



Abundancia y distribución del zooplancton superficial de la zona costera Arapito – Santa Fé, Estado Sucre, Venezuela

Abundance and distribution of the surface zooplankton of the coastal zone Arapito – Santa Fe, Sucre state, Venezuela

Brightdoom Márquez-Rojas^{1*}, Luis Troccoli^{2,5}, Baumar Marín³ and José Rafael Díaz-Ramos⁴

0000-0002-2703-8696

0000-0001-8684-6741

000-0003-0256-3387

0000-0002-0167-6665

¹ Lab. Zooplancton. Dpto. Biología Marina, Instituto Oceanográfico de Venezuela, Universidad de Oriente, Sucre - Venezuela. *Autor de correspondencia. bmarquez2001@gmail.com.

² Instituto de Investigaciones Científicas - Universidad de Oriente, Núcleo Nueva Esparta, Cumaná, Sucre - Venezuela. luis.troccoli@gmail.com,

³ Lab. Ictioplancton. Dpto. Biología Marina, Instituto Oceanográfico de Venezuela, Universidad de Oriente, Cumaná, Sucre - Venezuela. baumarm@gmail.com

⁴ Lab. Fitoplancton. Dpto. Biología Marina, Instituto Oceanográfico de Venezuela, Universidad de Oriente, Cumaná, Sucre - Venezuela. jrdiazramos@yahoo.com

⁵ Facultad de Ciencias del Mar, Universidad Estatal Península de Santa Elena, Ecuador.

RESUMEN

El estudio del zooplancton en la zona costera es fundamental para entender los procesos ecológicos. La zona costera Arapito - Santa Fé, ubicada en el Parque Nacional Mochima, estado Sucre, Venezuela, es considerada un área de gran importancia natural y por ello se planteó el estudio sobre el zooplancton. En este sentido, se determinó la composición y estructura comunitaria del zooplancton, en 20 estaciones, separadas en a) estaciones costeras y b) alejadas de la costa, durante diciembre 2008. Las muestras fueron recolectadas arrastrando oblicuamente una red de Bongo (500 y 300 μm , con flujómetro). La comunidad estuvo caracterizada por la presencia de organismos holoplanctónicos y en menor proporción de meroplancton. Los principales grupos holoplanctónicos fueron cladóceros, copépodos y plancton gelatinoso (apendiculados, sifonóforos e hidromedusas). Las especies más abundantes fueron los cladóceros *Penilia avirostris* y *Pseudevadne tergestina* y los copépodos *Acartia tonsa* y *Temora turbinata*. El alto porcentaje de holoplancton en la zona de estudio permite considerarla como una zona de crecimiento y alimentación. El ANOSIM-MDS, mostró diferencias significativas ($p < 0.05$) entre los dos ambientes con $R = 0.27$ pero con baja disimilitud (17.4%), lo que sugiere que procesos de mezcla promueven la distribución homogénea del zooplancton en la zona de estudio.

PALABRAS CLAVE: Abundancia, Copépodos, Holoplancton, Meroplancton, Parque Nacional Mochima.

ABSTRACT

The study of zooplankton in the coastal zone is fundamental to understand ecological processes. The coastal zone Arapito - Santa Fe, located in the Mochima National Park, Sucre state, Venezuela, is considered an area of great natural importance and therefore the study on zooplankton was carried upon. For this reason, the composition and community structure of zooplankton were determined in 20 stations, separated in a) coastal stations and b) away from the coast during December 2008. Samples were collected obliquely by dragging a Bongo net (500 and 300 μm , with a flow meter). The community was characterized by the presence of holoplanktonic organisms and a lower proportion of meroplankton. The main holoplankton groups were cladocerans, copepods and gelatinous plankton (appendiculate, siphonophores and hydromedusae). The most abundant species were the cladocerans *Penilia avirostris* and *Pseudevadne tergestina* and the copepods *Acartia tonsa* and *Temora turbinata*. The high percentage of holoplankton in the study area let it to be considered as a growth and feeding zone. The AMOSIM-MDS showed significant differences ($p < 0.05$) between the two environments with $R = 0.27$ but with low dissimilarity (17.4%), which suggests that mixing processes promote homogeneous distribution of zooplankton in the study area.

KEY WORDS: Abundance, Copepods, Holoplankton, Meroplankton, Mochima National Park.

DOI: 10.25268/bimc.invemar.2018.47.2.750

Publicado por INVEMAR

Este es un manuscrito de acceso abierto bajo la licencia CC

Reconocimiento-No Comercial-Compartir Igual

Published by INVEMAR

This is an open Access article under the CC BY-NC-SA

INTRODUCCIÓN

El zooplancton está conformado por especies animales de prácticamente todos los taxones de organismos que habitan en el ecosistema pelágico marino (Kjørboe, 2008). Estos pueden ejercer un control efectivo en el patrón de abundancia del fitoplancton y a la vez constituir una parte importante del alimento de diversos organismos del plancton, necton y aves marinas. Por lo tanto, el zooplancton representa un componente de biomasa y diversidad biológica fundamental en la trofodinámica del ecosistema pelágico, transfiriendo gran parte de la energía fijada por los productores primarios hacia los niveles tróficos superiores (D'Alelio *et al.*, 2016; Heneghan *et al.*, 2016); desempeñando un papel importante en el funcionamiento de los ciclos biogeoquímicos (RaphaëlN'doua *et al.*, 2009; Jose *et al.*, 2015). La comunidad zooplanctónica puede ser afectada por los pulsos en el régimen hidrográfico, considerando que la carga de nutrientes afecta en primera instancia al fitoplancton, para luego ejercer patrones de respuesta al zooplancton (Liess *et al.*, 2016) y a las densidades de peces (Selleslagh y Amara, 2008), debido a que gran parte de los organismos zooplanctónicos tienen ciclos de vida relativamente cortos (Litchman *et al.*, 2013). En consecuencia, comprender los cambios en la estructura de la comunidad zooplanctónica en función de la variabilidad ambiental a diferentes escalas de tiempo y espacio, es fundamental para la descripción del funcionamiento y productividad biológica del ecosistema pelágico marino; por lo tanto, pueden ser utilizados como una herramienta en el monitoreo de sistemas acuáticos (Smitha *et al.*, 2013; Bork *et al.*, 2015).

La zona costera oriental de Venezuela es una región importante debido a la diversidad biológica y pesquera (Márquez y Jiménez, 2002; Márquez-Rojas *et al.*, 2006a; Allen *et al.*, 2007), y también por su uso turístico, al incluir las playas más concurridas de la región. También es un área de influencia de la surgencia costera (Okuda, 1975; Alvera-Azcárate *et al.*, 2009; Rueda-Roa y Muller-Karger, 2013). Los estudios sobre la composición específica, la abundancia y distribución espacio-temporal del zooplancton allí presente están disponibles para diversos entornos de su costa nororiental, como la bahía de Mochima (Márquez *et al.*, 2007, 2008; Marcano *et al.*, 2010), la cuenca de Cariaco (Márquez *et al.*, 2009) y golfo de Cariaco (Legaré, 1961; Zoppi 1961; Marín *et al.*, 2004; Márquez *et al.*, 2006b; 2011), siendo escasa la información disponible para el eje

INTRODUCTION

Zooplankton includes species from practically every animal group found in the marine pelagic ecosystem (Kjørboe, 2008), and these animals can effectively control the abundance pattern of phytoplankton and constitute an important food source for different organisms of plankton, nekton, and marine birds. Therefore, zooplankton represents a component of biomass and fundamental biological diversity in the trophodynamics of the pelagic ecosystem, thereby transferring a significant part of the energy fixed by the primary producers to higher trophic levels (D'Alelio *et al.*, 2016; Heneghan *et al.*, 2016) and playing an important role in biogeochemical cycles (RaphaëlN'doua *et al.*, 2009; Jose *et al.*, 2015). Pulses of the hydrographic regime can affect the zooplanktonic community because the nutrient load first impacts the phytoplankton and then produces response patterns in the zooplankton (Liess *et al.*, 2016) and fish population density (Selleslagh and Amara, 2008) because zooplanktonic organisms tend to present relatively short life cycles (Litchman *et al.*, 2013). Thus, understanding changes in the structure of the zooplankton community as a function of environmental variability at different temporal and spatial scales is fundamental for the description of the functions and biological productivity of marine pelagic ecosystems, and changes in the zooplankton community can be used to monitor aquatic ecosystems (Smitha *et al.*, 2013; Bork *et al.*, 2015).

The Venezuelan eastern coastal zone is considered important because of its biological diversity and fisheries (Márquez and Jiménez, 2002; Márquez-Rojas *et al.*, 2006a; Allen *et al.*, 2007) as well as tourism because the busiest beaches of the region are located in the area. It is also a coastal upwelling zone (Okuda, 1975; Alvera-Azcárate *et al.*, 2009; Rueda-Roa and Muller-Karger, 2013). Studies on the specific composition, abundance and spatiotemporal distribution of zooplankton are available for various environments of the northeastern coast, such as the Mochima Bay (Márquez *et al.*, 2007, 2008; Marcano *et al.*, 2010), the Cariaco Basin (Márquez *et al.*, 2009) and the Gulf of Cariaco (Legaré, 1961; Zoppi 1961; Marín *et al.*, 2004; Márquez *et al.*, 2006b; 2011). However, the information available for the Arapito-Santa Fe coast is scarce. This coastal axis is subject to the influence of hydrographic conditions, especially the intermittent coastal upwelling (Menge and Menge, 2013).

costero Arapito-Santa Fé. Este último está influenciado por las condiciones hidrográficas, especialmente una surgencia costera intermitente (Menge y Menge, 2013).

En este escenario, se planteó determinar la composición, abundancia, biomasa y distribución espacial del zooplancton en la zona costera Arapito-Santa Fé, estado Sucre, durante diciembre 2008.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

El área de estudio fue la región marino-costera comprendida entre Playa Arapito y el centro poblado de Santa Fe (10°24' N, y 64°40' O; Figura 1), localizada en el estado Sucre, Venezuela (SE Caribe). Es una localidad de aproximadamente 12 km de largo, con playas de arenas y una línea de costa muy escarpada, con una plataforma continental muy corta, la cual se prolonga mar adentro hasta 40 a 80 m de profundidad. El área al igual que la región noreste de Venezuela, está afectada por el fenómeno de surgencia costera estacional (Okuda, 1975; Alvera-Azcárate *et al.*, 2009; Scranton *et al.*, 2014), la cual está estrechamente relacionada con el régimen de los vientos alisios, distinguiéndose tres períodos climáticos de distinta magnitud de la surgencia durante el año. Un período entre diciembre y abril con intensidad fuerte de los vientos (época de surgencia), acompañado de temperatura y oxígeno bajos y concentración alta de nutrientes; el segundo entre mayo y julio (época de transición), con intensidad moderada, con agua subtropical; finalmente, entre agosto y noviembre, se presenta la menor intensidad de los vientos (época de relajación), con temperatura y oxígeno altos y concentración baja de nutrientes (Lorenzoni *et al.*, 2013).

Fase de Campo

El muestreo se realizó durante la campaña del *B/O GUAQUERI II* durante 6 y 7 de diciembre de 2008. Las estaciones se localizaron entre las zonas costeras de la entrada del golfo de Santa Fe y las islas Arapo, con gradientes batimétricos fuertes y establecidos en áreas protegidas como zonas de régimen de protección especial (ABRAE), como parte del Parque Nacional Mochima. Se recolectaron muestras en 20 estaciones, separadas en estaciones costeras sobre la plataforma continental (estaciones: 3, 5, 9, 12, 14, 20, 23, 26, 28, 31) y estaciones alejadas de la costa, mar abierto (superior a 1 Km, estaciones: 34, 36, 37, 38, 39, 40, 41, 44, 46, 49) (Figura 1).

Therefore, this study proposed to determine the composition, abundance, biomass and spatial distribution of zooplankton in the coastal area of Arapito-Santa Fé in Sucre State during December 2008.

MATERIALS AND METHODS

Study area

The study area is situated in the marine-coastal region between Playa Arapito and the town of Santa Fe (10°24'N, 64°40'W; Figure 1), which is located in Sucre State, Venezuela, along with the SE Caribbean Sea. The area is an approximately 12 km long and presents sandy beaches, a highly rugged coastline, and a very short continental shelf, which extends offshore from 40 m to 80 m in depth. Similar to northeastern Venezuela, this area is affected by the phenomenon of seasonal coastal upwelling (Okuda, 1975; Alvera-Azcárate *et al.*, 2009; Scranton *et al.*, 2014), which is closely related to the regime of the trade winds, and three climatic periods with different upwelling magnitudes are observed during the year. The first, is a period between December and April, and it presents strong wind intensity (upwelling season) accompanied by low temperature and dissolved oxygen concentrations and high nutrient concentrations; the second, is between May and July (transition period), and it presents a moderate wind intensity and subtropical water; and the third, is between August and November, and it presents the lowest wind intensity (relaxation period), high temperatures and dissolved oxygen concentrations and low nutrient concentrations (Lorenzoni *et al.*, 2013).

Fieldwork

Sampling was carried out during the survey of the *B/O GUAQUERI II* on December 06 and 07, 2008. The stations were located between the coastal areas of the entrance of the Gulf of Santa Fe and the Arapo Islands, which present strong bathymetric gradients. These stations were established in protected areas as zones of a special protection regime (ABRAE) and are part of the Mochima National Park. Samples were collected at 20 stations, which were divided into coastal stations on the continental shelf (stations 3, 5, 9, 12, 14, 20, 23, 26, 28 and 31) and offshore stations in the open sea (greater than 1 km, stations 34, 36, 37, 38, 39, 40, 41, 44, 46 and 49) (Figure 1).

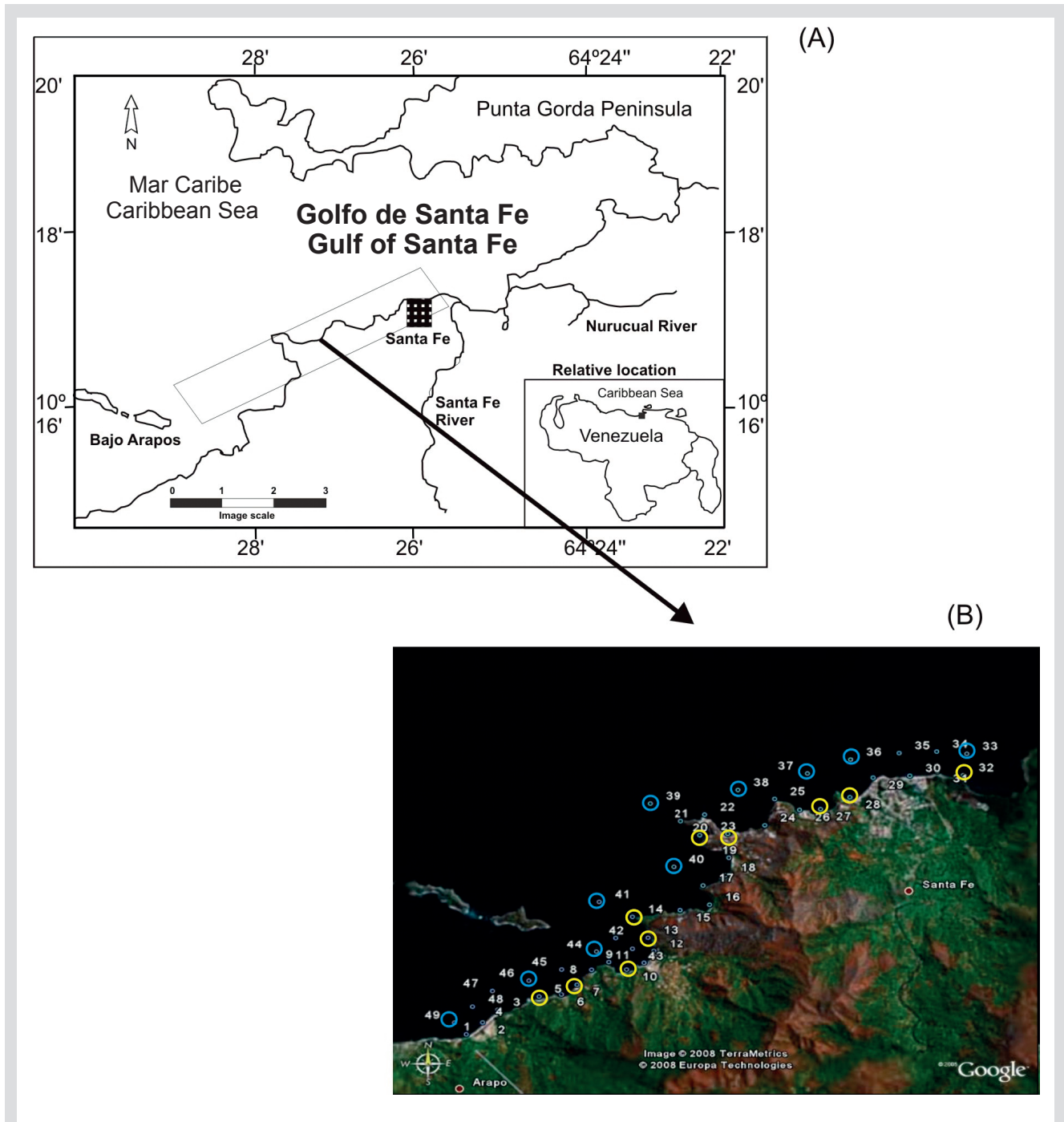


Figura 1. (A) Ubicación geográfica de la zona de estudio. (B) Localización de las estaciones de muestreo en la zona costera Arapito-Santa Fe, estado Sucre, Venezuela. Los círculos amarillos representan las estaciones costeras y los círculos azules las estaciones alejadas de la costa.

Figure 1. (A) Geographical location of the study area. (B) Location of the sampling stations in the coastal area of Arapito-Santa Fe, Sucre State, Venezuela. The yellow circles represent the coastal stations, and the blue circles represent the offshore stations.

Se utilizó una red de Bongo de malla de 500 y 300 μm de poro, con 56 cm de diámetro de boca, provista de un flujómetro marca Rigosha. Con esta, en las estaciones costeras, se hicieron calados diarios oblicuos desde el fondo a la superficie, y en las estaciones de mar abierto, desde 50 m

A Bongo mesh net with a pore size of 500 and 300 μm and a mouth diameter of 56 cm was used, and it was equipped with a Rigosha flowmeter. At the coastal stations, daily oblique hauls were performed from the bottom towards the surface; and at the open sea stations, daily oblique hauls

hasta la superficie, durante 15 min, a una velocidad de calado de 3.9 km/h. Las muestras se fijaron en formalina tamponada al 5% y se trasladaron al laboratorio de zooplancton del Instituto Oceanográfico de Venezuela. La determinación de abundancia se efectuó extrapolando el volumen analizado a la muestra original, y con los datos del flujómetro se calculó el volumen filtrado, que sirvió de base para la estimación de la abundancia mesozooplancónica por metro cúbico de agua filtrada. Por otra parte, para establecer la abundancia microalgal se tomaron muestras con botellas Niskin a 1 m de profundidad, en cada estación, y se vertieron en botellas plásticas (250 ml) y se fijaron con formalina al 4% neutralizada con hexametilentetramina.

Análisis físico químico del agua

La recolección de las muestras de agua se llevó a cabo con una roseta con CTD (SBE-19) utilizando botellas Niskin de 5L caladas a 5 m de profundidad. Las muestras (500 ml) se mantuvieron congeladas (-20 °C) hasta su procesamiento y análisis en el Laboratorio de Elementos Nutritivos del Departamento de Oceanografía del Instituto Oceanográfico de Venezuela.

El oxígeno disuelto se determinó según el método de Winkler descrito por Strickland y Parsons (1972). Para el registro vertical de temperatura y salinidad se utilizó el CTD (SBE-19). Las concentraciones de fosfatos y nitratos se establecieron de acuerdo con las recomendaciones de Gordon *et al.* (1993). Los resultados para estos elementos fueron expresados en $\mu\text{mol L}^{-1}$.

Las determinaciones de clorofila *a* (chl *a*) en la superficie se realizaron empleando el método espectrofotométrico descrito por Lorenzen modificado por Strickland y Parsons (1972). Para ello se recolectaron muestras en botellas de polietileno oscuras (2 L).

Análisis del fitoplancton y zooplancton

La cuantificación de microalgas se realizó según el método de Utermöhl (1958), empleando columnas de 50 ml, posteriormente se les agregaron gotas de lugol para facilitar la sedimentación de las células, así como para apreciar mejor sus estructuras. Las microalgas fueron identificadas utilizando los trabajos de Cupp (1943), Thomas (1997), Berard-Therriault *et al.* (1999) y Rivera-Tenembaum (2006). En los conteos no se incluyeron dinoflagelados heterótrofos (ej. *Protoperidinium*).

Para el zooplancton, cada muestra de la malla de 300 μm se homogenizó y dividió en dos porciones

were performed from 50 m below the surface to the surface for 15 min at a hauling speed of two knots. The samples were fixed in 5% buffered formalin and transferred to the zooplankton laboratory at the Oceanographic Institute of Venezuela. Abundance was determined by extrapolating the analyzed volume to the original sample. The filtered volume was calculated based on the flowmeter data, which served as the basis for estimating the mesozooplankton abundance per cubic meter of filtered water. To establish the microalgal abundance, samples were taken in each station using Niskin bottles at a depth of 1 m, and they were then poured into plastic bottles (250 ml) and fixed with 4% formalin neutralized with hexamethylenetetramine.

Physical-chemical analysis of water

Water samples were collected through a conductivity-temperature-depth (CTD) rosette (SBE-19) using 5 L Niskin bottles set at a 5 m depth. The samples (500 ml) were kept frozen (-20°C) until processing and analysis at the Laboratory of Nutrient Elements, Department of Oceanography, Oceanographic Institute of Venezuela.

The dissolved oxygen was determined according to the Winkler method described by Strickland and Parsons (1972). The CTD (SBE-19) was used for the vertical recording of temperature and salinity. The concentration of phosphates and nitrates was established according to the recommendations of Gordon *et al.* (1993). The results for these elements were expressed in $\mu\text{mol L}^{-1}$.

Determination of chlorophyll *a* (Chl *a*) on the surface was performed using the spectrophotometric method described by Lorenzen and modified by Strickland and Parsons (1972). For this purpose, samples were collected in dark polyethylene bottles (2 L).

Analysis of phytoplankton and zooplankton

Microalgae were quantified by the sedimentation method of Utermöhl (1958) using columns of 50 ml. Subsequently, Lugol drops were added to facilitate cell sedimentation and better assess their structures. The microalgae were identified based on the studies of Cupp (1943), Thomas (1997), Berard-Therriault *et al.* (1999) and Rivera-Tenembaum (2006). Heterotrophic dinoflagellates (e.g., *Protoperidinium*) were not tallied.

For the zooplankton, each 300 μm mesh sample was homogenized and divided into two equal portions using a Folsom's Plankton Sample Divider. One part was designated for the study of the community

iguales por medio de un separador Folsom; una porción fue destinada al estudio de la 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 mg m^{-3} . Para la determinación taxonómica, de las muestras concentradas (500 ml) se obtuvieron submuestras de 2.5 ml con una pipeta Stempel, y se procedió al conteo e identificación utilizando los trabajos de Tregouboff y Rose (1957), Zoppi (1971), Campos-Hernández y Suárez-Morales (1994), Boltovskoy (1999), así como la base de datos de Razouls *et al.* (2005-2017). Para algunos grupos se resaltaron las especies más importantes.

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 comparó la abundancia de fitoplancton, biomasa y abundancia zooplanctónica total entre las estaciones costeras y las alejadas de la costa utilizando la prueba no paramétrica de Mann-Whitney (Test Wilcoxon). Se utilizó un nivel de significación de $\alpha=0.05$. Para estas pruebas se utilizó el software estadístico Statgraphics plus 5.1.

Para establecer si existían diferencias significativas en la estructura comunitaria entre los principales grupos del zooplancton, se utilizó el análisis de similitud (ANOSIM) y el escalamiento multidimensional no métrico (MDS); este último se utilizó para visualizar la ordenación en los grupos del zooplancton en dos dimensiones con respecto a la ubicación de las estaciones probando las diferencias entre los grupos de la comunidad del zooplancton de acuerdo con la ubicación de las estaciones. Los datos de abundancia para los análisis fueron transformados previamente a raíz cuarta, para crear una matriz de similitud de Bray-Curtis. La identificación de los aportes de los principales grupos taxonómicos que más contribuyen a la similitud y la disimilitud entre la ubicación de las estaciones se realizó con la prueba de porcentaje de similitud (SIMPER); para esto se utilizó el programa Primer 6 & Permanova (Clarke y Gorley, 2006).

Para establecer la relación entre las variables ambientales (temperatura, salinidad, oxígeno disuelto, nitrato, nitrito y fosfato) y la abundancia fitoplanctónica y los grupos del zooplancton de cada zona, se realizó el análisis de redundancia (RDA) luego de demostrar que

structure and the other for the biomass analysis through the gravimetric method (wet biomass, Postel *et al.*, 2000), without separating the gelatinous organisms. The data were expressed in mg m^{-3} . For the taxonomic determination of the concentrated samples (500 ml), 2.5 ml subsamples were taken with a Stempel pipette. Counting and identification were performed using the works of Tregouboff and Rose (1957), Zoppi (1971), Campos-Hernández and Suárez-Morales (1994) and Boltovskoy (1999), as well as the database of Razouls *et al.* (2005-2017). For some groups, the most important species were highlighted.

Data analysis

Statistical tests were performed using the software Statgraphics plus 5.1. The Kolmogorov-Smirnov normality and Bartlett's homoscedasticity tests (Sheskin, 2004) did not meet the assumptions of the parametric analysis. Therefore, the abundance of phytoplankton, biomass and total zooplankton abundance were compared between the coastal and offshore stations using the nonparametric Mann-Whitney test (Wilcoxon Test). A significance level of $\alpha = 0.05$ was considered.

To establish whether there were significant differences in the community structure among the main zooplankton groups, an analysis of similarities (ANOSIM) and non-metric multidimensional scaling (MDS) were performed. The latter was used to visualize the ordination of the zooplankton groups in two dimensions relative to the station location by testing the differences between the groups of the zooplankton community according to the station locations. The abundance data were transformed to the fourth root to create a Bray-Curtis similarity matrix for the analyses. The identification of the main taxonomic groups that contributed the most to the similarity and dissimilarity between the station locations was carried out with the similarity percentage analysis (SIMPER). These analyses were run in Primer 6 + PERMANOVA (Clarke and Gorley, 2006).

To establish the relationship between environmental variables (temperature, salinity, dissolved oxygen, nitrate, nitrite and phosphate) and phytoplankton abundance and the zooplankton groups of each zone, a redundancy analysis (RDA) was conducted after demonstrating that the distance of the gradient in the first component had a value < 3 (Muylaert *et al.*, 2009).

la distancia del gradiente en el primer componente tenía valores menores a 3 (Muylaert *et al.*, 2009). Los gráficos de superficie fueron realizados con el programa Surfer versión 8.0 para representar las isolíneas de las variables físico-químicas utilizadas.

RESULTADOS

VARIABLES AMBIENTALES

La temperatura superficial del agua varió desde 26.60 °C en la estación 24 hasta 28.60 °C en la estación 21, con una media de 27.70 ± 0.43 °C (Figura 2A). El valor mínimo de salinidad de las aguas superficiales en el área de estudio fue de 29.40 en la estación 31 y el máximo de 36.90 en la estación 13, con una media general de 36.24 ± 1.60 (Figura 2B). El oxígeno disuelto varió entre 3.89 (estación 3) y 4.93 ml L⁻¹ (estación 8), con una media de 4.44 ± 0.22 ml L⁻¹ (Figura 2C).

El nitrito fluctuó entre no detectable (ND) y 0.48 μmol L⁻¹, con una media general de 0.06 ± 0.08 μmol L⁻¹; los valores más altos se registraron en las estaciones 16 y 20, cerca de la costa entre Arapito y Playa Colorada, específicamente en el Sector de Santa Cruz y Punta Colorada (Figura 2D). Los valores de nitrato fluctuaron entre 0.01 μmol L⁻¹ en la estación 16 y 3.62 μmol L⁻¹ en la estación 17, con una media de 0.47 ± 0.55 μmol L⁻¹. En casi toda la región estudiada el nitrato registró valores inferiores a 1 μmol L⁻¹ con la excepción de las zonas pobladas de Santa Cruz y al este de Punta Colorada donde se presentaron valores superiores a 1.50 μmol L⁻¹ (Figura 2E). Las concentraciones de fosfatos fluctuaron entre ND y 0.77 μmol L⁻¹, con una media de 0.20 ± 0.17 μmol L⁻¹; los máximos valores se registraron al este de Playa Colorada y frente a la empresa Camaronera Aguamarina de la Costa (estaciones 9 y 13; Figura 2F).

VARIABLES BIÓTICAS

Las concentraciones de Chl *a* en el área fueron no detectables. Se encontró gran abundancia de formas flageladas (75 - 93% del total de individuos <10 μm) que no pudieron ser identificadas; el resto de la comunidad estuvo formada por clorófitas, diatomeas, dinoflagelados, euglenófitas, primnesiófitas y silicoflagelados. Además, las muestras contenían ciliados, tintínidos, cladóceros y copépodos de diferentes estadios. El intervalo de abundancia fue de 47 a 1177 cél ml⁻¹. Se estableció que la abundancia del fitoplancton no varió de manera significativa con respecto a la ubicación de las estaciones (Test W = 3.65; $p > 0.05$).

The surface graphics were produced with Surfer version 8.0 to represent the isolines of the physical-chemical variables.

RESULTS

Environmental variables

The surface water temperature varied from 26.60°C at station 24 to 28.60°C at station 21, with an average of 27.70 ± 0.43 °C (Figure 2A). The minimum salinity value of the surface waters in the study area was 29.40 at station 31, and the maximum was 36.90 at station 13, with an overall average of 36.24 ± 1.60 (Figure 2B). The dissolved oxygen varied between 3.89 ml L⁻¹ (station 3) and 4.93 ml L⁻¹ (station 8), with an average of 4.44 ± 0.22 ml L⁻¹ (Figure 2C).

The nitrite values varied between non-detectable (ND) and 0.48 μmol L⁻¹, with an overall average of 0.06 ± 0.08 μmol L⁻¹. The highest values were recorded at stations 16 and 20, near the coast between Arapito and Playa Colorada and the sector of Santa Cruz and Punta Colorada (Figure 2D). The nitrate values were between 0.01 μmol L⁻¹ at station 16 and 3.62 μmol L⁻¹ at station 17, with an average of 0.47 ± 0.55 μmol L⁻¹. In almost all the regions studied, the nitrate values were lower than 1 μmol L⁻¹ except for the populated areas of Santa Cruz and to the east of Punta Colorada, where they were higher than 1.50 μmol L⁻¹ (Figure 2E). The phosphate concentrations fluctuated between ND and 0.77 μmol L⁻¹, with an average of 0.20 ± 0.17 μmol L⁻¹. The maximum values were recorded to the east of Playa Colorada and in front of the company Camaronera Aguamarina de la Costa (stations 9 and 13, respectively; Figure 2F).

Biotic variables

The concentrations of Chl *a* in the area were undetectable. A high abundance of flagellated forms was found (75 - 93% of the total individuals < 10 μm), which could not be identified; the remainder of the community was formed by chlorophytes, diatoms, dinoflagellates, euglenophytes, prymnesiophytes, and silicoflagellates. The samples also presented ciliates, tintinnids, cladocerans, and copepods at different life cycle stages. The abundance ranged between 47 cells ml⁻¹ and 1,177 cells ml⁻¹. The abundance of phytoplankton did not significantly vary concerning the station locations (W Test = 3.65; $p > 0.05$).

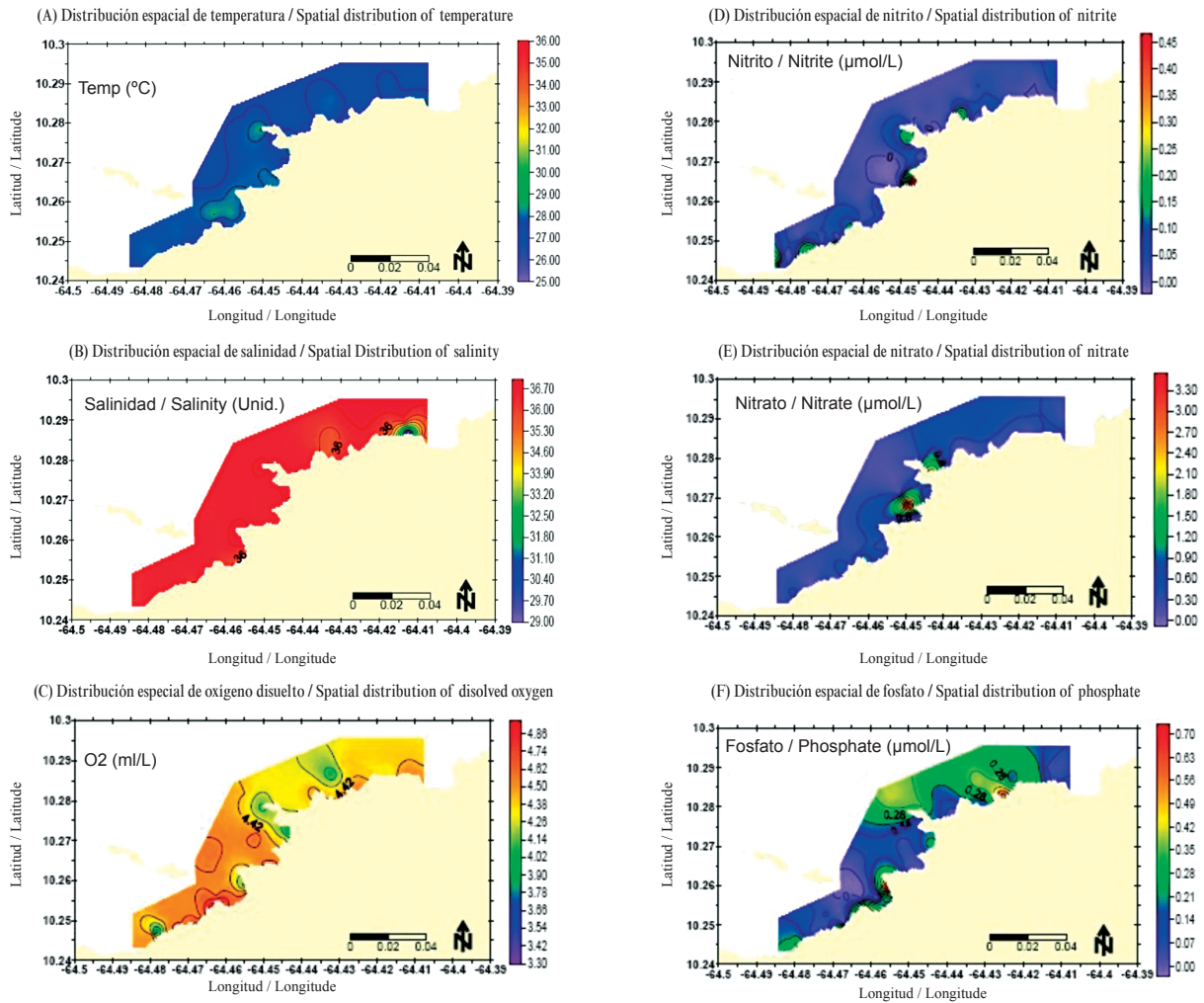


Figura 2. Distribución espacial de: A temperatura (°C), B salinidad, C oxígeno disuelto (ml L), D nitrito, E nitrato y F fosfato (μmol L), de las aguas superficiales de la zona costera Arapito – Santa Fe, estado Sucre, Venezuela, durante diciembre 2008.

Figure 2. Spatial distribution of (A) temperature (°C); (B) salinity; (C) dissolved oxygen (ml/L); (D) nitrite; (E) nitrate; and (F) phosphate (μmol/L) of the surface waters in the coastal area of Arapito - Santa Fe, Sucre State, Venezuela during December 2008.

La biomasa zooplanctónica expresada como biomasa húmeda varió entre 0.14 y 0.71 mg m⁻³, los valores más bajos (< 0.20 mg m⁻³) se obtuvieron en las estaciones ubicadas hacia el oeste (estaciones 4 y 49), lejos de los centros poblados; los valores más altos se obtuvieron en las estaciones situadas hacia el este, 34 (0.71 mg m⁻³) y 36 (0.64 mg m⁻³) frente a la población de Santa Fe. No se hallaron diferencias significativas con respecto a la ubicación de las estaciones (Test W= 0.67; *p* > 0.05).

La abundancia zooplanctónica varió entre 1226 y 3708 ind. m⁻³ (Tabla 1). Las estaciones 5, 14, 34 y 36 presentaron los valores más altos (3341 - 3708 ind. m⁻³), separadas por las estaciones 23, 28, 31, 39, 40 y 41 donde se registraron valores intermedios (2266 - 2774 ind. m⁻³)

The zooplankton biomass expressed as wet biomass varied between 0.14 mg m⁻³ and 0.71 mg m⁻³. The lowest values (< 0.20 mg m⁻³) were found at the stations located towards the west, i.e., stations 4 and 49, which were far from the populated centers; and the highest values were found in the stations located to the east, i.e., station 34 (0.71 m⁻³) and 36 (0.64 m⁻³), which were opposite the town of Santa Fe. No significant differences were found with respect to the station locations (W Test = 0.67; *p* > 0.05).

The zooplankton abundance varied between 1.226 ind. m⁻³ and 3.708 ind. m⁻³ (Table 1). The highest values were recorded at stations 5, 14, 34 and 36 (3.341 ind. m⁻³ - 3.708 ind. m⁻³), and intermediate values were recorded at stations 23, 28, 31, 39, 40 and 41 (2.266 ind. m⁻³ - 2.774 ind. m⁻³) (Figure 3A,

Table 1. Abundancia del zooplancton superficial (ind. m⁻³) de la zona costera Arapito - Santa Fe, Estado Sucre, Venezuela, durante diciembre 2008 (L. = larvas). **Table 1.** Abundance of surface zooplankton (ind.m⁻³) in the coastal area of Arapito – Santa Fe, Sucre State, Venezuela, during December 2008.

Taxones /Taxa	Estaciones / Stations														Abundancia / Abundance						
	3	5	9	12	14	20	23	26	28	31	34	36	37	38		39	40	41	44	46	49
Copepoda	675	1027	463	652	941	351	924	818	346	753	883	1103	259	642	779	737	623	379	726	485	13565
Cladoeera	1431	1446	647	701	1842	651	934	506	1828	1360	2251	1921	691	1175	1353	1309	1761	867	1219	811	24705
Pteropoda	21	37	21	37	54	43	15	11	14	107	74	74	36	32	38	32	37	28	24	23	758
Heteropoda										8	5	5	5	1	2	7	7	1			36
Sifonofora	7	44	6	2	31	14	18	10	25	15	28	37	26	59	88	41	44	21	119	39	676
Siphonophora																					
Hidromedusas	74	381	6	15	4	9	5	7	2	5	3	3	1	5	19	11	9	31	166	17	770
Hidromedusae																					
Appendicularia	252	120	162	95	280	138	139	115	43	23	213	270	81	106	236	193	133	80	141	134	2953
Chaetognatha	20	66	8	22	56	49	28	11	8	38	57	27	13	40	48	41	38	57	63	45	735
Amphipoda					6					4			1	1	1	5					16
Doliolida	36	19	5	1	18	25	155	48	19	10	23	12	16	32	58	30	10	7	20	35	578
Ostracoda	6	1	1	2	6	4	4		1	6	12	7	8	4	4	31	6	3	3	2	99
Foraminifera									29			2		6	4	3					44
Luciferidae	26	26	3	4	32	5	3	2	17	92	86	49	20	5	9	17	10	16	8	19	447
L. poliquetos																					
Polychaete L.	3	3	3	3	6	1	1	2				2		4	2	2	1	1			28
L. de crustáceos																					
Crustacean L.	14	7	4	4	24	1	23	2	2	10	24	127	49	10	22	43	51	41	54	41	548
L. equinodermos																					
Echinoderm L.	73	137	10	21	31	16	9	8	9	10	10	26	12	36	23	21	20	12	43	19	536
L. gasterópodos																					
Gastropod L.	20	16	5	15	3	0	3	2	2	4	3	4	4	3	8	8	2	2	5	4	103
Larvas bivalvos																					
Bivalve larvae	10		3	3	2	4			11	13	5	5	2	1	1	7	2	4	8	7	80
Huevos de peces																					
Fish eggs	5	13	23	10	14	3	3	5	35	1	5	2	4	2	1	1	7	8	7	3	150
Larvas de peces																					
Fish larvae	2	3	2	6	2	2	2	2	1	4	3	4	4	2	3	5	1	1	3	2	45
Total	2658	3395	1379	1590	3341	1328	2266	1547	2382	2435	3707	3687	1226	2155	2698	2544	2774	1564	2613	1694	46984

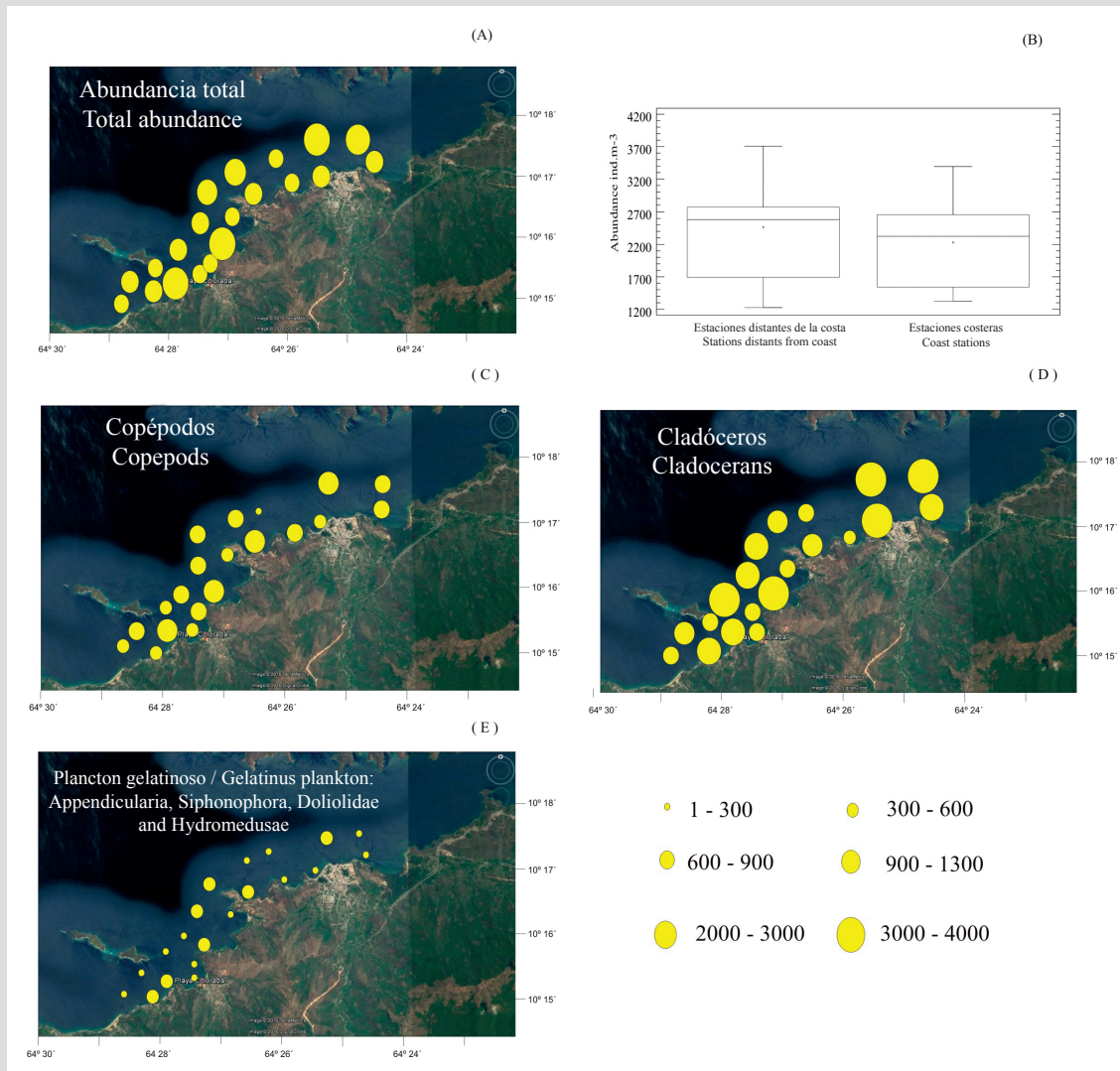


Figura 3. Distribución espacial y por ubicación de las estaciones de la abundancia (ind. m⁻³). zooplanctónica total (A y B) y distribución espacial de los principales grupos zooplanctónicos (ind. m⁻³), copépodos (C), cladóceros (D) y plancton gelatinoso (E) de la zona costera Arapito - Santa Fe, estado Sucre, Venezuela, durante diciembre 2008.

Figure 3. Location of the stations and spatial distribution of total zooplankton abundance (ind. m⁻³) (A and B); spatial distribution of the principal zooplanktonic groups (ind. m⁻³), copepods (C) and cladoceran (D) and gelatinous plankton (E) in the coastal area of Arapito - Santa Fe, Sucre State, Venezuela, during December 2008.

(Figura 3A; Tabla 1). Las estaciones 20 y 37 presentaron las abundancias más bajas con menos de 1400 ind. m⁻³ (Figura 3A). Se comprobó que la abundancia zooplanctónica no varió de manera significativa con respecto a la ubicación de las estaciones (Test W= 0.75; $p > 0.05$; Figura 3B).

Se identificaron 20 grupos taxonómicos (Tabla 1). Las mayores abundancias para los copépodos (costeras: 346 a 1027 ind m⁻³; alejadas de la costa: 259 a 1103 ind m⁻³) y los cladóceros (costeras: 506 a 1842 ind m⁻³; alejadas de la costa: 691 a 2251 ind m⁻³) se registraron en las estaciones alejadas de la costa; sin embargo, para ambos grupos no se detectaron diferencias significativas de la abundancia entre

Table 1). Stations 20 and 37 had the lowest abundance values at < 1,400 ind. m⁻³ (Figure 3A). The zooplankton abundance did not vary significantly with respect to the station locations (W Test = 0.75; $p > 0.05$; Figure 3B).

Twenty taxonomic groups were identified (Table 1). The highest abundance values were recorded in the offshore stations for copepods (coastal, 346 ind. m⁻³ to 1.027 ind. m⁻³; offshore, 259 ind. m⁻³ to 1.103 ind. m⁻³) and cladoceran (coastal, 506 ind. m⁻³ to 1,842 ind. m⁻³; offshore, 691 ind. m⁻³ to 2.251 ind. m⁻³). However, for both groups, no significant differences in abundance were detected between the station locations (W Test = 0.98 and W Test = 0.75, respectively; $p > 0.05$; Figure 3C, D).

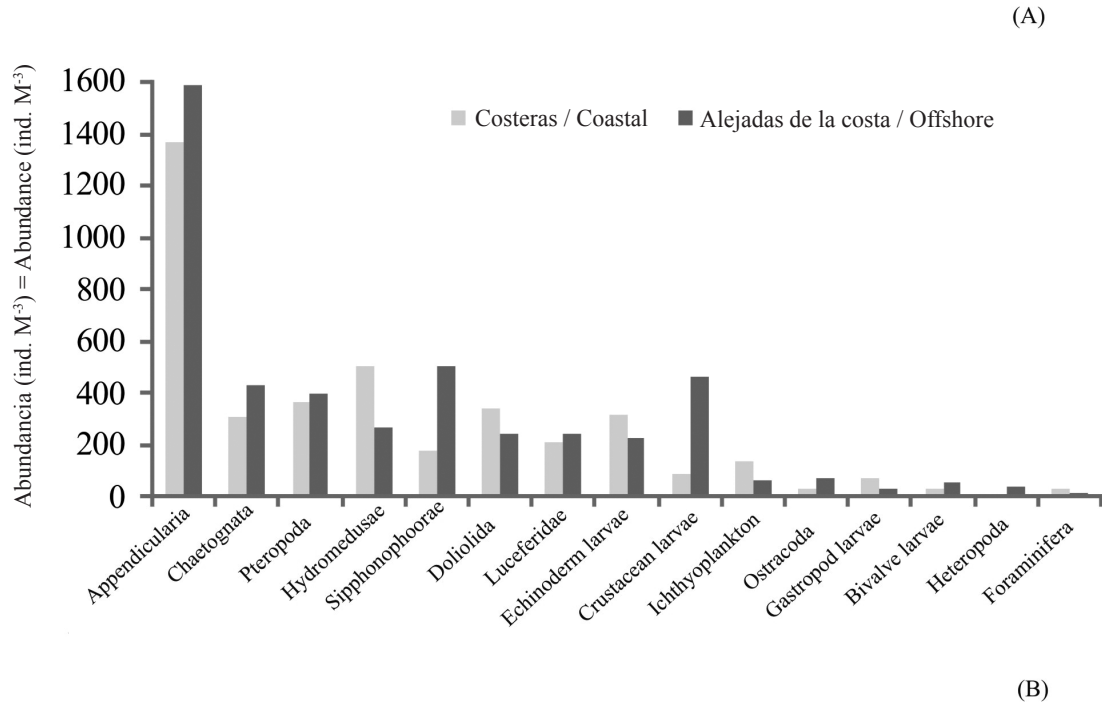


Figura 4. (A) Abundancia (ind.m-3) de los grupos zooplantónicos considerando las estaciones costeras y las alejadas de la costa. No se considera a los cladóceros y copépodos y (B) abundancia relativa de los principales grupos del zooplancton capturados en la zona costera Arapito - Santa Fe, estado Sucre, Venezuela. Las barras grises representan al holoplancton y las negras el meroplancton.

Figure 4. (A) Abundance (ind.m-3) of the zooplanktonic groups considering the coastal and offshore stations; cladocerans and copepods were not considered. (B) Relative abundance of the main zooplankton groups captured in the coastal area of Arapito - Santa Fe, Sucre State, Venezuela. The gray bars represent the holoplankton, and the black bars represent the meroplankton.

la ubicación de las estaciones (Test W= 0.98 y Test W= 0.75; $p > 0.05$, respectivamente; Figura. 3C, D).

De igual manera, ocurrió con el zooplancton gelatinoso y los sifonóforos, no mostraron un patrón de distribución marcado, mientras que para las hidromedusas se halló lo contrario (costera: 503 ind m^{-3} ; alejadas de la costa: 267 ind m^{-3} ; Figuras 3E, 4A). Sin embargo, para este último grupo tampoco se hallaron diferencias significativas entre las abundancias y la ubicación de las estaciones (Test W= 0.40; $p > 0.05$; Figura 4A).

De la abundancia total de los grupos taxonómicos analizados tanto en las estaciones costeras como alejadas de la costa, los cladóceros representaron 52.7% de la abundancia relativa. Los copépodos fueron el segundo componente con mayor abundancia relativa (28.9%), seguido del plancton gelatinoso (hidromedusas, apendicularias, sifonóforos y ctenóforos) con 10.6%. Estos tres grupos representantes del holoplancton obtuvieron una abundancia relativa de 92.9% (Figura 4B). El aporte de los grupos meroplanctónicos en el área de estudio fue mínimo. De estos grupos la mayor abundancia correspondió a las larvas de crustáceos (1.17%), seguido de las larvas de equinodermos (1.14%) y el resto a larvas de moluscos y poliquetos (Figura 4B).

Dentro de los grupos zooplanctónicos contabilizados más importantes en el eje costero Arapito-Santa Fe destaca la presencia de solamente tres especies de cladóceros: *Penilia avirostris*, *Pseudevadne tergestina* y *Evadne spinifera* y 43 de copépodos, dentro de estos *Acartia tonsa*, *Temora turbinata* y *Paracalanus quasimodo* fueron los más abundantes. Entre los apendicularios, *Oikopleura (Coecaria) longicauda* y *Oikopleura (Vexillaria) dioica* sobresalieron.

El ANOSIM mostró diferencias significativas ($p < 0.05$; R global 0.27) en la abundancia zooplanctónica entre las estaciones cercanas y alejadas de la costa. El análisis SIMPER indicó que la disimilitud de la estructura comunitaria entre la ubicación de las estaciones fue baja, con un porcentaje de 17.4% (Tabla 2). La mayor diferencia en las estaciones costeras fue la ausencia de heterópodos, mientras que en las estaciones alejadas de la costa, la contribución estuvo repartida principalmente entre larvas de crustáceos, larvas de bivalvos, ostrácodos y sifonóforos.

La ordenación MDS de la abundancia zooplanctónica con respecto a la ubicación de las estaciones, no evidenció una separación significativa entre las dos zonas en que se dividió el estudio; no obstante, se pudo notar mayor similitud en las estaciones alejadas de la costa (Figura 5).

A similar result was found for the gelatinous zooplankton and the siphonophores because they did not show a marked distribution pattern, whereas the opposite result was observed for the hydromedusae (coastal, 503 ind. m^{-3} ; offshore, 267 ind. m^{-3} ; Figures 3E, 4A). However, for this last group, no significant differences were found between the abundance values and the station locations (W Test = 0.40; $p > 0.05$; Figure 4A).

Of the total abundance of the taxonomic groups analyzed in both coastal and offshore stations, cladocerans accounted for 52.7% of relative abundance. Copepoda had the second highest relative abundance (28.9%), followed by gelatinous plankton with 10.6% (hydromedusae, appendicularians, siphonophores, and ctenophores). These three groups, which are representatives of holoplankton, had a relative abundance of 92.9% (Figure 4B). The contribution of the meroplanktonic groups in the study area was minimal. Of these groups, the highest abundance corresponded to crustacean larvae (1.17%), followed by echinoderm larvae (1.14%), with the remainder corresponding to mollusks and polychaete larvae (Figure 4B).

Among the most important zooplanktonic groups counted in the Arapito-Santa Fe coastal axis, three species of cladocerans (*Penilia avirostris*, *Pseudevadne tergestina* and *Evadne spinifera*) and 43 species of copepods stood out (among which *Acartia tonsa*, *Temora turbinata* and *Paracalanus quasimodo*) were most abundant. Among the Appendicularia, *Oikopleura (Coecaria) longicauda* and *Oikopleura (Vexillaria) dioica* stood out.

The ANOSIM showed significant differences ($p < 0.05$; global R 0.27) in zooplankton abundance between the coastal and offshore stations.

The SIMPER analysis indicated that the dissimilarity of the community structure between the locations of the stations was low at a percentage of 17.4% (Table 2). The greatest difference in the coastal stations was the absence of Heteropoda, whereas in the offshore stations, the greatest differences were mainly observed among crustacean larvae, bivalve larvae, ostracods, and siphonophores.

The MDS calculation of the zooplankton abundance based on the station location did not show significant differences between the two zones in which the study was divided; nevertheless, higher similarity could be observed in the offshore stations (Figure 5).

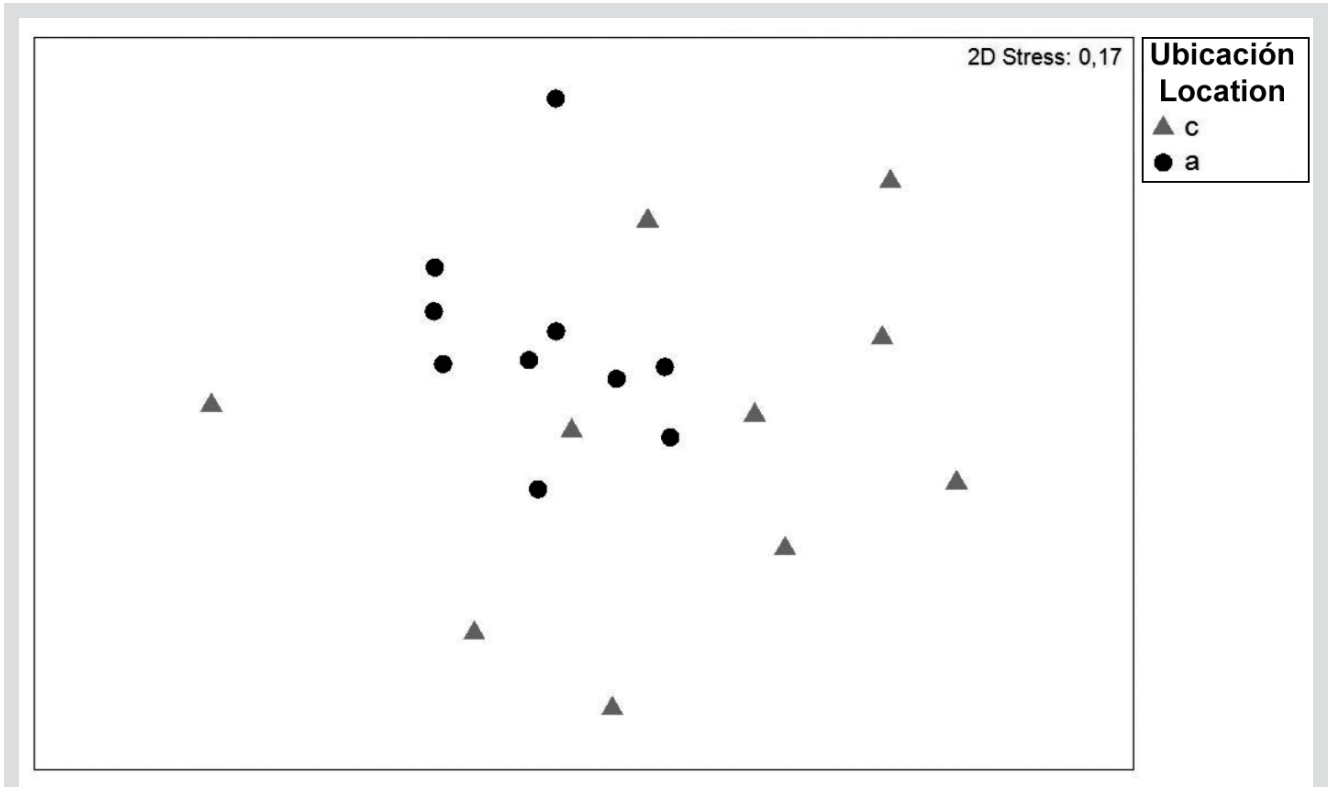


Figura 5. Ordenación MDS de las estaciones de la zona costera Arapito - Santa Fe, estado Sucre, Venezuela, durante diciembre 2008. Estaciones costeras (triángulo gris) y Estaciones alejadas de la costa (círculo negro).

Figure 5. MDS calculation of the stations in the coastal area of Arapito - Santa Fe, Sucre State, Venezuela during December 2008. Coastal stations are represented by gray triangles, and offshore stations are represented by black circles.

Tabla 2. Porcentaje de contribución de los principales grupos del zooplancton que marcaron la disimilitud entre la ubicación de las estaciones estudiadas en el análisis SIMPER. P. Diss: promedio de disimilaridad. Porcentaje de disimilaridad: 17.4%.

Table 2. Percentage of the contribution of the main zooplankton groups that marked the dissimilarity between the station locations analyzed by SIMPER. Dissimilarity: 17.4%.

Grupos / Groups	Abundancia Est. Costeras / Abundance Coastal Stations	Abundancia Est. Alejadas / Abundance Offshore Stations	P. Diss	Porcentaje Contribución Acumulado / Percentage Contribution Accumulated	
Heterópodos / Heteropods	0.00	1.11	1.85	8.08	8.08
L. crustáceos / Crustacean larvae	1.45	2.52	1.55	7.96	16.04
L. bivalvos / Bivalve larvae	0.75	1.41	1.44	6.40	29.30
Ostrácodos / Ostracoda	0.93	1.30	1.20	5.85	35.14
Sifonóforos / Siphonophora	1.93	2.59	1.46	5.13	51.16

El análisis de redundancia arrojó una correlación especies-ambiente de 0.52 y entre los componentes 1 y 2 fue de 0.58. En el componente 1 el nitrito estuvo correlacionado de manera inversa con el fitoplancton, sifonóforos, larvas

The redundancy analysis showed a species-environment correlation of 0.52, and between components 1 and 2, this value was 0.58. In component 1, nitrite was inversely correlated with phytoplankton, siphonophores,

de crustáceos y cladóceros. En el componente 2 el fosfato estuvo correlacionado de manera inversa con la temperatura y salinidad y asociados a este, estuvieron los quetognatos, hidromedusas, copépodos y doliólidos (Figura 6).

crustacean larvae and cladocerans. In component 2, phosphate was inversely correlated with temperature and salinity and chaetognaths, hydromedusae, copepods, and doliolids were positively correlated with phosphate (Figure 6).

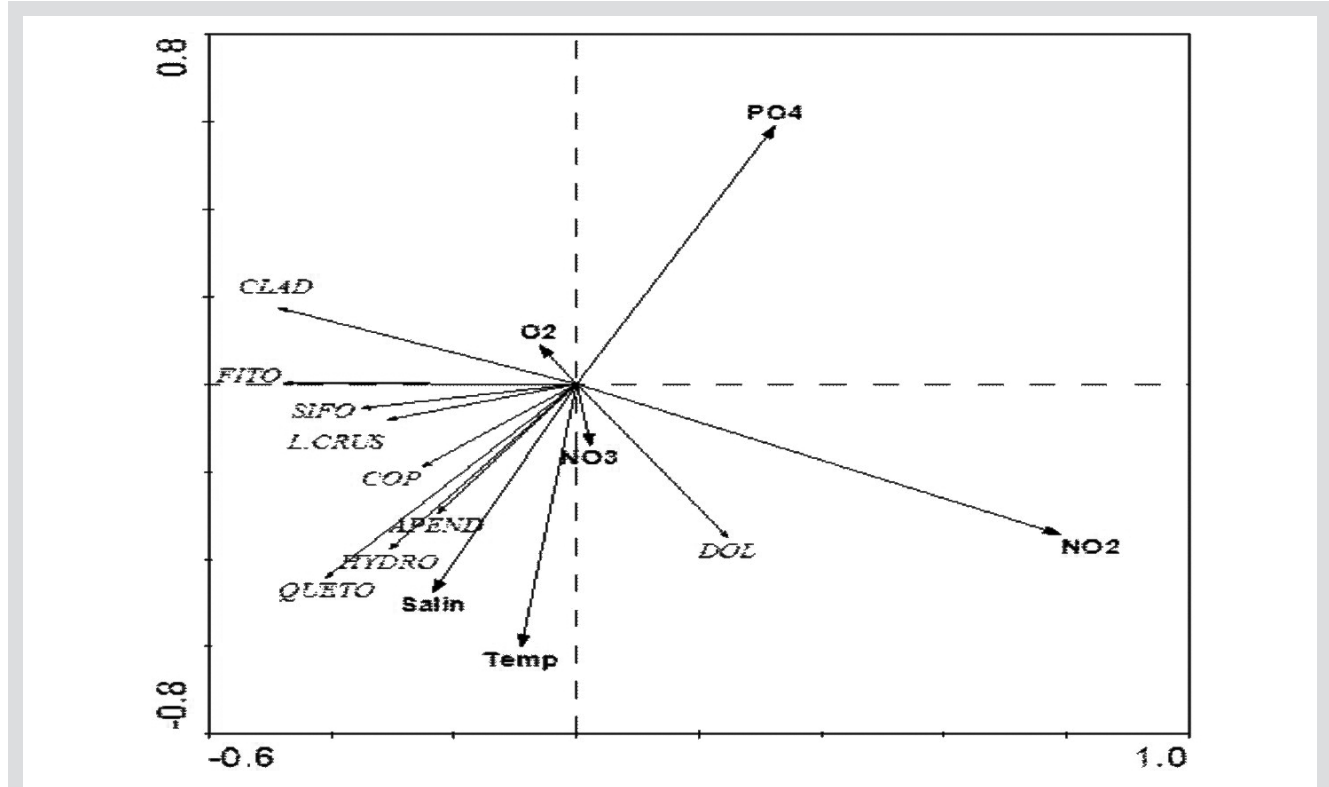


Figura 6. Análisis de redundancia (RDA) entre las variables ambientales y el fitoplancton y los grupos zooplancónicos del eje costero Arapito - Santa Fe, estado Sucre, Venezuela. PO4: fosfato, NO2: nitrito, NO3: nitrato, O2: oxígeno disuelto, Salin: salinidad, Temp: temperatura del agua, Clad: cladóceros, Fito: fitoplancton, Sifo: sifonóforos, L. crus: larvas de crustáceos, Cop: copépodos, Apen: apendicularios, Hydro: hidromedusas, Queto: quetognatos, Dol: doliólidos.

Figure 6. Redundancy analysis (RDA) between the environmental variables and phytoplankton and zooplankton groups of the Arapito - Santa Fe coastal axis, Sucre State, Venezuela. PO4, phosphate; NO2, nitrite; NO3, nitrate; O2, dissolved oxygen; Salin, salinity; Temp, water temperature; Clad, cladocerans; Phyto, phytoplankton; Siphonophores; Crust. L., crustacean larvae; Cop, copepods; Append, Appendicularia; Hydro, hydromedusae; Chaeto, Chaetognata; and Dol, doliolids.

DISCUSIÓN

Las condiciones oceanográficas de la zona costera Arapito - Santa Fé, al igual que toda la región nororiental de Venezuela, se ven afectadas por el fenómeno de surgencia estacional (Okuda, 1975; Alvera-Azcárate *et al.*, 2009; Scranton *et al.*, 2014). Por lo tanto, es de esperarse que la temperatura y la salinidad no presentaran variaciones espaciales marcadas durante el muestreo, indicando una zona de estabilidad termohalina (Rueda-Roa y Muller-Karger, 2013); en consecuencia, las diferencias en los valores de temperatura y salinidad corresponden más bien a diferencias temporales como reflejo de la intensidad de la

DISCUSSION

The oceanographic conditions of the Arapito - Santa Fé coastal zone, as well as the entire northeastern region of Venezuela are affected by the phenomenon of seasonal upwelling (Okuda, 1975; Alvera-Azcárate *et al.*, 2009; Scranton *et al.*, 2014). If the area constituted a zone of thermohaline stability (Rueda-Roa and Muller-Karger, 2013), then marked spatial variations in temperature and salinity should not have been observed during the sampling period. Rather, the differences in temperature and salinity values should have corresponded to temporal differences reflecting the intensity of coastal upwelling in this area,

surgencia costera en esta área, tal y como ha sido señalado por diversos autores (Okuda, 1975; Allen *et al.*, 2007; Martínez, 2009).

Al comparar los valores de temperatura, salinidad y oxígeno disuelto registrados en el presente estudio, con otros trabajos del área (Okuda, 1975; Allen *et al.*, 2007), para la misma época se detectaron diferencias, ya que las temperaturas registradas por ellos son más bajas ($< 27^{\circ}\text{C}$) y la salinidad y el oxígeno disuelto más altos. Estas diferencias pudieran ser explicadas por cambios estacionales de la intensidad de las surgencia referidos por Taylor *et al.* (2012), lo que indica que en el mes de muestreo del presente trabajo todavía no se presentaba evidencia de una elevada intensidad de la surgencia, pudiendo haber un retardo en la misma, para este año en particular.

Al considerar los nutrientes durante el estudio, los valores fueron relativamente altos en relación con los detectados por Okuda y Benítez (1974) y Okuda (1975), debido a las precipitaciones en la zona y el aporte fluvial, los cuales superaron la media anual para esta región del país (López-Monroy y Troccoli-Ghinaglia, 2014). Por otra parte, las concentraciones elevadas de nutrientes en la región marino costera Arapito - Santa Fe hacen suponer que existen aportes antrópicos directos, así como descargas continentales debido al aumento de las escorrentías y caudales de los ríos que enriquecen las aguas superficiales de las regiones marino costeras (Okuda, 1975; Martínez, 2009). Además, no se registraron diferencias espaciales, indicando que la alteración local de las concentraciones de fosfato y nitrato, a través de las reacciones bioquímicas en esta zona de estudio, es relativamente pequeña. En ese sentido, Okuda (1975) indicó que estas altas concentraciones de nutrientes se mantienen en la mayor parte de la columna de agua durante un período prolongado del año. Esta ventaja natural es aprovechada por el primer eslabón de la cadena trófica, reflejándose en una productividad primaria elevada, trayendo como consecuencia un aumento en la abundancia zooplanctónica que conlleva a una buena producción pesquera evidenciada en la región (Rueda-Roa *et al.*, 2017).

Al igual que las variables físico-químicas, la biomasa fitoplanctónica muestra una marcada variación estacional en la región nor-oriental de Venezuela, relacionada con los eventos de surgencia que ocurren entre diciembre y julio (Okuda, 1975; Alvera-Azcárate *et al.*, 2009; Scranton *et al.*, 2014). El hecho de que la concentración de clorofila *a* no fuera detectable en todas

which has been suggested by various authors (Okuda, 1975; Allen *et al.*, 2007; Martínez, 2009).

A comparison of variables recorded in this study with previous research in the area (Okuda, 1975; Allen *et al.*, 2007) for the same season showed lower temperatures reported by the latter ($< 27^{\circ}\text{C}$) as well as higher salinity and dissolved oxygen. These differences could be explained by seasonal changes in the intensity of the upwelling mentioned by Taylor *et al.* (2012), which indicates that in the sampling month of this work, evidence was not observed for a high-intensity upwelling; thus, a delay may have occurred in that particular year.

The nutrient concentrations in this study were relatively higher compared with those reported by Okuda and Benítez (1974) and Okuda (1975), which was related to rainfall in the area and the fluvial contribution, which exceeded the annual average for this area of the country (López-Monroy and Troccoli-Ghinaglia, 2014). The high concentrations of nutrients in the Arapito-Santa Fé marine coast suggest that there are direct anthropogenic contributions as well as continental discharges caused by increased runoff and river flows that enrich the surface waters of the coastal marine regions (Okuda, 1975; Martínez, 2009). No spatial differences were found, indicating that local changes in phosphate and nitrate concentrations that occur through the biochemical reactions in the study area were relatively small. Okuda (1975) mentioned that these high nutrient concentrations persisted in most of the water column for a prolonged period of the year. This natural advantage is exploited by the first link in the trophic chain, which is reflected in high primary productivity and results in an increase in zooplankton abundance, which in turn leads to productive fisheries in the area (Rueda-Roa *et al.*, 2017).

Similar to the physical-chemical variables, the phytoplankton biomass showed marked seasonal variations in northeastern Venezuela associated with the upwelling events that occur between December and July (Okuda, 1975; Alvera-Azcárate *et al.*, 2009; Scranton *et al.*, 2014). The fact that the concentration of Chl *a* was not detectable in all seasons can be explained because the percentage of nanoflagellates quantified containing chlorophyll was not determined. According to Moustaka-Gouni *et al.* (2016), nanoflagellates are cells with various methods of using energy (photosynthesizers, heterotrophs, and mixotrophs); therefore, they can proliferate in waters with variable nutrient concentrations. In addition, the

las estaciones puede explicarse porque no se determinó que porcentaje de los nanoflagelados cuantificados contenía clorofila. Según Moustaka-Gouni *et al.* (2016), los nanoflagelados agrupan células con diferentes tipos de nutrición (fotosintetizadores, heterótrofos y mixótrofos), por lo que pueden proliferar en aguas con concentraciones de nutrientes variables. Además, las muestras contenían organismos zooplanctónicos que normalmente no aparecen en muestras de volumen reducido como las que se usan para evaluar el fitoplancton. Esto sugiere que los herbívoros consumieron las células de mayor tamaño (diatomeas y dinoflagelados) con un mayor contenido del pigmento. Por estas razones, los resultados difieren de lo informado por Estrella-López (2007), quien utilizó volúmenes de muestra ≤ 1000 ml y registró que el intervalo de biomasa para el Golfo de Santa Fe en el periodo julio – diciembre de 1999 fue de 0.14 a < 1 mg Chl *a* m⁻³.

En general, la composición del zooplancton en el eje costero Arapito - Santa Fé refleja dominancia de cladóceros y copépodos, quedando en tercer lugar el plancton gelatinoso. Los cladóceros destacaron dentro del zooplancton marino, básicamente por su abundancia, sobresaliendo *Penilia avirostris* sobre *Pseudoevadne tergestina*; llegaron ambas a conformar 52% del total de la abundancia zooplanctónica.

Los cladóceros constituyen un grupo en el que dominan las formas de aguas continentales, pero los representantes marinos llegan a constituir una importante fracción de la comunidad zooplanctónica y de la producción de materia orgánica (Marazzo y Valentin, 2004). *Penilia avirostris* se considera una forma típica de aguas cálidas y de ambientes costeros eurihalinos (Marazzo y Valentin, 2000); es, además, la única especie de cladóceros marinos que se alimenta por filtración (Atienza *et al.*, 2008). *Penilia tergestina* se encuentra principalmente en la superficie de mares costeros y embalses (Marazzo y Valentin, 2004), es carnívora y cuando abunda es alimento de peces y otros depredadores zooplanctónicos (Fofonoff, 1994); puede alcanzar grandes abundancias debido a que los huevos partenogenéticos se desarrollan hasta embriones antes de ser liberados al medio (paedogenesis) (Marazzo y Valentin, 2000).

La dominancia de los cladóceros en la comunidad zooplanctónica en el eje costero Arapito – Santa Fé pudo deberse a los procesos físicos antes mencionados, ya que ambas especies son conocidas como típicas de aguas cálidas. *Penilia avirostris*, la más abundante, se encuentra óptimamente en agua con temperatura alrededor de 25°C (Onbé, 1999), aunque puede encontrarse en aguas hasta de

samples contained zooplankton organisms that do not normally appear in small volume samples, such as those used to evaluate phytoplankton. This finding suggests that herbivores consume the larger cells (diatoms and dinoflagellates), with higher pigment content, which likely explains the differences regarding the results obtained by Estrella-López (2007), who used samples of 1000 ml or smaller and reported a biomass interval of 0.14 to < 1 mg Chl *a* m⁻³ for the Gulf of Santa Fe from July to December in 1999.

Overall, the zooplankton composition of the Arapito-Santa Fé coastal axis reflects the dominance of cladocerans and copepods, followed by gelatinous plankton. Cladocerans stood out among the marine zooplankton mainly because of their abundance, especially *P. avirostris* over *P. tergestina*. These two species represented up to 52% of the total zooplanktonic abundance.

Cladocerans are a predominant group of species from continental waters. However, the marine representatives constitute an important part of the zooplankton community and the production of organic matter (Marazzo and Valentin, 2004). *P. avirostris* is considered typical of warm waters and euryhaline coastal environments (Marazzo and Valentin, 2000), and it is also the only marine cladoceran species that feeds by filtration (Atienza *et al.*, 2008). *P. tergestina* is a carnivorous species found mainly on the surface of coastal seas and reservoirs (Marazzo and Valentin, 2004), and when it is abundant, it is consumed by fish and other zooplankton predators (Fofonoff, 1994). Moreover, this species can reach great abundances because the parthenogenetic eggs develop into embryos before being released into the environment (paedogenesis) (Marazzo and Valentin, 2000).

The dominance of the cladocerans in the zooplanktonic community could have been due to the aforementioned physical processes because both species are typical of warm waters. *P. avirostris* was the most abundant and is optimally found in water with temperatures around 25°C (Onbé, 1999), although it can be found at temperatures as low as 18°C, which occurs in the coastal areas and bays of Mexico (Hernández-Trujillo *et al.*, 2010). *P. tergestina* is considered an indicator of coastal warm water masses, and the thermal interval in which it is optimally distributed is 22 to 25°C (Marazzo and Valentin, 2001). The thermal conditions of the water during this study were within this range, which is recognized as optimal for both species and thus can explain the high concentrations observed.

18°C, como sucede en zonas costeras y bahías de México (Hernández-Trujillo *et al.*, 2010). *Penilia tergestina* se considera indicadora de masas costeras de aguas cálidas y el intervalo térmico en el que se distribuye óptimamente es de 22 a 25°C (Marazzo y Valentin, 2001). Las condiciones térmicas del agua en el lugar y época de estudio estuvieron dentro de ese intervalo, de las que han sido reconocidas como óptimas para ambas especies, por lo que las grandes concentraciones obtenidas podrían explicarse por las condiciones ambientales imperantes en el área al momento del estudio.

Por su parte, Márquez *et al.* (2008), durante un estudio de dos años en la parte interna de la bahía de Mochima, registraron a los cladóceros como el grupo más abundante en el zooplancton; Zoppi (1961) establece que los cladóceros en muchas áreas pueden competir con los copépodos en abundancia numérica, dominando, particularmente, en las estaciones cercanas a las costas y durante los meses de calma. Lo antes expuesto no coincide con los resultados obtenidos, ya que no se encontraron diferencias espaciales en cuanto a la abundancia; posiblemente estas diferencias fueron generadas por una alta variabilidad que implican los largos periodos de estos estudios.

Se encontró una elevada abundancia de los copépodos *Acartia tonsa*, *Temora turbinata* y *Paracalanus quasimodo*. La presencia de estas especies coincide con los antecedentes sobre copépodos dominantes en la zona nor-oriental del país (Legaré, 1961; Zoppi, 1961; Marín *et al.*, 2004; Márquez *et al.*, 2007, 2008, 2011), así como del mar Caribe y Caribe suroriental (Michael y Foyo, 1976) y sur del Golfo de México (Álvarez-Cadena *et al.*, 2007; Ruíz-Pineda *et al.*, 2016). Por su parte, *A. tonsa* ha sido registrada como una especie que presenta amplio ámbito de tolerancia de salinidad y temperatura (Martínez-Barragán *et al.*, 2009), además es un eficiente consumidor de fitoplancton y sus poblaciones se pueden incrementar rápidamente en la presencia de alimento abundante (Teixeira *et al.*, 2010). Por lo tanto, la abundancia elevada de los filtradores, *P. avirostris* y *A. tonsa*, podría explicar las bajas concentraciones de clorofila *a*.

De los resultados obtenidos se puede concluir que la abundancia zooplanctónica del eje costero Arapito - Santa Fe durante el periodo de estudio es alta en comparación con los valores obtenidos en otras regiones del nor-oriental del país para la época, entre los que se puede mencionar a Márquez *et al.* (2011) para el golfo de Cariaco (entre 38 – 413 ind.m³ en diciembre de 2003). De igual manera, ocurrió con los trabajos de Márquez *et al.* (2007, 2008) para la bahía de Mochima, quienes registraron valores más elevados (1210 ind.m³) a las

During a two-year study of the interior of Mochima Bay, Márquez *et al.* (2008) reported that cladocerans were the most abundant group of zooplankton. Zoppi (1961) stated that cladocerans can compete with copepods in numerical abundance in many areas, particularly in stations near coasts and during calm months. These observations are not consistent with the results obtained here because no spatial differences were found in terms of abundance, and the differences in study results were likely generated by the high variability involved with the long duration of these studies.

A high abundance of the copepods *A. tonsa*, *T. turbinata* and *P. quasimodo* was observed. The presence of these species coincides with the background of dominant copepods in the northeastern part of the country (Zoppi, 1961; Legaré, 1961; Marín *et al.*, 2004; Márquez *et al.*, 2007, 2008, 2011) as well as the Caribbean Sea, southeast Caribbean (Michael and Foyo, 1976) and southern Gulf of Mexico (Álvarez-Cadena *et al.*, 2007; Ruíz-Pineda *et al.*, 2016). *A. tonsa* has been reported to present a wide tolerance range for salinity and temperature (Martínez-Barragán *et al.*, 2009), and it is also an efficient consumer of phytoplankton, and its populations can increase rapidly in the presence of abundant food (Teixeira *et al.*, 2010). Therefore, the high abundance of the filter feeders *P. avirostris* and *A. tonsa* could explain the low concentrations of Chl *a*.

The zooplankton abundance recorded for the Arapito-Santa Fé coast during this study was higher in comparison to values obtained in other regions of the northeast of the country for similar periods. Márquez *et al.* (2011) recorded values between 38 and 413 ind.m³ for December 2003 for the Gulf of Cariaco, and Márquez *et al.* (2007, 2008) found values of 1210 ind.m³ for Mochima Bay. These differences are likely due to the seasonality of the coastal upwelling and wind intensity, which has also been suggested by Rueda-Roa and Muller-Karger (2013) based on fluctuations in the biotic and abiotic parameters over several years of study in northeastern Venezuela. These findings reinforce the need to establish long-term studies.

Each species has its own niche and therefore a differential influence on the overall planktonic community. However, the basic premise is that the numerically (or biomass)-dominant species would exert greater influence on the transfer of energy to higher trophic levels, thus constituting important biomass nodes in the trophic web of the epipelagic ecosystem (Mendoza-Portillo, 2013). This

magnitudes que están en el límite inferior de este trabajo, durante la misma época. Estas diferencias están relacionadas con la estacionalidad de la surgencia costera e intensidad del viento. Esta afirmación también ha sido señalada por Rueda-Roa y Muller-Karger (2013), los cuales han basado sus conclusiones en las fluctuaciones en los parámetros bióticos y abióticos, durante varios años de estudio en el nororiente de Venezuela. De las evidencias anteriores, surge la necesidad del establecimiento de series de tiempo de larga duración.

Por supuesto, cada especie tiene un nicho propio y causa una influencia diferencial en la totalidad de la comunidad planctónica. Sin embargo, la premisa fundamental es que las especies numéricamente dominantes (o en biomasa) ejercen mayor influencia en la transferencia de energía a niveles tróficos superiores y constituyen relevantes nodos de biomasa en la trama trófica del ecosistema epipelágico (Mendoza-Portillo, 2013), tal y como ocurrió con los cladóceros y copépodos en el eje costero Arapito – Santa Fé. Esto también quedó corroborado con la abundancia relativa mayor de los grupos holoplanctónicos. No obstante, la baja abundancia de larvas de crustáceos, así como de meroplancton en general, indica posiblemente, ausencia de actividad reproductiva, ya que, en otros estudios en la región, la mayor abundancia de crustáceos no corresponde con el mes del presente trabajo (Márquez *et al.*, 2006a). Sin embargo, el alto porcentaje de holoplancton sugiere que el área de estudio puede considerarse como de crecimiento y alimentación.

Se puede señalar también, considerando los hábitos alimentarios de los grupos de zooplancton identificados, que la trama alimentaria del mesozooplancton en la zona de estudio estuvo constituida básicamente por herbívoros, especialmente cladóceros y copépodos, organismos que tienden a permanecer en la parte superior de la columna de agua (Calbet *et al.*, 1999), seguidos de los apendicularios y sifonóforos, organismos filtradores que incluyen en su dieta diferentes organismos (cocolitofóridos, diatomeas, radiolarios y foraminíferos) y por último, por las medusas, quetognatos y luciféridos, organismos carnívoros u omnívoros que probablemente cumplan un papel regulador en la comunidad (Hopkins *et al.*, 1993).

La ausencia de diferencias significativas en la abundancia del fitoplancton y en la disimilitud del zooplancton entre las estaciones costeras y las alejadas de la costa evidencia que las condiciones oceanográficas en el eje costero Arapito-Santa Fe durante la realización del estudio, resultaron en una distribución relativamente homogénea de los organismos, con un porcentaje de disimilitud muy bajo (17,4%), debido principalmente a la ausencia de los heterópodos en las estaciones costeras, mientras que los ostrácodos, sifonóforos, larvas de crustáceos y bivalvos, fueron más abundantes en las

premise holds true for the cladocerans and copepods in the Arapito-Santa Fe coastal axis, which is corroborated by the greater relative abundance of the holoplankton groups. However, the low abundance of crustacean larvae as well as meroplankton in general might indicate an absence of reproductive activity because in other studies performed in the area, high abundances of crustaceans did not correspond to the month of the present work (Márquez *et al.*, 2006a). Rather, the abundance of holoplankton suggests that the Arapito-Santa Fé coast axis is mostly a growth and feeding area.

Considering the dietary habits of the zooplankton groups identified, the food web of the mesozooplancton in the study area consisted basically of herbivores, especially cladocerans and copepods, which are organisms that tend to remain in the upper part of the water column (Calbet *et al.*, 1999); followed by appendicularians and siphonophores, which are filtering organisms that include different organisms in their diet (cocolithophores, diatoms, radiolarians and foraminifera); and jellyfish, chaetognaths and luciferids, which are carnivorous or omnivorous organisms that probably play a regulatory role in the community (Hopkins *et al.*, 1993).

The absence of significant differences in the abundance of phytoplankton and the dissimilarity of zooplankton between coastal and off-coast stations shows that the oceanographic conditions in the study area produced a relatively homogeneous distribution of organisms and a very low dissimilarity index value (17.4%). This result is likely due to the absence of heteropods in the coastal stations and the greater abundance of ostracods, siphonophores, crustacean larvae and bivalve mollusks in the offshore stations. These spatial differences were evidenced in the ANOSIM test, which indicated a greater abundance of cladocerans, copepods, appendicularians and chaetognaths in the external stations and a greater similarity of the magnitudes among these species as demonstrated by the MDS.

Cladocerans and copepods are equally abundant at the coastal and remote stations, although they dominate at the remote stations and characterize the community, and similar patterns were observed with the Chaetognatha and pteropods. These findings are not in agreement with those described by Zoppi (1961), who suggested that in coastal regions and shallow waters, the biomass and abundance of zooplankton is greater because the terrigenous nutrients increase primary production in areas near the coast.

estaciones alejadas de la costa. Estas diferencias espaciales en la composición fueron evidenciadas a través de la prueba ANOSIM, hallándose las mayores abundancias de cladóceros, copépodos, apendicularios y quetognatos en las estaciones externas y con una mayor similitud de sus magnitudes entre estas, tal y como quedó demostrado con el MDS.

Sin embargo, los ubicuos cladóceros y copépodos abundan tanto en la costa como en las estaciones alejadas de la costa y es en ésta última donde dominan y caracterizan la comunidad; de igual manera, ocurrió con los quetognatos y pterópodos. Estos resultados no concuerdan con lo expresado por Zoppi (1961), quien indicó que en regiones costeras y en aguas de poca profundidad, la biomasa y abundancia del zooplankton es mayor, debido a que los nutrientes terrígenos elevan la producción primaria en áreas cercanas a la costa. Sin embargo, dada la concentración relativamente elevada de nutrientes en las estaciones costeras, principalmente del nitrato (procesos de óxido-reducción), debido a las descargas de aguas servidas y de ríos, podrían haber influido en la menor abundancia observada en las estaciones costeras, tal y como se evidenció con el análisis de redundancia (RDA).

Atendiendo a las consideraciones antes señaladas, hay que destacar que el eje costero Arapito - Santa Fe es un cuerpo receptor de la descarga de drenajes de aguas residuales urbanas, agrícolas y provenientes de la acuicultura, vertidas al sistema sin tratamiento previo. Esta constante adición de nutrientes ha originado cambios importantes en la calidad del agua y en la dinámica del sistema, lo cual seguramente origina cambios en los niveles y ciclos de producción de los organismos, así como en la composición de las poblaciones en los sitios impactados. Esto coincide con las observaciones de Calvo-Trujillo *et al.* (2015) y Soto *et al.* (2015) en zonas costeras de Venezuela, donde mencionan una situación similar, de abundante aporte de nutrientes con suficiente luz, con valores bajos de clorofila *a* y fitoplancton, indicando un patrón de circulación fuerte y bajo tiempo de residencia.

Los resultados presentados en este estudio coincidieron con los informados por Ferraz-Reyes (1993), quien indicó que los procesos climáticos (alta nubosidad y pluviosidad y baja velocidad del viento) y oceanográficos (calentamiento y estratificación, aguas continentales cargadas de material en suspensión y baja salinidad superficial) característicos de la época de relajación, resultaron en valores bajos de Clorofila *a* y abundancia fitoplanctónica, con una predominancia de los nanoflagelados. Sin embargo, si se hubieran recolectado muestras a mayor profundidad podría demostrarse el ascenso de la isoterma $\leq 24^{\circ}\text{C}$, lo cual indicaría el inicio del periodo de surgencia. La predominancia de los nanoflagelados en lugar de las diatomeas se explicaría

However, the relatively high concentration of nutrients, mainly nitrite (via oxidation-reduction processes), in coastal stations due to the discharge of sewage and rivers could have influenced the lower abundance observed at the coastal stations as evidenced by the RDA.

The Arapito-Santa Fé coastal axis is a receiving body for the discharge of sewage drains from urban, agricultural and aquaculture wastewater, which is discharged into the system without prior treatment. This constant addition of nutrients has caused important changes in water quality and system dynamics, which surely leads to changes in the levels and production cycles of the organisms as well as in the composition of the populations at the impacted sites, which is consistent with the observations by Calvo-Trujillo *et al.* (2015) and Soto *et al.* (2015) for the Venezuelan coastal areas. These authors described a similar situation of abundant supply of nutrients with sufficient light, low values of Chl *a* and phytoplankton, thus indicating a strong circulation pattern and short residence time.

The results presented in this study also corroborate those reported by Ferraz-Reyes (1993), who indicated that the climatic (high cloudiness and rainfall and low wind speed) and oceanographic (warming and stratification, inland waters loaded with suspended material and low surface salinity) processes characteristic of the relaxation period resulted in low values of Chl *a* and phytoplankton abundance, with a predominance of nanoflagellates. However, if the samples had been collected at a greater depth, the ascent of the isotherms at $\leq 24^{\circ}\text{C}$ could be demonstrated, which would indicate the beginning of the upwelling period. The predominance of nanoflagellates instead of diatoms would be explained because the waters that have risen have not yet replaced the warm nutrient-poor waters typical of the relaxation period. Therefore, the significant increase in zooplankton abundance was presumed to be the product of the growth of autotrophic and heterotrophic forms (nanoflagellates) triggered by the nutrient contributions of inland waters. This type of study should be conducted during the period of upwelling to determine the structural changes that occur in the phytoplankton and zooplankton community in response to seasonal changes.

Zooplankton biomass and abundance are rough indicators of secondary productivity, and their variability depends on the response of the constitutive taxa to the fluctuations of the environment (Mann and Lazier,

porque las aguas surgidas aún no han sustituido las aguas cálidas pobres en nutrientes típicas de la época de relajación. Por lo tanto, se presume que el aumento significativo de la abundancia zooplanctónica fue producto del crecimiento de formas autótrofas y heterótrofas (nanoflagelados) promovida por los aportes de nutrientes de las aguas continentales. Sería recomendable realizar este tipo de estudio durante la época de surgencia en desarrollo, para determinar los cambios estructurales que se producen en la comunidad fitoplanctónica y zooplanctónica en respuesta a los cambios estacionales.

La biomasa y abundancia zooplanctónica son indicadores gruesos de la productividad secundaria y su variabilidad depende de la respuesta de los grupos que la integran ante las fluctuaciones del ambiente (Mann y Lazier, 1991). Por lo tanto, la biomasa, abundancia y composición del zooplancton obtenida en este trabajo, permite tener una línea base para comparar con estudios posteriores donde se realice un seguimiento del cambio de estas variables; en virtud de que estos cambios pueden convertirse en impactos negativos que influirán en la productividad biológica, y por lo tanto, en el aprovechamiento de los servicios ambientales que provee la zona por su importancia pesquera y de uso turístico.

CONCLUSIÓN

La abundancia y riqueza de holoplancton encontrado permite considerar al área de estudio como una zona de crecimiento y alimentación, corroborado con las concentraciones bajas de clorofila *a*, indicando posiblemente una alta tasa de pastoreo, por la alta abundancia de especies filtradoras. La poca disimilitud del zooplancton con respecto a las estaciones evidencia una distribución relativamente homogénea de los organismos.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo fue financiado por el Ministerio del Poder Popular del Ambiente de la República Bolivariana de Venezuela a través de la Consultora Ambiental de la Universidad de Oriente (CAMUDOCA) por medio del proyecto "Levantamiento ambiental del eje costero San Pedrito - Arapo - Arapito - Playa Colorada - Santa Fé, Municipio Sucre, estado Sucre". Los autores agradecen al personal de apoyo y técnicos que participaron en el trabajo de campo y laboratorio, así como a los revisores que contribuyeron a mejorar el manuscrito.

1991). Therefore, the zooplankton biomass, abundance and composition results obtained in this study offer a comparison baseline for subsequent studies in which these variables will be monitored because changes in these variables can produce negative impacts on the biological productivity of the region and environmental services that the zone provides for fisheries and tourism.

CONCLUSIONS

The abundance and richness of holoplankton in the study area explains why this region is a growth and feeding zone, and this finding is corroborated by the low concentrations of Chl *a*, which might indicate a high grazing rate due to the high abundance of filtering species. The reduced seasonal differentiation of zooplankton indicates a relatively homogeneous distribution of the organisms.

ACKNOWLEDGMENTS

The present study was supported by the Minister of Popular Power for the Environment of the Bolivarian Republic of Venezuela via the Environmental Consulting (Consultora Ambiental) of the Universidad de Oriente (CAMUDOCA) and the project "Levantamiento ambiental del eje costero San Pedrito - Arapo - Arapito - Playa Colorada - Santa Fe, Municipio Sucre, estado Sucre (Environmental Survey of the coastal axis San Pedrito - Arapo - Arapito - Playa Colorada - Santa Fé, Municipality of Sucre, Sucre State)". The authors thank the support personnel and technicians who participated in the field and laboratory work as well as the reviewers who contributed to the improvement of this manuscript.



BIBLIOGRAFÍA / LITERATURE CITED

- Allen, T., M. Jiménez, B. Márquez e Y. Figueroa. 2007. Ictiofauna de tres praderas de *Thalassia testudinum* de la costa norte del Golfo de Santa Fe, Estado Sucre, Venezuela. Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela. 46(1):67-78.
- Álvarez-Cadena, J.N., U. Ordóñez-López, D. Valdés-Lozano, A.R. Almaral-Mendivil y A. Uicab-Sabido. 2007. Estudio anual del zooplancton: composición, abundancia, biomasa e hidrología del norte de Quintana Roo, Mar Caribe de México. Rev. Mex. Biodivers., 78: 421-430.
- Alvera-Azcárate, A., A. Barth and R.H. Weisberg. 2009. A nested model of the Cariaco Basin (Venezuela): description of the basin's interior hydrography and interactions with the open ocean. Ocean Dyn., 59(1):97-120.
- Atienza, D., A. Saiz E, Skovgaard, I. Trepát and A. Calbet. 2008. Life history and population dynamics of the marine cladoceran *Penilia avirostris* (Branchiopoda: Cladocera) in the Catalan Sea (NW Mediterranean). J. Plankton Res., 30: 345-357.
- Berard-Therriault, L., M. Poulin and L. Bosse. 1999. Guide d'identification du phytoplancton marin de l'estuaire et du golfe du Saint-Laurent. CNRC. Ottawa, Canada. 387 p.
- Boltovskoy, D. 1999. South Atlantic zooplankton. The Netherlands. Backhuys Publishers, Leiden. Vol. I y II. 1706 p.
- Bork, P., C. Bowler, C. de Vargas, G. Gorsky, E. Karsenti and P. Wincker. 2015. Tara Oceans studies plankton at planetary scale. Science, 348(6237): 873-873.
- Calbet, A., E. Saint, X. Irigoren, M. Alcazar and I. Trepát. 1999. Food availability and diel feeding rhythms in the marine copepods *Acartia grani* and *Centropages typicus*. J. Plankton Res., 21:1009-1015.
- Calvo-Trujillo, A., J.R. Díaz-Ramos, S. Subero-Pino, L. Charzeddine-Charzeddine, K. Rincones-Reyes, L. Troccoli-Ghinaglia y B. Márquez. 2015. Variación a corto plazo del fitoplancton en la bahía de Turpialito, Golfo de Cariaco, Venezuela, durante la época de lluvias. Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela, 54(1):13-24.
- Campos-Hernández, A. y E. Suárez-Morales. 1994. Copépodos pelágicos del Golfo de México y Mar Caribe. 1. Biología y Sistemática. Centro de Investigaciones de Quintana Roo. CONACYT. México. 306 p.
- Clarke, K. and R. Gorley. 2006. PRIMER v5 (and v6): User manual/tutorial. Plymouth: PRIMER-E.
- Cupp, E. 1943. Marine plankton diatoms of North America. Bull. Scripps Inst. Oceanogr., 5:1-283.
- D'Alleio, D., S. Libralato, T. Wyatt and M.R. d'Alcalá. 2016. Ecological-network models link diversity, structure and function in the plankton food-web. Sci. Rep., 6: 21806.
- Estrella-López, G. 2007. Distribución espacio temporal y estructura de la comunidad fitoplanctónica del Golfo de Santa Fe, Venezuela. Trab. Ascenso. Dpto. de Biología, Escuela de Ciencias, Universidad de Oriente, Cumaná, Venezuela. 741 p.
- Ferraz-Reyes, E. 1993. Estudio del fitoplancton en la cuenca Tuy-Cariaco, Venezuela. Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela, 32(1 y 2):111-124.
- Fofonoff, P.W. 1994. Marine cladocerans in Narraganset Bay. PhD Thesis, University of Rhode Island, Kingston. 51 p.
- Gordon, L.I., J.C. Jennings, A.A. Ross and J.M. Crest. 1993. A suggested protocol for continuous flow automated analysis of seawater nutrients. Corvallis: College of Oceanic and Atmospheric Sciences, Oregon State University, USA. 55 p.
- Heneghan, R.F., J.D. Everett, J.L. Blanchard and A.J. Richardson. 2016. Zooplankton are not fish: improving zooplankton realism in size-spectrum models mediates energy transfer in food webs. Front. Mar. Sci., 3: 201.
- Hernández-Trujillo, S., G. Esqueda-Escárcega, J.R. Hernández-Alfonso y R. Pacheco-Chávez. 2010. Variación diaria de la abundancia del zooplancton en Bahía Magdalena, B.C.S. México. Rev. Mex. Biodiv., 81:913-920.
- Hopkins, T.L., T. M. Lancraft, J. J. Torres and J. Donnell. 1993. Community structure and trophic ecology of zooplankton in the Scotia Sea marginal ice zone in winter (1988). Deep Sea Res., 40(1):81-105.
- Jose, E.C., E.F. Furio, V.M. Borja, N.C. Gatdula and M.D. Santos. 2015. Zooplankton composition and abundance and its relationship with physico-chemical parameters in Manila Bay. Oceanography, 3:136. Doi:10.4172/2332-2632.1000136.
- Kjørboe, T. 2008. A mechanistic approach to plankton ecology. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA. 224 p.
- Legaré, H. 1961. Estudios preliminares del zooplancton en la región de Cariaco. Bol. Inst. Oceanogr. Univ. Oriente, 1(1):191-218.
- Liess, A., O. Rowe, S. N. Francoeur, J. Guo, K. Lange, A. Schröder and C. L. Faithfull. 2016. Terrestrial runoff boosts phytoplankton in a Mediterranean coastal lagoon, but these effects do not propagate to higher trophic levels. Hydrobiologia, 766(1): 275-291.
- Litchman, E., M.D. Ohman and T. Kjørboe. 2013. Trait-based approaches to zooplankton communities. J. Plankton Res., 35:473-484.
- López-Monroy, F. y L. Troccoli-Ghinaglia. 2014. Aproximación sobre la climatología de la Isla de Margarita y su importancia en los procesos oceánicos. Saber, 26 (4): 465-471.
- Lorenzoni, L., G.T. Taylor, C. Benitez-Nelson, D.A. Hansell, E. Montes, R. Masserini, K. Fanning, R. Varela, Y. Astor, L. Guzmán and F.E. Muller-Karger. 2013. Spatial and Seasonal variability of dissolved organic matter in the Cariaco Basin. J. Geophys. Res. Biogeosci., 118:1-12.
- Mann, K. and J. Lazier. 1991. Dynamics of marine ecosystems. Blackwell Scientific Publications. Oxford. 466 p.
- Marazzo, A. and J.L. Valentin. 2000. Daily variation of marine cladoceran densities in a tropical bay—Brazil. Hydrobiologia. 428:205-208.

- Marazzo, A. and J.L. Valentin. 2001. Spatial and temporal variations of *Penilia avirostris* and *Evadne tergestina* (Crustacea, Branchiopoda) in a tropical bay, Brazil. *Hydrobiologia*, 445:133-139.
- Marazzo, A. and J.L. Valentin. 2004. Population dynamics of *Pseudevadne tergestina* (Branchiopoda:Onychopoda) in Guanabara Bay, Brazil. *Braz. Arch. Biol. Technol.*, 47:713-723.
- Marcano, Y., B. Márquez, J.R. Díaz-Ramos, L. Troccoli, B. Marín y I. Salazar. 2010. Variables fisicoquímicas que influyen a corto plazo en el zooplancton de la Bahía de Mochima, Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela*, 49 (2):129-145.
- Marín, B., C. Lodeiros, D. Figueroa y B. Márquez. 2004. Distribución vertical y abundancia estacional del microzooplancton y su relación con los factores ambientales en Turpialito, Golfo de Cariaco, Venezuela. *Rev. Cientif. FCV-LUZ.*, 14(2):133-139.
- Márquez, B. y M. Jiménez. 2002. Moluscos asociados a las raíces sumergidas del mangle rojo *Rhizophora mangle*, en el Golfo de Santa Fe, Estado Sucre, Venezuela. *Rev. Biol. Trop.*, 50 (3/4):1101-1112.
- Márquez-Rojas, B., J.P. Blanco-Rambla, M. Jiménez y T. Allen. 2006a. Crustáceos asociados a las raíces del mangle rojo *Rhizophora mangle* (L.) en el Golfo de Santa Fe, Estado Sucre, Venezuela. *Ciencia*, 14 (1):12-27.
- Márquez, B., B. Marín, E. Zoppi y C. Moreno. 2006b. Zooplancton del Golfo de Cariaco. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela*, 45(1):61-78.
- Márquez, B., B. Marín, J.R. Díaz-Ramos, L. Troccoli y S. Subero-Pino. 2007. Variación estacional y vertical de la biomasa del macrozooplancton en la bahía de Mochima, Estado Sucre - Venezuela, durante 1997 - 1998. *Rev. Biol. Mar. Oceanogr.*, 42(3):241-252.
- Márquez, B., B. Marín, J.R. Díaz-Ramos y L. Troccoli. 2008. Biomasa, densidad y composición zooplanctónica de la bahía de Mochima, Venezuela. *Gayana*. 72(1):52-67.
- Márquez, B., J.R. Díaz-Ramos, L. Troccoli, B. Marín y R. Varela. 2009. Densidad, biomasa y composición del zooplancton, en el estrato superficial de la cuenca de Cariaco, Venezuela. *Rev. Biol. Mar. Oceanogr.*, 44 (3):737-749.
- Márquez, B., L. Troccoli, L.M. Marciano, J. Morales, T. Allen, B. Marín y J.R. Díaz-Ramos. 2011. Estructura comunitaria del zooplancton en dos localidades del golfo de cariaco, Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela*, 50(2):103-119.
- Martínez-Barragán, M., J. Medina-Calderón, A. Franco-Herrera y A. Santos-Martínez. 2009. La comunidad de copépodos (Crustacea) en las islas de Providencia y Santa Catalina (Caribe colombiano) durante el período lluvioso de 2005. *Bol. Invest. Mar. Cost.*, 38(1):85-103.
- Martínez, G. 2009. Aspectos abióticos. Estudio de línea base ambiental del eje costero San Pedrito-Playa Colorada-Arapito, Municipio sucre, estado Sucre. Informe presentado a la Consultora Ambiental de la Universidad de Oriente (CAMUDOCA), Cumaná, Venezuela. 125 p.
- Mendoza-Portillo, F.J. 2013. Estructura de la comunidad del holoplancton y meroplancton durante invierno y verano en el golfo de California. Trabajo de grado de Maestro en Ciencias en Manejo de Recursos Marinos. Instituto Politécnico Nacional, La Paz, Baja California Sur. 86 p.
- Menge, B.A. and D.N. Menge. 2013. Dynamics of coastal meta-ecosystems: the intermittent upwelling hypothesis and a test in rocky intertidal regions. *Ecol. Monograph.*, 83(3):283-310.
- Michael, H. B. and M. Foyo. 1976. Caribbean zooplankton. Part I. Shiphonophora, Heteropoda, Copepoda, Euphausiacea, Chaetognatha and Salpidae. Office of Naval Research Department of Navy. Bethesda, Maryland. 712 p.
- Moustaka-Gouni, M., S. Genitsaris, K. A. Kormas, M. Scotti, E. Vardaka and U. Sommer. 2016. Heterotrophic pico-and nano-flagellates: A food web within the pelagic food webs. *Rapp. Comm. int. Mer Médit.*, 41:401 p.
- Muylaert, K., K. Sabbe and W. Vyerman. 2009. Changes in phytoplankton diversity and community composition along the salinity gradient of the Schelde estuary Belgium/The Netherlands. *Est. Coast. Shelf Sci.*, 82:335-340.
- Okuda, T. 1975. Características Hidroquímicas del Golfo de Santa Fe y áreas adyacentes. *Bol. Inst. Oceanogr. Univ. Oriente*, 14 (2):251-268.
- Okuda, T. y J. A. Benítez. 1974. Condiciones hidroquímicas del capas superiores en la Fosa de Cariaco y áreas adyacentes durante la época lluviosa. *Bol. Inst. Oceanogr. Univ. Oriente*, 13(1 y 2):147-162.
- Onbé, T. 1999. Ctenopoda and Onychopoda (=Cladocera): 797-813. En: Boltovskoy, D. (Ed.). *South Atlantic Zooplankton*. Backhuys Publishers, 1: 999 p.
- Postel, L., H. Fock and W. Hagen. 2000. Biomass and abundance: 83-174. En: Harris, R.P., P.H. Wiebe, J. Lenz, H.R. Skjoldal and M. Huntley. (Eds.). *Ices Zooplankton methodology manual*. San Diego, California, Academic Press, 684 p.
- RaphaëlN'doua, E., A.M. Kouassi and A. MaryseN'guessan. 2009. Spatio-Temporal variations of the zooplankton abundance and composition in a West African tropical coastal lagoon (Grand-Lahou, Côte d'Ivoire). *Hydrobiologia*, 624:171-189.
- Razouls, C., F. de Bovée, J. Kouwenberg and N. Desreumaux. 2005-2017. Diversity and geographic distribution of marine planktonic copepods. <http://copepodes.obs-banyuls.fr/en.25/04/2017>.
- Rivera-Tenembaum, D. 2006. Dinoflagelados e tintinídeos da região central da Zona Econômica Exclusiva brasileira: guia de identificação. Museu Nacional, Rio de Janeiro. 287 p.
- Rueda-Roa, D. and F. Muller-Karger. 2013. The Southern Caribbean Upwelling System: Sea surface temperature, wind forcing and chlorophyll concentration patterns. *Deep-Sea Res. I.*, 78:102-114.



- Rueda-Roa, D., J. Mendoza, F. Muller-Karger, J.J. Cárdenas, A. Achury and Y. Astor. 2017. Spatial variability of Spanish sardine (*Sardinella aurita*) abundance as related to the upwelling cycle off the southeastern Caribbean Sea. *PLoS ONE.*, 12 (6):e0179984. Doi: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0179984>.
- Ruíz-Pineda, C., E. Suárez-Morales y R. Gasca. 2016. Copépodos planctónicos de la Bahía de Chetumal, Caribe Mexicano: variaciones estacionales durante un ciclo anual. *Rev. Biol. Mar. Oceanogr.*, 51(2):301-316.
- Scranton, M.I., G.T. Taylor, R. Thunell, C.R. Benitez-Nelson, F. Muller-Karger y K. Fanning. 2014. Interannual and subdecadal variability in the nutrient geochemistry of the Cariaco Basin. *Oceanography.* 27(1):148-159. Doi: <http://dx.doi.org/10.5670/oceanog.2014.18>.
- Selleslagh, J. y R. Amara. 2008. Environmental factors structuring fish composition and assemblages in a small macrotidal estuary (eastern English Channel). *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, 79:507-517.
- Sheskin, D. 2004. Parametric and nonparametric statistical procedures. 4 ed. Boca Raton, Florida: Editorial Chapman & Hall. 585 p.
- Smitha, P., A. Shivashankar y G. Venkataramana. 2013. Zooplankton diversity of Chikkadevarayana Canal in relation to physico-chemical characteristics. *J. Env. Biol.*, 34:819-24.
- Soto, G., L. Troccoli, J. R. Díaz, G. Martínez y R. Crescini. 2015. Variabilidad a corto plazo de la hidrografía y fitoplancton en la ensenada de Turpialito, Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela*, 54(2):125-137.
- Strickland, J. D. and T. R. Parsons. 1972. A practical handbook of seawater analysis. 2 ed. J. Fish. Res. Board Can., 311p.
- Taylor, G.T., F.E. Muller-Karger, R.C. Thunell, M.I. Scranton, Y. Astor and R. Varela. 2012. Ecosystem responses in the southern Caribbean Sea to global climate change. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 10.1073/pnas.120751410.
- Teixeira, P., S. Kaminski, T. Avila, A. Cardozo, J. Bersano and A. Bianchini. 2010. Diet influence on egg production of the copepod *Acartia tonsa* (Dana, 1896). *An. Acad. Bras. Ciênc.*, 82 (2):333-339.
- Thomas, C. 1997. Identifying marine diatoms and dinoflagellates. Academic Press. New York, USA. 808 p.
- Tregouboff, G. and M. Rose. 1957. Manuel de Planctonologie Méditerranéenne. I y II eds. Paris: Centre de la Recherche Scientifique. 590 p.
- Utermöhl, H. 1958. Zur vervollkommnung der quantitativen phytoplankton methodig. *Mitt. Verein. Theor. Argiew. Limnol.* 9:1-38.
- Zoppi, E. 1961. Distribución vertical del zooplancton en el Golfo y extremo este de la Fosa de Cariaco. *Bol. Inst. Oceanogr. Univ. Oriente.*, 1 (1):219-248.
- Zoppi, E. 1971. Apendicularias de la región oriental de Venezuela. *Stud. Fauna. Curaçao Caribbean Isl.* 38(1):1-109.

RECIBIDO / RECEIVED: 01/11/2017

APROBADO / APPROVED: 03/09/2018