

Bloom algal y abundancia de copépodos en el golfo de Cariaco, Venezuela (Caribe Suroriental)

Algal bloom and abundance of copepods in the gulf of Cariaco, Venezuela (Southeast Caribbean)

Brightdoom Márquez-Rojas^{1*} Luis Troccoli² y Rafael Díaz-Ramos¹

1. Laboratorio de zooplancton, Instituto oceanográfico, Universidad de Oriente, Cumana, Sucre, Venezuela

2. Instituto de investigaciones Científicas, Universidad de Oriente, Boca de Río, Nueva Esparta, Venezuela

*Autor de correspondencia: bmarquez2001@gmail.com

Recibido: 07 de abril de 2021

Aceptado: 01 de junio de 2021

Publicación en línea: 03 de septiembre de 2021

Palabras clave:

fitoplancton; florecimientos algales nocivos; precipitaciones, copépodos, zooplancton

Key words:

phytoplankton; harmful algal blooms; precipitation; copepods; zooplankton

Resumen

Dentro del zooplancton, los copépodos son uno de los principales consumidores de fitoplancton. Por tanto, estos organismos son potenciales consumidores de las especies de dinoflagelados que producen toxinas. En este sentido, se estudiaron los efectos de las floraciones de algas nocivas (FAN) sobre los copépodos de la zona oriental del golfo de Cariaco, Venezuela. Se recolectaron muestras mensuales de junio de 2009 a mayo de 2010, en nueve estaciones distribuidas en tres zonas. Para el zooplancton, se empleó una red estándar de plancton de 333 μm , mientras que el fitoplancton se colectó a través de botella de agua (250 mL). Se midieron la temperatura ($^{\circ}\text{C}$), la salinidad (UPS), el oxígeno disuelto (mL.L^{-1}), la abundancia fitoplanctónica (cel.mL^{-1}), la concentración de clorofila *a* (mg.m^{-3}) y los nutrientes inorgánicos (nitrato, nitrito, fosfato y silicato). La salinidad y el oxígeno disuelto resultaron significativamente diferentes de acuerdo con el modelo multifactorial de dos factores: períodos y zonas con dos y tres niveles, respectivamente. Las mayores concentraciones de Cl-*a* (0-26,49 mg.m^{-3}) y de la abundancia fitoplanctónica (37-1,247 cel.mL^{-1}) se reportaron en el período de lluvia (junio-julio de 2009). La comunidad zooplanctónica estuvo dominada por los copépodos (78 % de abundancia relativa), con abundancias totales entre 2 – 4,543 ind.m^{-3} , y no mostró diferencias temporales ni espaciales. Durante el estudio se observó una sola floración algal durante junio-julio de 2009, dominada por *Prorocentrum mexicanum* y *Gymnodinium catenatum*. Se observó una correlación positiva entre los máximos de abundancia de *Acartia tonsa* y *Temora turbinata* con la mayor presencia de dinoflagelados tóxicos. La riqueza de copépodos fue relativamente baja debido a la dominancia de más del 90 % de *A. tonsa* y *T. turbinata*. Se sugiere que *A. tonsa* es capaz de ingerir estos dinoflagelados y utilizarlos sin sufrir efectos deletéreos aparentes.

Abstract

Among the zooplankton, copepods are one of the main consumers of phytoplankton and, as such, these organisms are potential consumers of the dinoflagellate species that produce toxins. In this sense, the relationship between harmful algal blooms (HAB) on the copepods were studied in the eastern area of the Gulf of Cariaco, Venezuela. Monthly samples were collected from June 2009 to May 2010, in 9 stations distributed in three areas. Zooplankton was collected by a standard 333 μm plankton mesh, whereas phytoplankton were collected by water bottle (250 mL). Temperature ($^{\circ}\text{C}$), salinity (UPS), dissolved oxygen (mL.L^{-1}), phytoplankton abundance (cel.mL^{-1}), chlorophyll *a* concentration (mg.m^{-3}) and inorganic nutrients (nitrate, nitrite, phosphate and silicate) were measured. Salinity, dissolved oxygen, phosphate and silicate concentrations were significantly different according to the multifactorial model of two factors: sampling period and geographic zones with two and three levels, respectively. The highest concentrations of Chl- *a* (ND - 26.49 mg.m^{-3}) and phytoplankton abundance (37 – 1.247 cel.mL^{-1}) were reported during the rainy season (junio-julio 2009). The zooplankton community was dominated by copepods (78 % relative abundance), with total abundance varying between 2 - 4543 ind.m^{-3} and did not show temporal or spatial differences. During the study, a single algal bloom was observed during the rainy period, dominated by *Prorocentrum mexicanum* and *G. catenatum*. A positive correlation was observed between the maximum abundance of *Acartia tonsa* and *Temora turbinata* with the highest presence of toxic dinoflagellates. The richness of copepods was relatively low, due to the dominance of more than 90 % of *A. tonsa* and *T. turbinata*. It is suggested that *A. tonsa* is able to ingest these dinoflagellates and use them without suffering apparent deleterious effects.



Introducción

El fitoplancton marino desempeña un papel clave en el secuestro de CO₂ atmosférico, en la productividad primaria y en los ciclos biogeoquímicos (Simon *et al.*, 2009). Los componentes importantes de fitoplancton marino son las diatomeas (Bacillariophyceae), dinoflagelados (Dinophyceae), microalgas verdes (Chlorophyceae), algas verdes azuladas (Cyanobacteria), silicoflagelados, cocolitofóridos y el nanoplancton y picoplancton (Vaulot *et al.*, 2008).

La distribución del fitoplancton en el océano es el resultado de múltiples adaptaciones de los grupos de microalgas a las condiciones ambientales (p. ej., temperatura, nutrientes, luz, turbulencia, entre otras) (Cloern y Dufford, 2005). En algunas zonas, las condiciones ambientales favorables pueden provocar la proliferación de estas microalgas en elevadas concentraciones (millones de células por mililitro) y, a menudo, la decoloración de la superficie del mar. Estos fenómenos naturales se denominan "floraciones de algas nocivas" (FAN) o "mareas rojas". En muchos casos la proliferación de algas planctónicas es beneficiosa para la acuicultura y las pesquerías, especialmente en el caso de "floraciones primaverales" de latitudes altas. Sin embargo, algunas floraciones de algas pueden tener efectos negativos, causando graves pérdidas económicas a la acuicultura, la pesca y el turismo; también generan importantes perturbaciones ambientales e impactos significativos en la salud humana (Anderson *et al.*, 2012; Martínez *et al.*, 2017).

Existen alrededor de 5,000 especies de fitoplancton marino (Simon *et al.*, 2009; Hernández-Becerril, 2014). De estas, aproximadamente 300 especies, incluyendo miembros de diatomeas, dinoflagelados, raphidofitos, primnesiofitos, cianobacterias y silicoflagelados, pueden provocar la proliferación de algas nocivas. Solo unas pocas docenas de estas especies tienen la capacidad de producir toxinas potentes que pueden entrar en la trama trófica a través de los peces y los mariscos y posteriormente llegar a los humanos. Estas toxinas pueden provocar síndromes venenosos como parálisis, intoxicación por mariscos (PSP), intoxicación diarreaica por mariscos (DSP), intoxicación amnésica por mariscos (ASP) e intoxicación neurotóxica por mariscos (NSP) en consumidores humanos. Además, puede ocurrir intoxicación por pescado con ciguatera (CFP), que provoca enfermedad o muerte en humanos (Anderson *et al.*, 2012).

Aunque las FAN son fenómenos naturales y se han producido a lo largo de la historia (Ho y Hodgkiss, 1991), estudios a nivel

global indican que han aumentado en frecuencia y distribución geográfica durante las últimas décadas (Anderson *et al.*, 2012). Entre las causas principales de estos aumentos se destaca el enriquecimiento de nutrientes en las aguas costeras, que se conoce como eutrofización costera. Por ello, la eutrofización por procesos naturales como surgencia costera, circulación, fenómenos de convección y aporte de los ríos, así como por actividades antropogénicas, es el principal factor responsable de las floraciones algales.

La dinámica estacional y la sucesión de la comunidad de fitoplancton están estrechamente relacionadas con cambios en la estructura de la columna de agua, la disponibilidad de luz y nutrientes y la presión ejercida por el consumo de zooplancton (Hernández-Becerril *et al.*, 2007). Por ello, las modificaciones en la estructura de la comunidad (taxonómica o estructura por tamaños o grupos funcionales) pueden afectar a los ciclos biogeoquímicos y la transferencia trófica de energía a niveles superiores, con repercusiones sobre la productividad secundaria del ecosistema (Cloern y Dufford, 2005; Falkowski y Oliver, 2007).

En general, se suele afirmar que la abundancia del zooplancton depende de la del fitoplancton, pero los ritmos fisiológicos son diferentes, por lo que el máximo de producción de zooplancton no coincide con la cúspide de producción de fitoplancton (Cloern y Dufford, 2005), sino típicamente con un desfase temporal. Por lo tanto, la tasa de pastoreo del zooplancton es uno de los principales factores que influyen en la biomasa fitoplanctónica y también en el desarrollo de floraciones de algas. Además, las toxinas o metabolitos producidos por ciertas especies del fitoplancton ejercen influencia venenosa sobre los herbívoros del zooplancton (Fistarol *et al.*, 2003; Granéli y Hansen, 2006). Como consecuencia del espectacular crecimiento del fitoplancton, la perturbación producida por las FAN altera el equilibrio entre el fitoplancton y el zooplancton, y el éxito de una especie de fitoplancton no solo depende de su tasa de crecimiento específica, sino también de la diferencia entre crecimiento y pérdida por pastoreo u otras causas naturales. Por consiguiente, el mesozooplancton desempeña un papel clave en el control, la estructura y el desarrollo de floraciones de dinoflagelados (Jansen *et al.*, 2006).

La concentración de clorofila *a* (Cl-*a*) es uno de los indicadores de la biomasa fitoplanctónica. Su presencia refleja el efecto integrado de muchos de los parámetros de calidad del agua. Así mismo, indica el material vegetal total disponible en el agua en las etapas primarias de la cadena alimentaria. La

proliferación del fitoplancton puede colorear el agua cuando las concentraciones de *Chl-a* alcanzan valores $>20 \text{ mg.L}^{-1}$ (Padmakumar, 2010); por lo tanto, la *Chl-a* es una medida ampliamente usada para el monitoreo de las floraciones algales nocivas (Anderson *et al.*, 2001), que se utilizará en el presente estudio.

En las costas del oriente venezolano, y muy particularmente en el extremo oriental del golfo de Cariaco (saco del golfo), pueden observarse con frecuencia las FAN (Ferraz-Reyes *et al.*, 1985; La Barbera-Sánchez *et al.*, 1991a). Además, se indica la estacionalidad lluviosa (mayo-noviembre) como la época más favorable para su ocurrencia. En tal sentido, las investigaciones que se han llevado a cabo sobre las FAN se han basado en la identificación de las especies de microalgas que las producen y sus toxinas, infiriendo que dichas toxinas pueden ser acumuladas por el zooplancton, los moluscos bivalvos, así como en las vísceras de pequeños peces pelágicos como la sardina, lo que causa en algunas ocasiones mortandades de mamíferos u otros vertebrados depredadores.

Tomando en cuenta lo mencionado, aunado a la ausencia de estudios que relacionen los efectos de las FAN sobre los copépodos en el extremo oriental del golfo de Cariaco, surge la necesidad de llevar a cabo esta investigación en esta área estratégica de interés ecológico y económico. Por lo tanto, se esperan cambios espaciales y temporales en la abundancia y

composición de los copépodos debido a que las especies de fitoplancton tóxicas muestran diferentes respuestas a las condiciones ambientales presentes en el medio.

Materiales y métodos

Área de estudio

El sector oriental o saco del golfo de Cariaco está ubicado en la zona oriental de Venezuela ($10^{\circ}26'$ y $10^{\circ}31'N$ y $63^{\circ}38'$ y $63^{\circ}45'O$; figura 1a). Sus dimensiones son de aproximadamente 9 km de ancho y 17 km de largo. En esta área se encuentran las profundidades menores ($<40 \text{ m}$). Los ríos Carinicua y Cariaco desembocan en el extremo oriental, mientras que las quebradas Oricoto y López, en la parte sur, formando los mayores drenajes continentales y posiblemente la fuente abastecedora de gran parte de los compuestos sedimentarios que están almacenados en esta área (Caraballo, 1982).

El área de estudio presenta una estacionalidad acentuada a comienzo del año, que se puede distinguir por los parámetros físicos de la columna de agua causados por el desplazamiento estacional de la zona de convergencia intertropical (ITCZ), que provoca una variabilidad significativa en el régimen del viento, las corrientes y la descarga de ríos (Jury, 2017; Rueda-Roa *et al.*, 2018).

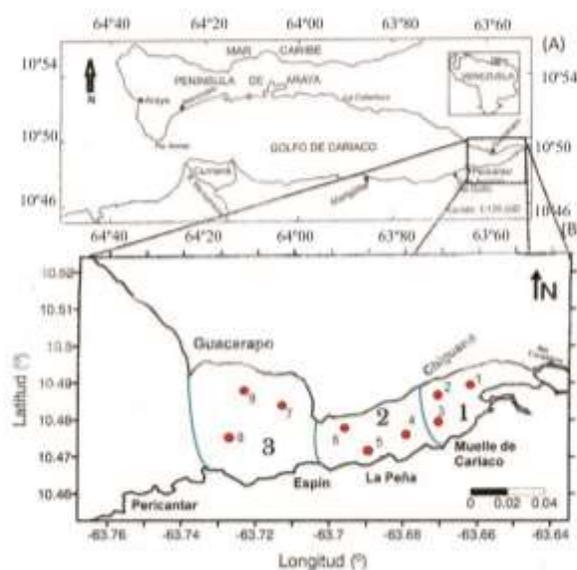


Figura 1. (a) Localización geográfica del golfo de Cariaco; (b) área de estudio con las estaciones de muestreo en el extremo oriental del golfo de Cariaco

Muestreo

El diseño empleado para tomar las muestras fue un muestreo por conglomerado bietápico con submuestra (Cochran, 1977). Este se basó en dividir el sector oriental del golfo en tres zonas, y dentro de cada zona se seleccionaron tres estaciones al azar (nueve muestras en total por muestreo): la zona 1 o interna comprendió las estaciones 1, 2 y 3, con profundidades entre 0-9 m; la zona 2 o intermedia fue conformada por las estaciones 4, 5 y 6, con profundidades entre 3-35 m, y la zona 3 o externa se constituyó por las estaciones 7, 8 y 9, con la zona más profunda entre 10-40 m (figura 1b).

Las muestras fueron recolectadas mensualmente entre junio de 2009 y enero de 2010, asegurando la representatividad en el período de lluvias (junio-septiembre de 2009 y mayo de 2010) y sequía (octubre de 2009 a abril de 2010). Se midieron in situ la temperatura (°C), la salinidad (UPS) y el oxígeno disuelto (mL.L^{-1}) con una sonda multiparamétrica (YSI 556 MPS). También se tomaron muestras de agua superficial para las determinaciones de los nutrientes (nitrato, nitrito, amonio, fosfato y silicato) en botellas de polipropileno de 500 mL de capacidad, mantenidas refrigeradas hasta su procesamiento de acuerdo a la metodología de Parsons *et al.* (1984), las cuales se encuentran bien detalladas en Martínez *et al.* (2011) y Márquez-Rojas *et al.* (2017).

Paralelamente, se recolectaron muestras de agua superficial en botellas de polietileno (250 mL) para la abundancia microalgal y se fijaron con formalina al 4 %, neutralizada con hexametilentetramina. La *Cl-a* en la superficie se determinó según el método descrito por Lorenzen, modificado y mejorado por Parsons *et al.* (1984), para lo cual se empleó un espectrofotómetro Genesys 8 y se recolectaron muestras en botellas de polietileno oscuras (2 L).

Las muestras zooplanctónicas fueron recolectadas a nivel superficial (<30 m), con una red de 333 μm de abertura de malla y 60 cm de diámetro, a una velocidad de dos nudos durante 15 min. La red estaba equipada con un flujómetro para estimar el volumen de agua filtrado. Las muestras con el material biológico fueron depositadas en botellas de polipropileno de 500 mL de capacidad y conservadas en formalina tamponada con tetraborato sódico, manteniendo la concentración final al 5 %.

Trabajo en el laboratorio

La abundancia microalgal se determinó según el método de sedimentación de Utermöhl descrito por Edler y Elbrächter

(2010). Por su parte, el fitoplancton se identificó según los trabajos de Tomas (1997), Berard-Therriault *et al.* (1999) y Rivera-Tenenbaum (2006). Los cocolitofóridos *Emiliania huxleyi* y *Gephyrocapsa oceanica* se nombraron *Emiliania-Gephyrocapsa* porque la microscopía óptica empleada no permitió diferenciar sus cocolitos.

Para determinar la abundancia y la ubicación taxonómica de los copépodos, las muestras fueron concentradas (400 mL) con tres submuestras de 5 mL con una pipeta Stempel, y se procedió, bajo un microscopio estereoscópico 60 x, al conteo e identificación de los copépodos adultos y juveniles al más bajo nivel taxonómico posible. En este proceso se emplearon las claves de identificación especializadas de Campos-Hernández y Suárez-Morales (1994) y Bradford-Grieve *et al.* (1999), así como la base de datos de Razouls *et al.* (2021). El número de organismos contados se dividió entre el volumen de agua filtrada, por lo que los resultados se estandarizaron a ind.m^{-3} .

Análisis estadístico

Se aplicó un modelo multifactorial de dos factores: períodos y zonas, con dos y tres niveles, respectivamente, con un error tipo I. En aquellos casos donde se hallaron diferencias significativas se aplicó la prueba a posteriori de diferencias mínimas significativas (DMS o LSD). En algunos casos, cuando los supuestos del modelo no se cumplían, se aplicó la transformación logarítmica (Zar, 1999). Como variables independientes se emplearon la localización (zonas) y los períodos estacionales (lluvia y sequía), y como dependientes, la *Cl-a*, la abundancia fitoplanctónica, la abundancia zooplanctónica y las variables ambientales. Se utilizó un nivel de significación de $\alpha=0,05$.

Para establecer la relación entre las especies predominantes de fitoplancton, *Cl-a* y copépodos, se realizó un análisis de componentes principales (ACP) (Benedetti *et al.*, 2018), con datos transformados a raíz cuarta, en temporadas seca y lluviosa.

Resultados

Variables abióticas

Las variables salinidad, oxígeno disuelto, fosfato y silicato mostraron diferencias significativas al modelo de dos factores (temporal y espacial) con interacciones planteado en la presente investigación. Los resultados de estas variables se encuentran bien detallados en Márquez-Rojas *et al.* (2017).

La salinidad mostró marcada variabilidad mensual, con

discrepancias de hasta seis unidades (34-40,2 UPS). Los valores más bajos de todo el estudio se detectaron en junio, mientras que los más elevados se alcanzaron en mayo (figura 2a). Se detectaron diferencias significativas entre las tres zonas (F=12,05, $p < 0,05$), y la prueba a posteriori reveló claramente

que la zona 3 es acentuadamente diferente de las otras dos (figura 2b). Además, se evidenció la existencia de interacciones significativas (F= 4,85; $p < 0,05$), revelando que el factor temporal tuvo un comportamiento diferente de acuerdo con la zona.

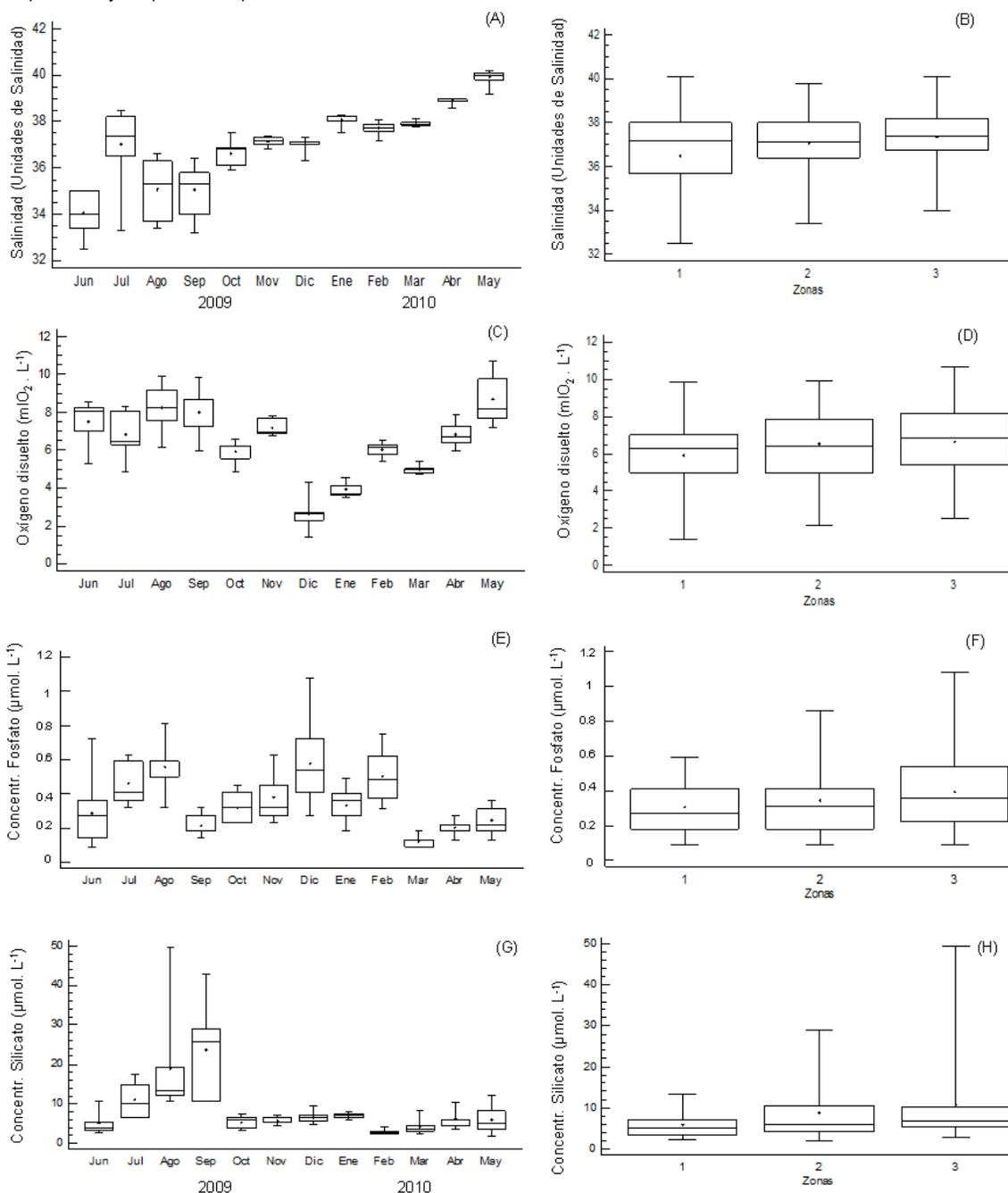


Figura 2. Diagramas de caja mostrando la variación temporal y estacional de la salinidad (a, b), la concentración de oxígeno disuelto (c, d), la concentración de fosfato (e, f) y la concentración de silicato (g, h) en el extremo oriental del golfo de Cariaco de junio de 2009 a mayo de 2010.

Entre junio y septiembre de 2009 se registraron concentraciones altas de oxígeno disuelto (6,84-8,25 $\text{mLO}_2\cdot\text{L}^{-1}$), con evidentes fluctuaciones entre las estaciones, mientras que

el valor más bajo (2,67 $\text{mLO}_2\cdot\text{L}^{-1}$) se reportó en diciembre. En mayo de 2010, las concentraciones de oxígeno disuelto aumentaron, alcanzando el valor más alto (8,70 $\text{m O}_2\cdot\text{L}^{-1}$) de

todo el estudio (figura 2c). Se detectaron diferencias significativas entre las zonas ($F=3,41$; $p<0,05$), con la zona 1 siendo diferente de la zona 3 (figura 2d). También se comprobó la existencia de interacciones significativas entre los factores ($F=14,06$; $p<0,05$), donde la concentración del oxígeno disuelto en las zonas 1 y 2 siguió el mismo patrón, bajo en sequía y alto en lluvia, caso contrario al de la zona 3.

La concentración de fosfato exhibió marcada fluctuación ($0,09-1,08 \mu\text{mol.L}^{-1}$). Las concentraciones fueron en ascenso durante los tres primeros meses, hasta alcanzar en agosto valores altos (media: $0,56 \mu\text{mol.L}^{-1}$). A partir de septiembre se observó una marcada disminución en la concentración de fosfato, para luego aumentar progresivamente y alcanzar en diciembre la concentración más alta de todo el estudio (media: $0,58 \mu\text{mol.L}^{-1}$; figura 2e). Esta variable reveló diferencias significativas entre las zonas ($F=3,41$; $p<0,05$), y la prueba a posteriori indicó una clara diferencia de la zona 3 con respecto a las otras dos, con concentraciones más bajas (figura 2f). También se comprobó la existencia de interacciones significativas ($F=14,06$; $p<0,05$).

La concentración de silicato presentó marcada variabilidad entre las estaciones, con diferencias significativas ($p<0,05$) con amplio intervalo ($1,82$ y $49,58 \mu\text{mol.L}^{-1}$) durante el estudio. La media más alta se registró en septiembre 2009, y a partir de octubre hasta finales del muestreo las concentraciones de silicato fueron más bajas, con un rango entre $2,93-7,04 \mu\text{mol.L}^{-1}$ (figura 2g). La media aritmética demostró la existencia de interacciones significativas ($F=12,53$; $p<0,05$; 2h), lo que sugiere que el patrón temporal del silicato en el agua tiene un comportamiento distinto entre las tres zonas.

Clorofila-*a* y abundancia fitoplanctónica

La concentración de Cl-*a* mostró marcada fluctuación con valores no detectables (ND) hasta $26,49 \text{ mg.m}^{-3}$. Las concentraciones más altas se apreciaron al comienzo del estudio, alcanzando el valor más elevado en julio 2009 (media: $17,61 \text{ mg.m}^{-3}$). Durante los meses subsiguientes, los valores medios de Cl-*a* fueron bajos, con fluctuaciones entre $0,91-5,30 \text{ mg.m}^{-3}$ (figura 3a). Se detectaron diferencias significativas entre los periodos ($F=11,12$; $p<0,05$; figura 3b), siendo la media aritmética mayor en la época de lluvia, sin interacciones espaciales significativas ($F=0,44$; $p>0,05$).

La abundancia fitoplanctónica (tabla 1) presentó grandes fluctuaciones, con las mayores concentraciones en la temporada de lluvia e inicio de sequía, con valores entre 37 y $1,247 \text{ cel.mL}^{-1}$. A partir de diciembre 2009, los valores disminuyeron considerablemente en el resto de los meses, con

oscilaciones entre $18-651 \text{ cel.mL}^{-1}$ (figura 3c). Esta variable, al igual que la Cl-*a*, reveló diferencias significativas entre los periodos ($F=6,93$; $p<0,05$), y la prueba a posteriori indicó mayor abundancia en el periodo de lluvias (figura 3d). No se comprobaron interacciones espaciales significativas ($F=0,80$; $p>0,05$).

La composición taxonómica del fitoplancton estuvo representada por los dinoflagelados (81 %), como el grupo más abundante ($88-4,544 \text{ cel.mL}^{-1}$) y dominante durante todo el estudio, con la mayor abundancia en la temporada de lluvia. Posteriormente, le siguieron las diatomeas (11 %) con abundancias entre $15-458 \text{ cel.mL}^{-1}$, registrando baja abundancia entre diciembre de 2009 y abril de 2010. Los cocolitofóridos ocuparon el tercer lugar (6,5 %) en abundancia entre $5-261 \text{ cel.mL}^{-1}$, con mayor representatividad en el periodo de lluvia. Las cianobacterias obtuvieron muy poca representación (0,5 %) y, por último, el grupo "otros" (1 %: clorofitas, criptofitas, euglenofitas y silicoflagelados) tuvieron siempre bajas abundancias ($<20 \text{ cel.mL}^{-1}$; figura 3e). Así, se identificaron 158 especies de fitoplancton: 66 fueron diatomeas; 73, dinoflagelados; tres, cocolitofóridos; cinco, cianobacterias, y 11 especies fueron agrupadas en "otros".

De todos los taxones identificados, 25 especies estuvieron presentes en diez o más muestras, lo que indica las especies residentes. En la tabla 1 se muestran la abundancia media, la frecuencia y la estacionalidad de estas especies. Los dinoflagelados y las diatomeas (16 y 8 especies, respectivamente) fueron los grupos mejor representados. El dinoflagelado *Prorocentrum mexicanum* fue la especie más abundante ($5,458 \text{ cel.mL}^{-1}$), seguido de los cocolitofóridos del grupo *Emiliania-Gephyrocapsa* (806 cel.mL^{-1}). Por otra parte, *Prorocentrum gracile*, el grupo *Emiliania-Gephyrocapsa* y *Prorocentrum* cf. *lima* fueron las especies más frecuentes (45 %, 43 % y 42 %, respectivamente). De las 25 especies residentes, 23 estuvieron presentes en ambos periodos climáticos. Sin embargo, es importante destacar la presencia de los dinoflagelados *Gymnodinium catenatum* solo en la época de lluvia y *Gyrodinium fusiforme* en sequía.

En la tabla 1 están señaladas además las especies de fitoplancton que forman floraciones algales no tóxicas y las nocivas, así como las especies epibentónicas y las indicadoras de materia orgánica fecal. Los dinoflagelados *Ceratium furca*, *Gonyaulax polygramma* y *Scrippsiella trochoidea* y los cocolitofóridos del grupo *Emiliania-Gephyrocapsa* spp. forman floraciones algales no tóxicas, a diferencia de *G. catenatum*, que constituyó una floración algal nociva durante la época de

lluvia, principalmente en junio y julio. Asimismo, durante dicho período de lluvias se observaron organismos de agua dulce,

como es el caso de *Anabaena* sp., *Oscillatoria salina*, *Oscillatoria* sp., *Lyngbia* sp. y una cianobacteria filamentosas.

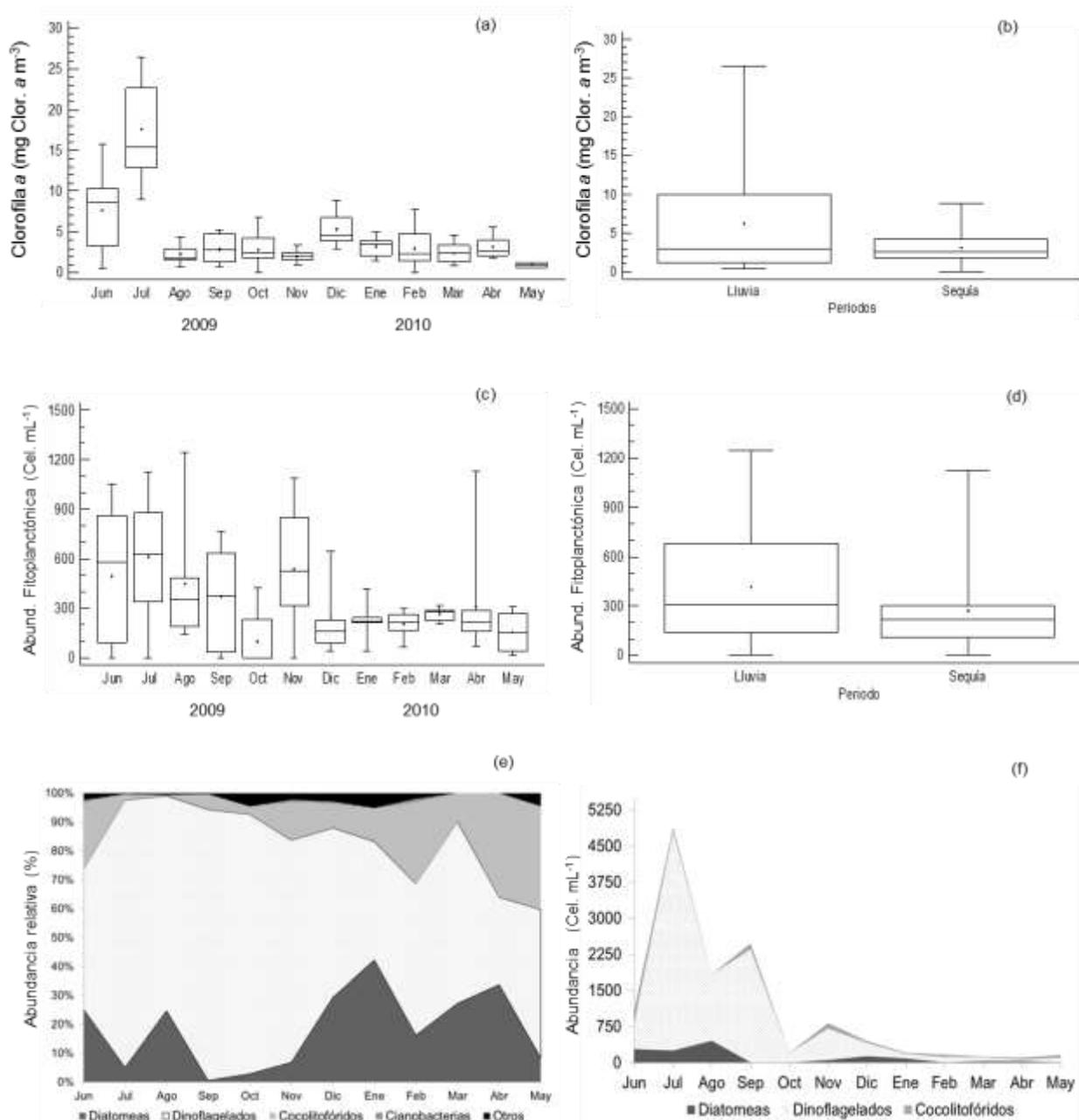


Figura 3. Diagrama de caja mostrando la variación temporal de la clorofila a (a, b) y la abundancia fitoplanctónica (c, d), así como la abundancia relativa (%) (e) y la variación temporal de los principales grupos fitoplanctónicos (f) en el extremo oriental del golfo de Cariaco.

Para ilustrar los patrones espacio-temporales, se consideraron los tres grupos taxonómicos de mayor abundancia (dinoflagelados, diatomeas y cocolitofóridos), incluyendo además las especies que proliferaron durante estos meses (figura 3f). De tal forma se observó la presencia de los tres componentes en la época de lluvia, aunque el dominio de los dinoflagelados entre julio y septiembre de 2009 superó el 80 %

de la abundancia. Las especies más numerosas en esa época correspondieron a *P. mexicanum*, *Prorocentrum minimum*, *P. cf. lima*, *Prorocentrum compressum*, *P. gracile*, *G. catenatum*, *S. trochoidea*, *Alexandrium cohorticola* y *Alexandrium monilatum*. Las diatomeas compartieron el dominio con los dinoflagelados, aunque en bajas proporciones, entre junio y agosto; luego, en este último mes disminuyeron los

dinoflagelados y aumentaron significativamente las diatomeas, destacándose *Thalassiosira rotula*, *Thalassiosira nordenskioldii*, *Pseudonitzschia pseudodelicatissima*, *Pseudonitzschia* cf. *lineola*, *Nitzschia fontifuga* y *Leptocylindrus danicus*. Los cocolitofóridos del grupo *Emiliana-Gephyrocapsa*, por su parte, tuvieron el mismo patrón de abundancia que el de los dinoflagelados, aunque con abundancias muy bajas. No obstante, fueron frecuentes y estuvieron presentes en el 70 % de las muestras (figura 3f).

En octubre disminuyó la abundancia de los tres grupos fitoplanctónicos. Sin embargo, dentro de los dinoflagelados se evidenció la presencia de *P. cf. lima* en grandes abundancias (165 cel.mL⁻¹). Entre noviembre y febrero, los dinoflagelados volvieron a ser abundantes, y las especies que se destacaron

fueron *P. compressum*, *P. cf. lima*, *Prorocentrum balticum*, *S. trochoidea* y *A. monilatum*. Durante estos meses, los dinoflagelados también compartieron el dominio con las diatomeas, especialmente en enero, destacándose *Thalassionema nitzschioides*, *Bacteriastrum* sp., *Coscinodiscus perforatus* y *Cyclotella* sp. (figura 3f).

A finales del período de sequía (febrero a abril), solamente estuvieron presentes, con muy baja abundancia, los dinoflagelados y los cocolitofóridos. Las especies dominantes de dinoflagelados fueron *P. compressum*, *A. monilatum*, *P. cf. lima* y *Alexandrium* sp. En el último mes del estudio (mayo de 2010), correspondiente a la temporada de lluvia, dominaron *P. gracile* y *Alexandrium* sp. (figura 3f).

Tabla 1. Abundancia, frecuencia y estacionalidad de las especies de fitoplancton residentes (>10 % de las muestras) en el extremo oriental del golfo de Cariaco (número de muestras: 97; + presencia; - ausencia). (* floraciones algales nocivas; Δ floración algal no tóxica; ● especies meroplanctónicas; ð especie indicadora de materia orgánica fecal).

Taxones	Abundancia (cel.mL ⁻¹)	Frecuencia (% aparición)	Período Lluvia	Período sequía
Diatomeas				
<i>Coscinodiscus</i> sp.	25	15	+	+
<i>Navicula</i> sp.	41	33	+	+
<i>Nitzschia longissima</i>	16	15	+	+
<i>Nitzschia</i> sp.	17	21	+	+
<i>Pleurosigma</i> sp.	10	16	+	+
<i>Thalassionema nitzschioides</i>	74	34	+	+
<i>Thalassiosira</i> sp.	356	25	+	+
Nanodiatomea céntrica	277	11	+	+
Dinoflagelados				
<i>Ceratium furca</i> Δ	168	37	+	+
<i>Ceratium fusus</i>	10	26	+	+
<i>Ceratium lineatum</i>	55	19	+	+
<i>Dinophysis caudata</i>	11	16	+	+
<i>Gonyaulax polygramma</i> Δ	16	11	+	+
<i>Gymnodinium catenatum</i> *	171	14	+	-
<i>Gyrodinium fusiforme</i>	11	11	-	+
<i>Gyrodinium</i> sp.	28	37	+	+
<i>Prorocentrum compressum</i> ●	581	11	+	+
<i>Prorocentrum</i> cf. <i>lima</i> *●	530	42	+	+
<i>Prorocentrum gracile</i> ●	131	45	+	+
<i>Prorocentrum micans</i> ●	7	13	+	+
<i>Prorocentrum mexicanum</i> *●	5458	29	+	+
<i>Scrippsiella trochoidea</i> Δ	557	30	+	+
<i>Scrippsiella</i> sp.	96	31	+	+
Cocolitofóridos				
<i>Emiliana-Gephyrocapsa</i> sp. Δ	806	43	+	+
Euglenofitas				
<i>Eutreptiella</i> sp. ð	32	23	+	+

Para el presente estudio solamente se tomaron en cuenta los copépodos de tamaño mayor que 333 μm . De manera general, en ambos períodos estos organismos resultaron ser porcentualmente más abundantes, superando numéricamente al resto de los grupos funcionales del zooplankton en ambas épocas, con abundancia relativa superior al 78 %.

La abundancia total (44,076 ind.m⁻³) de copépodos mostró grandes variaciones temporales (7-4,543 ind.m⁻³). Este grupo presentó cuatro máximos de abundancia, en julio de 2009 (media: 800 ind.m⁻³), septiembre de 2009 (688 ind.m⁻³), enero de 2010 (media: 743 ind.m⁻³) y febrero de 2010 (media: 751 ind.m⁻³). Además, ocurrieron descensos abruptos de abundancia en diciembre y marzo, con valores inferiores a 50 ind.m⁻³ (figura 4). No se hallaron diferencias significativas entre las zonas ni entre los períodos estudiados (F=3,01 y F=0,47, p>0,05).

Se identificaron 46 especies de copépodos, de las que solamente 16 estuvieron presentes en más del 50 % de las muestras y se consideraron como especies residentes. En la tabla 2 se muestran la abundancia, la frecuencia y la estacionalidad de dichas especies residentes. El orden

Calanoida (siete especies) fue el grupo mejor representado. Dentro de este orden, *Acartia tonsa* fue la especie más abundante y frecuente (85,86 %), seguida, con gran diferencia, por *Temora turbinata*, alcanzando un porcentaje de aparición del 22,52 % en la época de sequía. Las especies del orden Cyclopoida estuvieron representadas en muy bajas proporciones (<2 %), tanto en lluvia como en sequía.

De estas especies residentes, solamente cinco (*A. tonsa*, *T. turbinata*, *Paracalanus quasimodo*, *Subeucalanus subcrassus* y *Subeucalanus subtenuis*) se destacaron por su mayor abundancia y frecuencia. *A. tonsa*, como se mencionó, fue la especie más abundante en ambos períodos. Sin embargo, se contabilizó un ligero incremento en la abundancia total en el período de lluvia (17,354 ind.m⁻³). A esta le siguió, con una gran diferencia, *T. turbinata*, con abundancias totales mayores en sequía (5,008 ind.m⁻³). El tercer lugar le correspondió a *P. quasimodo*, con abundancia similar en ambos períodos. *S. subcrassus* y *S. subtenuis* ocuparon el cuarto y el quinto lugares en abundancia, y sus valores fueron muy similares en las épocas climáticas, si bien se apreció un ligero aumento en lluvia para ambas especies.

Tabla 2. Abundancia media, frecuencia y estacionalidad de las especies de copépodos residentes (>50 % de las muestras) en el extremo oriental del golfo de Cariaco (número de muestras: 97).

Especies	Período lluvia (ind.m ⁻³)	Frecuencia (% aparición)	Período sequía (ind.m ⁻³)	Frecuencia (% aparición)
Calanoida				
<i>Acartia tonsa</i>	17,354	85,86	15,741	70,79
<i>Centropages velificatus</i>	116	0,57	39	0,18
<i>Subeucalanus subcrassus</i>	164	0,81	93	0,42
<i>Subeucalanus subtenuis</i>	174	0,86	95	0,42
<i>Paracalanus aculeatus</i>	100	0,49	96	0,43
<i>Paracalanus quasimodo</i>	496	2,45	474	2,13
<i>Temora turbinata</i>	1,201	5,94	5.008	22,52
Poecilostomatoida				
<i>Agetus typicus</i>	19	0,09	51	0,23
<i>Corycaeus clausi</i>	44	0,22	22	0,10
<i>Corycaeus speciosus</i>	193	0,95	82	0,37
<i>Ditrichocorycaeus amazonicus</i>	94	0,47	140	0,63
<i>Onychocorycaeus catus</i>	89	0,44	120	0,54
Cyclopoida				
<i>Oithona nana</i>	63	0,31	5	0,02
<i>Oithona plumifera</i>	7	0,03	182	0,82
<i>Oithona setigera</i>	54	0,27	82	0,37
<i>Oithona similis</i>	44	0,22	7	0,03

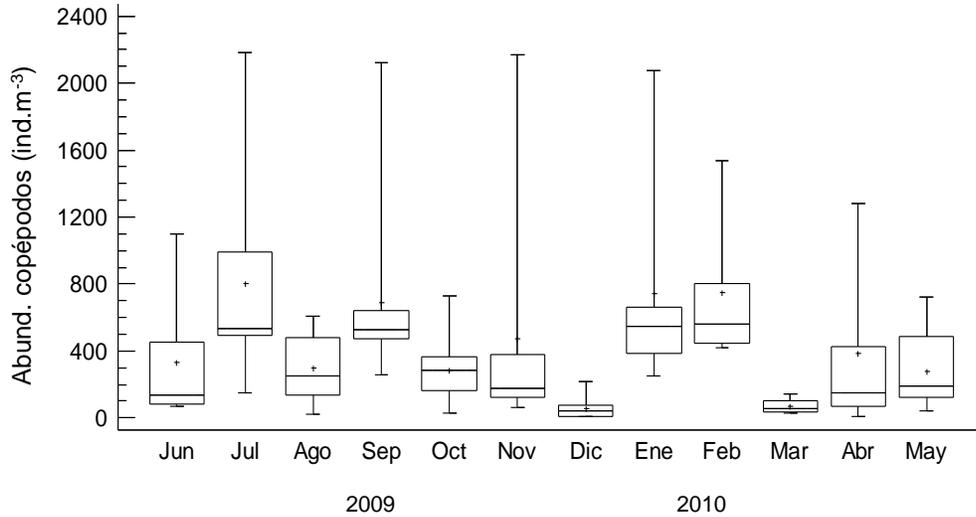


Figura 4.- Diagramas de caja de la variación temporal de la abundancia de copépodos en el extremo oriental del saco del golfo de Cariaco.

Relaciones entre clorofila *a*, fitoplancton y copépodos

Al inicio del período de lluvia, se pudo observar una concentración elevada de Cl-*a* que coincidió con una baja concentración de nitrato, fosfato y silicato. A partir de agosto se detectaron los valores más altos de los nutrientes, con una disminución de los silicatos en sequía, coincidiendo con los valores bajos de Cl-*a*. Los nitratos y los fosfatos presentaron valores fluctuantes durante la sequía (figura 5a).

La abundancia fitoplanctónica y de copépodos estuvo relacionada con la concentración de Cl-*a*, que fue tomada como el índice de floración o *bloom* algal (figura 5b). A principios de la época de lluvia, la Cl-*a* y la abundancia fitoplanctónica y de copépodos mostraron la misma tendencia, registrando valores elevados. A partir de agosto de 2009, las concentraciones de Cl-*a* disminuyeron hasta el final del estudio. Sin embargo, la abundancia fitoplanctónica y los copépodos se mantuvieron altos, con fluctuaciones en la mayoría de los meses, a excepción de diciembre de 2009 y marzo de 2010, cuando la abundancia de copépodos descendió notablemente.

En julio de 2009 ocurrió el único *bloom* algal durante el período de estudio. En este mes la concentración de Cl-*a* registró los valores máximos, con fluctuaciones entre 11,53-26,5 mg.m⁻³, superando el umbral de 20 mg.L⁻¹ para colorear el

agua y definir una floración algal nociva (FAN) según Padmakumar (2010).

Durante este *bloom*, las abundancias fitoplanctónica y de copépodos fueron relativamente altas, manteniendo la dominancia de los dinoflagelados y los copépodos. Sin embargo, un segundo pico de abundancias fitoplanctónica y de copépodos se alcanzó en noviembre de 2009, mientras que la concentración de Cl-*a* fue baja.

Se relacionaron las especies *G. catenatum*, *P. cf. lima* y *P. mexicanum* que forman floraciones algales nocivas con la abundancia y riqueza de los copépodos (figura 5c). Las abundancias de estos dinoflagelados oscilaron entre 2-3,000 cel.mL⁻¹. *P. mexicanum* y *G. catenatum* florecieron solamente en el período de lluvia. La primera especie fue abundante en julio de 2009 (3,018 cel.mL⁻¹) y en septiembre (1,966 cel.mL⁻¹), mientras que la segunda solamente se encontró al inicio de lluvia (junio-julio de 2009). El dinoflagelado *P. cf. lima* se desarrolló tanto en lluvia como en sequía; no obstante, su abundancia mayor ocurrió en lluvia (agosto de 2009).

En general, en julio y agosto 2009 se observó una relación inversa, donde la abundancia de los dinoflagelados tóxicos y la de los copépodos fueron altas, mientras que la riqueza fue relativamente baja, lo que se debe a la dominancia de más del 90 % de *A. tonsa* y *T. turbinata*.

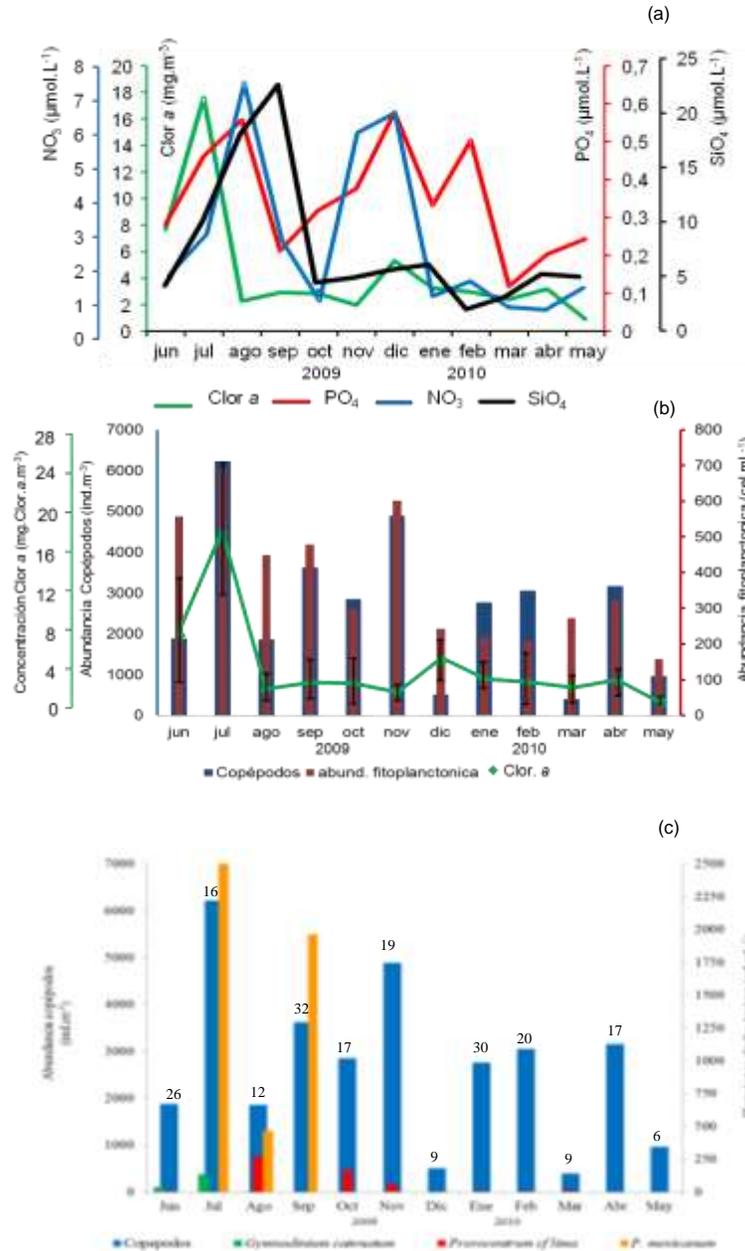


Figura 5. (a) Variación temporal de la cl-a superficial (mg.m⁻³) con los nutrientes, la abundancia mesozooplancónica (ind.m⁻³) y la abundancia fitoplanctónica (cel.mL⁻¹) (b), y (c) relación temporal de la abundancia de las floraciones algales nocivas con la abundancia y riqueza de los copépodos en el extremo oriental del golfo de Cariaco de junio de 2009 a mayo de 2010.

En la temporada de lluvias, el ACP mostró una varianza acumulada del 96 % en los tres primeros componentes. En el componente I, la correlación entre *A. tonsa*, *P. mexicanus*, *G. catenatum* y Cl-a es positiva, mientras que en el componente II hay correlación entre *T. tubinata* y *P. cf. lima* (figura 6a).

En la época seca el ACP mostró una varianza acumulada de 97

% en los tres primeros componentes.

En el componente I, la correlación es positiva entre *A. tonsa* y *P. cf. lima*, mientras que es negativa con la concentración de Cl-a. En el segundo componente, se halló correlación entre *T. tubinata* y *P. cf. lima* (figura 6b).

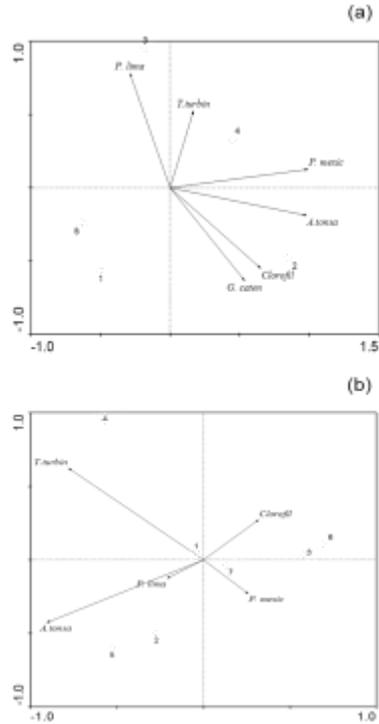


Figura 6. (a) Proyección ortogonal de los dos primeros componentes entre las especies fitoplanctónicas tóxicas, clorofila a y abundancia de copépodos en el período de lluvia y (b) para el período seco, en el extremo oriental del golfo de Cariaco de junio de 2009 a mayo de 2010.

Discusión

Las variaciones temporales y espaciales de la salinidad en el extremo oriental del golfo de Cariaco fueron descritas por Okuda *et al.* (1978a) y más recientemente por Martínez *et al.* (2011). La disminución de los valores de salinidad se debió principalmente a las precipitaciones acontecidas en el presente estudio entre junio y octubre de 2010 (época de lluvias), las cuales incrementan los caudales de los ríos Carinicua y Cariaco, afectando directamente a la zona 1.

Las concentraciones altas de oxígeno disuelto en la época de lluvias en las zonas 1 y 2 coincidieron con lo reportado por Okuda *et al.* (1978a) para el golfo de Cariaco. De igual manera, estas concentraciones altas de oxígeno disuelto en la superficie coincidieron a su vez con aumento de la temperatura. Por su parte, Martínez *et al.* (2011), en la zona oriental del golfo, reportaron valores semejantes (2,97-9,87 mL.L⁻¹) a los detectados en la presente investigación. Por otro lado, los valores altos en sequía en la zona 3 podrían estar asociados con procesos de intercambio atmósfera-océano debido a la mayor intensidad de los vientos para ese lapso, ya que no se observó asociación con la intensidad de la actividad fotosintética, cuantificada esta última a través de las

concentraciones de Cl-a.

En general, los mayores registros de las concentraciones de fosfatos se detectaron en sequía, coincidiendo con lo expuesto por Okuda *et al.* (1978a), quienes sugirieron que la renovación de las aguas del golfo se asocia con concentraciones elevadas de fosfato. Estos resultados también se ajustan a lo indicado por Kato (1961), quien afirmó que el golfo de Cariaco posee fosfatos elevados (1-1,5 μmol.L⁻¹) debido a los sedimentos ricos de materia orgánica.

Las diferencias en la baja concentración de fosfatos registrada por Martínez *et al.* (2011) para la misma zona de estudio y la de este trabajo, según Okuda *et al.* (1978b), son complejas de explicar. Estos autores señalaron que es difícil dilucidar las variaciones horizontales ya que la estacionalidad en la disponibilidad del fosfato de las aguas superficiales está influenciada por la surgencia, las lluvias y las descargas de los ríos, así como por la oxigenación de las aguas, que por turbulencia y deficiencia de oxígeno promueve la transformación de fosfato a su forma reducida soluble en agua. Por otro lado, Thomas (1969) sugiere que concentraciones de 0,01 μmol.L⁻¹ son suficientes para mantener el crecimiento fitoplanctónico (los valores de la

concentración de este nutriente fueron superiores en este estudio). Por lo demás, durante el desarrollo de la floración algal en este estudio (junio-julio de 2009) se registró un aumento en la concentración de Cl-*a* y de oxígeno disuelto y una disminución en la concentración de formas inorgánicas de nutrientes (principalmente fosfatos), sugiriendo una reducción o agotamiento por su incorporación en la biomasa algal (Springer *et al.*, 2005).

Las concentraciones elevadas de silicato en la época de lluvias confirmarían la naturaleza terrígena de este nutriente, debido a las precipitaciones y el drenaje terrestre. Las concentraciones elevadas durante la temporada de lluvias se registraron principalmente en las zonas 2 y 3, mientras que en la época de sequía ocurrió lo contrario. Según Maybeck (1979), el silicio disuelto es el mayor constituyente en el agua de río, representando un 10 % del total de sólidos disueltos. Asimismo, el óxido de silicio es conocido por ser una parte esencial en las estructuras sólidas de los silicoflagelados, diatomeas, algunos radiolarios y esponjas.

La abundancia fitoplanctónica más elevada detectada en el período de lluvias (37-1,247 cel.mL⁻¹) es comparativamente inferior (645-4,322 y 1,174-2,300 cel.mL⁻¹) a las señaladas por Ferraz-Reyes *et al.* (1987) y La Barbera-Sánchez *et al.* (1999) para el mismo golfo. Estas diferencias pueden ser atribuidas a la sucesión del fitoplancton, cuya composición florística fue dominada por las diatomeas, seguidas de los dinoflagelados en los trabajos mencionados anteriormente. Al contrario, en la presente investigación la dominancia correspondió a los dinoflagelados, la cual está condicionada a los valores altos de fosfatos provenientes de los aportes del río Carinicua y de las aguas servidas de la zona. En ese sentido, el crecimiento de las diatomeas está limitado por la turbidez inducida por los aportes del río, que limitan la penetración de la luz, promoviendo la sustitución de diatomeas por otras especies como dinoflagelados oportunistas. Flöder y Sommer (1999) mencionaron que las perturbaciones hidrodinámicas producen una disminución en la diversidad de organismos en una localidad dada, tal y como ocurrió en la presente investigación con la dominancia de *P. mexicanum*, *P. compressum* y *P. cf. lima*.

La presencia de dinoflagelados típicamente bentónicos como *P. cf. lima*, *P. mexicanum* y *P. compressum* en la columna de agua sugiere que, por efecto de turbulencia, se promueve su desplazamiento a la capa superficial en condiciones de disponibilidad de nutrientes. Estos organismos, considerados potencialmente tóxicos, son abundantes en zonas coralinas

(Fukuyo, 1981; Gamboa-Márquez *et al.*, 1994; Sánchez-Suárez, 1994), en zonas de manglares e inclusive en superficies de desechos plásticos de las zonas costeras (Valerio-González y Díaz-Ramos, 2007; Navarro-Vargas *et al.*, 2014). Asimismo, se confirma la tolerancia de estos dinoflagelados epífitos a intervalos amplios de salinidad, por la presencia de ellos en las dos épocas estudiadas. Por otra parte, Sahraoui *et al.* (2013) indicaron que los *blooms* de *Prorocentrum* spp. pueden ocurrir principalmente en aguas eutróficas caracterizadas por alta concentración de Cl-*a*, con un ligero incremento de las precipitaciones y por tanto de los aportes de nutrientes (eutrofización natural), coincidiendo con lo reportado en la presente investigación.

E. huxleyi y *G. oceanica* aparecen como las especies involucradas en la mayoría de las floraciones de cocolitofóridos mundial y se consideran cosmopolitas (Tyrell y Merico, 2004). Ciertas investigaciones recientes muestran que estas especies tienen una alta variabilidad genética, posiblemente con diferentes respuestas fisiológicas a diferentes condiciones oceanográficas (Brand, 1982; Hernández-Becerril *et al.*, 2007). La mayor abundancia en lluvia de los cocolitofóridos *Emiliania-Gephyrocapsa* coincide con lo mencionado anteriormente, ya que toleran grandes variaciones de temperatura y salinidad. Por su parte, Rhodes *et al.* (1995) sostuvieron que el mayor número de *E. huxleyi* se asocia a una fuente de agua dulce con altos niveles de silicato. De igual manera, Honjo (1976) ha señalado que la especie *G. oceanica* puede vivir en una gran variedad de hábitats, incluso en aguas empobrecidas o eutrofizadas, como es el caso del saco del golfo de Cariaco.

Además, se detectaron en este estudio especies fitoplanctónicas de agua dulce (*Anabaena* sp., *O. salina* y *Oscillatoria* sp.) durante el período de lluvias (junio, julio y septiembre de 2009), que son consideradas indicadoras de la influencia de aguas continentales en esta zona.

Los dinoflagelados *P. mexicanum*, *P. minimum*, *P. gracile* y *G. catenatum*, reportados en la única proliferación algal en julio de 2009, han sido considerados como potencialmente tóxicos, y muchos de ellos se asocian a brotes de ciguatera en diferentes áreas subtropicales y tropicales (Band-Schmidt *et al.*, 2011; Hernández-Becerril, 2014). Sin embargo, en la costa nororiental de Venezuela, *P. cf. lima* ha sido el dinoflagelado epífito más frecuente y abundante y causante de *bloom* (Valerio-González y Díaz-Ramos, 2007).

Las especies de dinoflagelados que se han registrado como

causantes de FAN en el golfo de Cariaco son: *Protogonyaulax tamarensis* (= *Alexandrium tamarensis*), *Protogonyaulax catenella* (= *A. catenella*), *G. catenatum*, *Pyrodinium bahamense*, *Noctiluca scintillans*, *Cochlodinium* sp., *Gonyaulax* cf. *sousa*, *Gonyaulax monilata* y otras especies de *Gonyaulax* y *Alexandrium* no identificadas (Ferraz-Reyes *et al.*, 1985; La Barbera-Sánchez *et al.*, 1991a,b). Por lo tanto, se adicionan *P.* cf. *lima*, *P. mexicanum*, *P. minimum* y *P. gracile*. En ese marco, es importante señalar que en el golfo, durante la temporada de lluvias, se generan las FAN, debido al aporte de nutrientes y, además, al mayor tiempo de residencia, que es uno de los factores que activan su formación.

La estabilidad de las aguas está influenciada acusadamente por la temperatura y la salinidad de las aguas superficiales debido a las lluvias y el drenaje de los ríos. Todos ellos son factores que determinan una fuerte estratificación, a la vez que establecen las condiciones favorables para la aparición de las FAN. Esto pudo ocurrir en la zona de estudio de la presente investigación, ya que estos factores posiblemente contribuyeron a la formación de la única FAN durante junio y julio de 2009 (época de lluvia). Ahora bien, dado que el muestreo fue puntual, no se conocen más detalles de su duración, extensión, ni magnitud, por lo que se requeriría más de un año de estudio para reafirmar la influencia de tales factores.

La composición porcentual dominada por los copépodos en ambos períodos coincide con lo reportado anteriormente, como el grupo más relevante del zooplancton por lo general, representado por el 60 % y el 95 % de la biomasa y la densidad total (Ruíz-Pineda *et al.*, 2016; Esquivel-Garrote *et al.*, 2020). La presencia y la abundancia de *A. tonsa*, *T. turbinata* y *P. quasimodo* coinciden con los antecedentes sobre los copépodos dominantes en la zona NE de Venezuela, fosa de Cariaco y golfo de Cariaco (Márquez-Rojas *et al.*, 2020), así como del mar Caribe general y Caribe suroriental (Legaré, 1964; Michael y Foyo, 1976) y sur del golfo de México (Campos-Hernández y Suárez-Morales, 1994; Ruíz-Pineda *et al.*, 2016). Por su parte, *A. tonsa* ha sido reportada como una especie que presenta un amplio ámbito de tolerancia de salinidad y temperatura (Ordóñez-López y Ornelas-Roa, 2003; Martínez-Barragán *et al.*, 2009). De igual manera, ha sido registrada con gran éxito en medios con altos contenidos de material vegetal debido a su capacidad omnívora, la cual le permite ingerir grandes células de fitoplancton que son comunes en medios con influencia de aguas continentales, y controlar a sus competidores potenciales depredando a sus

nauplios y copepoditos (Paffenhöfer, 1991).

Varios estudios han investigado el efecto de los copépodos herbívoros en la dinámica de las FAN, así como los efectos de las FAN en las poblaciones de herbívoros (Turner y Tester, 1997). También se sabe que algunos copépodos consumen y controlan directamente las floraciones tóxicas (Watras *et al.*, 1985; Uye, 1986), y otros evitan la ingestión de algas tóxicas (Poulet y Marsot, 1978; Huntley *et al.*, 1983) o están fisiológicamente incapacitados para pastorear especies tóxicas (Ives, 1985; Sykes y Huntley, 1987). Asimismo, diversos estudios (Turner y Tester, 1997; Breier y Buskey, 2007; Lasley-Rasher *et al.*, 2016) han encontrado que copépodos herbívoros alimentados con algas tóxicas experimentan disminución del pastoreo (incapacidad fisiológica, comportamiento evasivo o falta de estimulación) y disminución de la fecundidad (efecto tóxico *versus* efecto nutricional).

La riqueza baja de los copépodos durante la única floración algal en este estudio podría tener su explicación de acuerdo a la hipótesis de evasión, la cual sugiere que los copépodos que han tenido exposición previa a algas tóxicas han aprendido a evitar la ingestión de especies tóxicas o nutricionalmente inadecuadas. Por ejemplo, en el estudio de Turner y Tester (1989), *A. tonsa* ingirió preferentemente la diatomea *Skeletonema* y evitó la ingestión del dinoflagelado tóxico *Karenia brevis* cuando la diatomea estaba presente en el ensamblaje de la floración. Sin embargo, en el estudio de Breier y Buskey (2007) esta hipótesis no explica la disminución del pastoreo, ya que no se encontró diferencia en el pastoreo o la fecundidad entre los copépodos de *A. tonsa* alimentados con dietas mixtas de los dinoflagelados *K. brevis* y *Peridinium foliaceum* y los copépodos alimentados con 100 % de *P. foliaceum*. Por lo tanto, se cree que la falta de evasión de *K. brevis* supone que no es tóxico para *A. tonsa*.

En diversos estudios (Turner *et al.*, 1998; Teegarden, 1999) en los que *A. tonsa* experimentó efectos fisiológicos tóxicos por dinoflagelados, este organismo demostró ser muy bueno para distinguir químicamente entre algas nocivas y nutricionalmente viables. Esto concuerda con lo encontrado en el presente estudio, donde aparentemente los dinoflagelados *P. mexicanum* y *G. catenatum* no son tóxicos para *A. tonsa*, ya sea porque no los reconoció como una fuente de alimento o porque no es una fuente de alimento nutritivamente viable. De igual manera, Turner (2014) mantiene que los copépodos discriminan sus presas, como es el caso de *A. tonsa* y *T. turbinata*, por lo que habría que considerar que en el golfo de Cariaco las especies de copépodos estudiadas tienen afinidad

a diferentes especies del fitoplancton. En ese sentido, *A. tonsa* y *T. turbinata* tendrían diferencias en la preferencia de consumo de especies comunes en el golfo como *G. catenatum* y las especies de *Prorocentrum* detectadas en el estudio, corroborado con los resultados del ACP.

Los copépodos cumplen un rol importante en la dinámica de las floraciones algales: pueden actuar como iniciadores de floración cuando al principio de una FAN evitan de forma selectiva el pastoreo de especies tóxicas y pastan activamente sobre otras algas de la floración (Teegarden, 1999; Teegarden *et al.*, 2001). También se encuentran los copépodos que pastan activamente en una especie tóxica sin efectos nocivos y suprimen la floración, especialmente en su inicio (Uye, 1986; Jeong, 1994). Asimismo, se han reportado copépodos que experimentan un efecto tóxico que fisiológicamente previene el pastoreo en cualquier fitoplancton (Ives 1985; Huntley *et al.*, 1986), y los copépodos que no reconocen las algas como fuente de alimento, teniendo poco impacto en la floración.

Durante el muestreo de julio de 2009 en la zona de estudio, se observó espuma de color café oscuro distribuida en forma de franjas. Esta espuma es el resultado de la presencia de los dinoflagelados *Prorocentrum* spp. y, más específicamente, *P. mexicanum*, en una concentración superior a 2,500 cel.mL⁻¹, por lo que posiblemente se encontraba en desarrollo una floración algal de este dinoflagelado. *P. mexicanum*, en particular, es una especie cosmopolita, nerítica y estuarina en aguas tropicales y subtropicales con hábitat epibentónico (Cortés-Altamirano y Sierra-Beltrán, 2003; Coello *et al.*, 2010). Produce las toxinas hemolíticas y envenenamiento diarreico por consumo de mariscos (Aligizaki *et al.*, 2009; Hoppenrath *et al.*, 2013). Está asociada a eventos de mareas rojas en la bahía de Mazatlán (Cortés-Altamirano y Licea-Durán, 1999) y en la bahía de La Paz, Pacífico mexicano (Muciño-Márquez *et al.*, 2015), así como en aguas cubanas (Moreira-González, 2013) y en diferentes zonas costeras (Fukuyo *et al.*, 2003).

Otro dinoflagelado que causa efectos nocivos es *G. catenatum*, productor de toxinas paralizantes que ha sido asociado con eventos tóxicos en diversas partes del mundo, y además principal productos de las conocidas mareas rojas (Band-Schmidt *et al.*, 2010). Existen pocos registros sobre las condiciones físicas y químicas de los diversos ecosistemas relacionados con las FAN de *G. catenatum* en Venezuela (La Barbera-Sánchez y Gamboa-Márquez, 2001). Sin embargo, La Barbera-Sánchez *et al.* (2004) identificaron químicamente las toxinas causantes de un brote de PSP en Venezuela en mejillones en isla Margarita, confirmando la presencia de

decarbamoil saxitoxina (dcSTX) y decarba-moylgonyatouxin (dcGTX). Además, se puede mencionar que esta especie tolera un amplio intervalo de temperatura, salinidad y proporciones de N:P, lo que probablemente ha permitido su amplia distribución en el mundo (Band-Schmidt *et al.*, 2011).

Durante la FAN ocurrida en el golfo de Cariaco en el transcurso del presente estudio, existe una correlación positiva entre los máximos de abundancia del copépodo calanoide dominante *Acartia tonsa* y una mayor presencia de dinoflagelados, en particular de las especies productoras de toxinas paralizantes (PSP, por sus siglas en inglés), lo cual podría indicar un papel clave de *A. tonsa* como pastoreador natural sobresaliente en el medio natural. Esta especie es capaz de ingerir y utilizar dinoflagelados tóxicos sin sufrir efectos letales aparentes (Guisande *et al.*, 2002). Así mismo, estos efectos pueden variar en función del tipo de toxina y de la capacidad de tolerar la ingesta de la especie tóxica o de evadirla (Colin y Dam, 2002a).

Las afirmaciones anteriores fueron confirmadas por Palomares-García *et al.* (2006) con el copépodo dominante *A. clausi* en la Bahía de Concepción. Este organismo es capaz de ingerir el dinoflagelado *G. catenatum*, productor de toxinas PSP, sin mostrar efectos adversos en la fecundidad, la tasa de eclosión ni la mortalidad en el corto plazo. De igual manera, Frangópulos *et al.* (2000) encontraron que *A. clausi* puede eliminar hasta 44 % de la ingesta diaria de toxinas y derivar alrededor de solo 1 % de estas hacia los huevos. En cambio, notaron un efecto negativo sobre la fecundidad y la producción de huevos en *A. clausi* cuando es alimentado con el dinoflagelado productor de toxinas PSP *Alexandrium minimum*, y sugieren que esta especie podría tener un umbral en su capacidad de asimilación de toxinas. Según Dutz (1998), esto puede deberse a que, al ingerir células con un mayor contenido de toxinas, parte de la energía obtenida es derivada a metabolizar o eliminar la toxina, y por tanto queda una menor cantidad de energía para la producción de huevos.

En definitiva, las especies de algas tóxicas usan defensas químicas o sustancias tóxicas para dañar a los consumidores herbívoros, conduciendo a la inanición o muerte de las poblaciones de estos últimos, lo cual puede tener un efecto cascada sobre la cadena trófica. En otros casos, cuando las especies tóxicas son consumidas por copépodos u otros herbívoros planctónicos, estos consumidores primarios pueden actuar como un vector de toxinas a través de la cadena trófica marina. No obstante, la FAN de color café oscuro reportada en el golfo de Cariaco durante la época de lluvias no pareció producir toxinas mortales, por lo que no se observaron

organismos muertos flotando, ni tampoco hubo reportes oficiales de muertes de organismos.

En el golfo de Cariaco coexisten permanentemente el dinoflagelado tóxico *G. catenatum* y el copépodo *A. tonsa*, y dada la abundancia de este último, los resultados sugieren que el pastoreo de este copépodo podría desempeñar un papel relevante en el control de las poblaciones de *G. catenatum* y otros dinoflagelados. Esta afirmación se sustenta en la capacidad del copépodo para utilizar la gran calidad nutritiva del dinoflagelado (Colin y Dam, 2002b) sin presentar efectos adversos, dentro de ciertos límites. Por lo tanto, es recomendable hacer monitoreos regulares de la ocurrencia de estas microalgas tóxicas y de la presencia de toxinas en el agua. También es importante medir la producción zooplanctónica y los moluscos en relación con *blooms* algales, para detener el impacto negativo de las FAN a los ecosistemas marinos y a la cadena trófica.

Hasta la fecha no hay manera de prevenir la ocurrencia de las FAN ya que son consecuencia de una compleja interacción entre factores químicos, físicos y biológicos que actúan a diferentes escalas espaciotemporales. Las FAN en el golfo de Cariaco han ocurrido históricamente, constituyendo un problema económico y social para las comunidades costeras afectadas. Se han realizado programas de monitoreo de las FAN y sus toxinas en el estado Sucre de Venezuela, reduciendo el riesgo de envenenamiento en la población. Sin embargo, todavía falta mucha más información que dé cuenta del efecto de estas microalgas sobre la cadena trófica marina. Por lo tanto, es importante continuar con monitoreos a largo plazo, que incluyan el mantenimiento de investigación científica multidisciplinaria con la colaboración de actores políticos y el público en general.

Hasta la fecha no hay manera de prevenir la ocurrencia de las FAN ya que son consecuencia de una compleja interacción entre factores químicos, físicos y biológicos que actúan a diferentes escalas espaciotemporales. Las FAN en el golfo de Cariaco han ocurrido históricamente, constituyendo un problema económico y social para las comunidades costeras afectadas. Se han realizado programas de monitoreo de las FAN y sus toxinas en el estado Sucre de Venezuela, reduciendo el riesgo de envenenamiento en la población. Sin embargo, todavía falta mucha más información que dé cuenta del efecto de estas microalgas sobre la cadena trófica marina. Por lo tanto, es importante continuar con monitoreos a largo plazo, que incluyan el mantenimiento de investigación científica multidisciplinaria con la colaboración de actores políticos y el público en general.

público en general.

Conclusiones

Durante el curso de este estudio (junio de 2009 y mayo de 2010) se observó una sola floración algal durante el período de lluvia, dominada por los dinoflagelados. *P. mexicanum* y *G. catenatum* florecieron solamente en el período de lluvia, mientras que *P. cf. lima* se desarrolló tanto en lluvia como sequía. Sin embargo, su abundancia mayor ocurrió en lluvia. Se observó una correlación positiva entre los máximos de abundancia de *A. tonsa* y *T. turbinata* con la mayor presencia de dinoflagelados tóxicos. No obstante, se registró una baja riqueza de copépodos debido a la dominancia de más del 90 % de *A. tonsa* y *T. turbinata*. Aparentemente, *A. tonsa* es capaz de ingerir estos dinoflagelados y utilizarlos sin sufrir efectos deletéreos aparentes.

Referencias

- Aligizaki, K., Nikolaidis, G., Katikou, P., Baxevanis, A.D. y Abatzopoulos, T.J. 2009. Potentially toxic epiphytic *Prorocentrum* (Dinophyceae) species in Greek coastal waters. *Harmful Algae* 8(2): 299-311. Doi: <https://doi.org/10.1016/j.hal.2008.07.002>.
- Anderson, D.M., Andersen, P., Bricelj, V.M., Cullen, J.J. y Jack Rensel, J.E. 2001. Monitoring and management strategies for harmful algal blooms in coastal waters. *Intergovernmental Oceanographic Commission Technical Series*. Unesco, Paris.
- Anderson, D.M., Cembella, A.D. y Hallegraef, G.M. 2012. Progress in Understanding Harmful Algal Blooms: Paradigm Shifts and New Technologies for Research, Monitoring, and Management. *Annual Review of Marine Science* 4: 143-76. Doi: <https://doi.org/10.1146/annurev-marine-120308-081121>.
- Band-Schmidt, C.J., Bustillos-Guzmán, J.J., Gárate-Lizárraga, I., López-Cortés, D.J., Núñez-Vázquez, E.J. y Hernández-Sandoval, F.E. 2010. Ecological and Physiological Studies of *Gymnodinium catenatum* in the Mexican Pacific: A Review. *Marine Drugs* 8(6): 1935-61. Doi: <https://doi.org/10.3390/md8061935>.
- Band-Schmidt, C.J., Bustillos-Guzmán, J.J., López-Cortés, D.J., Núñez-Vázquez, E. y Hernández-Sandoval, F.E. 2011. El estado actual del estudio de florecimientos algales nocivos en México. *Hidrobiológica* 21(3): 381-413.
- Benedetti, F., Vogt, M., Righetti, D., Guilhaumon, F. y Ayata, S.D. 2018. Do functional groups of planktonic copepods differ in

- their ecological niches? *Journal of Biogeography* 45(3): 604-16.
- Bérard-Therriault, L., Poulin, M. y Bossé, L. 1999. *Guide d'identification du phytoplancton marin de l'estuaire et du Golfe du Saint-Laurent*. CNRC, Ottawa.
- Bradford-Grieve, J., Markoseva, E., Rocha, C. y Abichi, B. 1999. Copepoda. En: Boltovskoy, D., Editor. *South Atlantic Zooplankton*. Leiden: Backhuys Publishers, Kerkwerve
- Brand, L.E. 1982. Genetic variability and spatial patterns of genetic differentiation in the reproductive rates of the marine coccolithophorids *Emiliana huxleyi* and *Gephyrocapsa oceanica*. *Limnology and Oceanography* 27: 236-45.
- Breier, C.F. y Buskey, E.J. 2007. Effects of the red tide dinoflagellate, *Karenia brevis*, on grazing and fecundity in the copepod *Acartia tonsa*. *Journal of Plankton Research* 29(2): 115-26. Doi: <https://doi.org/10.1093/plankt/fbl075>.
- Campos-Hernández, A. y Suárez Morales, E. 1994. Copépodos pelágicos del golfo de México y mar Caribe. 1. Biología y Sistemática. Centro de Investigaciones de Quintana Roo (CIQROII), Conacyt, México.
- Caraballo, M. 1982. El golfo de Cariaco. Parte I. Morfología y batimetría submarina. Estructuras y tectonismo reciente. *Boletín del Instituto Oceanográfico de Venezuela* 21(1-2): 13-35.
- Cloern, J.E. y Dufford, R. 2005. Phytoplankton community ecology: principles applied in San Francisco Bay. *Marine Ecology Progress Series* (285): 11-28.
- Cochran, W.G. 1977. *Sampling Techniques*. Wiley, New York.
- Coello, D., Cajas, J., Macías, P. y Lindao, J. 2010. Floración algal ocasionada por *Prorocentrum mexicanum* en el canal de Jambelí. *Revista Ciencias Marinas y Limnología* 4(1): 25-33. Doi: <https://doi.org/10.31876/rcm.v11i1.35>.
- Colin, S.P. y Dam, H.G. 2002a. Latitudinal differentiation in the effects of the toxic dinoflagellate *Alexandrium* spp. on the feeding and reproduction of populations of the copepod *Acartia hudsonica*. *Journal Harmful Algae* 1: 113-25.
- Colin, S.P. y Dam, H.G. 2002b. Testing for toxic effects of prey on zooplankton using sole versus mixed diets. *Limnology and Oceanography* 47: 1430-7.
- Cortés-Altamirano, R. y Licea-Durán, S. 1999. Florecimientos de microalgas nocivas en estanques de cultivo semiintensivo de camarón en México. *Revista Latinoamericana de Microbiología* 41: 157-66.
- Cortés-Altamirano, R. y Sierra-Beltrán, A.P. 2003. Morphology and taxonomy of *Prorocentrum mexicanum* and reinstatement of *Prorocentrum rhathymum* (Dinophyceae). *Journal of Phycology* 39(1): 221-5. Doi: <https://doi.org/10.1046/j.1529-8817.2003.01112.x>.
- Dutz, J. 1998. Repression of fecundity in neritic copepod *Acartia* clause exposed to the toxic dinoflagellate *Alexandrium lucitanicum*: Relationship between feeding and egg production. *Marine Ecology Progress Series* 175: 97-107.
- Edler, L. y Elbrächter, M. 2010. The Utermöhl method for quantitative phytoplankton analysis. En Bengt, K.C., Cusack, C. y Bresnan, E., Editores. *Microscopic and molecular methods for quantitative phytoplankton analysis*. Unesco, París.
- Esquivel-Garrote, O. y Morales-Ramírez, A. 2020. Estructura de la comunidad de zooplancton en arrecifes coralinos del Parque Nacional Isla del Coco, sitio Patrimonio de la Humanidad en el Pacífico Tropical Oriental. *Revista de Biología Tropical* 68(1): 248-56. Doi: <https://doi.org/10.15517/rbt.v68iS1.41188>.
- Falkowski, P.G. y Oliver, M.J. 2007. Mix and match: how climate selects phytoplankton. *Nature Reviews Microbiology* 5: 813-19. Doi: <https://doi.org/10.1038/nrmicro1751>.
- Ferraz-Reyes, E.G., Reyes-Vásquez, G. y De Oliveros, A. 1985. Dinoflagellates the genera *Gonyaulax* and *Protogonyaulax* in the Gull Cariaco, Venezuela. En: Anderson, D.M., White, A.W y Baden, D.G., Editores. *Toxic Dinoflagellates*. Elsevier, New York.
- Ferraz-Reyes, E., Mandelli, E. y Reyes-Vásquez, G. 1987. Fitoplancton de la laguna Grande del Obispo, Venezuela. *Boletín del Instituto Oceanográfico de Venezuela* 26(1-2): 111-24.
- Fistarol, G.O., Legrand, C. y Granéli, E. 2003. Allelopathic effect of *Prymnesium parvum* on a natural plankton community. *Marine Ecology Progress Series* 255: 115-25. Doi: <https://doi.org/doi:10.3354/meps255115>.
- Flöder, S. y Sommer, U. 1999. Diversity in planktonic communities: An experimental test of the intermediate disturbance hypothesis. *Limnology and Oceanography* 44(4): 1114-9.
- Frangópulos, M., Guisande, C., Maneiro, I., Rivero, I. y Franco, J. 2000. Short- and long-term effects of the toxic dinoflagellate *Alexandrium minutum* on the copepod *Acartia clausi*. *Marine Ecology Progress Series* 203: 161-9.

- Fukuyo, Y. 1981. Taxonomical study on benthic dinoflagellates collected in coral reef. *Bulletin of the Japanese Society of Fisheries* 47: 967-78.
- Fukuyo, Y., Sako, Y., Matsuoka, K., Innai, I., Takahashi, M. y Watanabe, M. 2003. Biological character of red tide organisms. En: Okaichi, T., Editor. *Red Tides*. Kluwer Academic Publishers. Lodon.
- Gamboa-Márquez, J., Sánchez-Suárez, I. y La Barbera-Sánchez, A. 1994. Dinoflagelados (Pyrrhophyta) del Archipiélago Los Roques (Venezuela): Familias Prorocentraceae y Ostreopsidaceae. *Acta Científica Venezolana* 45: 140-52.
- Granéli, E. y Hansen, P.J. 2006. Allelopathy in harmful algae: a mechanism to compete for resources? En: Granaeli, E. y Turner, J.T., Editores. *Ecology of harmful algae*. Springer Verlag, Berlín.
- Guisande, C., Frangopulus, M., Carotenuto, Y., Maneiro, I., Riveiro, I. y Vergara, R. 2002. Fate of paralytic shellfish poisoning toxins ingested by the copepod *Acartia clausi*. *Marine Ecology Progress Series* 240: 105-15.
- Hernández-Becerril, D., Bravo-Sierra, E. y Aké-Castillo, J. 2007. Phytoplankton on the western coasts of Baja California in two different seasons in 1998. *Scientia Marina* 71(4): 735-43. Doi: <https://doi.org/10.3989/scimar.2007.71n4735>.
- Hernández-Becerril, D.U. 2014. Biodiversidad de algas planctónicas marinas (Cyanobacteria, Prasinophyceae, Euglenophyta, Chrysophyceae, Dictyochophyceae, Eustigmatophyceae, Parmophyceae, Raphidophyceae, Bacillariophyta, Cryptophyta, Haptophyta, Dinoflagellata) en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 85: 44-53. Doi: <https://doi.org/10.7550/rmb.32037>.
- Ho, K.C. y Hodgkiss, I.J. 1991. Red tides in subtropical waters. An overview of their occurrence. *Asian Marine Biology* 10: 77-94.
- Honjo, S. 1976. Coccoliths: production, transportation and sedimentation. *Marine Micropaleontology* 1: 65-79.
- Hoppenrath, M., Chomérat, N., Horiguchi, T., Schweikert, M., Nagahama, Y. y Murray, S. 2013. Taxonomy and phylogeny of the benthic *Prorocentrum* species (Dinophyceae). A proposal and review. *Harmful Algae* 27: 1-28. Doi: <https://doi.org/10.1016/j.hal.2013.03.006>.
- Huntley, M.E., Barthel, K.G. y Star, J.L. 1983. Particle rejection by *Calanus pacificus*. discrimination between similarly sized particles. *Marine Biology* 74: 151-60.
- Huntley, M.E., Sykes, P., Rohan, S. y Marin, V. 1986. Chemically-mediated rejection of dinoflagellate prey by copepods *Calanus pacificus* and *Paracalanus parvus*. mechanism, occurrence and significance. *Marine Ecology Progress Series* 28: 105-20.
- Ives, J.D. 1985. The relationship between *Gonyaulax tamarensis* cell toxin levels and copepod ingestion rates. En: Anderson, D.M., White, A.W. y Baden, D.G., Editores. *Toxic Dinoflagellates*. Elsevier, Amsterdam.
- Jansen, S., Wexels-Riser, C., Wassmann, P. y Bathmann, U. 2006. Copepod feeding behavior and egg production during a dinoflagellate bloom in the North Sea. *Harmful Algae* 5: 102-12.
- Jeong, H.J. 1994. Predation effects of the calanoid copepod *Acartia tonsa* on a population of the heterotrophic dinoflagellate *Protoperidinium cf. divergens* in the presence of co-occurring red-tide dinoflagellate prey. *Marine Ecology Progress Series* 111: 87-97.
- Jury, M.R. 2017. Eastern Venezuela coastal upwelling in context of regional weather and climate variability. *Regional Studies in Marine Science* 18: 219-28. Doi: <http://dx.doi.org/10.1016/j.rsma.2017.10.010>.
- Kato, K. 1961. Ocean chemical studies on the gulf of Cariaco. Chemical and hydrographical observations in January, 1961. *Boletín del Instituto Oceanográfico de Venezuela* 1(1): 49-72.
- La Barbera-Sánchez, A., Hall, S. y Ferraz-Reyes, E. 1991a. *Alexandrium* sp., *Gymnodinium catenatum* and PSP in Venezuela. En: Smayda, T. y Shimizu, Y. Editores. *Toxic phytoplankton in the Sea*. Elsevier, New York.
- La Barbera-Sánchez, A., Reyes-Vásquez, G. Cabello, A. y Ferraz-Reyes, E. 1991b. Assessment of mussel toxicity caused by dinoflagellates in the Gulf of Cariaco, Venezuela from 1980-1988. *Revue Internationale d' Oceanographie Medicale* 101-104: 176-80.
- La Barbera-Sánchez, A., Gamboa-Márquez, J. y Senior, W. 1999. Fitoplancton del Golfo de Cariaco, estado Sucre, Venezuela. *Revista de Biología Tropical* 47: 57-63.
- La Barbera-Sánchez, A. y Gamboa-Márquez, J. 2001. Distribution of *Gymnodinium catenatum* Graham and shellfish toxicity on the coast of Sucre state, Venezuela, from 1989 a 1998. *Journal Shellfish Research* 20(3): 1257-61.
- La Barbera-Sánchez, A., Franco Soler, J., Rojas, L. y Chang-Yen, I. 2004. Paralytic Shellfish Poisoning (PSP) in Margarita Island,

- Venezuela. *Revista de Biología Tropical* 52 (Suppl. 1): 89-98.
- Lasley-Rasher, R.S., Nagel, K., Angra, A. y Yen, J. 2016. Intoxicated copepods: ingesting toxic phytoplankton leads to risky behaviour. *Proceedings Royal Society B* 283: 20160176. Doi: <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2016.0176>.
- Legaré, H. 1964. The pelagic copepoda of Eastern Venezuela. 1. The Cariaco Trench. *Boletín Instituto Oceanográfico de Venezuela* 3(1/2): 15-81.
- Márquez-Rojas, B., Zoppi de Roa, E., Troccoli, L. y Montiel, E. 2017. Cambios estructurales del mesozooplankton en relación a las condiciones hidrográficas en el golfo de Cariaco, Venezuela. *Biota Colombiana* 18(1): 148-71. Doi: <https://doi.org/10.21068/c2017.v18n01a9>.
- Márquez-Rojas, B., Zoppi De Roa, E. y Zegarra-Narro, J. 2020. An updated checklist of copepod species (Arthropoda: Crustacea) from the Gulf of Cariaco, Venezuela. *Pan-American Journal of Aquatic Sciences* 15(3): 143-50.
- Martínez, G., Hernández, D., Quintero, A., Márquez, A., Senior, W. y González, A. 2011. Estudio físico-químico de las aguas del sector oriental del golfo de Cariaco, Venezuela. *Boletín del Instituto Oceanográfico de Venezuela* 50(2): 273-87.
- Martínez, A., Méndez, S., Fabre, A. y Ortega, L. 2017. Intensificación de floraciones de dinoflagelados marinos en Uruguay. *Revista del Laboratorio Tecnológico del Uruguay* 13: 19-25. Doi: <https://doi.org/10.26461/13.02>.
- Martínez-Barragán, M., Medina-Calderón, J., Franco-Herrera, A. y Santos-Martínez, A. 2009. La comunidad de copépodos (Crustacea) en las islas de Providencia y Santa Catalina (Caribe colombiano) durante el período lluvioso de 2005. *Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras* 38(1): 85-103.
- Maybeck, M. 1979. Concentrations des eaux fluviales en éléments majeurs et apports en solution aux océans. *Revue de géologie dynamique et de géographie physique* 21: 215-46.
- Michael, H.B. y Foyo, M. 1976. Caribbean Zooplankton. Part I. Shiphonophora, Heteropoda, Copepoda, Euphausiacea, Chaetognatha and Salpidae. Office of Naval Research Department of Navy, Bethesda, Maryland.
- Moreira-González, A. 2013. *Prorocentrum mexicanum* Osorio-Tafall y *Prorocentrum rhathymum* Loeblich III, Sherley & Schmidt cohabitan en aguas cubanas. *Revista de Investigaciones Marinas* 33(1): 46-9.
- Muciño-Márquez, R.E., Gárate-Lizárraga, I. y López-Cortés, D.J. 2015. Variación estacional del género *Prorocentrum* (Dinophyceae) en dos granjas atuneras en la bahía de La Paz, México. *Acta Biológica Colombiana* 20(1): 195-206. Doi: <http://dx.doi.org/10.15446/abc.v20n1.42442>.
- Navarro-Vargas, G., Díaz-Ramos, J.R., Troccoli-Ghinaglia, L. y Subero-Pino, S. 2014. Dinoflagelados epibentónicos presentes en diferentes sustratos en la bahía Turpialito, golfo de Cariaco, Venezuela. *Boletín del Instituto Oceanográfico de Venezuela* 53(2): 161-170.
- Okuda, T., Bonilla, J., Benítez, J., García, A. y Cedeño, G. 1978a. Características hidrográficas del golfo de Cariaco, Venezuela. *Boletín del Instituto Oceanográfico de Venezuela* 17(1-2): 69-88.
- Okuda, T., García, A., Gamboa, B. y Fernández, E. 1978b. Variación estacional del fósforo y nitrógeno inorgánico en el golfo de Cariaco, Venezuela. *Boletín del Instituto Oceanográfico de Venezuela* 17(1-2): 89-104.
- Ordóñez-López, U. y Ornelas-Roa, M. 2003. Variación de la comunidad de copépodos plácticos en el gradiente estuarino-costero de Celestún, Yucatán, México. *Hidrobiológica* 13: 231-8.
- Padmakumar, K.B. 2010. Algal blooms and zooplankton Standing crop along the southwest Coast of India. Tesis de Doctorado, University of Science and Technology, India.
- Paffenhöfer, G. 1991. Some characteristics of abundant subtropical copepods in estuarine, shelf and oceanic waters. Proc. 4th International Conference on Copepoda. *Bulletin of the Plankton Society of Japan* 1: 201-16.
- Palomares-García, R., Bustillos-Guzmán, J., Band-Schmidt, C.J., López-Cortés, D. y Bernd-Luckas. 2006. Efecto del dinoflagelado tóxico *Gymnodinium catenatum* sobre el consumo, la producción de huevos y la tasa de eclosión del copépodo *Acartia clausi*. *Ciencias Marinas* 32(1B): 111-9.
- Parsons, T., Maita, Y. y Lally, C. 1984. A manual of chemical and biological methods of seawater analysis. Pergamon, Oxford.
- Poulet, S.W. y Marsot, P. 1978. Chemosensory grazing by marine calanoid copepods (Arthropoda: Crustacea). *Science* 200: 1403-5.
- Razouls, C., de Bovée, F., Kouwenberg, J. y Desreumaux, N. 2005-2021. Diversity and geographic distribution of marine planktonic copepods. Sorbonne University_URL: <http://copepodes.obsbanyuls.fr/en>. Consultado: 21 de febrero 2021.

- Rhodes, L.L., Peake, B.M., MacKenzie, A.L. y Marwick, S. 1995. Coccolithophores *Gephyrocapsa oceanica* and *Emiliania huxleyi* (Prymnesiophyceae = Haptophyceae) in New Zealand's coastal waters: Characteristics of blooms and growth in laboratory culture. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* 29(3): 345-57. Doi: <https://doi.org/10.1080/00288330.1995.9516669>.
- Rivera-Tenenbaum, D. 2006. Dinoflagelados e tintinídeos da região central da Zona Econômica Exclusiva Brasileira: guia de identificação. Mus. Nac., Rio de Janeiro.
- Rueda-Roa, D.T., Ezer, T. y Müller-Karger, F. 2018. Description and Mechanisms of the Mid-Year Upwelling in the Southern Caribbean Sea from Remote Sensing and Local Data. *Journal of Marine Science and Engineering* 6(2): 36-42. Doi: <https://doi.org/10.3390/jmse6020036>.
- Ruíz-Pineda, C., Suárez-Morales, E. y Gasca, R. 2016. Copépodos planctónicos de la Bahía de Chetumal, Caribe Mexicano: variaciones estacionales durante un ciclo anual. *Revista de Biología Marina y Oceanografía* 51(2): 301-16. Doi: <http://dx.doi.org/10.4067/S0718-19572016000200008>.
- Sahraoui, D., Bouchouicha, H., Mabrouk, H. y Hlaili, S. 2013. Driving factors of the potentially toxic and harmful species of *Prorocentrum Ehrenberg* in a semi-enclosed Mediterranean lagoon (Tunisia, SW Mediterranean). *Mediterranean Marine Science* 14(2): 353-62. Doi: <https://doi.org/10.12681/mms.338>.
- Sánchez-Suárez, I. 1994. Ecología y dinámica del fitoplancton en arrecifes coralinos: Un estudio en los "Islotes Dos Mosquises", Parque Nacional Archipiélago de los Roques, Venezuela. Tesis de Doctorado, Universidad Central de Venezuela.
- Simon, N.A., Cras, L., Foulon, E. y Lemée, R. 2009. Diversity and evolution of marine phytoplankton. *Comptes Rendus Biologies* 332(2-3): 159-70. Doi: <https://doi.org/10.1016/j.crv.2008.09.009>.
- Springer, J.J., Burkholder, J.M., Glibert, P.M. y Reed, R.E. 2005. Use of a real-time remote monitoring network and ship borne sampling to characterize a dinoflagellate bloom in the Neuse Estuary, North Carolina, USA. *Harmful Algae* 4: 533-51.
- Sykes, P.F. y Huntley, M.E. 1987. Acute physiological reactions of *Calanus pacificus* to selected dinoflagellates: direct observations. *Marine Biology* 94: 19-24.
- Teegarden, G.J. 1999. Copepod grazing selection and particle discrimination on the basis of PSP toxin content. *Marine Ecology Progress Series* 181: 163-76.
- Teegarden, G.J., Campbell, R.G. y Durbin, E.G. 2001. Zooplankton feeding behavior and particle selection in natural plankton assemblages containing toxic *Alexandrium* spp. *Marine Ecology Progress Series* 218: 213-26.
- Thomas, W. 1969. Phytoplankton nutrients en richment of Baja California and in the Easter Equatorial Pacific Ocean. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 26: 1113-45.
- Tomas, C. 1997. *Identifying marine diatoms and dinoflagellates*. Academic Press, New York.
- Turner, J.T. 2014. Planktonic marine copepods and harmful algae. *Harmful Algae* 32: 81-93.
- Turner, J.T. y Tester, P.A. 1989. Zooplankton feeding ecology: copepod grazing during an expatriate red tide. En: Cosper, E.M., Bricelj, V.M. y Carpenter, E.J. Editores. *Novel Phytoplankton Blooms. Causes and Impacts of Recurrent Brown Tides and Other Unusual Blooms*. Springer-Verlag, Berlín.
- Turner, J.T. y Tester, P.A. 1997. Toxic marine phytoplankton, zooplankton grazers, and pelagic food webs. *Limnology and Oceanography* 42: 1203-14.
- Turner, J.T., Tester, P.A. y Hansen, P.J. 1998. Interactions between toxic marine phytoplankton and metazoan and protistan grazers. En: Anderson, D.M., Cembella, A.D. y Hallegraeff, G.M., Editores. *Physiological Ecology of Harmful Algal Blooms*. Springer-Verlag, Berlín.
- Tyrell, T. y Merico, A. 2004. *Emiliania huxleyi*: bloom observations and the conditions that induce them. En: Thierstein, H.R. y Young, J.R., Editores. *Coccolithophores. From Molecular Processes to Global Impact*. Springer-Verlag, Berlín.
- Uye, S. 1986. Impact of copepod grazing on the red-tide flagellate *Chattonella antiqua*. *Marine Biology* 92: 35-43.
- Valerio-González, L. y Díaz-Ramos, R. 2007. Dinoflagelados epífitos potencialmente tóxicos presentes en praderas de *Thalassia testudinum* en la isla La Tortuga, la bahía de Mochima y el golfo de Cariaco, Venezuela. *Boletín del Instituto Oceanográfico de Venezuela* 47(1): 47-58.
- Vaulot, D., Eikrem, W., Viprey, M. y Moreau, H. 2008. The diversity of small eukaryotic phytoplankton ($\leq 3 \mu\text{m}$) in marine ecosystems. *FEMS Microbiology Reviews* 32: 795-820. Doi: <https://doi.org/10.1111/j.1574-6976.2008.00121.x>.

Watras, C.J., Garcon, V.C. y Olson, R.J. 1985. The effect of zooplankton grazing on estuarine blooms of the toxic dinoflagellate *Gonyaulax tamarensis*. *Journal of Plankton Research* 7: 891-908.

Zar, J.H. 1999. Biostatistical Analysis. Prentice Hall, Washington.

Citar: Márquez-Rojas, B., Troccoli, L. y Díaz-Ramos, R. 2021. *Bloom* algal y abundancia de copépodos en el golfo de Cariaco, Venezuela (Caribe Suroriental). *Intropica* 16(2): xx. Doi: xxx.