

Posible efecto de El Niño en el zooplancton no gelatinoso del Golfo Dulce, Pacífico de Costa Rica, 1997-1998

Marco A. Quesada-Alpízar¹ & Alvaro Morales-Ramírez^{2,3}

1 Programa Regional de Posgrado en Biología, Sistema de Estudios de Posgrado, Universidad de Costa Rica; maquesada@mail.uri.edu

2 Centro de Investigación en Ciencias del Mar y Limnología (CIMAR), Universidad de Costa Rica, 2060 San José, Costa Rica; amorales@cariari.ucr.ac.cr

3 Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica, 2060 San José, Costa Rica.

Recibido 10-VI-2005. Corregido 14-IV-2006. Aceptado 30-III-2006.

Abstract: The possible effect of “El Niño” in the non-gelatinous zooplankton in Golfo Dulce, Pacific coast of Costa Rica during the period of 1997-1998. Non-gelatinous zooplankton was studied in Golfo Dulce, an embayment on the Pacific coast of Costa Rica, during the period 1997-1998. Five sampling stations were selected, representing different areas of the gulf. Previous to each zooplankton sampling, a 2 L Niskin bottle was used to collect water and determine water temperature, salinity, and dissolved oxygen throughout the water column at intervals of 10 m from the surface to a depth of 60-100 m. Temperature variation in the water column was used to locate the thermocline. A conical zooplankton net of 0.50 m in diameter and 153 μm mesh size, with a remote closing device in its mouth was used. Sampling included a vertical haul above the thermocline, one through it, and one below it at each station. Samples were fixed in 4 % formaldehyde. Later, a fraction was separated using a Folsom plankton splitter. In average, zooplankton abundance was $3\,793 \pm 4\,867$ ind/m³, with a significantly higher abundance in the upper layer of all stations ($F=66.7$, $p<0.05$). The station with the highest abundance in the upper layer was GD-03 ($n=9\,921 \pm 8\,334$ ind/m³). The mid layer showed relatively low densities, ranging between $1\,585 \pm 759$ ind/m³ and $2\,626 \pm 3\,102$ ind/m³. The deep layer was relatively poor in zooplankton, with values that varied between $946 \pm 1\,069$ ind/m³ and $1\,307 \pm 1\,270$ ind/m³. In general, the most abundant group during the study period was the copepods (71.47 %), followed by appendicularians (8.25 %), ostracods (7.99 %), invertebrate eggs (5.43 %), polychaete larvae (1.8 %), and chaetognaths (1.03 %). Cluster analysis indicated that the inner stations behaved differently from outer stations. The possible impact of the El Niño on the distribution, composition and abundance of the non-gelatinous zooplankton is discussed. *Rev. Biol. Trop.* 54 (Suppl. 1): 225-240. Epub 2006 Sept. 30.

Key words: zooplankton, abundance, vertical distribution, Golfo Dulce, El Niño, eastern Tropical Pacific, Costa Rica.

Los distintos patrones de respuesta del plancton al ambiente físico se reflejan tanto en las estructuras de la red alimentaria, como en la composición de especies y en la biomasa de los componentes (Tilman *et al.* 1982, Smetacek 1988, Fielder *et al.* 1991).

Así, la variabilidad estacional del plancton depende de la historia de vida de los organismos y de su interacción con los factores ambientales. Por estas razones, la cuantificación de los factores ambientales resulta

importante para poder explicar las diferencias espaciales y temporales de la productividad biológica (Harris 1988). Se debe considerar, además, que las fluctuaciones que se dan en dichos factores son, por lo general, más complejas y significativas en áreas costeras debido a la combinación de influencias continentales y oceánicas (Thurman 1996).

El zooplancton es considerado un agente activo en la transferencia de energía de los productores primarios (fitoplancton) a carnívoros

grandes y es importante en las tasas de reclutamiento de peces (Cushing 1995, Biktashev *et al.* 2003); en la regeneración de nutrientes a través de la excreción (Ikeda *et al.* 2001); en los ciclos biogeoquímicos (Roman 1991) y en el flujo de partículas a través de la red trófica (Noji 1991). Su importancia se refleja también en el hecho de que el estudio del zooplancton a nivel de especie, así como de sus dinámicas poblacionales, ciclos de vida y actividades bioenergéticas, figuran dentro de las recomendaciones emanadas del segundo coloquio de zooplancton marino (Paffenhöfer 2001). Además de lo anterior, es necesario obtener información sobre el comportamiento y la variabilidad del zooplancton (tanto a nivel espacial como temporal), su aporte a la biomasa, y el efecto de variables ambientales sobre sus patrones de distribución, ya que el comportamiento del zooplancton responde de acuerdo con la magnitud de la variancia de las condiciones físicas presentes (Paffenhöfer 1989).

En el Pacífico de Costa Rica, las investigaciones sobre zooplancton costero se han concentrado en el estudio del componente merozoopláctico (Epifanio y Dittel 1984, Dittel y Epifanio 1990). Más recientemente, se han identificado las especies de copépodos comunes en la parte interna del Golfo de Nicoya (Morales-Ramírez y Vargas 1995), y se ha discutido la distribución de los copépodos (Morales-Ramírez 1996), quetognatos (Hossfeld 1996), e ictioplancton (Molina-Ureña 1996) en el litoral Pacífico costarricense. Otras investigaciones, llevadas a cabo en Golfo Dulce, se han concentrado en el estudio de la abundancia, distribución vertical, biomasa y biometría de los ostrácodos (Jacob 1996) y en la descripción, por primera vez, de los estadios larvales de las especies de ostrácodos *Cypridina americana* y *Euconchaecia chierchiaie* (Jacob 1996). También se ha evaluado el espectro de la distribución de la biomasa en el Golfo de Nicoya y en el Golfo Dulce (von Wangelin y Wolff 1996). Aquí resaltan importantes diferencias entre ambos sistemas que hacen pensar que en el Golfo Dulce se da un

mayor desarrollo de una comunidad de plancton trofodinámica y cercanamente estructurada. Esto se refuerza en el hecho de que casi un 35 % de la producción primaria diaria es removida por el microzooplancton (Estrada-Mora 2003), dándole al Golfo Dulce un carácter trófico más similar a aquellos sistemas oceánicos. Por otra parte, un estudio comprensivo sobre la distribución, abundancia y biomasa del zooplancton gelatinoso durante la transición época lluviosa-época seca en Golfo Dulce (Nowaczyk 1998), permitió la determinación, por primera vez para Costa Rica, de 46 especies de zooplancton gelatinoso. Dicha investigación sugiere un impacto importante del Niño 1997-1998 en la distribución y dominancia de especies gelatinosas en el golfo (Morales-Ramírez y Nowaczyk 2006).

La región de Golfo Dulce ha experimentado en los últimos años un crecimiento demográfico acelerado, acompañado por deforestación, incremento de las zonas agrícolas, así como un aumento en la actividad turística (Spongberg y Davis 1998, Umaña 1998, obs. pers. 1997-2000). Con base en lo anterior, la importancia del estudio de la variabilidad espacial y temporal de las comunidades de zooplancton se basa en que la generación de dicha información es útil para la comprensión del funcionamiento de los ecosistemas costeros. Por lo tanto, el objetivo de este trabajo consistió en estudiar la abundancia, la composición y la distribución espacial (horizontal y vertical) y temporal del zooplancton no gelatinoso en Golfo Dulce.

MATERIALES Y MÉTODOS

Sitio de estudio

Golfo Dulce es un sistema semicerrado, tectónicamente formado, del Pacífico tropical oriental, localizado en la costa sur de Costa Rica, entre los 8°27' y 8°45' N y los 83°07' y 83°30' W (Fig. 1). Está separado del océano Pacífico por la Península de Osa, un área montañosa y cubierta de bosque. El Golfo tiene

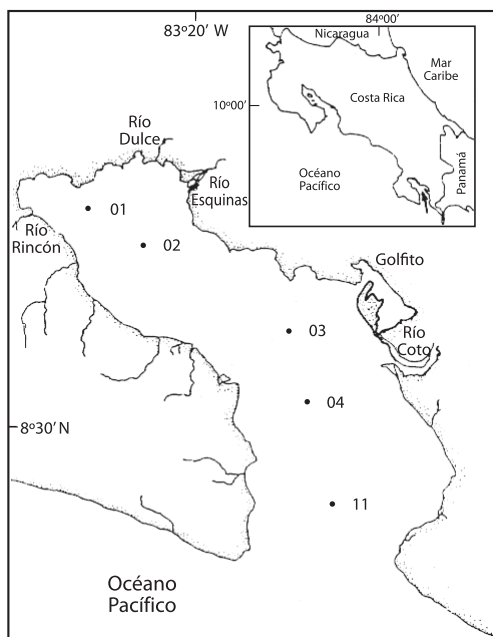


Fig. 1. Estaciones de muestreo en el Golfo Dulce (GD) durante el período 1997-1998, Pacífico de Costa Rica.

cerca de 50 km de longitud y de 10 a 15 km de ancho, con un área superficial de aproximadamente 680 km² y se caracteriza por poseer una cuenca interna de pendiente fuerte con una profundidad máxima de 215 m en su parte interna y un umbral poco profundo de aproximadamente 70 m en su desembocadura (Richards *et al.* 1971, Hartmann 1994). Estas características tienden a restringir la circulación de agua en la cuenca interna del golfo y a favorecer la formación de aguas profundas anóxicas. Su circulación se asemeja a la de los fiordos y es uno de los cuatro sistemas de este tipo conocidos en los trópicos (Richards *et al.* 1971). Esta condición

representa una buena oportunidad para estudiar la dinámica poblacional del zooplancton debido a que el transporte de organismos por corrientes se ve minimizado (Aksnes y Magnesen 1983).

De igual manera, las características morfológicas de Golfo Dulce se reflejan en la composición de sus masas de agua. Dos capas son evidentes: una capa superficial cálida (19-30 °C) y diluida (<34 ‰) que alcanza los 50-60 m de profundidad, justo sobre la profundidad del umbral ubicado en la parte externa del Golfo; y una capa profunda y físicamente homogénea, con un mínimo de temperatura de 15.4 °C y salinidades que alcanzan los 34.8 ‰. La mezcla y circulación de estas masas de agua es influenciada por las fuerzas de mareas, el viento, el ingreso de agua dulce al sistema, el afloramiento de agua subsuperficial y la topografía de la cuenca (Richards *et al.* 1971, Córdoba y Vargas 1996, Svendsen *et al.* 2006).

Colecta y procesamiento de muestras

Se seleccionó un total de cinco estaciones de muestreo (Fig. 1 y Cuadro 1) distribuidas en la cuenca del Golfo Dulce con el fin de obtener muestras de las partes interna (GD-01, GD-02), media (GD-03) y externa (GD-04, GD-11). Las estaciones GD-02 y GD-04 se ubicaron frente a la desembocadura de los ríos Esquinas y Coto-Colorado, respectivamente. La selección de las estaciones se hizo con base a los muestreos de Richards *et al.* (1971) y de la campaña del FS Víctor Hensen 1993-1994 (Wolff y Vargas 1994).

El estudio se realizó entre abril de 1997 y noviembre de 1998 e incluyó muestreos

CUADRO 1

Ubicación geográfica de las estaciones de muestreo de zooplancton establecidas en el Golfo Dulce (GD), Costa Rica, durante el período 1997-1998

Estación	Coordenadas	Descripción	Prof. (m)
GD-01	08°42' N; 83°27' W	Frente a Rincón de Osa	200
GD-02	08°40' N; 83°22' W	Frente al Río Esquinas	200
GD-03	08°36' N; 83°12' W	Frente a Bahía Golfito	150
GD-04	08°33' N; 83°11' W	Frente a río Coto-Colorado	70
GD-11	08°29' N; 83°12' W	Desembocadura del Golfo	70

mensuales durante la época seca y lluviosa. Los muestreos se realizaron desde un bote Zodiac® equipado con un cabrestante portátil; esto con el fin de facilitar la extracción de las muestras de agua y de plancton. Previo a los muestreos de zooplancton, en cada estación se colectó una serie vertical de muestras de agua usando una botella Niskin de 2 L a las siguientes profundidades: 0, 10, 20, 30, 40, 50, 60, 70 y 100 m. Durante 1998 se tomó una muestra adicional de agua a 150 m de profundidad en GD-01, GD-02 y GD-03. Para cada una de las muestras, se determinó la salinidad (‰) con un refractómetro óptico, así como la temperatura (°C) y oxígeno disuelto (mg O₂/l), con un medidor de oxígeno YSI 52. Además, en cada estación se midió la profundidad de desaparición del disco de Secchi y se anotaron las condiciones climáticas como nubosidad, condición del viento y oleaje.

Una vez determinada la posición de la termoclina en la columna de agua de cada estación, se procedió a realizar tres arrastres verticales de zooplancton con una red cónica de 50 cm de diámetro de boca y 153 µm de poro de red. Con ayuda de un mecanismo de cierre remoto para la red, se realizó un arrastre por encima, uno por debajo y otro a través de la termoclina. Los volúmenes de agua filtrados fueron calculados con base en el área de la boca de la red y la distancia de arrastre en cada caso. Además, con los datos físicos se calculó promedios de temperatura, oxígeno y salinidad para cada capa muestreada. Las muestras de plancton fueron fijadas en formalina al 4 % (Omori y Fleminger 1976) y llevadas a los laboratorios del CIMAR para ser procesadas. Con base a los datos físico-químicos, se seleccionaron seis fechas de muestreo para el análisis cuantitativo y cualitativo del zooplancton. Estas fechas representaron las distintas condiciones físicas observadas en la columna de agua durante el período de estudio. Las fechas seleccionadas fueron abril, agosto y noviembre de 1997 y marzo, abril y setiembre de 1998, que juntas suman un total de 86 muestras de zooplancton. Las muestras seleccionadas fueron fraccionadas utilizando un separador de plancton Folsom, para obtener alícuotas de no menos de 1/32 del volumen

total. El análisis cuantitativo se llevó a cabo en una cámara Bogorov modificada (Omoni y Fleminger 1976). Los organismos fueron contados e identificados usando un microscopio de disección.

Análisis estadístico

Se aplicaron pruebas de estadística descriptiva (promedio, desviación estándar, ámbito) para las variables temperatura, salinidad y oxígeno disuelto para cada estación y para cada capa de agua muestreada (capa superficial (P1), capa intermedia (P2) y capa profunda (P3)). Los datos de abundancia fueron transformados con la función $\log(x+1)$ para normalizar la distribución de los datos, originalmente afectados por un alto número de ceros y valores cercanos a cero en las matrices de abundancia (Taggart y Frank 1987). Además se realizaron análisis exploratorios de conglomerado (utilizando el coeficiente de similitud Bray-Curtis y uniones de promedio por grupo) con el fin de agrupar a las estaciones y los grupos taxonómicos con respecto a su abundancia relativa. Los análisis de conglomerado usando índices de similitud derivados de Bray-Curtis resultan apropiados debido a que no se ven afectados por las ausencias típicas en las listas de fauna marina (Field *et al.* 1982, Clarke y Ainsworth 1993). Asimismo, se realizaron pruebas de ANDEVA (prueba post-hoc: Tukey) con un nivel de confianza del 95 % (Bailey 1995), con el fin de evaluar las posibles diferencias de abundancia entre estaciones, fechas, profundidades y grupos taxonómicos.

RESULTADOS

Hidrografía

Un análisis sobre las características hidrográficas durante el período de estudio pueden encontrarse en Quesada-Alpízar y Morales-Ramírez (2004). En general, durante el período de estudio se observó una fuerte

estratificación vertical de la columna de agua, asociada probablemente a la morfología de la cuenca de Golfo Dulce y al efecto El fenómeno de El Niño. Se observaron, además, diferencias en la hidrografía de las partes interna y externa del golfo y se informó la entrada periódica de masas de agua oceánica al golfo.

Abundancia y composición del zooplancton

La abundancia promedio de zooplancton para las aguas del Golfo Dulce fue de $3\,793 \pm 4\,867$ ind/m³ (Coeficiente de Variación (CV)= 128.3 %) por muestra, siendo la capa superficial (P1) la que mostró una abundancia significativamente mayor de organismos en todas las estaciones (ANDEVA $F= 66.7$, $p < 0.05$), con un promedio de $7\,979 \pm 5\,845$ ind/m³ (CV= 73.25 %), seguida por las capas P2, con $1\,667 \pm 1\,610$ ind/m³ (CV= 96.56 %) y P3 con $1\,431 \pm 2\,271$ ind/m³ (CV= 158.6 %). La mayor variación en los valores de abundancia se dio en las capas intermedia y profunda (Fig. 2). Las diferencias fueron significativas al comparar las abundancias entre la capa superficial y las profundidades P2 y P3 (Tukey, $p < 0.05$) de todas las estaciones, pero no entre estas últimas (Tukey, $p > 0.05$).

Las diferencias en la abundancia del zooplancton se observaron también a nivel de estaciones (ANDEVA $F= 2.97$, $p < 0.05$). Sin embargo, no se logró demostrar la existencia de diferencias entre las estaciones al compararlas individualmente (Tukey, $p > 0.05$). Como se puede apreciar en la Fig. 3, los valores de abundancia en GD-01 y GD-02 (internas) fue-

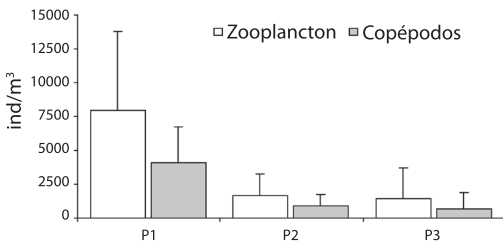


Fig. 2. Valores promedio y desviación estándar de la abundancia (ind/m³) general de zooplancton y copépodos en las capas superficial (P1), intermedia (P2) y profunda (P3) en el Golfo Dulce, 1997-1998.

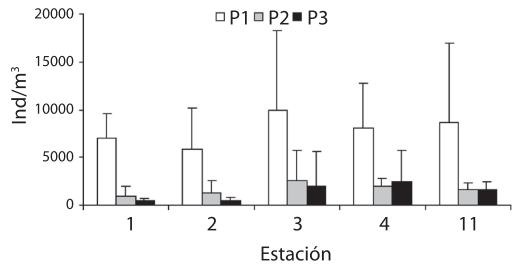


Fig. 3. Valores promedio y desviación estándar de la abundancia de zooplancton (ind/m³) para cada estación y capa de muestreo, Golfo Dulce, 1997-1998.

ron ligeramente menores en cada una de las tres capas muestreadas.

En general, los mayores valores promedio de abundancia por capa se dieron en GD-03, tanto en la capa superficial ($9\,921 \pm 8\,334$ ind/m³) como en la intermedia ($2\,626 \pm 3\,102$ ind/m³). GD-01 y GD-02, por su parte, presentaron valores promedio de abundancia en la capa superficial de $6\,976 \pm 2\,559$ ind/m³ y $5\,892 \pm 4\,239$ ind/m³, respectivamente. Estos últimos constituyen los valores promedio más bajos encontrados entre las cinco estaciones.

Con respecto a la capa intermedia (P2), las abundancias promedio más altas se dieron en GD-03, GD-04 y 11, con valores que fluctuaron entre $1\,585 \pm 759$ ind/m³ (GD-11) y $2\,626 \pm 3\,102$ ind/m³ (GD-03). A esta profundidad, las estaciones internas (GD-01 y GD-02) también presentaron abundancias promedio más bajas, con valores de $946 \pm 1\,069$ ind/m³ y $1\,307 \pm 1\,270$ ind/m³, respectivamente. Finalmente, la capa profunda mostró una tendencia similar a las capas anteriores. Los mayores valores de abundancia promedio variaron entre $1\,662 \pm 849$ ind/m³ (GD-11) y $2\,491 \pm 3\,191$ ind/m³ (GD-04); mientras que los menores valores promedio (426 ± 274 ind/m³ y 419 ± 364 ind/m³) se dieron en GD-01 y GD-02, respectivamente.

Al analizar los valores de abundancia correspondientes a cada una de las fechas muestreadas (Fig. 4), se observó diferencias significativas entre éstas (ANDEVA $F= 8.83$, $p < 0.05$). La primera fecha de muestreo (abril 1997) se diferencia de casi todas las demás fechas (Tukey, $p < 0.05$) debido a que los valores

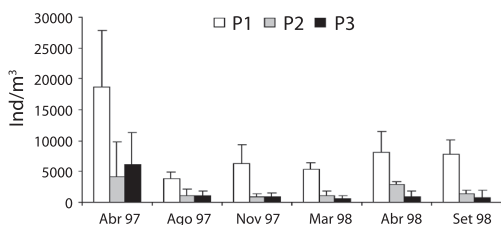


Fig. 4. Valores promedio y desviación estándar de la abundancia de zooplancton (ind/m³) para cada una de las fechas y capas analizadas, Golfo Dulce, 1997-1998.

promedio de abundancia del zooplancton en P1 fueron mayores durante Abril de 1997 (18 700 ± 4 208 ind/m³) que durante el resto del período de estudio. Este hecho explica la alta variación obtenida en los valores promedio de abundancia de zooplancton por estación. Las dos últimas fechas de muestreo en 1998 mostraron una tendencia hacia el incremento en la abundancia promedio en la capa superficial sin llegar a aproximarse, sin embargo, a los valores de abundancia observados en abril de 1997.

Dentro del zooplancton, el grupo más abundante fue el de los copépodos (ANDEVA F= 165.13, p <0.05), con un 71.5 % del promedio de abundancia total (adultos= 51.3 %; copepoditos= 13.8 %; nauplii= 6.4 %), seguidos de apendicularias (8.2 %), ostrácodos (8 %), huevos de invertebrados (5.4 %), larvas de poliquetos (1.8 %) y quetognatos (1.0 %) (Fig. 5). Estos seis grupos representaron el 96 % de la abundancia total en las muestras analizadas. El restante 4.0 % de los organismos se distribuyó

en un total de 15 grupos taxonómicos, como cladóceros, pterópodos, larvas de moluscos, salpas y larvas de peces, entre otros.

Se detectó, además, una interacción entre los factores de fecha y grupo taxonómico (ANDEVA F= 1.838, p <0.05), lo que indica que las diferencias observadas entre las fechas de muestreo varió de acuerdo con los distintos grupos taxonómicos, así como que las diferencias encontradas entre los grupos variaron de acuerdo con la fecha. También se determinó una interacción entre los factores de profundidad y grupo (ANDEVA F= 9.429, p <0.05), con lo que se confirmó que las diferencias existentes en la abundancia de los grupos varió con la profundidad y viceversa.

Distribución por capa

La abundancia relativa de los principales grupos de zooplancton (aquellos que dominaron más del 85 % de la abundancia en cada sitio) para cada capa de agua muestreada varió de la siguiente manera (Fig. 3):

Capa superficial (P1)

En general, el grupo de zooplancton que dominó en todas las estaciones en la P1 fue el de los copépodos (adultos), con abundancias entre 46.6 % (GD-03) y 60.9 % (GD-02). Los copepoditos fueron el siguiente grupo en importancia en todas las estaciones excepto en la GD-02. Su abundancia relativa fluctuó

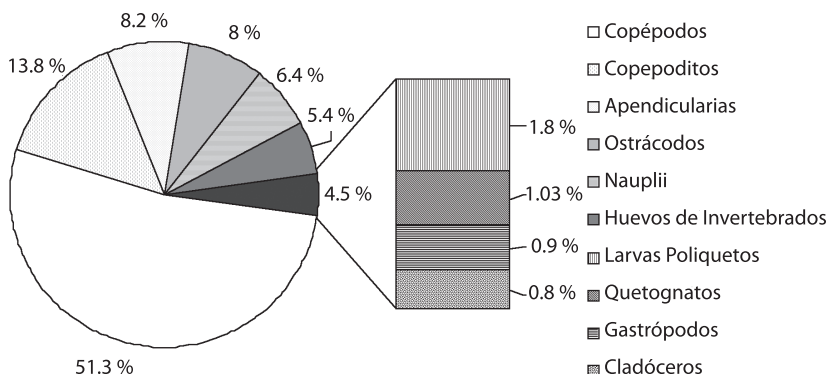


Fig. 5. Composición del zooplancton y porcentaje de abundancia de los principales grupos taxonómicos en el Golfo Dulce, 1997-1998.

entre 11.1 % (GD-02) y 16.7 % (GD-03). En el caso de GD-02, la abundancia de copepoditos fue apenas superada por la de apendicularias (11.2 %), grupo tercero en importancia en la P1 (9.9-11.4 %). Los nauplii (4.9-13.7 %) y ostrácodos (4.1-6.7 %) fueron otros de los principales grupos en la P1. En GD-01 aparecieron los cladóceros (6.4 %) como grupo importante, siendo la única estación donde los nauplii fueron desplazados de los cinco grupos principales. En GD-03, los huevos de invertebrados constituyeron el quinto grupo en importancia, con un 7.6 % de la abundancia. Lo anterior se reflejó claramente en el análisis de conglomerados efectuado sobre la abundancia de grupos para la capa P1 (Fig. 6). Aquí se puede apreciar que los copépodos se separaron debido a su alta abundancia y junto a éstos se agrupan los taxa supra señalados: ostrácodos, nauplii, copepoditos y apendicularias, estos dos últimos taxa, con abundancias similares. Un segundo grupo incluyó los taxa que presentaron abundancias medias a bajas, como los huevos de invertebrado, que tognatos, hidromedusas y larvas de poliquetos. Finalmente, se separó un tercer conglomerado con aquellos taxa que presentaron abundancias muy bajas y que, por lo tanto, se pueden catalogar como grupos raros. Ejemplos de éstos son las larvas de equinodermos y peces, anfipodos y ctenóforos.

Capa intermedia (P2)

Al igual que en la capa superficial, los copépodos adultos fueron el grupo dominante en P2, con porcentajes que variaron entre 44.3 % (GD-01) y 61.3 % (GD-11). En general, la abundancia del zooplancton en esta capa disminuyó significativamente con respecto a la P1 (ANDEVA $F=66.7$, $p < 0.05$). Además, la abundancia relativa de los ostrácodos (6.4-19.9 %) aumentó con respecto a la capa P1 y con respecto a las apendicularias. Los copepoditos fueron un grupo importante en esta capa, con abundancias relativas de entre 12.2 % y 17 %. Finalmente, los nauplii mantuvieron abundancias moderadas (3.2-15.5 %). Al observar el análisis de conglomerado para la capa

intermedia (Fig. 7), los copépodos de nuevo se separaron como uno de los grupos más abundantes. También se distanciaron los ostrácodos, copepoditos, nauplii y apendicularias. Estos grupos conformaron el conglomerado A. El grupo de taxones con abundancias medias fue más reducido que en la capa superficial y destacaron los huevos de invertebrados, que tognatos, hidromedusas y larvas de poliquetos. Por último, el grupo de los taxones raros fue más amplio que en la superficie y contiene 12

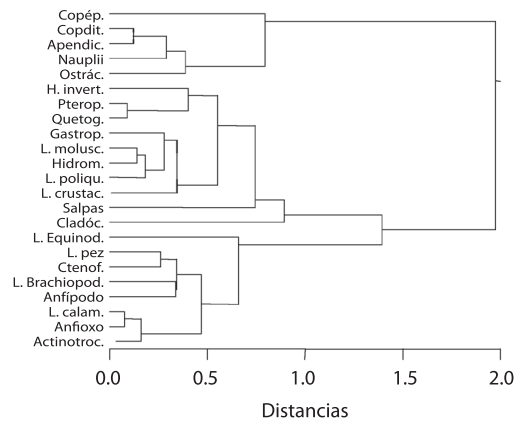


Fig. 6. Análisis de conglomerado para los grupos de zooplancton respecto a su abundancia en la capa P1, aplicando el coeficiente de similitud Bray-Curtis y uniones de promedio por grupo. Golfo Dulce.

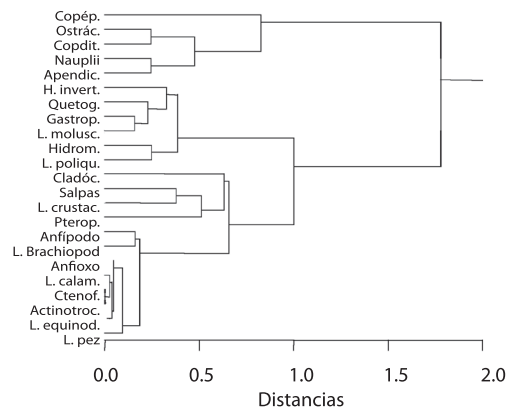


Fig. 7. Análisis de conglomerado para los grupos de zooplancton respecto a su abundancia en la capa P2, aplicando el coeficiente de similitud Bray-Curtis y uniones de promedio por grupo. Golfo Dulce.

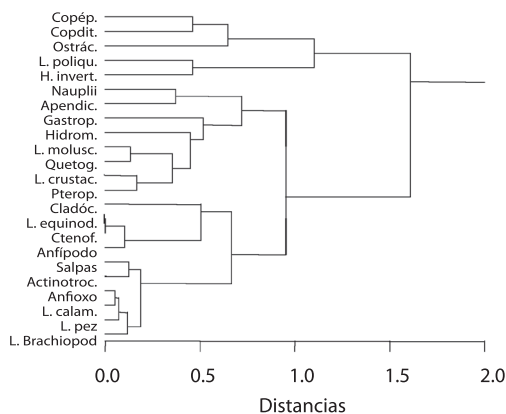


Fig. 8. Análisis de conglomerado para los grupos de zooplankton respecto a su abundancia en la capa P3, aplicando el coeficiente de similitud Bray-Curtis y uniones de promedio por grupo. Golfo Dulce.

grupos, entre los que sobresalen los cladóceros, salpas, larvas de crustáceos y pterópodos.

Capa profunda (P3)

Como se aprecia en la Fig. 2, durante el período de estudio la abundancia de zooplankton en la capa profunda fue ligeramente (mas no de forma significativa) menor a la que se observó en la capa intermedia. Los copépodos fueron dominantes en todas las estaciones (38.2-55.4 %), excepto en GD-02, donde los huevos de invertebrados (45.9 %) desplazan a los copépodos a un segundo plano (21.5 %). Los huevos de invertebrados, por su parte también conformaron un grupo importante en las GD-01 (27.8 %) y GD-03 (10 %), pero no llegaron a ser el principal grupo en abundancia y no estuvieron dentro de los cinco principales grupos que dominaron la abundancia en GD-04 y GD-11. Los copepoditos fueron un grupo importante en GD-01, GD-02 y GD-03 (10.5-13.2 %) y en especial en GD-04 y GD-11 (17.6 % y 21.4 %). Los ostrácodos se mantuvieron como uno de los grupos importantes en todas las estaciones. Sin embargo, fueron relativamente más abundantes en las estaciones

media y externas (GD-03, GD-04 y GD-11, con 7 %, 13.2 % y 18.6 %, respectivamente) que en las internas (GD-01 y GD-02, con 4.1 % y 1.3 %). Del mismo modo, los nauplii no aparecieron dentro de los cinco principales grupos en las estaciones internas (GD-01 y GD-02), pero si lo hacen en las restantes estaciones (GD-03= 11.9 %, GD-04= 1.4 %, GD-11= 3.4 %). A pesar de esto disminuyeron en importancia en la P3 con respecto a la capa P2. Otros grupos importantes que se observaron en la capa profunda son las larvas de poliquetos, en GD-01 y GD-02 (8.8 % y 14.3 %), los cladóceros, en GD-04 (5 %) y los gastrópodos holoplánticos en GD-11 (2 %).

Al igual que en las capas anteriores, los cinco grupos dominantes se separaron claramente en el análisis de conglomerado (Fig. 8), con los copépodos, copepoditos y ostrácodos como los grupos más importantes, seguidos de huevos de invertebrado y larvas de poliqueto, dos grupos que adquirieron importancia en esta profundidad. Nauplius y apendicularias pasaron a formar parte del conglomerado de especies con abundancia media, junto con hidromedusas, quetognatos y pterópodos, entre otros. El conglomerado de los grupos raros, se separó primero de los grupos menos abundantes.

El análisis de conglomerado efectuados para cada una de las capas muestreadas puede observarse en la Fig. 9. Las estaciones internas (GD-01 y GD-02) mostraron mayor similitud en las capas P1 (Fig. 9 A) y P3 (Fig. 9 C) y se disociaron de las restantes estaciones de muestreo. Resultados similares se obtuvieron con un análisis de conglomerado sobre datos de biomasa (Quesada-Alpizar y Morales-Ramírez, en prep.).

En el caso de la capa intermedia (Fig. 9 B), la única estación que se separó claramente en cuanto a la composición del zooplankton fue GD-01. Por otra parte, las estaciones más similares en cuanto a su composición son GD-11 y GD-04, lo cual coincide con el análisis efectuado sobre los valores de biomasa (Quesada-Alpizar y Morales-Ramírez, en prep.).

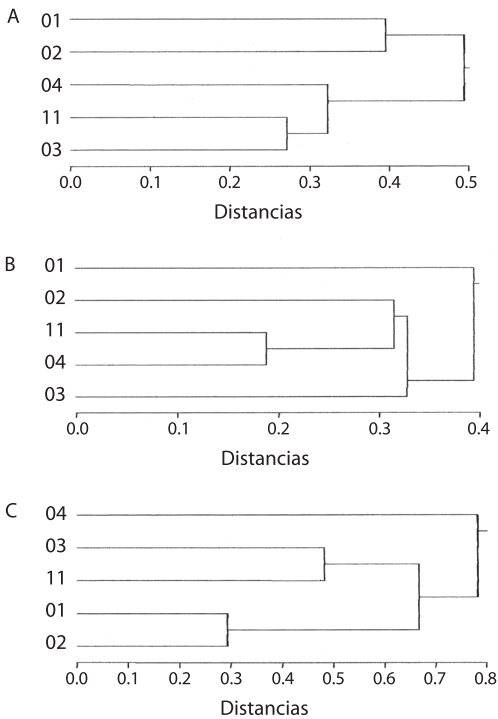


Fig. 9. Análisis de conglomerado para las estaciones muestreadas respecto a la abundancia de zooplancton en las capas A. superficial (P1), B. intermedia (P2) y C. profunda (P3), aplicando el coeficiente de similitud Bray-Curtis y uniones de promedio por grupo. Golfo Dulce.

DISCUSIÓN

La hidrografía del Golfo Dulce es distinta de la mayoría de los ecosistemas costeros tropicales ya que es dominado por el flujo de energía y biomasa dentro del grupo pelágico, asemejándose más a un sistema oceánico abierto que a uno estuarino (Wolff *et al.* 1996). Las características y dinámicas del plancton en el Golfo Dulce son, en gran parte, desconocidas. Estudios previos parecen mostrar una fuerte estratificación de la actividad biológica junto con una estratificación física y una limitada zona fótica (Richards *et al.* 1971, Córdoba y Vargas 1996, Thamdrup *et al.* 1996, von Wangelin y Wolff 1996, Wolff *et al.* 1996).

La concentración de zooplancton en el Golfo Dulce es mucho mayor en la capa superficial (por encima de la termoclina). Este

mismo patrón de distribución de zooplancton ha sido informado en otras zonas del mundo por Nishida y Marumo (1982), Longhurst (1985), Böttger-Schnack (1988, 1990, 1994, 1995), Madhupratap *et al.* (1990), Saltzman y Wishner (1997a, b). La distribución vertical del zooplancton informada en este estudio, con concentraciones significativas en la capa superficial, se justifican desde el punto de vista de los fuertes gradientes verticales en las variables físicas que presentan las aguas de la zona de estudio (Richards *et al.* 1971, Córdoba y Vargas 1996, Thamdrup *et al.* 1996, von Wangelin y Wolff 1996, Wolff *et al.* 1996). Estos gradientes físicos se explican en gran medida por la morfología de la cuenca de Golfo Dulce. La capa superficial se distingue por una relativamente alta temperatura y concentración de oxígeno disuelto, lo cual favorece la alta concentración y biomasa de zooplancton observadas (Raymont 1983, Davis 1984, White *et al.* 1995, Wiafe y Frid 1996). Al respecto, Madhupratap *et al.* (1990) en su estudio en el Indo-Pacífico, encontraron que el zooplancton se concentra en la capa sobre la termoclina, presentando biomasa y densidades hasta cinco veces superiores a aquéllas por debajo de la termoclina. Por otro lado, Longhurst (1985), en su estudio en el Pacífico Tropical Oriental, determinó la existencia de una fuerte planctoclina, separando el epiplancton en las capas superiores del mesoplancton en las capas profundas.

Otro factor que favorece la concentración del zooplancton en la capa superficial se relaciona con la concentración del fitoplancton en la superficie y hasta una profundidad de 40 m (Kuever *et al.* 1996). Por debajo de esta profundidad el fitoplancton es escaso y en su mayor parte corresponde a células muertas y bacterias. A pesar de la fuerte estratificación biológica observada, la abundancia de zooplancton en el Golfo Dulce mostró valores que pueden considerarse entre bajos y moderados al compararlos con los valores informados para otros sistemas (Cuadro 2).

Otro patrón interesante observado durante este estudio es que las estaciones externas muestran mayores valores de abundancia de

zooplancton en todas las capas con respecto a las estaciones internas (GD-01 y GD-02). Lo anterior, nuevamente, coincide con lo observado en cuanto a variables físicas (Quesada-Alpizar y Morales-Ramírez 2004), las distribuciones de biomasa del zooplancton (Quesada-Alpizar y Morales-Ramírez, en prep.) y con lo informado por Wolff *et al.* (1996). Por esta razón, se puede afirmar que la parte interna y externa de la cuenca se diferencian tanto biológica como físicamente. Lo anterior se puede explicar sobre la base de que las estaciones externas son afectadas con mayor frecuencia por pulsaciones de agua oceánica profunda y rica en nutrimentos

(Richards *et al.* 1971, Thamdrup *et al.* 1996, von Wangelin y Wolff 1996), una mayor incidencia de viento (mayor mezcla vertical) y la cercanía de la desembocadura del principal río de la cuenca de Golfo Dulce, el Coto-Colorado. Esto último representa una entrada importante de nutrimentos al sistema en general y en la región externa en particular (Benovic *et al.* 1994, Umaña 1998). Es precisamente la mezcla vertical en las estaciones externas y la fuerte influencia oceánica sobre éstas, lo que provoca que existan altas concentraciones de oxígeno en el fondo (Quesada-Alpizar y Morales-Ramírez 2004). Esto viene a favorecer

CUADRO 2
Valores de abundancia de zooplancton (ind/m³) informados para diversas regiones del planeta

Autor	Sitio de Estudio	Abundancia (ind/m ³)
Zooplancton		
Böttger-Schnack (1995)	Golfo Aden	1 x 10 ⁴ - 1 x 10 ⁵
Böttger-Schnack (1994)	Mar Árabe	6 000-9 000
	Mar Rojo	2 000
Brugnoli-Olivera	Golfo de Nicoya	6 636 (estac. seca)
		9 822 (estac. transición)
		9 941 (estac. lluviosa)
Razouls <i>et al.</i> (1994)	Indico (oceánico)	0.5 x 10 ⁵
	Indico (costero)	2 x 10 ⁵
Copépodos		
Brugnoli-Olivera	Golfo de Nicoya	2 192 (estac. seca)
		6 858 (estac. transición)
		6 564 (estac. lluviosa)
Hopkins (1977)*	Florida (EEUU)	93 100 -108 600
Hopcroft <i>et al.</i> (1998a)	Jamaica	5 000
Géneros		
Uye y Sano (1995)	Japón	5.98 x 10 ⁵ <i>Oithona</i> sp.
Carlsson <i>et al.</i> (1995)	Mar Barents	500-2 000 <i>Oithona</i> sp.
Laundry <i>et al.</i> (1985)	Columbia Británica	40 000 <i>Corycaeus</i> sp.

* Tomado de Raymont (1983)

las altas concentraciones de zooplancton que se dieron en la P3 de la parte externa del Golfo, en comparación con las estaciones internas, que presentaron bajas concentraciones de oxígeno y zooplancton en la P3.

De manera similar, la descarga de nutrientes de origen antropogénico provenientes de la zona de Golfito podría ser responsable de las altas concentraciones de zooplancton en GD-03, en la parte media de la cuenca (León-Morales y Vargas 1998, Sponberg y Davis 1998). Además, esta estación está expuesta a la influencia del río Coto-Colorado. Sobre esto, se ha comprobado que la entrada de ríos puede acarrear grandes cantidades de nutrientes a un sistema marino (Benovic *et al.* 1994, Umaña 1998), lo que afectaría la productividad de la zona y estimularía indirectamente la alta abundancia de organismos zooplácticos observados en GD-03.

Los altos valores en la abundancia del zooplancton observados en todas las profundidades y estaciones durante abril de 1997 podrían estar asociados al hecho de que durante este mes se registraron las menores temperaturas en la columna de agua en todo el período de estudio (Quesada-Alpizar y Morales-Ramírez 2004). Esto coincide con las fechas previas a la llegada del fenómeno El Niño (ENSO) al Pacífico Ecuatorial Tropical (NOAA 2000) y con las fechas esperadas, según Quesada-Alpizar y Morales-Ramírez (2004), para que se dé la entrada de agua oceánica a la cuenca del Golfo Dulce, debe darse una sincronía con el fenómeno de afloramiento y los máximos de clorofila en las costas de Panamá (Dessier y Donguy 1985).

La entrada de agua oceánica profunda, rica en nutrientes y oxígeno, a la cuenca del Golfo Dulce (Richards *et al.* 1971, Thamdrup *et al.* 1996, Wolff *et al.* 1996, León-Morales y Vargas 1998, Svendsen *et al.* 2006) vendría a estimular la productividad primaria y por lo tanto, a afectar de manera directa e indirecta la abundancia, composición y estructura de la comunidad de zooplancton (Lampert y Shober 1980, Allison y Wishner 1986, Arcos y Fleminger 1986, Smetacek y Pollehne 1986, Harris 1988,

Reynolds 1989, Wiafe y Frid 1996), lo que provocó que en la primera fecha del presente estudio se hayan observado valores altos en la abundancia de zooplancton.

Luego de abril de 1997 se observó una disminución en los valores de abundancia de zooplancton, hecho que probablemente se relaciona con la entrada de El Niño. Este fenómeno no sólo reduce la intensidad del afloramiento costero en el Pacífico Ecuatorial (Philander 1996, Thurman 1996, NOAA 2000), sino que provoca un hundimiento en la termoclina y un agotamiento de los nutrientes en la capa de mezcla. Con esto, se da una disminución en la productividad primaria y por lo tanto, en la abundancia y biomasa del zooplancton (Bougis 1976, Margalef 1985, Longhurst y Pauly 1987, Fielder *et al.* 1991, White *et al.* 1995). Cabe mencionar que los dos eventos más intensos de El Niño en más de 100 años se dieron en los años 1982 y 1997. En ambos casos, el fenómeno ENSO fue de relativamente corta duración, prolongándose por alrededor de un año (Federov y Philander 2000). En el caso de El Niño 1982-83, Rojas de Mendiola *et al.* (1985) determinaron que produjo un desequilibrio de los diferentes componentes del ecosistema en la costa peruana, afectando en primera instancia al fitoplancton. Además, se observó que los cambios en la abundancia y distribución y composición de las comunidades de fitoplancton guardaron una relación directa con la intensidad del fenómeno. Estos cambios en el fitoplancton por efecto de El Niño afectan necesariamente a los niveles tróficos superiores, lo que se reflejó en nuestros resultados.

El fenómeno ENSO provocó además una disminución en la precipitación observada en la zona de Golfo Dulce durante 1997 y cambios importantes en la distribución, dominancia y composición del zooplancton gelatinoso durante la transición de la época lluviosa de 1997 y la época seca de 1998 (Morales y Nowaczyk 2006). La consecuencia directa de las bajas precipitaciones fue una disminución en el caudal de los ríos y en la entrada de nutrientes a la cuenca del Golfo Dulce. Por lo tanto, resultó razonable que se observara

una disminución en la biomasa y la abundancia del zooplancton en el área de estudio una vez entrado el fenómeno El Niño.

El Golfo Dulce fue dominado por los copépodos (71.47 %), tanto sobre como debajo de la termoclina. Los siguientes dos grupos en importancia fueron las apendicularias y ostrácodos, los que junto con los copépodos representaron el 87.7 % de la abundancia total del zooplancton en Golfo Dulce. Lo anterior ratifica que Golfo Dulce, a diferencia del Golfo de Nicoya (Wolff *et al.* 1996, Brugnoli-Olivera *et al.* 2004), es un sistema dominado por el holozooplancton y donde el merozooplancton representa solamente una pequeña fracción de la abundancia total.

Longhurst (1985), observó que los principales grupos que componen el zooplancton en el Pacífico Oriental Tropical son los copépodos (65.0 %), tunicados (7.9 %), quetognatos (6.5 %), ostrácodos (4.3 %) y eufausidos (3.4 %). Además, determinó que del total de 158 especies de distintos grupos observados, tan sólo 17 de ellas dominaban un 75.4 % de la abundancia total en las muestras. En el Golfo Dulce, los grupos dominantes en la P1 de todas las estaciones fueron, invariablemente, copépodos, apendicularias y ostrácodos. Se destacó que en la estación GD-01, a diferencia de las demás estaciones, los cladóceros fue uno de los cinco principales grupos en la composición del zooplancton. Sobre este aspecto, es importante señalar que los cladóceros son organismos típicos del plancton nerítico, ya que todos sus miembros tienen estadios de reposo bénticos, por lo que su distribución está restringida a áreas poco profundas. A pesar de su importancia como productores secundarios y su capacidad de alimentarse de partículas muy pequeñas, tienden a ser extremadamente estacionales, alcanzando abundancias muy altas durante períodos cortos y usualmente se dan durante las épocas cálidas del año (Smetacek 1988, Braun *et al.* 1990). Especies como *Penilia avirostris*, por ejemplo, se reproducen rápidamente cuando las condiciones son favorables (Smetacek 1988). *Evadne* y *Podon*, por otra parte, son dos géneros de cladóceros raptoriales

(selectivos) que, al igual que *Penilia*, producen huevos que se mantienen en reposo durante condiciones desfavorables (Longhurst 1985, Smetacek 1988). La presencia de cladóceros en GD-01 podría ser favorecida por factores como la circulación de carácter estuarino, ya que recibe el caudal de varios ríos cercanos, como el Rincón y Esquinas y la cercanía de esta estación a la costa con algunos parches de manglar, lo que favorecería el ciclo reproductivo de este grupo.

Con respecto a las apendicularias, sus mayores abundancias siempre se encontraron en la capa superficial de todas las estaciones. Algunos picos en la abundancia de este grupo en la capa superficial coincidieron con picos en la abundancia de copépodos (e.g., noviembre de 1997, abril de 1998), lo que indicó que probablemente durante esas fechas se dieron condiciones favorables en la cantidad y/o calidad del alimento que, a su vez favorecieron el crecimiento de dichos grupos. La importancia de las apendicularias radica en que se les considera entre los organismos más abundantes del mesozooplancton no crustáceo. Su corto tiempo generacional y su capacidad de alimentarse de partículas muy pequeñas favorece sus rápidos aumentos poblacionales (Acuña y Anadón 1992). Las apendicularias tienen una baja regulación metabólica, por lo que son muy sensibles a la temperatura del agua. Los aspectos mencionados anteriormente podrían explicar los altos números de apendicularias que se han observado en Golfo Dulce durante períodos de entrada de masas de agua oceánica.

Las mayores concentraciones de ostrácodos en la capa intermedia (P2) con respecto a la superficial (P1) están de acuerdo con lo informado por Longhurst (1985) respecto a que éste es un grupo especializado en profundidad subtermoclina. Para el caso de las apendicularias y nauplii, se observó un patrón opuesto al anterior, con una mayor abundancia en la capa superficial que en las capas intermedia y profunda. Esto concuerda con el hecho de que la máxima abundancia de estos grupos se espera en la capa de mezcla asociada con altas concentraciones de fitoplancton

(Esnal 1986, Lagadeuc *et al.* 1997, Saltzman y Wishner 1997a).

Un aspecto que destaca en la capa profunda fue que los huevos de invertebrados se constituyeron en un grupo importante en GD-01, GD-02 y GD-03, las cuales son las tres estaciones más profundas en el presente estudio (se muestrearon hasta los 100 m). Por esta razón, resulta razonable suponer que la alta concentración de huevos observada en dichas estaciones sea el resultado de la liberación de huevos en las capas superiores de la columna de agua y su consiguiente precipitación hacia mayores profundidades donde, dados los bajos niveles de oxígeno, los huevos mueren. Lutz *et al.* (1992) y Roman *et al.* (1993), por ejemplo, han determinado que la incubación de huevos de especies de copépodos es suprimida cuando la concentración de oxígeno es menor a los 0.02 mg O₂/L o al menos retardada cuando hay bajos niveles de oxígeno disuelto. En las estaciones externas no solamente hubo buenos niveles de oxígeno (Quesada-Alpízar y Morales-Ramírez 2004) en la capa de fondo, sino que la columna de agua no es tan profunda (60 m), por lo que no llega a precipitar tan alto número de huevos. Las bajas concentraciones de oxígeno también justifican el hecho de que se hayan encontrado pocos nauplius en la capa profunda de GD-01 y GD-02.

Estos no son los únicos aspectos relacionados con la distribución de oxígeno disuelto y las fechas de entrada de agua oceánica en el Golfo Dulce. La concentración de copépodos en todas las capas de las estaciones internas aumentó en el mes de agosto de 1997 y abril de 1998, coincidiendo con las fechas de entrada de agua oceánica (Quesada-Alpízar y Morales-Ramírez 2004). Los efectos del fenómeno ENSO, el cual afecta la profundidad de la termoclina en la columna de agua (Philander 1996, Thurman 1996), así como los eventos de entrada de agua oceánica, representan disturbios al nivel de la termoclina, que se reflejan en las fluctuaciones observadas en la comunidad de zooplancton y en el hecho de que GD-02 y GD-03 no se agruparan claramente en el análisis de conglomerado

correspondiente a P2. Las variaciones por períodos cortos que se dan en las abundancias de los distintos grupos del zooplancton pueden ser resultado de disturbios en la organización espacial del sistema, provocados por turbulencia, advección de marea, afloramiento de aguas, etc. (Madhupratap *et al.* 1990) En el caso del Golfo Dulce, Svendsen *et al.* (2006) determinaron que el viento, la entrada de agua dulce, las mareas y la topografía de la cuenca son factores que tienen una influencia significativa sobre la circulación en el Golfo Dulce.

En general, resultó claro que existe una variación significativa, tanto en la abundancia como en la composición de la comunidad de zooplancton, al comparar la capa superficial con las capas P2 y P3, así como al comparar las partes interna y externa de la cuenca, asociado esto con los fuertes gradientes verticales, espaciales y temporales en las variables físicas que se dan en el Golfo Dulce.

AGRADECIMIENTOS

A Eleazar Ruiz por su ayuda en el campo. Este trabajo es una contribución del proyecto 808-97-243 "Ecología del zooplancton en el Golfo Dulce, Costa Rica, con énfasis en los copépodos", coordinado por A.M.R., financiado por la Vicerrectoría de Investigación de la Universidad de Costa Rica y formó parte de los requisitos para el grado de M.Sc. en la Universidad de Costa Rica por parte del primer autor. Nuestro agradecimiento a Jenaro Acuña, J.A. Vargas y Gerardo Umaña por sus comentarios y revisión de versiones preliminares.

RESUMEN

El zooplancton no gelatinoso fue estudiado en el Golfo Dulce, costa Pacífica de Costa Rica, durante el período 1997-1998. Cinco estaciones de muestreo fueron seleccionadas caracterizando diferentes áreas del Golfo. Previo a cada muestreo de zooplancton, una botella Niskin de 2 l fue usada para coleccionar agua y determinar la temperatura, salinidad y el oxígeno disuelto en la columna de agua en intervalos de 10 m, desde la superficie hasta los

60 o 100 m de profundidad. La variación en la temperatura del agua fue utilizada para estimar la posición de la termoclina. El muestreo de zooplancton se realizó usando una red de plancton cónica de 0.50 m de diámetro y 153 µm de tamaño de poro con un sistema de cierre remoto en su boca. El muestreo incluyó un arrastre vertical en la capa superior a la termoclina, uno a través de ésta y otro por debajo. Las muestras fueron fijadas en formaldehído al 4 %. Mas tarde, una fracción fue separada utilizando un separador de plankton Folsom y los organismos contados e identificados. La abundancia promedio de zooplancton fue de $3\,793 \pm 4\,867$ ind/m³, con abundancias significativamente mayores en la capa superior de todas las estaciones ($F= 66.7$, $p < 0.05$). La estación con la mayor abundancia de zooplancton en su capa superior fue GD-03 ($n= 9\,921 \pm 8\,334$ ind/m³). La capa intermedia mostró abundancias relativamente bajas, con valores promedio que fluctuaron entre $1\,585 \pm 759$ ind/m³ (GD-11) y $2\,626 \pm 3\,102$ ind/m³ (GD-03) La capa más profunda mostró abundancias relativamente bajas de zooplancton, con valores promedio que fluctuaron entre $946 \pm 1\,069$ ind/m³ y $1\,307 \pm 1\,270$ ind/m³. En general, el grupo más abundante durante el estudio fueron los copépodos (71.47 %), seguidos por las apendicularias (8.25 %), ostrácodos (7.99 %), huevos de invertebrados (5.43 %), larvas de poliquetos (1.8 %) y quetognatos (1.03 %). Un análisis de conglomerados indicó que las estaciones internas se comportan de manera distinta de las externas. El posible impacto del fenómeno de El Niño sobre la distribución, composición y abundancia del zooplancton no gelatinoso es discutido.

Palabras clave: zooplancton, abundancia, distribución vertical, Golfo Dulce, El Niño, Pacífico Tropical Oriental, Costa Rica.

REFERENCIAS

- Acuña, J.L. & R. Anadón. 1992. Apendicularian assemblages in a shelf area and their relationship with temperature. *J. Plank. Res.* 14: 1233-1250.
- Aksnes, D. & T. Magnesen. 1983. Distribution, development and production of *Calanus finmarchicus* (Gunneros) in Lindaspollene, western Norway, 1979. *Sarsia* 68: 195-208.
- Allison, S. & K. Wishner. 1986. Spatial and temporal patterns of zooplankton biomass across the Gulf stream. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 31: 233-244.
- Arcos, F. & A. Fleminger. 1986. Distribution of filter-feeding calanoid copepods in the eastern equatorial Pacific. *CalCOFI Rep.* Vol XXVII. p.170-187.
- Bailey, N.T. 1995. *Statistical Methods in Biology.* Cambridge University, Reino Unido. 251 p.
- Benovic, A., S. Fonda-Umani, A. Malej & M. Specchi. 1994. Net zooplankton biomass in the Adriatic sea. *Mar. Biol.* 79: 209-218.
- Bikhtashev, V.N, J. Brindley & J.W. Horwood. 2003. Phytoplankton bloom and fish recruitment rate. *J. Plank. Res.* 25: 21-33.
- Böttger-Schnack, R. 1988. Observations on the taxonomic composition and vertical distribution of cyclopoid copepods in the Central Red Sea. *Hydrobiol.* 167/168: 311-318.
- Böttger-Schnack, R. 1990. Community structure and vertical distribution of cyclopoid copepods in the Red sea. *Mar. Biol.* 106: 473-485.
- Böttger-Schnack, R. 1994. The microcopepod fauna in the eastern Mediterranean and Arabian seas: a comparison with the Red sea fauna. *Hydrobiol.* 292/293: 271-282.
- Böttger-Schnack, R. 1995. Summer distribution of micro and small mesoplankton in the Red sea and Gulf of Aden, with special reference to non-calanoid copepods. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 118: 81-102.
- Bougis, P. 1976. *Marine Plankton Ecology.* American Elsevier, NuevaYork, EEUU. 355p.
- Braun, J., M.T. Alvarez-Osorio, M.L. Fernández-Puelles & J.A. Camiñas. 1990. Estudio sobre la estructura, biomasa y producción del meso- y microzooplancton en la plataforma de Galicia en abril de 1982. *Bol. Inst. Esp. Oceanogr.* 6: 81-96.
- Brugnoli-Olivera, E. 1998. Factores abióticos y bióticos que regulan la estructura y dinámica de la comunidad fitoplanctónica en la zona de Punta Morales, Golfo de Nicoya. Tesis de Maestría, Universidad de Costa Rica, San José, Costa Rica. 120 p.
- Brugnoli-Olivera, E., E. Díaz-Fergusson, M. Delfino-Machin, A. Morales-Ramírez & A. Dominici-Arosemena. 2004. Composition of the zooplankton community, with emphasis in Copepods, in Punta Morales, Golfo de Nicoya, Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 52: 897-902.
- Clarke, K.R. & M. Ainsworth. 1993. A Method of linking multivariate community structure to environmental variables. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 92: 205-219.
- Córdoba, R. & J.A. Vargas. 1996. Temperature, salinity, oxygen and nutrient profiles at a 200 m station in Golfo Dulce, Pacific coast of Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 44 (Supl. 3): 233-236.
- Cushing, D.H. 1995. The long-term relationship between zooplankton and fish. *ICES J. Mar. Sci.* 52: 611-626.
- Davis, C.C. 1984. Planktonic Copepoda (including Monstrilloidea), p. 67-91. *In* K.A. Steidinger & L.M.

- Walker (eds.). *Marine Plankton Life Cycle Strategies*. CRC, EEUU.
- Dessier, A. & J.R. Donguy. 1985. Planktonic copepods and environmental properties of the eastern equatorial Pacific: seasonal and spatial variations. *Deep Sea Res.* 32: 1117-1133.
- Dittel, A.I. & C.E. Epifanio. 1990. Seasonal and tidal abundance of crab larvae in Delaware Bay (USA) and the Gulf of Nicoya, Central América, p. 447-487. *In* V. Kennedy (ed.). *Estuarine comparisons*. Academic, EEUU.
- Epifanio, C.E. & A.I. Dittel. 1984. Seasonal abundance of brachyuran crab larvae in a tropical estuary: Gulf of Nicoya, Costa Rica, Central América. *Estuaries* 7: 501-505.
- Esnal, G. 1986. Tunicados planctónicos (Chordata, Tunicata), distribución y relaciones tróficas. *PHYSIS, Secc. A*, 44 (106): 51-57.
- Estrada-Mora, E. 2003. Zooplankton dynamics in the Golfo Dulce, Costa Rica: feeding preferences and grazing rates in main groups of microcrustaceans. M.Sc. Thesis, University of Bremen, Alemania. 91p.
- Federov, A.V. & S.G. Philander. 2000. Is El Niño changing? *Science* 288: 1997-2001.
- Field, J.G., K.R. Clarke & R.M. Warwick. 1982. A practical strategy for analysing multispecies distribution patterns. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 8: 37-52.
- Fielder, P.C., V. Philbrick & F.P. Chavez. 1991. Oceanic upwelling and productivity in the Eastern Tropical Pacific. *Limnol. Oceanogr.* 36: 1834-1850.
- Harris, R. 1988. Spatial and temporal organization in marine plankton communities. *In* J.H.R. Gee & G.S. Giller (eds.). *Organization of communities: past and present*. Blackwell, EEUU. 576p.
- Hartmann, H.J. 1994. The Golfo Dulce marine environment: Review and critical assessment. University of La Rochelle, Francia. 34p.
- Hossfeld, B. 1996. Distribution and biomass of arrow worms (Chaetognatha) in Golfo de Nicoya and Golfo Dulce, Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 44 (Supl. 3): 157-172.
- Ikeda, T., Y. Kanno, K. Ozaki & A. Shinada. 2001. Metabolic rates of epipelagic marine copepods as a function of body mass and temperature. *Mar. Biol.* 139: 587-596.
- Jacob, J. 1996. Zur Ökologie und Biometrie pelagischer Ostracoden im Golfo Dulce (Costa Rica). M.Sc. Thesis, Freie Universität Berlin, Alemania. 114 p.
- Kuever, J., C. Wawer & R. Lillebæk. 1996. Microbiological observations in the anoxic basin Golfo Dulce, Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 44 (Supl. 3): 49-57.
- Lagadeuc, Y, M. Boulé & J. Dodson. 1997. Effect of vertical mixing on the vertical distribution of copepods in coastal waters. *J. Plank. Res.* 19: 1183-1204.
- Lampert, W. & U. Shober. 1980. The importance of "threshold" food concentrations, p. 264-267. *In* W.C. Kerfoot (ed.). *Evolution and Ecology of Zooplankton communities. Special Symposium Vol 3*. American Society of Limnology and Oceanography. University of New England, Inglaterra.
- León-Morales, R. & J.A. Vargas. 1998. Macroinfauna of a tropical fjord-like embayment: Golfo Dulce, Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 46 (Suppl. 6): 81-90.
- Longhurst, A. & D. Pauly. 1987. Circulation of tropical seas and oceans, p. 27-62. *In* A. Longhurst & D. Pauly (eds.). *Ecology of Tropical Oceans*. Academic, EEUU.
- Lutz, R.V., N.H. Marcus & J.P. Chanton. 1992. Effects of low oxygen concentrations on the hatching and viability of eggs of marine calanoid copepods. *Mar. Biol.* 114: 241-247.
- Madhupratap, M., S.R. Sreekumaran, P. Haridas & G. Padmavati. 1990. Response of zooplankton to physical changes in the environment: coastal upwelling along the central west coast of India. *J. Coastal Res.* 6: 413-426.
- Margalef, R. 1985. Primary production in upwelling areas: energy, global ecology and resources. *Int. Symp. Upw. W. Afr.* 5: 225-332.
- Molina-Ureña, H. 1996. Ichthyoplankton assemblages in the Gulf of Nicoya and Golfo Dulce. *Rev. Biol. Trop.* 44 (Supl. 3): 173-182.
- Morales-Ramírez, A. 1996. Checklist of copepods from Gulf of Nicoya, Coronado Bay and Golfo Dulce, Pacific coast of Costa Rica, with comments of their distribution. *Rev. Biol. Trop.* 44 (Supl. 3): 103-113.
- Morales-Ramírez, A. & J.A. Vargas. 1995. Especies comunes de copépodos (Crustacea: Copepoda) pelágicos del Golfo de Nicoya, Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 43: 207-218.
- Morales-Ramírez, A. & J. Nowaczyk. 2006. El zooplankton gelatinoso del Golfo Dulce, Pacífico de Costa Rica durante la transición de la estación lluviosa a la seca, 1997-1998. *Rev. Biol. Trop.* 54 (Supl. 1): 201-223.
- Nishida, S. & R. Marumo. 1982. Vertical distribution of cyclopoid copepods of the family Oithonidae in the western Pacific and eastern Indian oceans. *Bull. Plank. Soc. Japan* 29: 99-118.
- Noji, T.T. 1991. The influence of macrozooplankton on vertical particulate flux. *Sarsia* 79: 1-9.
- Nowaczyk, J. 1998. Gelatinöses zooplankton in Golfo Dulce (Costa Rica), während des Überganges von

- der Regen-zur Trockenzeit 1997-1998. M.Sc Thesis, University of Bremen, Alemania. 82p.
- Omori, M. & A. Fleminger. 1976. Fixation and preservation of various marine taxa: Laboratory methods for processing crustacean zooplankton, p. 282-286. *In* H.F. Steedman (ed.). The UNESCO, Paris.
- Paffenhöfer, G.A. 1989. Future marine zooplankton research-a perspective. *Marine Zooplankton Colloquium 1. Mar. Ecol. Prog. Ser.* 55: 197-206.
- Paffenhöfer, G.A. 2001. Future marine zooplankton research-a perspective. *Marine Zooplankton Colloquium 2. Mar. Ecol. Prog. Ser.* 222: 297-308.
- Philander, G. 1996. El Niño and La Niña, p. 72-87. *In* R.G. Pirie (ed.). *Oceanography: contemporary readings in ocean science*. Oxford, Inglaterra.
- Quesada-Alpizar, M.A. & A. Morales-Ramírez. 2004. Comportamiento de las masas de agua en el Golfo Dulce, Costa Rica durante El Niño (1997-1998). *Rev. Biol. Trop.* 52 (Supl. 2): 95-103.
- Raymont, J.E.G. 1983. Plankton and productivity in the Oceans. Vol. II. Zooplankton. Pergamon, Reino Unido. 824 p.
- Reynolds, C.S. 1989. Physical determinants of phytoplankton succession, p. 9-56. *In* U. Sommer (ed.). *Plankton Ecology: Succession in plankton communities*. Springer, Alemania.
- Richards, F.A., J.J. Anderson & J.D. Cline. 1971. Chemical and Physical observations in Golfo Dulce, an anoxic basin on the Pacific coast of Costa Rica. *Limnol. y Oceanogr.* 16: 43-50.
- Rojas de Mendiola, B., O. Gómez & N. Ochoa. 1985. Efectos del fenómeno El Niño 1982-83 sobre el fitoplancton de la costa peruana. *Simp. Int. Afr. O Afr., Inst. Inv. Pesq. I:* 417-433.
- Roman, M.R. 1991. Pathways of carbon incorporation in marine copepods: effects of development stage and food quality. *Limnol. y Oceanogr.* 36: 796-807.
- Roman, M.R., A.L. Gauzens, W.K. Rhinehart & J.R. White. 1993. Effects of low oxygen waters in the Chesapeake Bay zooplankton. *Limnol. y Oceanogr.* 38: 1603-1614.
- Saltzman, J. & K.F. Wishner. 1997a. Zooplankton ecology in the eastern tropical Pacific oxygen minimum zone above a sea mount: 1. General trends. *Deep-Sea Res.* I, 44: 907-930.
- Saltzman, J. & K.F. Wishner. 1997b. Zooplankton ecology in the eastern tropical Pacific oxygen minimum zone above a sea mount: 2. Vertical distribution of copepods. *Deep-Sea Res.* I, 44: 931-954.
- Smetacek, V. 1988. Plankton characteristics. *In* H. Postma & J.J. Zijlstra (eds.). *Ecosystems of the World 27. Continental Shelves*. Elsevier, EEUU. 421 p.
- Smetacek, V. & F. Pollehne. 1986. Nutrient cycling in pelagic systems: a reappraisal of the conceptual framework. *Ophelia* 26: 401-28.
- Sponberg, A. & P. Davis. 1998. Organochlorinated pesticide contaminants in Golfo Dulce, Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 46 (Suppl. 6): 111-24.
- Svendsen, H., R. Rosland, S. Myking, J.A. Vargas, O.G. Lizano & E. J. Alfaro. 2006. A physical-oceanographic study of Golfo Dulce, Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 54 (Supl. 1): 147-170.
- Taggart, C. & K.T. Frank. 1987. Coastal upwelling and *Oikopleura* occurrence: a model and potential application to inshore fisheries. *Can J. Fish. Aquat. Sci.* 44: 1729-1736.
- Thamdrup, B., D.E. Canfield, T.G. Ferdelman, R.N. Glud & J.K. Gundersen. 1996. A biogeochemical survey of the anoxic basin Golfo Dulce, Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 44 (Supl. 3): 19-33.
- Thurman, H.V. 1996. *Essentials of Oceanography*. Prentice Hall, Nueva Jersey, EEUU. 527 p.
- Tilman, D., S.S. Kilham & P. Kilham. 1982. Phytoplankton community ecology: the role of limiting nutrients. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 13: 349-72.
- Umaña, G. 1998. Characterization of some Golfo Dulce drainage basin rivers (Costa Rica). *Rev. Biol. Trop.* 46: 125-35.
- von Wangelin, M. & M. Wolff. 1996. Comparative biomass spectra and species composition of the zooplankton communities in Golfo Dulce and Golfo de Nicoya, Pacific coast of Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 44 (Supl. 3): 135-155.
- White, J., X. Zang, L. Welling, M. Roman & H. Dam. 1995. Latitudinal gradients in zooplankton biomass in the tropical Pacific at 140°W during the JGOFS EqPac study: effects of El Niño. *Deep Sea Res. II*, 42: 715-733.
- Wiafe, G. & C.L. Frid. 1996. Short-term temporal variation in coastal zooplankton communities: the relative importance of physical and biological mechanisms. *J. Plank. Res.* 18: 1485-1501.
- Wolff, M. & J.A. Vargas (eds.). 1994. R.V. Victor Hensen Costa Rica Expedition 1993/1994. Cruise Report. Center for Tropical Marine Ecology (ZMT). Contribution 2, Bremen, Alemania. 109 p.
- Wolff, M., Hartmann, H.J. & V. Koch. 1996. A pilot trophic model for Golfo Dulce, a fjord-like tropical embayment, Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 44 (Supl. 3): 215-231.