model space. *Syst. Biol.*, 61: 539–542. <https://doi.org/10.1093/sysbio/sys029>
- Sakalidis, M.L., G.E.S.J. Hardy and T.I. Burgess. 2011. Class III endophytes, clandestine movement amongst hosts and habitats and their potential for disease; a focus on *Neofusicoccum australe* Australas. *Plant. Pathol.*, 40: 510–521. <https://doi.org/10.1007/s13313-011-0077-3>
- Saikkonen, K. 2007. Forest structure and fungal endophytes. *Fungal Biol. Rev.* 21: 67–74. <https://doi.org/10.1016/j.fbr.2007.05.001>
- Salazar, C.S. y M.C.C. De García. 2005. Aislamiento de hongos endófitos en rosa (*Rosa hybrida*) en Bogotá, Colombia, *Rev. Iberoam. Micol.*, 22: 99–101. [https://doi.org/10.1016/S1130-1406\(05\)70016-4](https://doi.org/10.1016/S1130-1406(05)70016-4)
- Schafer, D.J. 2010. Keys to sections of *Parasola*, *Coprinellus*, *Coprinopsis* and *Coprinus* in Britain. *Field. Mycol.*, 11: 44–51. <https://doi.org/10.1016/j.fldmyc.2010.04.006>
- Shearer, C.A., E. Descals, B. Kohlmeyer, J. Kohlmeyer, L. Marvanová, D. Padgett, D. Porter, H.A. Raja, J.P. Schmit, H.A. Thorton and H. Voglymayr. 2007. Fungal biodiversity in aquatic habitats. *Biodivers. Cons.*, 16: 49–67. <https://doi.org/10.1007/s10531-006-9120-z>
- Shetty, K.G., A.M. Minnis, A.Y. Rossman and K. Jayachandran. 2011. The Brazilian peppertree seed-borne pathogen, *Neofusicoccum batangarum*, a potential biocontrol agent. *Biol. Control.*, 56, 91–97. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2010.09.016>
- Simões, M.F., A. Antunes, C.A. Ottoni, M.S. Amini, I. Alam, H. Alzubaidy, N.A. Mokhtar, J.A.C. Archer and V.B. Bajic. 2015. Soil and rhizosphere associated fungi in gray mangroves (*Avicennia marina*) from the Red Seada metagenomic approach. *Genom. Proteom. Bioinform.*, 13: 310–320. <https://doi.org/10.1016/j.gpb.2015.07.002>
- Sivanesan, A. 1984. The bitunicate ascomycetes and their anamorphs. J. Cramer, Vaduz, Liechtenstein. 701 p.
- Slippers, B. and M.J. Wingfield. 2007. Botryosphaeriaceae as endophytes and latent pathogens of woody plants: diversity, ecology and impact. *Fungal Biol. Rev.*, 21: 90–106. <https://doi.org/10.1016/j.fbr.2007.06.002>
- Slippers, B., B.A. Summerell, P.W. Crous, T.A. Coutinho, B.D. Wingfield and M.J. Wingfield. 2005. Preliminary studies on Botryosphaeria species from Southern Hemisphere conifers in Australasia and South Africa. *Australas. Plant. Pathol.*, 34: 213–220. <https://doi.org/10.1071/AP05020>
- Spalding, M., M. Kainuma and L. Collins. 2010. World atlas of mangroves. Earthscan, London. 336 p.
- Suetrong, S., S. Preedanon, A. Klayuban, W. Gundool, P. Unagul, J. Sakayaroj, W. Promchu and T. Sangtiew. 2017. Distribution and occurrence of manglicolous marine fungi from eastern and southern Thailand. *Bot. Mar.*, 60: 503–514. <https://doi.org/10.1515/bot-2016-0107>
- Sun, X. and L.D. Guo. 2012. Endophytic fungal diversity: review of traditional and molecular techniques. *Mycology*, 3: 65–76.
- Swofford, D.L. 2003. PAUP*: phylogenetic analysis using parsimony (*and other methods). Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Thamizhmani, R. and R. Senthilkumar. 2012. Diversity of fungi in selected mangroves along the east coast of India. *Int. J. Curr. Microbiol. Appl.*, 1: 29–33.
- Thatoi, H., B.C. Behera, R.R. Mishra and S.K. Dutta. 2013. Biodiversity and biotechnological potential of microorganisms from mangrove ecosystems: a review. *Ann. Microbiol.*, 63: 1–19. <https://doi.org/10.1007/s13213-012-0442-7>
- Tomlinson, P. 2016. The botany of mangroves. 2nd ed. Cambridge Univ., Cambridge. 432 p.
- Turner, B.C., D.D. Perkins and A. Fairfield. 2001. *Neurospora* from natural populations: a global study. *Fungal. Genet. Biol.* 32: 67–92. <https://doi.org/10.1006/fgbi.2001.1247>
- Ukoima, H.N. and M.A. Amakiri. 2000. Fungi associated with the roots of *Rhizophora mangle*, *Rhizophora harrisonii*, and *Avicennia Africana* in Port Harcourt Mangrove swamp, Rivers State. *Ecol. Environ. Cons.*, 13: 32–42.
- Ukoima, H.N., M. Ikata and G.A. Pepple. 2013. Control of *Lasiodiplodia theobromae* (PAT) on *Rhizophora racemosa* using plants extracts. *Am. J. Biotechnol. Mol. Sci.*, i 3: 1–7. <https://doi.org/10.5251/ajbms.2013.3.1.1.7>
- Ulloa, C., P. Acevedo, S. Beck, M.J. Belgrano, R. Bernal, P.E. Berry, L. Brako, M. Celis, G. Davidse, R.C. Forzza, S.R. Gradstein, O. Hokche, B. León, S. León, R.E. Magill, D.A. Neill, M.H. Nee, P.H. Raven, H. Stimmel, M.T. Strong, J.L. Villaseñor, J.L. Zarucchi, F.O. Zuloaga and M.P. Jørgensen.

2017. An integrated assessment of vascular plants species of the Americas. *Science*, 358: 1614–1617. <https://doi.org/10.1126/science.aao0398>
- Vázquez, P., G. Holguin, M.E. Puerte, A. López-Cortés and Y. Bashan. 2000. Phosphate-solubilising microorganisms associated with the rhizosphere of mangroves in a semiarid Coastal lagoon. *Biol. Fertil. Soils*, 30: 460–46. <https://doi.org/10.1007/s003740050024>
- Vittal, B.P.R. and V.V. Sarma. 2006. Diversity and ecology of fungi on mangroves of bay of Bengal region – an overview. *Indian. J. Mar.*, 35: 308–317.
- Wang, J.M., G.Z. Ding, L. Fang, J.G. Dai, S.S. Yu, Y.H. Wang, X.G. Chen, S.G. Ma, J. Qu, S. Xu and D. Du. 2010. Thiodiketopiperazines produced by the endophytic fungus *Epicoccum nigrum*. *J. Nat. Prod.*, 73: 1240–1249. <https://doi.org/10.1021/np1000895>
- White, T. J., T. Bruns, S. Lee and J. Taylor. 1990. Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA genes for phylogenetics: 315-322. In: M.A. Innis, D.H. Gelfand, J.J. Sninsky and T.J. White (Eds). *PCR protocols: a guide to methods and applications*. Academic, San Diego.
- Wilson D. 1995. Endophyte: The evolution of a term, and clarification of its use and definition. *Oikos*, 73: 272–276. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-372180-8.50042-1>
- Xing, X.K., J. Chen, M.J. Xu, W.H. Lin and S.X. Guo. 2011. Fungal endophytes associated with *Sonneratia* (Sonneratiaceae) mangrove plants on the south coast of China. *For. Pathol.*, 41: 334–340. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0329.2010.00683.x>
- Yan, Z., S. Wen, M. Ding, H. Guo, C. Huang, X. Zhu, J. Huang, Z. She and Y. Long. 2019. The purification, characterization, and biological activity of new polyketides from mangrove-derived endophytic fungus *Epicoccum nigrum* SCNU-F0002. *Mar. Drugs*, 17. <https://doi.org/10.3390/md17070414>

RECIBIDO / RECEIVED: 09/07/2022

ACEPTADO / ACCEPTED: 30/01/2023



NOTA / NOTE

Mortalidad masiva del pez tamboril *Canthigaster rostrata* (Tetraodontiformes: Tetraodontidae) en el Caribe sur de Costa Rica durante 2020

Mass mortality event of the Caribbean sharpnose puffer *Canthigaster rostrata* (Tetraodontiformes: Tetraodontidae) in the Costa Rican southern Caribbean during 2020

Marco Antonio Ramírez-Vargas*, Maikol Castillo-Chinchilla y Lilliana María Piedra-Castro

0000-0001-8502-982X

0000-0002-6823-0326

0000-0003-4878-1531

Laboratorio de Recursos Naturales y Vida Silvestre (Larnavisi), Escuela de Ciencias Biológicas. Universidad Nacional. Costa Rica.
marco.ramirez.vargas@una.cr*, maikol.castillo.chinchilla@una.cr, lilliana.piedra.castro@una.ac.cr

RESUMEN

Durante 2020 ocurrió un evento de mortalidad masiva del pez *Canthigaster rostrata* en el Refugio de Vida Silvestre Gandoca-Manzanillo (Regama), en la costa Caribe sur de Costa Rica; mismo que se suma a registros previos en esta localidad. El evento se compuso de individuos con longitud estándar y peso promedio de $40,59 \pm 3,82$ mm y $0,91 \pm 0,27$ g, considerados adultos sexualmente inmaduros. La distribución de tallas fue similar a la observada durante un evento de mortalidad en 2017, también en Regama. Aunque los eventos de mortalidad registrados en Regama ocurrieron durante meses considerados cálidos, no es posible establecer una relación causa-efecto entre mortalidad y la temperatura superficial del mar (TSM), dados los pocos registros existentes. No obstante, se debe tener en cuenta que la TSM puede ser un facilitador de otros procesos ecológicos que, en conjunto, incidan sobre la mortalidad de esta especie.

PALABRAS CLAVE: temperatura superficial del mar, Gandoca, Manzanillo, biometría, arrecifes coralinos.

ABSTRACT

During 2020 a massive mortality event of the Atlantic sharpnose puffer (*Canthigaster rostrata*) was recorded in the Gandoca-Manzanillo Wildlife Refuge (Regama), on the southern Caribbean coast of Costa Rica; same that adds to previous reports in the locality. The 2020 event consisted of individuals with an average standard length of 40.59 ± 3.82 mm and a weight of 0.91 ± 0.27 g, being considered sexual immature adults. Size distribution was similar to that observed during another mass mortality event also in the Regama during 2017. Although the mortality events reported in the Regama occurred during months considered warm, it is not possible to establish a cause-effect relationship between mortality and SST, given the few existing records. However, it must be taken into account that SST can be a facilitator of other ecological processes that, together, may affect the mortality of this species.

KEY WORDS: sea surface temperatura, Gandoca, Manzanillo, biometrics, coral reef.

El pez *Canthigaster rostrata* (Tetraodontiformes: Tetraodontidae) se distribuye en el océano Atlántico Occidental Central, desde Carolina del Norte (Estados Unidos) hasta Trinidad incluyendo Bermudas, Bahamas, el mar Caribe y el golfo de México. Ocupa variedad de hábitats de aguas tropicales como arrecifes coralinos, pastos marinos, fondos suaves y rocosos. Es considerada abundante en los arrecifes de coral (Vázquez-Yeomans *et al.* 2017; López-Ríos, 2021). Posee hábitos principalmente diurnos (Moura y Castro, 2002) y se alimenta de pequeños invertebrados como poliquetos, así como de pastos, algas, algunas esponjas, crustáceos y corales suaves. Por su nivel trófico, puede jugar un papel importante en algunas cadenas tróficas, regulando la cantidad de algas e invertebrados en una localidad (Moura y Castro, 2002). Se reproduce durante todo el año (Lyczkowski-Shultz, 2003) y tiene pocos depredadores. Se estima que los individuos de esta especie viven hasta 10 años, siendo las etapas juveniles las que presentan mayor mortalidad.

Durante los últimos 14 años, se han registrado eventos de mortalidad masiva de esta especie a lo largo del Gran Caribe (Jordán-Garza *et al.*, 2009; Castillo y Pérez, 2014; Gutiérrez, 2014; El Isleño, 2017; Piedra, 2017; Piedra-Castro y Araya-Vargas, 2018) (Figura 1). Se han hipotetizado como posibles causas de mortalidad masiva: infecciones por copépodos ectoparásitos (Kirtisinghe, 1934), acumulación de toxinas paráliticas por dinoflagelados (Ochoa *et al.*, 1997), brotes de enfermedades en poblaciones de peces (Stier *et al.*, 2013) y toxicosis (Work *et al.*, 2017). Vail y Sinclair-Taylor (2011) registraron una mortalidad masiva de *C. bennetti* en Indonesia, asociada a la formación de cardúmenes de esta especie. De acuerdo con los autores, *Canthigaster* spp. típicamente viven en bajas densidades poblaciones, por lo que la formación de un cardumen fue considerado como un comportamiento atípico.

En octubre de 2020 se observó un evento de mortalidad masiva de *C. rostrata* en una sector de playa arenosa del Refugio Nacional de Vida Silvestre Gandoca-Manzanillo (Regama), sector Manzanillo, Costa Rica (9,635238° N y -82,653470° O). En ese momento, se encontraron 183 individuos muertos en 150 m² de playa, lo que representó una densidad de 1,22 ind/m². Dado que en la zona existían ya registros de mortalidad masiva (Gutiérrez, 2014; Piedra-Castro y Araya-Vargas, 2018), el objetivo de este trabajo fue registrar y explorar posibles causas del fenómeno en Regama.

Durante el evento de 2020 a los individuos colectados les fue medida su longitud estándar (LE) y registrado su peso

Canthigaster rostrata (Tetraodontiformes: Tetraodontidae) is distributed in the Central Western Atlantic Ocean, from North Carolina to Trinidad, including Bermuda, Bahamas, the Caribbean Sea and the Gulf of Mexico. It occupies a variety of tropical water habitats such as coral reefs, sea grasses, soft and rocky bottoms. It is considered an abundant species in coral reefs (Vázquez-Yeomans *et al.* 2017; López-Ríos, 2021). It has mainly diurnal habits (Moura and Castro, 2002), feeding on small invertebrates such as polychaetes, as well as grasses, algae, some sponges, crustaceans and soft corals. Due to its trophic level, it can play an important role in some food chains, by regulating the amount of algae and invertebrates in a locality (Moura and Castro, 2002). It breeds year-round (Lyczkowski-Shultz, 2003) and has few predators. It is estimated that individuals of this species live up to 10 years, with the juvenile stages showing the highest mortality.

During the last 14 years, mass mortality events of this species have been reported throughout the Caribbean (Jordán-Garza *et al.*, 2009; Castillo and Pérez, 2014; Gutiérrez, 2014; El Isleño, 2017; Piedra, 2017; Piedra-Castro and Araya-Vargas, 2018) (Figure 1). Possible causes of mass mortality have been hypothesized, such as: ectoparasitic copepods infections (Kirtisinghe, 1934), accumulation of paralytic toxins by dinoflagellates (Ochoa *et al.*, 1997), disease outbreaks in populations of surgeonfish such as *Ctenochaetus striatus* (Stier *et al.*, 2013) and toxicosis (Work *et al.*, 2017). Vail and Sinclair-Taylor (2011) reported mass mortality of *C. bennetti* in Indonesia, associated with a schooling event. According to the authors, species within the *Canthigaster* genus typically occur in low population densities, so schooling was considered an atypical behavior.

During October 2020, a mass mortality event of *C. rostrata* was observed in a sandy beach area of the Gandoca-Manzanillo National Wildlife Refuge (Regama), Manzanillo sector, Costa Rica (9.635238° N and -82.653470° W). At that time, 183 dead individuals were found on 150 m² of beach, which represented a density of 1.22 ind/m². Since there were already reports of this phenomenon in the area (Gutiérrez 2014; Piedra-Castro and Araya-Vargas, 2018), the objective of this work was to report and explore possible causes for the phenomenon in the Regama.

During the 2020 event, collected individuals had their standard length (SL) and weight (W) measured in order to compare them with the values obtained by Piedra-Castro and Araya-Vargas (2018). The 2020 event consisted of individuals with an average SL of 40.59 ± 3.82 mm and

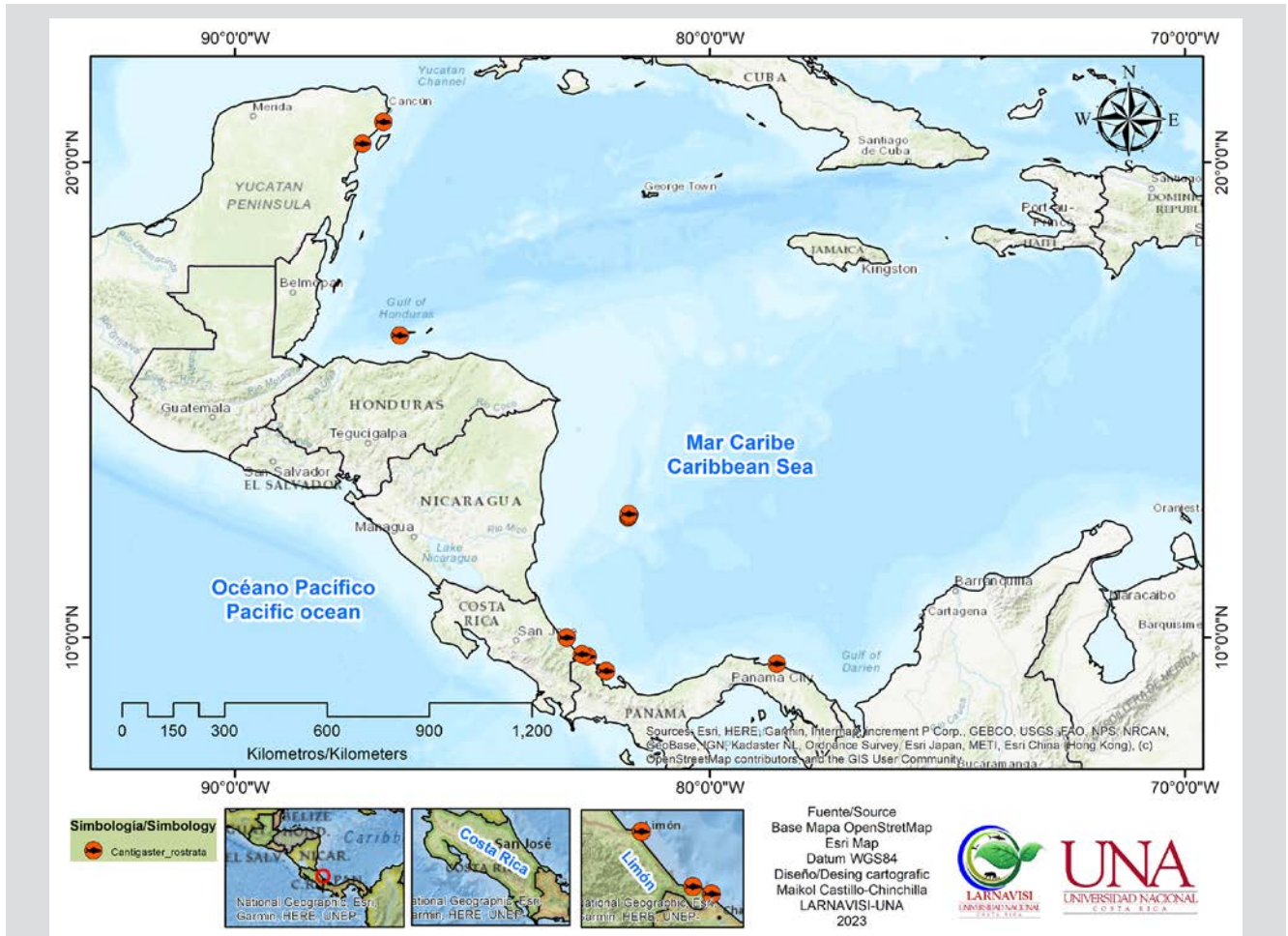


Figura 1. Localización de eventos de mortalidad masiva de *C. rostrata* registrados en el mar Caribe durante 2008, 2014, 2017 y 2020.

Figure 1. Location of mass mortality events of *C. rostrata* in the Caribbean sea during 2008, 2014, 2017 and 2020.

(W) para así compararlos con los valores obtenidos por Piedra-Castro y Araya-Vargas (2018). El evento de 2020 se compuso de individuos con LE promedio de $40,59 \pm 3,82$ mm y W de $0,91 \pm 0,27$ g, mientras que los colectados en 2017 presentaron LE de $36,73 \pm 4,72$ mm y W de $0,90 \pm 0,37$ g (Figura 2). La LE de los individuos de 2020 fue significativamente mayor a los de 2017 ($w = 4055,5$; $p < 0,05$), mientras que el peso no varió de forma significativa ($w = 7068,5$; $p > 0,05$).

Sikkel (1990) determinó que la SL para *C. rostrata* en una localidad de Panamá era de $54,1 \pm 10,6$ mm para machos y $44,6 \pm 4,2$ mm para hembras. El autor determinó que los machos alcanzan madurez sexual entre 46 y 71 mm de talla. Es así que al basarse en Sikkel (1990), se asume que los eventos de 2020 y 2017 en el Regama constaban de individuos sexualmente inmaduros, probablemente provenientes de una misma cohorte demográfica (dada la poca variación entre las longitudes y pesos), fenómeno también mencionado por Jordán-Garza *et al.* (2008).

W of 0.91 ± 0.27 g, while those collected in 2017 presented SL of 36.73 ± 4.72 mm. and W of 0.90 ± 0.37 g (Figure 2). The SL of the 2020 individuals was significantly higher than those of 2017 ($w = 4055.5$; $p < 0.05$), while the weight did not significantly change ($w = 7068.5$; $p > 0.05$).

Sikkel (1990) determined that the SL for *C. rostrata* in a locality in Panamá was 54.1 ± 10.6 mm for males and 44.6 ± 4.2 mm for females. The author determined that males reach sexual maturity between 46 and 71 mm in size. Thus, based on Sikkel (1990), it is assumed that both the 2020 and 2017 events in the Regama consisted of sexually immature individuals, probably from the same demographic cohort (given the little variation between lengths and weights), a phenomenon also mentioned by Jordán-Garza *et al.* (2008).

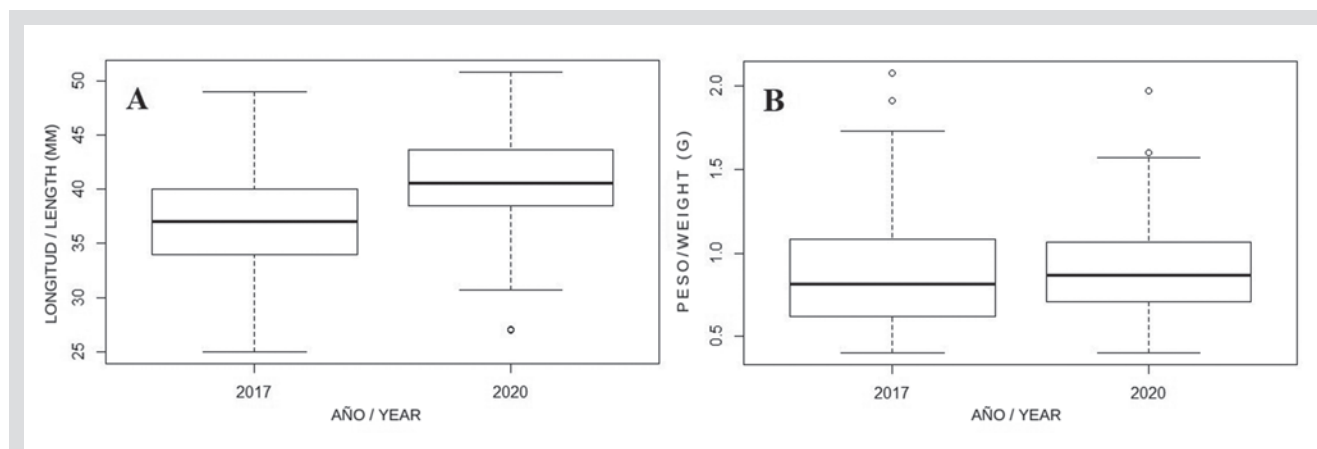


Figura 2. Longitud estándar (A) y peso (B) de los individuos de *C. rostrata* colectados durante los eventos de mortalidad masiva registrados en Regama en 2017 y 2020.

Figure 2. Standard length (A) and weight (B) of the *C. rostrata* individuals collected during the mass mortality events registered in Regama in 2017 and 2020.

Adicionalmente, se exploró la posible relación entre los eventos de mortalidad y la temperatura superficial del mar (TSM). Al momento de ocurrir los eventos de mortalidad de *C. rostrata* en Regama, la TSM promedio (Greenbelt, 2020) del área comprendida entre 9,52083° N, -83,1042° O y 10,3958° N, -81,9375° O fue de 29,17 °C (mayo 2014), 29,59 °C (abril-mayo 2017) y 30,34 °C (octubre 2020). Es así que se observa que los eventos de mortalidad que han sido publicados para Regama, ocurrieron durante períodos considerados cálidos en la costa Caribe sur de Costa Rica (Fig. 3).

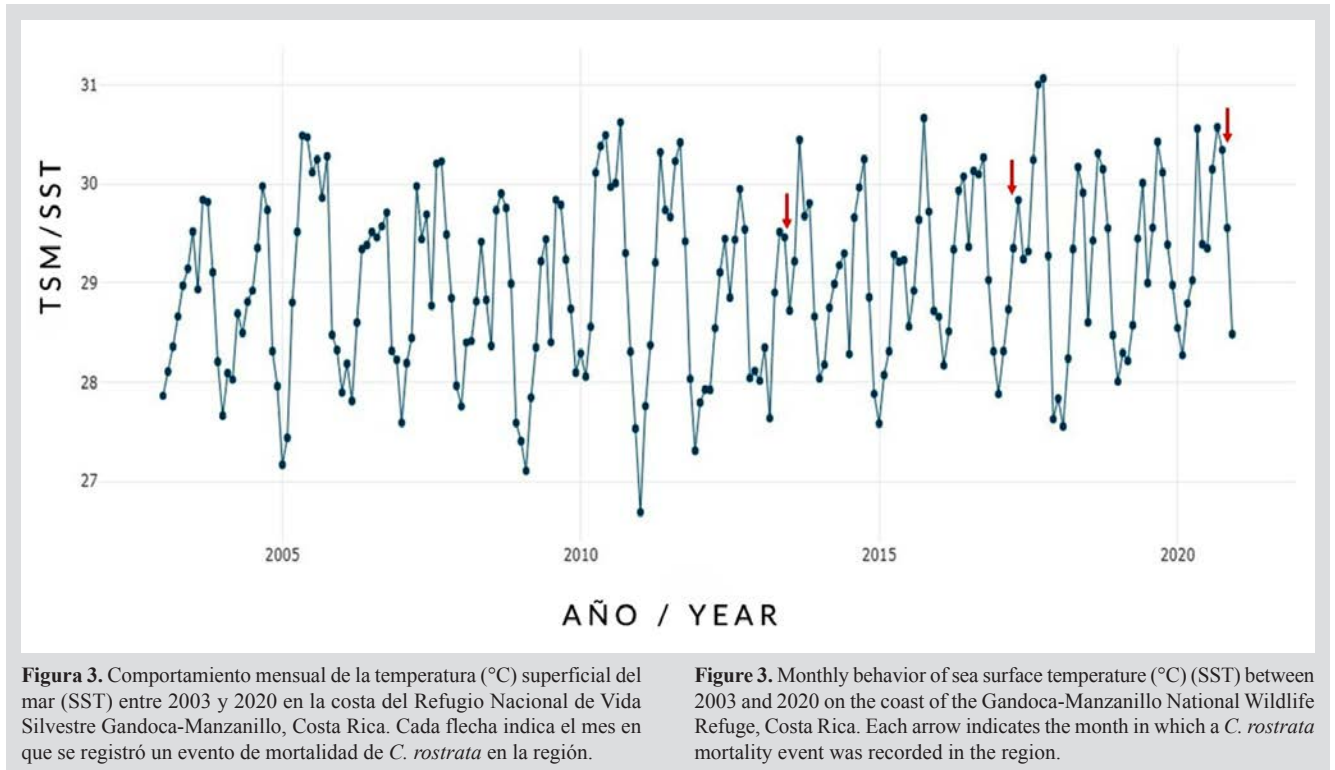
Aunque los eventos de mortalidad registrados en el Regama ocurrieron durante meses considerados cálidos, en esta etapa de estudio no es posible establecer una relación causa-efecto entre mortalidad y TSM, dados los pocos registros existentes. No obstante, se debe tener en cuenta que la TSM puede ser un facilitador de otros procesos ecológicos que, en conjunto, incidan sobre la mortalidad de esta especie. Por ejemplo, Genin *et al.* (2020) plantean que la duración de los eventos de calentamiento del mar, así como la separación entre eventos, pueden provocar la muerte generalizada de cientos de individuos de peces de diversas familias; mientras que Karniski (2020) señala que el aumento sostenido de la temperatura del mar es un elemento clave a tomar en cuenta para el monitoreo de los impactos sobre peces, comunidades arrecifales y pastos marinos.

En relación con lo anterior, se destaca la necesidad de establecer un seguimiento regional de diferentes variables ambientales las cuales puedan incidir sobre la biodiversidad de los ecosistemas marinos. Tal y como proponen Garrabou *et al.* (2019), la región tiene una necesidad de desarrollar y

The possible relationship between mortality events and sea surface temperature (SST) was explored additionally. At the time of obtaining the *C. rostrata* mortality records in the Regama, the average SST (Greenbelt, 2020) of the area between 9.52083° N; -83.1042° W and 10.3958° N; -81.9375° W, was: 29.17 °C (May 2014), 29.59 °C (April-May 2017) and 30.34 °C (October 2020). Thus, it is observed that published mortality events in the Regama occurred during considered warm periods on the South Caribbean coast of Costa Rica (Fig 3).

Although the mortality events reported in the Regama occurred during months considered warm, at this stage of the study it is not possible to establish a cause-effect relationship between mortality and SST, given the few existing records. However, it must be taken into account that SST can be a facilitator of other ecological processes, which together may affect the mortality of this species. Genin *et al.* (2020) stated that the duration of sea warming events, as well as the separation between events, can cause the widespread death of hundreds of fish from different families. Karniski (2020), on the other hand, points out that the sustained increase in sea temperature is a key element to take into account when monitoring impacts on fish, reef communities and seagrasses.

Regarding the after mentioned scenario, the need to establish regional monitoring of different environmental variables which may affect the biodiversity of marine ecosystems is highlighted. As proposed by Garrabou *et al.* (2019), the region has a need to develop and maintain collaborative databases, functioning as platforms for monitoring fish communities and their relationship with environmental changes.



mantener bases de datos de tipo colaborativo que funcionen como plataforma para el monitoreo de las comunidades de peces y su relación con cambios ambientales.

AGRADECIMIENTOS

A los miembros, asistentes y colaboradores del proyecto Larnavisi: Laboratorio de Recursos Naturales y Vida Silvestre código SIA 031-17, a la Escuela de Ciencias Biológicas y la Vicerrectoría de Investigación de la Universidad Nacional, Costa Rica y al Área de Conservación La Amistad-Caribe (ACLA-C, SINAC).

ACKNOWLEDGMENTS

To the members, assistants and collaborators of the project “Larnavisi: Natural Resources and Wildlife Laboratory” code SIA 031-17, to the School of Biological Sciences and the Research Vice-Rector of the National University, Costa Rica and to the La Amistad Caribe Conservation Area (ACLA-C, SINAC).

BIBLIOGRAFÍA / LITERATURE CITED

- Castillo, A. y E. Pérez. 2014. Aparecen muertos miles de peces de la especie, *Canthigaster rostrata*, en los archipiélagos del Caribe panameño. <http://gubiler.blogspot.com/2014/11/aparecen-muertos-miles-de-peces-uas.html> 14/09/2017.
- El Isleño. 2017. Investigan muerte masiva de peces en San Andrés. http://www.xn—elisleo-9za.com/index.php?option=com_content&view=article&id=13259:investigan-muerte-masiva-de-peces-en-varios-sectores-de-la-isla&catid=41:ambiental&Itemid=83 14/09/2017
- Garrabou, J., D. Gómez-Gras, J.-B. Ledoux, C. Linares, N. Bensoussan, P. López-Sendino, H. Bazairi, F. Espinosa, M. Ramdani, S. Grimes, M. Benabdi, J.B. Souissi, E. Soufi, F. Khamassi, R. Ghanem, O. Ocaña, A. Ramos-Esplà, A. Izquierdo, I. Anton, ...and J. Harmelin. 2019. Collaborative database to track mass mortality events in the Mediterranean Sea. *Front. Mar. Sci.*, 6: 707. <https://doi.org/10.3389/fmars.2019.00707>
- Genin, A., L. Levy, D.E. Raitsos and A. Diamant. 2020. Rapid onsets of warming events trigger mass mortality of coral reef fish. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, 117(41): 25378-25385. <https://doi.org/10.1073/pnas.2009748117>
- Greenbelt, M.D. 2020. Global change master directory (GCMD), ver. 9.1.5. Earth Science Data and Information System, Earth Science Projects Division, Goddard Space Flight Center (GSFC) National Aeronautics and Space Administration (NASA). <https://earthdata.nasa.gov/gcmd-forum> 9/24/2021

- Gutiérrez, T. 2014. Pescadores reportan miles de peces muertos en las playas del Caribe Sur. <https://archivo.crhoy.com/pescadores-reportan-miles-de-peces-muertos-en-las-playas-del-caribe-sur-v31718x/nacionales/29/01/2018>.
- Jordán-Garza, A.G., E.M. Díaz-Almeyda, R. Iglesias-Prieto, M.A. Maldonado and J. Ortega. 2009. Mass mortality of *Canthigaster rostrata* at the northeast coast of the Yucatan Peninsula. *Coral Reefs*, 28, 661. <https://doi.org/10.1007/>
- Karniski, C. 2020. Rates of marine warming onset affect reef fish mortality. *Commun. Biol.*, 3: 654 <https://doi.org/10.1038/s42003-020-01388-0>
- Kirtisinghe, P. 1934. Parasitic infection of porcupine fish. *Nature*, 133: 142. <https://doi.org/10.1038/133142a0>
- López-Ríos, H. 2021. Estructura y estado de conservación de la comunidad de peces en la zona arrecifal del Parque Nacional Cahuita, Costa Rica, para el planeamiento de acciones de manejo. Tesis M.Sc. Cien. Mar. Cost. Universidad Nacional. Costa Rica.
- Lyczkowski-Shultz, J. 2003. Preliminary guide to the identification of the early life history stages of tetraodontid fishes of the western central North Atlantic. NOAA Technical Memorandum NMFS-SEFSC-494, 9 p.
- Moura, R.L. and R.M.C. Castro. 2002. Revision of Atlantic sharpnose puffer fishes (Tetraodontiformes: Tetraodontidae: *Canthigaster*), with description of three new species. *Proc. Biol. Soc. Wash.*, 115(1): 32-50.
- Ochoa, J.L., A. Sánchez-Paz, A. Cruz-Villacorta, E. Núñez-Vázquez and A. Sierra-Beltrán. 1997. Toxic events in the northwest Pacific coastline of Mexico during 1992-1995: origin and impact. *Hydrobiologia*, 352(1-2): 195-200. <https://doi.org/10.1023/A:1003015103760>
- Piedra-Castro, L. 2017. Estrategia de manejo de recursos ecosistémicos marino-costeros en el Caribe Sur de Costa Rica, orientadas a la adaptación a la variabilidad climática de las comunidades costeras. Tesis Doct. Cien. Nat. Des. Instituto Tecnológico de Costa Rica, Cartago.
- Piedra-Castro, L. and A. Araya-Vargas. 2018. Mass mortality of *Canthigaster rostrata* (Tetraodontiformes: Tetraodontidae) on the southern Costa Rican Caribbean coast. *REVMAR*, 10(1): 31-37. <https://doi.org/10.15359/revmar.10-1.2>
- Sikkel, P. 1990. Social organization and spawning in the Atlantic sharpnose puffer, *Canthigaster rostrata* (Tetraodontidae). *Environ Biol Fishes.*, 27: 243-254. <https://doi.org/10.1007/BF00002743>
- Stier, A.C., J.A. Idjadi, S.W. Geange and J.S.S. White. 2013. High mortality in a surgeonfish following an exceptional settlement event. *Pac. Sci.*, 67(4): 533-538. <https://doi.org/10.2984/67.4.4>
- Vail, A.L. and T. Sinclair-Taylor. 2011. Mass schooling and mortality of *Canthigaster bennetti* in Sulawesi. *Coral Reefs*, 30: 251. <https://doi.org/10.1007/s00338-010-0706-2>
- Vázquez-Yeomans, L., E. Malca, E. Sosa-Cordero, L. Carrillo, C. González y M. J. González. 2017. Fomento de capacidades en AMP y conectividad en el Arrecife Mesoamericano. Ejercicios de conectividad (ECOME) en el SAM 2013-2016. Inf. Final Ecosur. Chetumal, Quintana Roo., México. 50 p.
- Work, T., P. Moeller, K. Beauchesne, J. Dagenais, R. Breeden, R. Rameyer and J. Winton. 2017. Pufferfish mortality associated with novel polar marine toxins in Hawaii. *Dis. Aquat. Org.*, 123(2): 87-99. <https://doi.org/10.3354/dao03096>

RECIBIDO / RECEIVED: 26/06/2022

ACEPTADO / ACCEPTED: 30/03/2023



NOTA / NOTE

Primer registro de arribo masivo de sargazo pelágico (*Sargassum* sp.) a la costa del Caribe Sur de Costa Rica durante el año 2022

First record of massive arrival of pelagic sargassum (*Sargassum* sp.) into Costa Rica's south Caribbean shore during 2022

Lilliana María Piedra Castro* y Marco Antonio Ramírez-Vargas

 0000-0003-4878-1531

 0000-0001-8502-982X

Laboratorio de Recursos Naturales y Vida Silvestre (Larnavisi). Escuela de Ciencias Biológicas. Universidad Nacional. Costa Rica.
lilliana.piedra.castro@una.ac.cr*, marco.ramirez.vargas@una.cr

* Autor de correspondencia / Corresponding author

RESUMEN

Al inicio de marzo de 2022 se dio un evento de llegada masiva de sargazo pelágico (*Sargassum* sp.) a diferentes playas del Caribe sur de Costa Rica. Aunque la presencia de esta alga parda no es rara en la costa Caribe del país, no se había registrado tal magnitud de material arribado. La localidad de Puerto Viejo fue la más afectada, llegando a acumularse hasta 676,34 m³ de material (384,91 m³ húmedo y 291,43 m³ seco) en 100 m de playa. La llegada masiva de sargazo al Gran Caribe afecta ya la economía local de diferentes comunidades costeras en países como México. En Costa Rica el arribo masivo de sargazo es un evento reciente, pero que, de mantenerse, afectará ambiental y socioeconómicamente la costa caribe del país. Es necesario la articulación de instituciones y sociedad civil para el monitoreo y la alerta temprana de futuros eventos.

PALABRAS CLAVE: Puerto Viejo, Cahuita, macroalga, corrientes marinas, eutrofización.

ABSTRACT

On early March 2022 there was a massive pelagic sargassum (*Sargassum* sp.) arrival at different beaches in the southern Caribbean of Costa Rica. Although the presence of this brown algae is not rare on the Caribbean coast of the country, the magnitude of the accumulated material was never registered before. The Puerto Viejo beach was the most affected area, accumulating up to 676.34 m³ of wet and dry material (384.91 m³ and 291.43 m³ respectively) in 100 m of beach. The massive arrival of sargassum in the Greater Caribbean is already affecting the economy of different coastal communities in several countries such as Mexico. In Costa Rica, sargassum arrival is a recent event that would affect environmentally and socioeconomically its Caribbean Coast. The articulation of institutions and civil society is necessary to monitor and provide early warnings of future events.

KEY WORDS: Puerto Viejo, Cahuita, macroalgae, marine currents, eutrophication.

Sargazo es el nombre común que recibe un grupo de macroalgas holoplanctónicas del género *Sargassum* (clase Phaeophyceae, orden Fucales). Este género se compone por más de 300 especies (Guiry y Guiry, 2023), de las cuales solamente dos, *S. fluitans* y *S. natans*, son pelágicas (Desrochers *et al.*, 2020). Ambas especies se caracterizan por llevar a cabo todo su ciclo de vida flotando en el mar. Se reproducen de forma vegetativa a través de fragmentación, formando grandes conglomerados (masas) que se mueven a través de corrientes marinas y vientos superficiales.

Tanto *S. fluitans* como *S. natans* se distribuyen principalmente en el golfo de México y el Atlántico noroccidental conocido como el “mar de los sargazos” (Trinanes *et al.*, 2021). Dicha región está limitada por las corrientes Noratlántica, Canaria y Noratlántica Ecuatorial (NOAA, 2021). Ahí, el sargazo crece de manera natural, formando enormes extensiones. Un sinnúmero de especies, algunas incluso amenazadas y de valor comercial, dependen de estas masas de sargazo para sobrevivir, incluyendo peces, invertebrados, aves y tortugas marinas.

Desde 2011 un gran volumen de sargazo ha llegado de forma recurrente a las costas del Caribe, África Occidental y el nororiente de Brasil (Suárez y Martínez-Daranas 2018) En ese momento se determinó que las masas de sargazo provenían de un área mar afuera al norte de la desembocadura del río Amazonas (Gower *et al.*, 2013). Se asoció esa arribada masiva con un pico de clorofila α , indicador de productividad primaria, originado en la desembocadura del Amazonas, asociado con el aumento de la actividad agrícola y deforestación que se dio en dicha cuenca durante 2009 (Gower *et al.*, 2013).

Los arribazones de sargazo a las costas tienen efectos negativos, con implicaciones para las comunidades humanas y biológicas asentadas en estas regiones. Al descomponerse, el sargazo libera gases tóxicos como amonio y ácido sulfhídrico (Resiere *et al.*, 2018; Semarnat, 2021), que pueden causar lesiones pulmonares, nerviosas y cardiovasculares. La descomposición produce también malos olores y atracción de insectos, generando un impacto estético sobre las playas, afectando la actividad turística (Hu *et al.*, 2016). También, las manchas de sargazo absorben luz solar, aumentando la temperatura de los cuerpos de agua, incidiendo directamente sobre los arrecifes coralinos y los pastos marinos (van Tussenbroek *et al.*, 2017).

Entre 5 y 7 de marzo de 2022 ocurrió una arribada masiva de sargazo (*Sargassum* sp.) en gran parte de la costa caribe sur de Costa Rica. La alerta de arribada provino especialmente por parte de grupos de pescadores locales

Sargassum is the common name given to a group of holoplanktonic macro algae of the *Sargassum* genus (class Phaeophyceae, order Fucales). The genus is made up of more than 300 species (Guiry and Guiry, 2023), of which only 2, *S. fluitans* and *S. natans*, are pelagic (Desrochers *et al.*, 2020). Both species are characterized by carrying out their entire life cycle floating in the sea. They reproduce vegetative through fragmentation, forming large conglomerates (masses) that move through ocean currents and surface winds.

Both *S. fluitans* and *S. natans* are distributed mainly in the Gulf of Mexico and the western North Atlantic sea, known as the “Sargasso Sea” (Trinanes *et al.*, 2021). This region is bounded by the North Atlantic, Canary, and North Atlantic Equatorial Currents (NOAA, 2021). Here, the sargassum grows naturally, forming wide extensions. Countless species, many even threatened and of commercial value, depend on these sargassum masses to survive (for example fish, invertebrates, birds and sea turtles).

Since 2001 a great volume of pelagic sargassum has arrived frequently to the Caribbean coast, West Africa and Northeast Brazil (Suárez and Martínez-Daranas, 2018). At that time, it was demonstrated that the sargassum masses came from an oversea area north of the Amazon River basin drainage (Gower *et al.*, 2013). This massive arrival was associated with a chlorophyll α peak, an indicator of primary productivity, originating at the drainage of the Amazon basin, associated with the increase in agricultural activity and deforestation that occurred in the region during 2009 (Gower *et al.*, 2013).

The massive arrival of sargassum on the coast has negative effects, with implications to the biological and human communities associated to these regions. When decomposing, sargassum releases toxic gases such as ammonium and hydrogen sulfide (Resiere *et al.*, 2018; SEMARNAT, 2021) that can cause lung, nerve and cardiovascular damage. On the other hand, decomposing masses of this algae produce bad odors and attract insects, which generates an aesthetic impact on the coasts, affecting tourist activity (Hu *et al.*, 2016). Also, sargassum patches absorb sunlight, blocking light entry into the water, increasing its temperature, having direct negative effect on coral reefs and seagrasses (van Tussenbroek *et al.*, 2017).

Between march the 5th and the 7th, 2022, a massive pelagic sargassum arrival occurred, taking place into the Caribbean coast of Costa Rica. The alert of the arrival came from local fishermen and tour operators using the “WhatsApp” application. Additionally, officials from the La Amistad-

y touroperadores a través de la aplicación “WhatsApp”. Adicionalmente, funcionarios del Área de Conservación La Amistad-Caribe (ACLAC) del Sistema Nacional de Áreas de Conservación (SINAC) confirmaron la ocurrencia del fenómeno vía telefónica. Aunque la presencia de esta alga parda no es rara en la costa caribe del país, no se había nunca registrado tal magnitud de material arribado, convirtiéndose esto en un evento único hasta el momento. Por ello, el objetivo de este manuscrito es registrar la primera arribada masiva de sargazo pelágico en el Caribe sur de Costa Rica.

El 9 de marzo se realizó un recorrido por las playas conocidas como Negra, Parquecito / Pescadores (ambas en Puerto Viejo), Cocles, Punta Uva y Puerto Vargas (Cahuita National Park) de la provincia de Limón, Costa Rica (Fig. 1). Cuando se divisaron masas de sargazo, se implementó un transecto de 100 m, dividido en sub-segmentos de 10 m para determinar el volumen de material acumulado. En cada subsegmento se determinó el ancho (metros) de la mancha de sargazo. Seguidamente, se tomó el centro del segmento y se determinó la profundidad de la acumulación de sargazo. Posteriormente se estimó el volumen (metros cúbicos) de sargazo acumulado en cada segmento, mediante la fórmula de cálculo de volumen de una figura regular: $volumen = (largo \times ancho \times profundidad \text{ de la acumulación de sargazo})$.

Caribe Conservation Area (ACLAC) of the National System of Conservation Areas (SINAC), confirmed the occurrence of the phenomenon, through phone calls. Although the presence of this brown algae is not rare on the Caribbean coast of the country, such a magnitude of material arrived had never been recorded, making this a unique event so far. Therefore, the objective of this manuscript is to report the first mass arrival of pelagic sargassum in the South Caribbean of Costa Rica.

On March 9th, the researchers walked through the Negra, Parquecito / Pescadores (both in Puerto Viejo), Cocles, Punta Uva and Puerto Vargas (Cahuita National Park) beaches, all in the province of Limón, Costa Rica (Fig. 1). When sargassum masses were sighted, a 100 m transect was implemented, divided into 10 m sub-segments to determine the volume of accumulated material. In each sub-segment of the transect, the width (meters) of the sargassum patch was determined. Next, the depth of each central sub-segment was measured. Subsequently, the volume (cubic meters) of sargassum accumulated in each segment was estimated, using the volume calculation formula for a regular figure: $volume = (length \times width \times depth \text{ of sargassum accumulation})$.

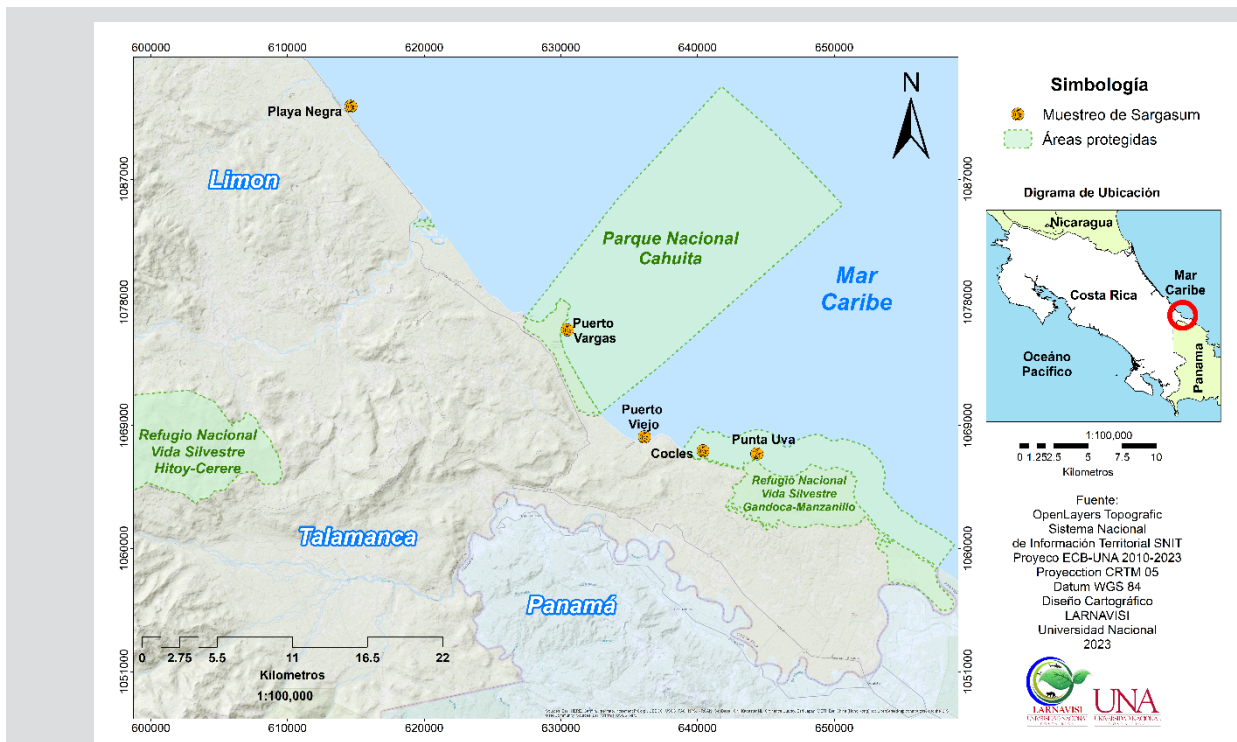


Figura 1. Ubicación de las playas muestreadas el día 9 de marzo del 2022 en donde se registró la llegada masiva de sargazo pelágico.

Figure 1. Sampled beaches on March 9, 2022 where massive arrival of pelagic sargassum was reported.

Cabe destacar que esta forma de medición posiblemente podría sobreestimar o subestimar el volumen total de la masa de sargazo, debido a que los volúmenes se acumulan de forma diferencial según la estructura de la playa. Según el Centro de Investigación en Ciencias del Mar y Limnología de la Universidad de Costa Rica (UCR), el arribo de sargazo pelágico consistió de dos especies: *Sargassum natans* I y VIII y *Sargassum fluitans* III (CIMAR, 2022). La playa Parquecito / Pescadores fue donde se encontró una importante acumulación de sargazo (hasta 75 cm de profundidad) (Fig.2), consistente de un volumen estimado de 676,34 m³ en 100 m de playa muestreado. De ese total, 384,91 m³ correspondían a material húmedo y 291,43 m³ a material seco.

It should be noted that this form of measurement could possibly overestimate or underestimate the total volume of the sargassum mass, since volumes accumulate differently depending on the beach structure. According to the Center for Research in Marine Sciences and Limnology (CIMAR) of the University of Costa Rica (UCR), the arrival of pelagic sargassum consisted of two species: *Sargassum natans* I and VIII and *Sargassum fluitans* III (CIMAR, 2022). The Parquecito / Pescadores beach is where an important accumulation of sargassum was found (up to 75 cm deep) (Fig.2), consisting of an estimated volume of 676.34 m³ in 100 m of sampled beach. Of this total, 384.91 m³ corresponded to wet material and 291.43 m³ to dry material.



Figura 2. Acumulación de sargazo pelágico en playa Parquecito / Pescadores, Limón, durante marzo de 2022.

Figure 2. Pelagic sargassum accumulation in Parquecito / Pescadores beach, Limón, on March 2022.

En las playas Negra, Cocles (Puerto Viejo) y Punta Uva se encontraron parches de baja densidad, con apenas pequeños grupos de sargazo dispersos sobre la arena. En el caso del Parque Nacional Cahuita, se evidenció un parche difuso de 500 m de largo por 2 m de ancho, pero de muy baja densidad y cuya profundidad no superó 7 cm en promedio. Adicional al muestreo de playa, se realizaron observaciones a nivel de superficie del mar, a bordo de una lancha. En el recorrido comprendido entre Playa Negra y Cocles, se divisaron ocho cúmulos de baja densidad de sargazo (20 m hasta 1 km largo y 1 a 50 m ancho) formando estelas transportadas por corrientes internas.

Low-density patches were found on Negra, Cocles (Puerto Viejo) and Punta Uva beaches, with only small groups of sargassum scattered on the sand. In the case of the Cahuita National Park, a diffuse - 500 m long - 2 m wide- patch was evidenced, being of very low density, not exceeding 7 cm on average. In addition to beach sampling, observations were made at sea surface level, on a boat. In the route between Playa Negra and Cocles, eight low-density of sargassum cumulus (20 m to 1 km long and 1 m to 50 m wide) were seen forming trails carried by internal currents.

La llegada masiva de sargazo pelágico a las costas caribeñas de Costa Rica es un evento que se esperaba ocurriera desde 2011, cuando empezó a suceder en otras localidades del Gran Caribe. No obstante, no fue hasta inicios de 2022 que se observó por primera vez. El fenómeno puede estar relacionada con los cambios en la temperatura del océano debido al cambio climático y la consecuente alteración de las corrientes marinas, así como con el incremento de nutrientes y contaminantes provenientes de tierra firme e incluso el polvo rico en hierro proveniente del nororiente de África (Bamba *et al.*, 2016).

La arribada masiva de sargazo pelágico genera impactos negativos directos sobre diferentes actividades socioeconómicas de las zonas costeras. Por ejemplo, en Quintana Roo (México), se estimó que la presencia de sargazo entre 2016 y 2019 generó una disminución aproximada de 11,6 % en el producto interno bruto local, principalmente por impacto sobre la actividad turística (Schling *et al.*, 2022). Para el caso de Puerto Viejo y Cocles, aunque no se realizó un levantamiento formal de testimonios, al momento de realizar la inspección varios pobladores indicaron que durante los días de mayor arribo de sargazo no pudieron mover sus lanchas para ir a pescar, a la vez que comentan que muchos turistas se trasladaron a otras playas. Esta hace evidente que el arribo de sargazo tuvo incidencia directa en la economía local durante los días del evento.

Aunque la posibilidad de la llegada de sargazo estaba presente, en general en Costa Rica no se había visto como un tema prioritario de acción. Es necesario seguir el ejemplo de otros países del Gran Caribe que han sido severamente afectados, para así abordar el fenómeno de arribazón de sargazo con la seriedad del caso. Se exhorta a la implementación de una estrategia a nivel nacional para el manejo del sargazo, con especial énfasis en la alerta temprana y la vigilancia ciudadana.

AGRADECIMIENTOS

A Maikol Castillo del Laboratorio de Recursos Naturales y Vida Silvestre (Larnavisi) de la Universidad Nacional por su apoyo en la elaboración del mapa. Al Área de Conservación La Amistad Caribe de Sistema Nacional de Áreas de Conservación por el soporte y logística durante el muestreo. A los pobladores de las comunidades costeras por sus testimonios.

The massive arrival of pelagic sargassum to the Caribbean coasts of Costa Rica is an event that was expected to occur since 2011, when it began to occur in other locations in the Greater Caribbean. However, it was not until the beginning of 2022 that a massive arrival was observed for the first time. The phenomenon may be related to changes in ocean temperature due to climate change and the consequent change in marine currents, as well as the increase in nutrients and pollutants from the mainland and even iron-rich dust from Northwest Africa (Bamba *et al.*, 2016).

The massive arrival of pelagic sargassum generates direct negative impacts on different socio-economic activities in coastal areas. For example, on the Quintana Roo (Mexico) coast it was estimated that the presence of sargassum, between 2016 and 2019, generated an approximate decrease of 11.6 % in the gross local product, mainly due on tourism activity impact (Schling *et al.*, 2022). In the case of Puerto Viejo and Cocles, although a formal survey of testimonies was not carried out, at the time of this inspection several residents indicated that during the days of greatest arrival of sargassum, could not take out their boats to go fishing and that they noted how tourists moved to other beaches. This situation made evident that the arrival of sargassum had a direct impact on the local economy during the event.

Although the possibility of mass sargassum arrival was present, Costa Rica did not set this situation as a priority. It is necessary to follow the example of other countries of the Greater Caribbean that have been severely affected, in order to address the phenomenon of arrival of sargassum with the seriousness of the case. The implementation of a national strategy for the management of sargassum is encouraged, with special emphasis on early warning and citizen surveillance.

ACKNOWLEDGMENTS.

To Maikol Castillo from the Natural Resources and Wildlife Laboratory (LARNAVISI) of the National University for his support in preparing the map. To the La Amistad Caribe Conservation Area of the National System of Conservation Areas for the support and logistics during field inspection. To the inhabitants of the coastal communities for their testimonies.

BIBLIOGRAFÍA / LITERATURE CITED

- Bamba, A., S.A. Grass-Sessay, A. Fontaine, F. Fardin, J. Franks, J. and A. Vanzella. 2016. Paper on the *Sargassum* seaweed invasion of West African and Caribbean coasts UNEA-2 Side Event. Paper presented at the 2nd Session of the United Nations Environment Assembly, Nairobi.
- CIMAR (Centro de Investigación en Ciencias del Mar y Limnología). 2022. Confirman la llegada de dos especies de sargazo a las costas del Caribe costarricense. <https://www.ucr.ac.cr/noticias/2022/3/22/confirman-la-llegada-de-dos-especies-de-sargazo-a-las-costas-del-caribe-costarricense/pdf.html?empotrar=true&ruta=https%3A%2F%2Fwww.ucr.ac.cr%2Fnoticias%2F2022%2F3%2F22%2Fconfirman-la-llegada-de-dos-especies-de-sargazo-a-las-costas-del-caribe-costarricense>
- Desrochers, A., S-A. Cox, H.A. Oxenford and B. van Tussenbroek. 2020. *Sargassum* uses guide: a resource for Caribbean researchers, entrepreneurs and policy makers. Informe final. Food and Agriculture Organization (FAO). Bridgetown. 172 p.
- Gower, J., E. Young and S. King. 2013. Satellite images suggest a new *Sargassum* source region in 2011. *Rem. Sens. Lett.*, 4(8): 764-773. <http://doi.org/10.1080/2150704X.2013.796433>
- Guiry, M.D. and Guiry, G.M. 2023. AlgaeBase. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. <https://www.algaebase.org>.
- Hu, C., B. Murch, B.B. Barnes, M. Wang, J.P. Maréchal, J. Franks, D. Johnson, B.E. Lapointe, D. Goodwin, J. Schell and A. Siuda. 2016. *Sargassum* watch warns of incoming seaweed. *Eos*, 97: 10-15. <http://doi.org/10.1029/2016EO058355>
- NOAA. 2021. What is the sargasso sea? National Ocean Service website. <https://oceanservice.noaa.gov/facts/sargassosea.html>. 1/04/21
- Resiere, D., R. Valentino, R. Nevieri, R. Bandeen, P. Gueye, J. Florentin, A. Cabié, T. Lebrun, B. Mégarbane, G. Guerrier and H. Mhdaoui. 2018. *Sargassum* seaweed on Caribbean islands: an international public health concern. *The Lancet*, 392: 2691.
- Schling, M., R. Guerrero, N. Compeán, A. Bailey, A. Katie, A. y M. Ruckelshaus. 2022. El impacto económico del sargazo: Evidencia de la costa mexicana. Banco Interam. Desarr. Div. Medio Amb., Desarr. Rur. Admin. Riesg. Desast. Washington, D.C, 56 p.
- Semarnat (Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales). 2021. Lineamientos técnicos y de gestión para la atención de la contingencia ocasionada por sargazo en el Caribe mexicano y el Golfo de México. Gobierno de México. Ciudad de México. 41 p.
- Suárez, A.M. y B. Martínez-Daranas. 2018. La problemática del sargazo en el Caribe. En: Hernández-Zanuy, A. C. (Ed.). Adaptación basada en ecosistemas: alternativa para la gestión sostenible de los recursos marinos y costeros del Caribe. Red CYTED 410RT0396. Inst. Oceanología, La Habana. 171 p.
- Trinanes, J., N.F. Putman, G. Goni, C. Hu and M. Wang. 2021. Monitoring pelagic *Sargassum* inundation potential for coastal communities. *J. Oper. Ocean*, 16 (1): 48-59 <http://doi.org/10.1080/1755876X.2021.1902682>
- van Tussenbroek, B., H. Hernández-Arana, R. Rodríguez-Martínez, J. Espinoza-Avalos, H. Canizales-Flores, C. González-Godoy and L. Collado-Vides. 2017. Sever impact of brown tides caused by *Sargassum* spp. on near shore Caribbean seagrass communities. *Mar. Pollut. Bull.*, 122: 272-281. <http://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2017.06.057>

RECIBIDO / RECEIVED: 31/03/2022





ACEPTADO / ACCEPTED: 20/08/2023






NOTA / NOTE

Confirmación de la presencia y distribución latitudinal de *Echinorhinus cookei* en la zona costera del Pacífico Oriental Tropical

Confirmation of the presence and latitudinal distribution of *Echinorhinus cookei* in the coastal zone of the Tropical Eastern Pacific

Andrés F. Navia^{1*}, Alexander Tobón-López¹, Carlos E. Segura¹, Diego F. Córdoba²,
 0000-0002-6758-7729  0009-0001-3956-2145  0009-0005-1376-0484  0000-0002-7817-9632

Diego F. Amariles^{1,3}, Julián A. Caicedo³ y Paola A. Mejía-Falla^{1,3}
 0000-0003-2220-6969  0000-0002-1206-594X  0000-0001-5700-2654

1. Fundación Colombiana para la Investigación y Conservación de Tiburones y Rayas, *SQUALUS*. Calle 10A No. 72-35, Cali, Colombia. anavia@squalus.org*
 2. Grupo de investigación en Ecología Animal, Universidad del Valle. Calle 13 # 100-00, Cali, Colombia.
 3. Wildlife Conservation Society, WCS Colombia. Av. 5N No. 22N-11, Cali, Colombia.
- * Autor de correspondencia / Corresponding author

RESUMEN

La distribución conocida del tiburón espinoso negro del Pacífico *Echinorhinus cookei* en el Pacífico Oriental se extiende desde Oregon (EE.UU.) hasta Costa Rica y desde Ecuador a Chile, con vacíos en las zonas costeras de Panamá y Colombia. El presente documento confirma la presencia de *E. cookei* en el Pacífico costero colombiano y sugiere que su distribución es continua a lo largo del rango latitudinal en el Pacífico Oriental.

PALABRAS CLAVE: pesca artesanal, captura incidental, Pacífico Oriental Tropical, tiburón espinoso

ABSTRACT

The known distribution of the Pacific black spiny shark *Echinorhinus cookei* in the Eastern Pacific extends from Oregon (USA) to Costa Rica and from Ecuador to Chile, with gaps in the coastal areas of Panama and Colombia. This document confirms the presence of *E. cookei* in the Pacific coastal area of Colombia and suggest that its distribution is continuous throughout the latitudinal range in the Eastern Pacific.

KEYWORDS: artisanal fishery, bycatch, Eastern Tropical Pacific, prickly shark

El tiburón negro espinoso *Echinorhinus cookei*, perteneciente a la familia Echinorhinidae, se distribuye ampliamente en los mares templados y tropicales del mundo, siendo registrado en numerosos países del continente americano, tanto en el Caribe como en el Pacífico (Chirichigno, 1963; Flores y Rojas, 1979; Bearéz, 1996; Robertson y Allen, 2002, 2015; Rojas *et al.*, 2006; Mejía-Falla *et al.*, 2007; Ruiz-Campos *et al.*, 2010). La especie se considera marina, pelágica, de hábitos costeros y con distribución conocida desde aguas someras hasta 320 m (Rojas *et al.*, 2006; Ruiz-Campos *et al.*, 2010; Cortés *et al.*, 2012). *Echinorhinus cookei* puede alcanzar los 400 cm LT, su reproducción es de tipo vivípara aplacentaria y se presume se alimenta de una variedad de peces, otros tiburones, pulpos y calamares (Cox y Francis, 1997; Brito, 2004).

En el Pacífico Oriental, desde Oregon hasta el sur de México esta especie cuenta con pocos registros, incluido el Golfo de California, El Salvador y Costa Rica (Hubbs y Clark, 1945; Collyer, 1953; Ebert, 2003; Rojas *et al.*, 2006; Ruiz-Campos *et al.*, 2010). En Sur América se conocen registros en las Islas Galápagos, Ecuador, Perú y Chile (Chirichigno, 1963; Pequeño, 1989; Bearéz, 1996; Brito, 2004) con presencia fragmentada a lo largo del gradiente de distribución conocido, y un reporte sin confirmar en Panamá (Robertson y Allen, 2002, 2015). En el Pacífico colombiano fue considerada como una especie de distribución potencial (Mejía-Falla *et al.*, 2007; Mejía-Falla y Navia, 2019) pese a contar con registros bibliográficos para la Isla oceánica de Malpelo (Rubio, 1988), pero hasta la fecha no se contaba con ejemplares para corroborar su identidad taxonómica.

Desde 2017 se venía registrando en el sistema nacional de estadísticas pesqueras de Colombia (SEPEC), y en localidades como Bahía Solano, Juradó, Tumaco y Buenaventura, el desembarco de una especie de tiburón con nombre común “tollo aguado”, asociada a faenas de pesca artesanal y cuyos volúmenes fueron muy bajos. En las pesquerías del Pacífico colombiano este nombre común ha sido asignado tradicionalmente a *Prionace glauca*, una especie muy rara en la zona y cuyas capturas se restringen casi que exclusivamente a la zona oceánica y a pesquerías industriales (Mejía-Falla *et al.*, 2017; Duarte *et al.*, 2019). Dado que las capturas del denominado tolo aguado se concentraron en pesquerías artesanales, se hizo evidente que se estaba registrando con dicho nombre común a otra especie. El 10 de marzo de 2021 durante una faena de pesca artesanal en Nuquí, Chocó (5° 44' 14.0" N, 77° 16' 36.5" W) aproximadamente a 2 km de la costa y realizada con espinel se capturó un espécimen macho de 88 cm LT, 8 kg de peso (Tabla 1) a una profundidad

The prickly shark *Echinorhinus cookei*, belonging to the Echinorhinidae family, is widely distributed in the temperate and tropical seas of the world, being registered in numerous countries of the American continent, both in the Caribbean and in the Pacific (Chirichigno, 1963; Flores and Rojas, 1979; Bearéz, 1996; Robertson and Allen, 2002, 2015; Rojas *et al.*, 2006; Mejía-Falla *et al.*, 2007; Ruiz-Campos *et al.*, 2010). The species is considered marine and pelagic, with coastal habits and a known distribution from shallow waters to 320 m depth (Rojas *et al.*, 2006; Ruiz-Campos *et al.*, 2010; Cortés *et al.*, 2012). *Echinorhinus cookei* can reach 400 cm in total length (TL), its reproduction is of the aplacental viviparous type, and it is presumed that it feeds on a variety of fish, other sharks, octopuses, and squids (Cox and Francis, 1997; Brito, 2004).

This species has few records in the Eastern Pacific, from Oregon to southern Mexico, including the Gulf of California, El Salvador, and Costa Rica (Hubbs and Clark, 1945; Collyer, 1953; Ebert, 2003; Rojas *et al.*, 2006; Ruiz-Campos *et al.*, 2010). In South America, records are known from the Galapagos Islands, Ecuador, Peru, and Chile (Chirichigno, 1963; Pequeño, 1989; Bearéz, 1996; Brito, 2004) with fragmented presence along the known distribution gradient and an unconfirmed report in Panama (Robertson and Allen, 2002, 2015). In the Colombian Pacific, it was considered a potential distribution species (Mejía-Falla *et al.*, 2007; Mejía-Falla and Navia, 2019) despite having bibliographic records for the oceanic island of Malpelo (Rubio, 1988). However, to date, no specimens were available to corroborate its taxonomic identity.

Since 2017, the Colombian national fisheries statistics system (SEPEC, for its acronym in Spanish) has been registering in localities such as Bahía Solano, Juradó, Tumaco, and Buenaventura, the landing of a shark species with the common name “tollo aguado” associated with artisanal fishing tasks and whose volumes were very low. In Colombian Pacific fisheries, this common name has traditionally been assigned to *Prionace glauca*, a very rare species in the area whose catches are restricted almost exclusively to the oceanic area and industrial fisheries (Mejía-Falla *et al.*, 2017; Duarte *et al.*, 2019). Since the so-called “tollo aguado” catches were concentrated in artisanal fisheries, it became evident that another species was being recorded under that common name. On March 10, 2021, during an artisanal fishing operation in Nuquí, Chocó (5°44'14.0"N, 77°16'36.5"W) at approximately 2 km from the coast and captured with a long line, a male specimen of 88 cm TL weighing 8 kg

cercana a los 100 m. Las características morfológicas externas del individuo fueron verificadas y se corroboró su identificación como un ejemplar de *Echinorhinus cookei* (Figura 1B, C, Tabla 1). Este individuo (ejemplar 1) correspondió a un macho inmaduro (clasper no calcificado, de 2 cm longitud). En esta zona, la especie es usada para carnada y rara vez para consumo local. Posteriormente, el 17 de noviembre de 2022 fue capturado otro individuo de “tollo aguado” (ejemplar 2) en una faena de pesca artesanal de espinel a aproximadamente 150 m de profundidad. Esta captura se realizó en las inmediaciones de la comunidad de Charambirá, Litoral del San Juan, Chocó (4° 14' 08,5" N, 77° 35' 59,8" W) a unos 8 km de la costa. Este ejemplar correspondió a una hembra inmadura de 102 cm de longitud total y 5.4 kg de peso (Figura 1D-F, Tabla 1). Adicionalmente, y a partir de fotografías, se pudo establecer que en 2017 se registró la captura de un ejemplar de esta especie en inmediaciones del Golfo de Tribugá, sector norte del Chocó, y en una faena de pesca artesanal denominada pesca de viento y marea (Figura 1A). Con base en estos ejemplares y sus características se estableció que el denominado “tollo aguado” capturado en las pesquerías artesanales corresponde a la especie *E. cookei*.

(Table 1) was captured at a depth close to 100 m. The external morphological characteristics of the individual were verified, and its identification as an *Echinorhinus cookei* specimen was confirmed (Figure 1B, C, Table 1). This individual (specimen 1) corresponds to an immature male (non-calcified clasper, 2 cm long). In this area, the species is used for bait and rarely for local consumption. Subsequently, on November 17, 2022, another “tollo aguado” individual (specimen 2) was captured in an artisanal long-line fishing operation at approximately 150 m depth. This capture was made in the vicinity of the community of Charambirá, Litoral del San Juan, Chocó (4° 14' 08.5" N, 77° 35' 59.8" W), about 8 km from the coast. This specimen corresponded to an immature female with a total length of 102 cm and a weight of 5.4 kg (Figure 1D-F, Table 1). Additionally, and based on photographs, it was possible to establish that in 2017, the capture of a specimen of this species was recorded in the vicinity of the Gulf of Tribugá, northern Chocó, and also in an artisanal fishing operation called “wind and tide” fishing (Figure 1A). Based on these specimens and their characteristics, it was established that the so-called “tollo aguado” caught in artisanal fisheries corresponds to the species *E. cookei*.

Tabla 1. Medidas de los ejemplares de *Echinorhinus cookei* capturados y su relación (en porcentaje) de la longitud total (LT).

Table 1. Measurements of the captured *Echinorhinus cookei* specimens and their relation (in percentage) to the total length (TL).

Mediciones / Measurement	Individuo 1 / Specimen 1		Individuo 2 / Specimen 2	
	Valor / Value (cm)	LT / TL (%)	Valor / Value (cm)	LT / TL (%)
Longitud total / Total length	88.0	-	102	
Longitud estandar / Standard length	56.5	64.2	88	86.2
Longitud preoral / Preoral length	6.7	7.6	9.0	8.8
Longitud preorbital / Preorbital length	7.7	8.8	7.0	6.8
Longitud aletas pectorales / Pectoral fins length	23.8	27.0	27.0	26.4
Longitud de la primera aleta dorsal / Length to the first dorsal fin	43.0	48.9	60.0	58.8
Longitud de la segunda aleta dorsal / Length to the second dorsal fin	50.5	57.4	70.5	69.1
Longitud interdorsal / Inter dorsal length	2.8	3.2	5.5	5.3
Longitud a aletas pelvicas / Length to pelvic fins	44.5	50.6	50.0	49.0
Longitud internarinal / Internarial length	5.0	5.7	5.8	5.7
Alto del ojo / Eye height	1.0	1.1	2.0	1.9
Longitud del ojo / Eye length	3.0	3.4	2.5	2.4
Longitud a la primera hendidura branquial / Length to the first gill cleft	15.5	17.6	22.0	21.5
Ancho de la boca / Mouth width	11.0	12.5	12.5	12.2
Alto de la boca / Mouth height	3.5	4.0	4.5	4.1
Ancho de la narina / Nare width	1.3	1.5	1.3	1.2
Longitud interorbital / Interorbital length	7.7	8.8	11.9	11.6

Contrario a los desembarcos, obtenidos principalmente en el sur, las capturas verificables de esta especie (fotos o ejemplares) en el Pacífico colombiano se concentran en el departamento del Chocó, donde los registros en capturas se han producido en las localidades de Nuquí y Charambirá (este documento) y en Jurubirá (Fundación Malpelo, datos sin publicar). Esta especie no presenta mayor valor comercial, su consumo es muy ocasional y se utiliza con mayor frecuencia como carnada. Recientemente, y utilizando vehículos tripulados, se confirmó la presencia de *E. cookei* en la zona oceánica del Pacífico colombiano, específicamente en la isla Malpelo con una observación a 1 036 m de profundidad (Bessudo *et al.*, 2021).

Aunque los registros georeferenciados de la especie en el Pacífico Oriental Tropical (POT; Robertson y Allen, 2015) sugieren que la especie es rara y se distribuye de manera fraccionada (Figura 1G), la creciente información sobre su captura en la costa Pacífica de Colombia indica un posible sesgo en el conocimiento previo sobre la distribución y abundancia de esta especie (Figura 1H). Esto podría deberse a que la especie habita zonas muy profundas y las pesquerías artesanales que se sobreponen con su distribución natural no la capturan de manera regular, y cuando se capturan individuos de esta especie, son descartados al carecer de valor comercial. El presente registro complementa la información sobre la distribución latitudinal de la especie, en particular refuerza su distribución continua a lo largo de su rango latitudinal en el Pacífico Oriental y descarta una posible distribución antitropical (Figura 1H, tomada de Finucci, 2018). Esta nueva información sobre su distribución en el POT permitirá ajustar los valores de Extensión de la Ocurrencia y Área de Ocupación de la especie para futuras evaluaciones de categoría de amenaza según los criterios de IUCN, donde actualmente se encuentra categorizada como Datos Deficientes (Finucci, 2018).

AGRADECIMIENTOS

A los pescadores de Nuquí y Charambirá que acompañaron las faenas de pesca o y facilitaron el registro de los animales; a los respectivos consejos comunitarios de las comunidades indicadas (Los Riscuales y Acadesan, respectivamente). La faena de pesca en que fue capturado el ejemplar de Nuquí fue financiada a través del convenio 210 de 2020 entre la AUNAP y la Fundación SQUALUS. La faena de pesca en que fue capturado el ejemplar de Charambirá fue financiada por Andes Amazon Fund y Re:Wild, y en el marco del convenio entre Acadesan y WCS Colombia.

Contrary to the landings obtained mainly in the south, the verifiable catches of this species (photos or specimens) in the Colombian Pacific are concentrated in the department of Chocó, where records of catches have occurred in the towns of Nuquí and Charambirá (this document) and Jurubirá (Malpelo Foundation, unpublished data). This species does not have a higher commercial value, its consumption is very occasional, and it is used more frequently as bait. Recently, using human-crewed vehicles, the presence of *E. cookei* was confirmed in the Colombian Pacific Ocean area, specifically on Malpelo Island, with an observation at a depth of 1,036 m (Bessudo *et al.*, 2021).

Although the georeferenced records of the species in the Eastern Tropical Pacific (POT; Robertson and Allen, 2015) suggest that the species is rare and has a fractional distribution (Figure 1G), the increasing information about its capture in the Pacific coast of Colombia indicates a possible bias in previous knowledge about the distribution and abundance of this species (Figure 1H). This could be because the species inhabits very deep areas, and artisanal fisheries that overlap with its natural distribution do not catch it regularly. Moreover, when individuals of this species are caught, they are discarded as they lack commercial value. The current record complements the information on the latitudinal distribution of the species. It reinforces its continuous distribution throughout its latitudinal range in the Eastern Pacific and rules out a possible antitropical distribution (Figure 1H, taken from Finucci, 2018). This new information on its distribution in the POT will allow adjusting the values of the Extent of Occurrence and Area of Occupancy of the species for future evaluations of its threat category according to the IUCN criteria, where it is currently categorized as Data Deficient (Finucci, 2018).

ACKNOWLEDGEMENTS

To the fishers of Nuquí and Charambirá, who accompanied the fishing tasks and facilitated the registration of the animals. To the respective community councils of the communities of Los Riscuales (Nuquí) and Acadesan (Charambirá). The fishing task in which the Nuquí specimen was captured was financed through agreement 210 of 2020 between AUNAP and Fundación SQUALUS. The fishing task in which the Charambirá specimen was captured was financed by the Andes Amazon Fund and Re:Wild and within the framework of the agreement between Acadesan and WCS Colombia.

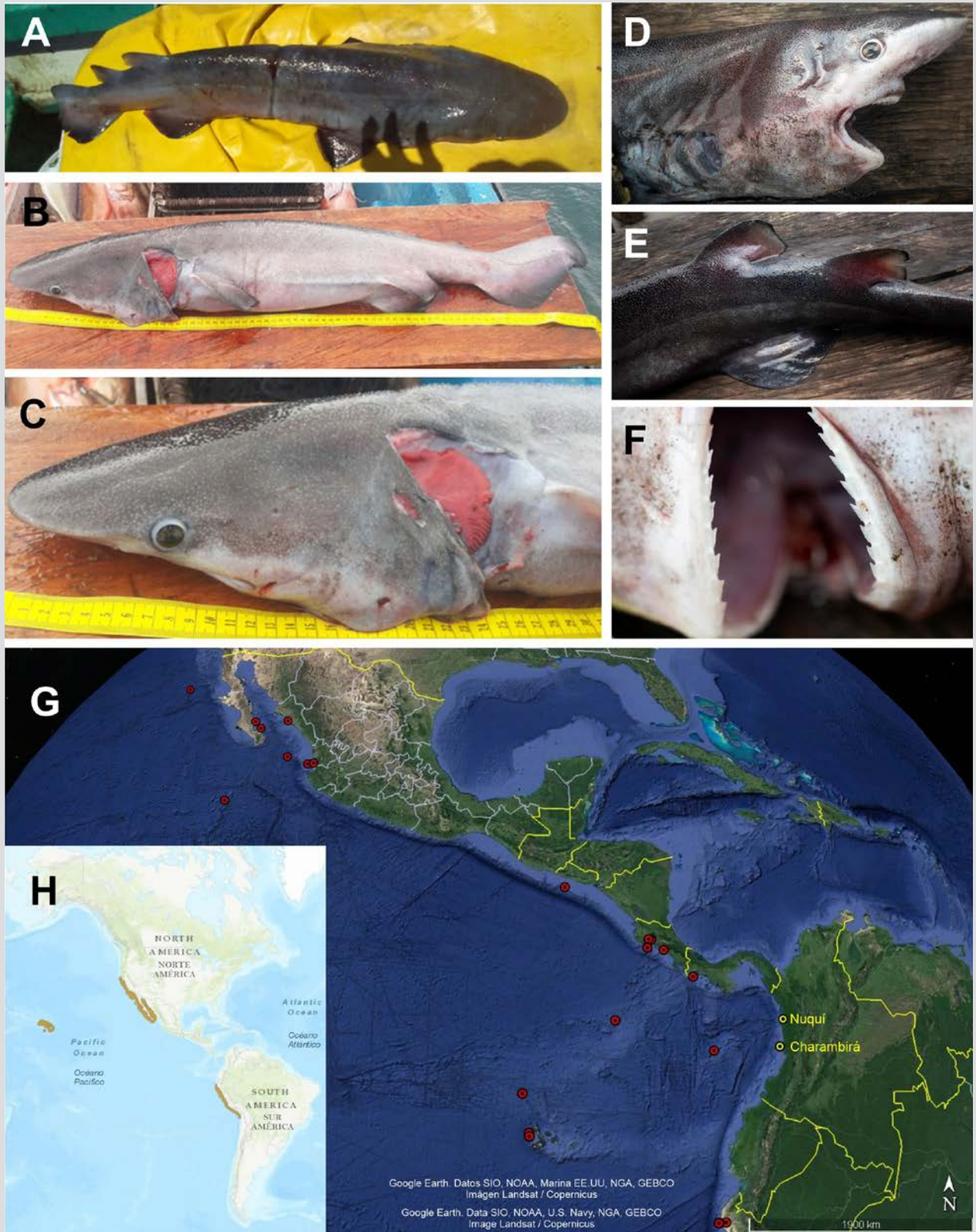


Figura 1. Imágenes de los ejemplares de *E. cookei* capturados en 2017 (A), 2021 (B, C), y 2022 (D, E, F). Mapa de la distribución de las ocurrencias confirmadas en el POT (puntos rojos; tomadas de Roberson y Allen, 2015) y de los nuevos registros de la especie en el Pacífico colombiano (Nuquí y Charambirá; puntos amarillos) (G). Mapa de la extensión de ocurrencia de *E. cookei* en el Pacífico Oriental (tomado de Finucci, 2018) (H).

Figure 1. Images of *E. cookei* specimens captured in 2017 (A), 2021 (B, C), and 2022 (D, E, F). Distribution map of confirmed occurrences in the ETP (red dots; taken from Robertson and Allen, 2015) and new records of the species in the Colombian Pacific coast (Nuquí and Charambirá; yellow dots) (G). Map of the extent of occurrence of *E. cookei* in the Eastern Pacific (taken from Finucci, 2018) (H).

BIBLIOGRAFÍA / LITERATURE CITED

- Bearéz, P. 1996. Lista de los peces marinos del Ecuador continental. *Rev. Biol. Trop.*, 44: 731-741.
- Bessudo, S., F. Ladino, E.E. Becerril-García, C.M. Shepard, P. Salinas de León, and E.M. Hoyos-Padilla. 2021. The elasmobranchs of Malpelo Flora and Fauna Sanctuary, Colombia. *J. Fish. Biol.*, 99(5): 1769-1774.
- Brito, J. 2004. Presencia del tiburón martillo *Sphyrna zygaena* (Carchariformes: Sphyrnidae) y nuevo registro del tiburón espinudo *Echinorhinus cookei* (Squaliformes: Squalidae) en San Antonio, Chile central. *Invest. Mar.*, 32(2): 141-144.
- Collyer, R. D. 1953. The bramble shark (*Echinorhinus brucus*) at Guadalupe Island, Mexico. *Calif. Fish Game.*, 39: 266.
- Cortés, J., A. Sánchez-Jiménez, J.A. Rodríguez-Arrieta, G. Quirós-Barrantes, P.C. González, and B. Shmulik. 2012. Elasmobranchs observed in deepwaters (45-330 m) at Isla del Coco National Park, Costa Rica (Eastern Tropical Pacific). *Rev. Biol. Trop.*, 60(3): 257-273.
- Cox, G. and M. Francis. 1997. *Sharks and rays of New Zealand*. Canterbury University Press, England. 68 p.
- Chirichigno, N. 1963. Nuevos tiburones para la fauna del Perú. Ministerio de Agricultura del Perú. Servicios Pesqueros, Lima. Serie de Divulgación Científica., 19: 1-20.
- Duarte, L.O., L. Manjarrés-Martínez, y H. Reyes-Ardila. 2019. Estadísticas de desembarco y esfuerzo de las pesquerías artesanales e industriales de Colombia entre febrero y diciembre de 2019. Autoridad Nacional de Acuicultura y Pesca (AUNAP), Bogotá. 95 p.
- Ebert, D.A. 2003. *Sharks, rays, and chimaeras of California*. University of California Press, Berkeley. 284 p.
- Finucci, B. 2018. *Echinorhinus cookei*. The IUCN Red List of Threatened Species 2018: e.T41802A68622003. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2018-2.RLTS.T41802A68622003.en>
- Flores, H. y P. Rojas. 1979. Presencia de *Echinorhinus cookei* Pietschmann, 1928 frente a las costas de Chile (Pisces: Squalidae: Echinorhininae). *Invest. Mar.*, 7: 41-45.
- Hubbs, C.L. and F.N. Clark. 1945. Occurrence of the bramble shark in California. *Calif. Fish Game.*, 31: 64-67.
- Mejía-Falla, P.A., A.F. Navia, V. Ramírez-Luna, M.A. Orozco, D. Gómez, D. Amariles, L.A. Muñoz, and K. Torres-Palacios. 2017. Cadena productiva y trazabilidad del recurso tiburón en Colombia. *Inf. Téc.. Fund. Squalus, Cali*. 165 p.
- Mejía-Falla, P.A., A.F. Navia, L.M. Mejía-Ladino, A. Acero-P, and E.A. Rubio. 2007. Tiburones y rayas de Colombia (Pisces: Elasmobranchii): lista actualizada, revisada y comentada. *Bol. Invest. Mar. Cost.*, 36: 111-149.
- Mejía-Falla, P.A. and A.F. Navia. 2019. Checklist of marine elasmobranchs of Colombia, *Univ. Sci.*, 24(1): 241-276.
- Pequeño, G. 1989. Peces de Chile. Lista sistemática revisada y comentada. *Rev. Biol. Mar. Oceanogr.*, 24(2): 1-132.
- Robertson, D.R. y G.R. Allen. 2002. Peces costeros del Pacífico oriental tropical: un sistema de información. Instituto Smithsonian de Invest. Trop., Balboa, Panamá.
- Robertson, D.R. y G.R. Allen. 2015. Peces Costeros del Pacífico Oriental Tropical: sistema de Información en línea. Versión 2.0 Instituto Smithsonian de Invest. Trop., Balboa, Panamá.
- Rojas, J.R., C.I. Fuentes, y N.R. Hernández. 2006. *Echinorhinus cookei* Pietschmann, 1928 (Chondrichthyes: Squaliformes, Echinorhinidae), primer registro en aguas de El Salvador, Pacífico oriental tropical. *Rev. Biol. Mar. Oceanogr.*, 41(1): 117-119.
- Rubio, E. 1988. Peces de importancia comercial para el Pacífico colombiano. Universidad del Valle Cali. 499 p.
- Ruiz-Campos, G., J.L. Castro-Aguirre, E.F. Balart, L. Campos-Dávila, y R. Velez-Marin. 2010. Nuevos ejemplares y nuevos registros de peces cartilaginosos (Vertebrata: Chondrichthyes) de la costa del Pacífico mexicano. *Rev. Mex. Biol.*, 81: 363 – 371.

RECIBIDO / RECEIVED: 26/03/2023

ACEPTADO / ACCEPTED: 22/08/2023





NOTA / NOTE


Confirmación de la presencia del pez globo *Chilomycterus spinosus* (Diodontidae) en el Caribe colombiano

Confirmation of the presence of the brown burrfish *Chilomycterus spinosus* (Diodontidae) in the Colombian Caribbean

Andrés Acosta-Chaparro^{1*}, Andrea Polanco F.² y Raúl Navas-Camacho¹

 0000-0002-0618-5689

 0000-0001-6121-5214

 0000-0002-6062-315X

1. Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras, Invemar. Calle 25 No 2-55, El Rodadero, Santa Marta, Colombia. andres.acosta@invemar.org.co, raul.navas@invemar.org.co

2. Departamento de Biología, ETH Zürich, Suiza. andrea.polanco@gmail.com

* Autor de correspondencia / Corresponding author

RESUMEN

Se confirma la presencia en el Caribe colombiano del pez globo *Chilomycterus spinosus* perteneciente a la familia Diodontidae. Un individuo de esta especie fue avistado en agosto de 2022 en bahía Portete a una profundidad de 1,5 m. Se registra una variación en el rango de profundidad de esta especie a zonas más someras.

PALABRAS CLAVE: pastos marinos, bahía Portete, peces arrecifales

ABSTRACT

The presence of the brown burrfish *Chilomycterus spinosus* (Diodontidae) in the Colombian Caribbean is confirmed. An individual of this species was sighted in August 2022 in Portete Bay at a depth of 1.5 m. An expansion of the depth range of this species is reported to shallower areas.

KEYWORDS: seagrass meadows, Portete Bay, reef fishes

La familia Diodontidae está ampliamente distribuida en las aguas del trópico y cuenta con alrededor de 75 especies registradas, teniendo una presencia relativamente común en diferentes ecosistemas marinos (Leis, 2006). Dentro de esta familia se encuentra el género *Chilomycterus*, que abarca un grupo de peces ampliamente distribuido en el océano Atlántico e Indo-Pacífico (Garrido *et al.*, 2014), así como en aguas del trópico (Acero y Polanco, 2006). En Colombia han sido registradas tres especies de este género, de las cuáles *Chilomycterus antennatus* (Cuvier) y *C. antillarum* (Jordan y Rutter) se encuentran en el Caribe, mientras que *C. reticulatus* (Linnaeus) tanto en el Caribe como en el Pacífico (Acero y Garzón, 1987; Rubio, 1987; Medina *et al.*, 2001). La presencia de *Chilomycterus spinosus* en Colombia no ha sido del todo confirmada, teniendo en cuenta que el único registro oficial corresponde a uno realizado en el Global Biodiversity Information Facility (GBIF) por parte del Museo de Historia Natural de Florida, con un espécimen capturado en 1970 hacia la zona fronteriza entre Colombia y Panamá (Punta Caribaná).

Teniendo en cuenta esto, el 19 de agosto de 2022 fue avistado un individuo de *Chilomycterus spinosus* (Linnaeus, 1758) en la bahía Portete, Caribe colombiano ($12^{\circ} 9' 42.04''$ N– $71^{\circ} 56' 37.86''$ O). Este sector, ubicado al norte del departamento de La Guajira, es una bahía relativamente somera, con una profundidad media de 9 m, presentando salinidades altas por la baja escorrentía que allí se presenta (Gutiérrez-Moreno *et al.*, 2008). A nivel de ecosistemas marinos en esta área, en el litoral hay una amplia presencia de bosques de manglar y praderas mixtas de pastos marinos (Díaz *et al.*, 2003); las formaciones coralinas, por su parte, se encuentran limitadas a la franja suroccidental de la bahía, desarrollándose hasta los 4 m de profundidad (Solano, 1994; Gutiérrez-Moreno *et al.*, 2008). El individuo descrito se encontró en el área sur de la bahía, dominada principalmente por praderas de pastos marinos, a una profundidad aproximada de 1,5 m (Figura 1).

Los patrones morfológicos del espécimen encontrado (Figura 2) corresponden a lo descrito en la bibliografía para *C. spinosus*, al presentar una ausencia de líneas y puntos negros diminutos a lo largo del cuerpo y las aletas, una longitud de las espinas inferior al diámetro orbital, y la presencia de tres manchas definidas por encima y por debajo de las aletas pectorales, así como debajo de la aleta dorsal (Figueiredo y Menezes, 2000; Sampaio y Nottingham, 2008). Estos caracteres la diferencian de manera notoria de las demás especies registradas en la región y permiten una identificación visual del individuo.

The family Diodontidae, with 75 reported species (Leis, 2006). is widely distributed in tropical waters, having a relatively common presence in different marine ecosystems. The genus *Chilomycterus* is a group of fishes widely distributed in the tropical Atlantic and Indo-Pacific Oceans (Acero and Polanco, 2006; Garrido *et al.*, 2014). Three species of this genus have been reported from Colombia, of which *Chilomycterus antennatus* (Cuvier) and *C. antillarum* (Jordan & Rutter) are found in the Caribbean, while *C. reticulatus* (Linnaeus) can be found in both Caribbean and Pacific (Acero and Garzón, 1987; Rubio, 1987; Medina *et al.*, 2001). The presence of the brown burrfish, *Chilomycterus spinosus* (Linnaeus, 1758), in Colombia has not been fully confirmed previously, considering that the only official record corresponds to one made in the Global Biodiversity Information Facility (GBIF) by the Florida Museum of Natural History (Robins, 2023), with a specimen registered in 1970 towards the border area between Colombia and Panama (Punta Caribaná).

On August the 19th, 2022, one individual of the brown burrfish was sighted in Portete Bay, Colombian Caribbean ($12^{\circ} 9' 42.04''$ N– $71^{\circ} 56' 37.86''$ W). This place, located at the north of La Guajira department, is a shallow bay, with an average depth of 9 m, presenting high salinity due to the scarce runoff (Gutiérrez-Moreno *et al.*, 2008). On the coast there is a wide presence of mangrove forests and seagrass meadows (Díaz *et al.*, 2003), while the coral formations are limited to the southwestern side of the bay, at about 4 m deep (Solano, 1994; Gutiérrez-Moreno *et al.*, 2008). The reported individual was found in the southern area of the bay, in a spot dominated mainly by seagrass meadows, at an approximate depth of 1.5 m (Figure 1).

The coloration pattern of the reported specimen (Figure 2) correspond to the literature information for *C. spinosus*, presenting an absence of lines and black dots along the body and fins, length of spines less than the orbital diameter, and presence of three defined spots above and below the pectoral fins as well as below the dorsal fin (Figueiredo and Menezes, 2000; Sampaio and Nottingham, 2008). These characters clearly differentiate it from the other species reported in the area and allow a visual identification of the individual.



Figura 1. Distribución de *C. spinosus*; los círculos corresponden a los avistamientos previamente registrados; el triángulo corresponde al registro nuevo de confirmación en bahía Portete, Caribe colombiano (Labsis-Invemar, 2023).

Figure 1. Distribution of *C. spinosus*; the circles correspond to the sightings reported previously, the triangle correspond to the new one in Portete Bay, Colombian Caribbean (Labsis-Invemar, 2023).

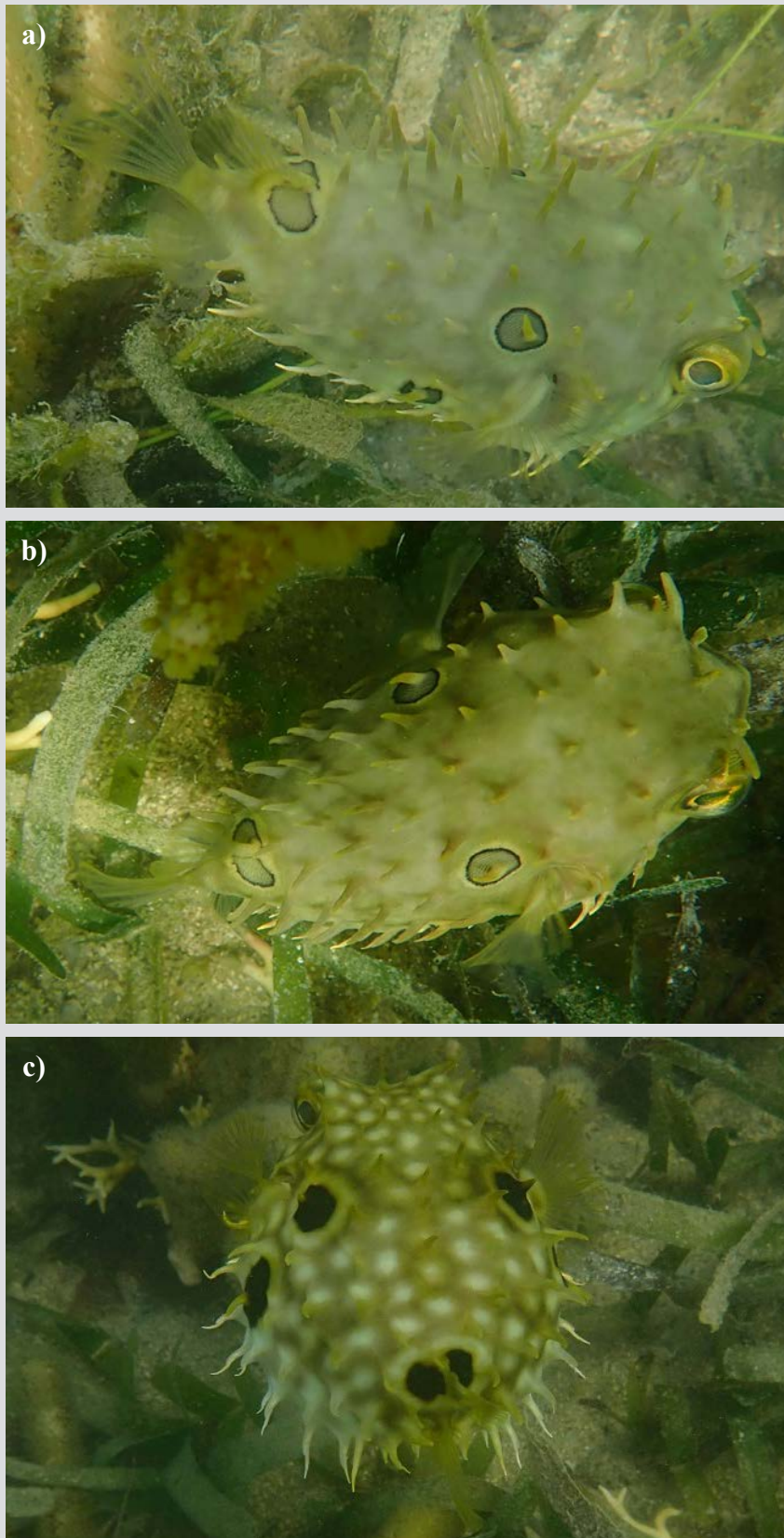


Figura 2. Imágenes tomadas de *C. spinosus* en La Guajira, Caribe colombiano, siendo a) vista lateral donde se evidencian las manchas típicas de la especie, b) vista superior y c) cuerpo inflado del individuo con puntos pálidos difusos.

Figure 2. Images of *C. spinosus* in La Guajira, Colombian Caribbean, being a) lateral view where the typical spots of the species are evident, b) top view, and c) inflated body of the individual with pale spots.

Por otro lado, la profundidad en la que se encontró el ejemplar (1,5 m) difiere de la registrada por Figueiredo y Menezes (2000), donde se presenta un rango entre 70 y 190 m de profundidad. Otros autores, como Robertson y Van Tassell (2019), describen un rango desde cero (0) a los 200 m, dato acorde con lo registrado en los estudios de Santos *et al.* (2015) y Pereira *et al.* (2019), quienes capturaron individuos de *C. spinosus* en estuarios cercanos a la costa de Brasil, en profundidades cercanas a 5 m. Estos datos suponen una variación en el rango de profundidad de la especie y reflejan una presencia de este diodóntido en aguas más someras y superficiales. La confirmación de la presencia de esta especie en Colombia representa un aporte en la diversidad íctica del país, así como una ampliación en su rango de distribución hacia el Caribe suroccidental.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen al personal del Parque Nacional Natural Bahía Portete-Kaurrele por su acompañamiento en el área, así mismo, a Laura Sánchez y Elizabeth Galeano (Invemar), por su cooperación en la toma de imágenes de campo. Esta es la contribución #... del Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras – Invemar.

On the other hand, the depth where the specimen was found (1.5 m) differs from reports by Figueiredo and Menezes (2000), where a range between 70 and 190 m depth is mentioned. Other authors, such as Robertson and Van Tassell (2019), describe a range from 0 to 200 m, similar to the data from Santos *et al.* (2015) and Pereira *et al.* (2019), where individuals of *C. spinosus* were captured in estuaries near the coast of Brazil, at depths close to 5 m. These data show a variation in the depth range of the species and reflect a presence of this organism in shallower waters. The confirmation of the presence of this species, represents a contribution to the country's fish diversity, as well as an expansion of its distribution to the southwestern Caribbean.

ACKNOWLEDGMENTS

The authors thank the staff of the Bahía Portete-Kaurrele National Natural Park for their support in the area, as well as Laura Sánchez and Elizabeth Galeano from Invemar, for their cooperation with the images. This is the contribution #... of the Institute of Marine and Coastal Research–Invemar.

BIBLIOGRAFÍA / LITERATURE CITED

- Acero P., A. y J. Garzón F. 1987. Peces arrecifales de la región de Santa Marta (Caribe colombiano). I. Lista de especies y comentarios generales Acta Biol. Col., 1(3): 83-105.
- Acero P., A. y A. Polanco F. 2006. Peces del orden Tetraodontiformes de Colombia. Biota Col., 7(1), 155-164.
- Díaz, J.M., L.M. Barrios y D.I. Gómez-López. 2003. Las praderas de pastos marinos en Colombia: estructura y distribución de un ecosistema estratégico. Ser. Publ. Espec. Invemar, 10, 159 p.
- Figueiredo, J.L. y N.A. Menezes, 2000. Manual de peixes marinhos do sudeste do Brasil. VI. Teleostei (5). Museu de Zoologia, Univ. São Paulo. 116 p.
- Garrido, A., A.J. Ibáñez-Yuste, C. Norman and A. Terrón-Sigler. 2014. First record of *Chilomycterus spinosus mauretanicus* (Osteichthyes: Diodontidae) in the Mediterranean Sea. Mar. Biodivers. Rec., 7-79.
- Gutiérrez-Moreno, C., D. Alonso y C. Segura-Quintero. 2008. Diseño de un área marina protegida para bahía Portete-La Guajira, Caribe colombiano. Bol. Invest. Mar. Cost.. 7(2): 189-212.
- Leis, J. M. 2006. Nomenclature and distribution of the species of the porcupinefish family Diodontidae (Pisces, Teleostei). Mem. Mus. Victoria, 63(1): 77-90.
- Medina, J., A. Acero P., J. Víaña T. y L. Manjarrés. 2001. Primer registro de *Chylomycterus reticulatus* (Linnaeus) (Pisces: Tetraodontiformes: Diodontidae) para el Caribe colombiano Bol. Invest. Mar. Cost.. 30: 213-218.
- Pereira, T. S. B., A. Del Arco, P. Hoffmann and V. B. Marques. 2019. Anatomical characterization of the digestive system of the pufferfish (*Chilomycterus spinosus spinosus*). Acta Scientiarum. Biol., 41, e44645-e44645.
- Robertson, D. R. y J. Van Tassell. 2019. Shorefishes of the Greater Caribbean: online information system. Version 2.0 Smithsonian Tropical Research Institute, Balboa, Panamá.
- Robins, R. 2023. UF FLMNH Ichthyology. Version 117.407. Florida Museum of Natural History. Occurrence dataset <https://doi.org/10.15468/8mjsel> accessed via GBIF.org on 2023-09-06.

Rubio, E., B. Gutiérrez y R. Franke. 1987. Peces de la isla Gorgona Univ. Valle, Cali, 315 p.

Sampaio, C.L. y M.C. Nottingham. 2008. Guia para identificação de peixes ornamentais brasileiros: espécies marinhas: volume 1. Ibama.

Santos, S.R., A.C.D. Andrade, J. R. Verani and M. Vianna. 2015. Population explosion of the burrfish *Chilomycterus spinosus spinosus* (Diodontidae, Tetraodontiformes) in a eutrophic tropical estuary. *Mar. Biol. Res.*, 11(9), 955-964.

Solano, O.D. 1994. Corales, formaciones arrecifales y blanqueamiento de 1987 en bahía Portete (Guajira, Colombia). *An. Inst. Mar. Punta Betín*, 23: 149-163.

RECIBIDO / RECEIVED: 16/06/2023

ACEPTADO / ACCEPTED: 11/09/2023



Micobiota endófitas de *Thalassia testudinum* König en el Caribe colombiano

Endophyte Mycobiota of *Thalassia testudinum* König in the Colombian Caribbean

Maribeb Castro-González^{1*} y Diana Isabel Gómez-López²

 0000-0001-6353-1018

 0000-0002-4361-0330

1. Programa de Biología Aplicada, Facultad de Ciencias Básicas y Aplicadas, Universidad Militar Nueva Granada, Cajicá, Colombia.
maribeb.castro@unimilitar.edu.co

2. Programa de Biodiversidad y Ecosistemas Marinos, Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras (Invemar), Santa Marta, Colombia.
diana.gomez@Invemar.org.co

* Autor de correspondencia / Corresponding author

RESUMEN

Se evaluó la presencia de hongos endófitos en hojas de *Thalassia testudinum* a través de la secuenciación de la región ITS. Se encontró una abundancia mayor de Ascomycetos (35,9 %) que de Basidiomicetos (2,9 %) y un alto porcentaje (60 %) de secuencias no clasificadas dada la limitada disponibilidad de datos. La familia más abundante fue *Saccharomycetales fam Incertae sedis* (ascomycetos), aunque 40 % de las secuencias no pudieron ser identificadas a este nivel taxonómico, mientras que la familia más abundante de basidiomicetos fue *Sporidiobolaceae*. Se observó una variedad de géneros en *Ascomycota* y *Basidiomycota*, incluyendo levaduras y hongos filamentosos con diferencias entre áreas de muestreo. Los resultados muestran que la micobiota endófitas de *T. testudinum* incluye géneros no descritos previamente, cuya interacción con el hospedero y su papel en el mantenimiento de la salud de las praderas de pastos marinos en el Caribe colombiano se desconoce.

PALABRAS CLAVE: ITS, hongos, levaduras, pastos marinos, diversidad.

ABSTRACT

The presence of endophytic fungi in *Thalassia testudinum* leaves was evaluated through amplicon sequencing of the ITS region. An abundance of *Ascomycota* (35.9 %) greater than that of *Basidiomycota* (2.9 %) was found, as well as a high abundance of unclassified sequences (60 %) due to the limited availability of data. The most abundant family was *Saccharomycetales fam Incertae sedis* (*Ascomycota*), although 40 % of the sequences could not be classified at this taxonomic level, while *Sporidiobolaceae* was the most abundant family in *Basidiomycota*. A variety of genera within *Ascomycota* and *Basidiomycota* was observed, including yeasts and filamentous fungi with differences between sampling areas. The results show that the endophytic mycobiota of *T. testudinum* includes previously undescribed genera, whose interaction with the host and their role in maintaining the health of these seagrass beds in the Colombian Caribbean are unknown.

KEY WORDS: ITS, fungi, yeast, seagrasses, diversity.

El estudio de los hongos y en especial de los marinos se ha desarrollado recientemente. De acuerdo con estudios de Jones *et al.* (2015), se han logrado identificar 1 112 especies (de 472 géneros), de las cuales, 805 son Ascomicetes, 21 son Basidiomicetos y 26 son Quitridiomicetos y otros filos relacionados. Se les ha otorgado la capacidad de producción de alcaloides, lípidos, enzimas, pigmentos, compuestos con aplicación médica, entre otros, en roles como biotransformación, biodegradación y biorremediación (Masís-Ramos *et al.*, 2021). Dentro de estos se incluyen las levaduras marinas como una alternativa para el control de fitopatógenos y tratamiento de enfermedades (Hernández Montiel *et al.*, 2015), lo que ha llevado a que en la actualidad se registren 138 especies de levaduras de Ascomicetes y 75 de Basidiomicetos (Jones *et al.*, 2015).

Particularmente, la diversidad y distribución de hongos endófitos en plantas ha sido estudiada en pastos marinos en zonas templadas y tropicales, dada la utilidad de dichos microorganismos en diversas aplicaciones como la producción de metabolitos bioactivos y de bioinoculantes para el control de enfermedades en plantas y animales (Mata y Cebrián, 2013; Abdel-Wahab *et al.*, 2021; Ettinger *et al.*, 2021). En el Caribe los estudios se han enfocado en la búsqueda de compuestos bioactivos de hongos endófitos (Rodríguez, 2008), en la comparación de la comunidad fúngica entre pastos marinos (Mata y Cebrián, 2013) y en la producción de metabolitos secundarios entre praderas con y sin síntomas de la enfermedad del desgaste (Castro-Gonzalez *et al.*, 2022). Este último estudio mostró una respuesta metabólica diferencial entre las praderas analizadas en el Caribe colombiano incluso a nivel regional, que derivó en varias preguntas entre ellas: ¿qué hongos están presentes en los tejidos foliares de *T. testudinum* donde se observan síntomas de la enfermedad producida por *Labyrinthula* spp.? y ¿varía dicha micobiota entre praderas? De ahí que el objetivo de esta investigación fue comparar a través de un análisis meta-taxonómico si la diversidad de la micobiota endófito de hojas de *T. testudinum* proveniente de dos praderas de pastos marinos con diferente influencia antropogénica y distantes geográficamente (Isla de Providencia y Parque Nacional Natural Tayrona-PNNT) también variaba.

Las muestras de hojas de pastos marinos fueron obtenidas de vástagos de la colección del museo de historia natural marina de Colombia – Makuriwa que fueron colectadas por el Invemar en dos áreas de una pradera del Parque Nacional Natural Old Providence McBean Lagoon en la Isla de Providencia (81° 22' W - 13° 20' N), identificadas

The study of fungi (especially marine ones) has recently undergone development. According to the studies by Jones *et al.* (2015), 1,112 species have been identified (in 472 genera), out of which 805 are *Ascomycota*, 21 are *Basidiomycota*, and 26 are *Chytridiomycota*, in addition to other related phyla. They can produce alkaloids, lipids, enzymes, pigments, and compounds with medical applications, among others, in roles such as biotransformation, biodegradation, and bioremediation (Masís-Ramos *et al.*, 2021). This includes marine yeasts as an alternative for phytopathogen control and disease treatment (Hernández Montiel *et al.*, 2015), which has led to records of 138 *Ascomycota* and 75 *Basidiomycota* yeasts (Jones *et al.*, 2015).

In particular, the diversity and distribution of endophyte fungi in plants have been studied for seagrasses in temperate and tropical areas, given the usefulness of said microorganisms in diverse applications such as the production of bioactive metabolites and bioinoculants for disease control in plants and animals (Mata and Cebrián, 2013; Abdel-Wahab *et al.*, 2021; Ettinger *et al.*, 2021). In the Caribbean, studies have focused on searching for bioactive compounds in endophyte fungi (Rodríguez, 2008), on comparing the fungal communities of different meadows (Mata and Cebrián, 2013), and on producing secondary metabolites within seagrass meadows with and without symptoms of the wasting disease (Castro-González *et al.*, 2022). This last study showed a differential metabolic response in the analyzed seagrasses of the Colombian Caribbean, even at the regional level, which posed several questions: What fungi are present in the leaf tissue of *T. testudinum* where symptoms of the disease caused by *Labyrinthula* spp. are observed? Does said mycobiota vary between seagrass beds? Hence, the objective of this research was to determine, by means of meta-taxonomic analysis, whether the diversity of the endophyte mycobiota of *T. testudinum* leaves from two geographically distant seagrass meadows with different anthropogenic influence (Providencia Island and the Tayrona National Natural Park, PNNT) also varied.

The seagrass samples were obtained from stems in the collection of the Makuriwa Marine Natural History Museum of Colombia, which had been collected by Invemar in two areas of a meadow of the Old Providence McBean Lagoon National Natural Park in Providence Island (81° 22' W - 13° 20' N), identified as samples M1 and M2, and in Chengue Bay (sample M3) of PNNT

como las muestras M1 y M2, y en la bahía Chengue (muestra M3) del PNNT (74°11' W - 11° 17' N). Los organismos epífitos se eliminaron lavando las hojas de *T. testudinum* con agua destilada antes y después de sumergirlas en HCl 0,5 % por 30 min. Luego las hojas (cinco por cada sitio de muestreo) se pulverizaron en nitrógeno líquido para proceder a la extracción de ADN con el Kit Invisorb siguiendo las instrucciones del fabricante. La cantidad de ADN se midió con el kit Quant-iT™ PicoGreen™ dsDNA. Los extractos de ADN (10 ng/μl) fueron secuenciados usando la plataforma MiSeq de Illumina con base en la amplificación del locus ribosomal ITS con los oligonucleótidos ITS3F - ITS4R (White *et al.*, 1990), generando secuencias de 300 pb. Los análisis de calidad de secuencias, análisis de rarefacción y clasificación de unidades taxonómicas operacionales (UTO) de hongos se desarrollaron utilizando la plataforma Mothur versión 1.39.5 y la base de datos UNITE (Versión 04.02.2020), respectivamente. Las secuencias ITS se depositaron en el GenBank como BioProject ID PRJNA694701.

Los resultados del análisis de rarefacción indicaron que el muestreo fue suficiente para las muestras procesadas en el análisis de diversidad fúngica con un valor de cobertura > 98 %. En total se obtuvieron 8 158 secuencias y 238 UTO de las cuales 66 % se encontraron en pastos de Providencia (M1 y M2) y 44 % en pastos de Chengue (M3). El análisis de riqueza y diversidad mostró variación entre las muestras M1 y M2 tomadas en praderas de Providencia, con mayor proporción (Simpson) o riqueza y uniformidad de UTOs (Índice H') en la muestra M2. Se observó además una mayor riqueza de UTOs raros en la muestra M1 seguida por M2 y M3 de acuerdo con el índice Chao1 como se describe en la Tabla 1.

Tabla 1. Número y diversidad de unidades taxonómicas operacionales (UTO) de hongos endófitos de *T. testudinum*.

Lugar / Place	Muestra / Sample	Número. de secuencias / Number of sequences	Cubrimiento / Coverage	UTO / OTU	Chao1	Shannon (H')	Inverso de Simpson / Simpson Inverse
Providencia / Providence	M1	2,696	0.98	52	284.5	2.0	3.7
Providencia / Providence	M2	2,735	0.99	106	116.5	3.1	8.7
Chengue	M3	2,727	0.99	80	90.1	2.4	5.2

El análisis de clasificación y abundancia relativa de secuencias según la categoría taxonómica mostró que 60 % de las secuencias totales no se pudieron clasificar a nivel de reino. Dichas secuencias representaron el mayor número en cada una de las muestras sugiriendo una alta diversidad y

(74° 11' W - 11° 17' N). Epiphyte organisms were eliminated by washing the leaves of *T. testudinum* with distilled water before and after submerging them in HCl 0.5 % for 30 min. Then, the leaves (five for every sampling site) were pulverized in liquid nitrogen for DNA extraction using the Invisorb kit while following the manufacturer's instructions. The amount of DNA was measured with the Quant-iT PicoGreen dsDNA kit. The DNA extracts (10 ng/μl) were sequenced via Illumina's MiSeq platform, based on the amplification of the ITS ribosomal locus with the ITS3F - ITS4R oligonucleotides (White *et al.*, 1990), generating 300 pb sequences. Sequence quality and rarefaction analyses, as well as the classification of operational taxonomic units (OTU) of the fungi, were carried out using the Mothur platform (version 1.39.5) and the UNITE database (version 04.02.2020), respectively. The ITS sequences were deposited in GenBank with the BioProject ID PRJNA694701.

The results of the rarefaction analysis indicated that the sampling was sufficient for the samples processed in the fungal diversity analysis, with a coverage value > 98 %. A total of 8,158 sequences and 238 OTU were obtained, out of which 66 % were found in meadows of Providence Island (M1 and M2) and 44 % in Chengue meadows (M3). The richness and diversity analysis showed variations between the M1 and M2 samples taken in Providence Island, with a greater proportion (Simpson) or richness and uniformity of OTU (H' Index) in the M2 sample. In addition, a greater richness of rare OTUs was observed in M1, followed by M2 and M3, according to the Chao1, as described in Table 1.

Table 1. Number and diversity of operational taxonomic units (OTUs) of *T. testudinum* endophyte fungi.

According to the taxonomic categories, the sequence classification and relative abundance analysis showed that 60 % of the total sequences could not be classified at the kingdom level. These sequences represented the highest number in each sample, suggesting high diversity and novelty,

novedad que no permite su comparación con las registradas actualmente en las bases de datos públicas. En las muestras analizadas se observó que a nivel de fila el mayor número de secuencias correspondió a ascomicetos con 35,9 % seguido por basidiomicetos con 2,9 % y hongos no clasificados a este nivel con 1,8 %; esto debido principalmente a la presencia de complejos de variantes de secuencias de amplicones en pastos marinos que tampoco se pueden clasificar por falta de información en las bases de datos actuales (Ettinger y Eisen, 2020). Los datos mostraron un mayor número de secuencias de ascomicetos en pastos de Providencia (M1 y M2) respecto a los de Chengue (M3) y un número similar de basidiomicetos en ambos sitios de muestreo, exceptuando la muestra M1 donde no se detectó este grupo (Tabla 2).

Tabla 2. Número de secuencias fúngicas detectadas a nivel de fila en *T. testudinum*

	Número de secuencias por muestra / Number of sequences per sample		
	M1	M2	M3
Hongos no clasificados a nivel de reino / Fungi not classified at the kingdom level	6,160	1,795	1,497
Ascomicetos / Ascomycota	3,584	1,146	991
Basidiomicetos / Basidiomycota	0	263	209
Hongos no clasificados a nivel de fila / Fungi not classified at the phylum level	120	136	30

Se encontraron nueve familias de ascomicetos dentro de las cuales las más abundantes fueron *Saccharomycetales* fam *Incertae sedis* (1 245) representada por el género *Candida* y la especie *C. parapsilosis*, seguida por *Saccharomycetaceae* (794 secuencias) representada por los géneros *Kazachstania*, la familia *Phaeosphaeriaceae* (225 secuencias) y la *Aspergillaceae* (194 secuencias); se detectó un alto número de secuencias que no pudieron ser clasificadas en este fila (1 859). Para los Basidiomicetos se encontraron seis familias dentro de las cuales la más abundante fue *Sporidiobolaceae* (235 secuencias) representada en 77 % por el género *Rhodotorula*, encontrado en ambos sitios de muestreo (Figura 1). También se encontró variedad de géneros de hongos endófitos de ascomicetos y basidiomicetos con una mayor riqueza de estos últimos en Providencia (17 géneros) y en su mayoría diferentes a los encontrados en Chengue (Tabla 3).

which does not allow them to be compared against sequences currently stored in public databases. In the analyzed samples, it was observed that, at the phylum level, the highest number of sequences corresponded to *Ascomycota* (35.9 %), followed by *Basidiomycota* (2.9 %) and fungi not classified at this level (1.8 %). This is mainly due to the presence of amplicon sequence variant complexes in seagrasses, which also cannot be identified given the lack of information in current databases (Ettinger and Eisen, 2020). The data showed a larger number of *Ascomycota* sequences in Providence seagrasses (M1 and M2) with respect to those in Chengue (M3), as well as a similar number of *Basidiomycota* at both sampling sites, with the exception of M1, where this group was not identified (Table 2).

Table 2. Number of fungal sequences detected at the phylum level in *T. testudinum*

Nine *Ascomycota* families were found, among which the most abundant was *Saccharomycetales* fam *Incertae sedis* (1,245 sequences), represented by the genus *Candida* and the species *C. parapsilosis*, followed by *Saccharomycetaceae* (794), represented by the genera *Kazachstania*, and the families *Phaeosphaeriaceae* (225) and *Aspergillaceae* (194). We detected a high number of sequences that could not be classified in this phylum (1,859). For the *Basidiomycota*, six families were found, with the most abundant being *Sporidiobolaceae* (235), 77 % of which is made up of the genus *Rhodotorula*, found at both sampling sites (Figure 1). A variety of genera was also found for *Ascomycota* and *Basidiomycota* endophyte fungi, with a greater richness of the latter in Providence Island (17 genera), which were mostly different from those found in Chengue (Table 3).

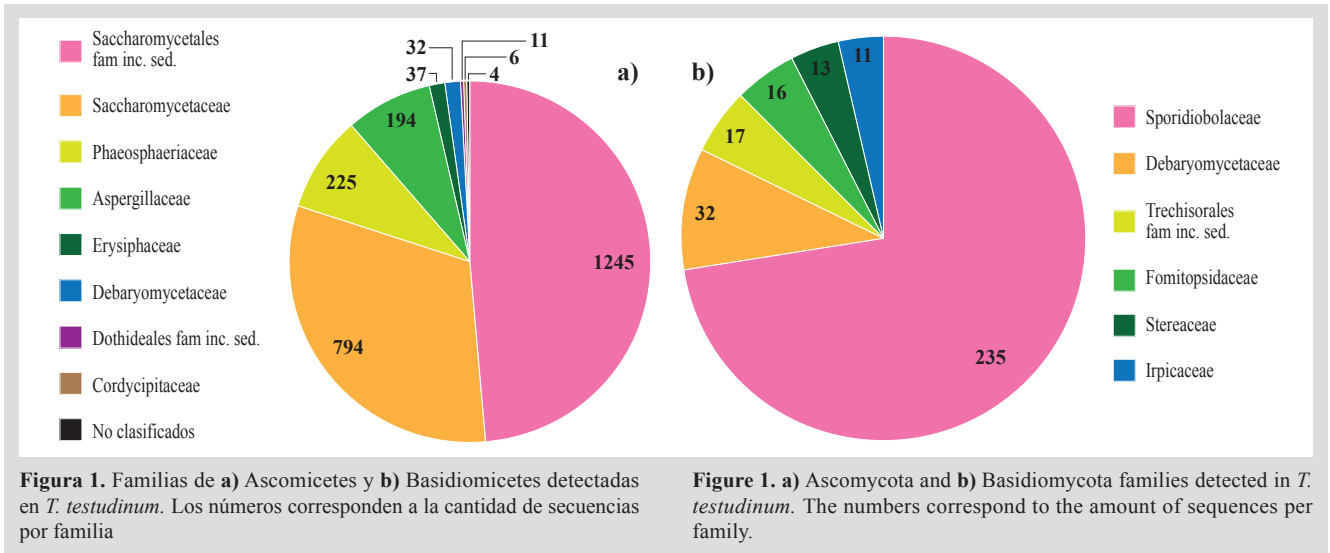


Figura 1. Familias de a) Ascomicetes y b) Basidiomicetes detectadas en *T. testudinum*. Los números corresponden a la cantidad de secuencias por familia

Figure 1. a) Ascomycota and **b)** Basidiomycota families detected in *T. testudinum*. The numbers correspond to the amount of sequences per family.

Tabla 3. Géneros de hongos encontrados en pastos marinos de Providencia (M1 y M2) y Chengue (M3). Entre paréntesis se indica el número de secuencias de los géneros más abundantes y en negrilla los que se comparten entre áreas de muestreo.

Table 3. Fungi genera found in seagrasses of Providence Island (M1 and M2) and Chengue (M3). Parentheses indicate the number of sequences for the most abundant genera, and those in bold are shared between sampling areas.

	Géneros en Providencia (M1 y M2) / Genera in Providence Island (M1 and M2)	Géneros en Chengue (M3) / Genera in Chengue (M3)
Ascomicetos / Ascomycota	<i>Candida parapsilopsis</i> (1,104), <i>Kazachstania humilis</i> (794), <i>Beauveria</i> , <i>Penicillium</i> (172), <i>Hortaea</i> , <i>Bipolaris</i> , <i>Preussia</i> , <i>Meyerozyma</i>	<i>Hanseniaspora uvarum</i> (60), <i>Cercospora</i> , <i>Alternaria</i> , <i>Aspergillus</i> , <i>Pichia terricola</i> , <i>Penicillium</i> , <i>Meyerozyma</i> , <i>Candida orthopsilosis</i>
Basidiomicetos / Basidiomycota	<i>Rhodotorula</i> (78), <i>Lyophyllum</i> , <i>Coprinellus</i> , <i>Ceratobasidium</i> , <i>Amyloporia</i> , <i>Postia</i> , <i>Trametes</i> , <i>Sistotremastrum</i> , <i>Rynchogastrea</i>	<i>Rhodotorula</i> (102), <i>Mycena</i> , <i>Hyphoderma</i> , <i>Steccherinum</i> , <i>Papiliotrema</i>

Con esta metodología se detectaron varios géneros de hongos que complementan la amplia información de hongos endófitos que han sido aislados de pastos marinos de la familia *Hydrocharitaceae* a través de técnicas de aislamiento tradicional (Newell y Fell, 1980; Mata Cebrián *et al.*, 2013,) incluida *T. testudinum* y que en su mayoría corresponden a ascomicetos, como ha sido registrado previamente (Supaphon *et al.*, 2017). Algunos de ellos son comunes en rizomas y hojas de pastos marinos como *Penicillium* y *Aspergillus* (Rodríguez, 2008; Supaphon *et al.*, 2013; Venkatachalam *et al.*, 2015; Ettinger y Eisen, 2020) que también han sido aislados de aguas del Caribe colombiano (Santos-Acevedo, 2018). Otros, aunque son patógenos de plantas, han sido registrados en ambientes marinos como *Steccherinum*, *Bipolaris*, *Beauveria*, *Cercospora*, *Alternaria* (Manamgoda *et al.*, 2014; Jones *et al.*, 2015), o son parásitos de hongos (*Papiliotrema*), o se han registrado en palmas estuarinas como *Hyphoderma* (Loilong *et al.*, 2012). Sin embargo, se detectaron varios Basidiomicetos típicos de ambientes terrestres y saprófitos

With this methodology, several fungi genera were identified which complement the large amount of information on endophyte fungi that have been isolated from seagrasses in the family *Hydrocharitaceae* by means of traditional isolation techniques (Newell and Fell, 1980; Mata Cebrián *et al.*, 2013), including *T. testudinum*, which mostly correspond to *Ascomycota* as previously recorded (Supaphon *et al.*, 2017). Some of them are common in the rhizomes and leaves of seagrasses such as *Penicillium* and *Aspergillus* (Rodríguez, 2008; Supaphon *et al.*, 2013; Venkatachalam *et al.*, 2015; Ettinger and Eisen, 2020), which have also been isolated in waters of the Colombian Caribbean (Santos-Acevedo 2018). Others, although they are plant pathogens, have been recorded in marine environments, such as *Steccherinum*, *Bipolaris*, *Beauveria*, *Cercospora*, and *Alternaria* (Manamgoda *et al.*, 2014; Jones *et al.*, 2015), are parasites of fungi (*Papiliotrema*), or have been recorded in estuarine palms such as *Hyphoderma* (Loilong *et al.*, 2012). However, several Basidiomycetes typical of land and saprophytic environments were detected

que no se registran en ambientes marinos como: *Lyophyllum*, *Coprinellus*, *Ceratobasidium*, *Amyloporia*, *Postia*, *Trametes*, *Sistotremastrum*, *Rynchogastrema*, *Steccherinum* y *Mycena*.

En cuanto a las levaduras, varios de los géneros aquí encontrados (*Preussia*, *Kazachstania* y *Meyerozyma* (Cheng *et al.*, 2009; Jones *et al.*, 2019; Singh *et al.*, 2020), *Hanseniaspora* (Cheng *et al.*, 2009; Abdel-Wahab *et al.*, 2021), *Hortaea* (Ettinger *et al.*, 2021; Abdel-Wahab *et al.*, 2021) y varias especies de *Candida* incluida *C. parapsilopsis* (Wang *et al.*, 2008; Arora *et al.*, 2021), además de *Pichia* y *Rhodotorula* (Hagler *et al.*, 1981; Hirimuthugoda, 2006; Ettinger y Eisen, 2020) ya se han registrado como ubicuos en ambientes marinos y costeros en agua, sedimentos y animales (Kutty y Philip 2008) así como en manglares y/o pastos marinos.

Las diferencias en géneros de hongos entre praderas sugieren variación en las condiciones ambientales locales o del genotipo de la planta hospedera que determinan la composición de endófitos (Wainwright *et al.*, 2019). Al respecto, el estudio de Castro-González *et al.* (2022) registró diferencias en la concentración de nutrientes (amonio y fósforo) en la columna de agua y de carbono orgánico total y materia orgánica en los sedimentos entre ambas praderas, que podrían estar incidiendo sobre la comunidad fúngica; sin embargo, es necesario ampliar los estudios para poder corroborar esta aseveración. Estos resultados sugieren que la diversidad de hongos endófitos que poseen estos pastos marinos, podrían ser claves en su papel protector contra patógenos de *T. testudinum* como el protista *Labyrinthula* spp., cuya presencia se evidenció con síntomas de la enfermedad del desgaste en las praderas muestreadas con una incidencia < 15 % (Castro-González *et al.*, 2022), aunque a nivel mundial este protista ha causado mortandades “naturales” de pastos marinos en diferentes áreas costeras (Garcias-Bonet *et al.*, 2011; Burge *et al.*, 2014).

Sin embargo, en el futuro cercano se requiere ampliar el estudio al microbioma asociado a las praderas y evaluar si éste varía entre praderas sanas o afectadas por enfermedades y su posible papel en el sistema de defensa de la planta frente a patógenos y/o cambios físico-químicos que se dan en aguas del Caribe colombiano a diferentes escalas espacio-temporales, dado que estudios recientes registran que la composición del microbioma de la filosfera varía tanto con la incidencia de la enfermedad como con la distancia geográfica y en menor grado con la temperatura (Beatty *et al.* 2022). Por otra parte, teniendo en cuenta la información previa sobre estos organismos, el potencial que

which are not reported in marine environments, as is the case of *Lyophyllum*, *Coprinellus*, *Ceratobasidium*, *Amyloporia*, *Postia*, *Trametes*, *Sistotremastrum*, *Rynchogastrema*, *Steccherinum*, and *Mycena*.

As for yeasts, several of the genera found herein, *i.e.*, *Preussia*, *Kazachstania*, and *Meyerozyma* (Cheng *et al.*, 2009; Jones *et al.*, 2019; Singh *et al.*, 2020), *Hanseniaspora* (Cheng *et al.*, 2009; Abdel-Wahab *et al.*, 2021), *Hortaea* (Ettinger *et al.*, 2021; Abdel-Wahab *et al.*, 2021), and several *Candida* species including *C. parapsilopsis* (Wang *et al.*, 2008; Arora *et al.*, 2021), in addition to *Pichia* and *Rhodotorula* (Hagler *et al.*, 1981; Hirimuthugoda, 2006; Ettinger and Eisen, 2020), have already been recorded as ubiquitous in marine and coastal environments in water, sediments, and animals (Kutty and Philip, 2008), as well as in mangroves and/or seagrasses.

The differences between meadows regarding fungi genera suggest variations in local environmental conditions or in the host plant's genotype, which determine the endophyte composition (Wainwright *et al.*, 2019). In this regard, the study by Castro-González *et al.* (2022) recorded differences in the nutrient concentration (ammonium and phosphorous) of the water column and in the total organic carbon and organic matter in the sediments of both meadows, which may influence the fungal community. However, it is necessary to broaden studies in order to corroborate this assertion. These results suggest that the diversity of endophyte fungi in these seagrasses might be key in their protecting role against *T. testudinum* pathogens such as the protist *Labyrinthula* spp., whose presence was evidenced in symptoms of the wasting disease for the sampled meadows, with an incidence < 15 % (Castro-González *et al.*, 2022), even though this protist has caused ‘natural’ mortality in seagrasses of different coastal areas around the world (Garcias-Bonet *et al.*, 2011; Burge *et al.*, 2014).

However, in the near future, it is necessary to extend research to the microbiome associated with seagrass meadows and evaluate whether it varies between healthy meadows and those affected by disease, as well as its possible role in plants' defense system against pathogens and/or physicochemical changes in waters of the Colombian Caribbean on different spatial-temporal scales, as recent studies indicate that the composition of the phyllosphere's microbiome varies with both the incidence of disease and geographical distance, as well as with temperature to a lesser extent (Beatty *et al.*, 2022). On the other hand, considering the previous information on these organisms, their potential is fundamental, especially for countries with high marine biodiversity, as is the case



tienen es fundamental especialmente para aquellos países que poseen alta biodiversidad marina como Colombia, para ser desarrollados en el sector biotecnológico de productos y procesos de utilidad, por lo que ahondar en el conocimiento de su bioprospección se convierte en el fundamento de la investigación en ciencia y tecnología a corto plazo.

AGRADECIMIENTOS

Producto derivado del Proyecto CIAS 2947 vigencia 2019, financiado por la Vicerrectoría de Investigaciones de la Universidad Militar Nueva Granada y el Invemar bajo el Convenio Especial de Cooperación INV- CIAS-2947 de 2019. Esta es la contribución # 1 362 del Invemar.

of Colombia, regarding their development in the field of biotechnology for useful products and processes. This is why delving into the understanding of their bioprospection constitutes the foundation of scientific and technological research in the short term.

ACKNOWLEDGMENTS

Product derived from Project CIAS 2947, year 2019, funded by the research vice rector of Universidad Militar Nueva Granada and Invemar, under the Special Cooperation Agreement INV- CIAS-2947 of 2019. This is contribution # 1,362 of Invemar.

BIBLIOGRAFÍA / LITERATURE CITED

- Abdel-Wahab, M., A.H. Bahkali, A.M. El-Gorban and G. Jones. 2021. Metagenomics study of fungi and fungi-like organisms associated with the seagrass *Halophila stipulacea* (Forssk.) Asch. from Al-Leith Mangroves, Saudi Arabia. <https://doi.org/10.21203/rs.3.rs-539541/v1>
- Arora, P., P. Singh, Y. Wang, A. Yadav, K. Pawar, A. Singh, G. Padmavati, J. Xu and A. Chowdhary. 2021. Environmental isolation of *Candida auris* from the coastal wetlands of Andaman Islands, India. *Bio* 12:e03181-20. <https://doi.org/10.1128/mBio.03181-20>
- Beatty, D.S., L.R. Aoki, B. Rappazzo, Ch. Bergman, L.K. Domke, J. E. Duffy, K. Dubois, G.L. Eckert, C. Gomes, O. J. Graham, L. Harper, C.D. Harvell, T. L. Hawthorne, M. Hessing-Lewis, K. Hovel, Z.L. Monteith, R.S. Mueller, A.M. Olson, C. Prentice, F. Tomas, B. Yang and J.J. Stachowicz. 2022. Predictable changes in eelgrass microbiomes with increasing wasting disease prevalence across 23° latitude in the northeastern Pacific. *MSystems*, 7(4): e00224-22.
- Burge, C., C. Mark, C. Friedman, B. Froehlich, P. Hershberger, E. Hofmann, *et al.* 2014. Climate change influences on marine infectious diseases: implications for management and society. *Annu. Rev. Mar. Sci.*, 6: 249–277.
- Castro-González, M, D.I. Gómez-López, L. Sánchez-Valencia, A. Acosta-Chaparro and E. Coy-Barrera. 2022. Enfermedad del desgaste en praderas de *Thalassia testudinum* (Hydrocharitaceae) y su relación con el perfil metabólico. *Rev. Biol. Trop.*, 70: 149-172. <https://doi.org/10.15517/rev.biol.trop.v70i1.46183>
- Chen, Y. S, Y. Fujitoshi and L.Y. Chen. 2009. Isolation of marine yeasts from coastal waters of northeastern Taiwan. *Aquat. Biol.*, 8: 55–60. <https://doi.org/10.3354/ab00207>
- Ettinger, C.L. and J.A. Eisen. 2020. Fungi, bacteria and oomycota opportunistically isolated from the seagrass *Zostera marina*. *PLoS One*, 15: e0236135. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0236135>
- Ettinger, C.L., L.E. Vann and J.A. Eisen. 2021. Global diversity and biogeography of the *Zostera marina* mycobiome. *Appl. Environ. Microbiol.*, 87 :e02795-20. <https://doi.org/10.1128/AEM.02795-20>
- Garcías-Bonet, N., T.D. Sherman, C.M. Duarte and N. Marbá. 2011. Distribution and pathogenicity of the protist *Labyrinthula spp.* in western Mediterranean seagrass meadows. *Estuar. Coast.*, 34: 1161-1168.
- Hagler, A.N. and L.C. Mendonça-Hagler. 1981. Yeasts from marine and estuarine waters with different levels of pollution in the state of Rio de Janeiro, Brazil. *Appl. Environ. Microbiol.*, 41: 173-178.
- Hernández Montiel, L.G., R. Zulueta Rodríguez, E. D. Gutiérrez Pérez, L. Lara Capistrán y R. Galicia Guevara. 2015. Levaduras marinas: alternativa de conservación. *Cienc. Homb.*, 28(2): 69-75.
- Hirimuthugoda, N.Y., X. Li, L. Wang and L. Wu. 2006. Diversity of phytase-producing marine yeasts. *Cienc. Mar.*, 32: 673–682.
- Jones, E. B. G., S. Suetrong, J. Sakayaroj, A. H. Bahkali, M. A. Abdel-Wahab, T. Boekhout and K-L. Pang. 2015. Classification of marine Ascomycota, Basidiomycota, Blastocladiomycota and Chytridiomycota. *Fungal Divers.*, 73(1):1–72. <https://doi.org/10.1007/s13225-015-0339-4>
- Jones, E.B.G., P. Ka-Lai, A. Mohamed, A. Wahab, B. Scholz, K.D. Hyde, T. Boekhout, R.E. Mostafa, E. Rateb, L. Henderson, J. Sakayaroj, S. Suetrong, M. C. Dayarathne, V. Kumar, S. Raghukumar, K. R. Sridhar, A.H.A. Bahkali, F.H. Gleason and Ch. Norphanphoun. 2019. An online resource for marine fungi. *Fungal Divers.* <https://doi.org/10.1007/s13225-019-00426-5>
- Kutty, S.N. and R. Philip. 2008. Marine yeasts — a review. *Yeast*, 25:465–483. <https://doi.org/10.1002/yea.1599>
- Lima, R.N. and A.L.M. Porto. 2016. Recent advances in marine enzymes for biotechnological processes. *Adv. Food Nutr. Res.*, 78: 153–192. <https://doi.org/10.1016/bs.afnr.2016.06.005>

- Loilong, A., J. Sakayaroj., N. Rungjindamai, R. Choeyklin and E.G. Jones EG. 2012. Biodiversity of fungi on the palm *Nypa fruticans*. pp. 273-290. En: E. B. Gareth Jones and K.-L. Pang (Eds.). Marine Fungi. De Gruyter, Berlin. <https://doi.org/10.1515/9783110264067.273>
- Manamgoda, D.S., A.Y. Rossman, L.A. Castlebury, P.W. Crous, H. Madrid, E. Chukeatirote and K.D. Hyde. 2014. The genus *Bipolaris*. Stud. Mycol., 79: 221-288. <https://doi.org/10.1016/j.simyco.2014.10.002>
- Masís-Ramos, S., P. Meléndez-Navarro y E. Mendez-Rodríguez. 2021. Potencial biotecnológico de los hongos marinos en las zonas costeras de Costa Rica. Tecnol. Marcha, 34(2): 48-59. <https://doi.org/10.18845/tm.v34i2.4430>
- Mata, J.L. and J. Cebrián. 2013. Fungal endophytes of the seagrasses *Halodule wrightii* and *Thalassia testudinum* in the north-central Gulf of Mexico. Bot. Mar., 56:541-545
- Newell, S.Y. and J.W. Fell. 1980. Mycoflora of turtlegrass (*Thalassia testudinum* Konig) as recorded after seawater incubation. Bot. Mar., 23:265-275.
- Rivas-García, T., B. Murillo-Amador, A. Nieto-Garibay, R. Chiquito-Contreras, G. Rincón-Enríquez and L. Hernández-Montiel. 2018. Effect of ulvan on the biocontrol activity of *Debaryomyces hansenii* and *Stenotrophomonas rhizophila* against fruit rot of *Cucumis melo* L. Agronomy., 8(12): 273.
- Rodríguez, G. M. 2008. Potential of fungal endophytes from *Thalassia Testudinum* Bank Ex K.D. Koenig as producers of bioactive compounds, University of Puerto Rico, Mayaguez (Puerto Rico), p. 91
- Santos-Acevedo, M., M. Quintero, A. Velásquez-Emiliani, E. Jiménez-Vergara, L.M. Blandón, L.M. Jitínico-Shubach, M. Montoya-Giraldo, K.L. Alvarado-Campo, M. Vides, D. Alonso, y J. Gómez-León. 2018. Microvida del Caribe colombiano profundo. Ser. Doc. Gen. Invemar, 98, 196 p.
- Supaphon, P., S. Phongpaichit, V. Rukachaisirikul and J. Sakayaroj. 2013. Antimicrobial potential of endophytic fungi derived from three seagrass species: *Cymodocea serrulata*, *Halophila ovalis* and *Thalassia hemprichii*. PLoS ONE., 8: e72520. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0072520>
- Supaphon, P., S. Phongpaichit, J. Sakayaroj, V. Rukachaisirikul, et al. 2017. Phylogenetic community structure of fungal endobiotas in seagrass species. Bot. Mar., 60:489-502.
- Vázquez-Vázquez, M.L., R. G. Chiquito-Contreras, G. Sánchez-Viveros, J. J. Reyes-Pérez, M.J. Martínez-Hernández y L.G. Hernández-Montiel. 2021. Efecto de levaduras de origen marino y ulvan en el control pos cosecha de *Penicillium italicum* agente causal del moho azul en limón persa. Biotecnia, 23(3): 78-88. <https://doi.org/10.18633/biotecnia.v23i3.1428>
- Venkatachalam, A., N. Thirunavukkarasu and T. S. Suryanarayanan. 2015. Distribution and diversity of endophytes in seagrasses. Fungal Ecol., 13:60-65. <https://doi.org/10.1016/j.funeco.2014.07.003>
- Wainwright, B.J., A.G. Bauman, G.L. Zahn, P.A. Todd and D. Huang. 2019. Characterization of fungal biodiversity and communities associated with the reef macroalga *Sargassum ilicifolium* reveals fungal community differentiation according to geographic locality and algal structure. Mar. Biodivers., 49: 2601-2608. [10.1007/s12526-019-00992-6](https://doi.org/10.1007/s12526-019-00992-6).
- Wang, L., Z. Chi, L. Yue, et al. 2008. Occurrence and diversity of *Candida* genus in marine environments. J. Ocean Univ. China., 7:416-420. <https://doi.org/10.1007/s11802-008-0416-3>
- White, T.J., T. Bruns, S. Lee and J. Taylor. 1990. Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA genes for phylogenetics, 315-322. In PCR protocols a guide to methods and applications. Academic, San Diego.
- Yengkhom, D.S., C.S. Mayanglambam and K.P. Manasa. 2020. Biotechnological aspects of mangrove microorganisms: 381-398. In: Patra, J.K., R.R. Mishra and H. Thatoi (Eds.). Biotechnological utilization of mangrove resources. Academic. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-819532-1.00018-4>

RECIBIDO / RECEIVED: 26/07/2023

ACEPTADO / ACCEPTED: 18/09/2023



Guía de autores / Author's guide

El *Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras* (título abreviado: Bol. Invest. Mar. Cost.) es una publicación indexada de acceso abierto, periodicidad semestral y arbitrada bajo la modalidad ciego. Está dirigida a la comunidad científica y a las personas relacionadas con temas medioambientales en zonas marino-costeras, con particular énfasis en América tropical. Considera para su publicación trabajos inéditos sobre cualquier tópico de investigación en el mar o en ambientes acuáticos de la zona costera, realizados en las áreas tropicales y subtropicales de América.

La revista es editada desde 1967 por el Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras “José Benito Vives de Andrés” (Invemar). Hasta el volumen 8 llevó el nombre de *Mitteilungen aus dem Instituto Colombo-Alemán de Investigaciones Científicas Punta de Betín* y entre los volúmenes 9 y 24 se denominó *Anales del Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras*. A partir del año 2008 se publican dos números por volumen anual, periodicidad que se mantiene hasta la fecha. El primer número se publica en el mes de junio y el segundo, en el mes de diciembre.

El *Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras* únicamente considera para publicación trabajos originales, es decir, aquellos que incluyan resultados significativos que no hayan sido publicados ni estén siendo considerados para publicación en otra revista. Se reciben artículos de investigación, notas científicas y artículos de revisión que compilen y resuman adecuadamente el trabajo en un campo particular y señalen líneas de investigación a seguir. La revista se publica en inglés y español en formato PDF que puede ser consultada en: <http://boletin.invemar.org.co/ojs/index.php/boletin>. La revista se encuentra indexada en Scopus desde 2016 (Q3 del Scimago Journal Ranking en la categoría “Animal Science and Zoology”) y en Publindex (categoría C).

El *Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras* es una publicación de acceso abierto, por lo que no existen cargos para lectura o descarga de información, basado en el principio de que ofrecer al público un acceso libre a las investigaciones ayuda a un mayor intercambio global de conocimiento. Su distribución y divulgación es libre, siempre y cuando se respeten los respectivos créditos de los manuscritos. Los autores no deben pagar por someter o publicar sus manuscritos, a excepción de los costos de impresiones a color descritos más adelante en esta guía. Se tendrán en cuenta los manuscritos ajustados al siguiente formato:

Idiomas: español e inglés americano. El *Boletín* recibe artículos en sometimiento escritos en ambos idiomas o en uno solo. En este último caso, el resumen, el *abstract* y las palabras clave deben ser enviados originalmente en español e inglés americano. Por su parte, las notas científicas deben ser sometidas en ambos idiomas. A partir del año 2021, las disposiciones sobre la traducción de los artículos que culminen satisfactoriamente el proceso editorial serán informadas a través del sitio web del *Boletín*. Los autores no podrán retirar el manuscrito una vez este haya sido aceptado.

Presentación: para someter su artículo, debe cargarlo junto a la carta de sometimiento a través de la página. Puede hacerlo registrándose en el sitio web o ingresando con su usuario y contraseña, si ya cuenta con uno. El archivo debe ir en un solo archivo en formato Word (.doc ó .docx), con las tablas y figuras incluidas (inicialmente en baja resolución). La carta de sometimiento debe ir en formato PDF *debidamente firmada*, al menos, por el líder de correspondencia, conforme el formato disponible para descarga en el sitio web, en la sección “Guía de autores”. Si el manuscrito es aceptado para publicación, se solicitará a los autores el envío de las gráficas en formato editable (.xml [excel], .eps ó .pdf vectorial) y con los textos en español e inglés americano, así como las fotos en formato JPG o TIF, con una resolución de, al menos, 360 dpi. Los colores deben corresponder a la escala CMYK.

Bulletin of Marine and Coastal Research (title abbreviation: Bull. Mar. Coast. Res.) is an open-access, semi-annual, indexed publication, refereed under the single-blind modality. It is aimed at the scientific community and people related to environmental issues in coastal and marine areas, with particular emphasis on tropical America. It considers unedited works about research topics on the sea or coastal aquatic environments, undertaken in the tropical and subtropical areas of the Americas.

The journal is edited since 1967 by the “José Benito Vives de Andrés” Marine and Coastal Research Institute (Invemar). Until volume 8 it was called *Mitteilungen aus dem Instituto Colombo-Alemán de Investigaciones Científicas Punta de Betín*, and between volumes 9 and 24, it was called *Anales del Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras*. Since 2008, two issues are published per annual volume, a frequency that has been maintained to date. The first issue is published in June and the second in December.

Bulletin of Marine and Coastal Research only considers for publication original works, that is, those that include significant results that have not been published nor are being considered for publication in another journal. Research articles, scientific notes, and review articles are received that adequately compile and summarize work in a particular field and indicate lines of research to be followed. The journal is published in English and Spanish in PDF format and can be consulted at <http://boletin.invemar.org.co/ojs/index.php/boletin>. The journal is indexed on Scopus since 2016 (Q3 Scimago Journal Ranking on “Animal Science and Zoology” category) and on Publindex (category C).

The *Bulletin* is an open-access journal, so there is no charge for reading or downloading information, based on the principle that providing free access to research helps to increase global knowledge exchange. Its distribution and dissemination are free, respecting each credit and authorship of the manuscripts. Authors do not pay for submitting or publishing a manuscript, except color prints as mentioned in this guide. Authors should follow the subsequent instructions:

Languages: Spanish and American English. The *Bulletin* receives articles in submissions written in both languages or in one language only. In the latter case, the *abstract* and keywords must be submitted originally in Spanish and American English. Scientific notes must be submitted in both languages. From 2021, the instructions on the translation of articles that successfully complete the editorial process will be reported through the *Bulletin's* website. Authors will not be able to withdraw their manuscript once it has been accepted.

Presentation: To submit your article, you must upload it together with the complementary files through the page. You must register on the website or enter with your user and password if you already have one. The file must be in a single file in Word format (.doc or .docx), with the tables and figures included (initially in low resolution). The letter of submission must be in PDF format, *duly signed* by, at least, the correspondence leader, according to the format available for download on the website, in the “Author's Guide” section. If the manuscript is accepted for publication, the authors will be asked to send the graphics in an editable format (.xml [excel], .eps or .pdf vectorial) and with the texts in Spanish and American English, as well as the photos in JPG or TIF format, with a resolution of at least 360 dpi. Colors must correspond to the CMYK scale.

FORMATO:

Fuente: Times New Roman, tamaño 11, configuración de página tamaño carta e interlineado a doble espacio.

Márgenes: izquierdo y superior de 3 cm y derecho e inferior de 2 cm como mínimo.

Títulos: en negrilla. El *título del trabajo* debe ir en altas y bajas y centrado. Además, ha de incluir al comienzo del *abstract* una traducción fiel al inglés cuando el manuscrito sea en español y viceversa cuando sea en inglés. Los títulos de *primer nivel* deben ir en mayúscula sostenida y centrados (aplica para los nombres científicos), dejando un espacio para comenzar el párrafo. Los títulos de *segundo nivel* deben ir en minúscula y en el centro, sin dejar espacio para comenzar el párrafo. Los títulos de *tercer nivel* deben ir en minúscula y alineados a la izquierda, sin dejar espacio para comenzar el párrafo.

Nota: tenga en cuenta que el título debe incitar la lectura del artículo y no ser muy extenso. El ideal son 40 caracteres. Google, por ejemplo, no lee más de 50-60 caracteres. Evite el uso de guiones, signos de admiración e interrogación.

Todas las hojas deben estar **numeradas** consecutivamente.

Texto: los manuscritos se deben redactar en tercera persona del singular (impersonal).

Los **artículos** deben tener una extensión máxima de 6 000 palabras incluyendo figuras y tablas, pero sin contar bibliografía, resumen y *abstract*. Solo en casos excepcionales y justificados, se aceptarán manuscritos más extensos, para lo cual los autores tendrán que enviar una nueva carta de sometimiento que contenga dicha justificación. Los artículos deben tener la siguiente estructura: título, autor(es), OrcID, filiación institucional y correo electrónico de todos los autores, resumen, *abstract*, palabras clave, introducción, área de estudio, materiales y métodos, resultados, discusión, conclusiones, agradecimientos y bibliografía. Este formato puede ser modificado si la naturaleza del trabajo lo exige. Aquellas instituciones o empresas que tengan su nombre registrado en inglés pueden utilizar dicha versión.

Por su parte, las **notas científicas** deben tener una extensión máxima de 1 500 palabras, sin contar bibliografía y sin división en secciones como los artículos. Deben venir en ambos idiomas (español e inglés americano) y tener la siguiente estructura: resumen, *abstract*, palabras clave, texto, agradecimientos y bibliografía.

Resumen: debe tener máximo 30 renglones en un solo párrafo y el *abstract* ha de ser una traducción fiel de lo escrito en el resumen. Ambos deben llevar al final y en renglón aparte máximo cinco (5) palabras clave escritas en minúscula, tanto en la versión en español como en inglés.

Nota: es importante escoger bien las palabras clave. Recuerde que cualquier persona puede encontrar su trabajo en la web por intermedio de ellas. Recomendamos revisarlas a la luz del Tesoro Marino Ambiental Costero del Centro de Documentación del Invemar.

Tablas: elaboradas en procesador de texto con la opción Tabla, sin líneas verticales. La leyenda debe ir encima, en minúscula, y ser suficientemente explicativa. Las tablas deben ser numeradas consecutivamente y ubicadas conforme son citadas por primera vez dentro del texto. La información incluida en las tablas no puede aparecer repetida en las figuras.

Figuras: incluyen mapas, esquemas, dibujos, fotografías y láminas. La leyenda debe ir en el margen inferior, en minúscula, y ser suficientemente explicativa. Las figuras deben tener letras y símbolos en tamaño apropiado, de modo que al reducirlas no pierdan su nitidez. Además, deben ser numeradas consecutivamente y ubicadas conforme son citadas por primera vez dentro del texto.

FORMAT:

Type of font: Times New Roman, size 11, letter-size page setup, and double spaced.

Margins: Left and upper, 3 cm; right and lower, 2 cm.

Titles: Must be written in boldface type. The *manuscript title* must be written in uppercase and lowercase and centered. It should be given in both languages too. *Main titles* must be written in capital letters, centered (even scientific names), and must be one space before the first line of the text. *Subtitles* must be also centered but as lowercase letters and there, *third titles* must be written on the left side of the paper, as lower-case letter, and also with no space.

Note: Special attention should be given to titles. The title should be attractive and no longer than 40 characters. Google, for example, does not take titles longer than 50-60 characters. Avoid the use of hyphens, exclamation, or interrogation marks.

All pages must be **numbered** consecutively.

Text: Manuscripts should be written in the third person singular (impersonal).

Articles must have a maximum of 6,000 words including tables and figures but excluded literature cited, *resumen*, and abstract. Only in exceptional and justified cases, more extensive manuscripts will be accepted, for which the authors will have to send a new letter of submission containing such justification. The text must be structured as follows: title, author(s), OrcID, institutional affiliation, author's email, abstract, abstract in Spanish (*resumen*), introduction, study area, materials and methods, results, discussion, conclusions, acknowledgments, and literature cited. This format can be modified depending on the type of work. Those institutions or companies that have a registered English name can use that English version.

Scientific notes must have a maximum of 1,500 words (excluding literature cited), without divisions and subtitles like the long manuscripts. Notes must be submitted in two languages: Spanish and American English and divided only in the abstract, abstract in Spanish (*resumen*), text, acknowledgments, and literature cited.

Abstract: Must be one paragraph and should not exceed 30 lines. *Resumen* should be an exact translation of the abstract, both must include at the end a maximum of five (5) keywords in lowercase letters.

Note: Special attention should be paid to keywords. Remember the people can find your article on the internet through them. We recommend reviewing them in light of the Coastal Environmental Marine Thesaurus of the Invemar Documentation Center.

Tables: Must be processed using the Table tool as text file, without vertical lines. Table legends must be placed on the top, in lowercase letters, and present clearly the content. Tables must be enumerated consecutively and placed as they are first cited in the text. The information included in tables cannot be repeated in figures.

Figures: They include illustrations such as maps, schemes, pictures, photographs, and plates. Figure legends must be placed on bottom, in lowercase letters, and present clearly the content. Letters and symbols on figures should have a suitable size so that if they get reduced they will not lose their shape and details. Moreover, they must be numbered and placed as they are first cited in the text.



La revista asume los costos de publicar **fotografías** en blanco y negro. Los costos de fotografías e imágenes a color deben ser asumidos por el (los) autor(es)*. Se recomienda que en la primera versión del manuscrito se utilice una resolución de 72 dpi en escala RGB para facilitar la carga del archivo en la plataforma.

* *El cobro de figuras a color estará sometido a cotización al momento de aceptar el manuscrito para su publicación. Es posible que no se apliquen cargos por ello. Para más información, escribir a boletin@invemar.org.co*

Abreviaturas: pueden usarse abreviaturas o símbolos comunes tales como m, cm, km, g, kg, mg, mL, L, % o °C, siempre y cuando acompañen números. Evitar los puntos al final de las abreviaturas. Todas las cifras decimales deben separarse con coma cuando el manuscrito está escrito en español y con punto cuando está escrito en inglés, excepto cuando se incluyan en tablas. En esos casos, los decimales deben ir con punto, independientemente del idioma.

Citas: No se aceptan citas de citas. Por ejemplo: Pérez, 2007 (En: Fernández, 2008). Dentro del texto, debe citarse como sigue (sin usar *op. cit.*):

“La especie vive sobre sustratos rocosos y coralinos (Pérez, 1980; Darwin y Scott, 1991), aunque, según García (1992), prefiere fondos de cascajo”.

Cuando la referencia involucra a *más de dos autores*, debe citarse como Castro *et al.* (1965) o (Castro *et al.*, 1965). *et al.* debe aparecer siempre en letra cursiva.

Las **comunicaciones personales** deben evitarse en lo posible, pero serán aceptadas a juicio del editor a cargo de cada artículo, según sea el caso. Su estructura será la siguiente:

Nombre completo (punto) Institución (punto) Ciudad (coma) País (punto) Año (punto) Com. Pers.

Referencias: se deben incluir todas aquellas que están citadas en el texto, en orden alfabético por apellido y en orden cronológico cuando haya varios trabajos del mismo autor. El símbolo &, comúnmente usado en la literatura en inglés, deberá reemplazarse por la letra “y” o la palabra “and”, de acuerdo con el idioma de la referencia citada. La exactitud de las referencias es responsabilidad únicamente de los autores. No se admiten citas de trabajos que no hayan sido aceptados para publicación.

Nota: de acuerdo con los estándares internacionales, es preferible incluir el DOI en aquellas referencias que lo tengan.

Los **artículos en prensa** deben incluir el volumen, el año y el nombre de la revista en que serán publicados.

Los artículos publicados en **revistas periódicas** se deben citar de la siguiente manera:

Autor (punto) Año (punto) Título (punto) Nombre de la revista (coma) Volumen (dos puntos) Rango de páginas (punto).

Ejemplo: Blanco, J.A., J.C. Nárvaez y E.A. Viloria. 2007. ENSO and the rise and fall of a tilapia fishery in northern Colombia. *Fish. Res.*, 88: 100-108.

En los casos en que la referencia incluya la *totalidad de las páginas de la revista periódica*, se debe citar así:

Autor (punto) Año (punto) Título (punto) Nombre de la revista (coma) Volumen (coma) Número total de páginas (p.).

Ejemplo: Pang, R.K. 1973. The systematics of some Jamaican excavating sponges. *Postilla*, 161, 75 p.

Cuando el nombre de la revista esté formado por más de una palabra, debe abreviarse siguiendo la información presentada en www.ncbi.nlm.nih.gov/nlmcatalog (o en www.abbreviations.com, cuando en el anterior sitio web no se encuentre la revista). Para *revistas no listadas*, debe presentarse el nombre completo.

The journal covers the costs of publishing black and white **photographs**. If there are color images in the manuscript, the authors will have to afford color page fees*. We suggest sending images for the first version in 72 dpi resolution, in RGB scale, so that files are not too heavy to charge in the platform.

* *The charge for color figures will be subject to the quotation at the time of acceptance of the manuscript for publication. There may be no charge for this. For more information, write to boletin@invemar.org.co*

Abbreviations: Abbreviations may be used and also common symbols, such as m, km, g, mg, %, or °C, as long as they are next to numbers. Do not use period marks after symbols or abbreviations. All decimal numbers have to be separated by comma (Spanish version) and points (English version), except when they are included in tables. In those cases, the decimals must be with a period, regardless of the language.

Citation style: There are not accepted indirect references like Pérez 2007 (In: Fernández, 2008). In the text, reference the bibliography as follows, avoiding the use of *op. cit.*:

“The species lives in rocky and coral substrates (Pérez, 1980; Darwin and Scott, 1991), although following García (1992), it prefers gravel substrate.”

When the reference includes *more than two authors*, it has to be quoted as Castro *et al.* (1965) or (Castro *et al.*, 1965), with *et al.* always written in italics.

Personal communications should not be used but they may be accepted by the editor depending on the specific case. If they are included, they should be presented as:

Complete name (period) Institution (period) City (comma) Country (period) Year (period) Pers. Comm.

References: The literature cited must include all and just the references cited in the text, in alphabetical order, and in chronological order when there is more than one article by the same author(s). The symbol &, frequently used, should be changed for the word “and” or “y” according to the original language of the cited reference. The accuracy of the references is the sole responsibility of the authors. Citations of papers that have not been accepted for publication are not allowed.

Note: Considering international standards, please includes DOI in all references.

If a **manuscript in press** has to be cited, it should include information about the issue, year, and title of the journal of the future publication.

Journals must be cited in the next format:

Author (period) Year (period) Title (period) Journal’s title (comma) Volume (two points) Page rank (period).

i.e.: Blanco, J.A., J.C. Nárvaez y E.A. Viloria. 2007. ENSO and the rise and fall of a tilapia fishery in northern Colombia. *Fish. Res.*, 88: 100-108.

When the reference included *all pages of the journal*, must be cited in the next format:

Author (period) Year (period) Title (period) Journal’s title (comma) Volume (comma) Total number of pages (p.).

i.e.: Pang, R.K. 1973. The systematics of some Jamaican excavating sponges. *Postilla*, 161, 75 p.

When the journal’s title has more than one word, it should be abbreviated following the information presented at www.ncbi.nlm.nih.gov/nlmcatalog (or at www.abbreviations.com, when the journal is not found on the previous website). For *no listed journals*, use the complete title.

Los **libros** se deben citar de la siguiente manera:

Autor (punto) Año (punto) Título (punto) Editorial (coma) Ciudad (punto) Número total de páginas (p.).

Ejemplo: Dahl, G. 1971. Los peces del norte de Colombia. Inderena, Bogotá. 391 p.

Los **capítulos de libros** se deben citar de la siguiente manera:

Autor (punto) Año (punto) Título del capítulo (punto) Rango de páginas (punto). En: Editores (punto) (Ed.). Título del libro (punto) Editorial (coma) Ciudad (punto) Número total de páginas (p.).

Ejemplo: Álvarez-León, R. y J. Blanco. 1985. Composición de las comunidades ictiofaunísticas de los complejos lagunares estuarinos de la bahía de Cartagena, ciénaga de Tesca y Ciénaga Grande de Santa Marta, Caribe colombiano. 535-555. En: Yáñez-Arancibia, A. (Ed.). Fish community ecology in estuaries and coastal lagoons. UNAM, México D.F. 653 p.

Las **memorias de reuniones y documentos inéditos** y de escasa divulgación (**tesis y literatura gris**) solo se citarán a criterio del editor del manuscrito.

Las **tesis** se deben citar como los libros.

Autor (punto) Año (punto) Título (punto) Tesis y abreviatura del programa de estudios (coma) Universidad (coma) Ciudad (punto) Número total de páginas (p.).

Ejemplo: Arboleda, E. 2002. Estado actual del conocimiento y riqueza de peces, crustáceos decápodos, moluscos, equinodermos y corales escleractíneos del océano Pacífico colombiano. Tesis Biol. Mar., Univ. Jorge Tadeo Lozano, Bogotá. 125 p.

Los **informes** se citan de la siguiente manera:

Autor (punto) Año (punto) Título (punto) Informe final (coma) Entidad (coma) Ciudad (punto) Número total de páginas (p.).

Ejemplo: Pedraza, R.A., S. Suárez y R. Julio. 1979. Evaluación de captura en la Ciénaga Grande de Santa Marta. Informe final, Inderena, Bogotá. 39 p.

Los **documentos electrónicos** varían constantemente dentro de los sitios web. Por lo tanto, se prefiere que los autores citen documentos de este tipo únicamente en los casos en que sea indispensable hacerlo. Serán aceptados a juicio del editor a cargo de cada artículo. Si el documento tiene DOI, añádale.

Autor (punto) Año (punto) Título (punto) URL completa (sin punto) Fecha de consulta [DD/MM/AAA] (punto).

Ejemplo: Hammer, O., D.A.T. Harper y P.D. Ryan. 2008. PAST - Palaeontological Statistics, ver. 1.81. <http://folk.uio.no/ohammer/past/past.pdf>. 08/06/2008

Otras disposiciones:

- No se admiten notas de pie de página.
- Los nombres científicos de géneros y especies deben escribirse en cursiva. Todos ellos deben estar sujetos a los códigos de nomenclatura zoológica o botánica.
- Los registros taxonómicos deben hacerse siguiendo los códigos internacionales de nomenclatura, para lo cual el Boletín tiene un modelo con ejemplos, disponible para quien lo solicite.
- Las medidas se deben expresar en unidades del sistema métrico decimal. Los valores de salinidad deben presentarse sin unidades o símbolos.
- Al postular su manuscrito, los autores deben indicar su nombre completo, filiación institucional, dirección de correspondencia, correo electrónico y OrcID. Si alguno no lo tiene, puede obtenerlo de forma gratuita en <https://orcid.org/>

For **books**, must follow next format:

Author (period) Year (period) Title (period) Publishing house (comma) City (period) Total number of pages (p.).

i.e.: Dahl, G. 1971. Los peces del norte de Colombia. Inderena, Bogotá. 391 p.

For the **chapter of books**, must follow the next format:

Author (period) Year (period) Chapter name (period) Page rank (period). In: Editors' name (period) (Ed.). Title of the book (period) Publishing house (comma) City (period) Total number of pages (p.).

i.e.: Álvarez-León, R. y J. Blanco. 1985. Composición de las comunidades ictiofaunísticas de los complejos lagunares estuarinos de la bahía de Cartagena, ciénaga de Tesca y Ciénaga Grande de Santa Marta, Caribe colombiano. 535-555. En: Yáñez-Arancibia, A. (Ed.). Fish community ecology in estuaries and coastal lagoons. UNAM, México D.F. 653 p.

Memoirs of meetings and unpublished documents of limited circulation (**theses and grey literature**) will be cited only at the discretion of the editor of the manuscript.

Theses should be cited like books.

Author (period) Year (period) Title (period) Title (period) Tesis and Abbreviation of study program (comma) University (comma) City (period) Total number of pages (p.).

i.e.: Arboleda, E. 2002. Estado actual del conocimiento y riqueza de peces, crustáceos decápodos, moluscos, equinodermos y corales escleractíneos del océano Pacífico colombiano. Tesis Biol. Mar., Univ. Jorge Tadeo Lozano, Bogotá. 125 p.

Reports are quoted as follows:

Author (period) Year (period) Title (period) Informe final (comma) Organization (comma) City (period) Total number of pages (p.).

i.e.: Pedraza, R.A., S. Suárez y R. Julio. 1979. Evaluación de captura en la Ciénaga Grande de Santa Marta. Informe final, Inderena, Bogotá. 39 p.

Web documents vary constantly. Therefore, they should be avoided as references in the manuscripts if it is not really necessary. In special cases, it will be the editor's decision to accept it or not. Add DOI whether it is possible. If they are included, they should be presented as:

Author (period) Year (period) Title (period) Complete URL (without a period) Consultation date [DD/MM/YYYY] (period).

i.e.: Hammer, O., D.A.T. Harper, and P.D. Ryan. 2008. PAST - Palaeontological Statistics, ver. 1.81. <http://folk.uio.no/ohammer/past/past.pdf>. 08/06/2008.

Other dispositions:

- Use of footnotes in the text is strongly discouraged.
- Scientific names of genera and species must be written in italics type or underlined. All of them must be subject to the zoological or botanical nomenclature.
- Taxonomic reports should be made following the international nomenclature code, for which the journal has a model with examples, available upon request.
- Measurements have to be marked using the metric system. Salinity values have to be presented without symbols or units.
- When submitting their manuscript, authors should indicate their complete name, institutional affiliation, correspondence address, e-mail, and OrcID. If one does not have it, you can get it for free at <https://orcid.org/>



- Se deben sugerir los nombres de tres evaluadores, mínimo, para el manuscrito sometido, incluyendo la información necesaria para contactarlos (filiación institucional y correo electrónico). Es preciso aclarar que las personas sugeridas no necesariamente serán los evaluadores del manuscrito; las sugerencias están sujetas a revisión por parte del editor encargado.
- A los manuscritos publicados en el Boletín se les asignará DOI tanto en la versión electrónica como en impresa. Tener esto en cuenta para la respectiva referencia bibliográfica.
- The names of at least three evaluators should be suggested for the submitted manuscript, including the necessary contact information (institutional affiliation and e-mail). It should be clarified that the persons suggested will not necessarily be the evaluators of the manuscript; the suggestions are subject to review by the section editor.
- The manuscripts published since this number are going to have DOI, in electronic and printed version, therefore it must be referenced.

PROCESO DE REVISIÓN

1. Los autores deben registrarse en la plataforma para obtener un usuario y contraseña y cargar el manuscrito a la plataforma. El registro se realiza una sola vez, por lo que con solo ingresar a su cuenta podrá ver el estado de su manuscrito o someter uno nuevo.
2. Junto con el artículo o nota científica, cargue la carta de sometimiento en formato PDF. Recuerde que el texto debe incluir inicialmente las figuras y tablas en baja resolución.
3. Una vez cargado el documento, este es sometido a una revisión preliminar por parte del asistente de comité editorial. Con su visto bueno, se envía invitación al comité editorial y, posteriormente, el manuscrito es asignado a un editor de sección.
4. El editor de sección define si el manuscrito pasa a evaluación por pares, si debe corregirse antes de ser evaluado o si se rechaza. Cuando el manuscrito obtiene el visto bueno del editor, pasa a evaluación por pares. Si es rechazado, los autores reciben una comunicación oficial de no aceptación del manuscrito.
5. El proceso de evaluación en el *Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras* es realizado por pares expertos en cada una de las temáticas que aborda la revista y se efectúa en modalidad simple ciego. Los evaluadores cuentan con 30 días calendario (contados a partir del momento en que reciben la invitación a evaluar por la plataforma) para enviar sus apreciaciones haciendo uso de la ficha de evaluación de manuscritos. Si desean hacer observaciones en el manuscrito, pueden hacerlo con el control de cambios activo y dejando comentarios al margen, siempre de forma anónima.
6. Una vez se reciben las evaluaciones, el editor determina si el manuscrito es aceptado para publicación (sin o con cambios mínimos), si requiere cambios menores o importantes, si debe pasar a una nueva ronda de evaluación o si se rechaza. Cuando el manuscrito obtiene el visto bueno del editor, los autores reciben una comunicación oficial de aceptación del manuscrito. Si es rechazado, los autores reciben una comunicación oficial de no aceptación del manuscrito. Para artículos de investigación y artículos de revisión, se emite un concepto editorial con al menos dos evaluaciones; para notas científicas, con al menos una evaluación.
7. Una vez aprobado para publicación, se inicia la edición y producción del manuscrito, que incluye las fases de corrección de estilo, traducción, maquetación y pruebas de galera.
8. Publicación en línea e impresión.
9. Difusión y divulgación en línea y distribución física.

Nota: en cualquier parte del proceso, los autores pueden visualizar el estado de su manuscrito ingresando con su usuario y contraseña a la plataforma. El proceso editorial puede tomar alrededor de diez (10) meses. Sin embargo, hay que tener en cuenta que los tiempos dependen directamente de los actores que intervienen en el proceso, esto es, autores, editores y evaluadores.

REVIEW PROCESS

1. Authors must register on the platform to obtain a username and password and upload the manuscript to the platform. The registration is done only once, so just by logging into your account, you can see the status of your manuscript or submit a new one.
2. Together with the article or scientific note, please upload the submission letter in PDF format. Remember that the text must initially include the figures and tables in low resolution.
3. Once the document is uploaded, it is submitted to a preliminary review by the Assistant Editorial Committee. With his approval, an invitation is sent to the editorial committee and the manuscript is then assigned to a section editor.
4. The section editor defines whether the manuscript goes to peer review, whether it must be corrected before being evaluated, or whether it is rejected. When the manuscript is approved by the editor, it goes into peer review. If it is rejected, the authors receive an official communication of non-acceptance of the manuscript.
5. The evaluation process in the *Bulletin of Marine and Coastal Research* is carried out by expert peers in each of the topics covered by the journal and is done in a single-blind modality. Evaluators have 30 calendar days (counted from the moment they receive the invitation to evaluate through the platform) to send their assessments using the manuscript evaluation form. If they wish to make comments on the manuscript, they can do so with active change control and leaving comments in the margin, always anonymously.
6. Once the evaluations are received, the editor determines whether the manuscript is accepted for publication (with or without minimal changes), whether it requires minor or major changes, whether it should go into a new round of evaluation, or whether it is rejected. When the manuscript is approved by the editor, the authors receive an official communication of acceptance of the manuscript. If it is rejected, the authors receive an official communication of non-acceptance of the manuscript. The evaluation process is single-blind. For research and review articles, an editorial concept with at least two evaluations is issued; for scientific notes, with at least one evaluation.
7. Once approved for publication, the editing, and production of the manuscript begins, which includes the phases of copyediting and proofreading, translation, layout, and galley proofs.
8. Online publishing and printing.
9. On-line diffusion and distribution of copies.

Note: At any part of the process, authors can view the status of their manuscript by logging in with their username and password to the platform. The editorial process can take about ten (10) months. However, it must be taken into account that the times depend directly on the actors involved in the process, that is, authors, editors, and peer reviewers.

Ética de publicación / Publication ethics

El *Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras* sigue las recomendaciones de COPE (Committee on Publication Ethics) para garantizar la transparencia en el proceso de publicación para todas las partes implicadas (autores, revisores, editores).

Las contribuciones son completa responsabilidad de sus autores, no del *Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras*, de su cuerpo editorial o del Invemar. El envío de un manuscrito se entiende como una declaración explícita por parte de los autores de que se trata de un trabajo original, que no ha sido publicado ni aceptado para su publicación ni se encuentra bajo consideración en otra revista o medio de difusión científica. Si el manuscrito incluye textos, tablas o figuras con reserva de derechos, los autores declaran en la carta de sometimiento que cuentan con la autorización para su reproducción.

La revista no cobra a los autores por publicar ni paga a los pares evaluadores. Asimismo, el trabajo de nuestro comité editorial es *ad honorem*.

Confidencialidad: todos los manuscritos sometidos al *Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras* son tratados como documentos confidenciales. El comité editorial se compromete a proteger la integridad y confidencialidad del trabajo de cada autor y el anonimato de cada evaluador. Por su parte, los evaluadores se comprometen a proteger el carácter confidencial del manuscrito asignado, teniendo en cuenta que el proceso de evaluación es simple ciego, es decir, los autores desconocen la identidad de los evaluadores, pero los evaluadores conocen la identidad de los autores.

Copyright: el *Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras* está bajo la licencia de Creative Commons Atribución-No Comercial-Compartir igual 4.0 Internacional (BY-NC-SA 4.0).

Declaración de conflicto de interés: cuando los autores someten su manuscrito al *Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras*, deben acompañar el envío con una carta de sometimiento en la que declaran, entre otras cosas, que han leído y aprobado el manuscrito remitido en su contenido, organización, presentación y orden de autoría, por lo que no existe conflicto de interés entre ellos. En la carta, los autores también pueden solicitar que una persona no sea escogida como par evaluador cuando consideran que podrían presentarse conflicto de interés.

Los miembros del comité editorial, que fungan como editores encargados dentro de la revista, tienen la responsabilidad de declarar si presentan conflicto de interés con el manuscrito asignado. De igual manera, los pares evaluadores deben declarar si presentan conflicto de intereses al conocer el nombre de los autores del manuscrito asignado, considerando que el proceso de evaluación en la revista es simple ciego.

Responsabilidades de los autores: los autores están obligados a participar del proceso de evaluación respetando los tiempos estipulados de revisión y cumpliendo con los plazos de entrega. Los manuscritos que tardan más de sesenta (60) días en ser entregados por los autores cuando se les soliciten correcciones se retirarán automáticamente del *Boletín* y deberán ser sometidos nuevamente, salvo casos debidamente justificados.

El sometimiento de un manuscrito debe estar acompañado por una carta dirigida al editor general de la revista, en la que los autores firman y declaran que:

- Todos han leído y aprobado el manuscrito remitido en su contenido, organización, presentación y orden de autoría, por lo que no existe conflicto de intereses.

Bulletin of Marine and Coastal Research follows the recommendations of COPE (Committee on Publication Ethics) to ensure transparency in the publication process for all parties involved (authors, reviewers, editors).

Contributions are the complete responsibility of their authors, not of the *Bulletin of Marine and Coastal Research*, its editorial board, or Invemar. Submission of a manuscript is understood as an explicit statement by the authors that it has not been published or accepted for publication in another journal or scientific dissemination medium. If the manuscript includes texts, tables, or figures with reserved rights, the authors declare in the submission letter that they have the authorization to reproduce them.

The journal does not charge for publication and does not pay peer reviewers. Also, the work of our Editorial Committee is *ad honorem*.

Confidentiality: All manuscripts submitted to the *Bulletin of Marine and Coastal Research* are treated as confidential documents. The Editorial Committee is committed to protecting the integrity and confidentiality of each author's work and the anonymity of each reviewer. For their part, the evaluators are committed to protecting the confidentiality of the assigned manuscript, taking into account that the evaluation process is single-blind, that is, the authors do not know the identity of the evaluators, but the evaluators know the identity of the authors.

Copyright: *Bulletin of Coastal and Marine Research* is under Creative Commons license BY-NC-SA 4.0.

Declaration of conflict of interest: When authors submit their manuscript to the *Bulletin of Coastal and Marine Research*, they must accompany the submission with a letter of submission in which they declare, among other things, that they have read and approved the submitted manuscript in its content, organization, presentation, and order of authorship, so that no conflict of interest exists between them. In the letter, the authors can also request that a person not be chosen as an evaluator couple when they consider that a conflict of interest could arise.

The members of the Editorial Board, who act as commissioned editors within the journal, have the responsibility to declare whether they have a conflict of interest with the assigned manuscript. Similarly, peer reviewers must declare whether they present a conflict of interest by knowing the name of the authors of the assigned manuscript, considering that the evaluation process in the journal is single-blind.

Author's responsibilities: Authors are required to participate in the evaluation process by respecting the stipulated review times and meeting deadlines. Manuscripts that take more than sixty (60) days when corrections are requested will be automatically withdrawn from the journal and must be resubmitted, except in duly justified cases.

The submission of a manuscript must be accompanied by a letter addressed to the journal's editor-in-chief, where the authors sign and declare that:

- All of them have read and approved the manuscript submitted in its content, organization, presentation, and order of authorship, so there is no conflict of interest.



- El manuscrito es resultado de un trabajo original, el cual no ha sido publicado, no se encuentra bajo consideración en ninguna publicación y no se someterá a otra revista hasta conocer la respuesta del comité editorial del *Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras*.
- En caso de que el manuscrito sea aceptado, se autoriza su publicación, reproducción y difusión bajo las normas y licenciamiento establecidos por la revista.
- El documento no incluye textos, tablas o figuras con reserva de derechos. Si los tuviere, se cuenta con la autorización para su uso y reproducción.
- El documento no contiene citas o transcripciones de obras que carecen de referencias bibliográficas debidamente citadas.
- Se aceptan los términos y condiciones expresados por la revista en la guía de autores.

Responsabilidades de los evaluadores: los evaluadores son investigadores invitados por la revista para que revisen *ad honorem* los manuscritos sometidos. Cada semestre se incluye al inicio del número correspondiente el listado de evaluadores que participaron en la revisión de los manuscritos publicados. Sus funciones son las siguientes:

- Evaluar los manuscritos asignados y emitir una decisión debidamente justificada.
- Adoptar una posición imparcial, crítica y constructiva frente a los trabajos que evalúan.
- Proteger el carácter confidencial de los manuscritos que revisan.
- Declarar si presentan conflicto de intereses.

Responsabilidad del comité editorial: el comité editorial es responsable de la gestión de la revista. Está integrado por investigadores de entidades nacionales e internacionales, asegurando la presencia de pluralidad en las disciplinas y líneas de investigación marina y costera. Sus funciones son las siguientes:

- Garantizar la calidad del contenido de los artículos y notas científicas sometidos a la revista.
- Declarar si presentan conflicto de intereses.
- Proteger la integridad y confidencialidad del trabajo de cada autor y el anonimato de cada evaluador.
- Aceptar o rechazar los manuscritos sometidos.
- En el caso de errores, promover la corrección o retractación en la publicación.

Sanciones: en caso de encontrar alguna violación de los apartes anteriores, se aplicarán las siguientes sanciones:

- Rechazo inmediato y retiro del manuscrito de la revista.
- Prohibición a todos los autores para presentar nuevos manuscritos a la revista, ya sea de forma individual o colectiva. Esta sanción tendrá vigencia por dos años a partir de su notificación.
- El editor general y el director de la revista se reservan el derecho de imponer sanciones adicionales a las descritos anteriormente, si lo consideran necesario.

- The manuscript is the result of an original work, which has not been published, is not under consideration in any publication, and will not be submitted to another journal until to know the response of the Editorial Board of the *Bulletin of Marine and Coastal Research*.
- If the manuscript is accepted, its publication, reproduction, and dissemination are authorized under the rules and license established by the journal.
- The manuscript does not include text, tables, or figures with copyright. If you have them, you have the authorization for their use and reproduction.
- The manuscript does not contain citations or transcriptions of works that lack properly cited bibliographic references.
- All of them accept all terms and conditions expressed in the author's guide.

Reviewers' responsibilities: Reviewers are researchers invited by the journal to revise *ad honorem* the manuscripts submitted. Every semester, the respective volume includes at the beginning of the complete list of reviewers who participated in the review. The functions of the reviewers are:

- Evaluating assigned manuscripts and give a substantiated decision.
- Adopting an impartial, critical and constructive position towards the manuscripts they evaluate.
- Protecting the confidentiality of the manuscripts reviewed.
- Declaring whether there is a conflict of interest.

Editorial Board responsibilities: The Editorial Board is responsible for the journal's management. It is composed of researchers from national and international institutions, ensuring plurality in the different disciplines and research lines of marine and coastal topics. The functions of the Editorial Board are:

- Guaranteeing the quality of the articles and scientific notes submitted to the journal.
- Declaring whether there is a conflict of interest.
- Protecting the integrity and confidentiality of the author's work and the anonymity of each reviewer.
- Accepting or refusing the submitted manuscripts.
- Promoting correction or retraction in the publication, in case of errors.

Sanctions: In any violation of the above paragraphs, the following sanctions will be applied:

- Immediate rejection and withdrawal of the manuscript from the journal.
- Prohibition for all authors to submit new manuscripts to the journal, either individually or collectively. This sanction will be in force for two years from its notification.
- The general editor and the director of the journal reserve the right to impose additional sanctions to those described above, if they consider it necessary.

BOLETÍN DE INVESTIGACIONES MARINAS Y COSTERAS

Bulletin of Marine and Coastal Research

(Bol. Invest. Mar. Cost.)

Vol. 52 (2) Santa Marta, Colombia, 2023 (jul-dec / *Jul-Dec*)

TABLA DE CONTENIDO / CONTENTS

ARTÍCULOS / ARTICLES

Brightdoom Márquez-Rojas y Evelyn Zoppi de Roa† Copépodos planctónicos del Caribe nororiental y Atlántico venezolano Planktonic copepods of the northeastern Caribbean and Atlantic Venezuelan	9
Dani Abigail Carrillo-Isiordia, Oscar Iram Zavala-Leal, Juan Ramón Flores-Ortega, Breidy Lizeth Cuevas-Rodríguez, Francisco Javier Valdez-González, Claudia Azucena González-Huerta y Elifonso Isiordia-Pérez Biología reproductiva de la corvina rayada <i>Cynoscion reticulatus</i> del suroriente del Golfo de California Reproductive biology of the striped weakfish <i>Cynoscion reticulatus</i> in the southeast Gulf of California	41
Antonio González Dumar, Gladys Rocío Bernal Franco y Jaime Ignacio Vélez Upegui Transporte de humedad entre el mar Caribe, el Pacífico tropical oriental y el norte de Suramérica y sus consecuencias en la salinidad superficial del mar Moisture Transport between the Caribbean Sea, the Eastern Tropical Pacific, and Northern South America and its Consequences for the Sea Surface Salinity	57
Oswaldo Coca y Constanza Ricaurte-Villota Morfofodinámica de una playa tropical macromareal: La Bocana, costa Pacífica de Colombia Morphodynamics of a macro-tidal tropical beach: La Bocana, Pacific coast of Colombia	77
Julio Marín, Oswaldo Moreno, Eglimar Bastidas, Angel Corona y Andreina Fernández Estimación de resiliencia ecológica en la laguna Las Peonías (Venezuela) mediante análisis integrado GIS-LiDAR Estimation of ecological resilience in Las Peonías lagoon (Venezuela) by integrated analysis GIS-LiDAR	103
Ángelo Gomez, Héctor Aponte y Sergio Gonzales ¿Cómo proteger los humedales costeros peruanos? Una respuesta a partir de un modelo conceptual de sus impulsores de cambio How to protect Peruvian coastal wetlands? An answer based on a conceptual model of their drivers of change	125
J. Alexander Osorio, Yajaira Ríos y Riikka Linnakoski Hongos endófitos aislados de manglares en la Reserva Natural San Pedro, Buenaventura Fungal endophytes isolated from mangroves in San Pedro Nature Reserve, Buenaventura	143

NOTAS / NOTES

Marco Antonio Ramírez-Vargas, Maikol Castillo-Chinchilla y Lilliana María Piedra-Castro

Mortalidad masiva del pez tamboril *Canthigaster rostrata* (Tetraodontiformes: Tetraodontidae) en el Caribe sur de Costa Rica durante 2020
Mass mortality event of the Caribbean sharpnose puffer *Canthigaster rostrata* (Tetraodontiformes: Tetraodontidae)
in the Costa Rican southern Caribbean during 2020

161

Lilliana María Piedra Castro y Marco Antonio Ramírez-Vargas

Primer registro de arribo masivo de sargazo pelágico (*Sargassum* sp) a la costa del Caribe Sur de Costa Rica durante el año 2022
First record of massive arrival of pelagic sargassum (*Sargassum* sp.) into Costa Rica's south Caribbean shore during 2022

167

Andrés F. Navia, Alexander Tobón-López, Carlos E. Segura, Diego F. Córdoba, Diego F. Amariles, Julián A. Caicedo y Paola A. Mejía-Falla

Confirmación de la presencia y distribución latitudinal de *Echinorhinus cookei* en la zona costera del Pacífico Oriental Tropical
Confirmation of the presence and latitudinal distribution of *Echinorhinus cookei* in the coastal zone of the Tropical Eastern Pacific

173

Andrés Acosta-Chaparro, Andrea Polanco F. y Raúl Navas-Camacho

Confirmación de la presencia del pez globo *Chilomycterus spinosus* (Diodontidae) en el Caribe colombiano
Confirmation of the presence of the brown burrfish *Chilomycterus spinosus* (Diodontidae) in the Colombian Caribbean

179

Maribeb Castro-González y Diana Isabel Gómez-López

Micobiota endófito de *Thalassia testudinum* König en el Caribe colombiano
Endophyte Mycobiota of *Thalassia testudinum* König in the Colombian Caribbean

185

Guía de autores / Author's guide

193

Ética de publicación / Publication ethics

198



invemar

www.invemar.org.co/boletin