



**UNIVERSIDAD CENTRAL DE  
VENEZUELA  
FACULTAD DE CIENCIAS  
ESCUELA DE BIOLOGÍA**

**VARIACIÓN TEMPORAL EN LA OFERTA-DEMANDA DE CARBONO DE  
UNA FRACCIÓN DE LA COMUNIDAD PLANCTÓNICA DURANTE  
EVENTOS DE SURGENCIA EN LA FOSA DE CARIACO**

**TRABAJO ESPECIAL DE GRADO**

Presentado ante la Ilustre Universidad  
Central de Venezuela, por la TSU Jaime  
Rojas-Márquez como requisito parcial para  
optar al título de Licenciado en Biología

**Tutora:** Paula Spiniello

**CARACAS VENEZUELA  
DICIEMBRE 2008**

## INDICE DE TABLAS

	Páginas
<b>Tabla 1</b> Resumen de las variables fisico-químicas y las isolíneas con que fueron evaluados para la evidencia de los eventos de surgencia.	33
<b>Tabla 2</b> Rangos y promedios de velocidad de ascenso de surgencia en otros países del mundo ( $m \cdot d^{-1}$ ) tomado de Rueda (2000)	36
<b>Tabla 3.</b> Autovalores, % de varianza explicada y acumulada en los 3 primeros componentes.	37
<b>Tabla 4.</b> Coeficientes de correlación ( $r$ ) de los tres primeros componentes principales de las variables ambientales.	37
<b>Tabla 5.</b> Autovalores, % de varianza explicada y acumulada en los 3 primeros componentes	51
<b>Tabla 6.</b> Coeficientes de correlación ( $r$ ) de los tres primeros componentes principales de las variables ambientales	52
<b>Tabla 7</b> Presencia y ausencia de los taxa registrados para cada mes de estudio ( $x =$ presencia).	55
<b>Tabla 8</b> Composición de las especies de copéodos mas abundantes presentes en época de intensa surgencia (mes de febrero) y en época de relajación (meses de diciembre, junio y octubre).	60
<b>Tabla 9</b> Taxa zooplanctónicas herbívoras/omnívoras presentes en la Fosa de Cariaco	67
<b>Tabla 10</b> Relación porcentual y déficit (%) de la P.P.N. con respecto a la demanda de carbono total de copéodos herbívoros/omnívoros durante el periodo de muestreo.	79

## INDICE DE FIGURAS

	Páginas
<b>Figura 1.</b> Mapa batimétrico de la Fosa de Cariaco y la posición de la estación de muestreo de la serie de tiempo del Proyecto CARIACO (circulo) (Tomado de Muller-karger et al 2001)	15
<b>Figura 2.</b> Esquema de la toma de muestras de plancton, productividad primaria y registros de parámetros físico-químicos del agua en la Fosa de Cariaco (Tomado de MULLER 2004)	18
<b>Figura 3.</b> Modelo del presupuesto energético para un organismo heterótrofo (modificado por Bougis, 1976). En los rectángulos se presentan las cantidades de carbono incorporado en cada proceso metabólico y en los círculos los porcentajes que pasan al siguiente compartimiento y las pérdidas asociadas a cada uno de los procesos. El porcentaje de eficiencia A, corresponde a la eficiencia de ingestión y el porcentaje B, a la eficiencia de asimilación.	23
<b>Figura 4:</b> Variación de la temperatura (°C), en la columna de agua (0 a 100m) en los meses muestreados.	27
<b>Figura 5:</b> Variación de la salinidad (‰), en la columna de agua (0 a 100m) en los meses muestreados.	28
<b>Figura 6:</b> Variación del pH en la columna de agua (0 a 100m) en los meses muestreados.	30
<b>Figura 7:</b> Variación del oxígeno disuelto (ml/l), en la columna de agua (0 a 100m) en los meses muestreados.	31
<b>Figura 8:</b> Variación de los Nitratos ( $\mu\text{M}$ ), en la columna de agua (0 a 100m) en los meses muestreados.	32
<b>Figura 9</b> Profundidad (m) del límite inferior de la capa superficial mezclada (C.S.M.) de la comuna de agua.	34
<b>Figura 10</b> Velocidad de ascenso y descenso de la surgencia ( $\text{m d}^{-1}$ ) para el período de tiempo estudiado (Nov-2006 a Dic-2008).	36

<b>Figura 11</b> Biplot del Análisis de Componentes Principales de los factores físicos químicos en los meses de muestreo (triangulo rojo meses de surgencia y el azul meses de no surgencia).	38
<b>Figura 12</b> Variación de la concentración de Clorofila- <i>a</i> ( $\text{mg Chl m}^{-3}$ ) en la columna de agua para los meses de muestreos.	41
<b>Figura 13</b> Variación de la productividad primaria neta fitoplanctónica ( $\text{mg C m}^{-3} \text{ h}^{-1}$ ) en la columna de agua para los meses de muestreos.	43
<b>Figura 14</b> Valores de la P.P.N. $\text{mgC m}^{-3} \text{ h}^{-1}$ y clorofila $\text{mg Chl m}^{-3}$ superficial para los últimos ocho años para la Fosa de Cariaco	45
<b>Figura 15</b> Variación del índice de asimilación ( $\text{mg C /mg Cl-}a \text{ h}^{-1}$ ) en la columna de agua para los meses de muestreos	47
<b>Figura 16</b> Variación del promedio del índice de asimilación ( $\text{mg C /mg Cl-}a \text{ h}^{-1}$ ) para la Fosa de Cariaco	49
<b>Figura 17</b> Biplot del Análisis de Componentes Principales de los factores físicos químicos en los meses de muestreo (triangulo rojo meses de surgencia y el azul meses de no surgencia).	53
<b>Figura 18</b> Abundancia total de los organismos zooplanctónicos ( $\text{ogr/m}^3$ ) de origen meroplanctónico y holoplanctónicos durante el período de muestreo.	57
<b>Figura 19</b> Abundancia total de los organismos zooplanctónicos ( $\text{ogr/m}^3$ ) durante el período de muestreo. a) abundancia de los organismos zooplanctónicos sin los copépodos b) abundancia total de los copépodos.	59
<b>Figura 20</b> Abundancia de los copépodos y sus estadios nauplios, copepoditos y adultos para el período de muestreo.	61
<b>Figura 21</b> Composición porcentual de los copépodos adultos en sus cuatro grandes grupos estudiados Calanoide, Cyclopoide, Poecilostomatoide y Harpacticoide durante el período de muestreo.	62
<b>Figura 22</b> a) Biomasa total de copépodos y la contribución de los estadios nauplios copepoditos y adultos a la misma, b) biomasa de los copépodos adultos y la contribución de cada uno de los grupos Calanoida, Cyclopoida y Poecilostomatoidea.	64

- Figura 23** Abundancia total de los copépodos herbívoros/omnívoros ( $\text{ogr/m}^3$ ) 68 durante el período de muestreo. a) abundancia de los copépodos en general b) abundancia total de los copépodos adultos y cada uno de los grupos que lo conforman (Calanoide, Ciclopoide).
- Figura 24.** a) Biomasa de copépodos total y b) biomasa de copépodos herbívoros 70 proporción de los copépodos herbívoros y los carnívoros.
- Figura 25** Biomasa ( $\text{mg m}^{-3}$ ) de copépodos herbívoros /omnívoros durante el 71 período de muestreo.
- Figura 26** Producción secundaria ( $\text{mg m}^{-3} \text{d}^{-1}$ ) de copépodos herbívoros /omnívoros 72 durante el período de muestreo.
- Figura 27** Demanda de carbono ( $\text{mgC m}^{-3} \text{d}^{-1}$ ) de copépodos herbívoros /omnívoros 74 durante el período de muestreo
- Figura 28** a) Productividad primaria fitoplanctónica neta (P.P.N.) y la demanda de 78 carbono (D.C). b) Balance de carbono durante el período de estudio.
- Figura 29** Eficiencia de transferencia trófica (%) de copépodos herbívoros y 80 omnívoros durante el período de muestreo
- Figura 30** Flujo de carbono en el compartimiento planctónico para cada uno de los 83 meses durante el período de muestreo Cuadro verde compartimiento fitoplanctónico en rojo comunidad de copépodos. En los cuadros, los números de la derecha corresponden a la biomasa ( $\text{mg/m}^{-3}$ ) y los de la izquierda a la demanda de carbono ( $\text{mg C m}^{-3} \text{d}^{-1}$ ). La flecha continua representa la oferta de carbono fitoplanctónico ( $\text{mg C m}^{-3} \text{d}^{-1}$ ), cuyo valor se coloca a la izquierda, mientras que el porcentaje a la derecha representa su contribución a la demanda de carbono. La línea puenteada señala la fuente de flujo alterna.

## ÍNDICE DE CONTENIDO

<b>INDICE DE TABLAS</b>	
<b>INDICE DE FIGURAS</b>	
<b>INDICE DE ANEXOS</b>	
<b>INTRODUCCION</b>	1
Antecedentes	10
Hipótesis	12
<b>OBJETIVOS</b>	13
Objetivo General	13
Objetivos Específicos	12
<b>ÁREA DE ESTUDIO</b>	14
<b>MATERIALES Y MÉTODOS</b>	16
1.-Métodos de Campo	16
1.1.-Parámetros Físicos-químicos	16
1.2.-Muestras Biológicas	19
1.2.1.-Productividad Primaria y biomasa fitoplanctónica	19
1.2.2.- Producción secundaria de copépodos	19
2.- Métodos de Laboratorio	20
2.1.- Parámetros Físico-químicos	20
2.2.- Muestras Biológicas	20
2.2.1.- Biomasa de la comunidad fitoplanctónica	20
2.2.2.- Producción secundaria de copépodos	20
2.2.3.- Determinación de la demanda de carbono del zooplancton.	22
2.2.4.- Relación demanda / oferta de carbono	24
3.-Análisis Estadísticos	24
<b>CAPITULO I</b>	
1.- Características Hidrográficas	26
1.1.-Capa Superficial Mezclada (C.S.M.)	33

1.2.-Velocidad de ascenso y descenso de las masas de aguas (Velocidad de Surgencia)	35
<b>CAPITULO II</b>	
2.- Dinámica del compartimiento fitoplanctónico	40
2.1.- Concentración de clorofila- $\alpha$	40
2.2.- Productividad Primaria Neta del fitoplancton (P.P.N.)	43
2.3.- Índice de asimilación	46
2.4.- Relación fitoplancton ambiente	50
<b>CAPITULO III</b>	
3.- Dinámica de compartimiento zooplanctónico.	54
3.1.- Composición y abundancia del componente zooplanctónico.	54
3.1.1.-Abundancia total del zooplancton.	54
3.1.2.-Abundancia de copépodos	59
3.1.3.-Biomasa total de copépodos.	62
3.2.- Estructura trófica de la comunidad zooplanctónica.	65
3.2.1.- Abundancia de los copépodos herbívoros/omnívoros	67
3.2.2.- Biomasa total de los copépodos en general y biomasa de los copépodos herbívoros omnívoros.	69
3.2.3.- Biomasa de los copépodos herbívoros/omnívoros	70
3.2.4.- Producción Secundaria de los copépodos herbívoros/omnívoros	71
3.2.5.- Demanda de Carbono de los copépodos herbívoros/omnívoros	73
<b>CAPITULO IV</b>	
4.1.- Balance de carbono fitoplancton-zooplancton y eficiencia de transferencia trófica	76
4.2.- Representación gráfica del flujo de carbono en la Fosa de Cariaco.	82
<b>CONCLUSIONES</b>	86
<b>BIBLIOGRAFIA</b>	90
<b>ANEXOS</b>	100

## INTRODUCCIÓN

El estudio ecológico de los ecosistemas es de extrema importancia en el entendimiento de los flujos de materia y energía entre sus diferentes componentes (Nybakken, 1997). En los océanos, estos flujos están principalmente originados por el fitoplancton y transferidos al siguiente nivel de la trama trófica que es, el zooplancton herbívoro, estableciéndose así una relación importante entre estos dos niveles (Margalef, 1982). La teoría de tramas tróficas indica que este tipo de relaciones entre los organismos no son aleatorias, sino que están regidas por procesos biológicos (interacción entre organismos, disponibilidad de recursos) y el diseño estructural de los animales (Yodzis, 1989).

La zona productiva de la columna de agua en los ambientes acuáticos se encuentra limitada entre otros factores por la luz, restringiendo la distribución de los organismos foto-dependientes a la zona fótica. En esta capa superficial es donde ocurre la fotosíntesis, mecanismo por el cual el  $\text{CO}_2$  atmosférico es fijado en los tejidos del fitoplancton. La velocidad a la cual el carbono se absorbe durante la fotosíntesis se conoce como productividad primaria, mientras que el carbono acumulado en un tiempo determinado se conoce como biomasa (Flores, 1967; Margalef, 1982; Nybakken, 1997; Begon y col., 1999).

La relación que existe entre la biomasa (B) y la productividad (P) es indicador del estado de la comunidad fitoplanctónica en el tiempo. Si el cociente (P/B) es alto la

comunidad es joven, mientras si éste es bajo la comunidad se encuentra en un nivel de senescencia. Esto se debe a que en el principio de la sucesión ecológica la productividad es alta y la asimilación de los nutrientes es eficiente. La comunidad fitoplanctónica suele estar conformada por organismos de talla pequeña, siendo elevada la tasa de incorporación de nutrientes y en consecuencia la del crecimiento. Si la comunidad es senescente el sistema fotosintético va perdiendo su eficiencia en la incorporación de nutrientes ya que la tasa metabólica está por encima de la cantidad de nutrientes presentes en el ambiente, desgastando los pigmentos y enzimas que intervienen en el proceso fotosintético, reduciendo el crecimiento y la producción.

Margalef, (1982) explica esta relación de productividad primaria neta y biomasa como la tasa de renovación, siendo ésta la velocidad con que se produce materia nueva en el sistema. La relación contraria se define como el tiempo de renovación de la población fitoplanctónica y expresa el tiempo de permanencia de la biomasa el sistema. Esta relación es mucho más alta en sistemas acuáticos que en terrestres, debido a que el fitoplancton no presenta tejido de sostén y en consecuencia no acumula grandes cantidades de biomasa ya que deriva con la corriente (Begon y col., 1999).

Para lograr medir la productividad primaria del fitoplancton en ecosistemas acuáticos se han propuesto varios métodos directos: 1.- Variación diaria del pH a través del cual se calculan los equivalentes de CO<sub>2</sub> fijados. Este método no es muy preciso ya que el pH depende de diversos factores como la salinidad y la temperatura. 2.-La medida de la evolución del oxígeno disuelto en el agua y 3.- La medida del carbono radioactivo

C<sup>14</sup>, método que presenta una mayor sensibilidad que los anteriores (Tundisi y Tundisi, 1975)

En otro contexto, el zooplancton representa el renglón principal de la producción secundaria, ya que sirve como alimento del micronecton y otros zoófagos. Su abundancia y distribución obedece, en gran parte, a los resultados de las relaciones en la cadena trófica en respuesta a procesos ambientales dominantes en el medio pelágico (Marín y col., 2006). El zooplancton además posee una mayor eficiencia de consumo (40 %) comparada con los ambientes terrestres, claro esta, esto es en relación a la talla y su proceso de transformación en comparación con otros grupos de consumidores (Begon y col., 1999). Diversos autores han encontrado que en el ecosistema marino, la dominancia de los organismos zooplanctónicos corresponde a los copépodos, alguno de ellos herbívoros, que se alimentan del fitoplancton, siendo estos los que se encuentran en mayor proporción tanto en biomasa como en producción (aproximadamente del 60 al 90%) (Flores, 1967; Campos y Suárez, 1994; Nybakken, 1997; Swadling y col., 1997)

El proceso de producción secundaria se define como la tasa a la cual los organismos heterótrofos producen nueva biomasa y por lo tanto dependen en parte de la producción primaria. Para Infante (1988), la producción secundaria es la biomasa acumulada por las poblaciones heterotróficas por unidad de tiempo.

Todavía no está muy claro el concepto de producción y los métodos para estimar la producción secundaria suelen ser demasiado complicados y laboriosos. Infante (1988)

establece que un método de predicción o estimación de la producción secundaria debe tener en cuenta el conocimiento del desarrollo y longevidad de los diferentes estadios de la población a estudiar. Los modelos más utilizados son los de la cohorte y el método fisiológico. Estos requieren una gran cantidad de muestras e involucran mediciones complejas en el campo, tediosas y costosas, siendo poco prácticas para obtener el estimado de la producción.

Existen otros métodos de estimación de producción zooplanctónica los cuales tienen como base fundamental la tasa de crecimiento ( $g$ ) y la biomasa ( $b$ ) (Huntley y López, 1992; McLaren, 1997). Estas variables describen muy bien la producción pero requieren del estudio del seguimiento de los estadios del copépodo estudiado. Igualmente, el método fisiológico requiere del conocimiento de la tasa de asimilación la cual es difícil de cuantificar (Huntley y López, 1992; McLaren, 1997).

Autores como Kimmere y McKinnon, (1987), Uye (1988), Huntley y López (1992), han encontrado que la tasa de crecimiento en los copépodos incrementa en función de la temperatura. Así, el modelo de producción secundaria de copépodos marinos propuesto por Huntley y López (1992) plantea una forma más simple de obtener la producción secundaria. Este modelo propone que la tasa de crecimiento trasciende entre las diferentes especies, y que es independiente del tamaño del cuerpo y de la frecuencia de distribución de tallas.

El modelo considera que las variaciones de la tasa de crecimiento se pueden explicar a partir de la temperatura a la que se encuentra sometida la comunidad de copépodos. Propone una aproximación para calcular la tasa de crecimiento teniendo como premisa que el alimento no es un recurso limitado y que las especies no presentan diapausa. El supuesto central del modelo plantea que el crecimiento individual de los copépodos sigue un comportamiento exponencial expresado por la ecuación:

$$W_a = W_e e^{g\tau} \quad (1)$$

Donde  $g$  es la tasa de crecimiento  $W_a$  es el peso del adulto,  $W_e$  es el peso de los huevos, y  $\tau$  es el tiempo generacional (tiempo que transcurre de huevo a adulto). Despejando de la ecuación (1) la tasa de crecimiento obtenemos la siguiente ecuación:

$$g = [\ln(W_a/W_e)]/\tau \quad (2)$$

Igualmente diversos autores han encontrado que la tasa de crecimiento de muchas especies de copépodos incrementa con la temperatura describiendo una función exponencial que es independiente al tamaño corporal. Esto debido a la relación que existe entre las reacciones bioquímicas y las funciones metabólicas con la temperatura (Miller y col., 1977; MacLaren y Corkett, 1981; Uye y col., 1983; Kimmer y MacKinnon, 1987; Uye 1988).

Así entonces, la tasa de crecimiento queda determinada por la siguiente ecuación

$$g = ae^{xT} \quad (3)$$

T es la temperatura (°C), "x" y "a" son las constantes fisiológicas de proporcionalidad.

A partir de la extensa revisión bibliográfica realizada por los autores y luego de ajustar los valores de la curva de crecimiento por Kleppel y col., (1996) para distintos rangos de temperatura, éstos proponen que los valores de las constantes fisiológicas de proporcionalidad ("x" y "a"), sean los siguientes expresados en la ecuación:

$$g = 0,064 e^{0,102T} \quad (4)$$

La aproximación que realiza Huntley y López (1992) es que la tasa de crecimiento es independiente del tamaño del cuerpo y de la composición de especies y que puede explicarse completamente por la temperatura, siendo la ecuación para la productividad que los relaciona la siguiente

$$P = B g \quad (5)$$

P es la producción de copépodos expresada en unidad de masa volumen<sup>-1</sup> día<sup>-1</sup>, g es la tasa de crecimiento peso-específica expresada en unidades de masa masa<sup>-1</sup> día<sup>-1</sup>, B es la biomasa de copépodos expresado en unidades de masa volumen<sup>-1</sup>. Al sustituir la ecuación (4) en la (5) la expresión queda determinada por:

$$P = B 0,064e^{0,102T} \quad (6)$$

Esta producción secundaria proporciona la información necesaria para evaluar el papel del zooplancton como depósito de carbono, el cual es importante para establecer el flujo de carbono a través de la trama trófica en la comunidad planctónica. Dicho flujo evidencia el nivel de demanda de carbono que debe ser suministrada por el fitoplancton a través de la herbivoría o por el detrito. Esta demanda puede calcularse a través del porcentaje de asimilación, la biomasa y la producción del zooplancton (Heinle y Flemmer, 1975; Bougis, 1976). Así mismo, puede calcularse la eficiencia de transferencia de carbono a partir del cociente productividad primaria/producción secundaria. (Coveney y Col, 1977)

Coveney y col., (1977) estudiaron la relación de Productividad Primaria (PP) y Producción Secundaria (PS) en lagos eutrofizados de Suiza, encontrando que el 22% de la PP es consumida por el pastoreo. Esto demuestra que existen otras vías de transferencia de carbono distintas al fitoplancton. Estos resultados también permiten evidenciar que existen rutas de escape o pérdida de carbono dentro del sistema planctónico, esto es, que no todo el carbono producido por el fitoplancton se transfiere al zooplancton. Una parte de ese carbono se pierde por lisis celular y posterior sedimentación.

Factores físicos como la temperatura, salinidad, oxígeno y luz, entre otros, pueden influir en la relación entre la PP y PS así como en otros procesos biológicos. La

interacción de procesos físicos y biológicos es muy importante en la estructura de las comunidades biológicas en todos los ambientes marinos, más la complejidad de esta interacción en todas las escalas, apenas empieza a apreciarse (Daly y col., 1993).

Los procesos biológicos pueden ser más importantes en escalas más pequeñas. Así, la migración y el pastoreo vertical pueden controlar la producción del plancton, mientras que los procesos físicos pueden ser más importantes en escalas mayores al estructurar a las comunidades biológicas (Daly y col., 1993).

Uno de los procesos físicos que controla la producción de fitoplancton y zooplancton, en el océano es la surgencia, fenómeno que ocurre cuando los vientos soplan paralelos a la costa y la fuerza de Coriolis, desvía este movimiento, haciendo que las aguas superficiales se desplacen (transporte de Ekman) fuera de la costa, esta es remplazada por las aguas profundas ricas en nutrientes que favorecen la producción primaria y esta a su vez a la producción secundaria zooplanctónica (Mann y Lazier, 1996).

Boyd y Smith (1983) estudiaron los períodos cíclicos del fenómeno de surgencia en las costas del Perú, encontrando que así como los parámetros fisicoquímicos, la distribución y la abundancia de las especies zooplanctónicas cambiaron notablemente con la surgencia. Graham y col., (1993) determinaron como el fenómeno de surgencia en la bahía septentrional de Monterrey en California EEUU, afecta la distribución del zooplancton, observando como dos capas de aguas de distintas temperaturas y densidades

poseen diferencia en la composición del zooplancton en diferentes épocas, quedando como evidencia que los factores físicos ambientales modifican y guardan estrecha relación con los procesos biológicos.

En Venezuela, Márquez (2004) encontró que para la época de surgencia entre enero y marzo existían valores altos de biomasa zooplanctónica, lo que evidencia la mezcla en la columna de agua por los efectos de este fenómeno característico de la zona nororiental de Venezuela (Fukuoka 1965, Astor y col., 1998).

Una de las características que varía de acuerdo a la magnitud de la surgencia y a la producción de los océanos es la profundidad de la Capa Superficial Mezclada (C.S.M.), la cual, puede alcanzar un grosor promedio de 0 a 20 m dependiendo de su variabilidad diurna y por efecto de las mareas (Smith, 1995; Rojas, 2004), generando una relación directa entre ambos (Mann y Lazier, 1996). Otra característica física para medir la intensidad de la surgencia, es la velocidad de ascenso y descenso de las masas de agua, la cual está estrechamente relacionada con la turbulencia, ya que no puede existir ascenso de masas de aguas sin que exista mezcla entre ellas (Mann y Lazier, 1996). La turbulencia ayuda a la suspensión del fitoplancton en la zona eufótica (Ghosal y col., 2000), ya que esta se hunde por acciones físicas, y esta velocidad de hundimiento, varía de acuerdo a su tamaño y forma (Mann y Lazier, 1996), siendo contrarrestada por la acción de la turbulencia, afectando de forma directa a la producción primaria. Estos factores oceanográficos se manifiestan de forma cíclica en la Fosa de Cariaco debido a los eventos de surgencia que allí se presentan anualmente.

La Fosa de Cariaco cuenta con una característica especial que la hace única en el Mar Caribe, después de los 250m de profundidad se vuelve totalmente anóxica, esto nos lleva a pensar que: ¿será la fosa un reservorio de carbono?. En ella se encuentran representadas las dos formas de consumo y producción de carbono, en la superficie o en la columna de agua oxigenada por medio de la fotosíntesis, y a través de la quimiosíntesis que se establece en las aguas sin oxígeno. Por esto y por el hecho de tener la facilidad de conocer las entradas y salidas del ecosistema es importante saber ¿como sería el flujo de carbono de la comunidad planctónica? ya que esta es la principal entrada de carbono a los sistemas marinos en el mar.

#### **Antecedentes**

Existen varios autores que han realizado trabajos en la Fosa de Cariaco y regiones aledañas en lo que respecta a la dinámica del zooplancton y su producción secundaria: Zoppi (1961) estudió la distribución vertical del zooplancton en el Golfo de Cariaco y en el extremo este de la Fosa de Cariaco y observo diferencias debidas en los organismos zooplanctónicos al fenómeno de surgencia; Legaré, (1961) realizó también estudios de abundancia zooplancton en la región de Cariaco y realizó esquemáticamente un estudio de los copépodo que se encontraban en la zona. Urosa (1983) investigó la distribución del zooplancton en la Cuenca de Tuy -Cariaco, área de posible actividad petrolera en Venezuela. Peñuela (2000) realizó un análisis cuantitativo y cualitativo donde determinando valores de biomasa y abundancia del zooplancton superficial en la Fosa de

Cariaco, y mas recientemente Marín y col., (2006) quienes estimaron la distribución vertical y abundancia estacional del microzooplancton y su relación con los factores ambientales en Turpialito, golfo de Cariaco, Venezuela. Además el proyecto CARIACO realiza algunos aportes regulares con sus informes técnicos del 2003, 2004 y 2005 sobre la biomasa del zooplancton en la Fosa de Cariaco.

El proyecto CARIACO (Carbon Retention In A Colored Ocean) opera mensualmente desde 1995 en la Fosa de Cariaco y a la fecha cuenta con 135 cruceros de investigación cuyo objetivo ha sido obtener una serie temporal de datos oceanográficos y biológicos que permitan definir el flujo de carbono que allí ocurre. La evaluación de las rutas a través de las cuales fluye el carbono y la influencia de los eventos de surgencia, constituyen una base para la evaluación de la relación entre las pesquerías y la intensidad de los eventos de surgencia, y permite a su vez definir las vías de asimilación o de fuga de carbono producido por el fitoplancton.

Aún cuando el proyecto Cariaco lleva a la fecha 12 años de investigación en la Fosa de Cariaco, no se conoce hasta ahora la relación que existe entre la oferta de carbono fitoplanctónico y la demanda de carbono por parte del zooplancton herbívoro. Por lo tanto, los resultados del presente trabajo contribuirán de forma sustancial a definir los cambios temporales en la ruta de transferencia de carbono dentro del sistema planctónico y el efecto que tienen los eventos de surgencia sobre esta transferencia.

## HIPÓTESIS

### Hipótesis general

Estudios realizados anteriormente han caracterizado a la Fosa como un sistema en el cual la entrada de carbono durante los meses de surgencia aumenta debido a un aumento en la P.P.N., por esto se plantea como hipótesis

- Que la demanda de carbono por parte de los copépodos en los meses de surgencia es mayor que en los meses de no surgencia.
- Que la oferta de carbono fitoplanctónico la que cubre toda la demanda del zooplancton herbívoro y omnívoro durante los eventos de surgencia.
- Que el componente de zooplancton herbívoro será el dominante en los meses de surgencia debido al aumento de la oferta de carbono.

## OBJETIVOS

### Objetivo General.

Estimar la variación temporal en la relación oferta-demanda de carbono en una fracción de la comunidad planctónica de una zona sujeta a eventos de surgencia como la Fosa de Cariaco

### Objetivos Específicos.

1. Estimar la variación temporal de la oferta de carbono con base en la productividad primaria neta del fitoplancton
2. Estimar la variación temporal de la producción secundaria de copépodos herbívoros/omnívoros.
3. Estimar la variación temporal en la demanda de carbono por parte de los copépodos herbívoros/omnívoros.
4. Estimar la relación oferta y demanda de carbono en la fracción comunitaria a evaluar.
5. Estimar la profundidad de la C.S.M. y la velocidad de surgencia (V.S.) para el período de muestreo y su relación con los eventos de surgencia.
6. Evaluar el efecto de la intensidad de la surgencia, estimada a partir de la profundidad de la C.S.M. y la V.S., sobre la relación oferta demanda de carbono en la comunidad planctónica a evaluar.

## Área de Estudio

La Fosa de Cariaco se encuentra al sur del Mar Caribe en la región oriental de Venezuela. Su hidrología y funcionamiento depende de la estacionalidad y del ciclo anual climático (viento-precipitación), el cual está determinado principalmente por el desplazamiento latitudinal de la Zona de Convergencia Intertropical (ZCIT) (Richard 1975, en Muller-Karger y col., 2004).

La Fosa de Cariaco es un hundimiento de la plataforma continental del oriente del país; su borde norte se encuentra separado de la parte profunda del mar Caribe por un banco submarino que se extiende desde la Isla de Margarita hasta Cabo Codera y el borde sur se encuentra separado de la zona litoral por la plataforma de Unare que se extiende por la costa de los estados Sucre, Anzoátegui y Miranda (Figura 1).

Es una cuenca de aproximadamente 11.200 km<sup>2</sup> de superficie y 1400 m de profundidad máxima, la cual se encuentra dividida en dos subcuenas, una oriental y otra occidental separadas por un umbral de aproximadamente 900 m (Okuda y Benítez 1974). Las aguas superficiales de la fosa se intercambian con las del mar Caribe a través de un umbral poco profundo (~140 m de profundidad). La cuenca oriental que es más pequeña que la occidental, mide 76 km de largo y 18 de ancho. Su centro está a 10°30' N y 64°40' W y alcanza una profundidad máxima conocida de 1350 m. Sobre ésta depresión, se ubica la estación oceanográfica del proyecto CARIACO, la cual suministró algunos de los datos para este estudio.

Esta zona está sujeta al fenómeno de surgencia que ocurre anualmente en la región por cambios estacionales en la intensidad de los vientos Alisios. Estos al incidir sobre la superficie del mar, desplazan las capas subsuperficiales hacia el oeste, lo que produce el ascenso de aguas profundas de la Fosa de Cariaco con bajas temperaturas y ricas en nutrientes. Debido a esta surgencia, los valores de producción primaria en las aguas superficiales son muy altos y la concentración de partículas es elevada. Esto permite un flujo de partículas constante hacia el fondo, las cuales se descomponen conduciendo a condiciones anóxicas en las aguas por debajo de los 250 m de profundidad (Richards, 1975).

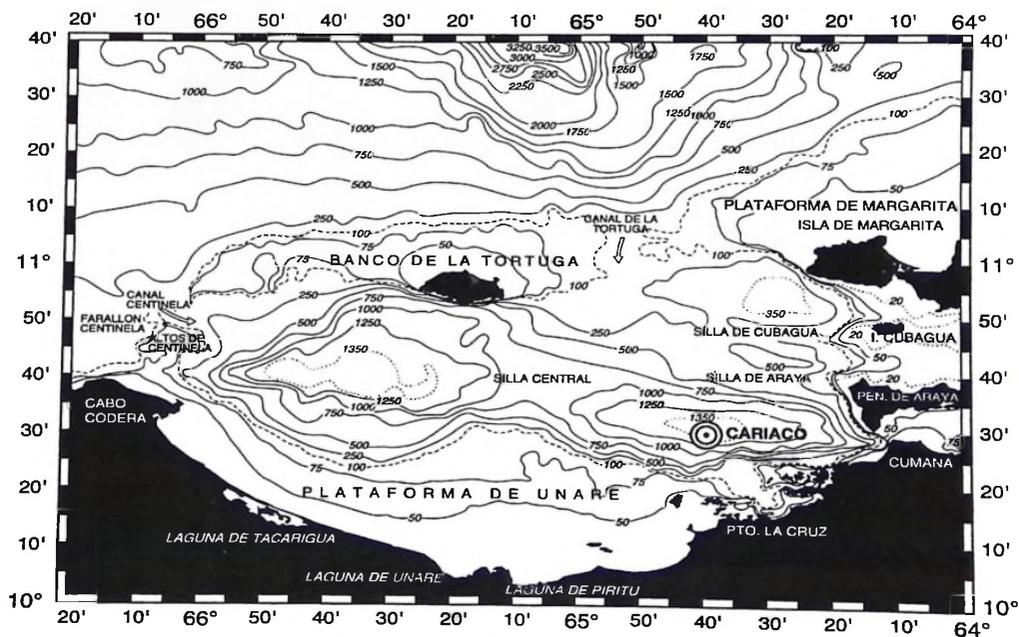


Figura 1. Mapa batimétrico de la Fosa de Cariaco y la posición de la estación de muestreo de la serie de tiempo del Proyecto CARIACO (círculo) (Tomado de Muller-karger et al 2001).

## MATERIALES Y MÉTODOS

Se realizaron ocho muestreos en los meses: diciembre del 2006 , febrero, marzo, abril, mayo, junio, julio y octubre del 2007, abarcando las épocas de máxima surgencia las cuales suelen presentarse entre los meses de enero-abril. Estas salidas se realizaron a bordo del buque Oceanográfico “Hermano Ginés” de la Fundación La Salle de Ciencias Naturales, con un día de duración, y se hicieron en la estación de muestreo del Proyecto CARIACO.

Los datos de los parámetros físico-químicos evaluados en este estudio, así como los de concentración de clorofila-a y productividad primaria neta, pertenecen a la serie de tiempo Cariaco del 2007, en la cual no se incluyeron los meses de enero y noviembre debido a que no se llevaron a cabo los cruceros correspondientes a los mismos.

### 1. Métodos de Campo

#### 1.1 Parámetros Físicos-químicos

Los parámetros físico-químicos del agua fueron registrados automáticamente con una roseta equipada con 12 botellas Niskin de captación de agua con un sistema de sensores electrónicos de Conductividad, Temperatura, Profundidad (CTD) marca SeaBird (modelo SBE-25) a bordo del buque oceanográfico Hermano Gines durante los cruceros del Proyecto CARIACO (Figura 2). El CTD utilizado posee sensores para registro de presión, temperatura y conductividad de flujo continuo, además de una bomba que envía

agua a la celda de conductividad. Adicionalmente este equipo lleva incorporado un sensor de oxígeno disuelto marca Sea-Bird Electronics INC (modelo SBE-43); un fluorómetro marca WET Labs-ECO-FLRTD (modelo Aquatracka), con un alcance de 600 metros, y un transmisómetro marca Wetlabs.

Con estos equipos se obtuvieron los datos para determinar la profundidad del límite inferior de la capa superficial mezclada (C.S.M.) y se calculó la velocidad de la surgencia (V.S.) como indicadores físicos del fenómeno de surgencia y su intensidad.

La profundidad de la C.S.M. varía a lo largo del día y este cambio afecta la homogeneidad de la capa. Localizándose a mayores profundidades a tempranas horas de la mañana y se encuentra más somera al mediodía debido al calentamiento del agua superficial (Rueda 2000). Por lo tanto, las mediciones pertinentes se realizaron a primeras horas de la mañana.

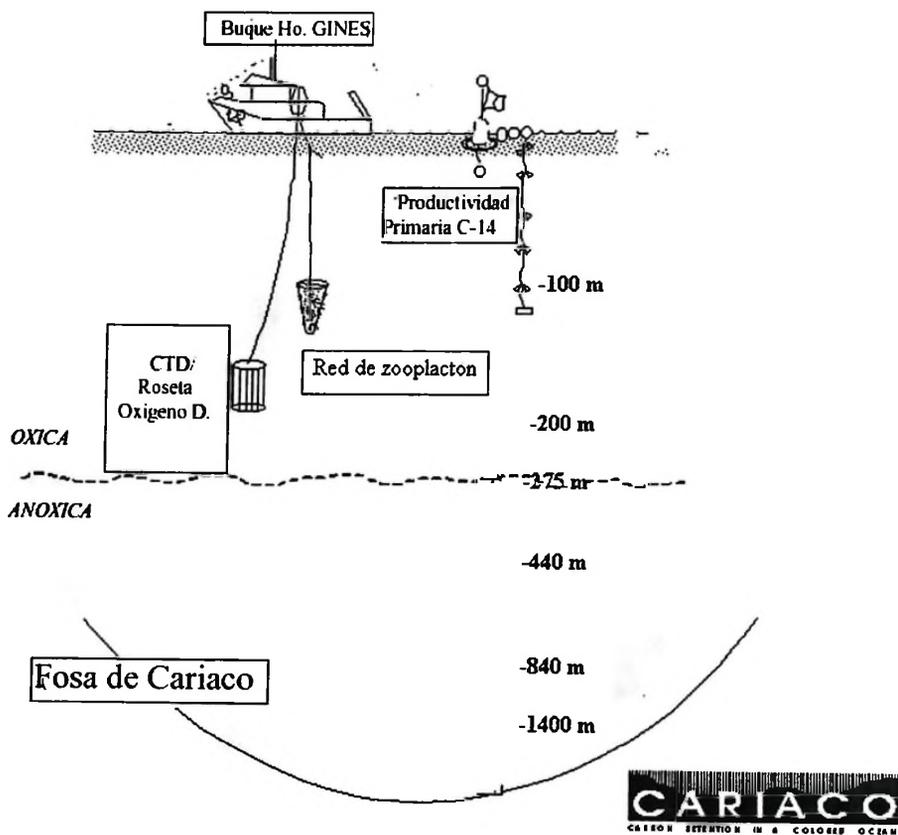


Figura 2. Esquema de la toma de muestras de plancton, productividad primaria y registros de parámetros físico-químicos del agua en la Fosa de Cariaco (Tomado de MULLER 2004)

## 1.2. Muestras Biológicas

### 1.2.1. Productividad Primaria y biomasa fitoplanctónica

La productividad se estimó mensualmente siguiendo el método de JGOFS (1994), modificado para aguas costeras con mayor producción por Muller-Karger y col. (2001). El cual consta en incubar muestras de fitoplancton con  $C_{14}$  radioactivo dentro de botellas claras y oscuras a diferentes profundidades (1, 7, 15, 25, 35, 55, 75 y 100m) por un período de 6 horas. La incubación de las muestras se realizó a tempranas horas de la mañana, cuando la C.S.M. esta a mayor profundidad. Para determinar la biomasa del fitoplancton se tomaron los datos de concentración clorofila-*a* de la serie de tiempo del Proyecto CARIACO, utilizando el método fluorométrico clásico descrito en Holm-Hansen y col (1965), Lorenzen (1966) y Strickland y Parson (1972).

### 1.2.2. Producción secundaria de copéodos

Se realizaron dos arrastres verticales utilizándose una malla de diámetro de boca 30 cm y aperturas de poro y 130 $\mu$ m a fin de asegurar la captura de organismos del micro y mesozooplancton, así como una cantidad medible de biomasa. La profundidad de arrastre vertical fue de 100 m, correspondiendo a la mayor profundidad de incubación de la productividad primaria (Figura 2). El volumen filtrado se calculó conociendo el diámetro de la boca y la longitud del recorrido del arrastre.

Una vez colectadas, las muestras se colocaron en frascos limpios y rotulados y se preservaron con una solución de formalina al 10 % neutralizada, hasta su posterior análisis en laboratorio.

## **2. Métodos de Laboratorio**

### **2.1. Parámetros Físico-químicos**

El cambio en el límite inferior de profundidad de C.S.M. fue determinado, mediante el cálculo de la diferencia, con respecto a la superficie, de la densidad mayor a 0,125.

La V.S. se calculó evaluando la diferencia en los cambios de profundidad de la isopícnica de 25,6 densidad y el tiempo transcurrido entre los cruceros.

### **2.2. Muestras Biológicas**

#### **2.2.1. Biomasa de la comunidad fitoplanctónica**

Una vez conocido el valor de concentración de clorofila-*a* total de las muestras, se multiplica por el valor de conversión (40) reportado por Li y col (1993) para unidades de carbono, obteniéndose así la biomasa fitoplanctónica.

Se estimó el índice de asimilación de carbono de las poblaciones fitoplanctónicas a través del cociente P.P.N./ clorofila-*a*.

#### **2.2.2 Producción secundaria de copépodos**

Donde,  $P$  es la producción expresada en unidades de masa volumen<sup>-1</sup> día<sup>-1</sup>,  $B$  es la biomasa de copépodos expresada en unidad de masa volumen<sup>-1</sup>,  $g$  es la tasa de crecimiento peso-específica en unidad de masa volumen<sup>-1</sup>.

Aplicando las constantes de proporcionalidad determinadas empíricamente por Kleppel y col., (1996) se obtiene  $g$  con la expresión:

$$g = 0,064e^{0,102T} \quad (2)$$

$T$  – temperatura expresada en °C

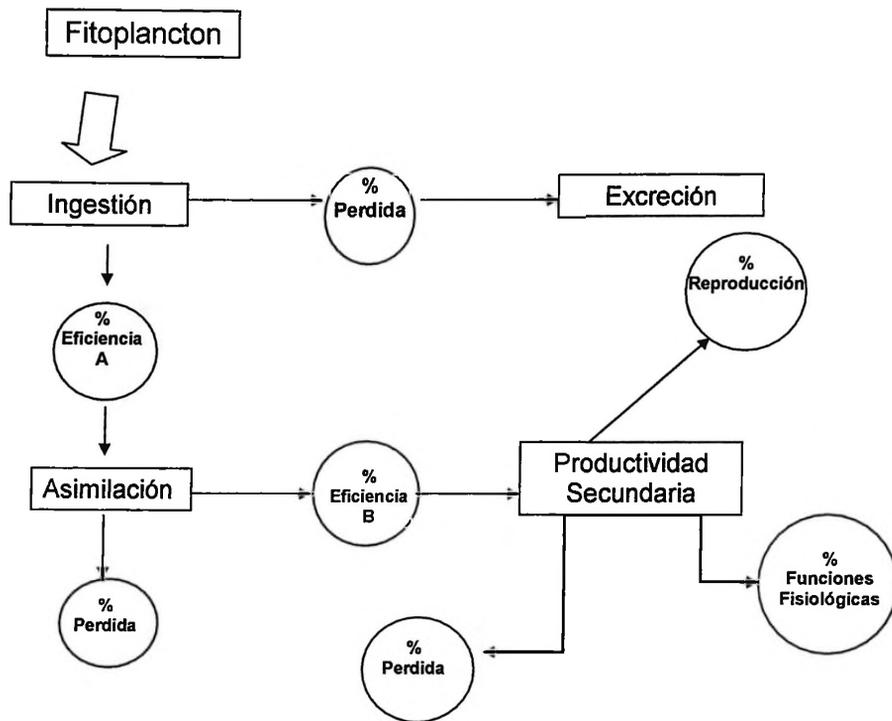
La ecuación (1) con la (2) queda expresada de la siguiente manera

$$P = B * 0,064e^{0,102T} \quad (3)$$

### 2.2.3 Determinación de la demanda de carbono del zooplancton.

Para determinar la demanda de carbono se utilizaran los datos obtenidos de producción secundaria de los copépodos, considerada en el modelo de presupuesto energético de un organismo heterótrofo (figura 3). Se transformaron los datos de producción secundaria tomando en cuenta los valores de eficiencia de asimilación reportados en la literatura de 37,2 % (LeBorgne, 1982 para el mesozooplancton) y el porcentaje de eficiencia de ingestión de 70% (Omori y Ikeda, 1976; en Margalef, 1982) de la siguiente forma:

$$\text{Cantidad de carbono asimilado} = \frac{\text{Producción secundaria} * 100\%}{\% \text{ eficiencia de asimilación}}$$



**Figura 3.** Modelo del presupuesto energético para un organismo heterótrofo (modificado por Bougis, 1976). En los rectángulos se presentan las cantidades de carbono incorporado en cada proceso metabólico y en los círculos los porcentajes que pasan al siguiente compartimiento y las pérdidas asociadas a cada uno de los procesos. El porcentaje de eficiencia A, corresponde a la eficiencia de ingestión y el porcentaje B, a la eficiencia de asimilación.

*Demanda de Carbono = Cantidad de carbono asimilado \* 100%*

*% eficiencia de ingesta*

#### 2.2.4 Relación demanda / oferta de carbono

Para cada mes de muestreo se comparo los valores de oferta de carbono (medido a través de la productividad primaria del fitoplancton), con los de demanda de carbono estimados.

Se estimó el porcentaje del índice de transferencia trófica de carbono dentro del compartimiento planctónico a través de la relación P.S./P.P.N. \* 100

Para los datos de biomasa y producción secundaria de copépodos solo se contó con los ocho meses muestreados, mientras que para lo análisis físico-químicos y de productividad del fitoplancton se contó con los datos aportados por el proyecto CARIACO para todo el año 2007 menos los meses de enero y noviembre ya que no se realizaron los respectivos cruceros

### 3. Análisis Estadísticos

Se realizaron análisis de similitud (Componentes Principales) para establecer, en base a los datos físico-químicos los meses de surgencia y cuales los de relajación. Así mismo se realizaron estos análisis para evaluar la relación que con los parámetros físico-químicos P.P.N. y la clorofila-*a*.

Se realizaron correlaciones de Spearson con el paquete estadístico STATISTICA 5.5, para establecer el grado de relación entre las variables bióticas (P.P.N., Clorofila, Biomasa y Abundancia de copépodos total, Biomasa y Abundancia de los copépodos herbívoros y omnívoros, Producción secundaria, Demanda de Carbono) con los valores de las variables fisico-químicas (temperatura, pH, salinidad, oxígeno disuelto, NO<sub>3</sub>, V.S., C.S.M.).

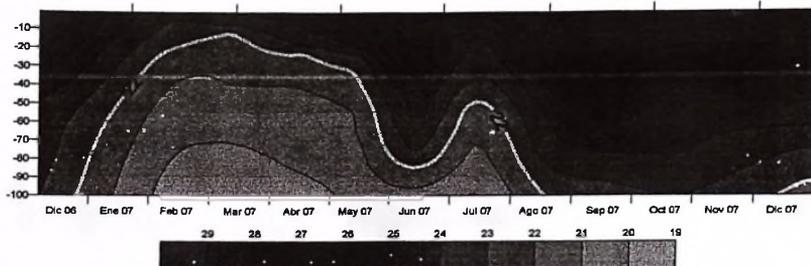
## CAPITULO I

### 1.- Características Hidrográficas

A continuación se presentan los datos de algunos parámetros físico-ambientales obtenidos durante los cruceros de Cariaco en los meses correspondientes a esta investigación. De los parámetros evaluados se discuten los relativos a la temperatura, salinidad, pH, oxígeno disuelto, nutrientes, límite inferior de la capa superficial mezclada (C.S.M.) y velocidad de surgencia (V.S.). Dichos parámetros definen a la Fosa de Cariaco como una zona sujeta a fuertes cambios debido al fenómeno de surgencia.

Durante el período de estudio la temperatura tuvo una media de  $24,17 \pm 2,72$  °C con un valor mínimo de 23,26 °C en febrero y un máximo de 29,02 °C en septiembre, a nivel superficial. El comportamiento térmico en los meses de muestreo sigue una dinámica que se muestra en la figura 4, donde la isolínea que la caracteriza es la isoterma de 22 °C. Esta isoterma se mueve en profundidad de acuerdo con el movimiento de masa de agua originado por el viento. En los meses estudiados cuando la isoterma se encuentra cerca de la superficie nos indica que las aguas profundas ascienden determinando la surgencia.

Observando la isoterma de 22 °C en la figura 4 se ven dos eventos de surgencia, el primero en el mes de febrero 2007, donde se observa como esta isoterma aflora cerca de la superficie hasta llegar a una profundidad de 15 m, y el segundo en el mes de julio donde la isoterma alcanza los 55 m.



**Figura 4:** Variación de la temperatura (°C), en la columna de agua (0 a 100m) en los meses muestreados.

Los datos se encuentran dentro del rango reportado para la Fosa de Cariaco por Muller-Karger (2001) de 27,5 a 23,0 °C y al igual que lo reportado anteriormente por Astor y col. (2003) donde la temperatura sigue patrones estacionales con dos periodos de surgencia definidos por la migración de la termoclina de 21 °C, la primera en los primeros meses del año o en la época de sequía y la segunda de menor intensidad y de corta duración alrededor del julio.. Al comparar la surgencia de 1997 con la que aquí se presenta y que corresponde al 2007, esto es, 10 años más tarde, tenemos que en 1997 la isoterma de 22 °C ascendió a la superficie alcanzando menores profundidades en relación a la profundidad alcanzada por la isoterma del 2007, lo que permite evidenciar que la surgencia para el 2007 fue más debil. Sin embargo, y a pesar de esas diferencias en la intensidad del fenómeno, la temporalidad fue similar. Para ambos años la máxima intensidad ocurrió durante el mes de febrero con un segundo máximo, menos intenso, para el mes de julio.

Los valores de salinidad de la columna de agua en la Fosa de Cariaco se muestran en la figura 5 con un promedio para todo el período de estudio de  $36,67 \pm 0,201$  ‰ observando los valores más bajos en el mes de septiembre 35,8 ‰, posiblemente

producto de las aguas provenientes de las descargas de los ríos locales (Manzanares y Neverí) los cuales aumentan su caudal debido a las lluvias (Rueda 2000) y los valores más altos en los meses de mayo y julio 36,8 ‰. Con respecto a la isohalina de 36,7 ‰ (línea azul turquesa) se puede notar que ésta se mueve a la superficie alcanzando los 55 m de profundidad durante los meses de febrero a mayo coincidiendo con el primer pulso de surgencia, así mismo se observa un leve ascenso en el mes de julio que coincide con el segundo pulso de surgencia. Las bajas salinidades a nivel superficial ocurridas durante los meses de septiembre 2007, esta representa la disminución de la profundidad de la isolínea de 36,7 ‰, lo cual evidencia, a la época de lluvia.

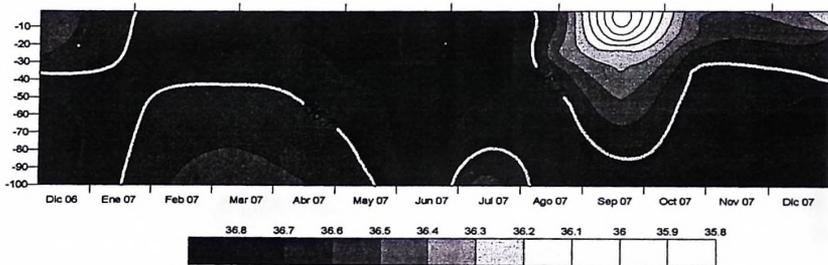


Figura 5: Variación de la salinidad (‰), en la columna de agua (0 a 100m) en los meses muestreados.

La salinidad es afectada en los océanos principalmente por la evaporación, la precipitación y la descarga de los ríos (Stewart 2008), y en el caso de la Fosa de Cariaco también por los eventos de surgencia. Durante la época de sequía (Enero-Mayo) los valores de salinidad para la Fosa son más elevados, lo cual es debido no solo a la poca influencia de agua dulce continental sino también al ascenso de masas de agua con mayor salinidad como consecuencia de la surgencia. Para la época de lluvia, la salinidad se reduce por los aportes fluviales, sin embargo se observa para Julio un ligero aumento en

este parametro producto del efecto del segundo pico de surgencia. Esta dinámica concuerda con lo reportado por Astor y col. (1998, 2003) para la misma zona en la serie de tiempo de 1995-1997. La variación observada en la salinidad de mayo junio y julio (en la isoterma de 36,8) se debe a los cambios de la profundidad de la corriente subtropical (SUW) (Astor y col., 2003)

La salinidad es uno de los factores que puede caracterizar una masa de agua en particular, ya que debido a su densidad esta masa puede hundirse o ascender rápidamente mezclandose solo en sus bordes, lo que permite mantener intactas sus características de temperatura, salinidad, oxígeno e incluso microorganismos. Es por ello que al ocurrir el fenómeno de surgencia, las masas de agua profundas que alcanzan la superficie presentan características físicas, químicas y biológicas muy distintas a las existentes previa surgencia (Stewart 2008),

En la figura 6 se observa la distribución vertical de los valores de pH con un promedio de  $8,002 \pm 0,076$  en todo el periodo de muestreo, con valores máximos de 8,107 en el mes de septiembre y mínimo de 8,027 en abril para los estratos superficiales. También se muestra el movimiento de las masas de agua con la isolínea de pH 7,96. Esta disminuye su profundidad para el mes de febrero donde alcanza una profundidad de 25 m coincidiendo con el primer pulso surgencia y en julio donde alcanza la misma profundidad evidenciando el segundo pulso de surgencia.

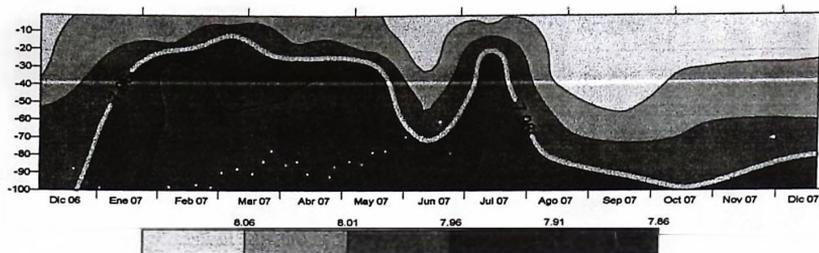


Figura 6: Variación del pH en la columna de agua (0 a 100m) en los meses muestreados.

La medición del pH en el océano es de gran importancia ya que refleja como se encuentra el  $\text{CO}_2$  disuelto en el mar, el cual está afectado por los movimientos de las masas de agua. Cuando el pH aumenta la presión parcial del gas  $\text{CO}_2$  disminuye y este se escapa a la atmósfera (Nybakken 1997) lo que hace que el océano sea un gran acumulador de  $\text{CO}_2$  ya que el pH disminuye con la profundidad. El pH es también un elemento regulador de la fotosíntesis, ya que influye sobre la disponibilidad de Carbono para el proceso de síntesis orgánica autótrófica (Bougis 1976). Asimismo, el pH es un marcador de eventos de surgencia los cuales se caracterizan por el ascenso de masas de agua con valores de pH menores que los que ocurren en las capas superficiales. En nuestro caso, el ascenso de la isolínea de pH 7,96 refleja el evento de surgencia. De igual forma, cuando la isolínea de 7,96 se acerca a la superficie durante el período de surgencia aumenta la presión parcial de  $\text{CO}_2$  haciéndolo más disponible a los organismos fotosintetizadores, lo que puede provocar un aumento en la productividad primaria y en la biomasa fotoautótrófica (Bougis 1976).

Los valores de oxígeno disuelto en las capas de agua superficiales de la Fosa de Cariaco durante los meses de estudio presentaron una media de  $3,92 \pm 0,68$  ml/l,

oscilando entre un máximo de 5,172 ml/l en marzo (2007) y un mínimo de 4,44 ml/l en diciembre (2006). El movimiento vertical de la isolínea de 3,2 ml/l (figura 7) y su ascenso hasta los 25 metros de profundidad muestra los 2 eventos de surgencia ocurridos durante este estudio, el primero en febrero y el segundo en julio.

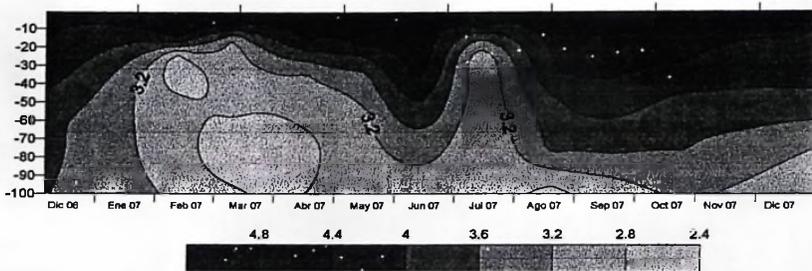


Figura 7: Variación del oxígeno disuelto (ml/l), en la columna de agua (0 a 100m) en los meses muestreados.

El oxígeno disuelto proviene en su mayoría exclusivamente por el intercambio de gas entre la interfase aire-agua y a través de la fotosíntesis. Asimismo, este elemento es aprovechado por los organismos no fotosintéticos en la respiración (Nybakken1997). Al presentarse los eventos de surgencia por acción del viento, existe un mayor intercambio gaseoso en la interfase aire-agua, oxigenando la columna de agua a nivel superficial (Stewart 2008), razón por la cual se observa un leve aumento de este parámetro en la superficie durante la surgencia a nivel superficial para el mes de febrero (figura 7), sin embargo, la concentración de  $O_2$  disminuye con la profundidad y para la fosa de Cariaco ocurren condiciones completamente anóxicas a una profundidad promedio de 350 m (Astor y col., 2003), pero para las profundidades estudiadas (100 m) se encontraron aguas

oxigenadas durante todo el período de estudio. Las capas de agua profunda con baja concentraciones de oxígeno disuelto evidencia al ascender el evento de surgencia.

En cuanto a los nitratos se registró una media de  $3,44 \pm 3,7 \mu\text{M}$  con valores máximos de  $0,33 \mu\text{M}$  en el mes de febrero a nivel superficial. La dinámica seguida por los nitratos (figura 8) posee la misma tendencia observada para la temperatura, oxígeno disuelto y pH, donde el movimiento vertical de las masas de agua emerge a la nitraclia de  $3\mu\text{M}$  a 20 m de profundidad en el mes de febrero concordando con el primer pulso de surgencia. En el mes de julio no se observa una evidencia del segundo pulso de surgencia para los nitratos aun cuando los demás parámetros lo evidencia, esto debido a que los datos obtenidos para estos no se tomaron en cuenta ya que eran valores poco confiables por ser demasiado elevados y por encontrarse fuera del rango aceptable para la concentración de nitratos en la zona.

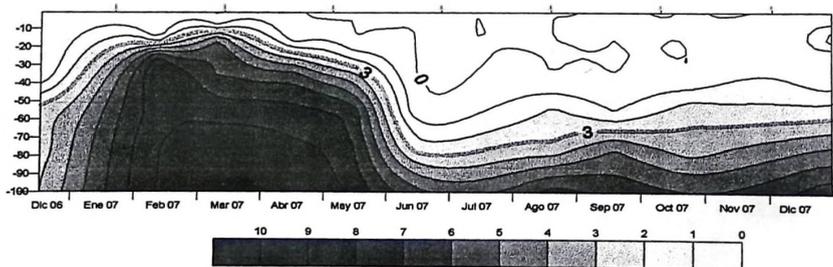


Figura 8: Variación de los Nitratos ( $\mu\text{M}$ ), en la columna de agua (0 a 100m) en los meses muestreados.

La distribución vertical de los nitratos aumenta como resultado de una actividad biológica superficial (productividad del fitoplancton y el zooplancton que se alimenta del Fitoplancton aumentando la excreción y los compuestos nitrogenados) o por fuentes

aloctonas que caen al fondo de la columna de agua sufriendo procesos de desnitrificación y nitrificación en Cariaco (Astro y col. 2003). Al estudiar las aguas superiores a los 100 m de profundidad se encontró que el proceso que se establece es el de nitrificación ya que los nitratos aumentan con la profundidad, acumulándose en el fondo. Estos nutrientes emergen a la superficie con el fenómeno de surgencia haciéndose disponibles para el fitoplancton en la zona eufótica, aumentando su productividad y biomasa (Astor y col., 2003).

La tabla 1 muestra un resumen de la profundidad de ascenso alcanzada por los parámetros físico-químicos evaluados en este trabajo durante los eventos de surgencia en la fosa de Cariaco y a través de las isolíneas específicas. Esta tabla indica como es la profundidad que alcanzan las isolíneas en los meses que se presentó la surgencia notando que alcanzan profundidades de hasta 15 m donde normalmente sus profundidades en los meses de relajación son menores a los 90 m incluso menores de 100 m.

**Tabla 1** Resumen de las variables físico-químicas y las isolíneas con que fueron evaluados para la evidencia de los eventos de surgencia.

Variable	Islíneas	Profundidad	
		1 Surgencia (febrero) m	2 Surgencia (julio) m
Temperatura	22 °C	15	55
Salinidad	36,7 ‰	55	80
pH	7,96	25	25
Oxígeno disuelto	3,2 ml/l	25	25
Nitratos (NO <sub>3</sub> )	3 µM	20	-

### 1.1.- Capa Superficial Mezclada (C.S.M.)

La capa de mezcla superficial es un estrato donde la turbulencia generada por los vientos homogeniza toda la capa de agua que se encuentra a nivel superficial. Esta

capa posee características muy similares en toda su profundidad, esto es, desde la superficie hasta la profundidad del límite inferior de esta capa (Stewart 2008).

El límite inferior de la capa superficial mezclada (C.S.M.) calculado con la diferencia en las densidad ( $\sigma_t$  mayor a 0,125) durante el período de estudio tuvo una media de  $10,05 \pm 6,4$  m y presentó su mayor profundidad para el mes de febrero (figura 9) concordando con el mes de surgencia.

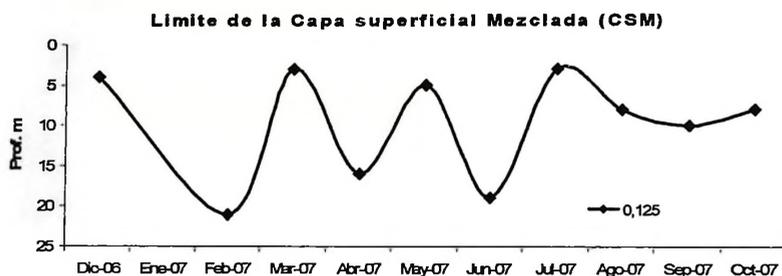


Figura 9 Profundidad (m) del límite inferior de la capa superficial mezclada (C.S.M.) de la comuna de agua.

Smith (1995), analizó cuatro localidades de surgencia elevada en diferentes partes del mundo y encontró que el rango en el grosor de la C.S.M. es de 0 a un máximo de 20 m, lo que afirma que en época de surgencia la C.S.M. aumenta el grosor comparada con la época de estratificación. Dichos valores resultan muy parecidos a los obtenidos, en este estudio, indicando que este parámetro puede ser un buen indicador para la presencia del fenómeno de surgencia, al menos durante el primer evento del año.

Rueda (2000) estudio el limite inferior de la C.S.M. utilizando cambios en temperatura como indicador reportando valores de 10 a 32 m) y Rojas (2004) utilizó la densidad como referencia para determinar la profundidad del limite inferior de la C.S.M. encontrando valores de 4 a 45 m para la fosa de Cariaco. Ambos resultados coinciden con lo observado en este estudio

### **1.2.- Velocidad de ascenso y descenso de las masas de aguas (Velocidad de Surgencia)**

A través del desplazamiento vertical de las isopícnas de 26,5 se determinó la velocidad de ascenso y descenso vertical de las masas de agua (V.S.) (con la ausencia del muestreo del mes de enero). Para el período de tiempo estudiado el promedio en la tasa de ascenso (figura 10) fue de 1,07 m d<sup>-1</sup>, se observaron los dos pulsos de surgencia para el período de muestreo. La velocidad más alta se alcanzó para el segundo pulso que observo entre los meses de junio y julio con una velocidad de 2,50 m d<sup>-1</sup> y entre diciembre y febrero con un valor de 1,75 m d<sup>-1</sup> que correspondió al primer pulso de surgencia. La velocidad de ascenso de diciembre a febrero resultó ser menor en magnitud comparada con la de junio-julio, lo cual puede tener su explicación en el hecho de que la surgencia de Julio fue de menor duración que la de febrero y en consecuencia las masas de aguas se movieron de una profundidad a la otra en menos tiempo, de ahí que tengan mayores velocidades de ascenso. Sin embargo, es importante considerar que dado que el dato de Enero no se obtuvo, y entendiendo que el cálculo de este parametro comprende intervalos de valores entre meses sucesivos, es probable que el valor correspondiente al período Diciembre-Febrero sea una subestimación del valor real.

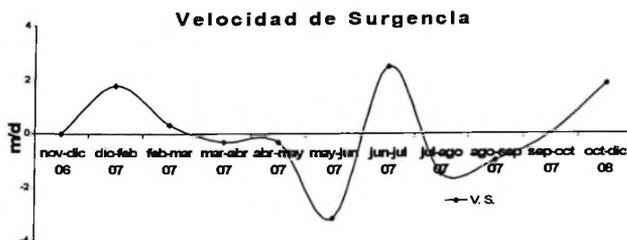


Figura 10 Velocidad de ascenso y descenso de la surgencia ( $m d^{-1}$ ) para el período de tiempo estudiado (Nov-2006 a Dic-2008).

La tabla 2 muestra los promedios de velocidad de la surgencia para diferentes localidades. Se puede hacer mención que la velocidad de la surgencia reportada en este trabajo se encuentra dentro de los rangos obtenidos por otros autores. Dejando en evidencia los dos pulsos de surgencia para los meses de febrero y julio

Tabla 2 Rangos y promedios de velocidad de ascenso de surgencia en otros países del mundo ( $m d^{-1}$ ) tomado de Rueda (2000)

Localidad	Rango	Promedio	Bibliografía
Perú (todas las zonas)	0,34-3,46	1,62	Guillén & Calienes 1981
Perú		8,6	Jacques & Tréguer 1986
Oregon (region 1)	4,32-17,28		Guillén & Calienes 1981
Oregon (region 2)	0,17-6,10		Guillén & Calienes 1981
Baja California	4,67-6,83		Guillén & Calienes 1981
California		2,22	Cushing 1971
Marruecos		21,6	Jacques & Tréguer 1986
Sahara		34,6	Jacques & Tréguer 1986
Golfo de Panama (valores máximos)	2,1-2,8		Cushing 1971
Cuenca de Sta. Fe	1,5-2,7	2,23	Deducido de Okuda 1975
Cuenca de Cariaco	0,64-2,16	1,26	Rueda 2000
Fosa de Cariaco	0,07-2,33	0,89	Rojas 2004
Fosa de Cariaco	0,33-2,50	1,07	presente trabajo

Los resultados obtenidos del análisis de componentes principales (ACP) para todos los datos físico-químicos de la Fosa de Cariaco, se muestran en la tabla 3. Donde se

refleja los autovalores y los porcentajes de varianza explicada y acumulada de los tres primeros componentes principales. La tabla 4 muestra los coeficientes de correlación de los componentes principales considerados para dicho análisis, los cuales fueron ordenados de mayor a menor de acuerdo a los valores de r obtenidos. Para el análisis se utilizaron los dos primeros componentes (CP1 y CP2), los cuales explicaron el 74,99 % de los parámetros físico-químicos introducidos para este estudio de la Fosa de Cariaco.

**Tabla 3.** Autovalores, % de varianza explicada y acumulada en los 3 primeros componentes.

	CP1	CP2	PC3
Auto valor	3,939	1,31	0,837
% de varianza	56,271	18,719	11,956
% de V. acumulada	56,271	74,99	86,946

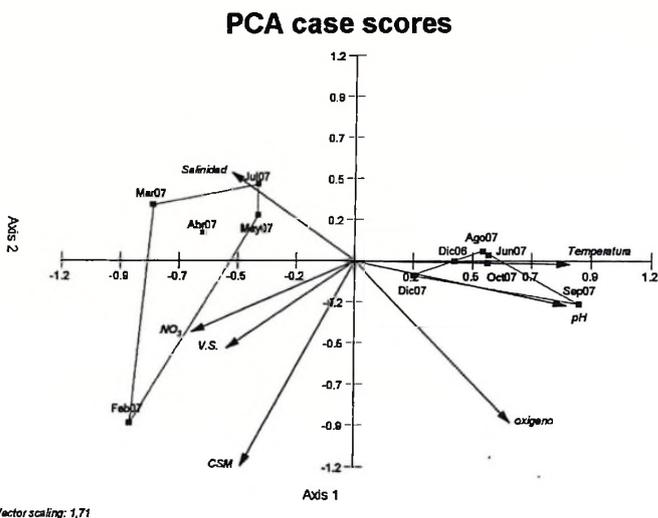
**Tabla 4.** Coeficientes de correlación (r) de los tres primeros componentes principales de las variables ambientales.

	CP1	CP2	PC3
Temperatura	0,497	-0,01	0,031
pH	0,489	-0,147	-0,022
Salinidad	-0,288	0,294	0,787
Oxígeno	0,361	-0,535	0,311
NO3	-0,379	-0,237	-0,265
V.S.	-0,297	-0,291	-0,322
CSM	-0,262	-0,682	0,329

El biplot generado en el análisis (Figura 11) muestra una clara tendencia a la separación de los meses de surgencia y los de relajación.

El primer eje (Axis 1) reveló que los meses de diciembre 06 junio, agosto, septiembre, octubre y diciembre 2007 presentaron los mayores registros de temperatura durante el estudio, además de altas concentraciones de oxígeno disuelto y pH lo que explica que el comportamiento de las variables en estos meses son muy semejantes entre si e identifican al período de relajación. En el segundo grupo se separan los meses de marzo, abril, mayo y julio, donde estos a su vez poseen valores elevados de salinidad,

velocidad de surgencia (V.S.), valores poco representativos en los componentes debido a su bajo valor de  $r$ , además de altos valores de profundidad del limite inferior de la capa superficial mezclada (C.S.M.) y nutrientes ( $\text{NO}_3$ ), lo que refleja la condición de surgencia. El mes de febrero esta identificado por los mayores valores de C.S.M., V.S. y nitratos y es el más destacado del biplot al encontrarse separado del resto de los meses, lo que permite identificar a Febrero como el mes de intensa surgencia durante el período aquí evaluado.



**Figura 11** Biplot del Análisis de Componentes Principales de los factores físicos químicos en los meses de muestreo (triangulo rojo meses de surgencia y el azul meses de no surgencia).

Con la figura 11 se puede englobar todo lo comentado anteriormente dejando claro que las variaciones registradas en los parámetros abióticos tales como: salinidad, pH, oxígeno disuelto, temperatura, nutrientes C.S.M. y V.S. durante el período de muestreo señalan que ocurrieron dos eventos de surgencia, uno de mayor intensidad en

febrero y otro menos intenso en julio (2007) el cual presenta un comportamiento parecido a los meses de marzo, abril y mayo. Esto es semejante a lo reportado en años previos por otros autores (Febres-Ortega, 1974; Astor, Y. y col. 1998 y 2003), quienes señalan que para el sistema de la Fosa de Cariaco ocurren dos periodos de surgencia anual, uno de mayor intensidad a principios de año y otro de menor intensidad hacia mitad del año.

## CAPITULO II

### 2.- Dinámica del compartimiento fitoplanctónico

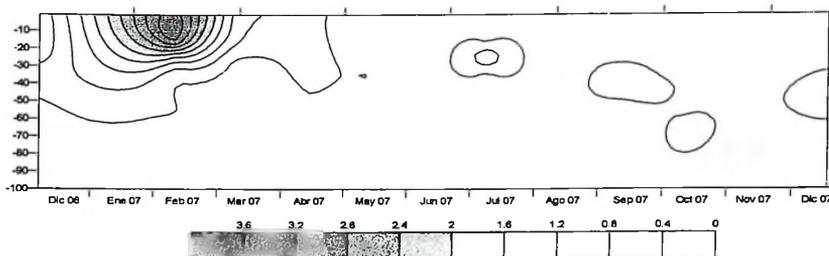
El fitoplancton es la puerta de entrada de la energía solar en el ecosistema pelágico y la base de su mantenimiento. Su dinámica poblacional muestra un desarrollo fugaz, una vez que alcanza una población relativamente densa, deja de multiplicarse o se multiplican a ritmo lento y empiezan a sedimentarse desapareciendo tras poco tiempo del agua y por esto es importante para el estudio de los sistemas acuáticos (Margalef 1982).

#### 2.1.- Concentración de clorofila-*a*

La clorofila *a* es una de los principales pigmento fotosintéticos que contiene el fitoplancton y la relevancia de su estimación deriva, en que grandes fluctuaciones en sus valores de concentración en el agua pueden reflejar cambios en el estado fisiológico de la comunidad fitoplanctónica, así como también permiten estimar el nivel de producción del sistema; además es posible la estimación de la biomasa algal a partir de esta variable (Margalef 1982).

La dinámica que sigue la concentración clorofila-*a* (figura 12) durante el período de estudio, a nivel superficial, alcanzó un valor promedio de  $0,40 \pm 0,71$  mg Chl m<sup>-3</sup>, con un valor máximo de 3,80 mg Chl m<sup>-3</sup> en el mes de febrero, correspondiendo a la respuesta del fitoplancton al primer pulso de surgencia del año, hasta un valor mínimo de 0,09 mg Chl m<sup>-3</sup> en el mes de octubre. Del mismo modo, se observa que en el mes de julio existe también un ligero aumento en la concentración de clorofila-*a* de 1,22 mg Chl m<sup>-3</sup> a 25 m

de profundidad que aunque no llega a la superficie como se observa en la figura 12, parece indicar que la surgencia fue menos intensa que la observada en el mes de febrero.



**Figura 12** Variación de la concentración de Clorofila-*a* ( $\text{mg Chl m}^{-3}$ ) en la columna de agua para los meses de muestreo.

Los valores promedios registrados en este trabajo se encuentran dentro del rango propuesto para la corriente de Benguela ( $3.0 \pm 1.5 \text{ mg m}^{-3}$ ) en la superficie siendo esta corriente la responsable de eventos de surgencia. (Piontkovski y col., 2003).

Otros autores reportan valores similares a los obtenidos en este estudio, un ejemplo de ello se observa para el océano Atlántico en épocas de surgencia ecuatorial, donde se registraron valores máximos de clorofila-*a* de alrededor de  $1,5 \text{ mg Chl m}^{-3}$  (Herbland y col. 1987). Corredor (1979) encuentra valores que varían entre 3 a  $0,6 \text{ mg Chl m}^{-3}$  en las costas colombianas sometidas a eventos de surgencia, mientras que Gómez y col. (1993) reportan valores de 2,31 y  $0,45 \text{ mg Chl m}^{-3}$  para la zona sur de la isla de Margarita. Ferraz-Reyes (1989) encontró 10 y  $< 1 \text{ mg Chl m}^{-3}$  en el golfo de Cariaco.

Walsh (1999) realizó un modelo para la fosa de Cariaco donde expresa que el fitoplancton responde a la surgencia con un máximo de clorofila-*a* cerca de la superficie

de 0 a 9,50 mg Chl m<sup>-3</sup>; Muller-Karger y col. (2001) reportan máximos de 0,4 mg Chl m<sup>-3</sup> en noviembre 1995 y valores de 1,5-3,0 mg Chl m<sup>-3</sup> entre enero y marzo 1996 para este sistema, igualmente Guzmán (2005) señala un máximo de 6 mg Chl m<sup>-3</sup> para febrero marzo del 2001 y Stavrinsky (2006) con 1,34 mg Chl m<sup>-3</sup> en el 2005 para el evento de surgencia reportado para ese año en el mes de abril. Todos estos valores corresponden con los obtenidos en esta investigación y apuntan hacia eventos de surgencia en la fosa de Cariaco para los primeros meses del año, provocando un aumento en la concentración de clorofila, el cual es debido al afloramiento hacia la superficie de aguas profundas y frías cargadas de nutrientes, que conduce a la aceleración de la tasa de crecimiento fitoplanctónica ocurriendo así aumentos en biomasa.

Herbland y col., (1987) encontró en el Atlántico tropical oriental, que las máximas concentraciones de clorofila-*a* están situadas en los gradientes más marcados de sales nutritivas, de temperatura y de luz. En Cariaco este comportamiento es similar, es decir, los máximos de biomasa durante los periodos de relajación se encuentran ubicados a pocos niveles iluminación (límite de la zona eufótica) y ricos en sales nutritivas. En este sentido los autores, Ferraz - Reyes (1983) y Rueda (2000) encontraron las máximas concentraciones de clorofila-*a* asociadas a la termoclina, donde se encuentran los nutrientes y al ocurrir el ascenso de estas aguas en los meses de surgencia, los máximos de clorofila se desplazan a la superficie.

Walsh (1999) y Guzmán (2005) señalan también que durante la surgencia disminuye la profundidad de la zona eufótica, asociando esta disminución al aumento en

la concentración de clorofila-*a* superficial, ya que un incremento en esta variable implica un mayor número de células fitoplanctónicas en la superficie, y por lo tanto una mayor retención de luz en las primeras capas de agua.

## 2.2 Productividad Primaria Neta del fitoplancton (P.P.N.)

La tasa de formación de compuestos orgánicos a partir de materia inorgánica a través de la fotosíntesis en la fosa de Cariaco se describe y se discute a continuación.

En la figura 13 se puede observar la tendencia que sigue la P.P.N. y como varía en el tiempo con dos focos de producción evidentes durante el período de muestreo. Con un valor promedio de  $1,83 \pm 3,31 \text{ mg C m}^{-3} \text{ h}^{-1}$ , el menor registro a nivel superficial se encontró en el mes de junio con  $0,92 \text{ mg C m}^{-3} \text{ h}^{-1}$ , mientras que el mayor se obtuvo en el mes de febrero con un valor de  $19,25 \text{ mg C m}^{-3} \text{ h}^{-1}$ , correspondiendo a la respuesta del primer pulso de surgencia por parte del fitoplancton. Del mismo modo se observa un segundo aumento de la producción a nivel superficial en el mes de julio de  $3,6 \text{ mg C m}^{-3} \text{ h}^{-1}$  correspondiendo al segundo pulso de surgencia del año de menor intensidad.

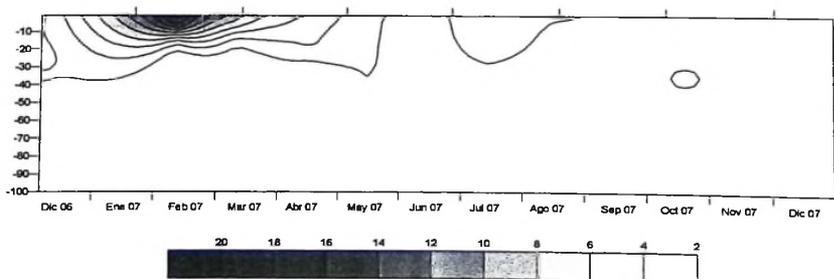


Figura 13 Variación de la productividad primaria neta fitoplanctónica ( $\text{mg C m}^{-3} \text{ h}^{-1}$ ) en la columna de agua para los meses de muestreo.

Estos valores de P.P.N. reportados pueden ser comparados con otros trabajos generalmente se comparó con el realizado en el Atlántico norte donde no ocurren eventos de surgencia, como por ejemplo, los resultados obtenidos por Li y col. (1993) ( $1,47 \text{ mg C m}^{-3} \text{ h}^{-1}$ ) encontrando que este es menos productivo que en el presente trabajo.

En Venezuela los valores de P.P.N. para zonas costeras destacan para el parque Nacional Morrocoy ( $3,52$  a  $90,03 \text{ mg C m}^{-3} \text{ h}^{-1}$ ) (Freire 2002) siendo este sistema costero bastante productivo al ser comparado con el presente trabajo. En cuanto a trabajos realizados para la P.P.N. de las zonas cercanas al área de estudio, tenemos a Gómez y Chanut (1993), los cuales señalan un valor de  $36,75 \text{ mg C m}^{-3} \text{ h}^{-1}$  para la zona sur de la isla de Margarita donde se encuentra la fosa, y para la Fosa de Cariaco, Walsh (1999) simula utilizando modelos matemáticos las dos depresiones que conforman la fosa, señalando que el fitoplancton responde a eventos de surgencia con un máximo en la productividad primaria neta cercana a la superficie de  $0$  a  $29,4 \text{ mg C m}^{-3} \text{ h}^{-1}$ , teniendo que estos valores son muy parecidos a los encontrados por este trabajo en la Fosa de Cariaco.

La figura 14 muestra los valores máximos de P.P.N. y concentración de clorofila-*a* obtenidos en los últimos 8 años para la Fosa de Cariaco. En la misma se observa que las mayores tasas de producción de carbono y los más altos valores de biomasa fitoplanctónica ocurren en los primeros meses del año, lo que corresponde con las épocas de surgencia. Asimismo se puede destacar de esta figura que para el año 2007, durante el cual se llevó a cabo esta investigación, los valores de P.P.N. y clorofila-*a* fueron entre los

más elevados con relación a años anteriores y ocurrieron en el mes de Febrero, lo que permitiría suponer que el fenómeno de surgencia del año 2007, particularmente para el mes de Febrero, fue de intensidad relativamente elevada ya que este se encuentra por encima del promedio ( $17 \pm 5,6 \text{ mg C m}^{-3} \text{ h}^{-1}$ ) de los meses de surgencia primaria para los ocho años reportados en la figura 14. Astor y col., (2003) señala que los eventos de surgencia para la Fosa de Cariaco tiene un comportamiento estacionario que se presenta cíclicamente a comienzo de año.

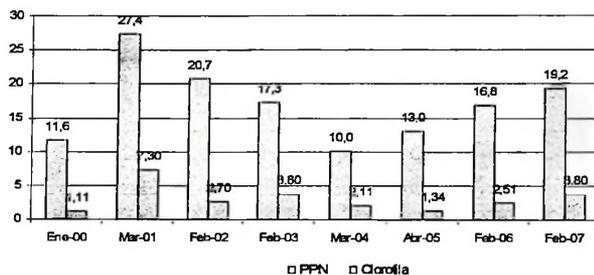


Figura 14 Valores de la P.P.N.  $\text{mg C m}^{-3} \text{ h}^{-1}$  y clorofila  $\text{mg Chl m}^{-3}$  superficial para los últimos ocho años para la Fosa de Cariaco

Los niveles elevados de productividad primaria están asociados a la entrada abundante de nutrientes (Herbland y col., 1987). Aun cuando en el océano abierto la productividad es muy baja, los afloramientos de masas de agua profundas constituyen una fuente de altas concentraciones de nutrientes que origina una gran productividad del fitoplancton (P.P.N.) (Begon y col., 1999). El mismo fenómeno se presenta para la Fosa de Cariaco cuando por acción del viento se mueven verticalmente las masas de aguas profundas ricas en nutrientes, haciéndolos disponibles para la comunidad de fitoplancton aumentado así la velocidad de producción de carbono.

Aceptando el hecho de que el cambio de la biomasa no es un buen indicador para valorar la productividad primaria dado que no toma en cuenta factores como el flujo de carbono asociado entre el CO<sub>2</sub> y la evolución del O<sub>2</sub> (Mann 1982), podemos observar en las figuras 12 y 13, que la concentración de clorofila-*a* mantiene su valor máximo a mayor profundidad que la productividad primaria, posiblemente porque la alta velocidad de producción de carbono, estimulada por una masa de agua superficial rica en luz y nutrientes, provoca el aumento en la biomasa fitoplanctónica, la cual, al ser más densa que el agua se hunde manteniendo su valor máximo en un mayor rango de profundidad (Falkowski, 1980).

Guzmán (2005) sugiere que para la Fosa de Cariaco la luz puede ser el factor limitante de la productividad en la época de fuerte surgencia debido a la disminución en la penetración de luz producto del apantallamiento por el propio fitoplancton, mientras que los nutrientes son limitantes en la época de relajación o estratificación.

### **2.3.- Índice de asimilación**

Muchos investigadores han considerado a la relación productividad primaria neta/clorofila-*a* (P.P.N./Chl-*a*) como el coeficiente de asimilación de carbono (Margalef 1983). Este cociente refleja la cantidad de carbono incorporado por unidad de clorofila-*a* y es un indicativo de la eficiencia del sistema para asimilar carbono en el proceso fotosintético a expensas de masa autótrófica. Así que, a mayores valores de este coeficiente, más eficientes serán los organismos autótróficos en producir Carbono. Se ha observado que bajo

condiciones óptimas de luz y nutrientes, los valores de este cociente oscilan alrededor de 25 mgC/mg Chlo-*a* (Margalef 1983; Spiniello 2006).

La tendencia que sigue el índice de asimilación para todos los meses puede observarse en la figura 15. El valor promedio fue de  $5,54 \pm 5,46$  mg C /mg Cl-*a* h<sup>-1</sup> y los valores más altos y bajos fueron de 20,86 mg C /mg Chl-*a* h<sup>-1</sup> para el mes de octubre y 5,07 mg C /mg Chl-*a* h<sup>-1</sup> para febrero, respectivamente. Este último valor coincide con el primer pulso de surgencia dado a nivel superficial.

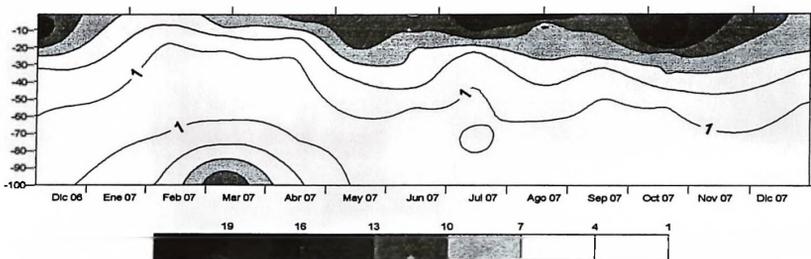


Figura 15 Variación del índice de asimilación (mg C /mg Cl-*a* h<sup>-1</sup>) en la columna de agua para los meses de muestreos

Estos valores son similares a los reportado por Freire (2002) los cuales oscilaron entre 433,87 y 1,45 mg C / mg Chl-*a* h<sup>-1</sup> para el parque Nacional Morrocoy. Este autor señala que el índice de asimilación aumenta a medida que se hacen disponibles los nutrientes en la época de lluvia. Sin embargo, para la fosa de Cariaco los valores disminuyen con respecto al aporte de nutrientes. Esto último refleja que ambos sistemas se comportan de manera distinta, en cuanto a la dinámica de nutrientes se refiere, ya que Morrocoy sigue una dinámica de entrada de nutrientes constantes durante todo el año,

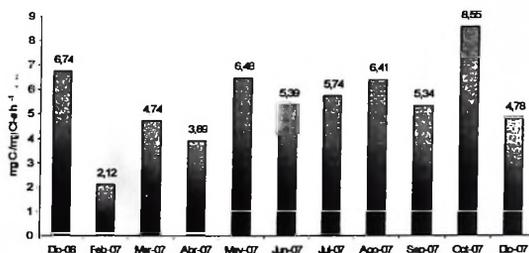
mientras que Cariaco tiene una dinámica mixta donde la surgencia y en consecuencia la entrada de nutrientes ocurre solo durante dos meses al año.

Mann (1982) señala que en zonas de surgencia, como la fosa de Cariaco, existen dos dinámicas de nutrientes distintas. La primera de ellas es dominada por el Nitrato que es propia de la surgencia, y ocurre cuando un flujo importante de nutrientes entra al sistema desde los fondos que están cargados de nitrato, provocando un pulso de biomasa que senece rápidamente por agotamiento. La segunda dinámica se da en las épocas de relajación, en la cual existe un dominio del amonio, producto de la excreción por parte de los heterótrofos y que se recicla de forma muy eficiente en la columna de agua lo que hace que el sistema sea también muy eficiente, lo que permitiría explicar el elevado valor de este índice de asimilación durante los meses de relajación.

Muller-Karger (2001) reporta valores de asimilación de 4,6 a 14 mg C /mg Chl-*a* h<sup>-1</sup> siendo los más bajos en época de surgencia y los más altos en relajación. También Guzmán (2005) señala valores de asimilación bajos para la época de surgencia intensa 8 a 13 mg C / mg Chl-*a* h<sup>-1</sup>, ambos para la Fosa de Cariaco. Estos valores se encuentran dentro del rango reportado para este estudio para la misma zona de estudio.

En la figura 16 el índice de asimilación se muestra particularmente bajo en las aguas superficiales durante los pulsos de surgencia. Esto puede ser explicado debido a que existen factores que limitan la asimilación de carbono fitoplanctónica como la luz, el tamaño y morfología del fitoplancton, además del tiempo requerido para adaptarse al ambiente (Man 1982). Para Cariaco se podría decir que, el fitoplancton esta limitado por

luz en surgencia lo que implicaría que el tamaño de las células es mayor para así poder captar más luz, lo que redonda una mayor concentración de clorofila-*a* produciendo así una disminución en el valor del índice y haciendo al sistema menos eficiente.



**Figura 16** Variación del promedio del índice de asimilación (mg C / mg Cl-a h<sup>-1</sup>) para la Fosa de Cariaco.

Los factores físicos que pueden afectar al fitoplancton y en consecuencia al índice de asimilación en la Fosa de Cariaco son la tasa de hundimiento y la incorporación de nutrientes respecto al tamaño y a la superficie de contacto. Husmain (2002) señala que la tasa de hundimiento aumenta con el tamaño de la célula. Este movimiento de caída es favorable ya que aumenta la difusión en la superficie de la célula y ayuda la recepción de nutrientes, pero tiene una desventaja que tiende apartar al fitoplancton de la zona eufótica (Mann 1982). En periodos de surgencia tienden a dominar las células grandes (Stavrinsky 2006) debido a que disminuye su tasa de hundimiento por la velocidad de surgencia ascendente que la contrarresta (Rojas 2004). Estas células grandes aumentan la producción de carbono (P.P.N.) pero lo hacen a expensas de mayor masa autotrófica, ya que cada célula requiere más biomasa para captar más luz, que es lo que esta limitando su capacidad (velocidad) de incorporar carbono, y esta asimilación de nutrientes es realizada ineficientemente debido también a su baja relación área-volumen, dando como resultado

que el sistema sea poco eficiente. Así entonces durante los eventos de surgencia se observa una alta P.P.N., pero esto ocurre a expensas de una mayor biomasa, o sea que se requieren más unidades de clorofila para producir carbono a la misma velocidad con la que se incorpora en épocas de relajación, lo que hace que la asimilación sea menos eficiente en surgencia en comparación a la relación

Cuándo los nutrientes son escasos, esto es, durante el periodo de estratificación, son más exitosas las células pequeñas del fitoplancton (Mann 1982). Por consiguiente un componente importante en la época de relajación en la Fosa de Cariaco son las células del nano y ultraplancton (Stavrinsky 2006), las cuales debido a que su tasa de hundimiento no es tan alta se mantienen por mas tiempo en la zona eufótica (Rojas 2004). Si bien en la época de relajación la P.P.N. es baja, la biomasa autotrófica incorporada es aun más baja y por ende esos pocos organismos autotróficos que incorporan eficientemente el poco nutriente disponible debido a la alta relación área-volumen, son los encargados de fotosintetizar ese carbono, haciendo la época de estratificación más eficiente en cuanto a la asimilación de carbono.

#### **2.4.- Relación fitoplancton ambiente**

El fitoplancton deriva con la corriente y es afectado por una serie de factores ambientales que lo rodean adaptándose a cada uno de estos. La relación que posee el fitoplancton con el ambiente es muy estrecha y este responde de diferentes formas a las variaciones del mismo (Bougis 1976). Al realizar las correlaciones entre el promedio mensual de la P.P.N. y los factores fisicoquímicos obtenidos durante esta investigación,

solo se presentó correlación positiva con los nutrientes (nitratos  $r = 0,72$   $p = 0,045$ ) indicando así que a mayores concentraciones de nutrientes la P.P.N. aumenta. Por otra parte se obtuvo correlación negativa significativas con la temperatura ( $r = - 0,74$   $p = 0,036$ ). Por lo tanto es posible afirmar que durante el periodo de surgencia, el cual se caracteriza por presentar aguas superficiales más frías y ricas en nutrientes, la productividad es mayor.

Se realizó un análisis de similitud para así detectar las relaciones entre las variable intrínsecas del fitoplancton y las variables ambientales durante el periodo de estudio (C.S.M., V.S., temperatura, salinidad, pH, oxígeno disuelto y nitratos).

Los resultados obtenidos del análisis de componentes principales (A.C.P.) se muestran en la tabla 5 (valores de autovalores, porcentaje de varianza explicada y acumulada). Mientras que en la tabla 6, se señala los coeficientes de correlación de los componentes principales considerados para dicho análisis ( $r$ ). Para el análisis se utilizaron los dos primeros componentes, los cuales explicaron el 77,4 % de la varianza de las variables fisicoquímicas entre si.

**Tabla 5.** Autovalores, % de varianza explicada y acumulada en los 3 primeros componentes

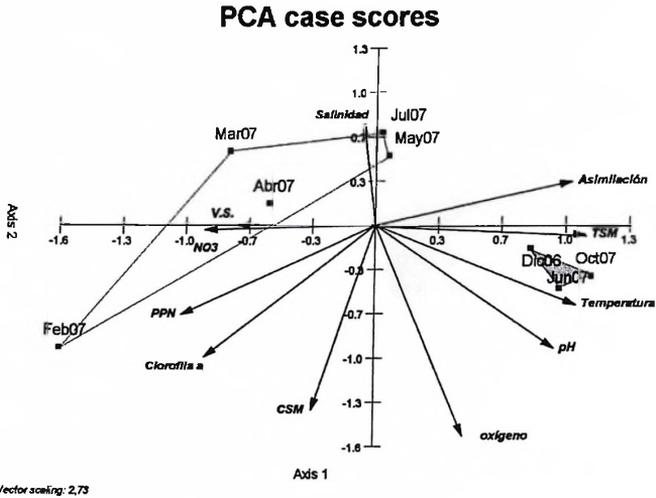
	CP1	CP2	CP3
<b>Auto valor</b>	6,3	2,3	1,3
<b>% de varianza</b>	56,9	20,5	11,9
<b>% de V. acumulada</b>	56,9	77,4	89,3

**Tabla 6.** Coeficientes de correlación ( $r$ ) de los tres primeros componentes principales de las variables ambientales

	CP1	CP2	CP3
Temperatura	0,377	-0,216	-0,029
pH	0,337	-0,333	-0,12
Salinidad	-0,024	0,273	0,707
Oxígeno	0,168	-0,568	0,087
NO3	-0,322	-0,011	-0,057
V.S.	-0,262	0,001	-0,434
CSM	-0,119	-0,498	0,463
TSM	0,395	-0,028	-0,046
PPN	-0,366	-0,24	-0,106
Chlo a	-0,321	-0,354	-0,111
Asimilación	0,368	0,116	-0,215

El biplot generado en el análisis (Figura 17) muestra como la P.P.N. y la clorofila-*a* aporta a la separación de los meses de surgencia, ya que ambas variables aumentan en épocas de surgencia.

En el primer eje (Axis 1) el mes que se encuentra más separado y distante en el biplot es febrero que esta caracterizado según el gráfico por altos valores de P.P.N. y clorofila-*a*, los cuales a su vez se relacionan con una mayor concentración de nitratos y una mayor profundidad de la C.S.M., lo que hace pensar que es en este mes cuando ocurre el pulso de surgencia, la cual provoca aumentos en la P.P.N. y clorofila-*a* y aumento de la profundidad del límite inferior de la C.S.M. Los meses de marzo, abril, mayo y julio, estuvieron relacionados con valores altos de salinidad, nutrientes, velocidad de surgencia (V.S.), y en menor intensidad, Clorofila, P.P.N. y aumento del límite inferior de la C.S.M.. Los meses de diciembre 2006, junio y octubre 2007 presentaron los mayores registros temperatura pH y oxígeno representando la época de relajación. Así mismo estos meses se relacionan con los mayores valores del índice de asimilación, lo que indica que el sistema de producción de carbono fotosintético es más eficiente durante los meses de intersurgencia.



**Figura 17** Biplot del Análisis de Componentes Principales de los factores físicos químicos en los meses de muestreo (triángulo rojo meses de surgencia y el azul meses de no surgencia).

En resumen se observan claramente que existen dos pulsos de surgencia en cuanto a la P.P.N., la clorofila-*a*, y el índice de asimilación, uno intenso en febrero y otro menos intenso en julio. Asimismo los datos parecen indicar que también existen dos períodos de relajación distintos entre sí, uno de Marzo a Junio y otro de Agosto a Enero. El periodo de marzo a Julio pareciera ser una época donde las condiciones de surgencia van suavizándose lentamente, mientras que el período de Agosto a Octubre parece corresponderse con una verdadera relajación.

## **CAPITULO III**

### **3.- Dinámica de compartimiento zooplanctónico.**

#### **3.1.- Composición y abundancia del componente zooplanctónico.**

##### **3.1.1.- Abundancia total del zooplancton.**

La comunidad del zooplancton durante la época de estudio estuvo representada por un total de 87 taxa que incluyeron especies tanto del meroplancton como del holoplancton. La distribución de especie del holoplancton muestra 56 especies del grupo de los copépodos, donde 36 corresponde al orden de los Calanoida, 5 especies al orden Ciclopoide, 4 especies al orden Harpacticoida y 12 especies al orden Poecilostomatoida; Se registraron igualmente 2 especies del grupo de los cladoceras, 3 especies de apendicularios, 2 especies de taliaceos y 2 especies de moluscos. En cuanto al meroplancton se reportan larvas de distintos grupos como equinodermos, cirripedos, bivalvo y además de huevos de pez.

En la tabla 7 se observa que los meses de julio y febrero mostraron los mayores valores de riqueza de especies, cabe destacar que estos meses corresponden con los pulsos de surgencia observados durante el período de estudio. Así mismo se observa que el mes de Febrero, correspondiente con el mayor pulso de surgencia, presentó también la mayor representación de grupos del meroplancton.

Tabla 7 Presencia y ausencia de los taxa registrados para cada mes de estudio (x = presencia).

Taxa	D	F	M	A	M	J	J	O	Taxa	D	F	M	A	M	J	J	O
<i>Acartia liljeborgii</i>		X			X				<i>Oncaea mediterranea</i>	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Acartia spinata</i>			X		X	X	X		<i>Oncaea conferta</i>		X	X		X		X	X
<i>Calanopia americana</i>	X						X		<i>Oncaea venusta</i>	X	X			X	X		X
<i>Calanus minor</i>					X	X			<i>Oncaea noctopus</i>			X					
<i>Calocalanus pavo</i>	X			X	X				<i>Isuertina acutifrons</i>		X	X	X	X		X	X
<i>Calocalanus styliremis</i>					X	X			<i>Lubbockia squillimana</i>						X		X
<i>Calocalanus contractus</i>					X	X	X	X	<i>Macrosetella gracilis</i>	X	X	X			X	X	X
<i>Candacia curta</i>					X	X	X		<i>Macrosetella rosea</i>				X	X		X	X
<i>Candacia pachydactyla</i>						X	X		<i>Oithona plumifera</i>	X	X	X	X	X	X	X	
<i>Centropage velificatus</i>		X	X	X	X				<i>Oithona setigera</i>	X	X	X	X	X	X	X	
<i>Clausocalanus furcatus</i>	X	X	X	X	X	X	X	X	<i>Oithona robusta</i>		X						
<i>Clausocalanus arcuicornis</i>			X	X	X	X	X	X	<i>Oithona nana</i>				X	X			
<i>Euaetideus acutus</i>			X						<i>Oithona atlantica</i>								X
<i>Eucalamus elongatus</i>	X								Naupilios	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Eucalamus subtenius</i>		X	X	X	X	X			Copepodito	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Euchaeta marina</i>	X	X	X	X	X	X	X	X	<i>Oikopleura</i> sp	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Euchaeta acuta</i>				X					<i>Fritillaria</i> sp	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Haloptilus longicornis</i>	X	X							<i>Sagitta</i> sp	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Ichnocalanus plumulosus</i>	X				X	X	X		<i>Penilia</i> sp	X	X	X	X			X	X
<i>Lucicutia flavicornis</i>	X	X	X			X	X		<i>Apendicularia</i> sp		X						
<i>Lucicutia clausi</i>		X							Poliquetos		X	X	X			X	X
<i>Mecynocera clausi</i>					X				<i>Salpa</i> sp	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Neocalanus gracilis</i>	X			X	X	X	X		Sifonoforos		X	X					X
<i>Paracalamus aculeatus</i>	X	X	X	X	X	X	X	X	<i>Traquimédusa</i>	X	X	X	X		X	X	
<i>Paracalamus quasimodo</i>							X		Isopodos		X						
<i>Pareucalamus sewelli</i>		X	X	X	X	X	X		Pteropodo		X		X				
<i>Parvocalamus crassirostris</i>			X	X					Heteropodo	X	X	X	X	X	X		
<i>Rhincalamus cornutus</i>		X			X				Eufácidos		X						
<i>Scolecathrix danae</i>		X		X			X		<i>Narcomédusa</i>			X					
<i>Subeucalamus suberassus</i>	X	X	X		X	X	X		Ostracodos	X		X	X	X		X	X
<i>Subeucalamus crassus</i>		X							Harpacticóide			X	X	X	X		X
<i>Subeucalamus monachus</i>						X			<i>Lucifer</i> sp	X		X				X	
<i>Temora turbinata</i>	X	X	X	X	X	X	X		<i>Doliolum</i> sp				X		X	X	X
<i>Temora stylifera</i>		X		X	X	X			<i>Evadne</i> sp	X			X			X	
<i>Temoroplia mayumbaensis</i>	X	X							Antípodios					X			X
<i>Undinula vulgaris</i>					X	X	X		H. Pez		X			X			
<i>Copilia mirabilis</i>				X					L. pez	X				X	X	X	X
<i>Corycaeus catus</i>	X			X	X				L. gasteropodo *		X	X	X				
<i>Corycaeus spiciosus</i>	X	X		X	X	X	X		L. Poliqueto *		X	X	X			X	
<i>Corycaeus typicus</i>	X		X			X			L. Cirrípedos *		X	X					
<i>Corycaeus furcifer</i>	X								L. equinodermo *		X					X	X
<i>Corycaeus laevis</i>			X		X	X	X		L. bivalvo *		X						
<i>Corycaeus latus</i>				X	X				L. decapoda *	X	X	X				X	
<i>Farranula gracilis</i>	X			X		X		X	Riqueza de Taxa	38	46	40	37	46	35	46	38

Todos los copepodos pertenecen al holoplanto

\* Grupos del Meroplanton

Dentro de la comunidad del zooplankton aquí evaluada, solo 7 taxa se presentaron durante todo el período de estudio, lo cual parece indicar que estos son propios del area

evaluada. Entre estas se encuentran 3 especies de copépodos del orden Calanoida, *Clausocalanus furcatus*, *Euchaeta marina*, los cuales han sido reportados para aguas de mediana profundidad, y *Paracalanus aculeatus*, muy abundante en aguas superficiales (Zoppi 1961) y 1 especie del orden de los Poecilostomatoida, *Oncaea mediterranea*. Estas especies han sido reportadas para Venezuela. Márquez y col., (2006) las reportó para el golfo de Cariaco, Casanova (2007) para el archipiélago de los Roques, y para la Fosa de Cariaco Legaré (1961) reporta estas especies de copépodos dentro de las más abundantes para la zona. Los otros 3 taxa pertenecen al grupo de los Apendicularios (*Oikopleura* sp. y *Fritillaria* sp.) y al grupo de los Chaetognatos (*Sagitta* sp), los cuales también han sido reportados como abundantes para la zona (Zoppi, 1961)

La composición y abundancia del zooplancton en la Fosa de Cariaco se encuentra dominada por organismos holoplanctónicos de aguas oceánicas, y en especial por copépodos pelágicos. En la figura 18 se observa al meroplancton en menor abundancia en comparación con el holoplancton, pero ambos mantienen un mismo patrón temporal, caracterizado por máximos valores para los meses de Febrero y Julio, los cuales representan el primer y el segundo pulso de surgencia respectivamente. Estos resultados coinciden con lo observado por Urosa (1983) en la cuenca Tuy-Cariaco y Peñuela (2000) para esta misma zona. Asimismo, todos los copépodos identificados han sido reportados para Venezuela (Anexo 1).

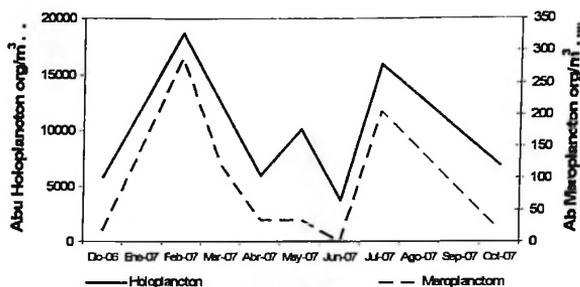


Figura 18 Abundancia total de los organismos zooplanctónicos ( $\text{org}/\text{m}^3$ ) de origen meroplanktónico y holoplanktónicos durante el período de muestreo.

La abundancia promedio total de los organismos zooplanctónicos durante el período de muestreo fue de  $10.019 \pm 5.427 \text{ org} \cdot \text{m}^{-3}$ , con un máximo para febrero (época de surgencia) y el mínimo para junio con valores de  $18.975 \text{ org} \cdot \text{m}^{-3}$  y  $3.714 \text{ org} \cdot \text{m}^{-3}$  respectivamente. Estos valores son superiores a los promedios reportados por Márquez (2004)  $562 \text{ org} \cdot \text{m}^{-3}$  y Gutiérrez (2004)  $1083 - 116 \text{ org} \cdot \text{m}^{-3}$  para la zona de estudio y esta diferencia puede ser debida a la técnica de muestreo utilizada para este estudio, la cual incluyó el uso de una malla de menor apertura de poro ( $130 \mu\text{m}$  de luz) lo que pudo haber permitido la recolección de un mayor número de organismos de talla pequeña. Gutiérrez (2004) realizó dos arrastres con dos aberturas de poros de malla diferentes de  $500$  y  $200 \mu\text{m}$  encontrando mayor abundancia y biomasa en la malla de  $200 \mu\text{m}$ . Asimismo Márquez (2004), señala para la Fosa de Cariaco una alta abundancia de organismos cuya talla oscila entre  $60-200 \mu\text{m}$ , siendo además estas tallas las más representativas de los copépodos herbívoros.

En general la abundancia del zooplancton en este sistema se encuentra dominada por el grupo de los copépodos representando en todos los meses más del 80% de la

abundancia total zooplanctónica. Resultados similares han sido reportados por (Zoppi 1977, Urosa 1983, Peñuela 2000, Camisotti 2004, Gutiérrez 2004, Márquez 2004) para ésta y otras áreas marinas del país.

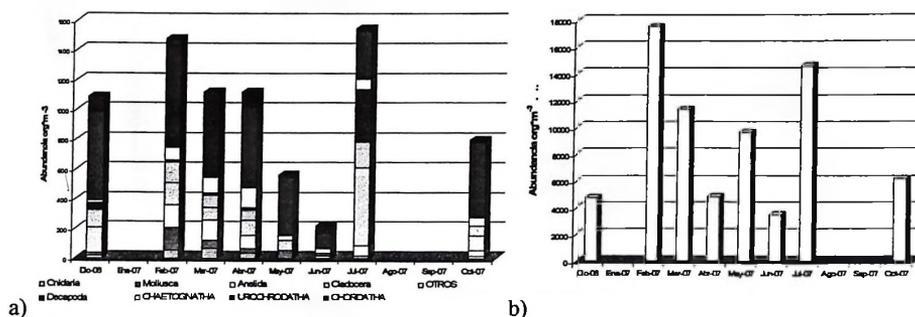
La figura 19 muestra la abundancia del zooplancton discriminada en dos grupos. El primer grupo (figura 19a) corresponde a todos los organismos que no pertenecen al grupo de los copépodos y que muestran una abundancia acumulada promedio igual al 10,24% de la abundancia total. El segundo grupo (figura 19b) representa al grupo de los copépodos, los cuales presentan una abundancia promedio correspondiente al 89,09% de la abundancia zooplanctónica total.

En la figura 19b se observa que el patrón temporal de abundancia para los copépodos está marcado por dos máximos, uno correspondiendo al primer pulso de surgencia (febrero) y otro de menor abundancia representando al segundo pulso de surgencia (julio). El mismo patrón se observa para el resto de los grupos del zooplancton (figura 19a)

Los Urochordata representaron el segundo grupo de importancia para la comunidad zooplanctónica e incluyó a los géneros *Oikopleura* sp, *Fritilaria* sp, *Apendicularia* sp, *Salpa* sp, y *Doliolum* sp. Su importancia numérica se mantiene hasta el mes de Julio cuando son reemplazados por el grupo de los cladóceros (figura 19a), lo que parece indicar que el segundo pulso de surgencia provocó un aumento en la abundancia de los cladoceros. Es probable que el mes de Julio coincida con el período reproductivo

de este grupo ya que se observaron hembras ovígeras en las muestras de ese mes (Anexo 3). Igual resultado fue reportado por Zoppi (1977) para los cladóceros de la zona de estudio.

Además se observó al igual que Peñuela (2000) que solo en la época de surgencia febrero 2007 aparecieron larvas de bivalvos, las cuales pueden considerarse indicadoras del meroplankton para la época de surgencia.



**Figura 19** Abundancia total de los organismos zooplanctónicos ( $\text{ogr}/\text{m}^3$ ) durante el período de muestreo. a) abundancia de los organismos zooplanctónicos sin los copépodos b) abundancia total de los copépodos.

### 3.1.2.- Abundancia de copépodos

Según la abundancia y aparición de las especies de copépodos para las épocas de surgencia y relajación se realizó la tabla 8, en esta se excluyeron las 4 especies reportadas durante todos los meses de muestreo (más abundantes). Categorizando a groso modo a través de los copépodos las épocas muestreadas. Para la época de intensa surgencia se tomaron en cuenta a las especies que tenían una alta abundancia en el mes de febrero y para la época de relajación a las especies que se encontraban en los meses de diciembre, junio y octubre. Observando que la mayoría de las especies reportadas para la época de

relajación se encuentran en el mes de intensa surgencia (febrero), la única especie que se encontró solo en los meses de relajación fue *Ichnocalanus plumulosus*.

**Tabla 8** Composición de las especies de copéodos mas abundantes presentes en época de intensa surgencia (mes de febrero) y en época de relajación (meses de diciembre, junio y octubre).

Intensa surgencia mes feb	Relajacion dic, jun, oct
<i>Centropage velificatus</i>	<i>Corycaeus spieciosus</i>
<i>Corycaeus spieciosus</i>	<i>Ichnocalanus plumulosus</i>
<i>Eucalanus subtenuis</i>	<i>Macrosetella gracilis</i>
<i>Euterpina acutifrons</i>	<i>Oncaea venusta</i>
<i>Lucicutia flavicornis</i>	<i>Subeucalanus subcrassus</i>
<i>Macrosetella gracilis</i>	<i>Temora turbinata</i>
<i>Oithona plumifera</i>	
<i>Oithona setigera</i>	
<i>Oncaea conifera</i>	
<i>Oncaea venusta</i>	
<i>Pareucalanus sewelli</i>	
<i>Subeucalanus subcrassus</i>	
<i>Temora turbinata</i>	
<i>Temora stylifera</i>	
<i>Temoropia mayumbaensis</i>	

La abundancia total promedio de copéodos durante el periodo de muestreo fue de  $1.356 \pm 1.677,2 \text{ org} \cdot \text{m}^{-3}$ . La figura 20 muestra el patrón temporal de abundancia de este grupo discriminado por estadios. El estadio que más aportó a la abundancia de los copéodos en todos los meses fue el de los adultos con un valor máximo de  $1.1419 \text{ org} \cdot \text{m}^{-3}$ . Los copepoditos siguen en importancia numérica a los adultos en todos los meses excepto en Julio cuando fueron los mas abundantes. Cabe destacar que para este estadio se consideraron todos los individuos pre-adultos sin discriminación de especies. Según Campos y Suárez (1994) los copéodos son el estadio mas frecuente en todo el componente zooplanctónico. Los nauplios fueron el estadio de menor importancia con un

valor máximo de  $136 \text{ org} \cdot \text{m}^{-3}$  (figura 20). Encontrándose este valor por encima del reportado por Stavrinyak (2006)  $80 \text{ ogr/l}$  en el mes de marzo 2005, mes de surgencia para ese año, para la zona. La escasez de nauplios en el material colectado se debió posiblemente al tamaño de luz de la red de arrastre, el cual fue superior a la talla de los nauplios más jóvenes y en consecuencia estos no fueron atrapados en el arrastre. Esta abundancia de nauplios se observa también para la comunidad de copépodos en la Fachada Atlántica (Camisotti 2004).

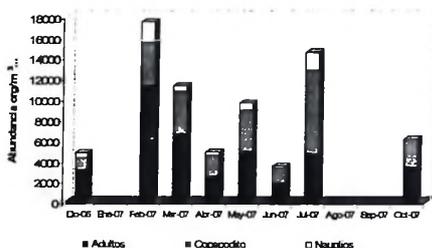
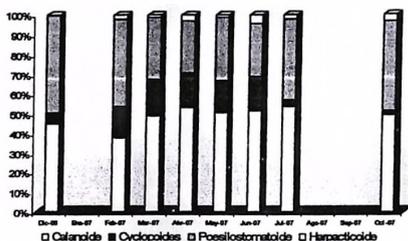


Figura 20 Abundancia de los copépodos y sus estadios nauplios, copepoditos y adultos para el período de muestreo.

En la figura 21 se observa la distribución porcentual de la abundancia de los grupos taxonómicos de copépodos registrados en este estudio. El grupo de Calanoides representa un promedio del 49%, seguido por los Poecilostomatoides con un 37%, los Cyclopoides con un 12% y por último, los Harpacticoides representando a la población de copépodos adultos con menos del 5%. Zoppi (1961) encontró la misma estructura para el golfo de Cariaco donde son los Calanoides los más abundantes y los Harpacticoides los de menor aporte, debido a que las especies pertenecientes a este último grupo son en su mayoría bentónicas (Zoppi, 1961) y por lo tanto poco representativas en la columna de agua, particularmente en zonas de gran profundidad como la Fosa de Cariaco.



**Figura 21** Composición porcentual de los copépodos adultos en sus cuatro grandes grupos estudiados Calanoide, Ciclopoide, Poecilostomatoide y Harpacticoides durante el período de muestreo.

### 3.1.3.- Biomasa total de copépodos.

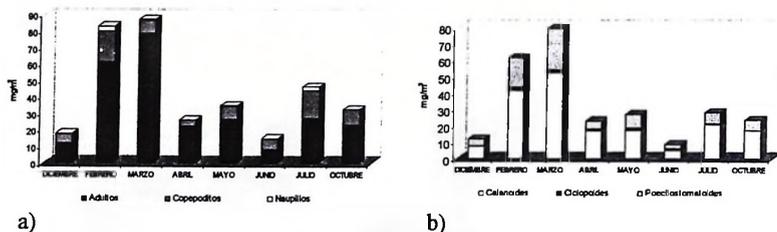
El promedio de la biomasa total de copépodos fue de  $43,16 \pm 28,04 \text{ mg/m}^3$ . El patrón de variación temporal de esta variable se refleja en la figura 22. Los mayores valores de biomasa se registraron para los meses de Febrero y Marzo, mientras que los valores mínimos se presentaron en Junio y Diciembre. En la figura 22 (a) se muestra la biomasa total de copépodos y la contribución que realiza cada uno de los estadios. A igual que lo observado para la abundancia, los adultos conforman el estadio de mayor biomasa, presentando un valor promedio  $32,84 \pm 24,67 \text{ mg/m}^3$ , con valores máximos de  $79 \text{ mg/m}^3$  en el mes de marzo y mínimos  $6,44 \text{ mg/m}^3$  en el mes de junio. Para los copepoditos el promedio se ubico en  $9,46 \pm 5,56 \text{ mg/m}^3$  con máximos de  $18,87 \text{ mg/m}^3$  en el mes de marzo y mínimos de  $3,31 \text{ mg/m}^3$  en el mes de abril, y finalmente, tenemos a los nauplios que tuvieron un promedio de  $0,88 \pm 1,01$  con valores máximos de hasta  $2,92 \text{ mg/m}^3$  en el mes de febrero y mínimos de  $0,07 \text{ mg/m}^3$  en el mes de junio.

Estos resultados son comparables a los obtenidos por diferentes autores en el golfo de Cariaco y las zonas aledañas dentro de los que destacan Bastardo (1975 en Márquez y col., 2006) quien realizo un estudio de biomasa del zooplancton en la estación

mas profunda del golfo de Cariaco cerca de la Fosa y reportando valores de peso seco que estuvieron entre 21,15 y 38,82 mg/m<sup>3</sup> siendo estos valores muy parecidos a los encontrados en este trabajo. También se encuentra Peñuela (2000) quien realiza un estudio del zooplancton y determina que la biomasa seca para la Fosa tiene un valor máximo de 190,33 mg/m<sup>3</sup> siendo este valor muy elevado con respecto al encontrado en este trabajo. Mas recientemente Márquez (2004) y Gutiérrez (2004) evaluaron la zona de estudio encontrando valores de biomasa de zooplancton que van desde 1-39 mg/m<sup>3</sup> y 5,4 – 18,31 mg/m<sup>3</sup> respectivamente, siendo estos valores menores a los reportados por este trabajo.

Cabe destacar que la mayor biomasa de copépodos se presenta al mes siguiente de ocurrir el máximo de biomasa fitoplanctónica, lo que indica un ligero desfase en las curvas de crecimiento para ambos componentes, la cual esta ampliamente reportada en la literatura (Bougis 1976). El patrón de variación temporal en la biomasa de copépodos, en el cual se observa un máximo luego del mes de intensa surgencia concuerda con lo reportado por Gutiérrez (2004) para la fosa de Cariaco. Asimismo, se observa en la figura 22 a que en el mes de febrero existe una biomasa importante de copepoditos que disminuye en un 42% para el mes siguiente, donde el mayor aporte lo realizan los adultos. Esto explicaría el crecimiento de la comunidad de copépodos en función de los estadios juveniles que aprovechan el aporte del fitoplancton como fuente de alimento en el primer pulso de surgencia.

La figura 22 b) muestra la biomasa de cada uno de los distintos grupos taxonómicos que conforman a los copépodos. Es posible observar como los Calanoides fueron los que mas aportan a la biomasa de los adultos (69%). Se hace obvio que su mayor abundancia y talla en comparación con los otros grupos taxonómicos contribuyen sustancialmente a su dominancia en términos de la biomasa (Márquez 2004 Camisotti 2004). Luego siguen los Poecilostomatoides con un porcentaje promedio del 28% y por ultimo, los Ciclopoides con un 5%. Esta tendencia concuerda con la obtenida para la abundancia.



**Figura 22 a)** Biomasa total de copépodos y la contribución de los estadios nauplios copepoditos y adultos a la misma, **b)** biomasa de los copépodos adultos y la contribución de cada uno de los grupos Calanoida, Cyclopoida y Poecilostomatoida.

Observando que la diferencia en la biomasa entre el mes de febrero y marzo en la figura 22 b se hace más grande para los copépodos adultos que para los copépodos en general (figura 22 a), ya que la población de adultos es la que esta marcando a la población. Observando en ésta el continuo de los copepoditos pasando a copépodos adultos de un mes a otro y aumentando su biomasa a expensas del aporte de alimenticio del fitoplancton, por esto son los copepoditos los que caracterizan a la época de intensa surgencia (febrero) y los copépodos adultos los que poseen una mayor biomasa en marzo. Además se observa claramente que la población de adultos en el segundo período de surgencia en julio no es tan marcado apoyando el hecho de que en los periodos de

comienzo de surgencia la población de copépodos la caracteriza son los copepoditos y no por adultos, esta cae en el siguiente mes posiblemente debido a que el aporte de alimento no es sostenido en el tiempo y los copepoditos no prosperan.

### **3.2.- Estructura trófica de la comunidad zooplanctónica.**

Para lograr describir eficientemente la estructura trófica del zooplancton es necesario conocer sus hábitos alimenticios y particularmente de los copépodos ya que como se dijo anteriormente son el grupo más importante en cuanto a biomasa y abundancia de la Fosa de Cariaco. Según lo descrito por Campos y Suárez (1994) estos copépodos poseen varias formas y estrategias de alimentación pudiendo ocupar varios niveles tróficos en el ambiente pelágico.

El zooplancton de ambientes oligotróficos ha sido considerado como un factor regulador de la biomasa y composición de la comunidad fitoplanctónica a través de la cadena trófica herbívora (Marshall, 1973; Mallin y Perl, 1994, Spiniello, 1997). Por consiguiente variaciones temporales en la abundancia y composición del zooplancton herbívoro podrían generar cambios en el flujo de carbono.

La estructura de la comunidad zooplanctónica, y en particular del zooplancton herbívoro puede estar afectada por la disponibilidad de otra fuente de incorporación de carbono distinta a la autotrófica, estudios realizados han propuesto a la vía microbiana como otra fuente de incorporación de carbono pelágico. Siendo esta muy difícil de separar de la fitoplanctónicas por lo que se sugiere calcular para el componente

autotrófico que la relación herbívoros/omnívoros como fuente de alimento es de gran importancia para la transferencia de energía (Mousseau y col, 2001).

Los estudios de producción biológica del ecosistema planctónico han estado enfocados en la producción secundaria de copépodos herbívoros/omnívoros y su dependencia con la P.P.N. (Mauchline y col 1998).

Para estimar el flujo de carbono directo entre la oferta de carbono por parte del fitoplancton (P.P.N.) y la demanda por el zooplancton, se hace necesario estimar la biomasa y producción de los componentes zooplanctónicos con hábitos de herbivoría y omnivoría, y dado que los copépodos representan el grupo con mayor abundancia en este sistema, se seleccionaron para este estudio solo aquellas especies que presentaron dichos hábitos de alimentación

En la tabla 9 se muestran las especies de copépodos herbívoros/omnívoros que se encontraron en la fosa de Cariaco durante todo el período de muestreo, esta clasificación se realizó en función a lo reportado en la literatura consultada (Marshall, 1973; Vidal y Smith, 1986; Kleppel y col, 1988; Nielsen y Sabatini, 1996; Nakamura y Tuner, 1997; Swadling y col., 1997; Hirst y Lampitt 1998; Sautor, 2000). Se observaron un total de 11 especies de copépodos herbívoros/omnívoros, 6 del Orden Calanoida así como todas las especies del orden Cyclopoida (5). Esta riqueza representa el 22 % del total de especies de copépodos reportados para este trabajo y en términos de abundancia representan el 58 % de los copépodos totales para este estudio.

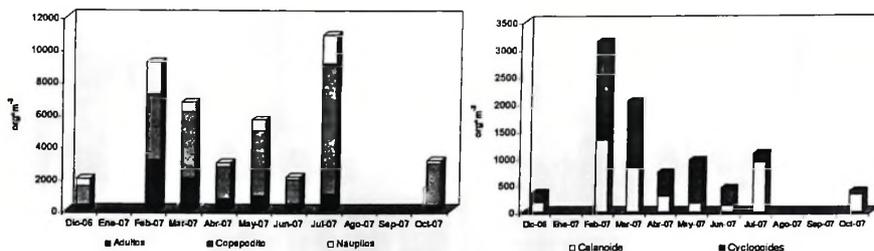
**Tabla 9** Taxa zooplanctónicas herbívoras/omnívoras presentes en la Fosa de Cariaco

Especie/Grupo		Gremio	Referencia
Calanoida	<i>Neocalanus gracilis</i>	Herbívoro	Marshall, 1973; Vidal y Smith, 1986; Kleppel y col, 1988
	<i>Acartia spinata</i>	Herbívoro/ Omnívoro	Marshall, 1973; Vidal y Smith, 1986; Mauchline y col 1998; Sautour, y col. 2000
	<i>Paracalanus aculeatus</i>		
	<i>Paracalanus crassirostris</i>		
	<i>Temora stylifera</i>		
	<i>Temora turbinata</i>		
Ciclopoida	<i>Oithona plumifera</i>	Herbívoro/ Omnívoro	Marshall, 1973; Vidal y Smith, 1986; Nielsen y Sabatini, 1996; Swadling y col., 1997; Hirst y Lampitt 1998
	<i>Oithona setigera</i>		
	<i>Oithona robusta</i>		
	<i>Oithona nana</i>		
	<i>Oithona atlantica</i>		
Copepoditos		Herbívoro	Marshall, 1973; Vidal y Smith, 1986.
Nauplios		Herbívoro	Marshall, 1973; Vidal y Smith, 1986.

### 3.2.1.- Abundancia de los copépodos herbívoros/omnívoros

La figura 23 muestra el patrón de variación temporal en la abundancia de los copépodos herbívoros y omnívoros donde se observa que los copepoditos logran capitalizar el mayor porcentaje de la abundancia total. La figura 23 a muestra que los valores máximos de abundancia para el conjunto de fracciones de talla de los copépodos herbívoros y omnívoros ocurren en los dos meses de pulsos de surgencia (julio y febrero) en el mes de julio la abundancia de copépodos herbívoros/omnívoros representa el 74 % de la comunidad de copépodos en general. En la figura 23 b) se observa como es la dinámica de la abundancia de los copépodos herbívoros/omnívoros adultos y como esta disminuye a medida que transcurre el año, con un máximo en el mes de febrero, donde los adultos Ciclopoides en abundancia generalmente son mayores que los Calanoides menos en los meses de julio donde se observa un leve aumento de estos concordando con

el segundo pulso de surgencia, y octubre donde también son superiores que los Ciclopoideos.



a) b)  
**Figura 23** Abundancia total de los copépodos herbívoros/omnívoros (ocr/m<sup>3</sup>) durante el período de muestreo. a) abundancia de los copépodos en general b) abundancia total de los copépodos adultos y cada uno de los grupos que lo conforman (Calanoide, Ciclopoide).

La abundancia de los copépodos herbívoros/omnívoros (figura 23 a y b) indica que en general la dominancia de los estadios es similar para todos los meses de muestreos realizados, teniendo como dominante principal a los copepoditos seguidos por los copépodos adultos y por últimos a los nauplios. Mas se puede observar como las proporciones de estos estadios en las épocas varía, encontrando que para la época de intensa surgencia en febrero la proporción de los copepoditos no es tan alta como para el segundo pulso de surgencia en julio, donde los copepoditos representan el 73 % de los estadios, lo cual nos lleva a pensar que son los copepoditos lo que regulan o caracterizan la abundancia de los copépodos herbívoros/omnívoros en épocas de surgencia. Tomando en cuenta que al contar a los copepoditos no se discrimino la especie de cada uno de ellos aumentando así su importancia.

Dentro de las variables que puede indicar la importancia de la estructura de las comunidades zooplanctónicas tenemos a la biomasa y a la producción secundaria de los copépodos, ya que estas son propiedades colectivas que describen como es el peso y la incorporación de carbono de los organismos en la comunidad (Begon y col., 1999).

3.2.2.- Biomasa total de los copépodos en general y biomasa de los copépodos herbívoros omnívoros.

En la figura 24 a se compara la biomasa de los copépodos herbívoros con la biomasa total de copépodos. Se observa una dinámica temporal similar para ambas variables excepto en el mes de marzo cuando se obtiene el máximo valor de la biomasa total ( $87,71 \text{ mg}\cdot\text{m}^{-3}$ ) mientras que para los herbívoros el valor máximo se alcanza en febrero ( $33,75 \text{ mg}\cdot\text{m}^{-3}$ ) concordando con el primer pulso de surgencia.

La figura 24 b muestra la relación porcentual entre la biomasa de copépodos herbívoros y omnívoros respecto a la biomasa del resto de los componentes tróficos del zooplancton. Aquí se observa que la importancia de la biomasa de herbívoros/omnívoros incrementa paulatinamente a partir del mes de marzo, luego del primer pulso de surgencia, y hasta el inicio del segundo pulso de surgencia (Julio) cuando este componente trófico se hace preponderante dentro de la comunidad. Esto pareciera indicar que aun cuando los copépodos carnívoros/omnívoros dominan en la mayoría de los meses muestreados, son los copépodos herbívoros los que aprovechan la explosión del fitoplancton provocada por el primer pulso de surgencia, el cual promueve una mayor transferencia de carbono entre los autótrofos y sus consumidores.

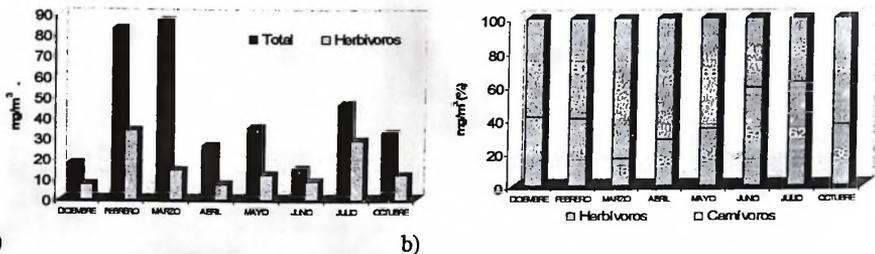


Figura 24. a) Biomasa de copéodos total y b) biomasa de copéodos herbívoros proporción de los copéodos herbívoros y los carnívoros.

### 3.2.3.- Biomasa de los copéodos herbívoros/omnívoros

En la figura 25 se observan que los valores de biomasa de la comunidad de herbívoros/omnívoros discriminado por estadios, los cuales mostraron un patrón de variación temporal caracterizado por dos máximos que coinciden con los pulsos de surgencia (Febrero y Julio). Además se puede apreciar que los copepoditos son los que contribuyen en mayor grado a la biomasa total, concordando esto con la abundancia de copéodos herbívoros/omnívoros donde también son los copepoditos los que más aportan a la dinámica de los copéodos herbívoros y omnívoros.

Igualmente se observa en la figura 24 b) que la proporción de biomasa de copéodos carnívoros disminuye apreciablemente a partir del mes de junio para aumentar nuevamente en octubre. Así mismo se observa que en los meses de marzo y abril la proporción de copéodos carnívoros fue la mayor del período de estudio. La que pudiese indicar que la presión de depredación sobre los copéodos herbívoros se encuentra intensificada durante estos meses posterior al primer pulso de surgencia, mientras que esta, presión de depredación se alivia en los meses de junio y julio.

Es importante señalar, que se encontraron correlaciones positivas significativas de esta variable con la P.P.N. ( $r = 0,70$   $p = 0,054$ ) y la clorofila ( $r = 0,75$   $p = 0,033$ ), lo que indica que los copépodos herbívoros y omnívoros responden de forma positiva al aumento de la biomasa y producción primaria.

Estos valores de biomasa se encuentran dentro del rango reportado para las aguas costeras tropicales en Jamaica de  $22.1 \text{ mg}\cdot\text{m}^{-3}$  (rango de  $6.6$  a  $50.0 \text{ mg}\cdot\text{m}^{-3}$ ) (Hopcroft y col 1998), pero son inferiores a los reportados por Webber y Roff (1995) de  $2,89 \text{ mg}\cdot\text{m}^{-3}$  para aguas oceánicas, lo que parece indicar que la comunidad de copépodos herbívoros de la zona de estudio presenta una dinámica propia de aguas costeras, la cual puede estar relacionada con el aumento temporal de recursos autótrofos debido a la surgencia, similar a lo que ocurre en aguas costeras donde el fitoplancton está estimulado por la entrada de nutrientes continentales.

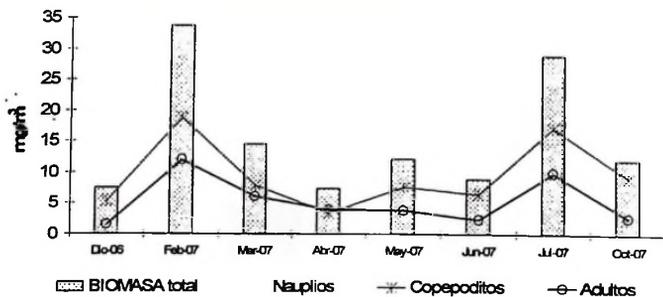


Figura 25 Biomasa ( $\text{mg m}^{-3}$ ) de copépodos herbívoros /omnívoros durante el periodo de muestreo.

### 3.2.4.- Producción Secundaria de los copépodos herbívoros/omnívoros

La variación temporal en la producción secundaria de los copépodos herbívoros/omnívoros se observa en la figura 26. Dicha variación sigue un patrón similar a lo observado para la biomasa, con dos máximos que coinciden con los pulsos de surgencia y con un promedio en el tiempo de estudio de  $9,35 \pm 5,47 \text{ mg C} \cdot \text{m}^{-3} \cdot \text{d}^{-1}$ . Asimismo se observa que los copepoditos, seguido por los adultos son los estadios que mayormente contribuyen con la producción secundaria.

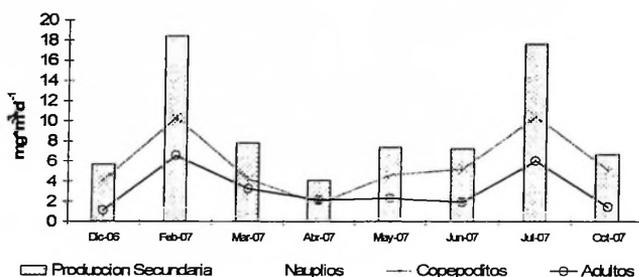


Figura 26 Producción secundaria ( $\text{mg m}^{-3} \text{d}^{-1}$ ) de copépodos herbívoros /omnívoros durante el período de muestreo.

Estos valores de P.S. son altos al compararlos con los reportados por Kimmerer y McKinnon (1987)  $0,36 \text{ mg C} \cdot \text{m}^{-3} \cdot \text{d}^{-1}$  para aguas templadas y a los reportados por Webber y Roff (1995) para aguas tropicales  $0,13 \text{ mg C} \cdot \text{m}^{-3} \cdot \text{d}^{-1}$ , pero se encuentran dentro del rango los reportados por Hopcroft y col (1998) con  $12,28 \text{ mg. C} \cdot \text{m}^{-3} \cdot \text{d}^{-1}$  para aguas costeras tropicales. Además Lugomela y col (2001) señala que la producción para aguas tropicales es de  $4,5 \text{ mg. C} \cdot \text{m}^{-3} \cdot \text{d}^{-1}$  y también Freire (2002) en las costas Venezuela reporta un rango muy amplio que se encuentra dentro de los reportados para este estudio de  $6,34$  a  $5.386,55 \text{ mg. C} \cdot \text{m}^{-3} \cdot \text{d}^{-1}$  para un sistema costero como es el Parque Nacional

Morrocoy. Lo que indica que la producción secundaria de los copépodos en la Fosa de Cariaco presenta características propias de aguas costeras.

La producción secundaria expresa la velocidad con la que se produce nueva biomasa en los organismos heterótrofos (Bougis 1976). Para poder predecir la dinámica trófica de la comunidad planctónica, y especialmente aquella que es la base de la transferencia de energía, la cual toma en cuenta la importancia del carbono fitoplanctónico como fuente inicial de materia para el zooplancton herbívoro/omnívoro, es necesario conocer la demanda de carbono de los mismos y que para el caso del presente estudio expresa los requerimientos de los copépodos herbívoros/omnívoros que han de ser cubiertos para satisfacer sus demandas metabólicas en función de mantenimiento, reproducción y crecimiento.

### 3.2.5.- Demanda de Carbono de los copépodos herbívoros/omnívoros

En la figura 27 se presenta la variación temporal de la demanda de carbono para la comunidad de copépodos herbívoros y omnívoros durante el período de estudio. Aquí se observa una dinámica temporal para este parámetro muy similar a lo observado para la biomasa y la producción secundaria encontrando máximos en el mes de febrero y julio que correspondería a los meses de primer y segundo pulso de surgencia. Los valores de demanda de carbono total de la comunidad de herbívoros/omnívoros, expresados en  $\text{mg C} \cdot \text{m}^{-3} \cdot \text{d}^{-1}$  encontrados en este estudio oscilan entre 70,81 y 15,73, con un promedio de  $35,91 \pm 21 \text{ mg C} \cdot \text{m}^{-3} \cdot \text{d}^{-1}$ , los cuales se encuentran por encima de los reportados por Lugomela y col (2001) para el sistema tropical del océano Indico en la zona del sur-este

de África, la cual esta afectada por fenómenos de surgencia, y por debajo de los reportados por Heinle y Flemer (1975) para ambientes estuarinos que suelen ser muy productivos de  $200 \text{ mg C} \cdot \text{m}^{-3} \cdot \text{d}^{-1}$ .

Los análisis estadísticos arrojaron correlaciones positivas de esta variable con la P.P.N. ( $r = 0,66$   $p = 0,11$ ) y la clorofila ( $r = 0,67$   $p = 0,067$ ), lo que expresa que la demanda de carbono para los copépodos herbívoros y omnívoros al igual que la producción primaria responde positivamente a los pulsos de surgencia presentes en la fosa de Cariaco y que al aumentar la productividad primaria existe como respuesta una aumento de la demanda de carbono por parte de los herbívoros del zooplancton

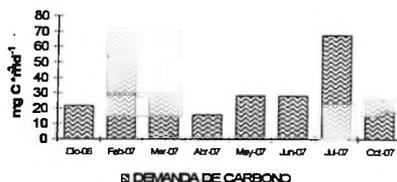


Figura 27 Demanda de carbono ( $\text{mgC m}^{-3} \text{d}^{-1}$ ) de copépodos herbívoros /omnívoros durante el período de muestreo

Todo lo anteriormente expuesto parece indicar que los copépodos responden a los pulsos de surgencias que ocurren en la Fosa de Cariaco y son los copépodos herbívoros y omnívoros aquellos que responden inmediatamente a estos pulsos, así entonces se puede sugerir que el aumento en la demanda de carbono por parte de los herbívoros del zooplancton es producto del aumento en la oferta de recursos autotróficos, los cuales están directamente relacionados con los eventos de surgencia.

En concordancia con lo antes mencionado surge la interrogante ¿será la oferta de carbono por parte del fitoplancton capaz de satisfacer la demanda que exige la comunidad de copépodos herbívoros/omnívoros? Para poder responder a esta interrogante de forma positiva la magnitud de la oferta tendría que ser superior o igual a la demanda, de lo contrario deben existir en el sistema otras fuentes de carbono distintas a la autótrófica las que estén supliendo dicha demanda.

## CAPITULO IV

### 4.1.- Balance de carbono fitoplancton-zooplancton y eficiencia de transferencia trófica

El zooplancton juega un papel fundamental para la transferencia de carbono en las redes tróficas marinas así como su flujo vertical en la columna de agua, sin embargo, este es el componente menos comprendido del ciclo de carbono e involucra varios niveles tróficos, produciendo ramificaciones en la ruta del carbono (Bougis 1976).

En los primeros metros de profundidad el carbono inorgánico se incorpora a los compuestos orgánicos por la vía de la fotosíntesis y seguidamente procesos heterótrofos como el pastoreo y la carnivoría lo transfieren a lo largo de las redes tróficas, pero tanto los organismos autótrofos como los heterótrofos son más densos que el agua y en consecuencia se hunden llevando así a los sedimentos una buena parte del carbono incorporado. Este flujo vertical de carbono hacia el fondo se ha denominado “la bomba biológica” y ha sido muy efectivo evidenciando la historia geológica del planeta (Hernández y Gaxiola 2007).

Para comprender la magnitud del flujo de carbono en el compartimiento planctónico es necesario en primer lugar estimar el balance de carbono a través de la evaluación comparativa de la oferta de carbono, por parte del fitoplancton y la demanda del mismo por parte del zooplancton herbívoro. En este caso el balance será positivo si los valores de la oferta de carbono son iguales o superiores a la demanda, lo que indicaría

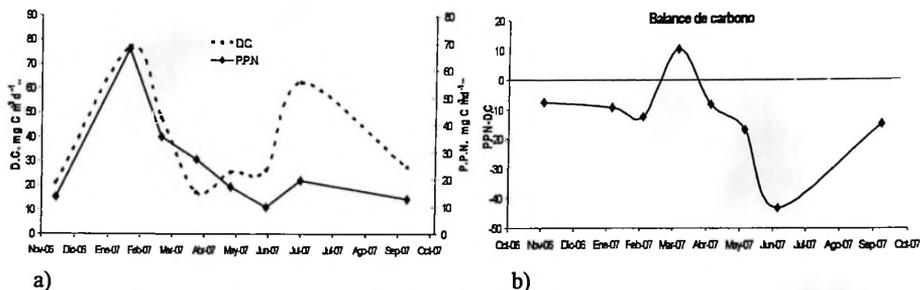
que el carbono autotrófico es la principal fuente de energía para la comunidad estudiada de herbívoros del zooplancton.

Siendo los copépodos el principal componente del zooplancton en los sistemas marinos (Zoppi 1977), se estimó entonces la demanda de carbono de este grupo considerando solo a las especies herbívoras/omnívoras. Asimismo, se diferencio la demanda de carbono por estadio (adulto, copepoditos y nauplios).

En la figura 28 a) se observa que la D.C. muestra un patrón temporal similar al de la P.P.N. caracterizado por dos máximos los cuales ocurren en los meses correspondiente a los eventos de surgencia, Febrero y Julio, sin embargo, para la P.P.N. este segundo máximo del mes de Julio presenta menores valores que el del mes de Febrero. Asimismo se observa que durante todo el período de estudio la demanda de Carbono resulto mayor que la oferta, excepto en el mes de Abril cuando la P.P.N. parece cubrir en su totalidad la cantidad de Carbono requerido por el zooplancton herbívoro. Cabe destacar que los valores de la Demanda de Carbono para el mes de Abril resultaron ser los menores durante el periodo de estudio.

Por otra parte, se observa que en el mes de julio la demanda de Carbono aumenta considerablemente a pesar de que la P.P.N. se mantiene relativamente baja. Este incremento de la DC para este mes parece estar relacionado con la baja abundancia relativa de copépodos carnívoros que ocurre durante los meses de Junio y Julio, lo que permitiría indicar que la presión de depredación ejercida sobre los copépodos herbívoro

se encuentra aliviada durante estos meses provocando un aumento en su biomasa y en consecuencia un aumento en la demanda de carbono (figura 28 (b)).



a) Productividad primaria fitoplanctónica neta (P.P.N.) y la demanda de carbono (D.C.). b) Balance de carbono durante el periodo de estudio.

A fin de establecer el balance entre la oferta y la demanda de carbono (D.C.) se estimó la relación porcentual de la P.P.N. con respecto a la DC (Lugomela y col., 2001). En promedio solo el 58,63% de la D.C. fue cubierta por la P.P.N., lo que parece indicar que la comunidad del zooplancton herbívoro-omnívoro depende de fuentes de carbono alternas a la autotrófica. Según los resultados (tabla 10) se observa que el mayor déficit (68,45%) se encontró en el mes de julio, durante el cual la oferta de carbono (P.P.N.) es baja pero la DC es alta.

Aun cuando en la mayoría de los meses ocurre un déficit de carbono autotrófico para cubrir la demanda por parte de los copépodos herbívoros-omnívoros, se puede observar que este déficit es menor para el mes de Febrero, en el cual la producción de carbono autotrófico es elevada debido al estímulo del evento de surgencia. Asimismo la demanda de carbono para este mes también se muestra elevada, lo que parece indicar que

el aumento en la P.P.N. producto del evento de surgencia provoca una mayor demanda de carbono por parte del zooplancton herbívoro.

**Tabla 10** Relación porcentual y déficit (%) de la P.P.N. con respecto a la demanda de carbono total de copépodos herbívoros/omnívoros durante el periodo de muestreo.

	Dic-06	Feb-07	Mar-07	Abr-07	May-07	Jun-07	Jul-07	Oct-07
% P.P.N	65,12	88,16	74,30	100,00	67,80	37,01	31,55	46,48
Déficit	34,88	11,84	25,70	0,00	32,20	62,99	68,45	53,52

Estos resultados apuntan hacia una regulación diferencial de la demanda de carbono durante el periodo de estudio, en la cual para el mes de Febrero la elevada oferta de carbono parece provocar una mayor demanda por parte del zooplancton herbívoro, mientras que para el mes de Julio la baja presión de depredación del zooplancton carnívoro sobre el herbívoro parece ser el factor responsable de la alta demanda de carbono.

La relación del paso de energía de un nivel trófico a otro es una variable útil para comprender el funcionamiento del ecosistema y la eficiencia en la transferencia trófica de Carbono. El paso de un nivel trófico a otro provoca una pérdida de energía del sistema en forma de calor, que dejará de estar disponible para el siguiente nivel trófico. Como consecuencia de estas pérdidas, la energía total disponible disminuye en cada paso de nivel trófico. La pérdida de energía entre niveles subsiguientes, y en particular entre los primeros niveles tróficos, puede ser evaluada a través de la relación la producción secundaria y la P.P.N. (Begon 1999). Siendo el cociente entre estas dos variables lo que se conoce como la eficiencia en la transferencia trófica.

La eficiencia de transferencia trófica entre el fitoplancton y los copéodos herbívoros y omnívoros se observa en la figura 29 donde el mínimo se obtiene en el mes de abril con un valor de 16% cuando la P.P.N. satisface la demanda de carbono, mientras que en julio cuando la DC es muy superior a la P.P.N., la eficiencia en la transferencia trófica es máxima (70%).

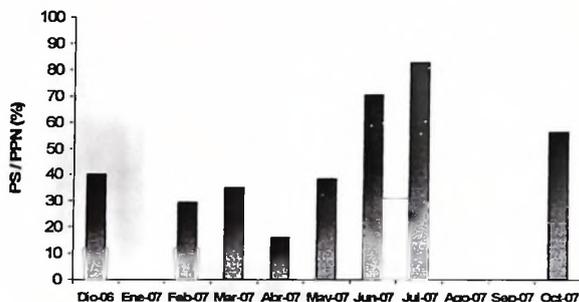


Figura 29 Eficiencia de transferencia trófica (%) de copéodos herbívoros y omnívoros durante el período de muestreo.

Aunque no existe aún un análisis energético lo suficientemente detallado y preciso del presupuesto de energía de la producción primaria que es canalizada hacia diferentes rutas alimenticias, se ha estimado que alrededor de un 20% del fitoplancton es procesado por los herbívoros del zooplancton y la mitad de este porcentaje pasa a los carnívoros. Asimismo se ha observado que los sistemas de surgencia son altamente ineficientes, con una eficiencia de transferencia promedio global cercana a 10% (Pauly & Christensen, 1995; Jarre Teichmann *et al.*, 1998 en Medina y col 2007)

El hecho de que la oferta no satisface a la demanda en los 7 meses y en consecuencia se observa un balance negativo puede tener su explicación en el hecho de que los organismos del zooplancton herbívoro se están alimentando de otras fuentes de carbono diferente a la fitoplanctónica que no se toman en cuenta para el balance realizado en este trabajo como por ejemplo las bacterias, las cuales, incorporan carbono inorgánico por quimiosíntesis y lo transfieren al siguiente nivel

Los copépodos, a pesar de su importancia numérica tienen un papel pasivo en el flujo de carbono, ya que la mayor parte de este se encuentra contenido en sus excretas, estas se recicla en la columna de agua, al ser más pequeñas y ligeras tienen tasas de hundimiento más bajas y por consiguiente son rápidamente colonizadas por bacterias (Frangoulis y col 2005). En Cariaco existen reportes de que la comunidad bacteriana es importante en la transferencia de carbono mostrando concentraciones de quimiosíntesis elevadas en la superficie de la columna de agua y debajo de los 200 m (Muller-Karger y col. 2001)

Las bacterias heterótrofas son el agente más importante en la mineralización del carbono orgánico particulado (POC) y disuelto en el océano (Maske y col. 2007). El carbono orgánico disuelto constituye la fracción de carbono orgánico más grande en el mar y es producido por la fotosíntesis del plancton autótrofo. Las bacterias son las principales consumidoras del carbono orgánico disuelto, el cual asimilan para producir biomasa nueva que puede entrar a la red trófica, respirando el resto para producir energía metabólica. Maske y col. (2007) al realizar la comparación de los datos de producción y

biomasa del bacterioplancton con la concentración de clorofila en el sureste de la Península de Baja California en marzo de 2005 sugieren que la producción bacteriana es 0.2 de la producción primaria. Esto podría establecer una importancia relativa del bacterioplancton con respecto a la P.P.N. y explicaría en parte cual es esa otra fuente de carbono alterna que está soportando a la demanda en la Fosa de Cariaco.

#### **4.2.- Representación grafica del flujo de carbono en la Fosa de Cariaco.**

En la Figura 30 se engloba las tendencias descritas anteriormente, allí se representa el flujo de carbono en el compartimiento planctónico para cada uno de los meses durante el período de muestreo,

A través de este diagrama se observa que durante los meses de Febrero, Marzo y Abril, cuando la oferta de carbono autotrófico es elevada, el sistema depende menos del carbono no autotrófico para el mantenimiento de la demanda de carbono por parte de los copéodos herbívoros carnívoros.

La estructura de la biomasa encontrada en esta investigación concuerda con la propuesta por Gasol y col (1997) definida como una zona con una pirámide invertida, en la cual ocurre una alta biomasa heterotrófica a expensas de una baja biomasa autotrófica, lo que permite caracterizar a Cariaco como una zona oligotrófica de mar abierto.

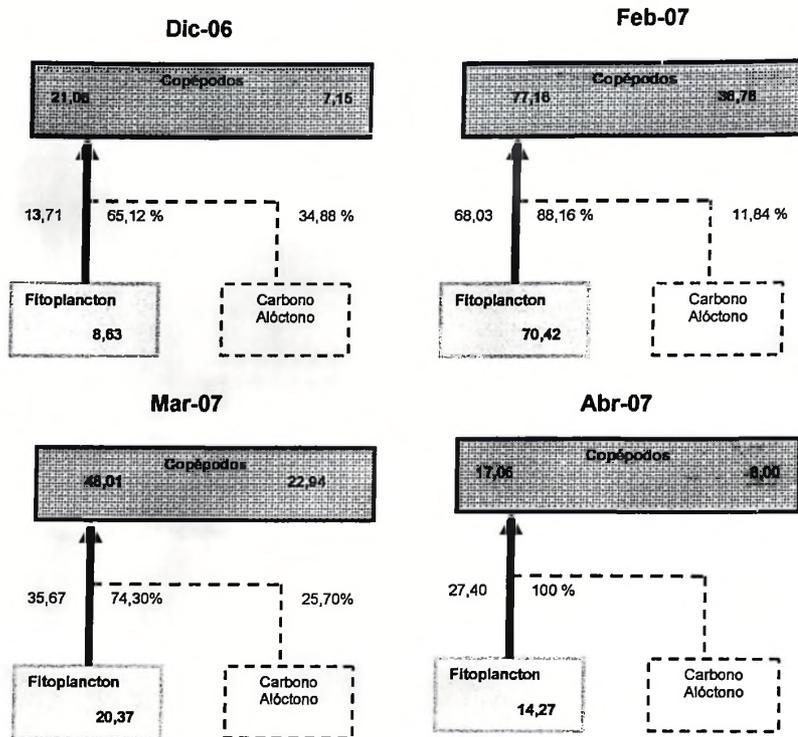


Figura 30 Flujo de carbono en el compartimiento planctónico para cada uno de los meses durante el periodo de muestreo Cuadro verde compartimiento fitoplanctónico en rojo comunidad de copépodos. En los cuadros, los números de la derecha corresponden a la biomasa ( $\text{mg}/\text{m}^3$ ) y los de la izquierda a la demanda de carbono ( $\text{mg C m}^{-3} \text{d}^{-1}$ ). La flecha continua representa la oferta de carbono fitoplanctónico ( $\text{mg C m}^{-3} \text{d}^{-1}$ ), cuyo valor se coloca a la izquierda, mientras que el porcentaje a la derecha representa su contribución a la demanda de carbono. La línea punteada señala la fuente de flujo alterna.

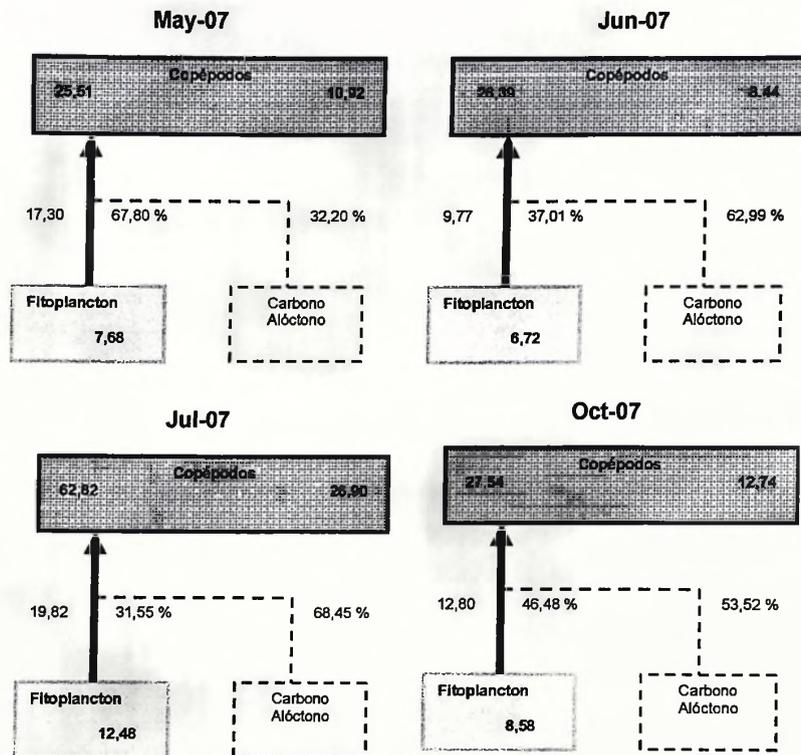


Figura 30 Flujo de carbono en el compartimento planctónico para cada uno de los meses durante el periodo de muestreo Cuadro verde compartimento fitoplanctónico en rojo comunidad de copépodos. En los cuadros, los números de la derecha corresponden a la biomasa ( $\text{mg/m}^{-3}$ ) y los de la izquierda a la demanda de carbono ( $\text{mg C m}^{-3} \text{d}^{-1}$ ). La flecha continua representa la oferta de carbono fitoplanctónico ( $\text{mg C m}^{-3} \text{d}^{-1}$ ), cuyo valor se coloca a la izquierda, mientras que el porcentaje a la derecha representa su contribución a la demanda de carbono. La línea punteada señala la fuente de flujo alterna.

Autores como Bougis (1976), Begon y col. (1999), y Gasol y col. (1997) resaltan que, la estructura en biomasa de las comunidades planctónicas donde la variable esta dominada por una mayor biomasa heterotrófica, son propias de zonas oligotróficas, siendo esto lo encontrado para la Fosa de Cariaco ya que la biomasa heterotrófica es la dominante en la mayoría de los meses estudiados exceptuando a el mes de abril donde la D.C. es tan baja que la P.P.N. puede mantener a la comunidad zooplanctónicas.

## CONCLUSIONES

- Los factores fisico-químicos revela dos eventos de surgencia bien definidos para el año 2007 y estos se presentaron en Febrero y Julio. El primer pulso fue febrero, mes de mayor intensidad con respecto al segundo pulso ocurrido en Julio. El fenómeno de relajación se observó en los meses de Diciembre 2006, Junio y Octubre del 2007.
- La Capa Superficial Mezclada y la Velocidad de Surgencia presentaron una relación directa con la época de surgencia. Siendo la Velocidad de Surgencia un buen indicador del fenómeno de evento. Sin embargo, se requiere para una buena estimación de este parámetro que los datos obtenidos sean constantemente registrados en el tiempo.
- La comunidad fitoplanctónica para el año 2007 presentó valores de biomasa y de productividad primaria neta comparables con los años anteriores. Estos valores fueron influenciados por el patrón temporal de la surgencia, observándose un incrementando en los dos eventos de surgencia; en febrero de mayor intensidad que en julio, donde el pulso fue menos evidente. El rol que tiene la comunidad fitoplanctónica en cuanto a la producción de carbono se catalogo como poco eficiente en la época de surgencia y más eficiente en épocas de relajación. Sugiriendo que el sistema es más eficiente cuando esta limitado por nutrientes (relajación) que cuando esta limitado por luz (surgencia).

- El zooplancton estuvo compuesto por organismos en su mayoría del holoplancton de aguas oceánicas. El grupo de los copépodos estuvo representado durante el periodo de estudio por 87 especies, y su abundancia promedio total con respecto a la comunidad zooplanctónicas fue de 89,09%. La biomasa y abundancia de los copépodos totales presentaron una respuesta a los eventos de surgencia aumentando su valor para ambos pulsos. Es importante destacar que se evidencio un retardo del zooplancton en el mes de marzo producto de la intensa surgencia ocurrida en el mes de febrero.
- Los adultos de los copépodos totales son los que dominaron la estructura de la comunidad de copépodos. Los copépodos del orden Calanoide y Poecilostomatoide comparten dominancia en cuanto a riqueza y abundancia se refiere, teniendo ambos un mayor aporte a la biomasa total.
- La estructura trófica de la comunidad de copépodos estuvo representada mayoritariamente por carnívoros. Esta comunidad de copépodos dominante en la Fosa de Cariaco, poseen un régimen alimentario de carnívoros más que de herbívoros.
- En cuanto a la abundancia de los copépodos herbívoros/omnívoros esta represento el 22 % con relación al total. Esto organismos respondieron a los eventos de

surgencia de forma positiva en los dos pulsos, tanto en biomasa, producción secundaria y demanda de carbono.

- Los copepoditos de los copépodos herbívoros/omnívoros fueron los que dominaron la estructura de la comunidad, respondiendo positivamente a los dos eventos de surgencia.
- El balance de carbono de la comunidad planctónica, en general, fue negativo para el periodo de estudio. Aun cuando la oferta de carbono no cubre toda la demanda del zooplancton herbívoro/omnívoro, el balance de carbono en el primer pulso de surgencia se encuentra determinado por el aumento de la P.P.N. Con respecto al segundo pulso de surgencia, tampoco se logró satisfacer la demanda debido a la gran diferencia entre la P.P.N. y la D.C., dejando claro que esta se mantiene por fuentes de carbono alternas no fitoplanctónicas.
- La dinámica trófica de la comunidad planctónica está regulada por factores abióticos (eventos de surgencia), encontrando dos dinámicas tróficas diferentes en los dos eventos de surgencia Febrero y Julio. Para Febrero surge evidencia de que la dinámica en cuanto a la P.P.N. con respecto P.S. pudiese estar regulada por un control "bottom-up". Mientras que para el evento de surgencia ocurrido en julio se libera la presión de la depredación por parte de los copépodos carnívoros, por consiguiente, la oferta fitoplanctónica no parece jugar un papel importante en

la regulación de la estructura comunitaria zooplanctónica. Este resultado sugiere que este mes está regulado por un control del tipo "top-down".

## BIBLIOGRAFÍA

- Astor, Y. M., J. A. Meri y F. Muller-Karger. 1998. Variabilidad estacional hidrográfica en la Fosa de Cariaco. Mem. Soc. Cienc. Nat. La Salle., Vol. LVIII (149). 61- 72.
- Astor, Y., Muller-Karger, F., Scranton, I.M. 2003 Seasonal and interannual variation in the hydrography of the Cariaco Basin: Implications for basin ventilation. Continental Shelf Research 23 (2003): 125-144.
- Begon, M., J. Harper y C. Townsend. 1999. Ecología. Individuos, Poblaciones y Comunidades. Ediciones Omega S.A. Barcelona, 1121 p
- Bougis, P. 1976. Marine Plankton Ecology. North-Holland Publishing Company, Amsterdam-Oxford, 355 p.
- Boyd, C. M. y S.L. Smith. 1983. Plankton, upwelling, and coastally trapped waves off Peru. Deep-Sea Res. 30: 723-742.
- Camisotti 2004 Distribución espacial de Copépodos, Quetognatos y Eufásidos en la Fachada Atlántica de Venezuela. Tesis de grado. Universidad Central de Venezuela 87.
- Campos, A. y E. Suárez-Morales. 1994. Copépodos pelágicos del Golfo de México y Mar Caribe. Biología y Sistemática. Centro de Investigaciones de Quintana Roo. México. 353 p.
- Casanova, E., E. Zoppi de Roa y E. Montiel. 2007 Caracterización espacial y temporal del zooplancton en el archipiélago Los Roques, Venezuela. Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela, 46 (1): 51-65

- Corredor J. 1979 Phytoplankton response to low level nutrient enrichment through upwelling in the Columbian Caribbean Basin Deep-Sea Research, vol 26<sup>a</sup>. Pp 731-741.
- Coveney, M. F., G. Cronberg, M. Enell, K. Larsson y L. Olofsson. 1977. Phytoplankton, zooplankton and bacteria: standing crop and production relationships in a eutrophic lake. *Oikos*, 29: 5-21.
- Daly, K. L. y W. O. Smith, Jr. 1993, Physical-biological interactions influencing marine plankton production. *Ann. Rev. Ecological systems*, 24: 555-585.
- Febres-Ortega, G. y L. E. Herrera. 1975. Interpretación dinámica de algunas de las características oceanográficas de la Fosa de Cariaco, Mar Caribe. *Bol. Inst. Oceanogr. Univ. Oriente*. 14: 3-29.
- Ferraz – Reyes, E. 1983. Estudio del fitoplancton en la cuenca Tuy – Cariaco, Venezuela. *Boletín Instituto Oceanográfico Universidad de Oriente* 22(1-2):111-124.
- Ferraz – Reyes, E. 1989. Influencia de los factores físicos en la distribución vertical de la biomasa fitoplanctónica en el Golfo de Cariaco (Venezuela). *Boletín Instituto Oceanográfico Universidad de Oriente* 28(1-2):47-56.
- Flores C. 1967 Recursos Acuáticos Dirección de publicación de Instituto Oceanográfico UDO
- Freire, R. 2002. Dinámica espacio-temporal del balance de carbono entre el fitoplancton y el zooplancton en el Parque Nacional Morrocoy Edo. Falcón, Venezuela. Tesis de licenciatura. Universidad Central de Venezuela. Facultad de Ciencias. Caracas, 124 p.

- Fukuoka, J. 1965. Coastal upwelling near Venezuela. Year to year change of upwelling. Bol. Inst. Oceanogr. Univ. Oriente. 2: 223-233.
- Ghosal, S., M. Rogers y A. Wray. 2000. The turbulent life of phytoplankton. Center for turbulence research, 31-35 p.
- Gómez, A. y Chanut, I. (1993): Hidrografía producción y abundancia planctónica A de la isla de Margarita, Venezuela *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela, Univ. Oriente*, 32(1-2): 27-44.
- Gasol, J P. del Giorgio, y C. Duarte, 1997 Biomass distribution in marine planktonic communities *Limnology and Oceanography*. Vol. 42, no. 6, pp. 1353-1363. Sep 1997.
- Graham, W. M., J. G. Field y D. C. Potts. 1993. Persistent "upwelling shadows" and their influence on zooplankton distributions. *Mar. Biol.* 114: 561-570.
- Gutiérrez J. 2004 Zooplankton. En: Proyecto Cariaco: Variación espacial y temporal de las características oceanográficas de la fosa de Cariaco y su relación con los Cambios climáticos" N° 2000001702 Informe presentado por Fundación la Salle de Ciencias Naturales al FONACIT, Fondo Nacional de Ciencia, Tecnología e Innovación. Punta de Piedras.
- Guzmán, L. 2005. Factores que regulan la distribución temporal de la biomasa y producción primaria en la estación Cariaco. Tesis de grado. Fundación La Salle de Ciencias Naturales. Instituto Universitario de Tecnología del Mar. 59 p.
- Heinle, D. R. y D. A. Flemer. 1975. Carbon Requirements of a population of the estuarine copepod *Eurytemora affinis*. *Mar. Biol.* 31: 235- 247.

- Herbland A. Le Bouteiller A. Raimbault P. 1987 Does the nutrient enrichment of the equatorial upwelling influence the size structure of phytoplankton in the Atlantic Ocean? *Oceanologica acta*
- Hernández B y Gaxiola G 2007 Carbono en ecosistemas acuáticos de México Instituto Nacional de Ecología, Semarnat Periférico sur 5000. col. Insurgentes Cuicuilco Deleg. Coyoacán, C.P. 04530, México, D.F.
- Hirst, A. G. y Lampitt, R. S. 1998 Towards a global model of In situ Weight-specific growth in marine planktonic copepods. *Marine Biology*. 132: 247-257.
- Holm - Hansen, O., C. J. Lorenzen, R. W. Holmes y J. H. D. Strickland. 1965. Fluorimetric determination of chlorophyll. *Journal du Conseil Permanent pour le Exploration de la Mer*. 30: 3-15.
- Hopcroft, R., J.C. Roff y d Lombard. 1998. Production of tropical copepods in Kingston Harbour, Jamaica: the importance of small species. *Marine Biology*. 130: 593-604.
- Huntley, M. E. y M. D. López. 1992 Temperature-dependent production of marine copepods: a global synthesis. *Am. Nat.* 140: 201-242.
- Infante, A.G. 1988. El plancton de las aguas continentales. OEA. Monogr. 33, Ser. Biología. Washington. 130 p.
- JGOFS. 1994. Primary production by <sup>14</sup>C. En: *Protocols for the Joint Global Ocean Flux Study (JGOFS) Core measurements*. UNESCO, 170 pp.
- Kimmerer, W. J. y A. D. McKinnon. 1987. Growth, mortality, and secondary production of the copepod *Acartia tranteri* in Westernport Bay, Australia. *Limnol. Oceanogr.* 32: 14-28.

- Kleppel G. S., C. S. Davis y K. Carter. 1996 Temperature and copepod growth in de sea: a comment on the Temperatura-dependent model of Huntley and López Am. Nat., 148: 397-406.
- Lavaniegos B.E. 2007 El papel del zooplancton en la transferencia del carbono en el Océano Benigno Hernández de la Torrey Gilberto Gaxiola Castro(Editores)Carbono en ecosistemas acuáticos de México Instituto Nacional de Ecología, Semarnat Periférico sur 5000. col. Insurgentes Cuicuilco Deleg. Coyoacán, C.P. 04530, México, D.F.
- LeBorgne, R. 1982. Zooplankton production in the eastern tropical Atlantic Ocean: net growth efficiency and PB in terms of carbón, nitrogen, and phosphorus. Limnology and Oceanography. 27(4): 681-698.
- Legaré, J. 1961. Estudios preliminares del zooplancton en la región de Cariaco. Bol. Inst. Oceanogr. Univ. Oriente 1: 191-218.
- Li, W., P. Dickie, W. Harrison y B. Irwin. 1993. Biomass and Production of bacteria and phytoplankton during the spring bloom in the western North Atlantic Ocean. Deep-Sea Res. 40:307-327.
- Lorenzen, C. J. 1966. A method for the continuous measurement of in vivo chlorophyll concentration. Deep-Sea Res. 13: 223-227.
- Lugomela, C.; P. Wallberg y T.G. Nielsen 2001 Planktoncomposition and cycling carbon Turing the rainy Seaton in a tropical coastal ecosystem, Zuzibar, Tanzania. Jornal of Plankton Research. 23 (10): 1121-1136.
- Mallin, M. y Paerl, H. 1994. Plankton trophic in a estuary: seasonal, diel, and community structure effects. Ecology. 75 (8): 2168-2184.

- Mann K. 1982 Studies in ecology volumen 8 Ecology of Costal Water a systems approach California University of California press, 312 p
- Mann, K. H. y J. R. N. Lazier. 1996. Dynamics of marine ecosystems: biological-physical interactions in the oceans. Blackwell Science, Boston, 394 p.
- Margalef, R. 1982. Ecología. Ediciones Omega. Cap. 13 y 14.
- Margalef, R. 1983. Limnología. Barcelona: Ediciones Omega. 1010 p.
- Marín, B., C. Lodeiros, D. Figueroa y B. Márquez. 2006. Distribución vertical y abundancia estacional del microzooplancton y su relación con los factores ambientales en turpialito, Golfo de Cariaco, Venezuela. Veterinaria 14: 1-14.
- Márquez, B. 2004. Zooplancton. En: Proyecto Cariaco: Variación espacial y temporal de las características oceanográficas de la fosa de Cariaco y su relación con los Cambios climáticos" N° 2000001702 Informe presentado por Fundación la Salle de Ciencias Naturales al FONACIT, Fondo Nacional de Ciencia, Tecnología e Innovación. Punta de Piedras.
- Márquez, B., B. Marín., E. Zoppi y C. Moreno. 2006. Zooplancton del Golfo de Cariaco Bol. Inst. Oceanogr. Univ. Oriente. 45: 61-78.
- Marshall. S.M. 1973 Respiration and feeding in copepods. En Advances in Marine biology. S.F. Rusell y S.M. Yonge (ed). Academic Press.
- Maske H., R. Cajal-Medrano y A. Jiménez-Mercado 2007 Microbios heterótrofos en el ciclo del carbono oceánico en el Pacífico mexicano Benigno Hernández de la Torre y Gilberto Gaxiola Castro (Editores) Carbono en ecosistemas acuáticos de México Instituto Nacional de Ecología, Semarnat Periférico sur 5000. col. Insurgentes Cuicuilco Deleg. Coyoacán, C.P. 04530, México, D.F.

- Mauchline, J., J.H.S. Blaxter, A.J. Southward y P.A. Tyler (ed). 1998 *Avances in Marine Biology. The Biology of Calanoid Copepods*. Academic Press. 33: 139-174.
- McLaren, I. A. 1997. Modelihg biases in estimating production from copepod cohorts. *Limnol. Oceanogr.* 42: 584-589.
- Medina M, Arancibia H. Neira S. 2007 Un modelo trófico preliminar del ecosistema pelágico del norte de Chile (18°20'S-24°00'S) *Invest. Mar., Valparaíso*, 35(1): 25-38
- Miller, C., J.K. Johnson y D. R. Heinie. 1977. Growth rules in the marine copepods genus *Acartia*. *Limnol. Oceanogr.* 22: 326-335.
- Mousseau, L.; B. Klein; L. Legendre, S. Dauchez; E. Tamigneaux; J. Tremblay y R. Grant. 2001 Assesing the trophic pathways that dominate planltonic food weds: an approach based on simple ecological ratios. *Juornal of Plankton Research.* 23(8) 765-777.
- Muller-Karger, F., R. Varela, R. Thunnel, M. Scranton, R. Bohrer, G. Taylor, J. Capelo, Y. Astor, E. Tappa, T. Y. Ho, M. Labichella y J. Walsh. 2001. Annual cycle of primary production in the Cariaco basin: response to upwelling and implications of vertical export. *Journal of Geophysical Research.* 106: 4527-4542.
- Muller-Karger., R. Varela, R. Thunell, M. Scranton, G. Taylor, J. Capelo, Y. Astor, E. Tappa, J. Aki y H. Tung-Yuan. 2004. Características de la Fosa de Cariaco y su importancia desde el punto de vista oceanográfico *Mem. Soc. Cien. Nat. La Salle.* 161-162: 215-234.
- Nielsen, T.G. y Sabatini, M. 1996 Role of copepods *Oithona sp.* in North Sea Plankton communities. *Marine Ecology Progress Series.* 139: 79-93.

- Nybakken, J. 1997. *Mar. Biol.* 4° ed. Harper Collins Publisher. 543p.
- Okuda, T y J. Benítez. 1974. Condiciones hidrográficas de las capas superiores de la Fosa de Cariaco y áreas adyacentes durante la época lluviosa. Venezuela: Bol. Inst. Oceanogr. Univ. Oriente. 13:147-162.
- Omori, M. y T. Ikeda. 1976 *Methods in marine zooplankton ecology*. Wiley & Sons. New York, 332 p.
- Peñuela, M. 2000. Análisis cuantitativo y cualitativo del zooplancton superficial en la fosa de Cariaco, Venezuela. Tesis de licenciatura. Universidad de Oriente. Facultad de Ciencias. Cumana. 66p.
- Piontkovski A. M. Landry, Z. Finenko, A. Kovalev, R. Williams, C. Gallienne, A. Mishonov, V. Skryabin, Y. Tokarev, V. Nikolsky. 2003 Plankton communities of the South Atlantic anticyclonic gyre Communautés planctoniques du tourbillon anticyclonique de l'Atlantique Sud *Oceanologica Acta* 26 255-268
- Richards, F. 1975. The Cariaco Basin (Trench). *Oceanography and Marine Biology Annual Review*, 13: 11-67.
- Rojas, J. 2004. Características de la surgencia en la Fosa de Cariaco. Tesis de grado. Margarita: Fundación La Salle de Ciencias Naturales. Instituto Universitario de Tecnología del Mar. 46 p.
- Rueda, D. 2000. Variabilidad Temporal de la distribución vertical de la biomasa fitoplanctónica en la depresión oriental de la cuenca de Cariaco y sus relaciones con los aspectos hidrográficos del estrato superficial (1996-1998). Cumaná. Tesis optar el título de Magister Scientiarum en Biología Marina. UDO Nucleo Sucre. 133 p.

- Sautour, B., L. F. Artigas, D. Delmas, A Herbland y P. Laborde. 2000 Grazing impact of micro-and mesozooplankton during a spring situation in coastal waters off the Gironde estuary. *Journal of Plankton Research*. 22 (3): 531-552.
- Smith, R. L. 1995. The physical processes of coastal ocean upwelling systems, in *Upwelling in the Ocean: Modern Processes and Ancient Records*, Summerhayes et al. (eds.), 39-64.
- Spiniello, P. 1997. Evaluación Experimental de la Limitación por Nutrientes y el Pastoreo por el Zooplankton como Mecanismos Reguladores del Fitoplancton de la Laguna de Tacarigua (Edo. Miranda) Tesis Doctoral.
- Stavrinaky A. 2006 Efecto del Microzooplankton sobre el fitoplancton en una zona de surgencia costera como la Fosa de Cariaco. Trabajo especial de grado Universidad Central de Venezuela. 88 pg
- Stewart, R. 2008. Introduction to Physical Oceanography Department of Oceanography Texas A & M University September 2008 (PDF version at [http://oceanworld.tamu.edu/resources/ocng\\_textbook/](http://oceanworld.tamu.edu/resources/ocng_textbook/)) 353 p
- Strickland, J. D. H. y T. R. Parsons. 1972. A practical handbook of seawater analysis. *Bull.* 167, 2<sup>nd</sup> ed, Fish. Res. Board Can.310 p.
- Swadling, K. M., J. A. Gibson, D. A. Ritz, P. D. Nichols y D. E. Hughes. 1997. Grazing of phytoplankton by copepods in eastern Antarctic coastal waters. *Mar. Biol.* 128: 39-48.
- Tundisi J. y T. M Tundisi. 1975. Produção orgânica em ecossistemas aquáticos *Ciencia e Cultura* 28: 864-887.

- Urosa, L. J. 1983. Estudio del zooplancton en la cuenca Tuy-Cariaco, Venezuela. Trabajo de Ascenso, categoría Prof. Asociado. Univ. Oriente, Núcleo de Sucre. Inst. Oceanogr. Dpto. Biol. Mar. Cumaná. 72 p.
- Uye, S. 1988. Temperature-dependent development and growth of *Calanus sinicus* (Copepoda: Calanoida) in the laboratory. *Hydrobiologia*. 167/168: 285-293.
- Uye, S., Y. Iwai y S. Kasahara. 1983. Growth and production of inshore marine copepod *Pseudodiaptomus marinus* in the central part of the Inland sea of Japan. *Mar. Biol.* 73: 91-98.
- Vidal J. y Smith, S.L. 1986. Biomass, growth and development of population of herbivorous zooplankton in the southeastern Bering Sea Turing spring. *Deep Sea Research*. 33(4): 523-556
- Walsh J., Dwight A., F. Müller-Karger, R. Bohrer, W. P. Bissett, R. Varela, R. Aparicio, R. Díaz, R. Thunell, G. Taylor, M. Scranton, K. Fanning, E. Peltzer. 1999. Simulation of carbon-nitrogen cycling during spring upwelling in the Cariaco Basin *JOURNAL Of Geophysical Research*, 104 (C4), 7807-7825.
- Webber, M. K. y J. C. Roff. 1995. Annual biomass and production of the oceanic copepod community off Discovery Bay, Jamaica. *Mar. Biol.* 123: 481-495.
- Yodzis, P. 1989. The connectance of real ecosystems. *Nature*. 284:544-545.
- Zoppi de Roa, E., 1977. El zooplancton marino de la Región Oriental de Venezuela, Tomo I. Tesis Doctoral, Univ. Central de Venezuela. 187p
- Zoppi, E. 1961. Distribución vertical del zooplancton en el Golfo y extremo Este de la Fosa de Cariaco. *Bol. Inst. Oceanogr. Univ. Oriente*. 1: 219 -247.

# Anexo 1

	MES	Temperatura	pH	salinidad	Oxígeno	NO3	V.S.	C.S.M	PPH	Chlo a	Asinril	BC Total	BC total HVO	P.S.	D.C	ABC HVO	ABC	Ab Z total
MES	1	0.41	0.25	0.22	-0.03	-0.54	-0.12	-0.10	0.51	-0.46	0.56	-0.30	-0.01	0.11	0.11	0.05	-0.13	0.15
	p=	p=312	p=557	p=504	p=932	p=168	p=781	p=823	p=196	p=253	p=191	p=409	p=376	p=796	p=796	p=814	p=752	p=723
Temperatura	0.41	1	0.97	-0.19	0.68	-0.78	-0.53	-0.08	0.75	-0.57	0.82	-0.75	-0.49	-0.54	-0.64	-0.64	-0.67	-0.89
	p=312	p=	p=000	p=690	p=066	p=021	p=181	p=884	p=032	p=140	p=031	p=219	p=219	p=167	p=167	p=087	p=067	p=053
pH	0.25	0.9654	1	-0.37	0.75	-0.70	-0.47	0.05	-0.49	0.89	-0.67	-0.43	-0.46	-0.46	-0.46	-0.53	-0.53	-0.63
	p=557	p=000	p=	p=324	p=032	p=052	p=238	p=810	p=428	p=327	p=058	p=072	p=282	p=282	p=282	p=282	p=091	p=091
Salinidad	0.22	-0.19	-0.37	1	-0.23	-0.19	-0.13	0.08	-0.17	-0.18	-0.16	-0.22	-0.22	0.11	0.03	0.23	0.23	0.08
	p=22	p=650	p=650	p=	p=314	p=314	p=314	p=314	p=314	p=314	p=314	p=314	p=314	p=314	p=314	p=314	p=314	p=314
Oxígeno	-0.03	0.68	0.75	-0.23	1	-0.31	-0.46	0.50	-0.10	0.13	0.25	-0.42	-0.42	-0.20	-0.20	-0.50	-0.50	-0.38
	p=604	p=650	p=650	p=314	p=	p=390	p=390	p=390	p=390	p=390	p=390	p=390	p=390	p=390	p=390	p=390	p=390	p=390
NO3	-0.54	-0.78	-0.70	-0.31	1	1	0.15	0.23	0.72	0.56	-0.68	0.67	0.12	0.22	0.22	0.17	0.34	0.33
	p=168	p=021	p=052	p=052	p=	p=052	p=646	p=451	p=	p=	p=	p=	p=	p=	p=	p=	p=	p=
V.S.	-0.12	-0.53	-0.47	-0.13	-0.46	0.15	1	-0.33	0.52	0.47	-0.32	0.58	0.76	0.71	0.71	0.81	0.80	0.83
	p=181	p=181	p=236	p=782	p=241	p=728	p=	p=423	p=191	p=242	p=445	p=128	p=029	p=050	p=050	p=015	p=018	p=010
C.S.M	-0.10	-0.08	0.08	0.08	0.23	-0.33	1	1	0.44	0.54	-0.54	-0.02	0.16	0.12	0.12	-0.15	-0.03	-0.04
	p=823	p=884	p=910	p=882	p=208	p=584	p=423	p=	p=279	p=171	p=165	p=985	p=727	p=774	p=774	p=724	p=922	p=924
PPH	-0.51	-0.75	-0.59	-0.17	-0.10	0.72	0.52	0.44	1	0.97	-0.87	0.81	0.70	0.75	0.75	0.57	0.75	0.73
	p=166	p=032	p=123	p=882	p=812	p=042	p=191	p=279	p=	p=000	p=006	p=014	p=053	p=032	p=032	p=140	p=032	p=031
Chlo a	-0.46	-0.57	-0.40	-0.18	0.13	0.56	0.47	0.54	0.97	1	-0.79	0.71	0.75	0.77	0.77	0.53	0.73	0.73
	p=253	p=140	p=327	p=662	p=182	p=145	p=242	p=171	p=000	p=	p=019	p=048	p=033	p=025	p=025	p=178	p=041	p=041
Asinril	0.56	0.82	0.68	-0.16	0.26	-0.68	-0.32	-0.54	-0.97	-0.79	1	-0.68	-0.53	-0.57	-0.57	-0.48	-0.56	-0.57
	p=151	p=013	p=058	p=702	p=548	p=445	p=165	p=006	0.019	p=	p=117	p=180	p=180	p=137	p=137	p=247	p=151	p=143
BC Total	-0.30	-0.75	-0.67	-0.22	-0.42	0.67	0.58	-0.02	0.81	0.71	-0.60	1	0.6701	0.795	0.795	0.7134	0.8197	0.8169
	p=469	p=031	p=072	p=586	p=302	p=067	p=129	p=985	p=014	p=048	p=117	p=	p=069	p=018	p=018	p=047	p=013	p=013
BC total HVO	-0.01	-0.49	-0.43	0.11	-0.15	0.12	0.76	0.15	0.70	0.75	-0.53	0.67	1	0.967	0.967	0.9112	0.9414	0.9431
	p=978	p=219	p=282	p=781	p=727	p=783	p=727	p=053	0.033	0.033	p=180	p=089	p=	p=000	p=000	p=002	p=000	p=000
P.S.	-0.11	-0.54	-0.46	0.03	0.22	0.22	0.12	0.75	0.75	-0.57	-0.57	0.80	0.97	1	1	0.8953	0.9414	0.9412
	p=196	p=167	p=253	p=983	p=833	p=807	p=050	p=774	p=025	p=025	p=137	p=018	p=	p=	p=000	p=003	p=000	p=000
D.C.	-0.11	-0.54	-0.46	0.03	0.22	0.22	0.12	0.75	0.75	-0.57	-0.57	0.80	0.97	1	1	0.8953	0.9414	0.9412
	p=196	p=167	p=256	p=983	p=833	p=807	p=050	p=774	p=025	p=025	p=137	p=018	p=	p=	p=000	p=003	p=000	p=000
ABC HVO	0.05	-0.64	-0.65	0.27	-0.5001	0.17	0.81	-0.16	0.57	0.53	0.46	0.71	0.91	0.90	0.90	1	0.9537	0.9533
	p=914	p=087	p=079	p=513	p=207	p=692	p=015	p=724	p=140	p=118	p=047	p=002	p=002	p=003	p=003	p=	p=000	p=000
ABC	-0.13	-0.67	-0.63	0.11	-0.34	0.34	0.80	-0.03	0.75	0.73	-0.56	0.82	0.94	0.94	0.94	0.96	0.96	0.9633
	p=182	p=067	p=081	p=789	p=414	p=414	p=042	p=942	p=032	p=042	p=013	p=013	p=000	p=000	p=000	p=	p=	p=
Ab Z total	-0.16	-0.68	-0.63	0.08	-0.38	0.33	0.83	-0.04	0.75	0.73	-0.57	0.82	0.94	0.94	0.94	0.96	0.96	0.9633
	p=123	p=063	p=091	p=844	p=389	p=418	p=010	p=924	p=031	p=041	p=143	p=013	p=000	p=000	p=000	p=000	p=000	p=000

Correlaciones de Pearson

## Anexo 2

	C	C	L	OyF	CyG	C	G	ZyP	ZyP	CA	D
	1962	1964	1964	1964	1967	2001	2003	2001	2003	2004	2004
<i>Acartia lilljeborgii</i>											X
<i>Acartia spinata</i>											
<i>Calanopia americana</i>			X	X	X	X		X	X	X	X
<i>Calanus minor</i> (= <i>Nannocalanus minor</i> )	X		X	X	X				X	X	X
<i>Calocalanus pavo</i>	X		X	X	X	X		X	X	X	X
<i>Calocalanus styliremis</i>											
<i>Calocalanus contractus</i>											
<i>Candancia curta</i>	X		X	X	X	X				X	X
<i>Candancia pachydactyla</i>	X		X	X	X	X				X	X
<i>Centropage velificatus</i> (= <i>C. furcatus</i> )			X	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Clausocalanus furcatus</i>											X
<i>Clausocalanus arcuicornis</i>	X		X	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Copilia mirabilis</i>			X	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Corycaeus catus</i>											
<i>Corycaeus speciosus</i>	X	X	X	X		X	X	X	X	X	X
<i>Corycaeus typicus</i>											
<i>Corycaeus furcifer</i>											
<i>Corycaeus lautus</i>						X		X	X	X	
<i>Corycaeus latus</i>		X	X	X		X		X	X	X	
<i>Euaetideus acutus</i> (= <i>A. acutus</i> )											X
<i>Eucalanus elongatus</i>											
<i>Eucalanus subtenuis</i>											X
<i>Euchaeta marina</i>	X		X	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Euchaeta acuta</i>											
<i>Euterpina acutifrons</i>			X			X	X	X	X	X	
<i>Farranula gracilis</i> (= <i>Corycaeus</i> ( <i>Corycela</i> ) <i>gracilis</i> )		X	X	X		X		X	X	X	
<i>Haloptilus longicornis</i>									X		X
<i>Ichnocalanus plumulosus</i> (= <i>Calocalanus plumulosus</i> )									X		
<i>Lubbockia squillimana</i>			X	X	X						
<i>Lucicutia flavicornis</i>											X
<i>Lucicutia clausi</i>											
<i>Macrosetella gracilis</i>	X		X	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Mecynocera clausi</i>											
<i>Microsetella rosea</i>			X			X		X	X	X	X

<i>Neocalanus gracilis</i>	X		X	X	X	X		X	X	X	
<i>Oithona plumifera</i>	X		X	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Oithona setigera</i>				X	X	X		X	X	X	
<i>Oithona robusta</i>											
<i>Oithona nana</i>											
<i>Oithona atlantica</i>			X		X					X	X
<i>Oncaea mediterranea</i>			X	X		X	X	X	X	X	X
<i>Oncaea conifera</i>											X
<i>Oncaea venusta</i>			X	X		X	X	X	X	X	X
<i>Oncaea noctopus</i>											
<i>Paracalanus aculeatus</i>	X		X	X	X	X	X	X	X	X	
<i>Paracalanus quasimodo</i>											
<i>Pareucalanus sewelli</i> (= <i>Eucalanus attenuatus</i> , <i>E. sewelli</i> )	X		X	X	X	X				X	
<i>Parvocalanus</i> <i>crassirostris</i>											
<i>Rhincalanus cornutus</i>	X		X	X	X	X			X	X	X
<i>Scolecithrix danae</i>	X		X	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Subeucalanus subcrassus</i> (= <i>Eucalanus subcrassus</i> )						X	X	X		X	
<i>Subeucalanus crassus</i> (= <i>Eucalanus crassus</i> )											X
<i>Subeucalanus</i> <i>monachus</i> (= <i>Eucalanus</i> <i>monachus</i> )											X
<i>Temora turbinata</i>											X
<i>Temora stylifera</i>	X		X	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Temoropia mayumbaensis</i>											
<i>Undinula vulgaris</i>	X		X	X	X	X		X	X	X	

G 2003: González

(2003)

C 1962: Cervigón (1962)

C 1964: Cervigón (1964)

L 1964: Legré (1964)

O y F 1964: Owre y Foyo  
(1964)

C y G 1967: Calef y Grice  
(1967)

C 2001: Casanova (2001)

Z y P 2001: Zoopi de Roa y Palacios-Cáceres (2001)

Z y P 2003: Zoppi de Roa y Palacios-Cáceres (2003)

CA 2004: Camisotti (2004)

D 2004: Daly (2004)

**ANEXO 3**

**Evadne spinifera Hembra Ovigera**

