

Distribución vertical de copépodos pelágicos en un estrato hipóxico del golfo de Cariaco (Mar Caribe Oriental)

Vertical distribution of pelagic copepods in an hypoxic layer of Cariaco Gulf (Eastern Caribbean Sea)

Brightdoom Márquez-Rojas^{1*}, Luis Troccoli² and Josefa Morales-Esparragoza³

¹Laboratorio Zooplancton, Departamento Biología Marina, Instituto Oceanográfico de Venezuela, Universidad de Oriente, Sucre, Venezuela

²Instituto de Investigaciones Científicas, Facultad de Ciencias del Mar, Universidad de Oriente, Núcleo Nueva Esparta, Venezuela

³Centro Nacional de Investigación de Pesca y Acuicultura (CENIPA), Calle Buena Vista N° 70, Cumaná, estado Sucre, Venezuela

*Autor corresponsal: bmarquez2001@gmail.com

Abstract. - The abundance and distribution of pelagic copepods was analyzed in relation to the hypoxic layer in Guaracayal depression, Cariaco Gulf, Venezuela. Bimonthly biological and environmental samplings were carried out during an annual cycle (April 2012-April 2013). Water samples were collected with a Niskin bottle (5 L) at depths of 5, 25, 45 and 75 m; Temperature and salinity were measured with a multiparametric probe (YSI) together with nutrients (ammonium, nitrate, phosphate), oxygen concentrations and chlorophyll a (Chl a). An opening-closing plankton net (mesh size: 300 μm) was used to collect planktonic copepods at the same depths. Seasonal coastal upwelling occurred between December 2012 and April 2013, associated with surface temperature < 19 °C, salinity > 37, and high concentrations of nutrients and Chl a. Dissolved oxygen concentration sharply decreased (0.56 mg L⁻¹) towards near-bottom levels during water stratification period (October-November 2012). Abundance of copepods ranged from 3 to 437 ind. m⁻³. The highest abundance of copepods was recorded in the superficial layer (> 25 m); however, no significant differences ($P \geq 0.05$) over time or between depths were detected. Up to 41 species of copepods were identified (25 Calanoida, 13 Cyclopoida, 3 Harpacticoida). *Acartia tonsa*, *Temora turbinata* and *Oithona plumifera* were present at all depths, even at 75 m (anoxic stratum). Differences in the abundances of the organisms were influenced by hydrographic changes associated with seasonal coastal upwelling and clearly revealed that their vertical distribution decreases as they approach the anoxic stratum.

Key words: Copepoda, vertical distribution, hypoxia, coastal upwelling, zooplankton

Resumen. - Se analizó la abundancia y distribución de los copépodos pelágicos en relación con la capa hipóxica en la depresión de Guaracayal, Golfo de Cariaco, Venezuela. Se realizaron muestreos biológicos y ambientales bimestrales durante un ciclo anual (abril 2012-abril 2013). Las muestras de agua fueron recolectadas con botella Niskin (5 L) a 5, 25, 45 y 75 m de profundidad; la temperatura y la salinidad de la columna de agua fueron muestreadas utilizando una sonda multiparamétrica (YSI). Además, fueron determinadas la concentración de nutrientes (amonio, nitrato, fosfato), oxígeno disuelto y clorofila a (Chl a). Se utilizó una red con malla de 300 μm de apertura-cierre equipada con mensajero para recolectar los copépodos a las mismas profundidades. Los resultados sugieren la presencia de surgencia costera estacional entre diciembre 2012 y abril 2013, asociada con temperatura superficial < 19 °C, salinidad > 37, altas concentraciones de nutrientes y Chl a. La concentración de oxígeno disuelto disminuyó considerablemente (0,56 mg L⁻¹) hacia los niveles cercanos al fondo durante el período de estratificación (octubre-noviembre 2012). La abundancia de copépodos en el sitio varió de 3 a 437 ind. m⁻³. La mayor abundancia de copépodos se registró en el estrato superficial (> 25 m); sin embargo, no se detectaron diferencias significativas ($P \geq 0,05$) temporales o entre las profundidades. Se identificaron 41 especies de copépodos (25 Calanoida, 13 Cyclopoida y 3 Harpacticoida). *Acartia tonsa*, *Temora turbinata* y *Oithona plumifera* estuvieron presentes en todas las profundidades, incluso en los 75 m (estrato anóxico). Las diferencias en las abundancias de los organismos fueron influenciadas por los cambios hidrográficos asociados a la surgencia costera estacional y revelaron claramente que su distribución vertical disminuye a medida que se acercan al estrato anóxico.

Palabras clave: Copepoda, distribución vertical, hipoxia, surgencia costera, zooplancton

INTRODUCCIÓN

La distribución horizontal y vertical del zooplancton en los sistemas marino-costeros está determinada por factores abióticos y bióticos (Magalhães *et al.* 2015, Vukanic *et al.* 2018). Además de la termoclina, la presencia de una oxiclina bien definida en zonas anóxicas puede influir significativamente en la distribución, actividad trófica y estructura de la comunidad del zooplancton (Medellín-Mora *et al.* 2016).

En algunas zonas costeras se presentan períodos de anoxia estacional que afectan negativamente al plancton. Entre los efectos no letales sobre el zooplancton en estas condiciones anóxicas, se incluyen: menor abundancia, distribución vertical menos profunda, reducción de las tasas de reproducción y disminución de tallas en adultos (Jyothibabu *et al.* 2018). Algunos investigadores, han reportado además alta presencia de carcasas de copépodos (Yáñez *et al.* 2012) y elevadas tasas de mortalidad en estas zonas (Yáñez *et al.* 2018, 2019).



La relación depredador-presa puede alterarse si las presas del zooplancton utilizan aguas hipóxicas como zonas de refugio contra la depredación. Adicionalmente, la evasión hacia aguas subsuperficiales deficientes en oxígeno disuelto favorece la formación de concentraciones de zooplancton en la interfaz entre las aguas con condiciones normales y las hipóxicas. Esta ergoclina profunda (*i.e.*, interfase acuática que tiene la característica común de involucrar gradientes espaciales y/o temporales donde los procesos físicos pueden producir estructuras asociadas con una mayor producción biológica) (Legendre *et al.* 1986) puede ser aprovechada por los depredadores pelágicos (Laffoley & Baxter 2019).

La disminución en abundancia del zooplancton en aguas hipóxicas profundas limita la disponibilidad de alimento para los peces zooplanctófagos (Wishner *et al.* 2008). Además, se generan alteraciones en la estructura comunitaria del zooplancton y se reduce el tamaño de los zoopláncteres (Escribano *et al.* 2009). Estos individuos pueden ser menos nutritivos para los peces depredadores, además de requerir mayor gasto energético en su consumo (Apablaza & Palma 2006, Medellín-Mora *et al.* 2016).

Diversos estudios han demostrado la respuesta de los copépodos a la zona de mínimo de oxígeno (ZMO), e incluso esta difiere entre especies; muchas de ellas pueden evitar las aguas deficientes en oxígeno, mientras que otras poseen mecanismos de adaptación a la anoxia (Auel & Verheye 2007). La mayoría de los copépodos sufren varios grados de impacto adverso debido a las aguas hipóxicas. Entre los efectos se han señalado cambios fisiológicos, como alteraciones de los ciclos de vida, bajo éxito reproductivo, vulnerabilidad a las enfermedades, longevidad e incluso un efecto letal (Marcus *et al.* 2004, Elliot *et al.* 2013, Jyothibabu *et al.* 2018, Yáñez *et al.* 2012, 2018, 2019). La presencia de copépodos en aguas anóxicas de aguas tropicales del Pacífico subecuatorial ha sido reportada en Perú (Judkins 1979), Chile (Apablaza & Palma 2006, Escribano *et al.* 2009, Medellín-Mora *et al.* 2016, Yáñez *et al.* 2012, 2018, 2019), costa oeste de la India (Naqvi *et al.* 2006, Jyothibabu *et al.* 2018) y Mar Árabe (Smith & Madhupratap 2005). En Venezuela se reconoce la cuenca de Cariaco, considerada una de las principales cuencas anóxicas del mundo, con concentraciones de oxígeno disuelto reportadas entre 0 y 0,25 mg L⁻¹ debajo de los 250 m de profundidad, siendo además caracterizada por la presencia de ácido sulfhídrico y metano, donde solo subsisten organismos anaeróbicos y formas de vida muy simples y primitivas (Muller-Karger *et al.* 2005). Sin embargo, son escasos e inactuales los trabajos que se conocen sobre la influencia de las aguas anóxicas sobre los copépodos en el

país, con excepción de los estudios de Baird *et al.* (1973) sobre *Bregmaceros metabanus* en el agua anóxica y sulfurosa de la cuenca de Cariaco, así como Infante & Urosa (1986) sobre la distribución vertical de los copépodos en aguas deficientes de oxígeno en el golfo de Cariaco.

El golfo de Cariaco forma parte del Mar Caribe Suroriental, ubicado en la costa nororiental de Venezuela al este de la cuenca de Cariaco (Okuda *et al.* 1978), está afectado por el fenómeno de surgencia costera estacional, la cual está fuertemente asociada con el régimen de los vientos alisios (Jury 2017, Rueda-Roa *et al.* 2018). El mapa batimétrico del golfo de Cariaco revela la presencia de una depresión pequeña y alargada en dirección este-oeste, a lo largo de la costa sur de ese cuerpo de agua, denominada depresión de Guaracayal. Esta depresión tiene 8 km de largo y 2 km de ancho (10°28'30"N y 63°58'00"O, Fig. 1). Es al menos 15 m más profunda que el fondo circundante del golfo, relativamente plana y alcanza una profundidad máxima entre 85 y 90 m (Caraballo 1982, Audemard *et al.* 2007). Los bordes de la depresión de Guaracayal, tanto al este como al oeste, están representados por elevaciones topográficas tales como montes submarinos (Caraballo 1982) que limitan las condiciones para un intercambio apreciable de sus masas de agua a profundidades mayores de 70 m, acentuando la condición de aguas anóxicas (Caraballo 1982). Por lo anterior, se seleccionó la depresión de Guaracayal como un área idónea para evaluar el efecto de la concentración de oxígeno sobre la distribución vertical de los copépodos pelágicos, que son los zoopláncteres más abundantes en las zonas costeras (Kiørboe 2011, Ruíz-Pineda *et al.* 2016, Walter & Boxshall 2020).

En el golfo de Cariaco, los copépodos constituyen más del 60% del total de organismos del zooplancton (Zoppi 1961, Legaré 1964, Márquez-Rojas *et al.* 2006, 2020). La presencia de aguas anóxicas durante los últimos meses del año, cuando disminuye el efecto de surgencia o época de relajación (Okuda *et al.* 1978, Infante & Urosa 1986), constituye un evento que podría estar modulando la distribución vertical de los copépodos en esta zona, e incluso podría conllevar una alternancia en las especies que dominan la comunidad pelágica dependiendo del régimen hidrográfico activo. Por tanto, en el presente trabajo se analizaron las fluctuaciones estacionales de la concentración del oxígeno disuelto en la depresión de Guaracayal y los efectos sobre la composición, abundancia y distribución de los copépodos pelágicos para entender la estructura y funcionamiento de las redes tróficas en esta zona, así como la respuesta a esta perturbación y las consecuencias probables del cambio en la biodiversidad.

MATERIALES Y MÉTODOS

MUESTREO DE CONDICIONES OCEANOGRÁFICAS

La toma de las muestras se realizó en la depresión de Guaracayal (Fig. 1), en horas de la mañana, desde una embarcación tipo peñero con motores fuera de borda, equipada con GPS, a través de muestreos bimestrales entre abril 2012 y abril 2013. Se midió la temperatura y la salinidad superficial por medio de una sonda multiparamétrica (YSI). La obtención de las muestras de agua se realizó con una botella Niskin de 5 L en los estratos a estudiar: 0, 25, 45 y 75 m de profundidad. Posteriormente, las muestras de agua (500 mL) fueron filtradas con una bomba al vacío, utilizando membranas Whatman GF/F, y almacenadas congeladas (-20 °C) hasta su procesamiento y análisis en el laboratorio. Se recolectaron muestras de agua para la determinación del oxígeno disuelto utilizando botellas Winkler (300 mL) y en botellas plásticas color ámbar (1.500 mL) para la determinación de clorofila *a* (Chl *a*).

MUESTREO DE ZOOPLANCTON

La recolección de las muestras de zooplancton fue realizada utilizando una red cónica de zooplancton de apertura-cierre con mensajero de profundidad, de 60 cm de diámetro de boca y 150 cm de longitud con apertura de malla de 300 μm y flujómetro acoplado digital (General Oceanic), previamente calibrado aplicando el método estándar propuesto por Postel *et al.* (2000). Se realizaron dos arrastres oblicuos de la red en cada profundidad a estudiar (0, 25, 45 y 75 m), a una velocidad de 2 nudos durante 15 min. La muestra obtenida se vació en envases plásticos de 500 mL. Se fijó y preservó en formaldehído diluido al 4%, preparado con agua de mar filtrada y neutralizado con tetraborato de sodio (Postel *et al.* 2000).

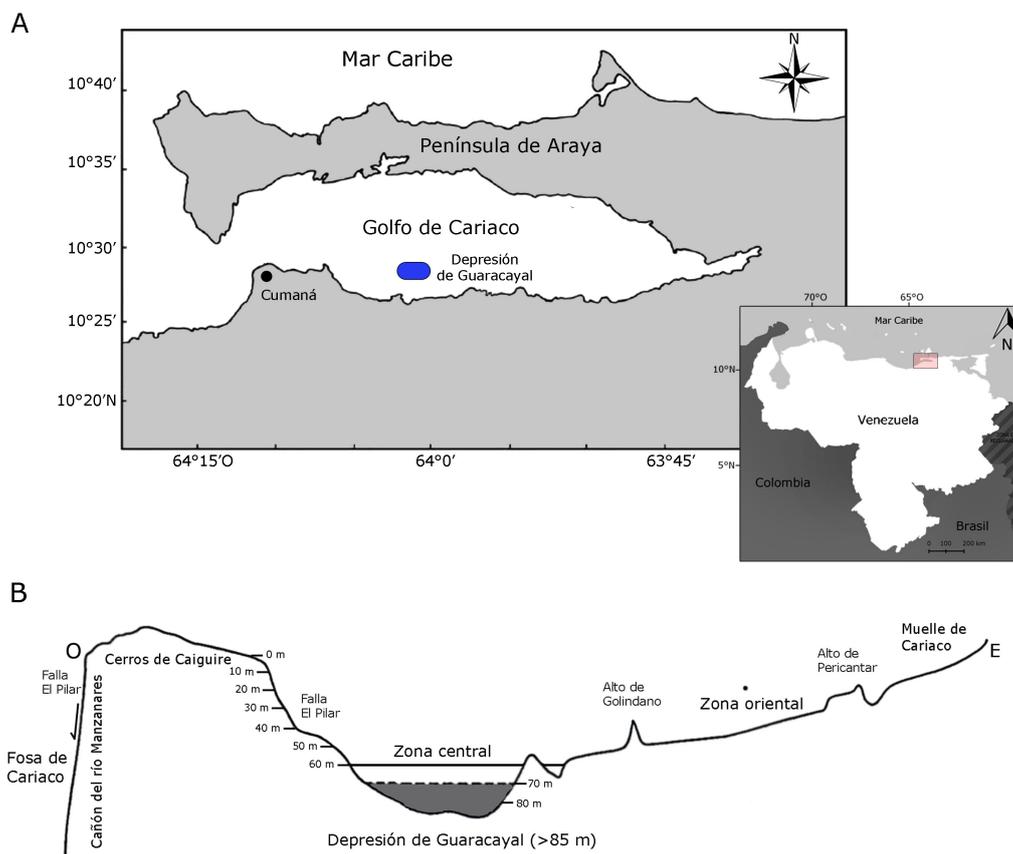


Figura 1. A) Golfo de Cariaco y localización del área de estudio. B) Sección topográfica de la depresión de Guaracayal E-W (tomado de Caraballo 1982) / A) Gulf of Cariaco and location of the study area. B) Topographic section of Guaracayal depression E-W (taken from Caraballo 1982)

ANÁLISIS EN LABORATORIO

El oxígeno disuelto se determinó según el método de Winkler modificado por Parsons *et al.* (1984). Las concentraciones de fosfato, nitrato y amonio se establecieron de acuerdo con Gordon *et al.* (1993). Los resultados fueron expresados en $\mu\text{mol L}^{-1}$. La determinación de Chl *a* en superficie se realizó según el método descrito por Lorenzen (1967), modificado por Parsons *et al.* (1984), utilizando un espectrofotómetro GENESYS 8 (ColeParmer, Vernon Hills, IL, EUA).

ZOOPLANCTON

Las muestras de zooplancton fueron concentradas (400 mL) y se extrajeron 3 submuestras de 10 mL con una pipeta Stempel. Luego, se colocaron en una cámara de Bogorov y posteriormente fueron analizadas bajo un microscopio estereoscópico MOTIC® SMZ-168, se realizó la identificación y cuantificación de los copépodos adultos utilizando las claves de identificación de Legaré (1964), Owre & Foyo (1967), Campos-Hernández & Suárez-Morales (1994), así como la base de datos de Razouls *et al.* (2022). La lista taxonómica se basó en Walter & Boxshall (2020). Los datos de abundancia se estandarizaron a ind. m^{-3} , calculados a partir de la siguiente ecuación:

$$\text{Densidad} = [\text{Prom Abun} * \text{Conc. Stock} / \text{alícuota}] / v$$

Dónde *Prom Abun*, es el promedio de la cantidad de organismos obtenidos en cada alícuota, *Conc. Stock*, es la concentración del stock y *v* corresponde a los volúmenes filtrados en cada arrastre (Postel *et al.* 2000).

ANÁLISIS ESTADÍSTICOS

Para determinar si existen diferencias significativas entre las variables fueron utilizados análisis de varianza no paramétricos de Kruskal-Wallis (KW, Wiedenhöfer 1993), con un nivel de significación de 0,05 y empleando el programa STATGRAPHICS Plus 5.0 (StatPoint, Inc.). Las variables identificadas como independientes fueron los meses (tiempo) y las profundidades (espacio); mientras que las variables dependientes fueron las abióticas (Chl *a*, abundancia de copépodos) y bióticas (temperatura, salinidad, oxígeno disuelto, nitrato, amonio, fosfato). Posteriormente, los resultados fueron graficados en diagramas de caja “boxplot” para proporcionar una mejor representación visual. En aquellos casos en que se detectaron diferencias, se aplicó la prueba *a posteriori* de las diferencias mínimas de KW a un 95%, de acuerdo con Zar (1996).

Con la finalidad de establecer las posibles diferencias entre los meses y las profundidades con respecto a la abundancia de los copépodos, se realizó un ANDEVA de dos vías (Zar 1996), verificando como primer paso si los datos cumplían con los supuestos de normalidad (prueba de Kolmogorov-Smirnov), homogeneidad de las varianzas (prueba de Levene) e independencia de los errores requeridos para este análisis (Zar 1996). También se realizó un análisis de clasificación y ordenación utilizando el coeficiente de similitud de Bray-Curtis (Clarke 1993) y los datos fueron transformados a raíz cuarta (Legendre & Legendre 1998). Además, se realizó un análisis de escalamiento multidimensional no métrico (nMDS) para cada uno de los grupos por meses y profundidad utilizando el programa PRIMER v.6 (Clarke & Gorley 2006).

Para conocer las posibles relaciones entre las especies de copépodos más abundantes (> 10% de la abundancia relativa) y las variables ambientales (temperatura, salinidad, oxígeno disuelto, nitrato, fosfato y Chl *a*) registradas durante los períodos estudiados, se efectuó un análisis de correspondencia canónica (ACC) (Ter Braak & Verdonschot 1995), utilizando el software CANOCO v.4.5 (Microcomputer Power, Ithaca, EUA).

RESULTADOS

CONDICIONES OCEANOGRÁFICAS GENERALES

La temperatura fluctuó entre 18,9 °C a 45 m en febrero 2013 y 29,5 °C a 5 m en octubre 2012, con una media de 22,41 ± desviación estándar de 3,21 °C (Fig. 2A). Valores bajos (20-23,3 °C) en toda la columna de agua fueron registrados entre abril y junio 2012; no obstante, los valores más bajos de todo el estudio (< 20 °C) se registraron en febrero y abril 2013. Una estratificación marcada fue evidenciada entre octubre y diciembre 2012. Se detectaron diferencias temporales y espaciales significativas (KW= 8,63, gl= 6; KW= 11,18, gl= 3; *P* < 0,05; Fig. 2B, C), con los mayores valores (21,4-29,5 °C) registrados en la superficie (> 25 m) y los menores valores (19,5-20,5 °C) a 75 m de profundidad.

La salinidad osciló entre 34,7 a 5 m de profundidad en abril 2012 y 40,7 a 25 m de profundidad en febrero 2013 (\bar{x} = 39,08 ± 1,81; Fig. 2D), con las mayores fluctuaciones de esta variable en abril 2013 (*ca.*, 6 unidades de variación). Se detectaron los mayores valores sobre la isóbata de los 40 m de profundidad. Habían diferencias temporales significativas (KW= 13,58, gl= 6, *P* < 0,05; Fig. 2E), pero no entre las profundidades (KW= 11,79, gl= 3, *P* > 0,05).

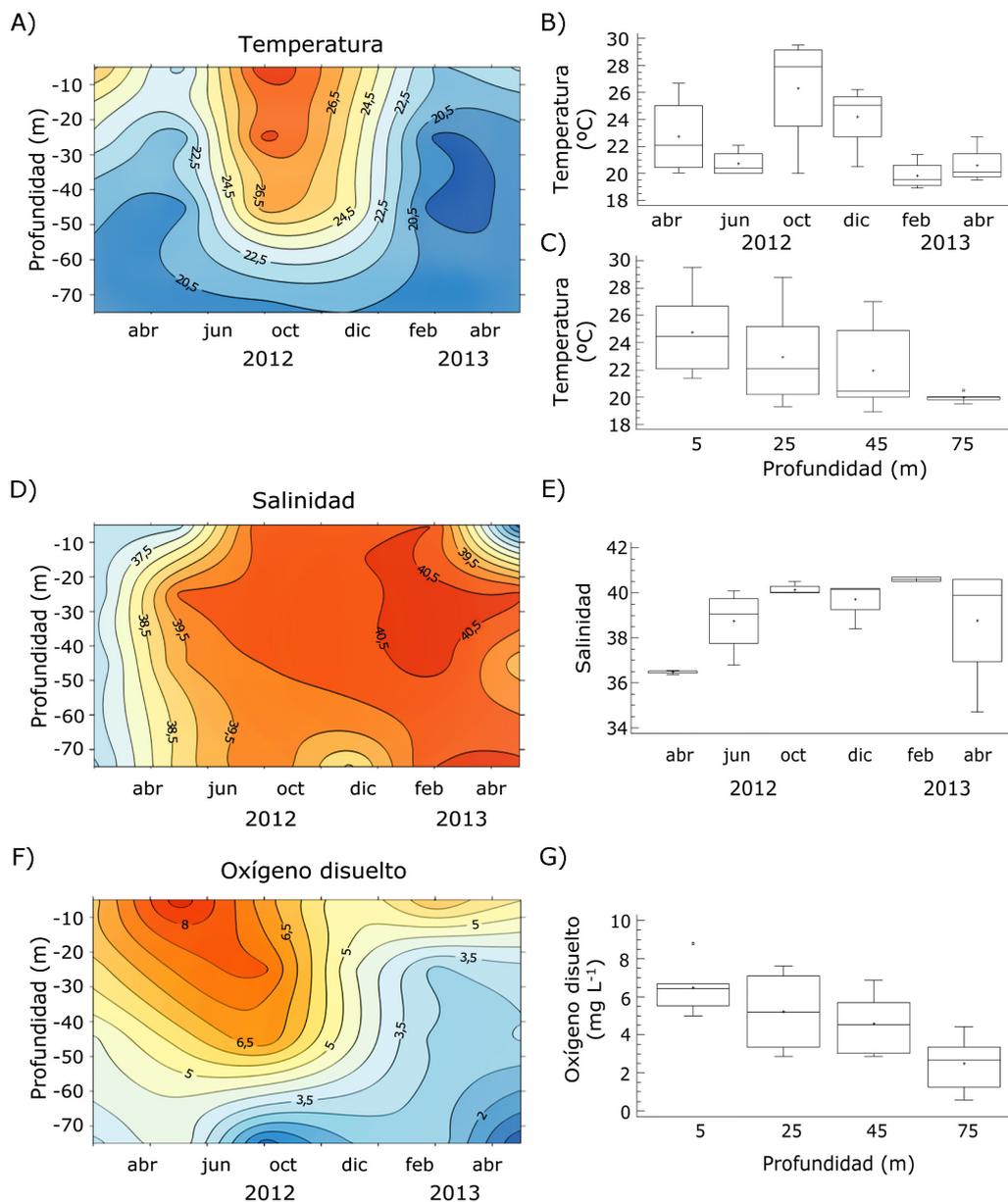


Figura 2. Variación espacio temporal y diagramas de cajas de la temperatura ($^{\circ}\text{C}$; A, B, C), salinidad (D, E) y el oxígeno disuelto (mg L^{-1} ; F, G) en la depresión de Guaracayal, golfo de Cariaco, entre abril 2012 y abril 2013 / Spatial temporal variation and box plot of temperature ($^{\circ}\text{C}$; A, B, C), salinity (D, E) and dissolved oxygen (mg L^{-1} ; F, G) in Guaracayal depression, Gulf of Cariaco, between April 2012 and April 2013

La concentración de oxígeno disuelto fluctuó entre $0,56 \text{ mg L}^{-1}$ a 75 m de profundidad en abril 2013 y $8,8 \text{ mg L}^{-1}$ a 5 m de profundidad en junio 2012 ($\bar{x} = 4,69 \pm 2,08 \text{ mg L}^{-1}$, Fig. 2F). Entre abril y octubre 2012 los valores superaron los 5 mg L^{-1} por encima de los 60 m de profundidad, mientras que en fondo se registraron aguas hipóxicas con valores entre $1\text{-}3 \text{ mg L}^{-1}$. De diciembre 2012 a febrero 2013 se detectaron valores inferiores a 4 mg L^{-1} en la superficie, y en abril 2013 los valores fueron inferiores a 3 mg L^{-1} en toda la columna de agua, registrándose aguas anóxicas a partir de los 60 m ($< 0,60 \text{ mg L}^{-1}$; Fig. 2F). No se encontraron diferencias temporales significativas ($KW = 7,32$, $gl = 6$, $P > 0,05$), pero

sí respecto a las profundidades ($KW = 10,96$, $gl = 3$, $P < 0,05$; Fig. 2G), con los valores más altos por encima de los 30 m de profundidad ($> 6 \text{ mg L}^{-1}$) y los más bajos ($< 3 \text{ mg L}^{-1}$) a mayores profundidades.

La concentración de nitrato (NO_3^-) osciló entre $0,47 \mu\text{mol L}^{-1}$ a 5 m en abril 2013 y $41,76 \mu\text{mol L}^{-1}$ a una profundidad de 75 m en febrero 2013 ($\bar{x} = 9,69 \pm 8,86 \mu\text{mol L}^{-1}$; Fig. 3A). En abril 2012, se observó uniformidad en la concentración de NO_3^- con valores relativamente altos ($\sim 12 \mu\text{mol L}^{-1}$) para toda la columna de agua. En mayo del mismo año se observó la misma uniformidad, pero con valores más bajos ($\sim 6 \mu\text{mol L}^{-1}$). En octubre 2012, se registraron los menores valores en

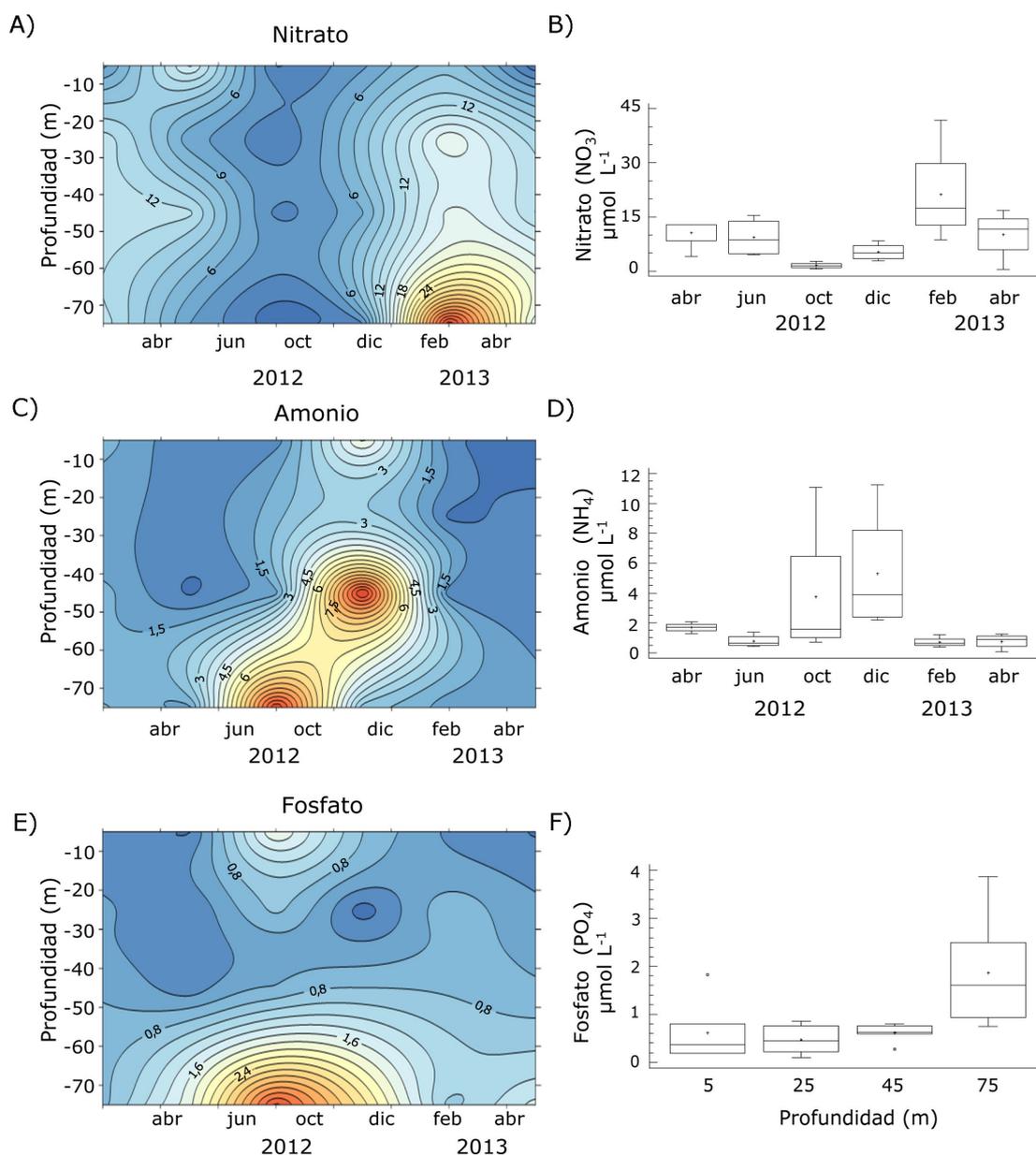


Figura 3. Variación espacio temporal y diagramas de cajas del nitrato ($\mu\text{mol L}^{-1}$; A, B), amonio ($\mu\text{mol L}^{-1}$; C, D) y el fosfato ($\mu\text{mol L}^{-1}$; E, F) en la depresión de Guaracayal, golfo de Cariaco, entre abril 2012 y abril 2013 / Spatial temporal variation and box plot of nitrate ($\mu\text{mol L}^{-1}$; A, B), ammonium ($\mu\text{mol L}^{-1}$; C, D) and phosphate ($\mu\text{mol L}^{-1}$; E, F) in Guaracayal depression, Gulf of Cariaco, between April 2012 and April 2013

toda la columna de agua ($0,63\text{-}2,63 \mu\text{mol L}^{-1}$). Se detectaron diferencias significativas temporales ($KW= 13,18$, $gl= 6$, $P < 0,05$; Fig. 3B), pero no respecto a la profundidad ($KW= 2,46$, $gl= 3$, $P > 0,05$).

La concentración de amonio (NH_4^+) osciló entre $0,05\text{-}11,26 \mu\text{mol L}^{-1}$ ($\bar{x}= 8,04 \pm 2,96 \mu\text{mol L}^{-1}$), a 5 m en abril 2013 y a 45 m diciembre 2012 (Fig. 3C). En abril 2012, se detectaron bajas concentraciones de NH_4^+ ($\sim 1,5 \mu\text{mol L}^{-1}$) en la columna de agua, observándose a partir de junio 2012 un incremento ($\sim 3\text{-}4 \mu\text{mol L}^{-1}$) a nivel profundo (75 m), manteniéndose en octubre y diciembre 2012, incluso alcanzando los valores

más altos ($\sim 7,5\text{-}11 \mu\text{mol L}^{-1}$). A partir de febrero 2013, se registraron valores bajos de NH_4^+ ($< 1 \mu\text{mol L}^{-1}$) en toda la columna de agua (Fig. 3C). Solo se registraron diferencias significativas temporales ($KW= 15,68$, $gl= 6$, $P < 0,05$; Fig. 3D), pero no en profundidad ($KW= 3,26$, $gl= 3$; $P > 0,05$).

La concentración de fosfato (PO_4^{3-}) osciló entre $0,09 \mu\text{mol L}^{-1}$ a 25 m en diciembre 2012 y $3,87 \mu\text{mol L}^{-1}$ a 75 m en octubre 2012 ($\bar{x}= 0,89 \pm 0,86 \mu\text{mol L}^{-1}$). En general, durante los meses de estudio, la concentración de PO_4^{3-} fue baja ($0,09\text{-}1,6 \mu\text{mol L}^{-1}$) por encima de los 45 m de profundidad.

Sin embargo, a partir de junio hasta diciembre 2012 se reportaron valores altos de PO_4^- ($1,8-3,8 \mu\text{mol L}^{-1}$) en las capas profundas (75 m; Fig. 3E). Esta variable solo presentó diferencias significativas entre las profundidades ($KW=9,42$, $gl=3$, $P < 0,05$; Fig. 3F), no así entre los meses ($KW=6,04$, $gl=6$, $P > 0,05$).

La concentración de Chl *a* osciló entre no detectable (ND) en febrero y abril 2013 y $12,6 \text{ mg m}^{-3}$ en diciembre a nivel superficial (5 m de profundidad) ($\bar{x}=145,26 \pm 296,15 \text{ mg m}^{-3}$; Fig. 4A). En abril y junio 2012 se detectaron valores más elevados ($4,5-9,0 \text{ mg m}^{-3}$) sobre los 30 m, luego en octubre 2012 disminuyó ($0,5-1,0 \text{ mg m}^{-3}$) en toda la columna de agua. En diciembre 2012 se detectaron los valores más altos ($12,6 \text{ mg m}^{-3}$) del estudio a nivel superficial (sobre los 25 m). Los valores de Chl *a* en los dos últimos meses (febrero y abril 2013) fueron bajos ($ND-0,02 \text{ mg m}^{-3}$) en toda la columna de agua (Fig. 4A). Se detectaron diferencias significativas solo entre las profundidades ($KW=10,07$, $gl=3$, $P < 0,05$; Fig. 4B). Las concentraciones más elevadas ($> 10 \text{ mg m}^{-3}$) fueron registradas entre 5-25 m y las más bajas ($0,0-1,55 \text{ mg m}^{-3}$) a 75 m de profundidad.

ABUNDANCIA DE COPÉPODOS

La abundancia mensual de copépodos osciló entre 3 ind. m^{-3} a 75 m en octubre 2012 y 231 ind. m^{-3} a 25 m en abril 2012 ($\bar{x} 44 \pm 66 \text{ ind. m}^{-3}$; Fig. 4C). En abril 2012, se detectó la mayor concentración (437 ind. m^{-3}) por encima de los 45 m de profundidad. Entre junio y diciembre 2012 y febrero 2013 se observó la menor abundancia ($5-70 \text{ ind. m}^{-3}$) a lo largo de toda la columna de agua. En abril 2013, se incrementó la abundancia, alcanzando valores de 205 ind. m^{-3} en superficie ($< 30 \text{ m}$). En general, la mayor abundancia de copépodos se encontró en el estrato superficial, superando 200 ind. m^{-3} , mientras que en los estratos profundos ($> 45 \text{ m}$), el máximo fue de 20 ind. m^{-3} (Fig. 4C). No se detectaron diferencias significativas temporales ni tampoco entre las profundidades ($P > 0,05$).

ESTRUCTURA COMUNITARIA DE COPÉPODOS

Se identificaron 41 especies de copépodos (Tabla 1). El orden Calanoida fue el mejor representado con 13 familias y 18 géneros, seguido de Cyclopoida (4 familias y 7 géneros), y Harpacticoida (3 familias y 3 géneros).

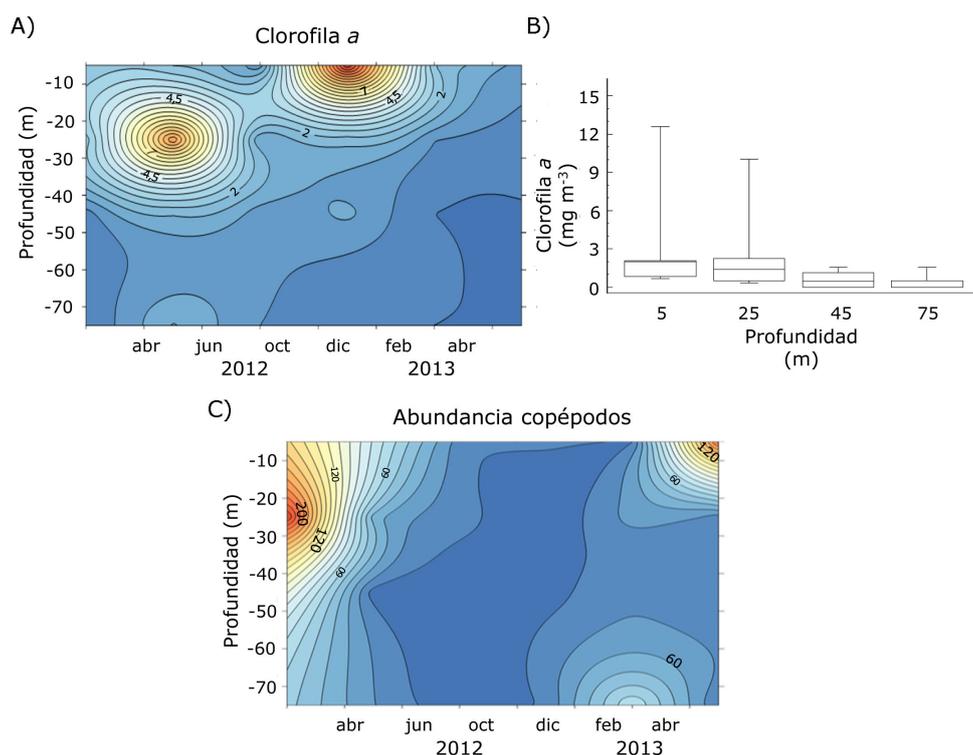


Figura 4. Variación espacio temporal y diagrama de cajas de la concentración de Clorofila *a* (mg m^{-3} ; A, B) y la abundancia total de copépodos (ind. m^{-3} ; C) en la depresión de Guaracayal, golfo de Cariaco, entre abril 2012 y abril 2013 / Spatial temporal variation and box plot of Chlorophyll *a* concentration (mg m^{-3} ; A, B) and total copepod abundance (ind. m^{-3} ; C) in Guaracayal depression, Gulf of Cariaco, between April 2012 and April 2013

Tabla 1. Abundancia de copépodos (ind. m⁻³) a diferentes profundidades (5, 25, 45 y 75 m) en la depresión de Guaracayal desde abril 2012 hasta abril 2013 (las filas sombreadas indican las especies más abundantes) / Abundance of copepods (ind. m⁻³) at different depths (5, 25, 45 and 75 m) in Guaracayal depression from April 2012 to April 2013 (shaded rows indicate most abundant species)

	2012												2013										
	Abril		Junio				Octubre				Diciembre				Febrero				Abril				
	5	25	5	25	45	75	5	25	45	75	5	25	45	75	5	25	45	75	5	25	45	75	
<i>Acartia spinata</i>							2																
<i>Acartia tonsa</i>	55	74	12	19				10		16	10	10		20	12	47	40		195	16	17	12	
<i>Euchirella rostrata</i>					1																		
<i>Nannocalanus minor</i>		12	12				2							15									
<i>Neocalanus robustior</i>								2															
<i>Candacia pachydactyla</i>											2												
<i>Centropages velificatus</i>			19	12													10						
<i>Centropages furcatus</i>		2																					
<i>Clausocalanus arcuicornis</i>	25	6	13	12		3										5	5			8	3		
<i>Clausocalanus furcatus</i>					1	1						1	2										
<i>Subeucalanus subcrassus</i>	12	8	12					10				10			12	10	9		10			8	
<i>Euchaeta marina</i>		3																					
<i>Lucicutia flavicornis</i>	12	21																					
<i>Acrocalanus longicornis</i>				5																			
<i>Mecynocera clausi</i>		5																				2	
<i>Paracalanus aculeatus</i>			12	4							5	2								5			
<i>Paracalanus parvus</i>	5	3	10	8										5	8					10	5		
<i>Paracalanus quasimodo</i>		42					12	10		13						10	9			8		7	
<i>Pseudodiaptomus acutus</i>							2	2															
<i>Temora turbinata</i>	35	22	40	20	10	11	10	5	10	10	15	2	8	14	15	17	10		30	12			
<i>Temora stylifera</i>							5	7															
<i>Temoropia mayumbaensis</i>		26																					
<i>Scolecithricella longifurca</i>		3																					
<i>Oithona plumifera</i>	14	31			12	16			10	9			9	13	8	7	15	8		5	10	4	
<i>Oithona nana</i>																				5	3		
<i>Microsetella rosea</i>													3										
<i>Ditrichocorycaeus amazonicus</i>									4														
<i>Corycaeus catus</i>	5		4		2		5	3	2														
<i>Corycaeus speciosus</i>															5							3	
<i>Agetus typicus</i>							4										2						
<i>Corycaeus giesbrechti</i>		5									3			4	5								
<i>Farranula rostrata</i>																					4		
<i>Oncaea venusta</i>																3							
<i>Oncaea mediterranea</i>	4						9	3							4	3			4		3		
<i>Sapphirina scarlata</i>	3																						
Densidad total (ind. m ⁻³)	437		260				150			188				323					390				

En general, el número de especies fue mayor en aguas superficiales (< 30 m de profundidad), y disminuyó considerablemente en aguas más profundas (> 45 m de profundidad). Se registraron 17 especies en aguas muy someras (5 m de profundidad), donde las más abundantes fueron *A. tonsa*, *T. turbinata*, *Clausocalanus arcuicornis* y *O. plumifera*, con mayores registros de densidad en abril 2012 y 2013 (Tabla 1). En aguas cercanas a los 25 m de profundidad se observó el mayor número de especies (23), especialmente en abril 2013, siendo las más abundantes *A. tonsa* (74 ind. m⁻³), *Paracalanus quasimodo* (42 ind. m⁻³), *O. plumifera* (31 ind. m⁻³), *Temoropia mayumbaensis* (26 ind. m⁻³), *T. turbinata* (22 ind. m⁻³), *Lucicutia flavicornis* (21 ind. m⁻³), *Subeucalanus subcrassus* (8 ind. m⁻³) y *C. arcuicornis* (6 ind. m⁻³) (Tabla 1).

La menor riqueza (15) se registró a 45 y 75 m de profundidad; las especies más abundantes en estos estratos fueron: *O. plumifera*, *T. turbinata* y *A. tonsa*, con su mayor abundancia en abril 2012 y febrero 2013 (Tabla 1). Es importante mencionar que estas 10 especies (i.e., *Acartia spinata*, *Nannocalanus minor*, *Centropages velificatus*, *C. furcatus*, *L. flavicornis*, *Acrocalanus longicornis*, *Temora stylifera*, *T. mayumbaensis*, *Scolecithricella longifurca* y *Sapphirina scarlata*) se registraron solamente en el estrato superficial (superior a 25 m; Tabla 1).

Un total de 13 especies fueron registradas a 75 m de profundidad, siendo *A. tonsa* (40 ind. m⁻³), *T. turbinata* (14 ind. m⁻³) y *O. plumifera* (16 ind. m⁻³) las más abundantes (Tabla 1). Estuvieron presentes en octubre, diciembre 2012 y febrero 2013, periodos en los que fue evidenciada la presencia de aguas hipóxicas (< 2 mg L⁻¹). En abril 2013, se registraron los copépodos *A. tonsa*, *S. subcrassus*, *Mecynocera clausi*, *O. plumifera* y *Corycaeus speciosus* en presencia de aguas anóxicas (< 1 mg L⁻¹).

ABUNDANCIA RELATIVA DE COPÉPODOS

Acartia tonsa fue la especie con mayor representación porcentual, con 56% en superficie y 47% del total de abundancia a 75 m de profundidad. Le siguen *T. turbinata* con 18% en superficie y 19,7% del total de abundancia a 75 m de profundidad (Fig. 5A-D). En superficie, *O. plumifera* se encontró en menor proporción (3,3-10,8%) que en las aguas más profundas a 45 y 75 m (33,3 y 18,8%, respectivamente). *P. quasimodo* obtuvo la mayor abundancia relativa (12,9%) a 25 m y menor proporción (6,3%) a 45 m de profundidad. El grupo “otros” lo conformaron especies con abundancia relativa menor al 1%, aportando en conjunto el 10,8 y 14,2% del total de la abundancia a los 5 y 25 m (Fig. 5A-B; Tabla 1), mientras que a los 75 m el grupo “otros” obtuvo una importante representación (22,9%), con la mayor variedad de especies de copépodos (12) de todo el estudio (Fig. 5C, Tabla 1).

ABUNDANCIA NUMÉRICA Y DISTRIBUCIÓN DE LAS ESPECIES DE COPÉPODOS MÁS ABUNDANTES

La abundancia mensual de *A. tonsa* osciló de 10 a 195 ind. m⁻³, con la menor abundancia en octubre y diciembre 2012 (10 ind. m⁻³) y la mayor en abril 2012 y 2013 (74 y 195 ind. m⁻³, respectivamente; Fig. 6A, Tabla 1). La distribución batimétrica mostró las mayores fluctuaciones en los primeros 5 m (12 a 195 ind. m⁻³), a diferencia de los 70 m, donde la abundancia fue consistentemente baja (10 a 40 ind. m⁻³), aunque presentes en octubre y diciembre 2012 y febrero 2013 con aguas hipóxicas (Fig. 6A). *T. turbinata* fluctuó entre 2 y 40 ind. m⁻³ (Fig. 6B), con su menor abundancia (2 ind. m⁻³) en octubre y diciembre 2012 y febrero 2013, siendo la máxima en abril y junio 2012 (35 y 40 ind. m⁻³, respectivamente; Fig. 6B). *T. turbinata* registró los mayores valores de abundancia a los 5 y 25 m (40 a 22 ind. m⁻³), mientras que a 45 m fue bastante menor (8 ind. m⁻³). En febrero y abril 2013 se observaron ejemplares por debajo de los 60 m (10-12 ind. m⁻³; Fig. 6B, Tabla 1).

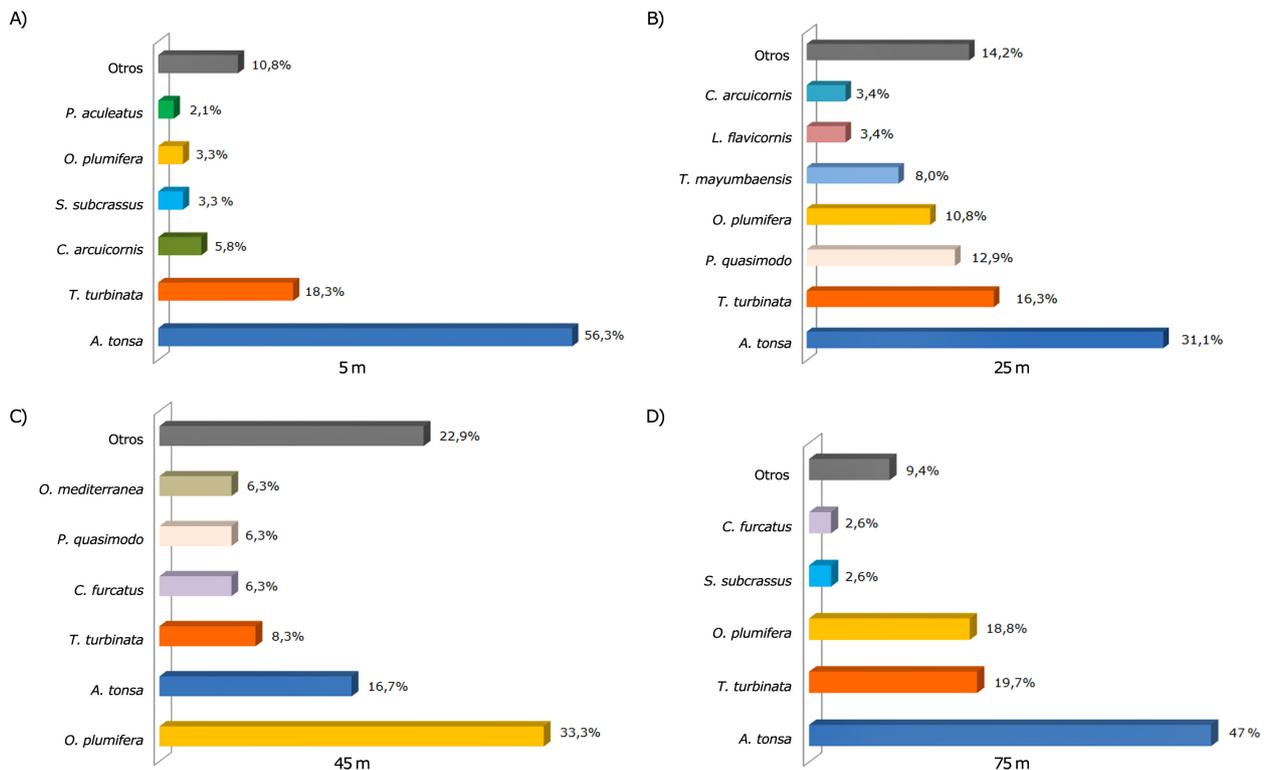


Figura 5. Distribución porcentual de los copépodos colectados a 5 m (A), 25 m (B), 45 m (C) y 75 m (D) en la depresión de Guaracayal, golfo de Cariaco, entre abril 2012 y abril 2013 / Percentage distribution of copepods collected at 5 m (A), 25 m (B), 45 m (C) and 75 m (D) in Guaracayal depression, Gulf of Cariaco, between April 2012 and April 2013

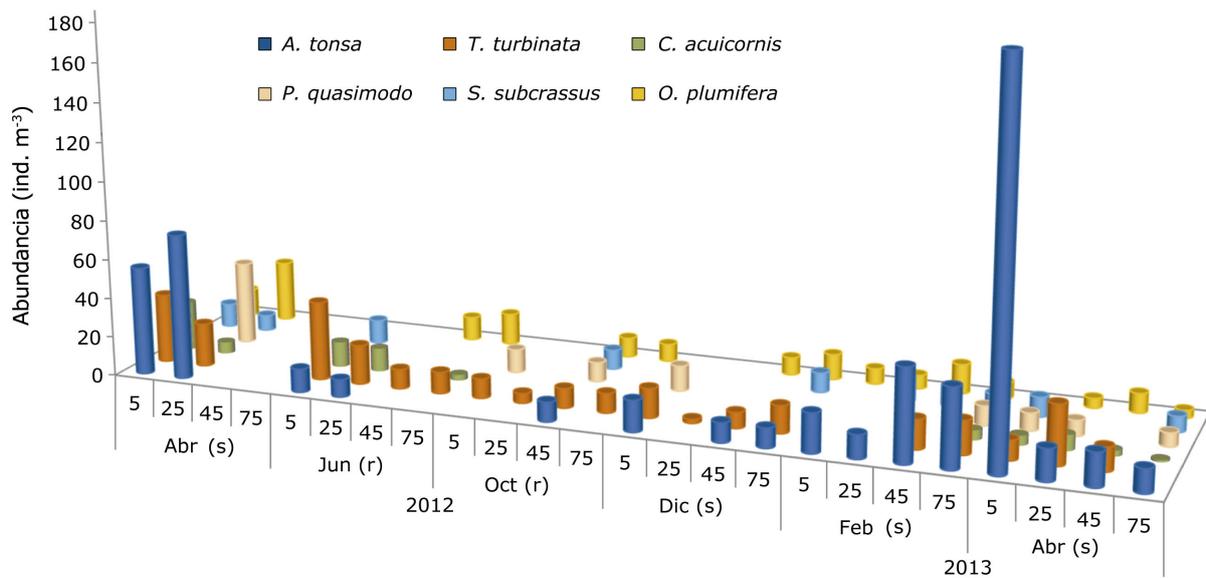


Figura 6. Variación temporal y vertical de las especies de copépodos más abundantes en la depresión de Guaracayal, golfo de Cariaco, entre abril 2012 y abril 2013. (s: surgencia, r: relajación) / Temporal and vertical variation of the most abundant copepod species in Guaracayal depression, Cariaco Gulf, between April 2012 and April 2013. (s: upwelling, r: relaxation)

La abundancia de *C. arcuicornis* fluctuó entre 3 y 25 ind. m⁻³ (Fig. 6C), con su menor abundancia (5 ind. m⁻³) en febrero 2013 y la máxima en abril 2012 (25 ind. m⁻³; Fig. 6C). La distribución batimétrica mostró mayor abundancia a los 5 y 25 m (25 y 12 ind. m⁻³, respectivamente); y la menor abundancia (3 ind. m⁻³) se registró por debajo de los 45 m, en el periodo en que fueron presenciadas aguas hipóxicas (febrero y abril 2013; Fig. 6C, Tabla 1).

La abundancia de *Paracalanus quasimodo* osciló entre 7 y 42 ind. m⁻³ (Fig. 6D), con sus valores más bajos en diciembre 2012 (13 ind. m⁻³) y máximos en abril 2012 (42 ind. m⁻³; Fig. 6D). La distribución batimétrica registró mayor abundancia a los 25 m (42 ind. m⁻³) y la menor a los 45 y 75 m (7 ind. m⁻³) (Fig. 6D, Tabla 1). *Subeucalanus subcrassus* varió de 8 a 12 ind. m⁻³ (Fig. 6E). Los máximos de abundancia se detectaron en abril 2012 y febrero 2013 (12 ind. m⁻³ para ambos meses), mientras que las más bajas se contabilizaron en octubre y diciembre 2012 (10 ind. m⁻³ para ambos meses). A nivel superficial (5 m) se registraron las mayores abundancias de esta especie. Sin embargo, también se detectó en la zona más profunda (> 60 m) durante el periodo de presencia de aguas hipóxicas (8-10 ind. m⁻³; Fig. 6E, Tabla 1).

La abundancia mensual de *Oithona plumifera* fluctuó entre 4 y 31 ind. m⁻³ (Fig. 6F, Tabla 1), con sus valores más bajos en octubre y diciembre 2012 (9 ind. m⁻³) y los máximos en abril 2012 y febrero 2013 (31 y 15 ind. m⁻³, respectivamente; Fig. 6F). La distribución batimétrica mostró mayores registros a los 5 y 25 m (14 a 31 ind. m⁻³), detectándose ejemplares en las aguas hipóxicas, a los 45 y 75 m de profundidad, principalmente durante diciembre 2012 y febrero 2013 (Fig. 6F).

RELACIÓN DE LA ABUNDANCIA LOCAL DE LOS COPÉPODOS CON LAS VARIABLES AMBIENTALES ANALIZADAS

El análisis multidimensional (nMDS) de la variación temporal de la abundancia de los copépodos pelágicos reveló dos grupos evidentemente separados por las condiciones ambientales (Fig. 7A). El primero incluye los meses característicos del periodo de surgencia costera (abril y diciembre 2012, febrero y abril 2013) y el segundo grupo conformado por junio y octubre 2012, época de ausencia de surgencia costera o de relajación (Fig. 7A).

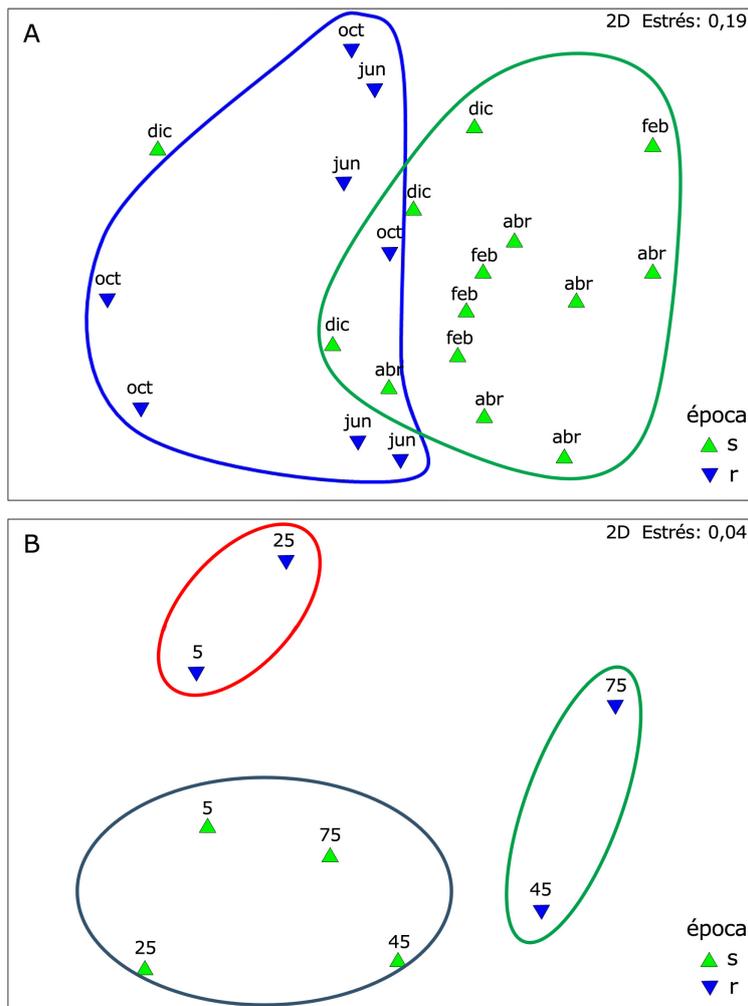


Figura 7. Análisis nMDS entre los meses por épocas (A) y entre las profundidades por época (B) de las abundancias de copépodos en la depresión de Guaracayal, golfo de Cariaco, entre abril 2012 y abril 2013 (s: surgencia, r: relajación) / nMDS analysis between months by epoch (A) and between depths by epoch (B) of copepod abundances in Guaracayal depression, Cariaco Gulf, between April 2012 and April 2013 (s: upwelling, r: relaxation)

El análisis de nMDS estimado para la columna de agua (por profundidad muestreada), evidenció tres grupos que podrían definir la distribución comunitaria por estrato. El primero indica un agrupamiento de la comunidad de copépodos que incluye aguas superficiales y profundas durante la época de presencia de surgencia costera (Fig. 7B, círculo azul). El segundo y tercer grupo incluyen un agrupamiento de la comunidad de copépodos separado en dos, uno en aguas superficiales de 5 y 25 m (Fig. 7B, círculo rojo) y otro agrupamiento (Fig. 7B, círculo verde) de la comunidad en aguas profundas (45 y 75 m) presentes en épocas de ausencia de surgencia costera o de relajación (Fig. 7B).

El Análisis de Correspondencia Canónica (ACC) en periodos de surgencia costera mostró que la varianza explicada que vincula el componente 1 (C1) con el componente 2 (C2) fue del 68%. La correlación especie-ambiente en el C1 fue de 0,96 y en C2 fue de 0,87. En el C1 se correlacionó directamente *A. tonsa* y *O. plumifera* con la salinidad, fue inversamente proporcional para *T. turbinata* respecto a temperatura, oxígeno disuelto y clorofila *a*. En el C2 se encuentran correlacionadas las especies *S. subcrassus* y *P. quasimodo* con el nitrato y fosfato (Fig. 8A).

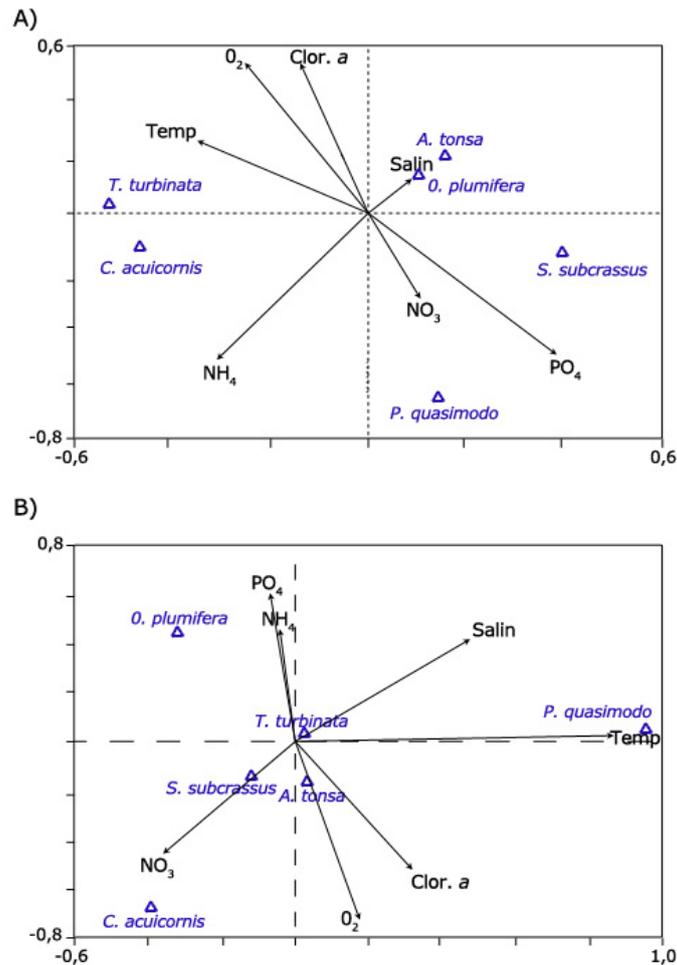


Figura 8. Proyección ortogonal del ACC en surgencia (A) y relajación (B) entre las especies de copépodos más abundantes y las variables ambientales medidas en la depresión de Guaracayal, golfo de Cariaco. Salin: salinidad, Temp: temperatura, O2: oxígeno disuelto, NH4: amonio, NO₃: nitrato, PO₄: fosfato, Clor a: Clorofila a, A.tonsa: *Acartia tonsa*, T.turbi: *Temora turbinata*; P.quasil: *Paracalanus quasimodo*, O.plumif: *Oithona plumifera*, C.acuico: *Clausocalanus acuilicornis* y S.subcra: *Subeucalanus subcrassus* / Orthogonal projection of ACC in upwelling (A) and downwelling (B) between the most abundant copepod species and environmental variables measured in Guaracayal depression, Cariaco Gulf. Salin: salinity, Temp: temperature, O2: dissolved oxygen, NH4: ammonium, NO₃: nitrate, PO₄: phosphate, Clor a: chlorophyll a, A.tonsa: *Acartia tonsa*, T.turbi: *Temora turbinata*; P.quasil: *Paracalanus quasimodo*, O.plumif: *Oithona plumifera*, C.acuico: *Clausocalanus acuilicornis* and S.subcra: *Subeucalanus subcrassus*

Para periodos de ausencia de surgencia o relajación, el ACC obtuvo una varianza acumulada del 76% en los dos primeros componentes. La correlación especies-ambiente fue de 0,98 en el C1 y 0,93 en el C2. El C1 se caracterizó por una correlación de *P. quasimodo* con la temperatura y salinidad, en relación inversamente proporcional con el nitrato para *C. arcuicornis*. El C2 estuvo mayormente caracterizado por el amonio y fosfato en relación inversamente proporcional de la concentración de oxígeno disuelto y la clorofila *a*. La especie más afín a estos elementos fue *O. plumifera* (Fig. 8B).

DISCUSIÓN

La depresión de Guaracayal mostró variabilidad bimodal típica de la región nororiental de Venezuela, con régimen de surgencia costera estacional entre enero y abril (Jury 2017, Rueda-Roa *et al.* 2018), caracterizada por bajos valores de temperatura (< 20 °C) y concentraciones de oxígeno disuelto (< 3 mg L⁻¹), altos valores de salinidad (> 38) y alta concentración de nutrientes (NO₃⁻ > 12 μmol L⁻¹). Estas condiciones oceanográficas fertilizan la zona eufótica favoreciendo intensas floraciones fitoplanctónicas (Ferraz-Reyes 1989) con posterior aumento de la biomasa

zooplanctónica (Márquez-Rojas *et al.* 2020). Así mismo, quedó demostrada la época de ausencia de surgencia o relajación, entre junio y diciembre, con estratificación térmica del agua, donde se observan capas de diferentes temperaturas, siendo más elevada en el estrato superficial (Jury 2017, Rueda-Roa *et al.* 2018).

Debido a la surgencia, la alta productividad biológica y al intercambio atmósfera-océano (Okuda *et al.* 1978, Ferraz-Reyes 1989), la concentración de oxígeno disuelto en los estratos superficial y subsuperficial en la depresión de Guaracayal fue normóxica (6,3-8,80 mg L⁻¹) durante las épocas estudiadas (Okuda *et al.* 1978). No obstante, se evidenció la presencia de la ZMO por la estratificación del oxígeno disuelto y la disminución de su concentración con la profundidad, hasta la anoxia por debajo de los 70 m durante la época de escasa ventilación de la columna de agua (época de relajación).

La formación de aguas deficientes en oxígeno disuelto en las profundidades medias del Mar Arábigo ha sido generada por la falta de advección de las profundidades oceánicas y la oxidación de las partículas no utilizadas que se hunden desde las capas superficiales (Naqvi *et al.* 2006). Por ello, se sugiere que las aguas con deficiencia de oxígeno en el Golfo de Cariaco podrían estar siendo generadas debido al aumento de la sedimentación de materia orgánica (10-11 g C año⁻¹) (Muller-Karger *et al.* 2001) como respuesta a la alta productividad en superficie (Thunell *et al.* 2000), y a la ausencia de mezcla debido a falta de advección por la fisiografía de esta cuenca (Caraballo 1982, Audemard *et al.* 2007).

La marcada estacionalidad del nitrato en las capas profundas durante la surgencia es debido a que las aguas que penetran al golfo contienen altas concentraciones de este nutriente (Martínez *et al.* 2011), que pueden ser incrementadas debido a la nitrificación (> 8 μmol L⁻¹) reportada en la zona (Martínez *et al.* 2011). Por su parte, la tendencia de incremento del amonio en aguas superficiales y subsuperficiales de este estudio concuerdan con Bonilla *et al.* (2003), quienes reportaron un incremento desde la superficie hasta los 20 m, donde se ubicó la máxima concentración (17,48 μmol L⁻¹). Mientras que, Martínez *et al.* (2011) sugieren que las altas concentraciones de amonio en las capas subsuperficiales podrían estar asociadas a la utilización de este nutriente producto de la oxidación anaeróbica del amonio (“Anammox”, del inglés ANaerobic AMMonium OXidation) (Ulloa & Pantoja 2009, DeVries *et al.* 2013, Cernadas-Martín *et al.* 2017). Esta se presenta típicamente en ZMOs y compensada por la alta actividad fisiológica de organismos zooplanctónicos, los cuales liberan al medio apreciables concentraciones de amonio (\bar{x} = 8,04 ± 2,96 μmol L⁻¹) como producto de su metabolismo (Bonilla *et al.* 2003). Además,

los organismos herbívoros presentes en la zona liberan amonio directamente durante el proceso de alimentación (“sloppy feeding”) (Friis-Møller 2005, Saba *et al.* 2011). Los valores de amonio reportados en este estudio (> 3 μmol L⁻¹) sugieren que existe un aporte significativo de hasta un 300% de este nutriente al ecosistema desde la comunidad zooplanctónica, ya que el rango reportado ha sido < 1 μmol L⁻¹ (Senior 1987). Considerando la ubicuidad y alta abundancia del zooplancton en el océano (Kiko & Hauss 2019, Kiko *et al.* 2020), podría estar siendo subestimado este valor, por lo que se sugiere tener en cuenta este parámetro en estudios futuros en el golfo de Cariaco.

Aparentemente, el fosfato constituye un elemento limitante en superficie, estas bajas concentraciones de fosfato estarían siendo reportadas debido a que es utilizado por el fitoplancton (Cahyonugrobo *et al.* 2022). En este estudio la relación Redfield durante surgencia fue N:P = 16:1 y se incrementó durante la época de relajación N:P = 25:1; esto sugiere que las especies nitrogenadas y fosfatos podrían ser usadas por el fitoplancton, que es un eslabón clave como base de la cadena trófica y posteriormente para sus principales consumidores, el zooplancton. Esto se evidenció por una relación inversa del nitrato y fosfato con la abundancia de los copépodos. Resultados similares fueron reportados por Márquez *et al.* (2011) en el sector oriental del golfo de Cariaco, indicando que el fósforo podría ser un limitante de la producción fitoplanctónica, especialmente durante la relajación de la surgencia, cuando el valor de la relación Redfield aumenta. Además, un estudio reciente de Kozak *et al.* (2020) sugiere que los copépodos tropicales y las diversas fracciones de zooplancton presentan estrategias de alimentación oportunistas, esto significa que ellos responden a los procesos estacionales físico-biológicos locales, lo que evidencia que la red trófica del mesozooplancton es más compleja durante el período productivo (surgencia), destacando la importancia de investigar la dinámica trófica en los ecosistemas tropicales costeros.

También es posible observar que, durante la época de surgencia, la mayor concentración de clorofila *a* es producto del ascenso de aguas subsuperficiales ricas en nutrientes, las cuales albergan altas densidades de organismos de mayor tamaño en aguas superficiales, alterando la estructura vertical del plancton (Kjørboe 1993), tal como es evidenciado por la distribución de *N. minor*, *C. velificatus*, *L. flavicornis* y *T. mayumbaensis* en esta investigación. De manera contraria, durante la época de relajación, la nutriclina se profundiza, lo que limita la presencia de fitoplancton más pequeño en la zona fótica (D’Croze *et al.* 1991, Tilstone *et al.* 1994), limitando también el tamaño del zooplancton, lo que es evidenciado en este estudio con la presencia de especies más pequeñas como *Oncaea mediterranea*, *T. stylifera* y *Corycaeus catus*.

La correlación negativa entre Chl *a* y fósforo en los ACP sugiere que este nutriente es limitante a nivel local, siendo evidencia de absorción por parte del fitoplancton. Al respecto, Gómez (2007) señala que la concentración de Chl *a* no solo depende de la cantidad de fitoplancton presente, sino que intervienen otros factores como la radiación solar, las propiedades químicas y físicas, así como las condiciones fisiológicas de las microalgas. La mayor concentración de Chl *a* en el estrato superficial durante todo el estudio coincide con lo reportado por Ferraz-Reyes (1989), quien reportó las mayores concentraciones de Chl *a* en las capas superiores durante las horas del día para el golfo de Cariaco.

Los valores de Chl *a* (ND - 12,6 mg m⁻³) son similares a los detectados por Calvo-Trujillo *et al.* (2018) en la localidad de Turpialito, golfo de Cariaco, que registraron valores entre ND-17,5 mg m⁻³. No ocurre lo mismo con los resultados de Márquez-Rojas *et al.* (2006, 2020) para la entrada y saco del golfo de Cariaco, quienes registraron concentraciones de Chl *a* muy elevadas (38,50 y 26,5 mg m⁻³, respectivamente). Estos resultados sugieren que en el golfo de Cariaco el crecimiento del fitoplancton se relaciona con el proceso de surgencia costera, variando de acuerdo a los cambios interanuales en la intensidad de la surgencia (Pinckney *et al.* 2015). En algunos años la surgencia costera depende más de la intensificación estacional de la corriente del Caribe que del viento (Rueda-Roa *et al.* 2018).

En la depresión de Guaracayal, la mayor abundancia de copépodos se concentra en la capa superficial durante la surgencia costera. La presencia de copépodos en aguas subsuperficiales hipóxicas durante el periodo de estratificación sugiere dos posibles estrategias de supervivencia: a) pueden migrar verticalmente desde la capa profunda hipóxica hasta las capas superficiales normóxicas, o b) pueden adaptarse a la condición de baja oxigenación. Al respecto, Roman *et al.* (1993) encontraron pocos copépodos en las capas inferiores durante condiciones de hipoxia. En este sentido, Jyothibabu *et al.* (2018) observaron que los copépodos se acumulaban en las capas superficiales (8-12 m) para evitar aguas subsuperficiales hipóxicas, lo que coincide con los resultados del presente estudio, ya que hubo una disminución significativa en la abundancia de copépodos en las aguas deficientes de oxígeno. Es por ello que la ZMO ha sido señalada como una barrera para la distribución y migración vertical de varias especies de copépodos, en especial *Paracalanus indicus* (Escribano *et al.* 2009, Yáñez *et al.* 2012) y *Calanus pacificus* (Grodzins *et al.* 2016). En la presente investigación, *Nannocalanus minor* y *Paracalanus parvus* posiblemente evitaron las aguas profundas hipóxicas, ya que solamente se registraron en las capas superficiales (> 25 m) durante todo el periodo.

La mayor concentración de copépodos en las capas superficiales podría favorecer su mortalidad por depredación, pero también les permite evadir efectos subletales por anoxia en las aguas subsuperficiales (Elliott *et al.* 2013, Yáñez *et al.* 2018, 2019). Los copépodos calanoides y ciclopoideos adultos pueden migrar eficazmente hacia las capas superficiales desde aguas sub-superficiales hipóxicas y anóxicas. En ese sentido, se ha sugerido que estos últimos muestran un mayor éxito de supervivencia en dichas condiciones, con más eclosiones de huevos y mejor supervivencia de los estadios naupliares (Campos-Hernández & Suárez-Morales 1994, Elliott *et al.* 2013, Keister & Tuttle 2013, Ruz *et al.* 2018). En relación con eso, hay que considerar la diferencia reproductiva de los ciclopoideos, que liberan sus huevos al medio para la eclosión y el desarrollo larvario. Al respecto, Uye (1980) señaló que los huevos de copépodos generalmente se hunden a una velocidad de ~ 20 m día⁻¹ y su tiempo de eclosión es de alrededor de 0,5 a 1,0 días bajo condiciones normales (Uye 1980, Yoshida *et al.* 2012). Es posible que los huevos de calanoides eclosionen antes de llegar a la capa hipóxica, por lo que no es raro haber encontrado baja abundancia de copépodos. Además, se ha documentado que la hipoxia puede suprimir la eclosión de los huevos de copépodos (Choi *et al.* 2016).

La abundancia de copépodos fue relativamente baja (3-383 ind. m⁻³) durante el período de estudio. En la misma zona, Infante & Urosa (1986) registraron valores más elevados (194 y 5.390 ind. m⁻³); con una abundancia mínima un orden de magnitud mayor a lo reportado en la presente investigación. Estas diferencias en abundancia con respecto a Infante & Urosa (1986) se deben posiblemente a la variabilidad interanual en la intensidad de la surgencia costera como lo evidencian los estudios de Taylor *et al.* (2012) y Pinckney *et al.* (2015).

Acartia tonsa, la especie más abundante en la depresión de Guaracayal, es epiplanctónica, se distribuye sobre los 30 m de profundidad con preferencia de estuarios polihalinos, aguas costeras, zonas estuarinas y con altos contenidos de material vegetal (Escamilla *et al.* 2011) debido a su capacidad omnívora, la cual permite ingerir grandes células de fitoplancton y controlar a sus competidores potenciales, así como a sus depredadores, nauplios y copepoditos (Paffenhöfer 1991). La estrategia de alimentación de *A. tonsa* es una ventaja, por lo que pudo influir en la densidad y dominancia de otras especies de copépodos en esta zona de estudio. Esta premisa quedó confirmada en el estudio de Márquez-Rojas *et al.* (2020) para el extremo oriental del golfo de Cariaco, ya que fue la especie más abundante tanto en surgencia como en relajación, afirmando que es residente permanente de este cuerpo de agua.

Temora turbinata, la segunda especie más abundante en la depresión de Guaracayal, ocupó toda la columna de agua de manera homogénea, con una mayor concentración durante el período de surgencia. Al igual que *A. tonsa*, su distribución es amplia (Razouls *et al.* 2022) y está adaptada a condiciones adversas entre las que se pueden mencionar: aguas con deficiencia de oxígeno, alta salinidad y baja temperatura. Infante & Urosa (1986) también la reportaron a los 75 m de profundidad en aguas hipóxicas ($O_2 < 1,0 \text{ ml L}^{-1}$) de la misma depresión. De igual manera, Márquez-Rojas *et al.* (2020) registraron a esta especie entre las más abundantes durante la época de surgencia en el golfo de Cariaco.

La abundancia significativamente alta de *T. turbinata* durante todo el estudio y con mayor énfasis durante la surgencia costera, puede explicarse analizando el ciclo reproductivo de sus congéneres. *T. longicornis* produce huevos en reposo (diapausa) que permanecen viables en los sedimentos durante años o estaciones (Castellani & Altunbas 2006). Estos huevos en reposo eclosionan cuando las aguas frías y ascendentes aparecen en las capas cercanas al fondo, aunado a una alta disponibilidad de alimento en la columna de agua. En ese sentido, el reclutamiento exitoso de un copépodo específico en todas las estaciones depende del éxito de la eclosión de los huevos en reposo asentados en el fondo durante las condiciones adversas del año anterior (Hansen *et al.* 2010).

Teniendo en cuenta lo anterior, se sugiere que la gran abundancia de *T. turbinata* en el presente estudio pueda ser por la producción de huevos en reposo durante la época de estratificación, que posteriormente eclosionan cuando las aguas frías subsuperficiales y ricas en nutrientes ascienden en la época de surgencia. No obstante, son necesarios estudios enfocados en esta dirección para comprender realmente la gran abundancia y dominancia de *T. turbinata* en el área de estudio durante todo el año.

El copépodo ciclopoide *O. plumifera* se observó durante todo el período de estudio, con preferencia de las aguas profundas en época de surgencia. En el golfo de Cariaco, Infante & Urosa (1986) también lo reportan como una especie abundante y presente en todo el período de estudio en muestras no superficiales. De igual manera, Hernández-Trujillo (1991) lo identificaron desde la superficie hasta los 100 m de profundidad en México. Los copépodos ciclopoideos también podrían migrar a las capas superficiales durante la época de estratificación para evitar la hipoxia de las capas profundas, pero tienen una ventaja sobre los calanoides en tales situaciones. Los copépodos ciclopoideos (*e.g.*, *Oithona similis*) transportan sus huevos en sacos ovígeros hasta que el nauplio eclosiona; por lo tanto, pueden trasladarse a las aguas superficiales junto con su progenie y tienen la oportunidad de liberar sus larvas en aguas normóxicas y escapar al efecto adverso de la deficiencia de oxígeno (Eiane & Ohman 2004). Esta estrategia reproductiva de *O. similis* no coincide con lo encontrado en el presente estudio para *O. plumifera*, ya que

registró una abundancia significativamente alta en aguas hipóxicas durante la época de estratificación.

Paracalanus quasimodo y *C. acuiornis* fueron otras de las especies relativamente abundantes. La primera especie fue más abundante a nivel superficial durante surgencia, mientras que la segunda obtuvo una preferencia por las aguas intermedias. Es interesante notar la presencia de *Euchirella rostrata*, *T. mayumbaensis* y *S. longifurca*, los cuales son considerados copépodos mesopelágicos (Razouls *et al.* 2022). La aparición de estas especies pudiera deberse entre otras cosas, al efecto advectivo de la surgencia, ya que se contabilizaron durante ese período en las capas superficiales. Esta hipótesis coincide con lo reportado por Björnberg (1963), quien encontró a *E. rostrata* frente a la costa brasileña por primera vez en muestras de agua muy salinas y más frías, lo que sugiere una migración vertical hacia la superficie. Se evidenció el efecto de la surgencia costera en la variación de la estructura comunitaria de los copépodos, confirmando que estos organismos son buenos indicadores de cambios en condiciones oceanográficas, debido principalmente a sus cortos ciclos de vida y rápida respuesta biológica frente a los cambios ambientales (Hays *et al.* 2005).

Se ha señalado que cada especie de copépodo es capaz de responder de manera diferente a los cambios fisicoquímicos de la columna de agua, en función de sus hábitos tróficos, metabolismo o capacidad de desplazarse alejándose de la anomalía producida en su ambiente, en el caso del oxígeno disuelto (Gibson & Atkinson 2003). En ese sentido, Wishner *et al.* (2008) y Dorado-Roncancio (2020) mencionan que el límite inferior crítico para el metabolismo aeróbico es de aproximadamente $0,2 \text{ mg L}^{-1}$, superando los límites de tolerancia de las especies, afectando su comportamiento, crecimiento, reproducción y la supervivencia. En esta investigación se encontraron valores cercanos a ese límite crítico ($< 0,6 \text{ mg L}^{-1}$), registrándose las especies *A. tonsa*, *S. subcrassus*, *M. clausi* y *O. plumifera* en ese estrato anóxico. Se ha documentado que algunas especies de copépodos epipelágicos y mesopelágicos pueden desplazarse a través de zonas con bajo oxígeno disuelto durante periodos de tiempo limitados, viviendo de forma anaeróbica o disminuyendo su metabolismo para ingresar a etapas de diapausa (Wishner *et al.* 2008). Estudios a futuro en la zona de estudio serían necesarios, con el fin de analizar los mecanismos que utilizan los copépodos para sobrevivir a esas condiciones.

Acartia tonsa, *T. turbinata* y *O. plumifera* fueron las especies más abundantes del estudio y estuvieron presentes en toda la columna de agua, incluso en los estratos hipóxicos y anóxicos. Otras 13 especies también se reportaron en estos estratos deficientes de oxígeno disuelto, lo que sugiere que la tolerancia a condiciones anóxicas está presente en muchas especies. Infante & Urosa (1986) identificaron 8 de las 13 especies reportadas en la presente investigación para los estratos deficientes de oxígeno.

Las aguas con deficiencia de oxígeno en las cercanías de la costa influyen significativamente en la comunidad de copépodos, ya que en esos estratos la abundancia y diversidad de especies fue menor. Esta observación necesita ser revisada con la actual tendencia de expansión de las zonas deficientes de oxígeno en los océanos (Stramma *et al.* 2010). El fenómeno se está generalizando debido a una menor solubilidad del oxígeno en aguas más cálidas, una estratificación vertical más marcada por un gradiente de temperatura más pronunciado que inhibe la difusión de oxígeno de la superficie al océano profundo, y una circulación profunda más lenta que reduce el suministro de oxígeno a las aguas profundas. Además, el aumento de nutrientes que ingresan al océano mediante la escorrentía de los ríos y la deposición atmosférica está promoviendo la proliferación de algas, el aumento de la demanda de oxígeno y el desarrollo de cientos de zonas costeras anóxicas (muertas), así como la intensificación de zonas de baja concentración de oxígeno de origen natural (Paulmier & Ruiz-Pino 2009, Stramma *et al.* 2010). Por ello, son necesarios estudios minuciosos y a largo plazo de cómo afecta esta condición al comportamiento del zooplancton para comprender cómo podrían alterar la composición y mortalidad de los copépodos, trayendo en consecuencia implicaciones negativas en las bases de la red trófica y en la producción de peces, ya que la mayoría de los peces consumen copépodos como su principal fuente de alimento durante las diversas fases de desarrollo (Tilley *et al.* 2016, Campos *et al.* 2017).

Desde el punto de vista de la respuesta de los copépodos, el sistema de la ZMO exhibe una estructura comunitaria muy singular que interactúa fuertemente con el sistema mismo. La dinámica de la población y las estrategias del ciclo de vida, así como las adaptaciones metabólicas pueden no solo contribuir sustancialmente al flujo de carbono, sino también al mantenimiento y la persistencia de la masa de agua sin oxígeno.

LITERATURA CITADA

- Apablaza P & S Palma. 2006.** Efecto de la zona de mínimo oxígeno sobre la migración vertical de zooplancton gelatinoso en la bahía de Mejillones. *Investigaciones Marinas* 34: 81-95.
- Audemard F, J Moernaut, K De Rycker, M De Batist, J Sánchez, M González, C Sánchez, W Versteeg, G Malavé, M Schmitz, E Carrillo & A Lemus. 2007.** La depresión submarina de Guaracayal, estado Sucre, Venezuela: Una barrera para la propagación de la ruptura cosísmica a lo largo de la falla del Pilar. *Interciencia* 32: 735-741.
- Auel H & HM Verheye. 2007.** Hypoxia tolerance in the copepod *Calanoides carinatus* and the effect of an intermediate oxygen minimum layer on copepod vertical distribution in the northern Benguela Current upwelling system and the Angola-Benguela Front. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 352: 234-243.
- Baird RC, DF Wilson & DM Milliten. 1973.** Observations on *Bregmaceros metabanus* Whitley in the anoxic, sulfurous water of the Cariaco Trench. *Deep-Sea Research* 20: 503-514.
- Björnberg TK. 1963.** On the marine free-living copepods off Brazil. *Boletim do Instituto Oceanográfico* 13: 3-142.
- Bonilla J, S Aranda, C Ramírez, J Moya & L Espinosa. 2003.** Calidad de los sedimentos superficiales de la ensenada Grande del Obispo, Estado Sucre, Venezuela. *Boletín Instituto Oceanográfico de Venezuela* 42: 3-27.
- Cahyonugroho OH, S Hariyanto & G Supriyanto. 2022.** Dissolved organic matter and its correlation with phytoplankton abundance for monitoring surface water quality. *Global Journal of Environmental Science and Management* 8(1): 59-74.
- Calvo-Trujillo A, K Rincones-Reyes, JR Díaz-Ramos, B Márquez-Rojas, S Subero-Pino, E Elista-Ramírez & L Troccoli-Ghinaglia. 2018.** Distribución espacial y temporal del fitoplancton en el golfo de Cariaco, estado Sucre, Venezuela, febrero 2014 - enero 2015. *Bulletin of Marine and Coastal Research* 47: 63-82.
- Campos CC, TM García, S Neumann-Leitão & MO Soares. 2017.** Ecological indicators and functional groups of copepod assemblages. *Ecological Indicators* 83: 416-426. <<http://dx.doi.org/10.1016/j.ecolind.2017.08.018>>
- Campos-Hernández A & E Suárez-Morales. 1994.** Copépodos pelágicos del golfo de México y Mar Caribe. I. Biología y sistemática, 97 pp. Centro de Investigaciones de Quintana Roo (CIQRO), Chetumal.
- Caraballo M. 1982.** El golfo de Cariaco. Parte I. Morfología y batimetría. Estructura y tectonismo reciente. *Boletín Instituto Oceanográfico de Venezuela* 21: 13-35.
- Castellani C & Y Altunbaş. 2006.** Factors controlling the temporal dynamics of egg production in the copepod *Temora longicornis*. *Marine Ecology Progress Series* 308: 143-153.
- Cernadas-Martín S, EA Suter, MI Scranton, Y Astor & GT Taylor. 2017.** Aerobic and anaerobic ammonium oxidizers in the Cariaco Basin: distributions of major taxa and nitrogen species across the redoxcline. *Aquatic Microbial Ecology* 79: 31-48.
- Choi K, M Jang, H Shin, W Lee & K Shin. 2016.** *In situ* hatching success of calanoid copepod eggs in hypoxic sediments of a coastal bay. *Journal of Coastal Research* 32(2): 333-338.
- Clarke KR. 1993.** Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Australian Journal of Ecology* 18: 117-143.
- Clarke KR & RN Gorley. 2006.** PRIMER v6: User Manual/Tutorial, 196 pp. PRIMER-E, Plymouth.
- D'Croz L, JB Del Rosario & JA Gómez. 1991.** Upwelling and phytoplankton in the Bay of Panamá. *Revista de Biología Tropical* 39: 233-241.
- DeVries T, C Deutsch, PA Rafter & F Primeau. 2013.** Marine denitrification rates determined from a global 3-D inverse model. *Biogeosciences* 10: 2481-2496.
- Dorado-Roncancio EF. 2020.** Variación horizontal y vertical de la comunidad oceánica de copépodos en el Caribe colombiano. Tesis Magister en Ciencias, Instituto de Estudios en Ciencias del Mar, Universidad Nacional de Colombia, Santa Marta, 114 pp.
- Eiane K & MD Ohman. 2004.** Stage-specific mortality of *Calanus finmarchicus*, *Pseudocalanus elongatus* and *Oithona similis* on Fladen Ground, North Sea, during a spring bloom. *Marine Ecology Progress Series* 268: 183-193.

- Elliott D, J Pierson & M Roman. 2013.** Copepods and hypoxia in Chesapeake Bay: abundance, vertical position and non-predatory mortality. *Journal of Plankton Research* 35: 1027-1034.
- Escamilla BJ, U Ordoñez-López & E Suarez-Morales. 2011.** Spatial and seasonal variability of *Acartia* (Copepoda) in a tropical coastal lagoon of the southern Gulf of Mexico. *Revista de Biología Marina y Oceanografía* 46(3): 379-390.
- Escribano R, P Hidalgo & C Krantz. 2009.** Zooplankton associated with the oxygen minimum zone system in the northern upwelling region of Chile during March 2000. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 56(16): 1049-1060.
- Ferraz-Reyes E. 1989.** Influencia de los factores físicos e la distribución vertical de la biomasa fitoplanctónica en el Golfo de Cariaco (Venezuela). *Boletín Instituto Oceanográfico de Venezuela* 28: 47-56.
- Friis-Møller E. 2005.** Sloppy feeding in marine copepods: prey-size-dependent production of dissolved organic carbon. *Journal of Plankton Research* 27(1): 27-35.
- Gibson RN & RJ Atkinson. 2003.** Oxygen minimum zone benthos: adaptation and community response to hypoxia. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review* 41: 1-45.
- Gómez A. 2007.** Producción primaria en el sureste de la isla de Margarita (Venezuela). *Boletín del Instituto Oceanográfico de Venezuela* 46: 97-105.
- Gordon LI, JC Jennings, AA Ross & JM Crest. 1993.** A suggested protocol for continuous flow automated analysis of seawater nutrients, 55 pp. College of Oceanic and Atmospheric Sciences, Oregon State University, Corvallis.
- Grodzins MA, PM Ruz & JE Keister. 2016.** Effects of oxygen depletion on field distributions and laboratory survival of the marine copepod *Calanus pacificus*. *Journal of Plankton Research* 38(6): 1412-1419.
- Hansen BW, G Drillet, RM Kristensen, TF Sørensen & MT Tøttrup. 2010.** Production, hatching success and surface ornamentation of eggs of calanoid copepods during a winter at 57°N. *Marine Biology* 157: 59-68.
- Hays G, A Richardson & C Robinson. 2005.** Climate change and marine plankton. *Trends in Ecology & Evolution* 20(6): 337-344.
- Hernández-Trujillo S. 1991.** Análisis de la diversidad de copépodos en el Pacífico de B.C.S. (mayo, 1986). *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología* 18: 279-288.
- Infante J & L Urosa. 1986.** Distribución vertical de copépodos en aguas deficientes de oxígeno. *Boletín del Instituto Oceanográfico de Venezuela* 25(1/2): 175-194.
- Judkins D. 1979.** Vertical distribution of zooplankton in relation to the oxygen minimum off Peru. *Deep-Sea Research* 27: 475-487.
- Jury MR. 2017.** Eastern Venezuela coastal upwelling in context of regional weather and climate variability. *Regional Studies in Marine Science* 18: 219-228.
- Jyothibabu R, L Jagadeesan, C Karnan, N Arunpandi, RS Pandiyarajan & KK Balachandran. 2018.** Ecological indications of copepods to oxygen-deficient near-shore waters. *Ecological Indicator* 93: 76-90. <<https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2018.04.069>>
- Keister JE & LB Tuttle. 2013.** Effects of bottom-layer hypoxia on spatial distributions and community structure of mesozooplankton in a sub-estuary of Puget Sound, Washington, U.S.A. *Limnology and Oceanography* 58: 667-680.
- Kiko R & H Hauss. 2019.** On the estimation of zooplankton-mediated active fluxes in oxygen minimum zone regions. *Frontiers in Marine Science* 6: 741. <<https://doi.org/10.3389/fmars.2019.00741>>
- Kiko R, P Brandt, S Christiansen, J Faustmann, I Kriest, E Rodrigues, F Schütte & H Hauss. 2020.** Zooplankton-mediated fluxes in the Eastern Tropical North Atlantic. *Frontiers in Marine Science* 7: 358. <<https://doi.org/10.3389/fmars.2020.00358>>
- Kjørboe T. 1993.** Turbulence, phytoplankton cell size, and the structure of pelagic food webs. *Advances in Marine Biology* 29: 1-72.
- Kjørboe T. 2011.** What makes pelagic copepods so successful? *Journal of Plankton Research* 33: 677-685.
- Kozak ER, C Franco-Gordo, E Godínez-Domínguez, E Suárez-Morales & I Ambriz-Arreola. 2020.** Seasonal variability of stable isotope values and niche size in tropical calanoid copepods and zooplankton size fractions. *Marine Biology* 167: 37. <<https://doi.org/10.1007/s00227-020-3653-7>>
- Laffoley D & JM Baxter. 2019.** La desoxigenación de los océanos: un problema de todos. Causas, impactos, consecuencias y soluciones. Resumen para los responsables de formular políticas, 28 pp. IUCBN, Gland.
- Legaré EH. 1964.** The pelagic copepoda of eastern Venezuela. 1. The Cariaco Trench. *Boletín del Instituto Oceanográfico de Venezuela* 3: 15-81.
- Legendre P & L Legendre. 1998.** Numerical ecology, 870 pp. Elsevier, Amsterdam.
- Legendre L, S Demers & D Lefaivre. 1986.** Biological production at marine ergoclines. In: Nihoul JC (ed). Contribution to the program of GIROQ (Groupe interuniversitaire de recherches océanographiques du Québec), pp. 1-29. Elsevier Oceanography Series, Québec.
- Lorenzen CJ. 1967.** Determination of chlorophyll and phaeopigments: spectrophotometric equations. *Limnology and Oceanography* 12: 343-346.
- Magalhães A, LC Pereira & RM Costa. 2015.** Relationships between copepod community structure, rainfall regimes, and hydrological variables in a tropical mangrove estuary (Amazon coast, Brazil). *Helgoland Marine Research* 69: 123-136.
- Marcus NH, C Richmond, C Sedlacek, GA Miller & C Oppert. 2004.** Impact of hypoxia on the survival, egg production and population dynamics of *Acartia tonsa* Dana. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 301: 111-128.
- Márquez A, W Senior, A Benítez, I Férmin, G Martínez, A González, J Castañeda, L Alcalá & R de la Cruz. 2011.** Sector oriental del golfo de Cariaco, Venezuela. Una descripción de su dinámica hidroquímica, procesos, y del rol de la surgencia costera estacional. *Boletín Instituto Oceanográfico de Venezuela* 50(2): 255-272.
- Márquez-Rojas B, B Marín, E Zoppi & C Moreno. 2006.** Zooplankton del Golfo de Cariaco. *Boletín Instituto Oceanográfico de Venezuela* 45: 61-78.

- Márquez-Rojas B, E Zoppi de Roa & J Zegarra-Navarro. 2020.** An updated checklist of copepod species (Arthropoda: Crustacea) from the Gulf of Cariaco, Venezuela. *Pan-American Journal of Aquatic Sciences* 15(3): 143-150.
- Martínez G, D Hernández, A Quintero, A Márquez, W Senior & A González. 2011.** Estudio físico-químico de las aguas del sector oriental del golfo de Cariaco, Venezuela. *Boletín Instituto Oceanográfico de Venezuela* 50: 273-287.
- Medellín-Mora J, R Escribano & W Schneider. 2016.** Community response of zooplankton to oceanographic changes (2002-2012) in the central/southern upwelling system of Chile. *Progress in Oceanography* 142: 17-29.
- Muller-Karger F, R Varela, R Thunell, M Scranton, R Bohrer, G Taylor & JJ Walsh. 2001.** Annual cycle of primary production in the Cariaco Basin: Response to upwelling and implications for vertical export. *Journal of Geophysical Research* 106(C3): 4527-4542.
- Muller-Karger F, R Varela, R Thunell, M Scranton, G Taylor, J Capelo, Y Astor, E Tappa, J Akl & TY Ho. 2005.** Características de la fosa de Cariaco y su importancia desde el punto de vista oceanográfico. *Memoria de la Fundación La Salle de Ciencias Naturales* 161/162: 215-234.
- Naqvi SW, H Naik, DA Jayakumar, MS Shailaja & PV Narvekar. 2006.** Seasonal oxygen deficiency over the western continental shelf of India. In: Neretin L (ed). *Past and present water column anoxia*. Nato Science Series: IV: Earth and Environmental Sciences 64, pp. 195-224. Springer, Dordrecht.
- Okuda T, J Bonilla, J Benítez, A García & G Cedeño. 1978.** Características hidrográficas del golfo de Cariaco, Venezuela. *Boletín Instituto Oceanográfico de Venezuela* 17: 69-88.
- Owre HB & M Foyo. 1967.** Copepods of the Florida current. *Manuals for the identification of the fauna of the tropical Western Atlantic. Fauna Caribbean: Crustacea, Part I: Copepoda*, 1347 pp. Institute of Marine Science, Miami.
- Paffenhöfer G. 1991.** Some characteristics of abundant subtropical copepods in estuarine, shelf and oceanic waters. *Proceedings of the 4th International Conference on Copepoda. Bulletin of the Plankton Society of Japan* 1: 201-216.
- Parsons T, Y Maita & C Lalli. 1984.** A manual of chemical and biological methods of seawater analysis, 173 pp. Pergamon Press, Oxford.
- Paulmier A & D Ruiz-Pino. 2009.** Oxygen minimum zones (OMZs) in the modern ocean. *Progress in Oceanography* 80: 113-128.
- Pinckney JL, CR Benítez-Nelson, RC Thunell, F Muller-Karger, L Lorenzoni, L Troccoli & R Varela. 2015.** Phytoplankton community structure and depth distribution changes in the Cariaco Basin between 1996 and 2010. *Deep-Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* 101: 27-37.
- Postel L, H Fock & W Hagen. 2000.** Biomass and abundance. In: Harris RP, PH Wiebe, J Lenz, HR Skjoldal & M Huntley (eds). *ICES Zooplankton Methodology Manual*, pp. 83-174. Academic Press, San Diego.
- Razouls C, F de Bovée, J Kouwenberg & N Desreumaux. 2022.** Biodiversity of marine planktonic copepods (morphology, geographical distribution and biological data). Sorbonne University, CNRS. <<http://copepodes.obs-banyuls.fr/en>>
- Roman MR, AL Gauzens, WK Rhinehart & JR White. 1993.** Effects of low oxygen waters on Chesapeake Bay zooplankton. *Limnology and Oceanography* 38: 1603-1614.
- Rueda-Roa DT, T Ezer & FF Müller-Karger. 2018.** Description and mechanisms of the mid-year upwelling in the Southern Caribbean Sea from remote sensing and local data. *Journal of Marine Science and Engineering* 6: 36. <[doi:10.3390/jmse6020036](https://doi.org/10.3390/jmse6020036)>
- Ruíz-Pineda C, E Suárez-Morales & R Gasca. 2016.** Copépodos planctónicos de la Bahía de Chetumal, Caribe Mexicano: variaciones estacionales durante un ciclo anual. *Revista de Biología Marina y Oceanografía* 51: 301-316.
- Ruz PM, P Hidalgo, R Escribano, JE Keister, L Yebra & B Franco-Cisterna. 2018.** Hypoxia effects on females and early stages of *Calanus chilensis* in the Humboldt Current ecosystem (23°S). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 498: 61-71.
- Saba G, D Steinberg & D Bronk. 2011.** The relative importance of sloppy feeding, excretion, and fecal pellet leaching in the release of dissolved carbon and nitrogen by *Acartia tonsa* copepods. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 404: 47-56.
- Senior W. 1987.** Guía de análisis químico del agua de mar, 55 pp. Departamento de Oceanografía. Instituto Oceanográfico de Venezuela, Universidad de Oriente, Cumaná.
- Smith S & M Madhupratap. 2005.** Mesozooplankton of the Arabian Sea: Patterns influenced by seasons, upwelling and oxygen concentrations. *Progress in Oceanography* 65: 214-239.
- Stramma L, S Schmidtko, LA Levin & GC Johnson. 2010.** Ocean oxygen minima expansions and their biological impacts. *Deep-Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* 57: 587-595.
- Taylor KE, RJ Stouffer & GA Meehl. 2012.** An overview of CMIP5 and the experiment design. *Bulletin of the American Meteorological Society* 93(4): 485-498.
- Ter Braak CJ & PE Verdonschot. 1995.** Canonical correspondence analysis and related multivariate methods in aquatic ecology. *Aquatic Sciences* 57: 255-289.
- Tilley A, E Carter, S Wassermann & J López-Angarita. 2016.** Enhancing management effectiveness of invasive lionfish using distance sampling and detection probability. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 26(2): 279-288.
- Tilstone G, F Figueiras & F Fraga. 1994.** Upwelling down welling sequences in the generation of tides in a coastal upwelling system. *Marine Ecology Progress Series* 122: 241-253.
- Thunell RC, R Varela, M Llano, J Collister, FM-Karger & R Bohrer. 2000.** Organic carbon fluxes, degradation, and accumulation in an anoxic basin: sediment trap results from the Cariaco Basin. *Limnology and Oceanography* 45(2): 300-308.
- Ulloa O & S Pantoja. 2009.** The oxygen minimum zone of the eastern South Pacific. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 56 (16): 987-991.
- Uye SI. 1980.** Development of neritic copepods *Acartia clausi*. *Bulletin of the Plankton Society of Japan* 27: 1-9.

- Vukanic V, N Glisovic, T Jaksic, N Zivicy & D Vukanic. 2018.** Seasonal abundance of copepods in the Bojana Estuary (Southeastern Adriatic Sea). *Fresenius Environmental Bulletin* 27: 7209-7221.
- Walter TC & G Boxshall. 2020.** World of copepods database. <<http://www.marinespecies.org/copepoda>> <doi: 10.14284 / 356>
- Wiedenhöfer H. 1993.** Pruebas no paramétricas para las ciencias agropecuarias (muestras pequeñas), 261 pp. FONAIIP-Centro Nacional de Investigaciones Agropecuarias, Maracay.
- Wishner K, C Gelfman, M Gowing, D Outram, M Rapien & R Williams. 2008.** Vertical zonation and distributions of calanoid copepods through the lower oxycline of the Arabian Sea oxygen minimum zone. *Progress in Oceanography* 78(2): 163-191.
- Yáñez S, P Hidalgo & R Escibano. 2012.** Mortalidad natural de *Paracalanus indicus* (Copepoda: Calanoida) en áreas de surgencia asociada a la zona de mínimo de oxígeno en el Sistema de Corrientes Humboldt: implicancias en el transporte pasivo del flujo de carbono. *Revista de Biología Marina y Oceanografía* 47: 295-310.
- Yáñez S, P Hidalgo, P Ruz & KW Tang. 2018.** Copepod secondary production in the sea: Errors due to uneven molting and growth patterns and incidence of carcasses. *Progress in Oceanography* 165: 257-267.
- Yáñez S, P Hidalgo & K Tang. 2019.** Relative importance of predatory versus non-predatory mortality for dominant copepod species in the northern Chilean (23°S) Humboldt Current System. *Marine Ecology Progress Series* 630: 13-23.
- Yoshida T, CF Liang, AM Majid, T Toda & BH Othman. 2012.** Temperature effects on the egg development time and hatching success of three *Acartia* species (Copepoda: Calanoida) from the Strait of Malacca. *Zoological Studies* 51: 644-654.
- Zar J. 1996.** *Biostatistical analysis*, 662 pp. Prentice Hall, Upper Saddle River.
- Zoppi E. 1961.** Distribución vertical del zooplancton en el Golfo y extremo Este de la Fosa de Cariaco. *Boletín Instituto Oceanográfico de Venezuela* 1: 219-248.

Recibido el 12 de noviembre 2021

Aceptado el 07 de septiembre 2022