
PATRONES DE ABUNDANCIA Y COMPOSICIÓN DEL ZOOPLANCTON COSTERO A VARIAS ESCALAS TEMPORALES EN UN CICLO DE SURGENCIA ESTACIONAL EN LA ISLA DE MARGARITA, VENEZUELA

Iván Hernández-Ávila y Alfredo Gómez Gaspar

RESUMEN

La abundancia, la biomasa y la composición del zooplankton costero fueron analizadas a varias escalas temporales en un área afectada por surgencia costera estacional (Isla de Margarita, Venezuela); considerando para ello escalas de semanas, meses y periodos, así como la variación local. La estimación del zooplankton fue realizada a partir de arrastres horizontales (1-10m de profundidad) utilizando redes de 200 μ entre 2 y 6 km de la línea de costa, entre set/2002 y jul/2003. La abundancia total presentó alta variabilidad a escala de semanas, con patrones diferentes entre localidades, mientras que la diferencia entre periodos es marginal. La biomasa únicamente mostró variación a escala de periodos por una disminución durante el periodo de transición. La composición presentó fluctuaciones a escalas temporales pequeñas, con patrones de variación dife-

rentes localmente, así como a escala de periodos. Los cambios en composición entre el periodo de relajación y el de surgencia incluyen disminución en la abundancia de copépodos, cladóceros, salpas, quetognatos, larvas de peces y crustáceos; excepto por las larvas de cirripodos que forman un componente importante durante la surgencia. Se postula que procesos físicos a pequeña escala, como la turbulencia, la circulación local o la formación de pequeños giros o filamentos, y los procesos biológicos, condicionan esta elevada variabilidad a escalas pequeñas. La existencia de fuentes de enriquecimiento adicionales como aportes de ríos y ondas internas pudiera condicionar la presencia de elevada abundancia y biomasa, en especial durante periodos de relajación. Los cambios en composición resaltan la importancia del aporte de merozooplankton costero.

Introducción

Varios procesos hidrodinámicos han sido asociados a cambios espaciales en la abundancia y composición del zooplankton. Procesos físicos y biológicos en la comunidad plantónica ocurren a diferentes escalas espaciales y temporales generando patrones de variación (Mackas *et al.*, 1985; Raybaud *et al.*, 2008). Debido a la gran variabilidad a todas las escalas espacio-temporales en la distribución del zooplankton, la interpretación de series de tiempo y la distribución espacial es difícil (Haury *et al.*, 1978). La distribución del zooplankton se encuentra

asociada estrechamente a los procesos físicos generados por regímenes climáticos e hidrodinámicos (Legendre y Demers, 1984), así como su interacción con la topografía del entorno. Sin embargo, los procesos físicos oceanográficos por sí mismos no son suficientes para explicar la mayor parte de la variación espacio-temporal del zooplankton. Los procesos biológicos juegan un papel importante, no sólo en la respuesta de los organismos frente a los procesos físicos, sino además en relación a las interacciones entre el plancton y comunidades pelágicas y bentónicas (Hill, 1991; Fauchald *et al.*, 2011).

En el nororiente de Venezuela se presentan varios focos de surgencia estacional, promovida por el incremento de los vientos alisios, el transporte de Eckman y otras corrientes marino-costeras (Castellanos *et al.*, 2002). Durante la surgencia, masas de aguas costeras son desplazadas costa-afuera y son remplazadas por aguas subsuperficiales, más frías y cargadas de nutrientes. En general, este fenómeno se presenta con mayor intensidad durante los primeros meses del año (enero-mayo), con un pequeño foco ocasional en julio o agosto. Adicionalmente, en el área se presentan otros fenómenos que causan enriquecimiento de

las aguas costeras, como aporte de los ríos, ondas internas y el aporte de lagunas costeras (Gómez, 1996), que permiten observar valores de producción primaria elevados durante todo el año (Gómez, 2007), lo que se refleja en la abundancia de los recursos pesqueros (Gómez *et al.*, 2006).

Numerosos estudios han abordado el análisis de la abundancia y composición del zooplankton en el nororiente de Venezuela (ver Márquez *et al.*, 2006; Gómez y Hernández-Ávila, 2008). En general, la mayoría de estos estudios se han caracterizado en realizar series de muestreos mensuales en una o varias localidades

PALABRAS CLAVE / Biomasa / Escalas Temporales / Surgencia / Venezuela / Zooplankton Costero /

Recibido: 05/12/2012. Modificado: 10/02/2014. Aceptado: 13/02/2014.

Iván Hernández-Ávila. Biólogo Marino y M.Sc. en Ciencias Marinas, Universidad de Oriente (UDO), Venezuela. Candidato doctoral, Institut Universitaire Européen de la Mer, Université de Bretagne Occidentale, Fran-

cia. Profesor, UDO, Venezuela, e Investigador, Laboratoire d'Environnement Profond, Institut Français de Recherche pour l'Exploitation de la Mer, Plouzané, Francia. Dirección: Departamento de Ciencias, Núcleo de

Nueva Esparta, UDO, Venezuela. e-mail: ivan.hernandez@ifremer.fr
Alfredo Gómez Gaspar. Biólogo, Universidad Jorge Tadeo Lozano, Colombia. M.Sc. en Ciencias Marinas, UDO, Ve-

nezuela. Profesor, UDO, Venezuela e Investigador, Museo Marino de Margarita, Venezuela.

ABUNDANCE AND COMPOSITION PATTERNS OF COASTAL ZOOPLANKTON AT VARIOUS TEMPORAL SCALES IN A SEASONAL UPWELLING CYCLE IN MARGARITA ISLAND, VENEZUELA

Iván Hernández-Ávila and Alfredo Gómez Gaspar

SUMMARY

Zooplankton abundance, biomass and composition were evaluated in various temporal scales in a seasonal coastal upwelling system at Margarita Island, Venezuela. Scales of temporal variation include weeks, months and seasons (relaxation, upwelling and transition). Seasons were delimited by upwelling index and sea temperature. The sampling period comprise Sept/2002 - July/2003. Zooplankton samplings were made by horizontal trawls (1-10m depth), using 200µm nets, 2-6km from the coastal margin. Total abundance show important variation at week scales, with different patterns between locations, while seasonal differences of abundance are marginal. Biomass only shows seasonal variation due significant reduction in the transition season. Zooplankton assemblages show changes at scale of weeks, with different local patterns, and seasonal changes. Changes in assemblage between the relaxation and upwelling

seasons include reduction (during upwelling) of abundance in copepods, cladocerans, salpidae, chaetognates, fish and crustacea larvae. Except by cirripedia larvae, those were important in the upwelling assemblages. Transition shows high variation, with reduction of biomass and assemblage composition similar to upwelling, except by an isolated event. Small scale variation in the zooplankton could be related to physical processes at small scales, eg. turbulence, local circulation, small eddies and filaments, and biological response. Additional sources of nutrient input, eg. riverine input and internal waves, could support local plankton productivity and abundance during relaxation. Detection of high variation in zooplankton abundance and composition at small scales, with local interaction, bring a new light over zooplankton estimation in time series in this system.

PADRÕES DE ABUNDÂNCIA E COMPOSIÇÃO DO ZOOPLÂNCTON COSTEIRO A VARIAS ESCALAS TEMPORAIS EM UM CICLO DE SURGÊNCIA ESTACIONAL NA ILHA DE MARGARITA, VENEZUELA

Iván Hernández-Ávila e Alfredo Gómez Gaspar

RESUMO

A abundância, a biomassa e a composição do zooplâncton costeiro foram analisadas a varias escalas temporais em uma área afetada por surgência costeira estacional (Ilha de Margarita, Venezuela); considerando para isto escalas de semanas, meses e períodos, assim como a variação local. A estimação do zooplâncton foi realizada a partir de arrastres horizontais (1-10m de profundidade) utilizando redes de 200µ entre 2 e 6 km da linha de costa, entre set/2002 e jul/2003. A abundância total apresentou alta variabilidade a escala de semanas, com padrões diferentes entre localidades, enquanto que a diferença entre períodos é marginal. A biomassa unicamente mostrou variação na escala de períodos por uma diminuição durante o período de transição. A composição apresentou flutuações a escalas temporais pequenas, com padrões de variação diferentes

localmente, assim como a escala de períodos. As mudanças em composição entre o período de relaxação e o de surgência incluem diminuição na abundância de copépodes, cladóceros, salpas, quetognatas, larvas de peixes e crustáceos; exceto pelas larvas de cirripédios que formam um componente importante durante a surgência. Postula-se que processos físicos a pequena escala, como a turbulência, a circulação local ou a formação de pequenos giros ou filamentos, e os processos biológicos, condicionam esta elevada variabilidade a escalas pequenas. A existência de fontes de enriquecimento adicionais como aportes de rios e ondas internas pudera condicionar a presença de elevada abundância e biomassa, em especial durante períodos de relaxação. As mudanças em composição ressaltam a importância do aporte de merozooplâncton costeiro.

(excepciones en Urosa, 1980), con particular énfasis en la distinción de los periodos de surgencia y relajación. Un aspecto interesante observado en algunos estudios es la alta variabilidad en la abundancia entre meses consecutivos en una misma localidad, tanto en periodos tipificados como 'surgencia' o 'relajación' (periodos en que no se presenta surgencia), y las diferencias en los patrones de abundancia entre localidades (Peñuela, 2000; Marín *et al.*, 2004; Márquez-Rojas *et al.*, 2007, 2008, 2011). Igualmente se observa una es-

trecha diferencia existente entre los promedios de abundancia o biomasa entre periodos de surgencia y relajación. Estos resultados sugieren que existe una variación importante a escalas temporales de meses o en escalas menores, y que ésta pudiera ser relativamente mayor a la observada entre periodos de surgencia y relajación. A pesar del gran interés por la variación temporal de la abundancia y la composición del plancton en el área, no se han determinado las escalas temporales en las que ocurre esta variación. El objetivo del pre-

sente trabajo es estudiar la variabilidad en abundancia, biomasa y composición del zooplankton a diferentes escalas temporales durante un ciclo anual de surgencia costera en la isla de Margarita.

Materiales y Métodos

Los muestreos fueron realizados en la costa sureste de la isla de Margarita, Venezuela, en un área de gran interés pesquero influenciada por el proceso de surgencia costera estacional (Gómez *et al.*, 2006). Para caracterizar el área

fueron evaluadas cuatro localidades separadas entre sí por varios kilómetros (10°50'40"N, 63°53'20"O y 11°3'15"N, 63°45'20"O). Temporalmente fueron delimitados tres periodos con base al cálculo del índice de surgencia (según la ecuación de Bowden, 1993, normalizada) y la temperatura subsuperficial (10m) del mar: 1) un periodo de relajación entre set-nov/2002, con temperatura relativamente alta y bajo de índice de surgencia (IS); 2) un periodo de surgencia durante ene-abr/2003 con incrementos del IS y disminución de la

temperatura subsuperficial del mar; y 3) un periodo denominado a efectos del presente estudio 'transición' entre junio y julio/2003, el cual presentó variabilidad asociada al cese del proceso de surgencia y a la ocurrencia de pulsos de surgencia secundaria (Figura 1). Para el cálculo del IS se utilizó datos de viento del satélite Quikscat en un campo de 0,25° próximo al área de estudio (<http://cariaco.ws/>). Fueron descartados del análisis los meses de agosto y diciembre/2002, y mayo/2003, para garantizar discontinuidad entre los periodos.

Los meses fueron considerados niveles anidados a los periodos y dentro de cada mes fueron realizados dos o tres muestreos separados entre sí por, al menos, una semana. En cada muestreo fueron realizadas cuatro colectas de zooplancton para cada localidad, dentro del intervalo entre 1-10m de profundidad y 1-5km de distancia de la costa, en horas diurnas. Para caracterizar las condiciones hidrológicas del área fueron tomadas medidas de temperatura, salinidad y oxígeno disuelto *in situ* a los mismos niveles en que fueron tomadas las muestras. Adicionalmente se recolectaron muestras de agua para determinación de nitrito, nitrato, amonio, fosfato, clorofila a, b, c, carotenoides y feopigmentos. La descripción de estos parámetros se presentan en Gómez *et al.* (2006).

Las muestras de zooplancton fueron recolectadas por medio de arrastres de horizontales de 15min, entre 1-2 nudos, con redes de 200µm y 0,8m de diámetro, y el volumen de agua filtrado fue estimado utilizando un flujómetro calibrado en la boca de la red. Los organismos filtrados fueron preservados en formalina marina al 5% buferizada. Posteriormente la muestra fue separada en dos partes iguales con un separador Folson; una parte fue utilizada para determinar biomasa seca, secando la muestra previamente filtrada en una estufa a 60°C durante 24h o hasta alcanzar peso constante; la otra parte de la muestra fue evaluada

para determinar la abundancia y la composición del plancton, tomando alícuotas del volumen total de la muestra, previo análisis de representación de las alícuotas. Los componentes fueron identificados y contados bajo lupa estereoscópica utilizando una cámara Bogorov. La identificación del zooplancton fue realizada a nivel de grupos, a diferentes niveles taxonómicos evitando solapamiento de jerarquías. Las claves y descripciones utilizadas están disponibles en Boltovskoy (1999).

La hipótesis de no diferencias asociadas a semanas, meses y periodos (considerando la variación local y sus interacciones) fue probada con dos medidas univariadas: biomasa seca y abundancia total; ambas fueron transformadas logarítmicamente para garantizar homogeneidad de las varianzas. En ambos casos fue realizado un análisis de la varianza permutado (PERMANOVA; Anderson, 2001), previo cálculo de una matriz de similitud de distancias euclidianas entre las muestras para cada variable. Además, para probar la hipótesis nula de no diferencias en composición, considerando el mismo modelo, fue realizada una matriz de similitud utilizando el índice de Bray-Curtis, previa transformación de las abundancias a raíz cuarta, y posteriormente fue realizado un PERMANOVA. En todos los casos se incluyó la profundidad del muestreo y la distancia a la costa como covariables y se realizaron ~9999 permutaciones bajo el modelo reducido.

Para analizar la homogeneidad de las varianzas fue empleado el análisis de dispersiones permutado (PERMDISP; Anderson, 2006) aplicado sobre los factores con efectos significativos en el análisis PERMANOVA. Para el análisis a posteriori fue utilizada la prueba t para datos permutados, considerando la corrección simple de Bonferroni (CSB). Para determinar los componentes del zooplancton asociados a diferencias en composición se realizó un análisis SIMPER (Clarke, 1993).

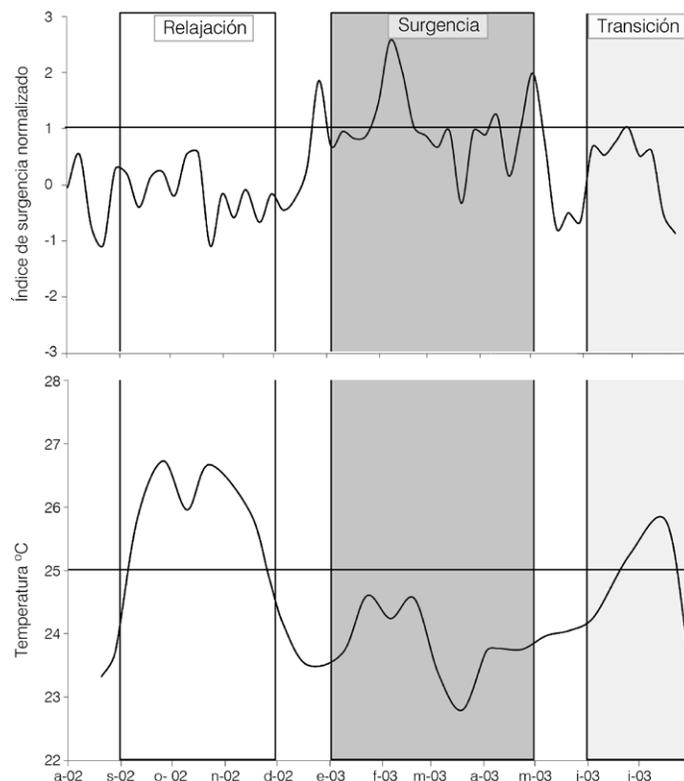


Figura 1. Variación semanal del índice de surgencia (normalizado), basados en promedios de datos diarios de la velocidad del viento, y variación quincenal de la temperatura subsuperficial (10m) del mar, basados en promedios de cuatro localidades en el área de estudio. Se muestra la escala mensual como referencia.

Para determinar si existe correlaciones significativas entre las matrices de similitud basadas en abundancia, biomasa y composición fueron realizadas pruebas de correlación RELATE. Por último, para determinar si existe correlaciones significativas entre la matriz de composición del zooplancton con las variables hidrográficas se aplicó la rutina estadística BEST (Clarke, 1993) previa normalización de estas variables.

Resultados

Durante el periodo agosto/2002-julio/2003 la abundancia del zooplancton fluctuó entre 26,4 y 20739,2 ind/m³, con un promedio general de 1059,4 ±85,6 ind/m³ (media ±ee). Se observaron fluctuaciones amplias en la abundancia del zooplancton, asociadas a escalas temporales de semanas (Tabla I). El efecto de la interacción entre los factores 'localidad' y 'semana' fue significativo, lo que indica que

el patrón de fluctuación a escalas temporales pequeñas varía localmente. Esta interacción impide realizar comparaciones generalizadas entre las localidades. Análisis de la variación temporal para cada localidad muestra que las localidades presentaron únicamente variación significativa a escala de semanas, excepto una localidad (Tabla IIa), la cual presentó variación asociada a los periodos. Aún excluyendo esta localidad, en el análisis general persiste la interacción entre localidad y semanas ($p=0,031$), lo que permite deducir que los patrones de variación temporal fueron diferentes entre estas localidades.

La variación a escala de meses no fue significativa ni mostró interacción con otros factores. Adicionalmente se detectó una variación asociada a los periodos de surgencia y relajación, aunque su efecto es significativo el análisis *a posteriori* no muestra diferencias entre los niveles de este factor (t

TABLA I
ANÁLISIS DE LA VARIANZA PERMUTADO (PERMANOVA)
APLICADO A LA ABUNDANCIA, BIOMASA Y COMPOSICIÓN
DEL ZOOPLANCTON*

	gl	SC	CM	Pseudo-F	p(perm)	%CV
Abundancia						
Distancia	1	0,42	0,42	0,48	0,4883	0
Profundidad	1	21,04	21,04	28,82	0,0001	2,10
Localidad	3	15,34	5,11	9,24	0,0007	4,02
Periodo	2	36,67	18,34	3,19	0,0385	3,08
Mes(Pe)	6	29,72	4,95	1,63	0,1228	1,93
LocxPe	6	5,94	0,99	1,81	0,1573	0
Semana(Me(Pe))	10	32,48	3,25	2,58	0,0219	11,44
LocxMes(Pe)	18	9,62	0,53	0,43	0,9695	0
LocxSe(Me(Pe))	30	37,39	1,25	1,81	0,0095	9,33
Residual	220	151,92	0,69			68,10
Total	297	340,55				
Biomasa						
Distancia	1	2,39	2,39	7,26	0,0068	0,80
Profundidad	1	105,08	105,08	335,01	0,0001	41,42
Localidad	3	2,56	0,85	3,02	0,0542	0,90
Periodo	2	28,17	14,08	8,87	0,0016	15,54
Mes(Pe)	6	6,46	1,08	1,62	0,1262	1,95
LocxPe	6	3,26	0,54	1,93	0,1350	1,28
Semana(Mes(Pe))	9	5,52	0,61	1,64	0,1451	1,70
LocxMes(Pe)	18	5,08	0,28	0,76	0,7335	0
LocxSe(Mes(Pe))	27	10,07	0,37	1,21	0,2297	1,84
Residual	214	65,82	0,31			34,59
Total	287	234,41				
Composición						
Distancia	1	2066,4	2066,40	3,46	0,0012	0,52
Profundidad	1	7723,8	7723,80	17,21	0,0001	2,58
Localidad	3	6893,4	2297,80	4,51	0,0001	2,56
Periodo	2	38291,0	19146,0	3,45	0,0008	15,69
Mes(Pe)	6	30188,0	5031,40	1,10	0,2848	1,57
LocxPe	6	4069,1	678,18	1,36	0,0888	0,81
Semana(Mes(Pe))	10	46424,0	4642,40	7,46	0,0001	27,30
LocxMes(Pe)	18	8809,2	489,40	0,80	0,9399	0
LocxSe(Mes(Pe))	30	18426,0	614,21	1,50	0,0001	5,56
Residual	220	90275,0	410,34			43,39
Total	297	253170,0				

* Se presentan los componentes de variación (%CV); fuentes de variación resaltadas en gris denotan diferencias significativas; distancia y profundidad incluidas como covariables.

perm, $p > 0,016$ en todos casos, considerando CSB) y el porcentaje del coeficiente de variación asociado a este efecto es bajo (3,08%) en comparación con la variación asociada a la escala de semanas (20,77% considerando la interacción con localidades), por lo que la variación en abundancia entre periodos es poco relevante. Además de las fluctuaciones a escalas temporales pequeñas se encontró que la mayor parte del coeficiente de variación estaba asociado a los residuales, lo cual

representa la variación entre las réplicas y sugiere una am-

plia fluctuación a escalas espaciales pequeñas, además de la variación asociada a la profundidad de muestreo. En general, lo que se deduce de este análisis es que no existe periodicidad clara en la abundancia zooplanctónica asociada al fenómeno de surgencia ni variación a escalas de meses, sino fluctuaciones a escalas temporales pequeñas cuyos patrones varían localmente y con variaciones amplias en escalas espaciales pequeñas.

La biomasa seca presentó valores entre 1,51 y 341,90 mg·m⁻³, con un promedio general de 35,66 ± 2,01 mg·m⁻³. No se detectó variación a escalas temporales pequeñas encontrándose cambios asociados a los periodos (Tabla I). Sin embargo, el análisis *a posteriori* muestra que las diferencias se deben a una disminución de la biomasa durante el periodo de transición con respecto al periodo de surgencia y relajación ($t = 4,40$; $p = 0,002$; $t = 3,11$; $p = 0,009$ respectivamente) presentando una

biomasa de 17,22 ± 2,42 mg·m⁻³, el periodo de relajación (40,79 ± 3,62 mg·m⁻³) no presentó variaciones en la biomasa en relación al periodo de surgencia (35,29 ± 2,85 mg·m⁻³; $t = 1,08$; $p = 0,374$).

Adicionalmente no fueron detectadas variaciones locales en la biomasa en el área de estudio, aunque su efecto pudiera considerarse marginal ($p = 0,054$), el porcentaje del coeficiente de variación asociado a este factor es muy bajo (0,9%). Un porcentaje elevado del coeficiente de variación estuvo asociado a los residuales, además de la variación vinculada a la distancia de costa y la profundidad de muestreo, en particular este último factor presentó un coeficiente elevado de variación (41,4%).

En relación a la composición de zooplancton, los grupos de mayor importancia fueron expresados en ind/m³; media ± ee): copépodos (393,57 ± 56,98), larvas de cirrípedos (168,07 ± 38,70), cladóceros (148,25 ± 17,27) y apendicularias (60,58 ± 3,68), los cuales conformaron 89,5% de la composición general. En segundo orden las larvas de crustáceos decápodos (18,21 ± 3,5), *Lucifer* sp. (15,06 ± 1,57), las salpas (12,11 ± 2,5), los quetognatos (12,06 ± 1,71), los huevos y larvas de peces (10,72 ± 1,54) y los ctenóforos (6,46 ± 3,11) completan alrededor de 98% de la composición general, el resto estaba conformada por grupos con frecuencia y abundancia bajas (<4 ind/m³), como larvas de equinodermos, moluscos y estomatópodos, foraminíferos, medusas, misidáceos, ostrácodos, anélidos y tintinidos. Aunque el nivel de identificación de los grupos en general fue bajo, esto no evitó la detección de diferencias en la composición asociadas a las fuentes de variación estudiadas. El análisis PERMANOVA de la composición del zooplancton indica que

TABLA II
PERMANOVA POR LOCALIDAD PARA LOS DATOS DE ABUNDANCIA Y COMPOSICIÓN

a) Abundancia							
Localidad	Dist.	Prof.	Se(Mes(Pe))	Mes(Pe)	Periodo	Res.	
1	-	* (9,8)	* (32,5)	-	-	38,3	
2	* (5,7)	* (3,4)	-	-	* (26,6)	59,2	
3	-	* (7,8)	* (43,2)	-	-	42	
4	-	-	* (29,8)	-	-	61,6	
b) Composición							
Localidad	Dist.	Prof.	Se(Mes(Pe))	Mes(Pe)	Periodo	Res.	
1	-	* (4,5)	* (38,7)	-	* (14,8)	42	
2	* (1,6)	* (1,4)	* (24,0)	-	* (22,7)	50,4	
3	-	* (3,7)	* (38,9)	-	● (13,7)	39,8	
4	* (1,2)	* (5,5)	* (35,1)	-	* (18,5)	41,4	

*: $p < 0,05$; -: $p > 0,05$; ●: $p = 0,056$ (elevado CV).

Se incluyen los componentes de variación (%) para cada fuente de variación con diferencias significativas y para los residuales.

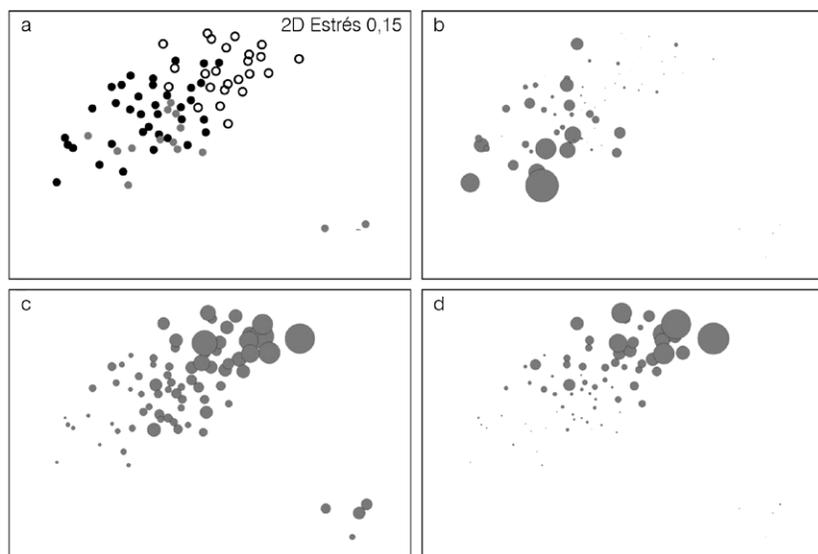


Figura 2. Escalamiento multidimensional no métrico (nMDS) de la composición del zooplancton, centroides de las réplicas. En a, ○: relajación, ●: surgencia, y ●: transición. En b, c y d, las burbujas representan la abundancia relativa de larvas de cirrípedos (b), copépodos (c) y cladóceros (d).

hay un efecto significativo en la interacción localidad-semanas (Tabla I). Las variaciones en composición a escalas temporales pequeñas son importantes, representando ~32,9% de la variación observada. Al analizar las localidades por separado se observó variaciones a escalas de semanas en todos los casos (Tabla IIb). Además de la variación a escala pequeña se observan diferencias entre periodos, representando 15,7% del coeficiente de varia-

ción, el análisis *a posteriori* señala que la composición en el periodo de relajación mostró diferencias con respecto al periodo de surgencia ($t= 2,40$; $p= 0,0017$; Figura 2). No se realizaron comparaciones con el periodo de transición ya que la varianza de este nivel mostró diferencias significativa con respecto a los otros dos niveles (PERMDISP $t= 4,72$; $p= 0,0001$; $t= 4,73$; $p= 0,0002$). El coeficiente de variación asociado a los residuales sugiere una

alta variabilidad entre réplicas, además de la asociada a la distancia de costa y la profundidad. En general la mayor variabilidad observada en la composición del zooplancton se presentó a escalas espaciales y temporales pequeñas.

El análisis SIMPER muestra que las diferencias entre los periodos de surgencia y relajación se deben a una mayor cantidad de copépodos y cladóceros en el periodo de relajación, además de mayor abundancia

de larvas de cirrípedos durante la surgencia (Tabla III, Figura 2). Otros componentes del holozooplancton como salpas, quetognatos y medusas fueron más abundantes durante la relajación, así como componentes del merozooplancton como larvas de crustáceos decápodos y estadios tempranos de peces.

El periodo de transición mostró mayor variabilidad en composición que los otros periodos estudiados. Aunque la mayor parte de la composición del zooplancton fue similar al periodo de surgencia anterior (Figura 2), los muestreos en una de las semanas presentaron una composición muy diferente al resto del periodo de estudio. Específicamente en el segundo muestreo de julio se observó un incremento importante en las larvas de crustáceos decápodos (287,18 ind/m³), equinodermos (22,75 ind/m³) y moluscos (18,7 ind/m³), así como abundancia de ctenóforos (158,06 ind/m³).

El análisis RELATE muestra que existe una correlación significativa entre las matrices de similitud basadas en composición y abundancia total ($\rho= 0,56$; $p= 0,001$). Sin embargo no se encontró correlación entre la biomasa seca y la composición ($\rho= -0,10$; $p= 0,656$), y la correlación abundancia-

biomasa es muy baja ($\rho= 0,07$; $p= 0,003$). Esto indica que los cambios en abundancia suelen estar asociados a cambios en composición del zooplancton pero no a incrementos de biomasa, y el incremento en la abundancia (estimada en ind/m³) no posee una correlación importante con la biomasa.

No se detectó asociación significativa entre la composición de zooplancton y los parámetros ambientales de temperatura, salinidad, oxígeno, nutrientes, y clorofila a y b (BEST, max $\rho= 0,05$; $p= 0,35$). Ello sugiere que, aunque existen cambios en la composición del zooplancton asociados a los periodos de surgencia y relajación, la amplia fluctuación a escalas temporales pequeñas y entre réplicas no estuvo asociada directamente a cambios hidrográficos. Debido a que la variación de la composición hidrográfica entre periodos ocurre a escalas temporales mayores a la respuesta del zooplancton, esta variación sólo explica una fracción de los cambios en composición. El resto de la respuesta pudiera estar explicada por procesos físicos y biológicos que ocurren a escalas temporales cortas.

Discusión

Los resultados obtenidos en relación a la abundancia y composición del zooplancton resaltan la importancia de la variación a pequeñas escalas temporales. Interacciones entre escalas temporales pequeñas con localidades han sido asociadas a una variación efímera en la composición de las agregaciones del zooplancton (Lewis, 1978). Procesos físicos a mesoescalas como corrientes de marea (Hill, 1991; Cotrim *et al.*, 2009) y a pequeñas escalas como la turbulencia (celdas Langmuir) o la formación de giros (Mackas *et al.*, 1985; Haury *et al.*, 1990), han sido asociados a la variación rápida en las agregaciones del zooplancton. La ausencia de amplios intervalos de marea en el área de estudio condiciona que las corrientes asociadas a estos

TABLA III
GRUPOS QUE CONTRIBUYEN A LA DIFERENCIAS EN COMPOSICIÓN DEL ZOOPLANCTON ENTRE PERIODOS*

Grupos	Abundancia		
	Relajación	Surgencia	% CA
Larvas Cirripedia	24,85	224,83	11,96
Cladocera	338,52	58,24	22,14
Copepoda	551,26	218,92	30,40
Salpidae	28,90	1,52	36,93
Chaetognatha	17,88	9,74	42,17
<i>Lucifer</i> sp.	16,67	16,81	47,39
Sciphozoa	6,38	1,26	52,47
Foraminifera	2,00	5,56	57,44
H. y L. Peces	16,79	5,91	62,25
Mysidacea	6,93	0,23	67,02
L. Natantia	4,57	1,37	71,57
L. Brachyura	5,21	2,54	76,12
Apendicularia	67,13	52,72	80,37
Gasteropoda	2,59	2,12	84,22
Larva Bivalvia	1,67	0,23	87,64
L. Anomura	1,00	0,62	

* Se incluyen los valores promedio de abundancia (ind/m³) y la contribución acumulada de cada grupo (% CA).

procesos sean poco conspicuas, mientras que la interacción del viento con la topografía de la costa pudiera contribuir a generar procesos a pequeña escala que contribuyen a la variación en la abundancia y composición (Archambault *et al.*, 1998). Además, varios procesos biológicos pueden condicionar cambios temporales a pequeña escala, por ejemplo la variación en el aporte de larvas del merozooplancton (Ayata *et al.*, 2011), la reproducción, la migración vertical (Lampert, 1989; Hill, 1991), la depredación y la mortalidad natural (Giske *et al.*, 1994; Fock y Greve, 2002).

La variación de cirrípedos observada en el presente estudio ilustra el efecto de la variación de aportes de merozooplancton en la abundancia y composición. Varios eventos de aporte de larvas de cirrípedos, especialmente durante la surgencia, incrementaron en varios órdenes de magnitud la abundancia total del plancton, en estos casos el aporte de cirrípedos llegó a representar hasta el 99,3% de abundancia total con valores en magnitudes entre 10^3 y 10^4 ind/m³. Casos similares han sido señalados previamente cerca del área de estudio (Urosa, 1980). En zonas afectadas por el proceso de surgencia costera se ha destacado el efecto del aporte de larvas de cirrípedos, en especial en costas rocosas (Morgan *et al.*, 2011; Skinner *et al.*, 2011). Durante el periodo de relajación la abundancia de cladóceros mostró un patrón similar de abundancia, con magnitudes de 10^3 ind/m³.

Los cambios en composición del zooplancton con mantenimiento de la abundancia y biomasa total, con los respectivos cambios en composición, aparentemente se sustentan por la persistencia de la producción primaria, ya que se observó valores similares entre los periodos de estudio (Gómez *et al.*, 2006; Gómez, 2007). Aunque típicamente se ha considerado al proceso de surgencia costera como el como el principal modulador del sistema marino-costero del nororiente

de Venezuela (Gómez, 1996; Müller-Karger *et al.*, 2000), otros procesos hidrográficos en el área, como los aportes de los ríos y lagunas costeras así como las ondas internas, hacen posible el enriquecimiento de las aguas cuando la surgencia costera cesa (Gómez, 1996; Varela *et al.*, 2003), lo que permite sustentar la abundancia planctónica en ambos periodos.

Cabe destacar que la zona es un área importante de pesca de sardina (*Sardinella aurita*) en la región y los copépodos son el ítem alimenticio de mayor frecuencia entre el zooplancton (Cellamare y Gómez, 2007); la mayor ocurrencia del recurso pesquero, durante el periodo, coincide con una disminución importante en la abundancia de copépodos (Tabla III). Aunque la relación entre la abundancia planctónica de la región con los recursos pesqueros ha sido ampliamente estudiada (Mendoza, 2003; Cervigón, 2005) con un enfoque asociado a procesos *bottom-up*, el control *top-down* de estos recursos (especialmente pequeños pelágicos y moluscos filtradores) sobre el plancton costero ha sido señalado en pocas ocasiones (Gómez y Hernández-Ávila, 2008). En ambientes de surgencia, así como en otros ambientes de elevada productividad, se ha observado evidencia del control del zooplancton por parte de pequeños pelágicos (Cury *et al.*, 2000; Fauchald *et al.*, 2011).

En relación al periodo de transición, este presentó mayor variabilidad en composición que los periodos anteriores, la composición del zooplancton mostró ser similar al periodo de surgencia anterior, excepto por una de las fechas de muestreo, y con una biomasa menor. Durante este periodo se detectaron eventos puntuales de incremento en la intensidad del viento, así como disminuciones de temperatura superficial en los focos de surgencia (fuente: <http://cariaco.ws/>). Esto sugiere que la composición del plancton condicionada por la surgencia es persistente durante un tiempo, después que disminuye la intensidad del vien-

to, posiblemente soportada por reciclaje de nutrientes en la columna de agua y eventos puntuales detectados entre julio y agosto, los cuales se conocen como 'surgencia secundaria', y son de corta duración (Rueda-Roa, 2012).

La variación a escalas temporales pequeñas detectada en el presente estudio, los cambios en los patrones de variación entre localidades y la variación a pequeñas escalas espaciales, representadas por los residuales en los análisis de varianza, poseen implicaciones considerables en cuanto al análisis de datos previos y diseño de futuros muestreos. De acuerdo a los datos obtenidos, la escala temporal de meses no es apropiada debido a que existe mayor variación a escalas menores y entre meses no existe variación importante dentro de un mismo periodo. La elevada variación entre meses reportada en estudios previos en el área (Marcano 2003; Márquez-Rojas *et al.*, 2007, 2008, 2011) pudieran en su lugar corresponder a procesos que ocurren a escalas menores, no consideradas. Lo mismo ocurre en la comparación de localidades cuyos patrones de variación temporal son diferentes (Underwood, 1981). Se sugiere incluir escalas espaciales y temporales pequeñas en estudios posteriores, incluso a efecto de controlar su variación cuando se busque responder hipótesis a escalas mayores, e incluir réplicas para obtener mejores estimadores de variación (Underwood 1981, 1994; Hulbert 1984). El análisis de los procesos físicos a pequeña escala y los procesos biológicos, tanto dentro de la comunidad del zooplancton como las asociaciones con organismos filtradores, son aspectos importantes a considerar en estudios dentro del área.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen a la Asociación de Pescadores Artesanales del Morro por facilitar los muestreos, a Edgar Izaquirre por la recolección y estimación de los nutrientes utili-

zados en los datos ambientales. Este trabajo fue parcialmente subvencionado por el Fonacit (Proy. 2000001372).

REFERENCIAS

- Anderson MJ (2001) A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecol.* 26: 32-46.
- Anderson MJ (2006) Distance-based test for homogeneity in multivariate dispersions. *Biometrics* 62: 245-263.
- Archambault P, Roff JC, Bourget E, Bang B, Ingram GR (1998) Nearshore abundance of zooplankton in relation to shoreline configuration and mechanisms involved. *J. Plankt. Res.* 20: 671-690.
- Ayata S, Stolba R, Comtet T, Tiébaud É (2011) Meroplankton distribution and its relationship to coastal mesoscale hydrological structure in the northern Bay of Biscay (NE Atlantic). *J. Plankt. Res.* 33: 1193-1211.
- Boltovskoy D (Ed.) (1999) *South Atlantic Zooplankton*. Vols. 1 y 2. Backhuys. Leiden, Holanda.
- Castellanos P, Varela R, Muller-Karger F (2002) Descripción de las áreas de surgencia al sur del Mar Caribe examinadas con el sensor infrarrojo AVHRR. *Mem. Fund. La Salle Cs. Nat.* 154: 55-76.
- Cellamare M, Gómez A (2007) Alimentación de la sardina *Sardinella aurita* (Clupeidae) en el sureste de la isla de Margarita, Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Venez.* 46: 23-36.
- Cervigón F (2005) La ictiofauna marina de Venezuela: Una aproximación ecológica. *Bol. Inst. Oceanogr. Venez.* 44: 3-28.
- Clarke KR (1993) Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Austral. J. Ecol.* 18: 117-143.
- Cotrim S, Miranda U, Martinho F, Viegas I, Pardal M (2009) Evaluation of estuarine mesozooplankton dynamics at a fine temporal scale: the role of seasonal, lunar and diel cycles. *J. Plank. Res.* 31: 1249-1263.
- Cury P, Bakun A, Crawford RJM, Jarre A, Quiñones RA, Shannon LJ, Verheye HM (2000) Small pelagics in upwelling systems: patterns of interaction and structural changes in "wasp-waist" ecosystems. *ICES J. Mar. Sci.* 57: 603-618.
- Fauchald P, Skov H, Skern-Mauritzen M, Johns D, Tveraa T (2011) Wasp-waist interactions in the North Sea ecosystem. *PLoS ONE* 6(7): e22729.
- Fock HO, Greve W (2002) Analysis and interpretation of recurrent spatio-temporal patterns in zoo-

- plankton dynamics: a case study on *Noctiluca scintillans* (Dinophyceae) in the German Bight (North Sea). *Mar. Biol.* 140: 53-73
- Giske J, Aksnes DL, Fiksen O (1994) Visual predators, environmental variables and zooplankton mortality. *Vie Milieu* 44: 1-9.
- Gómez A (1996) Causas de la fertilidad marina en el nororiente de Venezuela. *Interciencia* 21: 140-146.
- Gómez A (2007) Producción primaria en el sureste de la isla de Margarita (Venezuela). *Bol. Inst. Oceanogr. Venez.* 46: 97-105.
- Gómez A, Cellamare M, Gómez O, Hernández I, Izaguirre E, Jácome M, González W (2006) Ecología costera y pesca de sardina en el sureste de Margarita, Venezuela. *1ª Conf. de Pesquerías Costeras en América Latina y el Caribe*. Mérida, México. p. 91-106.
- Gómez A, Hernández-Ávila I (2008) Abundancia interanual del zooplankton nocturno en la costa Este de isla Margarita, Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Venez.* 47: 91-102.
- Haury LR, McGowan JS, Wiebe P (1978) Patterns and processes in the time-space scales of plankton distributions. En Steele JH (Ed.) *Spatial Pattern in Plankton Communities*. Plenum. Nueva York, EEUU. pp. 277-327.
- Huldert SH (1984) Pseudoreplication and the design of ecological field experiments. *Ecol. Monogr.* 54: 187-211.
- Haury LR, Yamazaki H, Itsweire E (1990) Effect of turbulent shear flow on zooplankton distribution. *Deep-Sea Res.* 37: 447-461.
- Hill AE (1991) A mechanism for horizontal zooplankton transport by vertical migration in tidal currents. *Mar. Biol.* 111: 485-492.
- Lampert W (1989) The adaptive significance of diel vertical migration of zooplankton. *Funct. Ecol.* 3: 21-27.
- Legendre L, Demers S (1984) Towards dynamic biological oceanography and limnology. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 41: 2-19.
- Lewis WM (1978) Comparison of temporal and spatial variation in the zooplankton of a lake by means of variance components. *Ecology* 59: 666-671.
- Mackas DL, Denman KL, Abbott MR (1985) Plankton patchiness: biology in the physical vernacular. *Bull. Mar. Sci.* 37: 652-674.
- Marcano A (2003) *Composicion y abundancia del zooplankton del eje Pampatar (Punta Ballena) - La Isleta, Isla de Margarita, Venezuela en el periodo febrero-julio 2002*. Tesis Universidad de Oriente. Venezuela. 87 pp.
- Marín B, Lodeiros C, Figueroa D, Márquez B (2004) Distribución vertical y abundancia estacional del microzooplankton y su relación con los factores ambientales en Turpialito, golfo de Cariaco, Venezuela. *Rev. Cient. FCV-LUZ* 14: 133-139.
- Márquez B, Marín B, Zoppi E, Moreno C (2006) Zooplankton del golfo de Cariaco. *Bol. Inst. Oceanogr. Venez.* 45: 61-78.
- Márquez-Rojas B, Marín B, Díaz-Ramos J, Troccoli L, Subero-Pino S (2007) Variación estacional y vertical de la biomasa del macrozooplankton en la Bahía de Mochima, Estado Sucre-Venezuela, durante 1997-1998. *Rev. Biol. Mar. Oceanogr.* 42: 241-252.
- Márquez-Rojas B, Marín B, Díaz-Ramos JR, Troccoli L (2008) Biomasa, densidad y composición zooplanctónica de la Bahía de Mochima, Venezuela. *Gayana* 72: 52-67.
- Márquez-Rojas B, Troccoli L, Marcano L, Morales M, Allen T, Marín B, Díaz-Ramos JR (2011) Estructura comunitaria del zooplankton en dos localidades del golfo de Cariaco, Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Venez.* 50: 103-119.
- Mendoza J (2003) Relaciones tróficas y flujo de biomasa en la plataforma continental del Oriente venezolano: importancia de la sardina *Sardinella aurita*. En Freón P, Mendoza J (Eds.) *La Sardina (Sardinella aurita): Su Medio Ambiente y Explotación en el Oriente de Venezuela*. IRD Editions. París, Francia. pp. 295-327.
- Morgan S, Fisher J, Largier J (2011) Larval retention, entrainment, and accumulation in the lee of a small headland: Recruitment hot spots along windy coasts. *Limnol. Oceanogr.* 56: 161-178.
- Müller-Karger F, Varela R, Thunell R, Scranton M, Bohrer R, Taylor G, Capelo J, Astor Y, Tappa E, Ho TY, Walsh JJ (2000) The annual cycle of primary production in the Cariaco Basin: response to upwelling and implication to vertical export. *J. Geophys. Res.* 106(C3): 4527-4542.
- Peñuela M (2000) *Análisis Cuantitativo y Cualitativo del Zooplankton Superficial de la Fosa de Cariaco, Venezuela*. Tesis. Universidad de Oriente. Venezuela. 100 pp.
- Skinner L, Lisboa HK, Countinho R (2011) Influence of upwelling and tropical environments on the breeding development of the intertidal barnacle *Tetraclita stalactifera* (Lamarck, 1818). *Braz. J. Oceanogr.* 59: 349-356.
- Raybaud V, Nival P, Mousseau L, Gubanova A, Altukhov, D, Khvorov S, Ibañez F, Andersen V (2008) Short term changes in zooplankton community during the summer-autumn transition in the open NW Mediterranean Sea: species composition, abundance and diversity. *Biogeosciences* 5: 1765-1782.
- Rueda-Roa, DT (2012) *On the Spatial and Temporal Variability of Upwelling in the Southern Caribbean Sea and its Influence on the Ecology of Phytoplankton and of the Spanish Sardine (Sardinella aurita)*. Tesis. University of South Florida, EEUU. 168 pp.
- Underwood AJ (1981) Techniques of analysis of variance in experimental marine biology and ecology. *Oceanograph. Mar. Biol. Ann. Rev.* 19: 513-605.
- Underwood AJ (1997) *Experiments in Ecology: Their Logical Design and Interpretation Using Analysis of Variance*. Cambridge University Press. Cambridge, RU. 524 pp.
- Urosa L (1980) Nauplii balanomorfos y variación diurna de la temperatura de la ensenada de Turpialito, Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Venez.* 19: 73-92.
- Varela R, Carvajal F, Müller-Karger F (2003) El fitoplancton en la plataforma nororiental de Venezuela. En Freón P, Mendoza J (Eds.) *La Sardina (Sardinella aurita): Su Medio Ambiente y Explotación en el Oriente de Venezuela*. IRD Editions. París, Francia. pp. 263-294.