

COMUNIDAD ZOOPLANCTÓNICA DEMERSAL EN LA ZONA ARRECIFAL DE TURPIALITO, GOLFO DE CARIACO, VENEZUELA

ÁNGEL COVA¹, BRIGHTDOOM MÁRQUEZ-ROJAS^{2*}, LUIS TROCCOLI³ & BAUMAR MARÍN^{2†}

¹*Centro Nacional de Investigación de Pesca y Acuicultura. Laboratorio de zooplancton CENIPA Sucre. angelcova887@gmail.com*

²*Laboratorio de Ecología y Zooplancton Marino, Instituto Oceanográfico de Venezuela, Dpto. Biología Marina, Universidad de Oriente. Venezuela. *autor de correspondencia: bmarquez2001@gmail.com, bmarquez@udo.edu.ve, https://orcid.org/0000-0002-2703-8696*

³*Instituto de Investigaciones Científicas, Facultad de Ciencias del Mar, Universidad de Oriente, Núcleo Nueva Esparta, Venezuela. luis.troccoli@gmail.com; https://orcid.org/0000-0001-8684-6741.*

Recibido: marzo 2026

Aceptado: julio 2026

RESUMEN: El zooplancton demersal (ZD) está constituido por organismos planctónicos que permanecen asociados al fondo marino durante el día y migran hacia la columna de agua durante la noche. Con el objetivo de caracterizar esta comunidad, se realizaron muestreos mensuales en tres estaciones de la zona arrecifal de Turpialito, en el golfo de Cariaco (Venezuela), durante los períodos de surgencia (abril-mayo) y de relajación (julio-agosto) de 2017. Las muestras se obtuvieron mediante arrastres próximos a las formaciones coralinas (≈ 14 m de profundidad), utilizando un patín epibentónico equipado con una red tipo bongo de 333 μm . La temperatura superficial del agua osciló entre 21,5 y 26,2 °C, sin diferencias significativas entre los períodos, mientras que la salinidad varió entre 26,3 y 37,3 ups, con los valores más altos durante la surgencia. La abundancia del ZD fluctuó entre 36 y 1.225 ind. m^{-3} y presentó diferencias significativas entre los períodos ($p < 0,05$), alcanzando los mayores valores durante la relajación ($\bar{x} = 664$ ind. m^{-3}). Se identificaron 25 grupos taxonómicos, con predominio de Branchiopoda y Copepoda Calanoida. Los resultados evidencian la influencia de la dinámica oceanográfica estacional del golfo de Cariaco sobre la estructura del ZD y sugieren que el incremento de su abundancia durante la relajación está asociado a una mayor disponibilidad de recursos tróficos. Asimismo, el patín epibentónico demostró ser una herramienta útil para el estudio de esta comunidad, aunque su desempeño requiere evaluación mediante futuras investigaciones.

Palabras clave: zooplancton, organismos demersales, arrecifes coralinos, surgencia costera, golfo de Cariaco.

ABSTRACT: Demersal zooplankton (DZ) consists of planktonic organisms that remain attached to the seabed during the day and migrate to the water column at night. To characterize this community, monthly sampling was conducted at three stations in the Turpialito reef zone, Gulf of Cariaco (Venezuela), during the upwelling (April-May) and relaxation (July-August) periods of 2017. Samples were obtained by trawling near coral formations (approximately 14 m deep) using an epibenthic skiff equipped with a 333 μm bongo-type net. The surface water temperature ranged from 21.5 to 26.2 °C, with no significant differences between the periods, while salinity varied between 26.3 and 37.3 psu, with the highest values during upwelling. The abundance of the decomposer zone (DZ) fluctuated between 36 and 1,225 individuals m^{-3} and showed significant differences between periods ($p < 0.05$), reaching the highest values during the relaxation period ($\bar{x} = 664$ individuals m^{-3}). Twenty-five taxonomic groups were identified, with Branchiopoda and Calanoida Copepoda predominating. The results demonstrate the influence of the seasonal oceanographic dynamics of the Gulf of Cariaco on the structure of the DZ and suggest that the increase in its abundance during the relaxation period is associated with a greater availability of trophic resources. Furthermore, the epibenthic skimmer proved to be a useful tool for studying this community, although its performance requires further evaluation through future research.

Key Words: Zooplankton, Demersal organisms, Coral reefs, Upwelling, Gulf of Cariaco.

INTRODUCCIÓN

El zooplancton demersal (ZD) comprende un conjunto de organismos de pequeño tamaño que permanecen asociados al sustrato bentónico o en sus proximidades durante el día y realizan migraciones

verticales nocturnas hacia la columna de agua, regresando al fondo antes del amanecer (ALLDREDGE & KING 1980; MELO *et al.* 2010). Este comportamiento lo convierte en un componente fundamental del acoplamiento bentopelágico y de la transferencia de materia y energía entre ambos compartimentos. La existencia de la comunidad zooplanctónica asociada a arrecifes de coral fue descrita inicialmente por EMERY (1968), mientras que PORTER (1974) introdujo el término “zooplankton demersal” para referirse a estos organismos migradores. Sin embargo, la delimitación del ZD en ecosistemas arrecifales puede resultar compleja, ya que algunas especies típicamente pelágicas y holoplanctónicas, como los copépodos, también pueden exhibir comportamientos demersales (PEREIRA 2018; BITTENCOURT 2019). A diferencia del holozooplankton, el ZD se caracteriza por mantener una asociación periódica con el sustrato (CAHOON & TRONZO 1992) y, aunque se distribuye en diversos hábitats, alcanza elevados registros de abundancia y niveles de diversidad en los arrecifes coralinos (ALLDREDGE & KING 1980).

La migración vertical nocturna constituye una de las principales características ecológicas del ZD en los ecosistemas arrecifales. Durante este proceso, numerosos organismos emergen desde el bentos hacia la columna de agua para alimentarse, reproducirse y dispersarse, mientras que durante el día permanecen asociados al fondo como estrategia para reducir el riesgo de depredación (ALLDREDGE & KING 1980). Este comportamiento, regulado por factores como la intensidad lumínica, las corrientes, la disponibilidad de alimento y la estructura del hábitat, favorece el intercambio de materia y energía entre el bentos y el ambiente pelágico, constituyendo un mecanismo fundamental del acoplamiento bento-pelágico en los arrecifes coralinos (ALLDREDGE & KING 1985; LEWIS & BOERS 1991). Debido a esta función ecológica, el ZD desempeña un papel clave en las redes tróficas arrecifales, al transferir energía hacia niveles tróficos superiores, incluyendo peces, corales y otros organismos bentónicos, contribuyendo así al funcionamiento y estabilidad de estos ecosistemas.

Además, se han documentado eventos en los que gran abundancia de ZD emerge durante la noche desde hábitats bentónicos estructurados, como pastos marinos, arrecifes coralinos, fondos blandos y lechos de macroalgas (JAYABARATHI *et al.* 2012; VU *et al.* 2017), lo que sugiere su importancia como fuente trófica para organismos planctívoros (MELO *et al.* 2010). Sin embargo, el conocimiento sobre cómo el ZD está integrado funcionalmente en las redes tróficas de los ecosistemas costeros sigue siendo limitado, y existen estudios escasos que investigan la conexión directa entre demersales y sus consumidores en estas redes alimentarias (CHEW *et al.* 2012; VU *et al.* 2017).

A nivel mundial, diversos estudios han investigado el zooplankton demersal (ZD). HAMNER (1981) demostró que la abundancia y la biomasa del zooplankton demersal fueron significativamente mayores en las muestras nocturnas obtenidas en los arrecifes de California (Estados Unidos). Por su parte, SILVA (2003), en arrecifes de Brasil, registró una mayor densidad del zooplankton demersal y biomasa más elevada durante el período lluvioso. Asimismo, MELO *et al.* (2010), en ecosistemas costeros tropicales del estado de Pernambuco (Brasil), evaluaron el zooplankton demersal en praderas de pastos marinos, arrecifes de coral, fondos de grava y fondos arenosos, identificando 88 taxones, con predominio de copépodos y los mayores registros de abundancia en los pastos marinos y los fondos arenosos. VU *et al.* (2017) demostraron el papel del ZD como fuente alimenticia para niveles tróficos superiores en Japón, y AMER (2019) detectó que la densidad es mayor en áreas de coral vivo del Mar Rojo que en sustratos de arena. ESQUIVEL-GARROTE & MORALES-RAMÍREZ (2020) estudiaron la comunidad zooplanctónica pelágico-demersal en arrecifes de coral de la bahía Chatham (Costa Rica), y observaron dominancia de copépodos, apendicularios y larvas de decápodos, con un máximo de abundancia entre las 00:00 y 06:00 h, probablemente asociado a la migración vertical. De manera similar, TANAKA *et al.* (2021), en arrecifes del Mar Rojo y zonas costeras de Japón, señalaron que la intensidad de la turbulencia influye en este comportamiento, favoreciendo la permanencia del ZD cerca del fondo bajo condiciones de fuerte mezcla.

El golfo de Cariaco alberga importantes formaciones coralinas, entre las que destaca la ensenada de Turpialito, un ecosistema donde el ZD ha sido escasamente estudiado. Aunque en esta zona se han

realizado investigaciones sobre el zooplankton pelágico y su variabilidad espacio-temporal, persisten vacíos de conocimiento sobre la composición, abundancia y estructura de la comunidad demersal, así como sobre su relación con los factores abióticos y bióticos que regulan su dinámica. El estudio de estos atributos es fundamental para comprender el papel del ZD en el acoplamiento bento-pelágico y en la transferencia de energía dentro de las redes tróficas arrecifales. En este sentido, la presente investigación proporciona una de las primeras caracterizaciones del ZD en la ensenada de Turpialito, con el objetivo de describir su composición y abundancia, y evaluar su relación con variables abióticas y bióticas durante los períodos de surgencia y relajación en el golfo de Cariaco, utilizando un patín epibentónico como método de muestreo.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

El área de estudio se localiza en la zona coralina de la ensenada de Turpialito, situada a 13 km al este de la ciudad de Cumaná (10°26'56" N; 64°02'00" O), en la costa sur del golfo de Cariaco (Fig. 1). La zona litoral de la ensenada está dominada por un arrecife que se extiende hasta profundidades cercanas a 14 m. El sustrato arrecifal está constituido principalmente por arena (QUINTERO *et al.* 2005; NÚÑEZ 2006). La ensenada está influenciada por el régimen estacional de surgencia costera característico del golfo de Cariaco, con una surgencia principal entre diciembre y abril, que favorece el ascenso de aguas de menor temperatura (<24°C) y ricas en nutrientes, y un período de relajación durante el resto del año, asociado con una mayor estratificación y temperatura superficial más elevada (OKUDA *et al.* 1978; LODEIROS & HIMMELMAN 1994; RUEDA-ROA & MÜLLER-KARGER 2013)

Períodos de muestreo, estaciones y recolección de muestras

Los muestreos se realizaron en la zona coralina de la ensenada de Turpialito, donde se encuentra la Estación Hidrobiológica adscrita al Instituto Oceanográfico de Venezuela de la Universidad de Oriente. Las campañas de muestreo se efectuaron mensualmente durante abril y mayo de 2017 (período de surgencia) y julio y agosto de 2017 (período de relajación).

En cada muestreo, se midieron *in situ* la temperatura superficial del agua y la salinidad mediante una sonda multiparamétrica YSI, modelo 556 MPS, con una resolución (apreciación) de $\pm 0,01$ °C para la temperatura y $\pm 0,01$ UPS para la salinidad. Para caracterizar la variabilidad estacional (períodos de surgencia y relajación) en la zona de estudio, se utilizaron registros de precipitación (mm), así como de velocidad y dirección del viento. Estos datos fueron obtenidos del proyecto POWER del Centro de Investigación Langley de la NASA (<https://power.larc.nasa.gov/>).

Se establecieron tres estaciones de muestreo sobre los parches coralinos de la ensenada de Turpialito. En cada estación se delimitó un transecto perpendicular a la línea de costa y los arrastres se realizaron paralelos a esta, procurando que el recorrido se desarrollara sobre la zona coralina. En cada estación se obtuvieron muestras pareadas para disponer de réplicas destinadas a los análisis estadísticos, manteniendo una separación aproximada de 500 m entre los transectos.

La recolección del zooplankton demersal se realizó mediante un sistema de arrastre de fondo (patín epibentónico; Fig. 2), construido a semejanza del modelo descrito por LALLI & PARSONS (2006). El dispositivo consistió en una red tipo Bongo con un diámetro de boca de 50 cm, modificada para incorporar un sistema de muestreo pareado que permitió obtener dos réplicas independientes por lance. El patín estuvo equipado con cuatro redes de 300 μ m de abertura de malla, diseñadas para la captura del mesozooplankton demersal (Fig. 2). Los arrastres se efectuaron mediante el remolque del sistema con una embarcación durante 10 min a una velocidad aproximada de 2 nudos, manteniendo un desplazamiento continuo sobre el fondo para estandarizar el esfuerzo de muestreo y optimizar la captura de los organismos asociados al bentos.

Una vez realizados los calados, las muestras se fijaron con formalina al 4 %, neutralizada con bórax (tetaborato de sodio) en agua de mar y se mantuvieron a temperatura ambiente hasta el momento de su análisis.

Cálculos de biomasa, abundancia y caracterización del zooplankton

Para estimar la biomasa zooplanctónica, se determinaron el volumen sedimentado (VS) y la masa húmeda (MH) de las muestras, siguiendo la metodología ampliamente empleada por POSTEL *et al.* (2000). La abundancia del zooplankton se analizó siguiendo la metodología clásica del conteo de grupos zooplanctónicos, utilizando una alícuota de 5 mL por triplicado con una pipeta Stemple, para luego observar y contar los organismos en una lupa estereoscópica Wild M8 a una magnificación de 20x, con ayuda de una cámara de Bogorov (9 ml: 80x50 mm).

La ubicación taxonómica del zooplankton, se realizó empleando las claves de identificación especializadas de TRÉGOUBOFF & ROSE (1957), SMITH (1977), CAMPOS-HERNÁNDEZ & SUÁREZ-MORALES (1994) y BOLTOVSKOY (1999). La abundancia de los organismos se estandarizó a ind. m⁻³ y se calculó mediante la siguiente expresión:

$$\text{Densidad (ind. m}^{-3}\text{)} = [(\text{Prom. Abun.} \times \text{Conc. Stock}) / \text{alícuota}] / v$$

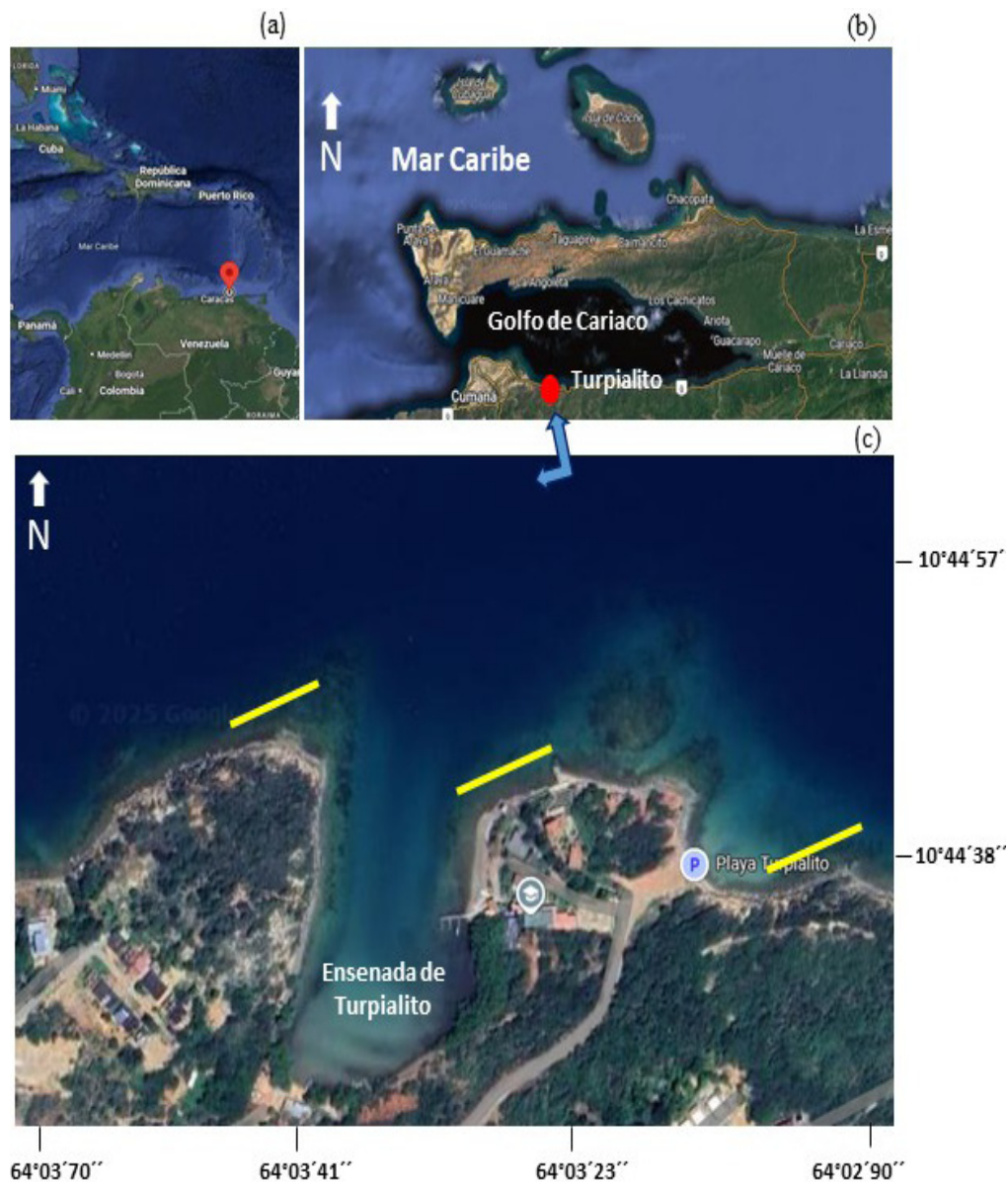


Figura 1. (a) Ubicación geográfica de Venezuela, (b) golfo de Cariaco y (c) ensenada de Turpialito, mostrando los transectos dispuestos en paralelo a la costa sobre los parches coralinos. (Google Maps, 2024, 23 de noviembre 2024, <https://www.google.es/maps>).

Donde: Prom. Abun. corresponde al promedio del número de organismos contados en las alícuotas analizadas; Conc. Stock representa el volumen total (mL) de la muestra concentrada obtenida al finalizar el procesamiento de cada arrastre; alícuota es el volumen (mL) extraído del stock para el conteo de organismos; y v corresponde al volumen de agua filtrado durante cada arrastre.

Análisis estadísticos

Luego de verificar el incumplimiento de los supuestos de normalidad y homocedasticidad mediante las pruebas de Kolmogorov–Smirnov y de Levene (SHESKIN 2004), se aplicaron análisis no paramétricos. Las comparaciones de las variables ambientales y de la abundancia del ZD entre estaciones se realizaron mediante la prueba de Kruskal–Wallis (KW). Posteriormente, los meses de muestreo se agruparon en los períodos de surgencia (abril–mayo) y relajación (julio–agosto), cuyas diferencias se analizaron mediante la prueba no paramétrica de Mann–Whitney (Wilcoxon) para muestras independientes ($\alpha = 0,05$). Los factores de análisis correspondieron a los meses y las estaciones de muestreo, mientras que las variables dependientes fueron la biomasa, la abundancia, la concentración de clorofila a y las variables abióticas evaluadas. Los análisis se realizaron con el programa PAST versión 4.17 y los resultados se representaron mediante diagramas de cajas y bigotes. Cuando el test de Kruskal–Wallis detectó



(b)



Figura 2. Patín epibentónico utilizado para la recolección del zooplankton demersal en la ensenada de Turpialito, diseñado a partir del modelo de LALLI & PARSONS (2006). (a) Vista frontal del sistema de arrastre, conformado por una red tipo Bongo modificada con cuatro mallas de 300 μm de abertura para la obtención de muestras pareadas. (b) Vista lateral del patín epibentónico utilizado para el muestreo de organismos asociados al fondo marino.

diferencias significativas entre los grupos, se efectuaron comparaciones múltiples mediante la prueba *post hoc* de Dunn (DUNN 1964).

Para evaluar las similitudes en la abundancia del ZD entre estaciones y períodos de muestreo, se aplicó un escalamiento multidimensional no métrico (nMDS), utilizando el índice de similitud de Bray-Curtis y el método de enlace promedio (average linking), previa transformación de los datos a raíz cuarta (LEGENDRE & LEGENDRE 1998). Posteriormente, se empleó un análisis de similitud (ANOSIM) para contrastar la hipótesis nula (H_0) de que no existen diferencias significativas en la abundancia del ZD entre las estaciones y los períodos evaluados. La significancia estadística se determinó mediante 9.999 permutaciones, con un nivel de significancia de $\alpha = 0,05$. Los análisis se realizaron con el programa PRIMER v.6 (CLARKE & GORLEY 2006). Adicionalmente, para explorar las relaciones entre las variables ambientales y biológicas, se realizó un análisis de componentes principales (ACP) a partir de la matriz de correlación.

RESULTADOS

Variables abióticas

La velocidad media de los vientos durante el 2017 osciló entre 3,68 y 6,55 m.s^{-1} . Se observaron vientos relativamente fuertes para la zona ($> 8 \text{ m.s}^{-1}$) durante los primeros meses del año (enero-marzo); estos vientos relativamente fuertes continuaron hasta abril (χ : 6,54 m.s^{-1}) y mayo (χ : 5,85 m.s^{-1}), coincidiendo con la estación seca o período de surgencia costera. A partir de junio, disminuyó la velocidad de los vientos, registrándose en julio y agosto valores medios relativamente bajos (3,92 y 3,96 m.s^{-1} , respectivamente), concordando con la época de lluvia o relajación (Fig. 3).

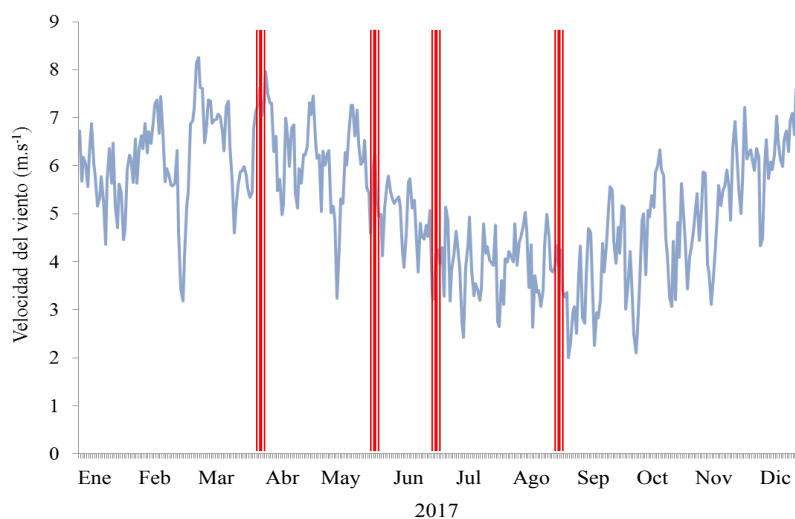


Figura 3. Variación mensual de la velocidad del viento (m.s^{-1}) durante 2017 en la ensenada de Turpialito, golfo de Cariaco, estado Sucre, Venezuela. Las líneas rojas representan los meses en los que se realizaron los muestreos.

La temperatura superficial del agua varió entre 20,9 y 27,7 °C. No se hallaron diferencias significativas en la temperatura superficial del agua entre estaciones ni entre los períodos analizados (surgencia y relajación) ($KW = 3,45$; $W = 288$; $p > 0,05$; Fig. 4a). La salinidad osciló entre 26,3 y 38 UPS. No se detectaron diferencias significativas en la salinidad entre estaciones ($KW = 0,125$; $p > 0,05$); sin embargo, se observaron diferencias significativas entre los períodos analizados ($W = 144$; $p < 0,05$, Fig. 4b), con valores más altos durante la surgencia ($34,83 \pm 2,60$ ups) y más bajos durante la relajación ($30,83 \pm 4,62$ UPS).

Variables bióticas

Los valores de volumen sedimentado oscilaron entre 0,0067 - 1,79 $\text{mL} \cdot \text{m}^{-3}$. Se detectaron diferencias significativas entre ambos períodos ($W = 526$; $p < 0,05$; Fig. 5a). Durante el período de surgencia presentó

una media de $0,042 \pm 0,034 \text{ mL m}^{-3}$, mientras que en relajación, se registró una media considerablemente mayor ($0,692 \pm 0,650 \text{ mL m}^{-3}$).

La masa húmeda presentó un rango de variación de 0,02 a $0,55 \text{ mg.m}^{-3}$. También se detectaron diferencias significativas entre los periodos (W: 576; $p < 0,05$; Fig. 5b); el valor más alto se observó en el periodo de relajación ($0,221 \pm 0,174 \text{ mg.m}^{-3}$), mientras que, en el periodo de surgencia, se registraron los menores valores ($0,023 \pm 0,005 \text{ mg.m}^{-3}$). En relación con la variación espacial, tanto el volumen sedimentado como la masa húmeda no presentaron diferencias significativas entre estaciones (KW = 0,065 y KW = 0,361; $p > 0,05$, respectivamente).

La concentración de clorofila *a* presentó una variación entre 0,6 y $18,5 \text{ mg.m}^{-3}$. Se registraron diferencias significativas entre las estaciones (KW = 9,77; $p < 0,05$; Fig. 5c). El análisis *post hoc* mediante la prueba de Dunn evidenció que la estación 3 presentó las mayores concentraciones de clorofila *a*

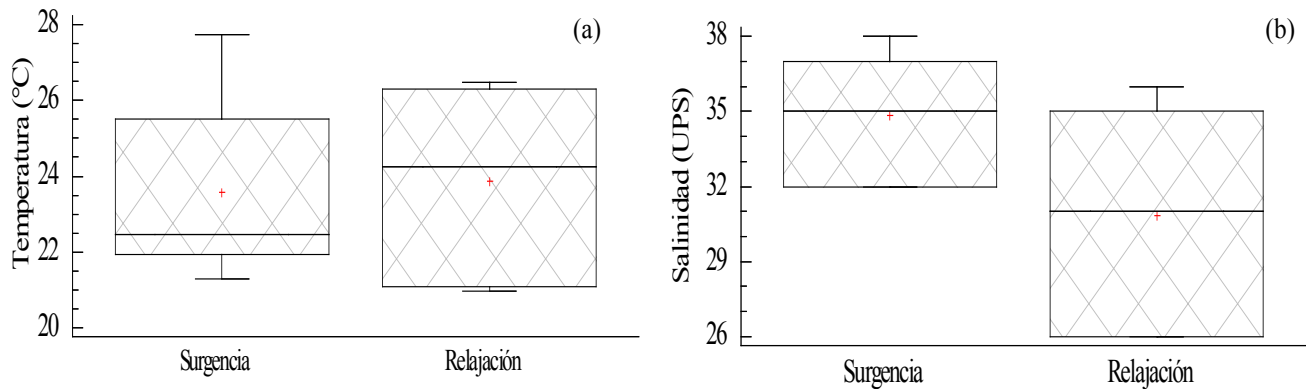


Figura 4. (a) Variación de la temperatura superficial del agua (°C) y (b) de la salinidad (UPS) durante los periodos estudiados en la ensenada de Turpialito, golfo de Cariaco, Venezuela.

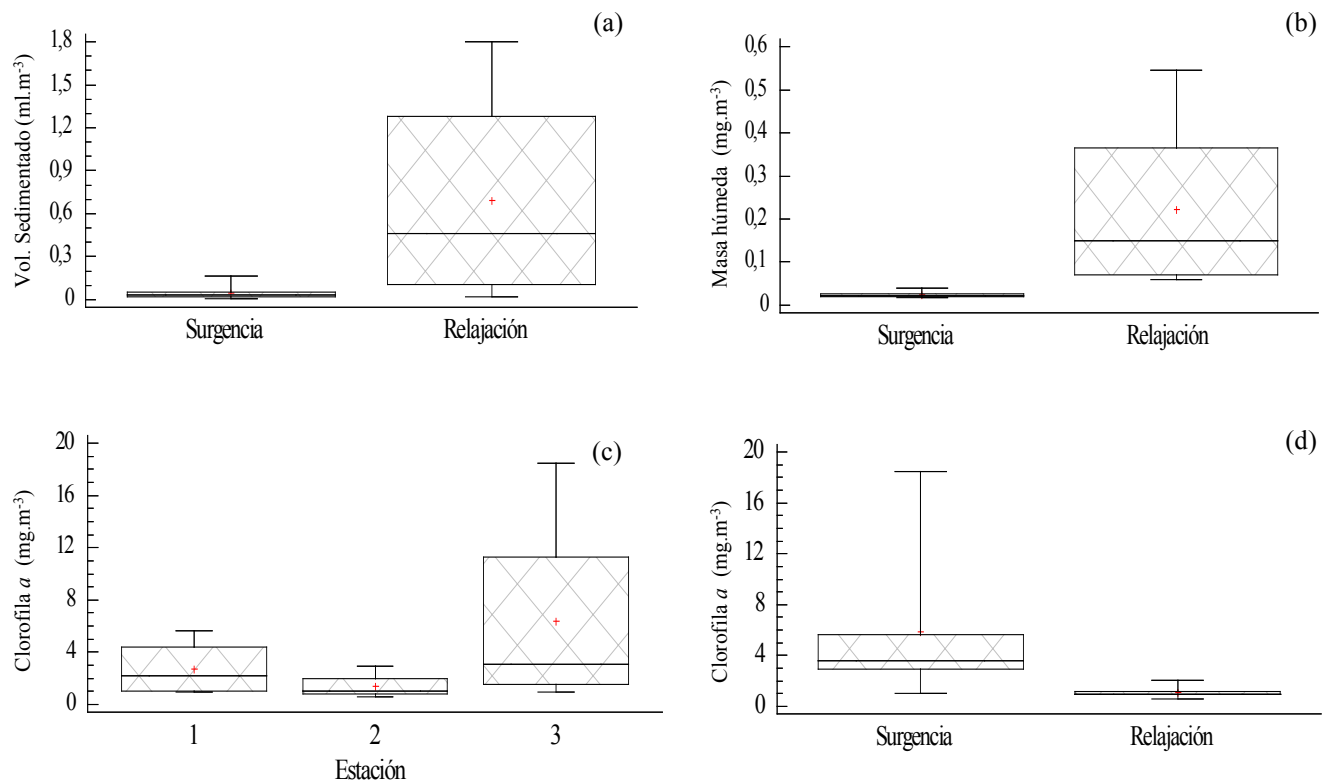


Figura 5. (a,b) Variación estacional del volumen sedimentado (mL.m^{-3}) y la masa húmeda (mg.m^{-3}) y (c,d) variación espacial y por periodos de la Clorofila *a* (mg.m^{-3}) en la ensenada de Turpialito, golfo de Cariaco, Venezuela.

(mediana: 6,38 mg.m⁻³), diferenciándose estadísticamente de las estaciones 1 y 2, las cuales registraron valores notablemente inferiores (mediana: 2,72 y 1,38 mg.m⁻³, respectivamente). Asimismo, se detectaron diferencias significativas en la concentración de clorofila *a* entre los períodos analizados ($W = 32$; $p < 0,05$; Fig. 5d), con valores más elevados durante la surgencia ($5,89 \pm 5,93$ mg.m⁻³) que en el período de relajación ($1,10 \pm 0,46$ mg.m⁻³).

La abundancia del ZD registrada en este estudio varió entre 13 y 2.694 ind.m⁻³. No se detectaron diferencias significativas entre las estaciones estudiadas ($KW=1,72$; $p>0,05$). La abundancia registrada entre los períodos estudiados osciló entre 103 y 664 ind.m⁻³, con diferencias significativas entre ellos ($W = 456$; $p < 0,05$; Fig. 6a). Los valores más elevados se registraron durante el período de relajación.

Composición zooplanctónica demersal

Se identificaron 24 grupos zooplanctónicos (TABLA 1). La composición del ZD durante los meses de muestreo varió entre 1 - 13.999 ind.m⁻³; los mayores registros de abundancia se detectaron en agosto, siendo dominada por el cladóceros *Penilia avirostris* (8.999 ind.m⁻³), seguido por los copépodos Calanoida (1.510 ind.m⁻³). A este grupo le siguieron los pterópodos, apendiculados y quetognatos con 940, 427 y 381 ind.m⁻³, respectivamente (TABLA 1, Fig. 6b). Un segundo incremento moderado en la abundancia

TABLA 1. Abundancia (ind.m⁻³) de los principales grupos funcionales zooplanctónicos demersales analizados durante los meses de muestreo, en la ensenada de Turpialito, golfo de Cariaco, Venezuela. Cop: Copépodos, Clad: cladóceros

Taxones	Abril	Mayo	Julio	Agosto
Cop. Calanoida	85	452	331	1 510
Cop. Cyclopoida	1	56	9	49
Cop. Poecilostomatoida	4	1	6	150
Clad. <i>Penilia avirostris</i>	30	409	281	8 994
Clad. <i>Pseudevadne tergestina</i>	5	616	240	249
Ostrácodos	-	16	-	9
Pterópodos	-	-	-	940
Poliquetos	2	5	-	103
Radiolarios	5	15	1	9
Sifonóforos	-	-	43	239
Medusas	53	79	30	4
Apendiculados	18	20	28	427
Quetognatos	-	-	4	381
Larvas Cipris	1	16	2	1
Nauplio de Cirrípedos	-	20	2	3
Larvas de Crustáceos	20	58	39	180
Huevos de peces	155	48	43	22
Larvas de peces	6	22	57	33
Larvas de Bivalvos	1	2	-	2
Larvas de gasterópodos	1	3	1	12
Larvas de equinodermos	-	7	-	-
Nematodos	-	-	-	4
Acantharia	7	-	-	-
Foraminíferos	14	-	2	44

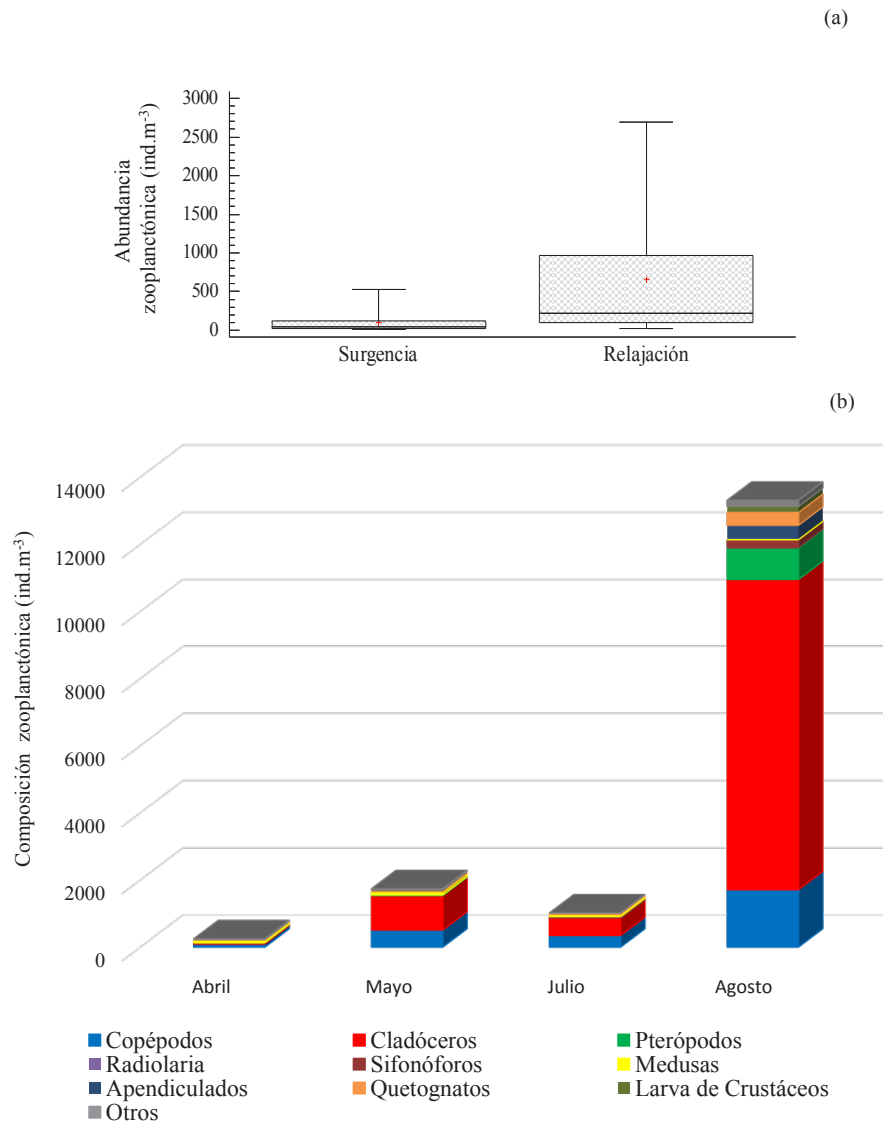


Figura 6. (a) Variación de la abundancia zooplanctónica demersal por periodos y (b) composición zooplanctónica demersal de los principales grupos capturados en la ensenada de Turpialito, golfo de Cariaco, Venezuela, durante los meses de muestreo del 2017.

se detectó en mayo, dominado por *Pseudevadne tergestina* (616 ind.m⁻³), seguido por *Penilia avirostris* (409 ind.m⁻³) y los copépodos Calanoida (452 ind.m⁻³, TABLA 1, Fig. 6b).

El análisis de similitud (ANOSIM) entre las estaciones no mostró diferencias significativas en la abundancia ZD ($R = 0,113$; $p > 0,05$) y el nMDS no evidenció separación o división de las estaciones (Fig. 7a). El análisis de similitud (ANOSIM) entre los dos periodos de estudio mostró diferencias significativas en la abundancia del ZD ($R = 0,200$; $p < 0,05$) y el nMDS evidenció una ligera segregación en dos grupos. El primero, más compacto, estuvo conformado por los meses correspondientes al período de surgencia, mientras que el segundo agrupó los meses asociados al período de relajación (Fig. 7b).

Durante el período de surgencia, los dos primeros componentes principales explicaron el 72 % de la variabilidad total (Fig. 8a). El primer componente (CP1) estuvo asociado con un gradiente opuesto entre la salinidad y la precipitación, y mostró una asociación positiva entre la abundancia del ZD y la concentración de clorofila *a*, mientras que el segundo componente (CP2) estuvo representado principalmente por los estimadores de biomasa, donde el volumen sedimentado y la masa húmeda presentaron un comportamiento similar, evidenciando una estrecha correspondencia entre ambas variables. En el período de relajación, los dos primeros componentes explicaron el 92 % de la variabilidad total (Fig. 8b); el CP1 presentó una asociación

positiva entre la salinidad y la precipitación y una relación negativa de la temperatura con las variables indicadoras del ZD, mientras que el CP2 también estuvo dominado por los estimadores de biomasa.

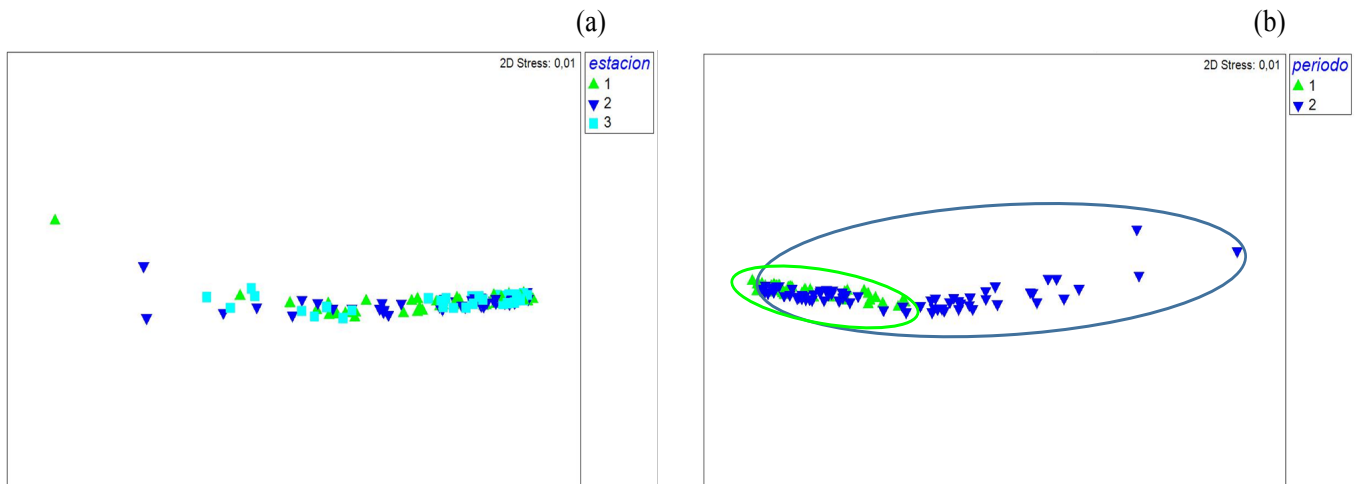


Figura 7. Análisis de ordenación no métrica multidimensional (nMDS) de la abundancia zooplanctónica demersal en las estaciones (a) y periodos de muestreo (b), en la ensenada de Turpialito, golfo de Cariaco, Venezuela. Triángulos verdes: periodo de surgencia y triángulos azules: periodo de relajación.

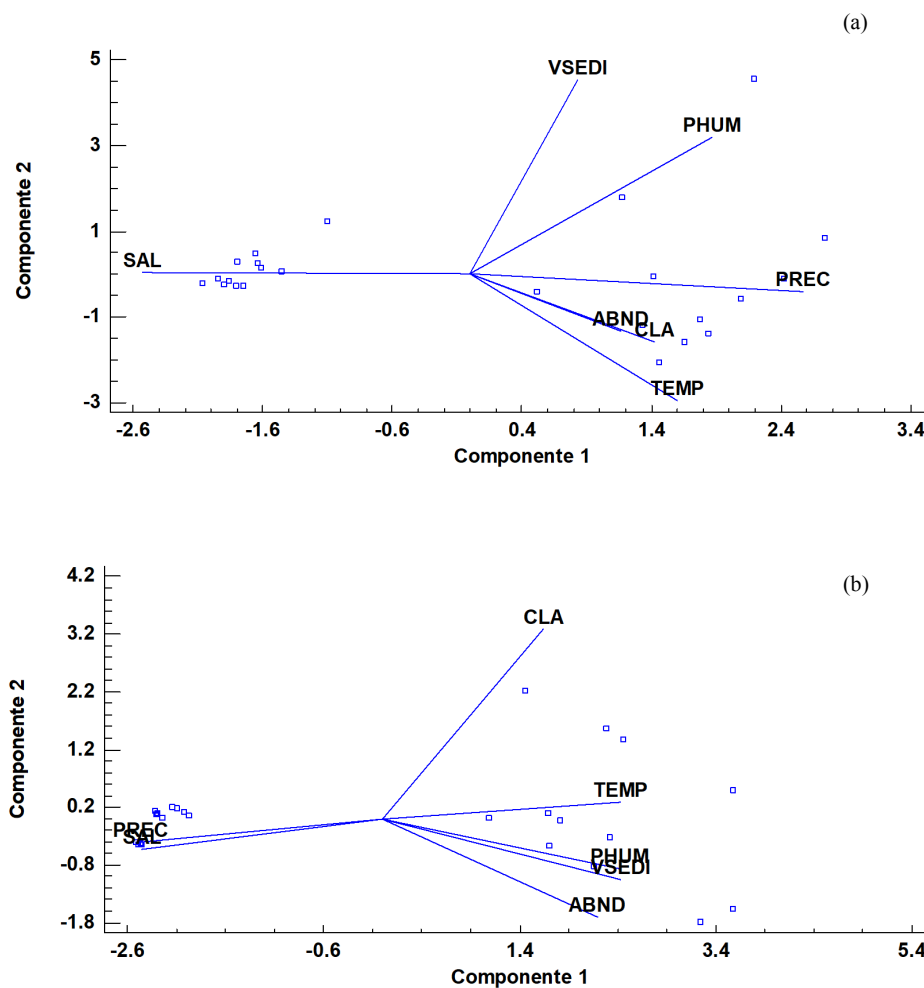


Figura 8.- Proyección ortogonal de los dos primeros componentes de las variables abióticas y bióticas del zooplankton demersal en la ensenada de Turpialito, golfo de Cariaco. (a) época de surgencia y (b) en relajación. (TEMP: temperatura, PREC: precipitación, SAL: salinidad, CLA: Clorofila *a*, VSED: volumen sedimentado, PHUM: masa húmeda, ABND: abundancia zooplanctónica demersal).

DISCUSIÓN

La temperatura superficial del agua presentó una variación temporal consistente con la dinámica oceanográfica del nororiente de Venezuela (OKUDA *et al.* 1978; RUEDA-ROA & MÜLLER-KARGER 2013; RUEDA-ROA *et al.* 2018). Aunque no se detectaron diferencias significativas entre los meses y períodos evaluados, se observó una tendencia a valores más bajos durante la surgencia y más elevados durante la relajación. El incremento puntual registrado en mayo refleja la variabilidad intermensual característica del sistema, sin modificar el patrón estacional predominante descrito para el golfo de Cariaco (ALVERA-AZCÁRATE *et al.* 2011; MARTÍNEZ *et al.* 2011).

La salinidad mostró una marcada variación temporal, con valores más elevados durante la surgencia costera. Aunque estudios previos han señalado una baja variabilidad anual de esta variable en el golfo de Cariaco, atribuida a la escasa influencia de los aportes fluviales (RAO & UROSA 1974; FERRAZ-REYES 1989), los resultados obtenidos coinciden con investigaciones recientes que documentan un incremento de la salinidad durante los primeros meses del año como consecuencia del afloramiento de aguas subsuperficiales más con temperatura menor a 24°C y mayor salinidad (MÁRQUEZ *et al.* 2011, 2024). Este comportamiento también ha sido descrito para la ensenada de Turpialito, donde la variabilidad salina responde tanto a la intensidad de la surgencia como a los patrones locales de circulación (BLANCO *et al.* 2016).

Las mayores concentraciones de clorofila *a* registradas durante la surgencia concuerdan con lo reportado previamente para el golfo de Cariaco (MÁRQUEZ-ROJAS *et al.* 2009; CALVO-TRUJILLO *et al.* 2018; SERRANO-ZABALA *et al.* 2020). Este patrón responde al enriquecimiento de nutrientes generado por el afloramiento de aguas profundas, que estimula el desarrollo del fitoplancton y aumenta la productividad primaria. En concordancia con ello, el análisis de componentes principales mostró una asociación positiva entre la clorofila *a* y la abundancia del ZD durante la surgencia, evidenciando la estrecha relación entre la productividad fitoplanctónica y la respuesta inicial de esta comunidad. En contraste, los estimadores de biomasa se asociaron principalmente con el segundo componente, lo que sugiere un desfase temporal entre el incremento de la producción primaria y la acumulación de biomasa zooplanctónica. Este comportamiento es característico de los sistemas de surgencia, donde la respuesta del zooplancton ocurre posteriormente al aumento del fitoplancton como resultado de los procesos de crecimiento, reproducción y transferencia de energía a través de la red trófica (MÜLLER-KARGER *et al.* 2001, 2004). Asimismo, la mezcla vertical inducida por el viento y la advección horizontal contribuyen a la redistribución de nutrientes y al mantenimiento de la productividad fitoplanctónica en sistemas costeros (CLOERN *et al.* 2014; FENNEL & TESTA 2019). Las diferencias observadas al comparar las concentraciones de clorofila *a* con las reportadas para otras localidades del golfo de Cariaco probablemente reflejan la variabilidad espacial y temporal en la intensidad y persistencia de la surgencia costera, procesos que regulan la disponibilidad de nutrientes y la magnitud de la respuesta fitoplanctónica (PIRELA-OCHOA *et al.* 2008; CALVO-TRUJILLO *et al.* 2018; SERRANO-ZABALA *et al.* 2020; MÁRQUEZ *et al.* 2024).

El volumen sedimentado y la masa húmeda del ZD presentaron una dinámica temporal similar, con los mayores valores durante el período de relajación. Este patrón coincide con lo reportado para la ensenada de Turpialito (RAMÍREZ 2013) y otras localidades del golfo de Cariaco (MÁRQUEZ-ROJAS *et al.* 2016), donde la biomasa zooplanctónica también alcanza sus máximos durante este período. El incremento observado probablemente responde a una respuesta trófica diferida al enriquecimiento previo del sistema generado por la surgencia, así como al aumento de los aportes continentales durante la época lluviosa, que favorecen la disponibilidad de nutrientes y el desarrollo de la comunidad zooplanctónica (GARCÍA & LÓPEZ 1989; JORDÁN *et al.* 1991). En ecosistemas arrecifales, estos procesos pueden verse reforzados por el reciclaje de nutrientes y el acoplamiento bento-pelágico, mecanismos que incrementan la disponibilidad de recursos para los organismos demersales. Además, la complejidad estructural del arrecife proporciona refugio y hábitats adecuados para numerosas especies que realizan migraciones nocturnas hacia la columna de agua, contribuyendo a las variaciones temporales de la biomasa observadas en este estudio (LESSER 2006; PAWLIK *et al.* 2018; SPRING & WILLIAMS 2023; TORKELSON *et al.* 2023).

La abundancia del ZD también alcanzó sus mayores valores durante el período de relajación, principalmente debido al incremento de los cladóceros, grupo que suele prosperar en aguas más cálidas y estratificadas gracias a sus cortos tiempos de generación y a su reproducción predominantemente partenogenética (EGLOFF *et al.* 1997; TANAKA *et al.* 2021). Este patrón coincide con lo reportado previamente para el golfo de Cariaco (MÁRQUEZ-ROJAS *et al.* 2016, 2017) y con estudios realizados en otros ecosistemas costeros del Caribe, donde la abundancia del zooplankton responde a la interacción entre la surgencia costera, los aportes continentales y la circulación local, aunque la magnitud de la respuesta varía entre sistemas (YOSHIOKA *et al.* 1985; RÍOS-JARA 1998; BERNAL & ZEA 2000; LUE & WEBBER 2014; MEDELLÍN-MORA *et al.* 2018). En conjunto, estos resultados confirman que la variabilidad hidrológica constituye uno de los principales factores que regulan la dinámica estacional de la abundancia y biomasa del zooplankton en ecosistemas tropicales y subtropicales (OKOGWU 2010; TORRES-FIGUERA *et al.* 2025). En zonas coralinas, estos procesos interactúan además con la complejidad estructural del arrecife y el acoplamiento bentopelágico, modulando la disponibilidad de alimento y las migraciones nocturnas del ZD, lo que contribuye a explicar las fluctuaciones temporales observadas en la ensenada de Turpialito (LEWIS & BOERS 1991; CARRILLO-BALTODANO & MORALES-RAMÍREZ 2016; SMITH *et al.* 2016).

La composición del ZD fue similar entre las estaciones estudiadas, con *Penilia avirostris* como la especie más abundante y dominante durante el período de estudio, seguida por los copépodos calanoideos y *Pseudovadne tergestina*. Asimismo, destacó la presencia de pterópodos en agosto en todas las estaciones. En términos generales, la riqueza taxonómica y la composición observadas fueron comparables a las descritas para el zooplankton del golfo de Cariaco, donde los copépodos constituyen el grupo dominante, acompañados por cladóceros, quetognatos, apendicularias, pterópodos y diversos componentes meroplantónicos (ZOPPI 1961, 1977; MÁRQUEZ-ROJAS *et al.* 2011, 2020; MÁRQUEZ-ROJAS & ZOPPI 2023). Sin embargo, a diferencia de estudios realizados en sectores de mayor influencia oceánica del golfo de Cariaco, como la fosa, o en evaluaciones con una cobertura espacial más amplia, donde los copépodos dominan consistentemente la comunidad (ZOPPI 1961, 1977); en la ensenada de Turpialito los cladóceros, particularmente *P. avirostris*, alcanzaron la mayor abundancia relativa. Este patrón probablemente refleja la influencia de las condiciones hidrográficas propias de un ambiente arrecifal somero, caracterizado por una mayor estratificación de la columna de agua y una marcada influencia de la dinámica costera. Resultados similares han sido documentados en otros ecosistemas costeros del Caribe, donde los cladóceros incrementan su abundancia durante períodos de aguas cálidas y estables (YOSHIOKA *et al.* 1985; BERNAL & ZEA 2000; MEDELLÍN-MORA *et al.* 2018).

Al comparar la composición del ZD con la reportada para otras regiones tropicales se observan diferencias importantes. En Carolina del Norte (EE. UU.), CAHOON & TRONZO (1992) describieron una comunidad dominada por copépodos harpacticoideos y ciclopoideos, nauplios, nematodos, cumáceos y misidáceos, mientras que en ecosistemas costeros del Atlántico tropical brasileño predominaron copépodos, misidáceos, ostrácodos y anfípodos (MELO *et al.* 2010). En contraste, los resultados obtenidos muestran mayor similitud con los registrados en arrecifes coralinos brasileños, donde los copépodos constituyen el principal componente del ZD. En el banco de Abrolhos, Brasil, PEREIRA (2018) reportó el predominio de *Dioithona oculata*, seguida por anfípodos, mientras que BITTENCOURT (2019) encontró que los copépodos representaron el 53 % de la abundancia total durante la estación seca, destacando especies de *Paracalanus*, *Pseudodiaptomus aguda*, *Dioithona oculata*, *Longipedia* spp. y representantes de la familia Thalestridae.

Otro aspecto relevante fue la elevada diversidad de larvas meroplantónicas, incluyendo anélidos, equinodermos, bivalvos, gasterópodos, así como huevos y larvas de peces. La presencia de estos grupos coincide con lo descrito en estudios de ZD realizados en arrecifes coralinos mediante trampas de luz, donde las larvas meroplantónicas representan un componente importante de la comunidad debido a sus migraciones nocturnas (LEWIS & BOERS 1991; MELO *et al.* 2010). No obstante, la riqueza taxonómica registrada fue inferior a la reportada en otras regiones tropicales. Estas diferencias probablemente responden a una combinación de factores ecológicos y metodológicos, entre ellos las características del ecosistema bentónico, el tipo de

sustrato, la profundidad, la cobertura espacial, el esfuerzo de muestreo y el método de captura empleado, todos ellos reconocidos como factores que influyen en la composición y representatividad de las muestras de ZD (ALLDREDGE & KING 1980, 1985; MELO *et al.* 2010). En consecuencia, las comparaciones entre estudios deben interpretarse con cautela, ya que reflejan comunidades sometidas a condiciones ambientales y estrategias de muestreo diferentes.

La elevada abundancia de copépodos observada en este estudio resalta la importancia ecológica del ZD en los arrecifes coralinos. Este componente constituye una fuente esencial de alimento para corales, peces e invertebrados bentónicos, además de contribuir al flujo de materia y energía entre la columna de agua y el bentos (HEIDELBERG *et al.* 2004; NAKAJIMA *et al.* 2017; TORKELSON *et al.* 2023). En este sentido, el predominio de copépodos registrado en la ensenada de Turpialito coincide con lo descrito para otros arrecifes tropicales, donde este grupo representa uno de los principales componentes de la red trófica arrecifal (PEREIRA 2018).

En conjunto, los resultados obtenidos evidencian que la estructura del ZD en la ensenada de Turpialito está estrechamente relacionada con la dinámica oceanográfica estacional del golfo de Cariaco y con las características propias del ecosistema arrecifal. La interacción entre la surgencia costera, la disponibilidad de alimento, el acoplamiento bento-pelágico y la complejidad estructural del arrecife modula la abundancia, biomasa y composición de esta comunidad, resaltando su importancia en el funcionamiento ecológico de los arrecifes coralinos del Caribe.

Finalmente, los resultados demuestran que el patín epibentónico constituye una herramienta útil para caracterizar el ZD asociado a arrecifes coralinos. Sin embargo, las diferencias observadas con respecto a estudios realizados en otros ecosistemas ponen de manifiesto la necesidad de continuar evaluando su desempeño bajo distintas condiciones ambientales, tipos de sustrato y escalas espaciales, con el fin de definir con mayor precisión su alcance en la caracterización de esta comunidad. Asimismo, considerando la naturaleza migratoria del ZD y la diversidad de metodologías empleadas para su estudio, se recomienda que futuras investigaciones integren el uso del patín epibentónico con trampas de luz y otros métodos de captura estandarizados. La aplicación complementaria de estas metodologías permitirá obtener una caracterización más completa de la composición, estructura y variabilidad temporal del ZD en los arrecifes coralinos del Caribe.

REFERENCIAS

- ALLDREDGE, A. L. & J. M. KING. 1980. Effects of moonlight on the vertical migration patterns of demersal zooplankton. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 44, 133–156. [https://doi.org/10.1016/0022-0981\(80\)90150-1](https://doi.org/10.1016/0022-0981(80)90150-1).
- ALLDREDGE, A. L. & J. M. KING. 1985. The distance demersal zooplankton migrate above the benthos: Implications for predation and recolonization. *Mar. Biol.*, 84(3): 253–260. <https://doi.org/10.1007/BF00392495>
- ALVERA-AZCÁRATE, A., A. BARTH, R. WEISBERG, J. CASTAÑEDA, L. VANDENBULCKE & J. BECKERS. 2011. Thermocline characterization in the Cariaco basin: A modeling study of the thermocline annual variation and its relation with winds and chlorophyll-a concentration. *Cont. Shelf Res.*, 31: 73-84.
- AMER, A. 2019. *Zooplankton of the Red Sea*. En: *Oceanographic and biological aspects of the Red Sea*. Eds. Rasul, N. & I. Stewart. Springer International Publishing. New York, U.S.A. 477-490.
- BERNAL, A. R., & S. ZEA. 2000. Estructura de la comunidad de zooplancton en condiciones de descarga continental y de afloramiento costero en Santa Marta, Caribe colombiano. *Bol. Invest. Mar. Cost.*, 29(1), 3–26.
- BITTENCOURT, G. 2019. *Estructura, migración y flujo de biomasa de la comunidad zooplanctónicas demersales en dos áreas arrecifales del noreste brasileño*. Trab. Grad. M. Sc. Oceanografía, Universidade Federal de Pernambuco, Brasil.

- BLANCO, A., B. MÁRQUEZ & O. DÍAZ. 2016. Abundancia y distribución de los foraminíferos planctónicos, en la ensenada de Turpialito, golfo de Cariaco, Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Venez.*, 55(2): 60-71.
- BOLTOVSKOY, D. 1999. *Zooplankton south Atlantic the Netherlands*. Volumen I y II. Backhuys Publishers. Leiden.
- CAHOON, B. & R. TRONZO. 1992. Quantitative estimates of demersal zooplankton abundance in Onslow Bay, North Carolina, USA. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 87: 197-200.
- CALVO-TRUJILLO, A., K. RINCONES, J. DÍAZ, B. MÁRQUEZ, S. SUBERO, E. ELISTA & L. TROCCOLI, 2018. Distribución espacial y temporal del fitoplancton en el golfo de Cariaco, estado Sucre, Venezuela, febrero 2014-enero 2015. *Bol. Investig. Mar. Costeras.*, 47(2): 63-82.
- CAMPOS-HERNÁNDEZ, A. & E. SUÁREZ-MORALES. 1994. *Copépodos pelágicos del Golfo de México y Mar Caribe. 1. Biología y Sistemática*. Centro de Investigaciones de Quintana Roo (CIQROII-CONACYT). Ciudad de México, México.
- CARRILLO-BALTODANO, A. & Á. MORALES-RAMÍREZ, Á. 2016. Changes in abundance and composition of a Caribbean coral reef zooplankton community after 25 years. *Rev. Biol. Trop.* 64(3): 1029–1040. <https://doi.org/10.15517/rbt.v64i3.21449>
- CHEW, L. L., V. C. CHONG, K. TANAKA & A. SASEKUMAR. 2012. Phytoplankton fuel the energy flow from zooplankton to small nekton in turbid mangrove waters. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 469: 7-24. <https://doi.org/10.3354/meps09997>
- CLARKE, K. R. & R. N. GORLEY. 2006. PRIMER v6: User Manual/Tutorial, 196 pp. PRIMER-E, Plymouth.
- CLOERN, J. E., S. Q. FOSTER & A. E. KLECKNER. 2014. Phytoplankton primary production in the world's estuarine-coastal ecosystems. *Biogeosciences*, 11: 2477–2501. <https://doi.org/10.5194/bg-11-2477-2014>.
- DUNN, O. J. 1964. Multiple Comparisons Using Rank Sums. *Technometrics*, 6(3): 241–252. <https://doi.org/10.1080/00401706.1964.10490181>
- EGLOFF, D. A., P. FOFONOFF & T. ONBÉ. 1997. Reproductive biology of marine cladocerans. *Adv. Mar. Biol.*, 31, 79–167. [https://doi.org/10.1016/S0065-2881\(08\)60222-9](https://doi.org/10.1016/S0065-2881(08)60222-9)
- EMERY, A. 1968. Preliminary observations on coral reef plankton. *Limnol. Oceanogr.*, 13: 293-303.
- ESQUIVEL-GARROTE, O. & A. MORALES-RAMÍREZ. 2020. Nocturnal variation of the zooplankton community in coral reef substrates at Isla del Coco National Park (Eastern Tropical Pacific). *Rev. Biol. Trop.*, 68(1): 261-270. <http://dx.doi.org/10.15517/rbt.v68is1.41189>.
- FERRAZ-REYES, E. 1989. Influencia de los factores físicos e la distribución vertical de la biomasa fitoplanctónica en el Golfo de Cariaco (Venezuela). *Bol. Inst. Oceanogr. Venez.*, 28(1 y 2): 47-56.
- FENNEL, K. & J. M. TESTA. 2019. Biogeochemical controls on coastal hypoxia. *Annu. Rev. Mar. Sci.*, 11, 105–130. <https://doi.org/10.1146/annurev-marine-010318-095138>
- GARCÍA, J. & J. LÓPEZ. 1989. Seasonal patterns of phytoplankton productivity, zooplankton abundance and hydrological conditions in Laguna Joyuda, Puerto Rico. *Sci. Mar.*, 53(2-3): 625-631.
- HAMMER, M. 1981. Day-Night differences in the emergence of demersal zooplankton from a sand substrate in a Kelp Forest. *Mar. Biol.*, 62: 275-280.
- HEIDELBERG, K. B., K. P. SEBENS & J. E. PURCELL. 2004. Composition and sources of near reef zooplankton on a Jamaican forereef along with implications for coral feeding. *Coral Reefs*, 23: 263–276. <https://doi.org/10.1007/s00338-004-0375-0>

- JAYABARATHI, R., PADMAVATI G. & I. ANANDAVELU. 2012. Abundance and species composition of Harpacticoid copepods from a sea grass patch of South Andaman, India. *Curr. Res. J. Biol. Sci.* 4: 717-724.
- JORDÁN, T., D. CORRELL, J. MIKLAS & D. WELLER. 1991. Long-term trends in estuarine nutrients and chlorophyll, and short-term effects on variations in watershed discharge. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 75: 121-132.
- LALLI, C. & T. PARSONS. 2006. *Biological oceanography*. Second edition. Elsevier Butterworth Heinemann Publishing. New York, U.S.A.
- LEGENDRE, P. & L. LEGENDRE. 1998. *Numerical ecology*. Dev. Environ. Model. Elsevier Science BV. Amsterdam & New York. 853 p.
- LESSER, M. P. 2006. Benthic–pelagic coupling on coral reefs: Feeding and growth of Caribbean sponges. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 328(2), 277–288. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2005.07.010>
- LEWIS, J. B. & J. J. BOERS. 1991. Patchiness and composition of coral reef demersal zooplankton. , *J. Plankton Res.* 13(6), 1273–1289. <https://doi.org/10.1093/plankt/13.6.1273>.
- LODEIROS, C. J. & J. H. HIMMELMAN. 1994. Relations among environmental conditions and growth in the tropical scallop *Euvola (Pecten) ziczac* in the Golfo de Cariaco, Venezuela. *Aquaculture*, 119(2–3), 345–358. [https://doi.org/10.1016/0044-8486\(94\)90186-4](https://doi.org/10.1016/0044-8486(94)90186-4)
- LUE, K. & M. WEBBER. 2014. A new comparative study of zooplankton from oceanic, shelf and harbour waters, south-east coast, Jamaica. *Zool. Stud.*, 53(1): 1-16. <https://doi.org/10.1186/s40555-014-0018-2>
- MÁRQUEZ, A., W. SENIOR, A. BENÍTEZ, I. FERMÍN, G. MARTÍNEZ, A. GONZÁLEZ, J. CASTAÑEDA, L. ALCALÁ & R. CRUZ. 2011. Sector oriental del golfo de cariaco, Venezuela. Una descripción de su dinámica hidroquímica, procesos, y del rol de la surgencia costera estacional. *Bol. Inst. Oceanogr. Venez.*, 50(2): 255-272.
- MÁRQUEZ, A., L. TROCCOLI-GHINAGLIA & J. ROMERO, J. 2024. Evaluación del estado trófico de las aguas en la ensenada de Turpialito, golfo de Cariaco, Venezuela (Caribe SE). *Bol. Inst. Mar. Perú*, 39(2): e419. <https://doi.org/10.53554/boletin.v39i2.419>.
- MÁRQUEZ-ROJAS, B., J. DÍAZ, L. TROCCOLI, B. MARÍN & R. VARELA. 2009. Densidad, biomasa y composición del zooplancton, en el estrato superficial de la cuenca de Cariaco, Venezuela. *Rev. Biol. Mar. Oceanogr.* 44(3): 737-749.
- MÁRQUEZ-ROJAS, B., L. TROCCOLI, L. MARCANO, J. MORALES, T. ALLEN, B. MARÍN & J. DÍAZ-RAMOS. 2011. Estructura comunitaria del zooplancton en dos localidades del Golfo de Cariaco, Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Venez.*, 50(2): 3-21.
- MÁRQUEZ-ROJAS, B., M. BENÍTEZ & L. TROCCOLI. 2016. Hidrografía y cambios estructurales del mesozooplankton en el golfo de Cariaco, en dos períodos contrastantes. *Rev. Biodivers. Neotrop.*, 6(2): 135-146.
- MÁRQUEZ-ROJAS, B., E. ZOPPI DE ROA, L. TROCCOLI & E. MONTIEL. 2017. Cambios estructurales del mesozooplankton en relación a las condiciones hidrográficas en el golfo de Cariaco, Venezuela. *Biota Colombiana*, 18(1): 148-171. DOI: 10.21068/c2017.v18n01a9.
- MÁRQUEZ-ROJAS, B., E. ZOPPI & J. ZEGARRA. 2020. An updated checklist of copepod species (Arthropoda: Crustacea) from the Gulf of Cariaco, Venezuela. *Pan. Am. J. Aquat. Sci.*, 15(3):143-150.

- MÁRQUEZ-ROJAS, B. & ZOPPI DE ROA, E. 2023. Copépodos planctónicos del Caribe nororiental y Atlántico venezolano. *Bol. Investig. Mar. Costeras.*, 52(2), 9-40. <https://doi.org/10.25268/bimc.invemar.2023.52.2.1187>.
- 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. *Bol. Inst. Oceanogr. Venez.*, 50(2): 273-287.
- MEDELLÍN-MORA, J., G. R. NAVAS & L. R. CASTRO. 2018. Variabilidad espacial de la estructura comunitaria del zooplankton en aguas oceánicas del Caribe colombiano durante dos estaciones. *Rev. Biol. Trop.*, 66(2), 688–708. <https://doi.org/10.15517/rbt.v66i2.33401>
- MELO, P. C., T. SILVA, S. NEUMANN-LEITÃO, R. SCHWAMBORN, L.M. GUSMÃO & F. PORTO NETO. 2010. Demersal zooplankton communities from tropical habitats in the southwestern Atlantic. *J. Mar. Biol. Res.*, 6: 530 — 541.
- MULLER-KARGER, F. E., R. VARELA, R. THUNELL, M. SCRANTON, R. BOHRER, G. TAYLOR, J. CAPELO, Y. ASTOR, E. TAPPA, T-Y. HO & J. J. WALSH. 2001. Annual cycle of primary production in the Cariaco Basin: Response to upwelling and implications for vertical export. *J. Geophys. Res.: Oceans.*, 106(C3), 4527–4542. <https://doi.org/10.1029/1999JC000291>
- MULLER-KARGER, F. E., R. VARELA, R. THUNELL, Y. ASTOR, M. ZHANG, R. LUERSSEN & C. HU. 2004. Processes of coastal upwelling and carbon flux in the Cariaco Basin. *Deep-Sea Res. II: Top. Stud. Oceanogr.*, 51(10–11), 927–943.
- NAKAJIMA, R., H. YAMAZAKI, L. S. LEWIS, A. KHEN, J. E. SMITH, N. NAKATOMI & H. KURIHARA, 2017. Planktonic trophic structure in a coral reef ecosystem – Grazing versus microbial food webs and the production of mesozooplankton, *Prog. Oceanogr.*, 156: 104-120, <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2017.06.007>.
- NÚÑEZ, J. 2006. *Estructura de la comunidad íctica en un arrecife de coral franjeante de Turpialito-Golfo de Cariaco, estado Sucre, Venezuela*. Trab. Grad. Lic. Biología, Universidad de Oriente, Cumaná, Venezuela.
- OKUDA, T., J. A. BENÍTEZ & R. PÉREZ. 1978. Características hidrográficas del golfo de Cariaco y áreas adyacentes. *Bol. Inst. Oceanogr. Univ. Oriente*, 17(1–2), 69–88.
- OKOGWU, O. I. 2010. Seasonal variations of species composition and abundance of zooplankton in Ehoma Lake, a floodplain lake in Nigeria. *Rev. Biol. Trop.*, 58(1): 171-182.
- PAWLIK, J. R., T. L. LOH., S. E. McMURRAY & C. M. FINELLI. 2018. A review of bottom-up vs. top-down control of sponges on Caribbean fore-reefs. *PeerJ*, 6:e4343. <http://dx.doi.org/10.7717/peerj.4343>.
- PEREIRA, L. 2018. *Estructura, productividad y flujo de biomasa de comunidad zooplanctónica pelágica y demersal del banco de Abrolhos*. Trab. Grad. M. Sc. en Oceanografía. Universidad Federal de Pernambuco. Recife, Brasil.
- PIRELA-OCHOA, E., L. TROCCOLI & I. HERNÁNDEZ-ÁVILA. 2008. Hidrografía y cambios en la comunidad del microfitoplancton de la Bahía de Charagato, Isla de Cubagua, Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Venez.*, 47(1): 3-15.
- PORTER, J. 1974. Zooplankton feeding by the Caribbean reef-building coral *Montastrea cavernosa*. *Coral Reefs*, 1: 111-125.
- POSTEL, L., H. FOCK & W. HAGEN. 2000. *Biomass and abundance*. En: *ICES Zooplankton Methodology Manual*. Eds. R. P. Harris, P. H. Wiebe, J. Lenz, H. R. Skjoldal & M. Huntley. Academic Press. 83-174.

- RAMÍREZ, A. 2013. *Densidad y distribución vertical del zooplancton durante tres periodos del año, en Turpialito, Golfo de Cariaco, Venezuela*. Trab. Grad. Lic. Biología, Universidad de Oriente, Cumaná, Venezuela.
- RAO, T. & L. UROSA. 1974. Ecología del zooplancton en el golfo de Cariaco. Parte I variabilidad de la biomasa del zooplancton durante el periodo de agosto a noviembre de 1973. *Bol. Inst. Oceanogr. Venez. Univ. Oriente*, 13(1-2): 67-78.
- RÍOS-JARA, E. 1998. Spatial and temporal variations in the zooplankton community of phosphorescent bay, Puerto Rico. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, 46(6): 797-809.
- RUEDA-ROA, D. T. & F. E. MÜLLER-KARGER. 2013. The southern Caribbean upwelling system: Sea surface temperature, wind forcing and chlorophyll concentration patterns. *Deep-Sea Res. Part I Oceanogr. Res. Pap.*, 78: 102–114. <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2013.04.008>
- RUEDA-ROA, D. T., T. EZER & F. E. MULLER-KARGER. 2018. Description and mechanisms of the mid-year upwelling in the southern Caribbean Sea from remote sensing and local data. *J. Mar. Sci. and Eng.*, 6(2): 36. <https://doi.org/10.3390/jmse6020036>.
- QUINTERO, A., G. TEREJOVA & L. BONILLA. 2005. Morfología costera del golfo de Cariaco, Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Venez.*, 44: 133-143.
- SERRANO-ZABALA, R., B. MÁRQUEZ, L. TROCCOLI, K. RINCONES, J. DÍAZ & J. REYES. 2020. Variabilidad de la abundancia del zooplancton en dos ambientes neríticos del nororiente de Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Venez.*, 59(1): 85-108.
- SHESKIN, D. 2004. *Parametric and nonparametric statistical procedures*. Chapman & Hall. Boca Raton, Florida, Estados Unidos.
- SILVA, T. 2003. *Zooplâncton demersal na área de proteção ambiental de Tamandaré (APA dos Corais), Pernambuco-Brasil*. Trab. Doctoral, Oceanografia, Universidade Federal de Pernambuco. Pernambuco, Brasil.
- SMITH, D. 1977. *A guide to Marine Coastal plankton and marine invertebrate larvae*. Kendall-Hunt Publishing Company. New York, U.S.A.
- SMITH, J. N., G. DE'ATH, C. RICHTER, A. CORNILS, J. M. HALL-SPENCER & K. E. FABRICIUS. 2016. Ocean acidification reduces demersal zooplankton that reside in tropical coral reefs. *Nat. Clim. Change*. 6(12), 1124–1129. <https://doi.org/10.1038/nclimate3122>
- SPRING, D. L. & G. J. WILLIAMS. 2023. Influence of upwelling on coral reef benthic communities: A systematic review and meta-analysis. *Proc. R. Soc. B: Biol. Sci.* 290(1995), 20230023. <https://doi.org/10.1098/rspb.2023.0023>
- TANAKA, M., Y. AMATZIA, I. GREGORY & Y. HIDEKATSU. 2021. The potential role of turbulence in modulating the migration of demersal zooplankton. *Limnol. Oceanogr.*, 66: <https://doi.org/855-864>. 10.1002/lno.11646.
- TORKELSON, J. F., J. B. CRANDALL & M. A. TEECE. 2023. Zooplankton derived organic matter as a food source for benthic coral. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 568, 151935. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2023.151935>
- TORRES-FIGUERA, R. A., B. MÁRQUEZ-ROJAS & L. TROCCOLI. 2025. Estructura de la comunidad del zooplancton, capturado con trampas de luz, en formaciones coralinas de una ensenada tropical en Venezuela (caribe suroriental). *Ciencia e Ingeniería*, 12(2), e10370189. <https://doi.org/10.5281/zenodo.15708796>
- TRÉGOUBOFF, G. & M. ROSE. 1957. *Manuel de planctonologie Méditerranéenne*. Centre National de la Recherche Scientifique. Paris, Francia.

- VU, H. M., B. E. CASARETO, K. I. HAYASHIZAKI, L. SANGSAWANG, K. TOYODA, L. D. TRAN & Y. SUZUKI. 2017. Role of demersal zooplankton as a food source for higher trophic levels at Fukido Estuary, Ishigaki Island, Okinawa, Japan. *Int. J. Mar. Sci.* 7(17): 161-175. <https://doi.org/10.5376/ijms.2017.07.0017>.
- YOSHIOKA, P., OWEN, G. & D. PESANTE. 1985. Spatial and temporal variations in Caribbean zooplankton near Puerto Rico. *J. Plankton Res.*, 7: 733-751.
- ZOPPI, E. 1961. Distribución vertical del zooplankton en el Golfo y extremo Este de la Fosa de Cariaco. *Bol. Inst. Oceanogr. Venez. Univ. Oriente*, 1(1): 219-248.
- ZOPPI, E. 1977. *El zooplankton marino de la región oriental de Venezuela*. Trab. Doctoral. Facultad de Ciencias, Universidad Central de Venezuela. Caracas, Venezuela.