

## Hidrografía y cambios estructurales del mesozooplancton en el golfo de Cariaco, en dos períodos contrastantes

## Hydrography and structural changes of the mesozooplancton in Cariaco's Gulf, in two contrasting periods

Brightdoom Márquez-Rojas<sup>1</sup>, Mariella Benítez-Brito<sup>2</sup>, Luis Troccoli<sup>3</sup>

### Resumen

Con la finalidad de estudiar la respuesta ambiental del mesozooplancton en el golfo de Cariaco, se analizó la biomasa, composición y abundancia en octubre 2010 (época de relajación) y abril 2012 (época de surgencia). Las muestras fueron recolectadas en 19 estaciones a todo lo largo del golfo. Se realizaron calados oblicuos con una red bongo durante 15 minutos. Se midió in situ la salinidad, temperatura, concentración de oxígeno disuelto y nutrientes. Los valores de salinidad, temperatura y oxígeno para la época de relajación oscilaron entre 35,89-36,29; 27,13-29,5°C; 3,24-4,34 mg.L<sup>-1</sup>, respectivamente; mientras en surgencia variaron entre 25,76-36,86; 21,66-29,1°C; 5,81-7,14 mg.L<sup>-1</sup>, respectivamente. La biomasa y abundancia mesozooplanctónica presentó variación temporal significativa, siendo mayor en relajación, a diferencia de la abundancia fitoplanctónica que no mostró diferencias temporales. Se identificaron 15 grupos zooplanctónicos en relajación y 10 en surgencia; la composición reflejó la dominancia de copépodos y cladóceros, quedando en tercer lugar el plancton gelatinoso (apendiculados y sifonóforos). Durante el período de relajación se registró la biomasa y abundancia más elevada, sobre todo en la entrada del golfo (zona 1), con influencia de las aguas del río Manzanares. Las diferencias temporales siguen siendo un atributo importante en la comunidad mesozooplanctónica en el golfo de Cariaco, así como las variaciones espaciales.

**Palabras clave:** Mesozooplancton, Surgencia, Relajación, Variación temporal.

### Abstract

In order to study the environmental response mesozooplankton in the Gulf of Cariaco, biomass, species composition and abundance in October 2010 (relaxation time) and April 2012 (time of upwelling) was analyzed. Samples were collected at 19 stations throughout the gulf. Zooplankton samples were collected by vertical tows using a Bongo net for 15 minutes. It was measured in situ salinity, temperature, dissolved oxygen concentration and nutrients. Levels of salinity, temperature and oxygen for relaxation time ranged from 35.89 to 36.29; From 27.13 to 29.5°C; 3.24 to 4.34 mg.L<sup>-1</sup>, respectively; while upwelling ranged from 25.76 to 36.86; From 21.66 to 29.1°C; 5.81 to 7.14 mg.L<sup>-1</sup>, respectively. Biomass and abundance mesozooplankton presented significant temporal variation was greater relaxation, unlike phytoplankton abundance showed no temporary differences. 15 zooplankton groups in upwelling relaxation and 10 were identified; the composition reflected the dominance of copepods and cladocerans, being thirdly the gelatinous plankton (apendiculates and siphonophores). During the relaxation period biomass and abundance higher, mainly at the entrance of the Gulf (zone 1), influenced by the waters of the Manzanares river it was recorded. Temporary differences remain an important attribute in the mesozooplankton community in the Gulf of Cariaco and spatial variations.

**Keywords:** Mesozooplankton, Stratification, Temporal variation, Upwelling.

<sup>1</sup> Laboratorio de Zooplancton, Departamento de Biología Marina, Instituto Oceanográfico de Venezuela, Universidad de Oriente, Cumaná, Venezuela.

<sup>2</sup> Departamento de Biología, Escuela de Ciencias, Universidad de Oriente, Cumaná, Venezuela.

<sup>3</sup> Instituto de Investigaciones Científicas, Universidad de Oriente, Núcleo de Nueva Esparta, Cumaná, Venezuela.

Fecha recepción: Enero 22, 2016 Fecha aprobación: Abril 27, 2016 Editor Asociado: Valois-Cuesta H

## Introducción

Se ha demostrado que la variabilidad ambiental desempeña un papel importante en la determinación espacial y temporal en los patrones de distribución del zooplancton y en la composición de las especies (Longhurst 2007, Richardson 2008). En general, la abundancia del zooplancton se ha asociado con cambios en la producción fitoplanctónica y con efectos combinados de la climatología regional y las variables hidrográficas locales. Por consiguiente, la complejidad estructural y funcional de los ambientes costeros está basada en su heterogeneidad espacial. Los gradientes de temperatura, salinidad, concentración de nutrientes y los patrones internos de circulación, favorecen la elevada producción biológica que suele caracterizar estos ecosistemas (Esteves *et al.* 2008). El zooplancton presenta variaciones detectables, en cuanto a composición, abundancia y distribución, producto de cambios cíclicos en los factores ambientales como régimen de vientos, pluviosidad y aportes de agua dulce, entre otros (Mcclusky y Elliot 2004, Marques *et al.* 2006).

Otro fenómeno que guarda relación directa con la distribución de estos organismos es la surgencia costera, siendo además, uno de los procesos de interacción océano-atmósfera de importancia clave en la productividad de los ecosistemas marinos costeros (Mann y Lazier 1991). El golfo de Cariaco, ubicado en costa nororiental de Venezuela, es uno de los ecosistemas favorecidos por procesos de surgencia, durante los cuales la abundancia y biomasa planctónica se incrementan, originando así una zona fértil con un gran potencial pesquero. Es por ello que los estudios sobre el zooplancton se han llevado a cabo sobre todo en la región nororiental de Venezuela (Golfo y Fosa de Cariaco), donde destacan los estudios sobre abundancia, composición y biomasa del zooplancton (Legaré 1961, Zoppi 1961, Legaré y Zoppi 1961, Urosa 1983, Márquez *et al.* 2006).

En el golfo de Cariaco, varios estudios proporcionan evidencia de la estacionalidad en la abundancia del zooplancton (Marin *et al.* 2004, Márquez *et al.* 2011). Estos estudios se refieren a incrementos de la biomasa y abundancia de los diferentes espectros de tallas del zooplancton en la época de surgencia, asociados con temperaturas bajas, salinidades y concentraciones de nutrientes altas. En la depresión

de Yaguaracual, golfo de Cariaco, Morales (2014) encontró una densidad mayor de copépodos, durante los meses de surgencia costera en el estrato superficial (>25 m).

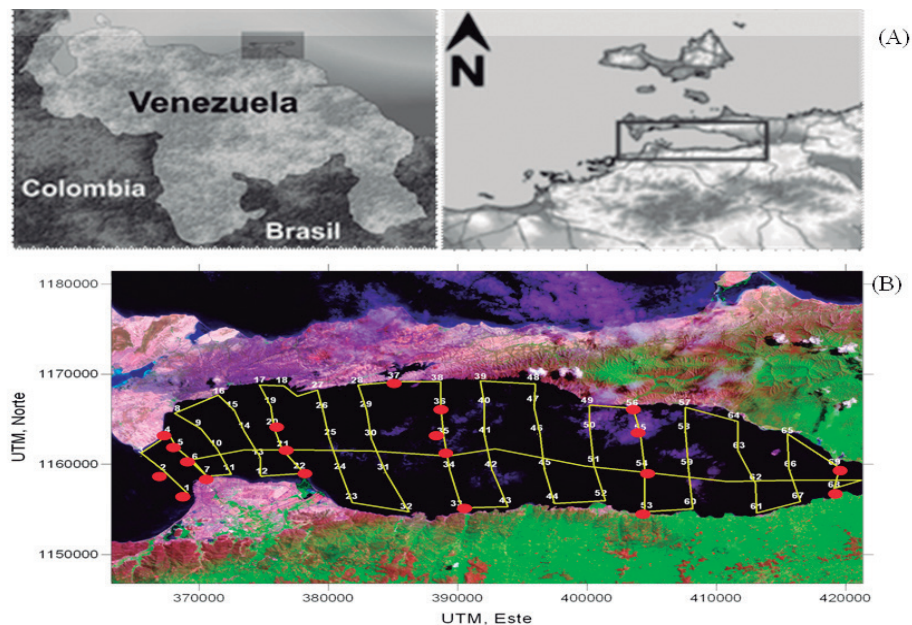
Como se mencionó antes, la zona costera oriental de Venezuela, se caracteriza por la influencia de la surgencia costera estacional (Fukuoka 1965, Alveira-Azcarate *et al.* 2009, 2011) y considerando que el golfo de Cariaco está ubicado en la zona de influencia, se plantea la necesidad de estudiar los cambios significativos estructurales del zooplancton desde el punto de vista espacial y estacional. Esto obedece a la influencia de la surgencia costera estacional en las condiciones hidrográficas en el área adyacente y los aportes continentales en el área interna. Por lo que, a partir de muestreos realizados en dos épocas contrastantes (relajación y surgencia), se describen y analizan las fluctuaciones temporales y espaciales del mesozooplancton en función de las condiciones locales.

## Metodología

**Área de estudio.** El golfo de Cariaco es un ecosistema geográficamente semicerrado ubicado en la costa nororiental de Venezuela, al este de la cuenca de Cariaco (10°25' y 10°35' Lat. N y los 63°38'8" y 64°13' Long. W; Figura 1).

Las condiciones hidrográficas y químicas del golfo de Cariaco están influidas por las variaciones de la surgencia costera, la cual está íntimamente relacionada con el régimen de los vientos. Vientos prevaletentes del E-NE generan la salida de las aguas superficiales y la entrada de aguas subsuperficiales de la fosa de Cariaco a las capas más profundas e intermedias del golfo (Okuda *et al.* 1978, Martínez *et al.* 2011).

**Recolección y procesamiento de las muestras.** Se escogieron 19 estaciones del golfo de Cariaco desde la boca hasta la zona interior del mismo (Figura 1); estas campañas se realizaron a bordo de B/O GUAIQUERI II, de la Universidad de Oriente, durante octubre de 2010 y abril de 2012, correspondientes a los períodos de relajación y surgencia, respectivamente. La salinidad, temperatura, concentración de oxígeno disuelto y abundancia fitoplanctónica se midieron a partir de las muestras de agua con botellas de Niskin (5 litros) adosadas a una roseta a 0, 5, 10 y 25 m. La



**Figura 1.** A. Ubicación geográfica de Venezuela y el golfo de Cariaco. B. Estaciones muestreadas de zooplancton en el Golfo de Cariaco.

temperatura y la salinidad se determinaron mediante una sonda multiparamétrica Hidrolab modelo Data Sonde 4. La concentración de oxígeno disuelto se determinó por el método de titulación modificado de Winkler (Strickland y Parsons 1972). Por otra parte, la concentración de fosfato y nitratos se establecieron de acuerdo con las recomendaciones de Gordon *et al.* (1993). La abundancia microalgal se determinó por el método de sedimentación de Utermöhl (1958).

Las muestras para estudiar la biomasa y composición del mesozooplancton se recolectaron con red de Bongo de 60 cm de diámetro de boca, equipada con mangas de 333 mm y 555 mm de abertura de malla a las cuales se les colocó un medidor de flujo a fin de cuantificar el volumen de agua filtrada. Los calados se realizaron de 25 m hacia la superficie, con una duración de 15 min, a una velocidad de arrastre de 2 nudos.

Las muestras se fijaron con formaldehído al 4%, neutralizado con borato de sodio. Cada muestra se homogenizó y se dividió en dos porciones iguales por medio de un separador de Folsom; una porción fue destinada a estudios de estructura de la comunidad y la otra para el análisis de la biomasa por medio del método gravimétrico (biomasa húmeda, Postel *et al.* 2000), sin separar en este proceso a los organismos gelatinosos; los datos se expresaron en  $\text{mg m}^{-3}$ . Para la ubicación taxonómica de los organismos se toma-

ron tres alícuotas de 2,5 ml y se procedió al conteo e identificación hasta el máximo nivel taxonómico, utilizando los trabajos de Tregouboff y Rose (1957), Boltovskoy (1981,1999), Gasca y Suárez (1996). La densidad mesozooplanctónica, se expresó en  $\text{ind.m}^{-3}$ .

**Análisis de los datos.** Luego de comprobar que no se cumplieron los supuestos del análisis paramétrico mediante la prueba de normalidad de Kolmogorov-Smirnov y homocedasticidad de Bartlett (Sheskin 2004), se utilizaron las pruebas no paramétricas (test de Mann-Whitney y Kruskal-Wallis). Se comparó la abundancia fitoplanctónica, biomasa y abundancia zooplanctónica en los dos períodos estudiados a través de la prueba Mann-Whitney.

Las estaciones fueron divididas en tres grupos, de acuerdo con su ubicación, correspondiendo la zona 1 (estaciones 2,4,5,6,7,20,21,22) a las ubicadas en la entrada del golfo; la zona 2 (estaciones 33,34,35,36,37) halladas en el centro y la zona 3 (53,54,55,56,68,69) con las estaciones encontradas en la parte oriental o saco del golfo. Las comparaciones de las 3 zonas en los períodos estudiados, se realizó con la prueba de Kruskal-Wallis. Para estas pruebas se utilizó el software estadístico Statgraphics plus 5.1. En los casos donde se hallaron diferencias significativas, se probaron las diferencias con la prueba a posteriori de diferencias mínimas significativas (LSD) (Sokal y Rohlf 1981). Se graficaron los resultados con dia-

gramas de cajas (boxplot).

Se realizó un análisis multivariado sobre la distribución y abundancia de los principales grupos del mesozooplancton. Se efectuó la transformación de la raíz cuarta de los datos para crear una matriz de similitud de Bray-Curtis. Para visualizar las diferencias en los grupos del mesozooplancton en dos dimensiones con los datos de abundancia de cada zona y período estudiado, se utilizó el escalamiento multidimensional no métrico (MDS). El análisis de similitud (ANOSIM) se utilizó para probar las diferencias entre los grupos de la comunidad del mesozooplancton entre las zonas y períodos. La identificación de los principales grupos taxonómicos que más contribuyen a la similitud y la disimilitud entre las zonas y los períodos de estudio se realizó con la prueba de porcentaje de similitud (SIMPER), para esto se utilizó el Primer 6 & Permanova (Clarke y Gorely 2006).

## Resultados

**Variables ambientales.** En la Tabla 1 se muestran los estadísticos básicos de las variables ambientales analizadas. Al comparar los valores de temperatura, salinidad y oxígeno disuelto, se detectó variación estacional significativa (test Mann-Whitney,  $W=9, 64, 210, p<0,05$ , respectivamente); las temperaturas más altas ( $28,63^{\circ}\text{C}$ ) se hallaron en relajación, mientras en surgencia la salinidad ( $35,39$ ) y el oxígeno disuelto ( $6,46 \text{ ml.L}^{-1}$ ) alcanzaron registros mayores.

Las concentraciones de nitrato ( $\text{NO}_3$ ) y nitrito ( $\text{NO}_2$ ) entre los períodos estudiados, no variaron significativamente (test Mann-Whitney,  $W=138, 156, p>0,05$ , respectivamente). No obstante, entre el amonio ( $\text{NH}_4$ ) y el fosfato ( $\text{PO}_4$ ) si se hallaron diferen-

cias estacionales (test Mann-Whitney,  $W=254, 219, p<0,05$ , respectivamente), detectándose los valores mayores en surgencia, con concentraciones medias de  $2,39$  y  $0,37 \mu\text{mol.L}^{-1}$ , respectivamente.

**Abundancia fitoplanctónica.** La abundancia fitoplanctónica en relajación alcanzó una concentración media de  $384,50\pm 247,77 \text{ cel.ml}^{-1}$  con valores mínimos de  $42,7$  y máximos de  $1094,7 \text{ cel.ml}^{-1}$ , mientras en surgencia los valores medios fueron superiores  $1140,03\pm 3072,16 \text{ cel.ml}^{-1}$ , con una gran variación entre  $21,6$  y  $13726,5 \text{ cel.ml}^{-1}$ , sin embargo, no se hallaron diferencias temporales (test Mann-Whitney,  $W=163, p>0,05$ ; Figura 2A). Lo mismo ocurrió entre las zonas, en ambos períodos no se encontraron diferencias significativas (test Kruskal-Wallis,  $H=4,85, p>0,05$  relajación y test Kruskal-Wallis,  $H=3,40, p>0,05$  surgencia; Figura 2 B, C).

**Biomasa húmeda del mesozooplancton.** La biomasa presentó variación estacional significativa (test Mann-Whitney,  $W=20, p<0,05$ ) y fue mayor en relajación que en surgencia (Figura 3A). Durante relajación la biomasa presentó un valor medio de  $0,09\pm 0,06 \text{ mg.m}^{-3}$ , con valores mínimos de  $0,01$  y máximos de  $0,25 \text{ mg.m}^{-3}$ , mientras en surgencia el valor medio fue  $0,01\pm 0,02 \text{ mg.m}^{-3}$ , con un mínimo y máximo de  $4,3\times 10^{-5}$  y  $0,09 \text{ mg.m}^{-3}$ , respectivamente.

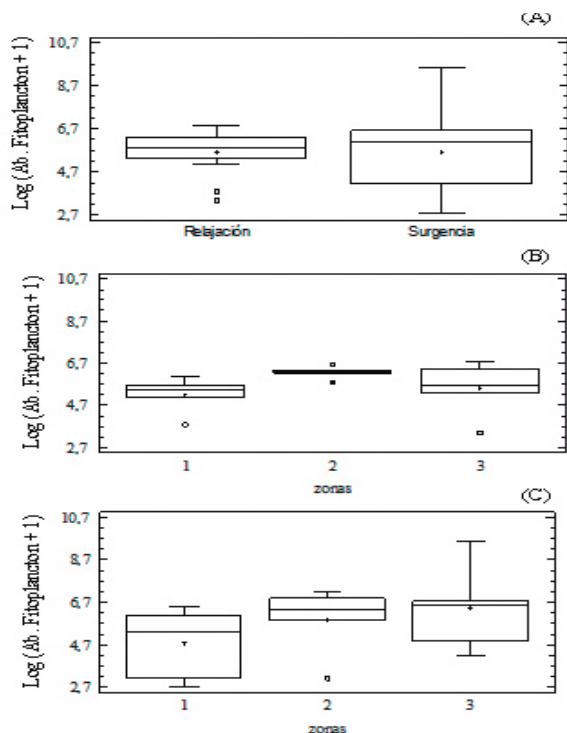
Las medias obtenidas en las tres zonas en relajación fueron: zona 1:  $0,11\pm 0,07 \text{ mg.m}^{-3}$ , zona 2:  $0,07\pm 0,05 \text{ mg.m}^{-3}$ , zona 3:  $0,06\pm 0,04 \text{ mg.m}^{-3}$ ; la biomasa registrada en la zona 1 fue significativamente mayor a las zonas 2 y 3 (test Kruskal-Wallis,  $H=5,39, p<0,05$ ; Figura 3B). Por zonas, la época de surgencia no mostró diferencias significativas (test Kruskal-Wallis,  $H=1,53, p>0,05$ ; Figura 3C).

**Abundancia mesozooplanctónica.** La abundan-

**Tabla 1.** Estadísticos básicos de las variables físico-químicas medidas durante el período de relajación y surgencia en el golfo de Cariaco

	Relajación					Surgencia					Estadístico
	N	Min	Max	Media	DE	N	Min	Max	Media	DE	
Temperatura ( $^{\circ}\text{C}$ )	19	28,21	29,28	28,63	0,30	19	22,39	28,43	25,62	1,86	$W=9, p<0,05^*$
Salinidad	19	36,05	36,22	36,15	0,05	19	32,94	36,61	35,39	0,88	$W=64, p<0,05^*$
Oxígeno ( $\text{mlO}_2\text{.L}^{-1}$ )	19	3,84	4,22	4,04	0,10	19	5,45	7,09	6,46	0,41	$W=210, p<0,05^*$
Nitrato ( $\mu\text{mol.L}^{-1}$ )	19	1,18	3,58	2,16	0,80	19	0,73	12,84	3,07	2,96	$W=138, p>0,05$
Nitrito ( $\mu\text{mol.L}^{-1}$ )	19	0,07	0,27	0,15	0,07	19	0,01	0,53	0,17	0,12	$W=156, p>0,05$
Amonio ( $\mu\text{mol.L}^{-1}$ )	19	0,61	2,64	1,25	0,52	19	1,07	4,23	2,39	0,98	$W=254, p<0,05^*$
Fosfato ( $\mu\text{mol.L}^{-1}$ )	19	0,09	0,94	0,26	0,20	19	0,01	0,69	0,37	0,18	$W=219, p<0,05^*$

N: tamaño de la muestra, DE: desviación estándar, W: test Mann-Whitney

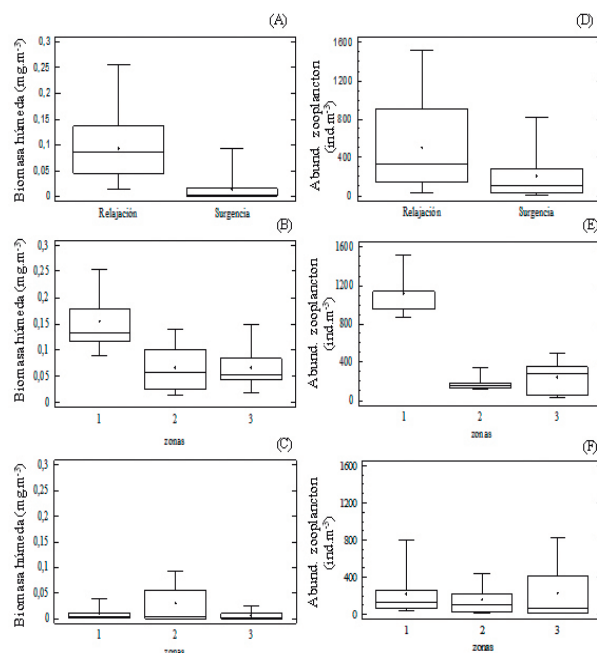


**Figura 2.** Variación temporal de la abundancia fitoplanctónica (A) y por zonas en la época de relajación (B) y en la época de surgencia (C) en el golfo de Cariaco. Zona 1: entrada. Zona 2: media. Zona 3: interna del golfo.

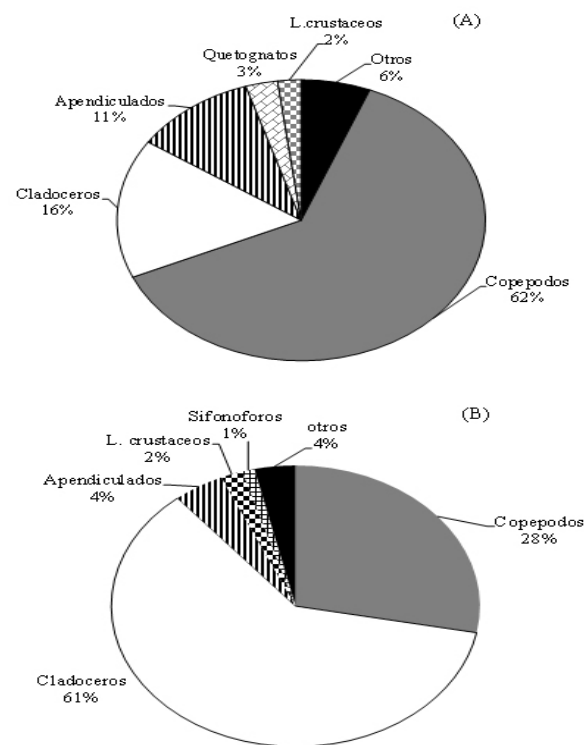
cia mesozooplanctónica entre épocas también fue significativamente diferente (test Mann-Whitney,  $W=78$ ,  $p<0,05$ ; Figura 3D), en relajación obtuvo una media de  $502,67\pm 440,97$  ind. $m^{-3}$ , con valores mínimos de 38,66 y máximos de 1513,51 ind. $m^{-3}$ , mientras en surgencia la densidad media fue menor  $207,43\pm 249,32$  ind. $m^{-3}$ , con un mínimo y máximo de 10,50 y 821,71 ind. $m^{-3}$ , respectivamente.

Al igual que la biomasa, se detectaron diferencias significativas por zonas, en la época de relajación (test Kruskal-Wallis,  $H=9,85$ ,  $p<0,05$ , Figura 3E). La densidad de la zona 1 ( $1000,18\pm 257,95$  ind. $m^{-3}$ ) fue significativamente mayor a la zona 2 ( $185,34\pm 89,54$  ind. $m^{-3}$ ) y 3 ( $245,42\pm 178,72$  ind. $m^{-3}$ ). En surgencia no se demostró diferencias entre las zonas (test Kruskal-Wallis,  $H=0,60$ ,  $p>0,05$ , Figura 3F).

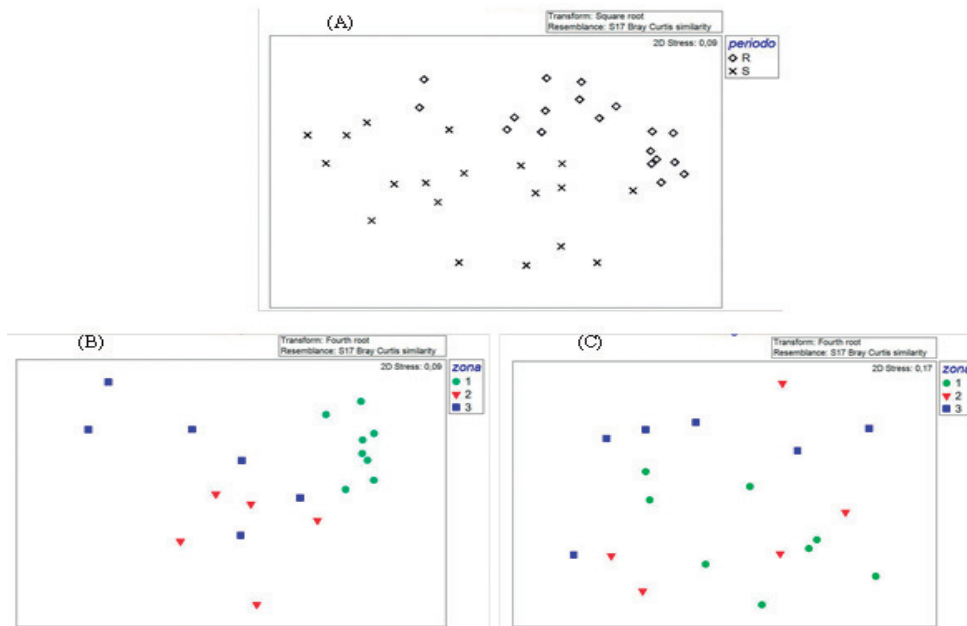
**Composición zooplanctónica.** Durante el período de relajación se registró mayor variedad de grupos zooplanctónicos (15 grupos), mientras en surgencia se contabilizaron 10 grupos. La composición porcentual en relajación estuvo dominada por los copépodos, sobre todo del orden Calanoida, con 62%, seguido de los cladóceros 16% y apéndiceados con 11%. El



**Figura 3.** Variación temporal de la biomasa húmeda ( $mg.m^{-3}$ ) y la densidad zooplanctónica ( $ind.m^{-3}$ ) (A, D) y por zonas en la época de relajación (B, E) y en la época de surgencia (C, F) en el golfo de Cariaco. Zona 1: entrada. Zona 2: media. Zona 3: interna del golfo.



**Figura 4.** Composición porcentual del mesozooplancton en la época de relajación (A) y en surgencia (B) en el golfo de Cariaco.



**Figura 5.** Ordenación MDS de las densidades zooplánctónicas en el golfo de Cariaco. A. Por período: relajación (triángulo gris claro) y surgencia (cuadro gris oscuro). B. Por zonas durante relajación. C. Por zonas en surgencia. Zona 1. triángulo gris claro). Zona 2. Triángulo negro). Zona 3. Cuadrado gris.

grupo “otros” con un 6% representado por organismos con baja representación en las muestras: huevos y larvas de peces, huevos de bivalvos, larvas de anélidos, anfípodos entre otros (Figura 4A). En surgencia la composición porcentual mostró diferencias estructurales, los cladóceros alcanzaron 61%, seguido de los copépodos con 28%, el resto de los grupos obtuvieron valores inferiores a 4% (Figura 4B).

El análisis MDS de los dos períodos estudiados, utilizando los datos de abundancia mesozooplánctónica se observan en la Figura 5A. La dispersión dentro del espacio de la ordenación refleja claramente los patrones estacionales; las densidades del período de relajación están agrupadas hacia la parte superior derecha de la figura con menos dispersión, mientras las densidades del período de surgencia están agrupadas hacia la parte inferior izquierda con más dispersión.

La ordenación MDS de la densidad mesozooplánctónica para las zonas estudiadas, en el período de relajación, mostró una clara diferenciación de las densidades entre las zonas; la 1 se ubicó en la parte superior derecha con poca dispersión, la 2 en la parte inferior y las densidades de la 3 se situaron hacia el extremo superior; estas dos zonas mostraron gran dispersión (Figura 5B). Durante el período de surgencia, no se evidenció una clara separación de las

densidades entre las tres zonas (Figura 5C).

Los resultados del análisis de una vía de similitud (ANOSIM) realizado entre las densidades mesozooplánctónicas de cada período mostraron un R global de 0,409 y un nivel de significancia de 0,01% (interpretado como un valor de  $p=0,0001$ ), demostrando diferencias significativas entre ambos períodos. El análisis de SIMPER indicó que la disimilitud entre las densidades del período de relajación y surgencia fue del 54,9% (Tabla 2) y se debió en gran parte a diferencias en tres grupos de zooplancton, copépodos, cladóceros y apendiculados.

El análisis de componentes principales (ACP) durante el período de relajación mostró en los tres primeros componentes correlaciones positivas, con un porcentaje acumulado de 70,5% (Tabla 3). En el primer componente se observaron claramente correlaciones positivas entre la abundancia zooplánctónica, el peso húmedo y el nitrato en relación inversa con la salinidad y la abundancia fitoplanctónica. En el segundo componente el oxígeno, el nitrato y el amonio están correlacionados (Figura 6A).

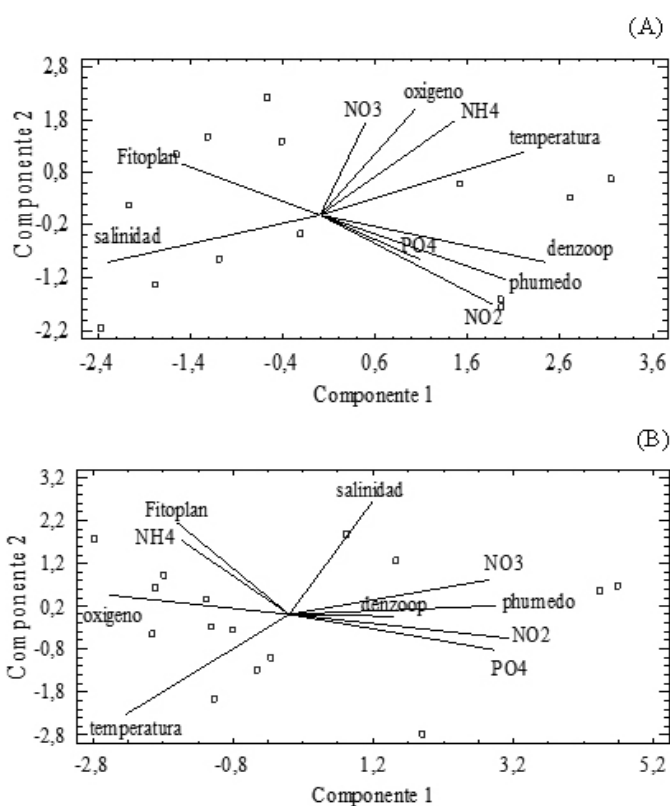
El ACP en el período de surgencia reveló en los tres primeros componentes correlaciones positivas, con una varianza acumulada de 80,2% (Tabla 3). En el primer componente están correlacionados los nu-

**Tabla 2.** Porcentaje de contribución de los principales grupos del mesozooplankton que marcaron la disimilitud entre los dos períodos estudiados en el análisis SIMPER

Especies	Relajación abundancia	Surgencia abundancia	Abun. Diss	Diss/DE	Porcentaje	
					Contribución	Acumulado
Copépodos	16,41	6,55	15,10	1,62	27,5	27,5
Cladóceros	7,54	8,89	9,34	1,19	17,0	44,5
Apéndiceulos	7,30	1,95	8,64	1,91	15,7	60,2
Quetognatos	3,38	0,91	3,93	1,32	7,2	67,4

**Tabla 3.** Porcentajes de varianza total explicada por los tres primeros componentes del análisis de componentes principales (ACP) aplicados a las variables medidas en el golfo de Cariaco, durante relajación y surgencia

	N° de componente	Valor	% de varianza	% acumulado
Relajación	1	3,530	35,3	35,3
	2	1,857	18,6	53,9
	3	1,658	16,6	70,5
Surgencia	1	5,109	51,1	51,1
	2	1,782	17,8	68,9
	3	1,126	11,3	80,2



**Figura 6.** Análisis de componentes principales (ACP) en el período de relajación (A) y en el período de surgencia (B), donde se muestra la proyección ortogonal de los dos primeros componentes de las variables ambientales y las variables bióticas en el golfo de Cariaco.

trientes y el peso húmedo e inversamente relacionado con el fitoplancton, el amonio y el oxígeno. El segundo componente, la temperatura mostró una relación inversa con la salinidad (Figura 6B).

### Discusión

Los patrones estacionales de las poblaciones del mesozooplankton en el golfo de Cariaco parecen estar reguladas por interacciones de los factores ambientales y biológicos. Se detectaron variaciones estacionales marcadas en la temperatura, salinidad, concentración de oxígeno y nutrientes; sin embargo, en la abundancia fitoplanctónica no se encontraron diferencias significativas. Esto último no es el patrón característico, porque la producción primaria en el golfo sigue el régimen de surgencia (Ferraz-Reyes 1987, Marín *et al.* 2004). De igual manera, hubo una marcada variación temporal en la abundancia mesozooplanktónica que coincidió con concentraciones bajas de fitoplancton. El incremento de las poblaciones de zooplankton acompañado por concentraciones bajas de fitoplancton,

sugiere que la abundancia del mesozooplankton, especialmente los copépodos, pudiera estar regulada en su mayoría por la disponibilidad de alimentos. Resultados similares se han registrado en regiones de aguas cálidas (Garboza da Costa *et al.* 2008, Da Costa *et al.* 2011). A pesar de que en esta investigación no se tomó en cuenta las redes microbianas, además de que no existen trabajos en el área relacionados con éste, es importante mencionar que estudios detallados tomando en cuenta los efectos sobre los componentes del bucle microbiano serían necesarios para dar respuesta a otros flujos de energía en las que la base no sean los productores.

La influencia de agua dulce de las escorrentías de las lluvias es un fenómeno estacional en el golfo de Cariaco, por lo que habría que considerar que las precipitaciones también son una fuente importante de nutrientes alóctonos en ambientes costeros que favorecen la productividad del fitoplancton (Purcell 1980, García y López 1989). Los efectos de las lluvias en el golfo de Cariaco se incrementan probablemente porque el sistema es semi-cerrado y por lo tanto, tiene un tiempo relativamente largo de residencia hidráulico. Los aportes de nutrientes exógenos pueden tener un efecto de la fertilización ya sea inmediatamente o después de un tiempo (Purcell 1980, García y López 1989, Jordan *et al.* 1991). Esto último quedó confirmado con los registros de biomasa y abundancia más elevados en este período y en especial en la entrada del golfo (zona 1), con influencia de las aguas del río Manzanares. Lo contrario ocurrió en surgencia, a pesar que no se detectaron diferencias significativas entre las tres zonas de estudio, se pudo apreciar un ligero incremento en la abundancia mesozooplancónica, hacia el saco del golfo (zona 3); posiblemente esto se pudo deber a los vientos predominantes del noreste y a la poca profundidad de las estaciones, lo que ocasionó resuspensión de los sedimentos, trayendo como consecuencia alta disponibilidad de nutrientes (Martínez *et al.* 2011).

Los resultados obtenidos en esta investigación durante el período de surgencia arrojaron hasta cierto punto contradicciones, pero son susceptibles de ser explicados; por una parte, la zona nororiental de Venezuela, está sujeta a un centro activo de surgencia; diversos autores, Okuda *et al.* (1978), Gómez (1996), Castellanos *et al.* (2002) y Rueda-Roa y Muller-Karger (2013) confirman el fenómeno como evento de

comportamiento estacional entre diciembre y abril para el golfo de Cariaco y áreas adyacentes; tales eventos ocasionan el surgimiento de agua subsuperficial que fertiliza las aguas superficiales. Sus efectos han sido identificados y medidos en el incremento de la producción primaria (Ferraz-Reyes 1987; Alvera Azcárate *et al.* 2011). Por el contrario, los bajos valores de biomasa y abundancia mesozooplancónica durante este período, indicaron un efecto adverso, debido posiblemente a la intensidad y fluctuaciones del evento durante los días del muestreo, así como por el efecto cascada de las relaciones depredador-presa que resultan en la disminución drástica del zooplankton (Carpenter *et al.* 2001); luego cuando ocurre la relajación (Astor *et al.* 1999), el zooplankton vuelve a tener un repunte en su abundancia. Esto sería producto de la respuesta de las comunidades a cambios hidrográficos, que en la zona tropical generalmente no son lineales y que presentan una relación consistente en forma de domo (Cury y Roy 1989), donde la respuesta de la comunidad al proceso forzante es más alta en un cierto nivel y decrece hacia los extremos, a este tipo de comportamiento se le ha llamado “ventana ambiental óptima” (Cury y Roy 1989, Cury 1991), lo cual produce repuntes periódicos elevados de zooplankton con las variaciones en la intensidad de la surgencia.

Otra de las explicaciones de no haber encontrado densidades mayores del mesozooplankton en la época de surgencia, pudo estar relacionado con el tiempo de crecimiento de una comunidad de organismos y la siguiente; este crecimiento se estima que es de aproximadamente 21 días y es posible que al momento del muestreo, la comunidad mesozooplancónica no estaba por completo desarrollada (<333  $\mu\text{m}$ ). Este planteamiento es corroborado por Jones y Henderson (1987), quienes establecen que la dinámica de la transferencia de energía en las comunidades y ecosistemas marinos, se desarrollan de manera secuencial, siendo primero las comunidades fitoplanctónicas, seguido de la fracción herbívora del zooplankton y por último los carnívoros zooplancónicos.

En términos generales, se puede considerar que los niveles de abundancia fitoplanctónica detectados en el período de surgencia fueron notables; las concentraciones mayores se hallaron a los 10 m de profundidad, coincidiendo con magnitudes elevadas de nitrito, nitrato, amonio. Estos resultados coinciden



con Peticarrari *et al.* (2004), quienes apreciaron en el día las abundancias fitoplanctónicas más elevadas en los estratos superiores de la columna de agua. Por otra parte, los valores bajos de abundancia fitoplanctónica registrados en relajación coinciden con el estudio de Márquez *et al.* (2009), quienes reportaron en noviembre del 2003 concentraciones bajas de Chl a y nutrientes, lo cual coincide con el cambio de las condiciones ambientales, es decir, una mayor estabilidad en la columna de agua (septiembre-noviembre). De igual manera, Astor *et al.* (2004) indicaron que entre agosto y noviembre se encuentran las poblaciones de fitoplancton más longevas, diversas y eficientes, como consecuencia de la estratificación de las aguas y la escasez de nutrientes. Tomando en cuenta estas consideraciones se infiere que las poblaciones de fitoplancton, *Coscinodiscus* spp. y *Thalassiosira* sp., fueron importante y con alto valor nutricional que repercutió en una abundancia elevada zooplanctónica.

Las variaciones temporales en la abundancia del zooplancton, similares a las observadas en esta investigación, han sido reportadas por estudios previos del Caribe y las zonas adyacentes (Calef y Grice 1967, Kidd y Sander 1979), incluyendo Puerto Rico (Yoshioka *et al.* 1985, Ríos-Jara 1998). Más aún, en sistemas estuarinos tropicales, es el patrón típico, indicando densidades altas durante la temporada de lluvia, como por ejemplo Sterza y Fernández (2006) en la bahía Vitória, sureste de Brasil; Garboza da Costa *et al.* (2008) y Da Costa *et al.* (2011) en el estuario Taperaçu y Caeté, respectivamente, norte de Brasil, en contraste, con trabajos previos en el golfo de Cariaco y zonas adyacentes, donde asocian sus abundancias máximas con los eventos de surgencia costera (Márquez *et al.* 2007, 2008, 2011).

La composición del mesozooplancton refleja una dominancia de copépodos Calanoida y de cladóceros, quedando en tercer lugar el plancton gelatinoso (apendiculados y sifonóforos). Estudios previos realizados en el golfo de México y mar Caribe indican que Copepoda y Cladocera constituyen los grupos dominantes y por lo general, los copépodos representan entre 60% y 95% de la biomasa y densidad total (Lopes *et al.* 1998, Escamilla-Sánchez y Suárez-Morales 2001, Álvarez-Cadena *et al.* 2007). Asimismo, concuerda con las investigaciones de Zoppi (1961), Legaré (1961) y Urosa (1983), para la región del golfo y la fosa de Cariaco. Se observó una clara estacionalidad en la

composición del mesozooplancton, con predominio de copépodos en relajación, con la dominancia de *Acartia tonsa* y *Temora turbinata* y de cladóceros en surgencia. El incremento de la concentración de este último grupo, que pasa de 16% en relajación a 61% en surgencia, se debe principalmente a la proliferación de individuos de *Pseudoevadne tergestina* y *Penilia avirostris*, desplazando a los copépodos a un segundo lugar, como lo ha señalado Legaré (1961) y Zoppi (1961) para el golfo de Cariaco. Ambos grupos, por tanto, se alternan el dominio de la comunidad mesozooplanctónica en las distintas épocas del año. Por consiguiente, los cladóceros son un componente importante del zooplancton en las aguas costeras y de estuarios, en ciertos períodos del año (Marazzo y Valentin 2001), y también son importantes contribuyentes de la producción secundaria (Marazzo y Valentin 2004, Mauro-Sterza y Loureiro-Fernandes 2006). Lo antes expuesto, no coincide con lo encontrado por Urosa (1983) y Márquez *et al.* (2008, 2011) en el golfo de Cariaco y zonas adyacentes, ya que la densidad y alta abundancia fue hallada entre julio y octubre, asociado con elevadas temperaturas y con mayor influencia de lluvias. Sin embargo, esta mayor abundancia de cladóceros en surgencia, se debe posiblemente a un aprovechamiento mayor del fitoplancton, sobre todo nanoflagelados, por parte de estos organismos. En otras zonas costeras como el golfo de Trieste (Europa) se ha analizado la importancia de *P. avirostris* como herbívoro de nano y picoplancton (Lipej *et al.* 1997).

Diferencias temporales siguen siendo un atributo importante en la comunidad mesozooplanctónica en el golfo de Cariaco. Por ejemplo, fueron observados dentro del golfo patrones temporales en la densidad y composición mesozooplanctónica. Esto pudiera estar relacionado en parte con respuestas biológicas (ciclos de vida de las especies, relaciones tróficas) afectadas por los factores físicos-químicos del agua. La presencia de cladóceros cada año se relaciona con la temperatura del agua (Balcer *et al.* 1984). Esto es consistente con nuestra observación, donde la mayor abundancia de cladóceros se registró en surgencia, con temperaturas bajas y una disponibilidad alta de biomasa fitoplanctónica; también se evidenció la disimilitud entre las abundancias del período de relajación y surgencia, debido en gran parte a diferencias en tres grupos de zooplancton, copépodos, cladóceros

y apendiculados.

Además de la variación temporal de la abundancia mesozooplanctónica en el golfo, observamos variación dentro de las zonas durante los dos períodos, sobre todo en relajación, con las estaciones de la zona 1. Estas diferencias se pueden relacionar con el aumento en la biomasa y abundancia fitoplanctónica y mesozooplanctónica registradas en la entrada del golfo, con influencia de las aguas del río manzaneros y por aporte terrígeno, mientras en surgencia los valores mayores se detectaron en la zona 3, estaciones ubicadas en el saco del golfo; como se mencionó antes, esto se pudo deber a los vientos predominantes del noreste y a la poca profundidad de las estaciones, lo que ocasionó resuspensión de los sedimentos, trayendo como consecuencia alta disponibilidad de nutrientes (Martínez *et al.* 2011).

Así, estos resultados sugieren la existencia de zonas temporalmente estables de alta o baja abundancia, también indican que el mecanismo o los mecanismos causales que subyacen a estos cambios temporales en la abundancia tienen efectos diferentes en las distintas áreas del golfo y que el efecto de estos factores es menos evidente durante el período de relajación o lluvia. Al comparar estos resultados con trabajos previos en la zona (Legaré 1961, Zoppi 1961), entre los factores que pudieran estar contribuyendo a alterar la dinámica del zooplancton, cabe mencionar el crecimiento de las poblaciones humanas aledañas a la costa, así como la descarga de las aguas servidas al golfo, descarga de quebradas y riachuelos, entre otros. Por lo tanto, el zooplancton muestra a escala fina agregación (por ejemplo, una escala en el orden de unos pocos a cientos metros). Este modelo a escala fina es comparable con observaciones sobre la abundancia y distribución espacial del zooplancton en otras zonas costeras (García y López 1989, Ríos-Jara 1998). Por lo anterior, se hace necesario la determinación del estado trófico de los ecosistemas costeros y la relación con la estructura comunitaria de cada uno de los grupos planctónicos (Chislock *et al.* 2013).

Las variaciones en la biomasa y abundancia exhibidas durante estos dos períodos de estudio por la comunidad mesozooplanctónica pudieron estar relacionadas más con los factores físicos-químicos del agua, por la acción ejercida por el viento, por las corrientes marinas en el área de estudio, que por factores biológicos (competencia, depredación), como

han señalado estudios similares en otras localidades (Hays *et al.* 2005, Franks *et al.* 2013, Primo *et al.* 2015) que pudiera causar la dispersión y fluctuación de los organismos a otras áreas. Además, se puede mencionar que los cambios temporales de la comunidad zooplanctónica, pudieran ser el resultado de la actividad de los organismos existentes en un ecosistema, como fitoplancton y peces, entre otros, así como ciertas variables físicas que influyen sobre el desarrollo de estos organismos. Podrían ser útiles para comprender los patrones o fluctuaciones de dicha comunidad los estudios a largo plazo o series de tiempos de las condiciones físico-químicas del agua del golfo de Cariaco, además de los estudios de la comunidad planctónica (fitoplancton, zooplancton e ictioplancton), desde el punto de vista de la ecología trófica.

## Agradecimiento

Estas muestras formaron parte de dos campañas oceanográficas realizadas en el estudio integral del golfo de Cariaco, financiadas por el Instituto Oceanográfico de Venezuela, con la finalidad de conocer y caracterizar este golfo en los diferentes aspectos hidrográficos, calidad de agua, sedimentos, así como las diversas comunidades (fitoplancton, zooplancton, fauna íctica y flora). Por lo tanto, se agradece al Instituto por el financiamiento y al personal técnico que labora en los distintos departamentos por el apoyo técnico en la salida y en el laboratorio.

## Literatura citada

- Álvarez-Cadena JN, Ordóñez-López U, Valdés-Lozano D, Almaral-Mendivil AR, Uicab-Sabido A. 2007. Estudio anual del zooplancton: composición, abundancia, biomasa e hidrología del norte de Quintana Roo, Mar Caribe de México. *Rev Mex Biodivers.* 78: 421-30.
- Alvera-Azcárate A, Barth A, Weisberg RH. 2009. A nested model of the Cariaco Basin (Venezuela): description of the basin's interior hydrography and interactions with the open ocean. *Ocean Dynamics.* 59 (1): 97-120.
- Alvera-Azcárate A, Barth A, Weisberg RH, Castañeda JJ, Vandenburg L, Beckers JM. 2011. Thermocline characterisation in the Cariaco basin: A modelling study of the thermocline annual variation and its relation with winds and chlorophyll-a concentration. *Continental Shelf Res.* 31 (1): 73-84.
- Astor Y, Meri J, Müller-Karger F. 1999. Variabilidad estacional hidrográfica en la Fosa de Cariaco. *Mem Soc Cien Nat La Salle.* 58 (149): 61-72.

- Astor Y, Müller-Karger F, Bohrer R, Troccoli L, García J. 2004. Variabilidad estacional e interanual del carbono inorgánico disuelto y nutrientes en la Cuenca de Cariaco. *Mem Fund La Salle Cien Nat.* 161-162: 235-52.
- Balcer MD, Korda NL, Dodson SI. 1984. *Zooplankton of the Great Lakes. A Guide to the identification and ecology of common crustacean species.* Madison: University of Washington Press.
- Boltovskoy D. 1981. *Atlas del zooplancton atlántico sudoccidental y métodos de trabajo con el zooplancton marino.* Mar de Plata: Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero (INIDEP).
- Boltovskoy D (ed). 1999. *South Atlantic zooplankton.* Vol. I y II. Leiden: Backhuys Publishers.
- Calef GW, Grice GD. 1967. Influence of the Amazon River outflow on the ecology of the western Tropical Atlantic. II. Zooplankton abundance, copepod distribution, with remarks on the fauna of the low-salinity areas. *J Mar Res.* 25 (1): 84-94.
- Carpenter S, Cole J, Hodgson J, Kitchell J, Pace M, Bade D, et al. 2001. Trophic cascades, nutrients, and lake productivity: whole-lake experiments. *Ecol Monog.* 71 (2): 163-86.
- Castellanos P, Varela R, Muller-Karger F. 2002. Descripción de las áreas de surgencia al sur del Mar Caribe examinadas con el sensor infrarrojo AVHRR. *Mem Fund La Salle Cien Nat.* 154: 55-76.
- Chislock MF, Doster E, Zitomer RA, Wilson AE. 2013. Eutrophication: causes, consequences, and controls in aquatic ecosystems. *Nat Edu Knowledge.* 4 (4): 10.
- Clarke K, Gorley R. 2006. *PRIMER v5 (and v6): User manual/tutorial.* Plymouth: PRIMER-E; 192 pp.
- Cury P. 1991. Une approche théorique de l'impact de l'environnement sur la pêche. pp. 368-376. In: *Pêcheries ouest-africaines. Variabilité, instabilité et changement.* Cury P, Roy C (eds). Paris: ORSTON Ed; 525 pp.
- Cury P, Roy C. 1989. Optimal environmental window and pelagic fish recruitment success in upwelling areas. *Can J Fish Aquat Sci.* 46: 670-80.
- Da Costa RM, Atique P, Da Costa KG, Pereira LC. 2011. Seasonal and spatial variation in hydrological parameters and microzooplankton communities in an Amazonian estuary. *J Coastal Res.* 64: 1477-81.
- Escamilla-Sánchez J, Suárez-Morales E. 2001. Distribución del zooplancton durante flujos de marea opuestos en el complejo lagunar de Chelem, Yucatán México. *Rev Biol Trop.* 49 (1): 47-51.
- Esteves FA, Caliman A, Santangelo JM, Guariento RD, Farjalla VF, Bozelli RL. 2008. Neotropical coastal lagoons: An appraisal of their biodiversity, functioning, threats and conservation management. *Braz J Biol.* 68 (4): 967-81.
- Ferraz-Reyes E. 1987. Productividad primaria del golfo de Cariaco. *Bol Inst Oceanogr Venezuela.* 22 (1-2): 111-24.
- Franks PJ, Di Lorenzo E, Goebel NL, Chenillat F, Rivière P, Edward CA, et al. 2013. Modeling physical-biological responses to climate change in the California Current System. *Oceanography.* 26 (3): 26-33.
- Fukuoka J. 1965. Coastal upwelling near Venezuela (I). Year to year change of upwelling. *Bol Inst Oceanogr Venezuela.* 4 (2): 223-33.
- Garboza da Costa IK, Carneiro-Pereira LC, Marinho da Costa R. 2008. Short and long-term temporal variation of the zooplankton in a tropical estuary (Amazon region, Brazil). *Bol Mus Para Emilio Goeldi Ciências Naturais Belém.* 3 (2): 127-41.
- García JR, López JM. 1989. Seasonal patterns of phytoplankton productivity, zooplankton abundance and hydrological conditions in Laguna Joyuda, Puerto Rico. *Sci Mar.* 53 (2-3): 625-31.
- Gasca R, Suárez J. (eds). 1996. *Introducción al estudio del zooplankton marino.* El Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR). México, DF: Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología.
- Gómez A. 1996. Causa de la fertilidad en el nororiente de Venezuela. *Interciencia.* 21 (3): 140-6.
- Gordon LI, Jennings JC Jr, Ross AA, Crest JM. 1993. *A suggested protocol for continuous flow automated analysis of seawater nutrients.* Corvallis: College of Oceanic and Atmospheric Sciences, Oregon State University: pp. 1-55.
- Hays GC, Richardson AJ, Robinson C. 2005. Climate change and marine plankton. *Trends Ecol Evol.* 20 (6): 337-44.
- Jones R, Henderson E. 1987. The dynamics of energy transfer in marine food chains. *Afr J Marine Sci.* 5: 447-65.
- Jordan TE, Correll DR, Miklas J, Weller DE. 1991. Long-term trends in estuarine nutrients and chlorophyll, and short-term effects on variations in watershed discharge. *Mar Ecol Prog Ser.* 75: 121-32.
- Kidd R, Sander F. 1979. Influence of Amazon River discharge on the marine production system off Barbados, West Indies. *J Mar Res.* 34: 669-81.
- Legaré H. 1961. Estudios preliminares del zooplancton en la región de Cariaco. *Bol Inst Oceanogr Venezuela.* 1 (1): 191-218.
- Legaré H, Zoppi E. 1961. Notas sobre abundancia y distribución de Chaetognata en las aguas del oriente de Venezuela. *Bol Inst Oceanogr Venezuela.* 1 (1): 149-71.
- Lipej L, Mozetic P, Valentina T, Malej A. 1997. The trophic role of the marine cladoceran *Penilia avirostris* in the Gulf of Trieste. *Hydrobiologia.* 360: 197-203.
- Longhurst AR. 2007. *Ecological geography of the sea.* Burlington: Academic Press.
- Lopes RM, Vale R, Brandini FP. 1998. Composição, abundância e distribuição espacial do zooplâncton no complexo estuarino de Paranaguá durante o inverno 1993 e o verão de 1994. *Rev Braz Oceanogr.* 46: 195-211.
- Mann K, Lazier J. 1991. *Dynamics of marine ecosystems. Biological-physical interactions in the Oceans.* Boston: Blackwell Scientific Publishers.
- Marazzo A, Valentin JL. 2001. Spatial and temporal variations of *Penilia avirostris* and *Evadne tergestina* (Crustacea, Branchiopoda) in a tropical bay, Brazil. *Hydrobiologia.* 445: 133-9.
- Marazzo A, Valentin JL. 2004. Population dynamics of *Pseudoevadne tergestina* (Branchiopoda: Onychopoda) in Guanabara Bay, Brazil. *Braz Archs Biol Technol.* 47 (5): 713-23.
- Marques SC, Azeiteiro UM, Marques JC, Miguel Neto J, Pardal MA. 2006. Zooplankton and ichthyoplankton communities in a temperate estuary: spatial and temporal patterns. *J*

- Plank Res.* 28 (3): 297-312.
- Márquez B, Marín B, Zoppi E, Moreno C. 2006. Zooplankton del Golfo de Cariaco. *Bol Inst Oceanogr Venezuela.* 45 (1): 61-78.
- Márquez B, Marín B, Díaz J, Troccoli L, Subero S. 2007. Variación estacional y vertical de la biomasa del macrozooplankton en la bahía de Mochima, Estado Sucre-Venezuela, durante 1997-1998. *Rev Biol Mar Oceanogr.* 42 (3): 241-52.
- Márquez B, Marín B, Díaz J, Troccoli L. 2008. Biomasa, densidad y composición zooplanctónica de la bahía de Mochima, Venezuela. *Gayana.* 72 (1): 89-104.
- Márquez B, Díaz J, Troccoli L, Marín B, Varela R. 2009. Densidad, biomasa y composición del zooplankton, en el estrato superficial de la cuenca de Cariaco, Venezuela. *Rev Biol Mar Oceanogr.* 44 (3): 737-49.
- Márquez-Rojas B, Troccoli L, Marcano L, Morales J, Allen T, Marín B, et al. 2011. Estructura comunitaria del zooplankton en dos localidades del Golfo de Cariaco, Venezuela. *Bol Inst Oceanogr Venezuela.* 50 (2): 103-19.
- Marín B, Lodeiros C, Figueroa D, Márquez B. 2004. Distribución vertical y abundancia estacional del microzooplankton y su relación con los factores ambientales en Turpialito, Golfo de Cariaco, Venezuela. *Rev Científ. FCV-LUZ.* 14 (2): 133-9.
- Martínez G, Hernández D, Quintero A, Márquez A, Senior W, González A. 2011. Estudio físico-químico de las aguas del sector oriental del golfo de Cariaco, Venezuela. *Bol Inst Oceanogr Venezuela.* 50 (2): 273-87.
- Mauro-Sterza J, Loureiro-Fernandes L. 2006. Distribution and abundance of Cladocera (Branchiopoda) in the Paraíba Do Sul River Estuary, Rio De Janeiro, Brazil. *Braz J Oceanogr.* 54 (4): 193-204.
- Melusky DS, Elliott M. 2004. *The estuarine ecosystem: ecology, threats and management.* 3<sup>rd</sup> ed. New York: Oxford University Press; 214 p.
- Morales EJ. 2014. *Distribución vertical de los copépodos en la depresión de Guaracayal, Golfo de Cariaco, Venezuela.* (Tesis de Maestría). Cumaná: Instituto Oceanográfico de Venezuela, Universidad de Oriente.
- Okuda T, Bonilla J, Benítez J, García A, Cedeño G. 1978. Características hidrográficas del golfo de Cariaco, Venezuela. *Bol Inst Oceanogr Univ Oriente.* 17 (1-2): 69-88.
- Perticarrari A, Arcifa M, Rodrigues R. 2004. Diel vertical migration of copepod in a Brazilian lake: A mechanism for decreasing risk of Chaoborus predation? *Braz J Biol.* 64 (2): 289-98.
- Postel L, Fock H, Hagen W. 2000. Biomass and abundance. In: Harris R, Wiebe P, Lenz J, Skjoldal HR, Huntley M (eds). *ICES zooplankton methodology manual.* London: Academic Press; pp. 89-132.
- Primo AL, Kimmel DG, Marques SC, Martinho F, Azeiteiro UM, Pardal MA. 2015. Zooplankton community responses to regional-scale weather variability: a synoptic climatology approach. *Climate Res.* 62 (3):189.
- Purcell TW. 1980. *The effects of rainfall runoff on two undeveloped tropical bays in St. John, US Virgin Islands.* Caribbean Research Institute Technical Report N° 5. St. Thomas, USVI: 47 pp.
- Richardson AJ. 2008. In hot water: zooplankton and climate change. *ICES J Mar Sci.* 65: 279-95.
- Ríos-Jara E. 1998. Spatial and temporal variations in the zooplankton community of phosphorescent bay, Puerto Rico. *Est Coast Shelf Sci.* 46 (6): 797-809.
- Rueda-Roa D, Muller-Karger F. 2013. The Southern Caribbean upwelling system: Sea surface temperature, wind forcing and chlorophyll concentration patterns. *Deep-Sea Research I.* 78: 102-14.
- Sheskin D. 2004. *Parametric and nonparametric statistical procedures.* Boca Raton: Chapman & Hall.
- Sokal R, Rohlf F. 1981. *Biometry.* 2nd ed. San Francisco: WH Freeman and Co.
- Sterza JM, Fernandes LL. 2006. Zooplankton community of the Vitória Bay estuarine system (Southeastern Brazil). Characterization during a three-year study. *Braz J Oceanogr.* 54 (2-3): 95-105.
- Strickland J, Parsons T. 1972. A practical handbook of seawater analysis. *Bull Fish Res Bd Canada.* 167: 1-310.
- Tregouboff G, Rose M. 1957. *Manual de Planctonologie Méditerranéenne. I y II.* Paris: Editions du Centre de la Recherche Scientifique; 590 pp.
- Urosa L. 1983. Distribución del zooplankton en la cuenca Tuy-Cariaco, área de posible actividad petrolera en Venezuela. *Bol Inst Oceanogr Venezuela* 22 (1-2): 125-43.
- Utermöhl H. 1958. Zur vervollkommung der quantitativen phytoplankton methoding. *Mitt Verein Theor Argiew Limnol.* 9: 1-38.
- Yoshioka PM, Owen GP, Pesante D. 1985. Spatial and temporal variations in Caribbean zooplankton near Puerto Rico. *J Plank Res.* 7: 733-51.
- Zoppi E. 1961. Distribución vertical del zooplankton en el golfo y extremo este de la fosa de Cariaco. *Bol Inst Oceanogr Venezuela.* 1 (1): 219-48.