

El fitoplancton en la plataforma nororiental de Venezuela¹

Ramón Varela
Ecólogo marino

Flor Carvajal
Fitoplanctólogo

Frank Muller-Karger
Oceanógrafo

Introducción

Lo que se conoce sobre el fitoplancton en el área de distribución de la sardina en el oriente de Venezuela es fragmentario. Aún tratándose de una región que capta la atención de varios investigadores desde hace más de 30 años. Para su estudio se han seguido varios procedimientos, aunque en pocas oportunidades se han aplicado simultáneamente, de tal manera que se ha obtenido una visión general basada en información parcial de la comunidad y su ecología. Los métodos usados son: estudios sobre la composición y abundancia de las especies (Margalef, 1965; Margalef y González, 1969; Hulburt, 1966; Halim, 1967; Ferraz-Reyes, 1977; 1989; Ferraz-Reyes y Fernández, 1990); análisis de clorofila para determinar la distribución de la biomasa, y muy escasas mediciones de producción primaria (Curl, 1960; Ballester y Margalef, 1965;

¹ Contribución nº 210, Estación de Investigaciones Marinas de Margarita, Fundación La Salle de Ciencias Naturales.

Morris *et al.*, 1981; Moigis y Bonilla, 1985; 1988; Ferraz-Reyes, 1987). Se cuenta además con imágenes de satélite (Coastal Zone Color Scanner: CZCS) que cubren amplias superficies del océano, mostrando la concentración y distribución de la clorofila y de otros compuestos con color en el mar (Muller-Karger *et al.*, 1989; Muller-Karger y Varela, 1988; 1990).

En este trabajo se trata de resumir la información disponible sobre el fitoplancton en el oriente de Venezuela y los procesos oceanográficos determinantes. Obviamente este tipo de estudio es de mucho interés en la distribución de los peces (Fiedler *et al.*, 1984; Montgomery *et al.*, 1986; Hammann *et al.*, 1988; Herron *et al.*, 1989; Butler *et al.*, 1989; Laurs, 1989).

■ Métodos

Los antecedentes para esta revisión se extraen de publicaciones y de reportes conteniendo datos inéditos de diversas campañas oceanográficas; según el procedimiento empleado en la obtención de la información se agrupan en tres secciones.

Composición y abundancia de las especies

El trabajo más exhaustivo sobre la plataforma oriental se efectuó entre los años 1960 y 1965, luego los esfuerzos en este sentido han sido más modestos. Los resultados se encuentran en un informe de difusión limitada (Fundación La Salle, 1963, 1964, 1965). Margalef *et al.*, (1960) y Margalef (1965) publican parte de esa información, y la analizan de forma estadística para construir un modelo conceptual del ecosistema pelágico de la región (Margalef, 1967, 1969a, 1969b, 1972; Margalef y González, 1969). También, a principio de la década de los sesenta, otros investigadores se ocupan del tema en el Oriente de Venezuela, generando observaciones sobre el fitoplancton (Hulburt, 1963, 1966; Halim, 1967). En las dos siguientes décadas se han abordado pocos estudios sobre

taxonomía, densidad y distribución de especies del fitoplancton oceánico (La Barbera-Sánchez, 1984, 1993; Sánchez-Suárez, 1990).

En lo que respecta al Golfo de Cariaco, cuerpo de agua semicerrado incluido en la región Oriental, este ha sido bien estudiado por investigadores de la Universidad de Oriente, disponiéndose de los trabajos de Ferraz-Reyes (1976, 1977, 1987, 1989) Ferraz-Reyes *et al.* (1979, 1985, 1987) Mandelli y Ferraz-Reyes (1982) y Ferraz-Reyes y Fernández (1990). Otras fuentes tratan sobre el área atlántica, el Mar Caribe fuera de la plataforma continental y la cuenca Tuy-Cariaco, limítrofe al occidente (Takano, 1960; Hulburt y Guillard, 1968; Hargraves *et al.*, 1970; Ferraz-Reyes, 1983).

La técnica mayormente empleada en los anteriores trabajos es la de cámaras de sedimentación para fitoplancton, a excepción de Hulburt (1966) quién utiliza la centrifugación. Luego la cuantificación celular se realiza a través del microscopio óptico normal o el invertido. Previamente las muestras se obtienen por medio de redes de fitoplancton ejecutando pescas verticales, diagonales u horizontales y/o con botellas de muestreo "Nansen". Los resultados se expresan en forma de listados de especies y de densidades en número de células por mililitro.

Pigmentos clorofílicos y producción primaria

Los primeros registros de pigmentos son coincidentes con los estudios iniciales mencionados anteriormente sobre la composición del fitoplancton. Ballester y Margalef (1965) hacen un análisis del fitoplancton en relación con la hidrografía y discuten los niveles de biomasa y producción primaria. Datos adicionales obtenidos posteriormente permanecen archivados en EDIMAR (Estación de Investigaciones Marinas de Margarita, Fundación La Salle; Miró, 1969). Se dispone también de valores de clorofila y feopigmentos obtenidos durante ocho campañas entre 1984 y 1988 (Acosta, 1987). Bidigare *et al.* (1993) presentan un detallado estudio sobre el perfil de pigmentos y su composición, en una estación próxima a la plataforma continental, durante dos campañas del R/V Columbus Iselin en 1988. Mientras que las mediciones más recientes son de dos salidas sobre la plataforma continental frente a la Península de Paria en 1992 (EDIMAR, archivo).

Los datos de biomasa más abundantes corresponden a la superficie, en cambio los perfiles son escasos. Mucho más limitadas aún son las mediciones de producción primaria por métodos directos (^{14}C) y deben considerarse tan solo como indicativas, por su carácter esporádico y puntual. No hay en este aspecto estudios extendidos en el tiempo, que discernan variaciones espaciales superficiales o en la columna de agua y cambios estacionales. Sólo para el Golfo de Cariaco y el Golfo de Paria se dispone de estudios más detallados espacial y temporalmente, siendo las áreas mejor conocidas de la región (Hammer, 1967; Mandelli y Ferraz-Reyes, 1982; Moigis, 1986; Moigis y Bonilla, 1985, 1988; Ferraz-Reyes, 1987; Bonilla *et al.*, 1993). También hay algunas mediciones en aguas oceánicas externas a la plataforma (Curl, 1960; Yentsch, 1965; Morris *et al.*, 1981).

Para obtener la concentración de clorofila se emplean en general técnicas espectrofotométricas (Richards y Thompson, 1952; Lorenzen, 1967; Strickland y Parsons, 1972). En cambio, sólo Yentsch (1965) y Morris *et al.* (1981) utilizan la técnica fluorométrica (Yentsch y Menzel, 1963). Los únicos datos obtenidos por cromatografía (HPLC) son los recientemente publicados por Bidigare *et al.* (1993).

La mayoría de las mediciones para estimar la producción primaria realizadas en la región utilizan la técnica del ^{14}C (Steeman-Nielsen, 1952, 1959). En los trabajos pioneros de Richards (1960) y Curl (1960) se emplean estimaciones indirectas de la producción primaria para obtener los valores de carbono fijado, basadas en el agotamiento del fosfato y en la medición de luz y clorofila

Imágenes de satélite, "Coastal Zone Color Scanner" CZCS

Para el oriente de Venezuela se dispone de imágenes del sensor CZCS ya procesadas para mostrar campos de pigmentos en el mar (Muller-Karger *et al.*, 1989 y Muller-Karger y Varela, 1988, 1990). El CZCS detecta cambios en el color del agua relacionados con la concentración de pigmentos clorofílicos, que a su vez es indicador directo de la biomasa de fitoplancton. De las imágenes también se pueden inferir detalles de los procesos oceanográficos que pro-

ducen los patrones de dispersión del fitoplancton en la región. Se registran así la magnitud de la influencia de la surgencia costanera, la extensión de las plumas de los ríos en el mar, la transparencia, las corrientes, los remolinos y el desplazamiento de las aguas superficiales. Estos datos también permiten examinar la dinámica de la hidrografía de la región, incluyendo el movimiento de frentes marinos.

El material satelitario que se posee comprende desde finales de 1978 hasta diciembre de 1982, 1979 y 1980 son los años con mayor cantidad de imágenes. Hay unas pocas que se corresponden con años posteriores hasta 1986, cuando se desactivó el satélite.

Un limitante de la técnica se refiere a que el sensor y los algoritmos usados en el procesamiento, proveen un estimado de los pigmentos presentes en los primeros metros superficiales. Pero por otra parte, se tiene la ventaja que esta información es sinóptica proporcionando una visión cuantitativa e instantánea muy detallada de áreas extensas, que sería imposible de obtener por métodos tradicionales en oceanografía.

Las imágenes corregidas y cartografiadas en proyección Mercator Universal Transversa, están disponibles en formato digital y en fotografía (diapositivas), donde la concentración de "pigmentos" (clorofila a + feopigmentos + gelbstoffe -sustancias orgánicas amarillas-) en mg m^{-3} se muestra con un código de falsos colores. Se utilizaron 39 imágenes que cubren un área de $2,56 \times 10^6 \text{ km}^2$, pero también hay 149 subescenas más detalladas de $184,9 \times 10^3 \text{ km}^2$ del sector suroriental del mar Caribe.

■ Resultados y discusión

Los resultados de la cuantificación del fitoplancton obtenidos por cualquiera de los métodos conviene agruparlos hasta alcanzar una visión cuasi-sinóptica, para facilitar la comprensión del conjunto de causas que provocan dichos resultados. A gran escala la distribu-

ción del fitoplancton es el resultado de procesos no conservativos (crecimiento, consumo, hundimiento de células) que se detectan en forma de manchas coherentes que son desplazadas y moldeadas por las corrientes y los factores atmosféricos. A pequeña escala la abundancia de fitoplancton está muy ligada a la disponibilidad de los nutrientes en las inmediaciones de la célula, pero esto también está directamente relacionado a gran escala con la dinámica de las masas de agua, tanto horizontales como verticales (surgencias-hundimientos) y a la influencia terrestre como la descarga de los ríos. Todos estos fenómenos están presentes en la región bajo estudio.

Diferenciación espacial

Al analizar el material disponible se percibe que la región presenta características muy heterogéneas, moldeadas por las influencias antes indicadas, que actúan en diferente momento y con variable intensidad. Sin embargo, es posible encontrar regularidades y delimitar dentro de la región varias áreas (A1 . . . A6) de forma similar a lo propuesto por Margalef (1965).

Area A1

En el oriente de Venezuela hay dos áreas donde el fitoplancton se presenta en concentraciones relativamente elevadas. Una de ellas se designa en la figura 1 como A1, que ocupa la costa norte de Sucre y rodea la isla de Margarita, en cierta forma ésta es coincidente con la denominada zona MACCTE (área comprendida entre Margarita, Cumaná, Carúpano, Los Testigos; Ginés, 1975). Allí la biomasa está regulada por la surgencia inducida por los vientos alisios. La otra área es A2 donde la presencia de una mayor biomasa de fitoplancton se atribuye a la influencia de la descarga del río Orinoco, estando vinculada al régimen de lluvias. Ambas áreas se expanden o contraen en forma alterna bajo un ciclo anual: la surgencia domina desde los primeros meses del año hasta junio, mientras que la influencia del río prevalece aproximadamente de junio hasta diciembre.

En el área A1 los máximos ocurren o se generan siempre cerca de las costas, en particular en el sector de La Esmeralda hasta Punta

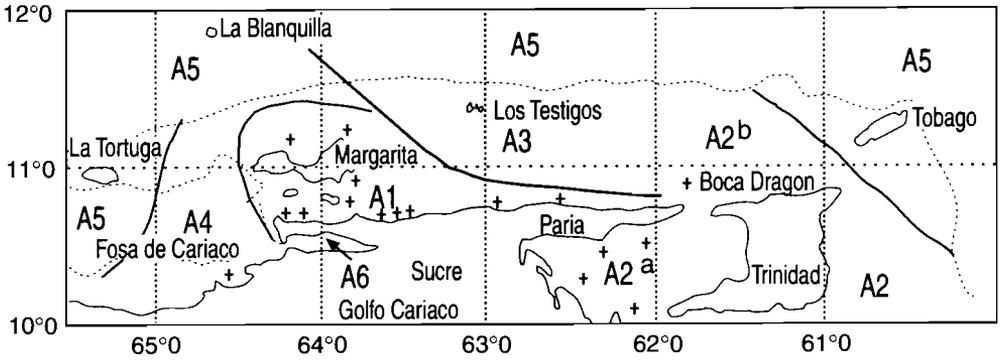


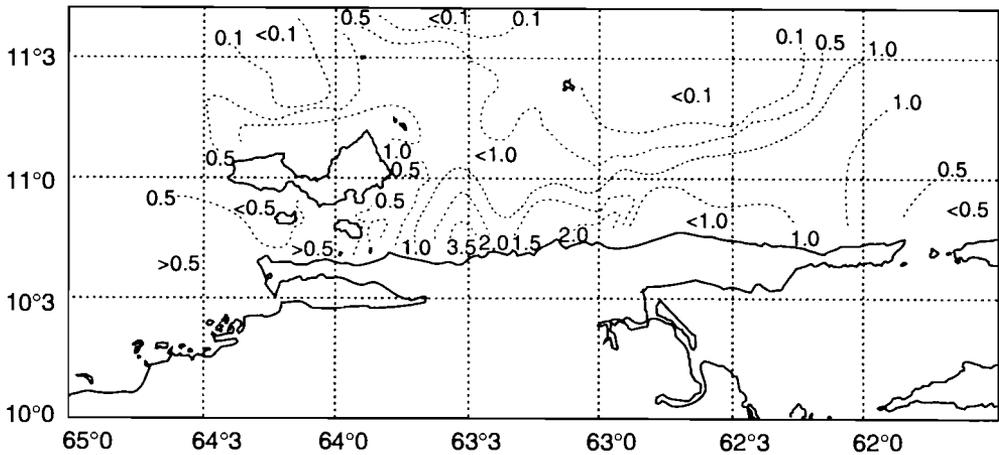
Figura 1

División por áreas (A1... A6) de la plataforma nororiental de Venezuela, con el fin de indicar las diferencias encontradas al analizar el fitoplancton de la región (las cruces indican donde son frecuentes máximos de biomasa). Los límites no muestran la variabilidad estacional (adaptado de Margalef, 1965).

Division per areas (A1... A6) of the northeastern Venezuelan shelf, in order to indicate differences observed in phytoplankton characteristics (crosses indicate maximum observed density). Limits do not show the seasonal variability (adapted from Margalef, 1965).

Taquién (Sucre) y en menor grado al norte de la Isla de Margarita (Fig. 1 y 2). La expansión y contracción de esta área viene regulada por la intensidad de los vientos alisios del ENE-E, los cuales inducen surgencia de aguas frías en las costas, que luego se dispersan por efecto Ekman y las corrientes marinas hacia el N, NW y W (Aparicio y Contreras, este volumen). Estas aguas productivas soportan un fitoplancton donde dominan las diatomeas (*Nitzschia delicatissima*², *N. seriata*, *Rhizosolenia delicatula*, *Rh. stolterfothii*, *Asterionella japonica*, *Thalassionema nitzschioides*, *Leptocylindrus danicus* y otras diatomeas de pequeño tamaño; *Thalassiosira*). Se destaca la presencia de varias especies de *Chaetoceros* siendo

² Las especies que dominan en número de células son *Nitzschia* spp. que forman colonias en cadenas, cuya identificación precisa no es aún conocida. *N. delicatissima* es posiblemente un complejo de especies. *N. seriata* y *N. pungens* han sido regularmente reportadas en la región; las tres especies pueden fácilmente confundirse en los contejes.



■ Figura 2

Distribución de la concentración de clorofila *a* (mg m^{-3}) en superficie en el NE de Venezuela, registrado durante la campaña ECOVEN II en mayo de 1985.

Surface distribution of chlorophyll a (mg m^{-3}) concentration in NE Venezuela, recorded during ECOVEN II survey in May 1985.

las más abundantes *Ch. socialis*, *Ch. curvisetus*, *Ch. decipiens* y *Ch. fragilis* características de aguas de surgencia. También son frecuentes las cocolitoforales (*Coccolithus* sp.) mostrándose en ocasiones entre las especies dominantes. Los dinoflagelados son por lo general poco abundantes, a excepción de formas pequeñas de *Peridinium* típicas de zonas de surgencia, al igual que el silicoflagelado *Ebria tripartita*. El fitoplancton aquí es eminentemente superficial, con la mayor densidad en los primeros 20 metros y con máximos que alcanzan 300 cel ml^{-1} , pero se han registrado en ocasiones hasta $2.600 \text{ cel ml}^{-1}$. Los máximos de concentración de clorofila son del orden de 8 mg m^{-3} en superficie (valores integrados promedio: 20 mg m^{-2}). Las mediciones de asimilación del carbono señalan que la producción primaria es alrededor de $1.500 \text{ mg C m}^{-2} \text{ dia}^{-1}$, pero valores extremos llegan a $3.200 \text{ mg C m}^{-2} \text{ dia}^{-1}$. Durante el primer semestre del año, toda el área puede presentar una elevada concentración de fitoplancton y una expansión hacia el norte y el occidente influyendo en las áreas A3 y A4 colindantes (Fig. 3).

Es evidente, según los resultados obtenidos mediante los diversos métodos de evaluación, que el área A1 es el centro regulador de la

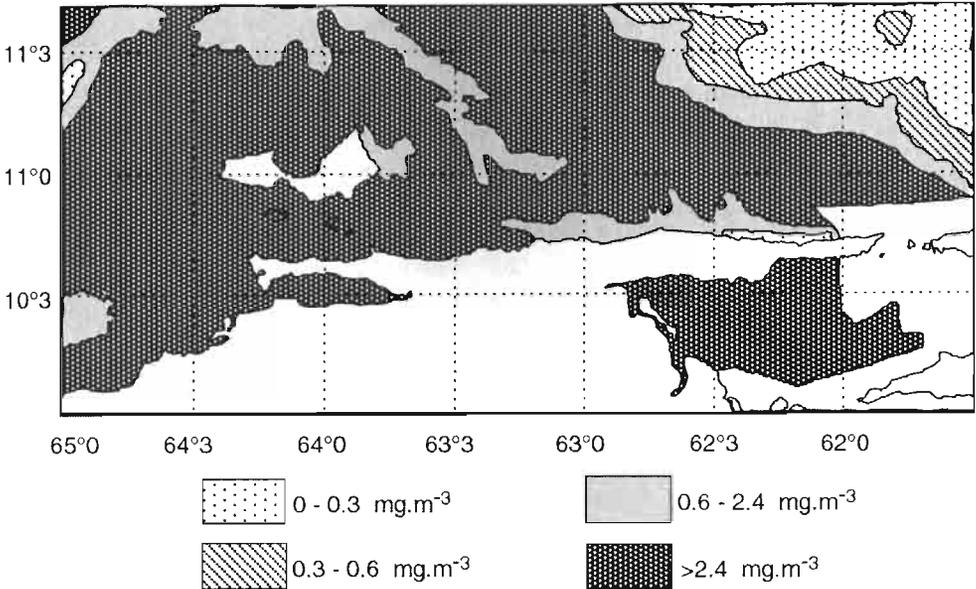


Figura 3

Mapa de distribución de pigmentos en el nororiente de Venezuela, basado en una imagen del CZCS obtenida el 13 de marzo de 1980.

Distribution of pigments in northeastern Venezuela, based on CZCS image obtained on March 13, 1980.

producción de fitoplancton en la plataforma continental y sus límites coinciden bastante bien con el área de desove y de máxima abundancia de la sardina (Huq, este volumen; Cárdenas, este volumen).

Area A2

Hacia el oriente, en el área A2, donde la influencia del río Orinoco es más notoria, es evidente que hay una continuidad en la distribución de biomasa entre las aguas al norte de Boca de Dragón y las del Golfo de Paria, apreciable en las imágenes de satélite (Muller-Karger y Varela, 1990) y también en los análisis de clorofila en el mar (EDIMAR, datos de archivo). No obstante, se aprecian diferencias entre el sector caribeño y el Golfo de Paria cuando se estudia la composición de las especies, la distribución de las manchas de plancton y los niveles de producción. En el Golfo de Paria el

fitoplancton suele presentarse en forma de mosaicos o manchas casi siempre alejadas de la costa e inmerso en aguas turbias, aunque su producción es bastante elevada (Margalef, 1965; Moigis y Bonilla, 1985; 1988, Bonilla *et al.*, 1993). En relación a la composición de las especies, Margalef (1965) señala dos comunidades algo diferentes a uno y otro lado de Boca de Dragón, ya que en el Golfo se encuentran especies características de aguas neríticas (*Skeletonema costatum*, *Ditylum brightwelli*, *Coscinodiscus jonesianus*); mientras que al norte del estrecho aparecen además especies pelágicas y típicas de aguas de surgencia con muchas diatomeas, de los géneros *Nitzschia*, *Rhizosolenia* y *Chaetoceros*. En la figura 1 estas dos subáreas se señalan como A2a y A2b en función de la diferente composición específica. Las especies *Skeletonema costatum* y *Thalassionema nitzschioides* son dominantes en ambos sectores. La diferencia radica en que en el Golfo son más numerosos *Exuviaella baltica*, *Cyclotella caspia*,

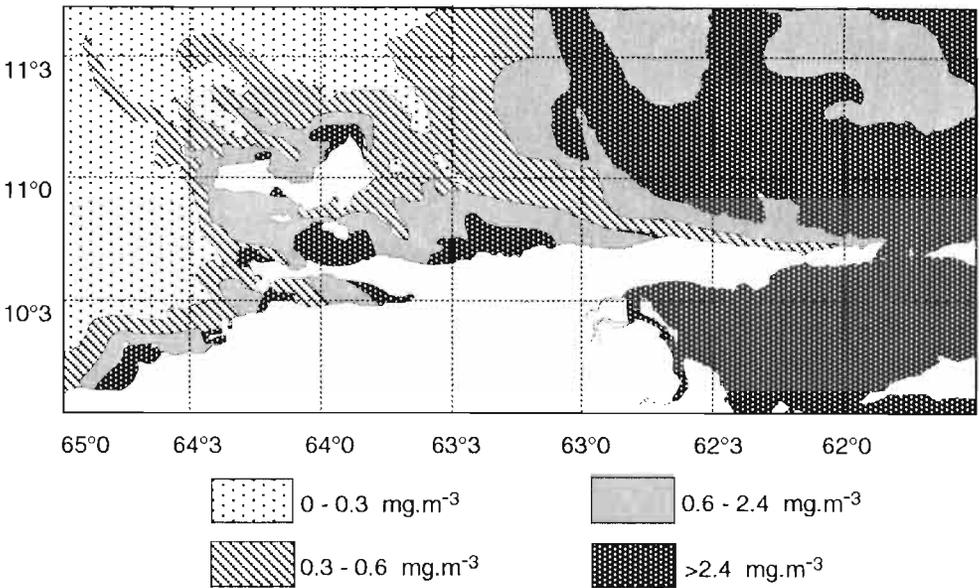


Figura 4
Concentración de pigmentos captados por el CZCS el 28 de septiembre de 1979.

Pigment concentrations recorded by CZCS on September 28, 1979.

Trichodesmium thiebautii y *Coccolithus pelagicus* y hacia el Caribe dominan, además de *Nitzschia delicatissima*, *N. seriata* y *N. pungens*; *Chaetoceros socialis*, *Rhizosolenia stolterfothi* y *Rh. setigera*.

El área A2 se expande notablemente durante la época de máximo gasto del río Orinoco, llegando a afectar extensas áreas del Caribe oriental (Muller-Karger y Varela, 1988; Muller-Karger *et al.*, 1989). Conviene señalar que A2 se define claramente en las imágenes de satélite (Fig. 4) pero las concentraciones son menores en los mapas sinópticos de clorofila basados en mediciones químicas (Fig. 5) al compararlas con las estimaciones del CZCS, usando los algoritmos de aplicación universal. Esto puede deberse a la propia influencia fluvial, pues entre los elementos que se transportan además del fitoplancton están presentes la materia en suspensión (tripton) y la materia orgánica disuelta, que dan color al agua. Las características físicas (mayor temperatura y baja salinidad) hacen que estas aguas superficiales sean menos densas que las del Mar Caribe circundante sobre las cuales se esparcen. El movimiento de estas aguas mezcladas es en dirección WNW a NNW (Herrera y

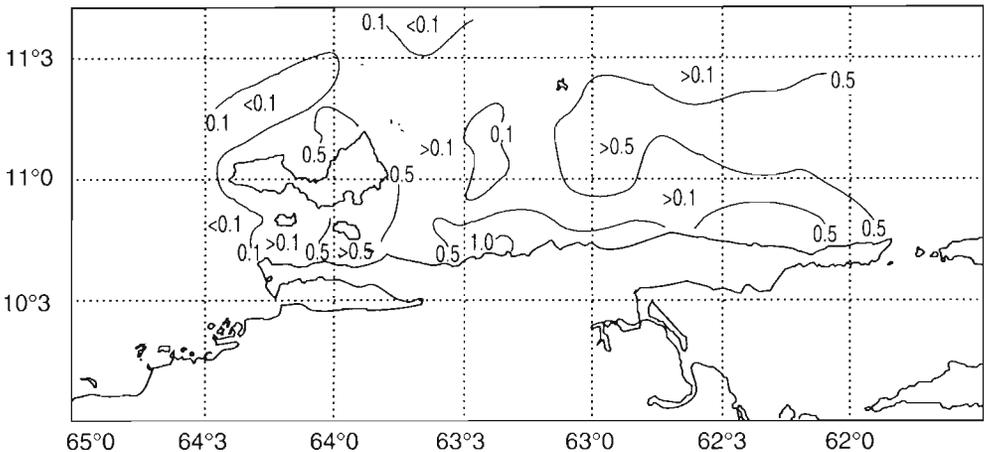


Figura 5

Distribución de la concentración de clorofila *a* (mg m^{-3}) en superficie en el NE de Venezuela, registrado durante la campaña ECOVEN III en octubre de 1985.

Surface distribution of chlorophyll a (mg m^{-3}) concentration in NE Venezuela, recorded during ECOVEN III survey in October 1985.

Febres, 1975; Pelegrí y Padrón, 1986; Monente, 1992). Según la época del año la pluma del río Orinoco se orienta en diferente grado hacia el NW, dependiendo de la intensidad del viento y de la corriente que proviene del Atlántico. Cuando los alisios y la corriente geostrófica aumentan su intensidad, la pluma se desplaza hacia la Isla de Margarita, pero encontrándose antes con las aguas de surgencia que se alejan de las costas. Cuando la descarga del Orinoco alcanza su máximo en agosto-octubre el agua se esparce hacia el NNW-N alejándose de la plataforma continental, en esta época tanto el viento como la corriente han disminuido en intensidad (Fig. 4).

El área A2, al igual que A1, presenta valores altos tanto de clorofila como de producción, pudiendo alcanzar hasta 8 mg m^{-3} en superficie (integración promedio: 15 mg m^{-2}) y $3.000 \text{ mg C m}^{-2} \text{ día}^{-1}$, aunque se han captado valores superiores (Moigis y Bonilla, 1985, 1988; Bonilla *et al.*, 1993). La densidad del fitoplancton, aunque muy variable, muestra máximos frecuentes alrededor de 300 cel ml^{-1} . Las mayores densidades registradas son del orden de $5.700 \text{ cel ml}^{-1}$ en aguas superficiales del Golfo de Paria.

Área A3

El área indicada como A3 es de transición entre A1 y A2; las concentraciones de clorofila son por lo general más bajas, y cuando aumentan (hasta $1,5$ ó 2 mg m^{-3} en superficie) ello es producto de la expansión de las otras dos áreas limítrofes. Aquí no se han observado núcleos con altas concentraciones, el contorno de las isopletas señala que se trata de un área de dispersión o de hundimiento de la biomasa producida por la surgencia en la costa o a causa del efecto fluvial situado al este (Fig. 2 y 5). La producción promedio medida se encuentra entre 220 y $750 \text{ mg C m}^{-2} \text{ día}^{-1}$.

La composición en especies del área A3 es semejante a la presente en A2b y refleja una transición con el área inmediata al oeste A1, de la que se diferencia por la mayor ocurrencia de *Skeletonema costatum* y en la menor densidad de las especies *Chaetoceros decipiens*, *Rhizosolenia delicatula*, *Asterionella japonica*, *Leptocylindrus danicus*, *Thalassiosira* sp. y *Peridinium trochoideum*. Margalef (1965) atribuye estas diferencias a las propiedades químicas (nutrientes) de ambas áreas y no a sus salinidades.

Tomando en cuenta los datos oceanográficos y las imágenes de satélite, esta área de características variables y de transición entre un régimen fluvial y otro de surgencia parece verse afectada en superficie por tres tipos de masas de agua: unas frías y densas al sur (A1); otras más cálidas y menos densas al este (A2) y por último, lo que se puede considerar aguas en condiciones intermedias menos productivas de carácter oceánico que rodean a las anteriores (A5). El efecto que esto tiene sobre el fitoplancton se refleja claramente en las imágenes de satélite. En la figura 6 se observa un espacio amplio de baja concentración entre las áreas de concentración más elevada, este espacio puede hacerse muy estrecho si la pluma del Orinoco toma una trayectoria que se aproxima hacia la costa (Fig. 3 y 7). En varias de las imágenes aparece este rasgo, una franja de concentración relativamente más baja de trazo sigmoidal, cuya posición varía poco, y que se indica en la figura 1 por la línea gruesa que separa A1 de A3. No hay referencias previas que indiquen la

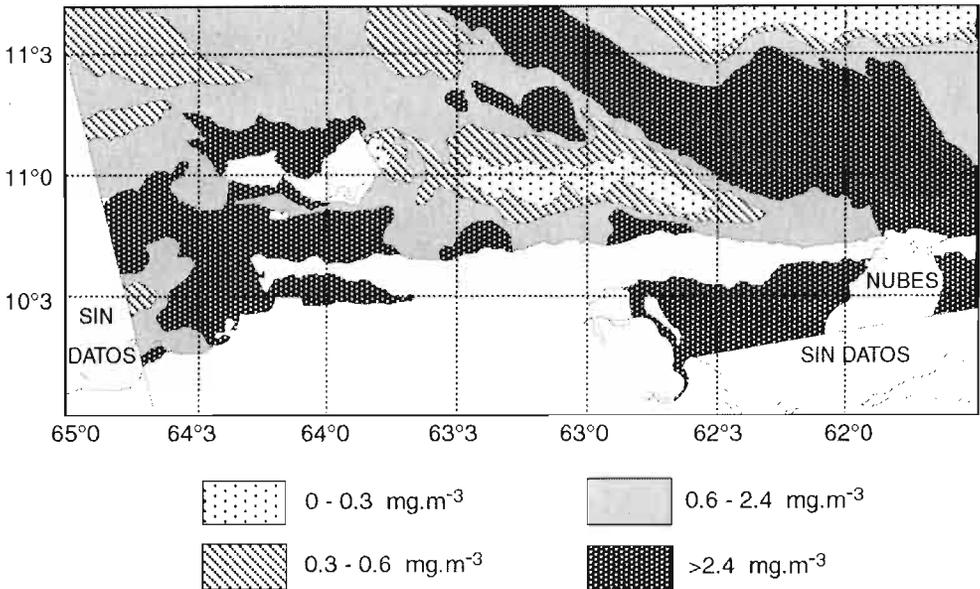


Figura 6

Concentración de los pigmentos registrada el 16 de diciembre de 1979 con el CZCS en el nororiente de Venezuela.

Pigment concentrations in northeastern Venezuela recorded by CZCS on December 16, 1979.

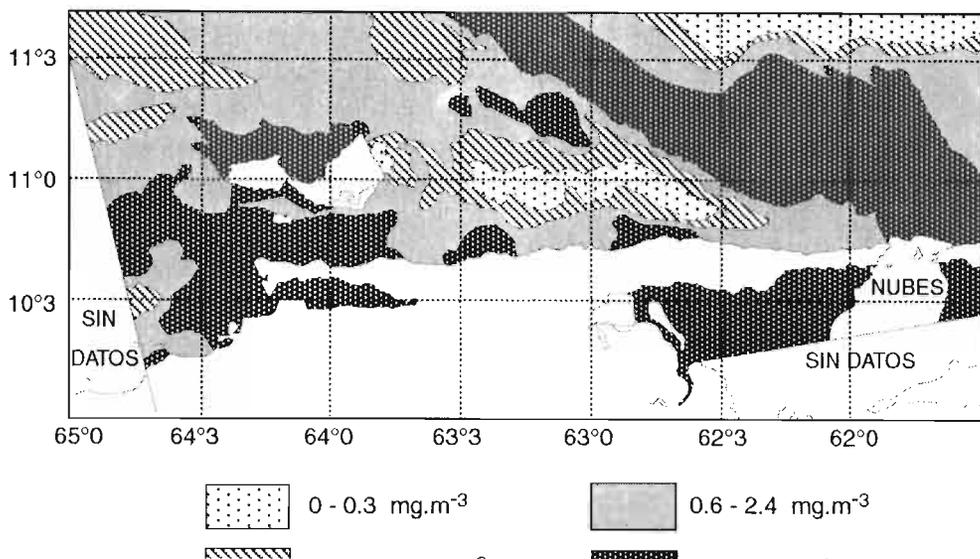


Figura 7

Distribución de los pigmentos el 15 de enero de 1980 captados por el CZCS en el nororiente de Venezuela.

Pigment concentrations in northeastern Venezuela recorded by CZCS on January 15, 1979.



Figura 8

Imagen del satélite CZCS mostrando los niveles de concentración de pigmentos clorofílicos (fecha 28 diciembre 1979). La gráfica a la derecha indica los valores de cada pixel a lo largo del transecto que corta la pluma del río Orinoco.

CZCS satellite image showing pigment concentrations on December 28, 1979. The graph on the right indicates pixel values along transect that cuts through the Orinoco river plume.

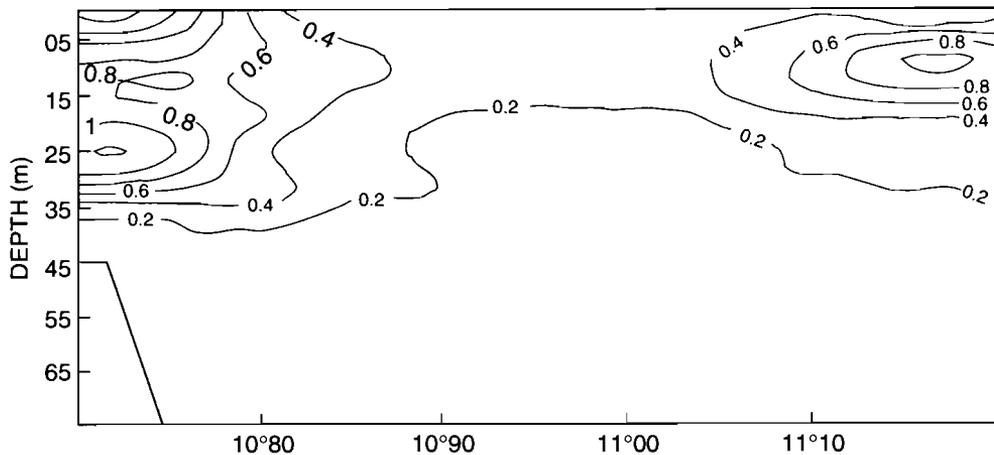


Figura 9

Perfil vertical de distribución de la clorofila a, a lo largo 62°22'48" W en septiembre de 1991. La latitud se expresa en el sistema decimal.

Vertical profile of chlorophyll a distribution along 62° 22' 48" W in September 1991. Latitude is expressed in decimal system.

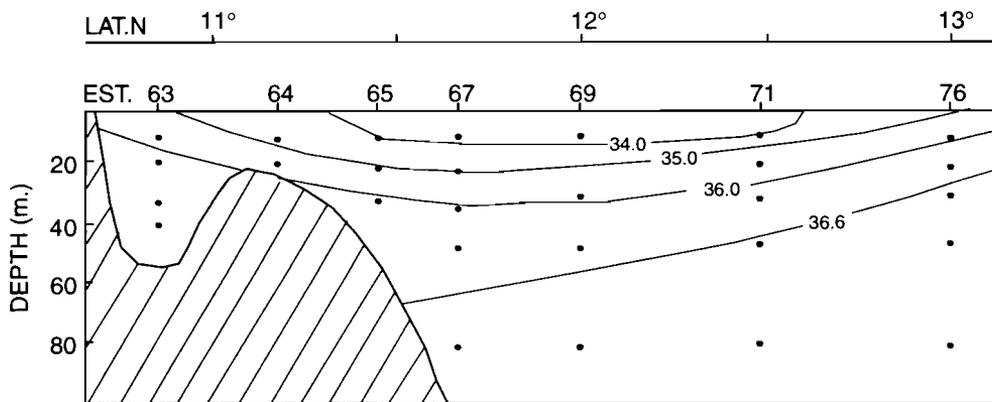


Figura 10

Perfil de salinidad en el NE de Venezuela a lo largo del meridiano 62°00' W, registrado durante la campaña LS-7501 en septiembre de 1975. Los puntos representan la toma de muestra.

Salinity profile in NE Venezuela along 62° 00' W, recorded during LS-7501 survey in September 1975. Dots represent samples.

presencia de un frente en este lugar, pero es evidente en las imágenes de satélite (Fig. 8). Revisando los datos de campañas oceanográficas se encuentra también una franja de baja concentración entre dos focos de producción, uno costero y el otro situado mar adentro (Fig. 9). Es posible que allí exista además del frente de pigmentos un frente de densidad, formado por la surgencia de aguas densas al sur que descienden bajo una masa de agua menos densa (Fig. 10). Definir ese frente requerirá de futuros estudios.

Area A4

En el área A4, hacia el occidente, se produce una dispersión de la biomasa del fitoplancton generada en A1. Existe por una parte un transporte de material orgánico y nutrientes provenientes del este y a la vez un foco de producción activa a lo largo de la costa de Unare a Cumaná, situada en la entrada al Golfo de Cariaco (García *et al.*, 1983). Este concepto no ha cambiado desde los primeros estudios

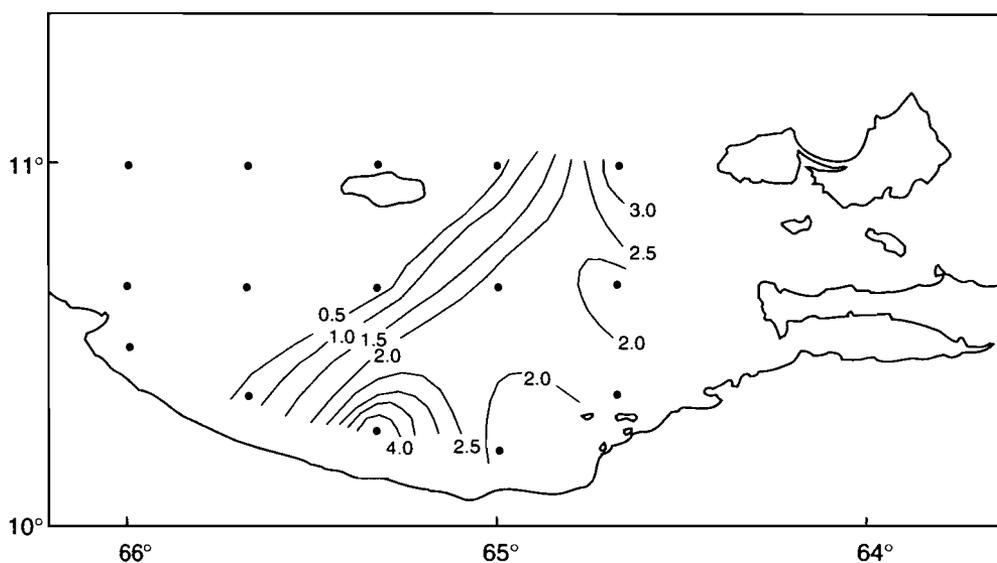


Figura 11

Distribución horizontal de la biomasa fitoplanctónica (mg m^{-3}) en el mes de marzo de 1982 a 10 m de profundidad, en la Cuenca Tuy-Cariaco (Tomado de Ferraz-Reyes, 1983).

Horizontal distribution at 10 m depth of phytoplanktonic biomass (mg m^{-3}) in the Cariaco-Tuy Basin during March 1982 (From Ferraz-Reyes, 1983).

que atribuyen la anoxia en la Fosa de Cariaco al aporte orgánico del área productiva de Margarita (Richards, 1975). La concentración de clorofila disminuye hacia el oeste, particularmente en superficie (Fig. 11) y en los perfiles se observa que el máximo se hunde a un nivel subsuperficial a 20–50 m (Ferraz-Reyes, 1983).

En el área A4 ocurren una serie de especies de aguas fértiles junto con otras de aguas más pobres. Las diatomeas son dominantes, siendo aquí las mismas que para el área A1 (*Nitzschia delicatissima*, *N. seriata*, *N. closterium*, *Thalassiosira subtilis*, *Rhizosolenia fragilissima* y *Leptocylindrus danicus*). Es necesario destacar que los coccolitoforales son el segundo grupo en número y los dinoflagelados son más frecuentes aquí que en las áreas situadas más al este; con representantes de los géneros *Mesoporos*, *Prorocentrum*, *Glenodinium*, y *Exuviaella*, que son en ocasiones muy abundantes. La densidad celular disminuye en relación a la registrada en A1: el máximo de organismos (150 cel ml^{-1}) se encuentra entre los 10 y 25 m de profundidad, aunque en ocasiones se pueden dar afloramientos cerca de las costas mayores a $3.000 \text{ cel ml}^{-1}$. Los máximos valores superficiales de clorofila son de 4 mg m^{-3} (promedio integrado 25 mg m^{-2}). La producción media es entre 300 y $1.000 \text{ mg C m}^{-2} \text{ día}^{-1}$, y el valor máximo registrado es de $3.100 \text{ mg C m}^{-2} \text{ día}^{-1}$.

Area A5

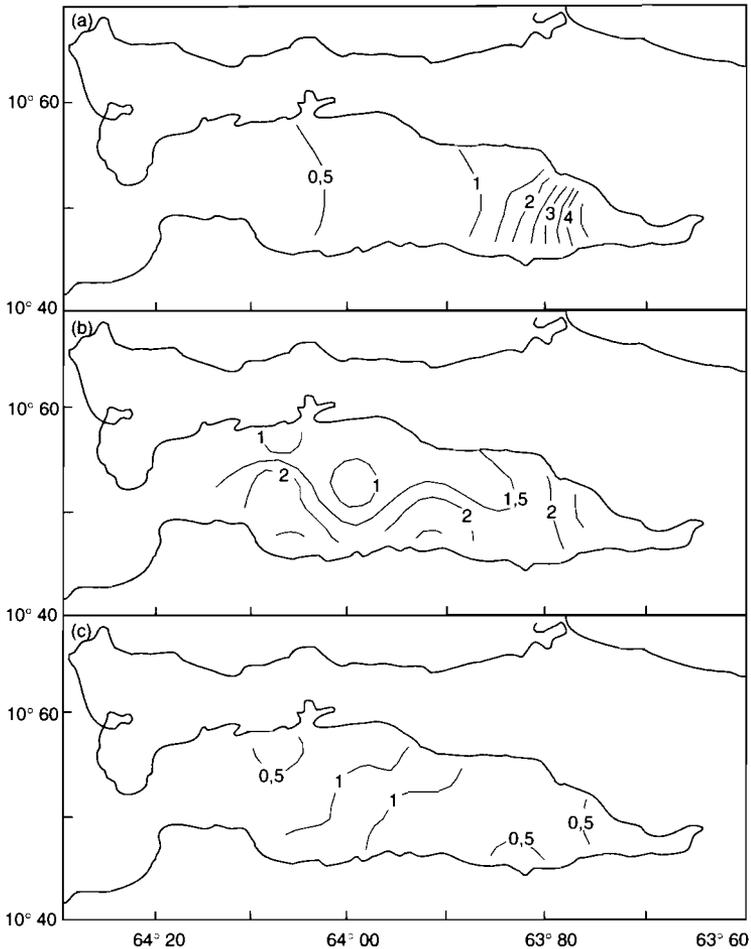
Rodeando a las áreas descritas anteriormente y designadas como A5 (Fig. 1) se encuentran aguas que contienen un fitoplancton que es típico del ambiente oceánico tropical. La frontera entre A5 y las otras áreas es difícil de definir en detalle, pues se dispone de muy poca información y además es muy variable, siguiendo los procesos de expansión y contracción de A1 y A2. Puede considerarse como límite frecuente el borde de la plataforma continental, aunque al oeste y sur de la isla La Tortuga, y entre Trinidad y Tobago las aguas suelen mostrar la mayor parte del tiempo un fitoplancton con características oceánicas, con una biomasa pobre y una diversidad elevada. En A5 son raras las mediciones superiores a $0,1 \text{ mg m}^{-3}$ de clorofila en superficie. Los máximos, situados alrededor de 50 m, no suelen superar los $0,5 \text{ mg m}^{-3}$, al igual que la densidad celular, la cual se muestra baja en relación a las anteriores áreas, alcanzando pocas veces más de 100 cel ml^{-1} . Por el contrario, la diversidad de especies es la más alta de la región. Entre las especies dominantes se

encuentra un gran número de diatomeas, cianofíceas y coccolitoforales (*Nitzschia delicatissima*, *N. seriata*, *N. closterium*, *Leptocylindrus danicus*, *Trichodesmium thiebautii*, *Coccolithus huxley*). De las especies características de esta área destacan diatomeas grandes de los géneros *Rhizosolenia* y *Hemiaulus* y la especie *Chaetoceros coactathus*, y un gran diversidad de dinoflagelados de los géneros *Ceratium*, *Dinophysis*, *Pyrocystis*, *Oxytoxum* y *Pyrophacus*.

Area A6

En el área A6 se incluye sólo al Golfo de Cariaco, por ser un cuerpo de agua semicerrado con características peculiares. Se trata de una bahía con dos capas de circulación. Durante la época de los alisios, se produce una circulación que trae aguas subsuperficiales de la Fosa de Cariaco, que entran por la capa inferior fertilizando el Golfo, mientras las aguas superficiales en giro ciclónico dejan el Golfo por la capa superior. Esta situación se revierte cuando los vientos pierden intensidad y en consecuencia las aguas se empobrecen. El viento y diferencias de densidad son los factores más determinantes en la hidrografía y en la distribución de la biomasa del fitoplancton, la cual es relativamente elevada durante todo el año, aunque con máximos durante el primer semestre, hasta 10 mg m^{-3} en superficie (integración promedio: 40 mg m^{-2}). Por otra parte, la distribución muestra casi siempre una mayor biomasa en el sector oriental. La distribución en julio (Fig. 12 a), con un marcado gradiente hacia el sector oriental, aparece con frecuencia en la época de más estabilidad; mientras que en junio (Fig. 12 b) se observa una elevada concentración en la costa sur, posiblemente por efecto de la surgencia, y en febrero (Fig. 12 c) las mayores concentraciones aparecen en el centro del Golfo. El Golfo de Cariaco es muy productivo, llegándose a registrar $4.600 \text{ mg C m}^{-2} \text{ dia}^{-1}$ (promedio de $1.600 \text{ mg C m}^{-2} \text{ dia}^{-1}$) (Moigis, 1986; Ferraz-Reyes, 1987, 1989). Aunque el viento, al igual que en el área A1, es la causa que actúa en la fertilización de las aguas, el Golfo está muy rodeado por masas de tierra, funcionando por ello de forma diferente al ecosistema pelágico de la plataforma, sujeto a difusión periférica (Margalef, 1969a).

La composición por especies que a continuación se presenta está basada en el trabajo de Ferraz-Reyes (1977). En la parte central y



■ **Figura 12**

Distribución superficial de la clorofila *a* (mg m^{-3}) en el Golfo de Cariaco: (A) en julio de 1988, (B) en junio de 1989 y (C) en febrero de 1990. La distribución en (A) con un marcado gradiente hacia el sector oriental, aparece con frecuencia en la época de más estabilidad. Mientras que en (B) se observa una elevada concentración en la costa sur, posiblemente por efecto de la surgencia, y en (C) las mayores concentraciones aparecen en el centro del Golfo.

Surface distribution of chlorophyll a (mg m^{-3}) in the Gulf of Cariaco: (A) in July 1988, (B) in June 1989 and (C) in February 1990. The chlorophyll distribution in (A), with a marked gradient in the eastern sector, is frequently observed during periods of high stability. In contrast, the situation in (B) is characterized by a high concentration along the southern coast, possibly due to the upwelling. In (C), major concentrations are observed in the central part of the gulf.

occidental del Golfo y durante los primeros meses del año dominan las diatomeas *Nitzschia seriata*, *Leptocylindrus danicus* y *Cyclotella* sp. En cambio, en el sector oriental las diatomeas más frecuentes son *Nitzschia seriata*, *Chaetoceros affinis*, *Chaetoceros decipiens*, *Cylindrotheca closterium*, *Leptocylindrus danicus* y *Eucampia zoodiacus*. Además, *Exuviaella baltica* es en general el dinoflagelado más numeroso. En el mes de mayo la diatomea *Nitzschia seriata* es la especie dominante en todo el Golfo. Mientras que en julio, en el centro y al occidente, dominan la diatomea *Leptocylindrus danicus* y en todo el Golfo son abundantes varias especies de *Gonyaulax*. La aparición de dinoflagelados, arriba mencionada, coincide con el período de transición entre la surgencia y la estabilización de las aguas, estos organismos se hacen presentes en toda el área y comienzan a disminuir en densidad a partir del mes de septiembre-noviembre. Resaltan entre las especies más importantes *Peridinium trochoideum*, *Gymnodinium albulum*, *Gonyaulax polygramma*, *Exuviaella baltica*, *Peridinium minusculum*, *Ceratium furca* y *C. buceros*. Una composición distinta se presenta en el extremo más oriental del Golfo en los primeros meses del año, ya que las especies dominantes son diferentes en su mayoría que en el resto del Golfo (*Achnantes* sp., *Nitzschia seriata*, *Chaetoceros affinis*, *Ch. decipiens*, *Rhizosolenia inbricata* y *Rh. stolterfothii* y los dinoflagelados *Gyrodinium fissum*, *Peridinium trochoideum* y *Ceratium furca*). Luego en esta zona durante abril, mayo y junio predomina la diatomea *Pleurosigma* sp. y el dinoflagelado *Exuviaella baltica*.

Las variaciones interanuales en la composición, biomasa y producción del fitoplancton en el Golfo de Cariaco pueden ser muy marcadas (Ferraz-Reyes, 1987; Ferraz-Reyes y Fernández, 1990). Aunque la época de mayor producción siempre es el primer semestre del año, con marcada proliferación de diatomeas, que luego declinan, haciéndose los dinoflagelados el grupo proporcionalmente más importante.

La densidad de organismos del fitoplancton puede llegar a ser considerable, en particular durante eventos de mareas rojas (ver más adelante). Concentraciones moderadas son del orden de 250 a 400 cel ml⁻¹ y elevadas las que superan 1.000 cel ml⁻¹, con máximos de 4.300 cel ml⁻¹ (Margalef, 1965; Ferraz-Reyes, 1987; Ferraz-Reyes y Fernández, 1990).

Golfo de Santa Fe

Al oeste del Golfo de Cariaco y próxima a Puerto La Cruz, se encuentra una región de orografía y tectónica compleja que dió origen, además de varias islas, a la Bahía de Mochima, la ensenada de Tigrillo y el Golfo de Santa Fé, este último es un lugar de concentración de la sardina, que soporta una importante pesquería (Guzmán *et al.*, este volumen). Sobre el fitoplancton de este Golfo, sólo se cuenta con datos parciales en tesis o informes internos de difusión limitada (Breeuwer, 1977).

Al igual que en el Golfo de Cariaco, el ciclo del fitoplancton sigue en el Golfo de Santa Fé la secuencia surgencia-estabilidad. Se muestra un máximo de fitoplancton durante el primer semestre del año, dominado por las diatomeas (los máximos superan las $1.000 \text{ cel ml}^{-1}$) y un mínimo entre agosto y noviembre (menor de 100 cel ml^{-1}) donde los dinoflagelados adquieren una proporción mayor. En el trabajo de Breeuwer (1977) se definen dos áreas, pues las características del fitoplancton en el interior del Golfo son diferentes a las aguas adyacentes. Se atribuyen estas diferencias en la composición y la mayor fluctuación temporal en densidad y proporción de las especies a la protección física del Golfo, a la menor profundidad y a la mayor influencia de las aguas de escorrentía de las lluvias. La biomasa de fitoplancton parece ser menor que en el Golfo de Cariaco, mas no se dispone de datos sobre la cantidad de clorofila y la producción primaria. Las especies más abundantes son *Thalassiosira excentrica*, *Cylindrotheca closterium*, *Nitzschia seriata*, *Chaetoceros* sp. *Rhizosolenia delicalula*, *Rh. stolterfothii*, *Leptocylindrus danicus*, *Skeletonema costatum* entre las diatomeas. Mientras que *Dinophysis caudata*, *Gonyaulax polygramma*, *G. catenata*, *Porocentrum micans*, *Ceratium furca* y *Peridinium trochoideum* destacan entre los dinoflagelados.

Dinámica temporal

En el Oriente de Venezuela, la biomasa del fitoplancton es relativamente alta cerca de la costa y en buena parte de la plataforma continental durante todo el año, al compararse con las aguas más oceánicas del Mar Caribe. Se observa, sin embargo, que existen

amplias fluctuaciones de un año a otro, en cuanto a cantidad de biomasa presente, pero no en los patrones de distribución. En consecuencia la abundancia del recurso es muy variable de un año a otro, en cambio las áreas más productivas son siempre las mismas.

La sucesión de las especies fitoplanctónicas en toda la región comienza con el enriquecimiento en nutrientes de las aguas superficiales, originando una proliferación de pequeños flagelados y diatomeas. Continúa la sucesión al disminuir el efecto de la surgencia, con la aparición de diatomeas de mayor tamaño y un aumento en las poblaciones de dinoflagelados, mostrándose entonces una diversidad de especies alta. Aparecen primero las diatomeas *Skeletonema costatum*, *Asterionella japonica*, *Thalassiosira subtilis*, *Cyclotella caspia* y *Exuviaella baltica*, además de varias especies de *Chaetoceros* y de *Rhizosolenia*. Luego prosiguen diatomeas más grandes como *Rhizosolenia setigera*, y también varias especies de *Nitzschia* y de coccolitofóridos, con un aumento en la proporción de dinoflagelados como *Ceratium furca*, *Amphidinium accutissimum* y diversos *Peridinium*. En el extremo occidental, que cubre el área A4 y parte de A5, la sucesión se inicia con el aumento en el número de organismos (*Nitzschia*, *Chaetoceros* y *Rhizosolenia*; y los dinoflagelados *Prorocentrum*, *Exuviaella* y *Glenodinium*; además de diversas especies de coccolitofóridos). Luego disminuye la densidad celular y ocurre un aumento de la diversidad, encontrándose una variedad de especies de pequeños flagelados y de los dinoflagelados *Prorocentrum* y *Ceratium*.

La sucesión del fitoplancton muestra a su vez una amplia diversidad de especies, unas típicas de mares templados y de zonas de surgencia, otras son propias de mares tropicales, pobres en nutrientes. Esto hace del fitoplancton de la región un recurso alimenticio variado para los siguientes niveles tróficos.

Fenómenos geológicos

Opiniones recientes (Kimberley, 1989) indican que el fenómeno geológico de exhalación de compuestos volátiles de la corteza (CH_4 , CO_2 en menor proporción) puede estar actuando también como promotor en el desarrollo del fitoplancton, ya que arrastran

elementos nutritivos. El fenómeno de exhalación se conoce en amplios sectores de la plataforma continental, y en la Fosa y el Golfo de Cariaco, y ocurre a través de las múltiples fallas existentes en la región. La presencia de un porcentaje significativo de glauconita en los sedimentos superficiales, asociados a fosforitas, evidencian el arrastre de compuestos de hierro y fósforo con las exhalaciones. Los flúidos llegan a la superficie por bombeo sísmico, en eventos ocasionalmente violentos, produciendo resuspensión del sedimento marino. Pero es posible también que el flujo sea lento y persistente, lo que podría tener un efecto a largo plazo sobre la disponibilidad de nutrientes, particularmente del fósforo. La importancia relativa de este fenómeno en la producción de la región es desconocida y aún difícil de estimar. Ciertos sucesos ocasionales, como mortandades de peces sofocados por sedimentos o gases tóxicos y algunos casos de mareas rojas, podrían estar relacionados con la resuspensión de sedimentos por exhalación. En algunas ocasiones se han observado mortandades de peces con sedimentos en las agallas (como el ocurrido al noreste de Margarita, en mayo de 1987) sin indicio alguno del efecto de fitotóxicos. Se conoce que en ésta y en anteriores oportunidades estos peces fueron consumidos por los pobladores sin problema alguno (Kimberley, 1989).

Mareas rojas

En lo referente a la presencia del fenómeno de marea roja en la región, cabe señalar que ocurre con frecuencia en el Golfo de Cariaco, pero también se ven afectadas por el fenómeno las aguas costeras de Sucre, desde Araya hasta el Golfo de Paria, y al oriente y norte de Margarita. Se indica a la estación seca como la más favorable para su ocurrencia, y en relación con la surgencia que activa el crecimiento del fitoplancton. Pero algunas también se producen durante la época lluviosa de más estabilidad (Mazparrote, 1967, 1970; Hammer, 1968; Ferraz-Reyes *et al.*, 1979, 1985; Reyes-Vásquez *et al.*, 1979, 1991; La Barbera-Sánchez *et al.*, 1991a y b).

Las causas que favorecen la formación de estas agrupaciones de microalgas son una compleja combinación de factores, cuya comprensión es aún parcial y limitada. Los “blooms” de diatomeas,

producidos por la surgencia a causa de los vientos durante el primer semestre del año, pueden derivar hacia densidades elevadas de dinoflagelados, pero también la escorrentía terrestre de las lluvias y la estabilidad o calma en el mar pueden provocar la aparición de marea roja durante el segundo semestre del año. Otros factores que coadyuvan favorablemente son, frentes, giros y corrientes marinas, los accidentes costeros y de batimetría (Ferraz-Reyes *et al.*, 1979).

Los dinoflagelados es el grupo más estudiado y más implicado en este fenómeno, en cambio, las diatomeas y otros grupos como agentes que pueden producir mareas rojas, son menos conocidos en la región. En varias ocasiones los organismos del fitoplancton se han encontrado como causantes de mortandades en peces e invertebrados marinos por asfixia, producto de la oclusión de las agallas o por agotamiento del oxígeno disuelto. Entre los peces, la sardina es una especie que puede verse afectada (Mazparrote, 1967, 1970). Las densidades de organismos que se alcanzan durante una marea roja es muy elevada, de 6.000 a 10.000 cel ml⁻¹, pero a densidades menores pueden aparecer sus efectos, en particular si la especie es tóxica.

Un aspecto importante a destacar son las mareas rojas de carácter tóxico, que han llegado a producir casos graves de intoxicaciones en humanos. En los estudios fitotoxicológicos en el nororiente venezolano, se encuentran ciertas características que se podrían llamar constantes, según la localidad. En la costa norte del Estado Sucre, las mareas rojas tóxicas son sucesos no cíclicos, de corta duración y que generalmente está restringido al periodo de lluvias; mientras que en el Golfo de Cariaco existe periodicidad, duran más tiempo, y además se pueden presentar tanto en época de lluvias como en la sequía (La Barbera-Sánchez *et al.*, 1991a).

Las especies dinoflageladas que se han registrado como causantes de mareas rojas tóxicas son: *Protogonyaulax tamarensis* (= *Alexandrium tamarensis*), *Protogonyaulax catenella*, *Gymnodinium catenatum*, *Pyrodinium bahamense*, *Noctiluca scintillans*, *Cochlodinium* sp., *Gonyaulax* cf. *soussa*, *Gonyaulax monilata* y otras especies de *Gonyaulax* y *Alexandrium* no identificadas (Ferraz-Reyes *et al.*, 1985; La Barbera-Sánchez *et al.*, 1991a, 1991b; Reyes-Vásquez *et al.*, 1979, 1991). El tipo de intoxicación que se ha reconocido en la región hasta el momento es el envenenamiento paralítico produci-

do por moluscos o PSP (“Paralytic Shellfish Poison”), y en menor escala se han dado desórdenes gastrointestinales pero no atribuibles al envenenamiento diarreico o DSP (“Diarrheic Shellfish Poisoning”).

Conclusión y recomendaciones

Se observan en la región dos procesos que favorecen el crecimiento del fitoplancton. Estos son, la surgencia de aguas profundas y la descarga del río Orinoco, y cuyas épocas de máxima influencia se alternan en un ciclo anual. Ante factores tan diferentes y variables, el fitoplancton muestra a su vez una diversidad elevada al considerar toda la región, encontrándose especies tropicales, templadas, neríticas eurihalinas y oceánicas. El análisis en términos temporales de los datos históricos demuestra que existen amplias fluctuaciones de un año a otro en cuanto a la biomasa fitoplanctónica, en cambio los patrones de distribución no son tan variables.

El fitoplancton es con frecuencia abundante a lo largo de la costa norte del Estado Sucre y alrededor de la Isla de Margarita. Allí se pueden apreciar máximos de biomasa que actúan como focos cerca de la costa y que se dispersan mar afuera. Esto está asociado a las aguas densas y frías impulsadas por la surgencia. En el área del Delta y el Golfo de Paria también se encuentra una elevada concentración, pero formando extensas manchas entre aguas mezcladas con escaso plancton. Si se toman en cuenta únicamente los datos químicos disponibles (nutrientes), ésta región debería ser mucho más productiva que el área de Margarita, pero teóricamente la turbidez del agua, que reduce la zona fótica, limita la producción. Una parte de los nutrientes disponibles aquí deben exportarse con el movimiento del agua hacia el Mar Caribe, al norte y noroeste de Boca de Dragón.

Los focos de producción señalados, contribuyen a promover la producción de las áreas oceánicas del Caribe suroriental. Así, el gradiente de concentración, que es máximo cerca de la costa, se difunde hacia el norte, noroeste y oeste, conducido por efecto del viento y las corrientes. También se observa que los máximos costeros de

biomasa superficial (0–10 m) se hunden hacia el norte y el oeste hasta alcanzar profundidades de 50 m en aguas fuera de la plataforma que siempre son más transparentes (Bidigare *et al.* 1993).

La producción primaria sostenida en la plataforma nororiental puede considerarse del orden de 600 a $1.000 \text{ mg C m}^{-2} \text{ dia}^{-1}$. Esto es comparable a la de surgencias importantes en otros lugares del Océano (Finenko, 1978) y es del doble al triple al compararla con otras áreas costeras del Caribe (Muller-Karger *et al.*, 1989). Las mediciones directas de la producción aún son muy escasas, siendo necesarias más determinaciones. No hay estudios directos sobre la transferencia de biomasa y energía a los siguientes niveles tróficos, pero el análisis de pigmentos puede dar una primera aproximación al respecto. En la región Oriental se encuentra en proporción importante los feopigmentos (30–50% del total de pigmentos), lo que indica que las poblaciones de fitoplancton se ven sometidas a un intenso pastoreo. Es posible inferir también que la tasa de consumo es muy acelerada. Por lo tanto, buena parte de la producción debe transferirse a los siguientes niveles tróficos en poco tiempo, es decir la tasa de renovación debe ser alta, lamentablemente sobre esto no hay ninguna medición directa.

En el futuro, los estudios sobre el fitoplancton de la región oriental deben ir enfocados hacia estaciones permanentes, ubicadas en lugares claves pero accesibles a los laboratorios, con el fin de producir datos en series de tiempo con una frecuencia por lo mínimo mensual, donde se registren simultáneamente parámetros físicos, químicos y biológicos, como mediciones de pigmentos, producción primaria y taxonomía. Esto sería de suma utilidad para establecer de forma convincente la relación entre la sucesión y los cambios hidrográficos. Es muy necesario hacer una revisión precisa de las especies presentes, usando microscopía electrónica. Muy especial cuidado se debe poner en las formas de pequeño tamaño y flageladas pertenecientes a diferentes fila, cuya identificación no se ha hecho todavía o sin la suficiente precisión. El adiestramiento de personal técnico y la elaboración de guías de identificación ajustadas a la zona geográfica es básico para desarrollar las líneas de investigación referentes al plancton. El uso de sensores remotos es hoy una técnica al alcance, y los estudios en este sentido deben continuar por la ventaja que ofrecen en la determinación de la distribución sinóptica del fitoplancton.

■ Agradecimientos

Los autores dedican este trabajo al personal de EDIMAR que en muchas oportunidades trabajaron en la toma de muestras y análisis de las mismas, o que se preocuparon por valorar y conservar los datos. Contribuyeron a incrementar con su esfuerzo los conocimientos sobre el fitoplancton de la región: José A. Monente, Joaquín Buitrago, César Rodríguez, Juan Luís Rodríguez, Efigenio Gil, Fernando Lárez, Fresdo Velásquez, Noel Marcano, Juan Capelo y Juan Salazar.

Le agradecemos a Lic. M.Sc. Amelia La Barbera el habernos facilitado el material bibliográfico más reciente sobre mareas rojas.

Bibliografía

- ACOSTA, M. 1987 — *Pigmentos clorofílicos en las aguas superficiales de la región nororiental de Venezuela*. Instituto Universitario de Tecnología del Mar. Fundación La Salle. 111 p.
- APARICIO CASTRO R. y CONTRERAS R. (este volumen) — *Índices de surgencia costera inducida por el viento para la región nororiental de Venezuela*.
- BALLESTER, A. y MARGALEF, R., 1965 — Producción Primaria. Estudios sobre el ecosistema pelágico del NE de Venezuela. *Mem. Soc. Cienc. Nat. La Salle*. 25(70, 71 y 72): 209–221.
- BIDIGARE, R., ONDRUSEK, M. y BROOKS, J. 1993 — Influence of the Orinoco river outflow on distributions of algal pigments in the Caribbean Sea. *J. Geophys. Res.* 98(C2): 2259–2269.
- BONILLA, J., SENIOR, W., BUGDEN, J., ZAFIRIOU, O. y JONES, R. 1993 — Seasonal distribution of nutrients and primary productivity on the eastern continental shelf of Venezuela as influenced by the Orinoco River. *J. Geophys. Res.* 98(C2): 2245–2257.
- BREEUWER, J. A. 1977 — Estudio taxonómico y distribución del fitoplancton del Golfo de Santa Fe y áreas adyacentes, durante los años 1973 y 1974. Tesis de grado de la Universidad de Oriente. 120 p.
- BUTLER, M., SPEIGHT, C. y MCCOURT, M., 1989 — *Remote sensing as an aid to fishery management and contingency planning in the Caribbean*. In: Waugh, G. y Googwin, M. (eds.): 208–217. Proceedings of the 39th Gulf and Caribbean Fisheries Institute. Bermuda, November 1986. South Carolina 1989.
- CÁRDENAS, J. J. (este volumen) — Distribución y cuantificación de la biomasa íctica del mar venezolano, con énfasis especial en la sardina, determinadas por métodos hidroacústicos
- CURL, H. 1960 — Primary production measurements in the north coastal waters of South America. *Deep Sea Res.* 7: 183–189.
- FERRAZ-REYES, E. 1976 — Ciclo anual del fitoplancton en zonas de bancos naturales y de cultivo del mejillón *Perna perna* (L.), en el Oriente de Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. de Venez. Univ. de Oriente*, 15(2): 119–132.
- FERRAZ-REYES, E. 1977 — Distribución horizontal del fitoplancton en el Golfo de Cariaco, Venezuela durante 1974. *FAO Fisheries Report* N°200: 347–362.
- FERRAZ-REYES, E. 1983 — Estudio del fitoplancton en la cuenca Tuy-Cariaco, Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. de Venez. Univ. de Oriente*. 22(1–2): 111–124.
- FERRAZ-REYES, E. 1987 — Productividad primaria del Golfo de Cariaco, Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. de Venez. Univ. de Oriente* 26(1–2): 97–110.
- FERRAZ-REYES, E. 1989 — Influencia de los factores físicos en la distribución vertical de la biomasa fitoplanctónica en el Golfo de Cariaco (Venezuela). *Bol. Inst. Oceanogr. de Venez. Universidad de Oriente* 28(1-2): 47–56.

- FERRAZ-REYES, E. y FERNANDEZ, E. 1990 — Ciclo anual de las bacterias heterótrofas planctónicas y del fitoplancton en el Golfo de Cariaco, Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. de Venez.* Universidad de Oriente 29(1-2): 43-56.
- FERRAZ-REYES, E., REYES-VÁSQUEZ, G. y BRUZUAL, I. 1979 — Dinoflagellate blooms in the Gulf of Cariaco, Venezuela. In: Taylor, D. y Seliger H. (eds.), *Toxic Dinoflagellate blooms*: 155-160. Elsevier, New York. 505 p.
- FERRAZ-REYES, E., REYES-VÁSQUEZ G. y DE OLIVEROS, A. 1985 — Dinoflagellates of the genera *Gonyaulax* and *Protogonyaulax* in the Gulf of Cariaco, Venezuela. p. 69-72. In: Anderson, D. M., White, A. W., y Baden, D. G., eds., *Toxic Dinoflagellates*. Elsevier: New York. 561 p.
- FERRAZ-REYES, E., MANDELLI, E. y REYES-VÁSQUEZ, G. 1987 — Fitoplancton de la laguna grande del obispo, Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. de Venez.* Univ. de Oriente 26(1-2): 111-124.
- FIELDER, P., SMITH, G. y LAURS, M. 1984 — Fisheries applications of satellite data in the eastern north Pacific. *Mar. Fish. Rev.* 46(3): 1-13.
- FINENKO, Z. Z. 1978 — Production in plant populations. In: Kinne, O. *Marine Ecology* vol. IV.: p. 13-71. John Wiley y Sons: London.
- FUNDACIÓN LA SALLE, 1963-1965 — *Desarrollo pesquero en los mares orientales venezolanos*. Informes presentados a la Corporación Venezolana de Guayana, Corporación Venezolana de Fomento y al Fondo Nacional de Investigaciones Agropecuarias. Vol. I 343 p. (1963), Vol. II 414 p. y Vol. III 432 p. (1964), Vol. IV 473 p. (1965).
- GARCÍA, A., BONILLA, J. y BENITEZ, J. 1983 — Condiciones hidroquímicas en las aguas superficiales de la cuenca Tuy-Cariaco. *Bol. Inst. Oceanogr. de Venez.* Univ. de Oriente. 22(1-2): 87-101.
- GINES, Hno. 1975 — Los recursos vivos del mar Venezolano. *Mem. Soc. Cien. Nat.* La Salle 35(100): 5-67.
- GUZMÁN, R., FRÉON, P. y MENDOZA, J. (este volumen) — La pesquería de sardina en el Oriente de Venezuela, su variabilidad espacio-temporal: periodo 1973-1989.
- HUO, M. F. (este volumen) — Recopilación de los conocimientos biológicos de *Sardinella aurita* (Val.) en Venezuela.
- HALIM, J. 1967 — Dinoflagellates of the south-east Caribbean Sea (east-Venezuela). *Int. Revue ges. Hydrobiol.* 52(5): 701-755.
- HAMMANN, G., BAUMGARTNER, T. y BADAN-DANGON, A. 1988 — Coupling of the Pacific sardine (*Sardinops sagax caeruleus*) life cycle with the Gulf of California pelagic environment. *CalCOFI Rep.*, 29: 102-109.
- HAMMER, L. 1967 — Die Primärproduktion im Golf von Cariaco. *Int. Revue ges. Hydrobiol.* 52 (5): 757-768.
- HAMMER, L. 1968 — Investigaciones sobre mareas rojas en el Mar Caribe. *Lagena* (17-18): 33-40.
- HARGRAVES, P., BRODY, R. y BURKHOLDER, P. 1970 — A study of phytoplankton in Lesser Antilles region. *Bull. Mar. Sci.* 20 (2): 331-349.
- HERRERA, L. FEBRES, G. 1975 — Kinematics of the wind-generated velocity field in the surface waters off eastern Venezuela, Caribbean Sea. *Bol. Inst. Oceanogr. de Venez.* Univ. Oriente, 14(2): 165-186.

- HERRON, R., LEMING, T. y LI, J. 1989 — Satellite-detected fronts and butterfish aggregations in the northeastern Gulf of Mexico. *Cont. Shelf Res.* 9(6): 569–588.
- HULBURT, E. 1963 — Distribution of phytoplankton in coastal waters of Venezuela. *Ecology.* 44(1):169–171.
- HULBURT, E. 1966 — The distribution of phytoplankton, and its relationship to hydrography, between southern New England and Venezuela. *J. Mar. Res.* 24(1): 67–81.
- HULBURT, E. y GUILLARD, R. 1968 — The relationship of the distribution of the diatom *Skeletonema tropicum* to temperature. *Ecology.* 49(2): 337–339.
- KIMBERLEY, M. 1989 — Exhalative origins of iron formations. *Ore Geol. Rev.* 5: 13–145.
- LA BARBERA-SÁNCHEZ, A. 1984 — *Estudio taxonómico del orden Peridiniales de la plataforma Nor-oriental de Venezuela.* Tesis de Maestría Universidad de Oriente. Cumaná. 187 p.
- LA BARBERA-SÁNCHEZ, A. 1993 — *Dinoflagelados de la región nororiental de Venezuela.* Fondo Nacional de Investigaciones Agropecuarias del Estado Sucre. FONAIAP. Serie A, 93 p.
- LA BARBERA-SÁNCHEZ, A. HALL, S. y FERRAZ-REYES, E. 1991a — *Alexandrium* sp., *Gymnodinium catenatum* and PSP in Venezuela. pp. 69–72. In: Smayda, T. y Shimizu, Y. (Eds.) *Toxic Phytoplankton Blooms in the Sea.* Elsevier Pub. Co. Inc., New York.
- LA BARBERA-SÁNCHEZ, A., REYES-VASQUEZ, G., CABELLO, A. y FERRAZ-REYES, E. 1991b — Assessment of mussel toxicity caused by dinoflagellates in the Gulf of Cariaco, Venezuela from 1980–1988. *Revue Intern. d'Océanographie Médicale* 101–104: 176–180.
- LAURS, M. 1989 — Applications de la télédétection satellitaire au germon du Pacifique nord Thunnus alalunga (Bonaterre). *FAO Document technique sur les pêches* n°302: 87–97.
- LORENZEN, C. 1967 — Determination of chlorophyll and phaeopigments: spectrophotometric equations. *Limnol. Oceanogr.* 12: 343–346.
- MANDELLI, E. y FERRAZ DE REYES, E. 1982 — Primary production and phytoplankton dynamics in a tropical inlet, Gulf of Cariaco, Venezuela. *Int. Revue ges. Hydrobiol.* 67(1): 85–95.
- MARGALEF, R. 1965 — Composición y distribución del fitoplancton. *Mem. Soc. Cienc. Nat. La Salle.* 25(70, 71 y 72): 141–207.
- MARGALEF, R. 1967 — Correlaciones entre parámetros oceanográficos del Caribe. *Inv. Pesq.* 31(1): 1–15.
- MARGALEF, R. 1969a — El ecosistema pelágico del mar Caribe. *Mem. Soc. Cienc. Nat. La Salle.* 29(82): 5–36.
- MARGALEF, R. 1969b — Diversidad del fitoplancton de red en dos áreas del Atlántico. *Inv. Pesq.* 33(1): 275–286.
- MARGALEF, R. 1972 — Regularidades en la distribución de la diversidad del fitoplancton en un área del mar Caribe. *Inv. Pesq.* 36(2): 241–264.
- MARGALEF, R.; CERVIGON F. y G. YEPEZ. 1960 — Exploración preliminar de las características hidrográficas y de distribución del fitoplancton en el área de la Isla de Margarita (Venezuela). *Mem. Soc. Cien. Nat. La Salle.* 20 (57): 211–221.
- MARGALEF, R. y GONZÁLEZ B. 1969 — Grupos de especies asociadas en el

- fitoplancton del mar Caribe (NE de Venezuela). *Inv. Pesq.* 33(1): 287–312.
- MAZPARROTE, S. 1967 — Observaciones preliminares sobre la composición y aspecto del "turbio" o marea roja en las costas de Venezuela. *Mem. Soc. Cien. Nat. La Salle.* 27(76): 37–45.
- MAZPARROTE, S. 1970 — Composición del "turbio" o marea roja en las costas orientales de Venezuela. *Mem. Soc. Cien. Nat. La Salle* 30 (86): 102–121.
- MIRO, M. 1969 — *Productividad primaria y pigmentos fotosintetizadores del Caribe Sur, Venezuela.* Informe Interno de difusión limitada. Estación de Investigaciones Marinas de Margarita. Fundación La Salle de Ciencias Naturales, Estado Nueva Esparta, Venezuela. 60 p.
- MOIGIS, A. 1986 — Variación anual de la producción primaria del fitoplancton en el Golfo y en la Fosa de Cariaco, Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. de Venez.* Univ. de Oriente. 25 (1–2): 115–126.
- MOIGIS, A. y BONILLA, J. 1985 — La productividad primaria del fitoplancton e hidrografía del Golfo de Paría, Venezuela, durante la estación de lluvias. *Bol. Inst. Oceanogr. de Venez.* Univ. Oriente. 24(1–2): 163–175.
- MOIGIS, A. y BONILLA, J. 1988. La productividad primaria del fitoplancton e hidrografía del Golfo de Paría, Venezuela, durante la estación seca. *Bol. Inst. Oceanogr. de Venez.* Univ. Oriente. 27 (1–2): 105–116.
- MONENTE, J. 1992 — Contribución del Río Orinoco a la formación de las aguas superficiales del Caribe. *Interciencia.* 17 (2): 105–111.
- MONTGOMERY, D., WITTENBERG-FAY, R. y AUSTIN, R. 1986 — The applications of satellite-derived ocean color products to commercial fishing operation. *J. Mar. Tech. Soc.* 20(2): 72–86.
- MORRIS, I., SMITH, A. y GLOVER, H. 1981 — Products of photosynthesis in phytoplankton off the Orinoco River and in the Caribbean Sea. *Limnol. Oceanogr.* 26(6): 1034–1044.
- MULLER-KARGER, F. y VARELA, R. 1988 — Variabilidad de la biomasa del fitoplancton en aguas superficiales del Mar Caribe: una perspectiva desde el espacio con el CZCS. *Mem. Soc. Cien. Nat. La Salle.* 48 (Suplemento nº3): 179–201.
- MULLER-KARGER, F. y VARELA, R. 1990 — Influjos del río Orinoco en el mar Caribe: observaciones con el CZCS desde el espacio. *Mem. Soc. Cienc. Nat. La Salle.* 49 y 50 (131–134): 361–390.
- MULLER-KARGER, F., McCLAIN, C., FISHER, T., ESAIAS, W. y VARELA, R. 1989 — Pigment distribution in the Caribbean Sea: observations from space. *Prog. Oceanogr.* 23: 23–64.
- PELEGRI, J. y PADRON, D. 1986 — Algunas características del régimen de corrientes en la plataforma continental al norte de la Península de Paría. *Bol. Inst. Oceanogr. de Venez.* Univ. Oriente, 26(1–2): 35–53.
- REYES-VÁSQUEZ, G., E. FERRAZ-REYES y E. VÁSQUEZ 1979 — Toxic dinoflagellate blooms in northeastern Venezuela during 1977. In: Taylor, D.; Seliger, H. y Lewis, C., *Toxic Dinoflagellate blooms:* 191–194. Elsevier, New York. 505 p.
- REYES-VÁSQUEZ, G., FERRAZ-REYES, E. Y LA BARBERA-SANCHEZ, A. 1991 — Occurrence of *Pyrodinium bahamense* in Venezuelan coastal waters. *Revue Intern. d'Océanographie Médicale* 101–104: 127–132.
- RICHARDS, F. 1960 — Some chemical and hydrographic observations along

- the north coast of South America. I. Cabo Tres Puntas to Curacao, including the Cariaco Trench and the Gulf of Cariaco. *Deep-Sea Res.* 7: 163–182.
- RICHARDS, F. 1975 — The Cariaco Basin (Trench). *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* 13: 11–67.
- RICHARDS, F. y THOMPSON, T. 1952 — The estimation and characterization of plankton population by analysis. II: A spectrophotometric method for estimation of plankton pigments. *J. Mar. Res.* 11(2): 156–172.
- SÁNCHEZ-SUÁREZ, I. G. 1990 — Three new Coccolithophorids (Haptophyta) from the South-Eastern Caribbean Sea: *Cyclolithella ferrazae* sp. nov., *Syracosphaera florida* sp. nov. *Syracosphaera tumularis* sp. nov. *Acta Cien. Venez.* 41: 152–158.
- STEEMAN-NIELSEN, E. 1952 — The use of radioactive carbon (C^{14}) for measuring organic production in the sea. *J. Cons. Perm. Int. Explor. Mer.* 18: 117–140.
- STEEMAN-NIELSEN, E. 1959 — Primary production in tropical marine areas. *J. Mar. Biol. Ass. India.* 1: 7–12.
- STRICKLAND, J. D. y PARSONS, T. R. 1972 — A practical handbook of Seawater analysis. Fish. Res. Bd. Canada. Bulletin 167, 311 p.
- TAKANO, H. 1960 — Plankton diatoms in the eastern Caribbean Sea. *J. Ocean. Soc. Japan* 16(4): 24–28.
- YENTSCH, C. 1965 — The relationship between chlorophyll and photosynthetic carbon production with reference to the measurement of decomposition products of chloroplastic pigments. *Mem. Ist. Ital. Idrobiol.* 18: 323–346.
- YENTSCH, C. y MENZEL, D. 1963 — A method for the determination of phytoplankton chlorophyll and phaeophytin by fluorescence. *Deep Sea Res.* 10: 221–231.



colloques

et

séminaires

La sardina (*Sardinella aurita*)

Su medio ambiente y explotación
en el Oriente de Venezuela

The sardine (*Sardinella aurita*)

*Its environment and exploitation
in Eastern Venezuela*

Editores científicos/Scientific editors

Pierre Fréon

Jeremy Mendoza

IRD
Editions