

Universidad de Costa Rica

Facultad de Ciencias

Escuela de Biología

**Tesis presentada para optar al grado de
Licenciatura en Biología con énfasis en Ecología y
Gestión de Ambientes Acuáticos**

**Abundancia, diversidad, biomasa y composición del
zooplancton, asociado a los parches de arrecife coralino
en el Parque Nacional Isla del Coco (PNIC), Pacífico de
Costa Rica**

Octavio Esquivel Garrote

Ciudad Universitaria Rodrigo Facio

Febrero 2015

MIEMBROS DEL TRIBUNAL

Dr.rer.nat. Álvaro Morales Ramírez
Director de Trabajo final de Graduación

Dr. Jeffrey Sibaja Cordero
Miembro del Tribunal

Ph.D. Jorge Cortés Núñez
Lector

Ph.D. Juan José Alvarado Barrientos
Presidente del Tribunal

Msc. Gerardo Umaña Villalobos
Lector

Octavio Esquivel Garrote
Candidato

AGRADECIMIENTOS

Mi más sincero agradecimiento a mi madre por estos años de apoyo incondicional.

A Chris mi esposa por el apoyo y ánimo para la conclusión de este trabajo.

Al CIMAR y todo su equipo de trabajo.

A don Álvaro Morales, por la confianza brindada y así poder sumergirme en mundo del zooplancton; también por sus valiosos comentarios y correcciones en la elaboración de este manuscrito

A don Jorge Cortés y don Gerardo Umaña por sus comentarios y correcciones.

A Marco Corrales por su ayuda en la identificación de organismos gelatinosos y larvas.

A Pablo Gutiérrez por la ayuda con la taxonomía del zooplancton.

A Jeffrey Sibaja por la gran ayuda con las pruebas estadísticas.

A don Eduardo Suárez por su enseñanza en la descripción de especies de copépodos.

A Raquel Romero por su ayuda en la elaboración del mapa.

A todo el personal del Parque Nacional Isla del Coco.

Al Sea Hunter Group, por el apoyo logístico en la toma de las muestras.

ÍNDICE GENERAL

1 INTRODUCCIÓN	1
1.1 Marco Teórico	1
1.2 Antecedentes	2
2 Objetivos	5
2.2 Objetivos específicos	5
3 MATERIALES Y MÉTODOS	6
3.1 Sitio de estudio	6
3.2 Metodología	6
3.3 Análisis cualitativo y cuantitativo	9
3.4 Determinación de Biomasa	10
3.5 Análisis estadístico	11
4 Resultados	13
4.1 Variables fisico-químicas	13
4.2 Abundancia y estructura poblacional del macrozooplancton	14
4.3 Abundancia y estructura poblacional del mesozooplancton	17
4.4 Variación temporal del macro y mesozooplancton	21
4.5 Biomasa	27
4.6 Arrastres mediante buceo	30
4.7 Trampas sobre arrecife	30
5 Discusión	37
5.1 Variables fisico-químicas	37
5.2 Abundancia y composición del zooplancton	37
5.3 Trampas sobre arrecife	47
6 CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES	50
7 BIBLIOGRAFÍA	52
8 Apéndices	63
Apéndice 1	63
Apéndice 2	63
Apéndice 3	65
Apéndice 4	67

LISTA DE FIGURAS

	Pág.
Fig. 1. Mapa de la Isla del Coco. Las bahías muestreadas (círculos celestes) se encuentran al norte de la Isla del Coco	8
Fig. 2. Trampas de zooplancton sobre los diferentes sustratos	8
Fig. 3. Muestreo de zooplancton mediante buceo sobre parches de coral	9
Fig. 4. Valores de temperatura, salinidad y oxígeno disuelto superficiales en Wafer, Weston y Chatham durante el periodo de estudio	13
Fig. 5. Abundancia promedio del macrozooplancton, para cada una de las Bahías durante los años de muestreo en el P. N. Isla del Coco	16
Fig. 6. Porcentajes de abundancia promedio de los grupos del macrozooplancton	16
Fig. 7. Abundancia promedio del mesozooplancton, para cada una de las Bahías durante los años de muestreo en el P. N. Isla del Coco	19
Fig. 8. Porcentajes de abundancia promedio de los grupos del mesozooplancton	20
Fig. 9. Análisis de conglomerados según la similitud entre estaciones a través de los años para el macrozooplancton	22
Fig. 10. Análisis de escalas multidimensionales para la estructura poblacional del macrozooplancton durante los cuatro años de muestreo	22
Fig. 11. Análisis de conglomerados según la similitud entre estaciones a través de los años para el mesozooplancton	23
Fig. 12. Análisis de escalas multidimensionales para la estructura poblacional del mesozooplancton durante los cuatro años de muestreo	23
Fig. 13. Relación de las variables físico-químicas con la similitud de la estructura poblacional del macrozooplancton	25
Fig. 14. Relación de la salinidad con la similitud de la estructura poblacional del macrozooplancton	25
Fig. 15. Relación de la temperatura con la similitud de la estructura poblacional del macrozooplancton	26
Fig. 16. Relación de las variables físico-químicas con la similitud de la estructura poblacional del mesozooplancton	26
Fig. 17. Relación de la temperatura con la similitud de la estructura poblacional del mesozooplancton	27
Fig. 18. Correlación entre la biomasa (mg PS m^{-3}) y la concentración (org m^{-3}) del macrozooplancton	28
Fig. 19. Correlación entre la biomasa y la densidad del zooplancton con la red de $500 \mu\text{m}$ de las tres bahías en los cuatro años de muestreo	29
Fig. 20. Correlación entre la biomasa (mg PS m^{-3}) y la concentración (org m^{-3}) del mesozooplancton	29
Fig. 21. Correlación entre la biomasa y la densidad del zooplancton capturado con la red de $200 \mu\text{m}$	30
Fig. 22. Análisis de escalas multidimensionales de la estructura poblacional del zooplancton capturado con trampas según el sustrato y el intervalo de hora	32
Fig. 23. Porcentajes de las categorías del zooplancton capturados por medio de las trampas colocadas en diferentes sustratos sobre parches de arrecifes	34

LISTA DE CUADROS

	Pág
Cuadro 1. Abundancias promedio en org m ⁻³ de las categorías del macrozooplancton por año por bahía	17
Cuadro 2. Abundancias promedio en org m ⁻³ de las categorías del mesozoplancton por año por bahía	20
Cuadro 3. Familias, géneros y especies de los copépodos bénticos capturados con las trampas sobre los diferentes sustratos en los parches de arrecife	36

RESUMEN

El zooplancton es un importante componente en los sistemas arrecifales, por ser una fuente de energía para los corales y por su complejidad al integrar variedad de especies de diferentes grupos. Se estudió la riqueza, biomasa y composición del zooplancton asociado a los arrecifes coralinos del Parque Nacional Isla del Coco del 2009 al 2012, en las bahías de Wafer, Weston y Chatham. Las muestras fueron tomadas con redes de 200 y 500 μm , a diferentes horas del día, mediante arrastres horizontales sobre parches de arrecifes. Muestras adicionales fueron tomadas mediante buceo y trampas colocadas sobre diferentes sustratos. Se analizaron 63 muestras, 48 de arrastres horizontales, 12 de las trampas y tres colectadas mediante buceo.

Las muestras se fijaron en formalina 4%; luego se lavaron y se preservaron en etanol 70%. Parte de la muestra se utilizó para la cuantificación, cálculo de la abundancia e identificación de especies o grupos taxonómicos; el resto para el cálculo biomasa.

Se identificaron 107 taxones de macrozooplancton y 76 de mesozooplancton. El mesozooplancton tuvo las mayores abundancias y biomásas; se encontró una relación positiva entre la abundancia y la biomasa. El sitio con las mayores biomásas fue Bahía Chatham en 2009 y 2011, 41.3 mg PS m^{-3} y 50.0 mg PS m^{-3} respectivamente. Bahía Weston presentó las menores biomásas, 14.0 y 5.7 mg PS m^{-3} en 2010 y 2012 respectivamente. Los copépodos fueron el taxón más abundante del mesozooplancton, con sus mayores abundancias en Bahía Chatham, en 2009, $222.9 \pm 106.7 \text{ org m}^{-3}$, y en Bahía Wafer en 2011 con $183.3 \pm 92.6 \text{ org m}^{-3}$. Las menores abundancias se registraron en Weston y Wafer en 2012, con valores de 48.3 ± 24.8 y $40.1 \pm 18.9 \text{ org m}^{-3}$ respectivamente. Copépodos, apendicularias y quetognatos fueron los taxones más abundantes del macrozooplancton. No se encontraron diferencias significativas (Mantel Test 95% I.C.) en la estructura poblacional del zooplancton, de acuerdo con la hora en la que se tomaron las muestras; la composición se relaciona más con las variables físico-químicas. Las aguas circundantes al Parque Nacional Isla del Coco resultaron homogéneas en cuanto al zooplancton. Cambios en la temperatura

y la salinidad influyen la composición, así como las condiciones oceanográficas que imperan en la isla inciden en la abundancia y biomasa del zooplancton de acuerdo con la época del año.

En las trampas sobre arrecife, la estructura poblacional se relaciona con el intervalo de hora en que se colocaron no así con el sustrato donde se colocaron. Los copépodos de los géneros *Cyclopuella* sp. e *Hyphalion* sp., orden Cyclopoida, son nuevos registros para la Isla del Coco y para Costa Rica. Diez especies y ocho géneros de copépodos del Orden Harpacticoida podrían ser nuevas especies o nuevos registros para la isla y para el país.

El zooplancton de la Isla del Coco resultó ser típico de islas y aguas oceánicas tropicales, con una copépodo fauna conformada principalmente por calánidos. Otros grupos con una contribución importante fueron los quetognatos, apendicularias, ictioplancton, larvas de decápodos y eufáusidos.

1. INTRODUCCIÓN

1.1 Marco Teórico

Los arrecifes coralinos son ecosistemas que se desarrollan y prosperan dentro de océanos oligotróficos tropicales y subtropicales (Nelson et al., 2011), son considerados dentro de los ecosistemas marino-costeros más productivos (Sorokin, 1993). En ellos completa su desarrollo una gran variedad de especies de interés comercial como moluscos, crustáceos y peces. Al mismo tiempo, son una fuente de dinero para las comunidades aledañas a los arrecifes coralinos, pues por su gran belleza, por lo que son lugares explotados para el ecoturismo (Birkeland, 1997). De igual manera, representan un alto valor para la humanidad ya que mantienen a millones de personas cuya vida depende de este recurso natural como fuente de alimento e ingresos. Se estima que los arrecifes coralinos proveen alrededor de 30 mil millones de dólares cada año, en beneficios netos, en bienes y servicios ecosistémicos, a la economía del mundo. Esto incluye, turismo, pesca y protección de áreas marinas (Cesar et al., 2003).

Tanto en los arrecifes coralinos como en los otros sistemas marinos, el mayor flujo de energía se da por el acoplamiento pelágico-bentónico (Raffaelli et al., 2003). El papel principal en este acople lo juega el zooplancton, el cual contribuye en varias vías, en el flujo de energía. Muchos de estos organismos realizan migraciones nictimerales (fenómeno o actividad que se repite en un periodo de 24 horas) y ontogenéticas (durante su ciclo de vida) cubriendo toda la columna de agua y estableciendo una conexión entre la superficie y el fondo marino (Schnack-Schiel & Isla, 2005).

Las variaciones en la composición, estructura poblacional y diversidad del zooplancton, podrían anticipar las alteraciones en el ecosistema más efectivamente que los cambios observados en las variables ambientales (Richardson, 2008), Esto debido a la sensibilidad de los organismos a pequeños cambios en el ambiente (Sabatini, 2008). Por este motivo, el plancton oceánico, en general, se ve afectado por la historia geológica de los océanos, el efecto de las barreras continentales, los patrones actuales e históricos de corrientes y por la regulación e interacción de las condiciones bióticas y abióticas (Morales-Ramírez, 2008). La composición y distribución espacial

del zooplancton en una zona determinada está regulada principalmente por el patrón de circulación (tanto local como regional), por procesos oceanográficos multiescales que determinan las características físico-químicas y biológicas de la columna de agua (Morales-Ramírez, 2008). En este contexto, el zooplancton marino sirve como enlace en las cadenas alimentarias pelágicas, ya que al estar ubicados en un nivel secundario, transfiere la energía de los productores primarios a los niveles superiores. Por lo tanto, los trabajos de investigación en este grupo adquieren relevancia debido a su papel en la productividad local, delimitando las rutas de transferencia energética, por ende, la producción secundaria potencial de un área (Giraldo & Gutiérrez, 2007).

1.2 Antecedentes

Lasker (1976) menciona que la alimentación de zooplancton, por parte de muchos corales, es una característica fácil de observar. Sin embargo, la importancia de esta alimentación no se ha determinado y se atribuye a un ingreso de nutrientes. En otro estudio, Muscatine y Porter (1977) mencionan que la alimentación no contribuye de manera significativa a los requerimientos de carbono, ni calóricos diarios de los corales. Nuevos estudios indican que el zooplancton, como unidad ecológica en los arrecifes coralinos, tiene un papel muy importante como fuente de energía para los organismos planctívoros como lo son los corales (Nakajima et al., 2008; Nakajima et al., 2009; Heidelberg et al., 2010). El zooplancton le brinda a los corales los requerimientos de nutrientes inorgánicos y vitaminas, los cuales no pueden obtener por medio de la fotosíntesis que realizan sus microalgas simbiotas (zooxantelas) (Sebens et al., 1987).

El zooplancton de los arrecifes de coral forma conjuntos complejos de diferentes fuentes: especies residentes del arrecife, especies demersales migratorias, especies del holozooplancton de mar abierto transportado hacia el arrecife, y especies del merozooplancton tanto del arrecife, ecosistemas adyacentes al arrecife o bien del océano abierto (Heidelberg et al., 2004). Esta diversidad de conjuntos le proveen al ecosistema arrecifal un ingreso sustancial de nutrientes, para los peces de arrecife, corales y otros depredadores (Heidelberg et al., 2010). Se cree que este

heterotrofismo es necesario para el máximo crecimiento del coral. Existe evidencia que indica que cerca del 66% del carbono fijado en los esqueletos de carbono de los corales viene de estas fuentes (Palardy et al., 2006). Con algunas excepciones, la mayoría de los corales son omnívoros, capaces de tomar distintas fuentes de alimento, tales como sedimento, materia orgánica particulada y disuelta, bacterias y zooplancton (Houlbrèque et al., 2003). La dependencia relativa de los corales hacia una dieta heterotrófica aún no está bien comprendida; sólo algunos estudios han medido la tasa natural de ingestión de zooplancton por los corales (Houlbrèque et al., 2003). También, este tipo de alimentación puede verse como una dependencia facultativa de los corales, sobre todo en aguas poco profundas donde el fototrofismo pareciera ser más importante que el heterotrofismo en términos de crecimiento (Wellington, 1982). En otros, casos se ha visto que el efecto de la alimentación provoca un aumento en la tasa fotosintética de las zooxantelas; así como también un aumento en la cantidad de proteínas, lípidos y carbohidratos en el coral (Clayton et al., 1984). Otros estudios demuestran que la alimentación provoca un incremento en la densidad algal, como también un aumento en la superficie fotosintética (Houlbrèque et al., 2003). Desde estas consideraciones, es oportuno reforzar el concepto de que el zooplancton es el enlace principal en las cadenas alimenticias dentro de los arrecifes de coral; sirve de alimento tanto a vertebrados como a invertebrados, ya sean móviles o sésiles, su distribución vertical en la columna de agua es un factor crítico en la determinación de tasas de alimentación, comportamientos de forrajeo y disponibilidad de presas (Alldredge & King, 2009).

Tanto en arrecifes de coral como en aguas oceánicas, el zooplancton presenta un comportamiento migratorio, el cual consiste en mantenerse en aguas más profundas durante el día, para luego migrar en las noches hacia aguas más someras (Longhurst & Harrison, 1988; Rodríguez, 2005). Este comportamiento es relevante dentro del sistema arrecifal, dado el papel que tiene el zooplancton en las interacciones tróficas, ya que vive solo en este ambiente, además, se ha visto que algunas especies de coral tienen preferencia por especies de zooplancton que están vinculadas al biotopo del fondo marino (Rodríguez, 2005).

Existen algunas consideraciones fundamentales acerca de la biología y ecología de las larvas de invertebrados y algunos vertebrados (larvas de peces - ictioplancton), asociados a los arrecifes de coral. Por ejemplo, es aceptado que los arrecifes de coral poseen la mayor biodiversidad de todos los ecosistemas marinos, conteniendo aproximadamente un 25% de toda la vida marina en tan solo un 0.2% del total de la cobertura oceánica (Spalding et al., 2001), así mismo, las larvas contribuyen de manera significativa a esta condición. Se conoce también que numerosos taxones de estos individuos son objeto de relaciones muy complejas, y han coevolucionado con distintos organismos; se ha demostrado que algunos invertebrados pueden tener efectos fuertes y generalizados sobre la abundancia de coral, la estructura de la comunidad y la integridad de las formaciones arrecifales (Glynn & Enochs, 2011).

Debido a la importancia del zooplancton asociado a ecosistemas de arrecifes, así como a la falta de información sobre el zooplancton (pelágico y demersal) de las zonas arrecifales del Parque Nacional Isla del Coco, este trabajo pretende aportar información acerca de la abundancia, composición, biomasa y diversidad de esta comunidad, dando un enfoque relevante en la copépodo fauna bentónica, de la cual se ha estudiado poco y es vagamente conocida Pacífico Tropical Oriental, pues sólo el trabajo de Sibaja-Cordero (2012) menciona algunas familias y géneros de estos organismos asociados a fondos arenosos en la Isla del Coco.

2. HIPÓTESIS

La estructura de la comunidad del zooplancton en parches coralinos, en el Parque Nacional Isla del Coco, no varía por hora de día, tipo de red, lugar y época de muestreo.

3. OBJETIVO GENERAL

- 1.** Estudiar la estructura poblacional del zooplancton asociado a parches de arrecifes coralinos, en el Parque Nacional Isla del Coco, entre el 2009 y 2012.
- 2.** Estudiar la fauna béntica, principalmente de copépodos, asociada a diferentes sustratos de los parches de arrecife coralino.

2.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS

1. Estimar la abundancia, diversidad, biomasa y composición, así como también las variaciones temporales del meso- y macrozooplancton, en parches de arrecifes coralinos en tres bahías (Chatham, Weston y Wafer) del Parque Nacional Isla del Coco.
2. Ampliar el conocimiento sobre la diversidad del zooplancton asociado a las aguas del Parque Nacional Isla del Coco, en especial sobre la copépodo fauna béntica.
3. Estudiar las diferencias en el zooplancton, en función del tipo de bahía y de la composición de los arrecifes.
4. Determinar cuáles factores abióticos (temperatura del agua, salinidad, oxígeno disuelto, corrientes) influyen sobre la estructura poblacional y distribución del meso- y macrozooplancton.
5. Estudiar y conocer si la composición de la comunidad bentónica asociada a los parches de arrecife de Bahía Chatham varía según la hora y tipo de sustrato donde se tomaron las muestras.

4 MATERIALES Y MÉTODOS

3.1 Sitio de estudio

La Isla del Coco es una isla oceánica localizada aproximadamente a 530 km al sur-oeste de la costa Pacífica de Costa Rica. Su área terrestre es de 24 km² y su área marina protegida es de 1997 km². En 1978 es declarada Parque Nacional y, en 1997, Patrimonio Natural de la Humanidad por la UNESCO (Cortés, 2008). Se ubica en las aguas oceánicas del Pacífico Tropical Oriental (5°32'N–87°04'W), pertenece territorialmente a Costa Rica y es parte del núcleo del Área de Conservación Marina Isla del Coco (Morales, 2008). La Contracorriente Ecuatorial del Norte (CCEN) llega a la isla de oeste a este, cambiando su intensidad dependiendo de la época del año; esta corriente transporta masas de agua hacia varios puntos del Pacífico (Lizano, 2008). Este movimiento de oeste-este transporta agua y fauna asociada, desde el centro del Océano Pacífico hacia el continente americano. Por su posición, el primer sitio que alcanza la CCEN, es precisamente la Isla del Coco. Esta situación la convierte en primer punto de establecimiento y distribución de especies, en el Pacífico Tropical del Este (Cortés, 2008).

3.2 Metodología

En el marco de los proyectos “Conocimiento de ambientes marinos y coralinos del Área de Conservación Isla del Coco”, “Interacción océano-atmósfera y la diversidad marina en el Parque Nacional Isla del Coco” y “El plancton asociado a aguas circunvecinas y arrecifes coralinos de la Isla del Coco: diversidad, composición, abundancia y biomasa y distribución”, fueron tomadas muestras de zooplancton durante marzo 2009, abril 2010, julio 2011 y marzo 2012, fechas en las cuales se realizaron las campañas de investigación en aguas del Parque Nacional Isla del Coco. El muestreo se realizó en las bahías de Wafer, Weston y Chatham, en la porción norte de la Isla (Fig. 1).

Previo a la toma de muestras, se utilizó una sonda YSI para registrar la temperatura (°C) y concentración del oxígeno disuelto (mg/L); con un refractómetro se midió la salinidad en ups. También, se tomó la profundidad del disco Secchi para medir la transparencia del agua; así como se realizaron anotaciones sobre las condiciones de oleaje, viento y nubosidad. Luego, se tomaron muestras (una en cada bahía) mediante arrastres horizontales superficiales sobre los parches de arrecife; se utilizaron redes de 0,49 m de diámetro de boca y provistas de un flujómetro. Los tiempos de arrastre fueron de 3 minutos para el mesozooplankton (200 µm de poro) y 5 minutos para el macrozooplankton (500 µm de poro). De igual manera se tomaron muestras con una red de 200 µm y 100 µm de poro mediante arrastres por buceo directamente sobre los parches arrecifales de Bahía Chatham en 2010 y 2011 (Fig. 2). Estos arrastres se realizaron entre las 17:30 y 19:00.

Para estudiar el zooplankton asociado al substrato de los corales y fondos en los parches de arrecifes, se colocaron trampas que consistían en bolsas plásticas adheridas a cadenas, cuyo envase tenía una malla de 100 µm de tamaño de poro (Fig. 3), sobre diferentes tipos de substratos: coral vivo (*Porites lobata*), fondo arenoso, fondo rocoso, fondo mixto. Las trampas se colocaron a las 18:00, y se cambiaron los recipientes a las 21:00, 24:00 y a las 6:00 del día siguiente, entre el tres y cuatro de julio de 2011. Este muestreo se realizó en Bahía Chatham. Todas las muestras colectadas fueron fijadas en formalina al 4%, para su análisis en el laboratorio del CIMAR.



Figura 1. Las bahías muestreadas (círculos celestes) en el norte de la Isla del Coco Diseño: Raquel Romero, SIGMAR-CIMAR



Figura 2. Muestreo de zooplancton mediante buceo sobre parches de coral. Fotografía: Jaime Nivia.



A-) Sobre arena

B-) Sobre Coral

Figura 3. Trampas de zooplancton sobre los diferentes sustratos. Fotografía: Jaime Nivia.

3.3 Análisis cualitativo y cuantitativo

Las muestras para el estudio sistemático y numérico fueron preservadas en alcohol al 70%. El análisis cuantitativo se realizó con el uso de una cámara Bogorov modificada, con la ayuda de un estereoscopio y microscopio se contaron y determinaron los organismos. Especial énfasis se hizo sobre los copépodos.

Se utilizó una fracción de la muestra para la cuantificación e identificación de los organismos. Esto se hizo tomando alícuotas con una jeringa calibrada hasta llegar alrededor de los 400 organismos. Las muestras se analizaron y se separaron los individuos de los diferentes grupos taxonómicos; algunos se identificaron por especie y otros por grupos taxonómicos mayores. Las abundancias se expresan en org m^{-3} (Redes) u org m^{-2} (Trampas). Para calcular las abundancias, primero se calculó la cantidad de organismos contenidos en el frasco que se utilizó para depositar la muestra (400 ml). Esto se hizo dividiendo la cantidad de individuos entre la alícuota, y multiplicando por el volumen del frasco ($\text{cant. org/vol. alícuota} \times 400\text{ml}$), lo que da la cantidad de

individuos contenidos en 400 ml. Luego se calculó el volumen filtrado multiplicando el área de la boca de la red (área del círculo) por la distancia recorrida durante el arrastre de 5 minutos con la red de 500 μm y de 3 minutos con la red de 200 μm . Para obtener las abundancias en m^3 , se divide la cantidad de organismo en 400 ml entre el volumen filtrado, y se multiplica por la fracción sustraída para el cálculo de la biomasa.

Los organismos se colocaron en tres categorías: A) Copepoda; incluyó todos los copépodos, excepto para la trampa sobre arrecife donde se separaron en bénticos, parásitos y pláncnicos, B) Otros, que incluyó ictioplancton, crustáceos, merozooplancton, apendicularias, quetognatos y C) Zooplancton Gelatinoso, que comprendió medusas, ctenóforos, sifonóforos, salpas y doliólidos.

El análisis taxonómico se hizo usando los siguientes trabajos: de Campos & Suárez (1994), Gazca & Suárez-Morales (1996), Palomares et al. (1998), Boxshall & Halsey (2004) y Wells (2007).

3.4 Determinación de Biomasa

Una vez en los laboratorios del CIMAR, se siguió la metodología de Boltovsloy (1981) para la determinación de biomasa seca. Las muestras fueron lavadas con agua destilada. Se obtuvo una fracción de la muestra original, por medio de un separador de Folsom (McEwen et al., 1954); la fracción nunca fue mayor a un $\frac{1}{4}$ de la muestra original. Una vez obtenida la fracción, esta se filtró usando filtros pre-pesados GF/C Wathmann y una bomba de vacío; se procedió a lavar los filtros con agua destilada para remover las sales y evitar sobre-estimaciones en los valores (Omori, 1978). Luego, se colocaron los filtros en un horno a 60°C de 8-10 horas. Los filtros se aclimataron a temperatura ambiente por un período de 3-4 horas. Luego, cada filtro fue pesado en una balanza analítica. La diferencia entre el filtro pre-pesado y el filtro pesado con la fracción corresponderá al peso seco expresado como mg PS m^{-3} .

3.5 Análisis estadístico

Los datos de las abundancias y biomásas, en todos los casos, se transformaron mediante $\text{Log}(X+1)$ (Rassoulzadegan & Gostan 1976) para, de esta manera satisfacer los supuestos de normalidad. De igual forma los datos de temperatura, salinidad y oxígeno disuelto fueron estandarizados calculando el promedio y la desviación estándar para así fueran comparables entre ellos.

Se realizaron pruebas multivariadas de exploración (Análisis de conglomerados y Escalamiento multidimensional), por medio del programa “PRIMER 6”, para analizar cómo se agrupaba la comunidad zoopláctica por año y sitio de muestreo; se tomó el índice de similitud Bray Crutis (Bray & Curtis, 1957) como valor de distancia; se usó el promedio como método de unión. Igualmente se aplicó una prueba multivariada confirmatoria, y un análisis de similitudes (ANOSIM) para corroborar si existían diferencias significativas en la composición del zooplancton, dependiendo de estas dos variables. Una prueba de Porcentajes de Similaridad (SIMPER), en el programa PAST (Hammer et al., 2001), fue llevado a cabo con el fin de ver cuáles de los taxones contribuían más a la similitud entre sitios o años.

Para determinar si existían diferencias significativas entre el zooplancton capturado en las diferentes horas del día, se realizaron pruebas Mantel (Programa PAST) (Mantel, 1967; Mantel & Valand, 1970). En el mismo programa PAST se realizó un “SERIATION” (Brower & Kile, 1988), el cual permitió hacer un acomodo o arreglo cronológico de los taxones, para determinar su distribución a lo largo del día.

Tanto para el mesozooplancton como para el macrozooplancton, se realizaron graficos de porcentaje total de abundancia por año. Esto con el fin de determinar cual de los grupos en cada una de las categorías, aporta un mayor porcentaje de abundancia a la comunidad zoopláctica.

La correlación entre abundancia y biomasa para los años se hizo mediante un gráfico de regresión lineal XY, el cual permite ver si existe o no correlación entre estas variables. La correlación entre la biomasa y la abundancia entre años y bahías se hizo mediante un Análisis de Covarianza (ANCOVA) (Keppel, 1991), por medio del programa PAST. Se realizó un Análisis de Variancia (ANDEVA) para muestras sin réplicas (Quinn & Keough, 2003), con el fin de determinar si la biomasa y la abundancia variaban significativamente de acuerdo con los sitios y a los años de muestreo; el análisis se realizó mediante la interfaz estadística “R” (Crawley, 2007; R Development Core Team, 2009).

Con el fin de determinar si el cambio en las variables físico-químicas afectaban la composición del zooplancton de manera significativa, se realizó una prueba Mantel. Si el resultado era significativo se graficó la abundancia de los taxones con respecto a las variables físico-químicas para esto se usó la prueba de suavizadores del tipo “LOESS smoothing” “Locally weighted scatterplot smoothing”. Los datos de las variables físico-químicas se transformaron al logaritmo natural, para ser comparables entre sí.

La relación sustrato y hora de muestreo con la comunidad zooplántica obtenida en las trampas sobre los arrecifes, fue evaluada mediante un ANOSIM llevado a cabo en el programa “PRIMER 6” con la finalidad de determinar si la comunidad cambiaba o no de acuerdo con el sustrato o al intervalo de tiempo en que la trampa operó. Aquí, también se realizó un Escalamiento Multidimensional (MDS) para determinar las similitudes de la comunidad zooplántica, de acuerdo al intervalo de tiempo; se hizo mediante el índice de Bray Curtis (Bray & Curtis, 1957). Con la prueba de seriación se vio cuáles de los taxones estaban presentes o no en un intervalo de tiempo determinado.

4 Resultados

4.1 Variables fisico-químicas

En el 2009, la temperatura superficial del agua osciló entre los 28.8 y 29.5°C, la salinidad en el ámbito de 31 y 33 ups y el oxígeno disuelto entre 5.5 y 6.4 mg/L (Fig. 4). La Bahía Chatham presentó la menor temperatura y Bahía Weston la menor salinidad y oxígeno disuelto. La salinidad, en 2010, varió de 31 a 33 ups; la temperatura estuvo constante entre 29.3 y 29.5°C y el oxígeno disuelto varió de 3.9 a 5.17 mg/L (Fig. 4). La Bahía Chatham registró la menor cantidad de oxígeno disuelto y temperatura, junto con Bahía Wafer. Julio 2011 y marzo 2012 parecen ser los meses más estables en cuanto a estas variables; en 2011 la salinidad se mantuvo alrededor de los 32.5 y 33 ups, la temperatura se mantuvo en 27.8°C y el oxígeno disuelto fluctuó entre 4.42 y 4.77 mg/L. En el 2012, la salinidad osciló entre 32 y 33 ups, la temperatura fue igual en los tres sitios, 31°C, y el oxígeno disuelto estuvo entre 6.27 y 6.32 mg/L.

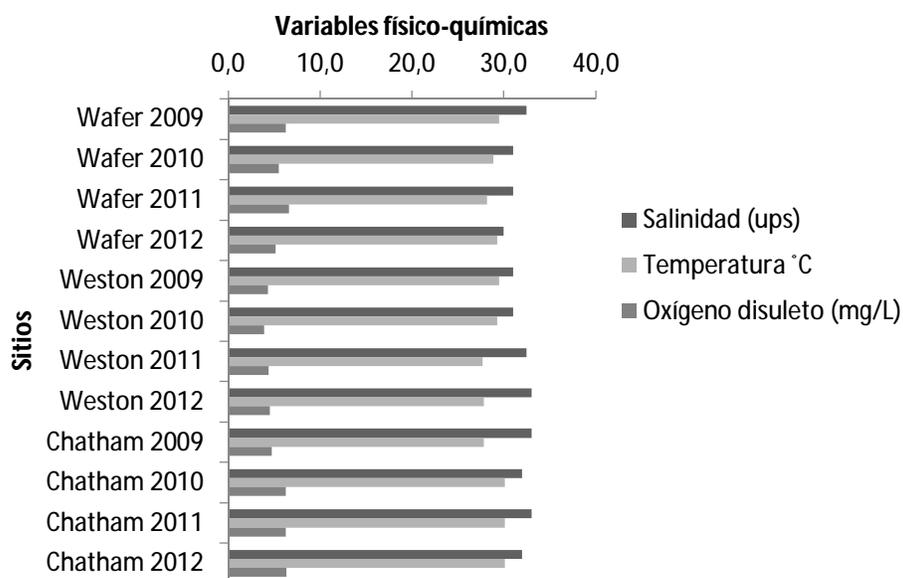


Figura 4. Valores de temperatura, salinidad y oxígeno disuelto superficiales en Wafer, Weston y Chatham durante el periodo de estudio.

4.2 Abundancia y estructura poblacional del macrozooplancton

En total se cuantificaron 21 139 individuos, 10 752 correspondientes al macrozooplancton. El año con el mayor número de individuos capturados fue el 2012, con 3410, el año con la menor cantidad fue el 2011 con 2148 individuos. Se identificaron 107 taxones de macrozooplancton. Durante el 2009, se encontraron 66 taxones; los copépodos aportaron la mayor cantidad con 35 taxones; una cantidad de 27 correspondieron al grupo Otros y el Zooplancton Gelatinoso tuvo cuatro. En 2010, se cuantificaron 60 taxones, 32 de Copepoda, 25 de Otros y tres de Zooplancton Gelatinoso; 70 fueron los taxones identificados en 2011, los copépodos poseen la mayor cantidad con 33, 32 de Otros y cinco de Zooplancton Gelatinoso; y en 2012 se identificaron 62 taxones en total, 38 taxones de Copepoda, 21 de Otros y tres de Zooplancton Gelatinoso (Apéndice 1).

Las abundancias del macrozooplancton fueron variables en los sitios de muestreo y durante los años. La mayor concentración de organismos se obtuvo en Bahía Chatham, en el 2012, con $499.5 \pm 211.02 \text{ org m}^{-3}$ en promedio. El año con la menores abundancias, en general, fue el 2010 (Fig. 5). Las abundancias fueron similares entre los años ($F=1.26$, g.l.=7, $p=0.368$) y entre los sitios ($F=0.14$, g.l.=7, $p=0.874$).

Copepoda y Otros mostraron los mayores porcentajes, 61.4% y 35.1% respectivamente, en 2009. En 2010 y 2011, el grupo Otros presentó un mayor porcentaje 53.1% de abundancia que los copépodos. Por su parte el Zooplancton Gelatinoso siempre mantuvo porcentajes bajos; 3.5% en 2009, 6.1% en 2010, 4.2% en 2011 y 0.8% en 2012 (Fig. 6).

La mayor abundancia promedio de Copepoda se obtuvo en 2012, en Bahía Chatham, con $14.1 \pm 6.3 \text{ org m}^{-3}$. El copépodo más abundante en este año fue *Canthocalanus pauper*, seguido por *Labidocera detruncata* y *Temora discaudata* con $118.3 \pm 20.8 \text{ org m}^{-3}$, $24.6 \pm 20.8 \text{ org m}^{-3}$ y $21.6 \pm 20.8 \text{ org m}^{-3}$ respectivamente. La categoría Otros presentó la mayor abundancia promedio en 2012, en Bahía Chatham, con $19.4 \pm 7.7 \text{ org m}^{-3}$. El Zooplancton Gelatinoso tuvo la mayor abundancia promedio, en Bahía Chatham, en 2009, con $9.4 \pm 3.6 \text{ org m}^{-3}$ (Cuadro 1). El género *Subeucalanus* fue el más abundante en el 2009, alcanzando los $49.8 \pm 7.8 \text{ org m}^{-3}$. *Oncaea* fue el

género más abundante en el 2010, con $11.4 \pm 2.2 \text{ org m}^{-3}$. En 2011, la especie de Copepoda más abundante fue *Scolecithrix danae*, con $16.5 \pm 4.3 \text{ org m}^{-3}$. Para el 2012, *C. pauper* fue más abundante con $53.9 \pm 9.3 \text{ org m}^{-3}$. Dentro de la categoría Otros, Chaetognatha fue la más abundante en 2009, con $21.0 \pm 5.5 \text{ org m}^{-3}$. Appendicularia en 2010, con $15.8 \pm 3.5 \text{ org m}^{-3}$; nuevamente Chaetognatha en 2011, con $126.2 \pm 22.0 \text{ org m}^{-3}$ y Mysidacea en 2012, con $62.6 \pm 14.7 \text{ org m}^{-3}$. Siphonophora fue el taxón más abundante dentro del Zooplancton Gelatinoso, alcanzando en 2009 los $5.8 \pm 2.6 \text{ org m}^{-3}$, en 2010 $5.5 \pm 3.0 \text{ org m}^{-3}$, en 2011 $9.95 \pm 3.7 \text{ org m}^{-3}$ y en 2012, $2.3 \pm 0.8 \text{ org m}^{-3}$.

Copepoda fue el grupo con la mayor riqueza de especies en todos los años, con un total de 53 especies; en 2009 se identificaron 29, 27; en 2010, 30; en 2011; y 32 especies en 2012. El género con la mayor cantidad de especies fue *Sapphirina*, con seis; *Canthocalanus pauper* fue la especie más abundante en Bahía Chatham, con $40.9 \pm 6.8 \text{ org m}^{-3}$; *Subeucalanus* sp. lo fue en Bahía Wafer, con $26.7 \pm 4.3 \text{ org m}^{-3}$; y *Euchaeta plana* en Bahía Weston, con $20 \pm 4.8 \text{ org m}^{-3}$; *Undinula vulgaris* fue la especie más común durante los cuatro años, con $10.3 \pm 4.8 \text{ org m}^{-3}$. Calanidae y Pontellidae son las familias con la mayor cantidad de géneros, cuatro cada una; Sapphirinidae posee la mayor cantidad de especies con ocho (Apéndice 2). Los copepoditos aporta bajas abundancias dentro del macrozooplancton; en 2009 el aporte fue de $3.5 \pm 7.8 \text{ org m}^{-3}$; en 2010 de $1.9 \pm 2.2 \text{ org m}^{-3}$, en 2011 de $4.4 \pm 4.3 \text{ org m}^{-3}$ y en 2012 de $7.5 \pm 9.3 \text{ org m}^{-3}$.

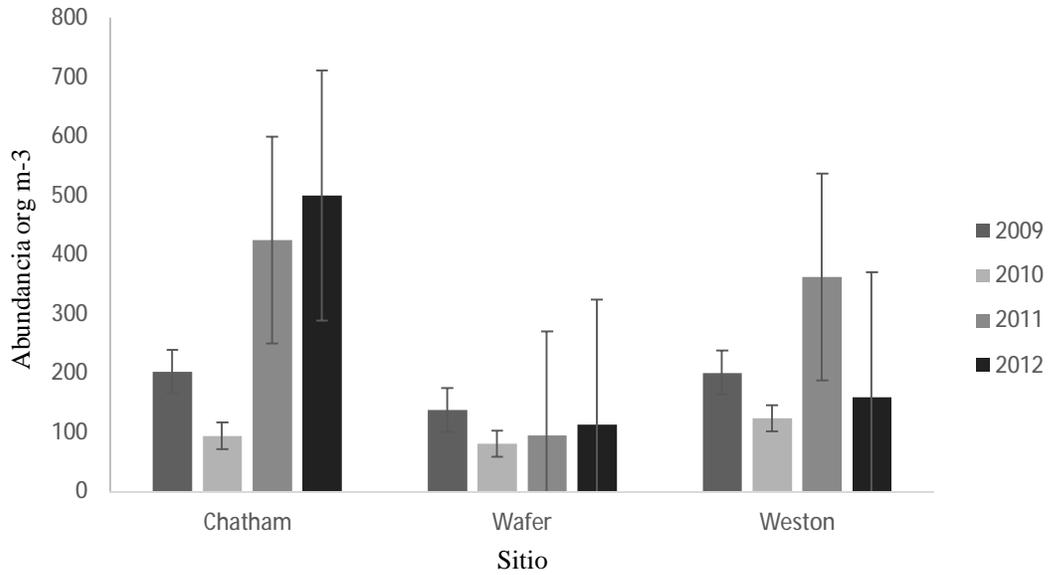


Figura 5. Abundancia promedio del macrozooplancton, para cada una de las bahías durante los años de muestreo en el P. N. Isla del Coco.

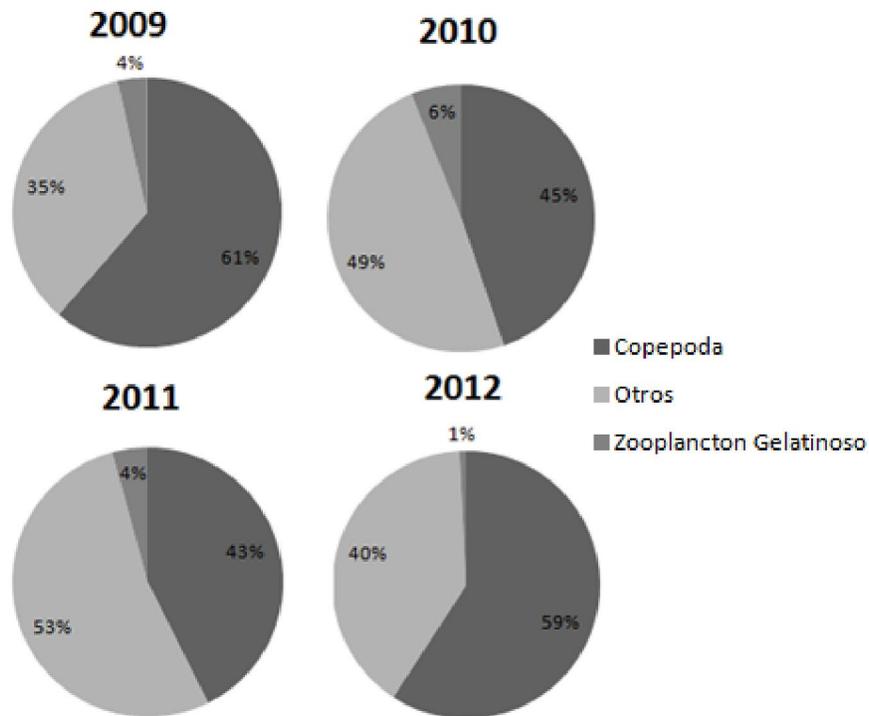


Figura 6. Porcentajes de abundancia de los grupos del macrozooplancton capturado durante los cuatro periodos de muestreo.

Cuadro 1. Abundancias promedio en org m⁻³ de las categorías del macrozooplancton por año, por bahía.

Lugar	Año	Copepoda	Otros	Zooplancton Gelatinoso
Chatham	2009	4.8±2.4	7.5±2.4	9.6±2.4
	2010	2.5±0.7	3.5±0.7	3.8±0.7
	2011	6.3±7.4	17.4±7.4	3.4±7.4
	2012	14.5±7.4	19.5±7.4	1.0±7.4
Wafer	2009	5.9±1.6	2.8±1.6	4.5±1.6
	2010	1.9±0.7	3.3±0.7	2.8±0.7
	2011	1.6±1.1	2.8±1.1	0.6±1.1
	2012	1.8±1.2	4.3±1.2	3.1±1.2
Weston	2009	3.0±2.7	6.3±2.7	1.0±2.7
	2010	1.9±2.2	3.6±2.2	6.3±2.2
	2011	7.4±1.7	9.6±1.7	6.2±1.7
	2012	5.7±2.4	3.6±2.4	0.9±2.4

4.3 Abundancia y estructura poblacional del mesozooplancton

Se cuantificaron 10 389 individuos dentro del mesozooplancton. El año en que se contaron la mayor cantidad fue el 2010 con 3469 individuos, el año con la menor cantidad fue el 2012 con 1195. Se identificaron 76 taxones (Apéndice 3). En el 2009 se contabilizaron un total de 46 taxones; 25 de Copepoda, 18 de Otros y tres de Zooplancton Gelatinoso. En el 2010 se contaron 43 taxones de los cuales 21 fueron de Copepoda, 20 Otros y dos Zooplancton Gelatinoso. En el 2011 se obtuvo 53 taxones; 33 Copépodos, 18 Otros y dos Zooplancton Gelatinoso; 2012 fue el año con la menor cantidad de taxones con 41; los copépodos aportaron la mayor cantidad con 25, 15 Otros y uno Zooplancton Gelatinoso.

La concentración más alta de mesozooplancton se registró en el 2011, Bahía Chatham fue el sitio con la mayor abundancia, con 5355.08±1641.26 org m⁻³. Durante el 2012 se registraron las menores abundancias, con 1097.18 y 916.74±111.70org m⁻³ en promedio, para bahía Wafer y Bahía

Weston respectivamente (Fig. 7).

Copepoda presentó los mayores porcentajes de abundancia en promedio, en 2009, $75\pm 37.3\%$; Otros y el Zooplancton Gelatinoso tuvieron porcentajes entre el $20\pm 37.3\%$ - $40\pm 26.1\%$ y $5\pm 26.1\%$ - $8\pm 31.1\%$ respectivamente (Fig. 8).

La abundancia del mesozooplancton, a diferencia del macrozooplancton, sí mostró diferencias significativas entre los años ($F=33.79$, g.l.=7, $p= 0.001$); y entre los sitios ($F=5.78$, g.l.=7, $p= 0.040$). Copepoda fue la categoría con la mayor concentración de organismos en todos los años y en los tres sitios de muestreo; la mayor abundancia se registró en 2009 en Bahía Chatham, alcanzó los 222.9 ± 106.7 org m^{-3} , la categoría Otros presentó la mayor abundancia en Bahía Weston en el 2010 con 127.9 ± 82.5 org m^{-3} ; el Zooplancton Gelatinoso llegó a su mayor abundancia en Bahía Weston, en 2011, se registraron 30.6 ± 72.7 org m^{-3} (Cuadro 2). *Oncaea* fue el género de Copepoda más abundante en todos los años; en el 2009 alcanzó los 1273.3 ± 240.7 org m^{-3} ; 757.9 ± 164.5 org m^{-3} en 2010; 852.1 ± 220.6 org m^{-3} en 2011; en el 2012, 221.3 ± 51.2 org m^{-3} . En Otros, Appendicularia dominó en 2009, con 226.1 ± 52.5 org m^{-3} ; en 2010 con 405.1 ± 97.2 org m^{-3} . Chaetognatha, por su parte, contribuyó con 232.8 ± 56.2 org m^{-3} en 2011, Thecostomata (Gastropoda: Mollusca) en 2012 alcanzó los 87.7 ± 24.6 org m^{-3} . Siphonophora fue el taxones del Zooplancton Gelatinoso más abundante en el 2009 con 8.6 ± 4.0 org m^{-3} y 11.6 ± 1.0 org m^{-3} en el 2010, Doliolida en 2011 contribuyó con 25.7 ± 8.4 org m^{-3} , Siphonophora en 2012 con 5.5 org m^{-3} , siendo el único de este grupo durante este año.

Los copépodos mostraron la mayor riqueza, con 39 especies, 11 menos que para el macrozooplancton. Para el 2009 se identificaron 21 especies, con *Clausocalanus furcatus* como la especie más numerosa (334.1 ± 79.1 org m^{-3}). En el 2010 se identificaron un total de 18 especies, *Farranula gibula* fue la más abundante (238.6 ± 62.9 org m^{-3}). Se identificaron 29 especies de copépodos en el 2011, cuando la especie más abundante fue *Acrocalanus gracilis* con una abundancia de 518 ± 122.1 org m^{-3} ; mientras que nuevamente *Farranula gibula* fue la especie más abundante en el 2012, con 159.6 ± 37.1 org m^{-3} . El género más abundante en las tres bahías fue

Oncaea (Chatham $1259.9 \pm 203.6 \text{ org m}^{-3}$, Wafer $499.2 \pm 112.3 \text{ org m}^{-3}$, Weston $615.2 \pm 149.3 \text{ org m}^{-3}$). La familia Paracalanidae fue la más diversa, pues aportó tres géneros y tres especies. Los copepoditos tienen un aporte en la abundancia variable; en el 2009 fue de $119.3 \pm 240.7 \text{ org m}^{-3}$, en el 2010 de $84.9 \pm 164.5 \text{ org m}^{-3}$, en 2011 de $211.2 \pm 220.6 \text{ org m}^{-3}$ y en el 2012, $38.8 \pm 51.2 \text{ org m}^{-3}$.

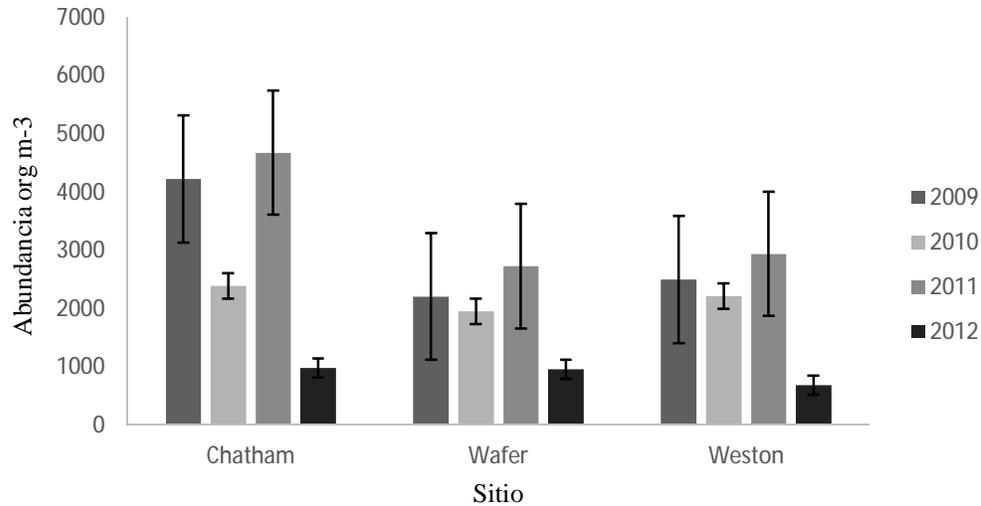


Figura 7. Abundancia promedio del mesozooplankton, para cada una de las bahías durante los años de muestreo en el P. N. Isla del Coco

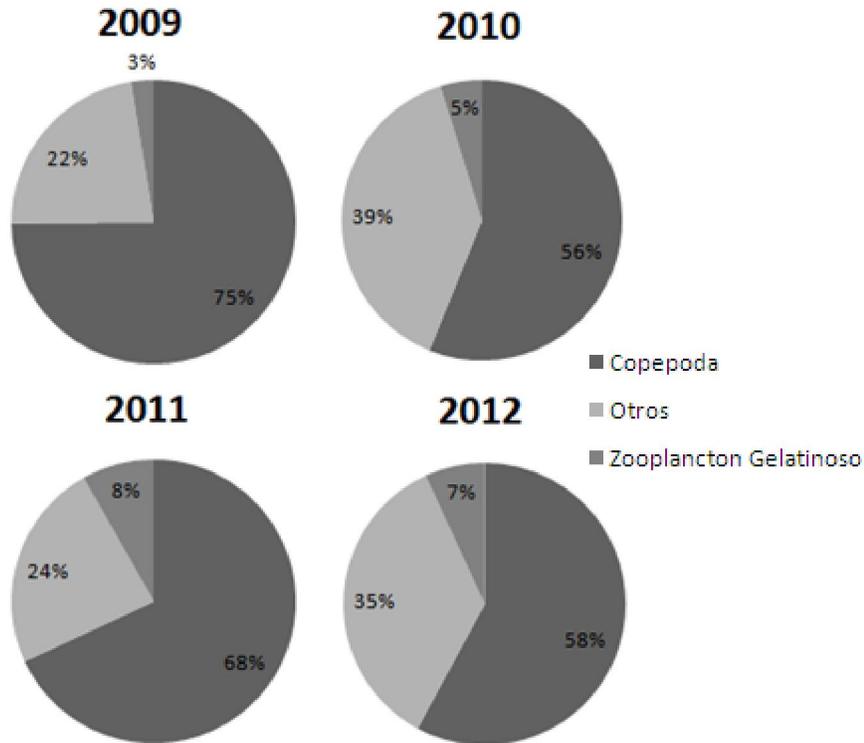


Figura 8. Porcentajes de abundancia promedio de los grupos del mesozooplancton capturado durante los cuatro periodos de muestreo.

Cuadro 2. Abundancias org m⁻³ de las categorías del mesozooplancton por año por bahía.

Sito	Año	Copepoda	Otros	Zooplancton Gelatinoso
Chatham	2009	222.9±106.7	75.0±106.7	15.7±106.7
	2010	149.1±68.6	67.4±68.6	12.7±68.6
	2011	169.6±79.1	56.1±79.1	17.5±79.1
	2012	53.3±24.2	33.6±24.2	5.2±24.2
Wafer	2009	147.2±77.1	30.3±77.1	1.8±77.1
	2010	83.8±49.4	101.9±49.4	8.7±49.4
	2011	183.3±92.6	34.9±92.6	13.1±92.6
	2012	40.1±18.9	36.9±18.9	5.8±18.9
Weston	2009	118.2±57.5	46.3±57.5	4.5±57.5
	2010	154.2±82.5	127.9±82.5	0±82.5
	2011	173.9±72.7	81.3±72.7	30.6±72.7
	2012	48.3±24.8	14.3±24.8	0±24.8

4.4 Variación temporal del macro y mesozooplancton

La composición del macrozooplancton resultó ser similar (constante en el tiempo) entre los diferentes años de estudio (ANOSIM, $R=23.8\%$, $p=0.187$). Además se encontró que dicha composición fue similar en los tres sitios de muestreo (ANOSIM, $R=0.00\%$, $p=0.455$). Se puede decir lo mismo para el mesozooplancton, donde la composición resultó ser similar entre los años (ANOSIM, $R=8.60\%$, $p=0.335$). De la misma manera, hay una similitud entre los sitios de muestreo, con respecto a la composición zoopláctonica (ANOSIM, $R=8.30\%$, $p=0.663$).

El análisis de conglomerados muestra la similitud entre los sitios de muestreo, a través de los años, para el macrozooplancton. Así en los años 2010 y 2012 se mantuvo una estructura poblacional más similar entre las bahías (Fig. 9). Los taxones que aportaron más a las diferencias que se observaron entre los años son: Mysidacea aportó un 3.45%, *Canthocalanus pauper* un 2.67%, *Subeucalanus* sp. 2.45%, *Undinula vulgaris* 2.44% y los copepoditos un 2.38%. La figura 10 muestra las similitudes en la estructura poblacional del zooplancton, entre las bahías, para cada uno de los años de muestreo. En la estructura del mesozooplancton se observaron similitudes entre las estaciones de muestreo y los años cuando se tomaron las muestras, Bahía Wafer, en el 2009, presentó más similitud con el 2012 (Fig. 11). Según el análisis de Escalamiento Multidimensional, sí existió una similitud en la estructura del mesozooplancton de los sitios muestreados en 2009 y 2010, excepto en Bahía Wafer en el 2009 (Fig. 12). Dentro de los taxones que aportaron los mayores porcentajes de diferencias en la estructura del mesozooplancton, que se observó entre años, son: *Clausocalanus* con 3.31%, *Limacina* 2.85%, Bivalvia 2.57%, Pteropoda 2.18% y *Oithona similis* con 2.18%.

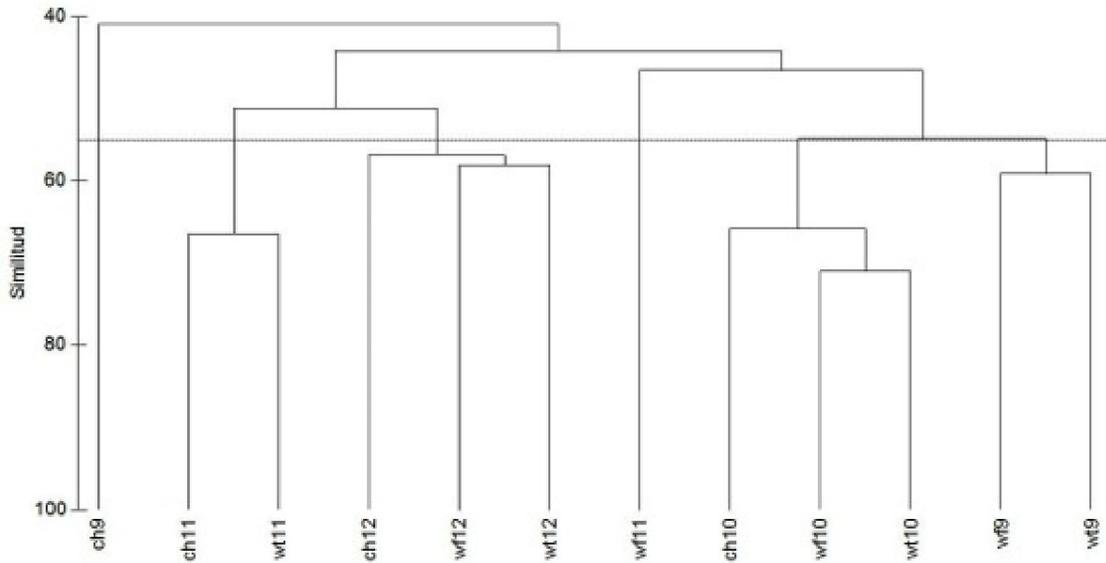


Figura 9. Análisis de conglomerados según la similitud entre estaciones, a través de los años, para el macrozooplancton (los números, 9, 10, 11, 12 corresponden a los años 2009, 2010, 2011, 2012; las letras corresponden a los nombres de los sitios de muestreo, ch: Chatham, wf: Wafer, wt: Weston).

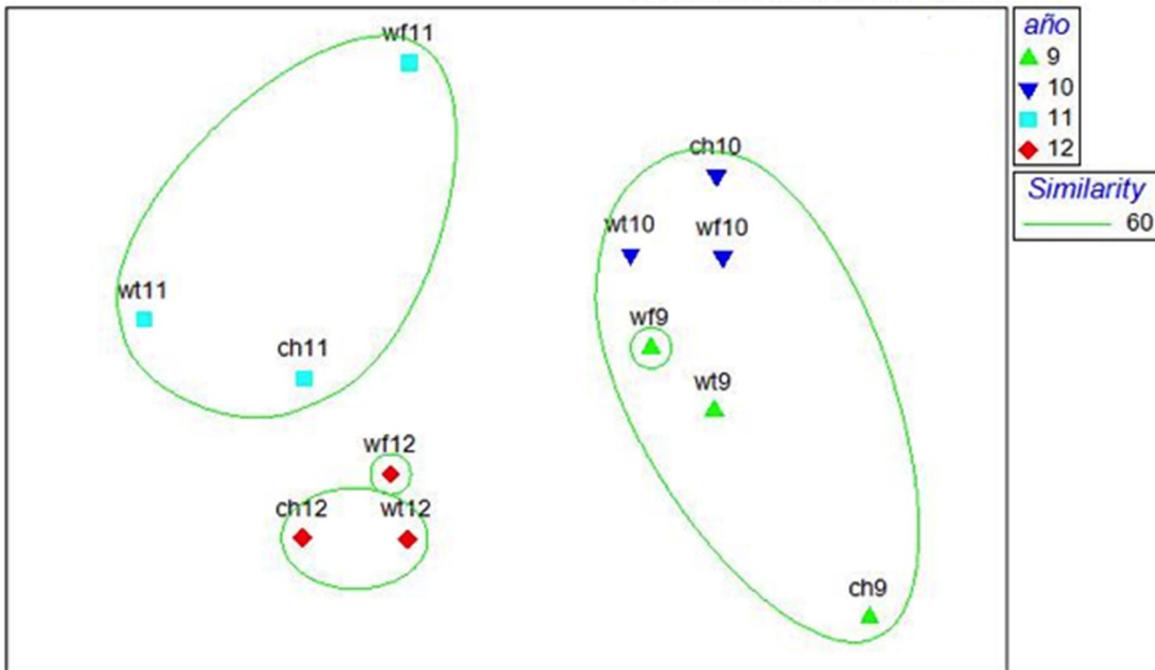


Figura 10. Análisis de escalas multidimensionales para la estructura poblacional del macrozooplancton, durante los cuatro años de muestreo (códigos igual que en Figura 8) (Estrés= 10%)

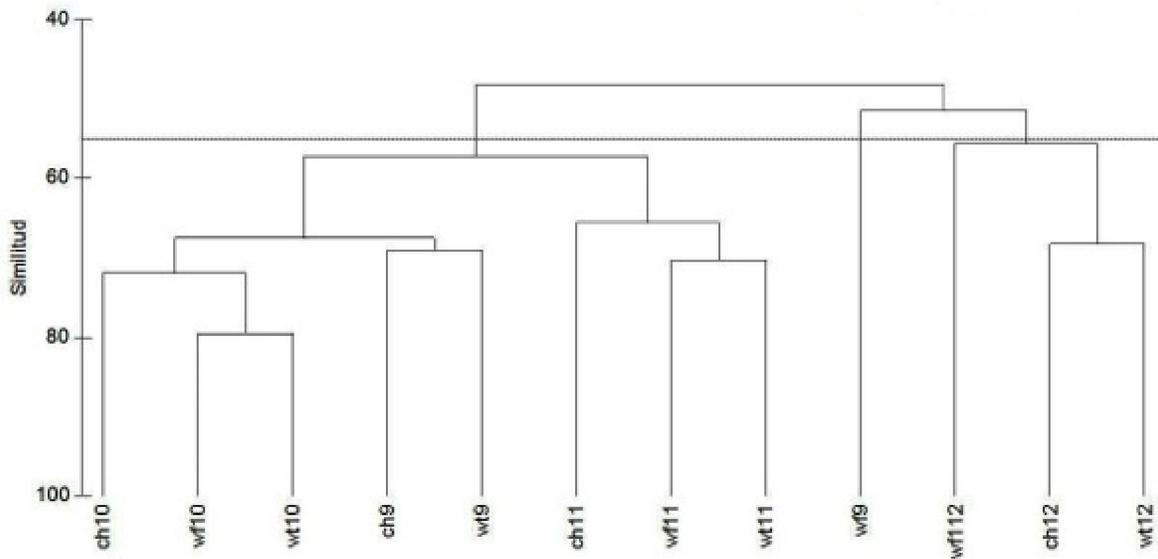


Figura 11. Análisis de conglomerados según la similitud entre estaciones, a través de los años, para el mesozooplancton (códigos igual que en Figura 8).

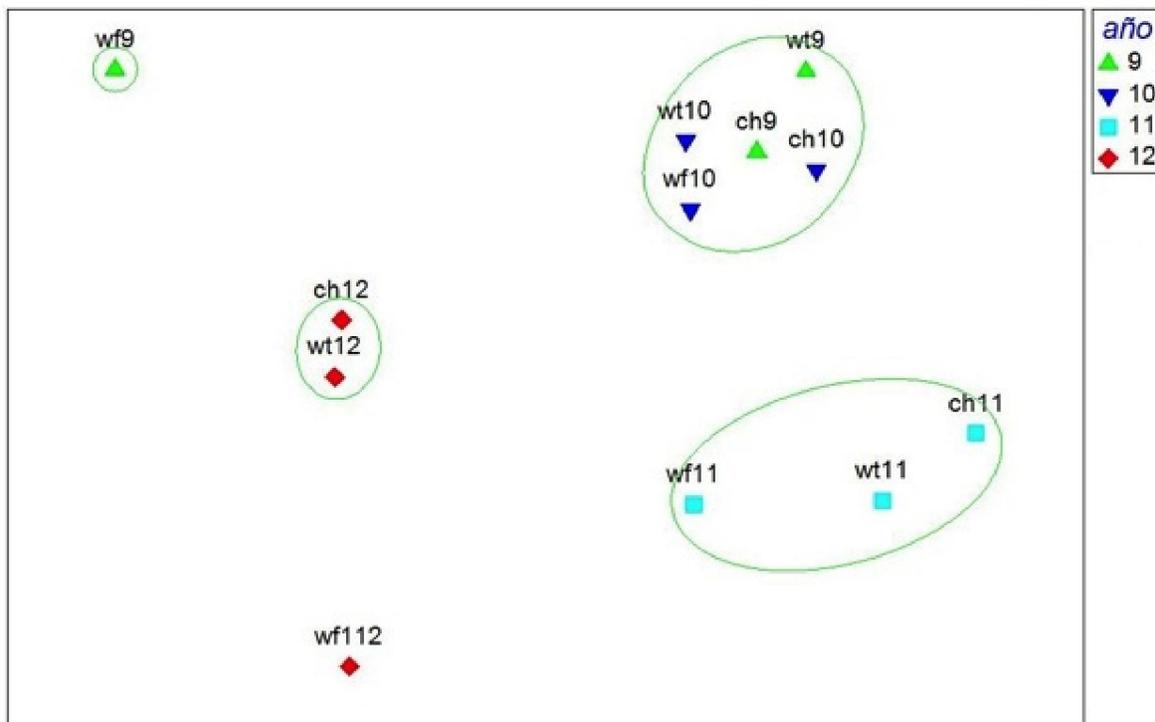


Figura 12. Análisis de escalas multidimensionales para la estructura poblacional del mesozooplancton, durante los cuatro años de muestreo (códigos igual que en Figura 8) (Estrés=8%).

La estructura poblacional del macrozooplancton no varió de manera durante las horas del día en estas bahías, ya sea en los años o entre los grupos (Apéndice 4). Sin embargo, sí se observó

que algunos taxones se encontraron a diferentes horas, algunos cambiaron sus abundancias de la mañana en relación con los muestreos de la tarde. Por ejemplo, los que aumentaron sus abundancias fueron: *Canthocalanus pauper* de $0.38 \pm 1.38 \text{ org m}^{-3}$ a $6.5 \pm 2.44 \text{ org m}^{-3}$, copepoditos de $0.84 \pm 1.38 \text{ org m}^{-3}$ a $5.38 \pm 2.44 \text{ org m}^{-3}$, mysidaceos de $0.43 \pm 1.38 \text{ org m}^{-3}$ a $3.8 \pm 2.44 \text{ org m}^{-3}$ y quetognatos de $11.02 \pm 1.38 \text{ org m}^{-3}$ a $22.44 \pm 2.44 \text{ org m}^{-3}$.

De igual manera, para el mesozooplankton se encontraron similitudes en la estructura de su comunidad, en relación con la hora de muestreo. Sin embargo, ciertos taxones sí incrementaron su abundancia en los muestreos del atardecer, como *Clausocalanus* que pasó de 11.5 ± 77.2 a $74.8 \pm 64.5 \text{ org m}^{-3}$ y *Farranala gibula* aumentó de 47.9 ± 77.2 a $127.8 \pm 64.5 \text{ org m}^{-3}$, *Acartia clausi* de 2.5 ± 77.2 a $6.3 \pm 64.5 \text{ org m}^{-3}$ y larvas de peces de 6.4 ± 77.2 a $19.9 \pm 64.5 \text{ org m}^{-3}$. Otros taxones disminuyeron su abundancia en la tarde, como; Appendicularia que pasó de 108.6 ± 77.2 a $30.6 \pm 64.5 \text{ org m}^{-3}$, copepoditos de 397.1 ± 77.2 a $34.4 \pm 64.5 \text{ org m}^{-3}$, y el copépodo *Acrocalanus gracilis* de 106.1 ± 77.2 a $47.9 \pm 64.5 \text{ org m}^{-3}$.

De acuerdo con los resultados de las pruebas Mantel, cambios en las variables físico-químicas (temperatura, salinidad y oxígeno disuelto) resultaron en cambios en la composición del macrozooplankton ($r=0.34$, $p=0.008$) (Fig. 13). Los cambios en la salinidad están asociados con cambios en la composición del macrozooplankton ($r=0.34$, $p=0.015$) (Fig. 14), así como cambios en la temperatura superficial del agua ($r=0.24$, $p=0.041$) (Fig. 15). De la misma manera, las variables físico-químicas (temperatura, salinidad y oxígeno disuelto) muestran una asociación con los cambios en la composición de la comunidad del mesozooplankton ($r=0.24$, $p=0.024$) (Fig. 16), tomando cada una de las variables por aparte solo los cambios en la temperatura superficial de agua muestran esa asociación ($r=0.32$, $p=0.009$) (Fig. 17). De esta manera se encontró grandes cambios ambientales resultaron en una disminución de la similitud de la composición de la comunidad del zooplankton.

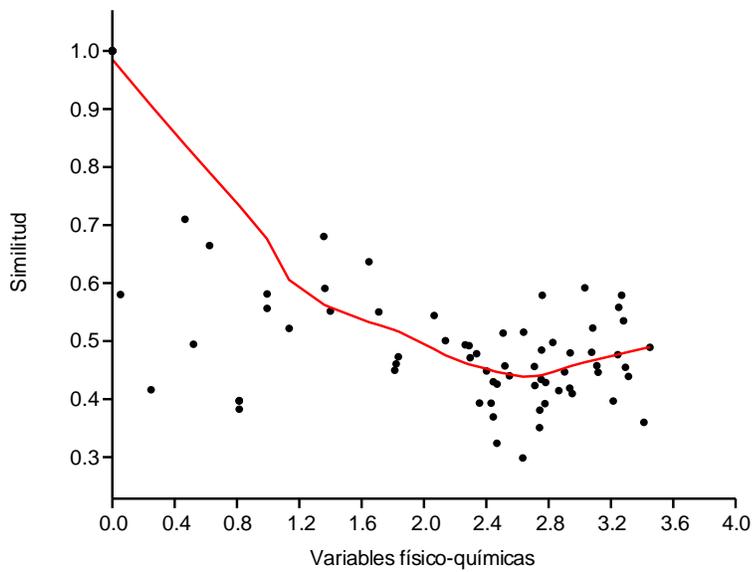


Figura 13. Relación de las variables físico-químicas con la similitud de la estructura poblacional del macrozooplancton. Valores de la distancia Euclidean para variables físico-químicas e índice de Bray-Curtis para la similitud de taxones.

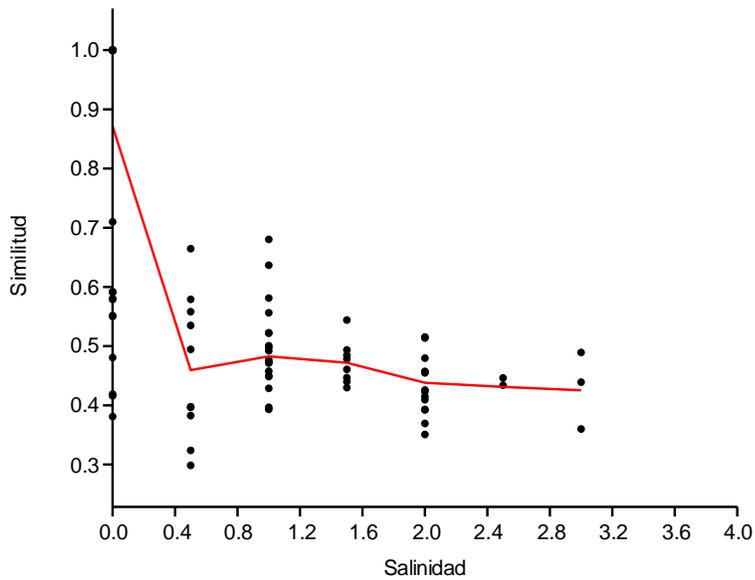


Figura 14. Relación de la salinidad con la similitud de la estructura poblacional del macrozooplancton. Valores claculados como en la que figura 13.

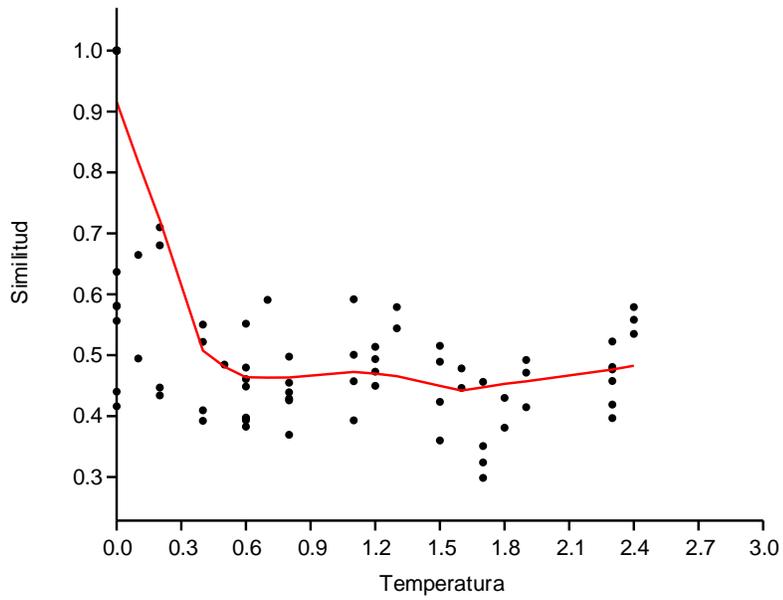


Figura 15. Relación de la temperatura con la similitud de la estructura poblacional del macrozooplancton. Valores calculados como en la figura 13.

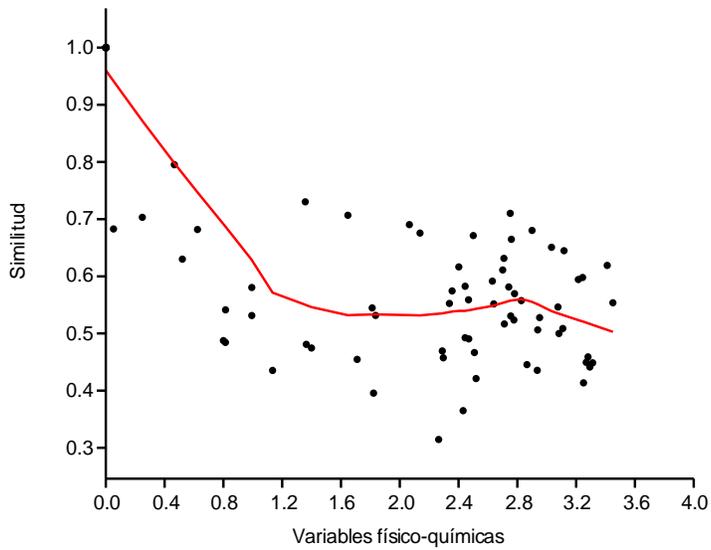


Figura 16. Relación de las variables físico-químicas con la similitud de la estructura poblacional del mesozooplancton. Valores calculados como en la figura 13.

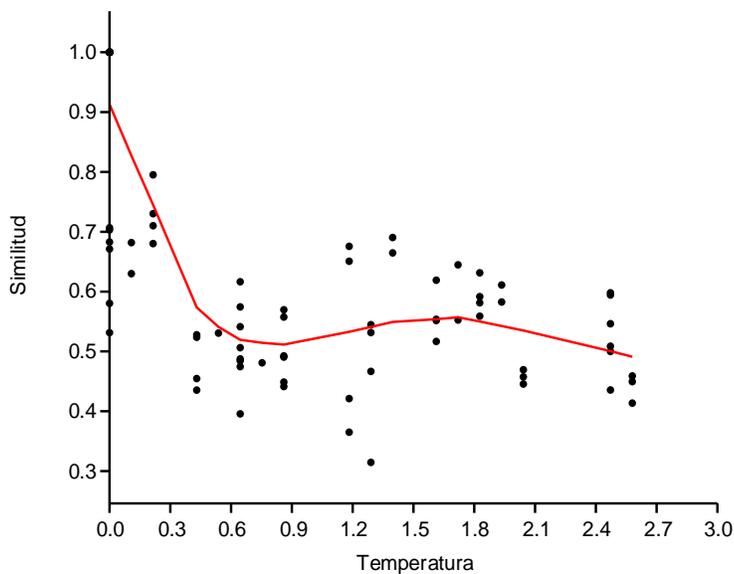


Figura 17. Relación de la temperatura con la similitud de la estructura poblacional del mesozooplancton. Valores calculados como en la figura 13.

4.5 Biomasa

La mayor biomasa, en promedio, del macrozooplancton se registró en marzo de 2012, con $9.6 \pm 3.81 \text{ mg PS m}^{-3}$. La menor en abril de 2010, con $1.27 \pm 3.81 \text{ mg PS m}^{-3}$. La biomasa más baja en 2010 se obtuvo en Bahía Chatham con $0.87 \pm 0.60 \text{ mg PS m}^{-3}$; Bahía Weston el sitio con la mayor biomasa con $1.99 \pm 0.60 \text{ mg PS m}^{-3}$. En los años 2011 y 2012, las biomásas aumentan en los tres sitios; en Chatham aumentó hasta $16.8 \pm 7.42 \text{ mg PS m}^{-3}$ en el 2012; en Weston aumentó en 2011 $6.5 \pm 7.14 \text{ mg PS m}^{-3}$ y disminuyó en 2012 a $4.3 \pm 4.80 \text{ mg PS m}^{-3}$.

Dentro del mesozooplancton se obtuvieron las menores biomásas en el 2012, donde Weston obtuvo la cantidad más baja, $5.70 \pm 4.38 \text{ mg PS m}^{-3}$. Para el año 2010 se observaron las biomásas más similares entre los sitios, con 14.6 ± 0.56 , 15.1 ± 0.56 y $14.03 \pm 0.56 \text{ mg PS m}^{-3}$ en Chatham, Wafer y Weston respectivamente.

Existe una correlación al comparar entre las pendientes de la biomasa (mg PS m^{-3}) y la

concentración de organismos (org m^{-3}), en las tres bahías, para el macrozooplancton, donde la biomasa encontrada fue producto de la cantidad de individuos en la columna de agua ($F=0.33$, $p=0.729$), en la cual Bahía Chatham presentó una relación más significativa que Bahía Wafer y Bahía Weston (Fig. 18). En promedio, la biomasa se relaciona de manera directa con la concentración del macrozooplancton, en las tres bahías, en los cuatro años de muestreo; $r^2=0.9112$ $p=0.045$ (Fig. 19).

Al comparar entre las pendientes de la biomasa y la concentración de organismos del mesozooplancton en las tres bahías, durante los cuatro años de muestreo, se encontró una correlación entre estas variables ($F=0.15$ $p=0.88$). Bahía Chatham, en 2011, presentó la mayor relación entre biomasa y densidad; Bahía Weston, en 2012, tuvo la menor relación biomasa-densidad, pero no resulto en diferencias en sus pendientes ($F. p>0.05$) (Fig. 20). Existe una correlación entre la biomasa y la densidad del zooplancton en las tres, bahías en los años de muestreo; $r^2=0.87$ $p=0.068$ (Fig. 21).

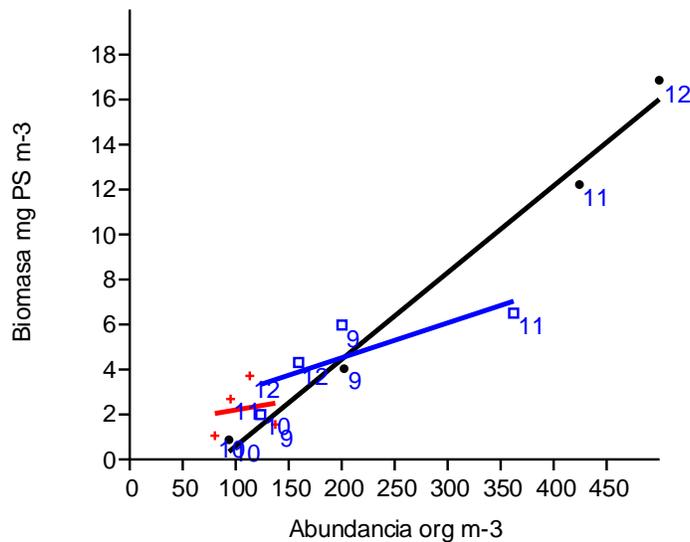


Figura 18. Correlación entre la biomasa (mg PS m^{-3}) y la concentración (org m^{-3}) del macrozooplancton (línea negra: Chatham, línea roja: Wafer, línea azul: Weston).

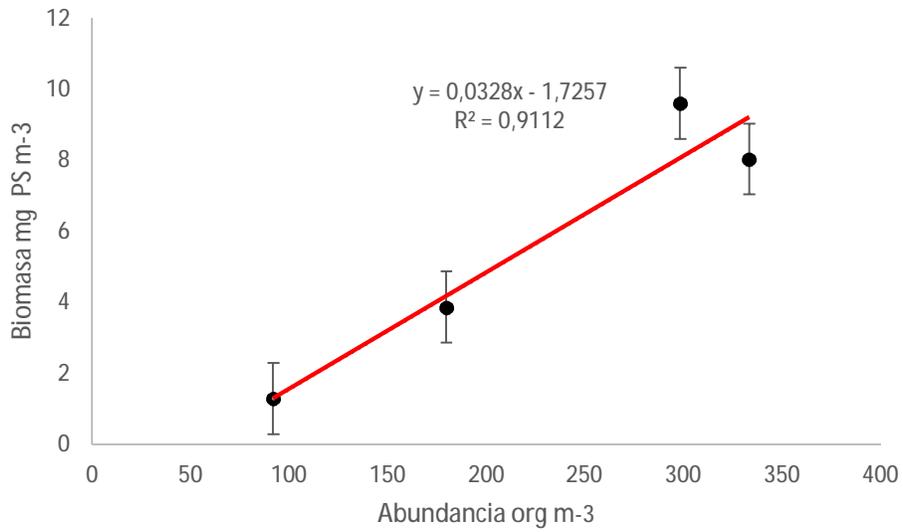


Figura 19. Correlación entre la biomasa y la concentración del macrozooplancton en las tres bahías, en los cuatro años de muestreo.

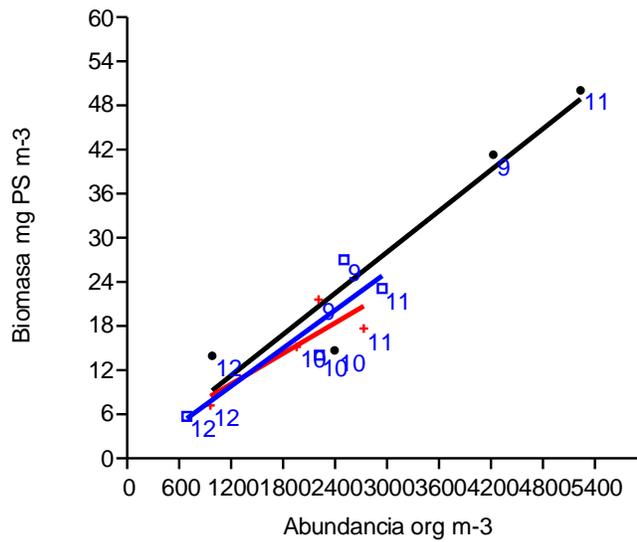


Figura 20. Correlación entre la biomasa (mg PS m^{-3}) y la concentración (org m^{-3}) del mesozooplancton (línea negra: Chatham, línea roja: Wafer, línea azul: Weston).

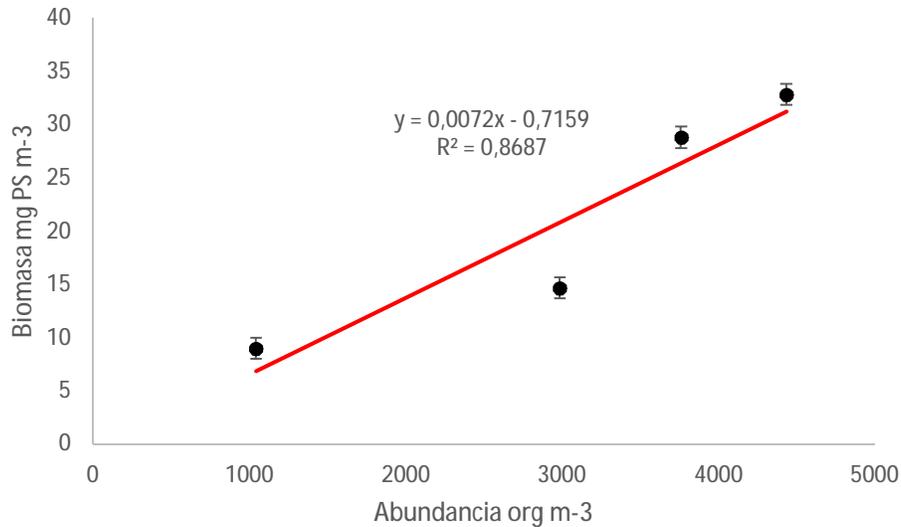


Figura 21. Correlación entre la biomasa y la concentración del mesozooplancton.

4.6 Arrastres mediante buceo

Se capturaron 27 taxones del mesozooplancton, en el 2010, con Copepoda con la mayor cantidad de taxones (13) y mayor cantidad de organismos (214). *Oncaea* fue el taxón con la mayor cantidad de organismos dentro de este grupo, con 85 individuos. Del grupo Otros fueron capturados 12 taxones y 166 organismos, donde Appendicularia fue el taxón con más individuos capturados con 95, Thecostomata el segundo con 27, del Zooplancton Gelatinoso sólo se atraparon dos individuos pertenecientes al Orden Siphonophorae.

4.7 Trampas sobre arrecife

Se capturaron 27 taxones del microzooplancton (red de 100 µm); Copepoda fue el grupo con la cantidad más alta de taxones y organismos, 17 y 224, respectivamente. Los copepoditos fueron la mayor cantidad de individuos 129, seguido por *Oncaea* con 35 individuos. De la categoría Otros se capturaron 9 taxones, donde los nauplio presentaron la más alta cantidad de individuos con 62, seguido por Appendicularia con 58 y Thecostomata con 43.

Dentro del microzooplancton atrapado en el 2011, se contabilizaron 16 taxones y 167 organismos de Copepoda, Copepodito fue el taxón con la cantidad mayor con 76 individuos, *Oithona* con 21 y *Oncaea* con 18 individuos. En la categoría Otros, se identificaron 10 taxones y se contabilizaron 244 organismos, Larva Veligera posee la mayor cantidad con 163 individuos, seguido por Nauplio con 42 y Appendicularia con 24 individuos. En este muestreo se capturaron tres copépodos del Orden Harpacticoida: *Dactylopusioides cf. macrolabris* y *Eudactylopus* sp. de la familia Dactylopusidae y *Parastenhelia* sp. de la familia Parastenhelidae.

Se encontró una similitud en el zooplancton capturado con trampas en los diferentes sustratos (ANOSIM, R=8.60% p=0.719). Sin embargo, sí se encontró un cambio en la similitud del zooplancton capturado en los diferentes intervalos de hora (ANOSIM, R=33.60% p=0.003). A pesar que no se encuentran diferencias significativas entre la estructura poblacional del zooplancton y el sustrato. Sí se observa que algunos de los organismos fueron capturados solo en un tipo de sustrato; por ejemplo, los harpacticoides de la familia Ameiridae y Miracidae, larvas de peces, cyclopoides de la familia Clausidiidae, *Lucicutia flavicornis*, *Eudactylopus lucayosi* y *Oithona plumifera*, solo se capturaron en las trampas sobre arena. *Parapeltidium* sp., larvas de Decapoda de la familia Porcellanidae, *Porcellidium* cf. *yoroium*, Thecostomata, larvas Phyllosoma, Ostracoda y Cyclopinidae, en las colonias grandes de *Porites lobata*. *Parathalestris* cf. *incerta*, *Dactylopodopsis* cf. *dilatata*, *Tisbe* sp., *Harpacticus* cf. *obscurus*, *Hyphalion* sp., *Idyellopsis* cf. *typica*, *Monstrillopsis chathamensis*, solo se encontraron en las colonias pequeñas de *P. lobata*. *Aculeopsis* cf. *Longisetosa*; *Alteuthella* sp., *Dactylopusia* sp. 1, *Dactylopusia* sp. 2, *Eudactylopus* cf. *krusadensis*, larvas de Decapoda de la familia Luciferidae y el copépedo *Mucropedia* sp., fueron capturados únicamente sobre el coral vivo y muerto.

El sustrato donde se recolectó la mayor cantidad de individuos fue en las colonias grandes de *P. lobata*, con 1700 individuos. El sustrato con la menor cantidad de individuos capturados fue en las trampas sobre arena, con 1026 individuos.

El MDS muestra las similitudes en la estructura del zooplancton, en los diferentes intervalos de tiempo (Fig. 22). Se observó que la estructura del zooplancton está más definida por las horas que por el sustrato donde se colocó la trampa. Algunos individuos se encontraron sólo en determinadas horas; por ejemplo los copépodos de la familia Clausidiidae, Cyclopoidae, Miracidae, las especies *Lucicutia flavicornis* y *Oithona plumifera*, larvas de peces, Megalopas, Mysis de camarón, copepoditos, y algunos otros, estaban presentes sólo de las 24:00 a las 6:00. Larvas de la familia Luciferidae, los miembros de los géneros, *Aculeopsis*, *Alteuthella* y la especie *Monstrillopsis chathamensis* se encontraron en las horas de las 18:00 a las 21:00. *Undinula vulgaris*, *Parathalestris incerta* y Doliolida estaban presentes sólo de las 21:00 a las 24:00. Algunos otros están presentes en todos los diferentes intervalos, sin embargo sus cantidades varían de uno a otro de los intervalos.

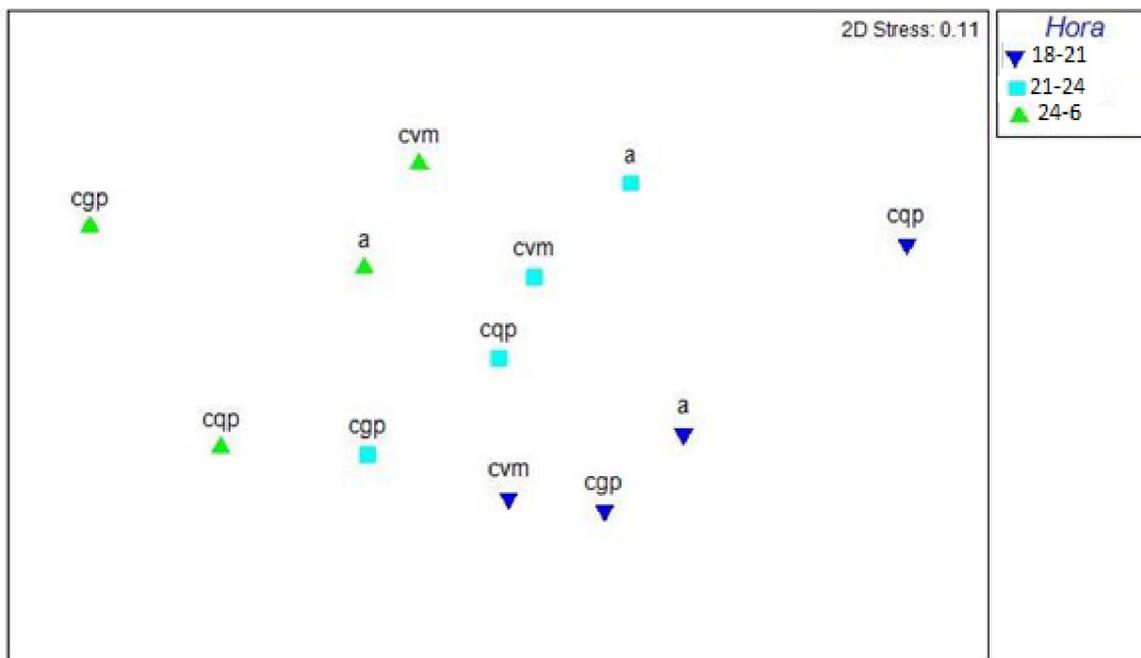


Figura 22. Análisis de escalas multidimensionales de la estructura poblacional del zooplancton capturado con trampas, según el sustrato y el intervalo de hora (cgp: colonias grandes de *Porites lobata*, cq: colonias pequeñas de *Porites lobata*, a: arena, cvm: coral vivo y muerto).

Los taxones que contribuyen más a las diferencias en la estructura poblacional del zooplancton capturado en los diferentes intervalos de tiempo con las trampas, son:

Siphonostomatoida con 5.04%. Estos organismos fueron más abundantes de las 24:00 a las 6:00, cuando se contabilizaron 340 individuos. Su abundancia fue baja en los intervalos anteriores, con 20 y 76 individuos en los intervalos de 18:00 a 21:00 y 21:00 a 24:00, respectivamente. Thecostomata con un 4.46% sólo estuvieron presentes entre las 24:00 y las 6:00; larvas de Decapoda, solo estuvieron presentes en los intervalos de las 18:00 a 21:00 y 21:00 a 24:00; fueron más abundantes en el primer intervalo con 95 individuos contribuyendo con un 3.90% a la disimilitud. *Microsetella rosea* aportó un 3.70% a la disimilitud, estuvo presente en los tres intervalos. Sin embargo su abundancia fue mucho más alta entre las 24:00 y las 6:00, cuando alcanzó los 456 individuos; en intervalos anteriores se contabilizaron 76.5 individuos en promedio. Amphipoda se mantuvo relativamente constante, y fue más abundante de las 21:00 a las 24:00 y de las 24:00 a las 6:00 con 29 y 28 individuos respectivamente, aportando un 3.579% a la disimilitud.

La Figura 23 muestra los porcentajes de las categorías del zooplancton capturado con las trampas sobre los parches de coral. En general la categoría Otros obtuvo los mayores porcentajes en los diferentes intervalos; esto, separando los copépodos entre categorías (bénticos, pláncnicos y parásitos), si no se hace distinción entre estos; los copépodos en general fueron más abundantes de las 24:00 a las 6:00.

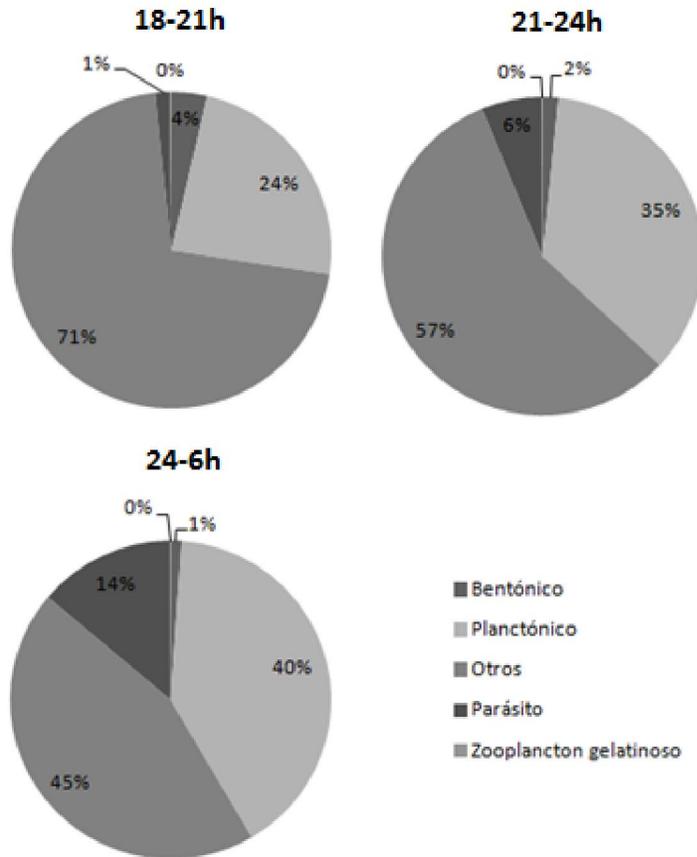


Figura 23. Porcentajes de las categorías del zooplancton capturados por medio de las trampas colocadas en diferentes sustratos sobre parches de arrecifes.

El intervalo de tiempo con la mayor cantidad de individuos cuantificados fue el de las 24:00 a las 6:00, con un total de 2468. En estas horas los copépodos fueron los más abundantes y se contaron 1366 individuos. Sin embargo, sus números eran bajos entre las 18:00 y las 21:00. Entre las 24:00 y las 6:00 se registró la mayor cantidad de taxones, 69. Los organismos más abundantes en los tres intervalos fueron los nauplios, la mayor cantidad se obtuvo en el intervalo de las 24:00 a las 6:00, con 867 individuos. El intervalo con la menor cantidad de individuos, en general fue el de las 21:00 a las 24:00; se contabilizaron un total de 1250 individuos de igual manera, fue el intervalo con la menor cantidad de taxones registrados, 43.

Los copépodos bénticos tanto harpacticoides como cyclopoides, fueron más diversos durante las 24:00 a las 6:00, cuando se contabilizaron 18 taxones; sus cantidades fueron menores, 15 taxones, de las 18:00 a las 21:00 y a 10 taxones de 21:00 a 24:00. Sin embargo, la mayor cantidad de individuos de estos órdenes se contabilizó de las 18:00 a las 21:00, con 30. *Clytemnestra scutellata* aportó la mayor cantidad de individuos, con nueve. Los harpacticoides bentónicos fueron más abundantes que los cyclopoides bentónicos, en los diferentes intervalos de tiempo.

Dentro de la categoría de los copépodos, se identificaron seis órdenes: Calanoida, Cyclopoida, Harpacticoida, Poecilostomatoida, Monstrilloida y Siphonostomatoida. Calanoida y Harpacticoida son los órdenes con la mayor representación, 14 y 11 familias respectivamente; los copépodos planctónicos fueron más abundantes que los harpacticoides y cyclopoides bentónicos.

Es importante destacar la identificación de nuevos registros de familias, géneros y especies de copépodos bénticos de los órdenes harpacticoida y cyclopoida. Dentro del orden Cyclopoida se encuentran las familias Clausidiidae y Cyclopinidae, de estas se identificó un género para cada una, los cuales serían nuevos registros. De las 12 familias identificadas para el orden Harpacticoida 7 son nuevos registros; así como 10 especies y ocho géneros son nuevos registros para Costa Rica (Cuadro 3).

Cuadro 3. Familias, géneros y especies de los copépodos béticos capturados con las trampas sobre los diferentes sustratos, en los parches de arrecife.

Orden	Familia	Género	Especie
Cyclopoida	Clausidiidae	<i>Hyphalion</i>	sp.
	Cyclopinidae	<i>Cyclopuella</i>	sp.
Harpacticoida	Ameiridae	Indet.	Indet.
	Clytemnistridae	<i>Clytemnestra</i>	<i>scutellata</i>
	Dactylopusidae	<i>Dactylopodopsis</i> cf.	<i>dilatata</i>
		<i>Dactylopusia</i>	sp.
		<i>Dactylopusia</i>	sp.
	Harpacticidae	<i>Harpaticus</i> cf.	<i>obscurus</i>
		<i>Mucropedia</i>	sp.
	Idyanthidae	<i>Idyellopsis</i> cf.	<i>typica</i>
	Laophontopsidae	<i>Aculeopsis</i> cf.	<i>longisetosa</i>
	Miracidae	<i>Teissierella</i> cf.	<i>salamboi</i>
	Parastenheliidae	<i>Parastenhelia</i>	sp.
	Peltidiidae	<i>Alteuthella</i>	sp.
		<i>Parapeltidium</i>	sp.
		<i>Porcellidium</i> cf.	<i>yoroium</i>
	Thalestridae	<i>Eudactylopus</i> cf.	<i>krusadensis</i>
			<i>lucayosi</i>
<i>Eudactylopus</i>		sp.	
<i>Parathalestris</i> cf.		<i>incerta</i>	
Tisbidae	<i>Tisbe</i>	sp.	

5. Discusión

5.1 Variables físico-químicas

En general, en el Parque Nacional Isla del Coco, la temperatura se mantuvo constante entre los muestreos y osciló de los 28 a los 31 °C. De igual manera, la salinidad se mantuvo entre los ámbitos relativamente estables de 31 y 33 ups. Los datos de temperatura y salinidad registrados en este estudio coinciden con los reportados por Lizano (2008). Este autor menciona que estas características se deben a la posición de la isla, la cual está inmersa sobre una región de bajas salinidades (32.4 ups) y agua más cálida. También, Fiedler y Talley (2006) clasificaron la masa de aguas superficiales del norte del Ecuador, como una masa que tiene una temperatura mayor que 25°C y una salinidad menor que 34 ups. El oxígeno disuelto varió entre 3.9 y 6.3 mg/L en los diferentes periodos de muestreo, valores cercanos a los registrados por Lizano (2008) quien reporta valores de 4.54 y 5.09 mg/l. Sin embargo, los máximos y mínimos de oxígeno disuelto encontrados en este estudio difieren con los datos reportados por Acuña et al. (2008) de 6.00 y 7.80 mg/l. Tal diferencia se da por la magnitud espacial de donde se toman los datos. Los de Lizano (2008) corresponden a datos satelitales y los de Acuña et al. (2008) son datos tomados *in situ*.

5.2 Abundancia y composición del zooplancton

La mayor cantidad de taxones (107) fueron identificados en el macrozooplancton. Dentro de estas se identificaron 47 especies de copépodos, contra 39 especies de copépodos encontradas en el mesozooplancton. Tseng et al. (2011) al comparar las redes de 100, 200 y 330µm al este del Mar de China no encontraron diferencias significativas de acuerdo con el número de especies de copépodos recolectados. Sin embargo, sí hayaron una mayor cantidad de especies de los diferentes grupos del zooplancton con las redes de mayor tamaño (200 y 330 µm). Aunque redes de tamaños mayores a 200 µm subestiman la captura de copépodos y copepoditos de varios géneros importantes, como: *Acartia*, *Calocalanus*, *Clausocalanus*, *Corycaeus*, *Microcalanus*, *Paracalanus*, *Pseudocalanus*, *Oithona*, *Oncaea*, *Temora* y la mayoría de Harpacticoides (Gallienne & Robins,

2001), el uso de redes de tamaño fino o pequeño posiblemente causa la subestimación de taxones mayores (e.g. copépodos de 2 mm o más), debido a la corriente generada hacia afuera, la reducción en la eficiencia del filtrado y la evasión de organismos más grandes (Fleminger & Clutter, 1965; Teseng et al., 2011; Makabe et al., 2012). Wu et al. (2011) compararon el zooplancton capturado con redes de 100 y 330 μm , en el Mar de China Oriental. En el estudio, encontraron una mayor riqueza de especies con la red de 100 μm . Sin embargo, también encontraron un menor número de géneros y familias capturados con esta red que con la red de 330 μm , resultado de especies de copépodos de mayor tamaño, que sólo se capturaron con la red de 330 μm , lo que apoya lo encontrado en el presente estudio. Otra de las razones para este comportamiento entre redes, pudo ser el tipo de identificación de que se realizó con los copépodos del género *Oncaea* y *Corycaeus*, los cuales fueron abundantes en el mesozooplancton y no se identificaron a especie en el caso de *Oncaea*, y de *Corycaeus* no todos los especímenes se identificaron a especie. En la Isla del Coco se han reportado ocho especies de Corycaeidos, cuatro de Oncaeidos y ocho de Sapphirinidos (Morales-Remírez et al., 2014), lo cual pudo afectar considerablemente la cantidad de taxones identificados en el mesozooplancton. Esta riqueza de taxones se podría considerar una característica del zooplancton de zonas arrecifales (Renon, 1993). Posiblemente, esto se debe al refugio que encuentran estos organismos en estas formaciones, donde los corales también se ven beneficiados al obtener una parte importante de su alimentación. Por esto, se dice que existe una estrecha relación entre el zooplancton y los pólipos constructores de los arrecifes coralinos (Renon, 1993; Suárez-Morales & Rivera-Arriaga, 1998).

Los copépodos presentaron la mayor cantidad de taxones tanto en el mesozooplancton como en el macrozooplancton. Esta podría decirse que es una característica propia del zooplancton, ya que los copépodos son el grupo más abundante y diverso del zooplancton marino (Longhurst, 1985). Existen varios estudios que respaldan esta afirmación, como los de Hamner y Carleton (1979), Carleton (1993), Morales-Ramírez y Murillo (1996), Castellanos-Osorio y Suárez-Morales (1997), Casanova et al. (2007), Alldredge y King (2009), Nakajima et al. (2009). Los copépodos, de

igual manera, dominaron los porcentajes de abundancia del mesozooplankton en todos los años (2009-2012). Sin embargo, dentro del macrozooplankton, la categoría de Otros fue dominante durante 2010 y 2011: en el 2010 Appendicularia y Chaetognatha presentaron abundancias altas. Este último grupo aumentó aún más su abundancia en el 2011, lo cual provocó en estos años porcentajes más altos de la categoría Otros que de la categoría Copepoda. Para el 2009 y 2012, los porcentajes de abundancia de los copépodos sí fueron mayores. Morales-Ramírez (2001), en la misma zona, encontró porcentajes de abundancia de copépodos de 25% y 93.1% superando las abundancias de los otros grupos del zooplankton. Esto concuerda con los resultados obtenidos, al menos para la red de 200 μm y en dos años de muestreo con la red de 500 μm .

Las altas abundancias de Chaetognatha podrían estar ligadas a las temperaturas registradas en 2011. Según los estudios de Grant (1977) y Cota-Meza (2011), muestran que a temperaturas altas aumenta la abundancia de algunos quetognatos, como los de la especie *Flaccisagitta enflata*. Esta especie, según Morales-Ramírez (2008), es una de las especies de quetognatos más comunes en la Isla del Coco y podría haberse favorecido por las altas temperaturas, aumentando su abundancia durante el 2010 cuando las temperaturas superficiales del agua estuvieron por encima de los 29 C con valores más elevados que aquellos en el 2009.

Por su parte, las apendicularias presentaron valores altos de abundancia aún más que los quetognatos. Este es uno de los grupos más comunes en las muestras de zooplankton (Esnal, 1981). Son consumidores de pico- y nanoplankton, de los cuales tanto nauplios como adultos de copépodos no se alimentan (Aravena & Palma, 2002). Un aumento en las abundancias de estos organismos (pico y nanoplankton) pudo influenciar en las altas abundancias de las apendicularias. Sin embargo no se tienen los datos para apoyar o no esta afirmación. Otra razón para su aumento en ese año es que, según Aravena y Palma (2002), las apendicularias poseen mayores abundancias y diversidad en aguas cálidas. Dadas las temperaturas registradas en ese muestreo, este podría ser un factor influyente, aun cuando se dice que estos organismos son euritérmicos.

Los copépodos del género *Oncaea* fueron los más abundantes en el mesozooplancton. Estos resultados coinciden con los de Mckinnon et al. (2012), quienes en su trabajo en un arrecife de coral en el océano Índico, utilizando redes de menos de 200 μm , encontraron un mayor porcentaje de estos copépodos. Las altas abundancias pueden deberse a la asociación de estos individuos con las casas de los larvaceos (Alldredge, 1972; Ohtsuka & Kubo 1991; Ohtsuka et al., 1993, 1996; Steinberg et al., 1994), los cuales también fueron organismos que se encontraron en altas abundancias. Los larvaceos en aguas oligotróficas suelen alimentarse de picoplancton, responsables de mucha de la productividad primaria en este tipo de ambiente; en tanto los copépodos están limitados a la cantidad de alimento (Paffenhöfer et al., 2006). Por lo que esta característica de los larvaceos de tener la capacidad de proliferar en aguas oligotróficas, y de los onceidos de asociarse a las casas de estos últimos pudieron, favorecer las altas abundancias de los copépodos del género *Oncaea*.

La copépodo fauna estuvo representada principalmente por el orden Calanioda, con 34 especies en el macrozooplancton y 27 dentro del mesozooplancton, seguida por el orden Poecilostomatoida, con 13 y 8 especies para el macrozooplancton y mesozooplancton respectivamente. La especie más abundante fue *Undinula vulgaris* en el macrozooplancton, el género *Oncaea* en el mesozooplancton. Estos resultados son similares a los obtenidos por Melo et al. (2014) en el archipiélago oceánico de Saint Peter y San Paul, ubicado en el Océano Atlántico, con el uso de una red de 300 μm . En su estudio encontraron el orden Calanoida como el orden con la mayor cantidad de especies, seguido por el orden Cyclopoida con 12 especies y Harpacticoida, con cuatro especies. La diferencia entre el orden Cyclopoida, comparando ambos estudios se da porque en el trabajo de Melo et al. (2014), tratan a los copépodos del género *Oncaea*, *Corycaeus*, *Farranula* y *Sapphirina* dentro del orden Cyclopoida, mientras que en este trabajo se colocaron en el Orden Poecilostomatoida, de acuerdo a la clasificación de <http://www.WoRMS.org>. Sin embargo,

al colocar estos géneros dentro de un mismo orden las similitudes en la cantidad de especies, es notable.

Otros de los datos que coinciden con el estudio de Melo et al. (2014), es la presencia de *Undinula vulgaris* como la especie más común. Estos autores en su estudio encuentran a esta especie como la más común y junto con otros calánidos como, *Calocalanus pavo*, *Paracalanus aculeatus*, *Acrocalanus longicornis*, y poecilostomatoideos como, *Farranula gracilis*, *Oncaea venusta*, *Corycaeus speciosus*, *Corycaeus latus*, *Oncaea media* y *Sapphirina nigromaculata* son los más comunes. Estos resultados concuerdan con los obtenidos en el presente estudio, donde estos géneros y/o especies tuvieron una alta presencia en la mayoría o en la totalidad de las muestras colectadas (Apéndice 3).

La Isla del Coco se caracteriza por una copépodo fauna epipelágica típica, dominada principalmente por especies de calánidos. Se ha reportado que, en aguas tropicales y subtropicales, los calánidos contribuyen con más del 50% de la comunidad en redes de más de 200 μm (Champalbert et al., 2005), como se observó en este estudio. Björnberg (1981) clasifica a todas las especies encontradas en este estudio como indicadoras de aguas tropicales, masas de aguas superficiales con salinidades cercanas a los 36 ups y más de 20°C. Las salinidades reportadas en este trabajo son inferiores a los 36 ups. Sin embargo, aguas de la Isla del Coco están dentro de la clasificación de aguas superficiales tropicales (AST) del norte del Ecuador, con temperaturas mayores que 25 ° C y salinidad inferior a 34 ups (Fiedler y Talley 2006).

Las mayores abundancias del zooplancton, en general, se obtuvieron en el mesozooplancton tanto en las bahías como en los años durante los que realizo el estudio. Esto concuerda con los resultados de Tseng et al. (2011) quien compara las redes de 100, 200 y 333 μm , de Makabe et al. (2012), quien comparando redes de 60, 100 y 330 μm , encuentran mayores abundancias con las redes de tamaño menor. Con la red de 60 o 100 μm se capturan las mayores abundancias; las redes de tamaño mayor a 200 μm subestiman las abundancias del mesozooplancton más pequeño, y

provocan resultados no confiables sobre la estructura poblacional, en especial de los copépodos (Makabe et al., 2012). Esto también lo demuestran Gallienne y Robins (2001) en la subestimación copépodos del género *Oithona*, *Microcalanus*, *Pseudocalanus* cuando se utilizan redes de malla >200 μm .

Mayores abundancias se encontraron en Bahía Chatham. Estos resultados pueden estar relacionados con la posición de esta bahía, la cual se encuentra en el sector noreste de la isla. Este sitio se puede estar influenciado por el “efecto de isla”, el cual es provocado por las corrientes que impactan la isla de oeste a este causando la formación de giros que traen consigo nutrientes o propician pequeñas zonas de afloramiento y plancton (Hernández-León et al., 2001). La formación de giros se ha observado tanto en el laboratorio (Boyer et al., 1987) como en la naturaleza (Emery, 1972; Heywood et al., 1990). Cuando el flujo de corriente impacta la isla, se forman giros. Estos giros o remolinos bordean los flancos de la isla. Este efecto provoca un aumento en la cantidad de nutrientes y fitoplancton (Simpson & Tett, 1986). Adicionalmente, Heywood et al. (1990) encontraron que este aumento es más significativo en el extremo opuesto al impacto, en donde sucede el encuentro de los giros y donde a la vez se da un aumento en la abundancia del zooplancton (Gomez-Cruz et al., 2008). Por lo tanto, este efecto atañería tanto a Bahía Wafer como a Bahía Weston por su posición en la isla. Sin embargo Bahía Chatham por su ubicación tendría un impacto más significativo en el aumento de nutrientes, fitoplancton, por ende de zooplancton. También, se podría suponer que la posición del islote Manuelita, situado en el lado noroeste de la Isla a la par de Bahía Chatham, protege de las corrientes a esta bahía y evita el acarreo del zooplancton por medio de las corrientes oceánicas.

La estructura poblacional del zooplancton (macrozooplancton y mesozooplancton) no varía significativamente durante los años de muestreo. Esta equidad zooplántonica puede deberse a los procesos oceanográficos que suceden en la isla, ya que los patrones de distribución espacial y abundancia relativa de los grupos zooplantónicos entorno a ecosistemas insulares, dependen de las características propias de la región oceánica donde se ubican estos ecosistemas (Boehlert, 1988).

Además, la composición y la distribución espacio-temporal del zooplancton, en las zonas oceánicas y neríticas, están determinadas en gran parte por los movimientos y las características de las masas de agua (Suárez-Morales & Rivera-Arriaga, 1998). En la Isla del Coco podría deberse principalmente a las corrientes oceánicas, como la Contracorriente Ecuatorial del Norte (CCEN), la cual viaja en dirección oeste – este, la cual impacta la isla de mayo hasta noviembre (Lizano, 2008). En los demás meses (diciembre - abril), los vientos alisios ocasionan una circulación de las aguas alrededor de la Isla (Lizano, 2008). Así, las islas ubicadas en los centro de giros oceánicos presentan gran homogeneidad oceanográfica (Mujica, 2001). En este caso, la Isla del Coco se encuentra en el centro de un giro oceánico durante los meses de diciembre hasta abril (Lizano, 2008), lo cual respalda la equidad de la comunidad del zooplancton en la isla. Sin embargo, esta homogeneidad puede estar más relacionada con la composición *per se* de la comunidad zooplánctonica de arrecife, ya que se dice que alberga una diversa y abundante población de zooplancton residente (Carleton, 1993)

La estructura poblacional del zooplancton no varió durante las horas del día, tanto en el macrozooplancton como en el mesozooplancton, a pesar de incrementos en la abundancia de algunos copépodos, mysidáceos, quetognatos y larvas de peces. Otros organismos sólo se encontraron durante el día o durante la tarde. Sin embargo, tales aumentos o presencias no fueron significativas. Estos cambios en la abundancia del día a la noche se dan porque el zooplancton de arrecife muestra una intensa emergencia, así como incrementos en la abundancia justo después de atardecer (Glynn, 1973; McFarland et al., 1999; Yahel et al., 2005b). Esta migración es principalmente para evitar la depredación por parte de los peces en el día y de los corales por la noche (Heidelberg et al., 2010). En el caso de los mysidáceos (mísidos), son organismos que forman enjambres que se mantienen cerca del fondo, próximos a las formaciones coralinas durante el día y se dispersan durante la noche (Hamner & Carleton, 1979). En los copépodos hubo aumentos y disminuciones en las abundancias entre la mañana y la tarde; los copepoditos variaron de acuerdo con el tipo de red con la cual se capturaron: aumentaron en macrozooplancton y disminuyeron en el

mesozooplankton su abundancia. Estas diferencias se pueden dar porque los copépodos tienen fuertes comportamientos de escape, los cuales disminuyen la probabilidad de ser atrapados (Trager *et al.*, 1994; Heidelberg *et al.*, 1997). Sin embargo, estas características son diferentes dependiendo del tipo de copépodo. Diferentes estrategias de escape podrían contribuir con las diferencias en la captura y en las tasas de consumo (Heidelberg *et al.*, 2010) lo que se refleja en las variaciones de abundancia, ya sea del día hacia el anochecer, o de las primeras horas del día hacia el amanecer. Tanto en copépodos adultos como en sus estadios de desarrollo, pueden variar su comportamiento dependiendo de la hora, evitando o no los depredadores durante el día. La disminución de las Appendicularias durante la tarde coincide con los resultados de Heidelberg *et al.* (2010) quienes registran también disminuciones en las abundancias de este grupo. En el océano abierto, las Appendicularias no mostraron abundancias discernibles entre el día y la noche (Steinberg, 2008). Pero, su presencia en arrecifes las hace una fácil presa de los peces plactívoros (Hamner *et al.*, 1988), lo cual sugiere que la depredación controla su abundancia y podría explicar estos resultados (Heidelberg *et al.*, 2010).

Las variaciones en temperatura, salinidad y oxígeno disuelto influyen la estructura del zooplankton, y provoca cambios en la similitud de la composición. Bednarski y Morales-Ramírez (2004) encontraron en Bahía Culebra que Appendicularia, zoeas, nauplios y dos especies de copépodos mostraron una correlación positiva con el oxígeno disuelto. Mientras que algunas especies de copépodos y ostrácodos fueron correlacionadas con la salinidad. Por otro lado, algunas veces, debido a las condiciones geográficas u oceánicas del lugar, pueden presentarse variaciones térmicas o salinas en microescala; poco perceptibles en una escala más grande, pero determinantes para algunos organismos (Suárez-Morales & Rivera-Arriaga, 1998). Este podría ser uno de los escenarios vistos en las Isla del Coco. La susceptibilidad de algunos organismos a cambios pequeños en algunas de las variables físico-químicas pudo ocasionar cambios en la abundancia y composición del zooplankton, disminuyendo su similaridad. Según Hernández-Trujillo *et al.* (2010) el cambio del número de grupos taxonómicos del zooplankton, a lo largo del tiempo, es un rasgo

importante en la estructura de la comunidad, y refleja cambios ambientales de salinidad, temperatura, luminosidad, densidad, circulación de agua y otros factores físicos y biológicos, que representan una amplia variedad de nichos. Esta variabilidad ambiental, según a la escala espacial y temporal de que se trate, propicia que los grupos taxonómicos de zooplancton cambien en número, abundancia y diversidad de acuerdo con las condiciones ambientales de pequeña, mediana y larga escala.

Al comparar la estructura poblacional del zooplancton con otros trabajos realizados en islas oceánicas como el de Mujica (1993) en la Isla de Pascua, en donde utilizó una red de 330 μm , se encontró a los copépodos como grupo dominante con abundancias de 69.48%. Otros de los grupos dominantes en su trabajo fueron los eufáusidos y quetognatos con porcentajes de abundancia de 9.42 y 8.54% respectivamente; larvas de decápodos e ictioplancton presentaron porcentajes de abundancias más bajos cerca del 1%. Estos resultados son similares a los encontrados en este trabajo, donde los copépodos son el grupo dominante con los porcentajes más altos de abundancia; igualmente los quetognatos presentaron porcentajes de abundancia por encima de los demás grupos (8.87% en el macrozooplancton y 22% en el mesozoplancton). Caso diferente ocurrió con los eufáusidos, donde los porcentajes de abundancia fueron del 1% dentro del macrozooplancton y 4% dentro del mesozoplancton; porcentajes relativamente más bajos que los encontrados por Mujica (1993). Otro de los grupos encontrados en diferentes abundancias entre ambos trabajos es el de las apendicularias, las cuales en el trabajo de Mujica (1993) presentan abundancias por debajo del 2%, mientras que en el presente estudio se encontraron porcentajes de 7.6% en el mesozoplancton y 5% en el macrozooplancton. Larvas de decápodos e ictioplancton dentro del mesozoplancton presentaron porcentajes similares a los encontrados por Mujica (1993), 0.6% y 1.3% respectivamente. Dentro del macrozooplancton los porcentajes de abundancia de estos organismos fue mayor al 10% del ictioplancton y 4% las larvas de decápodos.

En marzo de 2012, se registra la mayor biomasa del macrozooplancton y una disminución en la biomasa del mesozoplancton. Es posible que el aumento en la biomasa del macrozooplancton

esté dada por la depredación del macro sobre el mesozooplancton, provocando la proliferación de organismos de mayor tamaño. Esta situación puede darse cuando el mesozooplancton se ve favorecido al aumentar las concentraciones de nutrientes, ya que puede provocar un aumento en la concentración de fitoplancton, lo que puede resultar en un aumento en la biomasa del mesozooplancton (Suárez-Morales & Gasca, 1994). Cuando se da un aumento en el mesozooplancton, es posible observar un tiempo después un aumento en la biomasa del macrozooplancton (Davis & Wiebe, 1985). Estos autores describieron esta sucesión en el Mar de los Sargazos, obteniendo como resultado una mayor biomasa del macrozooplancton. Se podría sugerir que la depredación es relativamente más importante que la concentración de alimento en el control de los herbívoros pequeños. El control de las poblaciones herbívoras por depredación se ha visto en regiones costeras (Davis, 1984) y se ha discutido como un mecanismo regulador importante en comunidades oligotróficas oceánicas donde el suplemento de alimento generalmente es bajo (Hayward & McGowan, 1979).

Es posible que esta haya sido la situación observada en este estudio, ya que según Lizano (2008), la mayor concentración de nutrientes en la Isla del Coco se da durante el primer trimestre del año. No obstante datos de enero de 2007 reportados por Acuña et al. (2008) no muestran una concentración elevada de nutrientes ni de clorofila. Dado el contraste de los datos brindados por Lizano (2008) y Acuña et al. (2008), no es posible determinar si la concentración de nutrientes y clorofila tuvieron que ver con la mayor cantidad de biomasa del macrozooplancton durante el año en mención. Por lo tanto la mayor biomasa encontrada podría deberse a una mezcla de factores, teniendo en cuenta que las variaciones estacionales son significativas en todos los océanos. Pero es en aguas oligotróficas donde periodos cortos de tiempo y o agregaciones de pequeña escala podría ser significativamente mayores (Melo et al., 2014).

Las biomásas de mesozooplancton para marzo 2012 fueron las más bajas en comparación con los años anteriores. Como se mencionó anteriormente, este mismo año el macrozooplancton aumentó en biomasa. Se pueden explicar estas diferencias en términos de la sucesión del

macrozooplancton por el mesozooplancton, durante la época de muestreo. En esta el grupo dominante fue el de los mysidáceos, estos pudieron tener un efecto de depredación sobre el mesozooplancton, provocando la disminución de la biomasa. Mohammadia et al. (1997) encuentran algo similar en su estudio sobre la dieta de macrozooplancton, cuando hayaron que se basa principalmente de cladóceros, nauplios de copépodos, copepoditos, adultos de Cyclopoida y Calanioda. Tales grupos fueron abundantes en las muestras de mesozooplancton colectadas para el presente estudio.

La biomasa y la abundancia del zooplancton, en la Isla del Coco, están positivamente correlacionadas al comparar las bahías con los años de muestreo, tanto para el mesozooplancton como para el macrozooplancton. Esto concuerda con lo encontrado por Fernández de Puelles et al. (2003), quienes en su estudio realizado en una zona nerítica del Mar Baleárico, al oeste del Mediterraneo, usaron métodos gravimétricos para calcular la biomasa mediante peso seco, y encontraron una correlación positiva entre la abundancia y la biomasa, siendo la correlación más significativa en la fracción de las 100-250 μm . Esta correlación positiva entre la abundancia y la biomasa calculada mediante métodos gravimétricos fue reportada por Buskey (1993) y Auel y Hagen (2002). Ambos estudios al calcular las abundancias del zooplancton, encontraron una correlación positiva con la biomasa, mayor abundancia se refleja en mayor biomasa. Otro dato registrado por estos autores es que, tanto la abundancia como la biomasa incrementan con tamaños de poro más pequeños. Estos resultados concuerdan con los resultados del presente trabajo, en el cual las mayores abundancias y biomásas se registraron dentro del mesozooplancton, utilizando una red de 200 μm .

5.3 Trampas sobre arrecife

La comunidad zoopláncica demersal no se vio afectada por el tipo de sustrato, lo que generó las diferencias en la comunidad fue la hora de muestreo. Resultados similares fueron obtenidos por Yahel et al. (2005) en el Mar Rojo; al realizar muestreos por la tarde y la noche sobre

diferentes sustratos, observaron que las diferencias en la composición taxonómica del zooplancton se dio a la hora del día cuando se realizó el muestreo, no por el sustrato donde colectaron. Jacoby y Greenwood (1988) apoyaron estas diferencias en la composición taxonomica plánctica-béntica, ya que observaron picos de migración de diferentes taxones como, copépodos (nauplios, copepoditos, adultos), quetognatos, apendicularias, tanaidaceos, larvas de decápodos y otros, a distintas horas tanto del día como de la noche. Por su parte, Olhorst (1982) menciona que la migración no se da en un solo pulso, sino que se da en distintos tiempos a lo largo de la noche. Sin embargo, varios autores coinciden en que el mayor pulso de migración se da al atardecer, después de las 18:00 (Alldredge & King, 1977; Olhorst, 1982; Walters & Bell, 1986; Yahel et al., 2005).

Aunque las diferencias entre los sustratos no fueron significativas, se encontraron algunos organismos asociados a algún tipo de sustrato en particular. Estos resultados concuerdan con Alldredge y King (1977), quienes indican que algunos organismos mantienen cierta posición en áreas específicas del arrecife. Se explica esto mediante algunas estrategias adaptativas que permiten al zooplancton demersal mantener su posición, como: a) nado activo: permite emerger y regresar al sitio de origen; b) esconderse en formaciones coralinas u otras formaciones: permite el refugio de corrientes fuertes; c) residir cerca del fondo: mucho del plancton demersal busca protección manteniéndose cerca del fondo. Los datos registrados por estos autores sugieren que el zooplancton demersal, por una razón de comportamiento, selecciona sustratos, proponen que estas adaptaciones son un componente importante en su biología. Otra de las explicaciones es que el zooplancton, al emerger a la columna de agua, se dispersa y rápidamente coloniza un nuevo sustrato (Jacoby & Greenwood, 1988). Por otra parte, se registró que en las formaciones coralinas se encuentra una mayor abundancia. La causa de esto es que estas formaciones brindan protección de fuerzas físicas y depredadores, e incrementa la disponibilidad de alimento como mucus o bacterias, las cuales pueden aumentar la supervivencia del zooplancton demersal asociado a estas estructuras (Jacoby & Greenwood, 1988).

En diferentes estudios con metodologías similares, colocando trampas sobre parches de

arrecife, se han encontrado resultados diferentes en cuanto al patrón de comportamiento de migración vertical, en cuanto al organismo u organismos dominantes de las abundancias. Por ejemplo, copépodos del género *Corycaeus* dominaron en el estudio de Olhorst (1982) realizado en el arrecife de Bahia Discovery en Jamaica; copépodos del orden Cyclopoida en el estudio de Alldredge y King (1977) en La Gran Barrera de Arrecife, copépodos del orden Harpacticoida en el trabajo de Walters y Bell (1984), en la Bahía de Tampa en Florida; Cyclopoida y Harpacticoida por Robichaux et al. (1981), en la isla San Salvador, Bahamas. En este trabajo los nauplios fueron los más abundantes y estos podrían pertenecer a alguno de los órdenes mencionados anteriormente. Jacoby y Greenwood (1988) sugieren que los estadios tempranos son atrapados cuando estos son liberados a la columna de agua. Es posible, entonces, que este muestreo haya coincidido con alguna liberación de estos estadios juveniles de alguno de los taxones mencionados anteriormente.

Los copépodos pelágicos fueron más abundantes que aquellos bentónicos. La razón de este resultado se puede atribuir al tipo de trampa utilizada. Según Robichaux et al. (1981), las trampas no selladas permiten el paso por medio de la red de los organismos planctónicos contaminando la muestra e influyendo en los resultados. Tal es el caso de Alldredge y King (1977), quienes al comparar la diversidad entre trampas selladas y no selladas, encontraron una gran cantidad de organismos holoplánticos en las trampas no selladas. Además, estos autores también registran depredación de larvas de peces y camarones por organismos demersales. Esto pudo ocasionar la subestimación de la abundancia de estos organismos en el presente estudio. Otra de las razones es que la cantidad de muestreos de cada tipo no haya sido suficiente para obtener una buena representación de la comunidad bentónica.

En este estudio fueron encontrados varios ejemplares de copépodos béticos, de los cuales tanto familias como géneros y especies son nuevos registros para Costa Rica, o algunos de estos ejemplares bien podrían ser nuevas especies para la ciencia. Esto se asume si se toma en cuenta el papel de las islas como centros de distribución restringida de especies. Además, son lugares con altos niveles de endemismo (Briggs, 1966; MacDowall, 1968; Kier et al., 2009). Ya han sido

reportadas para la Isla del Coco, tres especies nuevas de copépodos (Suárez-Morales & Morales-Ramírez, 2011; Suárez-Morales & Gasca, 2012).

Existe poca información en Costa Rica y en la Isla de Coco acerca de la copépodo-fauna béntica (Morales-Ramírez et al., 2014). Essto a pesar de que varios trabajos se han realizado sobre la fauna-béntica en diversos lugares de la costa costarricense (Maurer & Vargas, 1984; Vargas et al., 1985; De la Cruz & Vargas, 1986, 1987, Dean, 1996a, b, c, d, 1998a, b, 2001a, b, 2004; Ramírez et al., 1998; Dean & Blake, 2007), que se han enfocado en otros grupos. Se destacan los trabajos de Mielke (1992, 1994a, b, c, 1995, 1997) en los cuales se reportan y describen 19 especies de copépodos bénticos, de las cuales nueve son especies registradas por primera vez para la ciencia. En la Isla del Coco, se han realizado algunos trabajos que describen sipuncúlidos y equiúridos (Dean et al., 2010), poliquetos bentónicos (Dean et al., 2012; Sibaja-Cordero et al., 2012) y un anfioxo (Sibaja et al., 2012). Sibaja-Cordero (2012) menciona algunas familias y géneros de copépodos harpacticoideos en los fondos de arena de esta Isla. Dada esta información, los trabajos que se realicen sobre el zooplancton demersal, en nuestro país, presumiblemente van a aportar nuevos registros o nuevas especies de copépodos bénticos.

6. CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES

- No se encontró una diferencia en la composición del mesozooplancton o del macrozooplancton, entre las muestras tomadas durante el día y la tarde. Sin embargo, esto pudo deberse al intervalo cuando fueron tomadas las muestras de la tarde, el cual corresponde las 17:00 y las 17:45. El muestreo se debió realizar entre las 18:00 y las 18:15, intervalo de tiempo en que se ha observado el cambio en la composición zoopláctica y mayores biomásas.
- El macrozooplancton estuvo mejor representado en términos de diversidad taxonómica con 107 taxones, en comparación con el mesozooplancton donde se cuantificaron 76 taxones.

Es importante mencionar que estos grupos (mesozooplancton y macrozooplancton) se complementan, el muestreo de estos o más grupos es lo ideal para realmente obtener un espectro amplio de la población del zooplancton presente en una zona en particular.

- La composición del zooplancton en la Isla de Coco es homogénea en el tiempo. No así la abundancia, la cual es variable de acuerdo con la época del año y de las condiciones oceanográficas imperantes. El componente más abundante fue el mesozooplancton y dentro de este el grupo, Copepoda fue donde se obtuvieron las mayores abundancias.
- La ubicación de Bahía Chatham, la manera como impactan las corrientes oceánicas en la isla y la forma como ocurre la circulación alrededor de la isla, permiten que esta bahía sea donde se encuentra la mayor biomasa y abundancia del zooplancton. Otra de las razones para este resultado podría ser Manuelita islote, ubicado en la parte noreste de la isla. Este podría funcionar como barrera y evitar que las corrientes desplacen el zooplancton que reside en esta bahía.
- La identificación de nuevos géneros y especies de copépodos béticos permite reforzar a la Isla del Coco como un gran centro de diversidad marina (punto caliente), así como también da una idea de lo mucho que falta por trabajar esta área de la copépodo-fauna en nuestro país.
- La comunidad zoopláctica del Parque Nacional Isla del Coco, parece ser típica de las aguas y regiones insulares oceánicas tropicales, caracterizadas principalmente por un alto porcentaje de copépodos calánidos, quetognatos, y con variaciones en la abundancia de grupos como larvaceos y eufáusidos.

7. BIBLIOGRAFÍA

- Acuña, J., García, J., Gómez, E., Vargas, J. A., & Cortés, J. (2008). Parámetros físico-químicos en aguas costeras de la Isla del Coco, Costa Rica (2001-2007). *Revista de Biología Tropical*, 56(Suppl. 2), 49-56.
- Allredge, A. L. (1972). Abandoned larvacean houses: a unique food source in the pelagic environment. *Science*, 177, 885–887.
- Allredge, A. L., & King, J. M. (1977). Distribution, Abundance, and Substrate Preferences of Demersal Reef Zooplankton at Lizard Island Lagoon, Great Barrier Reef. *Marine Biology*, 41, 317-333.
- Allredge, A. L. & King, J. M. (2009). Near-surface enrichment of zooplankton over a shallow back reef: implications for coral reef food webs. *Coral Reef*, 28; 895-908.
- Aravena, G. & Palma, S. (2002). Taxonomic identification of appendicularians collected in the epipelagic waters off northern Chile (Tunicata, Appendicularia). *Revista Chililena de Historia Natatural*, 75(2), 307-325
- Auel, H. & Hagen, W. (2002). Mesozooplankton community structure, abundance and biomass in the central Arctic Ocean. *Marine Biology*, 140, 1013–1021.
- Bednarski, M & Morales-Ramírez, M. (2004). Composition, abundance and distribution of macrozooplankton in Culebra Bay, Gulf of Papagayo, Pacific coast of Costa Rica and its value as bioindicator of pollution. *Revista de Biología Tropical*, 52(Suppl. 2), 105-118.
- Birkeland, C. (1997). Introduction. In C. Birkeland (Ed.) *Life and Death of Coral Reefs* (pp. 1-12). New York, NY: Chapman & Hall.
- Boehlert, G. (1988). Current-topography interactions at mid-ocean seamounts and the impact on pelagic ecosystems. *Geojournal*, 16, 45-52.
- Boehlert, G. & Mundy, B. (1993). Ichthyoplankton assemblages at seamounts and oceanic islands. *Bulletin of Marine Science*, 53, 336-361.
- Boltovskoy, D. (1981). Atlas del zooplancton marino del Atlántico Occidental y métodos de trabajo con el zooplancton marino. Mar del Plata: Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero.
- Boxshall, G. A & Halsey, S. (2004). *An Introduction to Copepod Diversity*. London, The Ray Society.

- Boyer, D. L., Chen, R., D'Hieres, G. C., Didelle, H. (1987). On the formation and shedding of vortices from side-wall mounted obstacles in rotating systems. *Dynamics of Atmospheres and Oceans*, 11, 56–86.
- Björnberg, T. K. S. (1981). Copepoda. In D. Boltovskoy, (Ed), Atlas del zooplancton del Atlántico Sudoccidental y métodos de trabajo con el zooplancton marino (pp. 587-680). Mar del Plata: Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero.
- Brower, J.C. & Kile, K.M. (1988). Seriation of an original data matrix as applied to palaeoecology. *Lethaia*, 21, 79-93.
- Bray, J. R. & Curtis, J.T. (1957). An ordination of the upland forest communities of Southern Wisconsin. *Ecological Monographs*, 27, 325-349.
- Briggs, J. (1966). Oceanic islands, endemism, and marine paleotemperatures. *Systematics Biology*, 15, 153-163.
- Buskey, E. J. (1993). Annual pattern of micro-and mesozooplankton abundance and biomass in a subtropical estuary. *Journal of Plankton Research*, 15, 907-924.
- Campos, A. & Suárez-Morales, E. (1994). Copépodos pelágicos del Golfo de México y Mar Caribe. Quintana Roo: Mexico, Instituto de Biología y Sistemática, Centro de Investigaciones de Quintana Roo.
- Carleton, J. H. (1993). Zooplankton and Coral Reef: And Overview. *South Pacific Underwater Medicine Society Journal*, 23, 102-107.
- Carrillo Baltodano, A. M. (2012). Diversidad, abundancia, composición y biomasa del zooplancton de la zona arrecifal del Parque Nacional Cahuita, Limón ¿Cuál es la disponibilidad de larvas de invertebrados bentónicos 25 años después? Tesis de licenciatura en Biología con énfasis en Zoología. Universidad de Costa Rica, San Pedro, Costa Rica.
- Casanova, E., Zoppi de Roa, E., & Montiel, E. (2007). Caracterización espacial y temporal del zooplancton en el Archipiélago Los Roques, Venezuela. *Boletín del Instituto Oceanográfico de Venezuela*, 46, 51-65.
- Castellanos-Osorio, I. & Suárez-Morales, E. 1997. Observaciones sobre le zooplancton de la zona arrecifal de Mahahual, Quintana Roo (Mar Caribe Mexicano). *Anales del Instituto de Biología, Serie Zoología*, 68, 237-252.
- Castellanos, I., Hernández, R. M., Morales-Ramírez, A., & Corrales, M. (2012). Appendicularians (Urochordata) and chaetognaths (Chaetognatha) of Isla del Coco National Park, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 60 (Supl. 3), 243-255.
- Cesar Environmental Economics Consulting (CEEC). (2003). The Economics of Worldwide Coral Reef Degradation, (3rd ed). Arnhem, Netherlands: Cesar, H., Burke, L., & Pet-Soede, L.
- Champalbert, G., Pagano, M., Kouamé, B., & Riandey, V. (2005). Zooplankton spatial and temporal distribution in a tropical oceanic area off West Africa. *Hydrobiologia*, 548, 251-265.

- Clayton, W. S. & Lasker, H. S. (1984). Host feeding regime and zooxanthellal photosynthesis in the anemone, *Aiptasia pallida* (Verrill). *Biology Bulletin*, 167, 590-600.
- Cleveland, W.S. 1981. A program for smoothing scatterplots by robust locally weighted fitting. *The American Statistician*, 35:54.
- Cortés, J. (2008). Historia de la investigación marina de la Isla del Coco, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 56 (Supl. 2), 1-18.
- Cota-Meza, M. S. (2011). Chaetognatha in the Bahía Magdalena lagoon complex, Baja California Sur, México: Species composition and assemblages. *Journal of Environmental Biology*, 32, 401-406.
- Cowen, R. & Castro, L. (1994). Relation of coral reef fish larval distribution to island scale circulation around Barbados, West Indies. *Bulletin of Marine Science*, 54, 228-244.
- Crawley, M. J. (2007). *The R Book*. West Sussex, Chichester: John Wiley & Sons.
- Davis, C. S. (1984). Predatory control of copepod seasonal cycles on George Bank. *Marine Biology*, 82, 31-40.
- Davis, C. S & Wiebe, P. H. (1985). Macrozooplankton biomass in a Warm-Core Gulf Stream Ring: Time series changes in size structure, taxonomic composition and vertical distribution. *Journal of Geophysical Research*, 90, 8871-8884.
- Dean, H. K. (1996a). Subtidal benthic polychaetes (Annelida) of the Gulf of Nicoya, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 44 (Suppl. 3), 69-80.
- Dean, H. K. 1996b. Polychaete worms (Annelida) collected in Golfo Dulce, during the Victor Hensen, Costa Rica expedition (1993/1994). *Revista de Biología Tropical*, 44 (Suppl. 3), 81-86.
- Dean, H. K. (1996c). Subtidal benthic polychaetes (Annelida) of the Gulf of Nicoya, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 44 (Suppl. 3), 69-80.
- Dean, H. K. (1996d) Polychaete worms (Annelida) collected in Golfo Dulce, during the Victor Hensen, Costa Rica expedition (1993/1994). *Revista de Biología Tropical*, 44 (Suppl. 3), 81-86.
- Dean, H.K. (1998a). The Pilargidae (Annelida: Polychaeta) of the Pacific coast of Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 46 (Suppl. 6), 47-62.
- Dean, H. K. (1998b). A new species of Hesionidae, *Glyphohesione nicoyensis* (Annelida: Polychaeta), from the Gulf of Nicoya, Costa Rica. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 111, 257-262.
- Dean, H. K. (2001a). Some Nereididae (Annelida: Polychaeta) from the Pacific coast of Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 49 (Suppl. 2), 37-67.
- Dean, H. K. (2001b). Capitellidae (Annelida: Polychaeta) from the Pacific coast of Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 49 (Suppl. 2), 69-84.
- Dean, H. K. (2004). Marine biodiversity of Costa Rica: Class Polychaeta (Annelida). *Revista de Biología Tropical*, 52 (Suppl. 2), 131-181.

- Dean, H. K. & Blake, J. A. 2007. *Chaetozone* and *Caulleriella* (Polychaeta: Cirratulidae) from the Pacific coast of Costa Rica, with description of eight new species. *Zootaxones*, 1451, 41-68.
- Dean, H. K., Sibaja-Cordero, J. A., Cortés, J., Vargas, R., & Kawauchi, G.Y. 2010. Sipunculids and Echiurans of Isla del Coco (Cocos Island), Costa Rica. *Zootaxones*, 2557, 60-68.
- Dean, H. K., Sibaja-Cordero, J. A., & Cortés, J. (2012). Polychaetes (Annelida: Polychaeta) of Cocos Island National Park, Pacific Costa Rica. *Pacific Science*, 66, 347-386.
- De la Cruz, E. & Vargas, J. A. (1986). Estudio preliminar de la meiofauna de la playa fangosa de Punta Morales, Golfo de Nicoya, Costa Rica. *Brenesia*, 25/26, 89-97.
- De la Cruz, E. & Vargas, J. A. (1987). Abundancia y distribución vertical de la meiofauna en la playa fangosa de Punta Morales, Golfo de Nicoya, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 35, 363-367.
- Emery, A. R. (1972). Eddy formation from on oceanic island ecological effects. *Caribbean Journal of Science*, 12, 121-128.
- Esnal, G. (1981). Apendicularia. In D. Boltovskoy (Ed.), Atlas del zooplancton del Atlántico sudoccidental y métodos de trabajo con el zooplancton marino (pp. 809-820). Mar del Plata, Argentina: Publicación Especial, Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero.
- Fernández Leiva, S. (1996). Taxonomía del ictioplancton en la Isla del Coco, Costa Rica. Tesis Licenciatura en Biología con especialidad en Recursos Acuáticos. Universidad de Costa Rica, San Pedro, Costa Rica.
- Fernández de Puelles, M. L., Grás, D., & Hernández-León, S. (2003). Annual cycle of zooplankton biomass, abundance, and species composition in the neritic area of the Balearic Sea, western Mediterranean. *Marine Ecology*, 24, 123-139.
- Fiedler, P. C. & Talley, L. D. (2006). Hydrography of the eastern tropical Pacific: A review. *Progress in Oceanography*, 69, 143-180.
- Fleminger, A. & Clutter, R. I. (1965). Avoidance of towed nets by zooplankton. *Limnology and Oceanography*, 10, 96-104.
- Gasca, R. & Morales-Ramírez, A. (2012). Hyperiid amphipods (Crustacea: Peracarida) of the Parque Nacional Isla del Coco, Costa Rica, Eastern Tropical Pacific. *Revista de Biología Tropical* 60 (Supl. 3), 223-233.
- Gasca, R. & Suárez-Morales, E. (1996). Introducción al Estudio del Zooplancton Marino. México, D.F.: El Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR)/CONACYT
- Gallienne, C. P. & Robins, D. B. (2001). Is *Oithona* the most important copepod in the world's oceans? *Journal of Plankton Research* 23, 1421-1432.
- Giraldo, A. & Gutiérrez, D. B. (2007). Composición taxonómica del zooplancton superficial en el Pacífico colombiano. *Investigaciones Marinas Valparaíso*, 35, 117-122.

- Glynn, P. W. (1973). Ecology of a Caribbean coral reef. The Porites reef-flat biotope, part II. Plankton community with evidence for depletion. *Marine Biology (Berl)*, 22, 1–21.
- Glynn, P. W. & Enochs, I. C. (2011). Invertebrates and their roles in coral reef ecosystems. In Z. Dubinsky, & N. Stambler (Eds), *Coral Reef: An ecosystem in transition*, (pp. 273-325). Netherlands: Springer.
- Gomez-Cruz, R. C., Gomez-Monreal, M. A., & Nikoleavich-Bulgakov, S. (2008). Efectos de los vórtices en los sistemas acuáticos y su relación con la química, biología y geología. *Interciencia: Revista de ciencia y tecnología de América*, 33, 741-746.
- Grant, G. C. (1977). Seasonal Distribution and Abundance of the Chaetognatha in the Lower Chesapeake Bay. *Estuarine and Coastal Marine Science*, 5, 809-824.
- Hamner, W. M & Carleton, J. H. (1979). Copepod swarms: Attributes and role in coral reef ecosystems. *Limnology and Oceanography*, 24, 1–14.
- Hamner, W. M., Jones, M. S., & Carleton, J. H. (1988). Zooplankton, planktivorous fish, and water currents on a windward reef face: Great Barrier Reef, Australia. *Bulletin of Marine Science*, 42, 459–479.
- Hammer, Ø., Harper, D. A., & Ryan, P. D. (2001). PAST: Paleontological Statistics software package for education and data analysis. *Paleontología Electrónica*, 4, 1-9.
- Hayward, T. L & McGowan, J. A. (1979). Pattern and structure in an oceanic zooplankton community. *American Zoology*, 19, 1045-1055.
- Heidelberg, K. B., Sebens, K. P., & Purcell, J. E. (1997). Effects of prey escape and water flow on feeding by the scleractinian coral *Meandrina meandrites*. *Proceedings of Eighth International Coral Reef Symposium*, 1081–1086.
- Heidelberg, K. B., Sebens, K., & Purcell, J. (2004). Composition and sources of near reef zooplankton on a Jamaican fore reef along with implications for coral feeding. *Coral Reefs*, 23, 263–276.
- Heidelberg, K., O’Neil, K., Bythell, J., & Sebens, K. (2010). Vertical distribution and diel patterns of zooplankton abundance and biomass at Conch Reef, Florida Keys (USA). *Journal of Plankton Research*, 32, 75-91.
- Hernández-León, S., Almeida, C., Torres, S., Montero, I., & Portillo-Hahnefeld, A. (2001). Zooplankton biomass and índices of feeding and metabolism in island-generated eddies around Gran Canaria. *Journal of Marine Systems*, 30, 51-60.
- Hernández-Trujillo, S., Esqueda-Escárcega, G., & Palomares-García, R. (2010). Variabilidad de la Abundancia del zooplancton en Bahía Magdalena Baja California Sur, México (1997-2001). *Latin American Journal of Aquatic Research*, 38, 438-446.
- Heywood, K. J., Barton, E. D., & Simpson, J. H. (1990). The effects of flow disturbance by an oceanic island. *Journal of Marine Research*, 48, 55-73.

- Houlbrèque, F., Tambutte, E., & Ferrier-Pagès, C. (2003). Effect of zooplankton availability on the rates of photosynthesis, and tissue and skeletal growth in the scleractinian coral *Stylophora pistillata*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 296, 145-166.
- Jacoby, C. A. & Greenwood, J. G. (1988). Spatial, temporal, and behavioral patterns in emergence of zooplankton in the lagoon of Heron Reef, Great Barrier Reef, Australia. *Marine Biology*, 97, 309-328.
- Jiménez, S., Suárez-Morales, E., & Morales-Ramírez, A. (2012). Some holoplanktonic polychaetes (Annelida: Polychaeta) from the Parque Nacional Isla del Coco, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 60 (Supl. 3), 207-222.
- Keppel, G. (1991). *Design and analysis: A researcher's handbook* (3rd ed.). Englewood Cliffs: Prentice-Hall, Inc.
- Kier, G., Kreft, H., Lee, T. M., Jetz, W., Ibsch, P. L., Nowicki, C., & Mutke, J. (2009). A global assessment of endemism and species richness across island and mainland regions. *Proceedings of the National Academy of Sciences of United States of America*, 106, 9322-9327.
- Lasker, H. R. (1976). Intraespecific variability of zooplankton feeding in the hemartipic coral *Montastrea carvenosa*, p. 101-109. In G. O. Mackie (ed.). *Coelenterate Ecology and Behavior*. Plenum Press, New York.
- Lizano, O. (2008). Dinámica de aguas alrededor de la Isla del Coco, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 56 (Supl. 2), 31-48.
- Longhurst, A. G. (1985). Relationship between diversity and the vertical structure of the upper ocean. *Deep-Sea Research*, 32, 1535-1570.
- Makabe, R., Nimura, A., & Fukuchi, M. (2012). Comparison of mesh size effects on mesozooplankton collection efficiency in the Southern Ocean. *Journal of Plankton Research*, 34, 432-436.
- Mantel, N. (1967). The detection of disease clustering and a generalized regression approach. *Cancer Research*, 27, 209-220.
- Mantel, N. & Valand, R. S. (1970). A technique of nonparametric multivariate analysis. *Biometrics*, 26:547-558.
- Maurer, D. & Vargas, J. A. (1984). Diversity of soft-bottom benthos in a tropical estuary: Gulf of Nicoya, Costa Rica. *Marine Biology*, 81, 97-106.
- Melo, P. A. M. C., de Melo Junior, M., de Macêdo, S. J., Araujo, M., & Neumann-Leitao, S. (2014). Copepod distribution and production in a Mid-Atlantic Ridge archipelago. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 86, 1-15.
- McEwen, G. F., Johnson, M. W., & Folsom, T. R. (1954). A statistical analysis of the performance of the Folsom Plankton Sample Splitter, based upon test observations. *Archives for Meteorology Geophysics and Klimatology*, 7, 502-527.

- McFarland, W., Wahl, C., Suchanek, T., & McAlary, F. (1999). The behavior of animals around twilight with emphasis on coral reef communities. In S. N. Archer, M. B. A. Djamgoz, E. R. Loew, J. C. Partridge, S. Vallergera (Eds.) *Adaptive mechanisms in the ecology of vision* (pp. 583–628). Netherlands: Springer.
- Mckinnon, A. D., Duggan, S., Böttger-Schnack, R., Gusmão, L. F. M., & O’Leary, R. A. (2012). Depth structuring of pelagic copepod biodiversity in waters adjacent to an Eastern Indian Ocean coral reef. *Microfauna Marina*, 7, 101-146.
- Mielke, W. (1992). Six representatives of the Tetragnonipitidae (Copepoda) from Costa Rica. *Journal of Natural History*, 47, 5-12.
- Mielke, W. (1994). *Microcanuella bisetosa* gen. n., sp. n., a new taxon of Canuellidae (Crustacea, Copepoda) from the Costa Rican Pacific coast, with remarks on *Galapacanuella beckeri*. *Bijdragen tot de Dierkunde*, 64, 55-64.
- Mielke, W. 1994. New records of two copepod species (Crustacea) from the Pacific coast of Costa Rica. *Microfauna Marina*, 9, 55-60.
- Mielke, W. (1994). Two co-occurring new Karllangia species (Copepoda: Ameiridae) from the Caribbean coast of Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 42, 141-153.
- Mielke, W. (1995) Species of the taxon Schizopera (Copepoda) from the Pacific coast of Costa Rica. *Microfauna Marina*, 10, 89–116.
- Mielke, W. (1997). New findings of interstitial Copepoda from Punta Morales, Pacific coast of Costa Rica. *Microfauna Marina*, 11, 271-280.
- Mohammadian, M. A., Hansson, S., & De Stasio, B. T. (1997). Are marine planktonic invertebrates food limited? The functional response of *Mysis mixta* (Crustacea, Mysidacea) in the Baltic Sea. *Marine Ecology Progress Series*, 150, 113-119.
- Morales-Ramírez, A. (1987). Caracterización del zooplancton marino del arrecife en el Parque Nacional Cahuita, Limón, Costa Rica. Tesis de Maestría, Sistema de Estudios de Posgrado, Universidad de Costa Rica, San José, Costa Rica.
- Morales-Ramírez, A. & Murillo, M. M. (1996). Distribution, abundance and composition of coral reef zooplankton, Cahuita National Park, Limon, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 44, 619-630.
- Morales-Ramírez, A. (2001). Biodiversidad marina de Costa Rica, los microcrutáceos: Subclase Copepoda (Crustacea: Maxillopoda). *Revista de Biología Tropical*, 49 (Supl. 2), 115-133.
- Morales-Ramírez, A. (2008). Caracterización cualitativa del zooplancton del Área de Conservación Marina Isla del Coco (ACMIC), Océano Pacífico de Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 56 (Supl. 2), 159-169.
- Morales-Ramírez, A., Suárez-Morales, E., Corrales, M., & Esquivel-Garrote, O. (2014). Diversity of the free-living marine and freshwater Copepoda (Crustacea) in Costa Rica: a review. *Zookeys*, 457, 15-33.

- Mujica, A. (1993). Zooplankton de las aguas circundantes a la Isla de Pascua (27° 08' S – 109° 26' W). *Ciencia y Tecnología del Mar*, 16, 55-61.
- Mujica, A. (2001). Larvas de crustáceos decápodos y crustáceos holoplanctónicos entorno a la Isla de Pascua. *Ciencia y Tecnología del Mar*, 29, 123-135.
- Muscantine, L. & Porter, J. W. (1977). Reef Corals: Mutualistic Symbioses Adapted to Nutrient-Poor Enviroments. *BioScience*, 27, 454-460.
- Nakajima, R., Yoshida, T., Othman, B. H., & Toda, T. (2008). Diel variation in abundance, biomass and size composition of zooplankton community over a coral reef in Redang Island, Malaysia. *Plankton Benthos Research*, 3, 216–226.
- Nakajima, R., Yoshida, T., Othman, B. H., & Toda, T. (2009). Diel variation of zooplankton in the tropical coral-reef water of Tioman Island, Malaysia. *Aquatic Ecology*, 43, 965–975.
- Nelson, C., Alldredge, A., McCliment, E., Amaral-Zettler, L., & Carlson, C. (2011). Depleted dissolved organic carbon and distinct bacterial communities in the water column of a rapidflushing coral reef ecosystem. *The International Society of Microbial Ecology Journal*, 5, 1374-1387.
- Ohtsuka, S. & Kubo, N. (1991). Larvaceans and their houses as important food for some pelagic copepods. *Bulletin of Plankton Society of Japan*, Special Volume, 535–551.
- Ohtsuka, S., Kubo, N., Okada, M., & Gushima, K. (1993). Attachment and feeding of pelagic copepods on larvacean houses. *Journal of Oceanography*, 49, 115–120.
- Ohtsuka, S., Böttger-Schnack, R., Okada, M., & Onbé, T. (1996). In situ feeding habits of *Oncaea* (Copepoda: Poecilostomatoida) from the upper 250m of the central Red Sea, with special reference to consumption of appendicularian houses. *Bulletin of Plankton Society of Japan*, 43, 89–105.
- Ohlhorst, S. L. (1982). Diel migrations patterns of demersal reef zooplankton. *Journal of Experiment of Marine Biology Ecology*, 60, 1-15.
- Omori, M. (1978). Some factors affecting dry weight, organic weight and concentration of carbón and nitrogen in freshly prepared and in preserved zooplankton. *Intionale Revue Gesamten Hydrobiologie und Hydrographie*, 63, 261-269.
- Palardy, J., Grittoli, A., & Matthews, K. (2006). Effect of naturally changing zooplankton concentrations on feeding rates of two coral species in the Eastern Pacific. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 331, 99-107.
- Palomares, R., Suárez-Morales, E., & Hernández, S. (1998). Catálogo de los copépodos (Crustacea) pelágicos del Pacífico mexicano. México, D.F: ECOSUR/CICIMAR.
- Quinn, G. P. & Keough, M.J. (2003). *Experimental Design and Data Analysis for Biologists*. Cambridge, U K: Cambridge University.
- R Development Core Team (2008). *R: A language and environment for statistical computing*. Vienna: R Foundation for Statistical Computing.

- Ramírez, A., Paaby, P., Pringle, C.M., & Aguero, G. (1998). Effect of habitat type on benthic macroinvertebrates in a tropical lowland streams, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 46 (Suppl.6), 201-213.
- Raffaelli, D., Bell, E., Weithoff, G., Matsumoto, A., Cruz-Motta, J.J., Kerhaw., P., Parker., R., Parry, D., & Jones, M. (2003). The ppm and downs of benthic ecology: considerations of scale, heterogeneity and surveillance for benthic-pelagic coupling. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 285, 191-203.
- Rassoulzadegan, F. & Gostan, J. (1976). Répartition des Ciliés pélagiques dans les eaux de Villefranche-sur-Mer. Remarques sur la dispersion du microzooplancton en mer et à l'intérieur des échantillons dénombrés par la méthode d'Uthermö. *Annales de l'Institut océanographique Paris*, 87-175.
- Renon, J. R. (1993). Répartition du copépode planctonique *Undinula vulgaris* (pana) dans trois types de mi lieux coralliens. *Anna/d'Institute Océanographique*. Paris, 69, 239 -247.
- Richardson, A. J. (2008). In hot water: zooplankton and climate change. *International Council of the Exploration of the Sea Journal of Marine Science*, 65, 279–295.
- Robichaux, D. M., Cohen, A. C., Reaka, M. L., & Allen, D. (1981). Experiments with Zooplankton on Coral Reefs, or, Will the Real Demersal Plankton Please Come Up?, *Marine Ecology*, 2, 77-94.
- Rodríguez, K. & Morales-Ramírez, A. (2012). Composición y distribución del mesozooplancton en una zona de afloramiento costero (Bahía Culebra, Costa Rica) durante La Niña 1999 y el 2000. *Revista de Biología Tropical*, 60, 143-157
- Sabatini, M. (2008). El ecosistema de la plataforma patagónica austral, marzo-abril 2000. Composición, abundancia y distribución del zooplancton. *Revista de Investinvestigación y Desarrollo Pesquero*, 19, 5-21.
- Schnack-Schiel, S. & Isla, E. (2005). The role of zooplankton in the pelagic-benthic coupling of the Southern Ocean. *Scientia Marina*, 69, 39-55.
- Sebens K. P. (1987). Coelenterata. In F. J. Vernberg, & T. J. Pandian (Eds.), *Animal energetics* (pp. 55–120). New York, NY: Academic Press.
- Sibaja-Cordero, J.A., Cortés, J., & Dean, H.K. (2012). Depth diversity profile of polychaetes worms in Bahía Chatham, Isla del Coco National Park, Pacific of Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 60 (Suppl. 3), 293-301.
- Sibaja-Cordero, J. (2012). Composición de la macrofauna bentónica en substratos sedimentarios del Parque Nacional Isla del Coco, Costa Rica. Tesis de Doctorado en Biología con mención internacional. Universidad de Vigo, España.
- Sibaja-Cordero, J. A., Troncoso, J., & Cortés, J. (2012). The lancelet *Asymmetron lucayanum* complex in Cocos Island National Park, Pacific Costa Rica. *Pacific Science*, 66, 523-528.

- Simpson, J. H. & Tett, P. B. (1986). Island stirring effects on phytoplankton growth. In J. Bowman, M. Yentsch, & W. T. Peterson (Eds), *Tidal Mixing and Plankton Dynamics* (pp. 41-76). New York: Springer.
- Sorokin, Y. I. (1993). Aspects of trophic relations, productivity and energy balance in coral reef ecosystems. *Journal of Ecosystems of the World*, 25, 401-418.
- Spalding, M. D., C, Ravilious & E. P. Green. (2001). *World Atlas of Coral Reefs*. UNEP-World Conservation Monitoring Centre. Berkeley, CA: University of California Press.
- Steinberg, D. K., M. W. Silver., C. H. Pilskaln., S. L. Coale & J. B. Paduan. (1994). Midwater zooplankton communities on pelagic detritus (giant larvacean houses) in Monterey Bay, California. *Limnology Oceanography*, 39, 1606–1620.
- Steinberg, D. K. (2008). A comparison of mesopelagic mesozooplankton community structure in the subtropical and subarctic North Pacific Ocean. *Deep Sea Research*, 55, 1615–1635.
- Suárez-Morales, E. & Gasca, R. (1994). Zooplankton Biomass Fluctuations in a Mexican Caribbean Bay (Bahía de la Ascensión) during a Year Cycle. *Caribbean Journal of Science*, 30, 116-123.
- Suárez-Morales, E. & Rivera-Arriaga, E. (1998). Zooplankton e hidrodinámica en zonas litorales y arrecifales de Quintana Roo, México. *Hidrobiología*, 8(1), 19-32.
- Suárez-Morales, E. & Morales-Ramírez, A. (2009). New species of Monstrilloidea (Crustacea: Copepoda) from the Eastern Tropical Pacific. *Journal of Natural History*, 43, 1257-1271.
- Suárez-Morales, E., Carrillo, A., & Morales-Ramírez, A. (2013). Report on some monstrilloids (Crustacea: Copepoda) from a reef area off the Caribbean coast of Costa Rica, Central America with description of two new species. *Journal of Natural History*, 47, 619-638.
- Suárez-Morales, E & Gasca, R. (2012). A new *Lepeophtheirus* (Copepoda: Siphonostomatoida: Caligidae) from Isla del Coco National Park, Costa Rica, Eastern Tropical Pacific. *Revista de Biología Tropical*, 60 (Supl. 3), 235-242.
- Trager, G., Achituv, Y. & Genin, A. (1994). Effects of prey escape ability, flow speed, and predator feeding mode on zooplankton capture by barnacles. *Marine Biology*, 120, 251–259.
- Tseng, L. Ch., Dahms, H. U., Hung, J. J., Chen, Q. Ch., & Hwang, J. S. (2011). Can different mesh sizes affect the results of copepod community studies?, *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 398, 47–55.
- Vargas, J. A., Dean, H. K., Maurer, D., & Orellana P. (1985). Lista preliminar de los invertebrados asociados a los sedimentos del Golfo de Nicoya, Costa Rica. *Brenesia*. 24, 327-342.
- Vargas, J.A. (1987). The benthic community of an intertidal mud flat in the Gulf of Nicoya, Costa Rica. Description of the community. *Revista de Biología Tropical*, 35: 229-316.
- Walters, K. & Bell, S. S. (1984). Diel patterns of active vertical migrations in seagrass meiofauna. *Marine Ecology Progress Series*, 34, 95-103.

Wellington, G. M. (1982). An experimental analysis of the effects of light and zooplankton on coral zonation. *Oecologia*, 52, 311-320.

Wells, J. B. J. (2007). An annotated checklist and keys to the species of Copepoda Harpacticoida (Crustacea). Auckland: Magnolia Press.

Wu, C. J., Shin, C. M., & Chiang, K. P. (2011). Does the mesh size of the plankton net affect the result of statistical analyses of the relationship between the copepod community and water masses?, *Crustaceana*, 84, 1069-1083.

Yahel, R., Yahel, G., Berman, T., Jaff, J. S., & Genin, A. (2005). Diel pattern with abrupt crepuscular changes of zooplankton over a coral reef. *Limnology and Oceanography*, 50, 930-944.

8. Apéndices

Apéndice 1. Cuadro de cantidades para cada una de las categorías del macrozooplancton

Año	2009	2010	2011	2012
Copepoda	35	32	33	38
Otros*	27	25	32	21
Zooplancton Gelatinoso	4	3	5	3
Total	66	60	70	62

* Otros: Appendicularia, crustáceos no copépodos, Ictioplancton, Polychaeta, Chaetognatha, Gastropoda, Bivalvia, Nauplios.

Apéndice 2. Cuadro de presencia-ausencia durante los años de muestreo de las especies de copépodos capturados en el macrozooplancton.

Orden	Familia	Especie	2009	2010	2011	2012
Calanoida	Acartiidae	<i>Acartia clausi</i> Giesbrecht, 1889	X	X	X	X
		<i>Acartia danae</i> Giesbrecht, 1889				X
	Aetideidae	<i>Euchirella</i> sp Giesbrecht, 1888	X			
Calanidae		<i>Calanus pacificus</i> Leach, 1816	X	X	X	X
		<i>Canthocalanus pauper</i> (Giesbrecht, 1888)	X	X	X	X
		<i>Cosmocalanus darwini</i> (Lubbock, 1860)	X	X	X	X
		<i>Undinula vulgaris</i> (Dana, 1849)	X	X	X	X
		<i>Candacia truncata</i> Dana, 1846			X	X
Candaciidae		<i>Candacia catula</i> (Giesbrecht, 1889)	X	X	X	X
		<i>Candacia longimana</i> Dana, 1846	X			
		<i>Candacia pachydactyla</i> Dana, 1849	X	X	X	X
		<i>Candacia truncata</i> Dana, 1846			X	X
Centropagidae		<i>Centropages calaninus</i> (Dana, 1849)	X	X	X	X
		<i>Centropages furcatus</i> (Dana, 1849)	X	X		X
		<i>Centropages gracilis</i> (Dana, 1849)	X			
Clausocalanidae		<i>Clausocalanus arcuicornis</i> (Dana, 1849)	X	X	X	X
		<i>Clausocalanus furcatus</i> (Brady, 1883)		X		
Euchaetidae		<i>Euchaeta indica</i> Wolfenden, 1905	X	X	X	X
		<i>Euchaeta plana</i> Mori, 1937			X	X
		<i>Euchaeta rimana</i> Bradford, 1974	X	X		X
Lucicutiidae		<i>Lucicutia flavicornis</i> (Claus, 1863)			X	
Metridinidae		<i>Pleuromamma gracilis</i> Claus, 1863			X	
Paracalanidae		<i>Acrocalanus gracilis</i> Giesbrecht, 1889	X	X	X	X
		<i>Calocalanus pavo</i> (Dana, 1852)		X		
		<i>Paracalanus aculeatus</i> Giesbrecht, 1889	X	X		

Apéndice 2. (Continuación...)

Orden	Familia	Especie	2009	2010	2011	2012
Calanoida	Pontellidae	<i>Calanopia americana</i> Dana, 1852	X			X
		<i>Labidocera acuta</i> (Dana, 1849)				X
		<i>Labidocera detruncata</i> (Dana, 1849)		X	X	X
		<i>Pontella</i> sp. Esquivel-Garrote <i>et al.</i> en rev.				X
		<i>Pontellina plumata</i> (Dana, 1849)	X		X	X
	Rhincalanidae	<i>Rhincalanus cornutus</i> (Dana, 1849)			X	
	Scolecitrichidae	<i>Scolecithrix bradyi</i> Giesbrecht, 1888	X			
		<i>scolecithrix danae</i> (Lubbock, 1856)	X		X	X
	Subeucalanidae	<i>Subeucalanus</i> sp. Geletin, 1976				
	Cyclopoida	Temoridae	<i>Temora discaudata</i> Giesbrecht, 1889	X	X	X
Oithonidae		<i>Oithona plumifera</i> Baird, 1843	X	X	X	X
		<i>Oithona similis</i> Claus, 1866	X			X
Harpacticoida	Ectinosomatidae	<i>Microsetella rosea</i> (Dana, 1847)		X	X	
Monstrilloida	Monstrillidae	<i>Cymbasoma cocoense</i> Suárez-Morales & Morales-Ramírez, 2009			X	
		<i>Monstrillopsis chathamensis</i> Suárez-Morales & Morales-Ramírez, 2009				X
Poecilostomatoida	Corycaeidae	<i>Corycaeus latus</i> Dana, 1849			X	X
		<i>Corycaeus ovalis</i> Claus, 1863			X	X
		<i>Corycaeus speciosus</i> Dana, 1849			X	X
		<i>Farranula gibbula</i> (Giesbrecht, 1891)	X	X	X	
	Oncaeidae	<i>Oncaea</i> Philippi, 1843	X	X	X	X
	Sapphirinidae	<i>Copilia mirabilis</i> (Dana, 1852)	X	X	X	X
		<i>Copilia quadrata</i> Dana, 1849				X
		<i>Sapphirina angusta</i> Dana, 1849	X	X	X	X
		<i>Sapphirina darwini</i> Haeckel, 1864	X	X		X
		<i>Sapphirina gastrica</i> Giesbrecht, 1891	X	X	X	X
	<i>Sapphirina metallina</i> Dana, 1849		X			
	<i>Sapphirina scarlata</i> Giesbrecht, 1891	X	X			
	<i>Sapphirina stellata</i> Giesbrecht, 1891	X			X	

Apéndice 3. Taxa capturados dentro del mesozooplankton.

Taxones	Filo/Subfilo	Clase/Subclase	Orden/Suborden	Familia	Género/Especie	
Hydromedusae	Cnidaria	Hydrozoa			Indet.	
				Siphonophorae	Indet.	
	Mollusca	Gastropoda	Thecostomata		Indet.	
					Bivalvia	Indet.
	Annelida	Polychaeta		Indet.		
	Artropoda/Crustacea	Brachiopoda	Cladocera	Podonidae	<i>Evadne sp.</i> Lovén, 1836	
					Ostracoda	Indet.
Larva Cipris		Maxillopoda		Halocypridina	Halocyprididae	<i>Eucochoecia sp.</i> Müller, 1890
Copepodito		Copepoda	Calanoida	Acartiidae	<i>Acartia danae</i> Giesbrecht, 1889	
				Calanidae	<i>Calanus pacificus</i> Leach, 1816 <i>Canthocalanus pauper</i> (Giesbrecht, 1888) <i>Cosmocalanus darwini</i> (Lubbock, 1860) <i>Undinula vulgaris</i> (Dana, 1849)	
				Candaciidae	<i>Candacia catula</i> (Giesbrecht, 1889) <i>Candacia longimana</i> Dana, 1846 <i>Candacia pachydactyla</i> Dana, 1849 <i>Candacia truncata</i> Dana, 1846	
				Centropagidae	<i>Centropages calaninus</i> (Dana, 1849) <i>Centropages furcatus</i> (Dana, 1849)	
				Clausocalanidae	<i>Clausocalanus arcuicornis</i> (Dana, 1849) <i>Clausocalanus furcatus</i> (Brady, 1883)	
				Euchaetidae	<i>Euchaeta indica</i> Wolfenden, 1905 <i>Euchaeta plana</i> Mori, 1937 <i>Euchaeta rimana</i> Bradford, 1974	
				Lucicutiidae	<i>Lucicutia flavicornis</i> (Claus, 1863)	
				Paracalanidae	<i>Acrocalanus gracilis</i> Giesbrecht, 1889 <i>Calocalanus pavo</i> (Dana, 1852) <i>Paracalanus aculeatus</i> Giesbrecht, 1889	
				Pontellidae	<i>Calanopia americana</i> Dana, 1852 <i>Labidocera</i> (Dana, 1849) <i>Pontellina plumata</i> (Dana, 1849)	
				Scolecitrichidae	<i>scolecitrix danae</i> (Lubbock, 1856)	
				Subeucalanidae	<i>Subeucalanus</i> sp. Geletin, 1976	
				Temoridae	<i>Temora discaudata</i> Giesbrecht, 1889 <i>Temora stylifera</i> (Dana, 1849)	
			Cyclopoida	Oithonidae	<i>Oithona plumifera</i> Baird, 1843 <i>Oithona similis</i> Claus, 1866	

Apéndice 3. (Continuación...)

Taxones	Filo/Subfilo	Clase/Subclase	Orden/Suborden	Familia	Género/Especie
			Harpacticoida	Ectinosomatidae	<i>Microsetella rosea</i> (Dana, 1847)
				Miraciidae	<i>Macrosetella gracilis</i> (Dana, 1847)
				Peltiidae	<i>Clytemnestra scutellata</i> Dana, 1847
			Poecilostomatoida	Corycaeidae	<i>Corycaeus catus</i> Dahl F., 1894
					<i>Corycaeus furcifer</i> Claus, 1863
					<i>Corycaeus latus</i> Dana, 1849
					<i>Corycaeus ovalis</i> Claus, 1863
					<i>Corycaeus speciosus</i> Dana, 1849
					<i>Farranula gibbula</i> (Giesbrecht, 1891)
				Oncaeidae	<i>Oncaea</i> Philippi, 1843
				Sapphirinidae	<i>Sapphirina gastrica</i> Giesbrecht, 1891
			Siphonostomatoida		Indet.
Nauplio		Malacostraca	Amphipoda		Indet.
			Decapoda	Alpheidae	Indet.
Zoea				Callianasidae	Indet.
Cangrejo				Grapsidae	Indet.
Prezoea Cangrejo				Sergestidae	Indet.
Larva decapoda				Xanthidae	Indet.
Misis camarón					Indet.
			Euphausiacea		Indet.
			Isopoda		Indet.
			Mysida		Indet.
			Stomatopoda		Indet.
		Chaetognatha			Indet.
		Tunicata	Appendicularia		Indet.
			Thaliacea	Doliolida	Indet.
Huevo pez	Vertebrata	Actinopterygii			Indet.
Larva pez					Indet.

Apéndice 4. Cuadro de resultados de la prueba Mantel para cada una de las redes utilizadas, según hora y abundancia promedio.

Sitio	Categoría	Red (μm)	r	p
Chatham	Copepoda	500	-0.01	0.507
	Otros	500	-0.07	0.629
	Zooplankton Gelatinoso	500	-0.23	0.969
Wafer	Copepoda	500	-0.05	0.544
	Otros	500	0.40	0.148
	Zooplankton Gelatinoso	500	-0.05	0.183
Weston	Copepoda	500	0.18	0.190
	Otros	500	0.19	0.213
	Zooplankton Gelatinoso	500	0.16	0.225
Todos los sitios	Por taxón	500	-0.02	0.548
Todos los sitios	Por categoría	500	-0.02	0.596
Chatham	Por categoría	500	0.48	0.303
Wafer	Por categoría	500	0.07	0.316
Weston	Por categoría	500	-0.01	0.473
Chatham	Copepoda	200	-0.29	0.965
	Otros	200	-0.09	0.688
	Zooplankton Gelatinoso	200	-0.39	0.995
Wafer	Copepoda	200	0.37	0.195
	Otros	200	0.42	0.137
	Zooplankton Gelatinoso	200	0.43	0.290
Weston	Copepoda	200	0.29	0.130
	Otros	200	0.21	0.160
	Zooplankton Gelatinoso	200	0.99	0.336
Chatham	Por taxón	200	0.26	0.938
Wafer	Por taxón	200	0.50	0.051
Weston	Por taxón	200	0.29	0.155