

FITOPLANCTON Y BIOMASA ZOOPLANCTÓNICA COMO INTEGRANTES DE LA ESTRUCTURA TRÓFICA EN EL ARCHIPIÉLAGO LOS ROQUES, MAR CARIBE, VENEZUELA

Josefa Morales-Esparragoza¹, Brightdoom Márquez-Rojas^{2*},
Luis Troccoli³, Jesús Gamboa⁴, Jorge Barrios-Montilla² y
Antonio Quintero⁵

¹Centro Nacional de Investigaciones de Pesca y Acuicultura (CENIPA), Venezuela; ²Dpto. de Biología Marina, Instituto Oceanográfico de Venezuela, Universidad de Oriente, Sucre, Venezuela; ³Universidad de Oriente, Nueva Esparta, Boca de Río – Venezuela, Instituto de Investigaciones Científicas, Facultad de Ciencias del Mar; ⁴Centro de Investigaciones Agropecuarias del Estado Sucre (FONAIAP), Cumaná, Sucre; ⁵Dpto. de Oceanografía, Instituto Oceanográfico de Venezuela, Universidad de Oriente, Núcleo de Sucre, Cumaná. *bmarquez2001@gmail.com

RESUMEN

El estudio de la densidad del fitoplancton y la biomasa del zooplancton constituyen un indicador importante para medir el flujo de energía en ecosistemas acuáticos. Se planteó como objetivo estudiar la variación espacial y temporal de la abundancia fitoplanctónica y la biomasa zooplanctónica en 12 estaciones alrededor del archipiélago de Los Roques (PNALR), un parque nacional oceánico al norte de Venezuela, entre marzo y septiembre de 2023. Las muestras fueron recolectadas desde una embarcación tipo peñero, utilizando una red tipo Bongo con malla de 300 μm . Se midieron temperatura y salinidad superficial del mar con una sonda multiparamétrica (YSI). Así mismo, fueron estimadas la densidad del fitoplancton y biomasa volumétrica (volumen sedimentado) y gravimétrica (masa húmeda) del zooplancton. Se detectaron diferencias temporales significativas en la temperatura superficial del agua (26,1 - 29,5°C en marzo y septiembre) y salinidad (35,45-37,58‰ en mayo y marzo). La densidad fitoplanctónica fue baja (0-15,62 cel.ml⁻¹) sin variaciones temporales ni espaciales, a diferencia de la biomasa volumétrica (0,01-0,60 ml.m⁻³) y gravimétrica (0,004-0,117 mg m⁻³) del zooplancton, que variaron temporal y espacialmente con valores más altos en las estaciones ubicadas en el Este, caracterizadas por ser zonas menos profundas, con una topografía plana y lagunas rodeadas de manglares y bancos de arena. Los resultados muestran que el PNALR es un ambiente oligotrófico de la zona costera venezolana con baja densidad fitoplanctónica y biomasa zooplanctónica.

Palabras clave: Caribe sur, Parque Nacional Archipiélago de Los Roques, mar Caribe, oligotrófico, zooplancton.

Phytoplankton and Zooplankton Biomass as members of the trophic structure in the Los Roques Archipelago, Caribbean Sea, Venezuela

ABSTRACT

The study of phytoplankton density and zooplankton biomass is an important indicator for measuring energy flow in aquatic ecosystems. The objective was to study the spatial and temporal variation of phytoplankton density and zooplankton biomass at 12 stations around the Los Roques Archipelago (PNALR), an oceanic national park in northern Venezuela, between March and September 2023. Samples were collected from a fishing boat using a Bongo net with a 300 μm mesh. Sea surface temperature and salinity were measured with a multiparameter sounding probe (YSI). Phytoplankton density and volumetric (sedimented volume), and gravimetric (wet mass) zooplankton biomass were estimated. Significant temporal differences were detected in surface water temperature (26.1-29.5°C in March and September) and salinity (35.45-37.58‰ in May and March). Phytoplankton density was low (0-15.62 cells/ml⁻¹) with no temporal or spatial variations, unlike volumetric (0.01-0.60 ml/m⁻³) and gravimetric (0.004-0.117 mg/m⁻³) zooplankton biomass, which varied temporally and spatially, with higher values at the eastern stations, characterized by shallower areas with flat topography and lagoons surrounded by mangroves and sandbanks. The results show that the PNALR is one of the oligotrophic environments in the Venezuelan coastal zone with low phytoplankton density and zooplankton biomass.

Keywords: Southern Caribbean, Los Roques Archipelago National Park, Caribbean Sea, oligotrophy, zooplankton.

INTRODUCCIÓN

El zooplancton ha sido reconocido como un importante eslabón en la trama trófica acuática; tiene una gran influencia en los procesos de transferencia de energía de la producción primaria a niveles superiores (Shropshire *y col.*, 2019; Márquez y Scott, 2024). En ese sentido, el zooplancton carnívoro sirve como alimento a la gran mayoría de larvas y juveniles de peces, incluyendo a los adultos planctívoros de las comunidades neríticas (Landry *y col.*, 2019), mientras el zooplancton herbívoro es tradicionalmente considerado como regulador de la abundancia de fitoplancton mediante herbivoría (Hernández-Trujillo *y col.*, 2007; Torres-Ariño, 2012). Por ello, en los sistemas marinos y estuarinos es importante considerar la estimación de la biomasa zooplanctónica (Denman y Powell, 1984; Navarro-Rodríguez y Flores-Vargas, 2022), integrada por un conjunto heterogéneo de taxones con diversos tamaños y morfologías (Bathmann *y col.*, 2001; García-Córdova, 2011).

Para estudiar el zooplancton, se emplean tanto métodos cualitativos como cuantitativos, los que se complementan para obtener una visión integral de su composición y abundancia. Los análisis cuantitativos se enfocan en determinar la densidad, distribución de las especies y biomasa, mientras que los cualitativos se centran en la identificación y descripción de las especies presentes (Postel *y col.*, 2000). La biomasa es la métrica más común utilizada para medir toda la comunidad de zooplancton y puede determinarse de diversas maneras, cada una con unidades diferentes (Boltoskoy, 1981; Postel *y col.*, 2000; McEnnulty *y col.*, 2020). La biomasa del zooplancton puede calcularse a partir del peso (p. ej., masa húmeda, masa seca o masa de carbono) o del biovolumen del zooplancton (p. ej., volumen de desplazamiento, volumen sedimentado). Al comparar los valores de biomasa, se acostumbra estandarizarlos al volumen de agua filtrada durante la recolección de la muestra (Postel *y col.*, 2000; Bowen, 2017; McEnnulty *y col.*, 2020).

Para calcular la biomasa de las comunidades zooplanctónicas, se toma en cuenta el volumen, la extensión, las ornamentaciones, entre otras, que constituyen propiedades de estos organismos que no pueden ser solamente apreciadas a través de números. Estas características están íntimamente ligadas al tamaño. Para muchos propósitos, en estudios del zooplancton, la medida de la biomasa es muy importante, aunque puede suplementar y complementar, pero nunca sustituir, la información sobre composición taxonómica y abundancia numérica dentro del ecosistema (Boltovskoy, 1981; Décima, 2022).

En general, las zonas costeras se han reconocido como áreas de reproducción y crianza de muchos organismos, que incluyen invertebrados y en especial peces como insumos de la productividad pesquera (Cushing, 1975). Por su parte, en las zonas oceánicas los estudios de distribución del zooplancton han sido pobremente

estudiados, y menos aún se han estudiado los mecanismos que regulan la distribución y biomasa (Gardner, 1982). Esto no difiere de los estudios en Venezuela, donde existe información escasa en zonas insulares, y sobre todo en aquellas separadas de la plataforma continental por canales de gran profundidad y bañadas por aguas oceánicas, cálidas y transparentes, como es el caso del Parque Nacional Archipiélago de Los Roques (PNADLR).

A pesar de su acceso remoto, el PNADLR constituye el sistema arrecifal oceánico con la más alta diversidad de corales en Venezuela, y posiblemente con mayor riqueza de especies y mejor calidad del agua en el Caribe (Eakin y col., 2014). En esa zona se han llevado a cabo varios estudios sobre la riqueza de especies de corales y en particular de la condición de salud en que los mismos se encuentran (Rodríguez y col., 2010; Bastidas y col., 2012; Villamizar y col., 2008, 2014), a los que se le asocia una elevada fauna ictiológica presente en el archipiélago, registrando cerca de 370 especies (Ramírez y Cervigón, 2004).

Es importante mencionar que, de las comunidades bióticas representadas en las aguas del archipiélago, los manglares presentan los índices de productividad más elevados, seguidos por los arrecifes de coral y las praderas de fanerógamas marinas (MARN, 2000). Estas características, asociadas a la estacionalidad de la circulación de los vientos alisios y el régimen de corrientes, hacen que estos ecosistemas marinos desarrollen migraciones de organismos en búsqueda de alimentación, reproducción y refugio, incluyendo los estadios larvales y juveniles que conforman el meroplancton (Amend, 1992). No obstante, existen pocas investigaciones de las comunidades planctónicas en este archipiélago y las que existen se han limitado al área de Cayo Dos Mosquises, donde se ubica la principal estación biológica de investigación.

En Los Roques, las primeras investigaciones en comunidades fitoplanctónicas del PNADLR son las de González (1989), Gamboa-Márquez y col. (1994) y Sánchez (1995), las cuales fueron realizadas solamente en el Cayo Dos Mosquises. Posteriormente, Pérez-Castresana y col. (2014) realizaron una caracterización de la comunidad fitoplanctónica alrededor de seis arrecifes coralinos del PNADLR, indicando que independientemente de las variaciones espaciales en la densidad fitoplanctónica, los valores registrados reflejan la condición oligotrófica de sus aguas.

Con relación al componente zooplanctónico, se citan los primeros trabajos de Madera y Furderer (1997) en el cayo Dos Mosquises, indicando a los copépodos y larvas de bivalvos como los grupos dominantes durante el día, en comparación con los gasterópodos y larvas de decápodos que mostraron mayor abundancia durante la noche. Zoppi de Roa y Alonso (1997), estudiaron la distribución y algunos aspectos ecológicos de *Mysidium integrum* en ambientes coralinos de las costas de Venezuela, incluyendo Los Roques. Figueroa (2002), estudió la

Entre las principales islas del archipiélago destacan, al norte, los cayos Madrisquí, Nordisquí y la isla Gran Roque. En la zona central del archipiélago se encuentran los cayos Espenquí, Crasquí, Noronquises, isla Larga, Carenero y Cuchillo, que delimitan la laguna central por el norte. El límite sur de la laguna está constituido por los cayos Sal, Nube Verde, Grande y Gresquí, y el límite oeste está conformado por Cayo de Agua, Cayo Bequeve y Dos Mosquises (Amend, 1992; Ughi y col., 2018; Aponte y Salas, 2022). La batimetría en el archipiélago de Los Roques es predominantemente somera, lo que facilita la proliferación de una rica biota carbonática (Ughi y col., 2018). La temperatura del agua fluctúa entre 25 y 30°C, registrándose valores mínimos entre enero y febrero y máximos entre julio y octubre (Amend, 1992). Otra característica destacable de este archipiélago es el capital económico históricamente importante como es la pesca artesanal, tanto de subsistencia como comercial (Amend, 1992; Aponte y Salas, 2022).

Recolección de las muestras. Para la visualización cartográfica y batimétrica del área de estudio, se empleó el programa MapSource versión 6.12.4 (Garmin Ltd., 2008), junto con el conjunto de mapas digitales BlueChart Americas v9.5 (Garmin Ltd.). Esta combinación permitió la representación precisa del área del archipiélago Los Roques y el establecimiento de las estaciones de muestreo. Sin embargo, y a manera de comprobar las profundidades en las estaciones designadas y para complementar el trabajo de otros equipos, se empleó una sonda de sonar de mano Fish Ray, modelo FR300 (Fish Ray Instruments, 2008), adecuada para registros portátiles en campo. La georreferenciación y tareas de navegación a los puntos de muestreo se realizaron mediante un receptor GPS portátil Magellan MAP 330 (Magellan Systems, 2000).

La toma de las muestras se realizó en marzo, mayo, junio, julio y septiembre 2023, mediante una embarcación tipo peñero, en 12 estaciones alrededor del archipiélago (Figura 1, Tabla. 1). Se utilizó una red tipo Bongo de 2,5 m de largo, equipada con una malla de 300 µm de abertura de poro, con 36 cm de diámetro de boca, ambas dotadas de un flujómetro acoplado digital (General Oceanic), previamente calibrado, aplicando el método estándar propuesto por Postel y col. (2000). El calado se realizó de manera oblicua, a una velocidad de 2 nudos durante 10 min. Se midió la temperatura y salinidad superficial por medio de una sonda multiparamétrica (YSI incorporated) modelo 556mps.

Una vez finalizados los calados, se vació el material biológico contenido en la red de zooplancton en envases plásticos, y para su fijación se utilizó *in situ* una solución de formaldehído diluido al 4% v/v, preparado con agua de mar filtrada y tamponado con tetraborato de sodio como agente preservante y fijador (Postel y col., 2000). Luego, las muestras fueron trasladadas al Laboratorio de Zooplancton del Centro Nacional de Investigación de Pesca y Acuicultura (CENIPA), Cumaná, estado Sucre. Simultáneamente, en cada

estación se recolectaron muestras de agua superficial para determinar la abundancia microalgal en botellas de polietileno (1000 ml) y se fijaron *in situ* con solución de Lugol.

Tabla 1. Ubicación geográfica y profundidad de las estaciones de muestreo en el Parque Nacional Archipiélago Los Roques, Venezuela (Zona: E, Este; C, Central y O, Oeste).

Estaciones	Latitud	Longitud	Profundidad (m)	Zona
1	11°56'19.91"	66°38'45.96"	20	E
2	11°55'17.15"	66°41'30.89"	38	C
3	11°52'34.07"	66°44'42.41"	8	C
4	11°55'14.40"	66°46'58.55"	27	C
5	11°52'51.66"	66°49'51.44"	20	O
6	11°54'26.01"	66°50'51.56"	15	O
7	11°52'14.59"	66°54'37.70"	30	O
9	11°49'48.17"	66°54'57.21"	11	O
13	11°50'03.28"	66°50'05.44"	6	O
17	11°52'14.90"	66°49'09.70"	5	E
19	11°51'33.16"	66°35'85.89"	18	E
20	11°54'33.16"	66°38'03.11"	25	E

Procesamiento de las muestras. En el laboratorio, las muestras de fitoplancton se concentraron eliminando el exceso de líquido y luego una alícuota de 50 ml se trasvasó a una columna de sedimentación acoplada a una cámara de sedimentación, que permaneció en reposo por 24 horas hasta su análisis en microscopio invertido Carl Zeiss (Utermöhl, 1958). Se estimó la abundancia total fitoplanctónica a través del conteo de las especies del microfitoplancton con el objetivo de 10X y del conteo específico del nanofitoplancton con el objetivo de 40X. Los resultados se presentan como densidad total fitoplanctónica (Cel.ml^{-1}). Se midió la biomasa total de cada muestra de zooplancton empleando el método de volumen sedimentado y masa húmeda (Beers, 1981; Postel *y col.*, 2000), sin separar en este proceso a los organismos gelatinosos. Se eligieron estas técnicas en virtud de que el material biológico puede emplearse para estudios cualitativos; los datos se expresan en ml.m^{-3} y mg.m^{-3} , respectivamente.

Análisis estadísticos. Para determinar posibles diferencias temporales (meses) y espaciales (zonas), en la densidad fitoplanctónica y biomasa zooplanctónica, se aplicó una prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis (K-W, Wiedenhöfer, 1993), con un nivel de significancia $\alpha = 0,05$, luego de comprobar que no se cumplieron los supuestos de normalidad de Kolmogorov-Smirnov y homocedasticidad de Levene (Sheskin, 2004). Posteriormente se procedió a dividir las estaciones en tres grupos, de acuerdo con su ubicación, correspondiendo a la zona Este (estaciones 1, 17, 19, 20), zona Central (estaciones 2, 3, 4) y zona Oeste (5, 6, 7, 9, 13) del archipiélago (Figura 1, Tabla 1). En los casos donde se encontraron diferencias significativas se realizó una prueba *a posteriori* de Dunn para evaluar las diferencias entre cada par de niveles de los factores, en relación con las variables de interés (Sokal y Rohlf, 1995). Los resultados fueron expresados con diagramas de cajas y bigotes

(boxplots) de acuerdo con las recomendaciones de Boyer *y col.* (1997). Además, las relaciones entre las variables fisicoquímicas y biológicas se determinaron con un Análisis de Componentes Principales (ACP) a partir de una matriz de correlación múltiple (Johnson y Wichern, 1992). Los análisis estadísticos fueron realizados con el programa Statgraphics Plus versión 5.1.

RESULTADOS

Temperatura y Salinidad. La temperatura superficial del agua fluctuó entre 26,1 y 29,5°C con una media de 27,2 ± 1,1°C. En marzo se registró la menor temperatura (26,1°C), mientras que en septiembre se detectaron los mayores registros de temperatura (29,2-29,5°C; Figura 2a); se observaron diferencias significativas de la temperatura entre los meses de muestreo (K-W = 31,27, $p < 0,05$). La prueba de Dunn indicó diferencias estadísticas de la temperatura entre marzo y septiembre ($p < 0,05$), y entre mayo y septiembre ($p < 0,05$). Con respecto a las zonas, no se hallaron diferencias significativas (K-W = 0,80, $p > 0,05$; Figura 2b).

La salinidad varió entre 35,45 y 37,8‰ con una media de 36,97 ± 0,54; el menor registro se detectó en mayo y el mayor en marzo (Figura 2c). Se observaron diferencias significativas de la salinidad entre los meses de muestreo (K-W= 13,06; $p < 0,05$). En la prueba de Dunn se observaron diferencias estadísticas ($p < 0,05$) de la salinidad entre mayo y el resto de los meses estudiados. Al igual que la temperatura, esta variable no mostró diferencias significativas entre las zonas (K-W = 2,24, $p > 0,05$; Figura 2d).

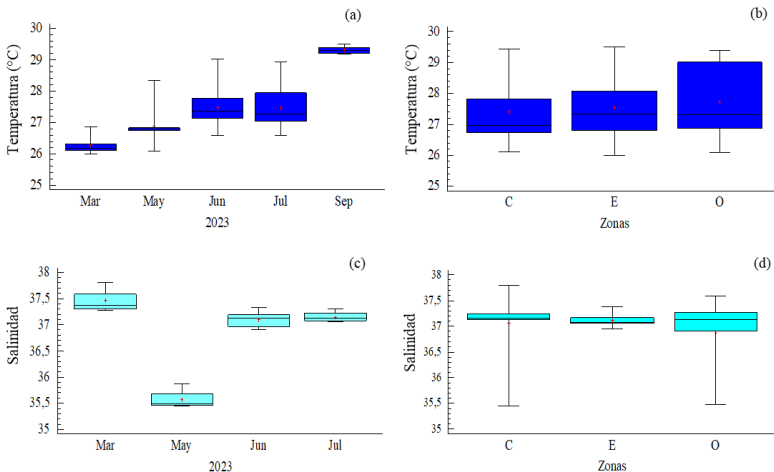


Figura 2. Variación temporal y por zonas de la temperatura (°C) superficial del agua (a,b) y de la salinidad (c,d) en el Parque Nacional Archipiélago Los Roques, Venezuela. C = Centro, E = Este y O = Oeste.

Densidad fitoplanctónica. La densidad total fitoplanctónica (DTF) varió entre 0 y 15,62 cel.ml⁻¹ (Figura 3); el valor más alto se registró en la estación 1 durante julio. En marzo y mayo se obtuvieron valores bajos ($\bar{x} = 1,50 \pm 1,56$ cel.ml⁻¹ y $\bar{x} = 1,07 \pm 0,85$ cel.ml⁻¹, respectivamente, Figura 3), mientras en junio se registraron los menores valores del estudio ($\bar{x} = 0,60 \pm 0,94$ cel.ml⁻¹) a diferencia de los registros en julio y septiembre, cuando se contabilizaron valores elevados ($\bar{x} = 2,94 \pm 4,75$ cel.ml⁻¹ y $\bar{x} = 2,28 \pm 2,69$ cel.ml⁻¹, respectivamente, Figura 3). No se detectaron diferencias significativas entre los meses ni las zonas (K-W = 6,21; K-W = 3,10, $p > 0,05$).

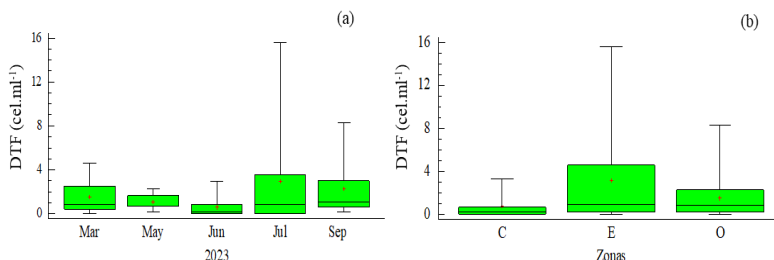


Figura 3. (a) Variación temporal y (b) por zonas de la densidad total fitoplanctónica (DTF, cel.ml⁻¹) en el Parque Nacional Archipiélago Los Roques, Venezuela. C = Centro, E = Este y O = Oeste.

Biomasa zooplanctónica. Volumen sedimentado. El volumen sedimentado (VS) por mes varió entre 0,05 ml.m⁻³ en septiembre y 0,60 ml.m⁻³ en julio. Se detectaron diferencias significativas temporales (K-W = 14,03; $p < 0,05$; Figura 4a); la prueba de Dunn mostró diferencias entre el VS de marzo y septiembre con las estimaciones bajas ($< 0,18$ ml.m⁻³), en relación a mayo, junio y julio con los mayores registros ($> 0,22$ ml.m⁻³). Espacialmente, esta biomasa volumétrica también mostró diferencias significativas (K-W = 6,30; $p < 0,05$; Figura 4b); en la prueba de Dunn se observaron diferencias estadísticas ($p < 0,05$) del VS entre las estaciones que se encuentran en la zona Este con valores altos ($\bar{x} = 0,21 \pm 0,13$ ml m⁻³) en relación a la zona Central ($\bar{x} = 0,18 \pm 0,05$ ml m⁻³) y Oeste ($\bar{x} = 0,14 \pm 0,04$ ml m⁻³) con estimaciones bajas.

Masa húmeda. En la escala mensual los valores de masa húmeda (MH) fluctuaron entre 0,004 mg.m⁻³ en septiembre y 0,087 mg m⁻³ en mayo; se detectaron diferencias temporales significativas (K-W = 26,67; $p < 0,05$; Figura 4c); en el test de Dunn se demostró diferencias significativas en septiembre por los menores valores, en relación con los otros meses del estudio. La MH por zona fue más elevada en las estaciones de la zona Este (0,087 mg.m⁻³), mientras las más bajas se detectaron en las estaciones de la zona Central del Archipiélago (0,004 mg.m⁻³). La distribución espacial de biomasa también demostró diferencias significativas entre las zonas en que se dividió el estudio (K-W = 8,89; $p > 0,05$; Figura 4d); en el test de Dunn se observaron diferencias estadísticas de la MH entre las estaciones que se encuentran en la zona

Este con valores altos ($\bar{x} = 0,06 \pm 0,02 \text{ mg m}^{-3}$) en relación a la zona Central ($\bar{x} = 0,04 \pm 0,01 \text{ mg m}^{-3}$) y Oeste ($\bar{x} = 0,03 \pm 0,02 \text{ mg m}^{-3}$) con estimaciones bajas.

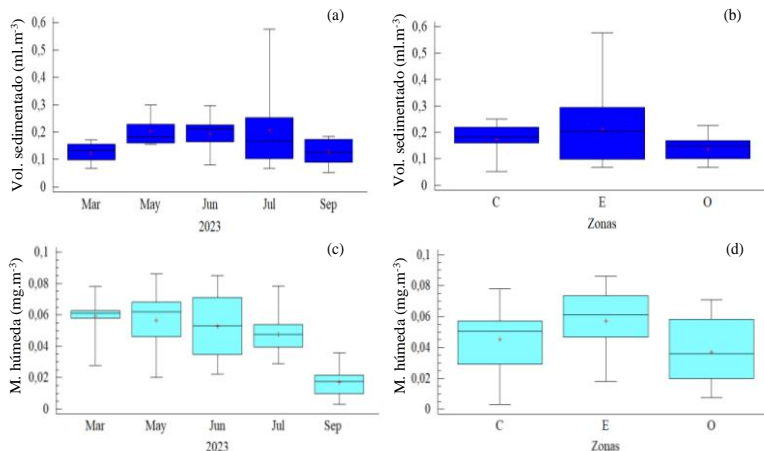


Figura 4. (a, b) Variación temporal y por zonas del volumen sedimentado (ml.m^{-3}) y (c, d) de la masa húmeda (mg.m^{-3}) en el Parque Nacional Archipiélago Los Roques, Venezuela. C = Centro, E = Este y O = Oeste.

El análisis de componentes principales (ACP) mostró en los tres primeros componentes un porcentaje acumulado de 77,79% de la varianza total del sistema multidimensional original (Tabla 2). En el primer componente principal (40,47% de varianza total) se observaron claramente correlaciones positivas entre la temperatura y la salinidad, en relación inversa con la biomasa zooplanctónica (volumen sedimentado y masa húmeda). En el segundo componente principal (20,50% de la varianza total) constituido por la abundancia fitoplanctónica, se observa que la misma prácticamente es independiente de las demás variables (Figura 5).

Tabla 2. Porcentajes de varianza total explicada por los tres primeros componentes del análisis de componentes principales (ACP) aplicados a las variables medidas en el Parque Nacional Archipiélago Los Roques, Venezuela.

Número de Componentes	Valor	% de Varianza	% Acumulado
1	2,023	40,47	40,47
2	1,024	20,49	60,97
3	0,841	16,82	77,79

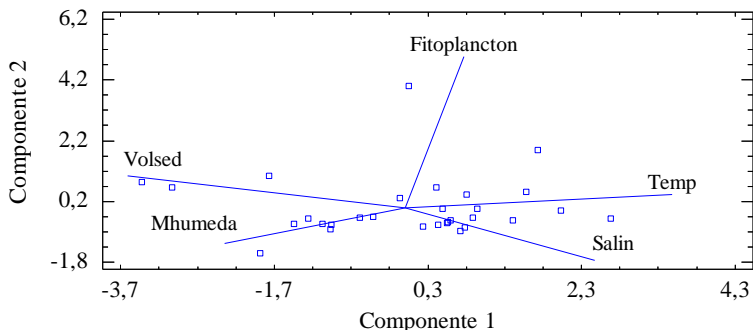


Figura 5. Proyección ortogonal de los dos primeros componentes del Análisis de Componentes Principales (ACP), de las variables bióticas y abióticas en el Parque Nacional Archipiélago Los Roques, Venezuela.

DISCUSIÓN

El ecosistema marino depende fundamentalmente de factores oceanográficos (abióticos y bióticos) y climatológicos que influyen en la productividad de las aguas en el sureste del mar Caribe (Corredor *y col.*, 2004). La temperatura superficial del agua mostró variaciones temporales significativas. Sin embargo, las aguas fueron cálidas (26-29,5°C) durante todos los muestreos. Estos resultados coinciden con el trabajo de González (1989) y Casanova *y col.* (2007) quienes estudiaron la producción primaria del fitoplancton y la variación temporal del zooplancton en el PNADLR, registrando valores promedios de 27, 5 y 26°C en mayo, con incrementos marcados en agosto y noviembre alcanzando 29°C y 29,15°C, respectivamente. Este comportamiento térmico no ocurre en la costa nororiental de Venezuela, donde hay influencia del fenómeno de surgencia costera, que se refleja en la disminución de la temperatura. En Los Roques no se evidencia este fenómeno, sin embargo, se detecta un patrón que responde más bien a la interacción con el Caribe central, donde se forman remolinos (eddies) que son impulsados por un gradiente de salinidad regional y la acción directa tanto del rizo como del estrés del viento (Andrade y Barton, 2000).

La salinidad registrada en la presente investigación es similar a la reportada por Casanova *y col.* (2007), quienes midieron valores entre 34 y 36 ‰. Por otra parte, González (1989) observaron valores similares en este mismo archipiélago en Cayo Dos Mosquises, considerando que esta mayor salinidad se debe a una alta tasa de evaporación debido a la alta incidencia de vientos. Estos valores de salinidad están dentro de los intervalos registrados para cuerpos de agua abiertos u oceánicos, que no se encuentran influenciados por descargas de agua servidas, desembocadura de ríos y escorrentías, como es el caso del PNADLR, donde no hay fuentes naturales de agua dulce y las precipitaciones durante el año son excepcionales.

En general, hubo variaciones temporales de los parámetros fisicoquímicos estudiados en el PNADLR, las cuales fueron causadas principalmente por las condiciones climáticas presentes en el sureste del Mar Caribe (Corredor *y col.*, 2004). La relación positiva y significativa de la temperatura y la salinidad del agua durante el periodo de estudio está influenciada por el régimen temporal dominante de vientos. La disminución de la salinidad detectada en mayo es debida a la precipitación, mientras que el aumento de la temperatura se asocia más bien con la disminución de la velocidad del viento.

A pesar de que los organismos planctónicos constituyen los principales productores primarios (fitoplancton) y secundarios (zooplancton) de la columna de agua, y por ende los cambios en su composición, abundancia, y biomasa regulan la transferencia de energía hacia los niveles tróficos superiores, escasos estudios han evaluado la variación estacional y espacial del plancton en PNADLR. En la presente investigación la densidad fitoplanctónica fue baja y no presentó diferencias temporales ni espaciales. Los valores registrados en las distintas zonas del PNADLR demuestran la condición oligotrófica de sus aguas, no excediendo el máximo a 16 cel.ml⁻¹. No obstante, estos resultados son extremadamente bajos cuando se comparan con los de Pérez-Castresana *y col.* (2014), quienes registraron la menor densidad fitoplanctónica (14.925 cel/l) en la estación Dos Mosquises. Probablemente estas bajas densidades se deban a lo mencionado por González (1989) en su estudio en el cayo Dos Mosquises, en el que sugieren que las bajas concentraciones de nutrientes y pigmentos fotosintetizadores, así como la producción primaria baja permiten afirmar que dichas aguas son de carácter altamente oligotrófico, lo cual es característico de los sistemas de arrecifes coralinos. Por lo tanto, esta zona de estudio presenta condiciones predominantemente oligotróficas debido a la ausencia de procesos de surgencia costera intensa y persistente, siendo su dinámica oceanográfica controlada principalmente por los procesos físicos del Caribe central y sur, como la Corriente del Caribe, los vientos alisios y la variabilidad asociada al Caribbean Low-Level Jet (CLLJ), los cuales inducen mezcla vertical y horizontal de carácter ocasional (Rueda-Roa y Muller-Karger, 2013). En este contexto, la ocurrencia de surgencias secundarias es esporádica, de alcance espacial mediano y asociada al ascenso de masas de Agua Subtropical Subsuperficial con una carga de nutrientes relativamente baja, lo que limita el enriquecimiento sostenido de la zona eufótica (Correa-Ramírez *y col.* 2020). Además, la naturaleza dispersiva del sistema favorece la rápida advección y mezcla de las aguas afloradas con aguas superficiales cálidas y pobres en nutrientes, restringiendo el desarrollo de eventos prolongados de alta productividad primaria (Andrade-Amaya y Barton, 2005). Como resultado, estos eventos solo generan incrementos temporales y moderados en la disponibilidad de nutrientes y la productividad, insuficientes para modificar de manera persistente el carácter oligotrófico del sistema (Franco-Herrera *y col.* 2008).

Resultados comparables fueron reportados por Rodríguez-Centeno *y col.* (2010) en la isla La Tortuga, ubicada en el nororiente de Venezuela, donde se registraron bajas densidades fitoplanctónicas dentro del intervalo establecido por Marshall (1991) para aguas oligotróficas de origen oceánico, a pesar de que esta isla se localiza en el límite noroccidental de la principal zona de surgencia del nororiente venezolano. Asimismo, la proximidad de la Fosa de Cariaco, una de las cuencas anóxicas más extensas del mundo, caracterizada por una marcada estratificación y ausencia de mezcla vertical profunda, refuerza la heterogeneidad oceanográfica regional y contribuye a explicar la limitada influencia de los procesos de surgencia sobre la productividad superficial en áreas adyacentes, manteniendo el carácter oligotrófico del sistema.

La densidad fitoplanctónica obtenida en la presente investigación es inapreciable cuando se compara con las densidades de las aguas productivas del nororiente del país (costa norte del estado Sucre, isla de Margarita, golfo de Paria), las cuales se enriquecen tanto por la surgencia como por la descarga del río Orinoco (Varela *y col.*, 2003). Sin embargo, Muller-Karger y Castro (1994) y Varela *y col.* (2003) concluyeron en su estudio del fitoplancton en la plataforma nororiental de Venezuela que la densidad fitoplanctónica en aguas oceánicas es baja (aguas cercanas a la isla La Blanquilla y zona oceánica del noreste venezolano, que podría incluir a Los Roques). Los autores antes mencionados, indicaron que los principales focos de producción que se presentan en la costa norte de Sucre, alrededor de la isla de Margarita y golfo de Paria, favorecen la producción de las áreas oceánicas del Caribe suroriental; por lo tanto, el gradiente de concentración, que es superior cerca de la costa, se propaga hacia el norte, noroeste y oeste, transportado por efecto del viento y las corrientes. Por consiguiente, es de suponer entonces que la densidad fitoplanctónica en el PNADLR sea menor que el fitoplancton de aguas oceánicas del noreste del país, debido a su ubicación geográfica y la baja posibilidad de enriquecimiento de las aguas de dicho archipiélago. Por ende, las aguas de Los Roques son pobres, reforzando la típica oligotrofia de las aguas del mar Caribe, con predominio de formaciones coralinas (Gómez y García, 2015; Rossi *y col.*, 2020) y niveles tróficos superiores como las comunidades de peces.

Las variaciones mensuales de la biomasa zooplanctónica, tanto volumen sedimentado como masa húmeda, estudiadas en la presente investigación no coincide con el patrón típico de mayor biomasa durante la época de surgencia característico de la región nororiental de Venezuela (Rueda-Roa *y col.*, 2018), ya que los máximos registros de biomasa se reportaron en junio y julio. En ese sentido, la biomasa zooplanctónica puede ser afectada por los pulsos en el régimen hidrográfico, considerando que la carga de nutrientes es baja según lo mencionado por González (1989), en su estudio en el cayo Dos Mosquises, que afecta en primera instancia al fitoplancton, para luego ejercer patrones de respuesta en el zooplancton (Liess *y col.*, 2016). Esta

discrepancia apoya la necesidad de proyectos de investigación con mayores recursos para tratar de establecer de series de tiempo de larga duración. A este respecto, Steinberg y col. (2015) y Giraldo y col. (2019) señalaron que las series de tiempo son cruciales para estudiar la biomasa del zooplancton porque permiten analizar cómo cambia la biomasa a lo largo del tiempo, identificando patrones, tendencias y variaciones estacionales que son importantes para entender el funcionamiento de los ecosistemas acuáticos, ya que el zooplancton es un componente clave de las redes tróficas marinas y su biomasa afecta a otros niveles tróficos, incluyendo peces y sus larvas.

En general, la biomasa zooplanctónica durante el período de estudio fue baja en comparación con los valores obtenidos en otras regiones del nororiente de Venezuela (Márquez-Rojas y col. 2006, 2016). No obstante, cuando se comparan con los resultados de volumen sedimentado de Gómez (2018) en su estudio de 15 años (2002-2016) en otra isla insular de Venezuela, la costa este de la isla Margarita, se observan valores similares. El mismo señala que los promedios anuales bajos se determinaron en los años 2002 a 2004 y 2014 a 2016 (rango 0,02-0,12 $\text{ml}\cdot\text{m}^{-3}$) y valores superiores (rango 0,17-0,43 $\text{ml}\cdot\text{m}^{-3}$) durante el periodo 2006 a 2012. El mismo autor, Gómez (2021), en estudios más recientes en el sureste de la isla de Margarita, sigue reportando estimaciones bajas tanto en el 2017 (0,01-0,32 $\text{ml}\cdot\text{m}^{-3}$) como en el 2018 (0,03-0,72 $\text{ml}\cdot\text{m}^{-3}$).

El mismo patrón de valores bajos se halló en las estimaciones de biomasa zooplanctónica expresada como masa húmeda. Márquez y col. (2018) en la costa Arapito-Santa Fe, estado Sucre, reportó valores muy superiores (0,14 y 0,71 $\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$). Estas diferencias pueden darse por variaciones en la dinámica de la comunidad zooplanctónica, dado que existen cambios en los ciclos biológicos de las poblaciones y modificaciones en las condiciones oceanográficas que pueden intervenir en la biomasa zooplanctónica en un período determinado.

Las diferencias espaciales en cuanto a la biomasa zooplanctónica se deben probablemente a la ubicación de las estaciones. Los mayores valores de biomasa volumétrica y gravimétrica en la zona Este se deben posiblemente a la baja profundidad, presencia de una topografía plana y amplia constituidas por salinas, llanuras arenosas, playas extendidas y lagunas rodeadas de manglares y bancos de arena. La laguna central, por ejemplo, posee una profundidad promedio de agua de 3,7 a 5,5 m, con algunas zonas entre los principales cayos que pueden alcanzar entre 11 y 20 m (Ughi y col., 2018). Posiblemente los manglares actúan como barreras que debilitan las corrientes y permiten una elevada sedimentación unida con las praderas de fanerógamas marinas, determinando así el establecimiento de larvas meroplanctónicas en estas comunidades marinas costeras. No obstante, la diferencia de la menor biomasa contabilizada en la zona Oeste, se debe claramente a la morfología de la isla; la zona Oeste está más expuesta a las corrientes

oceánicas, la topografía es más estrecha y escarpada, con acantilados en casi todo el borde norte. Fuera de la barrera exterior de arrecifes, la batimetría aumenta significativamente hasta alcanzar entre 30 y 100 m cerca del talud arrecifal, desde donde se acentúa abruptamente desde los 350 hasta los 500 m de profundidad (Ughi *y col.*, 2018).

A través del ACP se pudo observar que el fitoplancton y el zooplancton no se correlacionan directamente. Esto posiblemente indica un "time lag" o desfase de tiempo entre el fitoplancton y el zooplancton en respuesta a los cambios fisicoquímicos (forzantes), como variaciones en la temperatura, salinidad, nutrientes, o disponibilidad de luz (Venegas *y col.*, 2024), que ocurre primero con el fitoplancton y a continuación, por efecto de cascada trófica de abajo hacia arriba (bottom-up), la respuesta del zooplancton (Mackas y Beaugrand, 2010; Wei *y col.*, 2022).

Aunque el PNADLR es un complejo arrecifal insular ubicado a más de 150 km al norte franco del litoral central venezolano, las variaciones estacionales y espaciales tanto para la hidrografía como para las comunidades planctónicas reportadas en la presente investigación, confirman que los procesos regionales y locales tienen un gran dominio sobre las condiciones ambientales y en consecuencia, sobre las comunidades que allí residen. Por esta razón, es de gran importancia que en el Parque Nacional Archipiélago de Los Roques se consolide una línea base, no solo de parámetros ambientales como la temperatura y salinidad, sino también de la concentración del fitoplancton y zooplancton, ya que en su conjunto constituyen un sistema de monitoreo y prevención ante procesos atmosféricos interanuales y de mayor escala como el cambio climático, que de acuerdo a su intensidad y duración pueden llegar a tener un efecto negativo sobre el ecosistema (Rhombous y Deneudt, 2024).

CONCLUSIONES

Las magnitudes de la densidad fitoplanctónica y biomasa zooplanctónica obtenidas en este estudio son relativamente bajas en comparación con la observada en otros ecosistemas marinos de Venezuela y al sur del mar Caribe, con valores que son típicos de sistemas arrecifales donde el agua tiende a ser oligotrófica. Las diferencias espaciales de la biomasa zooplanctónica estuvieron relacionados con la topografía y cercanía con diferentes ecosistemas marinos.

AGRADECIMIENTOS

Al Sistema de Propuestas Contra la Crisis Climática (SIGEPROCC) del Ministerio del Poder Popular para el Ecosocialismo (MINEC) de Venezuela por el financiamiento, en el marco del Proyecto "Deterioro del sistema marino-costero producto del cambio climático en el Archipiélago de los

Roques: Proyecto MAR” a cargo de Antonio Quintero. A los funcionarios del Territorio Insular Miranda, José Duarte, Marco Fuentes, Juan Ramos (INPARQUES-Los Roques), Norma Guillen (SITSSA S.A.), Anna Suárez (INEA), Johanna Guillen (Círculo Militar Mamo), cuyos apoyos y compenetración con el proyecto ha sido fundamental para la realización del presente estudio.

LITERATURA CITADA

- Amend, A. 1992. Parque Nacional Archipiélago Los Roques. Fundación Científica Los Roques, Caracas, Venezuela, editorial Torino. 223 pp.
- Andrade, C.A. y E.D. Barton. 2000. Eddy development and motion in the Caribbean Sea. *J. Geophys. Res. Oceans* 105(C11):26191-26201.
- Aponte, C. y B. Salas. 2022. Estado de conservación del Parque Nacional Archipiélago Los Roques en: “Bioparques: Asociación civil para la conservación de los parques nacionales”. Programa observadores de parques (https://es.slideshare.net/slideshow/parque-nacional-archipiélago-los-roques-2002/7707483?from_search=6).
- Bathmann, U., M. Bundy y M. Clarke. 2001. Future marine zooplankton research a perspective. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 222:297-308.
- Bastidas, C., D. Bone, A. Cróquer, D. Debrot, E. García, A. Humanes, R. Ramos y S. Rodríguez. 2012. Massive hard coral loss after a severe bleaching event in 2010 at Los Roques, Venezuela. *Rev. Biol. Trop.* 60(1):29-37.
- Beers, J.R. 1981. Determinación de la biomasa del zooplancton. En: *Atlas del zooplancton del Atlántico Sudoccidental y métodos de trabajo con el zooplancton marino* (D. Boltovskoy, Ed). Publicación especial del INIDEP, Mar del Plata, Argentina. Cap.2: 133-140.
- Boltovskoy, D. 1981. Atlas del zooplancton Atlántico Sudoccidental y métodos de trabajo con el zooplancton marino. Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesqueros (INDEP), Mar de Plata, Argentina. 936 pp.
- Boyer, J., R. Fourqurean y R. Jones. 1997. Spatial characterization of the water quality in Florida Bay and Whitewater Bay by multivariate analyses: Zones of similar influence. *Estuaries* 20:743-758.
- Bowen, K.L. 2017. Methods for the determination of zooplankton density, biomass and secondary production. *Canadian manuscript report of Fisheries and Aquatic Sciences* 1488-5387: 3119.
- 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. Venez.* 46 (1):51-65.
- Corredor, J.E., J. Morel, J. López y A. Armstrong. 2004. Cyclonic eddy entrains Orinoco River plume in Eastern Caribbean. *EOS*, 85 (20):197-208.
- Cushing, D.H. 1975. Marine ecology and fisheries. Cambridge University Press, Cambridge, 200 pp.
- Décima, M. 2022. Zooplankton trophic structure and ecosystem productivity. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 692:23-42.
- Denman, K. L. y T. M. Powell. 1984. Effects of physical processes on planktonic ecosystems in the coastal ocean. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* 22:125-168
- Eakin, H.C., M.C. Lemos y D.R. Nelson. 2014. Differentiating capacities as a means to sustainable climate change adaptation. *Glob. Environ. Change* 27:1-8.
- Figueroa, D. 2002. Zooplancton de formaciones coralinas: composición y distribución espacial en dos ambientes neríticos. Trab. Grad. Lic. Biología, Universidad de Oriente, Cumaná, Venezuela. 150 pp.

- Gamboa-Márquez, J., I. Sánchez-Suárez y A. La Barbera de Oliveros. 1994. Dinoflagelados (Pyrrhophyta) del Archipiélago de Los Roques, Venezuela: familias Prorocentraceae y Ostreopsidaceae. *Acta Cient. Venez.* 45:140-152.
- García-Córdova, E.A. 2011. Variación espacial del ensamblaje del zooplancton y su relación con las condiciones oceanográficas superficiales y de contaminantes en el sur del golfo de México (Otoño, 2009). *Trab. Grad. Lic. Biología, Universidad de Guadalajara, México.* 101 pp.
- Gardner, G.A. 1982. Patterns in the distribution and abundance of selected zooplankton species from the coast of British Columbia. *Biol. Oceanogr.* 1(3): 255-270.
- Giraldo, A., M.I. Criales-Hernández, M. Jeréz-Guerrero y D. Mojica-Moncada. 2019. Biomasa del mesozooplancton y ensamblaje de copépodos epipelágicos en el estrecho de Gerlache (Antártica) durante el verano austral de 2015. *Bol. Investig. Mar. Costeras* 48(1): 9-26.
- Gómez, A. 2018. Crisis de la pesca de sardina en Venezuela: posible causa un cambio de régimen. *Bol. Inst. Oceanogr. Venez.* 57(1): 70-82.
- Gómez, A. 2021. Variación temporal del zooplancton durante 2017 y 2018 en el sureste de Isla Margarita, Venezuela. *Intropica* 16(2):180-190.
- Gómez, R.A. y O.S. García. 2015. Characterization of the western Caribbean Sea waters through in vivo chlorophyll fluorescence. *Revista Ciencias Marinas y Costeras* 7:9-26.
- González, E. 1989. Producción primaria del fitoplancton y caracterización fisicoquímica de las aguas del cayo Dos Mosquises, Los Roques, Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Venez.* 28 (1-2): 35- 45.
- Hernández-Trujillo S., A. Zárate-Villafranco, R. Pacheco-Chávez, G. Esqueda-Escárcega, J. Reyes Hernández-Alfonso y G. Aceves-Medina. 2007. Pastoreo del mesozooplancton sobre el fitoplancton en la Bahía de La Paz, B. C. S., México. *Hidrobiológica* 17 (3): 225-231.
- Johnson, R. y D. Wichern. 1992. Applied multivariate statistical analysis. Prentice-Hall, New York, 642 pp.
- Landry, M.R., L.E. Beckley y B.A. Muhling. 2019. Climate sensitivities and uncertainties in food-web pathways supporting larval Bluefin tuna in subtropical oligotrophic oceans, *ICES J. Mar. Sci.*, 76:359-366.
- Liebs, A., O. Rowe, S. N. Francoeur, J. Guo, K. Lange, A. Schröder y C. L. Faithfull. 2016. Terrestrial runoff boosts phytoplankton in a Mediterranean coastal lagoon, but these effects do not propagate to higher trophic levels. *Hydrobiologia*, 766(1):275-291.
- Mackas, D.L. y G. Beaugrand. 2010. Comparisons of zooplankton time series. *J. Mar. Syst.*, 79(3-4): 286-304.
- Madera, F. y H. Furdere. 1997. Iniciación al estudio de migración del zooplancton asociado a los arrecifes coralinos circundantes a la estación biológica de Dos Mosquises y su relación con la fauna ictícola. Informe preliminar Fundación Científica Los Roques, 12 pp.
- Márquez, B. y J. Scott. 2024. Zooplancton: la diminuta e importante fauna desconocida. *Revista Cenipa Ciencia* 4: 11-23.
- Márquez-Rojas, B.; Marin, B.; Zoppi, E. y Moreno, C. 2006. Zooplancton del golfo de Cariaco. *Bol. Inst. Oceanogr. Venez.* 45(1):61-78.
- Márquez-Rojas, B., M. Benítez-Brito y L. Troccoli. 2016. Hidrografía y cambios estructurales del mesozooplancton en el golfo de Cariaco, en dos períodos contrastantes. *Rev. Biodivers. Neotrop.* 6(2):135-46.
- Márquez, B., L. Troccoli, B. Marin y J. R. Diaz-Ramos. 2018. Abundancia y distribución del zooplancton superficial de la zona costera Arapito-Santa Fé, Estado Sucre, Venezuela. *Bol. Inv. Mar. Cost.* 44(3):737-749.

- Marshall, D. 1991. *Biología de las algas, enfoque fisiológico*. Ed. Limusa, México. 160 pp.
- McEnnulty, F., C. Davies, A. Armstrong, N. Atkins, F. Coman, L. Clementson, S. Edgar, R. Eriksen, J. Everett, A. Koslow, C. Lønborg, A. McKinnon, M. Miller, T. O'Brien, S. Pausina, J. Uribe-Palomino, W. Rochester, P. Rothlisberg, A. Slotwinski, J. Strzelecki, I. Suthers, K. Swadling, M. Tonks, P. Van Ruth, J. Young y A. Richardson. 2020. A database of zooplankton biomass in Australian marine waters. *Sci. Data* 7:1-9.
- Ministerio del Ambiente y de los Recursos Naturales (MARN). 2000. Primer informe de País para la Convención sobre la Diversidad Biológica. Chrome-extension://efaidnbnmnnibpcajpcgclcfndmkaj/https://www.cbd.int/doc/world/ve/ve-nr-01-es.pdf.
- Muller-Karger, F.E. y Castro, R.A. 1994. Mesoscale processes affecting phytoplankton abundance in the southern Caribbean Sea. *Cont. Shelf Res.* 14(2-3): 199-221.
- Navarro-Rodríguez, M.D. y R. Flores-Vargas. 2022. Xola-Paramán: caracterización de una laguna costera Ramsar en Jalisco. *Acta Pesquera* 8(15).
- Pérez-Castresana, G., E. Villamizar, R. Varela y Y. Fuentes. 2014. Descripción preliminar del fitoplancton en seis arrecifes coralinos del Parque Nacional Archipiélago de Los Roques. *Acta Biol. Venez.* 34(2):293-309.
- Postel, L., H. Fock y W. Hagen. 2000. Biomass and abundance. *En: ICES Zooplankton Methodology Manual* (R. P. Harris, P.H. Wiebe, J. Lenz, H. R. Skjoldal y M. Huntley, Eds.). San Diego, California. pp. 83-174.
- Ramírez, H.N. y F. Cervigón. 2004. Los peces del Archipiélago Los Roques. Agencia Española de Cooperación. Caracas, Venezuela. 200 pp.
- Rodríguez, S., A. Cróquer., D. Bone y C. Bastidas. 2010. Severity of the 1998 and 2005 bleaching events in Venezuela, Southern Caribbean. *JTBC* 8(3):189-196.
- Rodríguez-Centeno, M. E., J.R. Díaz-Ramos, L. Charzeddine, S. Subero-Pino y L.E. Troccoli-Ghinaglia. 2010. Biomasa y abundancia del fitoplancton en la isla la tortuga, Dependencia Federal, Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Venez.* 49 (1): 77-86.
- Rombouts, I. y Deneudt, K. 2024. Changes in phytoplankton and zooplankton communities (PH1). Indicator report. *In: Mariene Strategie Deel 1 voor de Belgische mariene wateren. Staat van Belgische mariene wateren, goede milieutoestand en milieudoelen. Kaderrichtlijn Mariene Strategie*, (Belgische Staat, Ed.). Brussel, België. Available https://odnature.naturalsciences.be/msfd_media/documents/D1-6-ANS-BE-PH1-PCI-2024Changes_plankton_communities.pdf.
- Rossi, S., N. Schubert, D. Brown, A. Gonzalez-Posada y M. O. Soares. 2020. Trophic ecology of Caribbean octocorals: autotrophic and heterotrophic seasonal trends. *Coral Reefs* 39:433-449.
- Rueda-Roa, D., T. Eze y F. Müller-Karger. 2018. Description and mechanisms of the mid-year upwelling in the Southern Caribbean Sea from remote sensing and local data. *Jour. Mar. Sci. Engin.* 6(2): 36.
- Sánchez, I. 1995. *Ecología y dinámica del fitoplancton en arrecifes coralinos: un estudio en los Islotes Dos Mosquises, Parque Nacional Archipiélago Los Roques, Venezuela*. Trab. Grad. Doctoral, Universidad Central de Venezuela, Facultad de Ciencias. Caracas, Venezuela. 200 pp.
- Shropshire, T., S. Morey, E. Chassignet, A. Bozec, V. Coles, M. Landry, R. Swalethorp, G. Zapfe y M. Stukel. 2019. Quantifying spatiotemporal variability in zooplankton dynamics in the Gulf of Mexico with a physical-biochemical model. *Biogeosciences* 463: 1-45.

- Sheskin, D.J. 2004. Handbook of parametric and nonparametric statistical procedures (4th ed.). Boca Ratón, FL: Chapman & Hall/ CRC.
- Sociedad de Ciencias Naturales La Salle. 1956. El archipiélago de Los Roques y La Orchila. Editorial Sucre, Caracas, 257 pp.
- Sokal, R. y F. Rohlf. 1995. Biometry, the principles and practice of statistics in biological research. W.H. Freeman. San Francisco, USA. 887 pp.
- Steinberg, D.K., K.E. Ruck, M.R. Gleiber, L.M. Garzio, J.S. Cope, K.S. Bernard, S.E. Stammerjohn, O.E.M. Schofield, L.B. Quetin y R.M. Ross. 2015. Long-term (1993-2013) changes in microzooplankton off the western Antarctic Peninsula. *Deep-Sea Res. Part I Oceanogr. Res. Pap.* 101: 54-70.
- Torres-Ariño, A. 2012. Biodiversidad y Vulnerabilidad de ecosistemas costeros en Baja California Sur. Aportaciones de estudiantes de pregrado, postgrado y postdoctorado 2008-2012. En: *Publicación de divulgación del Centro de Investigaciones Biológicas del Noreste, S.C. La Paz* (M. Pérez-Ramírez y S. Luch-Cota, Eds). Baja California Sur, México.
- Ughi, A., M. Azancot y J. González. 2018. Estudio de la morfología de los depósitos carbonáticos de la isla Gran Roque a partir de datos sísmicos y geológicos. *Geociencias Aplicadas Latinoamericanas* 1:19-27.
- Utermöhl, H. 1958. Zur vervollkommung der quantitativen phytoplankton methodik. *Mitt. Verein. Theor. Angiew. Limnol.* 9:1-38.
- Varela, R., F. Carvajal y F. Muller-Karger. 2003. El fitoplancton en la Plataforma Nororiental de Venezuela. En: *La Sardina (Sardinella aurita) Su medio ambiente y explotación en el Oriente de Venezuela*. (Freon, P. y J. Mendoza, Eds.). pp: 263-294.
- Venegas, A., A. Pierre-Amaël, R. Escribano y C. Parada. 2024. Understanding seasonal variability of mesozooplankton biomass in the upwelling system of central-southern Chile: A modelling approach. *Prog. Oceanogr.*, 220: 103193.
- Villamizar, E., H. Camisotti., B. Rodríguez., J. Pérez y M. Romero. 2008. Impacts of the 2005 Caribbean bleaching event at Archipiélago de Los Roques National Park, Venezuela. *Rev. Biol. Trop.* 56(Supl.1):255-270.
- Villamizar, E., A. Yranzo, M. González, A. T. Herrera, J. Pérez y H. Camisotti. 2014. Diversidad y condición de salud de corales pétreos en algunos arrecifes del Parque Nacional Archipiélago Los Roques, Venezuela. *Acta Biol. Venez.* 34(2): 257-279.
- Wei, Y., D. Ding, T. Gu, T. Jiang, K. Qu, J. Sun y Z. Cui. 2022. Different responses of phytoplankton and zooplankton communities to current changing coastal environments. *Environ. Res.* 215:114426.
- Wiedenhöfer, H. 1993. Pruebas no paramétricas para las ciencias agropecuarias. Muestras pequeñas. Fondo Nacional de Investigaciones Agropecuarias. Oficina de Estadística e Informática. Maracay, Venezuela. 75 pp.
- Zoppi de Roa, E. y P. Alonso. 1997. Distribution of *Mysidium integrum* (Tattersall) (Crustacea, Mysidacea) in Venezuelan coral habitats. *Studies Nat. Hist. Caribb. Reg.* 73: 55-62.