

ESTRUCTURA DE LA COMUNIDAD DE ZOOPLANCTON EN CONDICIONES DE DESCARGA CONTINENTAL Y DE AFLORAMIENTO COSTERO EN SANTA MARTA, CARIBE COLOMBIANO

Alvaro Bernal y Sven Zea

RESUMEN

Se estudiaron las variaciones en la estructura taxonómica y trófica de la comunidad de zooplancton en la provincia nerítica del área de Santa Marta, Mar Caribe colombiano, asociadas a fertilizaciones alternantes entre descarga continental y afloramiento costero. Los muestreos se efectuaron en noviembre de 1991 durante la temporada mayor de lluvias, y en marzo de 1992 durante la temporada seca. Los organismos fueron identificados y contabilizados, determinándose la biomasa por nivel trófico. Se discriminaron 82 especies-taxa, la mayoría de ellas oceánico-costeras y con predominancia de omnívoros. La composición de la comunidad varió temporal y espacialmente con las condiciones oceanográficas predominantes, evidenciando procesos sucesionales relacionados con pulsos de fertilización. Durante condiciones de descarga continental, típicas de la temporada lluviosa, la composición de la comunidad y la biomasa y abundancia totales fueron espacialmente más heterogéneas, con especies más costeras y neríticas, omnívoros y detritívoros grandes, y carnívoros pequeños. Durante condiciones de afloramiento, que se presentan en pulsos localizados durante la temporada lluviosa, y se generalizan en toda el área en la temporada seca, la comunidad fue espacialmente más homogénea, con especies más oceánicas y de profundidad y, en su máximo desarrollo, con biomasa más altas, omnívoros pequeños, y mayor representación y tamaño de herbívoros macrofiltradores y carnívoros.

PALABRAS CLAVE: *Zooplankton, estructura de la comunidad, estructura trófica, descarga continental, afloramiento costero, Santa Marta, Colombia.*

ABSTRACT

Zooplankton community structure in continental runoff and coastal upwelling conditions at Santa Marta, Colombian Caribbean. Variation in the taxonomic and trophic structure of the zooplankton community, associated to fertilizations alternating between continental runoff and coastal upwelling, were studied in the neritic province of the Santa Marta area, Colombian Caribbean Sea. Sampling was carried out in November 1991 during the major rainy season, and in April 1992 during the dry season. Organisms were identified, counted and trophically placed, and the biomass

per trophic level was determined. Eighty-two species-taxa were discriminated, most of them oceanic-coastal and predominantly omnivores. Community composition varied temporally and spatially with predominant oceanographic conditions, evidencing successional processes related to fertilization pulses. During continental runoff conditions, typical of the rainy season, community composition and total biomass and abundance were spatially more heterogeneous, with species more coastal and neritic, large omnivores and detritivores and small carnivores. During upwelling conditions, which occur as localized pulses during the rainy season, and generalize throughout the study area during the dry season, the community was spatially more homogeneous, with species more oceanic and deep-dwelling and, in its maximum development, with higher biomasses, omnivores and detritivores small, and greater representation and size of macrofiltering herbivores and carnivores.

KEY WORDS: *Zooplankton, community structure, trophic structure, continental runoff, coastal upwelling, Santa Marta, Colombia.*

INTRODUCCION

El Mar Caribe presenta tanto sistemas estables y de baja fertilidad, en el océano abierto, como sectores fértiles ascendentes, pulsantes y de alta productividad, en las costas (Margalef, 1969). Ejemplo de esto último ocurre en el área de Santa Marta, Caribe colombiano, en donde se presentan reiteradas fertilizaciones, alternándose éstas entre la temporada de lluvias, de menor influencia de los vientos alisios y mayor aporte de aguas continentales, y la temporada seca, de mayor influencia de los vientos alisios y presencia de afloramiento costero (Márquez, 1982; Blanco, 1988).

Estas áreas fértiles, si se comparan con ambientes oligotróficos no expuestos a estos aportes, reciben periódicamente entradas de nutrientes, ya sea por efecto de descarga de aguas continentales o por afloramiento de aguas subsuperficiales, que aumentan la productividad de sus aguas durante pulsos que se alternan, espacial y temporalmente, con fases menos productivas. Ecológicamente, el afloramiento y la descarga continental implican procesos de fertilización que contribuyen a aumentar la productividad del sistema como un todo (Márquez, 1982).

En el área de estudio se han efectuado trabajos que se restringen principalmente al interior de bahías y que somera y lateralmente abordan la influencia de los pulsos de nutrientes sobre la comunidad del zooplancton (Lozano, 1986; López, 1990; Bernal y Zea, 1993). En este trabajo se buscó determinar de manera general e introductoria la influencia de aporte de aguas continentales y de aguas de profundidad debido a fenómenos de afloramiento costero estos eventos sobre la comunidad de zooplancton.

AREA DE ESTUDIO

El área de estudio (Figura 1) se localiza en la costa Caribe al norte de Colombia, sobre la plataforma continental del Departamento del Magdalena, desde la Isla de Salamanca, $74^{\circ} 30' W$ y $11^{\circ} 6' 5'' N$, hasta la desembocadura del Río Piedras, $73^{\circ} 53' W$ y $11^{\circ} 20' N$. Presenta dos tendencias estacionales: (1) la temporada seca (diciembre-abril), controlada por los vientos alisios del NE, con presencia del afloramiento costero, e influencia marcada de la corriente Caribe (corriente Norecuatorial) en dirección SW y; (2) la temporada lluviosa (mayo-noviembre), durante la cual el área se encuentra influenciada por la descarga de aguas continentales especialmente hacia el SW del área, menor frecuencia de los vientos alisios, y presencia de la contracorriente de Colombia con dirección NE (Bula, 1985; 1990; Blanco, 1988; Dfáz, 1990).

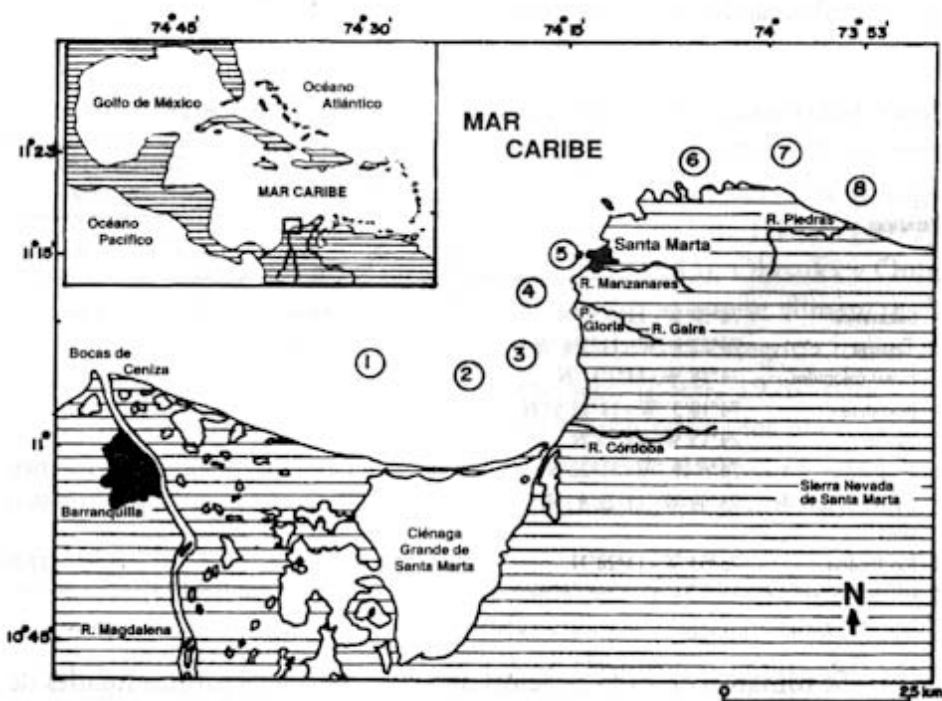


Figura 1. Ubicación área de estudio. Estaciones de muestreo (círculos numerados). 1. Salamanca, 2. Tasajera, 3. Pozos Colorados, 4. Rodadero, 5. Morro, 6. Nenguange, 7. Cabo San Juan de Guía, 8. Río Piedras

Desde el punto de vista geomorfológico, el área de estudio presenta dos sectores definidos. El primero, desde Bocas de Ceniza a Punta Gloria, con presencia de plataforma continental y con una fuerte descarga de aguas por parte del Río Magdalena, la Ciénaga Grande de Santa Marta y el Río Córdoba. El segundo sector, desde Punta Gloria al Río Piedras, carece de plataforma continental y recibe las descargas relativamente menores de los Ríos Piedras, Manzanares y Gaira (CORPES, 1992).

MATERIALES Y MÉTODOS

Se efectuaron dos campañas de muestreo a bordo del barco de investigaciones B/I Ancón del INVEMAR en ocho estaciones que cubrieron parcialmente el área de estudio, la primera en noviembre de 1991, durante la temporada lluviosa, y la segunda en marzo de 1992, durante la temporada seca; los horarios de muestreo se ajustaron al momento en el que la embarcación arribó al sitio de estudio (Tabla. 1).

Tabla 1. Fecha y hora de realización de los muestreos en las estaciones de estudio

Estación	Temporada de lluvias (noviembre 1991)			Temporada seca (marzo 1992)			
	27	28	29	16	17	18	26
1. Salamanca			10:30			8:40	
2. Tasajera			15:05		17:20		
3. Pozos colorados			16:20		11:00		
4. Rodadero					9:10		
5. Morro			17:00		17:30		
6. Nenguange	10:20						7:45
7. Cabo San Juan de Guía							10:15
8. Río Piedras	16:00						12:20

Se tomaron en cada estación muestras de agua a profundidades de 0, 50 y 100 m con botellas NANSEN, para cuantificación del contenido de nutrientes. El registro de salinidad y temperatura en la columna de agua se obtuvo con una sonda CTD. Las muestras de zooplancton fueron

obtenidas en arrastre oblicuo, en lance pleno desde los 100 m de profundidad a la superficie, utilizando una red cónica convencional de 0.52 m de diámetro en la boca y 250 μ de tamaño de poro, provista de un flujómetro TSK. El material fue fijado y preservado en formaldehído al 4%, neutralizado con glicerina.

En el laboratorio se separó el zooplancton en intervalos de tamaño de 250 - 1000 μ m, 1000-2000 μ m y mayores a 2000 μ m, pasando las muestras por tamices de nylon, previa separación manual de los organismos gelatinosos y otros organismos que dificultasen la labor. Para el conteo y separación de organismos se trabajó la muestra en su totalidad, con la excepción de los copépodos inferiores a 2000 μ m de tamaño y las larvas de crustáceos inferiores a 1000 μ m, que por su numerosidad requirieron de submuestreo utilizando el divisor Folsom. El número de individuos se estandarizó a 100 m³ de agua, de acuerdo a Smith & Richardson (1979). La determinación taxonómica se efectuó a nivel de especie en Copepoda, Cladocera, Sergestidae y Thaliacea, según Cervigón (1964), Legaré (1964), Park (1970), Boschi (1981), Björnberg (1981), Esnal (1981), Ramírez (1981), Van der Spoel y Boltovskoy (1981), Malt (1983) y Zhong (1989). Las especies-taxa se ubicaron tróficamente en herbívoros macrofiltradores y gelatinosos, depredadores rapaces y gelatinosos, omnívoros y detritívoros (Longhurst, 1985), según Anraku y Omori (1963), Margalef (1967), Angel (1972), Alldredge (1976a), Madin y Harbison (1976), Tranter (1977), Boltovskoy (1981), Ramírez (1981), Raymond (1983), Ohtsuka y Onbé (1981) y Matskis y Conover (1991). Para las larvas que se alimentan de sus propias reservas (Boschi, 1981), se consideró una categoría independiente. Se determinó la biomasa por peso seco (Beers, 1976) para cada nivel trófico. Los contenidos de nutrientes fueron estimados por métodos espectrofotométricos. La estabilidad de la columna de agua se determinó en función de sigma-t (Bialek, 1966), aplicando corrección x10 (Gómez, 1971; Ramírez, 1983).

Con el fin de detectar esquemas recurrentes de variación espacial y temporal de la comunidad, las abundancias por especies-taxa en cada muestra (transformadas a $\log_{10} [x + 1]$), se clasificaron en un análisis de agrupamiento normal utilizando el índice de similaridad de Bray-Curtis y construyendo el dendrograma mediante la técnica de ligamento promedio (Digby y Kempton, 1987). Para determinar las especies-taxa caracte-

rísticas de los grupos y subgrupos de estaciones encontradas por el análisis normal, se realizó el análisis inverso (Kaandorp, 1986; Kluijver, 1991). Para ello se recalcularon las abundancias promedio y las frecuencias relativas de ocurrencia de cada especie-taxa en cada subgrupo definido de estaciones. Las abundancias de cada especie-taxa, relativas al total de la especie-taxa en cada uno fueron luego acumuladas de mayor a menor. Cada especie-taxa se definió como característica del grupo o subgrupo de estaciones en el que se encontró el 70% de su abundancia acumulada de mayor a menor. Además, se detectaron aquellos subgrupos en que cada especie-taxa tuvo una frecuencia de ocurrencia mayor al 67%. Luego, se reordenaron las especies-taxa para agrupar aquellas características del mismo grupo de estaciones siguiendo la jerarquía del dendrograma normal.

RESULTADOS

Se determinaron 82 especies-taxa como componentes de la comunidad de zooplancton, 39 de las cuales presentaron una distribución amplia o discontinua (Tabla 2). Dominaron en número los copépodos. En general, dominaron en biomasa los omnívoros, los herbívoros macrofiltradores y los depredadores rapaces. El análisis normal reveló diferencias consistentes en la composición zooplanctónica entre las dos temporadas climáticas, y según la ubicación geográfica dentro de cada temporada, en estrecha relación con las condiciones oceanográficas de descarga continental o de afloramiento costero. El dendrograma mostró cinco grupos principales (Figura 2). Los grupos A, B, C y D correspondieron a las muestras tomadas durante la temporada de lluvias (muestreo de noviembre de 1991), con la excepción de la estación de el Rodadero (Estación 4). El grupo E correspondió a todas las muestras de la temporada seca (muestreo de marzo, 1992), más la muestra de la mencionada estación 4, tomada durante la temporada de lluvias. Analizando por separado cada temporada climática, los grupos de estaciones representaron sectores geográficos adyacentes (Figuras 3 y 4) con composiciones zooplanctónicas, estructura trófica y condiciones oceanográficas particulares, así:

Temporada de lluvias. Durante la temporada de lluvias se distinguieron cinco sectores geográficos (Figura 3), cuatro correspondientes a los grupos de estaciones A, B, C, D, y un quinto correspondiente a la

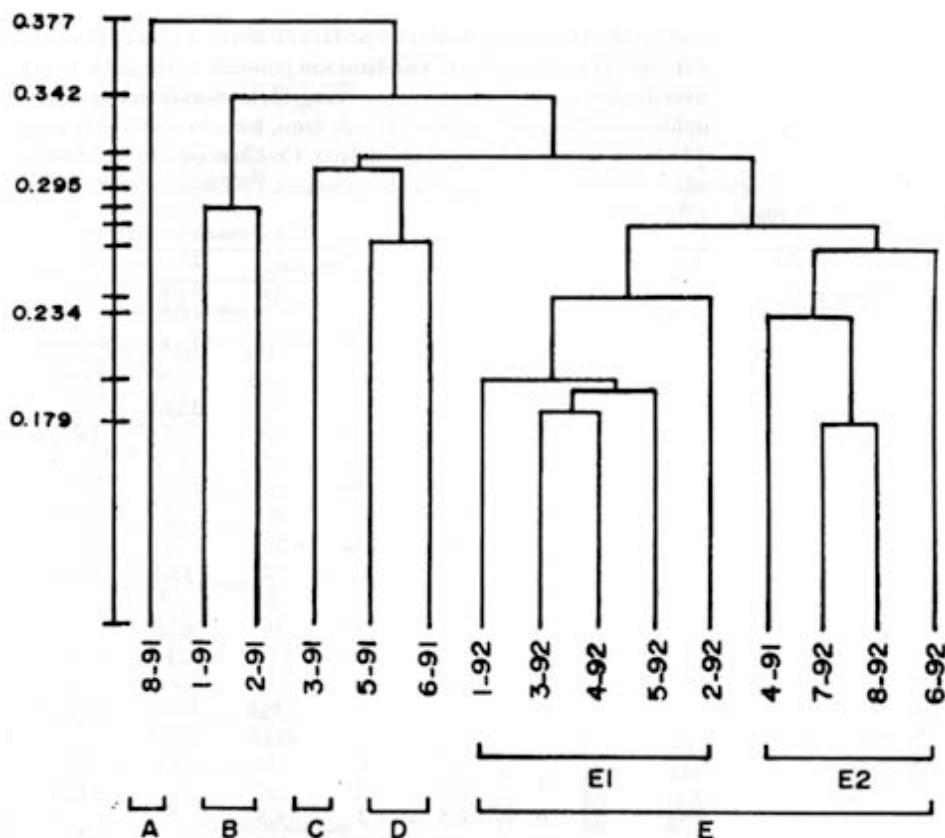


Figura 2. Dendrograma agrupando las estaciones de muestreo según el índice de similitud de Bray-Curtis (análisis normal). Estaciones identificadas por su número (ver Figura 1) y por el año de muestreo (91. Muestreo de noviembre de 1991; 92. Muestreo de marzo de 1992). A, B, C, D y E son los grupos principales de estaciones según una distancia de 0.295.

estación 4 (sector E2, ver también Figura 2). El sector A, con la estación 8- Río Piedras, tuvo al cladócer *Pennilia avirostris* y al copépodo *Oncaea conifera* como especies características (abundancia acumulada > 70%, Tabla 2); tuvo además la menor biomasa total (83,6 mg/100 m³, Figura 7). En temperatura y salinidad, y en parte en estabilidad (Figura 5) este sector tuvo condiciones de afloramiento, aunque una comunidad zooplanctónica relativamente diferente a la de la época seca en el mismo sector, y en general del área de estudio. Presentó valores de nitritos, nitratos y silicatos

Tabla. 2. Análisis de clasificación inverso mostrando las especie-taxa características de cada sector o conjunto de sectores definidos por el análisis normal. Los datos son promedios calculados a partir de las estaciones constitutivas de cada sector. Para los valores en negrilla la abundancia en el sector esta dentro del 70 % acumulado del total de la especie-taxa; de éstos, los subrayados indican un frecuencia de ocurrencia por sector mayor al 67 %. Cn=Cnidaria, Ct=Ctenophora, M=Mollusca (Pteropoda), Co=Copepoda, Cl=Cladocera, LC=Larvas de Crustacea, D=Decapoda (Penaidae), Cp=Cephalochordata, T=Tunicata.

Especies-taxa	Sectores					
	A	B	C	D	E1	E2
Ampliamente distribuidas o sin relación con el dendrograma						
<i>Temora turbinata</i> -Co	3947	1478	<u>13975</u>	<u>14188</u>	9487,8	<u>29659,7</u>
Chaetognatha	216	346,5	<u>1830</u>	<u>1884</u>	724	<u>1390,2</u>
<i>Temora stylifera</i> -Co	125	217,5	<u>443</u>	227	<u>354,8</u>	<u>1037</u>
<i>Farranula gracilis</i> -Co	384	266,5	<u>579</u>	464	<u>543,2</u>	<u>465,5</u>
Hydromedusae-Cn	96	76	<u>185</u>	27	<u>144</u>	<u>173,7</u>
Ostracoda	70	171,5	<u>380</u>	80,5	<u>184,6</u>	<u>175,7</u>
Siphonophorae-Cn	72	27,5	25	38,5	52	<u>57,2</u>
Thecosomatha-M	31	28	<u>132</u>	57	17	<u>33,7</u>
<i>Evadne tergestina</i> -Cl	5	0	<u>29</u>	12	<u>43,4</u>	<u>37,2</u>
<i>Labidocera acutifrons</i> -Co	0	0	2	2	3,4	2,5
<i>Undinula vulgaris</i> -Co	0	67,5	<u>197</u>	16	<u>67,8</u>	7,2
<i>Eucalanus subtenuis</i> -Co	48	41,5	<u>145</u>	83,5	<u>311,8</u>	29
<i>Corycaeus (Urocorycaeus) lautus</i> -Co	5	2,5	<u>18</u>	4	<u>41,2</u>	10,7
<i>Paracalanus quasi-modo</i> -Co	614	0	0	<u>1348</u>	120,6	<u>3062,7</u>
<i>Mecynocera clausi</i> -Co	0	0	0	<u>240,5</u>	127,4	273
<i>Oncaea sp.</i> -Co	0	31,5	0	116	12,8	32,5
Larvas de peces	5	11,5	127	<u>137</u>	11	<u>181,2</u>
Gymnosomatha-M	0	0,5	2	4,5	2	1,5
<i>Clausocalanus furcatus</i> -Co	307	398	<u>3073</u>	597	1394	<u>4209,2</u>
<i>Haloptilus spiniceps</i> -Co	0	0	<u>18</u>	1	2	8,2
<i>Corycaeus gibbrechti</i> -Co	163	118	<u>3271</u>	554,5	1085	<u>6396,2</u>
<i>Acartia sp.</i> -Co	230	251,5	<u>3471</u>	298,5	202,2	1336,7
Protozoa, Elaphocaris-LC	19	224,5	<u>1621</u>	385,5	107,4	<u>782,5</u>
Mysis-LC	10	81,5	<u>271</u>	58	26	<u>296</u>
<i>Sapphirina metalina</i> -Co	0	0	0	2	3,2	0
Copepoditos	230	387	<u>3182</u>	1160,5	1123,1	<u>5812,7</u>
<i>Lucifer faxoni</i> -D	0	1	<u>86</u>	55,5	10,8	<u>122,5</u>
<i>Euchaeia marina</i> -Co	88	<u>310</u>	<u>296</u>	148,5	<u>409,4</u>	4224,5
<i>Lucicutia flavicornis</i> -Co	0	<u>351</u>	<u>615</u>	0	333,2	83,2
<i>Eucalanus sp1.</i> -Co	<u>10</u>	1	0	8,5	9,2	0
<i>Copilia mirabilis</i> -Co	0	8	0	6	<u>6,8</u>	0
<i>Macrosetella gracilis</i> -Co	0	<u>13</u>	<u>18</u>	8,5	10,6	0
Cypris-LC	10	<u>1292</u>	95	54,5	<u>621,2</u>	67
<i>Calanopia americana</i> -Co	<u>153</u>	0	127	8,5	30	<u>273,7</u>
Amphipoda	27	1	<u>14</u>	7,5	5,4	<u>13,2</u>
<i>Doliolum nationalis</i> -T	<u>91</u>	13	0	<u>34</u>	2,8	11
Thaliacea-T	<u>137</u>	14,5	11	<u>69,5</u>	17,6	19
<i>Brachistoma sp.</i> -Cp	<u>2</u>	0	<u>2</u>	0	1	0
Echinoidea	<u>7</u>	2,5	0	0	2	0

(Continúa)

Tabla. 2. Continuación

Especies-taxa	Sectores					
	A	B	C	D	E1	E2
Características del sector A						
<i>Oncaea conifera</i> -Co	153	0	0	0	0	0
<i>Pennilia avirostris</i> -Cl	2465	0	0	123,5	1,2	1,5
Características del sector B						
<i>Labidocera aestiva</i> -Co	0	1	0	0	0	0
Características del sector C y D						
Postlarvas, Zoecias-LC	79	27,5	675	260	19,2	11,7
<i>Calocalanus pavo</i> -Co	87	0	777	268	254	215,7
Características del sector C						
<i>Neocalanus gracilis</i> -Co	0	2,5	52	1	1,2	2
<i>Phaenna sp.</i> -Co	0	2,5	36	0	0	0
<i>Lubbockia sp.</i> -Co	0	0	289	0	61	0
<i>Paracalanus sp.</i> -Co	0	78,5	289	5	0	0
<i>Acrocalanus longicornis</i> -Co	0	0	662	5	0	0
Características del sector D						
<i>Halopilus oxycephalus</i> -Co	0	0	0	1	0,2	0
<i>Sapphirina nigromaculata</i> -Co	0	0	0	11	0	0,5
<i>Creceis acicula</i> -M	5	5,5	23	507	43	3,2
Características de sectores E1 y E2						
<i>Oncaea venusta</i> -Co	0	58,5	0	0	212,6	135,7
<i>Scolecithrix danae</i> -Co	0	10	36	0	73,8	71,7
<i>Salpa fusiformis</i> -T	0	0	0	2	14	26,7
<i>Candacia sp1.</i> -Co	0	0	0	0	0,8	1
<i>Rhincalanus cornutus</i> -Co	0	1,5	9	37	45,4	150
<i>Calanus minor</i> -Co	0	84	147	57,5	412,2	791
<i>Su beucalanus monachus</i> -Co	191	40	325	334	623,6	1627
<i>Halopilus longicornis</i> -Co	0	12	20	16,5	74,4	76
<i>Corycaeus (corycaeus) speciosus</i> -Co	5	37	36	67,5	216	80,7
<i>Oithona plumifera</i> -Co	5	262	325	261,5	1348,8	1009,2
<i>Paracandacia sp.</i> -Co	0	9	7	2	58	137,3
Polychaeta	2	13	50	29,5	75,6	123,2
Características del sector E1						
<i>Neocalanus robustior</i> -Co	0	2	0	1	10,6	0
<i>Pyrosoma sp.</i> -T	0	0	0	0	5,2	0,5
Ctenophora	0	0	0	0	0,8	0
<i>Copilea vitrea</i> -Co	0	0	0	0	0,6	0
<i>Undinula sp.</i> -Co	0	0	0	0	1,6	0
Cephalopoda	0	0	0	0	0,4	0
<i>Su beucalanus crassus</i> -Co	0	20,5	0	0	69,4	10,7
<i>Oithona sp.</i> -Co	153	39	0	0	520,8	65,2
Características del sector E2						
<i>Candacia pachydactyla</i> -Co	0	0	0	0	0,2	0,5
<i>Candacia sp2.</i> -Co	0	0	0	0	0	1,5
<i>Sapphirina angusta</i> -Co	0	0	0	0	0	0,5
Nauplios -LC	0	9,5	495	595,5	1,2	2170,2
<i>Candacia curta</i> -Co	0	5,5	20	11	11,6	175,2
<i>Eucalanus sp2.</i> -Co	5	1	0	1	66,6	213,2
<i>Oncaea mediterranea</i> -Co	0	78	0	0	554,4	1251
Apendicularia-T	235	36,5	425	556	212,8	3760,2
<i>Centropages sp.</i> -Co	0	16	0	2	16,6	78,5
<i>Paraucalanus sewelli</i> -Co	0	0	0	20	68,2	262,2

mayores que los demás sectores en ambas temporadas climáticas, especialmente en superficie (Figura 6). El sector C, estación 3-Pozos Colorados, se caracterizó por los copépodos *Acrocalanus longicornis*, *Paracalanus* sp., *Lubbockia* sp., *Phaenna* sp. y *Neocalanus gracilis*. El sector B, estaciones 1-Salamanca y 2-Tasajera, tuvo en particular una relativamente alta biomasa de larvas de crustáceos decápodos (15,7 mg/100 m³), no consumidores de alimento, ampliamente superior a la de todos los otros sectores. El sector D, estaciones 5-Morro y 6-Nenguange, se caracterizó por el pterópodo *Creceis acicula* y los copépodos *Sapphirina nigromaculata* y *Haloptilus oxicephalus* (Tabla 2). En conjunto los sectores C y D, similares entre sí en el análisis normal, aunque no adyacentes en el espacio, presentaron al copépodo *Calocalanus pavo* y postlarvas y zoeas de decápodos como característicos (Tabla 2), y tuvieron biomásas relativamente altas (707 y 630 mg/100 m³ respectivamente, Figura 7).

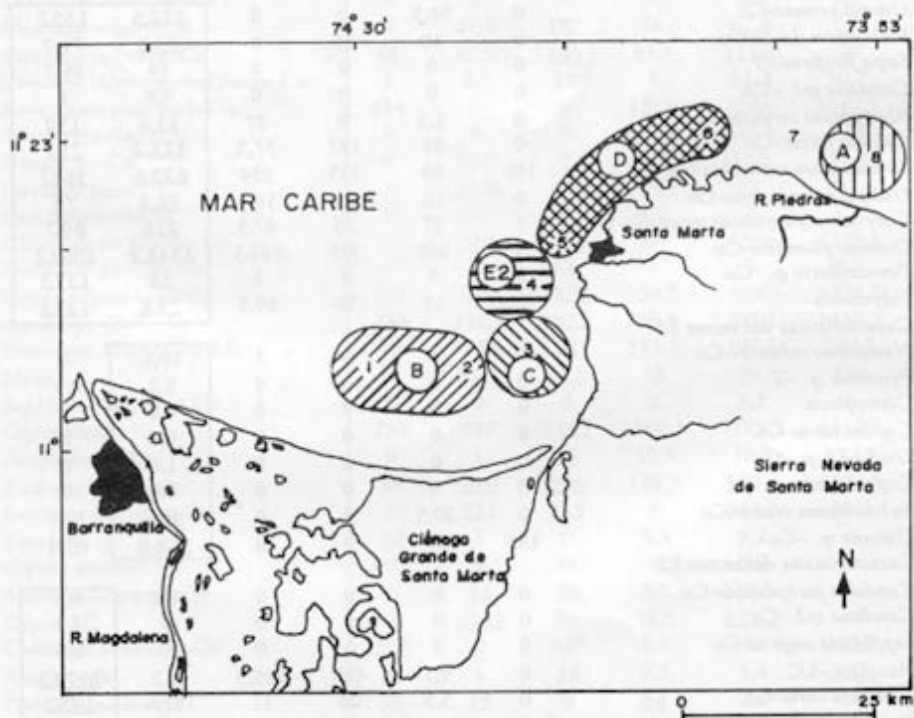


Figura 3. Sectorización geográfica de la comunidad de zooplancton durante la temporada de lluvias. Sectores A, B, C, D y E2 según el dendrograma de la Figura 2. Números son las estaciones de la Figura 1. La estación 7 no se muestreó durante esta temporada

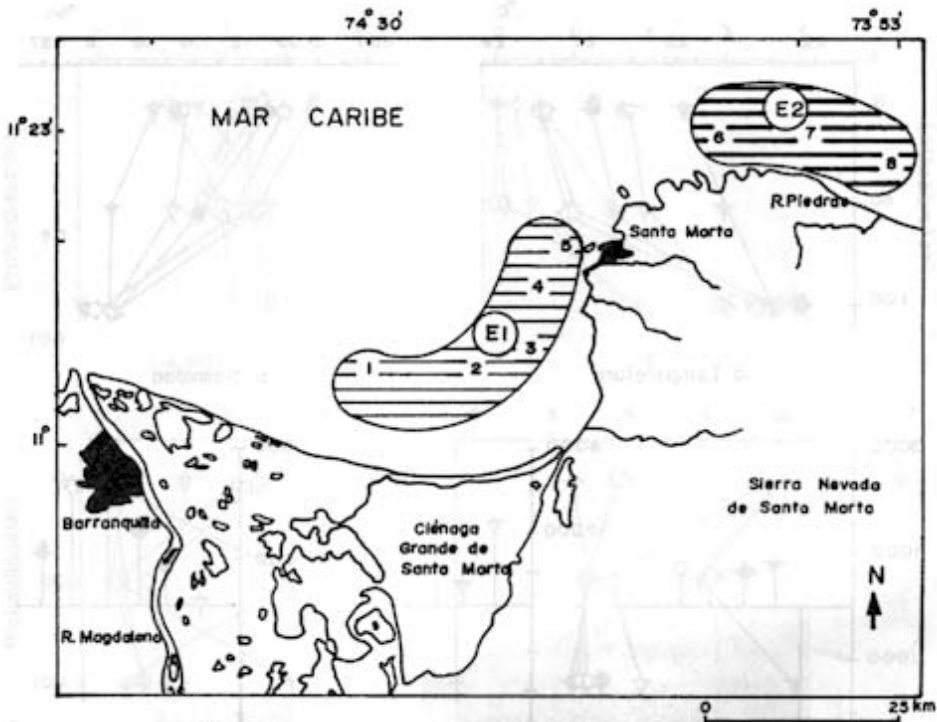


Figura 4. Sectorización geográfica de la comunidad de zooplancton durante la temporada seca. Sectores E1 y E2 según el dendrograma de la Figura 2. Números son las estaciones de la Figura 1.

Los sectores B, C y D, en conjunto presentaron condiciones típicas de la temporada de lluvias, con altas temperaturas y relativamente bajas salinidades en los primeros 50 m de profundidad, presencia de una termoclina, y las mayores estabilidades (Figura 5), indicativos de un efecto de descarga continental. Con respecto a otros sectores de ésta y la temporada seca, predominaron omnívoros y detritívoros de tamaños grandes ($>100 \mu\text{m}$), hubo buena representación de herbívoros macrofiltradores, y los depredadores fueron en su mayoría rapaces y menores en tamaño ($<2000 \mu\text{m}$), en una menor biomasa. La estación 4-Rodadero (sector E2), en cambio, presentó las especies y la estructura trófica características de las condiciones de afloramiento que se presentaron durante la temporada seca (ver abajo). Tuvo los mayores valores de inestabilidad de la columna de agua en los primeros 50 m, indicando la presencia de un foco activo de afloramiento costero durante la temporada de lluvias.

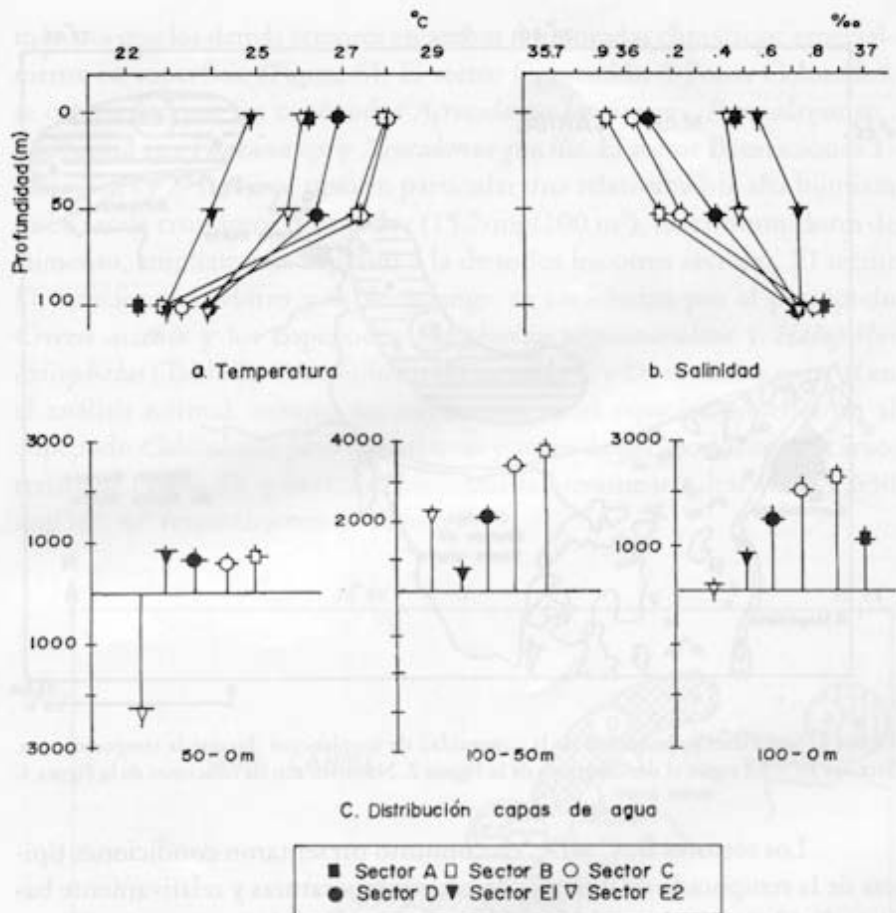


Figura 5. Valores promedio de a. Temperatura, b. Salinidad y c. Distribución de las capas de agua según su densidad, para cada una de los sectores del área de estudio (Figura 2).

Temporada seca. Durante la temporada seca todas las muestras fueron relativamente similares en su composición zooplanctónica (grupo E). En conjunto con la estación 4-Rodadero de la temporada de lluvias, en este grupo se encontraron como características, diez especies de copépodos, el taxón Polychaeta y el tunicado *Salpa fusiformis* (Tabla 2). En relación con los otros sectores de la temporada de lluvias, fueron más abundantes los omnívoros y detritívoros pequeños (250-100 μm) y los depredadores rapaces, los depredadores gelatinosos y los herbívoros

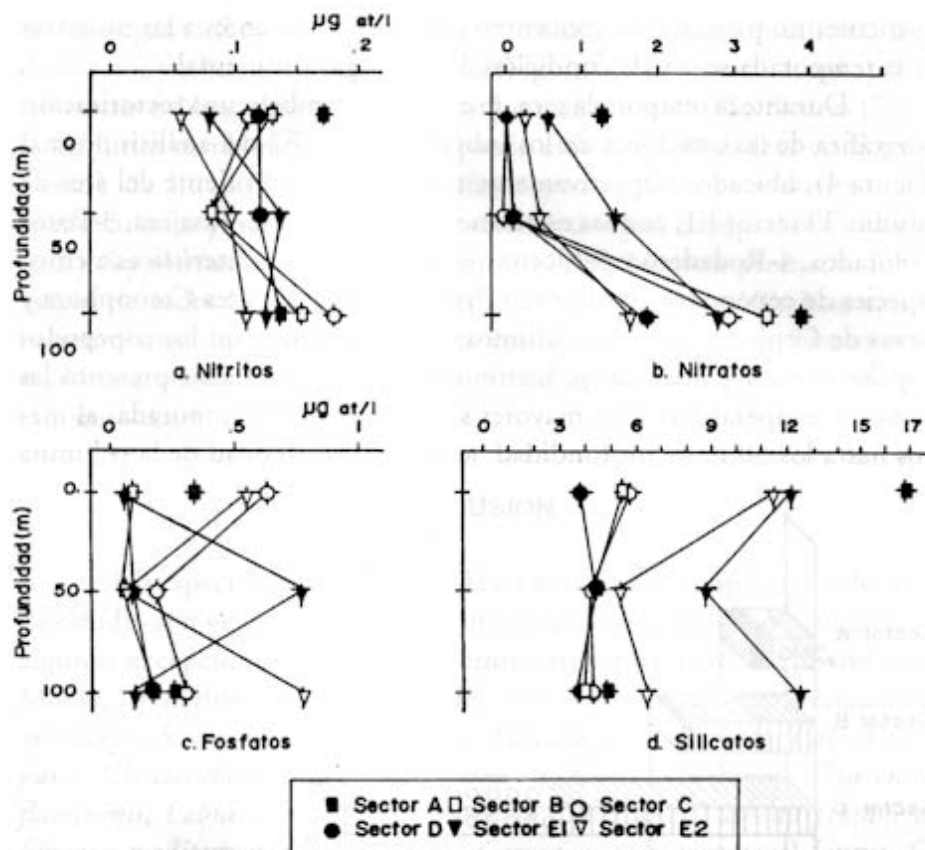


Figura 6. Valores promedio del contenido de a. Nitritos, b. Nitratos, c. Fosfatos y d. Silicatos para cada uno de los sectores del área de estudio (Figura 2).

gelatinosos mayores a $2000 \mu\text{m}$. Los herbívoros macrofiltradores, tuvieron altas biomásas y tamaños grandes. También hubo una mayor biomasa promedio para los depredadores (rapaces y gelatinosos), representados por copépodos de grandes tamaños como *Haloptilus longicornis*, *Candacia pachydactyla*, *Sapphirina angusta*, *Candacia curta* y los taxa Hydromedusae y Ctenophora. De las Especie-taxa que caracterizaron este grupo, coincidiendo con el resultado anterior, siete fueron depredadores rapaces. Las condiciones oceanográficas durante la temporada seca fueron en general de afloramiento, con menores temperaturas, mayores salinidades, menor estratificación y estabilidad de la columna de agua (Figura 5), y una mayor cantidad de silicatos disueltos en el agua (Figura 6); Los demás

nutrientes no presentaron concentraciones muy diferentes a las muestras de la temporada seca y de condición de descarga continental.

Durante la temporada seca, se evidenció también una sectorización geográfica de las estaciones en los subgrupos E1 y E2 del análisis normal (Figura 4), ubicados respectivamente al occidente y al oriente del área de estudio. El sector E1, con las estaciones 1-Salamanca, 2-Tasajera, 3-Pozos Colorados, 4-Rodadero y 5-Morro, presentó como características a cinco especies de copépodos, al tunicado *Pyrosoma* sp., y los taxa Ctenophora y larvas de Cephalopoda; estos últimos dos taxa, junto con los copépodos *Copilea vitrea* y *Undinula* sp. fueron exclusivos. Este sector presentó las menores temperaturas y las mayores salinidades de la temporada, al menos hasta los 50 m de profundidad, aunque la estabilidad de la columna

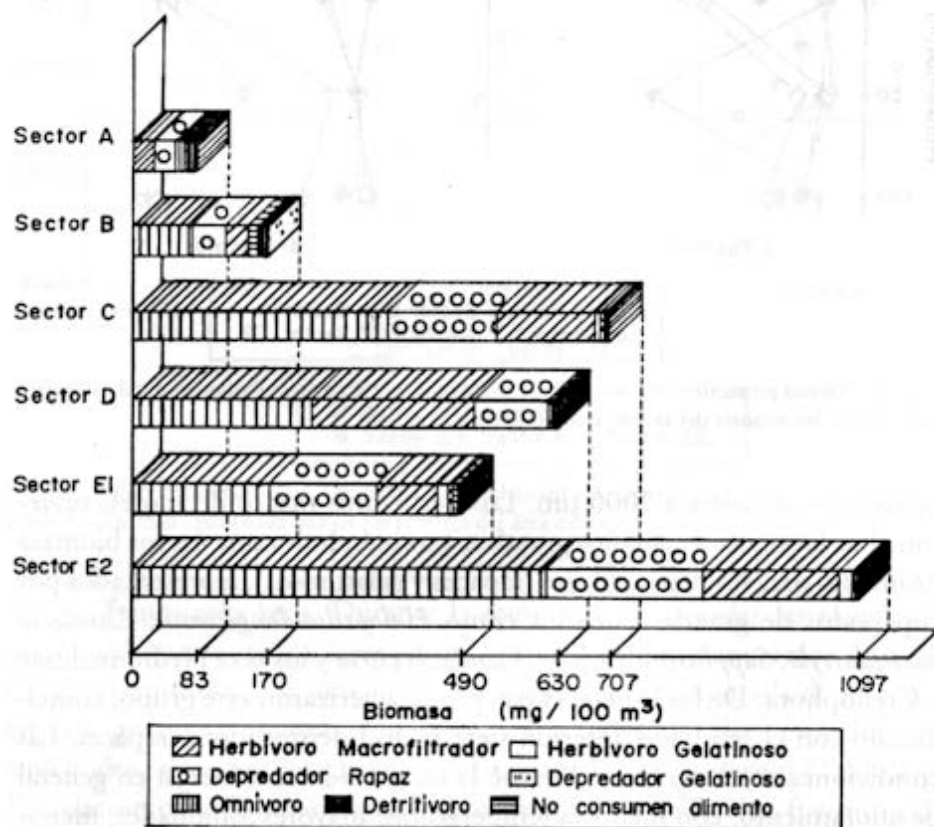


Figura 7. Promedio en biomasa por nivel trófico, de los totales por estación, para cada una de los sectores determinados en el área de estudio (Figura 2).

no fue negativa (Figura 5). También presentó las mayores concentraciones de nitratos y silicatos de la temporada (Figura 6). El sector E2, agrupó las estaciones 6-Nenguange, 7-Cabo San Juan de Guía y 8-Río Piedras (Figura 4). Junto con la muestra tomada en la estación 4-Rodadero en la temporada de lluvias, presentó a ocho especies de copépodos, y a las apendicularias y nauplios como característicos. Los copépodos *Candacia* sp.2 y *Sapphirina angusta*, fueron exclusivos. La biomasa promedio fue la mayor de todos los sectores (1097,3 mg/100 m³, Figura 7). Este sector presentó unas ligeramente menores concentraciones de nutrientes y la mayor inestabilidad del agua (Figura 5), confirmando la presencia de afloramiento costero.

DISCUSION

Las especies que conforman la comunidad de zooplancton del área de estudio son generalmente de hábitos oceánico-costeros, presentándose algunas excepciones con hábitos eminentemente neríticos (Sanders y Moore, 1978; Björnberg, 1981; Suárez, 1992). Los copépodos *Subeucalanus monachus*, *S. crassus*, *Calanus minor*, *Paracalanus quasimodo*, *Calocalanus pavo*, *Clausocalanus furcatus*, *Temora stylifera*, *T. turbinata*, *Lucicutia flavicornis*, *Labidocera aestiva*, *Calanopia americana*, *Oithona plumifera*, *Oncaea mediterranea*, *O. venusta*, *Corycaeus (Urocorycaeus) lautus*, *C. (Corycaeus) speciosus*, *C. giesbrechti* y *Macrosetella gracilis*, presentes en la desembocadura del Río Amazonas (Owre y Foyo, 1972), y encontrados en este estudio, confirman que el zooplancton del Caribe es derivado de la corriente ecuatorial norte, modificada con variabilidad estacional en relación con las descargas del Río Amazonas y Orinoco (Alvaríño, 1969).

El dominio en abundancia exhibido por los copépodos durante todo el estudio reitera su dominancia en el zooplancton en general, con muy pocas excepciones, con porcentajes que pueden oscilar entre 35% y 90% (Raymond, 1983; Longhurst, 1985).

Durante la temporada de lluvia, hubo una mayor heterogeneidad en la distribución de la comunidad de zooplancton, en reflejo seguramente de focos de fertilización tanto por descarga continental como por afloramiento. En condiciones de descarga continental se evidenció para algunos sectores altas biomásas, comparativamente con los sectores de la

condición de afloramiento en la temporada seca. López (1990), también encontró mayores abundancias de zooplancton en las bahías de Santa Marta, Concha y Nenguange durante esta temporada. De igual modo, Caycedo (1977), indicó picos de máxima abundancia anual en la temporada de lluvias para el fitoplancton en la Bahía de Nenguange. El copépodo, *Sapphirina nigromaculata*, característico del sector D, con condiciones de descarga continental, es también común en aguas costeras durante la temporada de mayor aporte continental en el sudoeste de la India (Tranter, 1977); igualmente, para este sector se presentó el pterópodo *Creceis acicula*, que es de las especies que mejor se adaptan a las condiciones neríticas (Van der Spoel y Boltovskoy, 1981).

La relativa abundancia de larvas de decápodos en algunos sectores en la temporada de lluvias en el área de estudio, confirman la existencia de influencia local de descarga en un ambiente nerítico (Fusté, 1989; Fusté y Gili, 1991). Esta mayor abundancia podría sugerir que durante esta temporada un mayor número de especies costeras y de la Ciénaga Grande de Santa Marta presentan su época reproductora, aprovechando las condiciones locales, como área de desarrollo larval, gracias a los picos de fertilización así como al flujo de agua de la Ciénaga al mar.

El paso de la corriente norecuatorial por el área durante la temporada seca, trae como consecuencia el incremento de especies de copépodos oceánicos como *Clausocalanus furcatus*, *Undinula vulgaris*, *Calocalanus pavo*, *Euchaeta marina*, *Scolecithrix danae*, *Labidocera acutrifons*, *Haloptilus longicornis*, *H. spiniceps*, *Rhincalanus cornutus*, *Candacia pachydactyla*, *Oncaea venusta*, *Corycaeus (Corycaeus) speciosus*, *C. (Urocorycaeus) lautus* y *Farranula gracilis* (Park, 1970; Owre y Foyo, 1972; Björnberg, 1981; Suárez, 1989; Suárez, 1992; Webber et al., 1996). Esto pone en evidencia las características marinas del área en esta temporada, con relativamente poca influencia de aguas continentales (Ramírez, 1993).

El afloramiento permite mayor homogeneidad en la columna de agua al romper la termoclina, posibilitando que eventos biológicos entre especies de varios niveles de profundidad puedan presentarse sin barreras físicas que los impidan (Daro, 1985). Esto favorece el establecimiento de especies de profundidad como *Haloptilus longicornis*, *H. spiniceps* y *Rhincalanus cornutus* (Park, 1970; Björnberg, 1981; Madhupratap et al., 1990; Raymond, 1983; Suárez, 1992). Dichas especies se presentaron en

mayor número en condiciones de afloramiento, a pesar de que los muestreos zooplánctónicos se efectuaron sin tener en cuenta la profundidad de la termoclina. Esto indicaría que estas especies provienen de profundidades mayores a 100 m.

Las mayores abundancias y los mayores tamaños de herbívoros macrofiltradores presentes en la condición de afloramiento, representados por los copépodos Calanoida, que son los mayores pastoreadores del océano (Wong, 1988), seguramente son reflejo de mejores ofertas de alimento fitoplanctónico (Bämsted et al., 1990; Dam y Peterson, 1991). Concorde con lo anterior, los grandes copépodos filtradores de la familia Eucalanidae, especialmente a *Rhincalanus cornutus* y *Eucalanus subtenuis*, son abundantes ante condiciones de afloramiento aquí y en otras áreas (Timonin, 1971).

El tunicado, *Salpa fusiformis*, característico durante condiciones de afloramiento, ha sido encontrado igualmente en altas concentraciones en el sector de Aruba y alrededores de Venezuela, asociada a condiciones de afloramiento y altas productividades primarias (Madin, 1974; Esnal, 1979). Los tunicados, más abundantes en general en condiciones de afloramiento, introducen en el medio gran heterogeneidad (Alldredge, 1976b; Esnal, 1981; King et al., 1980), debido a su capacidad, especialmente las apendicularias, para liberar al medio sus estructuras filtrantes, que sirven de sustrato a gran cantidad de pico, bacterio y nanoplancton. Estas se convierten entonces en una fuente extra de energía, disponible a otros niveles de la cadena trófica, incluyendo a los mismos herbívoros macrofiltradores, que debido al tamaño de sus piezas bucales no tendrían acceso a ellas (Alldredge, 1976a; Madin y Harbison, 1976; Pomeroy y Deibel, 1980; Esnal, 1981; Bedo et al., 1993). Esto es corroborado por la presencia en el área del copépodo *Scolecithrix danae*, un hábil depredador de éstas estructuras filtrantes (Ohtsuka y Kubo, 1991).

La abundante presencia y gran tamaño de carnívoros en condiciones de afloramiento, puede ser explicada por la mayor concentración de presas, que permiten a los depredadores gelatinosos y rapaces mejores posibilidades de éxito (Purcell, 1981; Landry y Fagernes, 1988).

Se conoce que durante la temporada de lluvia en el área de estudio pueden haber fenómenos localizados de afloramiento costero ante el restablecimiento ocasional de los vientos alisios, gracias a lo generalmente

angosto de la plataforma (Bula, 1985; 1990; Ramírez, 1990). Esto se confirmó en este caso en el sector A, y de la estación 4-Rodadero, temporada de lluvias. El afloramiento trae consigo la incorporación de nutrientes a las capas superficiales de agua. Esto implicaría que los procesos sucesionales al interior de la comunidad de zooplancton se pueden dar rápidamente en forma localizada apenas cambian las condiciones desde descarga hacia afloramiento, sin necesidad de que ésta última se haya generalizado. Es posible entonces que las diferencias en composición y estructura trófica de la comunidad entre el sector A y las demás muestras en condiciones de afloramiento se deba a que el primero se encuentra en un estado sucesional más temprano por las menores biomásas y las mayores concentraciones de algunos nutrientes. En este sentido el cladóceros, *Pennilia avirostris*, característico y relativamente abundante en el sector A, ha sido señalado como propio de la provincia nerítica, aguas euritérmicas, eurihalinas, y es citado para la desembocadura de los ríos (Ramírez, 1981), aunque otros autores la señalan como común en afloramientos costeros (Paffenhöfer y Orcutt, 1986). Así, su amplia capacidad de adaptación permitiría que se desarrolle en estados tempranos de afloramiento. Durante las condiciones de afloramiento presentes en la temporada seca y en la estación 4-Rodadero en la temporada de lluvias, no se presentaron concentraciones de nutrientes mucho mayores con respecto a las condiciones de descarga continental (Ramírez, 1993), en razón tal vez al agotamiento generado por el incremento fitoplanctónico (Smith y Whitlege, 1977), lo que indicaría que estas aguas afloraron cierto tiempo atrás. Sobre esta base, el proceso sucesional iniciado en el plancton en condiciones de descarga, propicia una comunidad de zooplancton más estructurada como la encontrada cuando se establecen local o generalizadamente condiciones de afloramiento, con presencia de herbívoros de mayor tamaño y un importante ensamblaje de carnívoros. El proceso sucesional durante el afloramiento parece seguir, de lo que ocurre en el sector A, a lo que se presenta en el sector E1, con condiciones intermedias de biomasa y ligeramente menores concentraciones de nutrientes, al mayor desarrollo en E2. De otro lado, estas diferencias en el grado de desarrollo del proceso sucesional en el mismo momento del tiempo en la temporada seca, podrían tener relación directa con el grado de exposición al efecto más o menos constante de los vientos alisios. El sector oriental (E2) se encuentra más expuesto a los efectos del

viento y con un mayor desarrollo de afloramiento, y el sector occidental (E1), está menos expuesto a la influencia de los vientos alisios debido a su topografía, además de que tiene una plataforma continental más ancha. De todos modos, los fuertes vientos homogeneizan mucho más el comportamiento espacial de la comunidad de zooplancton durante la temporada seca en relación con la de lluvias.

Los omnívoros, representados especialmente por copépodos de pequeño tamaño, que dominan en biomasa en toda el área, posiblemente por las continuas ofertas de alimento por el efecto combinado de pulsos de enriquecimiento por aporte continental y por afloramiento costero (Petipa, 1978). *Temora turbinata*, copépodo omnívoro, colabora con la mayor parte de la biomasa en ambas temporadas, en mayor medida durante condiciones de afloramiento, como también sucede en Costa de Marfil en Africa y las costas occidentales de la India (Raymond, 1983; Madhuratap et al., 1990).

El aporte de nutrientes durante la condición de afloramiento en Santa Marta presenta similitud con el afloramiento de las costas noroccidentales de la India (Madhuratap et al., 1990), con valores inferiores a $0.4 \mu\text{g atN/l}$. En concordancia, el afloramiento costero en el NE de Colombia ha sido señalado como oligotrófico (Fajardo, 1979; Corredor, 1992; Ramírez, 1993). Valentin (1984), en el afloramiento costero de la región de Cabo Frío, Brasil, y en condiciones de muestreo similares, registra abundancias de zooplancton de $5000 \text{ organismos}/100 \text{ m}^3$, frente a $3195 \text{ organismos}/100 \text{ m}^3$ para Santa Marta durante la condición de afloramiento. Se comprende entonces por qué la cosecha de Santa Marta, durante la condición de afloramiento, no superó los $753 \text{ mg}/100 \text{ m}^3$, mientras que en las costas de California se alcanzan $8.1 \text{ g}/100 \text{ m}^3$, y en el de Benguela en Africa occidental, $200\text{-}300 \text{ g}/100 \text{ m}^3$ (Timonin et al., 1992).

En síntesis, para la provincia nerítica de Santa Marta, sobre la base de la observación puntual de la comunidad durante las dos temporadas de estudio, se evidenciaron los procesos sucesionales que ocurren en estructura taxonómica y trófica de la comunidad de zooplancton. Durante condiciones de descarga continental, predominantes en la temporada lluviosa, existe una expresión de la comunidad zooplanctónica de biomasa localmente variables y a veces altas, con especies más costeras y neríticas, omnívoros y detritívoros en general grandes y niveles tróficos superiores

en general pequeños. Se presentan pulsos afloramiento, ocasionales en la temporada lluviosa, inicialmente bajos en biomasa y ricos en nutrientes, que se generalizan en toda el área de estudio en la temporada seca, llegando a mayores biomásas, con especies más oceánicas y/o de profundidad, omnívoros y detritívoros en general pequeños, y mayor representación y tamaño de herbívoros macrofiltradores y de carnívoros.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos el apoyo institucional y financiero del Instituto Colombiano para la Ciencia y la Tecnología "Francisco José de Caldas" (COLCIENCIAS), proyecto CO-2105-09-014-91, del Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras "José Benito Vives de Andreis" - INVEMAR- y de la Universidad Nacional de Colombia. Igualmente a la Deutscher Akademischer Austauschdienst -DAAD-, en Alemania, por la beca ofrecida a A.B. para trabajar parte del material de esta investigación en el Zentrum für Marine Tropenökologie, ZMT, Bremen. A capitán José Polo y al marinero Elkir Guillot del B/I Ancón del INVEMAR, por su colaboración durante las faenas de muestreo. A Jacobo Blanco y a Juan Manuel Díaz por posibilitar los muestreos, dentro del proyecto "Reconocimiento de fondos, ambiente, fauna asociada y recursos pesqueros en aguas costeras del Departamento del Magdalena, fase 1", Programa de Ecosistemas Marinos y Biología Pesquera del INVEMAR. A Gustavo Ramírez, por facilitar la información de los aspectos físicos y químicos del área de estudio, y por sus sugerencias en su análisis. A Matthias Wolff, del ZMT, por su colaboración y sugerencias en desarrollo del trabajo. A Alvaro Morales del Centro de Investigaciones en Ciencias del Mar y Limnología, Universidad de Costa Rica -CIMAR- por su orientación y ayuda en la fase de identificación del grupo de los copépodos, así como por sus correcciones y sugerencias. Dos evaluadores anónimos ayudaron a mejorar en gran medida el manuscrito. Este trabajo hace parte de la tesis de Magister en Ciencias Biología, línea Biología Marina, presentada por A.B. a la Universidad Nacional de Colombia en el marco del Convenio Universidad Nacional de Colombia - INVEMAR.

BIBLIOGRAFIA

- Allredge, A. 1976a. Appendicularians. Scientific American, 235(1): 94-102.
- Allredge, A. 1976b. Field behavior and adaptative strategie of appendicularias (Chordata:Tunicata). Mar. Biol., 38: 29-39.
- Alvaríño, A. 1969. Zooplancton del Caribe y Golfo de Mexico y regiones adyacentes del Pacifico. Memorias IV Congreso Nacional de Oceanografía, Mexico: 223-247.
- Angel, M. V. 1972. Planktonic oceanic ostracods. Historial, present and future. Proc. R. S. E. (B), 73 (22): 213-228.
- Anraku, M. y Omori, 1963. Preliminary survey of the relationship between the feeding habit and structure of the mouth parts of marine copepods. Limnol. Oceanogr., 8(1): 116-126.
- Båmsted, V.; J. L. Håkanson; J. Brenner; P. K. Björnsen; O. Greatz y P. Tiselius. 1990. Copepod nutritional condition and pelagic production during autumn in Kosterfjorden, western Sweden. Mar. Biol., 104:197-208.
- Bedo, A. W.; J. L. Acuña; P. Robins y R.P. Haris. 1993. Grazing in the micron and sub-micron particle size range: the case of *Oikopleura dioica* (Appendicularia). Bull. Mar. Sci., 53(1):2-14.
- Beers, J. R. 1976. Determination of zooplankton biomass: 35-74. En Zooplankton Fixation and preservation. H. F. Steedman. (ed): UNESCO Press, Paris.
- Bernal, A. y S. Zea. 1993. Variaciones nictemerales en la comunidad de zooplancton de la Bahía de Santa Marta, Mar Caribe Colombiano. An. Inst. Inv. Mar. Punta Betín., 22: 5-20.
- Bialek, E. L. 1966. Handbook of oceanographic tables. Special publications. Compilado por Bialek, L. U. S. Naval Oceanographic Office, Washington D. C., 427 p.
- Björnberg, T. A. 1981. Copepoda: 87-100. En Atlas del zooplancton del atlántico sudoccidental y métodos de trabajo con el zooplancton marino. D. Boltovskoy (ed). Publicación especial INIDEP, Mar del Plata, Argentina.
- Blanco, J. 1988. Las variaciones ambientales estacionales en las aguas costeras y su importancia para la pesca en la región de Santa Marta. Caribe Colombiano. Tesis MSc. U n i - versidad Nacional de Colombia, Bogota, 60 p.
- Boltovskoy, D. 1981. Chaetognatha: 793-808. En Atlas del zooplancton del atlántico sudoccidental y métodos de trabajo con el zooplancton marino. D. Boltovskoy (ed). Publicación especial INIDEP, Mar del Plata, Argentina.
- Boschi, E. 1981. Larvas de crustacea decapoda: 699-758. En Atlas del zooplancton del atlántico sudoccidental y métodos de trabajo con el zooplancton marino. D. Boltovskoy (ed). Publicación especial INIDEP, Mar del Plata, Argentina.
- Bula, G. 1985. Un nuevo núcleo de surgencia en el Caribe Colombiano detectado en correlación con las macroalgas. Bol. Ecológica 12: 3-25.
- Bula, G. 1990. Oceanografía: 100-113. En Caribe Colombia. Fondo FEN Colombia, Bogotá.
- Caycedo, I. 1977. Fitoplancton de la bahía de Nenguange (Parque Nacional Tayrona). Mar Caribe. Colombia. An. Inst. Inv. Mar. Punta Betín., 9: 17-44.
- Cervigon, F. 1964. Los Corycaelidae del Caribe sur occidental (Copepoda Cyclopoidea). Men. Soc. Cienc. Nat. La Salle., 24(68): 163-201.
- CORPES. 1992. El Caribe Colombiano: realidad ambiental y desarrollo. Consejo Regional de Planificación de la costa Atlántica. Bogotá, 245 p.
- Corredor, J. E. 1992. Dinámica espacio temporal de la surgencia de la Guajira. Mem. VIII Semin. Cienc. Tecnol., Santa Marta: 206-221.
- Dam, H. G., y W. Peterson. 1991. In situ feeding behavior of the copepod *Temora longicornis* effects of seasonal changers in chlorophyll size fractions and female size. Mar. Ecol. Prog. Ser., 71:113-123.
- Daro, M. H. 1985. Feeding rhythms and vertical distribution of marine copepods. Bull. Mar. Sci., 37(2): 487-497.
- Díaz, J. (ed.). 1990. Estudio ecológico integrado de la zona costera de Santa Marta y Parque Nacional Tayrona. Informe final. Programa de ecosistemas marinos -INVE-MAR-, tomo 1, Santa Marta, 439 p.

- Digby, P. G., y R. A. Kempton. 1987. Multivariate analysis of ecological communities. Chapman y Hall, Londres, 206 p.
- Esnal, G. 1979. Los Salpideos (Tunicata, Thaliacea) del Golfo de Mexico y Mar Caribe. *Physis* (A). Buenos Aires, 38 (94): 59-66.
- Esnal, G. 1981. Thaliacea: Salpidae: 793-808. En Atlas del zooplancton del atlántico sudoccidental y métodos de trabajo con el zooplancton marino. D. Boltovskoy (ed). Publicación especial INIDEP, Mar del Plata, Argentina.
- Fajardo, C. 1979. Surgencia costera en las proximidades de la península colombiana de la Guajira. *Bol. Cient., CIOH.*, 2: 7-19.
- Fusté, X. 1989. Distribution of decapod crustacea larvae in the bays of the Ebro delta. *Sci. Mar.* 53(4): 763-770.
- Fusté, X., y J.M. Gill. 1991. Distribution pattern of decapod larvae of the north western, iberian peninsula coast (NE Atlantic). *J. Plankt. Research*, 13(1): 217-228.
- Gómez, J. 1971. Estudio de las condiciones oceanográficas en la Ría de la Rosa, en verano. *Bol. Inst. Español de Oceanografía* 147: 3-39.
- Kaandorp, J. A. 1986. Rocky substrate communities of the infralittoral fringe of the Bournemouth coast. NW France: a quantitative survey. *Mar. Biol.* 92: 255-265.
- King, K., J.T. Hollibaugh., y F. Azam. 1980. Predator-prey interactions between the larvacean *Oikopleura dioica* and bacterioplankton in enclosed water columns. *Mar. Biol.* 92: 255-265.
- Kluijver, M. J., de. 1991. Sublittoral hard substrate communities off Helgoland. *Helgoländer Meeresunters.*, 45: 317-334.
- Landry, M. R., y V.L. Fagerness. 1988. Behavioral and morphological influence on predatory interactions among marine copepods. *Bull. Mar. Sci.*, 43(3): 509-529.
- Legaré, J. E. 1964. The pelagic copepoda of eastern Venezuela. The Cariaco trench. *Bol. Inst. Oceanogr. Univ. Oriente* 3(1/2): 15-81.
- Longhurst, A. R. 1985. The structure and evolution of plankton communities. *Prog. Oceanogr.*, 15: 1-35.
- López, R. 1990. Relaciones ictioplancton- zooplancton en la región de santa Marta, Caribe colombiano: 129-164. En Informe Programa de Ecosistemas Marinos INVEMAR. J. M. Diaz (ed). Santa Marta.
- Lozano, F. 1986. Determinación de biomasa y su variación espacio temporal de la comunidad zooplanctónica nerítica de la Bahía de santa Marta, Mar Caribe Colombiano, y contribución a la situación del zooplancton en las instituciones socioeducativas colombianas. Tesis Biol. Universidad Javeriana. Bogotá, 81 p.
- Madhuratap, M. S., S. Nair, P. Haridas, y G. Padmavati. 1990. Response of zooplankton to physical changes in the environment: Coastal upwelling along the central west India. *J. Coast. Research*, 6(2): 413-426.
- Madin, L. 1974. Field observations on the feeding behavior of salp (Tunicata: Thaliacea). *Mar. Biol.* 25: 143-147.
- Madin, L., y Harbison. 1976. The feeding and growth rates of several species of salps. Paper reviewed at the joint oceanographic assembly, Edinburgh, 13-24.
- Malt, S. J. 1983. Copepoda Oncaea. *Fich. Ident. Zooplankton* (169, 170, 171): 1-11.
- Margalef, R. 1967. The food web in the pelagic environment. *Helgoländer Meeresunters.*, 15: 548-559.
- Margalef, R. 1969. El ecosistema pelágico del Mar Caribe. *Soc. Cienc. Nat. La Salle.*, 29(82): 5-37.
- Márquez, G. 1982. Los sistemas ecológicos marinos del sector adyacente a Santa Marta. I. generalidades. II. Sistemas pelágicos. *Ecología Tropical.*, 2(1): 5-24.
- Matskis, S., y R. Conover. 1991. Abundance and feeding of medusae and their potential impact as predators on the other zooplankton in Bedford basin (Nova Scotia, Canada) during spring. *Can. J. Fisch. Aquat. Sci.* 48: 1419-1430.
- Ohtsuka, S. y N. Kubo. 1991. Larvaceans and their houses as important food for some pelagic copepods. *Bull. Plankton Soc. Japan Spec. Vol.*(1991):535-551.

- Ohtsuka, S. y Onbé. 1981. Relationship between mouthpart structures and in situ feeding habits of species of the family Pontellidae. (Copepoda: Calanoida). *Mar. Biol.* 111: 213-225.
- Owre, H. B. y M. Foyo. 1972. Studies on the Caribbean zooplankton. Description of the program and results of the first cruise. *Bull. Mar. Sci.*, 22: 283-521.
- Paffenhöfer, G. A., y J. Orcutt jr. 1986. Feeding, growth and food conversion of the marine cladoceran *Pennilia avirostris*. *J. Plank. Research.* 8(4): 741-754.
- Park, T. S. 1970. Calanoid copepods from the Caribbean sea and Gulf of Mexico. 2 new species and records from plankton samples. *Bull. Mar.Sci.*, 49: 285-293.
- Petipa, T. S. 1978. Matter accumulation and energy expenditure in planktonic ecosystems at different trophic levels. *Mar. Biol.*, 49: 285-293.
- Pomeroy, L. y D. Deibel. 1980. Aggregation of organic matter by pelagic tunicates. *Limnol. Oceanogr.* 25(4): 643-652.
- Purcel, J. E. 1981. Selective predation and caloric consumption by the Siphonophorae Rosacea symbiformis in nature. *Mar. Biol.* 63:283-294.
- Ramírez, F. 1981. Cladocera: 533-542. En Atlas del zooplancton del atlántico sudoccidental y métodos de trabajo con el zooplancton marino. D. Boltovskoy (ed). Publicación especial INIDEP, Mar del Plata, Argentina.
- Ramírez, G. 1983. Características físico-químicas de la Bahía de Santa Marta (agosto 1980 - julio 1981). *An. Inst. Invest. Mar. Punta Betín* 13: 111-121.
- Ramírez, G. 1990. Distribución de nutrientes orgánicos en las capas costeras de la región de Santa Marta, Caribe Colombiano. *Mem. VII Sem. Nal. Cienc.Tecnol. Mar, Cali:* 244-254.
- Ramírez, G. 1993. Condiciones oceanográficas en el área de exploración: 62 - 90. En: Reconocimiento de fondos ambiente, fauna asociada y recursos pesqueros en aguas costeras del departamento del Magdalena. Informe final. INVEMAR.
- Raymond, J. E. 1983. Plankton and productivity in the ocean. Vol. 1, Segunda edición. Pergamon Pres, New York. 824 p.
- Sander, F. y E. Moore. 1978. A comparative study of inshore and offshore copepod populations at Barbados, West Indies. *Crustaceana*, 35 (3): 225-240.
- Smith, R. y T.E. Whittedge. 1977. The role of zooplankton in the regeneration of nitrogen in a coastal upwelling system off northwest Africa. *Deep Sea Res.*, 24: 49-56.
- Smith, R. y Richardson, 1979. Técnicas modelo para prospecciones de huevos y larvas de peces pelágicos. FAO. Documento técnico de pesca 175, Roma, 107 p.
- Suárez, E. 1989. Distribución, abundancia y nuevos registros de Corycaeidae (Copepoda:Cyclopoida) en el Banco de Campeche y Mar Caribe mexicano. *Bol. Inst. Oceanogr. Univ. Oriente*, 28 (1-2): 3-7.
- Suárez, E. 1992a. Copépodos planctónicos (Crustacea: Copepoda) del estrato 0-50 m en la zona sur del Golfo de Mexico. *Caribb. J. Sci.*, 28 (3-4): 165-172.
- Suárez, E. 1992. Faunistic list of the calanoid copepods (Copepoda: Calanoida) of the Gulf of Mexico: Zoogeographic considerations. *Cienc. Mar.*, 18(2): 119-151.
- Suárez, E., y R. Gasca. 1996. Planktonic copepods of Bahía de la Ascención, Caribbean Coast of Mexico: A seasonal survey. *Crustaceana*, 69(2): 162-174.
- Timonin, A. G. 1971. The structure of plankton communities of the Indian Ocean. *Mar. Biol.*, 9: 281-289.
- Timonin, A.G., E.G. Arashkevich, A.V. Drits y N. Tibbles. 1992. Zooplankton dynamic in the north Benguela ecosystem, with special reference to the copepod *Calanoides carinatus* Benguela trophic function. *South African Journal of Marine Science* 12: 545-560.
- Tranter, D. J. 1977. Further studies of plankton ecosystems in the eastern Indian ocean. V. Ecology of Copepoda. *Aust. J. Mar. Freshwater Res.* 28: 593-625.
- Valentin, J. L. 1984. Spatial structure of the zooplankton community in the Cabo Frío region (Brasil), influenced by coastal upwelling. *Hydrobiol.* 113: 183-189.
- Van der Spoel, S. y D. Boltovskoy. 1981. Pteropoda: 493-531. En Atlas del zooplancton del atlántico sudoccidental y métodos de trabajo con el zooplancton marino. D. Boltovskoy (ed). Publicación especial INIDEP, Mar del Plata, Argentina.

- Vinogradov, M. E., E. A. Shushkina, y I.N. Kukina. 1977. Structural and functional analysis of pelagic communities in equatorial upwelling. *Pol. Arch. Hydrobiol.* 24 (suppl): 503-526.
- Webber M., J. Roff y C. Clarke. 1996. Zooplankton distributions and community structure an area of the south coast shelf of Jamaica. *Bull. Mar. Sci.*, 59(2):259-270.
- Wong, C. K. 1988. Effects of competitors, predators, and prey and the grazing behavior of herbivorous Calanoid Copepod. *Bull. Mar. Sci.*, 43(3): 573-582.
- Zhong, Z. 1989. Marine planktology. China Ocean Press. Pekin, 455 p.

FECHA DE RECEPCION: 30/04/99

FECHA DE ACEPTACION: 17/05/00

DIRECCION DE LOS AUTORES:

Institut für Allgemeine und Spezielle Zoologie; Stephanstraße 24, 35390 Giessen, Germany (A.B). Universidad Nacional de Colombia (Departamento de Biología), Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras -INVEMAR, A.A. 10-16, Santa Marta, Colombia (A.B, S.Z).

