

UNIVERSIDAD DEL VALLE



**VARIACIÓN ESTACIONAL DE LAS LARVAS DE PECES ASOCIADAS AL GOLFO DE
TRIBUGÁ, PACÍFICO NORTE DE COLOMBIA**

MARIANA ROSALYTH RONDÓN RAMOS

DIRECTOR

ALAN GIRALDO LÓPEZ

BIÓLOGO, PH. D.

UNIVERSIDAD DEL VALLE

CO- DIRECTOR

GERARDO ACEVES MEDINA

BIÓLOGO, PH. D.

**INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL, CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS
MARINAS**

MAESTRÍA EN CIENCIAS- BIOLOGÍA

FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES Y EXACTAS

MARZO 2025

DEDICATORIA

Dedicado con amor a mi familia, en especial a mis queridos padres Ana María y Sixto, cuyo amor, guía y apoyo inquebrantable han sido el faro que iluminó mi camino hacia esta meta. A mis tías Douglaines, Elisa y Angela, por su fe incondicional en mí y por recordarme siempre que los sueños son alcanzables. A mi querida abuelita que incluso cuando sus fuerzas flaqueaban, encontró el modo de ser mi impulso en esta etapa crucial de mi carrera. Y a mi estimado profesor Baumar Marín, cuya ausencia física no ha disminuido su presencia en mi vida; sus enseñanzas y su esencia perduran en mi mente y corazón, como un legado eterno de inspiración.

AGRADECIMIENTOS

Con profundo agradecimiento, expreso mi gratitud a mi director, Alan Giraldo, por abrirme las puertas de su grupo de investigación y brindarme la oportunidad de desarrollar esta y otras investigaciones. Su confianza inquebrantable, su guía y sus palabras de aliento —"lo vamos a lograr"— me acompañaron en cada paso de este camino, y hoy, aquí estamos.

A mi codirector, Gerardo Aceves, le extiendo mi más sincero reconocimiento por su invaluable aporte en el desarrollo de este trabajo y por recibirme con generosidad durante mi estancia de investigación.

Mi gratitud también para Juan José Gallego y Diego Fernando Córdoba, por su apoyo en la identificación de las larvas de peces, y en especial al profesor Ricardo Saldierna, de CICIMAR, México, por su disposición a confirmar las identificaciones y atender siempre mis dudas con paciencia y dedicación.

A la profesora Sandra Patricia Jiménez, a Martín Hernández, a Alejandro Hinojosa, Indra Álvarez, y a todo el laboratorio de ictioplancton del CICIMAR, gracias por recibirme con calidez, por su motivación constante y por contribuir al desarrollo de esta tesis.

A los miembros del laboratorio, Bellineth Valencia, Marisol Rivera, Mauricio Jerez, Sebastián Ortiz y Olivia Saiz, les agradezco por su compañía en las campañas de muestreo y por su apoyo incondicional a lo largo de esta investigación.

A Manuela Gutiérrez, Manuela Dávila, Biviam Castaño, July Tatiana Ocampo y Eduardo López, gracias por su esfuerzo y dedicación en el procesamiento de las muestras de zooplancton.

Al personal logístico de cada sitio, en especial a Gerardo Ortiz, don Hermes y Hermes Jr., mi más sincero reconocimiento por su compromiso y ayuda fundamental en el desarrollo exitoso de las campañas de campo.

A mi querida Yessica, por ser un pilar inquebrantable en este camino, por su apoyo incondicional y por estar siempre ahí. Gracias, por tanto.

Esta investigación fue parcialmente financiada a través del proyecto “Investigación para la sostenibilidad de la pesca artesanal del departamento del Chocó” (Sistema General de Regalías de la República de Colombia BPIN 2018000100045 – Universidad del Valle CI

71237), el proyecto “Cambio climático y modelos predictivos de distribución de diversidad de larvas de peces marinos para el Pacífico Latinoamericano” (CICIMAR IPN – Universidad del Valle CI 71364), el programa de postgrado en Ciencias Biología de la Universidad del Valle a través de una asistencia de docencia y el programa de subvenciones de la Academia de Ciencias de América Latina (ACAL) para investigadores jóvenes y estudiantes de posgrado, financiado por la Richard Lounsbery Foundation.

CONTENIDO

RESUMEN	1
ABSTRACT	2
INTRODUCCIÓN	3
ANTECEDENTES	7
OBJETIVOS	10
MÉTODOS	11
Área de estudio	11
Recolección de muestras	13
Procesamiento de muestras e identificación taxonómica	14
Análisis de datos	14
RESULTADOS	16
Composición taxonómica	16
Abundancia larval	21
Índices ecológicos	22
Análisis multivariados	24
Condiciones ambientales	27
DISCUSIÓN	31
CONCLUSIONES	38
LITERATURA CITADA	39

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Ubicación geográfica de las estaciones de muestreo en el Golfo de Tribugá.	12
Figura 2. Distribución de la abundancia relativa por Familias de peces, durante los periodos Frío y Cálido del 2022, en el Golfo de Tribugá,.....	21
Figura 3. Distribución de la densidad de larvas de peces (larvas/1000 m ³) para los periodos Frío y Cálido del 2022, en el Golfo de Tribugá.....	¡Error! Marcador no definido.
Figura 4. Curvas de rarefacción y extrapolación basadas en la cobertura del muestreo y el número de individuos en los periodos Frío y Cálido del 2022, en el Golfo de Tribugá.	23
Figura 5. Variación temporal de la diversidad ('H) y la riqueza (D) del ictioplancton, durante los periodos Frío y Cálido del 2022, en el Golfo de Tribugá.	24
Figura 6. Diagrama de Análisis de escalamiento multidimensional (MDS) de la estructura comunitaria de las larvas de peces, durante los periodos Frío y Cálido del 2022, en el Golfo de Tribugá.....	25
Figura 7. Perfil vertical de la temperatura y la salinidad para el Golfo de Tribugá durante los periodos Frío y Cálido del 2022.	¡Error! Marcador no definido.
Figura 8. Análisis de correspondencia canónica utilizando la abundancia de las especies durante los periodos Frío y Cálido del 2022, en el Golfo de Tribugá.	¡Error! Marcador no definido.

LISTA DE TABLAS

Tabla 1. Composición taxonómica del ensamblaje de larvas de peces del Golfo de Tribugá para los periodos Frío y Cálido del 2022. Se presenta la abundancia estandarizada (Densidad) y la abundancia relativa (AR) para cada especie.....	16
Tabla 2. Resumen del análisis Simper de las larvas de peces en el Golfo de Tribugá de 2022.	25
Tabla 3. Especies indicadoras para los periodos frío y cálido, con sus respectivos valores del estadístico de asociación y significancia (p-value) para el Golfo de Tribugá de 2022.	26
Tabla 4. Parámetros físico-químicos registrados en el Golfo de Tribugá durante los periodos Frío y Cálido. $\bar{X}$: promedio, D.s.: desviación estándar, Min: valor mínimo registrado. Max: valor máximo registrado, U: valor de Mann-Whitney, p: valor de probabilidad.	28
Tabla 5. Eigenvalores y varianza explicada por los ejes canónicos del CCA.	29
Tabla 6. Contribución de las variables ambientales al modelo de CCA.	30

RESUMEN

La fase larval es un período crítico en el ciclo de vida de los peces, pero su identificación taxonómica, abundancia y variación temporal en ambientes costeros tropicales aún presentan vacíos de conocimiento. Este estudio caracterizó el ensamblaje de larvas de peces en el Golfo de Tribugá, Pacífico norte colombiano, durante dos periodos oceanográficos contrastantes en 2022: aguas frías y cálidas. Las larvas fueron recolectadas mediante arrastres oblicuos desde 20 m de profundidad hasta la superficie, utilizando una red de plancton de 500 μm en 18 estaciones de muestreo. Se registraron parámetros ambientales como temperatura, salinidad, oxígeno disuelto y clorofila-*a*. En total, se recolectaron 539 larvas, pertenecientes a 98 especies de 31 familias. Se encontraron diferencias significativas en la composición del ensamblaje larval entre ambos periodos. Durante el periodo frío, las especies dominantes fueron *Auxis rochei* (39,50%), *Anchoa* spp. (9,31%) y *Cubiceps pauciradiatus* (8,37%), mientras que en el periodo cálido predominaron Gerreidae sp.5 (13,31%), *Gobiesox* sp.1 (8,14%) y *Eucinostomus gracilis* (6,28%). El periodo frío presentó una menor riqueza específica (número de especies), con un claro predominio de *Auxis rochei* (familia Scombridae), posiblemente favorecida por el aumento de la productividad primaria asociada al afloramiento estacional, lo cual fue evidenciado por los valores registrados de clorofila-*a*. Estos patrones coinciden con estudios realizados en otros ecosistemas tropicales, donde las fluctuaciones en la disponibilidad de nutrientes y la estabilidad de la columna de agua influyen significativamente en la estructura de los ensamblajes larvales. Los resultados sugieren que el Golfo de Tribugá actúa como un área de reclutamiento y crianza de larvas de peces, con diferencias marcadas entre especies de hábitos costeros y oceánicos. Se resalta la importancia de estrategias de manejo pesquero y monitoreo ambiental para la conservación de este ecosistema, dada su relevancia para la sostenibilidad de especies de importancia comercial.

Palabras clave: Ictioplancton, variación estacional, afloramiento, Golfo de Tribugá, biodiversidad marina.

ABSTRACT

The larval phase is a critical period in the life cycle of fish, but their taxonomic identification, abundance, and temporal variation in tropical coastal environments still present knowledge gaps. This study characterized the fish larval assemblage in the Gulf of Tribugá, northern Colombian Pacific, during two contrasting oceanographic periods in 2022: cold and warm waters. Larvae were collected through oblique tows from 20 m depth to the surface using a 500 µm plankton net at 18 sampling stations. Environmental parameters such as temperature, salinity, dissolved oxygen, and chlorophyll-*a* were recorded. A total of 539 larvae were collected, belonging to 98 species from 31 families. Significant differences were found in larval assemblage composition between the two periods. During the cold period, the dominant species were *Auxis rochei* (39.50%), *Anchoa* spp. (9.31%), and *Cubiceps pauciradiatus* (8.37%), while in the warm period, Gerreidae sp.5 (13.31%), *Gobiesox* sp.1 (8.14%), and *Eucinostomus gracilis* (6.28%) predominated. The cold period exhibited lower species richness (number of species), with a clear dominance of *Auxis rochei* (family Scombridae), likely favored by increased primary productivity associated with seasonal upwelling, as evidenced by recorded chlorophyll-*a* values. These patterns align with studies conducted in other tropical ecosystems, where fluctuations in nutrient availability and water column stability significantly influence larval assemblage structure. The results suggest that the Gulf of Tribugá serves as a recruitment and nursery area for fish larvae, with marked differences between coastal and oceanic species. This highlights the importance of fisheries management strategies and environmental monitoring for the conservation of this ecosystem, given its relevance for the sustainability of commercially important species.

Key words: Ichthyoplankton, seasonal variation, upwelling, Gulf of Tribugá, marine biodiversity.

INTRODUCCIÓN

El ictioplancton hace referencia a esa porción del zooplancton constituida específicamente por los huevos y larvas de peces (Ciechomski, 1981). El estudio del ictioplancton es de gran relevancia debido a que los peces son una de las fuentes de alimento más importantes para la humanidad (Flores-Coto et al., 2009). El conocimiento de las fases iniciales del ciclo de vida de los peces posee implicaciones directas en la gestión, administración y control de los recursos pesqueros, adquiriendo un valor significativo en la protección y explotación sostenible de estos recursos (Saville & Schnack, 1981; Hsieh et al., 2011; Houde, 2018), ya que puede utilizarse para evaluar el tamaño de la población (Van der Lingen & Huggett, 2003), así como para identificar las zonas (Tsukamoto, 2006; Kurogi et al., 2012; Kuroki et al., 2020) y temporadas de desove (Sassa & Hirota, 2013).

El conocimiento de la distribución de los estadios tempranos de peces en áreas y periodos específicos proporciona información clave sobre los patrones de desplazamiento poblacional y su vinculación con los ciclos reproductivos. En sistemas marinos costeros, la presencia larval frecuentemente identifica zonas de desove prioritarias, ya que los adultos seleccionan hábitats con condiciones óptimas para el desarrollo embrionario y larval (Miller & Kendall, 2009). Estos eventos reproductivos muestran una marcada variabilidad temporal que responde a adaptaciones evolutivas específicas: desde ciclos cortos sincronizados con mareas vivas o fases lunares (común en especies coralinas), hasta patrones estacionales ligados a surgencias costeras o variaciones anuales en especies de larga vida. Los ensamblajes larvarios reflejan estrategias reproductivas convergentes donde múltiples especies aprovechan microhábitats con características fisicoquímicas particulares (termoclinas, frentes oceanográficos) que favorecen la supervivencia inicial (Sherman et al., 1983; Doyle et al., 1993). Su composición varía significativamente tanto espacial como temporalmente, siendo modulada por tres componentes principales: el comportamiento natatorio de las larvas (incluyendo migraciones verticales diarias), procesos oceanográficos locales (corrientes, surgencias, estructuras de mesoescala), y la fenología reproductiva de cada especie, que determina los pulsos de reclutamiento larval (Gray & Miskiewicz, 2000).

Esta compleja dinámica larval está gobernada por una interacción de factores que operan a distintas escalas biológicas y temporales. Entre los factores biológicos más relevantes destacan: la distribución vertical de las larvas, que muestra estratificaciones diurnas/nocturnas características de cada especie (Olivar & Sabatés, 1997), la disponibilidad y adecuación trófica de presas, donde no solo importa la abundancia sino también el tamaño y composición nutricional del zooplancton disponible (Olivar et al., 2010), y las estrategias reproductivas, que incluyen desde la modalidad de desove (pelágico o bentónico) hasta la frecuencia (anual o intermitente) y ubicación precisa del desove (en frentes oceanográficos, manglares u otros hábitats estructurados; Moser & Smith, 1993). A estos se suman factores ecológico-conductuales clave como las migraciones reproductivas de adultos, que pueden abarcar desde unos pocos kilómetros hasta cientos de ellos en especies altamente migratorias (Hare et al., 2001). La comprensión integral de estos procesos es fundamental no solo para evaluaciones poblacionales precisas de recursos pesqueros (incluyendo modelos predictivos de reclutamiento; Sherman et al., 1983; Doyle et al., 1993), sino también para implementar estrategias de manejo ecosistémico efectivas (Fuiman & Werner, 2002), particularmente en la identificación, protección y manejo adaptativo de hábitats críticos como zonas de desove, áreas de crianza y corredores migratorios larvales.

Los huevos y las larvas de peces son muy sensibles a los cambios en las condiciones hidrológicas locales incluyendo la advección y los procesos de mezcla, debido a su poca capacidad natatoria, siendo también vulnerables a la inanición y a la depredación (China & Holzman, 2014; Downie et al., 2020; Muhling et al., 2007; Auth, 2008; Houde, 2008; León-Chávez et al., 2010; De Macedo-Soares et al., 2014; León-Chávez et al., 2015; Whitfield & Patrick, 2015; Keskin & Pauly, 2019). En los ecosistemas marinos, los procesos oceanográficos, por ejemplo, corrientes, frentes y surgencias, se han considerado como mecanismos de retención, concentración o dispersión (Govoni & Pietrafesa, 1994; Sabatés et al., 2007) que pueden aumentar o disminuir la supervivencia de las larvas (Kjørboe et al., 1988). A lo largo de un ciclo anual, que incorpora diversas condiciones hidrográficas, se han observado cambios en la composición y abundancia de estos ensamblajes (Flores-Coto et al., 2000; Leis & McCormick, 2002; Jiménez-Rosenberg et al., 2007; León-Chávez et al., 2015; Ribeiro et al., 2015; Calle-Bonilla et al., 2017; Gallego & Giraldo, 2018; Mavruk et al., 2018). La magnitud de las fluctuaciones estacionales depende de la distancia al Ecuador, pero

las variaciones intra-anales en los patrones climáticos pueden tener un fuerte impacto en las comunidades biológicas de los ambientes marinos tropicales (Alongi, 1990; Fernández-Álamo & Färber-Lorda, 2006; Pennington et al., 2006). En general, los factores físicos presentan la mayor influencia en las respuestas biológicas de las comunidades marinas, tanto en términos espaciales como temporales. La circulación, la estabilidad de la columna de agua, la turbidez, la salinidad, el oxígeno y la temperatura son ejemplos de variables que pueden ser determinantes para la viabilidad de una especie en particular y, por lo tanto, pueden modular la composición de un ensamblaje (Lamber et al., 2003; Perry et al., 2010; Villamizar et al., 2011).

En el Pacífico Oriental Tropical (POT), el desplazamiento anual de la Zona de Convergencia Intertropical (ZCIT) genera surgencias estacionales que modifican las condiciones oceanográficas (Amador et al., 2006; Fernández-Álamo & Färber-Lorda, 2006). Particularmente en el Golfo de Tribugá, este patrón genera dos regímenes contrastantes: entre enero y marzo predominan aguas frías ($<24^{\circ}\text{C}$) y salinas (>33 UPS) debido al afloramiento de masas subsuperficiales impulsado por giros ciclónicos, lo que incrementa la disponibilidad de nutrientes y la productividad planctónica; mientras que de abril a diciembre las aguas son más cálidas ($>28^{\circ}\text{C}$) y menos salinas (<31 UPS) por la disminución del afloramiento y el aumento de precipitaciones, reduciendo significativamente la producción biológica (Valencia et al., 2019, 2024a,b). Estas variaciones en las condiciones oceanográficas tienen un impacto significativo en la estructura de los ensamblajes de larvas de peces en la zona, influyendo en la aparición de ciertas especies en diferentes periodos (Valencia et al., 2024a) y es un efecto que ha sido ampliamente documentado en otras áreas del POT, sobre el ictioplancton y sobre otros grupos del zooplancton (Franco-Gordo et al., 2002; Funes-Rodríguez et al., 2002; Aceves-Medina et al., 2003; Aceves-Medina et al., 2008; León-Chávez et al., 2015; Valencia et al., 2019; Giraldo 2020; Gallego et al., 2023; Valencia et al., 2024b).

Aunque se considera que las larvas de peces son el componente más estudiado del zooplancton, se sabe poco sobre el inicio del ciclo de vida de los peces, lo que limita el progreso que se pueda adquirir en la gestión de este recurso, convirtiéndose en un problema para su correcto manejo (Govoni, 2005; Fuiman & Werner, 2009; Brochier et al., 2013). Este vacío de información biológica pone de manifiesto que esta es un área de investigación que

requiere un mayor esfuerzo y dedicación (Richards, 1985; Leis, 1991; Hernández et al., 2013; Leis, 2015), principalmente en zonas donde las pesquerías son la principal actividad económica.

El Golfo de Tribugá, ubicado en la zona norte del Pacífico colombiano, alberga ecosistemas estratégicos que sustentan diversos ensamblajes de especies de peces, los cuales son aprovechados continuamente por los pescadores de la región mediante diferentes artes de pesca (Tobón-López et al., 2008; Giraldo & Valencia, 2013; Neira et al., 2016). Pese a esta importancia ecológica y socioeconómica, la información disponible sobre los estadios iniciales de desarrollo de estas especies resulta notablemente escasa. Aunque recientemente, Valencia et al. (2024a) presentaron un análisis regional sobre los ensamblajes de las larvas de peces en el Pacífico norte de Colombia, es una de las regiones marinas poco conocidas de Colombia y no hay información sistemática sobre la estructura y composición del ensamblaje de larvas de peces y su variabilidad espacial y temporal, considerando las condiciones ambientales contrastantes generadas por la influencia en la región del proceso de surgencia estacional del *Panama Bight*. Por ello, esta investigación tiene como finalidad caracterizar la variabilidad estacional de los ensamblajes de larvas de peces, con el propósito de generar datos que puedan ser utilizados en la gestión y conservación de los recursos pesqueros en el Pacífico colombiano.

Considerando que en la región se identifican dos periodos oceanográficos contrastantes producto de la influencia de la surgencia del *Panama Bight*, y que la composición taxonómica de los ensamblajes ictioplanctónicos se vincula a los ciclos reproductivos de los adultos, los cuales se sincronizan con las variaciones de las condiciones oceanográficas, se espera que los ensamblajes larvarios presenten características comunitarias definidas por dichas condiciones, como cambios en la riqueza específica, composición taxonómica y abundancia relativa de especies, en función de la dinámica espacial y temporal del ambiente pelágico del Golfo de Tribugá. En este sentido, se anticipa la identificación de un ensamblaje característico durante el periodo de aguas frías y otro durante el de aguas cálidas.

ANTECEDENTES

El ictioplancton ha sido objeto de investigación durante varias décadas, con los primeros estudios datando de mediados del siglo XIX, cuando el biólogo noruego G.O. Sars descubrió que los bacalaos (Gadiformes) producían huevos planctónicos que luego se transformaban en larvas de vida libre. Este hallazgo reveló que, durante su ciclo de vida, los peces podían dispersarse ampliamente a través de las corrientes marinas, lo que impulsó los primeros estudios centrados principalmente en su morfología y taxonomía (Ciechomski, 1981). Este descubrimiento, sumado a la creciente preocupación por el futuro de las pesquerías comerciales, estimuló el desarrollo de investigaciones sobre el desove de peces en los mares europeos entre 1880 y 1900 (Houde, 2008).

A nivel mundial, los estudios ictioplanctónicos han estado liderados por países como Estados Unidos en donde se ha estudiado la dispersión larval y su papel en los procesos de conectividad de las poblaciones marinas, (Cowen & Sponaugle, 2009; Hernández et al., 2023). Asimismo, se han analizado los efectos del cambio climático en las comunidades de ictioplancton, especialmente en especies de importancia comercial (Checkley, 2017; Gleiber et al., 2020) y cómo la salinidad puede influir en el crecimiento de las larvas de peces (Axler et al., 2020; Bradshaw et al., 2023).

Por otra parte, recientemente se ha evaluado como los peces en su fase inicial usan señales ambientales para detectar y navegar hacia hábitats adecuados para su supervivencia. También han explorado su capacidad para mantenerse cerca de su lugar de nacimiento (autoreclutamiento) y cómo esto influye en la dinámica poblacional (Kingsford et al., 2002; Leis et al., 2011; Leis, 2018). Además, han examinado la influencia de las corrientes, la topografía y otros factores en la dispersión y distribución de las larvas (Bode et al., 2019; Leis, 2021; Burgess et al., 2022).

En América Latina los estudios ictioplanctónicos se han realizado principalmente en México, Chile, Perú, Brasil y en menor medida en Colombia y Argentina. En México las investigaciones tuvieron un punto de partida con el trabajo de Moser et al. (1974) sobre la composición del ictioplancton en el Golfo de California, lo que contribuyó en gran medida a la taxonomía de larvas de peces. Este progreso ha permitido el estudio de la composición de especies, patrones de distribución y ensamblajes de especies resultando así un mejor

entendimiento del ecosistema pelágico local y regional (Aceves-Medina et al., 2003, 2004). Más recientemente, se han realizado investigaciones para conocer las características morfológicas de un número considerable de especies no descritas con anterioridad, lo que ha permitido enriquecer el conocimiento taxonómico de las larvas de peces para el Pacífico Oriental Tropical (González & Saldierna, 1997; Aceves-Medina et al., 1999; Jiménez-Rosenberg et al., 2003; Saldierna-Martínez et al., 2005; Jiménez-Rosenberg et al., 2006; Ortiz-Galindo et al., 2008; Saldierna-Martínez et al., 2010; González-Navarro et al., 2013; González-Navarro et al., 2014; González-Navarro et al., 2021; Saldierna-Martínez et al., 2024).

Las investigaciones sobre ictioplancton en el Pacífico colombiano tienen su punto de inicio con el trabajo de Echeverri y Bergamín (1982), quienes se enfocaron en la taxonomía y distribución de las familias de larvas de peces en la bahía de Buenaventura. Posteriormente, en 1984, Rueda-Montenegro y Caraballo (1984) llevaron a cabo un estudio sobre la distribución y abundancia horizontal y vertical del ictioplancton en una amplia zona de la cuenca del Pacífico, mientras que López-Peralta (1984) se centró en la misma época en aspectos similares. A partir de 1991, se produjo un auge en el estudio del ictioplancton gracias a los cruceros realizados en el marco del Programa Regional de Cooperación Técnica para la Pesca (CEEPEC/Inderena/INPA ALA 87/21), dichos cruceros generaron trabajos de caracterización de familias como Engraulidae, Clupeidae y Sciaenidae (Beltrán, 1991; Moreno, 1995), así como estudios sobre la distribución y abundancia de huevos de carduma (*Cetengraulis mysticetus* y *Opisthonema* sp.) (Beltrán et al., 1994).

Estos trabajos aportaron información valiosa sobre estadios larvales de peces para identificar las especies, pero han sido insuficientes. Para abordar este vacío de información, Beltrán-León y Ríos (2000) publicaron un trabajo detallado que incluyó la identificación taxonómica, descripción, distribución y abundancia de larvas y post-larvas de peces del Pacífico colombiano. Su investigación representó un aporte fundamental que mejoró nuestro conocimiento en esta área en el país, pero aun así existe un vacío de información en esta región.

Recientemente, una gran cantidad de esfuerzos de investigación han estado direccionados hacia conocer la diversidad taxonómica y su relación con las condiciones ambientales de las

larvas de peces en diferentes localidades del Pacífico colombiano. Entre estos destacan los trabajos realizados por Escarria et al. (2007), Calle-Bonilla et al. (2017), Ramírez et al. (2022) y Gallego-Zerrato et al. (2023) quienes presentaron información clave sobre la diversidad y estructura del ictioplancton asociado a isla Gorgona y particularmente al arrecife coralino de La Azufrada. El estudio de Martínez-Aguilar et al. (2010) sobre el ictioplancton asociado a la corriente de Colombia durante la fase terminal cálida del ENOS, la investigación de Giraldo (2020) sobre la variación estacional del ensamblaje de larvas de peces presente en la zona costera de Cabo Manglares, sector sur del Pacífico colombiano, y el trabajo de Beltrán-León y Morales (2021) en tres áreas marinas protegidas del Pacífico colombiano.

Sin embargo, este tipo de esfuerzos de investigación han sido escasos para el sector norte del Pacífico colombiano, en donde se han presentado resultados sobre la composición taxonómica de las larvas de peces asociadas al sector de Bahía Cupica (Giraldo & Valencia, 2008), ensenada de Utría (Valencia et al., 2019), y recientemente sobre la variabilidad espacial del ictioplancton en el ambiente nerítico de este sector del Pacífico (Valencia et al., 2024a). Particularmente para el Golfo de Tribugá, la información disponible sobre los recursos hidrobiológicos utilizados por la pesquería artesanal (e.g. Tobón-López et al., 2008; Neira et al., 2016) no es suficiente para implementar medidas de manejo específicas; la información sistemática sobre la estructura y composición sobre los estadios iniciales de desarrollo de estos recursos pesqueros es inexistente.

OBJETIVOS

Objetivo general

Evaluar la variación estacional de la composición y estructura del ensamblaje de larvas de peces durante el periodo de aguas frías y cálidas en el Golfo de Tribugá.

Objetivos específicos

- Establecer la composición taxonómica del ensamblaje de larvas de peces en el Golfo de Tribugá, considerando la variación estacional de las condiciones oceanográficas en los periodos de aguas fría y cálida descritos para la región.
- Determinar la abundancia de las larvas de peces en el Golfo de Tribugá, para cada uno de los periodos de estudio.
- Establecer la relación entre los atributos comunitarios de los ensamblajes de larvas de peces en el Golfo de Tribugá, durante cada periodo de estudio, con las condiciones oceanográficas locales.

MÉTODOS

Área de estudio: El Golfo de Tribugá es una amplia escotadura en la costa norte del Pacífico colombiano que corresponde al sector más meridional de la Ecorregión Marino-Costera colombiana “Pacífico Norte” (Díaz & Acero, 2003). Abarca un área aproximada de 103.110 ha y se extiende desde Cabo Corrientes (5°30'N, 77°30'W), en el sur, hasta la desembocadura del río Valle (6° 11' N, 77° 09' W), en jurisdicción de los municipios de Nuquí y Bahía Solano.

Hábitats y estaciones de muestreo: La morfología costera del golfo está dominada por la presencia de la serranía del Baudó, cuyas estribaciones penetran en el mar formando acantilados de rocas basálticas. En algunos sectores, estas rocas conforman promontorios que constituyen arrecifes rocosos, denominados localmente “riscales”. Algunos sobresalen por encima del nivel del mar y forman pequeños islotes cubiertos de densa vegetación, como los Morros de Jurubidá y Morro Mico (Galvis & Mojica, 1993).

El Golfo de Tribugá alberga una alta diversidad de hábitats, entre ellos bosques de manglar, planos lodosos, fondos arenosos, sustratos rocosos, acantilados y formaciones coralinas (Tobón-López et al., 2008). También cuenta con ecosistemas estratégicos como los sistemas estuario–manglar, fundamentales en la reproducción y desarrollo de diversas especies ícticas (P.N.N. Utría, 2007). Esta distribución de hábitats fue determinante para el establecimiento de las 18 estaciones de muestreo de este estudio, agrupadas en seis sectores clave (Figura 1):

- **Sur del Golfo (Arusí; estaciones 1–3; ~5°35'N, 77°25'W):** Costa rocosa con arrecifes, oleaje moderado–alto y sustrato rocoso–arenoso, con influencia de corrientes costeras (Tobón-López et al., 2008).
- **Zona central (estaciones 4–6; ~5°50'N, 77°20'W):** Acantilados y fondos mixtos (roca/arena), con retención local de plancton por estructuras rocosas (Galvis & Mojica, 1993).
- **Transición costera–oceánica (estaciones 7–9; ~5°55'N, 77°18'W):** Fondos arenosos, zona de mezcla entre aguas costeras y oceánicas.
- **Nuquí (estaciones 10–12; ~5°42'N, 77°16'W):** Estuario del río Pilizá, playas arenosas y manglares extensos.

- **Ensenada de Tribugá (estaciones 13–15; ~5°48'N, 77°12'W):** Bahía protegida con fondos fangosos y manglares, alta retención de aguas y sedimentos.
- **Jurubidá (estaciones 16–18; ~6°05'N, 77°10'W):** Estuario del río Docampadó, con manglares extensos y fuerte influencia de descarga fluvial.

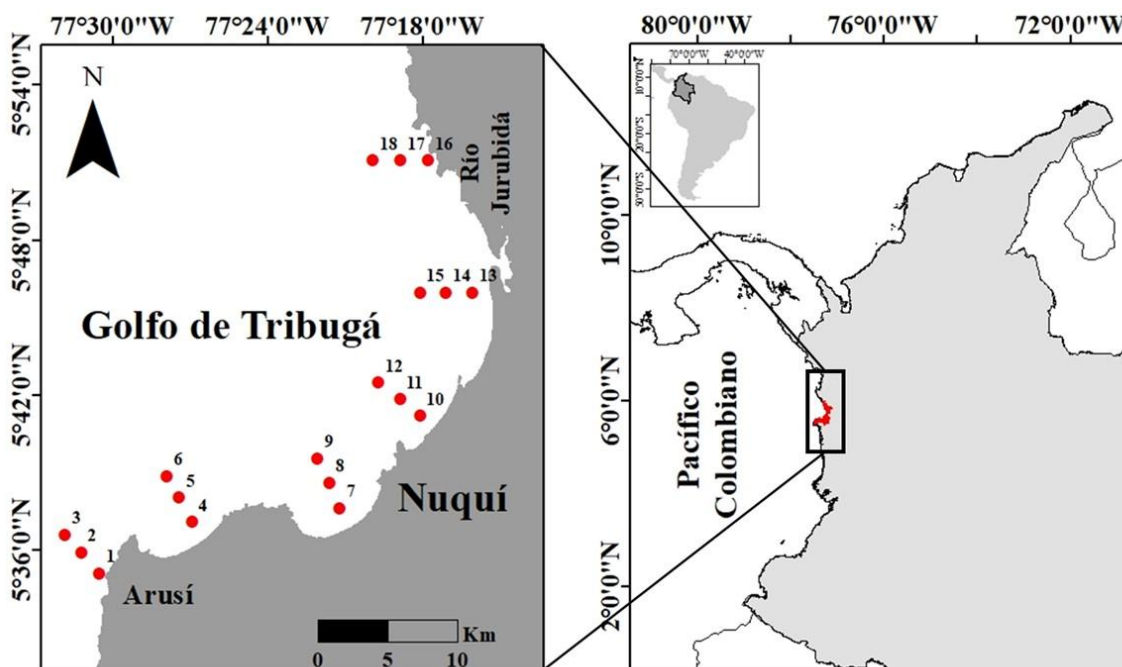


Figura 1. Ubicación geográfica de las estaciones de muestreo en el Golfo de Tribugá.

El área de estudio presenta precipitaciones anuales entre 6000 y 7500 mm/año, pudiendo superar los 12500 mm/año, posicionando a la región como una de las más lluviosas del mundo (Eslava, 1993; Velandia et al., 2019). Durante los meses de enero a marzo, los niveles de precipitación son menores, y a partir de abril, se inicia la temporada de lluvias, caracterizándose este periodo por alcanzar un máximo en los niveles de precipitación entre septiembre y octubre (Eslava, 1993; Lobo-Guerrero, 1993; Rangel & Arellano, 2004). La circulación de las aguas en la región está dominada por la Corriente de Colombia y el Jet de Panamá. Durante los primeros meses del año (enero-marzo), la intensificación del Jet de Panamá genera el desplazamiento de la masa de agua superficial hacia el occidente (Amador et al., 2006), permitiendo el ascenso de las aguas subsuperficiales más frías, con mayor salinidad y menor concentración de oxígeno disuelto, así como mayores concentraciones de nutrientes inorgánicos, proceso conocido como surgencia (Wooster, 1959; Forsbergh, 1969;

D'Croz & O'Dea, 2007; Devis-Morales et al., 2008; Fiedler & Lavín, 2017; Valencia et al., 2019; Corredor-Acosta et al., 2020). Durante este periodo del año la temperatura superficial del mar varía de 22 a 24 °C, y la termoclina se hace más superficial (< 30 m), por lo que se denomina periodo de aguas frías, sucediendo lo contrario entre abril y diciembre, en donde la temperatura aumenta (entre 24-27 °C) y la termoclina se profundiza (~ 80 m); esto es resultado del debilitamiento del Jet de Panamá, del incremento en los niveles de precipitación y la mayor descarga de los ríos, ocasionando que la columna de agua, durante esta época del año, presente aguas más cálidas y de bajas salinidades (entre 29-31) siendo denominado como periodo de aguas cálidas (Devis-Morales et al., 2008; Fiedler & Lavín, 2017).

Recolección de muestras: Para el desarrollo de este trabajo de investigación se analizaron muestras de zooplancton recolectadas durante dos campañas oceanográficas del proyecto "Investigación para la sostenibilidad de la pesca artesanal del Chocó", seleccionadas para representar los contrastes estacionales del Pacífico colombiano: marzo 2022 (periodo de aguas frías con surgencia costera) y octubre 2022 (periodo de aguas cálidas con mayor influencia fluvial), siguiendo los patrones descritos por Devis-Morales et al. (2008).

Durante cada campaña de muestreo se realizaron registros verticales de temperatura y salinidad utilizando un dispositivo YSI Cast-Away® en 18 estaciones ubicadas entre Arusí en el sur de Golfo de Tribuga y Jurubirá en el norte del Golfo de Tribugá (Figura 1). Además, se registró la transparencia del agua con un disco Secchi y se tomaron muestras de agua en profundidades estándar de 1m, 10 m, 30 m y 50 m utilizando una botella Niskin de 5 L para determinar la concentración de oxígeno disuelto mediante una sonda multiparámetro Hanna®, la concentración de clorofila-a in-vivo utilizando un fluorómetro previamente calibrado y establecer el material particulado por diferencia de peso. Aunque las variables oceanográficas fueron registradas a múltiples profundidades, para los análisis estadísticos se emplearon exclusivamente los valores a 1 metro (1 m) de profundidad. Esta decisión se basó en su capacidad para representar las condiciones superficiales que modulan procesos clave en la capa fótica (ej. estratificación térmica, entrada de luz) y la dinámica de dispersión larval.

La captura de muestras de zooplancton se realizó mediante el uso de una red bongo con una boca de 70 cm de diámetro y mallas de 200 y 500 µm. El procedimiento consistió en arrastres desde los 50 m de profundidad hasta la superficie. Los muestreos se realizaron durante el día,

con una duración de 10 minutos. Para cuantificar el volumen de agua filtrada y estandarizar la abundancia por unidad de volumen, se utilizó un flujómetro Hydrobios® adosado a cada boca de la red. Posteriormente, las muestras de zooplancton recolectadas se fijaron en una solución de formalina al 4% y se transportaron al laboratorio de Ciencias Oceanográficas de la Universidad del Valle (UV) en Cali, Colombia.

Procesamiento de muestras e identificación taxonómica: Con el propósito de establecer la disponibilidad de biomasa zooplanctónica en la zona de estudio, se utilizaron las muestras recolectadas con la malla de 200 μm concentrada sobre filtros de celulosa previamente pesados. Las muestras se secaron a 60 °C por 24 h y se pesaron en una balanza analítica con exactitud de 0.0001 g, determinando la biomasa seca por diferencia de pesos. Las larvas de peces se separaron de las muestras de zooplancton sin fraccionar y luego se identificaron hasta el nivel taxonómico más bajo posible siguiendo la nomenclatura taxonómica establecida por Nelson (2006). Para la confirmación taxonómica se utilizó el atlas 33 de Moser (1996), el atlas de Richards (2005), Beltrán-León & Ríos (2000) y bibliografía especializada (Jiménez-Rosenberg et al., 2003, 2006; Matsumoto, 1959; Miyashita et al., 2001; Ortiz-Galindo et al., 2008; Sato et al., 2020). Cuando fue necesario se realizaron comparaciones con especímenes de referencia de las colecciones científicas de larvas de peces del Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas–CICIMAR IPN (La Paz, México) y de la Colección de Prácticas Zoológicas de la Universidad del Valle (Cali, Colombia).

Análisis de datos: Previo a los análisis comparativos, se evaluaron los supuestos de normalidad (Shapiro-Wilk) y homogeneidad de varianzas (Bartlett) para las variables biológicas (riqueza, abundancia, diversidad) y fisicoquímicas (temperatura, salinidad, oxígeno disuelto, pH, transparencia, clorofila-a, biomasa), las cuales no cumplieron los criterios paramétricos ($p < 0.05$). Por ello, se empleó la prueba U de Mann-Whitney (Sheskin, 2004) para evaluar diferencias significativas entre periodos (aguas frías vs. cálidas).

Se construyeron curvas de rarefacción y extrapolación para cada período de estudio para establecer la representatividad del esfuerzo de muestreo y comparar la riqueza y diversidad de especies entre los dos periodos, y se realizó una comparación entre periodos mediante remuestreo con 1000 repeticiones utilizando la técnica de Bootstrap. Se utilizaron los índices

de Shannon-Wiener (Shannon & Wiener, 1949), Margalef (Margalef, 1974) y equitabilidad de Pielou (Pielou, 1966) para analizar la estructura de la comunidad.

Para evaluar diferencias en la composición de los ensamblajes de larvas de peces entre periodos, se realizó un análisis de escalamiento multidimensional no métrico (nMDS), considerando la abundancia relativa de las especies. Se empleó la prueba ANOSIM (*Analysis of Similarities*) para evaluar si la estructura de los ensamblajes larvales difería entre periodos oceanográficos (aguas frías vs. aguas cálidas). Adicionalmente, se calculó el índice de recambio de especies (BW) para estimar la variabilidad temporal en la composición de especies. Se aplicó el índice de especies indicadoras de Dufrêne y Legendre (1997) para identificar especies con afinidad significativa a alguno de los dos periodos oceanográficos. Se consideraron como especies indicadoras aquellas con valores de asociación estadísticamente significativos ($p < 0,05$).

Se empleó un análisis de correspondencia canónica (CCA) para evaluar la relación entre la estructura de los ensamblajes de larvas de peces y las variables ambientales. La significancia del modelo se evaluó mediante un ANOVA por permutaciones y se determinaron los ejes con mayor contribución a la varianza de los datos. Todos los análisis estadísticos fueron realizados en el software libre Rstudio v. 4.4.1 (R Core Team, 2024) utilizando los paquetes, BiodiversityR (Kindt & Coe, 2005), boot (Davison & Hinkley, 1997; Canty & Ripley, 2024), iNEXT (Chao et al., 2014; Hsieh et al., 2024), indicpecies (De Cáceres & Legendre, 2009) y vegan (Oksanen et al., 2024), asegurando la robustez de los resultados y la correcta interpretación ecológica de los patrones observados.

RESULTADOS

Composición taxonómica: Se recolectaron 539 larvas de peces, el 3,91% (21 larvas) no se pudo identificar debido a su deterioro. Las 518 larvas identificadas, fueron clasificadas en 31 familias y 98 especies (Tabla 1). Durante el periodo oceanográfico frío, se registraron 44 especies, mientras que en el periodo cálido se identificaron 70 especies, con 16 especies comunes entre ambos periodos. La familia con el mayor número de especies fue Gerreidae con 13 morfotipos (tres a nivel de especie, dos a nivel género y ocho hasta familia), seguida por Carangidae con 12, Sciaenidae con 11 y Haemulidae con 9 especies. De las 98 taxa registrados, 23 fueron identificadas al nivel de familia, 43 a género y 32 hasta especie.

Tabla 1. Composición taxonómica del ensamblaje de larvas de peces del Golfo de Tribugá para los periodos Frío y Cálido del 2022. Se presenta la abundancia estandarizada (Densidad) y la abundancia relativa (AR) para cada especie.

TAXAS	Densidad (Larvas/1000 ³)		Abund. Rel. (%)	
	Frío	Cálido	Frío	Cálido
Nemichthyidae				
<i>Nemichthys</i> sp. 1	0	11	0	0,26
Engraulidae				
<i>Anchoa</i> spp.	209	12	9,31	0,30
<i>Anchoa</i> sp. 1	75	115	3,32	2,79
<i>Anchoa</i> sp. 2	12	11	0,52	0,26
<i>Anchoa</i> sp. 3	36	81	1,59	1,97
<i>Anchoa</i> sp. 4	0	32	0	0,77
<i>Anchoa</i> sp. 5	17	172	1	4,19
Phosichthyidae				
<i>Vinciguerria lucetia</i> (Garman, 1899)	12	0	0,55	0,00
Synodontidae				
<i>Synodus</i> sp.1	12	0	0,55	0,00
Myctophidae				
<i>Diaphus pacificus</i> Parr, 1931	10	0	0,45	0,00

<i>Benthosema panamense</i> (Tåning, 1932)	51	0	2,27	0,00
<i>Lampanyctus parvicauda</i> Parr, 1931	10	0	0,45	0,00
Bythitidae				
Bythitidae sp. 1	0	23	0,00	0,56
Mugilidae				
<i>Mugil curema</i> Valenciennes, 1836	12	0	0,53	0
Exocoetidae				
<i>Prognichthys</i> sp.	12	0	0,52	0
Carangidae				
Carangidae sp.1	33	0	1,47	0
Carangidae sp.2	23	0	1,04	0
<i>Caranx</i> sp.2	0	21	0	0,52
<i>Chloroscombrus orqueta</i> Jordan & Gilbert, 1883	10	0	0,45	0
<i>Decapterus</i> sp.1	0	10	0	0,25
<i>Decapterus</i> sp.2	0	107	0	2,61
<i>Decapterus</i> sp.3	0	19	0	0,47
<i>Hemicaranx</i> sp.1	0	10	0	0,25
<i>Oligoplites saurus inornatus</i> (Bloch & Schneider, 1801)	17	159	0,74	3,88
<i>Oligoplites refulgens</i> Gilbert & Starks, 1904	0	147	0	3,57
<i>Selar crumenophthalmus</i> (Bloch, 1793)	12	0	0,52	0
<i>Selene peruviana</i> (Guichenot, 1866)	13	10	0,60	0,25
Lutjanidae				
<i>Lutjanus</i> sp.1	10	33	0,43	0,80
<i>Lutjanus</i> sp.2	0	10	0	0,24
<i>Lutjanus</i> sp.3	10	0	0,45	0,00
<i>Lutjanus</i> sp.4	20	95	0,90	2,32
<i>Lutjanus</i> sp.5	0	36	0,00	0,87
Lobotidae				
<i>Lobotes pacifica</i> Gilbert, 1898	0	90	0	2,20
Gerreidae				
<i>Diapterus</i> sp.1	0	11	0	0,27

<i>Diapterus</i> sp.2	0	36	0	0,87
<i>Eucinostomus gracilis</i> (Gill, 1862)	0	258	0	6,28
<i>Eucinostomus entomelas</i> Zahuranec, 1980	10	23	0,45	0,55
<i>Eugerres lineatus</i> (Humboldt, 1821)	0	188	0	4,58
Gerreidae sp.1	0	24	0	0,58
Gerreidae sp.2	0	12	0	0,29
Gerreidae sp.3	0	11	0	0,27
Gerreidae sp.4	13	162	1	3,95
Gerreidae sp.5	0	546	0	13,31
Gerreidae sp.6	0	47	0	1,14
Gerreidae sp.7	0	12	0	0,29
Gerreidae sp.8	0	12	0	0,29
Haemulidae				
<i>Haemulon</i> sp.1	0	12	0	0,29
Haemulidae sp.1	44	13	1,95	0,32
Haemulidae sp.2	13	68	1	1,65
Haemulidae sp.3	0	15	0	0,36
Haemulidae sp.4	0	11	0	0,26
Haemulidae sp.5	0	40	0	0,98
Haemulidae sp.6	0	11	0	0,26
Haemulidae sp.7	0	12	0	0,28
Haemulidae sp.8	0	12	0	0,30
Sparidae				
<i>Calamus brachysomus</i> (Lockington, 1880)	22	0	1,00	0
Sciaenidae				
<i>Cynoscion</i> sp.1	0	40	0	0,98
<i>Cynoscion</i> sp.2	0	44	0	1,08
<i>Isopisthus remifer</i> Jordan & Gilbert, 1882	0	20	0	0,49
<i>Larimus</i> sp.1	0	49	0	1,20
<i>Larimus</i> sp.2	19	10	1	0,24
<i>Larimus</i> sp.3	0	10	0	0,24

<i>Larimus</i> sp.4	0	10	0	0,24
<i>Macrodon mordax</i> (Gilbert & Starks, 1904)	0	12	0	0,30
<i>Micropogonias altipinnis</i> (Günther, 1864)	0	35	0	0,85
<i>Stellifer illecebrosus</i> Gilbert, 1898	27	20	1,20	0,49
<i>Stellifer</i> sp.3	0	12	0	0,30
Sciaenidae sp.1	0	12	0	0,30
Mullidae				
Mullidae sp. 1	0	12	0	0,30
Pomacentridae				
<i>Abudefduf troschelii</i> (Gill, 1862)	0	140	0	3,41
<i>Azurina atrilobata</i> (Gill, 1862)	47	0	2,07	0
Labridae				
<i>Halichoeres</i> sp.1	17	12	0,74	0,30
Dactyloscopidae				
<i>Gillellus</i> sp. 1	0	9	0	0,21
Blenniidae				
<i>Hypsoblennius</i> sp.1	0	12	0	0,28
<i>Ophioblennius steindachneri</i> Jordan & Evermann, 1898	0	36	0	0,87
Labrisomidae				
Labrisomidae sp. 1	0	12	0	0,30
<i>Paraclinus</i> sp.1	0	12	0	0,29
Gobiesocidae				
Gobiesocidae sp.1	74	0	3,27	0
<i>Gobiesox</i> sp.1	0	334	0	8,14
Gobiidae				
<i>Bathygobius andrei</i> (Sauvage, 1880)	14	0	0,60	0
<i>Bathygobius ramosus</i> Ginsburg, 1947	24	0	1,05	0
<i>Ctenogobius manglicola</i> (Jordan & Starks, 1895)	0	11	0	0,27
<i>Lythrypnus</i> sp.1	13	0	0,60	0
Microdesmidae				
<i>Microdesmus</i> sp.1	10	0	0,45	0

<i>Microdesmus</i> sp.2	11	0	0,50	0
<i>Microdesmus</i> sp.3	14	0	0,60	0
Ephippidae				
<i>Chaetodipterus zonatus</i> (Girard, 1858)	19	0	0,83	0
Sphyraenidae				
<i>Sphyraena ensis</i> Jordan & Gilbert, 1882	26	0	1,16	0
<i>Sphyraena</i> sp.1	12	12	0,52	0,29
<i>Sphyraena</i> sp.2	0	12	0	0,28
Scombridae				
<i>Auxis rochei</i> (Risso, 1810)	888	0	39,50	0
<i>Auxis thazard</i> (Lacepède, 1800)	0	77	0	1,87
<i>Thunnus</i> sp.1	0	68	0	1,65
Nomeidae				
<i>Cubiceps pauciradiatus</i> Günther, 1872	188	0	8,37	0
Paralichthyidae				
<i>Etropus ectenes</i> Jordan, 1889	13	0	0,60	0
<i>Etropus</i> sp.	13	0	0,60	0
Achiridae				
<i>Achirus scutum</i> (Günther, 1862)	0	15	0	0,36
Tetraodontidae				
<i>Sphoeroides</i> sp.1	0	193	0	4,69

En el periodo frío, las familias con mayor abundancia relativa fueron Scombridae (39,50%), Engraulidae (15,48%) y Nomeidae (8,37%), mientras que en el periodo cálido destacaron Gerreidae (32,68%), Carangidae (11,82%) y Engraulidae (10,29%) (Figura 2). Respecto a las especies que fueron más abundantes, durante el periodo frío correspondió a *Auxis rochei* (39,50%), seguida por *Anchoa* spp. (9,31%) y *Cubiceps pauciradiatus* (8,37%), mientras que en el periodo cálido predominaron los Gerreidae sp.5 (13,31%), *Gobiesox* sp.1 (8,14) y *Eucinostomus gracilis* (6,28%).

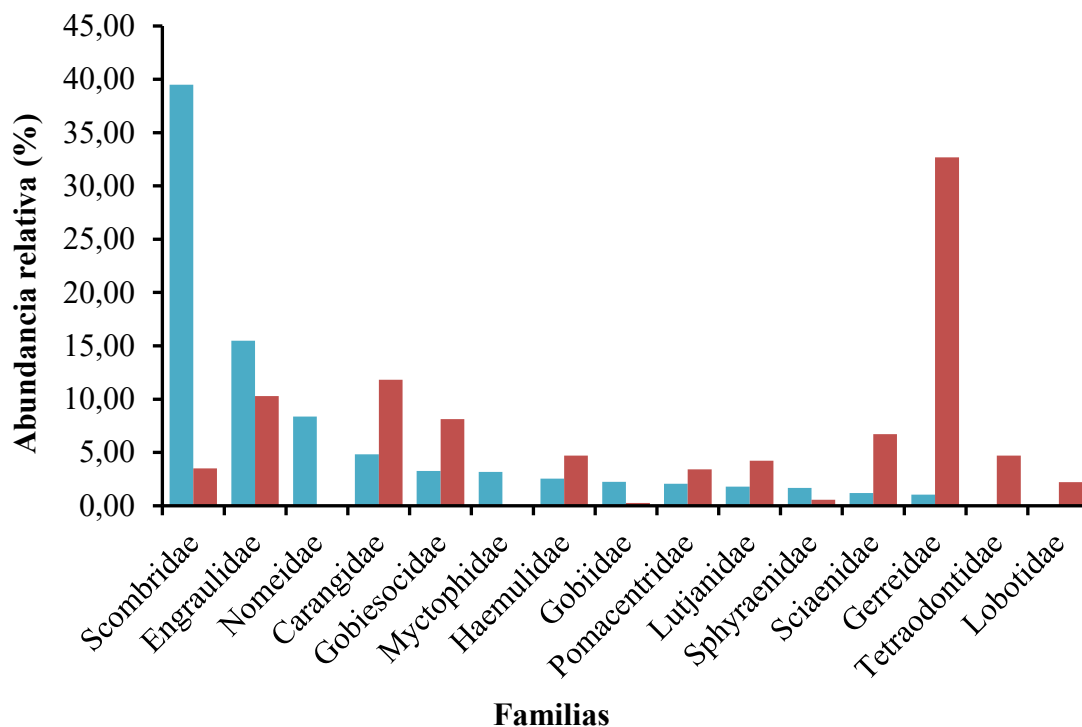


Figura 2. Distribución de la abundancia relativa por familias de peces, durante los periodos Frío y Cálido del 2022, en el Golfo de Tribugá. ■ Frío ■ Cálido.

Abundancia larval: De las 539 larvas de peces recolectadas durante el periodo de estudio, 185 se capturaron en el periodo frío y 354 en el periodo cálido. En la mayoría de las estaciones de muestreo se registraron larvas de peces en ambos periodos. Durante el periodo de agua fría el número de larvas de peces varió entre 12,49 larvas/1000 m³ y 325,11 larvas/1000 m³, mientras que durante el periodo de agua cálida la cantidad de larvas de peces varió entre 53,49 larvas/1000 m³ y 507,75 larvas/1000 m³, estableciéndose diferencias significativas entre los periodos de muestreo (MW-U: 77; $p < 0,05$) (Figura 3).

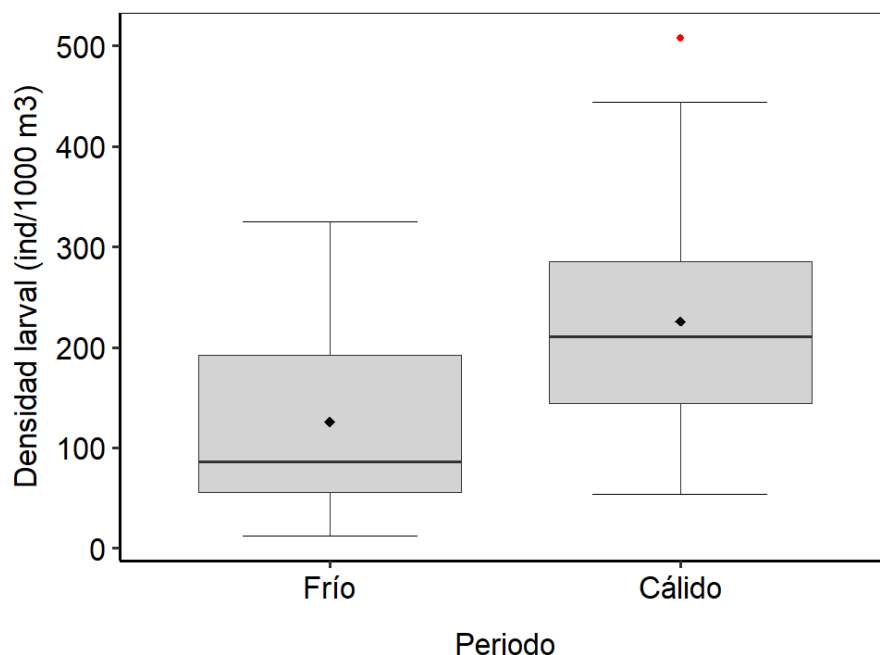


Figura 3. Densidad larval (ind/1000 m³) en el Golfo de Tribugá durante los periodos de aguas frías y cálidas.

Índices ecológicos: En la figura 4 se muestran las curvas de rarefacción y extrapolación basadas en la cobertura del muestreo y en el número de individuos para evaluar la riqueza de especies y los índices de diversidad de Shannon y Simpson en los periodos cálido y frío. En los gráficos superiores se observó que, para un mismo nivel de cobertura de muestreo, la comunidad en el periodo cálido presentó la mayor riqueza y diversidad en comparación con la comunidad larvaria del periodo frío. En los gráficos inferiores, las curvas de rarefacción mostraron que, incluso con el mismo número de individuos, la comunidad en el periodo cálido mantiene la riqueza y diversidad superiores. La extrapolación indicó que, aunque se aumentara el esfuerzo de muestreo, las diferencias entre ambos periodos seguirían siendo marcadas, lo que se atribuye a que las condiciones estacionales influyeron en la diversidad de especies.

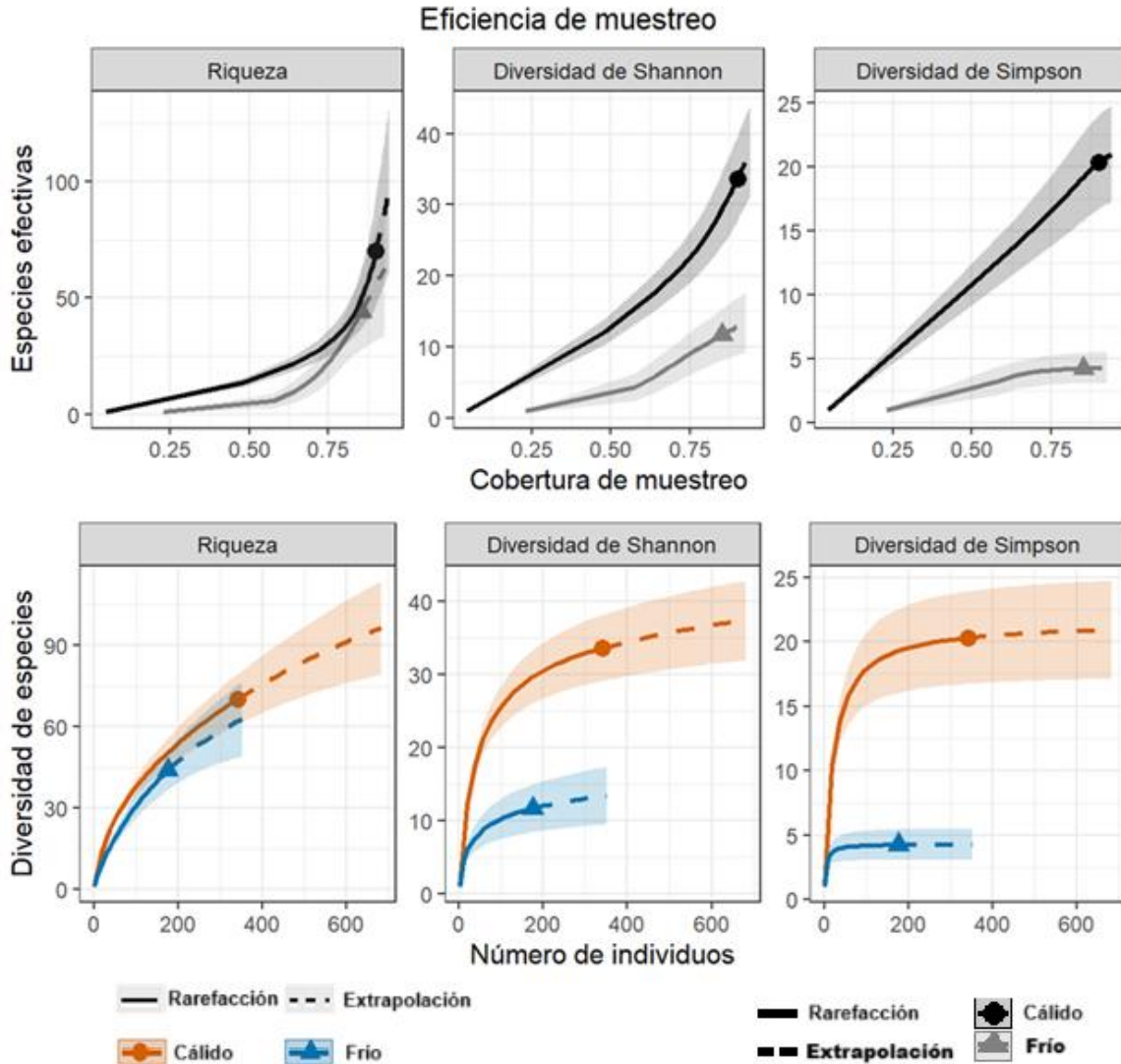


Figura 3. Curvas de rarefacción y extrapolación basadas en la cobertura del muestreo y el número de individuos en los periodos Frío y Cálido del 2022, en el Golfo de Tribugá.

Según el índice de diversidad de Shannon-Wiener, el periodo de aguas cálidas presentó un valor medio de diversidad significativamente mayor ($2,02 \text{ bits/ind} \pm 0,44$) que el periodo de aguas frías ($1,15 \text{ bits/ind} \pm 0,51$) (MW-U: 27, $p < 0,001$). La riqueza, medida mediante el índice de Margalef, también fue más alta en el periodo cálido ($3,07 \pm 1,00$) que en el frío ($1,78 \pm 0,69$), con diferencias significativas entre ambos (MW-U: 44,5, $p < 0,001$) (Figura 5). Por otro lado, la equitabilidad presentó valores medios de $0,85 (\pm 0,20)$ en el periodo frío y $0,92 (\pm 0,06)$ en el cálido, sin diferencias significativas (MW-U: 161, $p = 0,804$). Esto

indica que, aunque la riqueza y la diversidad fueron mayores en el periodo cálido, la distribución relativa de las especies se mantuvo similar en ambos periodos.

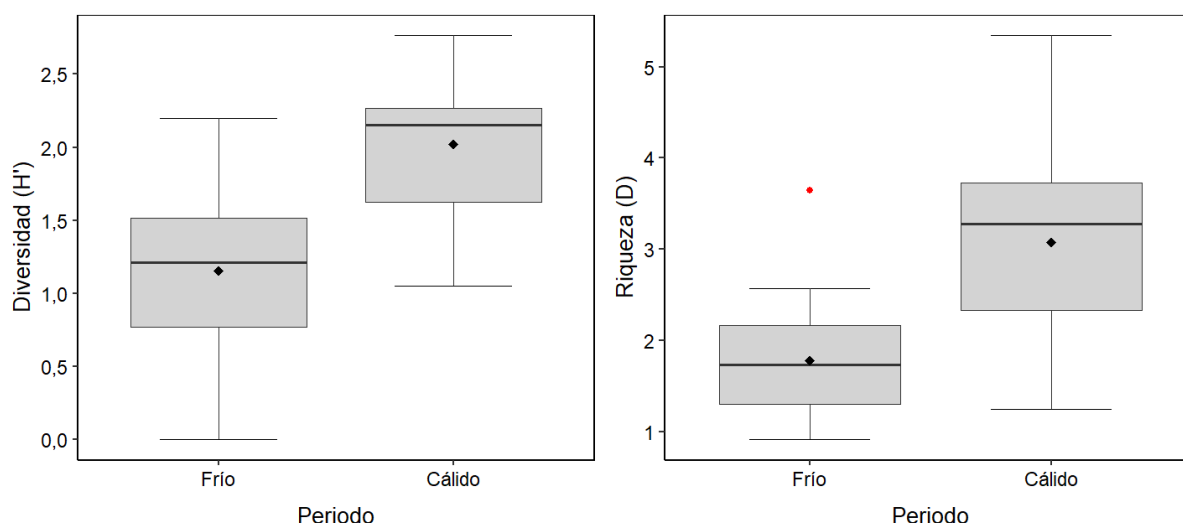


Figura 4. Variación temporal de la diversidad (H') y la riqueza (D) del ictioplancton, durante los periodos Frío y Cálido del 2022, en el Golfo de Tribugá.

Análisis multivariados: El análisis nMDS reveló la mayor variabilidad en la estructura de los ensamblajes de larvas de peces durante el periodo frío, con las estaciones mostrando la mayor dispersión en comparación con el periodo cálido, donde las estaciones estuvieron más agrupadas. Esta diferencia se vio reflejada en los resultados de ANOSIM ($R = 0,6514$; $p < 0.05$), que establecieron diferencias significativas en la composición de los ensamblajes entre ambos periodos. El valor de estrés del nMDS (0,13) indicó un buen ajuste de la representación gráfica a la matriz de similitud original (Figura 6), reflejando fielmente la estructura comunitaria observada, la cual fue diversa y heterogénea. El recambio de especies (BW) entre los dos periodos del estudio fue del 17,5%, lo que reflejó una ligera variabilidad en la composición de especies entre ambos periodos. Las especies que contribuyeron en esta diferenciación temporal fueron Gerreidae sp.5, *Auxis rochei* y *Cubiceps pauciradiatus*. También se distinguió que Gerreidae sp.5 y *Eucinostomus gracilis* tuvieron la mayor contribución en el periodo cálido, mientras que *Auxis rochei* y *Cubiceps pauciradiatus* fueron más representativas en el periodo frío (Tabla 2).

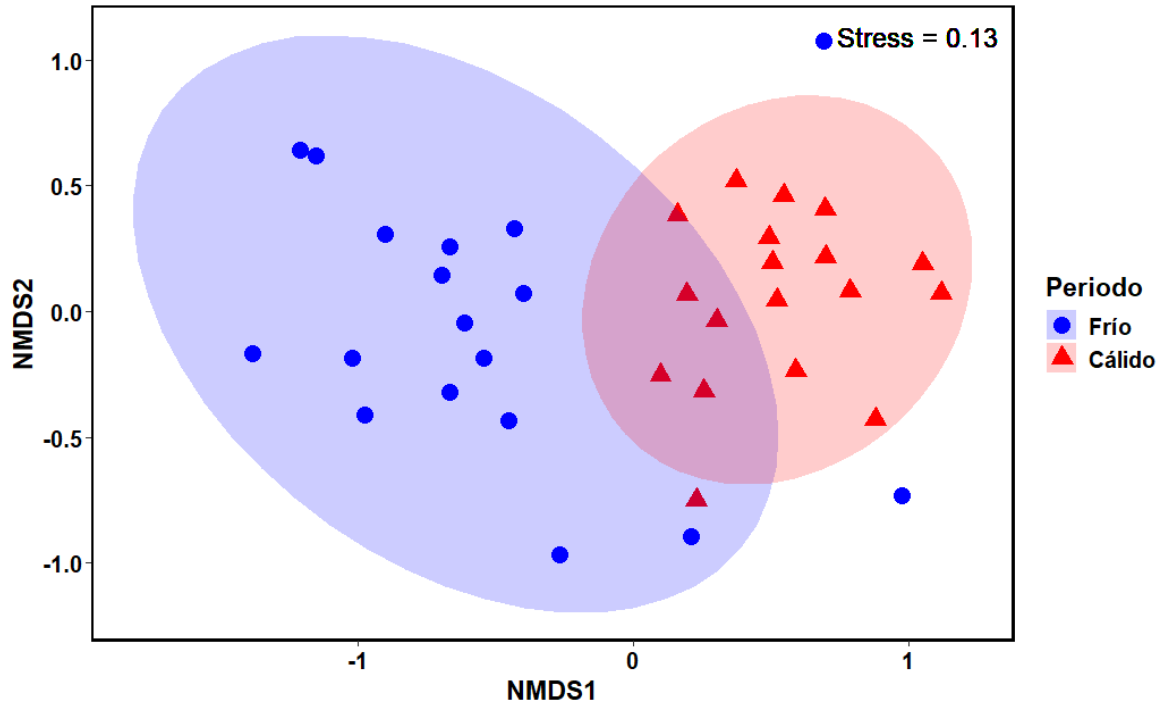


Figura 5. Diagrama de Análisis de escalamiento multidimensional no métrico (nMDS) de la estructura comunitaria de las larvas de peces, durante los periodos Frío y Cálido del 2022, en el Golfo de Tribugá.

Tabla 2. Resumen del análisis Simper de las larvas de peces en el Golfo de Tribugá de 2022.

Especies	Frío	Cálido	Promedio de contribución (%)	Contribución acumulada (%)
<i>Auxis rochei</i>	4,90	0,00	7,80	7,80
<i>Gerreidae</i> sp. 5	0,00	4,85	7,71	15,51
<i>Eucinostomus gracilis</i>	0,00	2,84	4,49	20,00
<i>Cubiceps pauciradiatus</i>	2,08	0,00	3,59	23,59
<i>Anchoa</i> sp.1	0,91	1,42	3,29	26,88
<i>Oligoplites refulgens</i>	0,00	1,96	3,24	30,11
<i>Eugerres lineatus</i>	0,00	2,10	3,11	33,22
<i>Oligoplites saurus inornatus</i>	0,23	1,91	2,79	36,01
<i>Sphoeroides</i> sp.1	0,00	1,83	2,60	38,61

<i>Gobiesox</i> sp. 1	0,00	1,90	2,60	41,21
<i>Anchoa</i> sp.5	0,23	1,22	2,49	43,70
<i>Anchoa</i> sp.3	0,46	1,09	2,27	45,97
Haemulidae sp. 1	0,63	1,01	2,10	48,07
Gerreidae sp. 4	0,20	1,41	2,10	50,17
<i>Anchoa</i> spp.	1,04	0,20	2,00	52,17
<i>Abudefduf troschelii</i>	0,00	1,26	1,97	54,13
<i>Decapterus</i> sp.2	0,00	1,23	1,96	56,09
<i>Lutjanus</i> sp. 4	0,25	1,15	1,93	58,02
<i>Lobotes pacifica</i>	0,00	1,16	1,66	59,68
<i>Auxis thazard</i>	0,00	0,92	1,43	61,11
<i>Larimus</i> sp. 1	0,00	0,55	1,41	62,52
<i>Benthoosema panamense</i>	0,79	0,00	1,38	63,90
<i>Thunnus</i> sp.1	0,00	1,02	1,33	65,23
Gerreidae sp. 6	0,00	0,66	1,16	66,38
Gobiesocidae sp.1	0,67	0,00	1,12	67,51
<i>Azurina atrilobata</i>	0,52	0,00	0,95	68,46

A partir del análisis de especies indicadoras (98 especies), solo 13 especies mostraron una clara asociación con alguno de los dos periodos. En el periodo frío, se identificaron únicamente dos especies indicadoras: *Auxis rochei* y *Cubiceps pauciradiatus*, mientras que en el periodo cálido se registraron nueve especies indicadoras, destacando Gerreidae sp. 5 y *Eucinostomus gracilis* como las de mayor asociación (Tabla 3).

Tabla 3. Especies indicadoras para los periodos frío y cálido, con sus respectivos valores del estadístico de asociación y significancia (p-value) para el Golfo de Tribugá de 2022.

Periodo Frío		
Especies	Estadístico	p-value
<i>Auxis rochei</i>	0,816	0,005
<i>Cubiceps pauciradiatus</i>	0,667	0,005

Periodo Cálido		
Especies	Estadístico	p-value
<i>Gerreidae</i> sp. 5	0,943	0,005
<i>Eucinostomus gracilis</i>	0,782	0,005
<i>Oligoplites refulgens</i>	0,707	0,005
<i>Eugerres lineatus</i>	0,667	0,005
<i>Oligoplites saurus inornatus</i>	0,634	0,010
<i>Sphoeroides</i> sp. 1	0,624	0,015
<i>Lobotes pacifica</i>	0,527	0,020
<i>Decapterus</i> sp. 2	0,527	0,050
<i>Thunnus</i> sp. 1	0,527	0,050

Condiciones ambientales: El promedio de la temperatura y la salinidad superficial del mar (entre 1 y 10 m de profundidad), durante el periodo cálido, fue de 28,2°C, y de 24,8 PSU, respectivamente. Para la profundidad entre 10 y 30 m, la temperatura promedio se mantuvo similar a la superficial, siendo de 28°C, mientras que la salinidad promedio aumentó a 29,2 PSU. Por otro lado, en el periodo frío, la temperatura promedio (entre 1 y 10 m) fue de 26,4°C, y la salinidad promedio fue de 31,6 PSU. Mientras que, entre los 10 y 30 m, la temperatura promedio fue menor, 23,3°C y la salinidad promedio fue mayor, 33,6 PSU (Figura 7).

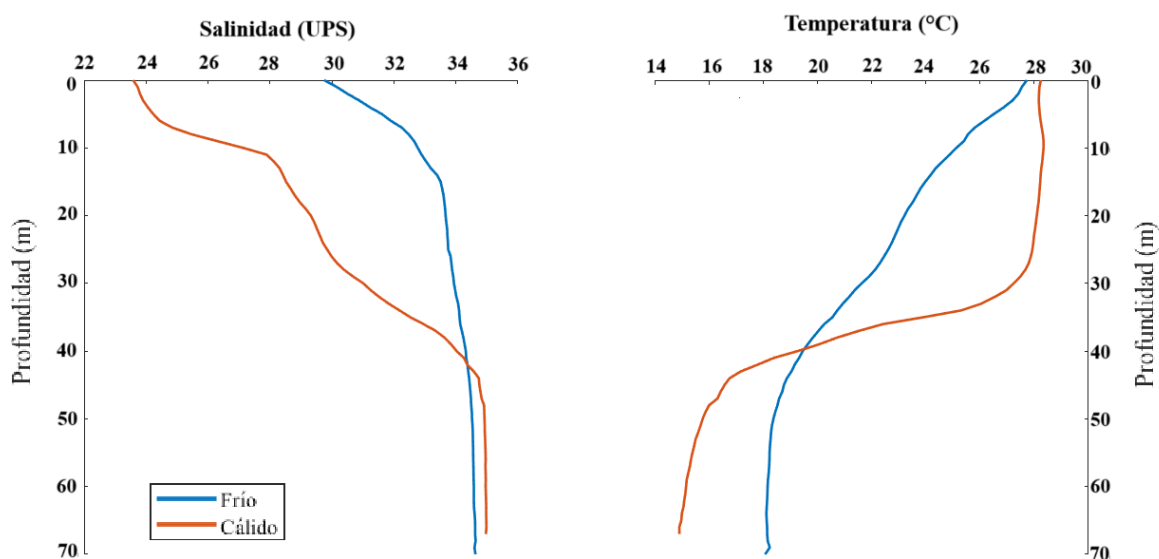


Figura 7. Perfiles verticales promedio de temperatura y salinidad en el Golfo de Tribugá (2022) durante los periodos Frío y Cálido. Valores calculados a partir de promedios por estación de muestreo.

Los cambios en las variables oceanográficas evidenciaron diferencias significativas entre los periodos, en la temperatura superficial del mar (MW-U: 44; $p < 0,05$), la salinidad (MW-U: 324; $p < 0,05$), el oxígeno disuelto (MW-U: 311; $p < 0,05$), el pH (MW-U: 0; $p < 0,05$), la clorofila-a (MW-U: 308; $p < 0,05$) y la biomasa (MW-U: 276; $p < 0,05$). En contraste, la transparencia del agua no presentó diferencias (MW-U: 219; $p > 0,05$) (Tabla 4).

Tabla 4. Parámetros fisicoquímicos registrados en el Golfo de Tribugá durante los periodos Frío y Cálido. $\bar{X}$: promedio, D.E: desviación estándar, Min: valor mínimo registrado. Max: valor máximo registrado, U: valor de Mann-Whitney, p: valor de probabilidad.

	Frío				Cálido				U	p
	$\bar{X}$	D.E.	Min	Max	$\bar{X}$	D.E.	Min	Max		
Temperatura (°C)	27,54	0,54	27,18	29,37	28,14	0,32	27,67	28,79	44	<0,05
Salinidad (UPS)	30,48	0,78	29,42	33,05	24,20	0,46	23,22	25,12	324	<0,05
Oxígeno disuelto (ml/L)	4,73	0,29	3,97	5,15	3,86	0,5	2,58	4,44	311	<0,05
pH	8,15	0,023	8,07	8,16	8,19	0,009	8,18	8,21	0	<0,05
Transparencia (m)	7,75	2,1	5	13	6	2,56	1	11	219	>0,05
Clorofila-a (mg/m ³)	0,86	0,33	0,38	1,62	0,36	0,14	0,27	0,81	308	<0,05

Biomasa Zoo (mg/m ³)	19,41	16,38	2,98	64,19	5,60	3,11	1,74	12,62	276	<0,05
----------------------------------	-------	-------	------	-------	------	------	------	-------	-----	-------

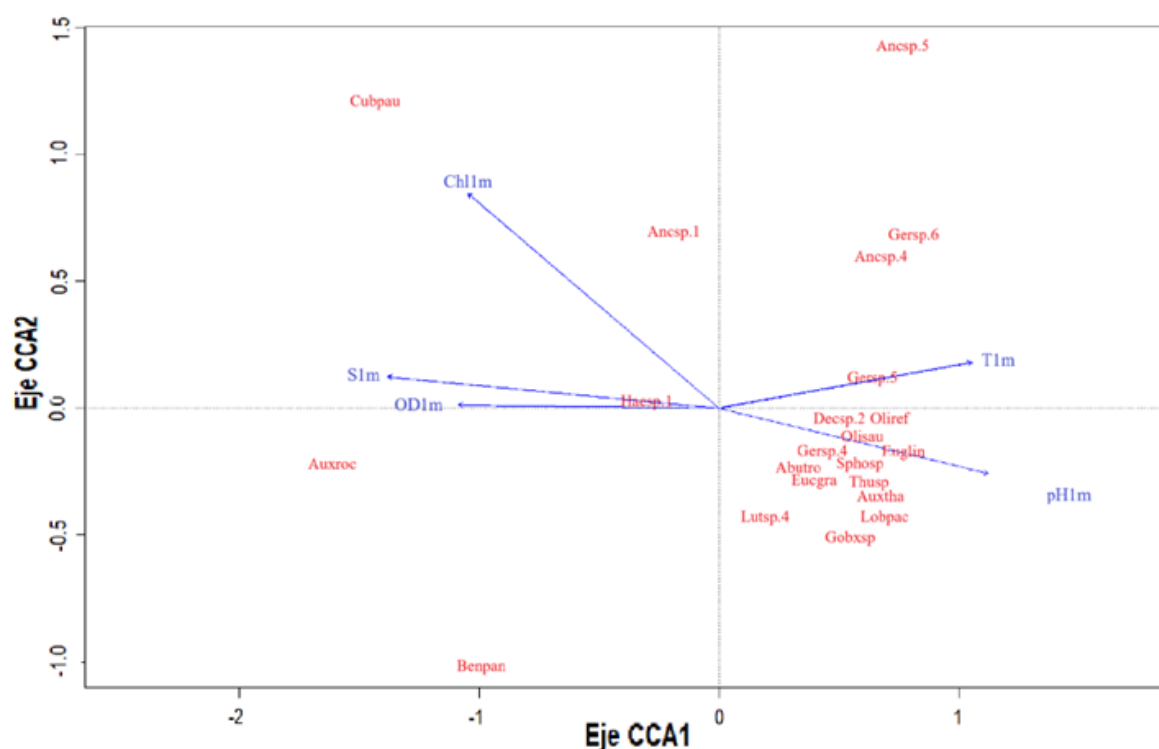
El análisis de correspondencia canónica (CCA) mostró que los dos primeros ejes de ordenación explicaron el 31% de la variabilidad total en la composición de especies de las larvas de peces en la zona de estudio (Figura 8). Se realizó la prueba de permutación para evaluar la significancia global del modelo, obteniendo un resultado significativo ($p = 0,0002$), lo que evidenció que las variables ambientales seleccionadas influyeron en la estructura de los ensamblajes. Los primeros dos ejes canónicos (CCA1 y CCA2) explicaron la mayor proporción de la varianza restringida, con el eje CCA1 capturando el 59,57% y el CCA2 con el 16,63% (Tabla 5), denotando las diferencias en la composición de especies, principalmente asociadas con los gradientes ambientales representados en estos ejes. Sin embargo, al evaluar la contribución individual de cada variable, se observó que la temperatura (T1m) y la salinidad (S1m) son las principales variables determinantes, ambas con valores de Chi-cuadrado significativos ($p < 0,001$). En contraste, el oxígeno disuelto (OD1m) y el pH (pH1m) no mostraron una contribución significativa, mientras que la clorofila (Chl1m) tuvo un efecto marginal ($p = 0,0634$) (Tabla 6). El análisis por ejes evidenció que el primer eje canónico (CCA1) es significativo ($F = 8,03$; $p = 0,0001$), mientras que los ejes restantes no presentaron un efecto estadísticamente significativo, lo que reveló que, la temperatura y la salinidad son los factores ambientales más influyentes en la distribución y composición de las larvas de peces en la zona de estudio, mientras que otras variables podrían tener un papel secundario o estar interactuando con otros factores no considerados en este análisis.

Tabla 5. Eigenvalores y varianza explicada por los ejes canónicos del CCA.

Eje	Eigenvalor	Varianza explicada (%)	Varianza acumulada (%)
CCA1	0,8670	59,57	59,57
CCA2	0,2420	16,63	76,20
CCA3	0,1412	9,70	85,90
CCA4	0,1244	8,54	94,44
CCA5	0,0809	5,56	100,00

Tabla 6. Contribución de las variables ambientales al modelo de CCA.

Variable	Chi-cuadrado	F	p-value
Temperatura (T1m)	0,5521	5,1121	0,0001
Salinidad (S1m)	0,4408	4,0813	0,0004
Oxígeno disuelto (OD1m)	0,1392	1,2890	0,4169
pH (pH1m)	0,0948	0,8776	0,7520
Clorofila (Chl1m)	0,2286	2,1168	0,0634



Especie	Código	Especie	Código	Especie	Código
<i>Abudefduf troschelii</i>	Abutro	<i>Cubiceps pauciradiatus</i>	Cubpau	<i>Gobiesox sp. 1</i>	Gobxsp
<i>Anchoa sp.1</i>	Ancsp.1	<i>Decapterus sp.2</i>	Decsp.2	<i>Haemulidae sp.1</i>	Haesp.1
<i>Anchoa sp.4</i>	Ancsp.4	<i>Eucinostomus gracilis</i>	Eucgra	<i>Lobates pacifica</i>	Lobpac
<i>Anchoa sp.5</i>	Ancsp.5	<i>Eugerres lineatus</i>	Euglin	<i>Lutjanus sp. 4</i>	Lutsp.4
<i>Auxis rochei</i>	Auxroc	<i>Gerreidae sp. 4</i>	Gersp.4	<i>Oligoplites refulgens</i>	Oliref
<i>Auxis thazard</i>	Auxtha	<i>Gerreidae sp. 5</i>	Gersp.5	<i>Oligoplites saurus</i>	Olisau
<i>Benthoosema panamense</i>	Benpan	<i>Gerreidae sp. 6</i>	Gersp.6	<i>Sphoeroides sp.1</i>	Sphosp
				<i>Thunnus sp.1</i>	Thusp

Figura 8. Análisis de correspondencia canónica (CCA) entre la abundancia de larvas de peces y las variables ambientales registradas durante los periodos Frío y Cálido de 2022 en el Golfo de Tribugá.

DISCUSIÓN

La presente investigación evidenció que la variación estacional de las condiciones oceanográficas en el Golfo de Tribugá influyó significativamente en la composición y estructura de los ensamblajes de larvas de peces, con un recambio temporal de especies del 17,5%. Este patrón es consistente con lo reportado en otros ecosistemas marino-costeros tropicales (Leis & McCormick, 2002; Avendaño-Ibarra et al., 2004; Tarimo et al., 2022), donde la composición de los ensamblajes larvales responde a fluctuaciones ambientales locales. Estos resultados refuerzan que la estacionalidad actúa como un filtro ecológico clave en el Pacífico Oriental Tropical (POT), seleccionando grupos funcionales distintos según condiciones oceanográficas (Cowen & Sponaugle, 2009).

En ecosistemas tropicales, numerosos estudios han documentado que ciertos taxones presentan picos de abundancia en relación con la estacionalidad. En el POT, por ejemplo, la riqueza y diversidad de larvas de peces tienden a ser mayores durante los periodos cálidos, mientras que en los periodos fríos predominan especies adaptadas a afloramientos estacionales y condiciones de alta productividad (Funes-Rodríguez et al., 2002; Franco-Gordo et al., 2002; Aceves-Medina et al., 2003, 2008; Whitfield & Pattrick, 2015). De manera similar, estudios en otras regiones tropicales han encontrado que la dinámica del ictioplancton está estrechamente vinculada a variaciones en la temperatura y disponibilidad de nutrientes, lo que determina la alternancia de especies dominantes en distintos periodos del año (Houde, 2008; León-Chávez et al., 2010; De Macedo-Soares et al., 2014; León-Chávez et al., 2015; Keskin & Pauly, 2019; Giraldo, 2020; Valencia et al., 2024). En este contexto, comprender la variabilidad de las condiciones ambientales del área de estudio es clave para interpretar los patrones observados en la comunidad larval.

En este sentido, la variación temporal de las variables fisicoquímicas en el Golfo de Tribugá exhibe una dinámica estacional bimodal, determinada principalmente por cambios en temperatura, salinidad y productividad primaria, y con características típicas de las masas de agua del POT. Durante el periodo cálido, las aguas superficiales ($T > 25\text{ }^{\circ}\text{C}$; salinidad < 31 PSU) presentaron mayor estabilidad térmica y menor salinidad, con turbidez elevada por las descargas fluviales de los ríos Jurubidá, Baudó, Docampadó, Catripe, Pilizá y Purricha. Este régimen hidrológico está influenciado por la cercanía a la Ensenada de Panamá, donde el

exceso de precipitación genera una pluma de baja salinidad (Fiedler & Talley, 2006; Fiedler & Lavín, 2017). En contraste, durante el periodo frío, el incremento de la salinidad y el descenso de la temperatura superficial estuvieron asociados a la intensificación de afloramientos estacionales, favoreciendo una mayor productividad primaria.

La variabilidad térmica registrada es consistente con patrones documentados en otras localidades del Pacífico colombiano, como la Ensenada de Utría (Valencia et al., 2019), Cabo Manglares (Giraldo, 2008), y aguas oceánicas del Pacífico colombiano (Giraldo et al., 2008; Jerez-Guerrero et al., 2017). Esta variabilidad térmica tiene implicaciones ecológicas significativas, ya que la temperatura no solo regula la tasa de desarrollo de huevos y larvas, sino que también influye en la disponibilidad de alimento y, en consecuencia, en la supervivencia del ictioplancton (Houde, 2008).

La productividad, estimada a través de los niveles de clorofila-a, mostró un acoplamiento claro con la surgencia estacional que ocurre en la Ensenada de Panamá durante la estación seca, como también se ha documentado en el Golfo de Panamá (D'Croz & O'Dea, 2007) y la Ensenada de Utría (Valencia et al., 2019). Este acoplamiento entre procesos físicos y biológicos a gran escala condiciona la estructura del ictioplancton en la región, afectando la reproducción, el reclutamiento y la dispersión larval.

En cuanto a la composición taxonómica del ictioplancton en el Golfo de Tribugá, esta presentó patrones similares a los observados en otras regiones del Pacífico colombiano, con diferencias en la dominancia de ciertas familias según las condiciones oceanográficas. Por ejemplo, Giraldo (2020) reportó una mayor riqueza en Cabo Manglares durante diciembre de 2016 (119 especies) en comparación con marzo de 2017 (78 especies). En diciembre, las familias Myctophidae, Engraulidae, Nomeidae y Gerreidae fueron predominantes, mientras que en marzo se observó un cambio con la dominancia de Bregmacerotidae, Sciaenidae y Labridae. Ambos estudios confirman que la estabilidad térmica en periodos cálidos induce mayores valores de riqueza específica y diversidad, mientras que el afloramiento durante periodos fríos genera condiciones de turbulencia que generan una menor riqueza, permitiendo solo la presencia de especies con adaptaciones fisiológicas a disturbios hidrodinámicos. Este contraste funcional está sustentado por mecanismos cuantificados como la estratificación de la columna de agua en aguas cálidas que favorece la disponibilidad

de hábitats estructurados que beneficia particularmente a especies costeras; por otro lado, la surgencia durante periodos fríos incrementa turbulencia y productividad, favoreciendo a especies con estrategias oportunistas. La partición estadísticamente significativa entre ensamblajes respalda que las variables oceanográficas actúan como filtros ambientales predictivos sobre la estructura comunitaria.

Por otro lado, Gallego et al. (2023) identificaron 46 familias y 88 especies en el arrecife coralino de La Azufrada, Isla Gorgona, con un predominio de Engraulidae, Bregmacerotidae, Myctophidae y Carangidae en términos de abundancia durante ambos periodos de estudio (marzo y septiembre). En contraste, en el Golfo de Tribugá, las familias más representativas fueron Scombridae, Engraulidae, Nomeidae, Gerreidae y Carangidae. Estas diferencias en la composición se atribuyen a las condiciones oceanográficas y a la influencia de las masas de agua en cada región. La Isla Gorgona, al ser un ecosistema insular, experimenta un mayor influjo de especies pelágicas y batipelágicas, como Myctophidae y Bregmacerotidae, reflejando una dinámica de dispersión larval más intensa. En cambio, el Golfo de Tribugá, ubicado en una zona costera con influencia de afloramientos y hábitats diversos (manglares, fondos lodosos y formaciones coralinas), favorece la retención de larvas de especies demersales y neríticas como las de las familias Gerreidae y Nomeidae.

Con respecto a la influencia de la surgencia estacional en la zona de estudio, caracterizada por el afloramiento de aguas fría y salina durante el periodo seco, también se reflejó en los ensamblajes larvales. Durante este periodo, se registró menor diversidad, lo que está relacionado con la mayor turbulencia y menor estabilidad de la columna de agua, factores que pueden afectar la disponibilidad de alimento y la supervivencia larval (D'Croz & O'Dea, 2007; Valencia et al., 2019, 2024a). Sin embargo, este periodo también favoreció la presencia de especies que dependen de la productividad primaria y secundaria generadas por el afloramiento, como *Auxis rochei* y *Cubiceps pauciradiatus*, las cuales fueron determinadas como especies indicadoras del periodo frío. Estudios realizados en la Península de Azuero, Panamá, han documentado patrones similares en *A. rochei*, revelando que se registran mayores concentraciones y larvas de mayor tamaño durante la temporada de afloramiento (febrero a abril). Los datos obtenidos, proporcionan información que *A. rochei* desova a lo largo de todo el año, con picos de actividad reproductiva durante o justo antes del periodo de afloramiento (Lauth & Olson, 1996). Klawe (1963) analizó en su estudio, la distribución de

larvas y juveniles de diversas especies de atunes en el Océano Pacífico oriental. Sus observaciones indicaron que las larvas de *Auxis* spp. se encontraban en aguas tropicales durante todo el año, lo que indicó un desove continuo. Además, Klawe identificó picos en la abundancia de larvas de *Auxis* spp. que coincidían con períodos de afloramiento frente a las costas de Centroamérica, lo que indica una mayor actividad reproductiva en esas épocas.

Se ha documentado que los escómbridos, que incluyen especies como atunes, bonitos y caballas, son peces epipelágicos conocidos por su amplia distribución en océanos tropicales y subtropicales (Collette et al., 2001). Estas especies habitan generalmente en aguas superficiales hasta los 200 metros de profundidad y se caracterizan por su alta movilidad, rápido crecimiento y migraciones extensas en busca de alimento y condiciones óptimas para la reproducción (Juan-Jordá et al., 2020). Muchas especies de esta familia, como *Scomber japonicus* y *Katsuwonus pelamis*, presentan desoves múltiples a lo largo del año, pero con picos reproductivos asociados a condiciones oceanográficas favorables (Olson & Boggs, 1986; Collette & Nauen, 1983). En el Pacífico Oriental Tropical, se ha observado que algunas especies de escómbridos sincronizan su reproducción con períodos de alta productividad, como los asociados a afloramientos costeros y la intensificación de vientos (Martínez-Aguilar et al., 2010). Estos afloramientos incrementan la disponibilidad de nutrientes y, por ende, de presas planctónicas para larvas y juveniles (Olson et al., 2016). Esta estrategia reproductiva podría explicar la mayor abundancia de larvas de Scombridae durante el periodo frío en el Golfo de Tribugá, cuando la surgencia costera favorece una mayor productividad primaria y secundaria, creando condiciones óptimas para el éxito reproductivo y la supervivencia larval.

En el caso de los gerreidos, comúnmente conocidos como mojarra, son peces demersales y eurihalinos que habitan en zonas costeras someras, incluyendo estuarios, manglares y fondos arenosos. Su dieta se compone principalmente de invertebrados bentónicos y material orgánico presente en el sedimento, además de zooplankton en algunas etapas de su desarrollo (Castro-Aguirre et al., 1999). Estas especies presentan estrategias reproductivas adaptadas a ambientes neríticos, con desoves que suelen ocurrir en aguas costeras cálidas. Muchas especies de Gerreidae desovan en períodos de estabilidad térmica y menor turbulencia de la columna de agua, lo que favorece la supervivencia larval y el reclutamiento exitoso en

hábitats costeros protegidos (Menezes et al., 2003). Estas características explican la mayor abundancia de esta familia, en el Golfo de Tribugá durante el periodo cálido.

Comparativamente, la distribución océano-costa de estas dos familias también influye en sus patrones de abundancia estacional. Mientras que los escómbridos tienen una mayor presencia en aguas oceánicas y pueden dispersarse ampliamente con las corrientes, los gerreidos están más restringidos a la plataforma continental y a zonas de menor profundidad (Collette et al., 2001). Esta diferencia en la distribución sugiere que las larvas de Scombridae en el golfo pueden estar influenciadas por eventos de transporte larval relacionados con los afloramientos, mientras que las de Gerreidae reflejan una mayor retención en ambientes costeros.

Aunque se esperaba que la surgencia y el afloramiento de aguas frías aumentaran la productividad primaria y, en consecuencia, la disponibilidad de alimento para las larvas, y por ende la presencia de las mismas, otros factores, como la estabilidad de la columna de agua, temperaturas más cálidas y una distribución más homogénea de los nutrientes en la capa superficial, podrían haber sido determinantes en la mayor abundancia y diversidad observada durante el periodo cálido (Bakun, 1996; Patrick et al., 2021).

En ambientes tropicales, es común observar que las aguas cálidas, aunque menos ricas en nutrientes, pueden ofrecer condiciones estables y temperaturas óptimas para el desarrollo de huevos y larvas de peces (Longhurst & Pauly, 1987; Pauly et al., 2023). También ha sido documentado que un incremento en la temperatura del agua aumenta la probabilidad de supervivencia de las larvas, ya que el agua presenta menor viscosidad, lo que mejora la locomoción de las larvas, incrementando su habilidad para escapar de depredadores y facilitar su alimentación (Miller & Kendall, 2009). Este conjunto de condiciones podría explicar la mayor riqueza y diversidad observada durante el periodo cálido en el Golfo de Tribugá.

Además de la temperatura, la interacción de múltiples factores físicos y oceanográficos determina la dinámica del ictioplancton en el Golfo de Tribugá, generando periodos o ventanas ambientales óptimas en los que se maximizan las probabilidades de crecimiento y supervivencia larval (Cury & Roy, 1989). Entre estos factores se incluyen la disponibilidad de nutrientes, la estabilidad de la columna de agua, la intensidad de los afloramientos y las características hidrodinámicas locales (Bakun, 1996; Patrick et al., 2021), los cuales varían

estacionalmente y actúan como filtros ambientales que favorecen a distintos grupos de especies según sus requerimientos ecológicos. En este contexto, la variabilidad estacional en el Golfo modula de forma predecible la distribución, abundancia y estructura de los ensamblajes larvales, alternando la dominancia de especies adaptadas a condiciones cálidas y estables frente a aquellas favorecidas por ambientes fríos y productivos.

Otro factor relevante que podría explicar estos resultados es la fenología reproductiva de las especies, es decir, la sincronización de sus ciclos de reproducción con condiciones ambientales favorables. Es posible que un mayor número de especies se reproduzcan durante el periodo cálido, lo que explicaría la mayor riqueza y abundancia registradas en este estudio. Sundby (2000) describe cómo la temperatura y la estabilidad de la columna de agua influyen en el éxito reproductivo de los peces, ya que influyen tanto el desarrollo embrionario como la disponibilidad de alimento para las larvas. En ecosistemas tropicales, donde la variabilidad térmica anual es menor que en latitudes altas, muchas especies desarrollan estrategias reproductivas asociadas a condiciones estables de temperatura y fotoperiodo (Sadovy, 1996; Pavlov & Emel'yanova, 2016). Este patrón reproductivo incrementa las oportunidades de reclutamiento y favorece la supervivencia larval, ya que las aguas cálidas y estables optimizan el desarrollo gonadal y minimizan la turbulencia, reduciendo así el estrés metabólico y mejorando la eficiencia en la alimentación y escape de depredadores (Pankhurst & Porter, 2003; Lowerre-Barbieri et al., 1998; 2011). Estas adaptaciones concuerdan con la hipótesis del 'match-mismatch' (Cushing, 1990), la cual destaca que el éxito reproductivo depende de la sincronía entre el reclutamiento larval y la disponibilidad de condiciones ambientales óptimas (Cowen & Sponaugle, 2009).

Por otro lado, Zapata-Londoño et al. (2020) destacan que en el Pacífico colombiano los ciclos reproductivos de muchas especies de peces están estrechamente vinculados a patrones de productividad estacional. Especies costeras y estuarinas, como los gerreidos y gobiesocidos, pueden ajustar sus periodos de desove a momentos en los que las condiciones oceanográficas favorecen la retención larval y el reclutamiento exitoso. Además, Longhurst & Pauly (1987) argumentan que la distribución y abundancia de larvas de peces no solo dependen de la producción primaria, sino también de la estratificación de la columna de agua y la interacción entre la circulación oceánica y las estrategias reproductivas de cada especie.

El Golfo de Tribugá ha sido ampliamente reconocido como una localidad con alta diversidad de la fauna íctica (Tobón-López et al., 2008) y amplia oferta de servicios ecosistémicos (Rojas et al., 2019), entre los que se destaca el aprovisionamiento a través de la pesca (Tobón, 2001; Vieira, 2003). Sin embargo, los diferentes esfuerzos de ordenamiento y manejo de recursos ícticos desarrollados en esta región adolecen de información sobre las fases larvales de las especies de peces, incluidas aquellas especies que son de interés para la actividad pesquera artesanal, la cual es una de las principales actividades económicas para los pobladores de la región (Neira et al., 2016). La información obtenida en este estudio es de gran importancia para el manejo y conservación de los recursos pesqueros en el Golfo de Tribugá. La identificación de períodos de baja y alta actividad reproductiva, junto con la definición de especies indicadoras, permitirá diseñar estrategias de ordenamiento pesquero basadas en la variabilidad ambiental, garantizando una explotación sostenible de los recursos ícticos.

CONCLUSIONES

El ensamblaje de larvas de peces del Golfo de Tribugá estuvo dominado por Scombridae, Gerreidae y Carangidae, diferenciándose de otras zonas del Pacífico colombiano donde predominan Engraulidae y Clupeidae. Esta singularidad responde al afloramiento estacional que favorece especies oceánicas tolerantes a turbulencia (*Auxis rochei*), y a la influencia fluvial que beneficia especies costeras asociadas a estuarios/manglares (Gerreidae).

La alta densidad larval registrada, superior a otras áreas del Pacífico colombiano, confirma el rol del golfo como zona núcleo para la reproducción y reclutamiento temprano, especialmente durante aguas cálidas, donde la estabilidad térmica optimiza la supervivencia larvaria.

La presencia significativa de larvas de especies de familias de importancia comercial, como Scombridae, Gerreidae y Carangidae, indica que esta zona desempeña un papel clave en su desarrollo temprano de recursos pesqueros.

Las diferencias estacionales en la estructura del ensamblaje larval estuvieron determinadas principalmente por la temperatura y la salinidad, factores que influyen en la distribución y abundancia de las larvas. En particular, la estabilidad térmica durante el periodo cálido favoreció una mayor riqueza y diversidad de especies, mientras que el afloramiento en el periodo frío promovió la dominancia de especies adaptadas a condiciones más turbulentas y productivas.

Estos hallazgos refuerzan la importancia de implementar estrategias de monitoreo y conservación en el Golfo de Tribugá y otras áreas clave del Pacífico colombiano para garantizar la sostenibilidad de los recursos pesqueros y la resiliencia de los ecosistemas costeros. En comparación con otras zonas del Pacífico Oriental Tropical, esta área se perfila como un punto crítico para el reclutamiento larval de especies comerciales, lo que la convierte en un sitio prioritario para el manejo y la conservación de la biodiversidad marina.

LITERATURA CITADA

- Aceves-Medina, G., González, E. A. & Saldierna, R. J. (1999). Larval development of *Symphurus williamsi* (Cynoglossidae: Pleuronectiformes) from the Gulf of California. *Fishery Bulletin*, 592, 738-745.
- Aceves-Medina, G., Jiménez-Rosenberg, S. P. A., Hinojosa-Medina, A., Funes-Rodríguez, R., Saldierna, R. J., Lluch-Belda, D., Smith, P. E. & Watson W. (2003). Fish larvae from the Gulf of California. *Scientia Marina*, 67(1), 1-11.
- Aceves-Medina, G., Jiménez-Rosenberg, S. P. A., Hinojosa-Medina, A., Funes-Rodríguez, R., Saldierna, R. J. & Smith P. E. (2004). *Fish larvae assemblages in the Gulf of California*. *Journal of Fish Biology*, 65, 832-847.
- Aceves-Medina, G., Saldierna-Martínez, R. J., Hinojosa-Medina, A., Jiménez-Rosenberg, S. P. A., Hernández-Rivas, M. E. & Morales-Ávila, R. (2008). Vertical structure of larval fish assemblages during diel cycles in summer and winter in the southern part of Bahía de La Paz, México. *Estuarine Coastal and Shelf Science*, 76(4): 889–901.
- Alongi, D. M. (1990). The ecology of tropical soft-bottom benthic ecosystems. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review*, 28(3), 381-496.
- Amador, J., Alfaro, E., Lizano, O., & Magaña, V. (2006). Atmospheric forcing of the eastern tropical Pacific: A review. *Progress in Oceanography*, 69(2), 101–142.
- Auth, T. D. (2008). Distribution and community structure of ichthyoplankton from the northern and central California Current in May 2004–06. *Fisheries Oceanography*, 17(4), 316–331.
- Axler, K. E., Sponaugle, S., Hernandez, F. Jr., Culpepper, C., Cowen, R. K. (2020). Consequences of plume encounter on larval fish growth and condition in the Gulf of Mexico. *Marine Ecology Progress Series*, 650, 63-80.
- Avendano-Ibarra, R., Funes-Rodríguez, R., Hinojosa-Medina, A., Gonzalez-Armas, R., & Aceves-Medina, G. (2004). Seasonal abundance of fish larvae in a subtropical lagoon in the west coast of the Baja California Peninsula. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 61(1), 125-135.

- Bakun, A. (1996). *Patterns in the Ocean. Ocean processes and marine population dynamics*. University of California Sea Grant, San Diego, California, in Cooperation with, Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste (CIBNOR), La Paz, México.
- Beltrán, B. (1991). *Identificación y descripción de los tipos de huevos, larvas y post-larvas de Engráulidos y Clupeidos (Pisces, Clupeiformes) en el Pacífico colombiano*. Tesis de pregrado. Biólogo. Universidad del Valle. Cali, Colombia.
- Beltrán, B., Ramos, G., Escobar, J. & Tovar, J. (1994). Distribución y abundancia de huevos y larvas de *Opisthonema* spp. (Gill, 1861) y *Cetengraulis mysticetus* (Gunther, 1866) (Pisces: Clupeiformes) en el Pacífico colombiano durante enero de 1993. *Boletín Científico del INPA*, 2, 181-199.
- Beltrán-León, B. & Ríos, R. (2000). *Estadios tempranos de peces del Pacífico colombiano*. Tomo I. Ministerio de Agricultura y Desarrollo Rural. Instituto Nacional de Pesca y Acuicultura. INPA. Buenaventura, Colombia.
- Beltrán-León, B., & Morales, Y. (2021). Distribución, composición y abundancia del ictioplancton en tres áreas marinas protegidas del Pacífico colombiano. *Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras*, 50(2), 31–52.
- Bode, M., Leis, J. M., Mason, L. B., Williamson, D. H., Harrison, H. B., Choukroun, S., Jones, G. P. (2019). Successful validation of a larval dispersal model using genetic parentage data. *PLoS Biology*, 17(7), e3000380. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.3000380>.
- Bradshaw, D. J. II, Perricone, C. S., King, L. E., Allmon, E. B., Sepúlveda, M., Riche, M., Wills, P. S., Kirchhoff, N. & Mejri, S. (2023). Commercial production of Florida pompano (*Trachinotus carolinus*) larvae at low salinity induces variable changes in whole-larvae microbial diversity, gene expression, and gill histopathology. *Frontiers in Marine Science*, 10, 1158446. <https://doi.org/10.3389/fmars.2023.1158446>.
- Brochier, T., Echevin, V., Tam, J., Chaigneau, A., Goubanova, K. & Bertrand, A. (2013). Climate change scenarios experiments predict a future reduction in small pelagic fish recruitment in the Humboldt Current system. *Global Change Biology*, 19(6), 1841-1853.

- Burgess, S. C., Bode, M., Leis, J. M., & Mason, L. B. (2022). Individual variation in marine larval-fish swimming speed and the emergence of dispersal kernels. *Oikos*, 3, e08896. <https://doi.org/10.1111/oik.08896>.
- Calle-Bonilla, I., Giraldo, A. & Cuéllar-Chacón, A. (2017). Variación espacio temporal del ensamble de larvas de peces coralinos en isla Gorgona, Pacífico colombiano. *Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras*, 46(2): 55-72.
- Canty, A., & Ripley, B. (2024). boot: Bootstrap R (S-Plus) Functions. R package version 1.3-30.
- Castro-Aguirre, J. L., Espinosa Pérez, H., & Schmitter-Soto, J. J. (1999). *Ictiofauna estuarino-lagunar y vicaria de México*. Colección Textos Politécnicos.
- Chao, A., Gotelli, N. J., Hsieh, T. C., Sander, E. L., Ma, K. H., Colwell, R. K., & Ellison, A. M. (2014). Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: a framework for sampling and estimation in species diversity studies. *Ecological Monographs*, 84:45-67.
- Checkley, D. M., Asch, R. G. & Rykaczewski, R. R. (2017). Climate, Anchovy, and Sardine. *Annual Review of Marine Science*, 9(1), 469-493.
- China, V., & Holzman, R. (2014). Hydrodynamic starvation in first-feeding larval fishes. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111(22), 8083-8088.
- Ciechomski, J. (1981). Ictioplancton. En: Boltovskoy, D. (Ed.). *Atlas de zooplancton del Atlántico sudoccidental y métodos de trabajo con el zooplancton marino*. Publicación Especial del INIDEP. Mar de Plata, Argentina.
- Collette, B. B., & Nauen, C. E. (1983). *FAO species catalogue. Vol. 2. Scombrids of the world: An annotated and illustrated catalogue of tunas, mackerels, bonitos and related species known to date*. FAO Fisheries Synopsis No. 125, Vol. 2. Food and Agriculture Organization of the United Nations.
- Collette, B. B., & Nauen, C. E. (2001). *Scombridae. Tunas (also, albacore, bonitos, mackerels, seerfishes, and wahoo)*. En: Carpenter, K. E. & Niem, V. (Eds.). *FAO species identification guide for fishery purposes. The living marine resources of the Western Central Pacific. Vol. 6. Bony fishes part 4 (Labridae to Latimeriidae), estuarine crocodiles* (pp. 3721-3756). Food and Agriculture Organization of the United Nations.

- Corredor-Acosta, A., Cortés-Chong, N., Acosta, A., Pizarro-Koch, M., Vargas, A., Medellín-Mora, J., Saldías, G. S., Echeverry-Guerra, V., Gutiérrez-Fuentes, J., & Betancur-Turizo, S. (2020). Spatio-temporal variability of chlorophyll-a and environmental variables in the Panama bight. *Remote Sensing*, 12(13), 2150. <https://doi.org/10.3390/rs12132150>
- Cowen, R. K. & Sponaugle, S. (2009). Larval Dispersal and Marine Population Connectivity. *Annual Review of Marine Science*, 1(1), 443-466.
- Cushing, D. H. (1990). Plankton production and year-class strength in fish populations: An update of the match/mismatch hypothesis. In: Blaxter, J. H. S. & Southward, A. J. (Eds.). *Advances in Marine Biology*. (pp. 249–293). Volume 27. Academic Press.
- D'Croz, L., & O'Dea, A. (2007). Variability in upwelling along the Pacific shelf of Panamá and implications for the distribution of nutrients and chlorophyll. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 73(1-2), 325–340. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2007.01.013>
- Davison, A. C., & Hinkley, D. V. (1997). *Bootstrap Methods and Their Applications*. Cambridge University Press, Cambridge. ISBN 0-521-57391-2
- De Cáceres, M., & Legendre, P. (2009). Associations between species and groups of sites: indices and statistical inference. *Ecology*, 90, 3566-3574. <https://doi.org/10.1890/08-1823.1>
- De Macedo-Soares, L., García, C., Freire, A., & Muelbert, J. (2014). Large-scale ichthyoplankton and water mass distribution along the South Brazil Shelf. *PLoS One*, 9(3), e91241.
- Devis-Morales, A., Schneider, W., Montoya-Sánchez, R. A., & Rodríguez-Rubio, E. (2008). Monsoon-like winds reverse oceanic circulation in the Panama Bight. *Geophysical Research Letters*, 35(20).
- Díaz, J. M., & Acero, A. (2003). Marine biodiversity in Colombia: Achievements, status of knowledge and challenges. *Gayana*, 67(2), 261-274.
- Downie, A. T., Illing, B., Faria, A. M., & Rummer, J. L. (2020). Swimming performance of marine fish larvae: Review of a universal trait under ecological and environmental pressure. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 30, 93-108.

- Downie, A. T., Leis, J. M., Cowman, P. F., McCormick, M. I., & Rummer, J. L. (2021). The influence of habitat association on swimming performance in marine teleost fish larvae. *Fish and Fisheries*, 22(6), 1187-1212.
- Doyle, M. J., Morse, W. W., & Kendall, A. W. Jr. (1993). A Comparison of larval fish assemblages in the temperate zone of the northeast Pacific and northwest Atlantic oceans. *Bulletin of Marine Science*, 53, 588-644.
- Dufrêne, M., & Legendre, P. (1997). Species assemblages and indicator species: The need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs*, 67(3), 345-366. [https://doi.org/10.1890/0012-9615\(1997\)067\[0345:SAAIST\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9615(1997)067[0345:SAAIST]2.0.CO;2)
- Echeverri, C., & H. Bergamín. (1982). *Estudio preliminar de la taxonomía y distribución de larvas de peces en la bahía de Buenaventura*. Tesis de pregrado. Biólogo. Universidad del Valle. Cali, Colombia.
- Escarria, E., Beltrán, B., Giraldo, A., & Zapata, F. (2007). Ictioplankton en el Parque Nacional Natural Isla Gorgona (Océano Pacífico colombiano) durante septiembre 2005. *Investigaciones marinas*, 35(2): 127-133.
- Eslava, J. A. (1993). Climatología. En: Leyva, P. (Ed.), Colombia Pacífico. Tomo I (pp. 136–147). Fondo FEN Colombia.
- Fernández-Álamo, M. A., & Färber-Lorda, J. (2006). Zooplankton and the oceanography of the eastern tropical Pacific: A review. *Progress in Oceanography*, 69(2–4), 318–359. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2006.03.003>
- Fiedler, P. C., & Lavín, M. F. (2017). Oceanographic conditions of the Eastern Tropical Pacific. En: Glynn, P. W., Manzello, D. P., & Enoch, I. C. (Eds.). *Coral Reefs of the Eastern Tropical Pacific* (pp. 59–83). Springer. https://doi.org/10.1007/978-94-017-7499-4_3
- Fiedler, P. C., & Talley, L. D. (2006). Hydrography of the eastern tropical Pacific: A review. *Progress in Oceanography*, 69, 143-180.
- Fisher, R., Leis, J. M., Hogan, J. D., Bellwood, D. R., Wilson, S. K., & Job, S. D. (2022). Tropical larval and juvenile fish critical swimming speed (U-crit) and morphology data. *Scientific Data*, 9(1), 45. <https://doi.org/10.1038/s41597-022-01146-3>.

- Flores-Coto, C., Gutiérrez, R. M., González-Félix, M., Sanvicente-Añorve, L., & García, F. Z. (2000). Annual Variation of Ichthyoplankton Assemblages in Neritic Waters of the Southern Gulf of Mexico. *Caribbean Journal of Science*, 36(3/4): 233-243.
- Flores-Coto, C., Fuentes, M., Zavala, G., & Añorva, S. (2009). Ictioplancton del sur del Golfo de México. Un Compendio. *Hidrología*, 19(1), 49-76.
- Forsbergh, E. (1969). Estudio sobre la climatología, oceanografía y pesquerías del Panamá Bight. *Comisión Interamericana Del Atún Tropical*, 14(2), 46–385.
- Franco-Gordo, C., Godínez-Domínguez, E., & Suárez-Morales, E. (2002). Larval fish assemblages in waters off the central Pacific coast of Mexico. *Journal of Plankton Research*, 24(8): 775-784.
- Fuiman, L. A., & Werner, R. G. (2002). Fishery science. Blackwell Science, Malden.
- Fuiman, L. A., & Werner, R. G. (2009). Fishery science: the unique contributions of early life stages. Oxford: Blackwell Science Ltd, New Jersey.
- Funes-Rodríguez, R., Flores-Coto, C., Esquivel-Herrera, A., Fernández-Alamo, M. A., & Gracia-Gásca, A. (2002). Larval fish community structure along the west coast of Baja California during and after the El Niño event (1983). *Bulletin of Marine Science*, 70(1): 41-54.
- Gallego, J. J., & Giraldo, A. (2018). Variación espacial y temporal de larvas de peces en una bahía hipersalina del Caribe colombiano. *Boletín Investigaciones Marinas y Costeras*, 47(1), 117-141.
- Gallego-Zerrato, J. J., Córdoba-Rojas, D. F., & Giraldo, A. (2023). Composición taxonómica de las larvas de peces en el arrecife coralino de La Azufrada, Pacífico colombiano, entre 2017 a 2019. *Boletín Científico, Centro de Museos, Museo de Historia Natural*, 27(2), 245-261.
- Galvis, J., & Mojica, J. (1993). Geología. En: Leyva, P. (Ed.). *Colombia: Pacifico*. Tomo I. Fondo para la Protección del Medio Ambiente FEN, Bogotá.
- Giraldo, A. (2008). Variabilidad espacial de temperatura, salinidad y transparencia en el ambiente pelágico del PNN Gorgona durante Cálido 2007 y Frío 2008. *Boletín Científico CIOH*, (26), 157-163.

- Giraldo, A. (2020). Ictioplancton de Cabo Manglares (Distrito nacional de manejo integrado Cabo Manglares, Bajo Mira y Frontera), Nariño, Colombia. *Boletín Científico Centro de Museos, Museo de Historia Natural*, 24(1), 135-149.
- Giraldo, A., Rodríguez-Rubio, E., & Zapata, F. (2008). Condiciones oceanográficas en isla Gorgona, Pacífico oriental tropical de Colombia. *Latin American Journal of Aquatic Research*, 36(1), 121-128.
- Giraldo, A., & Valencia, B. (2008). *Chocó, paraíso por naturaleza: Punta Cruces y Cabo Frío*. Programa Editorial Universidad del Valle, Cali.
- Giraldo, A., & Valencia, B. (2013). Disponibilidad de larvas de peces de importancia comercial en la zona de Cabo Marzo y el Golfo de Cupica: Insumo técnico para definir un área de reserva especial. Informe Técnico. Grupo de Investigación en Ciencias Oceanográficas, Departamento de Biología, Facultad de Ciencias Naturales y Exactas, Universidad del Valle. Cali, Colombia.
- Gleiber, M. R., Sponaugle, S., & Cowen, R. K. (2020). Some like it hot, hungry tunas do not! Implications of temperature and plankton food web dynamics on growth and diet of tropical tuna larvae. *ICES Journal of Marine Science*, 77, 3058–3073.
- González, E. A., & Saldierna, R. J. (1997). Adiciones y comentarios a los Gobiidae de la Bahía de La Paz, B.C.S., México. *Oceánides*, 12(2), 117-120.
- González-Navarro, E. A., Saldierna-Martínez, R. J., Aceves-Medina, G., & Jiménez-Rosenberg, S. P. A. (2013). Atlas de identificación de larvas de peces de la subdivisión Elopomorpha del Pacífico Mexicano. *CICIMAR Oceánides*, 28(2), 7-40.
- González-Navarro, E. A., Saldierna-Martínez, R. J., & Aceves-Medina, G. (2014). Larval development of *Evermannia zosterura* (Perciformes: Gobiidae). *Revista de Biología Tropical*, 62(2), 603–610.
- González-Navarro, E., Saldierna-Martínez, R., & Aceves-Medina, G. (2021). Larval development of *Microgobius tabogensis* Meek & Hildebrand, 1928 (Pisces: Gobiidae) from a coastal lagoon in the Gulf of California, México. *Latin American Journal of Aquatic Research*, 49(3), 497-506. doi: <http://dx.doi.org/10.3856/vol49-issue3-fulltext-2658>

Govoni, J. J., & Pietrafesa, L. J. (1994). Eulerian views of layered water currents, vertical distribution of some larval fishes, and inferred advective transport over the continental shelf off North Carolina, USA, in winter. *Fisheries Oceanography*, 3, 120-132.

Govoni, J. J. (2005). Fisheries oceanography and the ecology of early life histories of fishes: a perspective over fifty years. *Scientia Marina*, 69(S1), 125-137.

Gray, C. A., & Miskiewicz, A. G. (2000). Larval fish assemblages in south-east Australian coastal waters: seasonal and spatial structure. *Estuarine Coastal and Shelf Science*, 50(4), 549-570.

Hare, J. A., Fahay, M. P. & Cowen, R. K. (2001). Springtime ichthyoplankton of the slope region off the north-eastern United States of America: larval assemblages, relation to hydrography and implications for larval transport. *Fisheries Oceanography*, 10, 164–192.

Hernández, J. R., Carassou, L., Graham, W. M., & Powers, S. P. (2013). Evaluation of the taxonomic sufficiency approach for ichthyoplankton community analysis. *Marine Ecology Progress Series*, 491, 77-90.

Hernández, C. M., Paris, C. B., Vaz, A. C., Jones, B. T., Kellner, J. B., Richardson, D. E., Sponaugle, S., Cowen R. K. & Llopiz, J. K. (2023). Diverse patterns of larval coral reef fish vertical distribution and consequences for dispersal and connectivity. *Coral Reefs*, 42, 453-465. <https://doi.org/10.1007/s00338-023-02355-x>.

Houde, E. D., (2008). Emerging from Hjort's shadow. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science*, 41, 53–70. <https://doi.org/10.2960/J.v41.m634>.

Houde, E. D. (2018). Fish larvae, encyclopedia of ocean sciences, 3rd Edition. Elsevier London.

Hsieh, H., Lo, W., Wu, L., Liu, D., & Su, W. (2011). Comparison of distribution patterns of larval fish assemblages in the Taiwan strait between the northeasterly and souhwestly monsoons. *Zoological Studies*, 50(4): 491-505.

Hsieh, T. C., Ma, K. H., & Chao, A. (2024). iNEXT: iNterpolation and EXTrapolation for species diversity. R package version 3.0.1 URL: <http://chao.stat.nthu.edu.tw/wordpress/software-download/>.

- Jerez-Guerrero, M., Criales-Hernández, M. I., & Giraldo, A. (2017). Copépodos epipelágicos en Bahía Cupica, Pacífico colombiano: composición de especies, distribución y variación temporal. *Revista de Biología Tropical*, 65(3), 1046-1061.
- Jiménez-Rosenberg, S. P. A., González-Navarro, E. A., & Saldierna-Martínez, R. J. (2003). Larval, pre-juvenile and juvenile development of *Diapterus peruvianus* (Perciformes: Gerreidae). *Revista de Biología Tropical*, 51(2), 479-87.
- Jiménez-Rosenberg, S. P. A., González-Navarro, E. A., & Saldierna-Martínez, R. J. (2006). Larval, prejuvenile and juvenile development of *Eucinostomus currani*. *Journal of Fish Biology*, 69, 28–37
- Jiménez-Rosenberg, S. P. A., Aceves-Medina, G., Saldierna-Martínez, R. J., & Cota-Gómez, V. (2007). Fish larvae in Bahía Sebastián Vizcaíno and the adjacent oceanic region, Baja California, México. *Check List*, 3(3), 204-223.
- Juan-Jordá, M. J., Mosqueira, I., Freire, J., & Dulvy, N. K. (2020). *Global population trajectories, life history strategies and vulnerability to extinction in pelagic marine fishes*. Fish and Fisheries, 21(5), 1010-1022.
- Keskin, C. & Pauly, D. (2019). Species composition of ichthyoplankton assemblages: a response to seasonal temperature changes. *Mediterranean Marine Science*, 20(1), 222-226.
- Kindt, R., & Coe, R. (2005). Tree diversity analysis. A manual and software for common statistical methods for ecological and biodiversity studies. World Agroforestry Centre (ICRAF). ISBN 92-9059-179-X, <http://www.worldagroforestry.org/output/tree-diversity-analysis>
- Kingsford, M. J., Leis, J. M., Shanks, A., Lindeman, K. C., Morgan, S. G., & Pineda, J. (2002). Sensory environments, larval abilities and local self-recruitment. *Bulletin of Marine Science*, 70(1), 309-340.
- Kiorboe, T., Mohlenberg, F., & Tiselius, P. (1988). Propagation of planktonic copepods: production and mortality of eggs. *Hydrobiologia*, 167-168, 219-225.
- Klawe, W. L. (1963). Observations on the spawning of four species of tuna (*Neothunnus macropterus*, *Katsuwonus pelamis*, *Auxis thazard* and *Euthynnus lineatus*) in the eastern

Pacific Ocean, based on the distribution of their larvae and juveniles. *Inter-American Tropical Tuna Commission*, 6(9): 447-540.

Kurogi, H., Mochioka, N., Okazaki, M., Takahashi, M., Miller, M. J., Tsukamoto, K., Ambe, D., Katayama, S., & Chow, S. (2012). Discovery of a spawning area of the common Japanese conger *Conger myriaster* along the Kyushu-Palau ridge in the western north pacific. *Fisheries Science*, 78, 525-532. <https://doi.org/10.1007/s12562-012-0468-6>.

Kuroki, M., Miller, M. J., Feunteun, E., Sasal, P., Pikering, T., Han, Y. S., Faliex, E., Acou, A., Dessier, A., Schabetsberger, R., Watanabe, S., Kawakami, T., Onda, H., Higuchi, T., Takeuchi, A., Shimizu, M., Hewavitharane, C. A., Hagihara, S., Taka, T., Kimura, S., Mochioka, N., Otake, T., & Tsukamoto, K. (2020). Distribution of anguillid leptocephali and possible spawning areas in the South Pacific Ocean. *Progress in oceanography*, 180, 102234. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2019.102234>.

Lambert, Y., Yaragina, N., Kraus, G., Marteinsdottir, G., & Wright, P. J. (2003). Using environmental and biological indices as proxies for egg and larval production of marine fish. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science*, 33, 115-159.

Lauth, R. R., & Olson, R. J. (1996). Distribution and abundance of larval Scombridae in relation to the physical environment in the northwestern Panama Bight. *Inter-American Tropical Tuna Commission*, 21(3).

Leis, J. M. (1991). The pelagic stage of reef fishes: the larval biology of coral reef fishes. In: Sale, P.F. (Ed.). *The ecology of fishes on coral reefs*. University of Hawaii. Honolulu.

Leis, J. M. (2015). Taxonomy and systematics of larval Indo-Pacific fishes: a review of progress since 1981. *Ichthyological Research*, 62(1), 9-28.

Leis, J. M. (2018). Paradigm Lost: Ocean Acidification Will Overturn the Concept of Larval-Fish Biophysical Dispersal. *Frontiers in Marine Science*, 5, 47. <https://doi.org/10.3389/fmars.2018.00047>.

Leis, J. M. (2020). Measurement of swimming ability in larval marine fishes: comparison of critical speed with in situ speed. *Marine Ecology Progress Series*, 650, 203-215. <https://doi.org/10.3354/meps13233>.

Leis, J. M. (2021). Perspectives on Larval Behaviour in Biophysical Modelling of Larval Dispersal in Marine, Demersal Fishes. *Oceans*, 2(1), 1-25. <https://doi.org/10.3390/oceans2010001>.

Leis, J. M., & McCormick, M. I. (2002). The biology, behavior and ecology of the pelagic, larval stage of coral-reef fishes. In: Sale, P.F. (Ed.). *Coral reef fishes: New insights into their ecology*. Academic Press, San Diego.

Leis, J. M., Siebeck, U. E., & Dixon, D. L. (2011). How Nemo finds home: the neuroecology of dispersal and of population connectivity in larvae of marine fishes. *Integrative and comparative biology*, 51(5), 826-843.

León-Chávez, C. A., Sánchez-Velasco, L., Beier, E., Lavín, M. F., Godínez, V. M., & Färber-Lorda, J. (2010). Larval fish assemblages and circulation in the Eastern Tropical Pacific in Autumn and Winter. *Journal of Plankton Research*, 32(4), 397-410.

León-Chávez, C. A., Beier, E., Sánchez-Velasco, L., Barton, E. D., & Godínez, V. M. (2015). Role of circulation scales and water mass distributions on larval fish habitats in the Eastern Tropical Pacific off Mexico. *Journal of Geophysical Research - Oceans*, 120(6), 3987-4002.

Lobo-Guerrero, A. (1993). Hidrología e Hidrogeología. In: Leyva, P. (Ed.). *Colombia Pacífico*. Tomo I (pp. 120–134). Fondo FEN Colombia.

Longhurst, A. R., & Pauly, D. (1987). *Ecology of tropical oceans*, Academic Press. New York.

López-Peralta, R. (1984). Descripción y abundancia del ictioplancton entre 0 y 10 m de profundidad para el Pacífico colombiano (Nov. 1982). Tesis de Biología Marina. Universidad Jorge Tadeo Lozano. Facultad de Biología Marina, Bogotá, Colombia. Págs. 218.

Lowerre-Barbieri, S. K., Lowerre, J. M., & Barbieri, L. R. (1998). Multiple spawning and the dynamics of fish populations: inferences from an individual-based simulation model. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 55(10), 2244-2254.

Lowerre-Barbieri, S. K., Ganas, K., Saborido-Rey, F., Murua, H., & Hunter, J. R. (2011). Reproductive timing in marine fishes: variability, temporal scales, and methods. *Marine and Coastal Fisheries*, 3(1), 71-91.

- Margalef, R. (1974). Ecología. España: Editorial Omega.
- Martínez-Aguilar, T., Giraldo, A., & Rodríguez-Rubio, E. (2010). Ictioplankton en la zona costera del Pacífico colombiano durante la fase terminal de El Niño 2006-2007. *Latin American Journal of Aquatic Research*, 38(1): 151-166.
- Matsumoto, W. M. (1959). Descriptions of *Euthynnus* and *Auxis* larvae from the Pacific and Atlantic Oceans and adjacent seas. *Dana-Report*, 50,1-34.
- Mavruk, S., Bengil, F., Yükses, A., Özyurt, C. E., Kiyaga, V. B., & Avşar, D. (2018). Intra-annual patterns of coastal larval fish assemblages along environmental gradients in the northeastern Mediterranean. *Fisheries Oceanography*, 27(3), 232-245.
- Menezes, N. A., de Figueiredo, J. L., & de Araújo, F. G. (2003). *Peixes marinhos do Brasil: Guia prático de identificação*. Editora da Universidade de São Paulo.
- Miller, B., & Kendall, A. (2009). Early life history of marine fishes, University of California Press, Los Angeles.
- Miyashita, S., Sawada, Y., Okada, T., Murata, O., & Kumai, H. (2001). Morphological development and growth of laboratory-reared larval and juvenile *Thunnus thynnus* (Pisces: Scombridae). *Fishery Bulletin*, 99(4), 601-615.
- Moreno, A. (1995). Descripción, distribución y abundancia de larvas y post-larvas de cianidos (Pisces, Perciformes) en el Pacífico colombiano durante 1991. Tesis de pregrado. Biólogo. Universidad del Valle. Cali, Colombia.
- Moser, H. G. (1996). *The early stages of fishes in the California current region. California cooperative oceanic fisheries investigations (CalCOFI)*. Atlas No. 33. National Marine Fisheries Service, Southwest Fisheries Science Center, La Jolla, California. Allen Press, Inc., Lawrence, Kansas.
- Moser, H. G., & Smith, P. E. (1993). Larval fish assemblages of the California current region and their horizontal and vertical distributions across a front. *Bulletin of Marine Science*, 53, 645–691.
- Moser, H. G., Ahlstrom, E. H., Kramer, D., & Stevens, E. G. (1974). Distribution and abundance of fish eggs and larvae in the Gulf of California. *CalCOFI Reports*, 17, 112-128.

- Muhling, B. A., Beckley, L. E., Koslow, J. A., & Pearce, A. F. (2007). Larval fish assemblages and water mass structure off the oligotrophic south-western Australian coast. *Fisheries Oceanography*, 17, 16–31. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2419.2007.00452.x>.
- Neira, A., Díaz, J., González, G., Velandia, C., & Melo, G. (2016). Diagnóstico de las pesquerías artesanales en el norte del Pacífico chocoano. En: Díaz, J., Guillot, L., & Velandia, C. (Eds.). *La pesca Artesanal en el Norte del Pacífico Colombiano: Un Horizonte Ambivalente*. Fundación MarViva. Bogotá, Colombia.
- Nelson, J. S. (2006). *Fishes of the World*. 4th Edition, John Wiley & Sons, Hoboken.
- Oksanen, J., Simpson, G., Blanchet, F., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P., O'Hara, R., Solymos, P., Stevens, M., Szoecs, E., Wagner, H., Barbour, M., Bedward, M., Bolker, B., Borcard, D., Carvalho, G., Chirico, M., De Caceres, M., Durand, S., Evangelista, H., FitzJohn, R., Friendly, M., Furneaux, B., Hannigan, G., Hill, M., Lahti, L., McGlinn, D., Ouellette, M., Ribeiro-Cunha, E., Smith, T., Stier, A., Ter Braak, C., & Weedon, J. (2024). vegan: Community Ecology Package. R package version 2.6-8, <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>
- Olivar, M. P., & Sabates, A. (1997). Vertical distribution of larval fishes in the north-west Mediterranean Sea in spring. *Marine Biology*, 129, 289-300. <https://doi.org/10.1007/s002270050169>.
- Olson, R. J., & Boggs, C. H. (1986). *Apex predation by yellowfin tuna (Thunnus albacares): Independent estimates from gastric evacuation and stomach contents, bioenergetics, and cesium concentrations*. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 43(9), 1760-1775.
- Olson, R. J., Young, J. W., Ménard, F., Potier, M., Allain, V., Goñi, N., Logan, J. M., Galván-Magaña, F., & Cherel, Y. (2016). *Bioenergetics, trophic ecology, and niche separation of tunas*. En: Block, B. A. & Stevens, E. D. (Eds.). *Tunas: Physiology, ecology, and evolution* (pp. 199-225). Academic Press.
- Ortiz-Galindo, J. L., Castro-Aguirre, J. L., Balart, E. F., & Álvarez-Pliego, N. (2008). Description of early ontogeny and osteological development of streaked mojarra *Eugerres lineatus* (Teleostei: Percoidae: Gerreidae). *Zootaxa*, 1911:1-30.

- Pankhurst, N. W., & Porter, M. J. R. (2003). Cold and dark or warm and light: variations on the theme of environmental control of reproduction. *Fish physiology and biochemistry*, 28(1), 385-389.
- P.N.N Utría. (2007). Plan de manejo 2007 –2011 Parque Nacional Natural Utría. Parques Nacionales Naturales De Colombia. Dirección Territorial. Noroccidente. Medellín (Antioquia).
- Patrick, P., Weidberg, N., Goschen, W. S., Jackson, J. M., McQuaid, C. D., & Porri, F. (2021). Larval fish assemblage structure at coastal fronts and the influence of environmental variability. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 9, 684502.
- Pauly, D., Froese, R., Liang, C., Müller, J., & Sorensen, P. (2023). Post-spawning growth acceleration in fish as a result of reduced live weight and thus, increased food conversion efficiency. *Environmental Biology of Fishes*, 106, 2031–2043.
- Pavlov, D. A., & Emel'yanova, N. G. (2016). Reproductive dynamics. In: Jakobsen, T., Fogarty, M. J., Megrey, B. A., Moksness, E (Eds.). *Fish reproductive biology*. (pp. 50-97). Second edition. Wiley-Blackwell Scientific Publications, Chichester, UK.
- Pennington, J. T., Mahoney, K. L., Kuwahara, V. S., Kolber, D. D., Calienes, R., & Chavez, F. P. (2006). Primary production in the eastern tropical Pacific: A review. *Progress in Oceanography*, 69(2-4), 285-317.
- Perry, R. I., Cury, P., Brander, K., Jennings, S., Möllmann, C. & Planque, B. (2010). Sensitivity of marine systems to climate and fishing: concepts, issues and management responses. *Journal of Marine Systems*, 79(3-4), 427-435.
- Pielou, E. (1966). The measurement of diversity in different types of biological collections. *Journal of Theoretical Biology*, 13, 131-144. [https://doi.org/10.1016/0022-5193\(66\)90013-0](https://doi.org/10.1016/0022-5193(66)90013-0)
- R Core Team (2024). R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>
- Ramírez-Martínez, G. A., Giraldo, A., Rivera-Gómez, M., & Aceves-Medina, G. (2022). Daily and monthly ichthyoplankton assemblages of La Azufrada coral reef, Gorgona Island, Eastern Tropical Pacific. *Regional Studies in Marine Science*, 52, 102378.

- Rangel-Ch., J. O., & Arellano, H. (2004). Clima del Chocó biogeográfico. En: Rangel-Ch., J. O. (Ed.), *Colombia Diversidad Biótica IV. El Chocó biogeográfico/Costa Pacífica* (pp. 39-82). Instituto de Ciencias Naturales. Bogotá.
- Ribeiro, F., Hale, E., Hilton, E. J., Clardy, T. R., Deary, A. L., Targett, T. E., & Olney, J. E. (2015). Composition and temporal patterns of larval fish communities in Chesapeake and Delaware Bays, USA. *Marine Ecology Progress Series*, 527, 167-180.
- Richards, W. J. (1985). Status of the identification of the early life stages of fishes. *Bulletin of Marine Science*, 37(2), 756-760.
- Richards, W. (2005). *Early stages of Atlantic fishes: an identification guide for the Western Central North Atlantic*. Volumen I-II. CRC Press. Boca Raton, USA.
- Rojas, A. M., Ruiz-Agudelo, C. A., Diazgranados, M. C., Polanco, H., & Anderson, R. (2019). Approach to an integral valuation of mangrove's ecosystem services in a marine protected area. Colombian Pacific region. *Journal of Environmental Economics and Policy*, 8(3), 322-342.
- Rueda-Montenegro C., & Caraballo, P. (1984). Composición, distribución y abundancia del ictioneuston en el Pacífico colombiano. Tesis de pregrado. Biólogo Marino. Universidad Jorge Tadeo Lozano, Bogotá, Colombia.
- Sabatés, A., Olivar, M. P., Salat, J., Palomera, I., & Alemany, F. (2007). Physical and biological processes controlling the distribution of fish larvae in the NW Mediterranean. *Progress in Oceanography*, 74, 355-376.
- Sadovy, Y. J. (1996). Reproduction of reef fishery species. In: Polunin, N. V. C. & Roberts, C. M. (Eds.). *Reef fisheries*. (pp. 15-59). Chapman and Hall, London.
- Saldierna-Martínez, R. J., González-Navarro, E. A., & Aceves-Medina, G. (2005). Larval development of *Symphurus atramentatus* (Cynoglossidae: Pleuronectiformes) from the Gulf of California. *Zootaxa*, 1016, 1-14.
- Saldierna-Martínez, R. J., Aceves-Medina, G., & González-Navarro, E. A. (2010). Larval development of the spotfin tonguefish (*Symphurus oligomerus* Mahadeva and Munroe, 1990) (Pleuronectiformes: Cynoglossidae) from the Gulf of California, Mexico. *Fishery Bulletin*, 108(1), 45-55.

Saldierna-Martínez, R. J., Aceves-Medina, G., González-Navarro, E. A., Jiménez-Rosenberg, S. P. A., Hernández-López, A., Hernández-Rivas, M. E., Hinojosa-Medina, A. T., De La Cruz-Agüero, J. (2024). Larval development of multispotted boby (*Sicydium multipunctatum* Regan, 1906), *Awaous* sp. Valenciennes, 1837, and small goby (*Evorthodus minutus* Meek and Hildebrand, 1928) in the Mexican Pacific. Professional Paper NMFS, 24: 81-96

Sassa, C., & Hirota, Y. (2013). Seasonal occurrence of mesopelagic fish larvae on the onshore side of the kuroshio off southern Japan. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 81, 49–61.

Sato, T., Tawa, A., Sakuma, K., & Sakurai, M. (2020). Larval identification based on melanophore patterns in two *Auxis* species, bullet tuna *Auxis rochei* and frigate tuna *Auxis thazard*, from the northwest Pacific Ocean. *Fisheries Science*, 86: 625–631. <https://doi.org/10.1007/s12562-020-01429-x>

Saville, A., & Schnack, D. (1981). Some thoughts on the current status os fish egg and larval distribution and abundance. *Rapports et Proces-Verbaux des Reunions - Conseil International pour L'Exploration de la Mer*, 178: 153-157.

Shannon, E., & Wiener, N. (1949). *The mathematical theory of communication*. EE. UU.: Urbana, University of Illinois Press.

Sherman, K., Lasker, R., Richards, W., & Kendall Jr., A. W. (1983). Ichthyoplankton and fish recruitment studies in Large Marine Ecosystems. *Marine Fisheries Review*, 45(10-12):1-25.

Sundby, S. (2000). Recruitment of Atlantic cod stocks in relation to temperature and advection of copepod populations. *Sarsia*, 85(4), 277-298.

Tarimo, B., Winder, M., Mtolera, M. S., Muhando, C. A., & Gullström, M. (2022). Seasonal distribution of fish larvae in mangrove-seagrass seascapes of Zanzibar (Tanzania). *Scientific Reports*, 12(1), 4196.

Tobón, A. (2001). Aspectos preliminares de la biología de *Caranx caninus* y *Seriola rivoliana* (Pisces: Carangidae) y aportes al conocimiento de algunos aspectos ecológicos y

pesqueros en la zona marina comprendida entre Cabo Corrientes y el corregimiento de Jobí, Chocó Pacífico colombiano. Trabajo de grado. Universidad del Valle, Cali, 121 pp.

Tobón-López, A., Rubio, E., & Giraldo, A. (2008). Composición y análisis taxonómico de la ictiofauna del Golfo de Tribugá, Pacífico norte de Colombia. *Latin American Journal of Aquatic Research*, 36(1): 93-104.

Tsukamoto, K. (2006). Spawning of eels near a seamount. *Nature*, 439, 929. <https://doi.org/10.1038/439929a>.

Valencia, B., Giraldo, A., Rivera-Gómez, M., Izquierdo-Peña, V., & Cuellar-Chacón, A. (2019). Efectos de la surgencia estacional sobre la hidrografía y las comunidades del mesozooplankton en una ensenada tropical del Pacífico colombiano. *Revista de Biología Tropical*, 67(4): 945-963.

Valencia, B., Rivera-Gómez, M., Jerez-Guerrero, M., Rondón-Ramos, M., & Giraldo, A. (2024a). Temporal and spatial variability of ichthyoplankton assemblages in the Eastern Tropical Pacific off Colombia. *Continental Shelf Research*, 275, 105228.

Valencia, B., Rivera-Gómez, M., Jerez-Guerrero, M., & Giraldo, A. (2024b). Surface mesozooplankton communities along an environmental gradient in the northern Pacific coast of Colombia. *Regional Studies in Marine Science*, 77, 103657.

Van der Lingen, C., & Huggett, J. A. (2003). The role of ichthyoplankton surveys in recruitment research and management of south African anchovy and sardine. In: Browman, H. I. & Skiftesvik, A. B. (Eds.). *The Big Fish Bang. Proceedings of the 26th Annual Larval Fish Conference*. (pp. 303–343). Institute of Marine Research, Bergen, Norway.

Velandia, M. C., Scheel, M., Puentes, C. A., Durán, D., Osorio, P., Delgado, P., Obando, N., Prieto, A., & Díaz, J. M. (2019). Atlas Marino-Costero del Bajo Baudó. Fundación MarViva, Bogotá.

Vieira, A. (2003). Lineamientos generales para el ordenamiento de la pesca artesanal en la costa norte del Chocó. Fundación Natura. Bogotá.

Villamizar, N., Blanco-Vives, B., Migaud, H., Davie, A., Carboni, S. & Sanchez-Vazquez, F. J. (2011). Effects of light during early larval development of some aquacultured teleosts: A review. *Aquaculture*, 315(1-2): 86-94.

Whitfield, A., & Pattrick, P. (2015). Habitat type and nursery function for coastal marine fish species, with emphasis on the Eastern Cape region, South Africa. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 160, 49-59.

Willett, C. S., Leben, R. R., & Lavín, M. F. (2006). Eddies and tropical instability waves in the eastern tropical Pacific: A review. *Progress in Oceanography*, 69: 218-238.

Wooster, W. S. (1959). Oceanographic Observations in the Panam Bight, “Askoy” Expedition, 1941. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 118(3), 119–151.

Zapata-Londoño, M. N., Márquez, E. J., Restrepo-Escobar, N., & Ríos-Pulgarín, M. I. (2020). Estructura poblacional y reproducción de cinco especies ícticas en un embalse neotropical. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 44(171), 622–638.