

Research Article

Ictioplancton en la zona costera del Pacífico colombiano durante la fase terminal de El Niño 2006-2007

Tulia Isabel Martínez-Aguilar¹, Alan Giraldo^{1,2} & Efraín Rodríguez-Rubio²

¹Universidad del Valle, Departamento de Biología, Grupo de Investigación en Ecología Animal
Calle 13 N°100-00 Cali, Colombia

²Dirección General Marítima, Centro Control Contaminación del Pacífico, Área de Oceanografía Operacional
Grupo de Estudios Oceanográficos del Fenómeno El Niño. Capitanía de Puerto, San Andrés de Tumaco
Nariño, Colombia

RESUMEN. Se utilizó una combinación de índices univariados, análisis gráficos y técnicas multivariadas para analizar cualitativa y cuantitativamente la composición taxonómica, estructura comunitaria y patrón de distribución espacial del ictioplancton en la región costera del Pacífico colombiano (zona de influencia de la Corriente de Colombia), considerando simultáneamente el grado de relación con los factores ambientales de temperatura, salinidad y clorofila-*a* durante la fase terminal del período cálido ENOS 2006-2007. En total se colectaron 543 larvas de peces, pertenecientes a 87 especies de 37 familias, destacándose por su abundancia la familia Myctophidae (26%) y Bregmacerotidae (17%). La variabilidad espacial de la abundancia y de las variables abióticas analizadas sugieren una alta homogeneidad biótica (ictioplancton) y abiótica en la zona de estudio. Sin embargo, al comparar los resultados obtenidos durante esta investigación con trabajos previos, se estableció que El Niño 2006-2007 afectó drásticamente la estructura y abundancia del ictioplancton en la zona costera del Pacífico colombiano, confirmando además que la Corriente Colombia es el principal agente modulador de la distribución espacial de ictioplancton en esta región.

Palabras clave: ictioplancton, zona costera tropical, El Niño, corriente de Colombia, Pacífico oriental.

Ichthyoplankton from the colombian Pacific coastal zone during the terminal phase of El Niño 2006-2007

ABSTRACT. In this research a combination of univariate index, descriptive analysis and multivariate techniques were carried out in order to describe the ichthyoplankton taxonomic composition, community structure, spatial pattern of distribution in the coastal region of Colombia Pacific (Influence zone of the Colombian Current), considering simultaneously the grade with the environmental factors temperature, salinity and chlorophyll-*a* during the terminal phase of ENSO 2006-2007. 543 fish larvae were collected, belonging to 87 species of 37 families. The most abundant families were Myctophidae (26%) and Bregmacerotidae (17%). The spatial distribution of ichthyoplankton and abiotic parameter demonstrate a high biotic and abiotic homogeneity in the study zone. However, the results of this research suggest that El Niño 2006-2007 drastically affect the ichthyoplankton structure and abundance in the coastal zone of Colombian Pacific ocean. Furthermore, confirm that the Colombia Current is the main agent for the ichthyoplankton distribution in this region.

Keywords: ichthyoplankton, tropical coastal zone, El Niño, Colombia current, eastern Pacific.

INTRODUCCIÓN

El Pacífico colombiano se encuentra en la cuenca de Panamá, sector que está delimitado al norte por el istmo de Panamá (9°N), al sur por la punta de Santa Elena (2°S) y al occidente hasta los 81°W en límites internacionales de Ecuador, Colombia y Panamá (Rodríguez-Rubio *et al.*, 2003). Este sector forma parte del Pacífico Oriental Tropical (POT), región que es fuertemente influenciada por los giros subtropicales del Pacífico norte y sur, la corriente Pacífico ecuatorial, y la piscina de agua cálida ecuatorial (Wang & Enfield, 2001; Kessler, 2006). El fenómeno de El Niño-Oscilación del Sur (ENOS) es quizás uno de los eventos hidrometeorológico más relevantes en el POT debido a su incidencia climatológica sobre todo el continente americano (Fielder & Lavín, 2006). Este fenómeno oceánico-atmosférico, donde los cambios en los patrones generales del viento e insolación, hidrografía y circulación en el POT son de suficiente magnitud y duración que inciden significativamente incluso en una escala global, se origina en las aguas del Pacífico occidental y al alcanzar las costas orientales del continente americano genera fuertes impactos climáticos, oceanográficos, biológicos y económicos (Chávez, 1987; Mann & Lazier, 1996; Thurman, 1997; Levinton, 2001; Franco-Gordo *et al.*, 2004). En términos generales, durante la fase cálida del ENOS se registran anomalías positivas de temperatura superficial del mar (TSM) y anomalías negativas con respecto a las presiones y nivel del mar en el POT, mientras que en el Pacífico Occidental Tropical se presentan anomalías negativas para la TSM y positivas para el nivel del mar y la presión atmosférica (Mayer & Weisberg, 1998; Wang & Fielder, 2006).

Desde un punto de vista biológico, la magnitud y duración de este proceso afecta la estabilidad de los ecosistemas marinos debido a que produce un descenso en la tasa de producción primaria, lo cual afecta directamente la sobrevivencia, reproducción y distribución de los organismos de niveles tróficos superiores tales como peces, aves, y mamíferos (Chávez, 1996). Por esta razón, tanto el fitoplancton como los stocks de peces comerciales han sido los más documentados y estudiados en este tema (Chelton *et al.*, 1982; McGowan, 1985; Barber & Chávez, 1986; McGowan *et al.*, 1998; Chávez *et al.*, 1999, 2002). Consecuentemente, durante la fase cálida del ENOS los cambios en la biomasa zooplanctónica se relacionan directamente con la disminución en el número de especies que componen esta comunidad (Chelton *et al.*, 1982; Fernández-Álamo & Färber-Lorda, 2006), ya que los drásticos cambios ambien-

tales asociados a este evento afectan directamente las tasas de reclutamiento y reproducción de los adultos. Sin embargo, esta no es una respuesta generalizada de todos los componentes biológicos del ambiente pelágico, ya que se ha encontrado para algunas especies una tasa de reclutamiento normal o incluso más alta durante la fase cálida del ENOS (Roughgarden *et al.*, 1988; Ebert *et al.*, 1994).

En el Pacífico colombiano las condiciones hidroclimáticas están fuertemente afectadas por el desplazamiento estacional de la zona de convergencia intertropical, condición que modula el campo de corriente superficial costero, donde se destaca la Corriente de Colombia como la principal característica oceanográfica de la región (Wooster, 1959; Stevenson, 1970; Cantera, 1993; Badan-Dangon, 1998; Tchantsev & Cabrera, 1999; Rodríguez-Rubio *et al.*, 2003, 2007). Sin embargo, la dinámica oceanográfica local es fuertemente alterada bajo la influencia del ENOS (Camacho, 1998; Pineda, 2001; Devis-Morales, 2003). En este contexto, aunque la respuesta del ambiente pelágico y nerítico a los efectos del ENOS en el POT han sido ampliamente documentados (Barber & Chavez, 1983; Peña & Mosquera, 1992; Phillander, 1995; Sánchez *et al.*, 2000; Stenseth *et al.*, 2002), su efecto sobre la comunidad biótica del Pacífico colombiano ha sido escasamente descrito. En este sentido se destacan los trabajos de Castillo & Vizcaino (1992) y Campos (1998) quienes evaluaron la respuesta de la comunidad fitoplanctónica durante la fase cálida de ENOS 1991-92 y 1997-98, Mauna (1994) que describió la variabilidad del zooplancton gelatinoso en el Pacífico colombiano durante la fase cálida del ENOS 1991-92 y Martínez *et al.* (2007) quienes describieron la estructura y composición del zooplancton nerítico durante la fase fría del ENOS en 2006.

A pesar que el ictioplancton es quizás el componente de mayor interés económico en el zooplancton por su relación con los recursos pesqueros locales y regionales, el conocimiento sobre su dinámica espacial y temporal en la zona oceánica del Pacífico colombiano se resume a la descripción de los estadios tempranos de peces realizada por Beltrán-León & Ríos (2000), y los trabajos de López-Peralta (1984) y Escarria *et al.* (2005, 2006) quienes describen a partir de pescas superficiales la variabilidad espacial de la abundancia y composición taxonómica del ictioplancton en toda la cuenca. Por otra parte, el estudio del ictioplancton en el ambiente costero del Pacífico colombiano se remonta a los trabajos de Echeverry & Bergaming (1982) en la Bahía de Buenaventura, siendo complementado posteriormente por los trabajos de Beltrán-León

(1992), Rueda-Montenegro & Beltrán-Ríos (1992), Beltrán-León *et al.* (1994) y Moreno (1995). Sin embargo, la mayoría de estos trabajos corresponden a literatura gris por lo que su acceso a la comunidad científica nacional e internacional es reducido respecto a la información relevante sobre la estructura, composición y variabilidad espacial de la comunidad ictioplanctónica del Pacífico colombiano.

En el presente trabajo se utilizan diferentes aproximaciones metodológicas para describir la composición taxonómica, estructura comunitaria y el patrón de distribución espacial del ictioplancton en la región costera del Pacífico colombiano, y se evalúa su relación con factores ambientales (temperatura, salinidad, clorofila-*a* y corrientes superficiales), durante la fase terminal del período cálido ENOS 2006-2007, en el área geográfica de influencia de la corriente de Colombia.

MATERIALES Y MÉTODOS

El Pacífico colombiano incluye las aguas comprendidas entre las fronteras marítimas de Costa Rica, Panamá y Ecuador, y desde la línea de costa hasta el límite exterior de la zona económica exclusiva que genera la isla Malpelo (400 mn a partir de la costa continental). Comprende 339.500 km² entre aguas estuarinas, costeras y oceánicas con profundidades hasta de 4000 m (Beltrán-León & Ríos, 2000). Esta cuenca se encuentra dentro de la región de bajas presiones atmosféricas, conocida como concavidad ecuatorial de bajas presiones, donde convergen los vientos alisios de cada hemisferio para formar la zona de convergencia intertropical (ZCIT). Aquí convergen masas de aire con diferencias térmicas y gradientes de humedad, que ascienden en forma de banda nubosa por los procesos de convección, caracterizando esta zona por vientos variables y débiles (zona de calmas ecuatoriales) y por una alta pluviosidad. El clima es muy con promedio de precipitación en la zona litoral entre 3000 y 5000 mm³ año⁻¹ y un arrastre promedio de sedimentos de 350 x 10⁶ m³ año⁻¹ (Forsberg, 1969; Rodríguez-Rubio *et al.*, 2003). En el sector costero predomina la corriente de Colombia que se dirige de norte a noreste, presentando su mayor intensidad en cabo Manglares y punta Coco (Prahel *et al.*, 1990).

La obtención de las muestras físicas, químicas y biológicas se realizó durante la campaña oceanográfica Pacífico XLIV a bordo del BO ARC "Malpelo" durante enero y febrero de 2007, siguiendo un plan de muestreo de 22 estaciones ubicadas entre 77°45'-79°00'W y 2°00'-6°30'N, separadas 15 mn entre sí (Fig. 1). Para describir e identificar la anom-

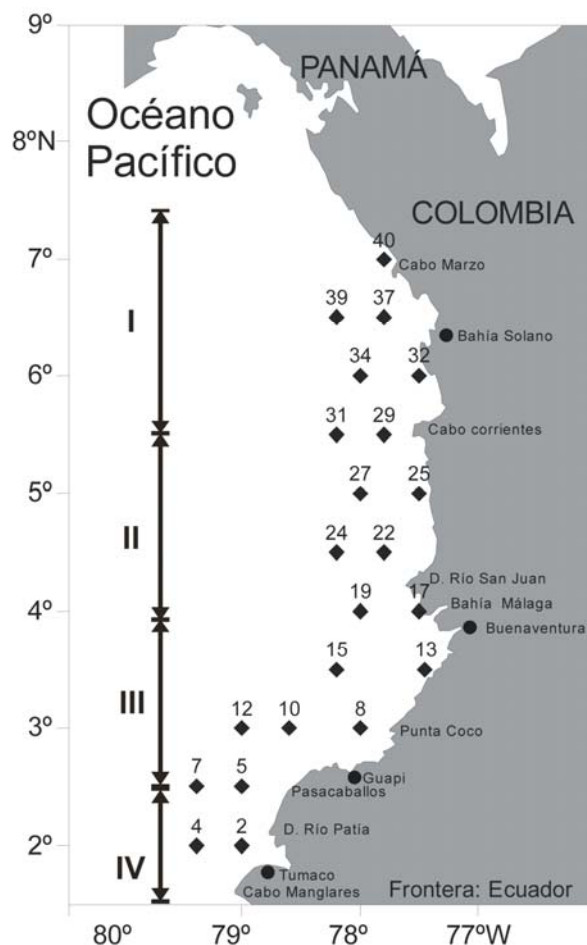


Figura 1. Estaciones de muestreo de la Corriente de Colombia (enero-febrero 2007).

Figure 1. Sampling stations of Colombia Current (January-February 2007).

lía de la temperatura superficial en la zona de estudio se utilizó el registro térmico superficial registrado por la NOAA desde abril de 2006 a febrero de 2007, considerando la región de influencia de El Niño 1+2 y el registro térmico realizado en la bahía de Tumaco por el centro de Control Contaminación del Pacífico, CCCP.

Se utilizó una red minibongo con una malla de 250 µm, diámetro de boca de 30 cm, y provista de un flujómetro digital GO para capturar zooplancton mediante arrastres de 200 m de profundidad a superficie. El tiempo total de arrastre fue de 20 min en promedio. Las muestras colectadas fueron conservadas en formol neutralizado al 10% y transportadas al laboratorio de donde se separaron las larvas y huevos de peces. El conteo e identificación se realizó hasta el mínimo nivel taxonómico posible siguiendo las guías de Beltrán-León & Ríos (2000) y Moser

(1996). Todos los recuentos fueron estandarizados por el volumen de agua filtrado y se estimó la biomasa húmeda total y biovolumen del zooplancton.

En cada estación se efectuaron registros verticales de temperatura y salinidad con un CTD Sea-Bird 19. Adicionalmente, se tomaron muestras discretas de agua a profundidades estándar utilizando botellas Niskin de 10 L para cuantificar la concentración de clorofila-*a* *in vivo* ($\mu\text{g L}^{-1}$) con un fluorómetro portátil AquaFlour® previamente calibrado. Se describió gráficamente la distribución espacial de abundancia y biomasa del zooplancton, larvas y huevos de peces, así como la distribución espacial de temperatura, salinidad y clorofila-*a* considerando tres estratos de profundidad. Adicionalmente, se describió el patrón de circulación superficial en la zona de estudio a partir del análisis de altura dinámica tomando como profundidad de referencia 1000 m.

La variabilidad espacial de ictioplancton se evaluó considerando que la totalidad del área de estudio ha sido definida como zona de influencia de la Corriente de Colombia (Rodríguez-Rubio *et al.*, 2003). En términos generales, se utilizó una combinación de índices univariados, análisis gráficos descriptivos y técnicas multivariadas utilizando el programa estadístico PRIMER v3.1b (Clarke & Warwick, 1994). Se estimaron los índices ecológicos de riqueza (d), diversidad de Shannon (H') y equitabilidad de Pielou (J') a partir de los registros de abundancia, de acuerdo a las siguientes ecuaciones:

$$\text{Riqueza} \quad : \quad d = \frac{S - 1}{\log N}$$

$$\text{Diversidad} \quad : \quad H' = -\sum_i p_i \ln(p_i)$$

$$\text{Equitabilidad} \quad : \quad J' = \frac{H'}{H'_{\text{Max}}}$$

donde, S : número total de especies, N : número total de individuos, p_i : proporción de la abundancia de la especie i , y H'_{Max} : el máximo valor posible de diversidad que se obtendría si todas las especies presentaran la misma abundancia.

Se realizó un análisis de clasificación a partir del índice de similitud de Bray-Curtis utilizando un algoritmo de enlace promediado por grupo. Para construir la matriz de similitud, los registros de abundancia se transformaron utilizando la función $\log_{10}(x+1)$, para disminuir el efecto de las especies más abundantes y se realizó una estandarización de los registros considerando la abundancia total para remover el efecto de la diferencia de abundancia entre las estaciones de muestreo (Clarke & Warwick, 2001). Adicionalmente, se realizó un análisis de ordena-

miento no métrico multidimensional (nMDS) para evaluar la consistencia y significancia biológica de las asociaciones establecidas con el análisis de clasificación.

Se evaluó la relación entre la comunidad ictioplanctónica y las condiciones ambientales en la zona de estudio cuantificando el grado de asociación entre las matrices de similitud biótica y abiótica a partir de un análisis de correlación de Spearman utilizando la rutina Bio-Env del Primer® (Clarke & Warwick, 1994). Finalmente, para comparar la estructura de la comunidad biótica y condiciones abióticas entre las sub-áreas establecidas por Beltrán-León & Ríos (2000) para la zona costera del Pacífico colombiano (Tabla 1), se realizó un análisis de similitud (ANOSIM). Esta técnica utiliza un procedimiento de permutación no paramétrica aplicado a la matriz de similitud biótica (Bray-Curtis) y abiótica (Distancia Euclidiana), para evaluar el correspondiente rango de similitud considerando los grupos en que han sido previamente clasificadas las muestras. Además, se utilizó un modelo aleatorio de tipo Monte Carlo para establecer el nivel de significancia (Clarke & Green, 1988; Clarke & Gorley, 2001). El rango de similitud (R_G) establecido con este procedimiento define si los grupos que se comparan son altamente similares ($0 < R_G < 0,25$), apenas separables ($0,25 < R_G < 0,50$), se superponen pero pueden ser separables ($0,50 < R_G < 0,75$) o diferentes ($0,75 < R_G < 1,00$).

RESULTADOS

La abundancia promedio (\pm error estándar) de zooplancton fue de 22.870 ± 2.953 ind 100 m^{-3} , registrándose en el 86% de las estaciones abundancias mayores a 10.000 ind 100 m^{-3} (Fig. 2a). La biomasa húmeda promedio fue de 121 ± 15 g 100 m^{-3} mientras que el biovolumen fue de 112 ± 13 mL 100 m^{-3} , sin detectarse un claro patrón de distribución espacial (Figs. 2b, 2c). En promedio, se registraron 711 ± 89 larvas 1000 m^{-3} y 1044 ± 169 huevos 1000 m^{-3} , siendo todas las estaciones positivas para larvas (Fig. 2d), con excepción de la Est. 4 donde no se registraron huevos.

En total se colectaron 543 larvas, pertenecientes a 68 especies de 37 familias (Tabla 2), destacándose por su abundancia las familias Myctophidae (26%) y Bregmacerotidae (17%). Las especies más abundantes y de mayor ocurrencia fueron *Bregmaceros bathymaster* (2.549 larvas 1000 m^{-3}), *Diogenichthys laternatus* (2.515 larvas 1000 m^{-3}) y *Benthoosema panamense* (1.226 larvas 1000 m^{-3}). Otras familias de importancia fueron Bathylagidae, Gobiidae y Engraulidae registrando cada una el 5% del total de

Tabla 1. Descripción general de las características utilizadas (Beltrán-León & Ríos, 2000) para definir la división espacial en la zona costera del Pacífico colombiano.

Table 1. General description of characteristics using (Beltrán-León & Ríos, 2000) for spatial division in the coastal zone of the Colombian Pacific.

Subárea	Límite geográfico	TSM (°C)	Salinidad	Descripción
I	07°13'N – 05°30'N	25,0 – 27,0	33,5	Entre la frontera con Panamá y Cabo Marzo. Altamente influenciada por la surgencia de Panamá, zona de alta pluviosidad, con poca influencia de los ríos, plataforma estrecha (1-2 mn) y sustrato rocoso en el fondo.
II	05°30'N – 04°00'N	27,5 – 28,6	23,6	Entre Cabo Corrientes y Bahía Málaga. La plataforma es más ancha (5-10 mn), mayor influencia de los ríos, especialmente debido al aporte del río San Juan. El sustrato es principalmente arenofangoso.
III	04°00'N – 02°30'N	26,0 – 28,0	29,0	Entre bahía Málaga y Pasacaballos. Alto aporte de agua dulce. Plataforma extensa (30-40 mn) con sustrato arenofangoso.
IV	02°30'N – 01°30'N	27,4 – 27,6	32,5	Entre Pasacaballos y la frontera con el Ecuador. Influencia de agua continental (ríos Patía y Mira). Plataforma entre 5-10 mn con sustrato arenofangoso.

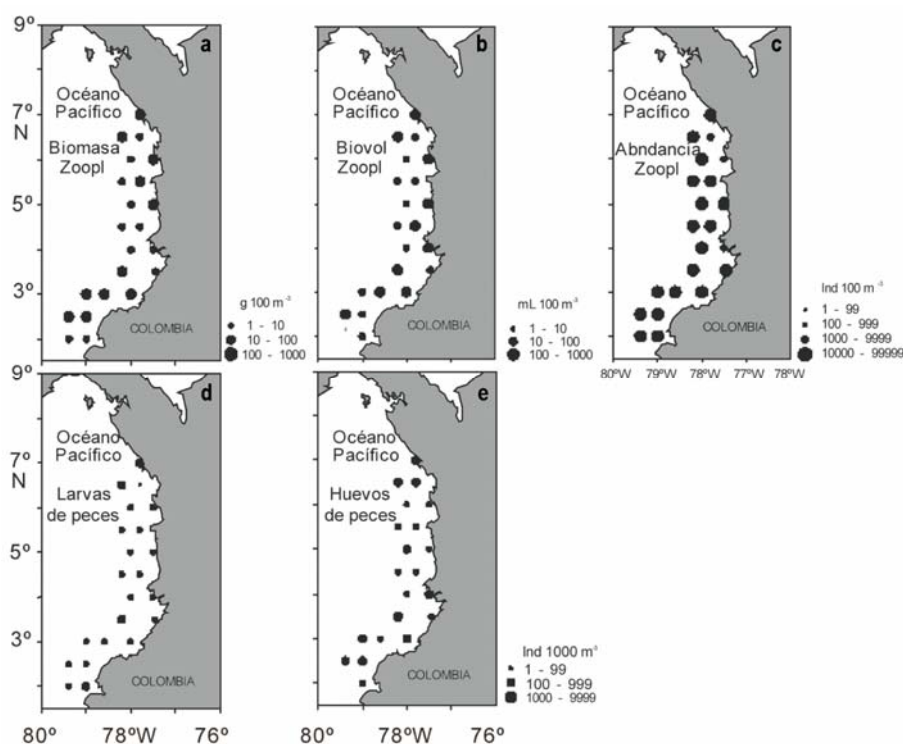


Figura 2. a) biomasa (g 100 m⁻³), b) biovolumen (mL 100 m⁻³), c) abundancia total de zooplancton (ind 100 m⁻³), d) abundancia de larvas de peces (ind 1000 m⁻³) y e) abundancia de huevos de peces (ind 1000 m⁻³) en la Corriente de Colombia (enero-febrero 2007).

Figure 2. a) biomass (g 100 m⁻³), b) biovolume (mL 100 m⁻³), c) total abundance of zooplankton (ind 100 m⁻³), d) larval fish abundance (ind 1000 m⁻³) and e) eggs fish abundance (ind 1000 m⁻³) in the Colombia Current (January-February 2007).

Tabla 2. Lista taxonómica del ictioplancton en la Corriente de Colombia durante enero-febrero de 2007. n: número de estaciones donde se colectaron individuos. A: abundancia (promedio \pm error estándar), M: mediana, 25%: primer cuartil, 75%: tercer cuartil, f: frecuencia de ocurrencia.

Table 2. Taxonomic list of ichthyoplankton from Colombia Current during January–February 2007. n: amount of sampling stations where larvae were collected. A: abundance (mean \pm standar error of mean). M: median, 25%: first quartile, 75%: third quartile, f: frequency.

Familia	Especie	n	f (%)	Ind 1000 m ⁻³			
				A	25%	M	75%
OPHICHTHIDAE	<i>Myrophis vafer</i>	1	4,5	15	-	-	-
	<i>Ophichthus zophochir</i>	1	4,5	15	-	-	-
CONGRIDAE	<i>Chilconger cf. similis</i>	1	4,5	22	-	-	-
DERICHTHYIDAE	<i>Derichthys serpentinus</i>	1	4,5	24	-	-	-
ENGRAULIDAE	<i>Centengraulis mysticetus</i>	6	27,3	84 \pm 25	44	60	137
	<i>Anchoa sp.</i>	1	4,5	204	-	-	-
CLUPEIDAE	<i>Opistonema sp.</i>	1	4,5	110	-	-	-
	<i>Anchovia sp.</i>	1	4,5	259	-	-	-
BATHYLAGIDAE	<i>Bathylagus urotronus</i>	1	4,5	110	-	-	-
	<i>Leuroglossus utrotronus</i>	9	40,9	65 \pm 12	43	47	83
	<i>Bathylagus nigrigenys</i>	3	13,6	56 \pm 31	20	29	118
GONOSTOMATIDAE	<i>Cyclothone signata</i>	1	4,5	15	-	-	-
	<i>Gonostoma elongatum</i>	1	4,5	14	-	-	-
GOBIIDAE	<i>Gobiidae sp.</i>	12	50,0	52 \pm 13	21	37	68
	<i>Lythrypnus sp.</i>	6	27,3	37 \pm 8	18	38	44
	<i>Ilypnus gilberti</i>	1	4,5	19	-	-	-
STERNOPTYCHIDAE	<i>Sternoptyx diaphaena</i>	1	4,5	59	-	-	-
	<i>Sternoptychidae sp.</i>	1	4,5	83	-	-	-
PHOTICHTHYIDAE	<i>Vinciguerria lucetia</i>	8	36,4	46 \pm 9	28	41	61
STOMIIDAE	<i>Idiacanthus anstrostromus</i>	1	4,5	19	-	-	-
SCOPERLACHIDAE	<i>Scopelarchoides nicholsi</i>	1	4,5	22	-	-	-
SYNODONTIDAE	<i>Synodus evermanni</i>	4	18,2	30 \pm 6	22	34	39
PARALEPIDIDAE	<i>Lestidiops pacificum</i>	3	13,6	45 \pm 17	19	41	76
	<i>Lestidiops neles</i>	1	4,5	43	-	-	-
MYCTOPHIDAE	<i>Diogenichthys laternatus</i>	13	59,0	194 \pm 57	86	118	251
	<i>Myctophum sp.</i>	3	13,6	33 \pm 16	15	20	66
	<i>Benthoosema panamense</i>	8	36,4	153 \pm 44	73	92	207
	<i>Gonichthys tenuiculus</i>	1	4,5	43	-	-	-
	<i>Diaphus pacificus</i>	3	13,6	35 \pm 9	18	34	51
	<i>Lampanyctus parvicauda</i>	2	9,1	41 \pm 2	39	41	43
	<i>Triphoturus oculeum</i>	1	4,5	15	-	-	-
OPHIDIIDAE	<i>Ophidion sp.</i>	1	4,5	15	-	-	-
BREGMACEROTIDAE	<i>Bregmaceros bathymaster</i>	15	68,2	170 \pm 45	72	92	220
	<i>Bregmaceros sp.</i>	1	4,5	35	-	-	-
MELAMPHAIDAE	<i>Melamphaes sp.</i>	3	14,6	82 \pm 43	18	59	169
SYGNATHIDAE	<i>Doryrhamphus exius</i>	1	4,5	29	-	-	-
FISTULARIDAE	<i>Fistularia commersonii</i>	2	9,1	38 \pm 1	37	38	39
	<i>Fistularia corneta</i>	1	4,5	14	-	-	-
SCORPAENIDAE	<i>Pontinus sp.</i>	2	9,1	30 \pm 11	20	30	41

SERRANIDAE	<i>Hermantias signifer</i>	2	9,1	15 ± 0,2	14	15	16
	<i>Parantias colunus</i>	1	4,5	39	-	-	-
	<i>Paralabrax</i> sp.	1	4,5	146	-	-	-
	<i>Serranus</i> sp.	1	4,5	17	-	-	-
CARANGIDAE	<i>Alectis ciliaris</i>	1	4,5	18	-	-	-
	<i>Selene peruviana</i>	1	4,5	15	-	-	-
	<i>Caranx caballus</i>	1	4,5	19	-	-	-
LUTJANIDAE	<i>Lutjanus guttatus</i>	1	4,5	51	-	-	-
LOBOTIDAE	<i>Lobotes</i> sp.	1	4,5	52	-	-	-
GERRIDAE	<i>Eucinostomus</i> sp.	1	4,5	19	-	-	-
SCIAENIDAE	<i>Larimus</i> sp.	2	9,1	53 ± 34	19	53	88
	<i>Cynoscion</i> sp 1.	1	4,5	39	-	-	-
	<i>Cynoscion</i> sp 2.	1	4,5	243	-	-	-
	<i>Sciaenidae</i> sp.	3	14,6	30 ± 11	19	19	52
POMACENTRIDAE	<i>Hypsypops</i> sp.	1	4,5	65	-	-	-
SPHYRAENIDAE	<i>Sphyraena ensis</i>	3	14,6	91 ± 44	44	51	179
TRICHIURIDAE	<i>Trichiurus nitens</i>	2	9,1	112 ± 28	84	112	140
	<i>Lepidopus fitchi</i>	1	4,5	74	-	-	-
SCOMBRIDAE	<i>Auxis</i> sp 1.	1	4,5	29	-	-	-
	<i>Auxis</i> sp 2.	2	9,1	21 ± 7	19	21	24
NOMEIDAE	<i>Cubiceps</i> sp.	1	4,5	22	-	-	-
	<i>Cubiceps pauciradiatus</i>	2	9,1	35 ± 20	15	35	55
PARALICHTHYIDAE	<i>Citharichthys gilberti</i>	3	14,6	34 ± 10	15	43	44
	<i>Citharichthys</i> sp.	2	9,1	82 ± 22	60	82	104
CYNOGLOSSIDAE	<i>Symphurus</i> sp.	2	9,1	103 ± 81	22	103	184
	<i>Symphurus oligomerus</i>	1	4,5	105	-	-	-
	<i>Symphurus melanurus</i>	1	4,5	35	-	-	-
TETRADONTIDAE	<i>Sphoeroides lobatus</i>	1	4,5	14	-	-	-

individuos. Las larvas vitelinas y en mal estado se clasificaron como organismos sin identificar, los cuales abarcaron el 12% del total (Fig. 3).

La riqueza y diversidad de especies fue altamente variable en la zona de estudio. En términos generales, la riqueza (d) varió entre 0,16 y 2,55 y la diversidad (H') entre 0,64 y 2,36 nats ind⁻¹ (Fig. 4), mientras que la equitabilidad estuvo entre 0,74 y 0,94. Al evaluar el grado de similitud en la composición ictioplanctónica se detectó un patrón específico de agrupación u ordenación en la zona de Cabo Corrientes y la desembocadura del río San Juan (subárea II), donde los valores de riqueza (d) se agruparon a un nivel de similitud del 50% (Figs. 5a y 5b). Estos resultados sugieren una alta homogeneidad en la composición taxonómica del ictioplancton en el área de influencia de la Corriente de Colombia durante el periodo de estudio.

Se registró un descenso consistente de la temperatura superficial de febrero a marzo en el Océano Pacífico Ecuatorial, lo cual corresponde a un retorno

de las condiciones normales de ENOS. Sin embargo, persistieron las anomalías positivas de tipo superficial en la región central del Pacífico y en la zona costera del Pacífico colombiano (Fig. 6). En este contexto, la temperatura superficial promedio fue de 27,21 ± 0,10°C, con un mínimo de 26,43°C en la zona sur y máximo de 27,93°C en la zona norte (Fig. 7a). La salinidad superficial promedio fue de 31,10 ± 0,14, con registro mínimo de 29,66 en la zona central y 31,95 en la zona sur (Fig. 7b), mientras que la clorofila- a superficial promedio fue de 0,23 ± 0,08 µg L⁻¹, con registro mínimo de 0,14 µg L⁻¹ en la zona norte y 0,33 µg L⁻¹ en la zona central (Fig. 7c). Se detectó una fuerte estratificación vertical en la columna de agua, identificándose la termoclina y haloclina entre 35 y 45 m de profundidad en toda la zona (Figs. 7a y 8). Al evaluar la variabilidad vertical de la clorofila- a , se estableció la presencia de un máximo sub-superficial (0,54 ± 0,06 µg L⁻¹) coincidente con la profundidad de la termoclina (Figs. 7c y 8), condición característica en ambientes tropicales.

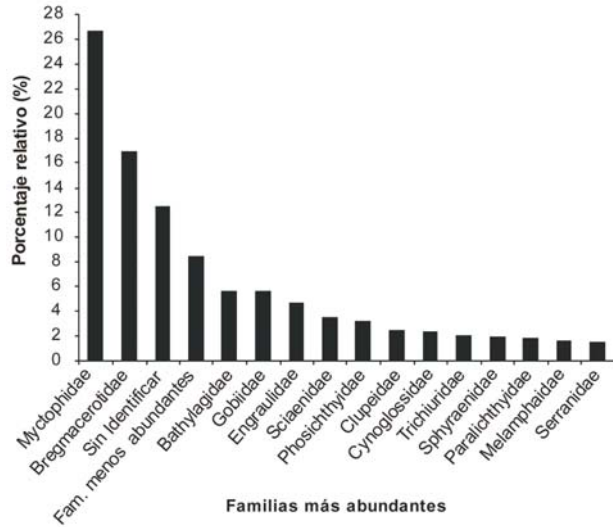


Figura 3. Porcentajes relativos de las familias más abundantes en la Corriente de Colombia (enero-febrero 2007).

Figure 3. Relative percentage of families more abundant in the Colombia Current (January-February 2007).

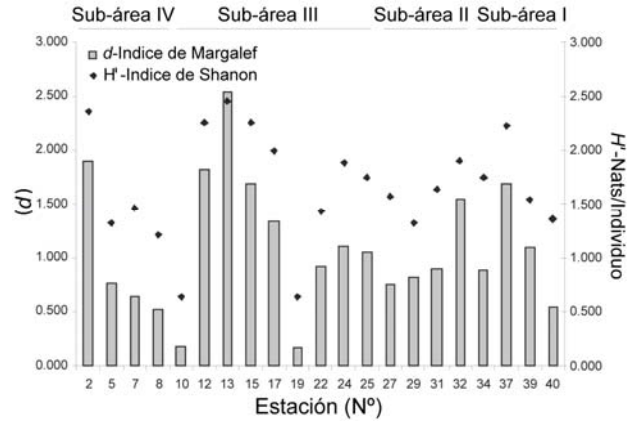


Figura 4. Evaluación de la diversidad (*d*) de ictioplancton con base en el índice de Shannon-Wiener (*H'*) en las estaciones de la Corriente de Colombia (enero-febrero 2007).

Figure 4. Estimate of the diversity (*d*) of ichtioplankton with base in the index of Shannon-Wiener (*H'*) in the stations of the Colombia Current (January-February 2007).

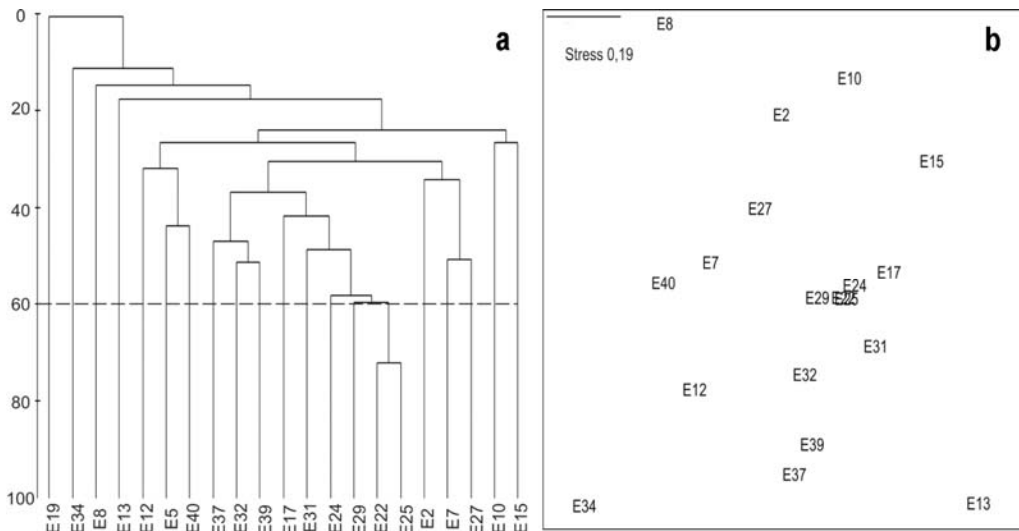


Figura 5. a) Dendrograma y b) MDS con base en abundancia relativa (ind 1000 m⁻³) de cada especie en cada estación de muestreo de la Corriente de Colombia (enero-febrero 2007).

Figure 5. a) Cluster and b) MDS with base in relative abundance (ind 1000 m⁻³) of each species in each station of sampling of the Colombia Current (January-February 2007).

El análisis del campo superficial de circulación geostrofica confirmó la influencia de la Corriente de Colombia en la zona de estudio durante el periodo de muestreo (Fig. 9). Esta corriente fluyó hacia el norte a lo largo de la costa, presentando meandros y reversión frente a la desembocadura del río San Juan (4°N) y punta Coco (3°N). Así mismo se detectó el desarrollo

de la Contracorriente del Chocó en la zona costera norte, cerca a la frontera con Panamá (Fig. 9).

No se detectó una asociación significativa entre el ictioplancton y las condiciones oceanográficas en la zona de estudio. En este sentido, la temperatura y salinidad superficial explicaron menos del 16% de la variación en la composición y abundancia de la

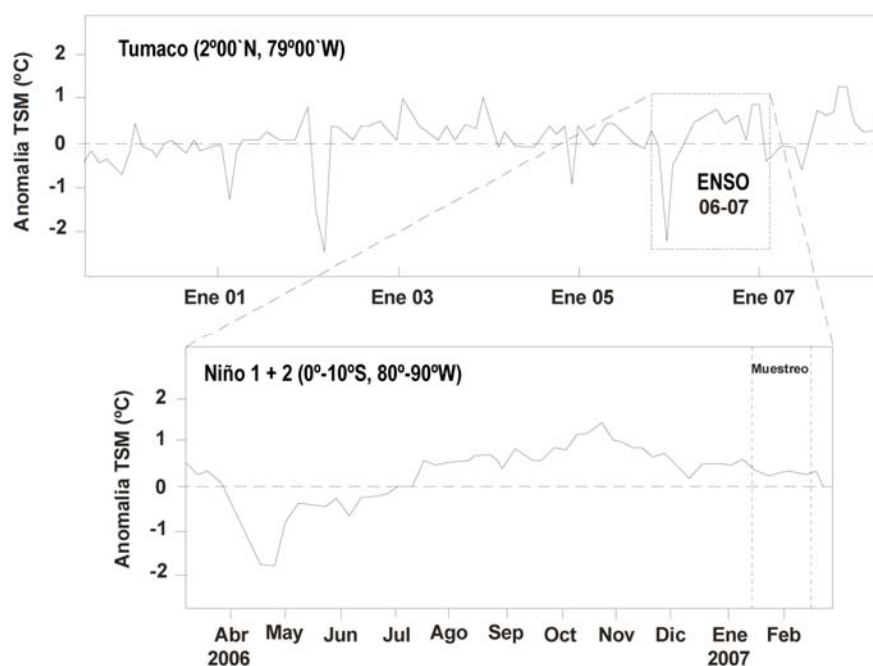


Figura 6. Anomalías de TSM en el océano Pacífico; región Niño 1+2, abril de 2006-febrero 2007. Fuente: NOAA y estación fija en el Puerto de Tumaco durante enero 2001 a enero 2007. Fuente: CCCP.

Figure 6. Anomalies TSM in the Pacific ocean; Niño region 1+2, April 2006-February 2007. Source: NOAA and fixed station Tumaco port during January 2001 to January 2007. Source: CCCP.

comunidad ictioplanctónica (Tabla 3). Al evaluar el grado de similitud entre las cuatro sub-áreas costeras definidas no se detectaron diferencias significativas en la estructura de la comunidad ictioplanctónica (ANOSIM, $R_G = 0,17$; $p = 0,014$) o en las condiciones oceanográficas (ANOSIM, $R_G = 0,05$; $p = 0,228$), resultados que confirman la alta homogeneidad biológica y ambiental durante el periodo de muestreo detectada en el análisis espacial previo.

DISCUSIÓN

En términos generales, se ha informado que durante la fase cálida del ENOS se observa una severa alteración del régimen de los vientos alisios, afectando el patrón de clima, temperatura y circulación superficial en el Pacífico Oriental Tropical (POT). Esta variabilidad ambiental genera una respuesta del componente biótico del ecosistema pelágico disminuyendo la productividad regional y alterando incluso la distribución espacial y viabilidad de los organismos (Chávez, 1987; Wang & Enfield, 2001; Hidalgo & Escribano, 2001; Rodríguez-Graña & Castro, 2003; Sánchez-Velasco *et al.*, 2004; Pennington *et al.*, 2006). Bajo condiciones normales, la intensificación de los vientos alisios del norte entre diciembre y marzo, provoca el desarrollo de una surgencia

oceánica en la parte central de la ensenada de Panamá, que incorpora agua fría y salina a toda la cuenca (Rodríguez-Rubio *et al.*, 2003; Devis-Morales *et al.*, 2008), modificando el patrón de circulación y afectando la estructura de la comunidad zooplanctónica (Kessler, 2006; Martínez *et al.*, 2007). Sin embargo, durante el desarrollo del presente estudio, se registraron anomalías térmicas positivas de $0,5^{\circ}\text{C}$ en toda la zona (Rodríguez-Rubio, *com. pers.*; INOCAR, 2007) coincidiendo el muestreo biológico con el periodo terminal de la fase cálida del ENOS 2006-2007. Frecuentemente, bajo una condición térmica anómala la dinámica de las condiciones físicas y del sistema costero se afectan drásticamente (Kiorbe & Nielsen, 1994; Bakun, 1996), lo cual tiene consecuencias directas sobre la productividad, la variabilidad temporal de la composición y biomasa zooplanctónica, el reclutamiento de larvas y la tasa de mortalidad natural del ictioplancton (e.g. Glynn, 1988; Ebert *et al.*, 1994; Connolly & Roughgarden, 1999; Hopcroft *et al.*, 2002; Lavaniegos *et al.*, 2002).

El empobrecimiento de los hábitats pelágicos durante la fase cálida ENOS es uno de los efectos más descritos en la literatura (Chavéz *et al.*, 1999; Ulloa *et al.*, 2001). En este contexto, al comparar los reportes de abundancia y biomasa zooplanctónica en la zona de

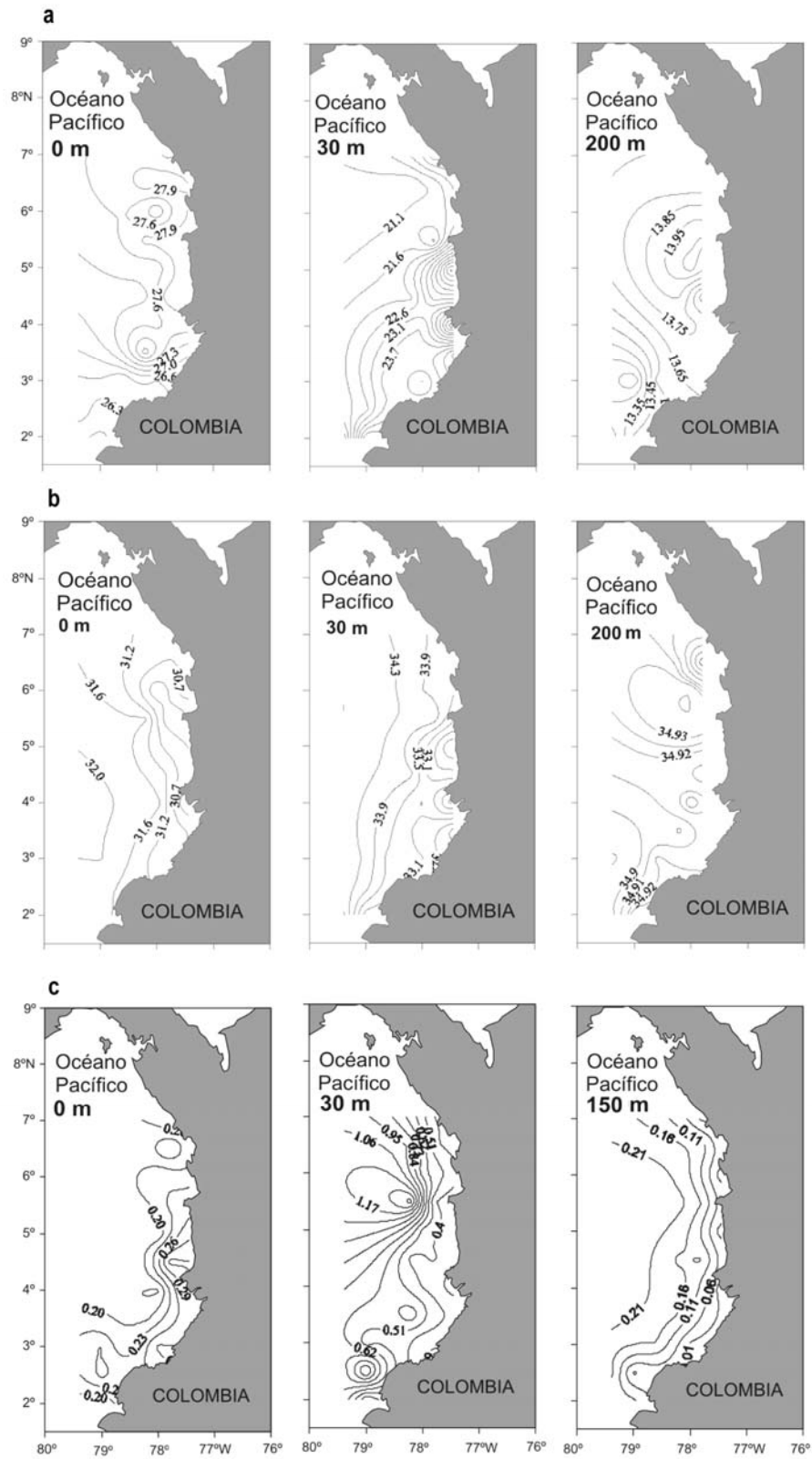


Figura 7. Variación horizontal de la a) temperatura, b) salinidad y c) clorofila-*a* en la Corriente de Colombia durante enero-febrero de 2007 (0, 30 y 200 m).

Figure 7. Horizontal variation of a) temperature, b) salinity and c) chlorophyll-*a* in the Colombia Current during January-February 2007 (0, 30 and 200 m).

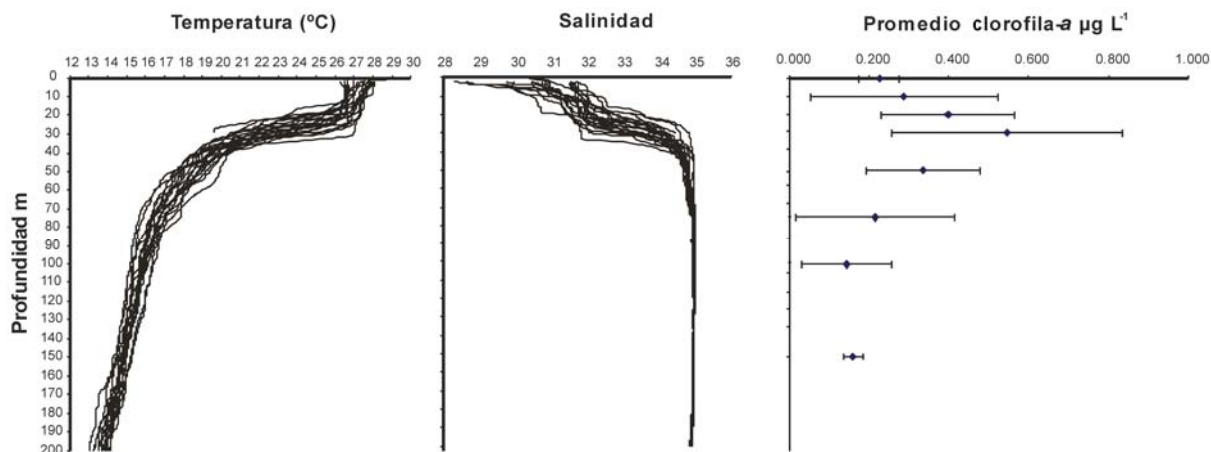


Figura 8. Variación vertical de la temperatura ($^{\circ}\text{C}$), salinidad y clorofila- a $\mu\text{g L}^{-1}$ en la Corriente de Colombia durante enero-febrero de 2007 (0-200 m).

Figure 8. Vertical variation of the temperature ($^{\circ}\text{C}$), salinity and chlorophyll- a $\mu\text{g L}^{-1}$ in the Colombia Current during January-February 2007 (0-200 m).

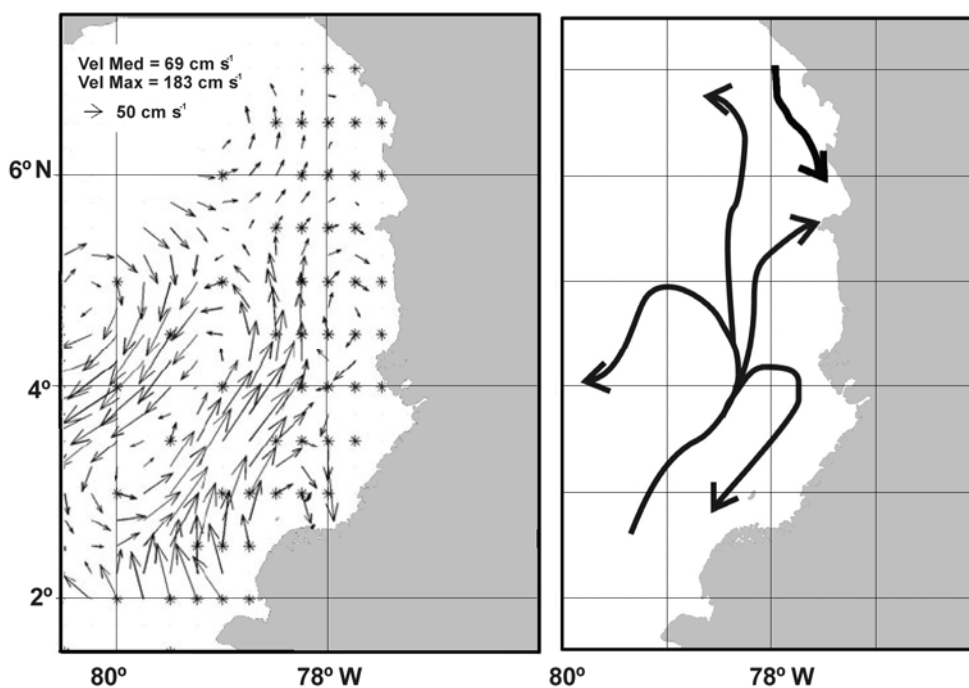


Figura 9. Esquema general de las corrientes superficiales en la Corriente de Colombia durante enero-febrero 2007. Fuente: CCCP.

Figure 9. General scheme of the superficial currents in the Colombia Current during January-February 2007. Source: CCCP.

influencia de la Corriente de Colombia registrados durante la presente investigación (abundancia: 42 y 657 ind m^{-3}) con los registrados durante el mismo periodo en 2006 (abundancia: 422 y $17.867 \text{ ind m}^{-3}$, ver Martínez *et al.*, 2007), se observa una reducción

en un orden de magnitud. Este mismo patrón se registró para la abundancia de larvas de peces, pasando de registros entre 10 y $3.825 \text{ ind } 1000 \text{ m}^{-3}$ en influencia de la Corriente de Colombia registrados durante la presente investigación (abundancia: 42 y

Tabla 3. Resultado del análisis de correlación de Spearman (Rs) entre las matrices biótica y abiótica utilizando la rutina BioEnv del Primer®. Se presentan los mejores 10 resultados. TSM: Temperatura superficial del mar, SSM: salinidad superficial del mar, S: salinidad, Clo: clorofila-*a*.

Table 3. Spearman correlation (Rs) results between biotic and abiotic matrix using the Primer's BioEnv routine. Only 10 best results are showing. TSM: sea surface temperature, SSM: sea surface salinity, S: salinity; Clo: chlorophyll-*a*.

Variables	Rs
TSM	0,160
TSM – SSM	0,133
TSM – SSM – S _{30 m}	0,098
TSM – S _{30 m}	0,094
S _{30 m}	0,073
TSM – SSM – S _{30 m} – Clo _{0 m}	0,071
TSM – SSM – Clo _{0 m}	0,069
TSM – S _{30 m} – Clo _{0 m}	0,066
TSM – Clo _{0 m}	0,065
SSM – Clo _{0 m}	0,061

657 ind m⁻³) con los registrados durante el mismo periodo en 2006 (abundancia: 422 y 17.867 ind m⁻³, ver Martínez *et al.*, 2007), se observa una reducción en un orden de magnitud. Este mismo patrón se registró para la abundancia de larvas de peces, pasando de registros entre 10 y 3.825 ind 1000 m⁻³ en marzo 2006 (Martínez *et al.*, 2007) a registros entre 17 y 1.695 ind 1000 m⁻³ en enero 2007. De acuerdo con estos resultados, se puede inferir que el ENOS 2006-2007 tuvo un fuerte impacto sobre el ecosistema pelágico costero del Pacífico colombiano, presentando una constante disminución en la abundancia de zooplancton, con una consecuente disminución en la abundancia de larvas de peces.

Específicamente, el ictioplancton estuvo dominado por larvas de la familia Myctophidae. Estas especies son tolerantes a cambios de temperatura y cumplen un importante papel ecológico en el sistema pelágico tropical al ser fuente directa de alimento para peces, aves y mamíferos (Beamish *et al.*, 1999; Salvanes & Kristoffersen, 2001). La dominancia en número de esta familia podría estar asociada a patrones ontogénicos de migración vertical que hacen más probable la presencia de larvas en el estrato entre 0 y 200 m. Sin embargo, esta familia se asocia principalmente a aguas oceánicas (Sassa & Kawaguchi, 2004; Sassa *et al.*, 2007). En el Pacífico colombiano, las especies de la familia Engraulidae y Clupeidae son de gran importancia económica en la zona costera, debido a que son utilizadas como carnada viva en diferentes

artes de pesca, además de ser la base de importantes pesquerías artesanales, ya que conforman grandes cardúmenes (Prahl *et al.*, 1990; Beltrán-León & Ríos, 2000). Estos organismos son altamente sensibles a cambios de temperatura y aunque son tolerantes a condiciones de baja salinidad como las que se desarrollan en la zona costera del Pacífico Colombiano, la profundización de la termoclina durante los eventos de El Niño provoca que este recurso se aleje de la costa y se profundice buscando condiciones más adecuadas para su desarrollo y alimentación (Holbrook *et al.*, 1997; Begon *et al.*, 2006). Esta condición altera drásticamente la disponibilidad y patrón de distribución espacial de las larvas y huevos de estas especies.

La fase cálida del ENOS 2006-2007 también tuvo una fuerte influencia en la composición taxonómica de la ictiofauna en la zona de estudio. Al comparar los resultados obtenidos en la presente investigación con los reportados por Escarria *et al.* (2006) a partir de arrastres superficiales en la cuenca del Pacífico colombiano durante septiembre 2003, periodo considerado como neutral en cuanto a las anomalías térmicas, se encontró un cambio significativo en la dominancia en número de las diferentes familias de ictioplancton identificadas. De acuerdo con Escarria *et al.* (2006), en septiembre de 2003 las familias dominantes fueron Photichthyidae (18%), Hemiramphidae (15%) y Engraulidae (12%), mientras que durante el presente estudio fueron Myctophidae, (26%), Bregmacerotidae (17%) y Bathylagidae (6%). En este sentido, ha sido ampliamente señalado que las estrategias de reproducción en poblaciones de peces marinos se encuentran en sincronía con las condiciones ambientales siempre y cuando estas permanezcan relativamente estables, lo cual llevaría a una comunidad ictioplancónica local a ser persistente en el tiempo (Parrish *et al.*, 1981; Frank & Leggett, 1983; Doyle *et al.*, 1993). Durante un evento ENOS es de esperar que ocurra una drástica variación en la estructura taxonómica del ictioplancton, ya que se genera una alta variabilidad física y química y se perturban los mecanismos de transporte de nutrientes en el sistema pelágico (ver Smith & Moser, 2003; Sánchez-Velasco *et al.*, 2004).

En este sentido, el efecto del patrón local de circulación es un elemento crucial en el estudio de la variabilidad espacial del ictioplancton (Mullin, 1993; Shank, 1995; Mann & Lazier, 1996; Mann, 2000; Martins de Freitas & Muelbert, 2004). De acuerdo con Villegas-Bolaños & Malikov (2006), el sistema de circulación en el Pacífico Colombiano está estructurado verticalmente en tres capas (0-80 m, 80-200 m y de 200 m hasta el fondo), donde la circulación de las capas superficiales está bajo la influencia de la

migración de la Zona de Convergencia Intertropical. En términos generales, el patrón de circulación geostrofico en la cuenca del Pacífico colombiano había sido descrito como de tipo ciclónico durante todo el año (Wooster, 1959; Wyrky, 1966; Stevenson, 1970). Sin embargo, recientemente Rodríguez-Rubio *et al.* (2003) y Devis-Morales *et al.* (2008) demostraron que durante el verano boreal la circulación en esta zona cambia de ciclónica a anticiclónica, generando el desarrollo de vórtices con velocidades entre 40 y 60 cm s⁻¹. En este contexto hidroclimático se destaca el fortalecimiento de la Corriente de Colombia durante los primeros meses del año a lo largo del Pacífico Colombiano, corriente que fluye hacia el norte formando parte del costado oriental de la celda de circulación ciclónica centrada a los 3°N y 80°W, presentando la mayor intensidad entre Sanquianga y la desembocadura del río San Juan.

Considerando que el sector sur de la cuenca Pacífico colombiano se caracteriza por la presencia de abundantes planos aluviales con numerosos esteros y exuberantes bosques de manglar (Prahl, 1990), es posible que la mayor abundancia de ictioplancton en la zona costera se localizará en el sector sureste de la cuenca del Pacífico colombiano, ya que ofrece abundante alimento y protección contra depredadores, lo que significaría un rápido crecimiento y una menor tasa de mortalidad por depredación (Tito de Moraes & Tito de Moraes, 1994; Harris *et al.*, 2002). Sin embargo, los resultados de la presente investigación sugieren que el papel de la Corriente de Colombia como elemento modulador del patrón espacial de distribución de las larvas de peces es fundamental, siendo quizás una de las principales rutas de dispersión en la zona costera del Pacífico colombiano, incluso bajo el efecto del ENOS.

En conclusión, los resultados de esta investigación sugieren que el ENOS 2006-2007 afectó drásticamente la estructura y abundancia del ictioplancton en la zona costera del Pacífico colombiano, confirmando además que la Corriente Colombia es el principal agente modulador de la distribución espacial del ictioplancton en esta región.

AGRADECIMIENTOS

A la Dirección General Marítima DIMAR y al Centro Control Contaminación del Pacífico CCCP, por la invitación extendida a la Universidad del Valle para participar en la Campaña Oceanográfica PACIFICO XLIV-ERFEN XLI. A la Armada Nacional, especialmente al Comandante del B.O. ARC "Malpelo", C.F. Mauricio Caipa y su tripulación por el apoyo proporcionado para la realización del muestreo. Al

Departamento de Biología de la Universidad del Valle, Grupo de Investigación en Ecología Animal. Al Director del CCCP C.C. Ricardo Molares Babra, y a los técnicos navales M.1. Juan Rueda, S.2. Diego Guerrero, y M.1. Carlos Ruiz por su colaboración durante la fase de campo. Este trabajo fue financiado parcialmente por la Universidad del Valle (Proyecto de investigación "Estructura de la Comunidad Zooplanctónica de la Cuenca del Pacífico Colombiano a cargo del Dr. A. Giraldo, y la DIMAR-CCCP, proyecto de investigación "Caracterización físico-química de la Corriente de Colombia", a cargo de Dr. E. Rodríguez-Rubio.

REFERENCIAS

- Bakun, A. 1996. Patterns in the ocean: ocean processes and marine population dynamics. California Sea Grant College Systems. National Oceanic Atmospheric Administration, USA, 323 pp.
- Badan-Dangon, A. 1998. Coastal circulation from the Galápagos to the Gulf of California. In: A.R. Robinson & K.H. Brink (eds.). The Sea, Volume 11. John Wiley & Sons, USA, pp. 315-343.
- Barber, R.T. & F.P. Chávez. 1983. Biological consequences of El Niño. *Science*, 222: 1203-1210.
- Barber, R.T. & F.P. Chávez. 1986. Ocean variability in relation to living resources during the 1982-83 El Niño. *Nature*, 319: 279-285.
- Beamish, R.J., K.D. Leask, O.A. Ivanov, A.A. Balanov, A.M. Orlov & B. Sinclair. 1999. The ecology, distribution, and abundance of midwater fishes of the Subarctic Pacific gyres. *Progr. Oceanogr.*, 43: 399-442.
- Begon, M., C.R. Townsend & J. Horper. 2006. Ecology: from individuals to ecosystems. Blackwell Publishing, London, 738 pp.
- Beltrán-León, B. 1992. Identificación y descripción de los tipos de huevos, larvas y postlarvas de Engraulidos y Clupeidos (Pisces, Clupeiformes) en el Pacífico colombiano febrero-marzo de 1991. Trabajo de Grado. Departamento de Biología, Facultad de Ciencias Naturales y Exactas, Universidad del Valle, Cali, Colombia, 134 pp.
- Beltrán-León, B., G. Ramos, J. Escobar & J. Tovar. 1994. Distribución y abundancia de huevos y larvas de *Opisthonema* sp. (Gill 1961) y *Cetengraulis mysticetus* (Gunther 1866) (Pisces: Clupeiformes) en el Pacífico colombiano durante enero de 1993. *Bol. Cient. INPA*, 2: 181-199.
- Beltrán-León, B. & R. Ríos. 2000. Estadios tempranos de peces del Pacífico colombiano. Tomo 1. Panamericana Formas e Impresos. Bogotá, 359 pp.

- Camacho, G.A. 1998. Seguimiento a la evolución de los eventos La Niña-El Niño-La Niña durante el periodo oct/96-oct/98 mediante la variación térmica de las masas de agua en la cuenca del Pacífico colombiano (CPC). Bol. Cient. CCCP, 7: 50-57.
- Campos, L.M. 1998. Cambios en la composición y abundancia de la comunidad microalgal del Pacífico colombiano, en relación con el evento "El Niño" 97-98. Bol. Cient. CCCP, 07: 58-66.
- Cantera, J. 1993. Oceanografía. In: P. Leiva (ed.). Colombia Pacífico. Tomo I. Fondo para la protección del medio ambiente, FEN, Bogotá, pp. 13-23.
- Castillo, F.A. & Z. Vizcaino. 1992. Los indicadores biológicos del fitoplancton y su relación con el fenómeno de El Niño 1991-92 en el Pacífico colombiano. Bol. Cient. CIOH, 12: 13-22.
- Chávez, F.P. 1987. El Niño y la Oscilación del Sur. Invest. Cienc., 128: 46-55.
- Chávez, F.P. 1996. Forcing and biological impact of onset of the 1992 El Niño in central California. Geophys. Res. Lett., 23: 265-268.
- Chávez, F.P., P.J. Strutton, G.E. Fiederich, R.A. Feely, G.C. Feldman & D.G. Foley. 1999. Biological and chemical response of the Equatorial Pacific Ocean to the 1997-98 El Niño. Science, 286: 2116-2131.
- Chávez, F.P., J.T. Pennington, C.G. Castro, J.P. Ryan, R.P. Michisaki, B. Schlining, P. Walz, K.R. Buck, A. McFadyen & C.A. Collins. 2002. Biological and chemical consequences of the 1997-1998 El Niño in central California waters. Progr. Oceanogr., 54: 205-232.
- Chelton, D.B., P.A. Bernal & J.A. McGowan. 1982. Large scale interannual physical and biological interaction in the California Current. J. Mar. Res., 40: 1095-1125.
- Clarke, R.K. & R.H. Green. 1988. Statistical design and analysis for a "biological effects" study. Mar. Ecol. Progr. Ser., 46: 213-226.
- Clarke, R.K. & R.M. Warwick. 1994. Similarity-based testing for community pattern: the two-way layout with no replication. Mar. Biol., 118: 167-176.
- Clarke, K.R. & R.N. Gorley. 2001. PRIMER v5: User Manual/Tutorial. PRIMER-E: Plymouth, 91 pp.
- Clarke, K.R. & R.M. Warwick. 2001. Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation. Primer-E., Plymouth, 172 pp.
- Connoly, S.R. & J. Roughgarden. 1999. Increased recruitment of northeast Pacific barnacles during the 1997 El Niño. Limnol. Oceanogr., 44: 466-469.
- Devis-Morales, A. 2003. Evolución del evento el Niño 2002-2003 y efectos sobre la cuenca del Pacífico colombiano y la bahía de Tumaco. Bol. Cient. CCCP, 10: 12-32.
- Devis-Morales, A., W. Schneider, R.A. Montoya-Sánchez & E. Rodríguez-Rubio. 2008. Monsoon-like winds reverse oceanic circulation in the Panama Bight. Geophys. Res. Lett., (35): L20607, doi:10.1029/2008GL035172.
- Doyle, M.J., W.W. Morse & A.W. Jr. Kendall. 1993. A comparison of larval fish assemblages in the temperate zone of the northeast Pacific and northwest Atlantic. oceans. Bull. Mar. Sci., 53: 588-644.
- Ebert, T.A., S.C. Schoreter, J.D. Dixon & P. Kalvass. 1994. Settlement patterns of red and purple sea urchins (*Strongylocentrotus franciscanus* and *purpuratus*) in California, USA. Mar. Ecol. Progr. Ser., 111: 41-52.
- Echverri, C. & H. Bergamín. 1982. Estudio preliminar de taxonomía y distribución de larvas de peces en la Bahía de Buenaventura. Trabajo de Grado. Departamento de Biología, Facultad de Ciencias Naturales y Exactas, Universidad del Valle, Cali, 99 pp.
- Escarria, E., B. Beltrán-León, A. Giraldo & J. Ortiz. 2005. Composición, distribución y abundancia del ictioplancton en la cuenca del Océano Pacífico colombiano durante septiembre de 2003. Bol. Cient. CCCP, 12: 23-35.
- Escarria, E., B. Beltrán-León & A. Giraldo. 2006. Ictioplancton superficial de la cuenca del océano Pacífico colombiano (septiembre 2003). Invest. Mar, Valparaíso, 34(2): 169-173.
- Escarria, E., B. Beltrán-León & A. Giraldo. 2007. Ichthyoplankton in the Nacional Natural Park Isla Gorgona (Pacific Ocean of Colombia) during September 2005. Invest. Mar., Valparaíso, 35(2): 127-133.
- Fernández-Álamo, M.A. & J. Färber-Lorda. 2006. Zooplankton and the oceanography of the eastern tropical Pacific: a review. Progr. Oceanogr., 69: 318-359.
- Fielder, P.C. & M. Lavín. 2006. Introduction: a review of eastern tropical Pacific oceanography. Progr. Oceanogr., 69: 94-100.
- Forsberg, E.D. 1969. On the climatology, oceanography and fisheries of the Panama Bight. Bull. Inter-Am. Trop. Tuna Comm., 14(2): 49-385.
- Franco-Gordo, C., E. Godínez-Domínguez, A.E. Filonov, I.E. Tereshchenko & J. Freire. 2004. Plankton biomass and larval fish abundance prior to and during El Niño period of 1997-1998 along the central Pacific coast of México. Progr. Oceanogr., 63: 99-123.
- Frank, K.T. & W.C. Leggett. 1983. Multispecies larval fish associations accident of adaptation? Can. J. Fish. Aquat. Sci., 40: 754-762.

- Glynn, P.W. 1988. El Niño-Southern Oscillation 1982-1983: near shore population, community, and ecosystem responses. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 19: 309-345.
- Harris, S.A., D.P. Cyrus & L.E. Beckley. 2002. Horizontal trends in larval fish diversity and abundance along an ocean-estuarine gradient on the northern KwaZulu-Natal coast, South Africa. *Est. Coast. Shelf. Sci.*, 53: 221-235.
- Hidalgo, P. & R. Escribano. 2001. Succession of pelagic copepod species in coastal waters off northern Chile: the influence of the 1997-98 El Niño. *Hydrobiología*, 453/454: 153-160.
- Holbrook, S.J., R.J. Schmidt & J.S. Stephens. 1997. Changes in an assemblage of temperate reef fishes associated with a climate shift. *Ecol. Appl.*, 7: 1299-1310.
- Hopcroft, R.R., C. Clarke & F.P. Chávez. 2002. Copepod communities in Monterey Bay during the 1997-1999 El Niño and La Niña. *Progr. Oceanogr.*, 54: 251-264.
- Instituto Oceanográfico de la Armada del Ecuador (INOCAR). 2007. Estudio Regional del Fenómeno del Niño-ERFEN. 2007. Boletín de Alerta Climático. Comisión Permanente del Pacífico Sur-CPPS. Ecuador, 14 pp.
- Kessler, W.S. 2006. The circulation of the eastern tropical Pacific: a review. *Progr. Oceanogr.*, 69: 181-214.
- Kiorbe, T. & T.G. Nielsen. 1994. Relation of zooplankton biomass and production in a temperate coastal ecosystem. *Limnol. Oceanogr.*, 39: 493-507.
- Lavaniegos, B.E., L.C. Jiménez-Pérez & G. Gaxiola-Castro. 2002. Plankton response to El Niño 1997-1998 and La Niña 1999 in the southern region of the California Current. *Progr. Oceanogr.*, 54: 33-58.
- Levinton, J.S. 2001. *Marine biology: function, biodiversity ecology*. Oxford University Press, New York, 515 pp.
- López-Peralta, R. 1984. Descripción y abundancia del ictioplancton entre 0-10 m de profundidad para el Pacífico colombiano (Nov 1982). Trabajo de Grado. Facultad de Biología Marina, Universidad Jorge Tadeo Lozano, Bogotá, 218 pp.
- Mann, K.H. & J.R. Lazier. 1996. *Dynamics of marine ecosystems: biological-physical interactions in the oceans*. Blackwell Science, Boston, 394 pp.
- Mann, K.H. 2000. *Ecology of coastal waters: with implication for management*. Blackwell Sciences, New York, 406 pp.
- Mauna, J.E. 1994. Distribución de tunicados planctónicos y quetognatos en el Pacífico colombiano: relación con el fenómeno El Niño 1991-1992. Tesis de Biología Marina. Universidad del Valle, Facultad de Ciencias, Cali, 59 pp.
- Martins de Freitas, D. & J.H. Muelbert. 2004. Ichthyoplankton distribution and abundance off southeastern and southern Brazil. *Braz. Arch. Biol. Technol.*, 47: 601-612.
- Martínez, T., A. Giraldo & E. Rodríguez-Rubio. 2007. Zooplankton en la Corriente Colombia, Pacífico colombiano durante marzo de 2006. *Bol. Cient. CCCP*, 14: 69-82.
- Mayer, D.A. & R.H. Weisberg. 1998. El Niño Southern Oscillation related ocean-atmosphere coupling in the western equatorial Pacific. *J. Geophys. Res.*, 103: 18365-18648.
- McGowan, J.A. 1985. El Niño 1983 in the southern California Bight. In: W.S. Wooster & D.L. Flharty (eds.). *El Niño North: El Niño effects in the subarctic Pacific Ocean*. Seattle Washington Sea Grant Program, pp. 166-184.
- McGowan, A., R.D. Cayan & L.R. Dorman. 1998. Climate-ocean variability and ecosystem response in the northeast Pacific. *Science*, 281: 210-217.
- Moreno, A. 1995. Descripción y abundancia de larvas y postlarvas de Sciánidos (Pisces: Perciformes) en el Pacífico colombiano durante 1991. Trabajo de Grado. Departamento de Biología, Facultad de Ciencias Naturales y Exactas, Universidad del Valle, 199 pp.
- Moser, H.G. (ed.) 1996. *The early stages of fishes in the California Current Region*. Calcofi Atlas, 33. Allen Press, United States, 1441 pp.
- Mullin, M.M. 1993. Webs and scales: physical and ecological processes in marine fish recruitment. Washington Sea Grant, University of Washington, 135 pp.
- Parrish, R.H., C.S. Nelson & A. Bakun. 1981. Transport mechanisms and reproductive success of the fishes in the California Current. *Biol. Oceanogr.*, 1: 175-203.
- Pennington, J.T., K.I. Mohoney, V.S. Kuwara, D.D. Kolber, R. Calienes & F.P. Chávez. 2006. Primary production in the ichthyology tropical Pacific: review. *Progr. Oceanogr.*, 69: 285-317.
- Peña, J. & A. Mosquera. 1992. Monitoreo al fenómeno El Niño Oscilación del Sur (ENOS) en aguas costeras de la región IV Zona 3 del Pacífico Nariñense. *Bol. Cient. CCCP*, 3: 51-65 pp.
- Phillander, G.H. 1985. El Niño and La Niña. *J. Atmos. Sci.*, 42: 2652-2662.
- Pineda, A. 2001. Contenido calórico en la cuenca del Pacífico colombiano durante La Niña de 1996 y El Niño de 1997. *Bol. Cient. CCCP*, 8: 27-35.
- Prahl, H., J. Cantera & R. Contreras. 1990. *Manglares y hombres del Pacífico colombiano*. Editorial Presencia, Cali, 184 pp.
- Rodríguez-Graña, L. & L.R. Castro. 2003. Ichthyoplankton distribution off the Península de Mejillones,

- Chile (23°S, 71°W), under variable hydrographic conditions during the austral summer and winter of the 1997 El Niño. *Hidrobiología*, 501: 59-73.
- Rodríguez-Rubio, E., W. Schneider & R. Abarca del Rio. 2003. On the seasonal circulation within Panama Bight derived from satellite observations of winds, altimetry and sea surface temperature. *Geophys. Res. Lett.*, 30: 1410-1413.
- Roughgarden, J., S. Gaines & H. Possingham. 1988. Recruitment dynamics in complex life cycles. *Science*, 241: 1460-1466.
- Rueda-Montenegro, C. & B. Beltrán-León. 1992. Ictioplancton de las familias Clupeidae y Engraulidae en el litoral Pacífico colombiano durante 1991. En: Memoria VIII Seminario Nacional de Ciencias y Tecnología del Mar, y Congreso Centroamericano y del Caribe de Ciencias del Mar, Santa Marta, pp. 735-743.
- Salvanes, A.G. & J.B. Kristoffersen. 2001. Mesopelagic fishes. *Encyclopaedia of Ocean Science*. Vol. 3. Academic Press, New York, pp. 1711-1717.
- Sánchez, G., R. Calienes & S. Zuta. 2000. The 1997-98 El Niño and effects on the coastal marine ecosystems off Peru. *Cal. Coop. Ocean. Fish.*, 41: 62-86.
- Sánchez-Velasco, L., C. Avalos-García, M. Rentería-Cano & B. Shirasago. 2004. Fish larvae abundance and distribution in the central Gulf of California during strong environmental changes (1997-1998 El Niño and 1998-1999 La Niña). *Deep. Sea. Res.*, 51(6-9): 711-722.
- Sassa, C. & K. Kawaguchi. 2004. Larval feeding habits of *Diaphus garmani* and *Myctophum asperum* (Pisces: Myctophidae) in the transition region of the western North Pacific. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 278: 279-290.
- Sassa, C., K. Kawaguchi, Y. Hirota, & M. Ishida. 2007. Distribution depth of the trans. forming stage larvae of myctophid fishes in the subtropical-tropical waters of the western North Pacific. *Deep-Sea Res. I*, 54: 2181-2193.
- Smith, P.E. & H.G. Moser. 2003. Long-term trends and variability in the larvae of Pacific sardine associated fish species of the California Current region. *Deep-Sea. Res. II*, 50: 2519-2536.
- Shank, A. 1995. Mechanisms of cross-shelf dispersal of larval invertebrates and fish. In: M.L. McEdward (ed.). *Ecology of marine invertebrate larvae*. CRC Press, Boca Ratón, pp. 323-368.
- Stenseth, N.Chr., A. Mysterud, G. Ottersen, J.W. Hurrell, K.S. Chan & M. Lima. 2002. Ecological effects of climate fluctuations. *Science*, 297: 1292-1296.
- Stevenson, M. 1970. Circulation in the Panama Bight. *J. Geophys. Res.*, 75: 659-672.
- Tchantsev, V. & E. Cabrera. 1999. Algunos aspectos de investigación de la formación del régimen oceanográfico en el Pacífico Colombiano. *Bol. Cient. CCCP*, 7: 7-19.
- Thurman, H. 1997. *Introductory oceanography*. Prentice Hall, New Cork, 544 pp.
- Tito de Morais, A. & L. Tito de Morais. 1994. The abundant and diversity of larval and juvenile fish in a tropical estuary. *Estuaries*, 17: 216-225.
- Ulloa, O., R. Escribano, S. Hormazábal, R.A. Quiñones, R.R. González & M. Ramos. 2001. Evolution and biological effects of the 1997-98 El Niño in the upwelling ecosystem off northern Chile. *Geophys. Res. Lett.*, 28(8): 1591-1594.
- Villegas-Bolaños, N.L. & I. Malikov. 2006. Modelación de la estructura dinámica de las aguas de la cuenca del Pacífico colombiano. *Bol. Cient. CCCP*, 13: 97-114.
- Wang, C. & D.B. Enfield. 2001. The tropical western hemisphere warm pool. *Geophys. Res. Lett.*, 28: 1635-1638.
- Wang, C. & P. Fiedler. 2006. ENSO variability and the eastern tropical Pacific: a review. *Progr. Oceanogr.*, 69: 239-266.
- Wyrtky, K. 1966. Oceanography of the Eastern Equatorial Pacific ocean. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, 1966: pp. 33-68.
- Wooster, W.S. 1959. Oceanographic observations in the Panama Bight, "ASKOY" Expedition, 1941. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, 118: 113-152.

Received: 1 December 2008; Accepted: 21 December 2009