

DISTRIBUCIÓN Y ABUNDANCIA DE COPÉPODOS PELÁGICOS EN EL PACÍFICO COLOMBIANO

Fecha de recepción: 15 de abril de 2012 • Fecha de aceptación: 12 de mayo de 2012

DISTRIBUTION AND ABUNDANCE OF PELAGIC COPEPODS IN THE COLOMBIAN PACIFIC

Raúl Hernando López Peralta^{1,2}

RESUMEN

Se analiza la distribución y abundancia de los copépodos pelágicos en relación con la variabilidad ambiental durante cinco muestreos realizados de 2001 a 2004. En cada uno imperaron las condiciones abióticas propias de la época cálida en el Pacífico Colombiano (PC). La distribución de los copépodos tendió a ser más heterogénea en aguas costeras, posiblemente debido a diferentes fuentes de variación oceanográfica y la influencia de la Corriente de Colombia, a diferencia del hábitat intermedio-oceánico más homogéneo. Así, como en otras regiones, en el PC la dinámica de los copépodos debe estar definida por los cambios climáticos y oceanográficos a micro-, meso- y macroescala, lo cual explica la gran complejidad de esa comunidad y la del área de estudio. Fue evidente un incremento en la abundancia general durante la noche y en cuarto menguante lunar, lo cual podría relacionarse con cambios en la migración vertical en la columna de agua y la profundidad de la capa de mezcla, lo cual requiere comprobación, incluyendo identificación de las especies y sus estadios de desarrollo, pues los datos fueron solamente superficiales. Es de suponer que las abundancias de los copépodos deben depender en buen porcentaje del fitoplancton, aunque su dieta fluctúe entre nano- y microplancton, y detritus.

Palabras clave: nictimeral, fases lunares, clorofila *a*, capa de mezcla, migración vertical.

1 Dr. rer. nat. Laboratorio de Hidrobiología, Facultad de Ciencias Básicas y Aplicadas, Programa de Biología Aplicada, Campus Nueva Granada, Universidad Militar Nueva Granada, km 2 vía Cajicá-Zipaquirá.

2 Autor para correspondencia: raul.lopez@unimilitar.edu.co

ABSTRACT

Distribution and abundance of pelagic copepods in relation with the environmental variability during five samplings accomplished from 2001 to 2004 are analyzed. In each one, abiotic conditions specific to the warm season in the Colombian Pacific (CP) prevailed. Copepods distribution tended to be more heterogeneous in coastal waters, perhaps due to different sources of oceanographic variation and the influence of the Colombia current, unlike the more homogeneous mid-oceanic habitat. Thus, as in other regions, in the CP the dynamics of copepods must be defined by climatic and oceanographic changes in micro-, meso- and macroscale, which explains the great complexity of both that community and the study area. A general abundance increase at night and last quarter of the moon was evident, maybe related with vertical migration changes in the water column and mixed layer, which requires verification, including species identification and their development stages, since data were only superficial. Presumably, copepods abundances should depend in large percentage of phytoplankton, although their diet fluctuates between nano- and microplankton and detritus.

Key words: nictimeral, moon phases, chlorophyll a, mixed layer, vertical migration.

INTRODUCCIÓN

La gran diversidad de copépodos (Crustacea), con más de 2.000 especies planctónicas marinas, adaptadas a diferentes masas de agua y profundidades (Bradford *et al.*, 1999), permite su estudio desde diferentes enfoques, como son el análisis de modelos biogeográficos globales y regionales, tendencias temporales de variación ambiental o, en función de presiones de explotación pesquera, contaminación, cambio climático y alimento vivo en acuicultura (Ramírez y Mianzan, 2011).

Los copépodos a menudo conforman el mayor componente de la producción secundaria en el mar (Bradford *et al.*, 1999; Giesecke y González, 2004). En el Pacífico Ecuatorial, aportan más del 90% de la abundancia de zooplancton (Roman y Gauzens, 1997) y por ello, la importancia del mesozooplancton en la dinámica trófica (Bernard, 2002; Estrada, 2003), porque canalizan gran parte del flujo trófico de carbono (Giesecke, 2005; González y Giesecke, 2010; Hernández *et al.*, 2001; 2002; 2010), o bien a través de la nieve marina a otras profundidades (Romero,

2005; Wilson, 2008). Es reconocido el papel de los copépodos como herbívoros que se alimentan básicamente de fitoplancton, pero la mayoría dan señales de omnivoría y oportunismo trófico dentro de su espectro micro-macrófago (Bernard, 2002; Huskin *et al.*, 2006; El-Sabaawi, 2008, 2010).

El estudio de su dinámica ecológica es bastante complejo, no sólo por ser integrantes del plancton, el cual es dispersado o concentrado por los patrones hidrodinámicos (Harris *et al.*, 2000; Flynn y Fashamb, 2002; Estrada, 2003; Muxagata, 2005; Sutor, 2005), sino también por las migraciones verticales nictimerales (específicas, ontogénicas y de forrajeo). En sus desplazamientos circadianos, se ha comprobado la influencia de la amplitud de la capa de mezcla y los ciclos lunares, como en otros grupos del zooplancton (Tsui, 2007; Hernández *et al.*, 2001; 2002; 2010), incluso la de evitar la capa superficial para sortear el consumo excesivo de algas tóxicas (Leising *et al.*, 2005). La mayoría de copépodos marinos son susceptibles a la depredación por su coloración conspicua y gran

tamaño, y por ello exhiben una mayor respuesta a la migración vertical (Suchman y Sullivan, 2000; Pearre, 2003; Irigoien *et al.*, 2004). Como el resto de biota marina, los copépodos son afectados por eventos anómalos, como El Niño y La Niña, reconociéndose varias especies indicadoras de esas condiciones (Bonilla, 1999; Morales, 2001; Quesada y Morales, 2006; Tutasi, 2006, Tutasi *et al.*, 2011).

Alrededor del mundo, diferentes estudios describen la composición, distribución y sucesión del mesozooplancton, destacando los copépodos, en especial del Orden Calanoida (Muxagata, 2005; Ramírez y Mianzan, 2011). De igual forma, la comunidad

Bernard, 2002; Oliva, 2005; Oliva *et al.*, 2006; OGC, 2009), Costa Rica (Morales, 1996, 2001, 2005, 2008; Quesada, 2001; Estrada, 2003; Quesada y Cortés, 2006; Quesada y Morales 2004, 2006), México (Lavaniegos y González, 1999; Jiménez y Lavaniegos, 2004; Lavaniegos y Jiménez, 2006; Lavaniegos y Ohman, 2007; Lavaniegos *et al.*, 2010, 2012), Estados Unidos (Peterson y Keister, 2003; Batten y Walne, 2011; Cass, 2011) y Canadá (Mackas *et al.*, 2001; Romero, 2005; El-Sabaawi, 2008, 2010).

El presente estudio investiga los cambios espacio-temporales en la distribución y abundancia de los copépodos pelágicos del PC, y se analiza su relación

Es reconocido el papel de los copépodos como herbívoros que se alimentan básicamente de fitoplancton, pero la mayoría dan señales de omnivoría y oportunismo trófico dentro de su espectro micro-macrófago

de copépodos constituye el grupo mesozooplanctónico más abundante y está entre los de más extensa distribución espacio-temporal en el PC, pese a lo cual, existen algunas evaluaciones limitadas a establecer su distribución y abundancia general (López *et al.*, 2005; Jaimes y López, 2009; López y Medellín, 2010) y sólo se conoce un trabajo que incluye su taxonomía (Monsalve, 1977).

Por el contrario, en otras regiones del Pacífico Oriental, el grupo de los copépodos se ha evaluado ampliamente, con ejemplos en Ecuador (Ortega *et al.*, 1995; Torres *et al.*, 2003-2004; Tutasi, 2006; Tutasi *et al.*, 2011), Perú (Ayón *et al.*, 2008; OGC, 2009), Chile (Marín y Delgado, 2001; Pavez *et al.*, 2001;

con la temperatura, la salinidad, y la clorofila *a*. Sin embargo, el trabajo está limitado al primer metro de superficie y a cinco periodos cortos dentro del periodo cálido por esto, es necesario comprobar la migración vertical de los copépodos, no solo mediante muestreos día-noche, sino a partir de un conjunto de variables que incluye ciclos nictimerales (cada hora o dos horas), así como el cambio espacio-temporal y vertical en la estructura poblacional y en las tallas y los estadios de desarrollo; todo lo anterior en relación con la profundidad de la termoclina (capa de mezcla).

Aunque no se pueden probar, por las restricciones señaladas anteriormente, se consideró importante incluir las hipótesis planteadas para proponer

los objetivos de este trabajo, con base en la bibliografía citada a lo largo del mismo, como sigue:

En las grandes variaciones espacio-temporales de las condiciones oceanográficas del PC, además de las corrientes superficiales, suman la influencia de diferentes masas de agua, como las del afloramiento de Panamá, las provenientes del Ecuador e incluso Perú, y las de origen oceánico, además de los procesos de surgencia y ascenso vertical de las masas de agua. Entonces, la distribución y abundancia de la comunidad de copépodos, reflejadas en la gran heterogeneidad de su distribución, están influenciadas por esta intensa dinámica mesoescalar, dentro de la que el transporte advectivo tiene un rol particular.

La mayor variación puede presentarse en aguas costeras, por la influencia de la Corriente de Colombia, el patrón pluviométrico, las descargas de los ríos, la presencia de grandes extensiones de bosques de manglar, el perfil batimétrico y la geomorfología del litoral. Las zonas intermedia y oceánica posiblemente ofrecen a los copépodos condiciones de hábitat semejantes para su desarrollo y supervivencia.

En el predominio de los copépodos en el epeiragial influyen sus desplazamientos verticales circadianos, en los cuales intervienen factores como la hora del día, el ciclo lunar, la profundidad y la amplitud de la termoclina, el tamaño y el estadio de desarrollo, y las relaciones tróficas (pastoreo y evitación de depredadores).

En el PC debe ocurrir lo observado en otras regiones del Pacífico americano: El Orden Calanoidea debe ser el más representativo, con presencia de especies asociadas a aguas frías, cálidas y mezcladas o de transición, *i. e.*, alguna sectorización que puede ser caracterizada taxonómicamente. Así, pueden aparecer géneros/especies, no sólo residentes, sino también alóctonas. El hecho de mencionar algunas especies no implica que sean indicadores de condiciones anómalas (*e. g.*, El Niño, La Niña), como en otras regiones, pues esto varía en diferente medida.

La composición taxonómica, ontogénica y por tamaños, como reflejo de la estructura comunitaria de los copépodos, puede variar según la época del año, incluso entre los mismos meses y en años diferentes, por efecto de los cambios climáticos y oceanográficos generados por la posición de la ZCIT y el acaecimiento de episodios El Niño y La Niña.

Los quetognatos, en especial *Sagitta enflata*, *S. hexaptera*, *S. regularis* y *S. zetesios*, pueden representar el principal grupo depredador de los copépodos en el estrato superficial, en especial durante la noche, cuyas abundancias deben estar determinadas, por lo menos en parte, con la disponibilidad de fitoplancton, en especial nano - y picoplancton, en el caso de los calanoideos, por presentarse en grandes abundancias en ese estrato. Es de presumir que en su dieta también incluyan flagelados, bacterias, detritus y microzooplancton, y que sus hábitos alimentarios varíen de dependiendo del tipo de alimento disponible.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

El PC (ca. 349.000 Km²) se ubica en el Pacífico Tropical Oriental (PTO), extensa región caracterizada por una compleja interacción de grandes corrientes superficiales y sub-superficiales cálidas y frías, así como por una producción biológica alta, asociada a afloramientos ecuatoriales, como el de Perú, el domo de Costa Rica, el Golfo de Papagayo, en el mismo país, y el del Golfo de Panamá. Estos afloramientos exhiben una variabilidad intra-anual debida a cambios en la intensidad de los vientos Alisios y otra inter-anual relacionada con El Niño-Oscilación del Sur (ENOS), en parte caracterizado por el calentamiento de las corrientes marinas limítrofes orientales del Pacífico, inducidas a su vez por anomalías en el campo de vientos del Pacífico Oriental. Como resultado del acople océano-atmósfera durante el ENOS, se observan

efectos físicos a gran escala cerca de las costas, e. g., calentamiento de la capa de mezcla y hundimiento de la termo- y nutriclina, con efectos significativos sobre los procesos físicos y biológicos del PTO. La Niña es la fase anómala fría del ENOS (Dessier y Donguy, 1985; Fiedler y Talley, 2006; Clarke, 2008).

El PC hace parte de la Ensenada de Panamá. Los principales grandes flujos superficiales que lo afectan son la Contracorriente Ecuatorial y las Corrientes Ecuatorial del Norte, de Humboldt y de Colombia; ésta fluye a lo largo de la costa en dirección nortenoeste, con máxima intensidad entre los 1.6 y los 3.0°N. El cuadro de la topografía dinámica superficial local se complejiza con la presencia de anillos ciclónicos y anticiclónicos, frentes, descargas dulceacuícolas continentales y efectos de cabo e isla, surgencias y ascenso vertical de agua, procesos todos no caracterizados pero mencionados en un gran número de documentos (e. g., CCCP, 2002; Uribe, 2003). Todos estos procesos, la circulación, el clima y la productividad son modulados básicamente por el desplazamiento de la Zona de Convergencia Intertropical (ZCIT) y la presencia estacional del chorro de Panamá. El PC se ve afectado periódicamente por las anomalías El Niño y La Niña (Rodríguez y Stuardo, 2002; Rodríguez *et al.*, 2003; Amador *et al.*, 2006; Devis *et al.*, 2008).

La ausencia de tales anomalías supone condiciones normales; en la superficie los promedios de temperatura y salinidad varían entre 26,00 y 28,00°C, y 29,00 y 34,90, respectivamente. Durante la mayor parte del año la distribución térmica muestra un gradiente cálido-frío de la zona nerítica a la oceánica, por la influencia cálida de la Contra Corriente Ecuatorial. La termoclina habitualmente se ubica entre 20 y 50 m.

La salinidad exhibe un gradiente inverso de menor a mayor salinidad, debido a la gran pluviosidad costera (una de las mayores del mundo) y el elevado número de ríos, considerándose que el PC presenta las salinidades más bajas de todo el PTO. La posición de la

ZCIT genera lluvias moderadas a fuertes en el primer semestre del año, así como mayor frecuencia de ligeras a moderadas en el segundo (Fiedler y Talley, 2006; Clarke, 2008). La clorofila *a* varía de 0 a 4,60 mg/m³, con los valores más altos en varios sectores, en especial hacia la zona nerítica (CCCP, 2002; Uribe, 2003).

El estudio se efectuó dentro de la época hidrográfica cálida (mayo-diciembre), definida por la ubicación ≈10°N de la ZCIT, predominancia de los vientos Alisios del sur y un giro anticiclónico centrado (5,5°N-79,5°O), cuyo núcleo posee aguas cálidas, a diferencia de las masas frías en su parte sur (Rodríguez y Stuardo, 2002; Rodríguez *et al.*, 2003; Amador *et al.*, 2006; Devis *et al.*, 2008). La temperatura desciende y fluctúa poco (ca. 26°C); la salinidad se minimiza a ca. 29,00, aunque se mantienen los gradientes termohalinos costa-oceano. La clorofila *a* también presenta las menores concentraciones en esta época (<0,04 mg/m³). Aunque en el PC se observan afloramientos de aguas de gran intensidad y extensión durante todo el año, comienzan a disminuir en mayo y disminuyen de agosto a octubre. En las capas superficiales se observan dos máximos en junio y diciembre, cuando hay una profundización de la termoclina (50 m), y dos mínimos, de febrero a marzo y de septiembre a octubre, cuando la termoclina asciende hasta aguas más superficiales y la estratificación es más marcada (CCCP, 2002; Uribe, 2003).

Actividades durante las campañas oceanográficas y en laboratorio

De la red de 113 estaciones del Estudio Regional del Fenómeno El Niño (ERFEN)-Colombia, sólo se consideraron algunas durante los periodos junio-julio y agosto-septiembre 2001 (30 y 23 estaciones), septiembre 2002 (25), septiembre 2003 (25) y septiembre-octubre 2004 (25) (Figs. 1-2). La nomenclatura original del monitoreo ERFEN se mantuvo para efectos comparativos con otros trabajos.

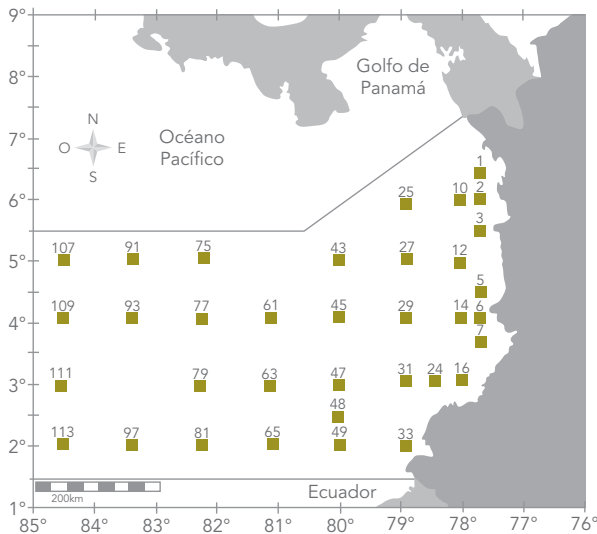


Fig. 1. Red general de estaciones del ERFEN en el PC.
 ■ Estaciones de estudio de la comunidad de mesozooplankton-copépodos.

Los arrastres de plancton se realizaron en el primer metro de la columna de agua con una red cónica de 0,50 m de abertura en su boca y malla de 363 μm de apertura de poro, provista de un flujómetro para estimar el volumen de agua filtrada. Las muestras fueron preservadas con formaldehído al 10% en agua de mar. Se obtuvieron submuestras a $\frac{1}{2}$ de plancton con el fraccionador Folsom y posteriormente los copépodos se cuantificaron por estación de muestreo (Suthers y Rissik, 2009). Los registros superficiales de temperatura ($^{\circ}\text{C}$), salinidad (sin unidades, según Suthers y Rissik, 2009) y clorofila *a* fueron suministrados por el Centro Control de Contaminación del Pacífico (CCCP), entidad que empleó una sonda multiparamétrica perfiladora CTD Seabird-19, para las dos primeras variables y botellas Niskin de 5 litros, para medir la concentración de clorofila *a*, por extracción con acetona (90%) y cuantificación por espectrofotometría (Clesceri *et al.*, 2001). Se consideró la clorofila *a*, ya que es uno de los principales indicadores de la biomasa fitoplanctónica y, por lo tanto, de producción primaria en los océanos (Huot *et al.*, 2007; Boyer *et al.*, 2009).

Análisis de la información

Las abundancias de los copépodos fueron estandarizadas a 100m^3 de agua de mar mediante la siguiente expresión: $N = 100 \text{ m}^3 * n/p \cdot r^2 * d$; N = total de individuos, n = individuos por arrastre, $p \cdot r^2 \cdot d$ = volumen de agua filtrada por arrastre, r = radio de la red, d = número de revoluciones \times factor de calibración del flujómetro (Suthers y Rissik, 2009). La distribución de su abundancia por periodo de estudio se ilustró en mapas elaborados con el programa Surfer 8[®].

Las estaciones fueron designadas como diurnas (06:00-18:00 h) y nocturnas (18:01-05:59 h), y se establecieron las fases lunares durante la captura del mesozooplankton.

La relación entre las variables bióticas y abióticas se evaluó mediante un Análisis Factorial para cada periodo y al conjunto de todos los datos y se realizó una rotación ortogonal varimax de todos los factores obtenidos, para homogenizar la distribución de los factores de carga y la varianza explicada por cada factor (Statistica 8[®]). Los datos fueron log transformados $\log(x+1)$ previo al análisis para reducir el sesgo debido a los valores más elevados. A fin de comparar las estaciones por periodo de estudio, entre periodos y en general (estaciones comunes) se efectuó un análisis de agrupamiento (distancia euclidiana cuadrada), considerando todas las variables analizadas. En todos los análisis multivariados se utilizó el paquete estadístico STATGRAPHICS Centurión XVI[®].

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Variables abióticas

El promedio térmico más alto se registró en Sep.03 (27,50 $^{\circ}\text{C}$) y el más bajo en Sep-Oct.04 (26,33 $^{\circ}\text{C}$); la amplitud de los rangos (1,33-3,60 $^{\circ}\text{C}$) fue de condiciones normales en el PC (<2-3 $^{\circ}\text{C}$) (CCCP, 2002). La distribución horizontal corroboró lo anterior, pues

los valores altos se observaron cerca de la costa y los bajos en la zona oceánica. Un gradiente horizontal inverso mostró la salinidad, también dentro de los valores usuales en el PC (29,00-34,90) (CCCP, 2002). El promedio más alto fue 32,52 (Jun-Jul.01) y el más bajo 30,93 (Sep-Oct.04). En Sep.02 hubo un descenso evidente en la amplitud de los rangos salinos (4,71), mientras en Sep-Oct.04 ocurrió lo contrario (8,58), explicados por el desplazamiento de la ZCIT que genera cambios en la frecuencia e intensidad de las precipitaciones (Fiedler y Talley, 2006; Clarke, 2008).

Los promedios más altos de fitoplancton (*sensu lato*= clorofila *a*) se obtuvieron en Ago-Sep.01 (0,82 mg/m³) y Sep.02 (1,73 mg/m³) y el más bajo en Sep.03 (0,12 mg/m³), dentro del rango de normalidad (0-4,60 mg/m³). Uribe (2003) también las reportó, explicándolas por la alta contribución de nutrientes dulceacuícolas continentales. Los valores altos en aguas intermedias y oceánicas, se relacionarían con afloramientos comunes en esa gran extensión (CCCP; 2002, Uribe, 2003). Esta distribución heterogénea es distintiva del plancton en general y debe obedecer en especial a los micro- y macroprocesos hidrodinámicos, mencionados en la descripción del PC, aunque durante el estudio no se determinó la dinámica hidrológica. Las diferencias inter-anales, *i. e.*, entre periodos, tal vez se debieron a cambios en las condiciones climáticas, por las variaciones en el desplazamiento de la ZCIT.

Lo más probable es que esto sea diferente a 25 y 50 m, pues en el PC a esas profundidades las concentraciones de clorofila *a* aumentan con la mayor disponibilidad de nutrientes y la foto-inhibición de la comunidad de diatomeas (predominante en la superficie), sustituida por la de dinoflagelados, primordialmente en aguas intermedias y oceánicas, en tanto que en aguas neríticas se encuentran los dos grupos de forma constante (Uribe, 2003).

Las concentraciones promedio de clorofila *a* (mg/m³) tuvieron la relación día:noche 0,20:0,04 en

Sep.03 y 0,64:0,62 en Sep.04, a diferencia de los tres primeros periodos, cuando aumentaron en la noche, así; Jun-Jul.01= 0,38:0,43; Ago-Sep.01= 0,30:1,22; Sep.02= 0,90:2,37 mg/m³. Al respecto, al igual que Uribe (2003), Flynn y Fashamb (2002) señalan que una luminosidad intensa afecta negativamente los procesos fotosintéticos, por lo que el fitoplancton realiza migraciones a diferentes niveles de la columna de agua, descendiendo durante el día y ascendiendo durante la noche. De esta manera es probable que las mayores concentraciones nocturnas tendrían que ver con el ascenso de aguas con mayor biomasa fitoplanctónica, como ha sido comprobado en el Pacífico Tropical Mexicano, donde las mayores concentraciones de clorofila *a* ocurren a menor disponibilidad de luz y nutrientes en la superficie, como respuesta fisiológica a los procesos de respiración (Almazán y García (2008) y en el Pacífico Antártico (Bernard, 2002), Subtropical y Subártico (Wilson, 2008) (día 11,17 vs. noche 28,34 mg/m²), con dominancia de nano- y picofitoplancton (<20 µm).

Distribución y abundancia de la comunidad de copépodos

La abundancia promedio más baja de copépodos en Sep.02 (8.535/100 m³) contrastó con la más alta en Jun-Jul.01 (33.173/100 m³); los demás periodos tuvieron promedios similares (25.422-26.332/100 m³) (Fig. 2), aunque los datos no mostraron gran similitud, como se anotó con anterioridad, sugiriendo que hay otras variables, no tomadas en cuenta aquí, que influyen en la comunidad de copépodos, por periodo, por ejemplo, eventos de surgencia, dinámica hidrológica, depredación/disponibilidad de alimento, etc.

Para el PC Monsalve (1977) reportó entre 30.000 y 575.000 copépodos (sin estandarizar) durante el periodo Sep-Oct.76. En la superficie de las aguas de Ecuador se han estimado abundancias entre 430.000 y

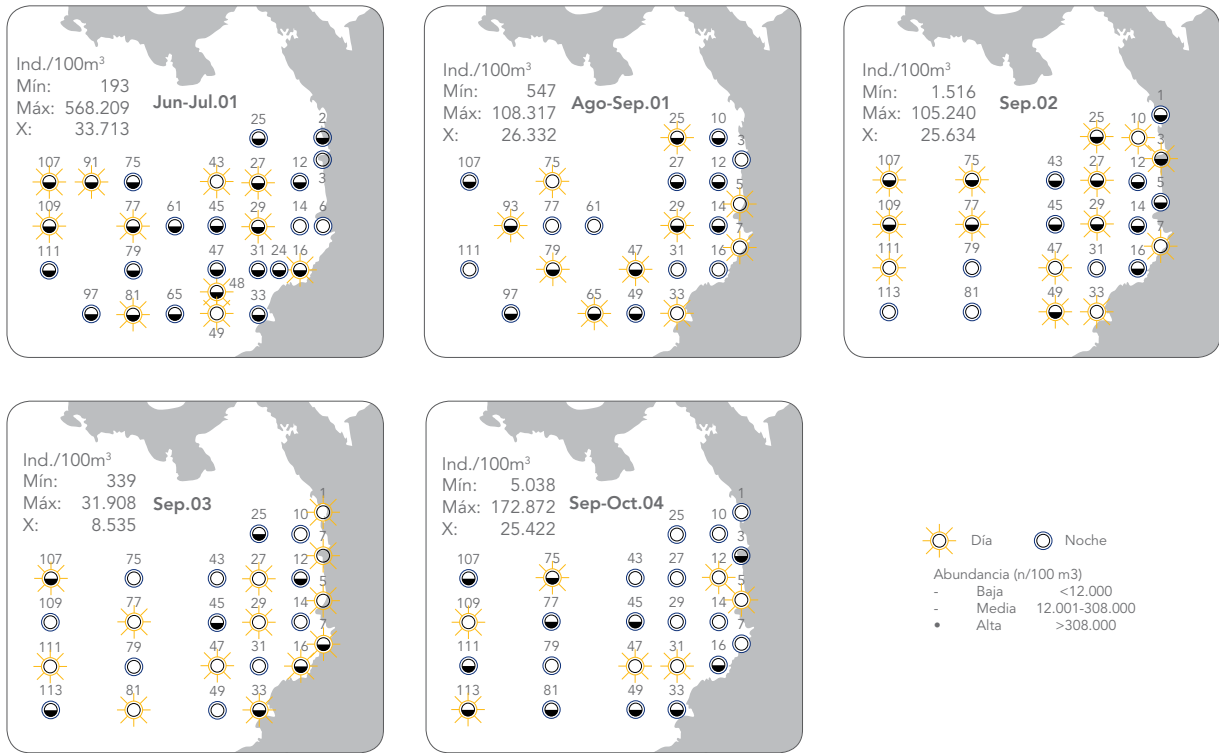


Fig. 2. Distribución y abundancia de copépodos en el PC en los periodos de estudio.

11.820.000/100 m³ (Ortega et al., 1995), y en las del Perú y norte de Chile (18-22°S), hasta 292.250/100 m³, explicadas, en este caso, por ser una extensa región de surgencia costera (Pavez et al., 2001; Oliva et al., 2006).

Durante Jun-Sep., la producción primaria y la biomasa zooplanctónica suelen intensificarse en el Pacífico Ecuatorial (4°S-4°N); frente a Panamá los copépodos aumentan con los afloramientos en agosto y marzo-mayo (Dessier y Donguy, 1985). Asimismo, en el Golfo Dulce (Costa Rica) la mayor biomasa coincide o es consecutiva un mes después del mayor afloramiento del fitoplancton (*i. e.*, en septiembre) y en la parte más alejada de la costa provoca la advección de nutrientes a la zona fótica (Wolf, 1996; Quesada, 2001, Estrada, 2003; Quesada y Morales,

2004). Hay similitud entre el esquema anterior y lo observado en el PC con la concentración de clorofila a (mas alta en Sep.02), el fitoplancton (Uribe, 2005), el zooplancton (López et al., 2005) y los copépodos en los periodos de estudio. No obstante, en vista de que no se tiene una descripción del perfil vertical de las variables ambientales, no es posible saber cómo influyen la temperatura y la salinidad, en la distribución de la clorofila a y la comunidad de copépodos.

Durante las épocas de muestreo no se efectuaron determinaciones de velocidad, ni dirección de las corrientes, como elementos importantes que definen axiomáticamente la distribución y abundancia espacio-temporal del plancton, en general (Harris et al., 2000; Flynn y Fashamb, 2002; Estrada, 2003; Muxagata, 2005; Sutor, 2005; Ramírez y Mianzan,

2011). Esta es la primera gran limitación para evaluar la comunidad de copépodos en el PC, máxime porque la información sobre los muchos factores que la afectan, como la dinámica hidrológica de esa región, es escasa y poco detallada.

La distribución de los copépodos fue muy heterogénea con valores bajos e intermedios en las zona nerítica y oceánica y solo un valor de alta abundancia costero en junio-julio 2001 (Fig. 2), como ocurrió con la clorofila *a* y todo el mesozooplankton (López et al. 2005). Esas diferencias pueden atañer a la característica común de las comunidades planctónicas de agregarse, lo cual es aprovechado por el zooplankton gelatinoso carnívoro impactando en los demás grupos, principalmente copépodos (Bradford et al., 1999; Morales, 2001; Morales y Nowaczyk, 2006; Ramírez y Mianzan, 2011). Un ejemplo es el de los quetognatos, en especial *Sagitta enflata*, *S. hexaptera*, *S. regularis* y *S. zetesios* (García et al., 2008), que en el PC los secundan (López et al., 2007; Carvajal et al., 2009), por lo que la presión trófica debe influir en la abundancia y distribución de los copépodos.

Por otro lado, algunos estudios sugieren que los conglomerados de zooplankton también pueden formarse por corrientes verticales favoreciendo la intensidad de la depredación por la agregación de los zoopláncteres dispersos en sentido horizontal, pero que son capaces de mantener su profundidad (Franks, 1992; Genin et al., 2005).

Las abundancias de los copépodos reflejarían una alta productividad biológica en el PC, equivalente a lo observado en otras regiones, donde sus abundancias elevadas, al igual que las de otros organismos planctónicos filtradores de rol herbívoro preponderante (e. g., larvas de crustáceos decápodos, apendicularias y eufausiáceos), aluden a lo mismo, dado que una relativa alta abundancia de filtradores de diferente espectro de tamaño, como los copépodos, permite sostener una comunidad depredadora abundante y frecuente (Bernard, 2002; Huskin et al., 2006; El-Sabaawi, 2008, 2010).

En el norte de Chile (Oliva, 2005; OGC, 2009; Pavez et al., 2001) y Baja California (México) (Jiménez y Lavaniegos, 2004; Lavaniegos et al., 2010) y en el Perú (Ayón et al. 2008; OGC, 2009), esos grupos son los que más impactan las tramas tróficas pelágicas, al aumentar sus poblaciones en respuesta a los florecimientos de fitoplancton, con picos en las temporadas de surgencia. En el PC las larvas de crustáceos decápodos pueden alcanzar hasta 46.779/100 m³ (familia Majidae) (López y Medellín, 2006) y los eufausiáceos hasta 1.577/100 m³ (López y Medellín, 2010) y entre 1.360 y 1.760/100 m³ (La Niña 1996) (Carvajal et al., 2009), todos con mayor representatividad nocturna en la superficie.

En todo el PC también son comunes las surgencias y el ascenso vertical de agua, en mayor o menor extensión e intensidad a lo largo del año, aunque disminuyen en los meses cálidos (CCCP, 2002; Uribe, 2003). Por esta razón, resulta razonable presumir que la dinámica de la comunidad de copépodos podría estar asociada a esos procesos y ser similar a otras regiones del Pacífico mencionadas. Lo anterior permite suponer una oferta importante de detritus orgánico, fitoplancton, nanoplancton y microzooplankton, tamaño de espectro alimentario altamente utilizado por el citado grupo de organismos (Harris et al., 2000), asociado a la presunta alta productividad en las épocas de estudio en el PC.

La productividad en áreas neríticas suele ser más alta que en las más alejadas, por la regeneración de nutrientes y su aporte ripario, y aún mayor y con un aumento de detritus en las zonas aledañas a los bosques de manglar (Wolf, 1996), ecosistemas más ampliamente distribuidos en el Pacífico que en el Caribe de Colombia (CCCP, 2002). Estos factores generan más fitoplancton para el consumo del zooplankton herbívoro, incluyendo numerosas especies de copépodos, como se ha comprobado en el Golfo Dulce (Costa Rica) (Estrada, 2003) y en el Golfo de Guayaquil (Ecuador), donde la mayor variabilidad

planctónica ocurre en el entorno de la plataforma (Torres et al., 2003, 2004).

En contraposición, la alta tasa de resuspensión de los sedimentos puede afectar a la reproducción de muchos holozooplánteres, especialmente los copépodos (Morales, 2001), tal vez en gran medida en aguas costeras del PC, ya que la carga de sedimentos vertida por los ríos es bastante alta ($350 \times 10^6 \text{ m}^3/\text{año}$) (Rodríguez et al., 2003). La Corriente de Colombia debe contribuir en este planteamiento, por su papel destacado en la dinámica de sedimentación y disposición de las barras arenosas paralelas a la costa; además, es un factor primario de los patrones de circulación vertical, afectando la disponibilidad de nutrientes en la columna de agua, modulando indirectamente la producción primaria de la zona y, por ende, la distribución espacial de los organismos pelágicos y bentónicos (cccp.org.co).

Para el Perú, Ayón et al. (2008) han referido dominancia de los copépodos *Acartia tonsa* y *Centropages brachiatus* en aguas de la plataforma, abundancias más altas de zooplancton donde aquella es estrecha, cambios en la composición de especies según la distancia a la costa y fuerte variación de estas dos variables a escalas cortas de tiempo, debido a advección, picos de producción larval, interacciones tróficas y sucesiones de la comunidad. Agregan que, de acuerdo con esta hipótesis, la surgencia intermedia crea una ventana ambiental óptima para las comunidades zooplanctónicas. Indudablemente, el trabajo de Ayón et al. (2008) da mayor sustento a las hipótesis planteadas al inicio.

La salinidad pudo haber afectado también la distribución de los copépodos, más que la temperatura, en el estrato superficial costero del PC, por el constante régimen pluviométrico y la gran cantidad de ríos. La influencia salina en el área de estudio puede cotejarse con el sistema pelágico de Baja California (México), donde la baja salinidad permanente entre 2002 y 2006 causó una reducción de la abundancia

y biomasa de los copépodos y demás grupos zooplanctónicos, seguida de una recuperación paulatina (Lavaniegos et al., 2010).

Cabe mencionar el caso análogo de los quetognatos, cuya relación con la salinidad, según García et al. (2008), permitió determinar las especies de aguas oceánicas *Pterosagitta draco* y *Sagitta pacifica* y las de aguas costeras *S. bedoti* y *S. robusta* en el PC, donde podrían ser consumidores importantes de copépodos. Dichos autores agregan que la clorofila *a* supuso indirectamente mayor disponibilidad de alimento para los quetognatos y que *S. minima* y *P. draco* son potenciales indicadoras de La Niña y El Niño, respectivamente, en el PC.

Abundancia de los copépodos en relación con la hora del día y las fases lunares.

La tendencia general señaló mayores abundancias promedio de copépodos durante las horas de oscuridad ($28.903/100 \text{ m}^3$ vs. $17.540/100 \text{ m}^3$ día), como es común en el grupo (Suchman y Sullivan, 2000; Pearre, 2003; Irigoien et al., 2004). También aumentaron significativamente en cuarto menguante ($40.212/100 \text{ m}^3$) y luna llena $34.519/100 \text{ m}^3$ (vs. creciente $16.113/100 \text{ m}^3$; nueva $11.365/100 \text{ m}^3$), de igual forma primando el promedio general nocturno ($29.675/100 \text{ m}^3$ vs. $21.429/100 \text{ m}^3$ día). En todo caso, tanto en el ciclo lunar como en el circadiano los promedios por periodo variaron de forma considerable (Fig. 3).

No se halló información detallada de la influencia lunar sobre los copépodos en el Pacífico americano, excepto la de Torres et al. (2003-2004) sobre su mayor abundancia hacia las 17:00 h entre cuarto creciente y luna llena en el Golfo de Guayaquil (Ecuador).

Estudios de iluminación lunar en las Islas Canarias han demostrado que el fito - y zooplancton epipelágico aumentan al avanzar el invierno y alcanzan su máximo en cuarto menguante y luna llena.

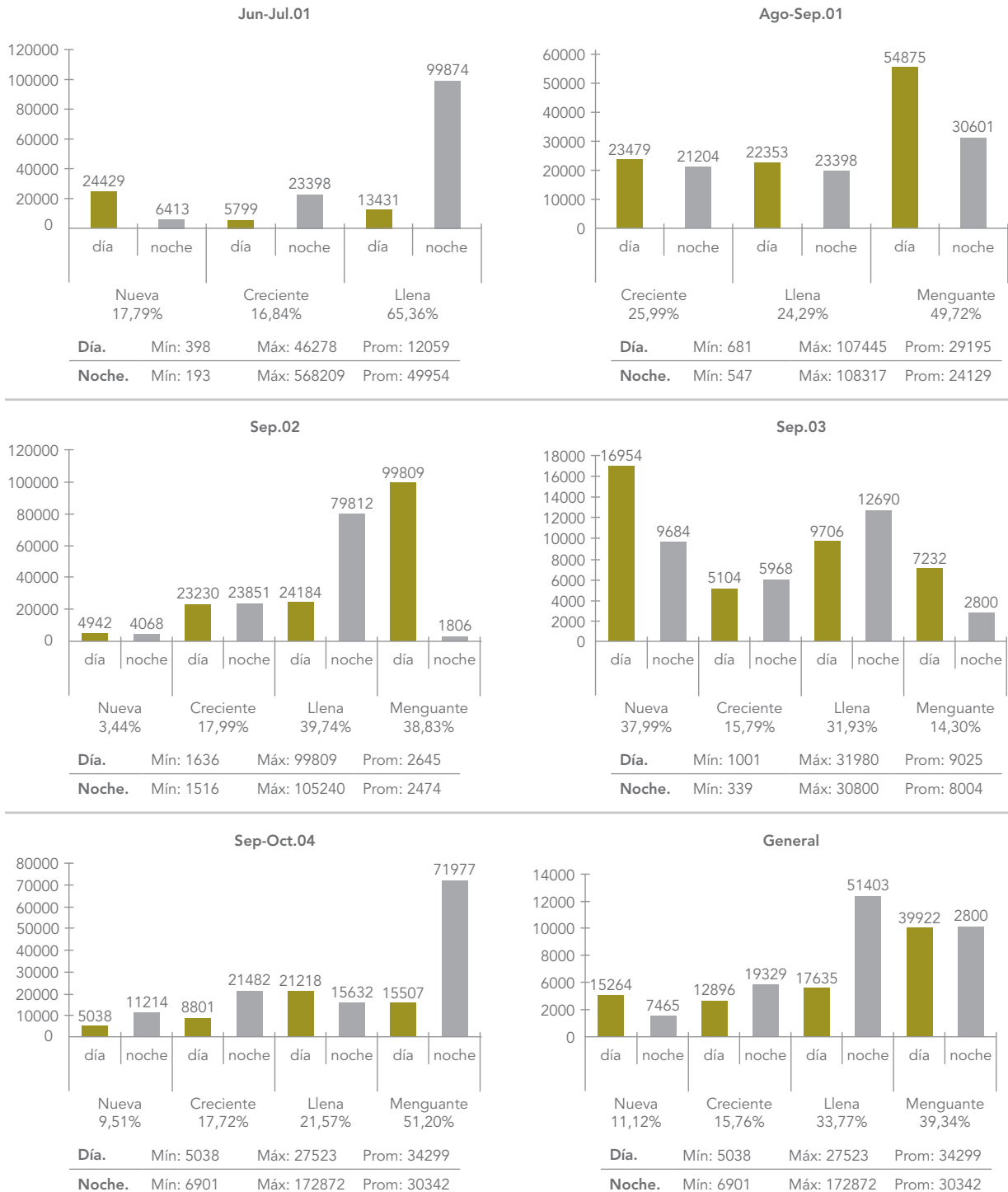


Fig. 3. Variación nictimeral de la abundancia de copépodos (n/100 m³) durante los cinco periodos de estudio y general en el OPC.

Después, todas las clases de tamaño del mesozooplancton disminuyen por el consumo de los grandes zoopláncteres y micronecton que migran de las capas profundas para evitar la depredación, debida a la relativa alta iluminación. Este proceso genera un flujo de carbono a la zona mesopelágica que puede desempeñar un papel fundamental en la eficiencia de la bomba biológica. Sin embargo, durante la luna llena, con el cambio estacional merma la abundancia de copepoditos y adultos. La luna nueva define lo contrario (Hernández *et al.*, 2001; 2002; 2010).

Lo concerniente a cuarto menguante y luna llena es similar a lo observado en el PC con las abundancias de copépodos y el resto de mesozooplancton (López *et al.*, 2005), sugiriendo que también en esa región la abundancia del zooplancton epipelágico puede aumentar al disminuir la presión depredadora, dependiendo del ciclo lunar y las condiciones ambientales en cada periodo del año. Es claro que las evaluaciones de la comunidad de copépodos posteriores exigen identificaciones y cuantificaciones por tamaño/fase ontogénica, incluyendo en los análisis la amplitud y profundidad de la termoclina, y las abundancias en diferentes estratos, lo que implica pescas de zooplancton en ellos, ya que estos tópicos intervienen en la distribución vertical (Hernández *et al.*, 2001; 2002; 2010; Tsui, 2007). Las migraciones del

género *Calanus*, por ejemplo, pueden llegar hasta 1.000 m en zonas oceánicas, mientras que sobre la plataforma continental su distribución variaría entre 0 y 200 m (Harris *et al.*, 2000).

Análisis estadístico

En el análisis multivariante global ($n=126$), el primer factor explicó el 22,45% y el segundo el 40,91% de la variabilidad total de los datos en la superficie y se relacionó, sobre todo, con la hora (Día:Noche) (0,80) y la clorofila *a* (0,73); en los demás casos los valores no sobrepasaron 0,1. En el segundo factor sobresalieron los copépodos (0,73) y la fase lunar (0,71), La temperatura también influyó en algo (-0,28); mientras que el resto de variables tuvieron asociaciones mínimas (Fig. 4). Las relaciones entre las variables (la gran mayoría positivas) mostraron cambios por periodo, atribuibles, en primer lugar, a la gran dinámica hidrológica del PC, así como a la disponibilidad de fitoplancton (clorofila *a*), la hora del día y la luna (migraciones circadianas) que influyen sobre la comunidad de copépodos, como se ha reiterado. Las estrechas asociaciones negativas salinidad-temperatura se explican por su consabida relación inversa y la poca amplitud de los rangos en la superficie, salvo si se considera los gradientes costa-océano.

La salinidad pudo haber afectado la distribución de los copépodos, más que la temperatura, en el estrato superficial costero del Pacífico Colombiano, por el constante régimen pluviométrico y la gran cantidad de ríos.

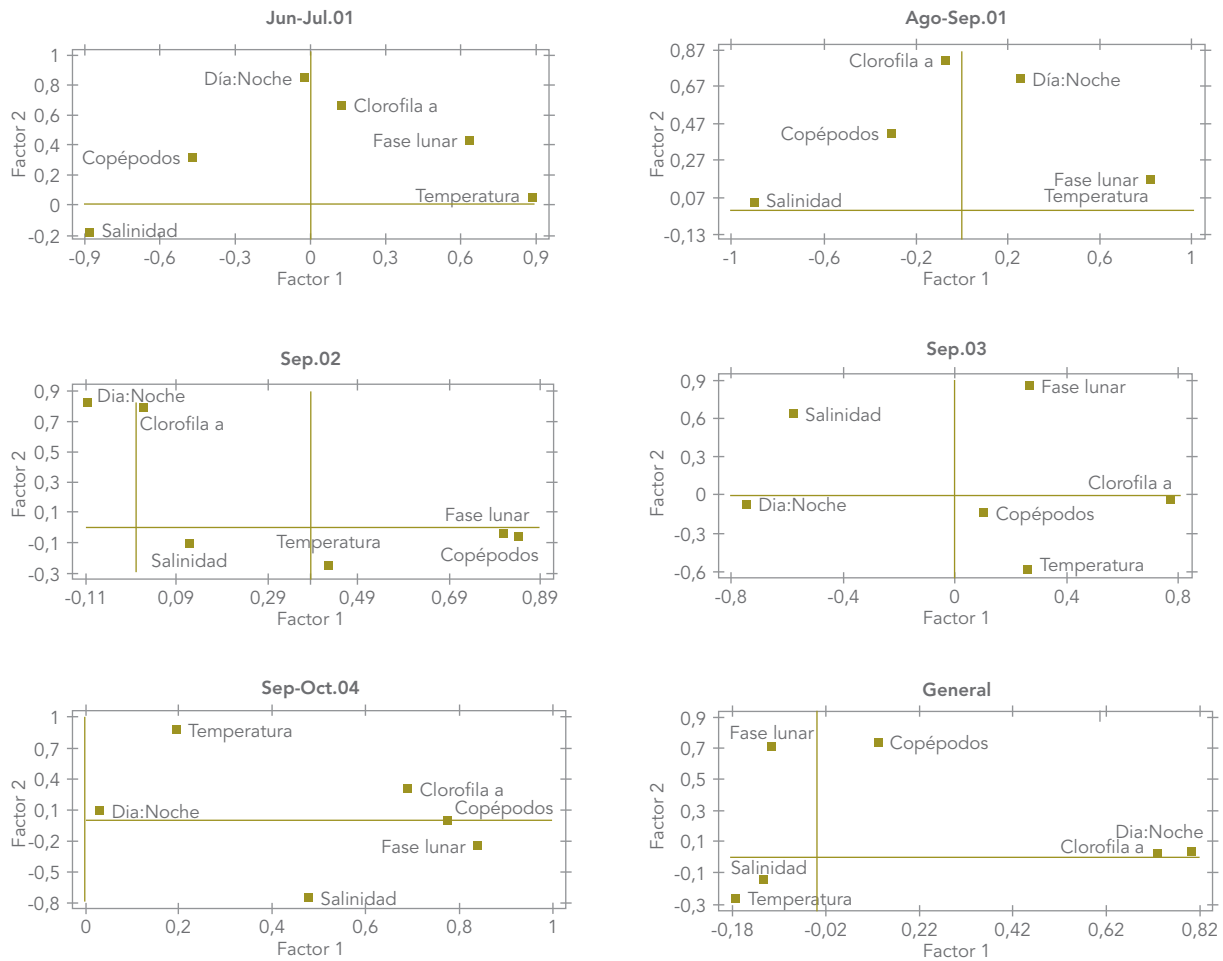


Fig. 4. Análisis factorial entre la abundancia de copépodos y los factores abióticos en los periodos de estudio y consolidado general.

El análisis de similitud representado en los dendrogramas por periodo y grupo de datos general (Fig. 5), permitió: 1. Reconocer asociaciones definidas por diferentes niveles de similitud por encima del 50%, principalmente entre estaciones intermedias y oceánicas, sugiriendo condiciones de hábitat similares para el desarrollo y supervivencia de los copépodos, en una gran extensión del PC; la mayoría de disimilitudes correspondieron a estaciones costeras (atribuido primordialmente a la influencia de la Corriente de Colombia, anillos ciclónicos y anticiclónicos, propios

de las aguas adyacentes al continente, altas precipitaciones en la margen continental, grandes profundidades en la zona norte hasta la frontera con Panamá (más de 1.000 m) y mucho menores sobre una plataforma continental que se ensancha hasta la frontera con Ecuador (CCCP, 2002). 2. Evidenciar agrupaciones por hora del día y fase lunar, correspondiente a la etología de Copepoda. 3. Alguna relación entre las magnitudes de las abundancias (bajas, altas y medias) y la conformación de los grupos, influenciadas por lo mencionado en los dos puntos anteriores.

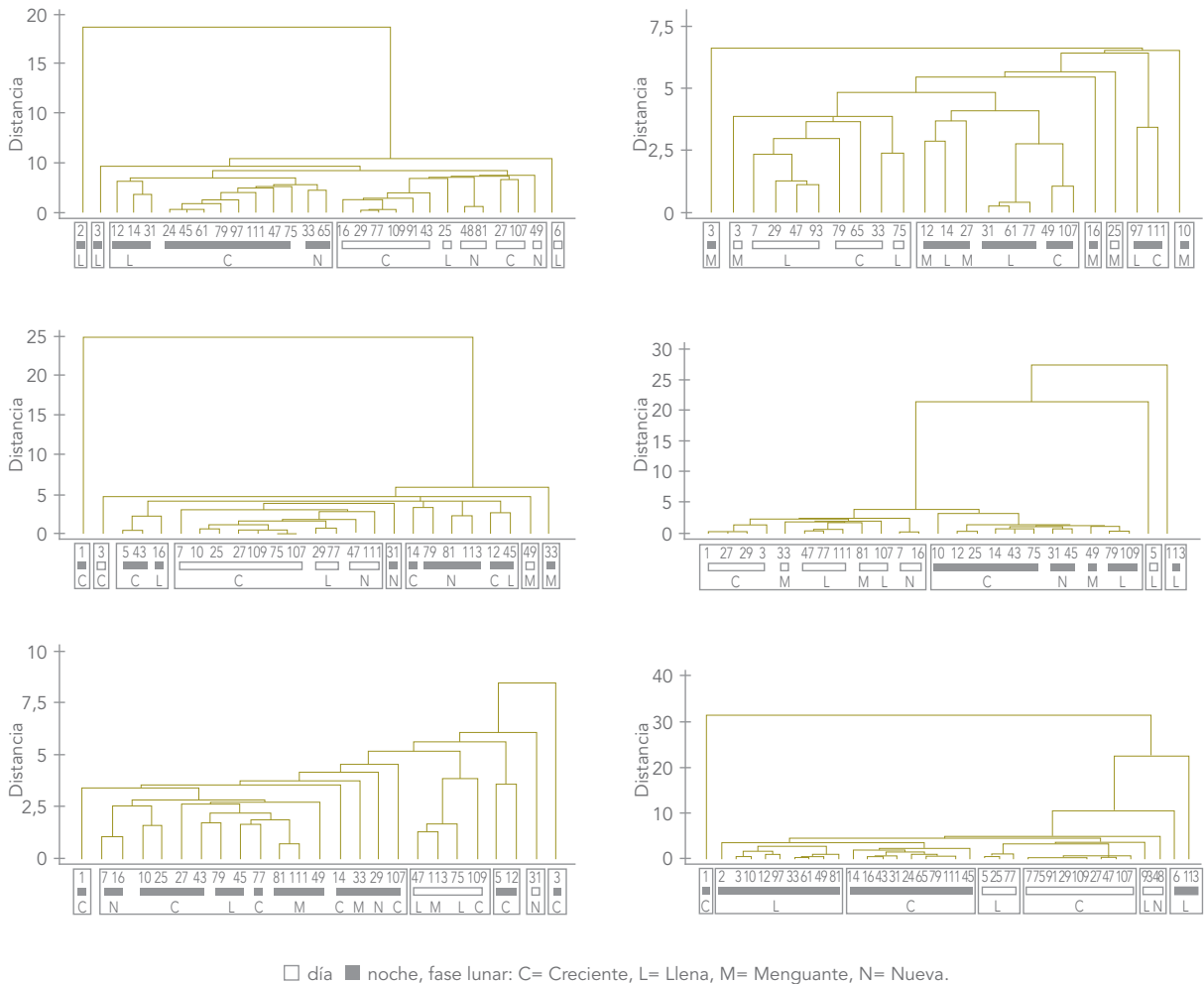


Fig. 5. Análisis de agrupamiento por distancia euclidiana entre estaciones en el PC en los periodos de estudio y consolidado general.

Puede decirse que los resultados obtenidos son típicos del plancton, en general, al habitar un ambiente muy complejo en tiempo y espacio, determinado por gradientes horizontales y verticales físicos, químicos y factores biológicos, con influencia diversa: 1. Macroescalar. Circulación general, perfil batimétrico, traspaso de calor y estacionalidad. 2. Mesoescalar. Surgencias, ascenso de masas de agua, efectos de cabo e isla, condiciones geomorfológicas (cabos, bahías, estuarios, etc.). 3. Microescalar. Mezcla vertical, pequeñas corrientes, turbulencias y

remolinos. Todos estos factores afectan la retención y transporte estacional y nictimeral, contribuyendo con los incrementos en número y/o biomasa y las agregaciones, parches o enjambres de plancton (Harris et al., 2000; Flynn y Fashamb, 2002; Muxagata, 2005; Sutor, 2005; Ramírez y Mianzan, 2011).

La composición taxonómica y por tamaños, así como la biomasa de la comunidad de copépodos también influye en su dinámica (Estrada, 2003, Irigoien et al., 2004, Leising et al., 2005, Tsui, 2007; Batten y Walne, 2011), de manera que ya se ha iniciado

la evaluación de esas variables con el material capturado en Sep.07 mediante arrastres oblicuos en el PC (ERFEN). Resultados preliminares han mostrado: 1. Que en promedio 14.935/100 m³ se distribuyen en los primeros 160 m de profundidad, con una biomasa estimada en 1.877 mm³/100 m³. 2. Tendencia al aumento de la biomasa y la abundancia en sentido noreste-sureste, con promedios de 11.815/100 m³ y 1.475 mm³/100m³, en aguas costeras, y 19.541/100 m³ y 2.425 mm³/100 m³ en aguas oceánicas. 3. Aumento durante luna llena, sin evidenciar migraciones verticales. 4. Predominio de las tallas de 1,00 a 2,18 mm (Jaimes y López, 2009).

Como los hallazgos en el resto del mundo, en todo el Pacífico americano las capturas de mesozooplankton están conformadas mayoritariamente por organismos holoplanctónicos, dentro del cual sobresalen, comúnmente con abundancias altas, los copépodos del Orden Calanoida, según se comentó en la introducción.

El PC no es la excepción. Monsalve (1977) cubrió desde la costa hasta los 80°O (aguas intermedias), en los periodos Abr-May. y Sep-Oct.76 (ERFEN); sus principales resultados fueron: 1. Los copépodos contribuyeron con el 78% del zooplankton, 84% fueron Calanoidea (10 familias, 15 géneros, 30 especies) y 16% Ciclopoidea (tres familias, cuatro géneros/especies). 2. Su distribución fue amplia y heterogénea, sin mayores contrastes en número (salvo algunos lugares), aunque con diferencias estacionales. 3. La franja costera tuvo los promedios más altos, pero menor diversidad, a diferencia del resto del área de estudio. 4. En los dos periodos tuvieron frecuencias altas *Centropages furcatus*, sólo en aguas costeras, donde también se identificaron cuatro especies de *Candacia*, características de este tipo de aguas; y *Undinula vulgaris* exclusiva de la región intermedia estudiada. 5. *Oncaea venusta* y *Undinula darwinnii* se capturaron en toda el área de estudio. 6. Los valores más bajos de copépodos se registraron en el

periodo Sep-Oct., en el cual fueron especies exclusivas: *Candacia catula*, *C. bipinnata*, *Eucalanus attenuatus*, *Luicutia flavicornis* y *Temora discaudata*.

Lo anterior induce a pensar que en los cinco periodos estudiados pudo ocurrir algo similar. Dependiendo de la región, sin embargo, se deben observar algunas particularidades que involucran los géneros/especies, los hábitos alimentarios y otros factores de distribución y abundancia espacial y cronológica, dentro de los múltiples factores ya aludidos.

En el PC también se ha reportado *Calanus* sp. en la desembocadura de los ríos San Juan, Raposo, Anchicayá, Potedo y Dagua (Mondragón, 2006), las familias Eucalanidae, Calanidae, Paracalanidae, Aetideidae, Euchaetidae y Scolecithricidae en las inmediaciones de la isla Gorgona (Soto et al., 2001; PNNC, 2009). Actualmente se realiza el cultivo masivo de *Parvocalanus crassirostris* para alimentar larvas de pargo lunarejo en el Pacífico (panoramaacuicola.com).

Los copépodos representan 41,00-71,40% del mesozooplankton en aguas de Costa Rica. Se han identificado 54 especies (la mayoría típicas del Pacífico Oriental) en 23 familias; 37 especies en el Golfo de Nicoya, 36 en Golfo Dulce, 17 comunes en los dos últimos y 12 en la Bahía Coronado. Dentro de los taxa más representativos se cuentan: Paracalanidae (*Paracalanus parvus*) y Eucalanidae (*Euchaeta*), *Oithona plumifera* y *O. similis*, *Oncaea*, *Euterpina* y *Corycaeus*. Hay diferencias en la distribución, abundancia y composición de especies por tamaños entre las partes interna, externa, superior e inferior de estos ecosistemas, y en algunas partes mezcla de especies de diferente origen (Morales, 1996, 2001; Wolf, 1996; Quesada, 2001; Estrada, 2003; Quesada y Morales, 2004, 2006, Quesada y Cortés, 2006.). Sobre los 14°O se ha observado un excepcional aumento de calanoideos y de sus tasas de filtración y pastoreo durante eventos de advección (surgencias ricas en fitoplancton), limitando la producción primaria, aunque el impacto trófico se reduce por el consumo de

protozoos, que tienen tasas de crecimiento similares a las de las microalgas (Roman y Gauzens, 1997).

En las aguas de surgencia de Perú (ca. 150 especies) (Ayón et al., 2008) y Chile (18-22°S) se ha confirmado la supremacía de Calanoidea y la tendencia a que *Paracalanus parvus*, *Centropages brachiatus* y *Calanus chilensis* sean las especies de mayor importancia en frecuencia y distribución numérica (Pavez et al., 2001, Oliva et al., 2006). También en Bahía Matache (I Región norte de Chile) el orden citado alcanza 7.306/100 m³ (3.343-10.356/100 m³) en comparación con Harpacticoida (585/100 m³, 328-1.066/100 m³) y Ciclopoida (490/100 m³, 330-815/100 m³) (OGC, 2009).

En el Pacífico de Canadá se ha descrito tal dominancia (85% del mesozooplankton total) en la capa superior del Golfo de San Lorenzo (Romero, 2005); además, que la dieta de sus representantes en el Estrecho de Georgia varía en escalas inter-anales, inter-específicas y estacionales, pues los calanoideos utilizan un espectro trófico amplio (diatomeas, flagelados, cianobacterias y bacterias proclorofitas, detritus y microzooplankton), pasando de herbívoros a carnívoros, en respuesta a la disminución del fitoplancton tras la floración primaveral (El-Sabaawi, 2008, 2010).

A lo largo de 1997-2007 aumentaron de manera creciente varios grupos en Baja California (México), entre ellos los principales consumidores de partículas en suspensión (copépodos, eufausiáceos y doliólidos) y los carnívoros (sifonóforos, quetognatos, medusas y ctenóforos) (Jiménez y Lavaniegos, 2004).

Tutasi (2006) identificó 23 familias, 43 géneros y 97 especies de copépodos (♀:♂= 72,51:27,49%), en su mayoría Calanoidea en aguas ecuatorianas; en la parte sur aparecieron especies de aguas frías, asociadas a aguas de la Corriente de Humboldt y en la parte media especies de aguas de transición a cálidas, durante septiembre de 2001.

La importancia de los calanoideos también se ha destacado en el Pacífico subtropical, subártico y antártico, por su contribución al número total

de mesozooplankton (85-93%) y por el impacto del pastoreo sobre las microalgas, dentro de las cuales prevalece el nano- y picofitoplancton (<20 µm). El consumo combinado de *Calanus simillimus*, *Clausocalanus* spp. y *Ctenocalanus vanus* y *Oithona similis* oscila entre 1 y 36% de la biomasa del fitoplancton/día. *O. similis* y *C. vanus* son los fitoplanctófagos más importantes, en conjunto responsables de hasta un 89% (15-89%) del pastoreo diario total (Bernard, 2002; Wilson, 2008).

En el Pacífico norte de los Estados Unidos (39-58°N) también se ha comprobado la superposición del área de distribución de los copépodos (inclusive calanoideos) de aguas templadas y frías subárticas, por efecto de la temperatura media anual y la Oscilación Decenal del Pacífico. Esto provoca un aumento en su diversidad y redundancia en los niveles tróficos superiores, pues las especies de aguas más cálidas generalmente son más pequeñas y nutricionalmente más pobres (Batten y Walne, 2011).

Aunque los datos abióticos en la superficie no reflejaron el episodio El Niño moderado-débil 2002 en la parte sur del PC, es relevante anotar que durante el ENOS, en el PTO se acentúan los cambios continuos en las comunidades de peces, aves, mamíferos, fito- y zooplankton, en especial sobre la estructura comunitaria de copépodos. La composición taxonómica del predominante orden Calanoidea se altera, debido a la proliferación de especies pequeñas y la invasión de especies oceánicas, con *Euchaeta rimana* como posible indicadora del evento. En aguas costeras pueden incrementarse los grandes copépodos depredadores de larvas de sardina y anchoveta (Dessier y Donguy, 1985).

En los inicios de El Niño 1982-1983 en esa región la abundancia superficial de las especies de copépodos no tuvo correlaciones significativas con la temperatura y la salinidad, excepto *Calanus chilensis* (Bonilla, 1999); sin embargo, la abundancia general del grupo fue reducida marcadamente

mientras transcurrió el evento, en especial al occidente de los 120°O. (González y Giesecke, 2010). En aguas del Perú se intensificaron las formas carnívoras de copépodos de *Centropages*, *Euchaeta*, *Candacia* y *Labidocera*; así como un gran aporte de zooplancton gelatinoso, de forma muy similar al Canal de San Lorenzo, Golfo de California (México) durante El Niño 1992-1993, cuando aumentó la riqueza taxonómica y decreció la abundancia de los copépodos, asociada a un incremento de zoopláncteres gelatinosos, tales como quetognatos, salpas y larváceos (Lavaniegos y González, 1999); en el norte de Chile los efectos negativos fueron principalmente referidos a la biomasa de zooplancton (Oliva, 2005).

Durante El Niño 1986-1987 se observó una disminución del fitoplancton superficial vs. su aumento durante La Niña 1988, debido a cambios en la disponibilidad de nutrientes. Los copépodos pequeños también proliferaron al norte de Chile durante El Niño 1997-1998, mientras que la biomasa de zooplancton no cambió (González y Giesecke, 2010); al debilitarse ese evento, en el Golfo Dulce los copépodos tendieron a disminuir (Quesada y Morales, 2006).

En el Canal de San Lorenzo El Niño 1997-1998 y La Niña 1998-1999 se caracterizaron por la mayor abundancia de copépodos calanoideo, en especial *Pleuromamma borealis* y *Calanus pacificus*, aunque con diferencias en su distribución espacial en cada evento (Jiménez y Lavaniegos, 2004). En la Caleda Potter (norte de Chile) también aumentaron los copépodos pequeños durante El Niño 1997-1998, mientras que la biomasa de zooplancton no cambió (González y Giesecke, 2010).

Entre la costa de Ecuador e islas Galápagos el episodio débil La Niña 2001 favoreció la intensificación del Frente Ecuatorial y la incursión hacia el norte de la Corriente de Humboldt y la Subcorriente Ecuatorial, y de la Corriente Surecuatorial hacia el oeste alrededor de 1°N, además de la presencia de remolinos de

mesoescala. Se identificaron 107 especies; las más abundantes: *Oncaea venusta*, *Subeucalanus pileatus*, *S. crassus*, *S. subtenuis*, *Paraeucalanus. attenuatus*, *Pleuromamma borealis*, *Scolecithrix danae*, *Clausocalanus farrani*, *Temora discaudata* y *Calanus chilensis*). Su distribución y abundancia tuvo diferencias latitudinales marcadas asociadas a dichas condiciones oceanográficas. *O. venusta*, *P. borealis*, *C. chilensis* y *S. subtenuis* definieron mejor el Frente Ecuatorial y los eventos de surgencia (Tutasi et al., 2011).

Se estima que la ejemplificación esbozada del impacto del ENOS sobre la comunidad de copépodos ayuda a conformar los postulados planteados aquí, y hacen dable conjeturar que en el PC pueden acontecer algunas situaciones semejantes.

Como lo manifiestan Lavaniegos et al. (2010, 2012), el reto es implementar series de tiempo a nivel de especies de los grupos que ejercen una mayor presión herbívora en la base de las tramas tróficas del pelagial, como son los copépodos y eufausiáceos (Mackas et al., 2001; Brinton y Townsend, 2003; Lavaniegos y Ohman, 2003; Peterson y Keister, 2003). Sólo cuando se disponga de esa información, incluyendo otras épocas del año y varios años, se podrá ofrecer una comparación de la distribución y abundancia espacio-temporal más objetiva, para poder ver muy posibles cambios de largo plazo y establecer la conexión con mares territoriales adyacentes de Panamá y Ecuador, por ejemplo. Esto ayudará a conocer los flujos de energía en el PC, similar a los estudios efectuados en el Pacífico de Costa Rica, en especial el Golfo Dulce, que apoyan el hecho de que ese sistema presente una productividad entre baja y moderada que varía espacio-temporalmente (Morales, 1996, 2001, 2005, 2008; Wolf, 1996; Quesada, 2001; Estrada, 2003; Quesada y Cortés, 2006; Quesada y Morales 2004, 2006).

Un cuestionamiento permanente a las prospecciones del zooplancton en el marco del ERFEN-Colombia, es que sólo se contempla un número

promedio de 25 estaciones en cruceros oceanográficos de ca. 25 días, restringidos, por lo general, a los llamados Cruceros Regionales Conjuntos, realizados hacia septiembre-octubre de cada año por cada uno de los países miembros Colombia-Ecuador-Perú-Chile), con el fin de intercambiar y complementar la información sobre el ENOS. Lo anterior se debe a que sólo se dispone de dos buques oceanográficos, cuyo costo de mantenimiento y operación es elevado, aunque su autonomía de navegación es reducida para cubrir toda la grilla de 113 estaciones distribuidas en los 349.000 km² del PC, Las críticas incluyen, además, la falta de identificaciones de los diferentes grupos zooplanctónicos. En Colombia son escasas las personas dedicadas a esta tarea y en especial se centran en las larvas de peces.

CONCLUSIONES

La distribución horizontal tan heterogénea de los copépodos corresponde a la del plancton, en general, y se explica por la complejidad de dicha gran comunidad y la del área de estudio.

Las abundancias más altas en el estrato superficial durante la noche, con mayor intensidad en

cuarto menguante, aunque con variaciones por periodo de estudio son atribuibles a la composición taxonómica y ontogénica, no contemplada en este trabajo y a la migración vertical circadiana del grupo, lo cual requiere verificación en trabajos ulteriores.

La presente exploración debe ser complementada en el futuro con la exigente y dispendiosa tarea de identificación de las especies, contemplando su tamaño adulto y en las diferentes fases de su ontogenia, con miras a determinar las más importantes desde el punto de vista trófico, como indicadoras de El Niño o La Niña, así como para ayudar a caracterizar las migraciones verticales nictimerales y, en general, la dinámica de la comunidad de copépodos en el PC.

AGRADECIMIENTOS

Esta investigación fue financiada y ejecutada por la Universidad Militar Nueva Granda, con el soporte de la Dirección General Marítima (DIMAR) - consistente en permitir la participar en los cruceros oceanográficos del ERFEN- y de su Centro Control de Contaminación de Pacífico (CCCP), que registró y suministró los datos oceanográficos. El autor expresa sus sentimientos de reconocimiento a estas entidades.

La distribución horizontal tan heterogénea de los copépodos corresponde a la del plancton, en general, y se explica por la complejidad de dicha gran comunidad y la del área de estudio.

BIBLIOGRAFÍA

1. Almazán A y García E. 2008. Maximum efficiency of charge separation of photosystem II of the phytoplankton community in the Eastern Tropical North Pacific off Mexico: A nutrient stress diagnostic tool? *Ciencia Marinas*, 34: 29-43.
2. Amador JA, Alfaro EJ, Lizano OG y Magaña VO. 2006. Atmospheric forcing of the eastern tropical Pacific: A review. *Progress in Oceanography*, 69(2-4): 101-142.
3. Ayón P, Maria I, Ciales MI, Schwamborn R, y Hirsche HJ. 2008. Zooplankton research off Peru: A review. *Progress in Oceanography*, 79: 238-255.
4. Batten SD y Walne AW. 2011. Variability in northwards extension of warm water copepods in the NE Pacific. *Journal of Plankton Research*, 33 (11): 1643-1653.
5. Bernard KS. 2002. Mesozooplankton community structure and grazing impact in the polar frontal zone of the southern ocean. Tesis M. Sc. Rhodes University, Grahamstown, 92 p.
6. Bonilla C. 1999. Efectos de "El Niño 1982-1983" en la distribución de copépodos del Pacífico Oriental Ecuatorial. Tesis M. Sc. Universidad de Concepción, Concepción, 94 p.
7. Boyer JN, Kelble CR, Ortner PB y Rudnick DT. 2009. Phytoplankton bloom status: Chlorophyll a biomass as an indicator of water quality condition in the southern estuaries of Florida, USA. *Ecological Indicators*, 9: 56-67.
8. Bradford JM, Markhaseva EL, Rocha CE y Abiahy B. 1999. Copepoda, p. 869-1098. En: Boltovskoy D. (Ed.). *South Atlantic zooplankton*, Vol. 2. Backhuys Publishers, Leiden.
9. Brinton E y Townsend A. 2003. Decadal variability in abundances of the dominant euphausiid species in southern sectors of the California Current. *Deep Sea Research II* 50: 2449-2472.
10. Carvajal LA, Vergara CF y López RH. 2009. Chaetognatha, Thaliacea, Euphausiacea and pelagic Polychaeta in the Colombian Pacific Ocean during two periods in 1996 (La Niña) and two periods in 1997 (El Niño). *Revista Facultad de Ciencias Básicas*, 5(1): 172-185.
11. Cass CJ. 2011. A comparative study of eucalanoid copepods residing in different oxygen environments in the Eastern Tropical North Pacific: An emphasis on physiology and biochemistry. Disertación Ph. D. College of Marine Science, University of South Florida, Tampa, 154 p.
12. Clark JA. 2008. An introduction to the dynamics of El Niño & the southern oscillation. Academic Press, Londres, 308 p.
13. Clesceri LS, Greenberg AE y Eaton AD. (Eds.). 2001. Standard methods for the examination of water and wastewater. American Public Health Association, Washington D. C., 1325 p.
14. Devis A. 2003. Evolución del evento El Niño 2002-2003 y efectos sobre la cuenca del Pacífico colombiano y la bahía de Tumaco. *Boletín Científico CCCP*, 10: 15-30.
15. Devis A, Schneider W, Montoya RA y Rodríguez E. 2008. Monsoon-like winds reverse oceanic circulation in the Panama Bight. *Geophysical Research Letters*, 35(20): 1-6.
16. Dossier A y Donguy JR. 1985. Planktonic copepods and environmental properties of

- the eastern equatorial Pacific: seasonal and spatial variations. *Deep Sea Research*, 32(9): 1117-1133.
17. El-Sabaawi R. 2008. Trophic dynamics of copepods in the Strait of Georgia. Disertación Ph. D., Department of Biology, University of Victoria, Victoria, 132 p.
 18. El-Sabaawi R. 2010. Deciphering the seasonal cycle of copepod trophic dynamics in the Strait of Georgia, Canada, using stable isotopes and fatty acids. *Estuaries and Coasts*, 33: 738-752.
 19. Estrada E. 2003. Zooplankton dynamics in the Golfo Dulce, Costa Rica: feeding preferences and grazing rates in main groups of microcrustaceans. Tesis M. Sc. Universität Bremen, Bremen, 90 p.
 20. Fiedler PC y Talley LD. 2006. Hydrography of the eastern tropical Pacific: A review. *Progress in Oceanography*, 69: 143-180.
 21. Flynn KJ y Fashamb MJR. 2002. A Modelling Exploration of Vertical Migration by Phytoplankton. *Journal of Theoretical Biology*, 218(4): 471-484.
 22. Franks PJS. 1992. Sink or swim, accumulation of biomass at fronts. *Marine Ecology Progress Series*, 82: 1-12.
 23. García XF, de Oliveira LM y Herrera Y. 2008. Influencia de los eventos climáticos El Niño y La Niña en la comunidad de Chaetognatha de las aguas superficiales del océano Pacífico colombiano. *Revista Brasileira de Engenharia de Pesca*, 3(1): 30-50.
 24. Genin A, Jaffe JR, Reef R, Richter C y Franks PJS. 2005. Swimming against the flow: a mechanism of zooplankton aggregation. *Science*, 308: 860-862.
 25. Giesecke R. 2005. Impacto de depredación de quetognatos sobre la comunidad del zooplankton y su importancia en el flujo vertical de carbono en el mar de Lazarev. Evaluación preliminar de impacto ambiental, Proyecto Científico Universidad de Concepción, Concepción, 9 p.
 26. Giesecke R y González HE. 2004. Feeding of *Sagitta enflata* and vertical distribution of chaetognaths in relation to low oxygen concentrations. *Journal of Plankton Research*, 26(4): 475-486.
 27. González HE y Giesecke R. 2010. Los carnívoros dominantes del zooplankton del océano Austral. *Boletín Antártico Chileno*, 29(1): 18-20.
 28. Harris RP, Wiebe P, Lenz J, Skjoldal H y Huntley M. 2000. ICES Zooplankton methodology manual. Academic Press, Salt Lake City, 538 p.
 29. Hernández S, Almida L, Arístegui J, Fernández ML y García J. 2001. Zooplankton abundance in subtropical waters: Is there a lunar cycle? *Scientia Marina*, 65(Suppl. 1): 59-63.
 30. Hernández S, Almida L, Yebra L y Arístegui J. 2002. Lunar cycle of zooplankton biomass in subtropical waters: biogeochemical implications. *Journal of Plankton Research*, 24(9): 935-939.
 31. Hernández S, Franchy G, Moyano M, Menéndez I, Schmoker C y Putzeys S. 2010. Carbon sequestration and zooplankton lunar cycles: Could we be missing a major component of the biological pump? *Limnology and Oceanography*, 55(6): 2503-2512.

32. Huot Y, Babin M, Bruyant F, Grob C, Twardowski SM y Claustre H. 2007. Does chlorophyll a provide the best index of phytoplankton biomass for primary productivity studies? *Biogeosciences Discussions*, 4: 707-745.
33. Irigoyen X, Conway DVP y Harris RP. 2004. Flexible diel vertical migration behaviour of zooplankton in the Irish Sea. *Marine Ecology Progress Series*, 267: 85-97.
34. Jaimes JC y López RH. 2009. Efecto de los periodos circadiano y lunares sobre la biomasa de copépodos (Crustacea) en aguas marinas del Pacífico Colombiano. 4-28.Sep.07. Resultados preliminares. CD resúmenes XIII Congreso Latinoamericano de Ciencias del Mar, 26-30. Oct.09, La Habana, Cuba.
35. Jiménez LC y Lavaniegos BE. 2004. Changes in dominance of copepods off Baja California during the 1997-1999 El Niño and La Niña. *Marine Ecology Progress Series*, 277: 147-165.
36. Lavaniegos BE y González E. 1999. Cambios en la comunidad de copépodos durante el ENSO de 1992-93 en el canal de San Lorenzo, Golfo de California. *Ciencias Marinas*, 25(2): 239-265.
37. Lavaniegos BE y Jiménez LC. 2006. Biogeographic inferences of shifting copepod distribution during 1997-1999 El Niño and La Niña in the California Current. *Contributions to the Study of East Pacific Crustaceans*, 4: 113-158.
38. Lavaniegos BE y Ohman MD. 2007. Coherence of long-term variations of zooplankton in two sectors of the California Current System. *Progress in Oceanography*, 75: 42-69.
39. Lavaniegos BE, Ambriz I, Hereu CM, Jiménez LC, Cadena JL y García P. 2010. Variabilidad estacional e interanual del zooplancton, p. 87-126. En: Gaxiola G y Durazo R. (Eds.). *Dinámica del ecosistema pelágico frente a Baja California, 1997-2007*. Instituto Nacional de Ecología, México, D. F.
40. Lavaniegos BE, Heckel G y Ladrón de Guevara P. 2012. Variabilidad estacional de copépodos y cladóceros de Bahía de Los Angeles (Golfo de California) e importancia de *Acartia clausi* como alimento del tiburón ballena. *Ciencias Marinas*, 38(1A): 11-30.
41. Leising AW, Plerson JJ, Cary S y Frost BW. 2005. Copepod foraging and predation risk within the surface layer during night-time feeding forays. *Journal of Plankton Research*, 27 (10): 987-1001.
42. López RH, Uribe J, Escobar N, López C y Riveros D. 2005. Mesozooplancton superficial del Océano Pacífico Colombiano durante los cruceros de 2001, 2002 y 2003 de la serie ER-FEN (Estudio Regional del Fenómeno El Niño). *Prog. Biología Aplicada*, Fac. Ciencias, Universidad Militar Nueva Granada, Informe Final Proyecto CIAS-2003-003, Bogotá, D. C., 75 p.
43. López RH y Medellín J. 2006. Distribución de larvas meroplanctónicas de crustáceos decápodos en el Pacífico colombiano. Periodo 18.Sep-08.Oct.04. Libro de resúmenes International Conference on The Humboldt Current System: Climate, ocean dynamics, ecosystem processes, and fisheries. 27.Nov-06.Dic.06, Lima.
44. López RH y Medellín J. 2010. Dinámica de la comunidad de copépodos mesozooplanctónicos en el Océano Pacífico Colombiano. CD

- resúmenes XII Congreso Latinoamericano de Ciencias del Mar, 15-19. Abr.07, Florianópolis, Brasil.
45. López RH, López CA y Uribe J. 2007. Quetognatos: ¿indicadores de eventos climáticos anómalos en el océano pacífico colombiano? *Boletín Científico CCCP*, 14: 109-122.
 46. López RH y Medellín J. 2010. Distribución de eufausiáceos (Crustacea: Malacostraca) en el Océano Pacífico Colombiano durante el periodo 02 a 27 de septiembre de 2005. *Revista Facultad de Ciencias Básicas*, 6(2): 240-255.
 47. Mackas DL, Thomson RE y Galbraith M. 2001. Changes in the zooplankton community of the British Columbia continental margin, 1985–1999, and their covariation with oceanographic conditions. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 58: 685–702.
 48. Marín VH y Delgado LE. 2001. La taxocenosis de copépodos calanoídeos en los canales magallánicos: un patrón anidado. *Ciencia y Tecnología del Mar*, 24: 81-89.
 49. Mondragón CE. 2006. Evaluación temporal biológica en los ríos: San Juan, Raposo, Anchicayá, Potedo y Dagua. Zona Pacífico. Laboratorio Ambiental, Dirección Técnica Ambiental, Corporación Autónoma Regional del Valle del Cauca, Santiago de Cali, 10 p.
 50. Monsalve B. 1976. Copépodos del Pacífico colombiano, cruceros Pacífico V y VII. *Divulgación Pesquera*, 18 (3,4): 2-9.
 51. Morales A. 1996. Checklist of copepods from Gulf of Nicoya, Coronado Bay and Golfo Dulce, Pacific coast of Costa Rica, with comments on their distribution. *Revista de Biología Tropical*, 44(Suppl. 3):103-113.
 52. Morales A. 2001. Biodiversidad marina de Costa Rica, los microcrustáceos: Subclase Copepoda (Crustacea: Maxillopoda). *Revista de Biología Tropical*, 49 (Supl. 2): 115-133.
 53. Morales A. 2005. Zooplancton, p. 45-54. En: J. Lobo y F. Bolaños (Eds.). *Historia natural de Golfito- Costa Rica*, INBio, Costa Rica.
 54. Morales A. 2008. Caracterización cualitativa del zooplancton del Área de Conservación Marina Isla del Coco (ACMIC), Océano Pacífico de Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 56 (Suppl. 2): 159-169.
 55. Morales A y Nowaczyk J. 2006. El zooplancton gelatinoso del Golfo Dulce, Pacífico de Costa Rica, durante la transición de la estación lluviosa a la seca 1997-1998. *Revista de Biología Tropical*, 54: 201-223.
 56. Muxagata E. 2005. Seasonal and spatial distribution of the mesozooplankton of Southampton Water with particular reference to the contribution of copepods and barnacle larvae to pelagic carbon flux. *Disertación Ph. D. School of Ocean and Earth Science, Faculty of Sciences, University of Southampton, Southampton*, 238 p.
 57. OGC. 2009. Consolidado línea base ambiental marina sector Bahía Matache I Región. Informe técnico 042-PRMAI-020709-01, *Ocean Green Chile, Valparaíso*, 299 p.
 58. Oliva E. 2005. Zooplancton y su relación con eventos El Niño en la zona norte de Chile. <http://www.uantof.cl/Riben/EOLIVA.htm>

59. Oliva E, Ulloa R y Bleck J. 2006. Feeding habits of for species of mesopelagic fishes from the Northern Chilean. *Revista de Biología Tropical*, 54(2): 613-622.
60. Ortega D, Elias E y Zurita O. 1995. Distribución del ictioplancton y zooplancton en la costa ecuatoriana. Septiembre 1997. *Boletín Científico y Técnico IPN Ecuador*, 14(1): 52-64.
61. Pavez M, Castro L y González H. 2001. Potencial impacto predatorio de *Pleurobrachia pileus* (Ctenophora: Ciddipidae) sobre el zooplancton quitinoso en la zona costera de Mejillones, norte de Chile. IX Congreso Latinoamericano sobre Ciencias del Mar (COLACMAR). Sep.16-20.01, San Andrés Isla, Colombia.
62. Pearre SJ. 2003. Eat and run? The hunger/satiation hypothesis in vertical migration: history, evidence and consequences. *Biological Reviews*, 78: 1-79.
63. Peterson WT y Keister JE. 2003. Interannual variability in copepod community composition at a coastal station in the northern California Current: a multivariate approach. *Deep-Sea Research*, 50: 2499-2517.
64. PNNC. 2009. Plan básico de manejo 2005-2009. Parque Nacional Natural Gorgona. Dirección Territorial Suoccidente, Parques Nacionales Naturales de Colombia, Cali, 253 p.
65. Quesada MA. 2001. Caracterización, composición, abundancia y biomasa del zooplancton en el Golfo Dulce durante el período 1997-1998. Tesis M. Sc. Universidad de Costa Rica, San José. 120 p.
66. Quesada MA y Cortés J. 2006. Los ecosistemas marinos del Pacífico sur de Costa Rica: estado del conocimiento y perspectivas de manejo *Rev. Biol. Trop.* 54 (Suppl. 1): 101-145.
67. Quesada MA y Morales A. 2004. Comportamiento de las masas de agua en el Golfo Dulce durante un periodo El Niño (1997-1998). *Revista de Biología Tropical*, 52 (Supl. 3): 95-103.
68. Quesada MA y Morales A. 2006. Posible efecto de El Niño en el zooplancton no gelatinoso del Golfo Dulce, Pacífico de Costa Rica, 1997-1998. *Revista de Biología Tropical*, 54 (Suppl. 1): 225-240.
69. Ramírez FC y Mianzan HW. 2011. Distribución horizontal de los copépodos del Mar Argentino. En: Boltovskoy D. (Ed.). *Atlas de Sensibilidad Ambiental de la Costa y el Mar Argentino*. <http://atlas.ambiente.gov.ar/>
70. Rodríguez E y Stuardo J. 2002. Variability of photosynthetic pigments in the Colombian Pacific Ocean and its relationship with the wind field using ADEOS-1 data. 2002. *Proceedings of the Indian Academy of Sciences. Earth and Planetary Science Letters*, 111(3): 1-10.
71. Rodríguez E, Schneider W y Abarca del Río R. 2003. On the seasonal circulation within Panama Bight derived from satellite observations of winds, altimetry and sea surface temperature. *Geophysical Research Letters*, 30(7): 1410-1413.
72. Roman MR y Gauzens AL. 1997. Copepod grazing in the equatorial Pacific. *Limnology and Oceanography*, 42(4): 623-634.

73. Romero N. 2005. Primeras observaciones de la naturaleza de las partículas en sedimentación en el Golfo de San Lorenzo (Canadá). Tesis Doctor en Ciencias, Departamento de Plankton y Ecología Marina, Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, Instituto Politécnico Nacional, La Paz, B. C. S., 134 p.
74. Soto PA, Sánchez SL y Fernández CE. 2001. Comunidades planctónicas marinas, p. 93-105. En: Barrios LM y López M. (Eds.). Gorgona marina: Contribución al conocimiento de una isla única. Publicaciones Especiales INVEMAR, No. 7.
75. Suchman CL y Sullivan BK. 2000. Effect of prey size on vulnerability of copepod to predation by the scyphomedusae *Aurelia aruita* and *Cyanea* sp. *Journal of Plankton Research*, 21: 2289-2306.
76. Suthers IM y Rissik D. (Eds.). 2009. Plankton: A guide to their ecology and monitoring for water quality. Commonwealth Scientific and Industrial Research Organisation (CSIRO) Publishing, Collingwood, 272 p.
77. Sutor M. 2005. Vertical distribution patterns of plankton and their relationship to physical factors over the continental shelf off Oregon. Oregon State University, Corvallis, 594 p.
78. Torres G, Calderón T, Mero M y Franco V. 2003-2004. Procesos planctónicos en el Golfo de Guayaquil (Campo Amistad) julio-agosto/2001. *Acta Oceanográfica del Pacífico*, 12: 81-90.
79. Tsui N. 2007. Vertical migration of marine copepods in the Galapagos Islands in relation to size and color. Report School of Oceanography, University of Washington, Washington, 26 p.
80. Tutasi P. 2006. Composición, distribución y abundancia relativa de copépodos pelágicos calanoideos y no calanoideos en aguas ecuatorianas durante un evento La Niña en septiembre de 2001. *Acta Oceanográfica del Pacífico*, 13(1): 73-97.
81. Tutasi P, Palma S y Cáceres M. 2011. Epipelagic copepod distributions in the eastern equatorial Pacific during the weak La Niña event of 2001 *Scientia Marina*, 75(4): 791-802.
82. Uribe HJ. 2003. Relaciones entre las condiciones ambientales y la comunidad fitoplanctónica (diatomeas y dinoflagelados), de la cuenca del Pacífico colombiano (1996-2001). Tesis Facultad de Biología Marina, Universidad Jorge Tadeo Lozano, Bogotá, D. C., 89 p.
83. Wilson SE. 2008. Mesopelagic zooplankton feeding ecology and effects on particle repackaging and carbon transport in the subtropical and subarctic North Pacific Ocean. Disertación Ph. D. Faculty of the School of Marine Science, the College of William and Mary in Virginia, Williamsburg, 172 p.
84. Wolff M. 1996. Demersal fish assemblages along the Pacific coast of Costa Rica: a quantitative and multivariate assessment based on the Victor Hensen Costa Rica Expedition (1993/1994). *Revista de Biología Tropical*, 44 (Supl. 3): 187-214.