

PUBLICACIÓN ESPECIAL

Evelyn Zoppi de Roa
In Memoriam



**Editado por Brightdoom Márquez-Rojas, Luís Troccoli-Ghinaglia
& Eduardo Suárez-Morales**



Boletín del Instituto Oceanográfico de Venezuela
Vol. 59. N° 1
ISSN 0798-0639

Bahía de Mochima, Sucre, Venezuela

BOLETÍN DEL INSTITUTO OCEANOGRÁFICO DE VENEZUELA
UNIVERSIDAD DE ORIENTE
CUMANÁ – VENEZUELA

COMITÉ EDITORIAL

ANTONIO BAEZA
Clemson University,
Clemson, United State of America.

ARTURO ACERO P.
Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de
Colombia, Bogotá, Colombia.

JOSÉ MANUEL VIÉTEZ
Universidad de Alcalá,
Alcalá de Henares, España.

MAURO NIRCHIO
Universidad de Oriente y Universidad Técnica de
Machala, Machala, Ecuador.

LUÍS TROCCOLI
Universidad de Oriente y Universidad Estatal Santa
Elena, Santa Elena, Ecuador.

CARMEN TERESA RODRÍGUEZ
Universidad de Carabobo,
Carabobo, Venezuela.

JULIÁN CASTAÑEDA
Instituto Oceanográfico de Venezuela,
Cumaná, Venezuela.

VICTOR HUGO DELGADO BLAS
Universidad Quintana Roo,
México.

ALFREDO GÓMEZ GASPAR
Universidad de Oriente,
Nueva Esparta, Venezuela.

EDGAR ZAPATA VÍVENES
Universidad de Oriente,
Cumaná, Venezuela.

MARIO LONDOÑO MESA
Universidad de Antioquía,
Medellín, Colombia.

JOSÉ GREGORIO RODRÍGUEZ
Universidad de Carabobo,
Carabobo, Venezuela.

Indizada en :

*EBSCO, Aquatic Sciences & Fisheries Abstracts, Biosis,
Latindex, Periódica, Ulrich's Periodicals Directory,
Wildlife Review Abstracts, Zoological Record.*

*Fondo Nacional de Ciencia, Tecnología e Innovación
(FONACIT)
Nº Reg.- 19990243*

El Instituto Oceanográfico de Venezuela (IOV) constituye el núcleo primigenio de la Universidad de Oriente, creada por el Decreto de la Junta de Gobierno N° 459 de fecha 21 de noviembre de 1958. Sus actividades comenzaron el 12 de octubre de 1959, en la ciudad de Cumaná estado Sucre, Venezuela y han continuado ininterrumpidamente desde entonces.

EL BOLETÍN DEL INSTITUTO OCEANOGRÁFICO DE VENEZUELA es una revista arbitrada que tiene como objeto fundamental difundir el conocimiento científico sobre la oceanografía del Mar Caribe y el Océano Atlántico Tropical.

El Boletín fue editado por primera vez en el mes de octubre del año 1961, siendo publicado con el nombre de “Boletín del Instituto Oceanográfico”. A partir del volumen n° 8 publicado en el año 1970, la portada, el formato y las normas editoriales fueron modificadas. En el año 1980 es rebautizado con el nombre actual de “Boletín del Instituto Oceanográfico de Venezuela”.

INSTITUTO OCEANOGRÁFICO DE VENEZUELA

MAYRÉ JIMÉNEZ
Directora

IVIS FERMÍN
Jefe Departamento de Oceanografía

NIEVES AGUADO
Jefe Departamento de Biología Pesquera

JORGE BARRIOS
Jefe Departamento de Biología Marina

IVIS FERMÍN
Coordinador Postgrado en Ciencias Marinas

BRIGHTDOOM MÁRQUEZ
Editora Jefe

OSCAR DÍAZ DÍAZ, LUIS TROCCOLI GHINAGLIA y
E. SUÁREZ MORALES

Editores Asociados

EDY MIR PARRA
Asistente Técnico

E-mail: jeiovudo@gmail.com

<http://www.ojs.udo.edu.ve/index.php/boletiniov>

BOLETÍN DEL INSTITUTO OCEANOGRÁFICO DE VENEZUELA



Como citar este volumen:

Márquez-Rojas, B., L. Troccoli-Ghinaglia & E. Suárez-Morales (Eds.) 2020. Evelyn Zoppi de Roa, *In Memoriam*. *Pub. Esp. Bol. Inst. Oceanogr. Vzla.* 59(1): 190 pp.

Como Citar Un Artículo:

Crespo M. A., C. Pereira, E. Zoppi de Roa, J. Scott-Frías, E. Montiel & V. Hernández. 2020. Composición y abundancia del zooplancton marino y costero del estado Miranda, Venezuela. En: Márquez-Rojas, B., L. Troccoli-Ghinaglia & E. Suárez-Morales (Eds.) 2020. *Evelyn Zoppi de Roa, In Memoriam*. *Pub. Esp. Bol. Inst. Oceanogr. Vzla.* 59(1): 190 pp.

Responsables de la dirección, coordinación y edición de este volumen:

Brightdoom Márquez-Rojas

Oscar Díaz-Díaz

Luis Troccoli-Ghinaglia

Agradecimiento especial a estos colaboradores que permitieron que este volumen se realizara:

Acero, Arturo (Universidad Nacional de Colombia)

Bastida, Ricardo (Universidad Nacional de Mar del Plata, Argentina)

Calvo, Asdrúbal (Instituto Oceanográfico de Venezuela)

Castellanos-Osorio, Iván A. (ECOSUR, México)

Cárdenas, Adibe (Investigador Independiente, Colombia)

Crespo, Ma. Angélica (Universidad de Oriente, Venezuela)

Díaz-Díaz, Oscar (FAUNAMAR LTDA., Chile)

Estrella, Gisela (Universidad de Oriente, Venezuela)

Franco-Gordo, Ma. Carmen (Universidad de Guadalajara, México)

Garate, Paulina (FAUNAMAR LTDA., Chile)

Gasca, Rebeca (ECOSUR, México)

González, Ernesto (Universidad Central de Venezuela)

González-Perozo, Carolina (Universidad Simón Bolívar, Venezuela)

Gutiérrez, Manuel Elías (ECOSUR, México)

Hernández-Becerril, David U. (UNAM, México)

Herrera, Ana Teresa (Universidad Central de Venezuela)

Kozak, Eva Rose (Universidad de Guadalajara, México)

Laverde-Castillo, Juan J. (Investigador Independiente, Colombia)

Lira, Carlos (Universidad de Oriente, Venezuela)

Naranjo, Christian (INOCAR, Ecuador)

Okolodkov, Yuri (Universidad Veracruzana, México)
Pereira, Carlos (Universidad Central de Venezuela)
Rincones, Karla (Invst. Asociado CCGS, Villahermosa, Tab., México)
Rozbaczyló, Nicolás (FAUNAMAR LTDA., Chile)
Suárez-Morales, Eduardo (ECOSUR, México)
Tapia, Ma. Elena (INOCAR, Ecuador)
Troccoli-Ghinaglia, Luis (Universidad de Oriente, Venezuela)
Sarma, Nandini (FES - IZTACALA, UNAM, México)
Vera, Jonathan (Universidad Central de Venezuela)
Weky, Luis B. (Universidad de los Andes, Chile)

Diseño y diagramación

Brightdoom Márquez-Rojas & Edymir Parra



Brightdoom Márquez Rojas. Biólogo con postgrado en Ciencias Marinas, mención Biología Marina (Instituto Oceanográfico de Venezuela) y Doctorado en Ciencias, mención Ecología (Universidad Central de Venezuela). Profesor Asociado de la Universidad de Oriente desde el 2000. Línea de investigación Ecología del zooplancton marino y estuarino, con énfasis en taxonomía de copépodos y cladóceros. Asesora de 15 tesis de pregrado y cuatro de postgrado. Ganadora de dos becas nacionales (CONICIT). Coordinadora del grupo de Plancton de la Universidad de Oriente. Editora en jefe del Boletín del Instituto Oceanográfico de Venezuela y miembro del comité editorial externo de la Revista Bases de la Ciencia de Ecuador. Publicación de un capítulo en un libro y 45 publicaciones en revistas indexadas. Responsable o colaboradora en proyectos de investigación, especialmente sobre biodiversidad y estudios de línea base.



Luis Troccoli. Biólogo marino, con Lic. en Biología Mención Biología marina. M. Sc en Ciencias Marinas y Doctorado en Ciencia Marinas. Profesor titular con 33 años de actividad continúa como profesor investigador, de la Universidad de Oriente, Venezuela. (Actualmente en condición Jubilado). Dos veces (2014-2015) y (2015-2016) vinculado como Investigador Prometeo en Instituto Nacional de Pesca de Ecuador. Docente de Facultad de Ciencias del Mar, de la Universidad Estatal Península de Santa Elena desde enero de 2018 a junio del 2020. 90 publicaciones en revistas indexadas. Activo en proyectos de investigación. Arbitro de revistas indexadas. Línea de investigación Ecología Marina con énfasis en plancton y oceanografía. Además, en evaluaciones de impacto ambiental.



Eduardo Suárez Morales. Doctorado (1992) en Ciencias (Biología) en la Facultad de Ciencias de la UNAM. Director General del Centro de Investigaciones de Quintana Roo (CIQRO) (1988–1992). Investigador Titular del CIQRO y responsable del área de zooplancton en esa institución (1988–1995). Actualmente Investigador titular definitivo de El Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR), responsable de la Línea “*Zooplancton y Oceanografía*” (1995–a la fecha). Más de 380 publicaciones arbitradas, 30 capítulos de libros y 20 libros sobre sobre taxonomía de Copepoda y ecología del zooplancton marino y de aguas continentales. Ha descrito más de 150 taxa de Copepoda. Editor de Copepoda para la revista *Zootaxa*; editor de Copepoda Monstrilloida en WoRMS (*World Register of Marine Species*). Miembro del Sistema Nacional de Investigadores (SIN, México) desde 1988. Desde 2003 nivel III. Presidente de la *Asociación Mundial de Copepodólogos* (2014–2017). Presidente de la Sociedad Mexicana de Planctología A.C. (1992–1994 y 1994–1996). Premio a trayectoria científica Gob. de Q.Roo (2008), Reconocimiento Nacional a la Conservación de la Naturaleza 2010, SEMARNAT-CONANP. Premio “*Alejandro Villalobos*” a la excelencia en investigación carcinológica (2016). Becario Fulbright y Ernst Mayr de la Universidad de Harvard. Investigador asociado del National Museum of Natural History, Smithsonian Institution.

Caligus evelynae

Suárez-Morales, Camisotti & Martín, 2012

(Copepoda: Siphonostomatoida)

**EVELYN ZOPPI DE ROA:
UNA VIDA DEDICADA AL PLANCTON**



Este volumen especial está dedicado a la memoria de la primera planctóloga venezolana Evelyn Zoppi de Roa. Mediante éste, sus amigos y colegas le rinden un homenaje y agradecen su contribución al conocimiento del plancton marino y dulceacuícola en Venezuela y la región.

CONTENIDO

	Página
WEKY, L.B. & B. MÁRQUEZ-ROJAS. Libre como el plancton: Evelyn Zoppi de Roa (1931-2019). Imagen y huella de la primera planctóloga venezolana.	3
HERNÁNDEZ-BECERRIL, D.U. Morphology of two species of the marine planktonic diatom genus <i>Cerataulina</i> H. Peragallo <i>ex</i> Schütt (Bacillariophyta) from the tropical Mexican Pacific, including a new record for the area.	9
ESTRELLA, G., G. REYES, J.R. DÍAZ-RAMOS, A. LA BARBERA, L. TROCCOLI & E. FERRÁZ DE REYES [†] . Dinophysales (dinoflagellata: dinophyceae) del caribe sur-oriental, costas orientales de Venezuela.	15
GONZÁLEZ-PEROZO, C., C. PEREIRA, L. TROCCOLI-GHINAGLIA, V. HERNÁNDEZ, C. PEÑA, J. CRUZ-MOTTA & A. CASTILLO. Estructura comunitaria del microfitoplancton de la zona costera entre Cabo Codera y Paparo, Venezuela.	51
CRESPO, M.A., C. PEREIRA, E. ZOPPI DE ROA, J. SCOTT-FRÍAS, E. MONTIEL, V. HERNÁNDEZ. Composición y abundancia del zooplancton marino y costero del estado Miranda, Venezuela.	69
R. SERRANO-ZABALA, B. MÁRQUEZ-ROJAS, L. TROCCOLI-GHINAGLIA, K. RINCONES-REYES, J.R. DÍAZ-RAMOS & J. REYES. Variabilidad de la abundancia del zooplancton en dos ambientes neríticos del nororiente de Venezuela.	85
GONZÁLEZ-RIVAS, E.J. Natural diet of zooplankton from an oligo-mesotrophic reservoir (Clavellinos, Sucre State, Venezuela).	109
A.T. HERRERA-REVELES, B. MARÍN, A. MARTÍNEZ, M.F. GONZÁLEZ-RIVERO, A. LÓPEZ-ORDAZ, M. NARVÁEZ, J.G. NÚÑEZ & L.A. ARIZA. Estructura espacio-temporal del ictioplancton asociado a las comunidades coralinas del área de surgencia oriental del Caribe Sur.	122
ROZBACZYLO, N., A.M. RODRIGO, O. DÍAZ-DÍAZ & P. VÁSQUEZ-YÁÑEZ. Poliquetos holoplanctónicos en Chile.	140

LIBRE COMO EL PLANCTON: EVELYN ZOPPI DE ROA (1931-2019)

IMAGEN Y HUELLA DE LA PRIMERA PLANCTÓLOGA VENEZOLANA

WEKY, LUIS BERNARDO¹ & MÁRQUEZ-ROJAS, BRIGHTDOOM²

¹Universidad de los Andes, Chile, Instituto de Ciencias de la Familia

²Instituto Oceanográfico de Venezuela (IOV), Universidad de Oriente

Errante es uno de los adjetivos con el que los biólogos suelen distinguir al plancton, pues divagan en las aguas dulces o marinas dejándose llevar sin resistencia alguna ante las corrientes. ¿Es la condición errante del plancton su mayor atributo de libertad? Si la libertad es una cualidad que se fabrica desde la no-oposición a los designios de la naturaleza, entonces son seres vivos realmente libres, como Evelyn Zoppi.

Cuando se escriba la historia del Plancton en Venezuela, deberá dedicársele un capítulo entero a Evelyn Zoppi de Roa (1931-2019), quien durante casi toda su vida académica estudió al plancton marino y dulceacuícola. Lo hizo tanto por su temprana vocación científica, como por haberse dejado llevar -como un ser libre y a veces errante- ante los designios y encrucijadas que la vida le puso en su camino. No deja de ser paradójico, que una mujer nacida en los llanos venezolanos, específicamente en el estado Apure en el año de 1931, haya sido la primera en estudiar en los mares patrios esos microorganismos abundantes. Y si su compañero de vida, Pedro Roa Morales (1926-1995) fue un tachirense considerado el «primer oceanógrafo venezolano» (SANDOVAL, 2009), Evelyn Zoppi de Roa fue, sin duda alguna, la primera planctóloga venezolana.

Evelyn Zoppi de Roa nació en San Fernando de Apure, en el seno de una familia libanesa católica que hizo arraigo en los llanos venezolanos. Pero cuando aún era una niña, sus padres deciden radicarse en Caracas, la capital venezolana, de modo que sus estudios medios los realizó en el Colegio San José de Tarbes de El Paraíso, donde aprendió francés y educación religiosa. Posteriormente, ingresó a la Universidad Central de Venezuela (UCV) a realizar estudios de “Licenciada en Ciencias Biológicas”, título que obtuvo en 1955, cuando apenas tenía 24 años de edad (Fig. 1).

Al finalizar sus estudios profesionales, la joven Evelyn Zoppi viajó a Puerto Rico a realizar estudios de postgrado en el Instituto de Biología Marina de Mayagüez, para luego trasladarse a continuar sus estudios en el *Scripts Institution of Oceanography* de la Universidad de La Jolla (California, EEUU). Es en este último donde conoce a Ángeles Alvariño (1916-2005), una reconocida figura de la oceanografía española que tuvo una importante influencia en la formación investigativa y profesional de Zoppi. Tanto es así que, si bien esos estudios de postgrado fueron interrumpidos en 1958, Alvariño dirigió la investigación doctoral que

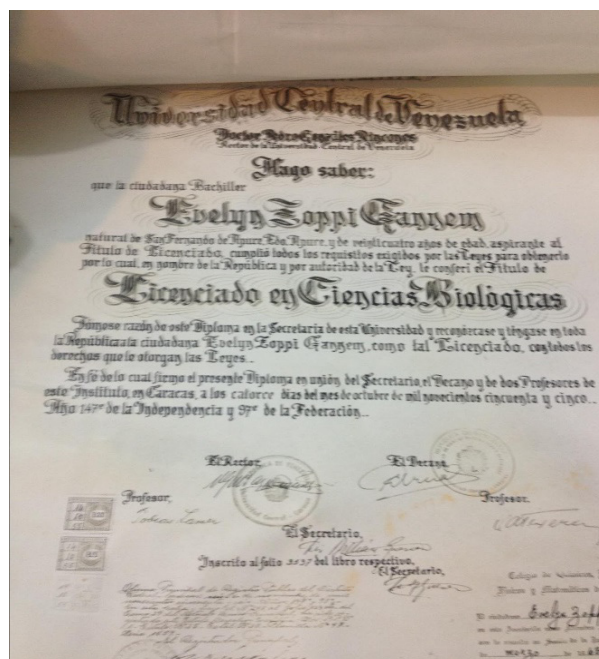


Fig 1.- Título de Licenciado en Ciencias Biológicas de Evelyn Zoppi en la Universidad Central de Venezuela en 1955. Fuente: Universidad Central de Venezuela, s/f.

Zoppi de Roa tituló «El Zooplancton Marino del Oriente de Venezuela» cuya defensa pública se realizó en el año de 1977 en la Universidad Central de Venezuela.

Los estudios de postgrado de Evelyn Zoppi se interrumpieron en 1958 porque el tiempo y el destino comenzaban a jugar un rol en su vida. Para ese año, ella retornó a Venezuela por un período navideño (diciembre de 1958) y recibió la información de que se estaba conformando un instituto de ciencias del mar en Cumana (estado Sucre, Venezuela), razón por la cual sus organizadores estaban en el proceso de selección de biólogos. Zoppi acudió a las entrevistas que se estaban realizando en la Ciudad Universitaria de Caracas y fue entrevistada por Pedro Roa Morales, quien lideraba el proceso de conformación de Instituto Oceanográfico de Venezuela (IOV), tanto que desde 1959 asumió funciones de primer director y miembro de la Comisión Organizadora de la Universidad de Oriente.

Finalmente, Evelyn Zoppi fue seleccionada para integrar el primer grupo de investigadores del IOV y a mediados de 1959 se encontraba ya residiendo en Cumaná y en ejercicio de su cargo. Según el Informe Anual de 1961 del IOV, en el Laboratorio de Biología Marina Evelyn Zoppi era la única investigadora venezolana en plancton y, junto a Francisco Mago Leccia, los únicos venezolanos que integraban para entonces este laboratorio (Fig. 2). El resto del equipo de investigadores estaba conformado por William Lund (Biólogo pesquero), Fritz Gessner (Hidrobotánico), Lieselotte Hammer (Botánico marino) Joseph Henri Legaré (Zooplactólogo) y Pierre Davant (Ecólogo marino) (IOV, 1961).



Fig. 2. Evelyn Zoppi durante su trabajo de laboratorio en el IOV.
Fuente: Universidad de Oriente – Instituto Oceanográfico, s/f.

Durante los primeros años del IOV, el Laboratorio de Plancton tenía entre sus objetivos estudiar la distribución vertical y horizontal del zooplancton, así como sus migraciones verticales diurnas y nocturnas, y su producción cualitativa y cuantitativa; elaborar el estudio taxonómico de los grupos más importantes y realizar observaciones preliminares sobre fitoplancton (IOV, 1961). Con tal compromiso a cuestas, el entrenamiento de Evelyn Zoppi se fue dando sobre la marcha de las investigaciones, pues aún para entonces no se había especializado en plancton. Fue en el IOV y de la mano de J. H. Legaré que Zoppi dio el salto cualitativo que necesitaba para convertirse en la primera planctóloga venezolana (Zoppi de Roa, 2017).

En el primer volumen del Boletín del Instituto Oceanográfico (1961), juntos publicaron el trabajo “Notas sobre la abundancia y distribución de *Chaetognatha* en las aguas del oriente de Venezuela” en el que buscaron “determinar las especies de *chaetognatos* existentes en el Golfo y Fosa de Cariaco y cercanías de la Isla de Margarita” logrando identificar diez especies (LEGARÉ & ZOPPI, 1961). También en el primer volumen del Boletín, Zoppi presentó el trabajo sobre “Medusas de la región este de Venezuela” en el que elaboró una “contribución preliminar al estudio de la composición, abundancia y distribución de las medusas más frecuentes en el plancton del Golfo y Fosa de Cariaco, Golfo de Paria y regiones adyacentes a la desembocadura del río Orinoco” (ZOPPI, 1961a). Como complemento también publicó la “Distribución vertical del Zooplancton en el Golfo y extremo este de la Fosa de Cariaco”, donde estudió “la composición, abundancia, y distribución vertical del zooplancton” en dos estaciones dentro del Golfo de Cariaco y una en el extremo este de la Fosa de Cariaco (ZOPPI, 1961b). Estas publicaciones fueron el resultado de la primera campaña oceanográfica a bordo del B/O *Guaiquerí I* que se ejecutó entre mayo y noviembre de 1960.

La breve interrupción de una trayectoria

Como se puede observar, la carrera científica de Evelyn Zoppi comenzaba a dar sus primeros frutos y, para 1961, estaba ya en lo que se podría considerar una etapa de despegue. Para diciembre de 1958 no estaba en los planes de Zoppi trabajar en el Laboratorio de Plancton de un instituto como el IOV que apenas daba sus primeros pasos. Pero aun así, Zoppi cambió los privilegiados espacios del *Scips Institution of Oceanography* de la Universidad de La Jolla por un nuevo instituto que,

aunque pujante, estaba además ubicado en una provincia venezolana desasistida y empobrecida.

Pero justo cuando la carrera científica de Evelyn Zoppi comenzaba a despegar en el IOV, Pedro Roa Morales -quien para entonces era ya su compañero de vida y director-fundador de este instituto- se enfrentó desde 1962 a una situación compleja que derivó ese mismo año a su separación del cargo y a su posterior renuncia a la Universidad de Oriente. En momentos en los cuales la democracia representativa venezolana se había recientemente establecido, Pero Roa Morales difería sustancialmente del proyecto político de AD, COPEI y la Unión Republicana Democrática (URD) y asumió posiciones bastante cercanas a la izquierda y a los ideales comunistas, en momentos en los cuales el Partido Comunista de Venezuela (PCV) aún se hallaba en la clandestinidad y en la lucha armada. Estas posiciones políticas de Roa Morales fueron el detonante de confrontaciones dentro de la misma Comisión Organizadora de la Universidad de Oriente -particularmente con Luis Manuel Peñalver¹- lo que se expresó en su progresivo aislamiento de ésta y su salida del Instituto Oceanográfico en 1962.

La renuncia de Roa Morales al IOV afectó directamente la trayectoria de Zoppi en este instituto, ya que decidió acompañarlo y solicitar a las autoridades de la UCV su ingreso como personal académico. Dicho de otro modo, Zoppi también renunció al IOV y el mismo año de 1962 comenzó a trabajar en la Facultad de Ciencias de la principal universidad venezolana, pero la persecución política no había cesado en contra de Roa Morales, y luego de un breve lapso de encarcelamiento entre diciembre 1962 y abril de 1963 en la prisión de La Planta (Caracas), Roa Morales tuvo que abandonar clandestinamente a Venezuela en 1963, no sin antes haber contraído matrimonio con Evelyn Zoppi en agosto de ese año y posteriormente tuvo sus tres hijos.

Al poco tiempo Zoppi de Roa siguió los pasos de Roa Morales y, luego de un permiso no remunerado otorgado por la UCV, se encontraron en Europa para radicarse en la ex Unión Soviética. Zoppi de Roa había recibido una invitación para trabajar en el Instituto

de Oceanología de Moscú (Academia de Ciencias de la URSS) y “realizar investigaciones y confrontar métodos sobre dinámicas del plancton” aprovechando las campañas oceanográficas que se llevarían a cabo a bordo del buque Lomonosov (Zoppi de Roa, 1963). Fue en ese periodo -1963 a 1967- en el cual realizó pasantías y trabajos de investigación en zooplancton en el *Institute of Marine Fisheries and Oceanograph* de Moscú, en la Universidad de Rennes (Francia), en el departamento de Ecología de l'Ecole Normale Supérieure de Paris y en la Estación Biologique les Eyzies (Francia; Fig. 3).

Retorno a Venezuela: una vida en el laboratorio de Plancton del IZT.

En 1967 Evelyn Zoppi de Roa y Pedro Roa Morales retornaron a Venezuela. Los tiempos de convulsión política habían ya cesado, y el permiso no remunerado que la UCV les había otorgado ya estaba por expirar. Para entonces, en la Facultad de Ciencias estaba recién creado el Instituto de Zoología y Ecología Tropical (IZET)². En el Laboratorio de Plancton de este instituto, Zoppi de Roa desarrolló su carrera científica; inició estudios del plancton en ríos de los llanos altos de Apure (Mantecal), así como en Guárico y Bolívar.

Aun para entonces, su breve tiempo en el IOV seguía dando sus frutos, pues en 1971 publicó uno de



Fig. 3. Evelyn Zoppi durante su estancia en Francia

Fuente: Evelyn Zoppi de Roa, s/f.

1. Médico y educador, dirigente político del partido Acción Democrática (AD); presidente de la Comisión Organizadora de la Universidad de Oriente y Rector-fundador.

2. El Instituto de Zoología y Ecología Tropical de la UCV fue creado en 1965 como una dependencia de la Facultad de Ciencias, y mientras Alonso Gamero se desempeñaba como Decano. Si bien el IZET no ha sido una institución científica especializada exclusivamente en el campo de las Ciencias del Mar, también es cierto que «no existe especialidad en zoología o ecología que no haya sido tocada, ya sea directa o indirectamente» por alguno de sus investigadores (Universidad Central de Venezuela - Instituto de Zoología y Ecología Tropical, s/f. 11).

sus trabajos más influyentes: *Apendicularias de la región oriental de Venezuela*, el cual se derivó de su participación en las expediciones oceanográficas a bordo del B/O *Guaqueri I* entre 1960 y 1961.

El Laboratorio de Plancton del IZET fue para Evelyn Zoppi su *arena transepistémica*, es decir el *locus* de relaciones, interacciones y criterios de decisión (KNORR-CETINA, 1983) en el que su vida como investigadora y docente se abrió paso propio en un mundo académico gobernado por hombres y tomando posición autónoma en el campo de las Ciencias Marinas muy a pesar de su íntima relación con Pedro Roa Morales. Fue justamente entre 1967 y el año 2009 el período en el que Evelyn Zoppi de Roa alcanzó la cúspide de su carrera científica. Los llanos y los mares venezolanos fueron más que su lugar de muestreo, y el Parque Nacional Mochima (estado Sucre, Venezuela) tenía un lugar privilegiado en su interés científico y personal (Fig. 4).

Evelyn Zoppi, aun antes de su doctorado, ya tenía incidencia en la biología marina latinoamericana. Algunos estudios en corresponsabilidad con investigadores de Colombia, Perú y México fueron la plataforma para hacer contribuciones que se tradujeron en la adición



Fig. 4.- Salida de Campo a la Bahía de Mochima

Fuente: Estudiantes de la materia Introducción al Plancton de la Lic. Biología de la UCV

de nuevas especies a las familias del plancton marino y dulceacuícola en América Latina. Esta incidencia fue reconocida en el año 2012, cuando los biólogos venezolanos Humberto Camisotti y Alberto Martín, junto con el mexicano Eduardo Suárez-Morales identifican una nueva especie en los organismos zooplantónicos colectados en la Bahía de Amuay (Falcón-Venezuela), en el marco del proyecto «Línea base biológica del Puerto de Amuay, dentro del programa de aguas de lastre y sedimentos de la República Bolivariana de Venezuela», y acuerdan honrar a la profesora dándole el nombre de *Caligus evelynae* (Copepoda: Siphonostomatoida: Caligidae).

Su alcance internacional también fue reconocido en el año 2014, cuando los investigadores Juan M. Fuentes-Reinés y Samuel Gómez, denominan en su honor una nueva especie del zooplancton encontrado en Colombia como *Schizopera evelynae* (Copepoda: Harpacticoida: Miraciidae). También es importante destacar la participación de esta investigadora en la descripción de una nueva especie de misidáceo para la ciencia, *Pleurerythrops americanus* Zoppi de Roa & Delgado (1989). Por lo tanto, Evelyn Zoppi es reconocida por sus trabajos y aportaciones en el plancton en los sistemas venezolanos y recordamos su legado y liderazgo en nuevas generaciones de zooplantólogos venezolanos y latinoamericanos.

Sus aportes durante más de 40 años como docente e investigadora ha sido continua y fructífera en la investigación en la ecología y taxonomía del plancton marino, dulceacuícola y estuarino en Venezuela y se evidencian a través de su participación en más de 100 publicaciones en revistas nacionales e internacionales, 30 informes técnicos para instituciones públicas y privadas y 8 libros como autora o coautora. No menos importante fue su aporte a la formación de nuevos investigadores, que quedaron plasmados en la tutoría en cerca de 70 seminarios y trabajos especiales de grado en Biología y 15 tesis doctorales (Zoppi de Roa, s/f).

Por suerte, Evelyn Zoppi de Roa vio reconocida de múltiples formas su labor por la ciencia académica venezolana; uno de los más recientes y emotivos tuvo lugar en el año 2017, cuando merecidamente fue honrada al ser designada presidenta honorífica del II Congreso de Oceanografía de Venezuela, realizado en Cumana, estado Sucre, Venezuela y organizado por el IOV.

Si bien en el Laboratorio de Plancton del Instituto de Zoología y Ecología Tropical de la UCV Zoppi de Roa desarrolló su carrera científica y de formación de

nuevas generaciones de biólogos hasta su fallecimiento el 3 de noviembre de 2019, su legado quedará grabado en la comunidad académica venezolana y latinoamericana.

Los datos expuestos en este manuscrito han sido tomados del Curriculum vitae de Evelyn Zoppi de Roa, de su expediente académico que reposa en la Facultad de Ciencias de la UCV y de entrevistas realizadas en el año 2017 en el Laboratorio de Plancton del IZT.

REFERENCIAS

- INSTITUTO OCEANOGRÁFICO DE VENEZUELA. 1961. Informe Anual 1961, Universidad de Oriente, Cumaná.
- KNORR-CETINA, K. 1983. *The ethnographic study of scientific work: towards a constructivist interpretation of science*. En *Science observed: Perspectives on the Social Study of Science*. Eds. K. Knorr-Cetina & M. Mulkay. Sage, Londres. 122-140.
- LEGARÉ, J. H. & ZOPPI, E. 1961. Notas sobre la abundancia y distribución de *Chaetognatha* en las aguas del oriente de Venezuela, *Bol. Inst. Oceanogr. Venez.*, 1(1): 3-25.
- SANDOVAL, M. 2009. Al rescate de la historia local. La memoria perdida de los pueblos (en línea), disponible en: <https://www.aporrea.org/actualidad/a86495.html>. (revisada diciembre de 2017).
- ZOPPI, E. 1961a. Medusas de la región este de Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Venez.*, 1(1): 173-190.
- ZOPPI, E. 1961b. Distribución vertical del zooplancton en el golfo y extremo este de la fosa de Cariaco. *Bol. Inst. Oceanogr. Venez.*, 1(1): 219-248.
- ZOPPI DE ROA, E. 1963. Comunicación enviada al Dr. Ernesto Foldats, Director de la Escuela de Biología de la Facultad de Ciencias, Universidad Central de Venezuela, Caracas. En Universidad Central de Venezuela, Facultad de Ciencias, Centro de Documentación, Información y Archivo (s/f), Expediente de Evelyn Zoppi de Roa, Caracas.
- UNIVERSIDAD CENTRAL DE VENEZUELA, FACULTAD DE CIENCIAS, CENTRO DE DOCUMENTACIÓN, INFORMACIÓN Y ARCHIVO. s/f. Expediente de Evelyn Zoppi de Roa, Caracas.



Fig. 5.- Reconocimiento a la Dra. Evelyn Zoppi como Presidenta honorífica del II Congreso de Oceanografía de Venezuela 2017, Cumaná, estado Sucre, Venezuela.

Fuente: Archivos del Comité Organizador del II Congreso de Oceanografía de Venezuela 2017.

ZOPPI DE ROA, E. & DELGADO, M. 1989. *Pleurerythrops americana*, a new species of mysidacea from the coast of Venezuela. *Sarsia*.74(2): 91-93.

ZOPPI DE ROA, E. (9 de febrero de 2017). (Primera planctóloga venezolana. Investigadora del Instituto de Zoología y Ecología Tropical de la Facultad de Ciencias de la Universidad Central de Venezuela). (Weky, L.B. Entrevistador). Lugar: Laboratorio de Plancton, Instituto de Zoología y Ecología Tropical, Facultad de Ciencias, Universidad Central de Venezuela Caracas

ZOPPI DE ROA, E. s/f. *Curriculum vitae*.

Recibido: Junio 2020
Aceptado: Agosto 2020

MORPHOLOGY OF TWO SPECIES OF THE MARINE PLANKTONIC DIATOM GENUS *Cerataulina* H. PERAGALLO *Ex* SCHÜTT (BACILLARIOPHYTA) FROM THE TROPICAL MEXICAN PACIFIC, INCLUDING A NEW RECORD FOR THE AREA

DAVID U. HERNÁNDEZ-BECERRIL

Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Unidad Ecología y Biodiversidad Acuática, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), Circuito Exterior s/n, Ciudad Universitaria, Ciudad de México, 04510 México.

E-mail: dhernand@cmarl.unam.mx. Telephone: (52) 55 5622 5819. ORCID iD: 0000-0002-3169-6886

ABSTRACT: The diatom genus *Cerataulina* is represented by only four taxonomically accepted species of marine, truly planktonic affinity. Although its species may not be so frequent or abundant, one species, *Cerataulina pelagica*, may be abundant in coastal zones and may form harmful blooms in some parts of the world. Based on material collected by net during various oceanographic cruises and other surveys, along coasts of the Mexican Pacific, especially the tropical portion, marine phytoplankton samples were analyzed, from which two species of *Cerataulina*, namely *Cerataulina dentata* and *C. pelagica*, were studied by LM and SEM. *Cerataulina dentata* is a new record in the area. Observations made here confirm previous descriptions including various morphological details such as the shape of cells and chains, connections between sibling valves, valve face areolation, the projections of the valve poles which are costate ocelli, which may be winged and bearing a spine at the end, a single rimoportula, centrally (or subcentrally) or marginally located (depending of the species), and the structure of the copulae of the cingulum. *Cerataulina pelagica* is widely distributed whereas *C. dentata* is more restricted to tropical areas. Finally, morphological and distributional differences are discussed for the main three species of the genus.

Key words: Diatoms, Mexican Pacific, Morphology, New record, Phytoplankton.

RESUMEN: La diatomea del género *Cerataulina* está representado por solo cuatro especies taxonómicamente aceptadas, las cuales son formas marinas y planctónicas. Las especies de este género no son frecuentes o abundantes, y solo una especie, *Cerataulina pelagica*, puede ser abundante en la zona costera y llega a formar proliferaciones nocivas en algunas partes del mundo. Este trabajo está basado en el análisis de muestras de fitoplancton marino, colectadas con red durante varios cruceros oceanográficos y otros medios a lo largo de costas del Pacífico mexicano, especialmente en la porción tropical. En algunas muestra aparecieron las especies de *Cerataulina*, *C. dentata* y *C. pelagica* las cuales fueron estudiadas con ML y MEB. *Cerataulina dentata* es un nuevo registro en el área. Las presentes observaciones confirman las descripciones previas, incluyendo detalles morfológicos como la forma de células y cadenas, las conexiones entre valvas adyacentes, la areolación valvar, las proyecciones de los polos valvares que son ocelli costados (costate ocelli) que pueden tener alas y espinas al final, una rimoportula central (o subcentral) o marginal (dependiendo de la especie), y la estructura de las copulae del cingulum. Mientras que *Cerataulina pelagica* está ampliamente distribuida en todo el Pacífico mexicano, *C. dentata* está más restringida a áreas tropicales. Se discuten finalmente las diferencias morfológicas y de distribución de tres especies de *Cerataulina*.

Palabras clave: Diatomeas, Fitoplancton, Morfología, Nuevo registro, Pacífico mexicano.

INTRODUCTION

Diatoms constitute the most diverse and often the most productive taxonomic group within the marine phytoplankton all over the world. Numerous diatom species are predominant in coastal areas, as they respond to different enrichment processes, such as upwelling and river discharges, and some of them may produce innocuous blooms, except blooms caused by potentially toxic species of the genus *Pseudo-nitzschia* H. Peragallo.

Among important members of the marine planktonic diatoms, species of the genus *Cerataulina* H. Peragallo

ex Schütt, are common part of the “cosmopolitan” phytoplankton community, especially *Cerataulina pelagica* (Cleve) Hendey. The genus comprises usually cylindrical, chain-forming species, with cells twisted about pervalvar axis, connected by two elevations with or without wings at poles of the valves (CUPP 1943; ROUND *et al.* 1990; HASLE & SYVERTSEN 1997). There are 13 species names within the genus, of which only 5 have been flagged as accepted taxonomically (GUIRY & GUIRY 2020). However, *Cerataulina daemon* (Greville) Hasle, listed as an entity taxonomically accepted (GUIRY & GUIRY 2020), should be regarded as a synonym of

Cerataulina bicornis (Ehrenberg) Hasle (HASLE & SIMS 1985), in which case there would be only four species fully recognized. *Cerataulina zhongshaensis* Guo, Ye et Zhou was described in 1978 (GUO 2003) from waters of southern China; it is a very rare, characteristic, and not fully studied species. The currently accepted type species is *Cerataulina pelagica* (synonym: *Cerataulina bergonii* (H. Peragallo) Schütt).

There are few modern morphological and taxonomic studies of *Cerataulina*, one very important was made by HASLE & SYVERTSEN (1980), where they characterized morphologically three species using light and electron microscopy, and then HASLE & SIMS (1985) showed some details of *Cerataulina bicornis* by SEM and stated the synonymy of this species with *C. daemon*. Later, RIVERA *et al.* (2003), SUNESEN & SAR (2007) and SUNESEN *et al.* (2009) have studied morphological details of two species of the genus, *Cerataulina dentata* and *C. pelagica*, from South American waters.

Cerataulina pelagica was reported to form blooms, which were associated with the death of benthic shellfish and bony fish in New Zealand, attributed to anoxia and clogging of the gills (TAYLOR *et al.* 1985). The other species appear not so regularly in the phytoplankton and may be considered to have a more warm-water distribution, and are rather scarce and definitely not so frequent nor abundant.

In this paper, the morphology of two species, *Cerataulina dentata* and *C. pelagica*, occurring in the phytoplankton from the Mexican Pacific, is studied by Light Microscopy (LM) and Scanning Electron Microscopy (SEM), with a new record in the area for *C. dentata*. Also, a comparison among all species is discussed.

MATERIAL AND METHODS

This study is based on material collected during various oceanographic surveys along coasts of the central Mexican Pacific, especially during the oceanographic cruise “MareaR VI” carried out from 10-21 June, 2014. Net samples (mesh 64 μm) were obtained by vertical hauls, the hauling depths depending on the depth of the fixed stations; a set of samples were fixed with formalin (4%) and another set with ethanol (70%). One sample obtained from 40 m depth to surface from station 42 (in front of Acapulco, Guerrero State, located at 16° 49' N, 99° 53' W), and the preliminary microscopical analysis

yielded a number of tropical forms of diatoms, including *Cerataulina* species.

Either raw or rinsed samples were analyzed by Light Microscopy (LM, Olympus BX 40, attached camera Hitachi KP-D50 Color digital), where preliminary identifications, measurements and microphotographs were made. Whole rinsed samples or isolated specimens were additionally studied by Scanning Electron Microscopy (SEM, JEOL JSM6360LV) after air-drying and coating with gold.

Terminology for diatoms and the genus *Cerataulina* follows that recommended by ROUND *et al.* (1990) and HASLE & SYVERTSEN, 1997).

RESULTS AND OBSERVATIONS

Cerataulina pelagica (Cleve) Hendey (Figures 1-9)

Synonym: *Cerataulina bergonii* (H. Peragallo) Schütt

References: HUSTEDT, 1930, p. 869, fig. 517 (including resting spores of *Cerataulina bicornis*); CUPP, 1943, p. 167, fig 117; HENDEY, 1964, p. 113, pl. 6, fig. 4; HASLE & SYVERTSEN, 1980, p. 82, figs. 1-29, 95; TAKANO 1990, p. 272, figs. A-F; HASLE & SYVERTSEN, 1997, p. 171, pl. 32, table 38; BÉRRARD-THERIAULT *et al.*, 1999, p. 32, pl. 17 b, c, e; RIVERA *et al.* 2003, p. 652; figs. 1 A-L; SUNESEN & SAR, 2007, p. 500, figs. 4 A-G; SUNESEN *et al.*, 2009, p. 80, figs. 17 A-D; HOPPENRATH *et al.*, 2009, p. 68, figs. 29 a-h; JAMESON & HALLEGRAEFF, 2010, p. 49, figs 2.2 E-G.

Description: Cells cylindrical, arranged in straight, short to long chains, twisted about the central axis of the chain, with very narrow, rectangular apertures between valves, and with the perivalvar axis usually twice or three times the diameter (Figs. 1, 2). Some solitary cells were rarely found. There are numerous small and round to elongate chloroplasts in each cell (Figs. 1, 2). Cells with valves slightly convex, connected in the chain by two short projections on each valve (Figs. 1, 2).

The valves have a relative low mantle and show two short projections (ocelli) at opposite poles, with a single, centric or slightly eccentric rimoportula (Figs. 3-5). Each ocellus has a number (7-8) of short tangential bars (costate ocelli), and is surrounded by a wing which becomes a spine at the end (Figs. 5-7). The external part of the rimoportula is oblique to the ocelli, with a slit-like shape, and is located at the center of a depressed annulus

(Figs. 5, 6, 8). The areolae of the valves are arranged in radiating costae (Fig. 6), closed by fine porous cribra of certain complexity (Figs. 8, 9). The cingulum is composed of numerous copulae, very indistinct, split, with ligulae and antiligulae (Figs. 1, 2, 5).

Dimensions: Diameter of valve 18-36 μm , and perivalvar axis (25) 70-120 μm .

Distribution: A neritic planktonic species considered "cosmopolitan", but common in temperate and subtropical waters. The distribution of this species is wide all along coasts of the Mexican Pacific.

Cerataulina dentata Hasle in Hasle et Syvertsen (Figs 10-19)

References: HASLE & SYVERTSEN, 1980, p. 87, figs. 65, 72-94, 97; TAKANO 1990, p. 270, figs. A-E; HASLE & SYVERTSEN, 1997, p. 171, pl. 33, table 38; SUNESEN & SAR, 2007, p. 499, figs. 3 A-G.

Description: The cells are cylindrical, forming straight, short to long chains, although few solitary cells were detected, and are twisted about the central axis of the chain, leaving no aperture, or extremely narrow, between valves, and with the perivalvar axis usually more than three times the diameter (up to 10 times) (Figs. 10-12). The bands of the cingulum are very conspicuous (Figs. 10-12). Numerous small and round chloroplasts are present in each cell (Fig. 12). The cells are connected in the chain by two very short projections on each valve, with the valves slightly convex (Figs. 12, 13).

The valves show a very low mantle and two short ocelli at opposite poles, with a single, marginal rimoportula (Fig. 14). There are several knobs with minute dentate structures, at the valve margin opposite to the rimoportula, and fewer at its sides (Fig. 15). The external part of the rimoportula is an open circular structure (Fig. 16). The costate ocelli have numerous (up to 10) short tangential bars, with no wing nor spine (Fig. 17). The areolae of the valves radiate from the annulus where the marginal rimoportula is situated (Fig. 14). These are covered by fine and simple porous cribra (Fig. 18). The cingulum consists of numerous, very distinctive copulae, which are split and have ligulae and antiligulae (Fig. 19).

Dimensions: Diameter 18-25 μm , and perivalvar axis 55-120 μm .

Distribution: Species found in coastal warm water regions. This is the first record of this species in the

Mexican Pacific: it was found only in places (Acapulco) of the tropical part of the Mexican Pacific.

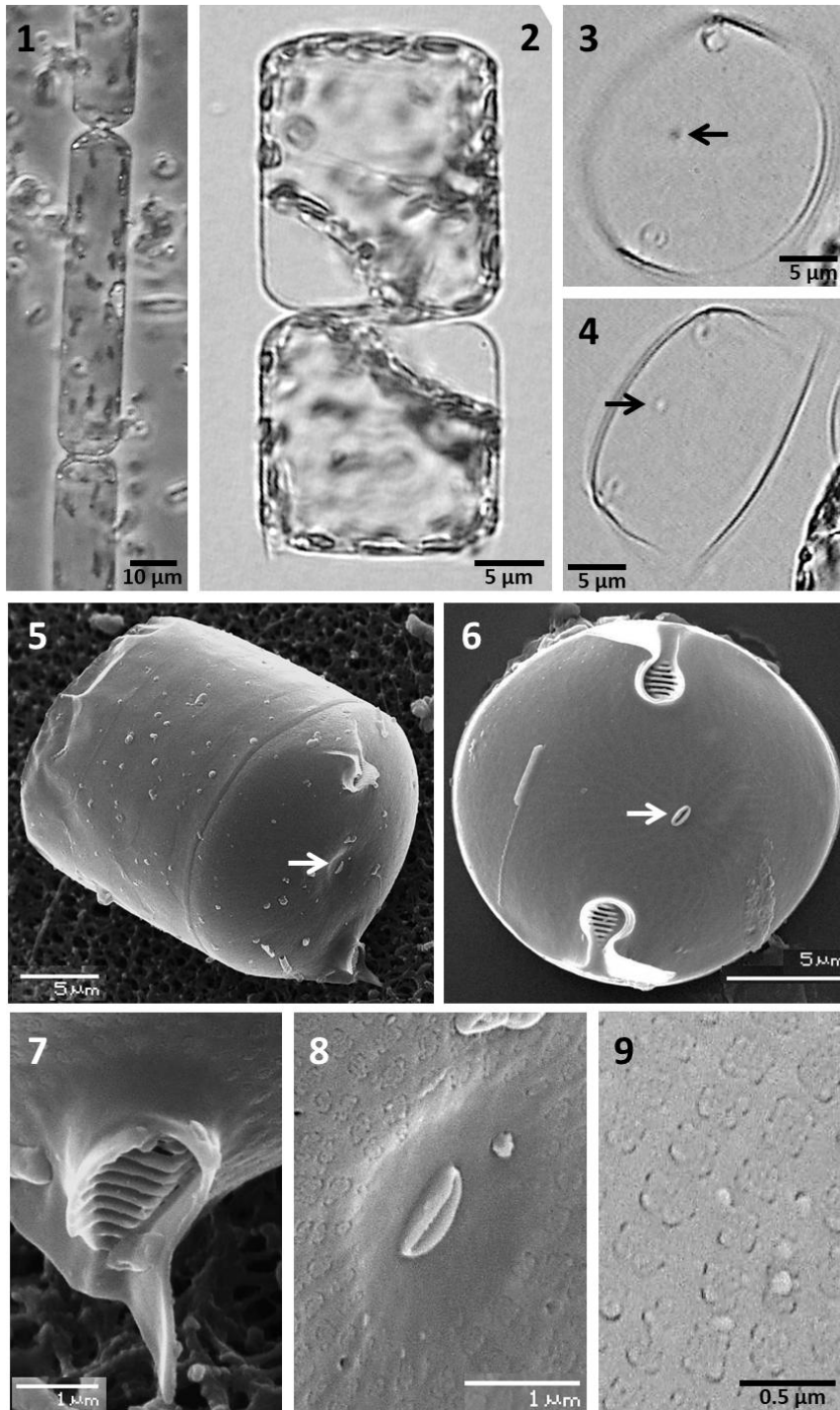
DISCUSSION

The two species of *Cerataulina* studied in this paper are truly marine planktonic, although *Cerataulina pelagica* has been reported since its original description, widely distributed in temperate and subtropical waters around the world. Consequently, it has been well-known and studied, and its records include blooms, some of them considered to be harmful (TAYLOR *et al.* 1985).

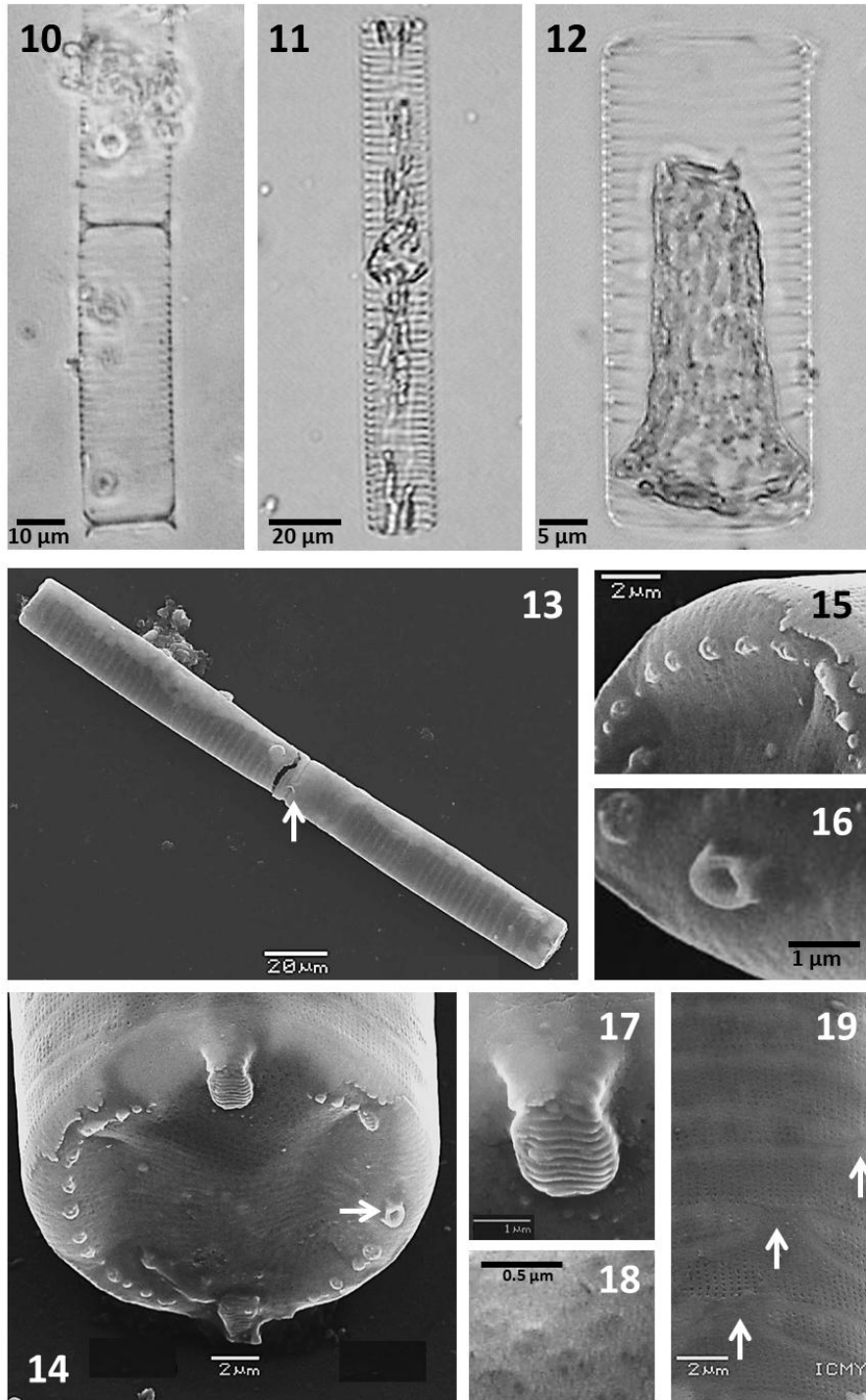
The morphology of the *Cerataulina* species is relatively simple, but characteristic, having the costate ocelli as the main feature within diatoms. Differences among all the species of the genus include the development of these costate ocelli, more elevated and with large and conspicuous (even by LM) wings and spines, and the position of the rimoportula, which is centrally or subcentrally situated in *C. pelagica*, whereas in *C. bicornis* and *C. dentata* is located at the margin (HASLE & SYVERTSEN 1997). However, *Cerataulina dentata* may be easily identified as it has a more visible morphological character that may be seen by LM and refers to the cingulum bands, which are very conspicuous. The only known species forming resting spore is *C. bicornis* (*Syringium bicornis* Ehrenberg) (HASLE & SIMS 1985).

Most of the morphological details shown in this paper confirm previous observations of the species performed in other parts of the world (HASLE & SYVERTSEN 1980; TAKANO 1990, RIVERA *et al.* 2003; SUNESEN & SAR 2007; HOPPENRATH *et al.* 2009). SUNESEN & SAR (2007) showed only details of the valves (externally and internally viewed) of *Cerataulina dentata*, but not of the chains of the species and especially the cingulum copulae; here these observations are added.

There are ecological differences in the species of the genus, including of course the world distribution, with *Cerataulina bicornis* and *C. dentata* having a distribution in warm-water regions, compared with *C. pelagica*, being widely distributed all over the world seas, as previously mentioned; it is considered to be a "cosmopolitan" species. Finally, about the fourth "taxonomically accepted" species, *Cerataulina zhongshaensis*, it has been reported only from waters of the south of China (GUO 2003). This species needs to be studied in detail for its morphology and phylogenetic



Figures 1-9. *Cerataulina pelagica*, LM and SEM. Fig. 1. Part of a twisted chain with three cells showing the connection and aperture between sibling valves. Fig. 2. Two whole living cells in a short chain. Figs. 3, 4. Individual, loose valves showing the ocelli and the central rimoportula (arrow). Fig. 5. A complete frustule, showing the cingulum, and the valve face with the two ocelli and the central rimoportula (arrow). Fig. 6. Valve view with the two costate ocelli and rimoportula (arrowed). Fig. 7. Detail of one costate ocellus with a terminal spine. Fig. 8. Detail of the external part of the central rimoportula. Fig. 9. Detail of the areolae of the valve face.



Figures 10-19. *Cerataulina dentata*, LM and SEM. Fig. 10. Part of a chain showing conspicuous cingulum bands. Figs. 11, 12. Two individual, solitary cells with cellular content and visible cingulum bands. Fig. 13. A chain of two complete frustules, with the connection between sibling valves by one projection (ocellus) (arrow). Fig. 14. Valve view showing the two costate ocelli at opposite poles, the marginal rimoportula (arrow) and the dentate knobs. Figs. 15, 16. Details of marginal dentate knobs and rimoportula, respectively. Fig. 17. Detail of one costate ocellus. Fig. 18. High magnification of the areolae arrangement. Fig. 19. Details of copulae of the cingulum, with ligulae (arrows).

relationships, as it appears to be different from the other three of the genus.

ACKNOWLEDGEMENTS

Many thanks are due to Yolanda Hornelas (SAMEB, ICML, UNAM) for her skilled assistance with the SEM. Partial support for this study was provided by PAPIIT, DGAPA, UNAM (project IN296516). Coordinación de la Investigación Científica (CIC, UNAM) approved and supported the use of the R/V “El Puma” to carry out the oceanographic cruise “MareaR VI”, 10-21 June, 2014.

REFERENCES

- BÉRRARD-THERRIAL, L., M. POLIN & L. BOSSÉ. 1999. *Guide d'identification du phytoplancton marin de l'estuaire et du Golfe du Saint-Laurent incluant également certains protozoaires*. Publication Spéciale Canadienne des Sciences Halieutiques et Aquatiques 128: 1-387 pp.
- CUPP, E. E. 1943. Marine plankton diatoms of the west coast of North America. *Bull. Scripps Inst. Oceanogr.* 5: 1-237.
- GUIRY, M.D. & G.M. GUIRY. 2020. AlgaeBase. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. <http://www.algaebase.org>.
- GUO, Y. C. 2003. *Flora algarum marinarum sinicarum. Tomus V. Bacillariophyta No. I. Centricae*. Science Press, Beijing. [1]-493 pp.
- HASLE, G. R. & P. A. SIMS. 1985. The morphology of the diatom resting spores *Syringidium bicorne* and *Syringidium simplex*. *Br. Phycol. J.* 20: 219-225.
- HASLE, G. R. & E. E. SYVERTSEN. 1980. The diatom genus *Cerataulina*: morphology and taxonomy. *Bacillaria* 3: 79-113.
- HASLE, G. R. & E. E. SYVERTSEN. 1997. *Marine diatoms*. In: *Identifying Marine Phytoplankton*. Ed. C.R. Tomas. Academic Press, San Diego. 5-385.
- HENDEY, N.I. 1964. *An introductory account of the smaller algae of British coastal waters. Part V: Bacillariophyceae (diatoms)*. Ministry of Agriculture, Fisheries and Food, Fishery Investigations. Her Majesty's Stationery Office, London. [i]-xxii, 1-317 pp.
- HOPPENRATH, M, M. ELBRÄCHTER & G. DREBES. 2009. *Marine phytoplankton Selected microphytoplankton species from the North Sea around Helgoland and Sylt*. E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart. [1]-264 pp.
- HUSTEDT, F. 1930. *Die Kieselalgen Deutschlands, Österreichs und der Schweiz*. In: *Rabenhorst L. (ed.), Kryptogamen-Flora von Deutschland, Österreich und der Schweiz 7 (I)*. Akademische Verlagsgesellschaft, Leipzig. 1-920 pp.
- JAMESON, I & G. M. HALLEGRAFF. 2010. *Planktonic diatoms*. In: *Algae of Australia. Phytoplankton of temperate waters*. Eds. G.M. Hallegraeff, C.J.S. Bolch, D.R.A. Hill, I. Jameson, J.-M. LeRoi, A. McMinn, S. Murray, M.F. de Salas & K. Saunders. ABRS; CSIRO Publishing, Canberra & Melbourne. 16-82.
- RIVERA, P., S. AVARIA & F. CRUCES. 2003. La familia Hemiaulaceae (Bacillariophyceae) de las aguas marinas chilenas. *Rev. Chil. Hist. Nat.* 76: 651-664.
- ROUND, F. E., R. M. CRAWFORD & D. G. MANN. 1990. *The diatoms: biology and morphology of the genera*. Cambridge University Press, United Kingdom. 1-747 pp.
- SUNESÉN, I. & E. A. SAR. 2007. Diatomeas marinas de aguas costeras de la provincia de Buenos Aires (Argentina). III Géneros potencialmente nocivos *Asterionellopsis*, *Cerataulina*, *Ceratoneis* y *Leptocylindrus*. *Rev. Chil. Hist. Nat.* 80: 493-507.
- SUNESÉN, I., A. BÁRCENA & E. A. SAR. 2009. Diatomeas potencialmente nocivas del Golfo San Matías (Argentina). *Rev. Biol. Mar. Oceanogr.* 44: 67-88.
- TAKANO, H. 1990. *Diatoms*. En: *Red tide organisms in Japan - An illustrated taxonomic guide*. Eds. Y. Fukuyo, H. Takano, M. Chiara & K. Matsouka. Uchida Rokakuho, Tokyo, Japan. 162-331.
- TAYLOR, F. J., N. J. TAYLOR & J. R. WALSBY. 1985. A bloom of the planktonic diatom, *Cerataulina pelagica*, off the coast of northeastern New Zealand in 1983, and its contribution to an associated mortality of fish and benthic fauna. *Int. Rev. ges. Hydrobiol. Hydrogr.* 79: 773-795.

RECIBIDO: JUNIO 2020

ACEPTADO: SEPTIEMBRE 2020

DINOPHYSALES (DINOFLAGELLATA: DINOPHYCEAE) DEL CARIBE SUR-ORIENTAL, COSTAS ORIENTALES DE VENEZUELA

GISELA ESTRELLA¹, GREGORIO REYES², JOSÉ RAFAEL DÍAZ-RAMOS², AMELIA LA BARBERA³, LUIS TROC COLI⁴ & ELVIRA FERRÁZ DE REYES^{1,2}

¹ *Departamento de Biología. Escuela de Ciencias. Universidad de Oriente. Cerro Colorado. Av. Universidad. Cumaná. Edo. Sucre. Venezuela*
E-mail: gestrella62@gmail.com

² *Laboratorio de Fitoplanctonología. Departamento de Biología Marina. Instituto Oceanográfico de Venezuela*
Universidad de Oriente. Cerro Colorado. Av. Universidad. Cumaná. Edo. Sucre. Venezuela

³ *Laboratorio de Toxicología Marina. Instituto Nacional de Investigaciones Agropecuarias y Pesca*
(INIA-Sucre) Cumaná, Venezuela

⁴ *Instituto de Investigaciones Científicas. Boca de Río. Isla de Margarita-Venezuela*

RESUMEN: Mediante técnicas de microscopía electrónica de barrido y microscopía óptica, se llevó a cabo un estudio taxonómico de dinoflagelados planctónicos del orden Dinophysales de las costas orientales de Venezuela (Sur del Mar Caribe). El orden estuvo representado por las familias Amphisoleniaceae, Oxyphysaceae y Dinophysiaceae, siendo esta última la mejor representada (12 especies) por los géneros *Ornithocercus*, *Histioneis*, *Dinophysis* y *Metaphalacroma*. La familia Oxyphysaceae presentó solo el género: *Phalacroma* (8 especies) y la familia Amphisoleniaceae a el género *Amphisolenia* (2 especies). Se describen e ilustran 26 especies más un ejemplar identificado hasta el nivel de género. El número de especies encontradas representan alrededor del 9 % del total de especies de los Dinophysales. Se registraron cuatro especies potencialmente tóxicas (*Dinophysis acuminata*, *D. caudata*, *D. tripos* y *D. infundibulum*) de las cuales *D. acuminata* ha estado involucrada en eventos de intoxicación diarreaica en las costas europeas y Sur de Chile. *D. caudata*, *D. acuminata* y *D. tripos* fueron las especies más frecuentes. *D. infundibulum* constituye un nuevo registro para Venezuela y el Mar Caribe.

Palabras clave: Dinoflagelados, Dinophysales, *Dinophysis*, Mar Caribe, Venezuela.

ABSTRACT: By means of scanning electron microscopy and optical microscopy techniques, a taxonomic study of planktonic dinoflagellates of the order Dinophysales from the eastern coasts of Venezuela (South of the Caribbean Sea) was carried out. The order was represented by the families Amphisoleniaceae, Oxyphysaceae and Dinophysiaceae, the latter being the best represented (12 species) by the genera *Ornithocercus*, *Histioneis*, *Dinophysis* and *Metaphalacroma*. The Oxyphysaceae family presented only the genus: *Phalacroma* (8 species) and the Amphisoleniaceae family presented the genus *Amphisolenia* (2 species). 26 species plus one specimen identified down to the genus level are described and illustrated. The number of species found represents around 9% of the total species of the Dinophysales. Four potentially toxic species were recorded (*Dinophysis acuminata*, *D. caudata*, *D. tripos* and *D. infundibulum*) of which *D. acuminata* has been involved in diarrheal poisoning events on the European coasts and southern Chile. *D. caudata*, *D. acuminata* and *D. tripos* were the most frequent species. *D. infundibulum* constitutes a new record for Venezuela and the Caribbean Sea.

Keywords: Dinoflagellates, Dinophysales, *Dinophysis*, Caribbean Sea, Venezuela.

INTRODUCCIÓN

Los dinoflagelados poseen una organización celular eucariótica común para otros flagelados protistas. No obstante, poseen características anatómicas y fisiológicas muy particulares que los distinguen. El núcleo, dinocarión, posee uno de los genomas nucleares más grandes entre los eucariotas. Su existencia en el planeta queda registrada por fósiles del Período Silúrico, tiempo en el que se han adaptado a una variedad de hábitats planctónicos y bénticos en los diferentes cuerpos de

agua, presentando una amplia diversidad morfológica y trófica (autótrofos fotosintéticos, heterótrofos y mixótrofos). La mayoría son de vida libre pero también con representantes parásitos y simbioses con papeles ecológicos de importancia (STEIDINGER & TANGEN 1997; WISECAVER & HACKETT 2011; MORDRET *et al.* 2018; STEPHENS *et al.* 2018).

Durante el siglo XX fueron estudiados tanto por zoólogos como por botánicos, por tanto, para su clasificación se utilizaban ambos Códigos de

Nomenclatura (CINZ y CINB). En el sistema zoológico se les ubicaba en el Phylum PROTOZOARIOS y en el sistema botánico en el Phylum o División PYRRPHYTA o DINOPHYTA (SPECTOR 1984). La mayoría de los autores utilizaban éste último.

ADL *et al.* (2005) proponen un esquema de sistemática de rango sin nombre; es decir, sin designación formal de rango como “clase”, “sub-clase”, “orden”, etc., para evitar que un solo cambio cause una cascada de modificaciones en el sistema. La jerarquía la representan con una sangría en cada párrafo. Al respecto, ADL *et al.* (2007) señalan la necesidad de implementar nuevas pautas para regular los estándares en las descripciones y en la clasificación de las especies protistas. Con esto se pretende facilitar la modificación de la clasificación a la luz de la información filogenética molecular y evitar cambios en la nomenclatura en una gran cantidad de especies que podría generar confusión. GÓMEZ (2012) hace una revisión de las especies de dinoflagelados descritas hasta diciembre de 2011 y presenta un inventario haciendo correcciones en la nomenclatura, basándose en los preceptos del CINB y en la información filogenética disponible para el momento. Esto dificultó el ordenamiento en casi todos los niveles de la jerarquía taxonómica para el linaje de los dinoflagelados, incluyendo el orden Dinophysales.

Son pocas las propuestas que se han planteado en la sistemática de los dinoflagelados en los últimos 25 años, tiempo en el cual se han realizado innumerables trabajos de secuenciación de varios marcadores moleculares como información básica para la filogenia molecular, generándose una gran cantidad de información que debe ordenarse y estandarizarse con la información que ha proporcionado la taxonomía tradicional (basada en características morfológicas) o clasificación artificial. En este sentido, HOPPENRATH (2016) sostiene que a nivel de género y especie la combinación de datos morfológicos y moleculares se apoyan entre sí, obteniéndose buenos resultados.

En medio de la inestabilidad que aún persiste, los resultados de ésta investigación seguirán el esquema de clasificación propuesto por GÓMEZ (2012).

Los Dinophysales, generalmente reconocidos para el nivel de orden, lo constituyen un grupo de dinoflagelados tecados con aproximadamente 280 especies. Presentan alta diversidad morfológica, con especies heterótrofas y otras con cloroplastos de diversos orígenes o en simbiosis

con microalgas y bacterias diazotróficas (GÓMEZ *et al.* 2011a). El hábitat de los Dinophysales es exclusivamente marino, pueden ser oceánicos o neríticos, la excepción es el género *Sinophysis* el cual se encuentra, generalmente, en el agua intersticial de fondos arenosos (FAUST 1993). Al igual que en otros dinoflagelados, presentan una cubierta celular o teca que en los Dinophysales está formada, básicamente, por dos valvas comprimidas lateralmente, una derecha y una izquierda con sutura sagital. Esta sutura está interrumpida en el área apical y ventral por grupos de pequeñas placas que rodean al poro apical y al poro flagelar, respectivamente. La teca presenta cuatro regiones que son, antero-posteriormente: epiteca, cingulum, hipoteca y sulcus. Por el lado izquierdo del sulcus y delimitándolo se observa una aleta, con 2 ó 3 radios principales y del lado derecho otra menos desarrollada. La epiteca tiene desarrollo variable pero generalmente es más pequeña que la hipoteca, el cingulum queda delimitado por las membranas anterior y posterior (STEIDINGER & TANGEN 1997).

De acuerdo a estudios filogenéticos por secuenciación de las SSU y LSU ADNr, JENSEN & DAUGJERG (2009) y GÓMEZ *et al.* (2011b) concluyen que el orden Dinophysales está conformado por tres familias: Amphisoleniaceae LINDEMANN, Oxyphysaceae SOURNIA y Dinophysaceae STEIN. La familia Amphisoleniaceae se ubica ahora, desde el punto vista filogenético, a nivel basal y está formada por los géneros *Amphisolenia* y *Triposolenia*; en el segundo clado se ubica la familia Oxyphysaceae, que está conformada por los géneros: *Dinofurcula*, *Latifascia*, *Proheterochisma* y *Phalacroma* y en el tercer clado se ubica a la familia Dinophysaceae conformada por los géneros: *Citharistes*, *Dinophysis* grupo *Hastata*, *Dinophysis sensu stricto* (*s.s.*), *Histioneis*, *Histiophysis*, *Metadinophysis*, *Metaphalacroma*, *Ornithocercus*, *Parahistioneis* y Dinophysaceae *incertae sedis*. El análisis señala al género *Pseudophalacroma* (básicamente oceánico) y a el género *Sinophysis* (bentónico) formando dos clados por separado que divergen del clado principal de los Dinophysales *s. s.* (GÓMEZ *et al.* 2012). Al respecto, el autor señala que a medida que se han obtenido nuevas secuencias de géneros diferentes, la filogenia de los Dinophysales se visualiza cada vez más compleja. Los géneros *Dinophysis* EHRENBERG y *Phalacroma* STEIN se distinguen principalmente, por el tamaño de la epiteca, reducida en *Dinophysis* y proyectada en forma de cúpula desde el margen superior de la aleta cingular en *Phalacroma*. Pero debido a su morfología e idéntica

tabulación de las placas, BALECH (1967) y ABÉ (1967a) propusieron unir los dos, sugiriendo el uso de *Dinophysis* en razón de los preceptos del CINB. Sin embargo, además de las diferencias morfológicas, HALLEGRAEFF & LUCAS (1988) presentaron evidencias fisiológicas y ecológicas que apoyaban la distinción original entre *Dinophysis* (principalmente fotosintetizador, con especies neríticas) y *Phalacroma* (principalmente heterotrófico, con especies oceánicas). Posteriormente, los estudios filogenéticos con datos de secuenciación de las SSU y LSU ADNr, de los distintos géneros del orden, confirman la separación.

Esta nueva información genética indica que, probablemente, los géneros son polifiléticos ya que las especies de *Dinophysis* se separan en cuatro clados y *Phalacroma* en dos clados. La conformación de los clados es más firme en *Dinophysis*, siendo el primero formado por las principales especies de Dinophysiales fotosintéticas: *Dinophysis sensu stricto*. Los restantes formarán tres nuevos géneros (JENSEN & DAUGJERG 2009; GÓMEZ *et al.* 2011b).

La secuenciación de la información genética de *Oxyphysis oxytoxoides*, único miembro de la familia Oxyphysaceae y único género-especie de los antiguos esquemas de clasificación, antes del uso de las técnicas moleculares, la ubica filogenéticamente cercana a *Phalacroma*, proporcionando las bases para reubicar y conformar la nueva combinación *Phalacroma oxytoxoides* (GÓMEZ *et al.* 2011b; PARK *et al.* 2011).

En general, los Dinophysales son comunes en aguas costeras y oceánicas de zonas tropicales o templadas a nivel mundial. Rara vez se encuentran en abundancia (generalmente, < 100 células l⁻¹). Sin embargo, estacionalmente pueden presentarse en grandes concentraciones del orden de 10³ a 10⁴ células l⁻¹. Estas floraciones han estado observándose con mayor frecuencia en los últimos años; ejemplo de ello son las reportadas con *Dinophysis fortii* PAVILLARD en aguas costeras de Japón y las de *Dinophysis acuminata* CLAP. & LACH., *D. acuta* EHRENBERG y *D. norvegica* CLAP. & LACH. en aguas costeras de Europa. En ambas áreas estos dinoflagelados han estado asociados al síndrome denominado intoxicación diarreaica por consumo de mariscos o DSP (Diarrhetic Shellfish Poisoning, por sus siglas en inglés). Esta intoxicación ha producido grandes y frecuentes eventos, la mayoría de ellos han sido registrados en Japón y en la costa occidental de Europa (Irlanda, Francia, Noruega, Suecia, Holanda

y España), donde se llevan programas de seguimiento continuos del fitoplancton y de la toxicidad en los moluscos (MARCAILLLOU-LE BAUT *et al.* 1985; TRAINER *et al.* 2013; RODRÍGUEZ *et al.* 2015). No obstante, en países donde es menos frecuente dichos eventos, por ejemplo, Estados Unidos, Canadá y Chile en América, Tailandia y Nueva Zelandia en el Pacífico y la India en Asia, se están llevando a cabo programas similares junto con estudios sistemáticos. En Venezuela, no se han confirmado casos de DSP debido a que no se aplican pruebas de toxicidad específicas para esta. Sin embargo, eventos diarreaicos luego de la ingesta de moluscos bivalvos y sin agentes etiológicos identificados, aunado a la presencia en las costas orientales del país de las especies potencialmente productoras de las toxinas diarreaicas, sugieren la posibilidad de que se trate de dicha intoxicación.

En cuanto a los estudios taxonómicos en las costas orientales venezolanas con registros de especies de los Dinophysales, se pueden citar los trabajos de MARGALEF (1965), HALIM (1967) y LA BARBERA (1993). El registro de las especies de los Dinophysales se encuentra en el Índice de la microflora marina de Venezuela (DÍAZ-RAMOS 2000).

Los objetivos de esta investigación fueron identificar las especies del orden Dinophysales de las costas nororientales venezolanas (Caribe suroriental) a través de un estudio taxonómico basado en la morfología tecal e indicar cuales de estas especies han sido señaladas como productoras de toxina diarreaica relacionadas con los eventos DSP. También se hace una revisión del estado actual del esquema de clasificación del orden a la luz de los aportes de la filogenia molecular.

MATERIALES Y MÉTODOS

El área de estudio estuvo comprendida entre los 10° 21' N – 64° 21' W y 10° 42' N – 64° 21' W y los 10° 42' N – 63° 04' W y 10° 52' N – 63° 04' W (Fig. 1). Esta zona, especialmente la costa norte del estado Sucre, se caracteriza por presentar grandes bancos naturales de bivalvos marinos de importancia comercial (*Perna perna* LINNAEUS, *Atrina seminuda* LAMARCK, *Arca zebra* SWAINSON y algunas especies de pectínidos). La producción primaria, está por encima de los 200 gC.m⁻².año⁻¹ (MULLER-KARGER & APARICIO 1994). Con frecuencia se presentan floraciones fitoplanctónicas masivas y en algunos casos, eventos de toxicidad (FERRAZ-REYES 1976; LA BARBERA-SÁNCHEZ *et al.* 1991). Las condiciones hidrográficas y ambientales del área han sido señaladas por GADE (1961) y FERRAZ-REYES (1976).

Las especies analizadas se encontraban en muestras almacenadas en el Laboratorio de Fitoplancton del Instituto Oceanográfico de Venezuela (Departamento de Biología Marina), en el Laboratorio de Toxicología Marina de la Estación Experimental del Instituto Nacional de Investigaciones Agropecuarias (INIA-Sucre), en la Escuela Ciencias del Mar de la Universidad de Oriente (UDO-Nueva Esparta) y también del Proyecto SI-2136 (CONICIT-UDO; TABLA 1). Para este último, las muestras fueron obtenidas mensualmente durante el período septiembre 1990 - septiembre 1991 en las siguientes estaciones: Punta Araya ($10^{\circ}38'04''$ N y $64^{\circ}40'30''$ W), Morro de Chacopata ($10^{\circ}42'30''$ N y $63^{\circ}40'30''$ W) y Punta Patilla ($10^{\circ}41'20''$ N y $63^{\circ}21'51''$ W).

Las muestras fueron colectadas a nivel superficial y subsuperficial de la columna de agua con red de plancton ($30\ \mu\text{m}$ luz de malla). Se almacenaron en frascos de vidrio con tapa plástica y se preservaron con formalina neutralizada con hexametilentetramina. Se midió la temperatura *in situ* con termómetro de mercurio ($\pm 0.1^{\circ}\text{C}$). La revisión de cada muestra se realizó con la ayuda de un microscopio compuesto Wild Heerbrugg M-11. Los ejemplares se aislaron con micropipetas y se midieron según las recomendaciones de KOFOID &

SKOGSBERG (1928) y FUKUYO *et al.* (1981). La expresión L/H se refiere a la relación entre la longitud antero-posterior del cuerpo (L) y la longitud dorso-ventral de la hipoteca (H). También se midió la altura y la longitud dorso-ventral de la epiteca (E). Los ejemplares fueron fotografiados al microscopio de luz y dibujados en su forma íntegra con una cámara clara. La separación de placas se realizó con hipoclorito de sodio (15 %), cuando se consideró necesario. Se utilizó una solución de azul de tripan (1 %) para la visualización de estructuras hialinas. Las placas se dibujaron y se tomó en cuenta su disposición y otros detalles taxonómicos como la presencia de radios (R_{1-3}), espinas, poros, areolación y variaciones de las aletas cingulares anterior (ACA) y posterior (ACP), sulcales derecha (ASD) e izquierda (ASI) y accesorias; además, de la forma de la célula y el grado de desarrollo y variaciones de la epiteca, la hipoteca y de la morfología de la placa sulcal posterior (Sp). La nomenclatura usada para identificar las placas corresponde con la descrita por KOFOID & SKOGSBERG (1928), BALECH (1988) y REGUERA *et al.* 2012.

Para la observación al microscopio electrónico de barrido, los ejemplares aislados se lavaron y colocaron en filtros de membrana (Whatman $0,48\ \mu\text{m}$

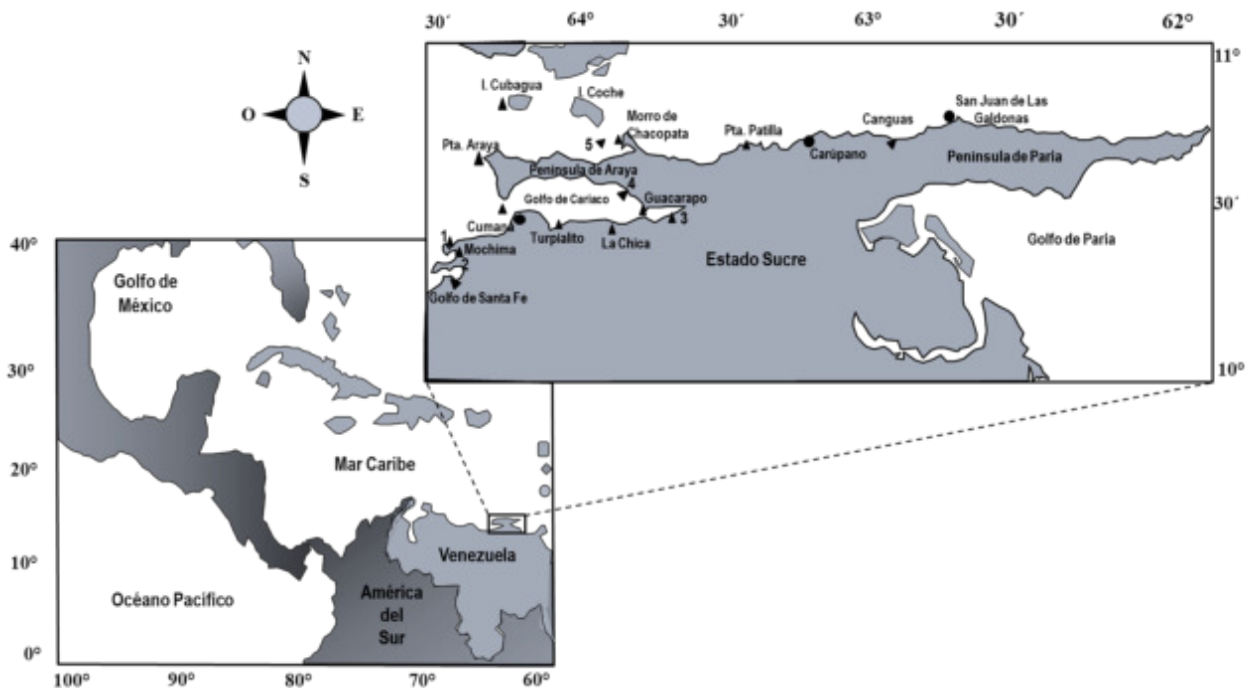


Fig. 1: Ubicación geográfica del área de estudio. Estaciones y localidades muestreadas (\blacktriangle). Localidades con muestras únicas (1 - 2 - 3 - 4 - 5).

de diámetro), se dejaron secar al aire y se mantuvieron en un desecador. El filtro con los ejemplares se fijó en un soporte de aluminio con papel carbón, se cubrió con oro por tres minutos. Las observaciones y fotografías se realizaron en un microscopio electrónico de barrido (Hitachi S-800) del Instituto de Investigaciones en Biomedicina y Ciencias Aplicadas de la Universidad de Oriente (IIBCA).

La frecuencia de aparición de cada especie en las localidades se señala en el texto según la siguiente escala: Muy frecuente (100 % - 80 %), Frecuente (79 % - 50 %), Poco frecuente (49 % - 20 %) y Rara (< 20 %).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Se identificaron 26 especies y un ejemplar hasta el nivel de género (*Phalacroma* sp. 1). El orden estuvo

representado por las tres familias que lo conforman. El género *Phalacroma* estuvo representado por 10 especies más una sin identificar, seguido del género *Dinophysis* con 8 especies. De estas 8 especies de *Dinophysis*, 5 se ubicaron en condición *sensu stricto* (s.s.), una especie, *D. hastata*, es integrante de un conjunto de especies que se caracterizan por ser apocloróticas y con una aleta antapical conformando el grupo o sección *Hastata*. La filogenia de este grupo los ubica en una posición basal a los miembros del clado *Dinophysis* s.s. separándolos y posiblemente, conformarán uno o más géneros (GÓMEZ *et al.* 2011b). Las siguientes dos especies (*D. brevisulcus* y *D. expulsa*), inicialmente ubicadas en el género *Dinophysis*, se encuentran en condición taxonómica incierta. A continuación, la ubicación de las especies en el esquema de clasificación propuesto por GÓMEZ (2012) para el orden Dinophysales:

TABLA 1. Localidades muestreadas con sus correspondientes coordenadas geográficas.

Localidad	Coordenadas geográficas
Golfo de Santa Fe	
Costa sur	10°16'50.05" N y 64°22'56.60" O
Bahía de Mochima	
Frente al Pueblo	10°20'05.38" N y 64°20'37.83" O
La Gabarra	10°22'05.49" N y 64°20'09.18" O
Golfo de Cariaco	
Entrada al Golfo	10°28'27.30" N y 64°11'44.71" O
Turpialito	10°26'39.62" N y 64°01'56.49" O
La Chica	10°26'58.36" N y 63°55'07.54" O
Las Llaves	10°27'44.38" N y 63°43'19.23" O
Guacarapo	10°29'43.36" N y 63°44'07.97" O
Chacopatica	10°33'04.37" N y 63°52'36.10" O
Costa norte del estado Sucre	
Punta Araya	10°38'19.80" N y 64°18'25.86" O
Isla Caribe	10°41'15.54" N y 63°51'13.99" O
Chacopata	10°40'34.32" N y 63°49'36.00" O
Punta Patilla	10°41'31.24" N y 63°23'11.67" O
Canguas	10°41'37.32" N y 64°54'27.83" O
Isla Cubagua	10°50'39.40" N y 64°11'31.95" O

Reino Chromalveolata

Infrareino Alveolata

Phylum Dinoflagellata

Clase Dinophyceae FRITSCH 1935

Orden Dinophysales LINDEMANN 1928

Familia Amphisoleniaceae LINDEMANN 1928

Género *Amphisolenia* STEIN 1883

Amphisolenia bidentata SCHRÖDER 1900

Amphisolenia lemmermanni KOFOID 1907a

Familia Oxyphysaceae SOURNIA 1984

Género *Phalacroma* STEIN 1883

Phalacroma rapa STEIN 1883

Phalacroma mitra SCHÜTT 1895

Phalacroma doryphorum STEIN 1883

Phalacroma oxytoxoides (KOF.) GÓMEZ, LÓPEZ-GARCÍA & MOREIRA 2011b

Phalacroma favus KOFOID & MICHENER 1911

Phalacroma porodictyum STEIN 1883

Phalacroma cuneus SCHÜTT 1895

Phalacroma operculoides SCHÜTT 1895

Phalacroma equalanti (BALECH) OKOLODKOV 2014

Phalacroma laevis (CLAP. & LACH.) DÍAZ-RAMOS 2000

Phalacroma sp. 1

Familia Dinophysaceae STEIN 1883

Género *Ornithocercus* STEIN 1883

Ornithocercus magnificus STEIN 1883

Ornithocercus quadratus SCHÜTT 1900

Ornithocercus steinii SCHÜTT 1900

Género *Histioneis* STEIN 1883

Histioneis isseli FORTI 1932

Histioneis schilleri BÖHM 1931

Dinophysis grupo *Hastata*

Dinophysis hastata STEIN 1883

Género *Dinophysis* EHRENBERG 1840 *sensu stricto*

Dinophysis acuminata CLAPARÈDE & LACHMANN 1859

**Dinophysis infundibulum* SCHILLER 1928

Dinophysis caudata SAVILLE-KENT 1881

Dinophysis tripos GOURRET 1883

Dinophysis exigua KOFOID & SKOGSBERG 1928

Género *Metaphalacroma* TAI & SKOGSBERG 1934

Metaphalacroma skogsbergi TAI 1934 en TAI & SKOGSBERG 1934

Familia Dinophysaceae *incertae sedis**Dinophysis brevisulcus* TAI & SKOGSBERG 1934*Dinophysis expulsa* KOFOID & MICHENER 1911

* Nuevo registro para el Mar Caribe y para Venezuela

DESCRIPCIONES

Familia Amphisoleniaceae LINDEMANN 1928

Género *Amphisolenia* STEIN 1883Especie tipo: *Amphisolenia globifera* STEIN***Amphisolenia bidentata*** SCHRÖDER

Fig. 2. 1a-d

Amphisolenia bidentata SCHRÖDER, 1900, p. 20, 35, L. 1, fig. 16 a-c. KOFOID & MICHENER, 1911, p. 293. JØRGENSEN, 1923, p. 39-40, fig. 56. KOFOID & SKOGSBERG, 1928, p. 409, figs. 54(1-4), 56(1). SCHILLER, 1933, p. 178, fig. 169 a-e. MASSUTI & MARGALEF, 1950, fig. 72. WOOD, 1954, p. 205, fig. 55; 1968, p. 18, fig. 19. ABÉ, 1967 b, p. 111, fig. 42 a-k. HALIM, 1967, p. 704, L. 1, fig. 1-2, L. 2, fig. 15. STEIDINGER & WILLIAMS, 1970, p. 43, L. 2, fig. 5 a-c. TAYLOR, 1976, p. 28, L. 2, fig. 21-22, L. 3, fig. 21 b, 22 b. HERNÁNDEZ-BECERRIL, 1988 a, p. 427; 1988 b, p. 521, L. 1, fig. 3-5; 2008, p. 10, figs. 52-53. BALECH, 1988, p. 69, L. 17, fig. 2-3, 13. GÓMEZ, *et al.* 2011b, fig. 1e-f. OKOLODKOV, 2014, p. 17, L. 1, figs. 3-5; L. 10, figs. 3-4.

DESCRIPCIÓN: Cuerpo angosto y alargado antero-posteriormente, con forma sigmoide. Se ensancha aproximadamente en la tercera parte de la longitud total. Epiteca reducida, un poco convexa hacia la región dorsal. El cingulum se observa segmentado por costillas verticales que se continúan anterior y posteriormente hacia ambas aletas cingulares formando los radios. En la aleta cingular anterior, estos radios son más fuertes y más largos. La ACP se prolonga por el cuello hacia el lado derecho para formar la ASD e igualmente por el lado izquierdo. La ornamentación de la teca es lisa con hileras de poros que recorren casi la longitud del cuerpo. L: 872 - 964 μm ; H: 22,7- 23,0 μm (n=3).

VARIACIONES Y COMPARACIONES: BALECH (1988) señala algunas variaciones en el ancho o longitud dorso-ventral, así como también distintos grados de aplanamiento lateral. En los ejemplares encontrados en el área de estudio no se observaron variaciones de importancia, estos resultaron más largos y robustos que los registrados por HERNÁNDEZ-BECERRIL (1988a, b). La especie está muy relacionada estructuralmente con *A. palmata*. Se diferencian en que esta última, tiene tres

espinas terminales. Generalmente, un poco más corta y a veces más robusta (BALECH, *op. cit.*). Se relaciona también con *A. lemmermanni*, siendo esta más robusta y de menor longitud. El pie es semejante al de *A. bidentata*, pero un poco más ancho.

ECOLOGÍA Y DISTRIBUCIÓN: Considerada como una de las especies más comunes del género y de amplia distribución mundial en mares tropicales, subtropicales y templados. De todas las especies del género, es la más frecuente en aguas superficiales. Ha sido registrada por TAYLOR (1976) como una especie muy común pero no muy abundante en el océano Índico. BALECH (1988) la registra para el Atlántico Sudoccidental con un intervalo de temperatura de 16,3 a 23 °C y salinidades entre los 35,8 y 36,2 ‰. En la zona de estudio fue registrada por primera vez por HALIM (1967). En este estudio fue encontrada por única vez en Guacarapo (Golfo de Cariaco) a una temperatura de 26,8 °C.

Amphisolenia lemmermanni KOFOID

Fig. 2. 2

Amphisolenia lemmermanni KOFOID, 1907b, p. 199, L. 14, fig. 88-89. KOFOID & SKOGSBERG, 1928, p. 419, L. 9, fig. 11-12, 50(8), 56(2), 57. SCHILLER, 1933, p. 179, fig. 170 a, b. BALECH, 1988, p. 70, L. 17, fig. 8, 12. HERNÁNDEZ-BECERRIL, 1988a, p. 427, fig. 14; 2008, p. 11, figs. 48-49.

DESCRIPCIÓN: En vista lateral el eje longitudinal del cuerpo se observa ligeramente sigmoide. La epiteca es algo convexa. Cuello doblado hacia el lado dorsal. La parte posterior tiene una inflexión dirigida ventralmente. Las características del cingulum, sus aletas y las aletas sulcales concuerdan con las descritas para la especie anterior. Lo que realmente diferencia a esta especie de la anterior es que su cuerpo es más robusto y de menor longitud. L: 590 μm ; H: 25,2 μm (n=1).

VARIACIONES Y COMPARACIONES: La especie más relacionada estructuralmente es *A. bidentata* ya que poseen la misma conformación del cuerpo y del pie. BALECH (1988) considera que la especie se diferencia por la robustez y menor longitud de su cuerpo. Otras diferencias son el tamaño más pequeño del pie y el extremo globoso. En el caso del espécimen descrito aquí, la inflexión antapical produce una curvatura ventral más pronunciada o más cóncava que la observada en *A. bidentata*.

ECOLOGIA Y DISTRIBUCION: Se ha señalado para el Pacífico Nor-oriental (KOFROID & SKOGSBERG 1928; HERNÁNDEZ-BECERRIL 1988a) y para el Atlántico Sudoccidental a una temperatura de 17,18 °C y solo se encontró ejemplares aislados (BALECH 1988). En el área de estudio se encontró un solo ejemplar proveniente de Guacarapo (extremo oriental del Golfo de Cariaco), a una temperatura de 26,8 °C.

Familia Oxyphysaceae (SOURNIA) GÓMEZ, LÓPEZ-GARCÍA & MOREIRA 2011b

Género *Phalacroma* STEIN enmd. JENSEN & DAUGBJERG 2009

Phalacroma STEIN, 1883, p. 23. SCHÜTT, 1896, p. 26. KOFROID & SKOGSBERG, 1928. TAI & SKOGSBERG, 1934. ABÉ, 1967b. BALECH, 1976b. STEIDINGER & WILLIAMS, 1970. HALLEGRAEFF & LUCAS, 1988. JENSEN & DAUGBJERG, 2009 enmd. p. 1145-1147, fig. 8. GÓMEZ, *et al.* 2011b enmd. p. 405.

Dinophysis EHRENB. *partim sensu* ABÉ (1967a) & BALECH (1967) STEIN 1883, p. 23, L.18, figs. 11-14.

Prodinophysis BALECH 1944

Oxyphysis Kofoid 1926

Especie tipo: *Phalacroma porodictyum* STEIN

Phalacroma rapa STEIN

Fig. 3. 1a-b

Phalacroma rapa STEIN, 1883, p. 23, L. 19, figs. 5-8. SCHRÖDER, 1900, p. 19. JÖRGENSEN, 1923, p. 14-16, fig. 14. KOFROID & SKOGSBERG, 1928, p. 139, fig. 16 (1). SCHILLER, 1933, p. 88, figs. 80 a-d. MASSUTI & MARGALEF, 1950, fig. 68. STEIDINGER & WILLIAMS, 1970, p. 59, L. 35, fig. 123. HALLEGRAEFF & LUCAS, 1988, p. 29, 31, 37, figs. 25 a-b.

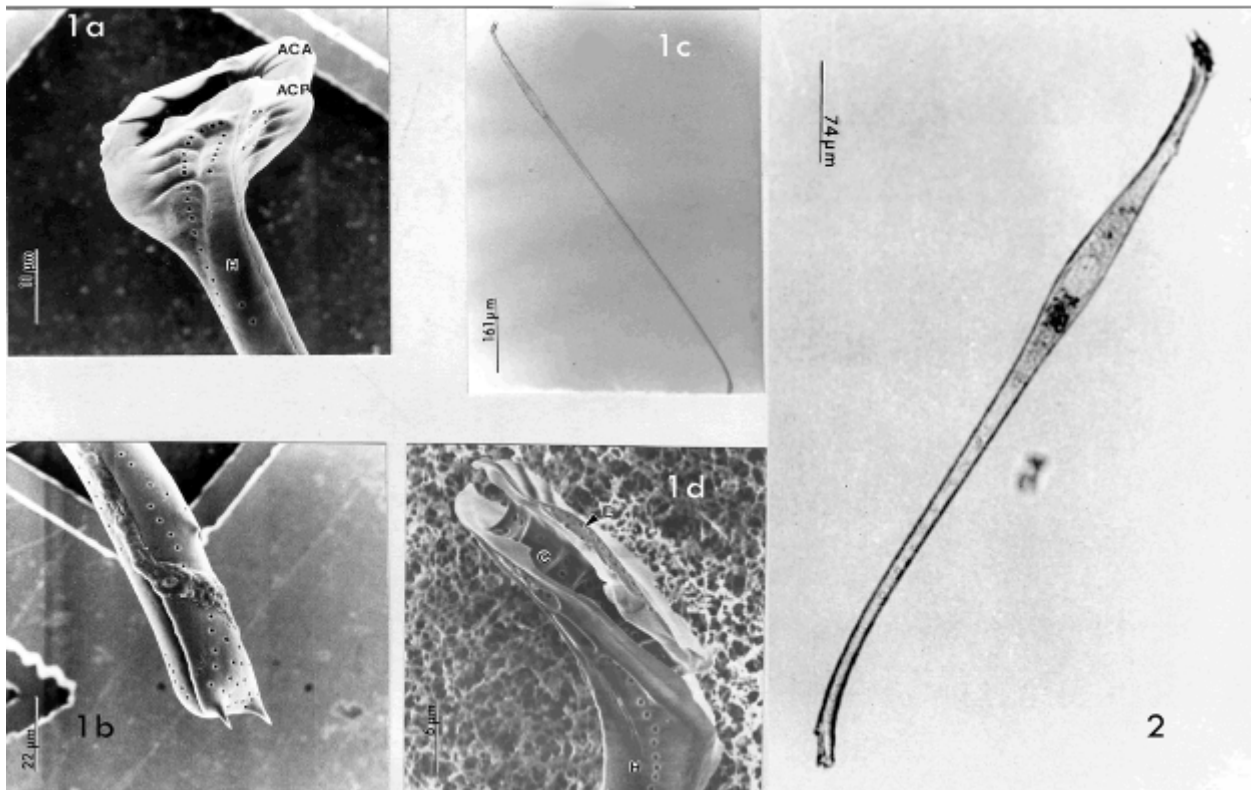


Fig. 2. Micrografías en microscopio electrónico de barrido (MEB) y microscopio de luz (ML). 1. *Amphisolenia bidentata*. 1a. Detalle de la “cabeza” en vista dorsal (MEB). ACA: aleta cingular anterior. ACP: aleta cingular posterior. H: hipoteca. 1b. Detalle del “pie”. 1c. Aspecto general (ML). 1d. Detalle de la cabeza en vista ateral derecha (MEB). E: epiteca. C: cingulum. H: hipoteca. 2. *A. lemmermanni*. Vista general (ML).

GÓMEZ, *et al.* 2011b, p. 396, figs. r-t. OKOLODKOV, 2014, p. 48, L. 6, fig. 3; L. 9, fig. 1; L. 13, fig. 4.

Dinophysis rapa (STEIN) ABÉ, 1967a, p. 66, fig. 19. BALECH, 1967, p. 83; 1988, p. 44, L. 8, figs. 6-8. TAYLOR, 1976, p. 40, L.5, figs. 48 a-b, L.41, fig. 488. HERNÁNDEZ-BECERRIL, 1988a, p. 426, fig. 39; 2008, p. 6, figs. 23-24. DELGADO & FORTUÑO, 1991, p. 5, L. 35, figs. a-b.

DESCRIPCIÓN: En vista lateral cuerpo en forma trapezoidal. Epiteca de moderadamente convexa a casi plana. Cingulum excavado, fuertemente ornamentado. Aletas cingulares poco desarrolladas, de dirección horizontal. La ASI se extiende por todo el margen sulcal, de borde libre oblicuo, casi recto. La ASD más corta, llega un poco antes de R₃. La porción retrocostal se extiende algo más allá de la curvatura ventral. Borde postero - ventral de la hipoteca cóncavo. Porción posterior de la hipoteca con una constricción que forma una prolongación, no mamiforme, de extremo romo el cual puede variar de tamaño dependiendo del grado de constricción. La Sp con apófisis izquierda de

anchura media y ligeramente dentada. Borde posterior sinuoso. Apófisis derecha larga. Vista frontal de la célula cuneiforme. L: 86,4 μm (ambos); H: 72,4 - 83,6 μm (n=2).

VARIACIONES Y COMPARACIONES: Las variaciones observadas en el material de estudio se refieren al grado de constricción de la porción posterior y la longitud y el ancho de la prolongación. También se observaron variaciones en el largo y ancho de R₃. Se relaciona estructuralmente con *P. mitra*, lo cual se discute al tratar dicha especie. Así mismo, ambas están relacionadas con *P. favus*. Existe una relación morfológica evidente entre *P. mitra*, *P. rapa* y *P. favus*. Sin embargo, en análisis de filogenia molecular *P. favus* no se relaciona con las dos anteriores que sí están muy relacionadas entre ellas (GÓMEZ, *et al.* 2011b).

ECOLOGÍA Y DISTRIBUCIÓN: KOFROID & SKOGSBERG (1928) consideraron la especie eupelágica, de distribución homogénea en el área del Pacífico

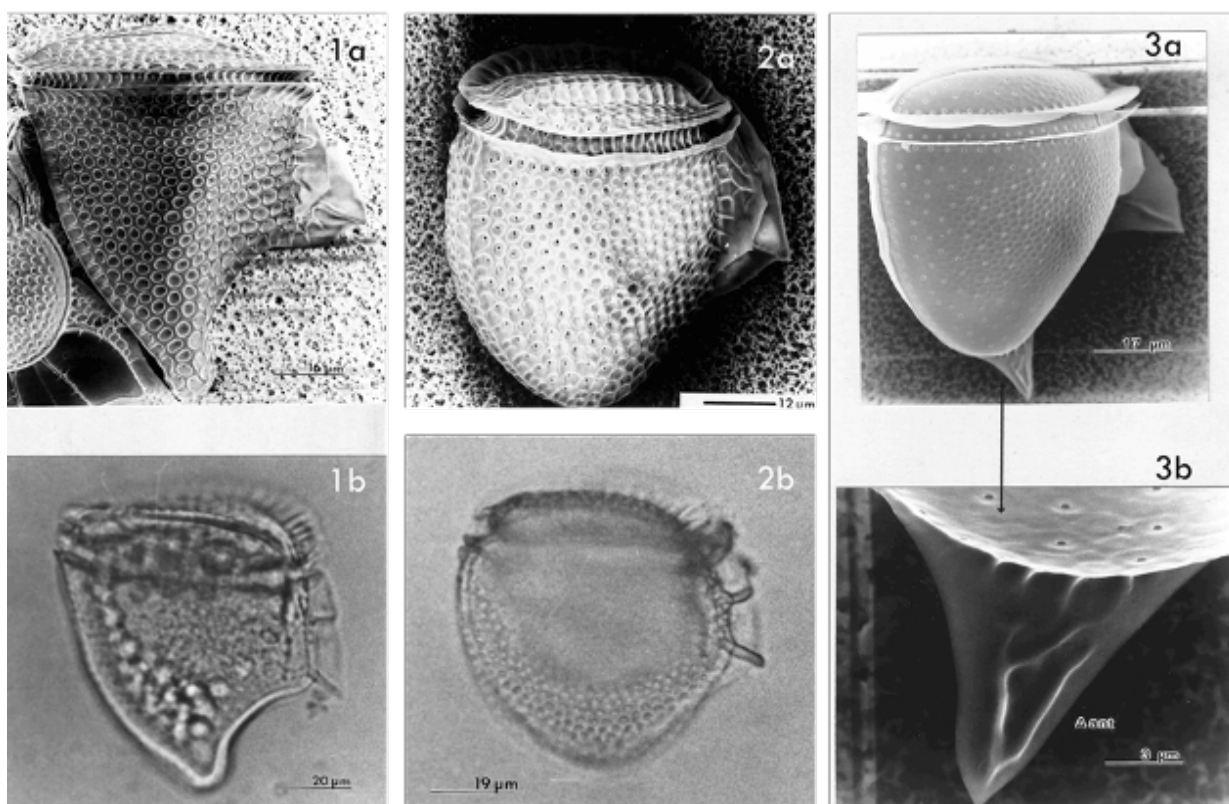


Fig. 3. Micrografías en microscopio electrónico de barrido (MEB) y microscopio de luz (ML). 1. *Phalacroma rapa*. 1a. Vista lateral derecha (MEB). 1b. Aspecto general (ML). 2. *Phalacroma mitra*. 2a. Vista latero-dorsal derecha (MEB). 2b. Aspecto general (ML). 3. *Phalacroma doryphorum*. 3a. Vista latero-dorsal derecha (MEB). 3b. Detalle aleta antapical (MEB).

oriental con una temperatura promedio de 23,9 °C. Ha sido encontrada en aguas tropicales, subtropicales y templadas. En el área de estudio fue poco frecuente; se encontró en dos localidades del Golfo de Cariaco (La Chica y Guacarapo) y en Pta. Araya (25,5 - 27,8 °C).

***Phalacroma mitra* SCHÜTT**

Fig. 3. 2 a-b

Phalacroma mitra SCHÜTT, 1895, L.4, fig. 18 (1-4). PAVILLARD, 1916, p. 53, figs. 13 b, 14 a-c. SCHILLER, 1933, p. 90, figs. 82 a-c. WOOD, 1954, p. 189, fig. 26. HALLEGRAEFF & LUCAS, 1988, p. 31, 38. GÓMEZ, *et al.* 2011b. p. 396, figs. o-q. OKOLODKOV, 2014, p. 49; L. 6, fig. 4, L. 13, fig. 5.

Dinophysis mitra (SCHÜTT) ABÉ, 1967a, p. 63, figs. 18 a-q. TAYLOR, 1976, p. 39, L. 5, fig. 49. FUKUYO, *et al.*, 1981, p. 16, L. 5. fig. 1-4. BALECH, 1988, p. 45, L. 8, fig. 9-11. HERNÁNDEZ-BECERRIL, 1988a, p. 426, fig. 5, 38; 2008, p. 6, 18-19. DELGADO & FORTUÑO, 1991, p. 4, L. 35, fig. c.

DESCRIPCIÓN: En vista lateral el cuerpo presenta forma de cuña, longitud dorso-ventral más ancha a nivel del borde posterior del cingulum. Epiteca de ligeramente sobresaliente a casi plana.

Cingulum excavado, ornamentado. Aletas cingulares radiadas, cortas y dirigidas horizontalmente. Sp de 10 a 12 µm de longitud, ornamentada, apófisis izquierda ligeramente formada, con escasos denticulos incipientes. Apófisis derecha de mediana longitud. La ASI ocupa todo el margen ventral, de borde libre ligeramente convexo a casi recto. Radios equidistantes, R₃ más gruesa y larga. La ASD alcanza R₃, de borde libre convexo, extremo posterior redondeado. Extremo antapical de la hipoteca romo. Margen postero-ventral homogéneamente cóncavo. Ornamentación de la teca con areolas poligonales, grandes, profundas. L: 58 - 64 µm; H: 55 - 59 µm (n=4).

VARIACIONES Y COMPARACIONES: Esta especie es frecuentemente confundida con *P. rapa* por lo que su separación específica ha resultado dudosa (PAVILLARD 1916; JØRGENSEN 1923). Con el material de este estudio se pudo constatar que existe una cantidad considerable de ejemplares intermedios difícilmente ubicables en una u otra especie. Comparando la morfología de la placa sulcal posterior las diferencias de ambas formas son muy sutiles por lo que no resultan determinantes para separarlas.

BALECH (1988) considera que *P. mitra* puede ser una variedad corta de *P. rapa*. Morfológicamente la distinción entre estas dos especies sería: ejemplares

con la parte posterior de la hipoteca más redondeada y el margen postero ventral homogéneamente cóncavo, correspondería a *P. mitra* y las formas con extremo prolongado bien definido y margen posteroventral abruptamente cóncavo, a *P. rapa*. Esta distinción entre ambas especies es confirmada por análisis moleculares (JENSEN & DAUGBJERG 2009).

ECOLOGÍA Y DISTRIBUCIÓN: La especie ha sido registrada para mares tropicales y templados. ABÉ (1967a) y FUKUYO *et al.* (1981) la encuentran en las costas japonesas, TAYLOR (1976) la registra para el océano Índico (Bahía de Bengala, Mar de Andaman y costa este de la India); BALECH (1988) para el Atlántico Suboccidental y DELGADO & FORTUÑO (1991) para el Mar Mediterráneo. En el área de estudio fue rara. Se presentó en Punta Araya y en el Golfo de Cariaco (Turpialito, La Chica y Guacarapo), con un intervalo de temperatura de 25,7 a 29,1°C.

POTENCIAL TOXIGÉNICO: Aunque no ha sido relacionada a evento tóxico alguno, el análisis de células seleccionadas de *P. mitra* de Japón detectó 10 pg de DTX1.cél⁻¹ (REGUERA *et al.* 2014).

***Phalacroma doryphorum* STEIN**

Fig. 3. 3a-b

Phalacroma doryphorum STEIN, 1883, p.23, L. 19, figs. 1-4. SCHÜTT, 1895, p. 56, 89. L.4, fig. 19. JØRGENSEN, 1923, p. 16, 17, 34, 47, fig. 17. KOFOID & SKOGSBERG, 1928, p. 175, fig. 23 (1-5). MASSUTI & MARGALEF, 1950, fig. 69. WOOD, 1954, p. 191, figs. 30 a-b. GÓMEZ, LÓPEZ-GARCÍA & MOREIRA, 2011b. p. 396, fig. x-z.

Dinophysis doryphora (STEIN) ABÉ, 1967a, p. 77, fig. 26. BALECH, 1967, p. 82; 1988, p. 55, L. 13, fig. 11-13. TAYLOR, 1976, p. 35, L. 4, figs. 41-42. HERNÁNDEZ-BECERRIL, 1988a, p. 426, fig. 7. DELGADO & FORTUÑO, 1991, p. 4, L. 36 d, fig. 4 f.

DESCRIPCIÓN: La forma del cuerpo en vista lateral es subovada. Más ancha hacia la parte apical, con aguzamiento posterior de extremo redondeado. Epiteca sobresaliente convexa con ligero aplastamiento. Ancho dorsoventral de la epiteca un poco menor que el ancho máximo del cuerpo. El cingulum sigue el contorno general del cuerpo. La especie se caracteriza por presentar una aleta de forma triangular en posición antapical, sin costilla y dirigida ventralmente. Esta aleta se forma en la placa hipotecal derecha (H₃); se observa una fuerte reticulación en el centro en forma de V. Aletas cingulares sin costillas, subiguales de mediano desarrollo y dirigidas subhorizontalmente. ASI relativamente corta, R₃ de mayor longitud y dirigida hacia abajo por lo que la

aleta es más ancha posteriormente. Porción retrocostal finaliza hacia la mitad de la longitud total de la hipoteca. La ASD finaliza antes de R_3 . Teca de ornamentación medianamente marcada, con areolas poco profundas de tendencia hexagonal. L: 71,6 - 74,2 μm ; H: 62,2 - 74,0 μm ; E: 55,0 - 67,0 μm (n=6).

VARIACIONES Y COMPARACIONES: Las características de los especímenes observados fueron constantes, a pesar de que otros autores han señalado variabilidad intraespecíficas. Generalmente se refieren a la talla y a la posición y dirección de la aleta antapical (KOFROID & SKOGSBERG 1928; ABÉ 1967a; NORRIS & BERNER 1970; BALECH 1988). Este último autor resalta la formación de dos grupos de talla bien definidos en su material. En los de talla más pequeña, la aleta antapical se ubica en el extremo polar o ligeramente dirigidas hacia el margen ventral y en las de mayor talla se ubica ventralmente. Estructuralmente relacionada con *P. circumsutum*, diferenciándose de esta en la porción retrocostal de la ASI que está completamente separada de la antapical. Además, esta última aleta no tiene una espina central como en *P. circumsutum*.

ECOLOGÍA Y DISTRIBUCIÓN: Ha sido registrada por KOFROID & SKOGSBERG (1928) para el Pacífico Oriental, ampliamente distribuida en aguas tropicales y subtropicales, oceánica. ABÉ (1967a) la registró en la Bahía de Sagami (Japón), NORRIS & BERNER (1970) la observó con frecuencia en el Golfo de México a profundidades de 0 - 112 m. TAYLOR (1976) la registra como una especie común pero no abundante en el Mar Andaman, Bahía de Bengala y Mar Arábigo (Océano Índico) y BALECH (1988) para el Norte de la Corriente de Brasil con un intervalo de temperatura de 15 - 22°C. En el área de estudio fue poco frecuente, se presentó en la costa norte del estado Sucre (Pta. Araya) y en dos localidades del Golfo de Cariaco (La Chica y Guacarapo), con temperatura de 25,5 - 29,1°C.

***Phalacroma oxytoxoides* (KOFROID) GÓMEZ, LÓPEZ-GARCÍA & MOREIRA**

Fig. 4. 1a-d

Phalacroma oxytoxoides (KOFROID) GÓMEZ, LÓPEZ-GARCÍA & MOREIRA 2011a, p. 404, fig. 7. p. 398, fig. 4 (n).

Oxyphysis oxytoxoides KOFROID, 1926, p. 205, L. 18, figs. 1-4. SCHILLER, 1933, p. 192, figs. 186 c-d. TAI & SKOGSBERG, 1934, p. 474, fig. 14. SOURNIA, 1986, p. 44. BALECH, 1988, p. 201, L. 18, fig. 10-12. HERNÁNDEZ-BECERRIL, 1988b, p. 523, L. 1, figs. 6-7. DELGADO & FORTUÑO, 1991, p. 5, L. 39, fig. b, LA BARBERA, 1993, p. 26.

DESCRIPCIÓN: Cuerpo fusiforme, comprimido lateralmente. Epiteca grande, cónica, alargada y algunas veces se prolonga en una espina apical de la hemiteca derecha. Cingulum alto, excavado y ornamentado, con poros en hileras (distantes entre sí) muy pegadas al margen anterior y posterior. Aletas cingulares estrechas. Hipoteca de aspecto foliar, la hemiteca derecha se prolonga antapicalmente formando una espinita. Borde dorsal y ventral de la hipoteca convexos. Sulcus corto, ubicado casi completamente en la placa hipotecal derecha. Aletas sulcales poco desarrolladas. La ASD bastante pequeña con una expansión aliforme transparente anteriormente. La ASI muy corta y apenas extendida, de borde libre sinuoso. R_1 de aspecto espiniforme. Teca fuertemente areolada. L: 40,4 - 50,0 μm ; H: 19,6 - 22,8 μm (n=8).

VARIACIONES Y COMPARACIONES: Debido a su aspecto, típico de un *Oxytoxum*, se le confunde fácilmente con ejemplares de este género. Sin embargo, su estructura tabular, dilucidada por TAI & SKOGSBERG (1934), es propia de los Dinophysales. Los ejemplares del área de estudio presentaron características constantes. Se observaron ejemplares unidos por la zona megacítica (en pares). En comparación con los ejemplares registrados por BALECH (1988), HERNÁNDEZ-BECERRIL (1988b) y SCHILLER (1933), en este estudio fueron de menor longitud.

ECOLOGÍA Y DISTRIBUCIÓN: Los primeros hallazgos se hicieron en Alaska y California (BALECH, 1988). HERNÁNDEZ-BECERRIL (1988b) lo confirma para las costas de California y BALECH (*op. cit.*) para la costa frente a Mar del Plata (Atlántico Sudoccidental). DELGADO & FORTUÑO (1991) la señala para las costas del Mediterráneo y Sournia (1972) la registra para el océano Índico (Madagascar). En la zona de estudio se encontró solo en una localidad de la costa norte del estado Sucre (Pta. Patilla), donde se observaron varios ejemplares. Anteriormente había sido registrada para esta zona y sus alrededores por LA BARBERA (1993). El intervalo de temperatura del área fue de 22,2 a 29,1 °C. También ha sido registrada para el Archipiélago de Los Roques, a 150 Km del litoral central del país (GAMBOA-MÁRQUEZ *et al.* 1994).

***Phalacroma favus* KOFROID & MICHENER**
Fig. 5. 1a-b

Phalacroma favus KOFROID & MICHENER, 1911, p. 289. KOFROID & SKOGSBERG, 1928, p. 146, L. 2, fig. 7, fig. 14. WOOD, 1954, p. 189, fig. 27. GÓMEZ, *et al.* 2011b. p. 396, fig. u-w.

Dinophysis fava (KOFOID & MICHENER) ABÉ, 1967a, p. 67, figs. 20a-f. BALECH, 1976b, p. 186. TAYLOR, 1976, p. 36, L. 5, fig. 50-51. HERNÁNDEZ-BECERRIL, 2008, p. 4, figs. 16-17.

DESCRIPCIÓN: Cuerpo cuneiforme en vista lateral. Epiteca homogéneamente convexa, de ancho casi igual al de la hipoteca. Aletas cingulares poco desarrolladas, dirigidas horizontalmente, con radios. Cingulum excavado, fuertemente ornamentado. Aletas sulcales de mediano desarrollo; la izquierda recorre todo el margen ventral y su porción retrocostal es decurrente hasta la base de la prolongación caudal. La porción posterior de la hipoteca se contrae abruptamente, tanto en el margen ventral como en el dorsal, formando una extensión caudal de extremo romo. La hipoteca toma así un aspecto mamiliforme característico. En vista ventral o dorsal en forma de cuña, más ancha hacia la parte anterior, agudizándose posteriormente. Ornamentación de la teca de areolas profundas, poligonales, no todas con poros. L: 64,0 - 66,8 μ m; H: 53,6 - 56,5 μ m (n=2).

VARIACIONES Y COMPARACIONES: La variación más notable entre los dos ejemplares estudiados,

se observó en la base de la prolongación caudal. Diversos autores (KOFOID & SKOGSBERG 1928; ABÉ 1967a; TAYLOR 1976) han señalado que esta es una de las variaciones más comunes en la especie debido a los diferentes grados de desarrollo de la constricción. La especie con la que está más relacionada estructuralmente es *P. rapa*. Difieren en la porción retrocostal de la ASI y la apariencia mamiliforme de la porción posterior de la hipoteca.

ECOLOGÍA Y DISTRIBUCIÓN: La especie ha sido registrada para las zonas tropicales y subtropicales de los tres océanos mayores. KOFOID & SKOGSBERG (1928) la consideraron oceánica y de aguas cálidas. Temperatura promedio 27,0 °C. En las muestras estudiadas se encontraron solo dos ejemplares en una localidad del Golfo de Cariaco (Guacarapo), a una temperatura de 26,8 °C.

Phalacroma porodictyum STEIN

Fig. 5. 2a-c

Phalacroma porodictyum STEIN, 1883, L. 18, figs. 11-14. SCHÜTT, 1895, p. 93. L. 2, fig. 13 (1-6). JØRGENSEN, 1923, p. 8-10, fig. 6. KOFOID & SKOGSBERG, 1928, p. 98, figs. 6-7. SCHILLER, 1933, p. 73, fig. 66 a-b. BALECH, 1962, p. 126, L. 16, fig. 214. GÓMEZ, *et al.* 2011b, p. 396, figs. a-i.

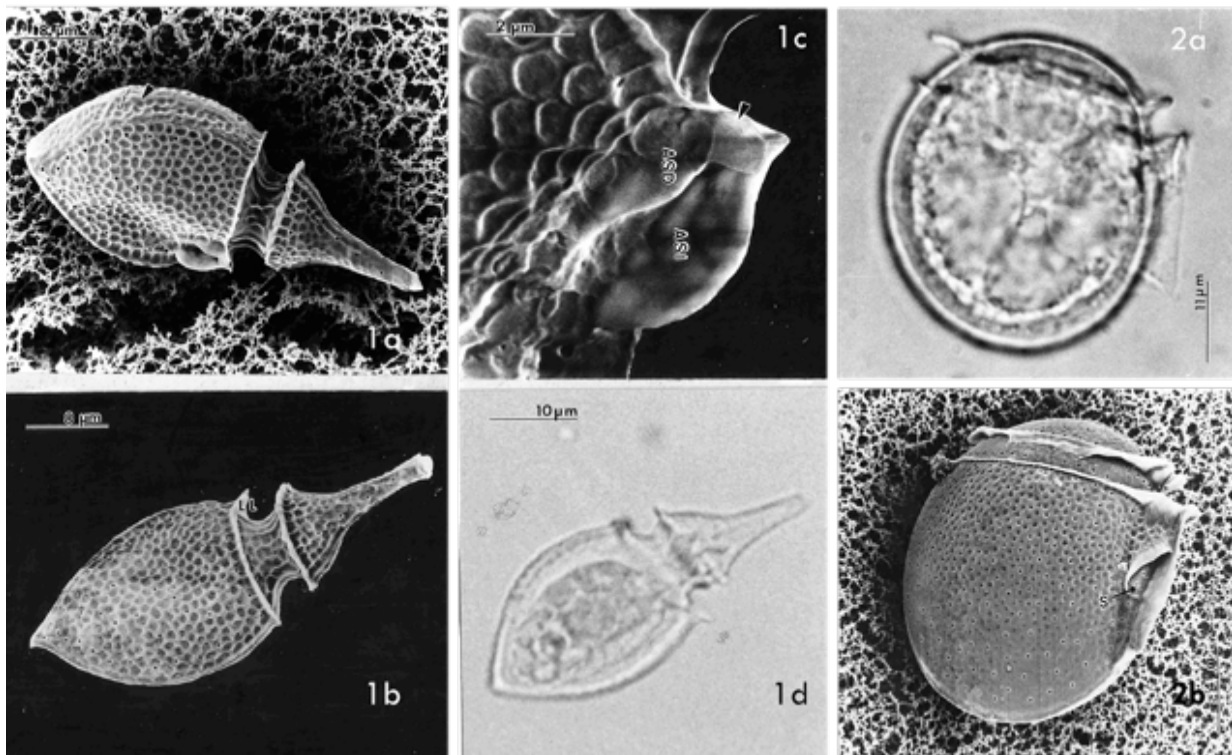


Fig. 4. Micrografías en microscopio electrónico de barrido (MEB) y microscopio de luz (ML). 1. *Phalacroma oxytoxoides*. 1a. Vista lateral derecha (MEB). Flecha: zona megacítica. 1b. Vista lateral izquierda (MEB). 1c. Detalle aletas sulcales (MEB). ASD: aleta sulcal derecha, ASI: aleta sulcal izquierda. 1d. Aspecto general (ML). 2. *Phalacroma* sp. 1. 2a. Vista lateral derecho (ML). 2b. latero-ventral derecha (MEB). S: sulcus.

Dinophysis porodictyum (STEIN) ABÉ, 1967a, p. 61, non fig. 17a-f. BALECH, 1967, p. 83. TAYLOR, 1976, p.40, L. 4, fig. 45. BALECH, 1988, p. 50, L. 10, fig. 18-20. HERNÁNDEZ-BECERRIL, 1992, p. 106; 2008, p. 6, figs. 21-22.

DESCRIPCIÓN: Cuerpo oval o subelipsoidal en vista lateral, más ancho hacia el cingulum. El eje longitudinal del cuerpo es perpendicular al cingulum o está desviado postero-ventralmente en un ángulo entre 1°- 20°. La epiteca es homogéneamente convexa en forma de domo o cúpula. La mayor altura se localiza hacia el centro de la epiteca. Las aletas cingulares son subhorizontales y subiguales. La ASD generalmente termina en el punto medio entre R_2 y R_3 . ASI con el borde libre casi recto. R_3 un poco más larga que R_2 , gruesa y con ramificaciones hacia la ornamentación que presenta la aleta. En vista frontal, la teca se observa oval, ancha hacia el cingulum. Ornamentación de areolas pequeñas, fuertes, tupidas, no todas con poros. La Sp larga, más angosta posteriormente. Apósis derecha larga un poco angosta, con el borde medianamente aserrado. L: 72 - 78 μm ; H: 66 - 71 μm ; Alto E: 18,6 - 21,2 μm (n=7).

VARIACIONES Y COMPARACIONES: Esta especie generalmente puede ser confundida con *P. ovum* y *P. operculatum*. Se diferencia de la primera en la talla más pequeña de *P. ovum* y en la longitud y disposición de R_3 , lo cual le confiere a la ASI una forma diferente a la de *P. porodictyum*. La diferencia con *P. operculatum* es por la forma general del cuerpo y por la longitud de R_3 . BALECH (1988) menciona que hay una serie de formas, estructuralmente muy relacionadas, que van desde *P. parvulum* a *P. porodictyum*, con *P. operculatum* y *P. ovum* entre ambas.

ECOLOGÍA Y DISTRIBUCIÓN: KOFOID & SKOGSBERG (1928) la registran para la corriente de México, Corriente del Perú, área de Panamá, Islas Galápagos y la Corriente Ecuatorial Sur con un intervalo de temperaturas de 19,4 - 29,4 °C. Consideran a la especie oceánica y de amplia distribución en mares tropicales, subtropicales y templados. TAYLOR (1976) la registra para el océano Índico en la región sur-central, BALECH (1988) solo en el área de la Corriente de Brasil (16,9 - 22,7 °C y 35,94 - 36,09 ‰) y HERNÁNDEZ-

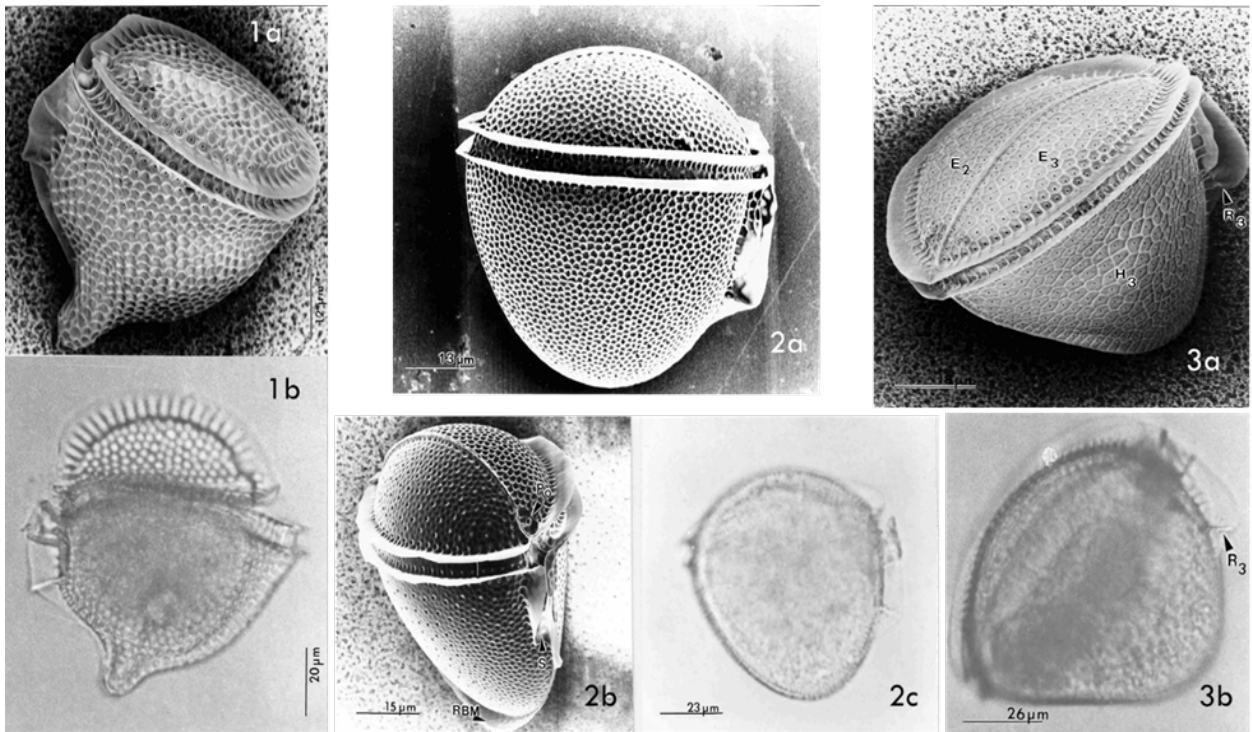


Fig. 5. Micrografías en microscopio electrónico de barrido (MEB) y microscopio de luz (ML). 1. *Phalacroma favus*. 1a. Vista lateral izquierda (MEB). 1b. Vista lateral izq. (ML). 2. *Phalacroma porodictyum*. 2a. Vista lateral derecha. 2b. Vista latero-ventral (MEB). RBM: restos banda megacítica. 2c. Aspecto general (ML). 3. *Phalacroma cuneus*, 3a. Vista lateral derecha (MEB). E_{2-3} : placas epitecales 2-3. H_3 : tercera placa hipotecal y R_3 ; tercera costilla. 3b. Vista general (ML).

BECERRIL (1992) observó un solo ejemplar en muestras del Golfo de California (México). En el área de estudio fue poco frecuente; se observó en Pta. Araya, en la Bahía de Mochima y en dos localidades de la costa Sur del Golfo de Cariaco.

***Phalacroma cuneus* SCHÜTT**

Fig. 5. 3a-b

Phalacroma cuneus SCHÜTT, 1895, p. 148, L. 3, fig. 14. JØRGENSEN, 1923, p. 11, fig. 11. KOFOID & SKOGSBERG, 1928, p. 124, figs. 12-13. SCHILLER, 1933, p. 84, figs. 76 a-d. MASSUTI & MARGALEF, 1950, fig. 67. MARGALEF, 1965, p. 65. HALIM, 1967, p. 749, L. 7, fig. 137. STEIDINGER & WILLIAMS, 1970, p. 59, L.35, fig.122. HALLEGRAEFF & LUCAS, 1988, p. 29, 31-33, figs. 18, 23 A-B. OKOLODKOV, 2014, p. 45, L. 5, fig. 8; L. 12, fig. 9.

Dinophysis cuneus (SCHÜTT) ABÉ, 1967a, p. 68, fig. 21 a-h. BALECH, 1967, p. 82. TAYLOR, 1976, p. 35, L. 5, fig. 46-47. BALECH, 1988, p. 51, L. 11, figs. 4-6. DELGADO & FORTUÑO, 1991, p. 4, L. 37, figs. c-d. LA BARBERA, 1993, p. 28, figs. A-B. HERNÁNDEZ-BECERRIL, 2008, p. 3, fig. 8.

DESCRIPCIÓN: En vista lateral y en vista dorsal, el cuerpo tiene forma de cuña. Su mayor anchura se mide a nivel del cingulum. Epiteca algo sobresaliente, de ligeramente convexa a casi plana. El ancho de la hipoteca va disminuyendo hacia el extremo antapical, el cual es romo. Aletas cingulares de mediano desarrollo, subhorizontales con radios de base fuerte. ASD ornamentada, su longitud alcanza hasta la base de R_3 . ASI se prolonga hasta la mitad de la longitud de la hipoteca. Borde libre de regularmente convexo a casi plano, oblicuo de extremo lobulado. R_2 más cerca de R_1 que de R_3 . Célula de apariencia oscura, grande, normalmente en posición lateral oblicua o antapical. Ornamentación de la teca de areolas poco profundas y poligonales con un poro central cada una. L: 78,6 - 86,2 μm ; H: 84,3 - 87,6 μm (n=4).

VARIACIONES Y COMPARACIONES: Es una especie de características bastante constantes. Aunque algunas veces pueden observarse variaciones en la talla, en la proporción L/H y ligeras modificaciones en las formas de las aletas sulcales. Las especies estructuralmente relacionadas son: *P. striatum* y *P. giganteum*. Se diferencia de la primera por la epiteca más sobresaliente en *P. striatum* y las aletas sulcales más amplias y de mayor longitud. De la segunda, por la talla mucho mayor en *P. giganteum* (L: 148 y H: 173 μm) y por tener una epiteca más sobresaliente y cónica.

ECOLOGÍA Y DISTRIBUCIÓN: Especie común de aguas cálidas. Ampliamente distribuida en aguas

tropicales, subtropicales y templadas del Pacífico, Atlántico e Índico (KOFOID & SKOGSBERG, 1928). En el área de estudio ha sido registrada por MARGALEF (1965) y HALIM (1967), quien la catalogó como una especie común de la Fosa de Cariaco, también la encontró en la Bahía de Mochima. LA BARBERA (1993) la registra para la costa norte del Estado Sucre. En este estudio se encontró en La Chica (Golfo de Cariaco) y en Araya con temperaturas de 25,5 - 28,5 °C.

***Phalacroma operculoides* SCHÜTT**

Fig. 6. 1a-b

Phalacroma operculoides SCHÜTT, 1895, L. 2, figs. 11(1-3) non 2. SCHILLER, 1933, p.65, figs. 58 a-b. BALECH, 1962, p. 128, L. 17, figs. 229-237.

Dinophysis operculoides (SCHÜTT) BALECH, 1967, p. 83; 1988, p. 49, L. 10, figs. 11-15.

DESCRIPCIÓN: Forma del cuerpo ovoide. Puede variar de algo más aguda a más redondeada, antapicalmente. Epiteca regularmente convexa, sobresaliente. El cingulum sigue el contorno general del cuerpo. Aletas cingulares de mediano desarrollo y costillas ligeramente marcadas. ASI extendida algo más de la mitad de la longitud total de la hipoteca; la porción anterior cóncava, porción posterior más ancha, borde libre oblicuo. R_2 está fuertemente doblada hacia el lado izquierdo y hacia arriba. ASD se extiende más allá de R_3 , de borde libre cóncavo anteriormente, convexo y redondeado posteriormente. La Sp larga, con apófisis izquierda pequeña no muy ancha de borde poco aserrado. Ornamentación de areolas pequeñas bien marcadas en células maduras. L: 49,6 - 58,4 μm ; E: 33,7 - 34,2 μm ; H: 43,2 - 49,9 μm ; Alto E:10 - 11 μm (n=14).

VARIACIONES Y COMPARACIONES: Los ejemplares presentaron variaciones en la forma del cuerpo, siendo redondeada antapicalmente o algo acuminada. Esta última forma le imprime a la teca una apariencia ovoidal, lo cual la hace semejante a *P. parvulum*, con la que está muy relacionada estructuralmente. Se distingue de esta por su tamaño, ligeramente mayor y por el largo de la ASD y el doblez de la porción anterior de ambas aletas sulcales. La Sp de *P. operculoides* es más grande y más larga.

ECOLOGÍA Y DISTRIBUCIÓN: BALECH (1962) registra la especie para el Pacífico nororiental (11,5 - 17,8 °C y 33,9 - 34,8 ‰). En el área de estudio fue poco frecuente; se encontró en la Bahía de Mochima, en una localidad de la costa norte del estado Sucre (Pta. Patilla)

y en el Golfo de Cariaco en las ensenadas de Turpialito y La Chica (24,5 - 26,3 °C).

***Phalacroma equalanti* (BALECH) OKOLODKOV**

Fig. 6. 2a-c

Phalacroma equalanti (BALECH) OKOLODKOV 2014. p. 49. L. 6, Fig. 5; L. 9, Figs. 2-4; L. 13, Fig. 6.

Dinophysis equalanti BALECH, 1971b, p. 9, L. IV, figs. 51-63.

DESCRIPCIÓN: En vista lateral de forma elipsoidal ancha. Borde dorsal convexo, con tendencia a ser más agudo antapicalmente, pero de extremo redondeado. Borde ventral de ligeramente convexo a casi rectilíneo. Epiteca convexa sobresaliente. Aletas cingulares lisas, de mediano desarrollo. ASI de longitud media. R_2 más cerca de R_3 que de R_1 . R_3 algo más larga que las anteriores. La ASD sobrepasa a R_3 , ancha, de extremo posterior redondeado. La Sp muy ancha anteriormente. La apófisis izquierda se extiende hasta la mitad de la longitud total de la placa, con borde de ligeramente irregular a dentado. La teca presenta areolas redondeadas, profundas y fuertes que le dan un aspecto oscuro. L: 30 - 46 μm ; H: 32 - 39 μm ; Alto E: 9 - 10 μm (n=5).

VARIACIONES Y COMPARACIONES: Descrita por primera vez por BALECH (1971b). Presenta un

aspecto general muy similar a *Dinophysis scrobiculata* Balech (1988) pero *P. equalanti* se diferencia por su forma ovoidal (OKOLODKOV 2014). Coinciden en la distancia cercana entre R_2 y R_3 más que de R_1 y en el aspecto oscuro de la teca. La morfología de la placa Sp de ambos especímenes fue muy similar. La longitud total de *P. equalanti* ligeramente menor que *D. scrobiculata* y muy similar a los ejemplares del Golfo de México (OKOLODKOV 2014).

ECOLOGÍA Y DISTRIBUCIÓN: La especie ha sido registrada para el Golfo de México y zonas adyacentes del Mar Caribe (BALECH 1971b; OKOLODKOV 2014). En el área de estudio se presentó con relativa frecuencia en las localidades de Bahía de Mochima (La Gabarra), Pta. Araya y en el Golfo de Cariaco (Turpialito, La Chica y Guacarapo) a temperaturas de 23,5 - 29,1 °C.

***Phalacroma laevis* (CLAPARÈDE & LACHMANN) DÍAZ-RAMOS**

Fig. 6. 3a-c

Phalacroma laevis (CLAPARÈDE & LACHMANN) DÍAZ-RAMOS, 2000, p. 905.

Dinophysis laevis CLAPARÈDE & LACHMANN, 1859, p. 409, L. 20, fig. 13. BALECH, 1971a, p. 70, L. 9, figs. 134-143; 1988, p. 48, L. 9, figs. 22-24.

Phalacroma rotundatum (CLAPARÈDE & LACHMANN) KOFOID &

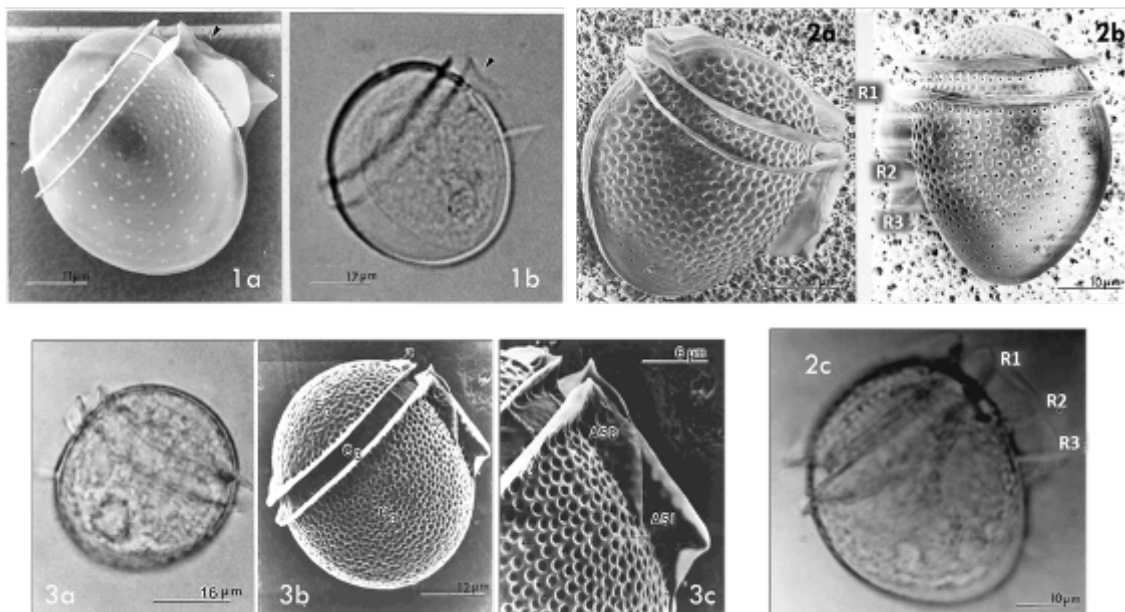


Fig. 6. Micrografías en microscopio electrónico de barrido (MEB) y microscopio de luz (ML). 1. *Phalacroma operculoides*. 1a. Visla lateral derecha. Flecha: constricción y doblez de la porción anterior de las aletas sulcales (MEB). 1b. *Idem* (ML). 2. *Phalacroma equalanti*. 2a y b. Vista lateral derecha e izquierda, respectivamente (MEB). 2c. Aspecto general (ML). R_2 y R_3 : segundo y tercer radio de la ASI. 3. *Phalacroma laevis*. 3a. Vista lateral izquierda (ML). 3b. Vista lateral derecha (MEB). C_3 : tercera placa cingular. 3c. Detalle aletas sulcales (MEB). ASD: aleta sulcal derecha. ASI: aleta sulcal izquierda.

MICHENER var. *laevis* (CLAPARÈDE & LACHMANN), JØRGENSEN, 1899, p.31; 1923, p.5. SCHILLER, 1933, p. 67, fig. 60 e.

Phalacroma rotundatum STEIDINGER & WILLIAMS, 1970, p. 59, fig. 124.

DESCRIPCIÓN: De forma subcircular (más larga que ancha) en vista lateral. Epiteca alta, ampliamente convexa. El cingulum sigue el contorno general de la teca. Aletas cingulares poco desarrolladas, lisas, subhorizontales. ASD ornamentada, de borde libre algo sinuoso y termina entre R_2 y R_3 en forma triangular. La ASI se extiende hasta $\frac{3}{4}$ partes de la longitud de la hipoteca, de ancho uniforme con borde libre de casi recto. R_3 generalmente dirigida hacia abajo. En vista frontal de forma oval ancha. Ornamentación de la teca con areolas pequeñas, redondeadas, profundas, no todas con poros. L: 40 - 46,7 μm ; H: 36 - 41 μm ; E: 28 - 30 μm ; Alto E: 10,9 - 13,5 μm (n=7).

VARIACIONES Y COMPARACIONES: La ASI presenta variaciones. Normalmente es bastante angosta, la longitud de los radios es aproximadamente igual, por lo que la aleta presenta un ancho uniforme. Sin embargo, BALECH (1988) señala que sus ejemplares la tienen más corta a nivel de R_3 , mientras otros autores la representan un poco más ancha. Es una especie frecuentemente confundida con *Phalacroma rotundatum*; considerada por algunos autores como una variedad de ésta. Se diferencia de *P. rotundatum* por la altura de la epiteca y la orientación subhorizontal de las aletas cingulares. También en la longitud de la ASD que es más corta (entre R_1 y R_2). Probablemente la especie señalada por Steidinger & Williams (1970) como *Phalacroma rotundatum* sea *P. laevis* ya que presenta una epiteca bastante alta. Los ejemplares encontrados en el área de estudio presentaron características constantes. La Sp muestra algunas diferencias con las representadas por BALECH (*op. cit.*). La apófisis izquierda es menos ancha y aparentemente ambas apófisis son más cortas.

ECOLOGÍA Y DISTRIBUCIÓN: Esta especie ha sido poco registrada. BALECH (1988) la señala para el Atlántico Sudoccidental desde los 40° 43' S hasta casi la Antártida (2,44 - 12,42 °C y 33,84 - 34,93 ‰). En el área de estudio fue poco frecuente, se presentó en las ensenadas de La Chica (Golfo de Cariaco) y Turpialito (25,3 - 27,8 °C).

Phalacroma sp. 1

Fig. 4. 2a-b

DESCRIPCIÓN: En vista lateral la forma del cuerpo es subcircular, con el margen dorsal más convexo que el

ventral, el cual es ligeramente recto. La mayor longitud dorso-ventral del cuerpo se mide hacia la mitad de la hipoteca. La epiteca sobresale del borde libre de la aleta cingular anterior, de altura media y en forma de cúpula. La ACA más desarrollada que la posterior, lisa, con dirección vertical en su lado ventral y subhorizontal dorsalmente semejando a una visera. ASI larga y angosta con borde libre casi recto. R_2 muy cerca de R_1 . R_3 de longitud similar a las anteriores, puede presentar algunas ramificaciones anteriormente que forman parte de la ornamentación. La ASD corta, termina entre R_2 y R_3 . Su borde posterior es oblicuo. Normalmente esta aleta es ornamentada y está fuertemente plegada hacia el sulcus. La Sp presenta la forma típica, no muy larga, con apófisis izquierda más bien pequeña, con denticulos poco formados y bastante alta. La apófisis derecha pequeña y corta. Ornamentación de areolas apretadas, poco profundas, de menos marcadas a casi lisa hacia el margen posterior. Poros dispersos. L: 41 - 47 μm ; H: 37 - 42,8 μm ; Alto E: 7,3 - 10,4 μm (n=7).

VARIACIONES Y COMPARACIONES: Los ejemplares encontrados presentaron características constantes entre sí. Está estructuralmente muy relacionada con *P. rotundatum*, se diferencia principalmente por el largo de la ASD (más corta), por el ancho de la ASI y por la altura de la epiteca (más alta en *Phalacroma* sp. 1). La Sp similar a la de *P. rotundatum*, pero más corta. En cuanto a la forma general de la teca son muy parecidas, coincidiendo, casi perfectamente con las formas más anchas de *P. rotundatum* representadas por BALECH (1988). Otra especie con la que está relacionada estructuralmente es con *P. laevis*. Se diferencian por la talla y altura de la epiteca. A pesar de que las ASD de ambas especies presentan igual longitud son de morfologías diferentes.

ECOLOGÍA Y DISTRIBUCIÓN: En el área de estudio la especie fue rara, se presentó en la ensenada La Chica (Golfo de Cariaco) a una temperatura de 26,0 °C.

Familia Dinophysiaceae (BERGH) STEIN 1883

Género *Ornithocercus* STEIN 1883

Especie tipo: *Ornithocercus magnificus* STEIN

Ornithocercus magnificus STEIN

Fig. 7. 1a-b

Ornithocercus magnificus STEIN, 1883, *in partim*, L. 23, figs. 1-2. SCHÜTT, 1895, p. 112, 136, L. 4, fig. 21(9), L. 5, figs. 21(1, 3-8). SCHRÖDER, 1906, p. 321-323. JØRGENSEN, 1923, p. 35-37, fig. 48.

KOFOID & SKOGSBERG, 1928, p. 529, L. 16, figs. 3, 79-80. SCHILLER, 1933, p. 198, figs. 190 a-b. MASSUTI & MARGALEF, 1950, fig. 70. WOOD, 1954, p. 203, fig. 60 a-b, ABÉ, 1967b, p. 88, fig. 32. HALIM, 1967, p. 731. STEIDINGER & WILLIAMS, 1970, p. 54, L. 25, fig. 79 a-b. TAYLOR, 1976, p. 49, L. 7, figs. 67-69. BALECH, 1988, p. 61, L. 14, figs. 7-8. DELGADO & FORTUÑO, 1991, p. 5, L. 32, fig. d. LA BARBERA, 1993, p. 29. HERNÁNDEZ-BECERRIL, 2008, p. 9, fig. 28. OKOLODKOV, 2014, p. 40, L. 5, figs. 1-3; L. 8, figs. 1-2.

Histioneis magnifica MURRAY & WHITTING, 1899, *in partim*, p. 332-333, tab. 1-9.

Ornithocercus minor JÖRGENSEN, 1923, p. 35.

DESCRIPCIÓN: Cuerpo de forma redondeada, casi isodiamétrico (generalmente más ancho que largo). Epiteca pequeña, plana o algo convexa. Cingulum bastante ancho dorsalmente con el margen, de este lado, ligeramente cóncavo. ACA con radios simples, algunos pueden ramificarse en dos desde, aproximadamente, la mitad de la altura de la aleta. Hacia el margen distal se observan varios radios cortos. ACP de radios simples, esta aleta se continua por el borde ventral para formar la ASD que generalmente está ornamentada. La ASI se extiende hasta el lado dorsal del cuerpo a cierta distancia de la

ACP. Se caracteriza por tener tres lóbulos posteriores (posterodorsal, antapical y posteroventral). Entre estos lóbulos el margen distal es cóncavo. De la hemiteca derecha (donde se forma la segunda mitad de la ASI) parten varios radios principales (entre 5 y 7, normalmente 6) que se unen en su extremo distal por un refuerzo submarginal. De estos radios parten otros más pequeños (secundarios) perpendicularmente; en algunos ejemplares pueden ser más abundantes y ramificados que en otros. Ornamentación de areolas generalmente hexagonales, profundas. L: 39,6 - 45,0 μm ; H: 39,2 - 48,0 μm (n=6).

VARIACIONES Y COMPARACIONES: Las variaciones más comunes que presenta la especie son: longitud del cuerpo y longitud total, forma y estructura de la ASI, también en el número y desarrollo de los radios (principales y secundarios) de esta aleta. La especie está estructuralmente relacionada con *O. thumii*. Se diferencia de esta por su tamaño más pequeño y por la estructura de la ASI. Esta aleta presenta en *O. thumii*, la porción anterior más ancha y con el radio de fisión en posición más horizontal que en *O. magnificus*. Los radios en *O. thumii* son de menor longitud que en *O. magnificus*. La ASD también es más amplia y más larga.

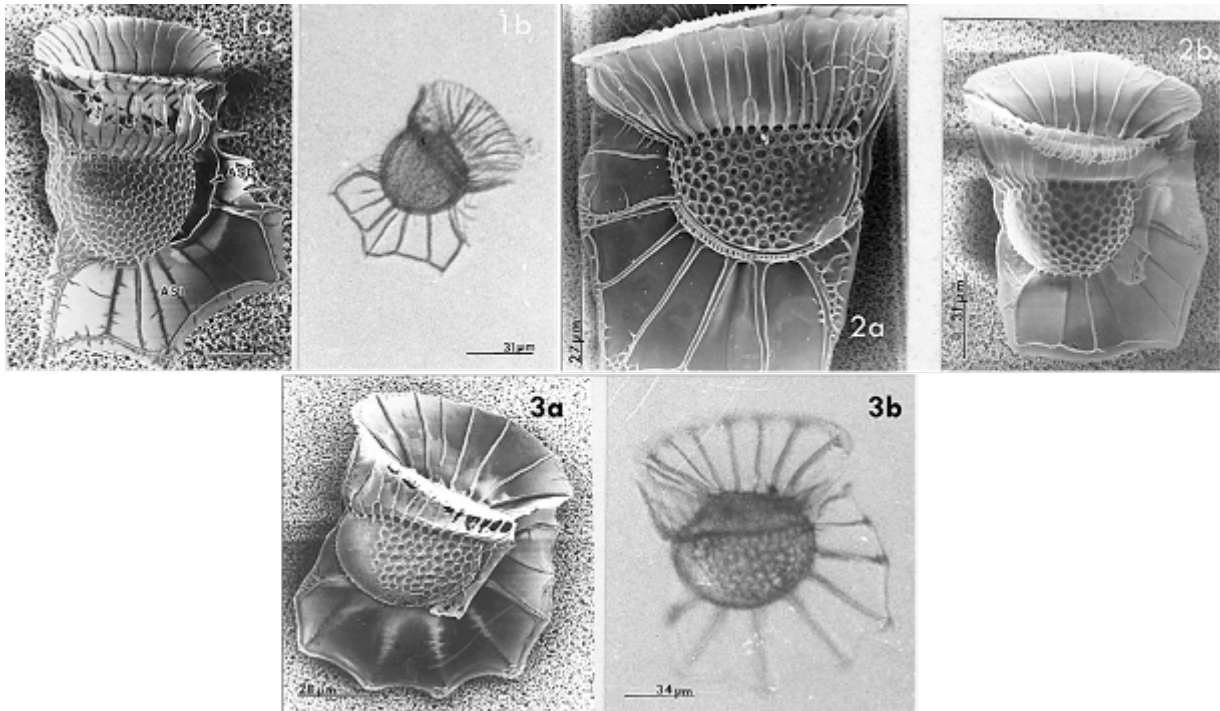


Fig. 7. Micrografías en microscopio electrónico de barrido (MEB) y microscopio de luz (ML). 1. *Ornithocercus magnificus*. 1a y b. Vista lateral derecha (MEB y ML). 2. *Ornithocercus quadratus*. 2a y b. Vista lateral izquierda y derecha, respectivamente (MEB). 3. *Ornithocercus steinii*. 3a y b. Vista lateral derecha (MEB y ML).

ECOLOGÍA Y DISTRIBUCIÓN: KOFOID & SKOGSBERG (1928) la registran como una de las especies más comunes del género y que puede presentarse en grandes cantidades causando cambios de color en el agua. Especie oceánica de amplia distribución en aguas tropicales, subtropicales y templadas. En el área de estudio fue registrada por HALIM (1967) y LA BARBERA (1993). En este estudio fue poco frecuente; se presentó en La Chica y Guacarapo (Golfo de Cariaco) y en Pta. Araya (25,5 - 29,1 °C).

***Ornithocercus steinii* SCHÜTT**

Fig. 7. 3a-b

Ornithocercus steinii SCHÜTT, 1900, *in partim*, figs. 5-6, KOFOID & SKOGSBERG, 1928, p. 551, L. 16, figs. 1 y 83-84. SCHILLER, 1933, p. 202, fig. 192 a-f. ABÉ, 1967b, p. 94, figs. 35 a-c. HALIM, 1967, p.731, L. 5, fig. 65. STEIDINGER & WILLIAMS, 1970, p. 54, L. 25, fig. 80. BALECH, 1988, p. 61, L. 15, fig. 1. LA BARBERA, 1993, p. 29. HERNÁNDEZ-BECERRIL, 2008, p. 9, figs. 36-37. OKOLODKOV, 2014, p. 42, L. 5, fig. 6; L. 8, figs. 3-4; L. 12, fig. 7.

Ornithocercus serratus KOFOID, 1907a, p. 206, L. 15, fig. 93.

Ornithocercus magnificus STEIN, 1883, *in partim*, L. 23, fig. 3.

DESCRIPCIÓN: La forma del cuerpo es subcircular, epiteca plana oblicua. Cingulum asimétrico, más ancho dorsalmente con el borde, de este lado, cóncavo. Aletas cingulares muy desarrolladas, con numerosos radios; ACA con refuerzos marginales. ASI ampliamente desarrollada, con radios de longitud similar que forman cuatro lóbulos, ligeramente marcados. De estos radios principales, se desprenden unos pocos más cortos en sentido horizontal; un refuerzo submarginal que une los radios principales, se presenta débilmente. La ASD menos desarrollada, formada por una membrana única con numerosos refuerzos basales débiles; se extiende hasta el cuarto radio, aproximadamente, de la ASI. La ornamentación de la teca es fuerte con areolas grandes y un poro central en cada una. L: 58,0 - 63,5 µm; H: 67,5 - 71,6 µm (n=4).

VARIACIONES Y COMPARACIONES: Pueden presentar algunas variaciones en la forma y estructura de la ASI (KOFOID & SKOGSBERG, 1928). El margen de ésta aleta puede estar de ligeramente a muy reforzado; algunos ejemplares no lo presentan (BALECH, 1988). La especie está muy relacionada estructuralmente con *O. magnificus* y *O. thumii*. Se diferencia de la primera por la talla y la estructura de la ASI (4 lóbulos), y de la segunda por la longitud de las costillas, ya que *O. thumii* presenta 3 costillas principales más cortas que forman solo 2 lóbulos.

ECOLOGÍA Y DISTRIBUCIÓN: Con amplia distribución en aguas tropicales, subtropicales y templadas. HALIM (1967) la registra para las aguas costeras venezolanas, en la Fosa de Cariaco y en la Bahía de Mochima y LA BARBERA (1993) para el Golfo de Cariaco. En este estudio fue poco frecuente. Se presentó en Pta. Araya, La Chica y Guacarapo (25,5 y 29,1 °C).

***Ornithocercus quadratus* SCHÜTT**

Fig. 7. 2a-b

Ornithocercus quadratus SCHÜTT, 1900, p. 5, 10, 17, 26, figs. 1-4, 12-1. SCHRÖDER, 1911, p. 12. KOFOID, 1907a, p. 206. JÖRGENSEN, 1923, p. 37, fig. 50. KOFOID & SKOGSBERG, 1928, p. 561, figs. 85(5)-88, L. 17, figs. 2, 8. SCHILLER, 1933, p. 204, figs. 194 a-f, 195 a-d. WOOD, 1954, p. 209, figs. 63 a-c. ABÉ, 1967b, p. 89, figs. 33 a-b. STEIDINGER & WILLIAMS, 1970, p. 54, L. 44, fig. 164. TAYLOR, 1976, p. 50, L. 8, figs. 77-82, L. 42, figs. 499-501. BALECH, 1988, p. 60, L. 14, fig. 10. OKOLODKOV, 2014, p. 38, L. 4, fig. 9; L. 12, fig. 3.

Histioneis magnifica SCHRÖDER, 1900, p. 20, L. 1, fig. 15.

Histioneis quadrata LEMMERMANN, 1901, p. 376; 1905, p. 37.

Ornithocercus assimilis JÖRGENSEN, 1923, p. 37, fig. 51.

DESCRIPCIÓN: Cuerpo casi isodiamétrico (algo más ancho que alto). Epiteca plana, oblicua hacia la región ventral. Cingulum más ancho en su margen dorsal, cóncavo. Las aletas cingulares con fuertes radios; la posterior con radios simples (en algunos ejemplares ramificados hacia la región basal) y la anterior más desarrollada con radios bifurcados hacia el extremo distal. Lo más característico de esta especie es la forma casi cuadrada que toma la membrana de la ASI. Esta aleta es de borde posterior amplio, no demarca lóbulos, como en *O. magnificus* o en *O. steinii*. Las costillas están unidas en su extremo distal, por un margen que sigue el contorno rectilíneo de la aleta. La ASD pequeña, formada por una membrana única, con algunos radios muy débiles ramificados. Borde libre cóncavo y extremo posterior lobulado. Ornamentación de reticulación fuerte, con tendencia hexagonal. L: 64 - 66 µm; H: 73 - 77 µm (n=3).

VARIACIONES Y COMPARACIONES: Diferentes autores han coincidido en señalar variaciones en el tamaño de los ejemplares, en el número de radios de las aletas, en la ornamentación de la ASI y en la amplitud relativa de su borde posterior el cual puede variar de su forma recta a marcadamente cóncavo (KOFOID & SKOGSBERG 1928; SCHILLER 1933; BALECH 1988). Sin embargo, en los pocos ejemplares colectados en este estudio no se observaron tales variaciones.

ECOLOGÍA Y DISTRIBUCIÓN: Ha sido catalogada por KOFOID & SKOGSBERG (*op. cit.*) como una especie oceánica, ampliamente distribuida en mares tropicales, subtropicales y templados. Común en el Pacífico oriental a temperaturas promedio de 25°C. Rara en la Corriente del Perú. BALECH (1988) en el Atlántico Sudoccidental, la encontró solo en la Corriente de Brasil a una temperatura mínima de 15,04 °C. TAYLOR (1976) la consideró como uno de los dinoflagelados más comunes encontrados en el Océano Índico. En el área de estudio fue poco frecuente. Se presentó en Guacarapo y La Chica (Golfo de Cariaco) y en Pta. Araya (25,7 - 26,8°C).

Género *Histioneis* STEIN 1883

Especie tipo: *Histioneis remora* STEIN

Histioneis isseli FORTI

Fig. 8. 1a-b

Histioneis isseli FORTI, 1932, p. 539, fig. 1. HERNÁNDEZ-BECERRIL, 1988b, p. 521, L. 2, figs. 9-10. OKOLODKOV, 2014, p. 36, L. 4, fig. 5; L. 7, fig. 4; L. 11, fig. 13.

DESCRIPCIÓN: La forma del cuerpo es redondeada, casi isodiamétrica. Epiteca pequeña desplazada ventralmente. ACA en forma de embudo, con el cuello bastante corto, sus membranas con radios sencillos, algunas veces ramificados en la base. La ACP que forma la cámara, de borde dorsal convexo y el ventral casi recto. Orla angosta y lisa. La ASI es larga, se extiende hasta el borde antapical (radio posterior principal alineado con el cuello de la ACA). La porción anterior de esta aleta es angosta y lisa y la posterior de forma subtriangular. Desde el extremo del radio antapical parten varias ramificaciones horizontales paralelas. El borde libre de recto a ligeramente cóncavo. La ASD es pequeña de borde libre convexo, su longitud alcanza hasta la base del radio de fisión. Ornamentación de la teca de areolas grandes y profundas, poligonales, no todas con poros. L.t.: 72,4 - 84,4 µm; L: 26,4 - 29,2 µm; A.C.: 20,4 - 29,2 µm (n=4).

VARIACIONES Y COMPARACIONES: En los ejemplares estudiados se observaron ligeras diferencias en la L.t. y en el tipo de ramificación de los radios principales de la ASI. *H. isseli* está muy relacionada con *H. carinata* y con *H. elongata*. Tiene características intermedias entre estas dos especies, en relación con el desarrollo de la ASI. RAMPI (1947) señala diferencias en el radio principal posterior curvado y mayor L.t. en *H. subcarinata*. Sin embargo, HERNÁNDEZ-BECERRIL (1988b) expresa su duda de si *H. subcarinata*

es sinónimo de *H. isseli*. Según las representaciones de BALECH (1971) esto parece bastante probable e incluso manifiesta su duda sobre la diferenciación a nivel de especie de *H. subcarinata*.

ECOLOGÍA Y DISTRIBUCIÓN: Es una especie poco registrada, especialmente en trabajos recientes. HERNÁNDEZ-BECERRIL (*op. cit.*) identificó, en muestras del Pacífico mexicano, solo dos organismos. Rara en el área de estudio; se presentó en La Chica (Golfo de Cariaco) a una temperatura de 26,0 °C.

Histioneis schilleri BÖHM

Fig. 8. 2a-b

Histioneis schilleri BÖHM, 1931, p. 499, figs. 5-6. SCHILLER, 1933, p. 244, figs. 238 a-b. HERNÁNDEZ-BECERRIL, 1988a, p. 427, fig. 13; 2008, p. 9, fig. 62.

DESCRIPCIÓN: En vista lateral el cuerpo tiene forma de canoa, ligeramente más alto dorsalmente. Epiteca muy reducida. Cingulum plano y más ancho dorsalmente. Aletas cingulares y sulcales muy desarrolladas, finamente reticuladas con zonas hialinas. ACA infundibuliforme de extremo abocinado, reticulado, ligeramente inclinada hacia la región dorsal. La ACP es más ancha con el travesaño ligeramente convexo, casi horizontal, que delimita la cámara feosomática más angosta que el cuerpo e inclinada ventralmente. La orla alta y reticulada. La ASI se extiende posteriormente en forma triangular, muy reticulada. Del borde posterior de la hipoteca parte una porción de la membrana de esta aleta, también reticulada, que se extiende lateralmente formando una estructura que otros autores han llamado «lazo» (KOFOID & SKOGSBERG 1928; BALECH 1988). Teca casi lisa con poros alineados delimitando las placas cingulares e hipotécales. L.t.: 64,4-87,6 µm; L: 12,6-15,0 µm; L aleta cingular anterior: 23,2-36,4 µm (n=3).

VARIACIONES Y COMPARACIONES: La especie está muy relacionada estructuralmente con *H. mitchellana* y *H. cymbalaria*. Se diferencia de la primera por las proyecciones angulares de su ASI en lugar de más redondeadas como en *H. mitchellana* y que esta tiene el extremo distal de la ACA más abocinado. También por su L.t. más pequeña. De la segunda se diferencia en la altura de la orla (más pequeña en *H. cymbalaria*), los márgenes de la ASI no angulares y por ser de mayor tamaño (48 - 55 µm).

ECOLOGÍA Y DISTRIBUCIÓN: Esta especie ha sido poco registrada. SCHILLER (1933) la señala para el

océano Índico. HERNÁNDEZ-BECERRIL (1988a) la registra para el Golfo de California. En el área de estudio fue rara; se encontró solo en La Chica, Golfo de Cariaco (26,0 °C).

Dinophysis grupo Hastata

Dinophysis hastata STEIN

Fig. 8. 3a-b

Dinophysis hastata STEIN, 1883, L. 19, fig. 12. KOFOID & SKOSGERG, 1928, p. 261, fig. 32 1-17. SCHILLER, 1933, p. 138, figs. 131 a-n. ABÉ, 1967a, p. 76, fig. 25. MARGALEF, 1969, fig. 3 c. STEIDINGER & WILLIAMS, 1970, p. 49, L. 17, fig. 48. TAYLOR, 1976, p. 37, L. 5, figs. 52-55. FUKUYO *et al.*, 1981, p. 17, L. 5, figs. 5-6. HERNÁNDEZ-BECERRIL, 2008, p. 6, fig. 15. OKOLODKOV, 2014, p. 21, L. 2, figs. 2-3; L. 10, fig. 10.

Phalacroma hastatum SCHILLER, 1911, p. 42; 1912, p. 27. SCHÖDER, 1911, p. 17, 25, 37.

DESCRIPCIÓN: En vista lateral, asimétricamente oval muy ancha, con tendencia a pentagonal. Margen antapical de redondeado a algo aguzado. Epiteca bastante baja y recta, apenas sobresale de la base de la estructura crónica truncada que forma la aleta cingular anterior, las cuales son marcadamente radiadas. La ACP poco desarrollada. Relación L/H entre 1,05 y 1,12. El eje longitudinal está desviado entre 0°- 6° ventralmente. ASI ampliamente extendida, ornamentada y más ancha posteriormente. R₃ dirigida hacia abajo, gruesa y mucho más larga que R₁ y R₂ las cuales son de igual longitud

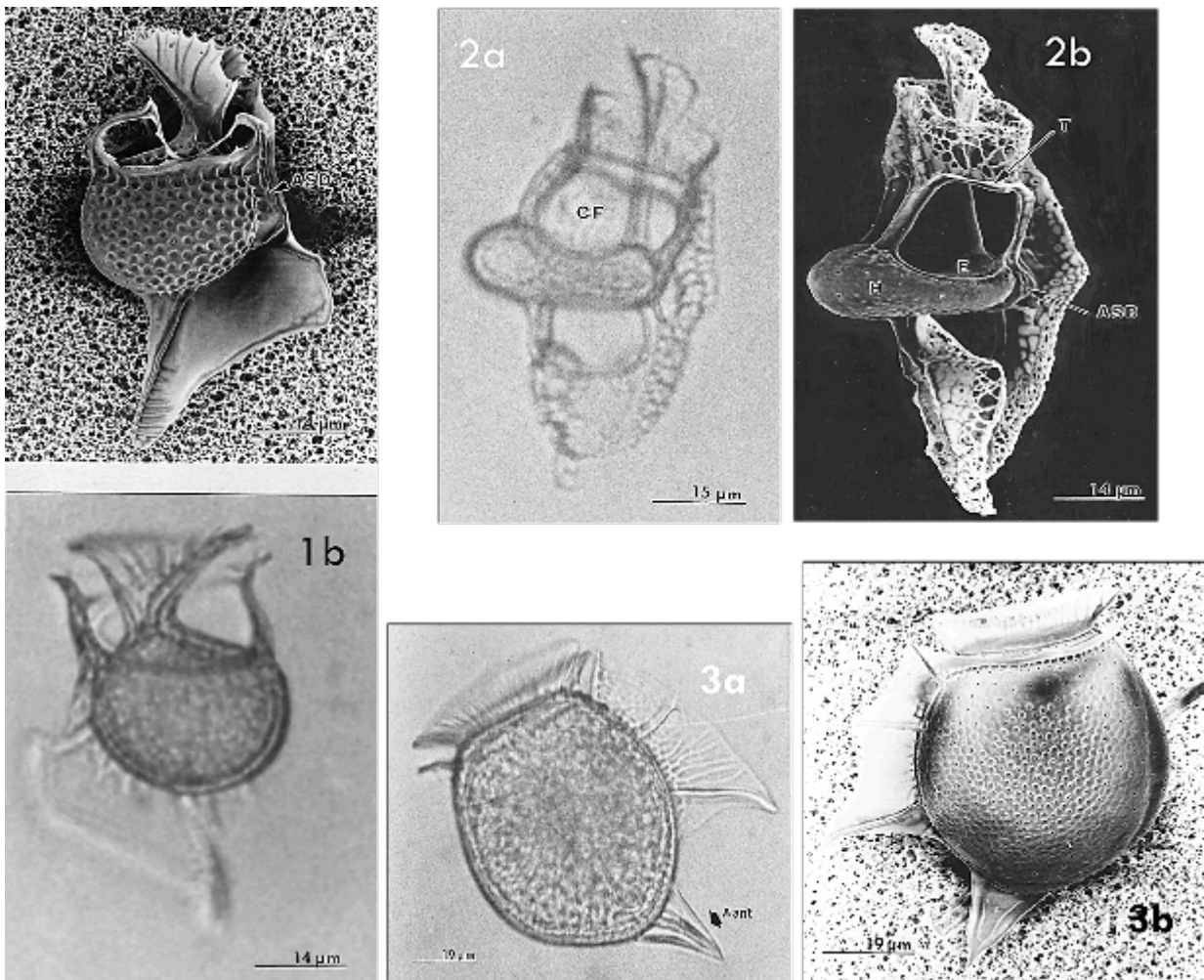


Fig. 8. Micrografías en microscopio electrónico de barrido (MEB) y microscopio de luz (ML). 1. *Histioneis isseli*. 1a. Vista lateral derecha (MEB). ASD: aleta sulcal derecha. 1b. Vista lateral izquierda (ML). 2. *Histioneis schilleri*. 2a y b. Vista lateral derecha. (ML y MEB). CF: cámara feosomática. H: hipoteca. E: epiteca. T: travesaño. 3. *Dinophysis hastata*. 3a. Vista lateral derecha (ML). A ant: aleta antapical. 3b. Vista lateral izquierda (MEB).

aproximadamente. La ASD, transparente, su longitud alcanza un poco más allá de R_2 . Antapicalmente se localiza aleta de forma triangular con un refuerzo o radio central, dividido en dos en el extremo proximal, de dirección ventro-antapical. Ornamentación de la teca de poroides medianos. L: 55 y 72 μm ; H: 52 y 64 μm (n=2).

VARIACIONES Y COMPARACIONES: Especie altamente variable. Las variaciones más comúnmente observadas se refieren a la forma y longitud del cuerpo, la estructura de la ASI y la forma, tamaño y posición de la aleta posterior. Se diferencia de las otras especies que poseen una aleta antapical (por ej. *D. schuetti* y *D. swezyi*) por la dirección ventral de dicha aleta y por la forma, pentagonal del cuerpo, mientras las otras son subelípticas o subovadas. En los pocos ejemplares encontrados en el área de estudio se pudo observar diferencias en la longitud del cuerpo, las restantes características resultaron constantes.

ECOLOGÍA Y DISTRIBUCIÓN: La especie ha sido registrada con relativa frecuencia en mares cálidos, pero también se ha encontrado al norte del Atlántico, en el Mar del Norte y en el Mar de Noruega (KOFROID & SKOGSBERG 1928; ABÉ 1967a). En el Atlántico Sudoccidental BALECH (1988) la registra en medio oceánico (18,4 - 22,7 °C). En el área de estudio fue rara, se presentó en dos localidades: Pta. Araya y Guacarapo (25,7 - 26,8 °C).

Género *Dinophysis* EHRENBERG 1840 *sensu stricto*

Especie tipo: *Dinophysis acuta* EHRENBERG

Dinophysis acuminata CLAPARÈDE & LACHMANN

Fig. 9 a-b

Dinophysis acuminata CLAPARÈDE & LACHMANN, 1859. L. 20. fig. 7. JØRGENSEN, 1899, L. 1, figs. 7-9. BALECH, 1944, *in partim* p. 432, figs. 18-20; 1976a, p. 85, figs. 3 a-o y t-v; 1988, p. 39, L. 5, figs. 5-10. TAI & SKOGSBERG, 1934, p. 430, figs. 4 a-t. WOOD, 1954, p. 195, *in partim*, fig. 38 a, ABÉ, 1967a, p. 43, figs. 7 a-y. FUKUYO, *et al.*, 1981, p. 15 L. I, figs. 5-8. HERNÁNDEZ-BECERRIL, 1992, p. 102, figs. 1-6; 2008, p. 3, fig. 2.

Dinophysis lachmanni PAULSEN, 1949, p. 46, figs. 14 k-v y 15 (2). SOLUM, 1962, figs. 2(1-16), figs. 5(4-6).

Dinophysis boehmii PAULSEN, 1949, p. 45. BALECH, 1971a, pag. 59, figs. 77-84.

Dinophysis borealis PAULSEN, 1949, p. 46, figs. 14 A-H y 15(7).

DESCRIPCIÓN: Especie de contorno hipotecal muy variable. Elipsoidal en vista lateral, presentándose desde redondeada hasta alargada haciéndose más aguda antapicalmente, pero siempre más ancha que la región apical. Relación L/H variable (1,22-1,48). Epiteca muy reducida, algo inclinada ventralmente. Eje longitudinal

un poco desviado ventralmente. Margen dorsal de regularmente convexo a casi recto. Margen ventral oblicuo, recto hasta el extremo basal posterior de las aletas sulcales, continuando regularmente convexo hasta el extremo antapical. Región antapical redondeada que puede presentar protuberancias. La ACA bien desarrollada formando un cono truncado invertido. ACP menos desarrollada. La ASI desviada hacia la derecha entre R_2 y R_3 . R_3 curvada posteriormente. La ASD de forma triangular, se extiende un poco más allá de R_2 . Ambas aletas sulcales pueden estar ligeramente ornamentadas. En vista frontal sublenticular. La Sp es variable en los ejemplares estudiados. Normalmente corta, con apófisis izquierda más o menos ancha y la derecha de forma triangular delgada. L: 35,6 - 47 μm ; H: 24,4 - 37,7 μm (n=28).

VARIACIONES Y COMPARACIONES: CLAPARÈDE & LACHMANN (1858 en KOFROID & SKOGSBERG 1928) caracterizaron el ejemplar tipo, proveniente de las costas occidentales de Noruega, especialmente por ser mucho más amplio en la parte posterior que anteriormente y por tener una protuberancia pequeña y triangular en la zona antapical un poco ventral o en el medio del cuerpo. JØRGENSEN (1899) bajo este mismo nombre realiza figuras y una breve descripción de un ejemplar de las costas occidentales de Noruega, pero los ejemplares dibujados por JØRGENSEN difieren bastante del tipo descrito por CLAPARÈDE Y LACHMANN ya que poseen un ancho uniforme o son más angostos posteriormente, con algunas protuberancias pequeñas, redondeadas ubicadas en o hacia el medio del margen antapical del cuerpo. En 1912, este mismo autor, concluye que *D. acuminata* es muy variable y que en las costas occidentales de Noruega existe una forma que coincide bastante bien con el espécimen tipo. Los estudios taxonómicos basados en la morfometría realizados desde entonces y hasta la actualidad solo comprueban la alta variabilidad de *D. acuminata* y las especies relacionadas que conforman el “complejo *D. acuminata*” (SOLUM 1962; ABÉ 1967a; BALECH 1971a, 1976a; REHNSTAM-HOLM *et al.* 2002; RAHO *et al.* 2008).

Una de las especies más relacionada morfológicamente a *D. acuminata* es *D. ovum* que tiene una forma regularmente ovoide. LARSEN & MOESTRUP (1989) señalan que *D. acuminata* en la región del Mar del Norte, puede ser confundida con *D. ovum* y *D. punctata*. Según HALLEGRAEFF & LUCAS (1988) *D. ovum* se distingue por tener una teca de superficie lisa comparada

con la de *D. acuminata* la cual es areolada. Se diferencia de *D. punctata* en que esta es más pequeña (28-36 μm) y la aleta cingular anterior está sostenida por costillas. En uno de los más recientes intentos para discriminar entre las especies del “complejo *D. acuminata*”, PARK *et al.* (2019) realizan un estudio con ejemplares aislados de las aguas costeras del sur de Corea. A través de análisis filogenéticos utilizando el gen *cox1* (citocromo C oxidasa 1) como marcador y comparaciones morfológicas, no lograron demostrar la distinción entre las especies del complejo. Concluyen que dichas especies, incluyendo *D. ovum*, pueden ser variantes fenotípicas de *D. acuminata* debido a factores intrínsecos como el ciclo de vida, las etapas del ciclo celular, el estado nutricional y a factores extrínsecos como el cambio de condiciones ambientales y la ubicación geográfica.

MAC KENZIE (1992) observó células de *Dinophysis* de diferentes morfotipos (*D. acuta* y *D. cf. acuminata*) en acoplamiento sugiriendo la posibilidad de procesos de reproducción sexual que involucran la fusión de gametos anisógamos. El autor ya señalaba la posibilidad de que se tratara de polimorfismo sexual dentro de una misma especie del género *Dinophysis*. REGUERA *et al.* (2012)

sostienen que distintas especies de *Dinophysis*, en sus diferentes regiones geográficas, pueden exhibir formas intermedias entre grandes especímenes vegetativos y pequeñas células similares a gametos, con diferentes tamaños y formas, que resultan de sus ciclos de vida polimórficos, fases del ciclo celular o bien de sus hábitos alimentarios.

Así como han señalado casi todos los autores que han registrado a *D. acuminata*, los ejemplares de este estudio presentaron gran variabilidad de la teca y en menor proporción en las aletas (Fig. 9).

ECOLOGÍA Y DISTRIBUCIÓN: Luego de ser descritas de muestras provenientes de las costas occidentales de Noruega, TAI & SKOGSBERG (1934) la señalan para la costa oeste de Estados Unidos, HULBURT (1963) la registra para la Corriente del Golfo y WOOD (1968) para las costas de Florida. BALECH (1988) considera que la especie tiene un área de distribución amplia en aguas frías y templadas de distintos mares. En el Atlántico Sudoccidental es frecuente entre 36°30'S y 55°S; es decir, casi siempre en aguas subantárticas (< 14°C) y a una salinidad entre 33,38 y 35,59 ‰. SOURNIA

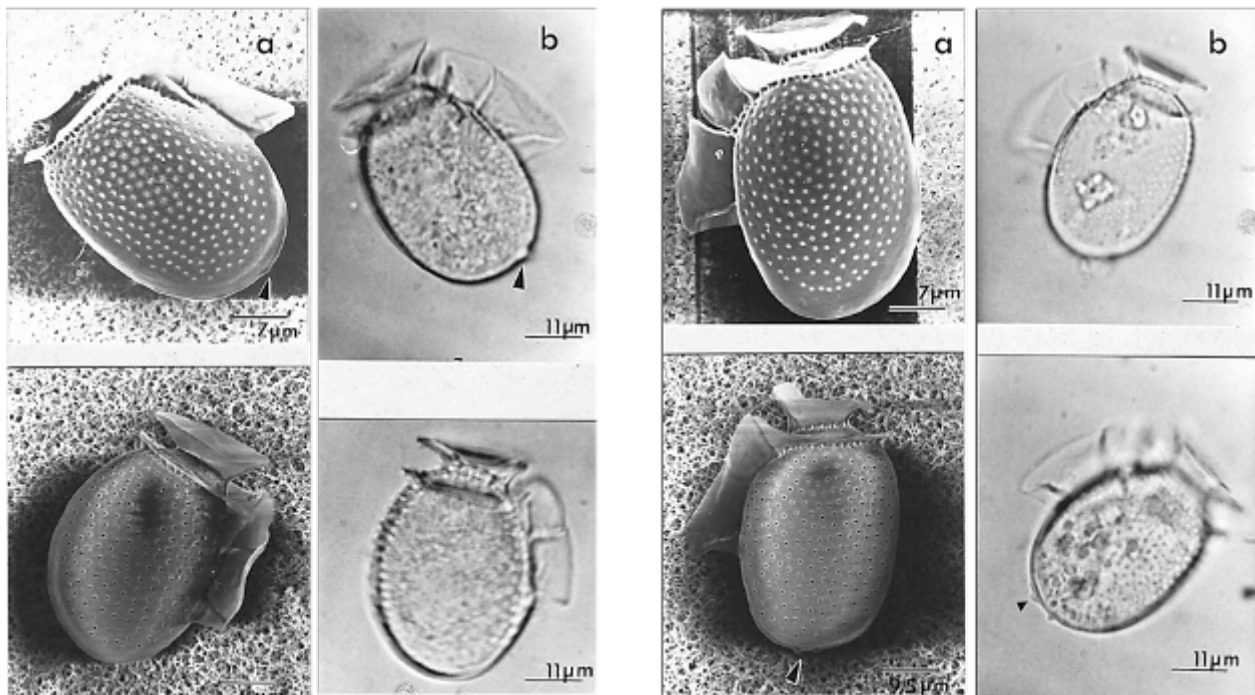


Fig. 9. Micrografías en microscopio electrónico de barrido (MEB) y microscopio de luz (ML). Cuatro ejemplares de diferentes morfotipos de *Dinophysis acuminata* del área de estudio. a y b (izquierda). Vista lateral derecha (MEB y ML). Flecha: Protuberancias antapicales. a y b (derecha). Vista lateral izquierda (MEB y ML).

et al. (1991) cataloga a la especie como nerítica, presente todo el año en las aguas europeas, ampliamente distribuida en el Norte de Europa, en Japón, rara en el Mediterráneo, presente en las aguas costeras de Nueva Zelanda (Australia) y bahía de Nueva York. HERNÁNDEZ-BECERRIL (1992) la registra para las costas del Golfo de California y KONOVALOVA (1993) para la costa Este de Rusia (Pacífico Noroccidental). Registradas también para las costas de Brasil, Argentina y Chile (MUÑOZ *et al.* 1992; HARAGUCHI & ODEBRECHT 2010; FABRO *et al.* 2016). En el área de estudio fue muy frecuente. Estuvo presente en casi todas las localidades estudiadas a temperaturas entre 21,6 y 29,1 °C.

POTENCIAL TOXIGÉNICO: Catalogada como el agente principal de los eventos DSP en costas europeas, Japón y costa norte de Chile. Produce OA y PTXs (REGUERA *et al.* 2014).

Dinophysis infundibulum SCHILLER

Fig. 10. 2a-b

Dinophysis infundibulus SCHILLER 1928. TAYLOR 1976, L. 6, fig. 36. Reguera *et al.* 2014, fig. 2 (I). (e).

Dinophysis infundibula (SCHILLER) ZINSSMEISTER *et al.* 2016, pag. 3. Fig. 3 (i-j).

Dinophysis infundibulum SCHILLER 1928. LEE *et al.* 2015, pag. 601. Fig. 1.

DESCRIPCIÓN: En vista lateral irregularmente redondeada, ancha. Eje longitudinal inclinado ventralmente (10° - 11°). Borde dorsal ampliamente convexo. Borde ventral inclinado, casi recto. Epiteca pequeña convexa. El cingulum sigue el contorno general de la hipoteca, no excavado, más ancho dorsalmente. ACA en forma de cono invertido con radios y ACP poco desarrollada, lisa. ASI medianamente desarrollada, estrechándose hacia el final, R₃ muy reducida. R₁ algo más larga que R₂. Ornamentación de la teca de areolas pequeñas, poco profundas. Los poros distribuidos homogéneamente en la teca, los marginales alineados. Llama la atención, al microscopio óptico el núcleo ubicado posterodorsalmente, grande y de forma arriñonada probablemente debido a que se trata de un ejemplar megacítico. L: 32 y 34 µm; H: 32 µm (n=2).

VARIACIONES Y COMPARACIONES: Está relacionada filogenéticamente con *Dinophysis fortii* en el subclado que agrupa a *D. acuta* y *D. acuminata* dentro del grupo principal *Dinophysis* s.s. (GÓMEZ *et al.* 2011b). *D. infundibulum* fue establecida por SCHILLER (1928), citado por (SCHILLER 1933), con una descripción y un

dibujo poco precisos generando mucha confusión entre los autores que la han reportado. El nombre original “*infundibulus*”, por ser un sustantivo en aposición, le corresponde “*infundibulum*” según los Arts.: 23.5 y 32.2., CINB (GUIRY & GUIRY 2020).

DISTRIBUCIÓN Y ECOLOGÍA: SCHILLER (1928) la registra por primera en el mar Adriático. TAYLOR (1976) muestra un ejemplar proveniente de las islas Maldivas (océano Índico, al sur de la India). ZINSSMEISTER *et al.* (2016) la registra para el Pacífico mexicano. En este estudio se encontraron dos ejemplares en La Chica (costa sur del Golfo de Cariaco) a una temperatura de 26 °C y una salinidad de 36 ‰. Se registra por primera vez para el mar Caribe y para Venezuela.

POTENCIAL TOXIGÉNICO: Se ha determinado en células seleccionadas de *D. infundibulum*, 14,8 pg de PTX2-célula⁻¹ por cromatografía líquida acoplada a masa (REGUERA *et al.* 2014).

Dinophysis caudata SAVILLE-KENT

Fig. 11. 1 a-d

Dinophysis caudata SAVILLE-KENT, 1881, p. 455, 460. JØRGENSEN, 1923, p. 22, 24-30, 43-45. KOFOID & SKOGSBERG, 1928, p. 314, figs. 44-45. SCHILLER, 1933, p. 153, figs. 145 a-u. TAI & SKOGSBERG, 1934, p. 453, figs. 9-10 D-F. ABÉ, 1967a, p. 56, figs. 14 a-d. HALIM, 1967, p. 726. L. 4, fig. 48. TAYLOR, 1976, p. 34, L. 6, fig. 59. FUKUYO *et al.*, 1981, p. 16, L. 4, figs. 1-4. BALECH, 1988, p. 45, L. 8, figs. 2-3. HERNÁNDEZ-BECERRIL, 1992, p. 106, fig. 21; 2008, p. 3, figs. 6-7.

Dinophysis caudata var. *abbreviata* JØRGENSEN, 1923, p. 25, fig. 31. BALECH, 1951, p. 4, L. 1, 2 y 4. STEIDINGER & WILLIAMS, 1970, p. 48. OKOLODKOV, 2014, p. 24, L. 2, figs. 5-6, L. 11, fig. 1-2.

Dinophysis caudata var. *pedunculata* BALECH, 1951, p. 6, L. 1, figs. 3-4. STEIDINGER & WILLIAMS, 1970, p. 48, fig. 47. OKOLODKOV, 2014, p. 23, L. 2, fig. 4; L. 7, fig. 3; L. 10, fig. 11.

DESCRIPCIÓN: Cuerpo básicamente formado por la hipoteca la cual se prolonga en un apéndice caudal. Este apéndice tiene longitud y ancho muy variable, finalizando algunas veces con protuberancias. La transición entre la porción anterior del cuerpo y el apéndice caudal puede ser gradual o abrupta. Epiteca muy reducida. ACA bien desarrollada, en algunos ejemplares con radios. ACP menos desarrollada. La ASI bastante amplia y larga. R₃ más larga que R₁ y R₂. Borde dorsal de la hipoteca algo cóncavo hacia la parte anterior y convexa posteriormente. Borde ventral oblicuo bastante recto. Teca con fuerte ornamentación que se extiende hacia las aletas; areolas normalmente circulares con un poro central. Es frecuente encontrar

ejemplares en pares que permanecen unidos, después de la división, por restos de la zona megacítica en el borde dorsal posterior de la hipoteca (Fig. 11. 1b). L: 74,7 - 85,2 μm ; H: 36,1 - 47,6 μm (n=7).

VARIACIONES Y COMPARACIONES: Desde que la especie fue descrita por primera vez, se han creado una gran cantidad de formas y variedades e incluso especies. Esto debido a la gran variabilidad en: tamaño del cuerpo, inclinación del eje longitudinal del mismo, ancho, forma y tamaño del apéndice caudal, forma y estructura general de la ASI. BALECH (1988) concluye que la especie es reconocible dentro de su amplio rango de variación, reconociendo que existen numerosas formas de transición. Se han encontrado especímenes con morfología intermedia entre *D. caudata* y *D. tripos* por lo que algunos autores cuestionan la separación específica (KOFIÖD & SKOGSBERG 1928). En el área de estudio se observaron ejemplares con diferentes morfotipos que encajan en las variedades más comúnmente propuestas

(*pedunculata* y *abbreviata*), pero también se observó una gran cantidad de formas intermedias.

ECOLOGÍA Y DISTRIBUCIÓN: Especie de amplia distribución y frecuente aparición. Ha sido señalada para el Mar Mediterráneo, el Atlántico tropical y subtropical, el Índico, el Pacífico occidental y oriental. También se ha registrado en el Canal de la Mancha y en diversas partes de las costas británicas, de Noruega y del Mar del Norte. HALIM (1967) la registra como una de las especies dominantes del plancton venezolano (sur-este del Mar Caribe), donde fue observada en el 74 % de las muestras de aguas costeras. HERNÁNDEZ-BECERRIL (1988a) la registra para las costas de Baja California y Golfo de California, considerándola principalmente nerítica. BALECH (1988) la encontró, en el Atlántico Sudoccidental, tanto en aguas neríticas como oceánicas y en ambas igualmente abundante con amplios intervalos de temperatura y salinidad (8,5 - 23°C y 28,8 - 36,2 ‰). En la zona de estudio fue la especie más frecuente,

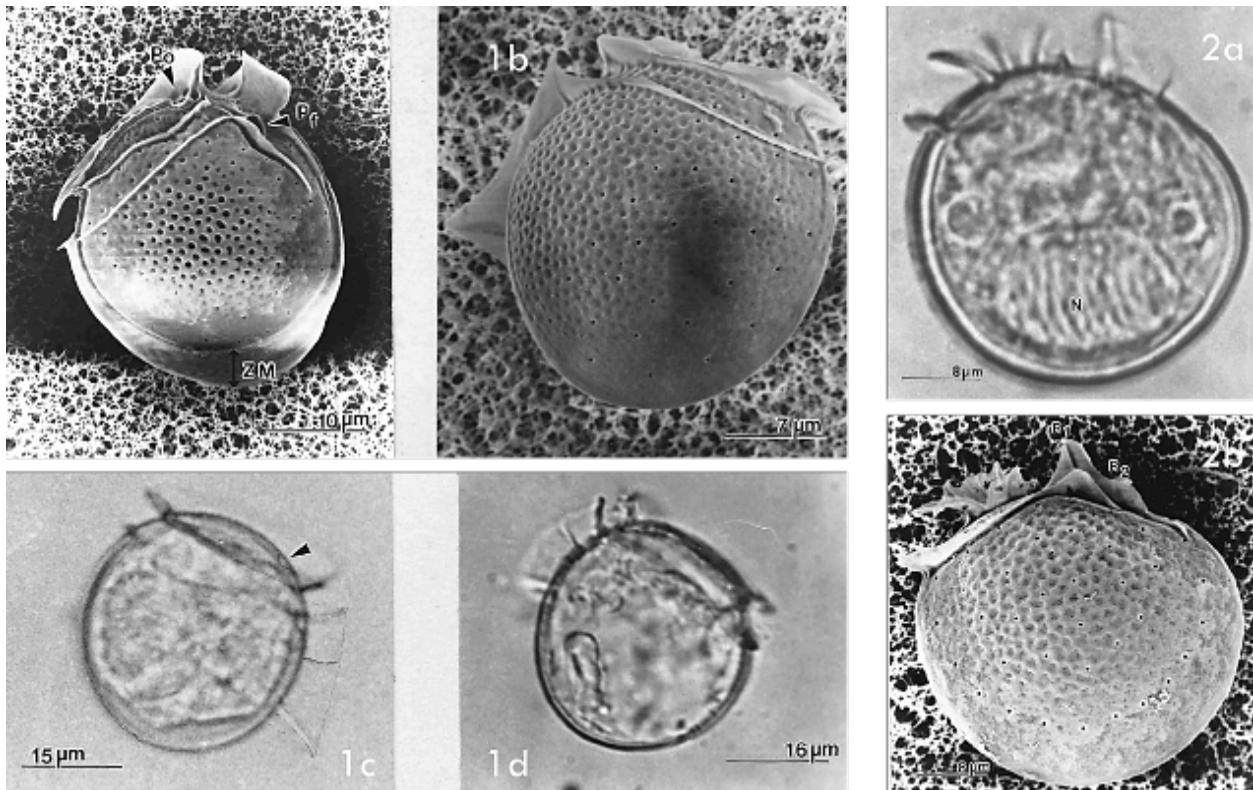


Fig. 10. Micrografías en microscopio electrónico de barrido (MEB) y microscopio de luz (ML). 1. *Dinophysis exigua*. 1a. Esquizonte en vista lateral. Hemiteca derecha en formación MEB. Pf: poro flagelar. Po: poro apical. ZM: restos banda megacítica. 1b. Vista lateral izquierda MEB. 1c y d. Aspecto general en vista lateral derecha e izquierda ML. Flecha: Poro flagelar visible ML. 2. *Dinophysis infundibulum*, ejemplar megacítico. 2a. Vista lateral derecha ML. N: núcleo. 2b. Vista lateral derecha MEB. R₁ y R₂: primera y segunda costillas.

presentándose en el 80 % de las localidades muestreadas, con un intervalo de temperatura de 21,6 a 29,1°C.

POTENCIAL TOXIGÉNICO: En cepas de *D. caudata* se han detectado OA, DTX y PTX2 en concentraciones variables. PTX2 se ha presentado como la única toxina o como la toxina dominante (REGUERA *et al.* 2014).

***Dinophysis tripos* GOURRET**

Fig. 11. 2a-c

Dinophysis tripos GOURRET, 1883, p. 114, L. 3, fig. 53. SCHRÖDER, 1911, p. 37. 109. JÖRGENSEN, 1923, p. 29, figs. 38-39. KOFOID & SKOGSBERG, 1928, p. 218, 224, 226, 231. SCHILLER, 1933, p. 159, figs. 146 a-g. TAI & SKOGSBERG, 1934, p. 456, fig. 10 c. WOOD, 1954, p. 202, figs. 51 a-c. FUKUYO *et al.*, 1981, p. 16, L.4, figs. 5-8. BALECH, 1988, p. 45, L. 7, fig. 7 y L. 8, fig. 1. HALLEGRAEFF & LUCAS, 1988, p. 27, 38, fig. 1, 21. HERNÁNDEZ-BECERRIL, 1988a, p. 426; 1992, p. 108, fig. 23. DELGADO & FORTUÑO, 1991, p. 5, L. 34, fig. a.

DESCRIPCIÓN: Cuerpo subrectangular, con doble prolongación caudal, una con ubicación dorsal más corta y la otra más larga hacia el lado ventral. Epiteca baja, con ligera concavidad central. ACA más desarrollada

que la posterior, con radios. Sulcus largo. ASI ampliamente desarrollada, más ancha posteriormente, muy ornamentada con radios gruesos y ramificados. R₃ de mayor longitud. ASD de forma triangular, larga (llega a R₃). Margen dorsal de la hipoteca sinuoso de concavidad anterior. L: 100 - 110,8 µm; H: 54,4 - 62,4 µm (n=7).

VARIACIONES Y COMPARACIONES:

Estructuralmente similar a *D. caudata*. Se diferencia de esta por poseer doble prolongación caudal. La más corta con diferentes grados de desarrollo, encontrándose ejemplares donde está tan reducida que puede confundirse con un *D. caudata* (BALECH 1980). Sin embargo, en los casos donde la prolongación caudal más corta falta, *D. tripos* es de mayor tamaño, su epiteca tiene un ancho dorso-ventral mayor y su contorno ventral presenta una concavidad a nivel medio más marcada que en *D. caudata*, cuyo margen ventral es casi recto.

ECOLOGÍA Y DISTRIBUCIÓN: Ha sido registrada, en la mayoría de los casos, para aguas templadas y subtropicales (FUKUYO *et al.* 1981; BALECH 1988;

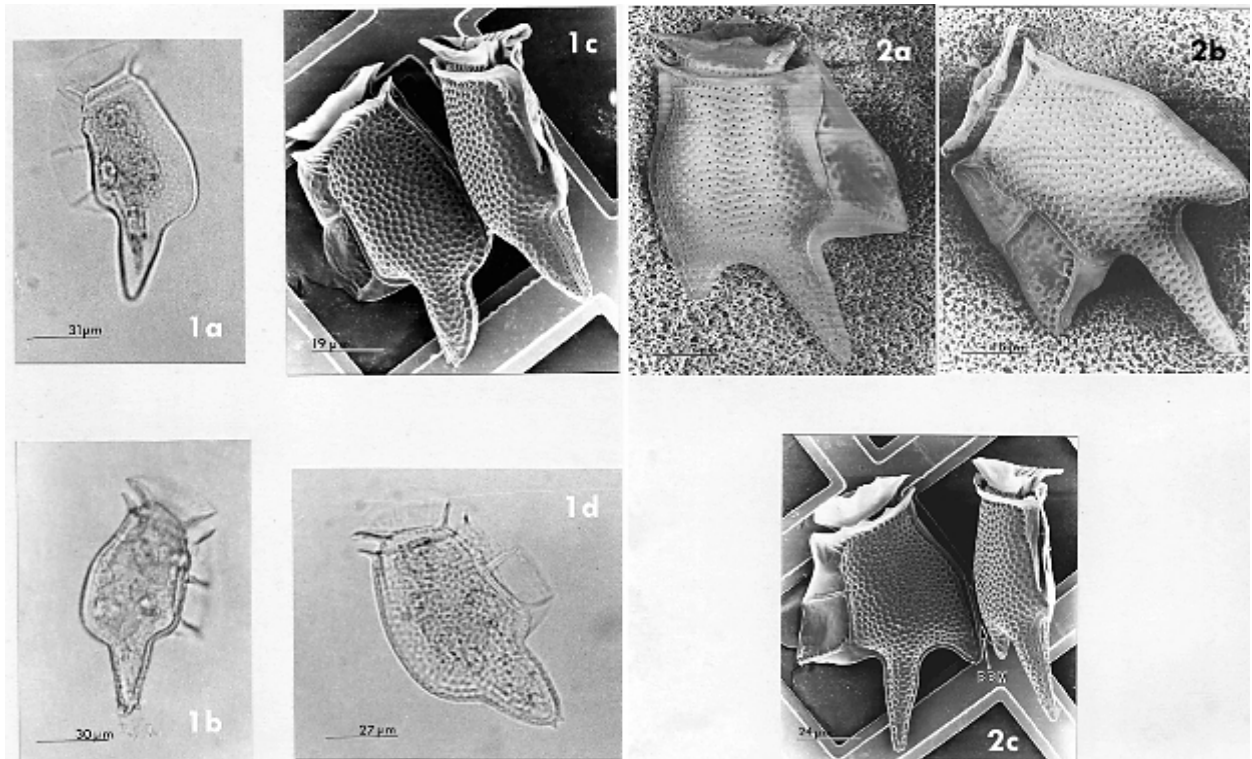


Fig. 11. Micrografías en microscopio electrónico de barrido (MEB) y microscopio de luz (ML). 1. *Dinophysis caudata*. 1a, b y d. Variabilidad de la célula en general (ML). 1c. Esquizontes unidos por restos de la banda megacítica (RBM). 2. *Dinophysis tripos*. 2a y b. Vistas laterales derecha e izquierda, respectivamente (MEB). 2c. Esquizontes unidos por RBM.

HALLEGRAEFF & LUCAS 1988; DELGADO & FORTUÑO 1991; KONOVALOVA 1993). WOOD (1968) la registra también en el estrecho de Florida y el Mar Caribe. HERNÁNDEZ-BECERRIL (1992) la encontró en las costas de Baja California. En el área de estudio se presentó en el 53 % de las localidades muestreadas en un intervalo de temperatura de 22,2 a 28,5°C.

POTENCIAL TOXIGÉNICO: REGUERA *et al.* (2014) señala a *D. tripos* como la especie de *Dinophysis* con la más alta concentración de toxina PTX2 por célula (179 a 232 pg.célula⁻¹ en una cepa de cultivo). En muestras de células de la Bahía Kesennuma (Japón) se detectó DTX1 con un contenido celular de 36 pg.célula⁻¹.

***Dinophysis exigua* KOFOID & SKOGSBERG**

Fig. 10. 1a-d

Dinophysis exigua KOFOID & SKOGSBERG, 1928, p. 239, fig. 30. SCHILLER, 1933, p. 111, fig. 102 a-b. BALECH, 1967, p. 86, L. 1, fig. 4-12; 1988, p. 43, L. 6, fig. 13-17. HARAGUCHI & ODEBRECHT, 2010, p. 105, fig. 31.

DESCRIPCIÓN: Cuerpo de forma subcircular, casi isodiamétrico, variando entre más largo que ancho o *vice versa*. Epiteca apenas sobresaliente del borde libre de la ACA, de ligeramente convexa a algo aplanada. Poro apical visible, de ubicación más dorsal que lo normal. Cingulum ligeramente más alto del lado dorsal. ACA más desarrollada, lisa y extendida verticalmente. ACP poco desarrollada, lisa y extendida subhorizontalmente. ASI larga con R₃ de mayor longitud, más ancha a nivel de este radio. ASD hialina, alcanza R₃. Porción retrocostal pequeña. La Sp de mediana longitud, apófisis izquierda bien formada con denticulaciones pequeñas. L: 32 - 37 µm H: 30,5 - 36 µm (n=4).

VARIACIONES Y COMPARACIONES: La especie varía principalmente en la proporción largo-ancho. Mientras algunos ejemplares son isodiamétricos, otros pueden ser más largos que anchos o *vice versa*. La morfología de la Sp varía en comparación con las representadas por BALECH (1967, 1988). Estas últimas son de mayor longitud y aparentemente no tienen denticulaciones en la apófisis izquierda. Se relaciona estructuralmente con *D. amphora* BALECH. Difieren en la forma del cuerpo que es más angulosa antapicalmente en *D. amphora*, la epiteca es más plana y en vista frontal no es oval. Puede ser confundida también con *P. rotundatum*, pero se diferencia de ésta por el tamaño y por el poro apical, visible en *D. exigua*. El ejemplar representado por TAYLOR (1976) como *D. exigua* no

concuera con los encontrados en la zona de estudio ni con los representados por BALECH (1967, 1988), difieren en la forma general del cuerpo y en el tamaño y dirección de la ACA. No señala dimensiones.

ECOLOGÍA Y DISTRIBUCIÓN: Esta especie ha sido poco registrada. KOFOID & SKOGSBERG (1928) la describen y registran para la Corriente de Brasil (15 - 16,9 °C) y la catalogan como una especie rara. En el área de estudio se presentaron 4 ejemplares en La Chica (Golfo de Cariaco) a una temperatura de 26,0 °C.

Género *Metaphalacroma* TAI & SKOGSBERG

Especie tipo: *Metaphalacroma skogsbergi* TAI

***Metaphalacroma skogsbergi* TAI**

Fig. 12. a-c

Metaphalacroma skogsbergi TAI, 1934 en TAI & SKOGSBERG, 1934, p. 458, fig. 11. BALECH, 1971a, p. 43, L. 3, figs. 20-30; 1988, p. 38, L. 5, figs. 3-4. HERNÁNDEZ-BECERRIL, 2008, p. 9, fig. 60.

DESCRIPCIÓN: Forma del cuerpo de elíptica (muy ancha) a subcircular. Epiteca bastante pequeña, sobresaliente de la ACA y en vista lateral presenta forma triangular con su mayor altura hacia el lado ventral. Cingulum excavado, con una sola hilera de poros hacia el borde posterior. Aletas cingulares poco desarrolladas, lisas. Aletas sulcales apenas diferenciables, fuertemente ornamentadas. La ASI pequeña, de borde libre transparente convexo, con radios poco distinguibles. La ASD más corta con el borde final cóncavo. En vista frontal, lenticular, con poca anchura hacia el centro. La ornamentación de la teca fuerte, de areolas con tendencia pentagonal, cada una con un poro. L: 53 - 56 µm; H: 40 - 46 µm (n=7).

VARIACIONES Y COMPARACIONES: Especie de características constantes. Única especie de este género. Se reconoce fácilmente al microscopio de luz por tono rojizo oscuro (en muestras frescas o recientemente fijadas) y por la fuerte areolación de su teca.

ECOLOGÍA Y DISTRIBUCIÓN: Descrita por primera vez por TAI & SKOGSBERG (1934) de muestras provenientes del Golfo de California. Balech (1971a) la registra para la misma región y para el Golfo de México; en 1988 la encuentra, con relativa abundancia, en un área restringida del Atlántico Sudoccidental (7,2 - 18,0 °C y 33,4 - 34 ‰). En el área de estudio fue poco frecuente (33 %). Hallada en dos localidades de la costa norte del estado Sucre (Punta Patilla y Morro de Chacopata) y en el Golfo de Cariaco (Turpialito, La Chica y Guacarapo)

a temperaturas de 24,1 - 26,8 °C. Se presentaron varios ejemplares en julio de 1992 en la ensenada de Turpialito. También ha sido encontrada en el Archipiélago de Los Roques, ubicado a 150 Km del Litoral Central (GAMBOA-MÁRQUEZ *et al.* 1994).

Familia Dinophysaceae *incertae sedis*

***Dinophysis brevisulcus* TAI & SKOGSBERG**

Fig. 13. 1a-b

Dinophysis brevisulcus TAI & SKOGSBERG, 1934, p. 430, fig. 3 a-k. TAYLOR, 1976, p. 33, L. 4, fig. 34. BALECH, 1988, p. 47, L. 9, figs. 16-18. HERNÁNDEZ-BECERRIL, 1988a, p. 426, fig. 3.

DESCRIPCIÓN: Forma subcircular en vista lateral, algo más larga que ancha. Epiteca pequeña, convexa, visible sobre la ACA. La longitud de la ASI alcanza algo más de la mitad de la hipoteca, parte terminal lobulada, sin R_3 . La distancia entre R_1 y R_2 bastante corta. La ASD pequeña, se extiende hasta R_2 . Teca de apariencia delicada, muy tenue. L: 42 μm ; H: 38,8 μm (n=1).

VARIACIONES Y COMPARACIONES: Se evidencian variaciones en la L de los ejemplares registrados por otros autores, siempre menores (38-45 μm) al rango de talla del ejemplar tipo (51-53 μm). Las características principales que distinguen la especie, por ejemplo, la ausencia de R_3 , la longitud de la ASD y la forma subcircular se mantienen constantes entre los ejemplares. Las especies más relacionadas son *D. similis*, *D. bibulbus* y *D. cyrtoptera*. *D. brevisulcus* se distingue de estas por la longitud de su ASD que termina en R_2 y por la menor altura y anchura de la epiteca.

DISTRIBUCIÓN Y ECOLOGÍA: La descripción original se basó en ejemplares de la Bahía de Monterrey,

California (TAI & SKOGSBERG, 1934). Registrada por BALECH (1988) para la Corriente del Brasil (16,5-18,5 °C y 35,9-36,1 ‰). TAYLOR (1976) la registra para el Mar Andaman (Océano Índico). HERNÁNDEZ-BECERRIL (1988a) la señala para el Golfo de California y costas de Baja California. En la zona de estudio se presentó en La Chica (costa sur del Golfo de Cariaco) a 26,9 °C y 36 ‰. Su distribución probablemente está limitada para la zona tropical y subtropical.

***Dinophysis expulsa* KOFOID & MICHENER**

Fig. 13. 2a-b

Dinophysis expulsa KOF. & MICH., 1911, p. 268. TAYLOR, 1976, L. 6, fig. 62 a-b. ZINSSMEISTER *et al.*, 2016. Fig. 3 g.

Phalacroma expulsum (KOF. & MICH.) KOFOID & SKOGSBERG, 1928, p. 157, L. 5, fig. 1, figs. 20 (1-5). SCHILLER, 1933, p. 94, figs. 86 a-f. HALIM, 1960, L. 1, figs. 24 a-b.

DESCRIPCIÓN: Célula en forma de cuña que posee una marcada depresión hacia el centro de la hipoteca, por lo que adquiere una forma bilobulada característica en vista frontal que la hace fácilmente reconocible. En vista lateral, los ejemplares exhiben una inclinación del eje longitudinal del cuerpo entre 5° y 15°. Epiteca baja. El cingulum de igual longitud dorso-ventral que la hipoteca en su región posterior con el borde dorsal bastante oblicuo. Aletas cingulares poco desarrolladas, la ornamentación de la teca se prolonga hasta parte de la ACP. Aletas sulcales poco desarrolladas, la izquierda sin R_3 . Borde dorsal del cuerpo convexo y el borde ventral cóncavo. Teca fuertemente areolada. L: 54,8 - 58,0 μm ; H: 46,8 - 55,0 μm (n=3).

VARIACIONES Y COMPARACIONES: Los ejemplares presentaron características constantes. Estructuralmente relacionada con *P. protuberans*; se

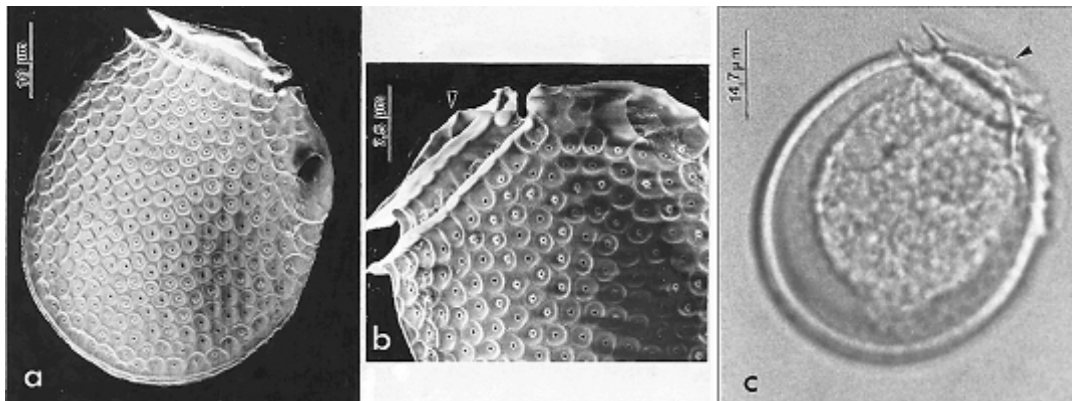


Fig. 12. Micrografías en microscopio electrónico de barrido (MEB) y microscopio de luz (ML). *Metaphalacroma skogsbergi*. a. Vista lateral derecha (MEB). b. Detalles de la zona anterior de la célula (MEB). Flecha: forma característica de la epiteca. c. Aspecto general (ML).

diferencia por poseer esta un abultamiento lateral en lugar de una depresión como en *D. expulsa*. Además, la longitud de la ASI en *D. protuberans* es mayor y la inclinación del eje longitudinal del cuerpo es menor (KOFROID & SKOGSBERG 1928).

ECOLOGÍA Y DISTRIBUCIÓN: KOFROID & SKOGSBERG (1928) registran la especie en el Pacífico oriental, en la Corriente Ecuatorial Sur (23,0-27,3 °C). JØRGENSEN (1923) la registra para la Golfo de Corinto en el Mediterráneo en aguas profundas. TAYLOR (1976) observó individuos aislados en la zona oeste del Mar Andaman y la Bahía de Bengala en el Océano Índico. Se considera de amplia distribución en mares tropicales, subtropicales y templados. En la zona de estudio *D. expulsa* fue poco frecuente, se encontró en la localidad de La Gabarra (Bahía Mochima), en Pta. Araya,

Chacopata y Turpialito (24,2 y 28,5 °C). Normalmente se presentaron ejemplares aislados, a excepción de Pta. Araya donde se encontraron varios individuos en una misma muestra.

CONSIDERACIONES TAXONÓMICAS GENERALES

HANDY *et al.* (2009) y JENSEN & DAUGBJERG (2009) confirmaron la separación entre las especies de los linajes *Dinophysis* y *Phalacroma* mediante estudios moleculares, cuya distinción original se había realizado solo con observaciones morfológicas y ecológicas. JENSEN & DAUGBJERG (*op. cit.*) restablecen el género *Phalacroma* y modifican su descripción. Consideraron la altura de la epiteca < ¼ de la longitud de la célula, característica distintiva básica entre *Phalacroma* y

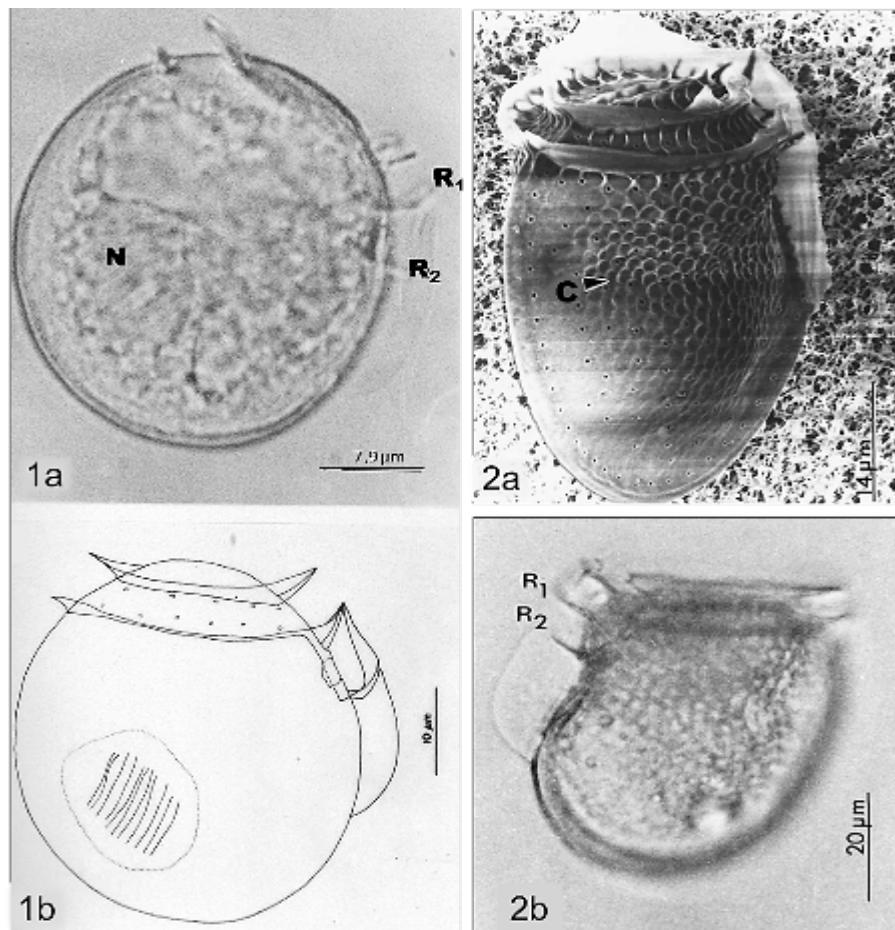


Fig. 13. Micrografías en microscopio electrónico de barrido (MEB) y microscopio de luz (ML). 1. *Dinophysis brevisulcus*. 1. Vista lateral derecha 1a. (ML). R₁ y R₂, primer y segundo radio. N: núcleo. 1b. Dibujo con cámara clara definiendo las aletas sulcales y el poro flagelar. 2. *Dinophysis expulsa*. 2a. Vista latero-dorsal derecha (MEB). C: constricción. 2b. Vista lateral izquierda (ML).

Dinophysis. GÓMEZ *et al.* (2011b) hace la observación de que esta definición excluye algunas especies de *Phalacroma* con una epiteca más alta como, por ejemplo, la recientemente reubicada especie *Phalacroma oxytoxoides*. Esta especie se caracteriza por presentar un alargamiento pronunciado de la placa epitecal ventral izquierda, imprimiéndole a la epiteca una altura superior a $\frac{1}{4}$ de la longitud de su cuerpo. De allí la necesidad de redescubrir el género. Ciertamente, JENSEN & DAUGBJERG (*op. cit.*), en coherencia con sus hallazgos en la filogenia de los Dinophysales, deciden delimitar la altura de la epiteca debido a que *Phalacroma* cfr. *argus* y *Phalacroma apicatum* se ubican fuera del clado B que agrupa a la mayoría de las especies de *Phalacroma* utilizadas en ese estudio. *Phalacroma* cfr. *argus* y *P. apicatum* se caracterizan por tener las epitecas más altas del género ($> \frac{1}{4}$ de la longitud de la célula) pero filogenéticamente no se agrupan con la mayoría de las especies de los *Phalacroma* que conforman un clado bien sustentado. Sin embargo, se ubican ambas en el clado contiguo al grupo conformado por *Dinophysis similis* y *D. brevisulcus*, con las que comparten la característica de la simplicidad de sus ASIs (sin R_3).

En la enmienda que establecen JENSEN & DAUGBJERG (*op. cit.*) para *Phalacroma* aunado a los hallazgos de Gómez *et al.* (2011b), convendría no delimitar el tamaño de la epiteca en la espera de los próximos estudios de filogenia molecular que incluyan la información de las especies restantes. Las especies que conforman actualmente el género *Phalacroma* se caracterizan por presentar la epiteca desde casi plana hasta muy alta, con borde convexo, tipo domo o subcónica, pero casi siempre de gran longitud dorso-ventral (ancha); en comparación a lo que sucede en las especies de *Dinophysis*. En este género la epiteca suele ser menos ancha y en muy pocas especies se eleva por encima de la ACA. En relación a las aletas cingulares, en *Phalacroma* se presentan poco desarrolladas y con orientación horizontal que se contraponen en *Dinophysis*, con aletas cingulares más desarrolladas, con dirección vertical y especialmente la ACA que se presenta infundibuliforme. También es importante mencionar en la diagnosis las formas del contorno del cuerpo en vista lateral, el cual se caracteriza por ser de estructura simple con formas diversas: subcircular, subelipsoidal, subovado, cuneiforme o subfusiforme.

Los Dinophysales se caracterizan por su gran variabilidad intraespecífica, condición que dificulta

la distinción entre las especies cuyas características morfológicas son simples. Es el caso de las especies muy relacionadas a *Dinophysis acuminata* que conforman al grupo o “complejo Acuminata”. La identificación de *D. acuminata* ha adquirido mayor importancia entre los Dinophysales por ser la responsable de la mayoría de los eventos de DSP que se han presentado, principalmente, en la costa Atlántica de Europa y las costas de América del Sur. Por otro lado, la especie más relacionada, con la cual se le suele confundir, es *Dinophysis ovum*. Desde el punto de vista morfológico, existe una relativamente extensa cantidad de trabajos tratando de discriminar entre ambas especies. RAHO *et al.* (2013) trató de probar que el gen mitocondrial *cox1* podía distinguir *D. ovum* y *D. sacculus* de *D. acuminata*. Encontró una diferencia de 17 pb en el alineamiento de *cox1* entre *P. ovum* y *P. acuminata*. Sin embargo, puntualizó que la identificación de las especies y las relaciones dentro de las especies del género no pueden resolverse claramente con este marcador. PARK *et al.* (2019) también utiliza el gen *cox1* y analiza el conjunto de características morfológicas y ecológicas para tratar de distinguir las especies que conforman el “complejo Acuminata”, obteniendo resultados negativos. Considera que dichas especies son “morfológica, ecológica y genéticamente muy similares o idénticas entre sí”.

Existen otros grupos o complejos de especies muy relacionadas estructuralmente con una secuencia de formas similares que dificulta su ubicación específica, como son los grupos o “complejo Caudata” (*D. caudata* - *D. tripos* - *D. miles*) o “complejo Rapa” (*P. mitra* - *P. rapa* - *P. favus*). Por ejemplo, en el caso de las especies del “complejo Rapa” (Kofoid & Skogsberg 1928) observadas en el área de estudio, los ejemplares presentaron formas intermedias entre *P. mitra* y *P. rapa* que hacía difícil la distinción. Sin embargo, en análisis de filogenia molecular los resultados arrojaron una clara distinción entre ambas especies. No así con *P. favus*, una especie morfológicamente de gran similitud con las anteriores del grupo, pero no presentó relación cercana (GÓMEZ, *et al.* 2011b). Existe una diferencia fisiológica importante que probablemente genera la distinción entre estas especies. *P. favus* es una especie no fotosintética a diferencia de *P. mitra* y *P. rapa* que poseen cloroplastos, aunque de origen distinto en cada una (HALLEGRAEFF & LUCAS 1988; KOIKE *et al.* 2005; JENSEN & DAUGBJERG 2009).

Partiendo solo de la información morfológica, se presenta otra dificultad para la distinción de las especies

de los Dinophysiales; se trata de la variabilidad durante el desarrollo del ciclo de vida dimórfico (REGUERA & GONZÁLEZ-GIL 2001; REGUERA *et al.* 2007). Los morfotipos que se generan durante el ciclo pudieran ser identificados como una especie distinta. De aquí la importancia del establecimiento de los cultivos, los cuales, van en progreso (PARK *et al.* 2006; NISHITANI *et al.* 2008; PARK *et al.* 2010).

La morfología de la placa Sp fue usada principalmente por BALECH (1971b) para diferenciar especies de los Dinophysales bajo la presunción de que mantenían morfologías muy similares entre los ejemplares de una misma especie. Sin embargo, en nuestro caso presentaron variabilidad intraespecífica y no pudo ser utilizada para tales fines.

La especie *Phalacroma equalanti* se caracteriza por presentar los radios R_2 y R_3 , de la ASI, más cercanos entre sí que de R_1 , al igual que *Phalacroma scrobiculatum*. BALECH (1971b) establece la especie *D. equalanti* de ejemplares provenientes del Golfo de México. DÍAZ-RAMOS (2000) registra *Phalacroma scrobiculatum* para la región sur del Mar Caribe (costas orientales venezolanas) pero probablemente se trate de *P. equalanti*. Son especies muy relacionadas morfológicamente, pero ecológicamente no. *P. scrobiculatum* proviene de aguas subantárticas con $< 12^\circ\text{C}$ (BALECH 1988) y *P. equalanti* de aguas tropicales ($23,5 - 29,1^\circ\text{C}$). Ambas especies son candidatas al análisis de taxonomía molecular debido a su alto grado de similitud. Probablemente, se trate de fenotipos geográficos, o relacionados a la temperatura, o que esas diferencias ya se reflejen a nivel genético (TAPPAN 1980).

ASPECTOS ECOLÓGICOS

Las especies cosmopolitas de los Dinophysales de la región oriental de Venezuela (Caribe suroriental) identificados en este estudio fueron: *Dinophysis caudata*, *D. acuminata*, *Phalacroma cuneus*, *P. porodictyum*, *Ornithocercus magnificus*, *O. steinii*, *O. quadratus* y *Amphisolenia bidentata*.

Phalacroma oxytoxoides tuvo una distribución restringida en el área de estudio, encontrándose solo en una localidad de la costa norte del estado Sucre (Pta. Patilla y áreas adyacentes). Previamente había sido registrada para esta misma zona (LA BARBERA, 1993) y para el Archipiélago de Los Roques, ubicado a 130 km de tierra firme en el área central

de la plataforma continental venezolana (GAMBOA-MÁRQUEZ *et al.* 1994).

Algunas especies no fotosintetizadoras, típicas de aguas profundas, pueden ser tomadas como indicadores de surgencia cuando se presentan en aguas superficiales. Tal es el caso de *Phalacroma doryphora*, *D. expulsa*, *Histioneis isseli* e *H. schilleri*, encontradas en el extremo occidental de la Península de Araya y en el Golfo de Cariaco coincidiendo con el régimen de corrientes señalado por Gade (1961).

El 77,7% del total de las especies de los Dinophysales encontradas en el área de estudio se presentaron en la localidad de La Chica, costa sur del Golfo de Cariaco. Este hecho sugiere que en el área se presentaron factores ambientales favorables a las especies de género.

CONCLUSIONES

El número total de especies encontradas en las costas orientales venezolanas constituyen aproximadamente el 9 % del total de especies conocidas en el orden Dinophysales, el cual estuvo representado por las tres familias que lo conforman: Amphisoleniaceae, Oxyphysaceae y Dinophysiaceae. La familia Oxyphysaceae estuvo conformada por el género *Phalacroma* (con 10 especies y una sin identificar). Los géneros: *Ornithocercus*, *Histioneis*, *Dinophysis* y *Metaphalacroma* representaron a la familia Dinophysiaceae.

Dinophysis acuminata estuvo ampliamente distribuida en el área de estudio. Es responsable del síndrome DSP en las costas europeas y en las costas del Sur de Chile. Otras especies potencialmente toxigénicas que forman parte de esta comunidad fitoplanctónica son *D. caudata*, *D. tripos* y *D. infundibulum*, productoras de toxinas okadaatos y/o PTXs.

La variabilidad de las características morfológicas, que normalmente se emplean como caracteres diagnósticos de géneros y especies (forma de la célula en vista lateral, grado de desarrollo de las aletas cingulares y sulcales, altura de la epiteca, ornamentación tecal y talla), no garantizan una correcta identificación. La morfología de la placa Sp no puede ser usada como una característica distintiva por sí sola, debido a que presenta variabilidad morfológica intraespecífica.

El análisis del conjunto de información morfológica, ecológica, fisiológica y de genética molecular de los

ejemplares es, hasta el momento, necesario para una mejor identificación.

Las especies de los Dinophysales más frecuentes en el área de estudio fueron: *Dinophysis caudata*, *D. acuminata* y *D. tripos*.

Dinophysis infundibulum es un nuevo registro para el Mar Caribe y para Venezuela.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo fue parcialmente financiado por el proyecto SI-2136 (CONICIT-UDO). Los autores agradecen al personal profesional del IIBCA-UDO: MSc. Alpidio Boada, MSc. José Guillarte y al Dr. Dwight Arriechi por la asistencia en la aplicación de las técnicas de Microscopía Electrónica de Barrido y al personal del INIA-SUCRE por el apoyo logístico.

REFERENCIAS

- ABÉ, T. 1967a. The armoured Dinoflagellata, II (B). *Dinophysis* and its allied genera. *Pub. Seto Mar. Biol. Lab.* 15(1): 37-78.
- ABÉ, T. 1967b. The armoured Dinoflagellata, II (C). *Ornithocercus*, *Histioneis*, *Amphisolenia* and others. *Pub. Seto Mar. Biol. Lab.* 15(2): 79-116.
- ADL, S., A. SIMPSON, M. FARMER, R. ANDERSEN, O. ANDERSON, J. BARTA, S. BOWSER, G. BRUGEROLLE, R. FENSOME, S. FREDERICQ, T. JAMES, S. KARPOV, P. KUGRENS, J. KRUG, C. LANE, L. LEWIS, J. LODGE, D. LYNN, D. MANN, R. MCCOURT, L. MENDOZA, Ø. MOESTRUP, S. MOZLEY-STANDRIDGE, T. NERAD, C. SHEARER, A. SMIRNOV, F. SPIEGEL, & M. Taylor. 2005. The new higher level classification of eukaryotes with emphasis on the taxonomy of protists. *J. Eukaryot. Microbiol.* 52(5):399-451.
- ADL, S., B. LEANDER, A. SIMPSON, J. ARCHIBALD, O. ANDERSON, J. BARTA, D. BASS, S. BOWSER, G. BRUGEROLLE, M. FARMER, S. KARPOV, M. KOLISKO, C. LANE, J. LODGE, D. LYNN, D. MANN, R. MEISTERFELD, L. MENDOZA, Ø. MOESTRUP, S. MOZLEY-STANDRIDGE, A. SMIRNOV & F. SPIEGEL. 2007. Diversity, nomenclature and taxonomy of protists. *Syst. Biol.* 56(4):684-689.
- BALECH, E. 1944. Contribución al conocimiento del Plancton de Lennox y Cabo de Hornos. *Physis* 19(54): 423-446.
- BALECH, E. 1951. Sobre dos variedades de *Dinophysis caudata*. *Kent. Com. Zool. Mus. Hist. Nat. Montevideo.* 8(60):1-9.
- BALECH, E. 1962. Tintinnoinea y Dinoflagellata del Pacífico. *Rev. Mus. Argent. Cienc. Nat.* "B. Rivadavia" e *Inst. Nac. Inv. Cienc. Nat. (Cienc. Zool.)* 1:1-253.
- BALECH, E. 1967. Dinoflagelados nuevos o interesantes del Golfo de México y Caribe. *Rev. Mus. Argent. Cienc. Nat.* "B. Rivadavia" e *Inst. Nac. Inv. Cienc. Nat. (Hidrob.)* 2(3):77-126.
- BALECH, E. 1971a. Microplancton de la campaña oceanográfica productividad III. *Rev. Mus. Argent. Cienc. Nat.* "B. Rivadavia" e *Inst. Nac. Inv. Cienc. Nat.* 3(1): 1- 282.
- BALECH, E. 1971b. Microplancton del Atlántico Ecuatorial Oest (Equalant I). *Serv. Hidrogr. Naval, Arm. Argen.* 654: 1-127.
- BALECH, E. 1976a. Some Norwegian *Dinophysis* species (Dinoflagellata). *Sarsia* 61: 75-94.
- BALECH, E. 1976b. Notas sobre el género *Dinophysis* (Dinoflagellata). *Physis* 35(91): 183-193.
- BALECH, E. 1980. On thecal morphology of dinoflagellates with special emphasis on cingular and sulcal plates. *An. Cent. Cienc. Mar. Limnol., Univ. Nac. Aut. México* 7(1): 57-68.
- BALECH, E. 1988. Los dinoflagelados del atlántico sudoccidental. *Publ. Espec. Inst. Español Oceanogr.* 1:1-310.
- BÖHM, A. 1931. Zur Verbreitung einiger Peridinium. *Arch. Protistenk.* 75: 498-501.
- CLAPARÈDE, E. & J. LACHMANN. 1859. Etudes sur les infusoires et les rhizopodes. *Mém. Inst. Genevois* 5-6: 480 pp.
- DELGADO, M. & J. FORTUÑO. 1991. Atlas de fitoplancton del mar Mediterráneo. *Sci. Mar.* 55(1): 1-133.
- DÍAZ-RAMOS, J. 2000. Índice de la microflora marina de Venezuela: diatomeas, dinoflagelados y cocolitofóridos. *Rev. Biol. Trop.* 48(4): 897-918.
- EHRENBERG, C. 1840. Über jetzt wirklich noch zahlreich lebende Thier-Arden der Kreideformation der Erde. *Vehr. Preus. Akad. Wiss.* 1839: 152-159.

- FABRO, E., G. ALMANDOZ, M. FERRARIO, U. TILLMANN, A. CEMBELLA & B. KROCK. 2016. Distribution of *Dinophysis* species and their association with lipophilic phycotoxins in plankton from the Argentine Sea. *Harmful Algae* 59: 31 – 41. doi: org/10.1016/j.hal.2016.09.001
- FAUST, M. 1993. Surface morphology of the marine dinoflagellate *Sinophysis microcephalus* (Dinophyceae) from a mangrove island, Twin Cays, Belize. *J. Phycol.* 29(3): 355-363.
- FERRAZ - REYES, E. 1976. Ciclo anual del fitoplancton en zonas de bancos naturales y de cultivo del mejillón *Perna perna* (L), en el Oriente de Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Univ. Oriente* 15(2): 119-132.
- FORTI, A. 1932. Una rara Dinoficea del Mediterraneo por la prima volta descrita. *Ach. Protistenk.* 78:338-342.
- FRITSCH, F. 1935. *Dinophyceae*. En: *The structure and reproduction of the algae*. Cambridge University Press, Cambridge. Oxford, Great Britain 1: 664-720.
- FUKUYO, Y., Y. TOYODA & S. MIYAZAKI. 1981. Dinoflagellates found in Samriku Coast.I. Genus *Dinophysis*. *Otsuchi Mar. Res. Cent. Rep.* 7:13-23.
- GADE, H. 1961. Further hydrographic observations in the Gulf of Cariaco, Venezuela. The circulation and Water exchange. *Bol. Inst. Oceanogr. Univ. Oriente* 1(2): 359-395.
- GAMBOA-MÁRQUEZ, J., I. SÁNCHEZ-SUÁREZ & A. LA BARBERA-SÁNCHEZ. 1994. Dinoflagelados (Pyrrophyta) del Archipiélago Los Roques (Venezuela): Familias Prorocentraceae y Ostreopsidaceae. *Act. Cient. Ven.* 45: 140-153.
- GÓMEZ, F., D. MOREIRA & P. LÓPEZ-GARCÍA. 2011a. Avances en el estudio de los dinoflagelados (Dinophyceae) con la filogenia molecular. *Hidrobiológica* 21: 343-364.
- GÓMEZ, F., D. MOREIRA & P. LÓPEZ-GARCÍA. 2012. *Sinophysis* and *Pseudophalacroma* are distantly related to typical dinophysoid dinoflagellates (Dinophysales, Dinophyceae). *J. Euk. Microbiol.* 59: 188-190.
- GÓMEZ, F., P. LÓPEZ-GARCÍA & D. MOREIRA. 2011b. Molecular phylogeny of dinophysoid dinoflagellates: the systematic position of *Oxyphysis oxytoxoides* and the *Dinophysis hastata* group (Dinophysales, Dinophyceae). *J. Phycol.* 47: 393–406. doi: 10.1111/j.1529-8817.2011.00964.x
- GÓMEZ, F. 2012. A checklist and classification of living Dinoflagellates (DINOFLAGELLATA, ALVEOLATA). CICIMAR. *Oceánides* 27(1): 65-140.
- GOURRET, P. 1883. Sur les Périдиниens du Golfe de Marseille. *Ann. Mus. Hist. Nat. Marseille (Zool)* 1(8): 1-114.
- GUIRY, M. & G. GUIRY. 2020. AlgaeBase. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. <http://www.algaebase.org>; searched on 28 January 2020.
- HALIM, Y. 1960. Étude quantitative et qualitative du cycle, cologique des Dinoflagellés dans les eaux de Villefrance-sur-Mer (1953-1955). *Annls. Inst. Oceanogr. Mónaco* 38:123-232.
- HALIM, Y. 1967. Dinoflagellates of the South-East Caribbean Sea (East-Venezuela). *Inst. Revue Ges. Hidrobiol.* 52(5):701-755.
- HALLEGRAEFF, G. & I. LUCAS. 1988. The marine Dinoflagellate genus *Dinophysis* (Dinophyceae): photosynthetic, neritic and non-photosynthetic oceanic species. *Phycology* 27(1): 25-42.
- HANDY, S., T. BACHVAROFF, R. TIMME, D. COATS, S. KIM & C. DELWICHE. 2009. Phylogeny of four dinophysacean genera (Dinophyceae, Dinophysiales) based on rDNA sequences from single cells and environmental samples. *J. Phycol.* 45: 1163-1174.
- HARAGUCHI, L. & C. ODEBRECHT. 2010. Dinophysiales (Dinophyceae) in the farthest Southern region of Brazil (Winter 2005, Summer 2007). *Biota Neotrop.* 10(3): <http://www.biotaneotropica.org.br/v10n3/en/abstract?article+bn01910032010>.
- HERNÁNDEZ-BECERRIL, D. 1988a. Planktonic dinoflagellates (except *Ceratium* and *Protoperidinium*) from the Gulf of Baja California and off the coast of Baja California. *Bot. Mar.* 31(5): 423-435.
- HERNÁNDEZ-BECERRIL, D. 1988b. Observaciones de algunos dinoflagelados (Dinophyceae) de Pacífico mexicano con microscopio fotónico y electrónico de barrido. *Invs. Pesq.* 2(4): 517-531.
- HERNÁNDEZ-BECERRIL, D. 1992. *Dinophysis taylorii*, sp. nov. y otros *Dinophysis* de Baja California, México (Dinophyceae). *Rev. Biol. Trop.* 40(1): 101-109.

- HERNÁNDEZ-BECERRIL, D., J. CEBALLOS-CORONA, K. ESQUEDA-LARA, M. TOVAR-SALAZAR & D. LEÓN-ÁLVAREZ. 2008. Marine planktonic dinoflagellates of the order Dinophysiales (Dinophyta) from coasts of the tropical Mexican Pacific, including two new species of the genus *Amphisolenia*. *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.* 88(1): 1–15
- HOPPENRATH, M. 2016. Dinoflagellate taxonomy — a review and proposal of a revised classification. Review. *Mar Biodiv.* doi: 10.1007/s12526-016-0471-8
- HULBURT, E. 1963. Distribution of phytoplankton in coastal waters of Venezuela. *Ecology* 44: 169-171.
- JENSEN, M. & N. DAUGBJERG. 2009. Molecular phylogeny of selected species of the order Dinophysiales (Dinophyceae)—testing the hypothesis of a dinophysoid radiation. *J. Phycol.* 45: 1136–1152. doi :10.1111/j.1529-8817.2009.00741.x
- JÖRGENSEN, E. 1899. Protophyten und Protozoën in plankton aus der Norwegischen Westküste. *Bergens Mus. Aaborg.* 6: 1-112.
- JÖRGENSEN, E. 1923. Mediterranean Dinophysiales. *Rep. Danish Oceanogr. Exped. Medit.* 2(Biol., J. 2): 1- 48.
- KOFOID, C. 1907a. Dinoflagellata of the San Diego Region III. Description of new species. *Univ. Calif. Publ. Zool.* 3(13): 299-340.
- KOFOID, C. 1907b. New genera and species of dinoflagellates. *Bull. Mus. Comp. Zool. Harv.* 50(6): 161-207.
- KOFOID, C. 1926. “On *Oxyphysis oxytoxoides* gen. nov., sp. nov. A dinophysid dinoflagellate convergent toward the peridinoid type. *Univ. Calif. Publ. Zool.* 28(10): 203-216.
- KOFOID, C. & J. MICHENER. 1911. New genera and species of dinoflagellates. *Bull. Mus. Comp. Zool. Harv.* 54(7): 267-302.
- KOFOID, C. & T. SKOGSBERG. 1928. The Dinoflagellata: The Dinophysidae. *Memoirs Mus. Comp. Zool. Harvard.* Vol. LI., 766 pp.
- KOIKE, K., H. SEKIGUCHI, A. KOBIYAMA, K. TAKISHITA, M. KAWACHI, K. KOIKE & T. OGATA. 2005. A novel type of kleptoplastidy in *Dinophysis* (Dinophyceae): presence of haptophyte-type plastid in *Dinophysis mitra*. *Protist* 156:225–37.
- KONOVALOVA, G. 1993. Toxic and potentially toxic dinoflagellates from the far east coastal waters of Russia. En: *Toxic phytoplankton blooms in the sea*. Eds. T. J. Smayda & Y. Shimizu. Elsevier Science Publishers. p. 275-280.
- LARSEN, J. & O. MOESTRUP. 1989. *Guide to toxic and potentially toxic marine algae*. Edit. The Fish Inspection Service Ministry of Fisheries, Dinamarca. 1 ed. 61 pp.
- LA BARBERA, A. 1993. *Dinoflagelados de la región nororiental de Venezuela*. FONAIAP. Serie A. 93 pp.
- LA BARBERA-SÁNCHEZ, A., G. REYES-VÁSQUEZ, A. CABELLO & E. FERRAZ-REYES. 1991. Assessment of mussel toxicity caused by dinoflagellates in the Gulf of Cariaco, Venezuela from 1980 to 1988. *Rev. Inter. d’Océan. Medicale.* 101-104: 176-180.
- LEE, J., H. KIM & H. CHUNG. 2015. New records of three dinophycean genera *Dinophysis*, *Histioneis*, and *Parahistioneis* (Dinophysiales, Dinophyceae) from coastal waters of Jeju Island, Korea. *J. Ecol. Environ.* 38(4): 599-609. doi.org/10.5141/ecoenv.2015.060
- LEMMERMANN, E. 1901. Das Phytoplankton des Meeres II. *Beiträg. Abh. Nat. Ver. Bremen* 17: 341-418.
- LINDEMANN, E. 1928. Peridineae (Dinoflagellata). En: *Dienaturlichen Pflanzenfamilien*. A. Engler. & K. Plantl. (Ed.) Leipzig, Germany. 3-104.
- MAC KENZIE, L. 1992. Does *Dinophysis* (Dinophyceae) have a sexual life cycle? *J. Phycol.* 28: 399-406.
- MARCAILLOU-LEBAUT, C., D. LUCAS & L. LE DEAN, 1985. *Dinophysis acuminata* toxin: status of toxicity bioassay in France. En: *Toxic Dinoflagellates*. Eds. D. Anderson, A. White & G. Baden. Elsevier Science Publishing Co., Amsterdam. p. 485- 488.
- MARGALEF, R. 1965. Estudio del ecosistema pelágico al norte-este de Venezuela: Composición y distribución del fitoplancton. *Mem. Soc. Cien. Nat. La Salle* 25(70,71 y 72): 141-205.
- MARGALEF, R. 1969. Diversidad del fitoplancton de red en dos áreas del Atlántico. *Inv. Pesq.* 33(1):275-286.
- MASSUTI, M. & R. MARGALEF. 1950. Introducción al estudio del plancton marino. *Edit. Inst. Biol. Aplic.* Barcelona. 182 pp.

- MORDRET, S., R. PIREDDA, D. VAULOT, M. MONTRESOR, W. KOOISTRA & D. SARNO. 2018. DinoREF: a curated dinoflagellate (Dinophyceae) reference database for the 18S rRNA gene. doi: 10.1111/1755-0998.12781.
- MULLER-KARGER, F. & R. APARICIO. 1994. Mesoscale processes affecting phytoplankton abundance in the southern Caribbean Sea. *Cont. Sh. Resear.* 14(2-3): 199-221.
- MUÑOZ, F., S. AVARIA, H. SIEVERS & R. PRADO. 1992. Presencia de dinoflagelados tóxicos del género *Dinophysis* en el seno Aysen, Chile. *Rev. Biol. Mar. Valparaiso* 27(2): 187-212.
- MURRAY, G. & F. WHITTING. 1899. New Peridiniacea from the Atlantic. *Trans. Linn. Soc. Lond.* ser. (Botany) 5(9): 320-342.
- NORRIS, D. & L. BERNER. 1970. Thecal morphology of selected species of *Dinophysis* (Dinoflagellata) from the Gulf of México. *Cont. Mar. Sci.* 15: 145-192.
- NISHITANI, G., S. NAGAI, Y. TAKANO, S. SAKIYAMA, K. BABA & T. KAMIYAMA. 2008. Growth characteristics and phylogenetic analysis of the marine dinoflagellate *Dinophysis infundibulus* (Dinophyceae). *Aquat. Microb. Ecol.* 52: 209-221. doi: 10.3354/ame01233
- OKOLODKOV, Y. 2014. Dinophysiales (Dinophyceae) of the National Park Sistema Arrecifal Veracruzano, Gulf of México, with a key for identification. *A. Bot. Mex.* 106: 9-71.
- PARK, J., M. KIM, H. JEONG & M. PARK. 2019. Revisiting the taxonomy of the “*Dinophysis acuminata* complex” (Dinophyta). *Harmful Algae* 88: 1-12. doi: 2019.101657
- PARK, M., S. KIM, H. KIM, G. MYUNG, Y. KANG & W. YIH, 2006. First successful culture of the marine dinoflagellate *Dinophysis acuminata*. *Aquat. Microb. Ecol.* 45: 101-106.
- PARK, M., K. LEE, H. KIM & S. KIM. 2011. Feeding behavior, spatial distribution and phylogenetic affinities of the heterotrophic dinoflagellate *Oxyphysis oxytoxoides*. *Aquat. Microb. Ecol.* 62: 279-287. doi: 10.3354/ame01474
- PARK, M., M. KIM, S. KIM & W. YIH. 2010. Does *Dinophysis caudata* (Dinophyceae) have permanent plastids? *J. Phycol.* 46: 236-242. DOI: 10.1111/j.1529-8817.2009.00777.x
- PAULSEN, O. 1949. Observations on dinoflagellates. K. *Danske. Vid. Selek. Skr.* 6(4): 1-67.
- PAVILLARD, J. 1916. Recherches sur les péridiniens du Golfe du Lyon. *Trav. Inst. Bot. Univ. Montpellier* 4: 9-70.
- RAHO N., F. RODRÍGUEZ, B. REGUERA & I. MARÍN. 2013. Are the mitochondrial cox1 and cob genes suitable markers for species of *Dinophysis* Ehrenberg? *Harmful Algae* 28: 64-70. http://dx.doi.org/10.1016/j.hal.2013.05.012
- RAHO N., G. PIZARRO, L. ESCALERA, B. REGUERA & I. MARÍN. 2008. Morphology, toxin composition and molecular analysis of *Dinophysis ovum* Schütt, a dinoflagellate of the “*Dinophysis acuminata* complex”. *Harmful Algae* 7: 839-848. doi:10.1016/j.hal.2008.04.006
- RAMPI, L. 1947. Osservazioni sulle Histioneis (Peridinee) raccolte nel Mare Ligure presso Sanremo. *Bull. Inst. Oceanogr.* (Fundation Alberto I, Mónaco). 920: 1-15.
- REGUERA, B., L. VELO-SUÁREZ, R. RAINE & M. PARK. 2012. Harmful *Dinophysis* species: A review. *Harmful Algae* 14: 87-106.
- REGUERA, B., P. RIOBÓ, F. RODRÍGUEZ, P. DÍAZ, G. PIZARRO, B. PAZ, J. FRANCO & J. BLANCO. 2014. *Dinophysis* toxins: causative organisms, distribution and fate in shellfish. Review. *Mar. Drugs* 12: 394-461. doi:10.3390/md12010394
- REGUERA, B. & S. GONZÁLEZ-GIL. 2001. Small cell and intermediate cell formation in species of *Dinophysis* (Dinophyceae, Dinophysiales). *J. Phycol.* 37: 318-333.
- REGUERA, B., S. GONZÁLEZ-GIL & M. DELGADO. 2007. *Dinophysis diegensis* is a life history stage of *Dinophysis caudata* (Dinophyceae, Dinophysiales). *J. Phycol.* 43: 1083-1093. doi: 10.1111/j.1529-8817.2007.00399.x
- REHNSTAM-HOLM, A., A. GODHE & D. ANDERSON. 2002. Molecular studies of *Dinophysis* (Dinophyceae) species from Sweden and North America. *Phycologia* 41 (4): 348-357.
- RODRIGUEZ, L., V. GONZÁLEZ, A. MARTÍNEZ, B. PAZ, J. LAGO, V. CORDEIRO, L. BLANCO, J. VIEITES & A. CABADO. 2015. Occurrence of lipophilic marine

- toxins in shellfish from Galicia (NW of Spain) and synergies among them. *Mar. Drugs* 13: 1666-1687.
- SAVILLE-KENT, W. 1881. *A manual of Infusoria*. London, Bogue. 190 pp.
- SCHILLER, J. 1911. Botanische beobachtungen august-september. *Perm. Int. Komm. Eforsch. Der Adria*. 51-52.
- SCHILLER, J. 1928. Die planktischen Vegetationen des adriatischen Meeres. C. Dinoflagellata. 1 Teil. Adiniferidea, Dinophysidaceae. *Archiv für Protistenkunde*. 61: 45-91.
- SCHILLER, J. 1933. Dinoflagellatae (Peridineae) En: *Rabenhorst's Kryptogamen-Flora*, von Deutschland, Osterreich und der Schweiz (R. Kolkwitz, ed.) Akademische Verlag. Leipzig. 10(3): 617 pp.
- SCHÜTT, F. 1895. Die Peridinnen der Plankton Expedition. I teil. Studien über die Zellen der Peridineen. *Ergebn. Plankton Exped.* 4: 1-170.
- SCHÜTT, F. 1896. Peridinales. En: *Die natürlichen Pflanzenfamilien*. Eds. Engler & Prantl Leipzig, Engelmann. 1-30.
- SCHÜTT, F. 1900. Centrifugale und simultane Membran verdickungen. *ib. Wiss. Bot.* 35(3): 470-534.
- SCHRÖDER, B. 1900. Phytoplankton des Golfes von Neapel. *Mitt. Zool. Stat. Neapel*. 14 (1): 1-38.
- SCHRÖDER, B. 1906. Beiträge zur Kenntnis der Phytoplanktons warmer Meere. Vierteljahr. Naturf. Ges. Zürich. 51: 319-377.
- SCHRÖDER, B. 1911. Adriatisches Phytoplankton. *S. K. Akad. Wiss., Math. Nat. Kl.* 120: 601-657.
- SOLUM, I. 1962. The taxonomy of *Dinophysis* populations in Norwegian waters in view of biometric observations. *Nytt. Mag. Bot.* 10: 5-33.
- SOURNIA, A. 1972. Une periode de poussees phytoplanktoniques pres de Nosy-Be (Madagascar) en 1971. I. Especies rares ounouvelles du phytoplankton. *Cah. O.R.S.T.O.M., Sér. Oceanogr.* 10 (2) : 151-159.
- SOURNIA, A. 1984. Classification et nomenclature de divers dinoflagellés marins (Dinophyceae). *Phycologia* 23(3): 345-355.
- SOURNIA, A. 1986. *Atlas du fitoplancton marin*. Vol. I. Editions du Centre National de la Recherche Scientifique, Paris. 219 pp.
- SOURNIA, A., C. BELIN, B. BERLAND, E. ERORD-LE DENN, P. GENTIEU, D. GRZEBYK, C. MARCAILLOU-LE BAUT, P. LASSUS & F. PARTENSKY. 1991. *Le Phytoplankton Nuisible des Côstes de France. De la biologie à la prévention*. A. Ed. C. Nat. Recherc. Scient. IFREMER. 154 pp.
- SPECTOR, D. 1984. *Dinoflagellates*. Academic Press Inc., London. 545 pp.
- STEIDINGER, K. & K. TANGEN. 1997. Dinoflagellates. En: *Identifying marine phytoplankton*. Ed. Carmelo Tomas. Editorial Academic Press. 858 pp.
- STEIDINGER, K. & J. WILLIAMS. 1970. Dinoflagellates. *Mem. Hourglass Cruise, Pub. Mar. Res. Lab., Fla. Dep. Nat. Res.* 2(148): 1-251.
- STEIN, F. 1883. *Der organismus der infusionsthier nach eigenen forschungen in systematischer reihnenfolge bearbeitet*. III Abth. II. Hälfte. Die Naturges chichte der arthrodelen flagellaten. (Leipzig, Engelmann) 30 pp.
- STEPHENS, T., M. RAGAN, D. BHATTACHARYA & C. CHAN. 2018. Core genes in diverse dinoflagellate lineages include a wealth of conserved dark genes with unknown functions. *Sc. Rep.* 8:17175. doi:10.1038/s41598-018-35620-z.
- TAI, L. & T. SKOGSBERG. 1934. Studies on the Dinophysoidae, marine armored dinoflagellates of Monterey Bay, California. *Arch. F. Protist.* 82: 380-482.
- TAPPAN, H. 1980. *The paleobiology of plant protists*. Freeman, San Francisco, California. 1028 pp.
- TAYLOR, F. 1976. Dinoflagellates from the International Indian Ocean Expedition. *Bibl. Bot.* 132: 1-234.
- TRAINER, V., L. MOORE, B. BILL, N. ADAMS, N. HARRINGTON, J. BORCHERT, D. DA SILVA & B. EBERHART. 2013. Diarrhetic shellfish toxins and other lipophilic toxins of human health concern in Washington State. *Mar. Drugs*. 11: 1815–1835.
- WISECAVER, J. & J. HACKETT. 2011. Dinoflagellate genome evolution. *Annu. Rev. Microbiol.* 65:369-87. doi: 10.1146/annurev-micro-090110-102841.

- WOOD, E. 1954. Dinoflagellates of the Australian region. *Austr. J. Mar. Fresh. Res.* 5(2): 171-351
- WOOD, E. 1968. *Dinoflagellates of the Caribbean Sea and adjacent areas*. University of Miami Press, Coral Gables, Florida. 143 pp.
- ZINSSMEISTER C., T. WILKE & M. HOPPENRATH. 2016. Species diversity of dinophysoid dinoflagellates in the Clarion–Clipperton Fracture Zone, eastern Pacific. *Mar Biodiv.* doi: 10.1007/s12526-016-0607-x.

RECIBIDO: AGOSTO 2020

ACEPTADO: SEPTIEMBRE 2020

ESTRUCTURA COMUNITARIA DEL MICROFITOPLANCTON DE LA ZONA COSTERA ENTRE CABO CODERA Y PAPARO, VENEZUELA

GONZÁLEZ-PEROZO CAROLINA¹, PEREIRA CARLOS², TROCCOLI-GHINAGLIA LUIS³, HERNÁNDEZ VANESSA², PEÑA CAROLINA⁴, CRUZ-MOTTA JUAN⁵ & CASTILLO ANYOELIS⁶

¹*Departamento de Biología, Universidad Simón Bolívar. Sartenejas – Venezuela.*

²*Postgrado de Ecología, Instituto de Zoología y Ecología Tropical, Universidad Central de Venezuela. Caracas – Venezuela. Email: carlosjpereyra@gmail.com*

³*Facultad de Ciencias Marinas, Universidad Estatal de la Península de Santa Elena. Santa Elena – Ecuador.*

⁴*Gerencia de Ambiente, PDVSA Intevep. Los Teques – Venezuela.*

⁵*Departamento de Ciencias Marinas, Universidad de Puerto Rico. Mayagüez – Puerto Rico.*

⁶*Oficina de Catastro del Municipio Simón Rodríguez. El Tigre – Venezuela.*

RESUMEN: El fitoplancton es una comunidad biótica que junto al fitobentos constituyen la base de las tramas tróficas acuáticas, siendo responsables de la mayor parte de la producción primaria oceánica. Conocer su composición permite complementar las evaluaciones de calidad del agua, ya que son indicadores excelentes de las condiciones ambientales. En este trabajo, se planteó analizar la estructura comunitaria del microfitoplancton y su asociación con variables físicas y químicas de la zona marina y costera entre Cabo Codera y Paparo, incluyendo dos ríos importantes, en el municipio Brión del estado Miranda. Muestras de fitoplancton fueron obtenidas con redes de arrastre y botellas en seis estaciones durante el período abril 2010 - abril 2011 para la estimación de la composición y abundancia de las microalgas. Variables físicas y químicas del agua fueron estimadas. Un total de 140 especies fueron identificadas, distribuidas en diatomeas (66 %), dinoflagelados (27 %), clorofitas (2 %), cianobacterias (2 %), euglenofitas (2 %) y flagelados (1 %). Se observó una distribución de los organismos definida por el patrón continente-oceano, en la que las estaciones fluviales estuvieron representadas en su mayoría por diatomeas, mientras que en las estaciones marinas, se observó un porcentaje alto de dinoflagelados en algunos meses del año. La riqueza y el índice de biodiversidad fueron más altos en las estaciones marinas que en las fluviales. Se pudo apreciar que la surgencia costera incide sobre la distribución del microfitoplancton marino durante los primeros meses del año, mientras que en la época de altas precipitaciones, el aporte de los ríos influye sobre su composición.

Palabras claves: comunidad, ecología marina, fitoplancton, mar Caribe, microalgas marinas.

ABSTRACT: Phytoplankton is a biotic community that together with phytobenthos, constitutes the base of aquatic trophic webs, being responsible for most of the primary oceanic production. Knowledge about its composition makes it possible to complement water quality evaluations as microalgae are excellent indicators of environmental conditions. In this study, it was proposed to analyze the community structure of microphytoplankton and its association with physical and chemical variables of the coastal zone between Cabo Codera and Paparo, including two important rivers, in Brión municipality of Miranda state. Phytoplankton samples were taken with trawls and bottles at six stations from April 2010 to April 2011 to estimate the composition and abundance of microalgae. Physical and chemical variables of the water were estimated. A total of 140 species were identified, distributed in diatoms (66%), dinoflagellates (27%), chlorophytes (2%), cyanobacteria (2%), euglenophytes (2%), and flagellates (1%). A distribution of organisms defined by the continent-ocean pattern was observed, in which the fluvial stations were mostly represented by diatoms, while a high percentage of dinoflagellates was observed in the marine stations in some months. The richness and biodiversity index were higher in the marine stations than in the fluvial ones. It was observed that the coastal upwelling influences the distribution of the marine microphytoplankton during the first months of the year, while in the high rainfall season, the contribution of the rivers influences its composition.

Keywords: Caribbean Sea, community, marine ecology, marine microalgae, phytoplankton.

INTRODUCCIÓN

El fitoplancton es una comunidad de productores primarios que incluye a microorganismos fotosintéticos, pertenecientes a diferentes taxa, con una variedad de formas y tamaños, que están en la columna de agua a merced de las corrientes (LEVINTON 2001;

SARAVANAKUMAR *et al.* 2008). Esta comunidad constituye la base de las tramas tróficas acuáticas, utilizan los nutrientes elementales del agua y los transforman en materia orgánica, responden a los cambios de su entorno por lo que son utilizados como indicadores biológicos de la calidad del agua y además, son alimento de crustáceos, moluscos y peces (ARIYAJEJ *et al.* 2004; YUSUF 2020).

Conocer la variabilidad espacial y temporal de la estructura de esta comunidad y su relación con las condiciones ambientales permite establecer modelos predictivos para la evaluación de la calidad de agua y de los efectos posibles sobre el resto de los organismos que habitan en el mar, incluyendo los peces que son aprovechados por las poblaciones costeras (ROELKE *et al.* 2003; STOCK *et al.* 2017). Por otra parte, algunas especies de microalgas son capaces de producir floraciones algales nocivas, representando un problema de índole sanitario con afectación a la salud de las personas y actividades económicas que ahí se realizan (FAO 2005).

Entre las actividades económicas que se llevan a cabo en las comunidades costeras del estado Miranda están la pesca, turismo, agricultura, minería y transporte marítimo. Sin embargo, esta zona presenta una dinámica particular por la descarga de ríos y quebradas, incluyendo el río Tuy, el cual recibe las descargas de aguas residuales de la región capital y sus áreas aledañas, lo cual pudiera requerir la aplicación de planes ambientales basados en sus potenciales naturales, que justifica el conocimiento de su diversidad biológica y de las condiciones ambientales bajo las cuales éstas se encuentran (HERRERA & BONE 2011; LORENZINI *et al.* 2019).

En Venezuela se han realizado diversos estudios sobre la composición y distribución de la comunidad fitoplanctónica, destacándose los realizados en la zona oriental por MARGALEF (1965); HALIM (1967); BREWER (1977); MANDELLI & FERRAZ-REYES (1982); TROCCOLI (1989); LA BARBERA *et al.* (1999); GÓMEZ *et al.* (2000); VALERA *et al.* (2003); MÁRQUEZ (2015); MARTÍN *et al.* (2007); PIRELA-OCHOA *et al.* (2008); ROMERO *et al.* (2008) y CALVO-TRUJILLO *et al.* (2018), en el occidente por BRICEÑO *et al.* (2009) y en las Dependencias Federales por GAMBOA-MÁRQUEZ *et al.* (1994); SÁNCHEZ-SUÁREZ (1994); RODRÍGUEZ-CENTENO *et al.* (2010); PÉREZ-CASTRESANA *et al.* (2014) y PEREIRA

et al. (2018). Sin embargo, en la zona central del país, esta comunidad ha sido escasamente estudiada, destacando los estudios de FERRAZ-REYES (1983) en la cuenca Tuy-Cariaco, GARCÍA (2011) en las costas del estado Vargas y PEREIRA (2019) en el tramo Chirimena-Puerto Francés. Es por esto, que se plantea analizar la variabilidad espacial y temporal de la estructura comunitaria del microfitoplancton de la zona marina y costera influenciada por las descargas del río Tuy y sus relaciones con las condiciones ambientales.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de Estudio

La zona marina y costera bajo estudio se encuentra en la región centro-norte de Venezuela, en las estribaciones finales de la cordillera de la Costa, en el municipio Brión del estado Miranda. Presenta una línea de costa de 30 km aproximadamente, desde Cabo Codera hasta Paparo, incluyendo la comunidad de Higuero (TABLA 1; Fig. 1). La zona se caracteriza por un clima tropical con verano seco (As), de acuerdo a la clasificación climática de Köppen, con una precipitación anual de 1327 mm, siendo marzo el mes con menor precipitación (28 mm aproximadamente) y una temperatura media de 29,1 °C (SCHWARZ 2014). Los vientos predominantes son los Alisios (dirección NE-SO), lo cual influye sobre las corrientes marinas, aunque el área presenta un patrón diferencial debido al accidente topográfico de Cabo Codera (VIALE-RIGO *et al.* 1999).

Los recursos importantes de la vegetación en esta zona costera se limitan a unas concentraciones de mangle y praderas de hierbas marinas (*Thalassia testudinum*), localizadas primordialmente entre Cabo Codera e Higuero. Esta región presenta una alta carga sedimentaria proveniente de los ríos Unare y Tuy, además de fondos fangosos, formaciones de manglar y playas arenosas (CAPOBIANCO *et al.* 2008; HERRERA & BONE

TABLA 1. Ubicación geográfica y nombre de las estaciones de muestreo .

Nro.	Estación de muestreo	Coordenadas en grados decimales
1	Río Tuy (Paparo)	Lat. 10,349775; Lon. -66,043875
2	Frente Tuy	Lat. 10,409497; Lon. -65,994310
3	Río Capaya	Lat. 10,429830; Lon. -66,063021
4	Frente Río Capaya	Lat. 10,463485; Lon. -66,045492
5	Playa Chocolate	Lat. 10,513265; Lon. -66,115605
6	Cabo Codera	Lat. 10,600205; Lon. -66,051802

2011). Adicionalmente, se ha documentado la influencia de la surgencia costera con mayor intensidad durante los primeros meses del año (CASTELLANOS *et al.* 2002).

Procedimiento

Las muestras fueron recolectadas mensualmente entre abril 2010 y abril 2011. Para la recolecta del microfitoplancton marino, se realizaron arrastres en el estrato superficial de la columna de agua usando una red cónica de plancton con una apertura de malla de 60 μm durante 10 minutos, con una embarcación tipo peñero a una velocidad media de 5 km/h. Estas muestras fueron utilizadas para realizar el inventario de especies marinas. En todas las estaciones, incluyendo las estaciones marinas y fluviales, se utilizaron botellas de 1 litro, las cuales fueron llenadas directamente a menos de 1 m de profundidad para estimar la abundancia del microfitoplancton. Las muestras fueron trasvasadas en envases de plástico y fijadas con una solución de lugol y formalina neutralizada al 5 % v/v. Los muestreos fueron realizados en horas de la mañana.

Las variables físicas y químicas del agua: temperatura, pH, oxígeno disuelto y sólidos en suspensión fueron estimadas usando una sonda

multiparamétrica; la salinidad con un salinómetro de inducción y los nutrientes: amonio, nitritos, nitratos y fosfatos en un espectrofotómetro UV-visible, empleando métodos estándares (STRICKLAND & PARSONS 1972). En el laboratorio, fue empleado el método de sedimentación de UTERMÖHL (1958) para la cuantificación e identificación de las microalgas, usando un microscopio invertido y los trabajos de CUPP (1943); PERAGALLO (1965); FERGUSON (1968); SAUNDERS & GLENN (1969); SOURNIA (1986); BALECH (1988); ROUND *et al.* (1990); CHRETIENNOT-DINET *et al.* (1993); TOMAS (1996); YAMAJI (1996); BERÁRD-THERRIAL *et al.* (1999); AL-YAMANI & SABUROVA (2011); SIQUEIROS-BELTRONES *et al.* (2014). Los nombres científicos de las especies fueron verificados en la página web de algaebase.org. (GUIRY & GUIRY 2020). Adicionalmente, las concentraciones de clorofila *a* y feopigmentos fueron estimadas de acuerdo al método de STRICKLAND & PARSONS (1972).

Análisis de datos

Los análisis estadísticos fueron realizados usando el programa PAST 6.0 (HAMMER *et al.* 2001). Para identificar las variaciones estacionales y temporales de las variables físicas, químicas y biológicas, incluyendo

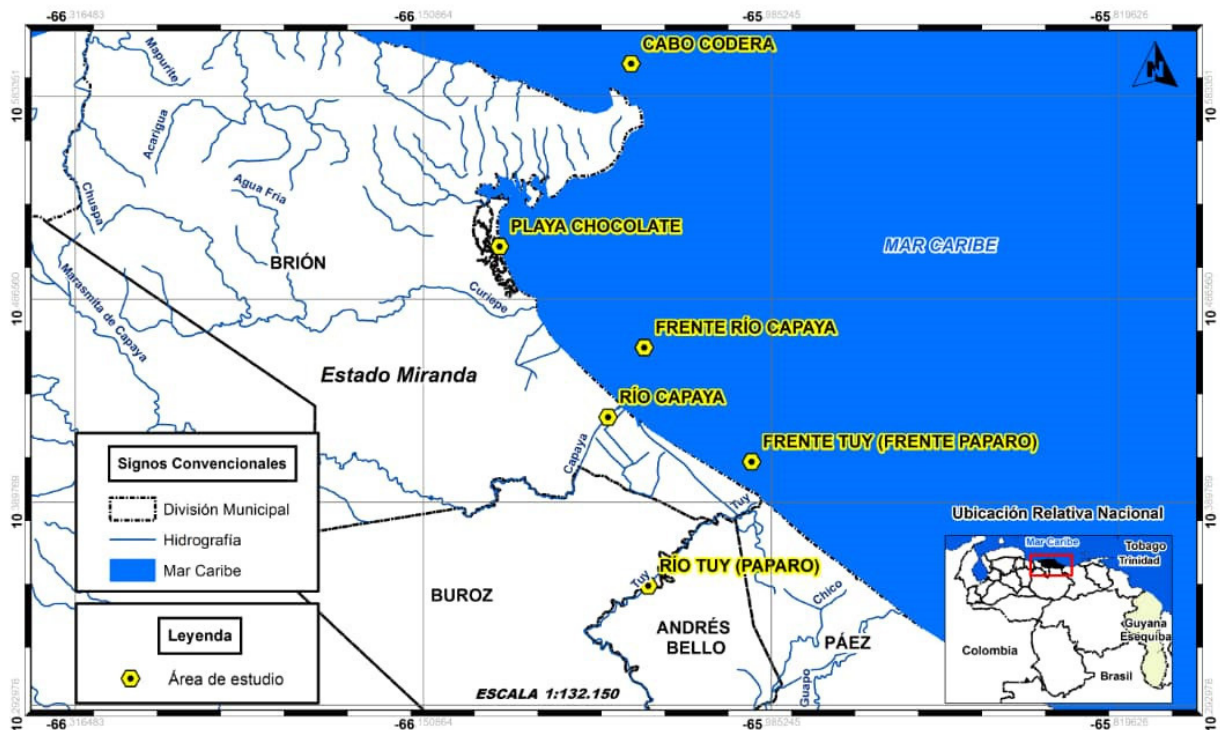


Fig. 1. Ubicación de las estaciones de muestreo en el área costera entre Cabo Codera y Paparo, estado Miranda, Venezuela

el índice diversidad biológica de Shannon-Wiener, fueron elaborados gráficos de distribución temporal por estaciones. Análisis de componentes principales (ACP), usando distancias euclidianas sobre los datos normalizados y análisis de ordenación multidimensional no paramétrico (nMDS), usando la medida de similitud Bray Curtis fueron realizados para identificar posibles relaciones de asociación entre las variables ambientales y los pigmentos e ilustrar los patrones de distribución de las especies, respectivamente. Las pruebas ANOSIM y SIMPER fueron aplicadas para determinar diferencias espaciales y temporales de la comunidad microfitoplanctónica y cuantificar la contribución de cada especie a la disimilitud. Finalmente, la prueba de BioEnv fue realizada para correlacionar la distribución biológica de las especies con las variables ambientales estimadas (CLARKE *et al.* 2014).

RESULTADOS

Variables físicas y químicas del agua

La temperatura presentó una media de $28,5 \pm 2,2$ °C en las estaciones fluviales y $29,2 \pm 2,1$ °C en las marinas, en un intervalo entre 20,9 y 35,1 °C. Los valores superiores se obtuvieron en junio, agosto y diciembre de 2010 ($32,6 \pm 1,5$ °C) y menores entre enero y abril de 2011 ($27,2 \pm 1,2$ °C; Fig. 2). La salinidad presentó un

intervalo entre 0,10 ups en las estaciones dulceacuicolas y 39,00 ups en las marinas, observándose un gradiente en sentido este-oeste por acción de las descargas de los ríos. Temporalmente, se observaron disminuciones de esta variable en septiembre y diciembre de 2010, llegando a 20,4 ups en las estaciones marinas (Fig. 2). La transparencia sólo fue medida en las estaciones: Río Tuy, Frente Tuy, Frente Capaya y Cabo Codera. Esta variable presentó valores entre 0,12 m en el río Tuy y 22 m en Cabo Codera. El pH presentó una media de $7,8 \pm 0,5$ con un intervalo entre 6,7 y 8,5 y valores inferiores en las estaciones de agua dulce ($7,4 \pm 0,6$). Temporalmente, se observaron valores de pH superiores en los meses de precipitaciones máximas en los ríos y durante los meses de sequía en las estaciones marinas ($8,1 \pm 0,2$; Fig. 2).

En el caso del oxígeno disuelto, se observó una media de $4,45 \pm 2,22$ mg/l en las estaciones fluviales y $7,65 \pm 2,16$ mg/l en las marinas, en un intervalo entre 0,93 y 16,43 mg/l. La estación Río Tuy presentó las concentraciones menores ($2,74 \pm 1,00$ mg/l) mientras que las estaciones marinas cercanas a las descargas de los ríos presentaron las mayores. Temporalmente, los valores máximos se obtuvieron en junio, agosto y diciembre de 2010 y marzo de 2011 ($7,5 \pm 3,5$ mg/l; Fig. 2). Por su parte, los sólidos en suspensión mostraron

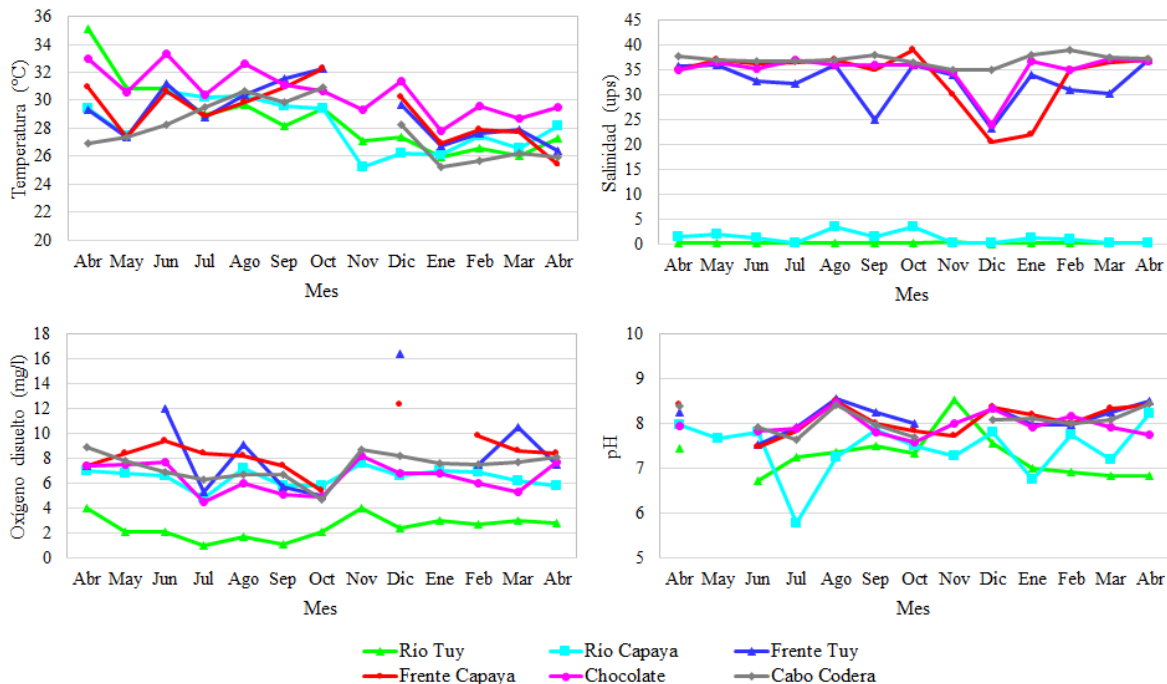


Fig. 2. Variación espacial y temporal de la temperatura, salinidad, pH y concentraciones de oxígeno disuelto de la zona costera entre Cabo Codera y Paparo en el período abril 2010-abril 2011

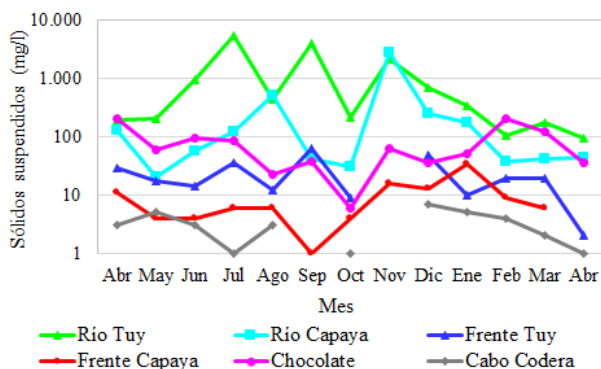


Fig. 3. Variación espacial y temporal de la concentración de sólidos suspendidos de la zona costera entre Cabo Codera y Paparo en el período abril 2010-abril 2011.

una media de $747,08 \pm 1372,07$ mg/l en las estaciones fluviales y $29,01 \pm 45,04$ mg/l en las marinas, con un intervalo entre 0 y 5.510,0 mg/l, siendo mayor en los ríos, específicamente en la estación Río Tuy, ya que los valores de las estaciones marinas no sobrepasaron los 210 mg/l mientras que en los ríos, los valores fueron superiores a los 1.000 mg/l en algunos meses (Fig. 3).

En cuanto a los nutrientes, la concentración media de los nitratos fue $1,3 \pm 1,1$ mg/l en las estaciones fluviales y

$1,1 \pm 1,1$ mg/l en las marinas, con un intervalo entre 0,10 y 6,50 mg/l y un patrón similar en todas las estaciones. Temporalmente, se observaron dos máximos, uno en agosto ($3,23 \pm 2,73$ mg/l) y otro en marzo ($1,67 \pm 0,9$ mg/l; Fig. 4). En el caso de los nitritos, se obtuvieron medias de $0,43 \pm 0,34$ µg/l en el río Tuy, $0,007 \pm 0,004$ µg/l en el río Capaya y $0,01 \pm 0,01$ µg/l en las estaciones marinas con dos máximos en agosto y febrero (Fig. 4). En el caso del amonio, se obtuvieron valores medios de $6,34 \pm 21,80$ mg/l en el río Tuy, $0,21 \pm 0,21$ mg/l en el río Capaya y $0,06 \pm 0,09$ mg/l en las estaciones marinas con máximos en agosto, noviembre y entre febrero y abril (Fig. 4). Por último, los fosfatos presentaron una media de $0,57 \pm 0,55$ mg/l en los ríos y $0,21 \pm 0,38$ mg/l en las estaciones marinas, con un intervalo entre 0,02 y 2,47 mg/l y un patrón de dilución en sentido este-oeste interrumpido por incrementos en la estación Playa Chocolate ($0,57 \pm 0,55$ mg/l). Temporalmente, se observaron los valores más bajos entre septiembre y diciembre y los más altos entre febrero y abril, a excepción del mes de agosto en Playa Chocolate, donde se obtuvo la concentración más alta de este nutriente ($2,47$ mg/l; Fig. 4).

En el ACP, los dos primeros componentes explicaron el 80,75 % de la variabilidad de los datos. En el

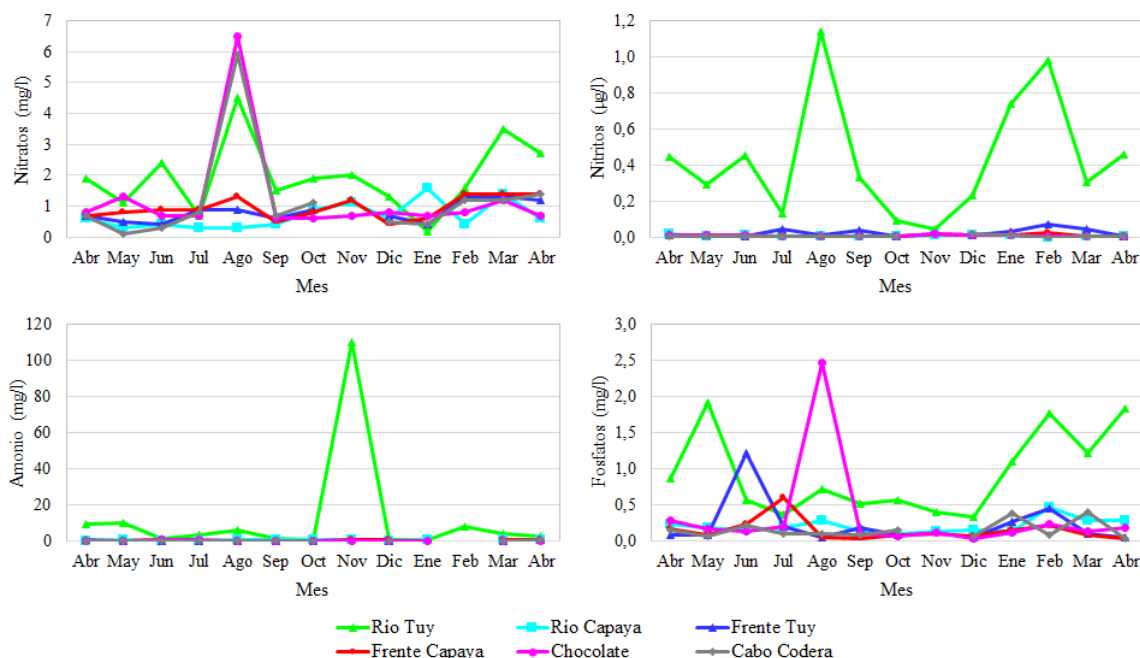


Fig. 4. Variación espacial y temporal de las concentraciones de nutrientes de la zona costera entre Cabo Codera y Paparo en el período abril 2010-abril 2011.

componente 1, las variables más importantes fueron la salinidad y los sólidos suspendidos, los cuales se correlacionaron negativamente, indicando el aporte de material en suspensión de los ríos. En el segundo componente, las variables de mayor importancia fueron la clorofila *a* y los feopigmentos, observándose mayor número de muestras relacionadas a estas variables en la estación Playa Chocolate. También se observó el aporte de nutrientes de los ríos Tuy y Capaya, las cuales disminuyen paulativamente en las estaciones marinas más alejadas (Fig. 5).

Distribución espacial y temporal del microfitoplancton

Un total de 140 especies fueron identificadas, distribuidas en 92 diatomeas (66 %), 38 dinoflagelados (27 %), 3 clorofitas (2 %), 3 cianobacterias (2 %), 3 euglenofitas (2 %) y 1 flagelado (1 %). Las especies más representativas, en términos de riqueza y abundancia, pertenecieron al grupo de las diatomeas, de las cuales, sólo las especies *Lyrella lyra*, *Nitzschia acicularis* y *Pleurosigma affine* se encontraron en las seis estaciones de muestreo. Sin embargo, las diatomeas: *Asterionellopsis glacialis*, *Chaetoceros* spp y *Pseudo-nitzschia* spp fueron las especies más abundantes. En cuanto a los dinoflagelados, se observó que su presencia en las estaciones dulceacuícolas fue ocasional y en densidades bajas. Sin embargo, las especies: *Protoperdinium pyriforme*, *Protoperdinium depressum*, *Diplopsalis*

lenticula y *Triplos furca* estuvieron presentes en las cuatro estaciones marinas. En el ANEXO 1, se presenta la lista de las especies o taxa identificados.

En las estaciones fluviales, se registró una riqueza media de 8 ± 4 especies con mayor representación en julio, septiembre y febrero con una media de 15 ± 2 especies en el río Capaya y entre 7 y 10 en el Tuy, mientras que la riqueza menor se obtuvo en abril, mayo y septiembre con 2 especies en el río Tuy (Fig.6). Porcentualmente, la mayor cantidad de especies pertenecían al grupo de las diatomeas, representando cerca del 60 %, mientras que el resto de los grupos compartieron una riqueza proporcional que osciló entre el 7 y 11 %. En cuanto a la abundancia total, en el río Tuy se observó un patrón temporal con abundancias mayores desde los primeros meses del año hasta julio y los más bajos entre agosto y diciembre con una media de 18.286 ± 15.091 células/l, mientras que en el río Capaya, la media fue de 9.884 ± 7.535 células/l con máximos en febrero y abril 2011, representados principalmente por especies de los géneros *Nitzschia* y *Navicula* (Fig. 7). La proporción mensual de microalgas estuvo representada en la mayoría de los meses con más del 90 % de diatomeas, a excepción de los meses de máximas precipitaciones, en los cuales hubo un ligero aumento de la abundancia de cianobacterias.

En cuanto a las estaciones marinas, se observó que los dos frentes tuvieron mayor número de especies que

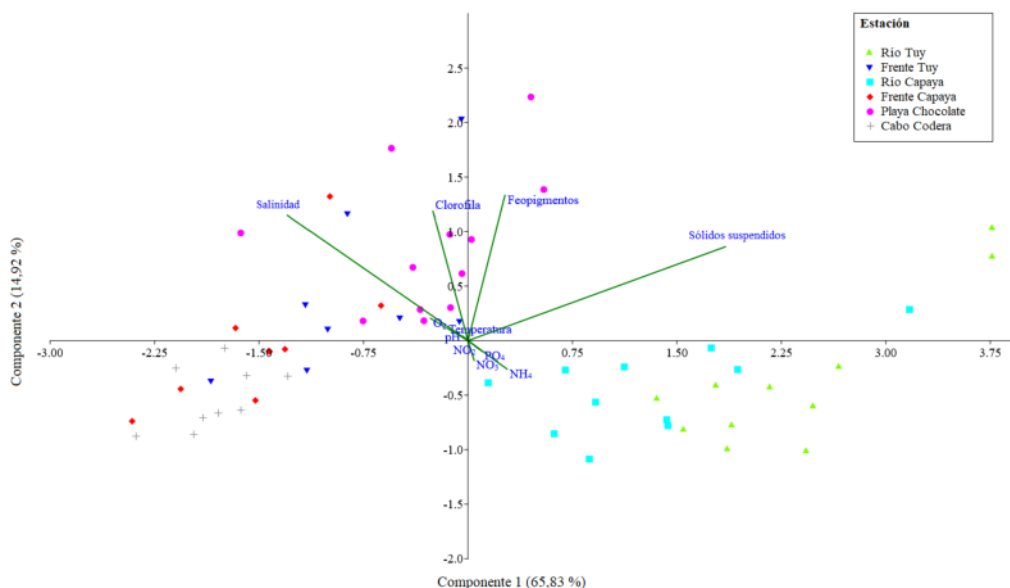


Fig. 5. Análisis de los Componentes Principales (ACP) con las variables físico-químicas y los pigmentos estimados entre Cabo Codera y Paparo en el período abril 2010-abril 2011

el resto de las estaciones, con una media de 25 ± 10 especies, mayor cantidad entre junio y agosto y valores más bajos durante los primeros meses del año (Fig. 6). De esta riqueza, más del 60% de las especies fueron diatomeas, mientras que el 30% eran dinoflagelados y el resto, cianobacterias, siendo las diatomeas: *Chaetoceros lorenzianus*, *Coscinodiscus perforatus*, *Nitzschia acicularis*, *Pseudo-nitzschia pseudodelicatissima*, *Rhizosolenia setigera* y los dinoflagelados: *Triplos furca* y *Prorocentrum micans* las especies más frecuentes.

En la estación Frente Tuy, se presentó una densidad media de $881.530 \pm 2.212.498$ células/l y dos máximos en agosto ($7.244.582$ células/l) y diciembre ($2.236.970$ células/l) representados en casi la totalidad por diatomeas, siendo *Chaetoceros affinis*, *Pseudo-nitzschia* spp, *Asteroplanus karianus* y otras del género *Chaetoceros*, las especies más representativas de esta estación, mientras que en Frente Capaya, se observó una media inferior con 19.217 ± 14.921 células/l, valores superiores entre enero y marzo de 2011, alcanzando una densidad de 33.300 células/l y las más bajas en abril y de agosto a octubre, con un valor mínimo de 1.230 células/l (Fig. 7). La abundancia de esta estación tuvo una representación similar a la del Frente Tuy, aunque los dinoflagelados dominaron la estructura comunitaria durante los meses de máximas precipitaciones y la cianobacteria *Trichodesmium thiebautii*, más de la mitad de la abundancia total en julio. Las especies más representativas fueron: *Pseudo-nitzschia* spp, *Scripsiella acuminata*, *Asterionellopsis glacialis*, *Triplos furca* y *Trichodesmium thiebautii*.

En Playa Chocolate, la riqueza media fue de 14 ± 6 especies con los valores superiores en julio, septiembre,

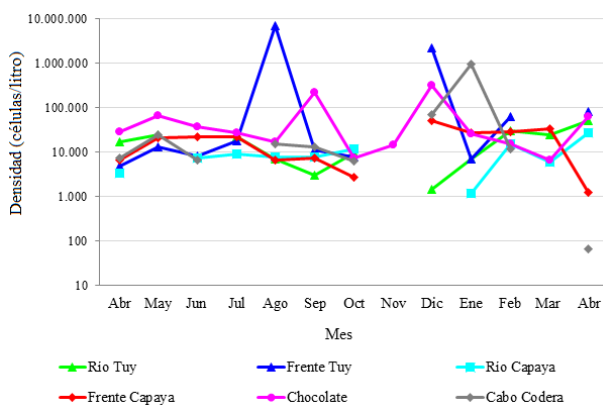


Fig. 6. Variación espacial y temporal de la riqueza de especies del microfitoplancton de la zona costera entre Cabo Codera y Paparo en el período abril 2010-abril 2011.

diciembre y abril 2011 (Fig. 6), siendo *Asterionellopsis glacialis*, *Coscinodiscus wailesii*, *Nitzschia acicularis*, *Pseudo-nitzschia pseudodelicatissima*, *Catocombas gaillonii* y *Prorocentrum micans* las especies más frecuentes. Se observó mayor riqueza de diatomeas, a excepción de abril 2011, en el cual hubo mayor riqueza de dinoflagelados. La abundancia total presentó una media de 65.967 ± 95.478 células/l, siendo en la mayoría de los muestreos, inferiores a 70.000 células/l, a excepción de septiembre y diciembre, cuando se obtuvo una densidad superior (Fig. 7), representada en un 90% por la especie *Guinardia delicatula*.

En la estación Cabo Codera, la riqueza media fue de 19 ± 4 especies, con una representación similar a la de los frentes, en cuanto a grupos taxonómicos. Las especies más frecuentes fueron *Chaetoceros pseudocurvisetus*, *Coscinodiscus perforatus*, *Helicotheca tamensis*, *Lyrella lyra*, *Nitzschia acicularis*, *Pseudosolenia calcar-avis*, *Triplos furca*, *Triplos massiliensis*, *Triplos triplos*, *Noctiluca scintillans* y *Prorocentrum micans*, observándose la presencia de especies más oceánicas. La abundancia media fue de 114.830 ± 308.672 células/l, mostrando un máximo en enero con 991.500 células/l, en el que la especie más representativa fue *Pseudonitzschia seriata* con una densidad de 601.200 células/l. El valor de abundancia más bajo se obtuvo en abril de 2011 con 7.458 células/l. En general, se obtuvo una proporción de diatomeas superior al 60% en la mayoría de los meses, a excepción de junio, octubre y abril de 2011, donde los dinoflagelados dominaron la comunidad.

A pesar de las diferencias en la abundancia de organismos entre las estaciones de muestreo ($R = 0,5953$;

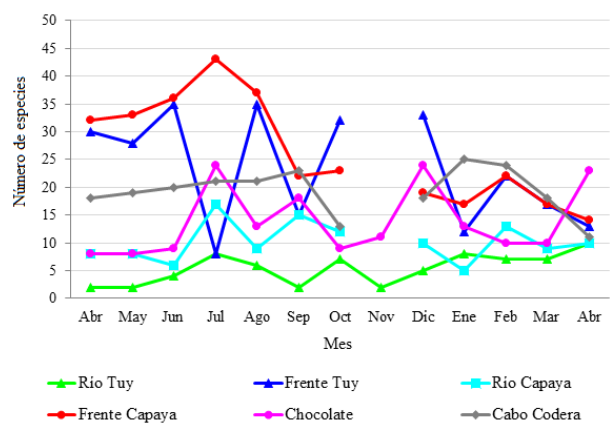


Fig. 7. Variación espacial y temporal de la abundancia del microfitoplancton de la zona costera entre Cabo Codera y Paparo en el período abril 2010-abril 2011

$p < 0,05$), donde sólo resultaron similares los dos frentes, se observó un patrón temporal similar entre ellas, debido a que hubo una estabilidad de la abundancia durante los primeros meses de muestreo hasta julio, en el cual se iniciaron oscilaciones relacionadas a la intensidad de las lluvias (Fig. 7). Sin embargo, en la prueba ANOSIM, no se detectaron diferencias significativas entre los meses ($R = -0,0502$; $p > 0,05$).

En cuanto al índice de diversidad de Shannon-Wiener, los valores fluctuaron entre 0,29 y 3,90 bits/célula, siendo menor en la estación Río Tuy con una media de $1,49 \pm 0,79$ bits/célula y mayor en el Río Capaya con $2,86 \pm 0,36$ bits/célula, aunque en las estaciones marinas se obtuvo una media de $2,44 \pm 0,75$ bits/célula. Estas diferencias entre las estaciones dulceacuícolas y marinas se evidencian en el nMDS (Fig. 8) y en la prueba SIMPER, la cual arrojó valores de disimilitud superiores al 68 % con una contribución a estas diferencias de más de 40 especies. Las muestras dentro de la misma estación presentaron mayor similitud en Río Tuy, Frente Tuy y

Frente Capaya con similitud alrededor del 60%, mientras que el resto fluctuaron cerca del 50%.

Al comparar las estaciones, se obtuvo una similitud entre los ríos del 28% de las cuales, las especies *Navicula* spp, *Amphora* sp y *Pleurosigma affine* contribuyeron con el 30% de esta similitud. Al comparar todas las estaciones, incluyendo las fluviales y marinas, se obtuvo una similitud inferior al 10% mientras que al considerar solo las estaciones marinas, se obtuvo una similitud del 31% entre las estaciones más cercanas a los ríos en la que *Nitzschia acicularis*, *Pseudo-nitzschia* spp, *Dinophysis caudata*, *Protoperidinium oblongum* y *Triplos dens* contribuyeron en mayor proporción a esta similitud; mientras que, los frentes con Playa Chocolate y Cabo Codera presentaron similitud cercana al 25% y del 15%, respectivamente, siendo *Catacombas gailonii*, *Chaetoceros lorenzianus*, *Chaetoceros pseudocurvicetus*, *Coscinodiscus wailessi*, *Nitzschia acicularis*, *Pseudo-nitzschia* spp, *Dinophysis caudata*, *Prorocentrum micans*, *Triplos furca* y *Triplos massilensis* las especies que contribuyeron más a estas diferencias.

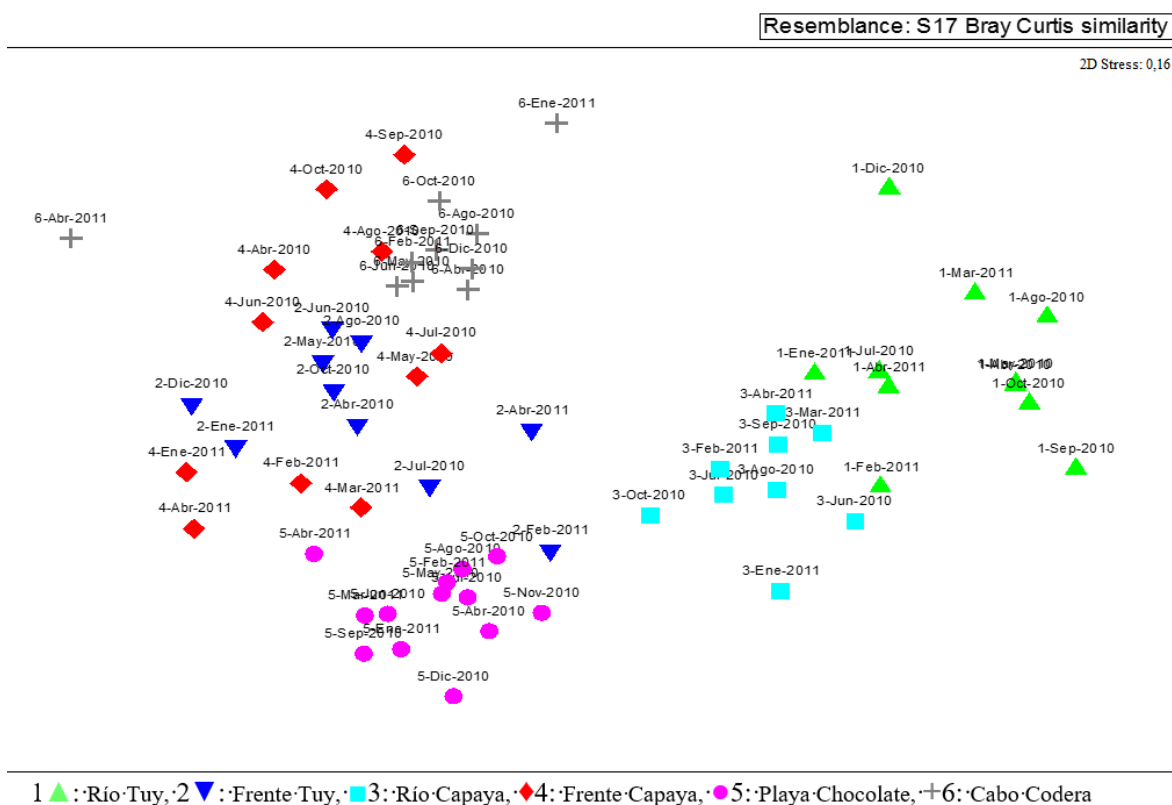


Fig. 8. Análisis de ordenación de escala multidimensional no métrica del microfitoplancton de la zona costera entre Cabo Codera y Paparo en el periodo abril de 2010 - abril de 2011.

La clorofila *a*, como indicador de la abundancia fitoplanctónica, presentó valores medios de $2,94 \pm 4,55 \mu\text{g/l}$ en las estaciones fluviales y $5,11 \pm 6,45 \mu\text{g/l}$ en las marinas en un intervalo entre 0 y $112,82 \mu\text{g/l}$ y un patrón de dilución en sentido este-oeste interrumpido por un aumento en la estación Playa Chocolate. Temporalmente, los valores más altos se encontraron de abril a junio de 2010 y de febrero a abril de 2011 (Fig. 8). Por su parte, los feopigmentos presentaron un patrón distinto al de la clorofila *a* con una media de $2,27 \pm 7,81 \mu\text{g/l}$ en las estaciones fluviales, $2,54 \pm 8,71 \mu\text{g/l}$ en las marinas y un máximo de $56,52 \mu\text{g/l}$ en la estación Frente Tuy. Entre enero y abril, se observaron aumentos de estas variables, sobre todo en las estaciones marinas, mientras que entre mayo y diciembre los valores se mantuvieron más bajos (Fig. 9).

Finalmente, la correlación entre las variables ambientales y la estructura comunitaria del microfitoplancton, estimada a partir del análisis BioEnv, arrojó que la salinidad fue la variable que más incidió en la distribución de las especies con 54,3% de correlación, indicando la influencia de los ríos sobre la distribución del microfitoplancton de la zona estudiada.

DISCUSIÓN

En este estudio se evidenció la influencia de los ríos en la variabilidad espacial de las variables físicas y químicas del agua de las estaciones marinas, en la que aguas de menor salinidad y mayor carga de nutrientes y sólidos suspendidos son descargadas al mar y dispersadas en sentido este-oeste, de acuerdo al patrón de corrientes prevalente (VIALE-RIGO *et al.* 1999, HERRERA & BONE 2011). Esta zona constituye un área de productividad

biológica importante, la cual además de recibir las aguas residuales provenientes de Caracas y otras localidades del área metropolitana mediante la descarga del río Tuy, tiene influencia de otros cuerpos de agua durante la época de precipitaciones y el enriquecimiento de nutrientes durante el periodo de surgencia costera que ocurre en los primeros meses del año (CASTELLANOS *et al.* 2002; HERRERA & BONE 2011). Esto se demuestra con los aumentos de la concentración de los nutrientes y de la clorofila *a* en el año, los cuales coinciden con los resultados obtenidos por FERRAZ-REYES (1983) para la cuenca Tuy-Cariaco, quien incluyó al Cabo Codera y Playa Higuerote entre sus estaciones de muestreos.

De acuerdo a lo indicado por HERRERA & BONE (2011), el río Tuy influye sobre más de 750 km^2 de la zona costera con aportes de $659,61 \pm 503,27 \text{ g/s}$ de nitrógeno total, $52 \pm 53,09 \text{ g/s}$ de fósforo total y $9.320,84 \pm 9.728,15 \text{ g/s}$ de material sedimentario, además de un caudal de agua dulce de $246,39 \text{ m}^3/\text{s}$ que genera un gradiente de salinidad en la zona que se incrementa en época de lluvias. Esta carga mantiene fertilizadas las aguas, influyendo sobre la productividad fitoplanctónica, a tal punto que se consiguieron concentraciones de oxígeno disuelto bajo condiciones de sobresaturación, sobre todo cuando las lluvias fueron más intensas. Sin embargo, esta variable presentó sus valores más bajos en la estación río Tuy, la cual posee condiciones reductoras, posiblemente por la presencia de altas concentraciones de materia orgánica que requieren oxígeno para la oxidación de los estos compuestos (LIVINGSTON 2001).

Por otro lado, se pone en evidencia el incremento de las concentraciones de los nutrientes y de la salinidad, acompañado de una disminución de la temperatura

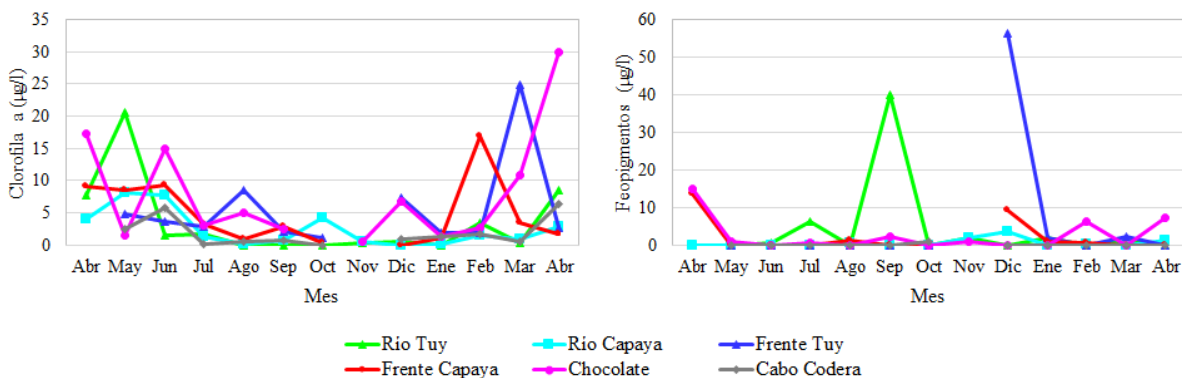


Fig. 9. Variación espacial y temporal de las concentraciones de clorofila *a* y feopigmentos de la zona costera entre Cabo Codera y Paparo en el período abril 2010-abril 2011

superficial del agua durante los primeros meses del año, los cuales son indicadores del ascenso de aguas subsuperficiales, que traen como consecuencia el aumento de la abundancia planctónica (FERRAZ-REYES 1983; TROCCOLI 1989; PIRELA-OCHOA *et al.* 2008). Este fenómeno fue demostrado en la zona mediante la observación de un foco de surgencia en el Cabo Codera en febrero y marzo con una extensión de 10.000 km², en el que la deriva de la pluma se extendía hacia el noroeste y hacia el norte (CASTELLANOS *et al.* 2002).

Con relación a la variabilidad espacial de los nutrientes, las estaciones con concentraciones mayores de fósforo fueron Playa Chocolate y Río Tuy, las cuales reciben una descarga constante de aguas negras y fertilizantes, producto de las actividades agrícolas que se practican en la zona. Estos aportes de nutrientes suelen ser importantes en muchas zonas costeras y por lo general, son subestimados (DUBRAVKO *et al.* 1995). En cuanto a los nutrientes nitrogenados, se observó la prevalencia del nitrato en las estaciones marinas, que es la forma química oxidada del nitrógeno inorgánico, lo cual se explica con la condición oxidativa de la zona. Esta condición favorece el crecimiento de las diatomeas, las cuales son especies oportunistas con capacidad de captación rápida de nutrientes (WHELLER *et al.* 1982; ZEHR *et al.* 1989). De hecho, se pudo notar que cuando las concentraciones de amonio resultaron más bajas, la abundancia de diatomeas manifestó incrementos.

Con relación a la comunidad fitoplanctónica, el número de especies observadas y el grado de heterogeneidad es un aspecto relevante de este estudio, debido a que el área estudiada está en la transición entre la zona costera central de Venezuela, caracterizada por presentar condiciones oligotróficas debido a una plataforma continental estrecha y el inicio de la zona oriental con la influencia de la surgencia costera estacional y el aporte fluvial de algunos ríos (HERRERA *et al.* 1980; CASTELLANOS *et al.* 2002; HERRERA & BONE 2011). Esto se manifiesta con la presencia de especies oceánicas, tales como los dinoflagelados pertenecientes a los géneros *Ornithocercus*, *Tripes* y *Ceratocorys*, representantes bentónicos de los géneros: *Coolia*, *Diplopsalis*, *Gambierdiscus*, *Ostreopsis*, *Pleurosigma*, *Trieres*, *Auricula*, *Amphora* y *Surirella*, así como especies costeras de los géneros *Nitzschia* y *Navicula* (SPINIELLO 1996; VILA *et al.* 2001). Asimismo, la presencia de la cianobacteria planctónica *Trichodesmium thiebauthii*, adaptada a cuerpos de agua oligotróficas y de otras

cianobacterias y euglenofitas que más bien, son una evidencia de la influencia de aguas de origen continental, incrementan la diversidad de esta comunidad (HOFFMAN 1999; LIVINGSTON 2001; TRIEMER & ZAKRYS 2015).

Por otro lado, aunque no hubo evidencias de proliferaciones tóxicas durante los muestreos realizados, se observó la presencia de las especies: *Alexandrium tamarense*, *Scirpsiella acuminata*, *Dinophysis* spp, *Gymnodinium* sp, *Goniaulax digitalis*, *Diplopsalis lenticula*, *Coolia monotis* y *Ostreopsis siamensis*, que son potencialmente productoras de este fenómeno (FAO 2005).

En general, el fitoplancton estuvo principalmente representado por las diatomeas, tanto en número de especies como en abundancia, las cuales suelen ser el grupo más abundante de la comunidad fitoplanctónica de áreas costeras, debido a su capacidad de asimilación rápida de nutrientes y su tasa reproductiva (MARGALEF 1980; TRIANTAFYLLOU *et al.* 2001; SARTHOU *et al.* 2004). Las diatomeas más relevantes en el estudio en cuanto a su abundancia fueron *Nitzschia* spp, *Thalassiosira aestivales*, *Pseudonitzschia* spp, *Navicula* spp, *Chaetoceros* spp, *Coscinodiscus* spp, *Catacombas gaillonii* y *Asterionellopsis glacialis*, las cuales son especies costeras características de aguas turbulentas (MARGALEF 1965; MAIDANA *et al.* 2011).

Al respecto, SPINIELLO (1996) señala que el grupo de las diatomeas a nivel nacional, presenta una riqueza de 385 especies y 25 variedades agrupadas en 99 géneros, de los cuales *Coscinodiscus*, *Chaetoceros*, *Navicula* sp y *Nitzschia* sp reúnen a más del 35 % de las especies, incluyendo aquellas especies que se han reubicado en otros géneros pero en algún momento formaron parte de estos, tal como se observa en los resultados obtenidos en este estudio, que además presentan una amplia distribución a lo largo de las costas del país e incluso en otras regiones del mundo, tal como lo describe, LOZANO-DUQUE *et al.* (2010) para el Caribe colombiano, OKOLODKOV & BLANCO (2011) para el Golfo de México y AJANI *et al.* (2016) para las costas australianas.

Los dinoflagelados constituyeron el segundo grupo más representativo en las estaciones marinas tanto en riqueza como abundancia. Por ejemplo, la relación de la abundancia entre diatomeas y dinoflagelados en la estación Cabo Codera fue más equitativa en la mayoría de los meses, mientras que frente a los ríos, en unos pocos meses llegaron a abundar los dinoflagelados, lo cual se explica por el hecho de que los dinoflagelados

suelen estar más adaptados a la vida en alta mar y por ende, dominan sobre las diatomeas en aguas oceánicas (LINDENSCHMIDT & CHORUS 1998). Cuando existe una influencia de aguas continentales en el mar, en el cual ocurren procesos de mezcla, esta relación se revierte y disminuye la cantidad de estos organismos con respecto a las diatomeas (MARGALEF 1965).

Con relación a la abundancia del microfitoplancton, en este estudio se obtuvo una media por debajo de las abundancias obtenidas en el Golfo de Cariaco, en el cual se registraron valores entre 200.000 y 2.300.000 células/l (LA BARBERA *et al.* 1999; CALVO-TRUJILLO *et al.* 2018), en La bahía de Charagato, isla de Cubagua con valores entre 980 y 746.980 células/l (PIRELA-OCHOA *et al.* 2008), la bahía El Tablazo, ubicada en el sistema de Maracaibo con valores entre 4×10^7 y 55×10^7 células/l (BRICEÑO *et al.* 2009). Sin embargo, fue superior a la obtenida en el Parque Nacional Archipiélago Los Roques con abundancias entre 14.925 y 64.561 células/l (PÉREZ-CASTRESANA *et al.* 2014), la plataforma nororiental de Venezuela con máximos de 300.000 células/l (VALERA *et al.* 2003), la zona oceánica de la Plataforma Deltana, la cual tuvo una media de 9.450 células/l (MARTÍN *et al.* 2007), la isla La Tortuga con valores entre 1.430 y 45.980 células/l (RODRÍGUEZ-CENTENO *et al.* 2010), Isla de Aves con abundancias de 1.999 células/l en 2011 y 1.546 células/l en 2012 (PEREIRA *et al.* 2018) y la zona oeste del estado Miranda con abundancias medias entre 839 y 156.333 células/l (PEREIRA 2019), lo cual posiblemente esté relacionado a la recarga continua de nutrientes por los ríos y quebradas que descargan en la zona.

Con relación al índice de diversidad, se estimaron valores altos de acuerdo a lo establecido por MARGALEF (1980), debido a la presencia de muchas especies y escasa dominancia, lo cual indica que la comunidad se encontraba en las primeras etapas de la sucesión, posiblemente por la ocurrencia de perturbaciones ambientales intermedias como la descarga de agua dulce, lo cual se considera un factor de estrés que no permite el establecimiento de una comunidad vieja (YAMAMOTO & HATTA 2004). Estos resultados coinciden con los valores reportados por LOZANO-DUQUE *et al.* (2010) para la desembocadura del río Magdalena, en Colombia.

En cuanto a la variabilidad temporal del microfitoplancton y su relación con los cambios de las condiciones ambientales, se observó una correlación de su abundancia y composición con la salinidad y la concentración de fosfatos, que explicaron los aumentos

de la abundancia del fitoplancton durante la época de precipitaciones máximas y la época de surgencia costera. A pesar que la época de lluvias no marcó un descenso significativo de la densidad fitoplanctónica, si disminuyó su biomasa, estimada a partir de la concentración de clorofila *a*, tal como lo observó FERRAZ-REYES (1983), lo cual posiblemente haya ocurrido debido a la dificultad de ingreso de la luz solar en la columna de agua por la cantidad de material particulado en el agua y la nubosidad. También, se observó una ligera disminución de la concentración de nutrientes en esta época y por ende de las diatomeas, demostrando la respuesta del fitoplancton ante las variaciones espaciales y temporales de las condiciones hidrográficas (MARGALEF 1980; FALKOWSKI *et al.* 1998; GREGG & CONKRIGHT 2002).

Estos resultados resaltan la importancia de la realización de estudios sistemáticos en las zonas costeras para determinar las variables que influyen sobre los cambios estructurales de la comunidad fitoplanctónica, los cuales constituyen la base para explicar aspectos dinámicos del ecosistema pelágico, establecer su capacidad de carga y la salud ambiental e implementar planes y programas de gestión ambiental que garanticen la preservación de los ecosistemas mediante el uso racional de los servicios ambientales que ofrecen en el tiempo (MILLÁN & LOYA 1993). Sin embargo, para conocer todas las variables que determinan la distribución del fitoplancton, no se debe obviar el efecto de los factores biológicos, en los que las interacciones con otros organismos, pudieran incidir de manera importante en su dinámica (TILSTONE *et al.* 2000; AUBRY *et al.* 2004).

CONCLUSIONES

Este estudio amplía el conocimiento sobre la diversidad biológica de una de las zonas marinas con influencia de agua dulce más importantes de la costa central del país, mostrando una comunidad fitoplanctónica diversa característica de aguas turbulentas, en la que se evidencia un gradiente continente – océano relacionado con el aporte de aguas continentales durante la época de precipitaciones máximas, un gradiente este-oeste relacionado a la dilución de los nutrientes descargados por los ríos y desplazados por las corrientes marinas y un ascenso de aguas profundas durante los primeros meses del año.

AGRADECIMIENTOS

Este estudio fue financiado por Petróleos de Venezuela, S.A. Las muestras fueron analizadas en

los laboratorios de Ecotoxicología de la Gerencia de Ambiente de PDVSA Intevep y de Biología de la Universidad Simón Bolívar.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AJANI, P., G. HALLEGRAEFF, D. ALLEN, A. COUGHLAN, A. RICHARDSON, L. ARMAND, T. INGLETON & S. MURRAY. 2016. Establishing baselines: a review of eighty years of phytoplankton diversity and biomass in south-eastern Australia. *Oceanogr. Mar. Biol.* 54: 387-412.
- AL-YAMANI, F. & M. SABUROVA. 2011. *Illustrated guide on the benthic diatoms of Kuwait's Marine Environment*. Kuwait Institute for Scientific Research. Lucky Press. Kuwait. 352 pp.
- ARIYADEJ, C., R. TANSAKUL, P. TANSAKUL & S. ANGSUPANICH. 2004. Phytoplankton diversity and its relationships to the physico-chemical environment in the Bangland Reservoir, Yala Province. *Songklanakarin, J. Sci. Technol.* 26(5): 595-607.
- AUBRY, F., A. BERTON, M. BASTIANINI, G. SOCAL & F. ACRI. 2004. Phytoplankton succession in a coastal area of the NW Adriatic, over a 10 year sampling period (1990 – 1999). *Cont. Shelf Res.* 24: 97-115.
- BALECH, E. 1988. Los dinoflagelados del Atlántico Sudoccidental. Publicaciones del Instituto Español de Oceanografía. Madrid, España. 311 pp.
- BERÁRD-TERRIAULT, L., M. POULIN & L. BOSSÉ. 1999. *Guide d'identification du phytoplankton marin de l'estuarie et du Golfe de Saint-Laurent. Incluant également certains protozoaires*. Conseil National de Recherches du Canada. Ottawa, Canadá. 387 pp.
- BREWER, J. 1977. *Estudio taxonómico y distribución del fitoplancton del Golfo de Santa Fé y áreas adyacentes durante los años 1973-1974*. Trab. Grad. M. Sc. Ciencias Marinas, Universidad de Oriente, Cumaná, Venezuela, 112 pp.
- BRICEÑO, H., R. BUONOCORE, C. SANGRONIS, L. GARCÍA-PINTO, J. ROJAS, J. CHIRINOS, A. GONZÁLEZ & C. LÓPEZ. 2009. Composición y abundancia del plancton de la Costa Noreste de la Bahía El Tablazo, Sistema de Maracaibo, Venezuela. *Bol. Cent. Invest. Biol.* 43(4): 463-485.
- CALVO-TRUJILLO, A., K. RINCONES-REYES, J. DÍAZ-RAMOS, B. MÁRQUEZ-GARCÍA, S. SUBERO-PINO, E. ELISTA-RAMÍREZ & L. TROCCOLI-GHINAGLIA. 2018. Distribución espacial y temporal del fitoplancton en el golfo de Cariaco, estado Sucre, Venezuela, febrero 2014 – enero 2015. *Bol. Invest. Mar. Cost.* 47 (2): 63-82.
- CAPOBIANCO, J., J. CARDENAS, J. CRUZ, E. DUBUC, D. ESCLASANS, L. GIL, J. GONZÁLEZ, E. KLEIN, E. LAYA, R. LAZO, L. MALAVE, R. MARTÍNEZ, P. MILOSLAVICH, J. PAPADAKIS, J. POSADA, A. RAMOS, D. SANCHEZ, C. VILLALBA, G. WALKER & E. YERENA. 2008. *Prioridades de PDVSA en la conservación de la biodiversidad en el Caribe Venezolano*. Petróleos de Venezuela, S.A., Universidad Simón Bolívar, The Nature Conservancy. Caracas, Venezuela. 72 pp.
- CASTELLANOS, P., R. VARELA & F. MULLER-KARGER. 2002. Descripción de las áreas de surgencia al sur del mar Caribe examinadas con el sensor infrarrojo AVHRR. *Mem. Soc. Cs. Nat. La Salle* 154: 55-76.
- CHRETIENNOT-DINET, M., A. SOURNIA, M. RICARD & C. BILLARD. 1993. A classification of the marine phytoplankton of the world from class to genus. *Phycol.* 32(3): 159-179.
- CLARKE, K., R. GORLEY, P. SOMERFIELD & R. WARWICK. 2014. *Change in marine communities: An approach to statistical analysis and interpretation*. PRIMER-E: Plymouth Marine Laboratory, Plymouth, UK. 255 pp.
- CUPP, E. 1943. Marine plankton diatoms of the West Coast of North America. *Bull. Scripps Inst. Oceanogr. Tech. Ser.* 15: 1-238.
- DUBRAVKO, J., N. RABALAIS, R. TURNER & Q. DORTCH. 1995. Changes in nutrient structure of river-dominated coastal waters: stoichiometric nutrient balance and its consequences. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 40: 339-356.
- FALKOWSKI, P., R. BARBER & V. SMETACEK. 1998. Biogeochemical controls and feedback on ocean primary production. *Science*, 281: 200-206.
- FERGUSON, J. 1968. *Dinoflagellates of the Caribbean Sea and adjacent areas*. University of Miami. Press Florida. EE.UU. 143 pp.
- FERRAZ-REYES, E. 1983. Estudio del fitoplancton en la Cuenca Tuy-Cariaco, Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela.* 22(1&2): 111-124.
- FOOD AND AGRICULTURE ORGANIZATION OF THE UNITED NATIONS (FAO). 2005. *Biotoxinas marinas*. FAO Food and Nutrition. Paper Nro. 80. Roma. 278 pp.

- GAMBOA-MÁRQUEZ, J., I. SÁNCHEZ-SUÁREZ & A. LA BARBERA-SÁNCHEZ. 1994. Dinoflagelados (Pyrrhophyta) del Archipiélago Los Roques (Venezuela): Familias Prorocentraceae y Ostreopsidaceae. *Acta Cient. Venez.* 45: 140–152.
- GARCÍA, G. 2011. *Estructura comunitaria del fitoplancton y su relación con algunas condiciones hidrográficas en Chichiriviche, estado Vargas (enero-diciembre 2009)*. Trab. Grad. Lic. Biología Marina, Universidad de Oriente, Boca de Río, Venezuela, 83 pp.
- GÓMEZ, E., J. DÍAZ & I. SÁNCHEZ. 2000. Abundancia y biomasa del fitoplancton de la playa de San Luís, Cumaná, Venezuela (junio 1995 – mayo, 1996). *Ciencias* 8(1): 41-52.
- GREGG, W. & M. CONKRIGHT. 2002. Decadal changes in global ocean chlorophyll. *Geophys. Res. Lett.* 29: 17-30.
- GUIRY, M. & G. GUIRY. 2020. AlgaeBase. Disponible en: <http://www.algaebase.org> (revisada marzo 2020).
- HALIM, I. 1967. Dinoflagellates of the South-East Caribbean (East Venezuela). *Inst. Rev. Ges. Hydrobio.* 52: 701-755.
- HAMMER, O., D. HARPER & P. RYAN. 2001. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica* 4(1): 9 pp. Disponible en http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm (revisada mayo 2019).
- HERRERA, L., G. FEBRES & J. ANDRÉS. 1980. Distribución de las masas de agua y sus vinculaciones dinámicas en el sector centro-occidental venezolano, Mar Caribe. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela* 19 (1&2): 93-118.
- HERRERA, A. & D. BONE. 2011. Influence of riverine outputs on sandy beaches of Higuero, central coast of Venezuela. *Lat. Am. J. Aquat. Res.* 39(1): 56-70.
- HOFFMANN, L. 1999. Marine cyanobacteria in tropical regions: diversity and ecology. *Eur. J. Phycol.* 34: 371-379.
- LA BARBERA, A., J. GAMBOA & W. SENIOR. 1999. Fitoplancton del Golfo de Cariaco, estado Sucre, Venezuela. *Rev. Biol. Trop.* 47(1): 57-63.
- LEVINTON, J. 2001. *Marine biology: Function, biodiversity, ecology*. Oxford Press. Oxford, U.K. 515 pp.
- LINDENSCHMIDT, K. & I. CHORUS. 1998. The effects of water column mixing on phytoplankton succession, diversity and similarity. *J. Plankton Res.* 20(10): 1927-1951.
- LIVINGSTON, R. 2001. *Eutrophication processes in coastal systems: origin and succession of plankton blooms and effects on secondary production in gulf coast estuaries*. John Andreasen CRC Press. Florida, EE.UU. 327 pp.
- LORENZONI, L., R. THUNELL, C. BENITEZ-NELSON, E. MONTES, R. VARELA, Y. ASTOR & F. MULLER-KARGER. 2019. From land to the ocean: the interplay between allochthonous and autochthonous contribution to particles in nepheloid layers of the Cariaco Basin, Venezuela. *J. Geophys. Res. Biogeo.* 124(11): 3191-3207.
- LOZANO-DUQUE, Y., L. VIDAL & G. NAVAS. 2010. *La comunidad fitoplanctónica en el mar Caribe colombiano*. En: *Biodiversidad del margen continental del Caribe colombiano*. Ed. Invemar. Serie de Publicaciones Especiales, Invemar No. 20 p. 4588.
- MAIDANA, N., C. SEELIGMANN & M. MORALES. 2011. El género *Navicula sensu stricto* (Bacillariophyceae) en humedales de altura de Jujuy, Argentina. *Bol. Soc. Arg. Bot.* 46 (1-2): 13-29.
- MANDELLI, E. & E. FERRAZ-REYES. 1982. Primary production and phytoplankton dynamics in a tropical inlet, Gulf of Cariaco, Venezuela. *Inter. Rev. Ges. Hydrobiol.* 67: 85-95.
- MARGALEF, R. 1965. Composición y distribución del fitoplancton. *Mem. Soc. Cienc. Nat. La Salle* 25 (70-72): 141-205.
- MARGALEF, R. 1980. *Ecología*. Ediciones Omega. Barcelona, España. 951 pp.
- MÁRQUEZ, B. 2015. *Dinámica del mesozooplancton en el sector oriental (Saco) del golfo de Cariaco, estado Sucre, Venezuela*. Trab. Grad. Doctoral, Universidad Central de Venezuela, Caracas, Venezuela, 137 pp.
- MARTÍN, A., L. MALAVÉ, D. SÁNCHEZ, R. APARICIO, F. AROCHA, D. BONE, J. BOLAÑOS, J. BOLAÑOS-JIMÉNEZ, J. CASTAÑEDA, J. CÁRDENAS, A. CARBONINI, Y. DÍAZ, H. GUADA, E. KLEIN, R. LAZO, A. LEMUS, M. LENTINO, C. LIRA, C. LODEIROS, R. LÓPEZ, B. MARÍN, G. MARTÍNEZ, B. MÁRQUEZ, A. MÁRQUEZ, R. MOLINET, F. MORALES,

- J. POSADA, A. PRIETO, A. RIERA, C. RODRÍGUEZ, A. RAMÍREZ, W. SENIOR, P. SOLANA, H. SEVEREYN, P. SPINIELLO, E. VALERA, C. YANES & E. ZOPPI. 2007. *Línea base ambiental Plataforma Deltana*. Eds. Martín, A. & D. Bone. Petróleos de Venezuela, S. A. - Universidad Simón Bolívar. Caracas, Venezuela. 176 p.
- MILLÁN, E. & D. LOYA. 1993. Variabilidad temporal del fitoplancton en una zona costera del noroeste de baja California. *Cienc. Mar.* 19(1): 61-74.
- OKOLODKOV, Y. & R. BLANCO. 2011. *Diversidad de microalgas marinas y de aguas salobres*. En: *La biodiversidad en Veracruz: estudio de estado*. Ed. A. Cruz. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Gobierno del Estado de Veracruz, Universidad Veracruzana, Instituto de Ecología, A.C. México. p. 55-69.
- PERAGALLO, M. 1965. *Diatomés marines du France*. A Asher Co. Amsterdam, Holanda. 365 pp.
- PEREIRA, C., R. QUIÑONES & V. HERNÁNDEZ. 2018. Fitoplancton del Refugio de Fauna Silvestre Isla de Aves: el territorio venezolano más septentrional. *Cienc. Amb. Clima* 1(1): 63-77.
- PEREIRA, C. 2019. *Dinámica del microfitobentos y su relación ecológica con el plancton de la zona costera central de Venezuela*. Trab. Grad. Doctoral, Universidad Central de Venezuela, Caracas, Venezuela, 227 pp.
- PÉREZ-CASTRESANA, G., E. VILLAMIZAR, R. VARELA & Y. FUENTES. 2014. Descripción preliminar del fitoplancton en seis arrecifes coralinos del Parque Nacional Archipiélago de Los Roques. *Acta Biol. Venez.* 34(2): 293-309.
- PIRELA-OCHOA, E., L. TROCCOLI & I. HERNÁNDEZ. 2008. Hidrografía y cambios en la comunidad del microfitoplancton de la bahía de Charagato, isla de Cubagua, Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela* 47(1): 3-15.
- REDFIELD, A., B. KETCHUM & F. RICHARDS. 1963. *The influence of organisms on the composition of sea-water*. En: *The sea*. Ed. M. Hill. Wiley Interscience. New York, EE.UU, p. 26-79.
- RODRÍGUEZ-CENTENO, M., J. DÍAZ-RAMOS, L. CHARZEDDINE, S. SUBERO-PINO & L. TROCCOLI-GHINAGLIA. 2010. Biomasa y abundancia del fitoplancton en la isla La Tortuga, Dependencia Federal, Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela* 49(1): 77-86.
- ROELKE, D., S. AUGUSTINE & Y. BUYUKATES. 2003. Fundamental predictability in multispecies competition: the influence of large disturbance. *Am. Nat.* 162(5): 615-623.
- ROMERO, O., R. THUNELL, Y. ASTOR & R. VARELA. 2008. Seasonal and interannual dynamics in diatom production in the Cariaco Basin, Venezuela. *Deep Sea Res. Part I*, 56: 571 – 581.
- ROUND, F., R. CRAWFORD & D. MANN. 1990. *The diatoms, biology y morphology of the genera*. Cambridge University Press, Cambridge, U.K. 747pp.
- SÁNCHEZ-SUÁREZ, I. 1994. *Ecología y dinámica del fitoplancton en arrecifes coralinos: un estudio en los islotes Dos Mosquises, Parque Nacional Archipiélago Los Roques, Venezuela*. Tesis de Doctorado, Universidad Central de Venezuela, Caracas, Venezuela, 200 pp.
- SARAVANAKUMAR, A., M. RAJKUMAR, G. THIVAKARAN & J. SESH SEREBIAH. 2008. Abundance and seasonal variations of phytoplankton in the creek waters of western mangrove of Kachchh-Gujarat. *J. Environ. Biol.* 29(2): 271-274.
- SARTHOU, G., K. TIMMERMANS, S. BLAIN & P. TRÉGUER. 2004. Growth physiology and fate of diatoms in the ocean: a review. *J. Sea Res.* 53: 25-42.
- SAUNDERS, R. & E. GLENN. 1969. *Diatoms. Memoirs of the Hourglass Cruises*. Vol X. Florida Department of Natural Resources Marine Research Laboratory. St. Petersburg. EE.UU. 38 pp.
- SCHWARZ, T. 2014. AmbiWeb GmbH. Clima Higuero. Caracas, Venezuela. Disponible en <http://es.climate-data.org/location/27656/> (revisada noviembre 2015).
- SIQUEIROS-BELTRONES, D., U. ARGUMEDO-HERNÁNDEZ, J. MURILLO-JIMÉNEZ & A. MARMOLEJO-RODRÍGUEZ. 2014. Diversidad de diatomeas bentónicas marinas en un ambiente ligeramente enriquecido con elementos potencialmente tóxicos. *Rev. Mex. Biodivers.* 85: 1065-1085.
- SOURNIA, A. 1986. *Atlas du phytoplancton marin*. Vol 1. Centre National de la Recherche Scientifique. Paris, Francia. 216 pp.
- SPINIELLO, P. 1996. Las diatomeas marino-costeras de Venezuela. *Caribb. J. Sci.* 32(4): 331-347.

- STOCK, C., J. JOHN, R. RYKACZEWSKI, R. ASCH, W. CHEUNG, J. DUNNE, K. FRIEDLAND, V. LAM, J. SARMIENTO & R. WATSON. 2017. Reconciling fisheries catch and ocean productivity. *PNAS* 23: 1441-1449.
- STRICKLAND, J. & T. PARSONS. 1972. A practical handbook of seawater analysis. *J. Fish. Res. Board Can.* 167: 1-310.
- TILSTONE, G., B. MINGUEZ, F. FIGUEIRAS & E. FERMÍN. 2000. Diatom dynamics in a coastal affected by upwelling: coupling between species succession circulation and biogeochemical processes. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 205: 23-41.
- TOMAS, C. 1996. *Identifying marine diatoms and dinoflagellates*. Academic Press. New York, EE.UU. 598 pp.
- TRIANTAFYLLOU, G., G. PETIHAKIS, C. DOUNAS & T. ATHANASIOS. 2001. Assessing marine ecosystem response to nutrient inputs. *Mar. Poll. Bull.* 43 (7-12): 175-186.
- TRIEMER, R. & B. ZAKRYŚ. 2015. *Photosynthetic euglenoids*. En: *Freshwater algae of North America: ecology and classification*. Eds. J. Wehr, R. Sheath & P. Kociolek. Academic Press. EE.UU. p. 459-483.
- TROCCOLI, L. 1989. *Análisis cualitativo y cuantitativo del fitoplancton de la Bahía de Charagato, Isla de Cubagua, Venezuela*. Trab. Grad. M. Sc. Ciencias Marinas, Universidad de Oriente, Cumaná, Venezuela. 78 pp.
- UTERMÖHL, H. 1958. Zur vervollkommnung der quantitativen Phytoplankton Methodik. *Mitt. Verein. Theor. Argiew. Limnol.* 9: 1-38.
- VALERA, R., F. CARVAJAL & F. MULLER-KARGER. 2003. El fitoplancton en la plataforma nororiental de Venezuela. Estación de Investigaciones Marinas de Margarita. *Fund. La Salle Cienc. Nat.* Contribución 210: 263-292.
- VIALE-RIGO, M., P. MASCIANGIOLI & W. GUTTLER. 1999. *Simulación y trayectoria de derrames de gasolina, diesel, y Disolago en la Planta de Distribución Carenero*. Informe Técnico. PDVSA Intevep, Los Teques, Venezuela, 124 pp.
- VILA, M., E. GARCES & M. MASÓ. 2001. Potentially toxic epiphytic dinoflagellate assemblages on macroalgae in the NW Mediterranean. *Aquat. Microb. Ecol.* 26: 51-60.
- WHELLER, P., P. GILBERT & J. MCCARTHY. 1982. Ammonium uptake and incorporation by Chesapeake Bay phytoplankton: short terms uptake kinetics. *Limnol. Oceanogr.* 27 (6): 1113-1128.
- YAMAJI, I. 1996. *Illustration of the marine plankton of Japan*. Hoikusha Publishers. Osaka, Japan. 109 pp.
- YAMAMOTO, T. & G. HATTA. 2004. Pulsed nutrient supply as a factor inducing phytoplankton diversity. *Ecol. Model.* 171: 247-270.
- YUSUF, Z. 2020. Phytoplankton as bioindicators of water quality in Nasarawa reservoir, Katsina State Nigeria. *Acta Limnol. Bras.* 32(4): 1-11.
- ZEHR, J., D. CAPONE & M. FALKOWSKI. 1989. Rapid incorporation of $^{13}\text{NO}_3$ by NH_4 – limited phytoplankton. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 51 (3): 237-241.

RECIBIDO: JUNIO 2020

ACEPTADO: AGOSTO 2020

ANEXO 1. Listado de especies de microalgas identificadas en la zona costera entre Cabo Codera y Paparo entre abril 2010 - abril 2011

Diatomeas

<i>Amphora laevis</i>	RM	<i>Chaetoceros holcsalticus</i>	M
<i>Asterionellopsis glacialis</i>	RM	<i>Chaetoceros lacinosus</i>	M
<i>Asteroplanus karianus</i>	RM	<i>Chaetoceros laevis</i>	M
<i>Auricula</i> sp.	RM	<i>Chaetoceros lorenzianus</i>	M
<i>Bacteriastrum hyalinum</i>	M	<i>Chaetoceros messanensis</i>	M
<i>Bellerochea malleus</i>	M	<i>Chaetoceros peruvianus</i>	M
<i>Catacombas gaillonii</i>	RM	<i>Chaetoceros pseudocurvisetus</i>	M
<i>Chaetoceros affinis</i>	M	<i>Chaetoceros teres</i>	M
<i>Chaetoceros anastomosans</i>	M	<i>Cerataulina pelagica</i>	M
<i>Chaetoceros bacteriastruus</i>	M	<i>Climacodium frauenfeldianum</i>	M
<i>Chaetoceros coarctatus</i>	M	<i>Climacosphenia moniligera</i>	M
<i>Chaetoceros compressus</i>	M	<i>Coscinodiscus centralis</i>	M
<i>Chaetoceros constrictus</i>	M	<i>Coscinodiscus granii</i>	M
<i>Chaetoceros costatus</i>	M	<i>Coscinodiscus perforatus</i>	M
<i>Chaetoceros danicus</i>	M	<i>Coscinodiscus wailesii</i>	M
<i>Chaetoceros debilis</i>	M	<i>Cylindrotheca closterium</i>	M
<i>Chaetoceros decipiens</i>	M	<i>Cymbella</i> sp.	R
<i>Chaetoceros dictyota</i>	M	<i>Dactyliosolen fragilissimus</i>	M
<i>Chaetoceros didymus</i>	M	<i>Detonula pumila</i>	M
<i>Chaetoceros gracilis</i>	M	<i>Diploneis</i> sp.	R

Diatomeas

<i>Ditylum brighwellii</i>	M	<i>Neocalyptrella robusta</i>	M
<i>Eucampia zodiacus</i>	M	<i>Nitzschia acicularis</i>	RM
<i>Guinardia delicatula</i>	M	<i>Nitzschia angularis</i>	RM
<i>Guinardia flaccida</i>	M	<i>Nitzschia fluminensis</i>	RM
<i>Guinardia striata</i>	M	<i>Nitzschia longissima</i>	M
<i>Gyrosigma</i> sp.	RM	<i>Nitzschia reversa</i>	M
<i>Haslea wawriake</i>	M	<i>Nitzschia rostrata</i>	RM
<i>Helicotheca tamesis</i>	M	<i>Nitzschia sigma</i>	R
<i>Hemiaulus hauckii</i>	M	<i>Pinnunavis yarrensii</i>	M
<i>Hemiaulus membranaceus</i>	M	<i>Pleurosigma affine</i>	RM
<i>Hemiaulus sinensis</i>	M	<i>Psammodiscus nitidus</i>	RM
<i>Hobaniella longicruris</i>	M	<i>Pseudictyota reticulata</i>	M
<i>Lauderia annulata</i>	M	<i>Pseudo-nitzschia pseudodelicatissima</i>	RM
<i>Leptocylindrus danicus</i>	M	<i>Pseudo-nitzschia pungens</i>	M

<i>Leptocylindrus minimus</i>	<i>M</i>	<i>Pseudo-nitzschia seriata</i>	<i>RM</i>
<i>Licmophora abbreviata</i>	<i>M</i>	<i>Pseudosolenia calcar-avis</i>	<i>M</i>
<i>Lyrella lyra</i>	<i>RM</i>	<i>Rhizosolenia acuminata</i>	<i>M</i>
<i>Manguinea fusiformis</i>	<i>R</i>	<i>Rhizosolenia setigera</i>	<i>M</i>
<i>Melosira</i> sp.	<i>M</i>	<i>Rhizosolenia styliformis</i>	<i>M</i>
<i>Navicula</i> sp2.	<i>RM</i>	<i>Skeletonema costatum</i>	<i>M</i>
<i>Navicula</i> sp3.	<i>RM</i>	<i>Surirella</i> sp.	<i>RM</i>
<i>Navicula</i> sp4.	<i>RM</i>	<i>Thalassionema frauenfeldii</i>	<i>M</i>
Diatomeas			
<i>Thalassionema nitzschioides</i>	<i>M</i>	<i>Thalassiothrix mediterranea</i>	<i>RM</i>
<i>Thalassiosira eccentrica</i>	<i>M</i>	<i>Trieres regia</i>	<i>M</i>
<i>Thalassiosira hyalina</i>	<i>M</i>		
Dinoflagelados			
<i>Alexandrium tamarense</i>	<i>M</i>	<i>Prorocentrum gracile</i>	<i>M</i>
<i>Amphidinium schroederi</i>	<i>R</i>	<i>Prorocentrum lima</i>	<i>M</i>
<i>Ceratocorys horrida</i>	<i>M</i>	<i>Prorocentrum micans</i>	<i>M</i>
<i>Coolia monotis</i>	<i>M</i>	<i>Protopteridinium acutum</i>	<i>M</i>
<i>Dinophysis acuminata</i>	<i>M</i>	<i>Protopteridinium conicum</i>	<i>M</i>
<i>Dinophysis caudata</i>	<i>M</i>	<i>Protopteridinium depressum</i>	<i>M</i>
<i>Diplopsalis lenticula</i>	<i>RM</i>	<i>Protopteridinium hirobis</i>	<i>M</i>
<i>Gonyaulax digitalis</i>	<i>M</i>	<i>Protopteridinium nudum</i>	<i>M</i>
<i>Gymnodinium</i> sp.	<i>M</i>	<i>Protopteridinium oblongum</i>	<i>M</i>
<i>Gyrodinium fusiforme</i>	<i>M</i>	<i>Protopteridinium pentagonum</i>	<i>M</i>
<i>Gyrodinium</i> sp	<i>M</i>	<i>Protopteridinium pyriforme</i>	<i>M</i>
<i>Noctiluca scintillans</i>	<i>M</i>	<i>Pyrocystis robusta</i>	<i>M</i>
<i>Ornithocercus magnificus</i>	<i>M</i>	<i>Pyrophacus horologium</i>	<i>M</i>
<i>Ornithocercus quadratus</i>	<i>M</i>	<i>Scrippsiella acuminata</i>	<i>M</i>
<i>Ostreopsis siamensis</i>	<i>M</i>	<i>Triadinium polyedricum</i>	<i>M</i>
<i>Phalacroma</i> sp.	<i>M</i>	<i>Tripes concilians</i>	<i>M</i>
<i>Phalacroma favus</i>	<i>M</i>	<i>Tripes dens</i>	<i>M</i>
<i>Prorocentrum dentatum</i>	<i>M</i>	<i>Tripes furca</i>	<i>M</i>
Dinoflagelados			
<i>Tripes fusus</i>	<i>RM</i>	<i>Tripes massiliensis</i>	<i>M</i>
<i>Tripes horridus</i>	<i>M</i>	<i>Tripes pentagonus</i>	<i>M</i>
<i>Tripes karstenii</i>	<i>M</i>	<i>Tripes symmetricus</i>	<i>M</i>
<i>Tripes lineatus</i>	<i>M</i>	<i>Tripes tripes</i>	<i>M</i>

Clorofitas			
<i>Ankistrodesmus</i> sp.	<i>R</i>	<i>Tetradesmus obliquus</i>	<i>R</i>
<i>Closterium kuetzingii</i>	<i>M</i>		
Euglenofitas			
<i>Euglena</i> spp.	<i>R</i>	<i>Mastigophora</i> sp.	<i>M</i>
<i>Eutreptiella gymnastica</i>	<i>RM</i>		
Cianobacterias			
<i>Anabaena</i> sp.	<i>R</i>	<i>Oscillatoria planctonica</i>	<i>R</i>
<i>Limnorphis birgei</i>	<i>RM</i>	<i>Trichodesmium thiebautii</i>	<i>RM</i>
<i>Oscillatoria</i> sp.	<i>M</i>		
Flagelado			
<i>Chattonella marina</i>	<i>M</i>		

Ambiente: M = marino; R = río; RM = ambos ambientes.

COMPOSICIÓN Y ABUNDANCIA DEL ZOOPLANCTON MARINO Y COSTERO DEL ESTADO MIRANDA, VENEZUELA

CRESPO MARÍA ANGÉLICA¹, PEREIRA CARLOS^{2,3}, ZOPPI DE ROA EVELYN, SCOTT-FRÍAS JOXMER^{3,4}, MONTIEL EDIE³, HERNÁNDEZ VANESSA²

¹*Escuela de Ciencias Aplicadas del Mar, Universidad de Oriente. Isla de Margarita, Venezuela*
E-mail: macresporuiz@gmail.com.

²*Postgrado de Ecología, Instituto de Zoología y Ecología Tropical, Universidad Central de Venezuela. Caracas, Venezuela.*

³*Laboratorio de Ecología de Sistemas Acuáticos, Instituto de Zoología y Ecología Tropical, Universidad Central de Venezuela. Caracas, Venezuela.*

⁴*Postgrado de Zoología, Instituto de Zoología y Ecología Tropical, Universidad Central de Venezuela. Caracas, Venezuela.*

RESUMEN: El zooplancton ocupa una posición clave en las tramas tróficas pelágicas como nexo entre los productores primarios y los niveles tróficos más altos. Esta comunidad ha sido escasamente estudiada en la zona central de Venezuela, por lo que se planteó analizar las variaciones espaciales y temporales de la composición y densidad del zooplancton, así como su relación con las condiciones ambientales de la zona costera ubicada entre Chirimena y Puerto Francés, estado Miranda. Los muestreos fueron realizados mensualmente desde junio de 2014 hasta marzo de 2015, mediante arrastres horizontales en la superficie. Para el análisis de los resultados, se hicieron pruebas de hipótesis y se aplicaron análisis multivariados. La zona evaluada presentó condiciones ambientales en las que dominan dos épocas: lluvia y sequía, que por sí solas no explican la variación temporal de las variables biológicas estimadas. El zooplancton estuvo representado por 117 especies de 12 phyla, típica de ambientes costeros del mar Caribe. Los organismos más representativos en términos de riqueza fueron los copépodos, cnidarios y decápodos. La densidad presentó sus máximos entre junio y septiembre con una media de 98 ± 25 ind/m³ y sus mínimos entre febrero y marzo con una media de 23 ± 13 ind/m³, las cuales son densidades características de aguas oligotróficas.

Palabras claves: Distribución, abundancia, ecología marina, Venezuela, zooplancton.

ABSTRACT: Zooplankton is a community that occupies a key position in pelagic food webs as a link between primary producers and the highest trophic levels. It has been scarcely studied in the central area of Venezuela. In this survey, we analyze spatial and temporal variations of composition and density of zooplankton, and its relationship with the environmental conditions of the coastal zone between Chirimena and Puerto Francés, Miranda state, Venezuela. Sampling was carried out monthly from June 2014 to March 2015, by performing horizontal trawls with a standard zooplankton net. To analyze the results, hypothesis tests and multivariate analyses were applied. The surveyed area showed two seasons: rainy and drought, which by themselves do not explain the temporal variation of the estimated variables. This zooplankton community had a richness of 121 species with representatives of 12 phyla, a typical feature of the coastal zooplankton community in the Caribbean Sea. The most representative organisms in terms of richness were copepods, cnidarians, and decapods. Zooplankton abundance had maximum values between June and September with an average of 98 ± 25 ind/m³ and the lowest between February and March with an average of 23 ± 13 ind/m³, which are characteristic densities of oligotrophic waters.

Keywords: distribution, abundance, marine ecology, Venezuela, zooplankton.

INTRODUCCIÓN

En los ecosistemas pelágicos marinos, el zooplancton cumple un papel importante en la transferencia de energía desde los organismos productores a niveles tróficos más altos, incluyendo peces, aves y mamíferos (SHROPSHIRE *et al.* 2019). Esta comunidad contiene una amplia variedad

de organismos, incluyendo estadios larvales, juveniles y adultos, de la mayoría de los taxa de la escala zoológica. Además, presenta una amplia distribución en los océanos del mundo, incluyendo las zonas superficiales y las profundidades abisales. Los crustáceos son el componente predominante, seguidos de medusas, algunos poliquetos, quetognatos, pequeños moluscos y

fases larvarias de animales bentónicos (SUTHERS *et al.* 2019). La mayoría de los organismos zooplanctónicos tienen ciclos de vida cortos y muestran una respuesta rápida a los cambios de las condiciones ambientales, por lo que muchas especies de esta comunidad han sido consideradas como indicadores naturales de masas de agua y condiciones oceanográficas, incluyendo la contaminación (PANTALEÓN-LÓPEZ *et al.* 2005; CHIBA *et al.* 2018).

En el zooplancton coexiste una gran variedad de organismos con papeles ecológicos distintos; incluyendo crustáceos herbívoros con una tasa alta de alimentación que regula la abundancia del fitoplancton, mientras que otros son carnívoros u omnívoros pero con tasas de alimentación relativamente bajas y con una especificidad mayor en la selección de su alimento (SHROPSHIRE *et al.* 2019). Es por esto que comprender los cambios en la estructura de la comunidad zooplanctónica en función de la variabilidad ambiental a diferentes escalas de tiempo y espacio, es un elemento clave en la comprensión del funcionamiento de la productividad biológica del ecosistema pelágico (LITCHMAN *et al.* 2013).

En Venezuela, se han realizado diversos estudios sobre la composición y abundancia del zooplancton, especialmente en la región oriental (LEGARÉ 1961, 1964; ZOPPI DE ROA 1961, 1971, 1977, 2003; GONZÁLEZ 2003; MARÍN *et al.* 2004; MARTÍN *et al.* 2007; MÁRQUEZ *et al.* 2006, 2007, 2008, 2009, 2011; MÁRQUEZ 2015; MÁRQUEZ & ZOPPI DE ROA 2017). En el occidente del país, específicamente en el Parque Nacional Morrocoy, destaca el estudio realizado por ESTÉVEZ (1999). En la zona insular, se señalan los trabajos realizados por AÑEZ (1983) en las islas de Margarita y Cubagua y CASANOVA *et al.* (2007) en el archipiélago Los Roques. Sin embargo, en la zona central se han realizado pocos estudios, resaltando el de UROSA (1983) en la cuenca Tuy-Cariaco. En este trabajo se determinan y analizan las variaciones espaciales y temporales de la composición general y abundancia del zooplancton y su relación con las variables ambientales en la zona costera entre las localidades Chirimena y Puerto Francés, estado Miranda, región central de Venezuela.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

El área de estudio es heterogénea, con costas profundas y someras y la influencia de quebradas,

lagunas y ríos, tales como el Tuy (HERRERA & BONE 2011). Se presenta la surgencia costera durante los primeros meses del año (CASTELLANOS *et al.* 2002). La zona tiene un clima tropical con verano seco (As), con una precipitación anual de 1327 mm, siendo marzo el mes con menor precipitación, con 28 mm y una temperatura media de 29,1 °C (SCHWARZ 2014). Los vientos alisios son predominantes (dirección NE-SO), lo cual influye sobre las corrientes marinas, las cuales tienen una velocidad máxima de 5 m/s (VIALE-RIGO *et al.* 1999).

En el área de estudio se ha reportado la ocurrencia de intoxicaciones masivas por floraciones de algas nocivas (PEREIRA *et al.* 2020) y fue dividida en tres zonas considerando el sustrato, mismo que presenta un fondo rocoso con parches arenosos separados entre sí por áreas arenosas más extensas. La primera zona fue Chirimena (10°36'42" N 66°10'37,15" O y 10°36'1,3" N 66°8'8,3" O), la segunda Caracolito, que limita con la primera zona y se extiende hasta 10°35'30,7" N y 66°6'6,7" O y Puerto Francés, que limita con Caracolito y finaliza en 10°34'52" N 66°3'40,8" O (Fig. 1).

Toma de las muestras

Los muestreos se realizaron mensualmente desde junio 2014 hasta marzo 2015 en doce estaciones seleccionadas aleatoriamente en cada mes dentro de las tres zonas de muestreo. La aleatorización de las estaciones de muestreo se realizó basada en dos criterios. El primero fue la elaboración de una rejilla con cinco filas y cinco columnas en cada zona con un total de 25 celdas. Cada celda contó con una dimensión de 50 metros de largo en dirección hacia el mar y 870 metros a lo largo de la costa. El segundo criterio consistió en establecer tres bloques horarios (mañana: 8:00 - 11:00, mediodía: 11:00 - 14:00 y tarde: 14:00 -18:00). En cada zona de muestreo, se seleccionaron 4 muestras al azar y para toda el área de estudio, se incluyeron cuatro muestras en cada bloque horario.

Para la obtención de las muestras de zooplancton, se realizaron arrastres horizontales a una profundidad máxima de 1 m, con una red cónica con apertura de malla de 162 µm. Cada arrastre tuvo una duración de 10 minutos y se realizó en una embarcación tipo peñero con motor fuera de borda, a una velocidad media de 5 km/h, estimándose un volumen de agua filtrada de 59 m³. Las muestras fueron fijadas *in situ* con una solución de formalina neutralizada al 5 % v/v. Adicionalmente, se estimaron las variables: temperatura, salinidad, pH,

oxígeno disuelto y los nutrientes: fosfatos, nitritos y nitratos en la capa superficial de la columna de agua, mediante sondas multiparamétricas y espectrofotómetro UV-visible (STRICKLAND & PARSONS 1972).

Análisis de las muestras en laboratorio

La identificación y conteo de los organismos se realizó en una cámara Bogorov usando lupa estereoscópica, microscopio óptico y los trabajos de DAVIS (1955), CERVIGÓN (1962), LEGARÉ (1964), OWRE & FOYO (1967), TRÉGOUBOFF & ROSE (1967 a, b), ZOPPI DE ROA (1971), DE BOYD (1977), WICKSTEAD (1979), SUÁREZ-MORALES (1990), TODD & LAVERACK (1991), CAMPOS-HERNÁNDEZ & SUÁREZ-MORALES (1994), SUÁREZ-MORALES & GASCA (1997), DÍAZ *et al.* (2009), CONWAY (2012 a, b), JOHNSON & ALLEN (2012), entre otros. Cada grupo se identificó al nivel taxonómico más bajo posible. La validez de los nombres científicos fue verificada en marinespecies.org (WoRMS 2020). En la TABLA 1, se presenta la lista de las especies o taxa identificados. Se estimó la biomasa por el método gravimétrico descrito por POSTEL *et al.* (2000).

Análisis estadístico

Se presentan los datos del número de especies, abundancia (ind/m³) y diversidad biológica (Shannon-Wiener) de la comunidad zooplanktónica por mes y zona de muestreo, mediante el uso de técnicas de estadística descriptiva. Se realizaron pruebas de hipótesis a partir de un modelo bifactorial (mes y zona) sin interacciones, mediante un análisis de similitud (ANOSIM) para determinar diferencias espaciales y temporales de la comunidad a partir de los datos de densidad transformados a escala logarítmica. En los casos donde se hallaron diferencias significativas con un error de tipo I ($\alpha = 0,05$), se aplicaron las pruebas *a posteriori* de diferencias menos significativas (DMS).

Se aplicó la prueba SIMPER para conocer el porcentaje de similitud entre grupos de muestras y se aplicaron análisis de ordenación de escalamiento multidimensional no métricos (NMDS) para conocer la distribución de las muestras. Para evaluar las relaciones entre las variables biológicas y abióticas, se emplearon los análisis multivariados BIOENV y análisis de

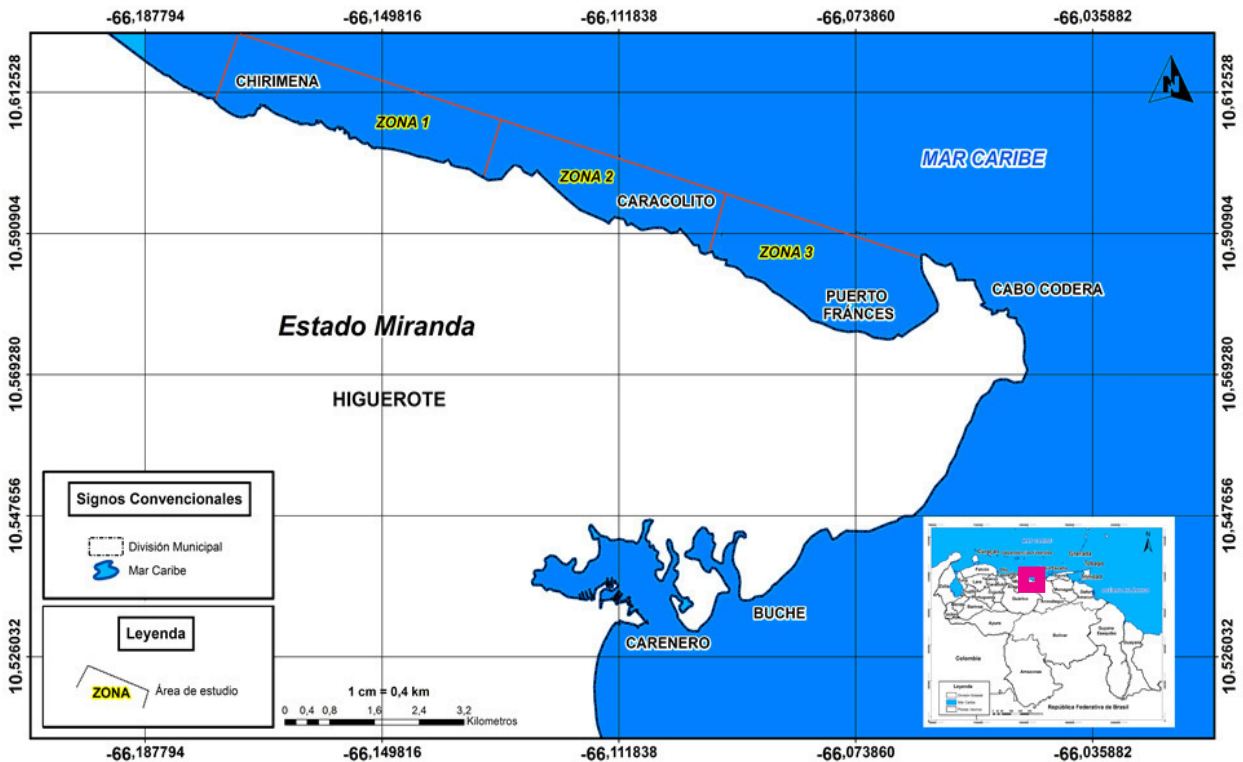


Fig. 1. Ubicación de las zonas de muestreo en el área costera entre Chirimena y Puerto Francés, Venezuela

correspondencia canónica (CLARKE *et al.* 2014). Los análisis estadísticos se realizaron en los programas PAST versión 4.03 (HAMMER *et al.* 2001).

RESULTADOS

Características ambientales de la zona de estudio

Durante el periodo de muestreo, se observó una temperatura media del agua de $26,3 \pm 1,5$ °C, con mínimo de 24,0 °C en julio y enero y máximo de 28,0 °C en septiembre y noviembre. El oxígeno disuelto presentó una media de $6,56 \pm 0,59$ mg/l, con diferencias espaciales notables entre junio y octubre. La salinidad mostró una media de $37,64 \pm 2,01$ ups durante todos los meses de muestreo. La salinidad mayor se obtuvo entre junio y agosto con valor medio de $39,3 \pm 0,6$ mientras la más baja se obtuvo en noviembre con una media de $34,2 \pm 3$. El pH mostró una media de $8,1 \pm 0,1$ con un comportamiento muy similar en las tres zonas de muestreo.

La concentración media de fosfatos fue de $0,25 \pm 0,19$ mg/l, notándose un patrón similar en las tres zonas. Los meses que presentaron concentraciones menores fueron junio, agosto, septiembre y marzo con 0,18 mg/l, mientras que julio y diciembre presentaron las concentraciones más altas con 0,42 mg/l. La concentración media de nitritos fue de $0,009 \pm 0,004$ mg/l sin diferencias entre las zonas. Temporalmente, se obtuvieron concentraciones constantes entre junio y diciembre ($0,007 \pm 0,001$ mg/l), a partir del cual se duplicó la concentración ($0,015 \pm 0,002$ mg/l) y se mantuvo constante hasta marzo. La concentración media de nitratos fue $1,08 \pm 0,49$ mg/l con máximos en agosto, noviembre y febrero con 1,55 mg/l, 1,35 mg/l y 1,7 mg/l, respectivamente. En cuanto a las precipitaciones, los valores más bajos se obtuvieron en junio, julio y a partir de enero hasta marzo con acumulados mensuales inferiores a los 60 mm y las más altas en agosto, septiembre, octubre y diciembre, alcanzándose 182 mm en septiembre. Estos datos fueron suministrados por la estación meteorológica de PDVSA en Carenero.

Composición taxonómica y densidad del zooplancton

Número de especies

El zooplancton estuvo representado por 117 especies, distribuidas en 12 phyla. Artrópoda fue el grupo taxonómico más representativo con 5 clases, 12 órdenes, 44 familias y 60 especies, de los cuales destacan: 44 copépodos que representan el 36 % de la

riqueza de especies, 4 decápodos que incluyen diferentes etapas larvales, 3 cladóceros, 3 anfípodos, 2 isópodos, 2 cirrípedos, 1 cumáceo, 1 ostrácodo y 1 misidáceo. El siguiente grupo en términos de importancia fue Cnidaria con 3 clases, 9 órdenes, 11 familias y 25 especies; seguidos de Chordata con 3 clases, 4 órdenes, 4 familias y 6 especies sin diferenciación entre las especies de peces; Chaetognatha con 1 clase, 2 órdenes, 2 familias y 6 especies; Mollusca con 5 especies y Foraminifera con 4. También se identificaron otros grupos taxonómicos con una riqueza entre 1 y 3 especies, pertenecientes a los phyla: Annelida, Bryozoa, Ciliophora, Ctenophora, Echinodermata y Radiozoa (Fig. 2).

Las especies y géneros que estuvieron presentes durante todos los meses fueron los copépodos *Acartia* (*Acanthacartia*) *spinata*, *Acartia* (*Odontacartia*) *lilljeborgii*, *Clausocalanus* *furcatus*, *Farranula* *gracilis*, *Oithona* spp., *Oncaea* spp., *Temora* *turbinata*, *Subeucalanus* sp. y *Corycaeus* spp., los cnidarios: *Bougainvillia* sp1., *Eudoxoides* *spiralis* y *Diphyes* *dispar*; los cladóceros: *Penilia* *avirostris* y *Pseudeudadne* *tergestina* y las larvas zoea, cifonauta, cipris y nauplio, a pesar que la luz de malla usada era muy grande para la obtención de muestras adecuadas de las larvas nauplio. Por otro lado, se observó que el 45% de las especies identificadas eran carnívoras, 30% omnívoras, 24% herbívoras y 1% parásitas.

Temporalmente, se observó un patrón bimodal con dos máximos de 68 especies en julio y enero, mientras que en octubre y noviembre, se obtuvieron las riquezas más bajas con 37 y 41 especies, respectivamente (Fig. 3). Estos cambios temporales en la riqueza se deben a variaciones en los grupos taxonómicos más importantes. En el caso de los copépodos, su riqueza mayor se observó en agosto y enero con 27 especies, debido a la presencia de los copépodos *Copilia* *mirabilis*, *Labidocera* *aestiva*, *Mecynocera* *clausi*, *Pleuromamma* *gracilis*, *Rhincalanus* *cornutus*, *Scolecithrix* *danae*, *Sapphirina* *angusta* y *Subeucalanus* *subtenuis*. Los cnidarios presentaron sus máximos en agosto, diciembre y enero con 9, 10 y 14 taxa respectivamente, por la aparición de *Abylopsis* *eschsoltzi*, *Bougainvillia* sp2., *Eutima* *mira*, larvas de Anthozoa, el sifonóforo *Muggiaea* *kochii* y *Obelia* sp. Las riquezas menores se observaron en junio y septiembre con 4 especies.

La zona 2 presentó la riqueza mayor con 103 especies, mientras que la 1 y la 3 presentaron una riqueza de 88 y 90 taxa, respectivamente. Todos los grupos taxonómicos

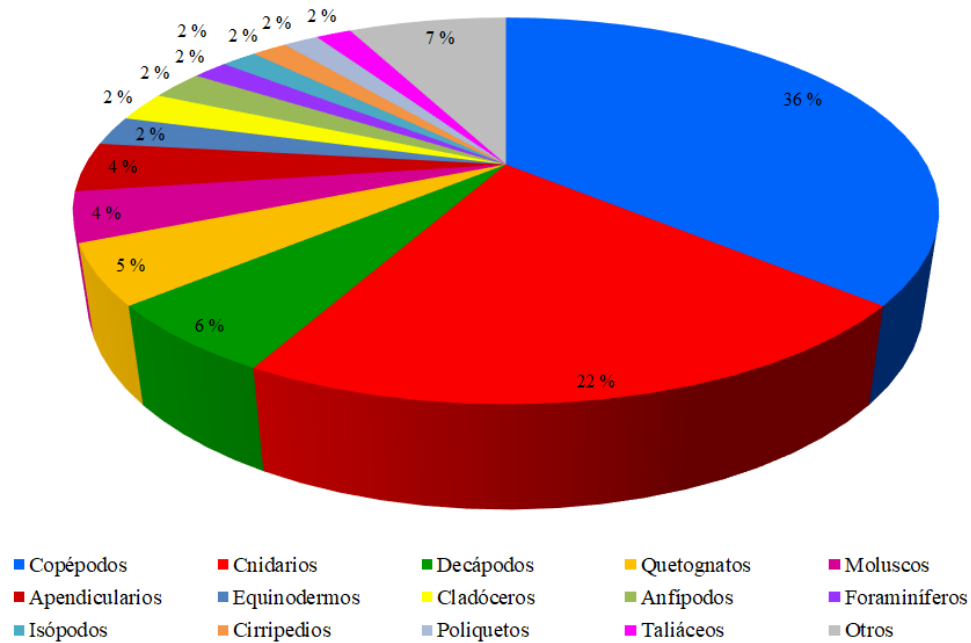


Fig. 2. Riqueza porcentual del zooplankton de la zona costera entre Chirimena y Puerto Francés entre junio 2014 y marzo 2015

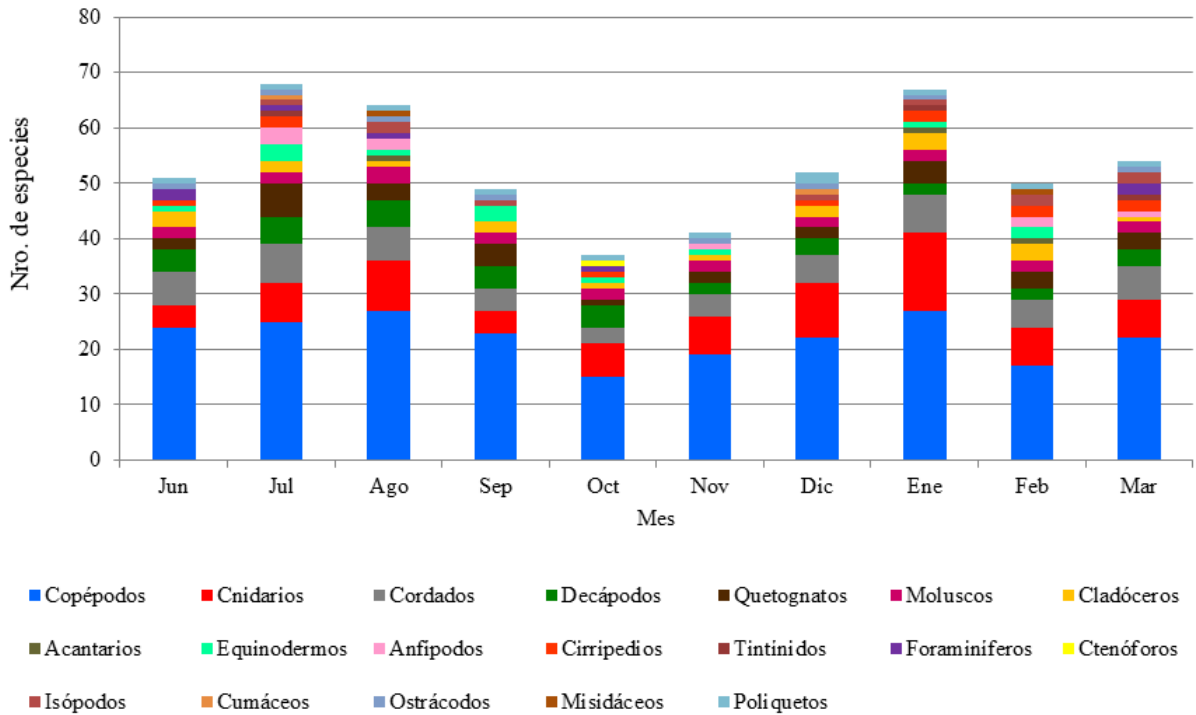


Fig. 3. Variación mensual del número de especies por grupos taxonómicos de la zona costera entre Chirimena y Puerto Francés entre junio 2014 y marzo 2015.

identificados se encontraron en las tres zonas con una proporción similar. Al comparar el número de especies y géneros por grupos taxonómicos, se observó que de los 44 taxa de copépodos identificadas en este estudio, 29 ocurrieron en las tres zonas. De los organismos identificados, los copépodos *Lubbockia squillimana* y *Paracalanus quasimodo* sólo se observaron en la zona 2. En cuanto a los cnidarios, 15 morfotipos se encontraron en las tres zonas, de las cuales el sifonóforo *Muggiaea atlantica*, las hidromedusas *Liriope tetraphylla*, *Solmaris* sp e hidrozoo *Obelia* en su forma colonial sólo se observaron en la zona 1, mientras que el sifonóforo *Lensia cossack* sólo se presentó en la zona 2.

Abundancia

En cuanto a la abundancia, la zona 2 presentó una media de 110 ± 64 ind/m³, seguida por la zona 3 con 70 ± 67 ind/m³ y la 1 con 28 ± 14 ind/m³. Las tres zonas mostraron patrones temporales diferentes aunque en general, las densidades fueron superiores durante la época de lluvia (Fig. 4). Las especies y géneros más abundantes durante estos meses fueron *Acartia spinata*, *A. (Odontacartia) lilljeborgii*, *Clausocalanus furcatus*, *Corycaeus* spp., *Farranula gracilis*, *Oithona* spp, *Oncaea* spp, *Penilia avirostris* y las larvas zoea, considerando la posible subestimación de este grupo por el tamaño de la red utilizada. A partir de octubre, la abundancia descendió, con valores más bajos en diciembre - marzo.

La abundancia de todos los grupos y su proporción sobre la comunidad fluctuaron durante el periodo de estudio. Por ejemplo, los copépodos presentaron densidades medias entre 5 ind/m³ en febrero y 86 y 97 ind/m³ en junio y septiembre, respectivamente,

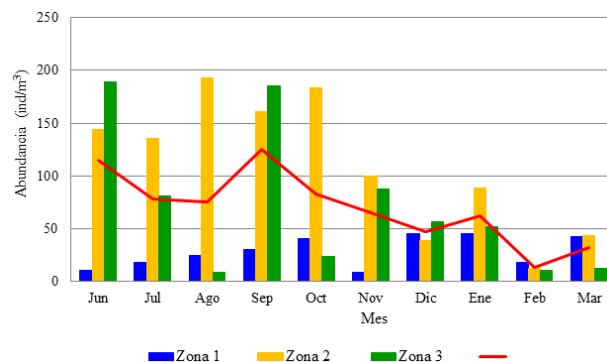


Fig. 4. Variación mensual de la densidad media del zooplancton de la zona costera entre Chirimena y Puerto Francés entre junio 2014 y marzo 2015.

ocupando el 35 %, 75 % y 80 % de la densidad total del zooplancton en estos tres meses. Los cnidarios presentaron densidades entre 0,5 ind/m³ en junio y 16,4 ind/m³ en agosto con un porcentaje promedio sobre la comunidad del 2 %, aunque en agosto, los cnidarios llegaron a ocupar el 22 % de la densidad total. Otro grupo taxonómico importante fue el de los cordados, que varió entre 2,2 ind/m³ en octubre y 13,9 ind/m³ en agosto, ocupando un porcentaje entre 5 % en junio y 19 % en agosto y febrero. Cabe destacar dos grupos pertenecientes al phylum Artrópoda: los cladóceros, que presentaron densidades entre 0,16 ind/m³ en agosto y 16,4 ind/m³ en junio, así como porcentajes sobre la comunidad de 0,22 % en agosto y 27,6 % en febrero y los decápodos con densidades entre 1,1 ind/m³, finalizando la época de lluvia (noviembre; 1,7 %) y 13,5 ind/m³, finalizando la de sequía (julio; 17,6 %).

Con relación al índice de diversidad de Shannon-Wiener, se observaron variaciones tanto temporales como espaciales, en los que se obtuvieron valores en un intervalo entre 1,74 y 2,86 bits/ind con un patrón temporal que coincidió con el del número de especies (Fig. 5). Por otra parte, la biomasa húmeda zooplanctónica presentó un promedio de 0,046 g/m³. Los meses que presentaron valores medios mayores fueron septiembre y noviembre con 0,078 g/m³ y 0,079 g/m³, respectivamente y los menores fueron febrero y marzo con 0,03 g/m³ y 0,026 g/m³, respectivamente. También se observaron fluctuaciones en las tres zonas, aunque en líneas generales los valores mensuales se encontraron en el mismo orden de magnitud (Fig. 6).

A pesar de las variaciones espaciales y temporales descritas anteriormente, la prueba ANOSIM dos vías, en el que las zonas están anidadas dentro de los meses,

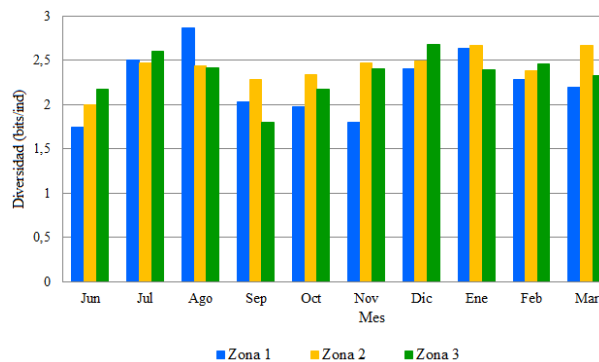


Fig. 5. Índice de diversidad biológica de Shannon del zooplancton de la zona costera entre Chirimena y Puerto Francés entre junio 2014 y marzo 2015

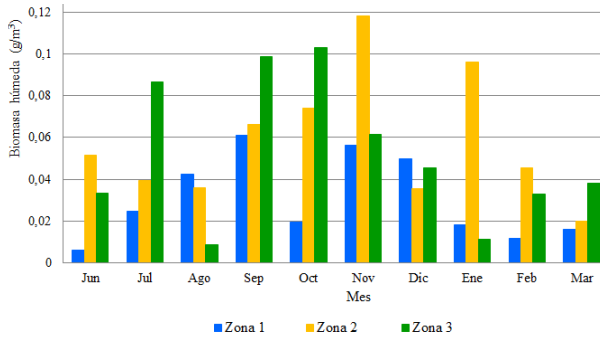


Fig. 6. Variación espacial y temporal de la biomasa húmeda zooplancónica de la zona costera entre Chirimena y Puerto Francés entre junio 2014 y marzo 2015.

no mostró diferencias significativas entre las zonas ($R = -0,033$; $p = 64,1 \%$) pero sí entre los meses ($R = 0,52$; $p = 0 \%$). La prueba *a posteriori* indicó diferencias entre junio con julio, septiembre, octubre y febrero; julio con enero y febrero; agosto con septiembre, octubre y febrero; septiembre con noviembre y febrero; octubre, noviembre y diciembre con enero y febrero y entre enero y febrero. Sin embargo, en el NMDS, no se observaron estas diferencias temporales (Fig. 7).

En la prueba SIMPER se obtuvo similitudes distintas en función de la época que se capturaron las muestras, siendo mayor en octubre con 43,74 % y menores en junio, agosto y marzo con valores cercanos al 20 %. Durante el estudio, se identificaron especies particulares para cada mes, por ejemplo, *Acartia lilljeborgii* solo ocurrió en julio, mientras que las larvas de crustáceos fueron más

abundantes en agosto; las larvas cifonauta estuvieron presentes sólo en septiembre y las especies *Oikopleura* spp., larvas ciprín de cirripedos y *Pseudoevadne tergestina* estuvieron presentes únicamente en febrero.

Asociación entre las variables ambientales y los componentes del zooplankton

Se obtuvo una correlación de Pearson de 7,3 a partir de la aplicación de la prueba BIOENV, incluyendo las variables: temperatura, salinidad, oxígeno disuelto, pH y las concentraciones de nitritos, nitratos y fosfatos. El análisis de correspondencia canónica con todas las especies de la comunidad mostró una varianza de 29,43 % en el primer eje y 24,15 % en el segundo. Las variables más importantes fueron la temperatura, la salinidad y las concentraciones de oxígeno disuelto y nitratos. Con los nitratos se correlacionaron los copépodos: *Caligus* sp., *Macrosetella gracilis*, larvas de Clausidiidae, *Acartia* (*Acartia*) *negligens*, *Acartia* (*Acanthacartia*) *tonsa*, *Candacia bispinosa* y *Corycaeus* spp, el molusco: *Atlanta* sp., el cnidario: *Clytia* sp. y el cladóceros *Evadne spinifera*, mientras que la temperatura con los ctenóforos, los sifonóforos *Abylopsis tetragona* y *Muggiaea kochii* y el poliqueto *Tomopteris* sp.; el oxígeno disuelto con los pterópodos y la salinidad con *Diphyes* sp. Al hacer el mismo análisis usando los grupos taxonómicos, se obtuvo una varianza acumulada en los dos primeros ejes de 72,6 % en la que la salinidad se asoció positivamente con los cnidarios, misidáceos y anfípodos, mientras que los fosfatos y oxígeno disuelto con los cladóceros y los nitritos con los cirripedos.

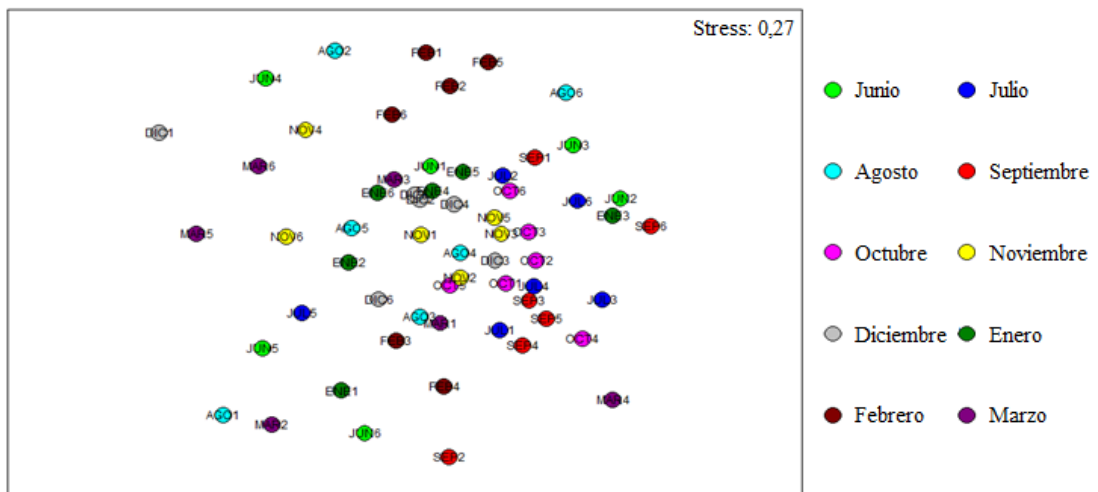


Fig. 7. Análisis de ordenación de escalamiento multidimensional no métrico (NMDS) de la densidad del zooplankton de la zona costera entre Chirimena y Puerto Francés entre junio 2014 y marzo 2015.

DISCUSIÓN

En la zona se reconocen dos estaciones, una seca dominada por los vientos Alisios y la Zona de Convergencia Intertropical desde noviembre a marzo y una estación lluviosa (julio - septiembre) con influencia importante de los ríos. El resto de los meses es una transición entre las dos épocas (FERRAZ-REYES 1983; LLANO *et al.* 1991; ASTOR *et al.* 1998). Otros estudios demuestran variaciones en estas épocas, con precipitaciones fuertes en noviembre y diciembre (HERRERA & BONE 2011; PEREIRA 2012).

Los resultados obtenidos en este estudio muestran el efecto de los cuerpos de aguas epicontinentales sobre las condiciones ambientales locales de la zona costera, el cual es más fuerte durante la época de precipitaciones máximas. En el caso específico de la zona entre Chirimena y Puerto Francés, los aportes de los ríos Tuy y Aricagua, así como de varias quebradas de la zona, causan procesos de mezcla y enriquecimiento de las aguas marinas, debido al arrastre de nutrientes que generan áreas locales de productividad alta (PARSONS *et al.* 1979).

Se ha detectado también el efecto de la surgencia costera durante los primeros meses del año, con consecuencias en el aumento de la densidad del fitoplancton y zooplancton herbívoro (FERRAZ-REYES 1983; GÓMEZ 1996; CASTELLANOS *et al.* 2002; PIRELA-OCHOA *et al.* 2008). Este fenómeno ha sido ampliamente estudiado en la zona oriental del país y en el golfo de Venezuela. Sin embargo, en el área de Cabo Codera, se favorece la surgencia costera debido a que su plataforma estrecha se ensancha y el talud de la plataforma continental está dispuesto en forma casi perpendicular a la corriente predominante (DENMAN & POWELL 1984). Los aumentos en la concentración de ortofosfatos coinciden con los meses de surgencia costera. En el presente estudio se obtuvo una concentración promedio anual 25 veces mayor a la reportada en el proyecto Cariaco, indicando la alta disponibilidad de este nutriente para los productores primarios (ASTOR *et al.* 2004).

El área marino y costero entre Chirimena y Puerto Francés consiste en un sistema abierto con un flujo continuo de nutrientes por los aportes de ríos y quebradas, que varían su caudal en función de las precipitaciones. Al respecto, diversos estudios han demostrado que si estas adiciones de nutrientes son continuas o por pulsos, los efectos sobre la estructura comunitaria de las microalgas varían intensamente. Cuando el caudal de estos aportes

varía, el número de especies aumenta y disminuye la dominancia, lo cual pudiera explicar la riqueza alta en la zona (BUYUKATES & ROELKE 2005; SPATHARIS *et al.* 2007).

La composición taxonómica observada en esta zona es comparable con las obtenidas en la bahía de Mochima, (MÁRQUEZ & ZOPPI 2017), laguna El Morro en la isla de Margarita (VILLALBA *et al.* 2017), el Parque Nacional Archipiélago de Los Roques (CASANOVA *et al.* 2007) y el Golfo de Cariaco (MÁRQUEZ 2015), lo cual demuestra la gran riqueza de especies de la zona central del país, en la que los copépodos, que son crustáceos con una variedad de hábitos alimenticios, representaron un 36 % de la riqueza total de especies. De hecho, los copépodos suelen ser el grupo más relevante del zooplancton en los ambientes oceánicos, neríticos y lagunares, representando desde más del 50 % hasta el 98 % de la biomasa zooplanctónica (MÁRQUEZ *et al.* 2006).

Los cnidarios resultaron ser el segundo grupo más importante en términos de riqueza. Al respecto, BASTARDO (1975) indicó que desde el punto de vista numérico, las medusas no constituyen una fracción importante de la comunidad, pero las considera como un grupo frecuente. Sin embargo, MÁRQUEZ & ZOPPI (2017) encontraron que fueron el segundo grupo más importante en la bahía de Mochima. Otros grupos importantes desde el punto de vista de su riqueza fueron los decápodos, quetognatos, moluscos y apendicularias, los cuales presentaron entre 4 y 6 especies. Según BOSCHI (1996), las larvas de crustáceos decápodos constituyen un componente importante de la fracción meroplanctónica del zooplancton marino y suelen ser costeros en virtud que los adultos habitan en la plataforma continental a profundidades escasas. Por su parte, los quetognatos han sido catalogados como especies indicadoras de fertilidad en las distintas masas de agua y han sido identificadas a lo largo de la zona costera del país, desde el Lago de Maracaibo en la bahía de El Tablazo hasta la desembocadura del río Orinoco (ZOPPI DE ROA 2003).

Los moluscos planctónicos son un grupo poco estudiado en Venezuela, que aunque suelen ser identificados en la mayoría de los inventarios, existen escasas descripciones de sus larvas. Según SUÁREZ-MORALES (1994) suelen ser excelentes indicadores de masas de aguas y consumidores de fitoplancton en cantidades considerables. Por último, las apendicularias como *Oikopleura* son más abundantes en aguas neríticas (BERSOVINE-GARCÉS 2018) y constituyen el alimento predilecto de muchos peces de importancia comercial

como la sardina, el arenque y el atún (TILLEY *et al.* 2016), además de otros integrantes del zooplancton (ZOPPI DE ROA 2003).

Con relación a la densidad total, la obtenida en este estudio fue baja, en comparación con lo registrado por SUÁREZ-MORALES & GASCA (1997) para las aguas superficiales del mar Caribe mexicano (5.453 ind/m³). Sin embargo, se encuentra en el mismo orden de magnitud y con la misma distribución de taxa, aunque un poco más bajas que las reportadas por HERNÁNDEZ Y GÓMEZ (2014) en la isla de Margarita. De igual manera, las densidades obtenidas en este estudio, están por debajo de las reportadas en el Golfo de Cariaco e incluso de las del Archipiélago Los Roques (1.250 ind/m³), considerado oligotrófico (CASANOVA *et al.* 2007).

Las densidades obtenidas en este estudio se asemejan más a las encontradas en la Cuenca de Cariaco, aunque los valores más altos aparecieron en épocas distintas (MÁRQUEZ *et al.* 2009). Asimismo, los valores mensuales de densidad reportados coincidieron con lo encontrado por MÁRQUEZ *et al.* (2008) en la bahía de Mochima, siendo agosto, abril y mayo cuando ocurrieron las densidades mayores y las más bajas en junio, julio, octubre-diciembre. Los resultados muestran una heterogeneidad espacial notable a nivel local, posiblemente por diferenciación de nichos, que se mantuvo constante en toda la zona de estudio, permitiendo que no se evidencien diferencias significativas entre las zonas establecidas, mientras que sí se detectó una variabilidad temporal dependiente de los cambios ambientales que generan procesos regionales periódicos como las precipitaciones y la surgencia costera. Por lo tanto, las variaciones de las condiciones del agua, ligadas a procesos biológicos como la competencia y depredación pueden incidir de manera determinante en la variabilidad temporal de la composición, abundancia y distribución de estas comunidades (BRICEÑO *et al.* 2009).

En cuanto a la distribución de la densidad por grupos taxonómicos, se observó una dominancia del phylum Arthropoda con 80%, incluyendo copépodos, cladóceros, larvas de decápodos y en menor proporción, anfípodos, ostrácodos, isópodos, cumáceos y misidáceos, seguido por el phylum Chordata (9%), lo cual coincide con MARTÍNEZ (2007) para el Caribe colombiano. De acuerdo con LEGARÉ (1961), los copépodos son los organismos zooplanctónicos más abundantes para la región, con un 64,70% y el segundo grupo más abundante corresponde a los cladóceros con 24,30%.

En este estudio, los cladóceros fueron el segundo grupo taxonómico más abundante sólo en junio, octubre, enero y febrero. El resto de los meses, las larvas y huevos de peces fueron más abundantes. Al respecto, LEGARÉ (1961) señaló la presencia de una densidad moderada de huevos de peces en el golfo de Cariaco, mientras que BASTARDO (1975) y BAGDÓ (1977) detectaron la aparición frecuente de este grupo sin períodos largos con densidades importantes, un aspecto relevante desde el punto de vista pesquero y de conservación de sus recursos.

En cuanto al índice de diversidad, temporalmente se observó el mismo patrón bimodal que mostró la riqueza de especies. Este comportamiento pudiera estar asociado al enriquecimiento de nutrientes de las aguas, posterior a la época de lluvia y en época vacacional, considerando que la zona tiene una actividad turística importante y en trabajos anteriores se ha reportado un máximo de surgencia para el mes de julio (CASTELLANOS *et al.* 2002). El valor medio calculado en el presente estudio resultó ser mayor que el reportado para el Caribe colombiano (MARTÍNEZ 2007). Las comunidades planctónicas de esta zona se caracterizan por tener muchas especies a densidades bajas con una dominancia escasa, lo cual favorece el aumento de la diversidad biológica.

Al comparar la biomasa zooplanctónica con los valores obtenidos para otras áreas del Caribe y del Atlántico, se obtienen valores inferiores a los registrados por RILEY & GORGY (1948) para el noroeste del Atlántico, quienes obtuvieron un peso húmedo medio de 0,840 g/m³ y por MARIKOVA & CAMPOS (1967) en el noreste de Cuba con biomásas entre 0,2 y 0,4 g/m³. Sin embargo, se asemejan a los encontrados en el Atlántico occidental tropical (CALEF & GRICE 1967), la Península de Araya, Isla de Margarita, Península y Golfo de Paria (ZOPPI DE ROA 1977), la bahía de Mochima (MÁRQUEZ *et al.* 2007) y el golfo de Cariaco (MÁRQUEZ *et al.* 2011). De acuerdo a lo indicado por ZOPPI DE ROA (1977), biomásas entre 0,03 y 0,1 g/m³ indican que la zona costera entre Chirimena y Puerto Francés presenta aguas oligotróficas, aunque tenga aportes continuos de nutrientes.

En cuanto a la relación de esta comunidad con las variables ambientales, la asociación de las especies con la salinidad y las concentraciones de nitritos indica la influencia de las lluvias y las descargas de los ríos sobre la comunidad. De hecho, la abundancia zooplanctónica aumentó durante estos meses, indicando el efecto indirecto de los nutrientes, los cuales son aprovechados

por el fitoplancton, aumentando así la disponibilidad de alimento para el zooplancton herbívoro, lo cual produce localmente un efecto cascada sobre los niveles tróficos superiores (MUNENE 2014).

En este estudio se observaron especies que estuvieron correlacionadas positivamente con la salinidad, como el cladóceros *Evadne spinifera*, propio de ambientes con salinidad variable (MUJICA & ESPINOZA 1994). En cuanto a la temperatura, la presencia del copépodo *Acartia spinata* en aguas con temperaturas mayores, coincide con lo reportado por VILLATE (1982) con el congénere *A. grani* en España y por ESCAMILLA *et al.* (2011), quienes encontraron que *A. tonsa* se correlacionó positivamente con esta variable mientras que *A. lilljeborgii* de forma negativa durante la época de sequía en una laguna tropical en México. Por otra parte, HAMILTON-WEST *et al.* (2008) indican que el incremento de la temperatura del agua propicia las condiciones perfectas para el crecimiento de las poblaciones de *Caligus*, que a pesar de ser una especie parásita de peces, suelen capturarse en el plancton, sobre todo en las costas atlánticas (JOHNSON & ALLEN 2012). De hecho, KIM *et al.* (2019) reportaron la presencia de cuatro especies del género *Caligus* en muestras de zooplancton de la zona oriental de Venezuela. La correlación positiva entre la temperatura y la salinidad con especies de los géneros *Obelia* y *Clytia* coincide con lo encontrado en la zona costera de la Bahía de Santa Elena en Colombia por ANDRADE (2012).

La zona costera del estado Miranda presenta condiciones ambientales complejas que por sí solas no explican la variabilidad de la comunidad zooplanctónica, lo que sugiere la influencia de otro tipo de variables, tales como las biológicas en la que la dinámica poblacional de cada especie y las interacciones ecológicas interespecíficas pueden jugar un papel importante en la dinámica comunitaria, por lo que estudios más específicos y a distintas escalas pueden contribuir a su entendimiento.

AGRADECIMIENTOS

Este estudio fue financiado por Petróleos de Venezuela, S.A. Las muestras fueron analizadas en el laboratorio de Ecología de Sistemas Acuáticos del Instituto de Zoología y Ecología Tropical de la Universidad Central de Venezuela. Los autores desean agradecer las correcciones derivadas del proceso de arbitraje, así como las sugerencias del editor, las cuales coadyuvaron a incrementar la calidad del manuscrito.

REFERENCIAS

- ANDRADE, C. 2012. Distribución estacional y ecología de las medusas (Cnidarias: Hydrozoa) en la zona costera sur de la Bahía de Santa Elena durante el período (octubre 2004 – octubre 2005). *Acta Oceanogr. Pacífico* 17: 127-137.
- AÑEZ, Z. 1983. *Distribución y abundancia estacional del zooplancton (excepto copépodos), entre Boca del Río (Isla de Margarita) y la isla de Cubagua (Edo. Nueva Esparta)*. Trab. Grad. Lic. Biología Marina, Universidad de Oriente, Boca del Río, Venezuela, 99 p.
- ASTOR, Y., J. MERI & F. MÜLLER-KARGER. 1998. Variabilidad estacional hidrográfica en la fosa de Cariaco. *Mem. Soc. Cs. Nat. La Salle* 58(149): 61-72.
- ASTOR, Y., F. MÜLLER-KARGER, R. BOHRER, L. TROCCOLI & J. GARCÍA. 2004. Variabilidad estacional e interanual del carbono inorgánico disuelto y nutrientes en la fosa de Cariaco. *Mem. Soc. Cs. Nat. La Salle* 161&162: 235-252.
- BAGDÓ, E. 1977. *Abundancia, distribución horizontal y biomasa del zooplancton en el Golfo de Cariaco entre marzo y diciembre de 1975*. Trab. Grad. Lic. Biología, Universidad de Oriente. Cumaná, Venezuela, 59 pp.
- BASTARDO, H. 1975. *Abundancia, composición relativa y biomasa del zooplancton en un área del Golfo de Cariaco, Venezuela*. Trab. Grad. Lic. Biología, Universidad de Oriente, Cumaná, Venezuela, 54 pp.
- BERSOVINE-GARCÉS, D. 2018. *Tunicados planctónicos (Appendicularia y Thaliacea) del Caribe venezolano*. Trab. Grad. Lic. Biología, Universidad Central de Venezuela, Caracas, Venezuela, 75 pp.
- BOSCHI, E. 1996. *Larvas de Crustacea Decapoda*. En: *Introducción al estudio del zooplancton marino*. Eds. R. Gasca & M. Suárez. Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR). Chetumal, México. pp. 343-374.
- BRICEÑO, H., R. BUONOCORE, C. SANGRONIS, L. GARCÍA-PINTO, J. ROJAS, J. CHIRINOS, A. GONZÁLEZ & C. LÓPEZ. 2009. Composición y abundancia del plancton de la Costa Noreste de la Bahía El Tablazo, Sistema de Maracaibo, Venezuela. *Bol. Cent. Invest. Biol.* 43(4): 463-485.
- BUYUKATES, Y. & D. ROELKE. 2005. Influence of pulsed inflows and nutrient loading on zooplankton and

- phytoplankton community structure and biomass in microcosm experiments using estuarine assemblages. *Hidrobiol.* 548: 233-249.
- CALEF, G. & G. GRICE. 1967. Influence of the Amazon river outflow on the ecology of the western tropical Atlantic II. Zooplankton Abundance, Copepod distribution, with remark on the fauna of low-salinity areas. *J. Mar. Res.* 25(1): 84-94.
- CAMPOS-HERNÁNDEZ, A. & E. SUÁREZ-MORALES. 1994. *Copépodos pelágicos del Golfo de México y Mar Caribe*. Centro de Investigaciones de Quintana Roo. México D.F. 353 pp.
- CASANOVA, E., E. ZOPPI DE ROA & E. MONTIEL. 2007. Caracterización espacial y temporal del zooplankton en el Archipiélago Los Roques, Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela* 46(1): 51-65.
- CASTELLANOS, P., R. VARELA & F. MÜLLER-KARGER. 2002. Descripción de las áreas de surgencia al sur del mar Caribe examinadas con el sensor infrarrojo AVHRR. *Mem. Soc. Cienc. Nat. La Salle* 154: 55-76.
- CERVIGÓN, F. 1962. Contribución al conocimiento de los copépodos pelágicos de las costas de Venezuela. *Mem. Soc. Cienc. Nat. La Salle* 22(63): 181-197.
- CHIBA, S., S. BATTEN, C. MARTIN, S. IVORY, P. MILOSLAVICH & L. WEATHERDON. 2018. Zooplankton monitoring to contribute towards addressing global biodiversity conservation challenges. *J. Plankton Res.* 40(5): 509-518.
- CLARKE, K., R. GORLEY, P. SOMERFIELD & R. WARWICK. 2014. *Change in marine communities: An approach to statistical analysis and interpretation*. PRIMER-E: Plymouth Marine Laboratory, Plymouth, United Kingdom. 255 pp.
- CONWAY, D. 2012a. *Marine zooplankton of southern Britain. Part 1: Radiolaria, Heliozoa, Foraminifera, Ciliophora, Cnidaria, Ctenophora, Platyhelminthes, Nemertea, Rotifera and Mollusca*. En: *Occasional Publications*. Ed. A. John. Marine Biological Association of the United Kingdom, No. 25, Plymouth, United Kingdom, 138 pp.
- CONWAY, D. 2012b. *Marine zooplankton of southern Britain. Part 2: Arachnida, Pycnogonida, Cladocera, Facetotecta, Cirripedia and Copepoda*. En: *Occasional Publications*. Ed. A. John. Marine Biological Association of the United Kingdom, No. 26 Plymouth, United Kingdom 163 pp.
- DAVIS, C. 1955. *The marine and freshwater plankton*. Michigan State University. EE.UU. 562 pp.
- DE BOYD, L. 1977. *A guide to marine coastal plankton and marine invertebrate larvae*. Kendall-Hunt, California, EE.UU. 161 pp.
- DENMAN, K. & M. POWELL. 1984. Effects of physical processes on planktonic ecosystems in the coastal ocean. *Oceanogr. Mar. Biol.* 22: 125-168.
- DÍAZ, O., E. RADHA, I. LIÑERO-ARANA & B. MARÍN. 2009. Poliquetos holopláctónicos (Annelida: Polychaeta) de la plataforma del Atlántico venezolano. *Cienc. Mar* 13(38): 15-26.
- ESCAMILLA, J., U. ORDÓÑEZ-LÓPEZ & E. SUÁREZ-MORALES. 2011. Spatial and seasonal variability of *Acartia* (Copepoda) in a tropical coastal lagoon of the southern Gulf of Mexico. *Rev. Biol. Mar. Oceanogr.* 46(3): 379-390.
- ESTÉVEZ, A. 1999. *Evaluación del zooplankton del Parque Nacional Morrocoy (Edo. Falcón)*. Trab. Grad. Lic. Biología, Universidad Central de Venezuela, Caracas, Venezuela. 76 pp.
- FERRAZ-REYES, E. 1983. Estudio del fitoplancton en la Cuenca Tuy-Cariaco, Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela* 22 (1&2): 111-124.
- GÓMEZ, A. 1996. Causas de la fertilidad marina en el nororiente de Venezuela. *Interciencia* 21(3): 140-146.
- GONZÁLEZ, F. 2003. Índice de surgencia asociado con los factores abióticos y la dinámica del plancton en la Bahía de Mochima (Edo. Sucre). Trab. Grad. Doctoral, Universidad Central de Venezuela, Caracas, Venezuela, 167 pp.
- HAMILTON-WEST, C., G. ARRIAGADA, M. LARA, P. VALDÉS, A. GALLARDO & S. URCELAY. 2008. Epidemiological description of Sea Lice (*Caligus rogercresseyi*) situation in southern Chile in August 2007. *J. Fish Dis.* 15: 25-36.
- HAMMER, O., D. HARPER & P. RYAN. 2001. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Paleontología Electrónica* 4(1): 9 pp. Disponible en http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm (revisada mayo 2018).
- HERNÁNDEZ, I & A. GÓMEZ. 2014. Patrones de abundancia y composición del zooplankton costero

- a varias escalas temporales en un ciclo de surgencia estacional en la isla de Margarita, Venezuela. *Interciencia* 39(2): 122-128.
- HERRERA, A. & D. BONE. 2011. Influence of riverine outputs on sandy beaches of Higuerote, central coast of Venezuela. *Lat. Am. J. Aquat. Res.* 39(1): 56-70.
- JOHNSON, W. & D. ALLEN. 2012. *Zooplankton of the Atlantic and Gulf Coasts. A guide to their identification and ecology*. The Johns Hopkins University Press, Baltimore, EE.UU. 452 pp.
- KIM, I.-H., E. SUÁREZ-MORALES & B. MÁRQUEZ-ROJAS. 2019. Caligid copepods (Copepoda: Siphonostomatoida: Caligidae) as zooplankters off the Venezuelan coast, western Caribbean Sea. *Thalassas* 35(2): 607-618.
- LEGARÉ, J. 1961. Estudios preliminares del zooplancton en la región de Cariaco. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela* 1(1): 191-218.
- LEGARÉ, J. 1964. The pelagic copepoda of Eastern Venezuela. I. The Cariaco Trend. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela* 3(1&2): 15-81.
- LITCHMAN, E., M. OHMAN & T. KJORBOE. 2013. Trait-based approaches to zooplankton communities. *J. Plankton Res.* 35(3): 473-484,
- LLANO, M., J. CÁRDENAS, L. MAYZ, P. GUEVARA & A. ARMAS. 1991. Elementos biogénicos de los sedimentos de la Fosa de Cariaco y los recursos ícticos del nororiente venezolano. *Mem. Soc. Cienc. Nat. La Salle.* 51(135&136): 57-72.
- MARIKOVA, V. & A. CAMPOS. 1967. Características cualitativas y cuantitativas del zooplancton de la plataforma cubana. *Estud. Inst. Oceanol. Acad. Cienc. Cuba.* 2 (2): 63-80.
- MARÍN, E., C. LODEIROS, D. FIGUEROS & B. MÁRQUEZ-ROJAS. 2004. Distribución vertical y abundancia estacional del microzooplancton y su relación con los factores ambientales en Turpialito, Golfo de Cariaco, Venezuela. *Rev. Cient. Fac. Cienc. Vet.* 14(2): 133-139.
- MÁRQUEZ, B., B. MARÍN, E. ZOPPI & C. MORENO. 2006. Zooplancton del Golfo de Cariaco. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela* 45(1): 61-78.
- MÁRQUEZ, B., B. MARÍN, J. DÍAZ-RAMOS, L. TROCCOLI & S. SUBERO-PINO. 2007. Variación estacional y vertical de la biomasa del macrozooplancton en la bahía de Mochima, Estado Sucre - Venezuela, durante 1997 – 1998. *Rev. Biol. Mar. Oceanogr.* 42(3): 241-252.
- MÁRQUEZ, B., B. MARÍN, J. DÍAZ-RAMOS & L. TROCCOLI. 2008. Biomasa, densidad y composición zooplanctónica de la Bahía de Mochima, Venezuela. *Guyana* 72(1): 52-67.
- MÁRQUEZ, B., J. DÍAZ-RAMOS, L. TROCCOLI, B. MARÍN & R. VARELA. 2009. Densidad, biomasa y composición del zooplancton, en el estrato superficial de la cuenca de Cariaco, Venezuela. *Rev. Biol. Mar. Oceanogr.* 44(3): 737-749.
- MÁRQUEZ, B., L. TROCCOLI, L. MARCANO, J. MORALES, T. ALLEN, B. MARÍN & R. DÍAZ-RAMOS. 2011. Estructura comunitaria del zooplancton en dos localidades del Golfo de Cariaco, Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela* 50(2): 103-119.
- MÁRQUEZ, B. 2015. *Dinámica del mesozooplancton en el sector oriental (Saco) del golfo de Cariaco, estado Sucre, Venezuela*. Trab. Grad. Doctoral, Universidad Central de Venezuela. Caracas, Venezuela, 137 pp.
- MÁRQUEZ, B. & E. ZOPPI. 2017. Zooplancton de la bahía de Mochima: retrospectiva y prospectiva. *Saber* 29: 495-511.
- MARTÍN, A., L. MALAVÉ, D. SÁNCHEZ, R. APARICIO, F. AROCHA, D. BONE, J. BOLAÑOS, J. BOLAÑOS-JIMÉNEZ, J. CASTAÑEDA, J. CÁRDENAS, A. CARBONINI, Y. DÍAZ, H. GUADA, E. KLEIN, R. LAZO, A. LEMUS, M. LENTINO, C. LIRA, C. LODEIROS, R. LÓPEZ, B. MARÍN, G. MARTÍNEZ, B. MÁRQUEZ, A. MÁRQUEZ, R. MOLINET, F. MORALES, J. POSADA, A. PRIETO, A. RIERA, C. RODRÍGUEZ, A. RAMÍREZ, W. SENIOR, P. SOLANA, H. SEVEREYN, P. SPINIELLO, E. VALERA, C. YANES & E. ZOPPI. 2007. *Línea base ambiental Plataforma Deltana. Petróleos de Venezuela, S. A. - Universidad Simón Bolívar, Caracas, Venezuela.* 176 pp.
- MARTÍNEZ, M. 2007. *Composición y abundancia del zooplancton marino de las Islas de Providencia y Santa Catalina (Caribe Colombiano) durante la época climática lluviosa (octubre – noviembre) de 2005. Santa Marta, Colombia.* Trab. Grad. Lic. Biología Marina, Universidad de Bogotá Jorge Tadeo Lozano, Bogotá, Colombia, 119 pp.
- MUJICA, A. & E. ESPINOZA. 1994. Cladóceros marinos chilenos. *Rev. Chil. Hist. Nat.* 67: 265-272.

- MUNENE, A. 2014. *Response of zooplankton biodiversity to nutrient pulses in experimental mesocosms*. Proy. Grad. M. Sc. Environmental Sciences, University of Guelph, Guelph, Canadá, 29 pp.
- OWRE, H. & M. FOYO. 1967. *Copepods of the Florida Current with illustrated keys to genera and species*. Institute of Marine Science, University of Miami, EE.UU. 137 pp.
- PANTALEÓN-LÓPEZ, B., G. ACEVES & I. CASTELLANOS. 2005. Distribución y abundancia del zooplankton del complejo lagunar Chacahua-La Pastoría, Oaxaca, México. *Rev. Mex. de Biodivers.* 76: 63-70.
- PARSONS, T., M. TAKAHASHI & V. HARGRAVE. 1979. *Biological oceanographic processes*. Pergamon Press. Gran Bretaña, 332 pp.
- PEREIRA, C. 2012. *Estructura comunitaria del fitoplancton y su asociación con las características físico-químicas de la zona marino-costera de playa Chirimena, estado Miranda*. Trab. Grad. M. Sc. Ingeniería Sanitaria, Universidad Central de Venezuela, Caracas, Venezuela, 133 pp.
- PEREIRA, C., A. FERNÁNDEZ, V. HERNÁNDEZ & L. TROCCOLI-GHINAGLIA. 2020. Ocurrencia de floraciones nocivas de microalgas en las costas del estado Miranda, Venezuela. *Cienc. Ambient. Clim.* 3(1): 1-17.
- PIRELA-OCHOA, E., L. TROCCOLI & I. HERNÁNDEZ-ÁVILA. 2008. Hidrografía y cambios en la comunidad del microfitoplancton de la bahía de Charagato, isla de Cubagua, Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela* 47(1): 3-15.
- POSTEL, L., H. FOCK & W. HAGEN. 2000. *Biomass and abundance*. En: *ICES zooplankton methodology manual*. Eds. R. Harris, P. Wiebe, J. Lenz, H. Skjoldal & M. Huntley. Academic Press, San Diego. EE.UU. pp. 83-192.
- RILEY, G. & S. GORGY. 1948. Quantitative studies of summer plankton population of the Western North Atlantic. *J. Mar. Res.* 7(3): 163-182.
- SCHWARZ, T. 2014. *AmbiWeb GmbH. Clima Higuerote. Caracas, Venezuela*. Disponible en <http://es.climate-data.org/location/27656/> (revisada noviembre 2015)
- SHROPSHIRE, T., S. MOREY, E. CHASSIGNET, A. BOZEC, V. COLES, M. LANDRY, R. SWALETHORP, G. ZAPFE & M. STUKEL. 2019. Quantifying spatiotemporal variability in zooplankton dynamics in the Gulf of Mexico with a physical-biogeochemical model. *Biogeosciences* 463: 1-45.
- SPATHARIS, S., G. TSIRTIS, D. DANIELIDIS, T. DO CHI & D. MOUILLOT. 2007. Effects of pulsed nutrient inputs on phytoplankton assemblage structure and blooms in an enclosed coastal area. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 73: 807-815.
- STRICKLAND, J. & T. PARSONS. 1972. A practical handbook of seawater analysis. *J. Fish. Res. Board Can.* 167: 1-310.
- SUÁREZ-MORALES, E. 1990. Planktonic copepods: A note on their relation with upwelling areas in the Campeche bank and the Mexican Caribbean Sea. *Investig. Mar. CICIMAR* 5(1): 87-92.
- SUÁREZ-MORALES, E. 1994. Distribución de los pterópodos (Gastropoda: Thecosomata y Pseudothecosomata) del Golfo de México y zonas adyacentes. *Rev. Biol. Trop.* 42(3): 523-530.
- SUÁREZ-MORALES, E. & R. GASCA. 1997. Copépodos (Crustacea) de las aguas superficiales del Mar Caribe Mexicano (mayo, 1991). *Rev. Biol. Trop.* 45: 1523-1529.
- SUTHERS, I., D. RISSIK & A. RICHARDSON. 2019. *Plankton: a guide to their ecology and monitoring for water quality*. Csiro Publishing, Clayton, Australia. 256 pp.
- TILLEY, J., C. BUTLER, E. SUÁREZ-MORALES, J. FRANKS, E. HOFFMAYER, D. GIBSON, B. COMYNS, G. INGRAM JR. & E. BLAKE. 2016. Feeding ecology of larval Atlantic Bluefin tuna, *Thunnus thynnus*, from the central Gulf of Mexico. *Bull. Mar. Sci.* 92(3): 321-334.
- TODD, C. & M. LAVERACK. 1991. *Coastal marine zooplankton: a practical manual for students*. Cambridge University Press. New York, EE.UU. 106 pp.
- TRÉGOUBOFF, G. & M. ROSE. 1967a. *Manuel de planctonologie Méditerranéenne*. Tome I, texto. Centre National de la Recherche Scientifique. París, Francia. 587 pp.
- TRÉGOUBOFF, G. & M. ROSE. 1967b. *Manuel de planctonologie Méditerranéenne*. Tome II, planches. Centre National de la Recherche Scientifique. París, Francia. 219 pp.
- UROSA, L. 1983. Distribución del zooplankton en la cuenca Tuy-Cariaco, área de posible actividad

- petrolera en Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela* 22(1&2): 125-143.
- VIALE-RIGO, M., P. MASCIANGIOLI & W. GUTTLER. 1999. *Simulación y trayectoria de derrames de gasolina, diesel, y Disolago en la Planta de Distribución Carenero*. Informe Técnico no. INT-6234,1999. PDVSA Intevp, Los Teques, Venezuela. 124 pp.
- VILLALBA, W., B. MÁRQUEZ-ROJAS, L. TROCCOLI, M. ALZOLAR & J. LÓPEZ. 2017. Composición y abundancia del zooplancton en la laguna El Morro, Isla de Margarita, Venezuela. *Rev. Peru. Biol.* 24(4): 343-356.
- VILLATE, F. 1982. Contribución al conocimiento de las especies de *Acartia* autóctonas de zonas salobres: *Acartia (Paracartia) grani*, G.O. Sars en la Ria de Mundaca (Vizcaya, España). *Kiobie* 12: 77-81.
- WICKSTEAD, J. 1979. *Zooplankton marino*. Ediciones Omega. Barcelona, España. 70 pp.
- WoRMS. 2020. *World register of marine species*. Disponible en <http://marinespecies.org> (revisada abril 2019).
- ZOPPI DE ROA, E. 1961. Medusas de la región este de Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela* 1: 173-190.
- ZOPPI DE ROA, E. 1971. Apendicularias de la región oriental de Venezuela. *Stud. Fauna Curacao Baribb. Isl.* 38: 1-109.
- ZOPPI DE ROA, E. 1977. *El zooplancton marino de la región oriental de Venezuela*. Trab. Grad. Doctoral, Universidad Central de Venezuela, Caracas, Venezuela, 187 pp.
- ZOPPI DE ROA, E. 2003. *Hemicordados, cordados y quetognatos*. En: *Biodiversidad en Venezuela*. Eds. M. Aguilera, A. Azocar & E. González. Fundación Polar - Fondo Nacional de Ciencia, Tecnología e Innovación, Caracas, Venezuela. 522-532.

RECIBIDO: ABRIL 2020

ACEPTADO: JULIO 2020

TABLA 1. Lista de organismos planctónicos identificados en la zona marina y costera entre Chirimena y Puerto Francés

TAXA	TAXA
RADIOZOA	<i>Rhizophysa filiformis</i> (FORSSKÅL, 1775)
Acantharia 1	<i>Solmaris</i> sp.
CILIOPHORA	<i>Solmundella bitentaculata</i> (QUOY & GAIMARD, 1833)
Tintínido 1	BRYOZOA
<i>Codonellopsis bulbulus</i> (MEUNIER, 1919)	Larvas cifonauta
<i>Undella</i> sp1.	ECHINODERMATA
FORAMINIFERA	Larvas de asteroideos
Foraminifero 1	Larvas de equinodermos
<i>Globigerina</i> sp1.	Larvas pluteus
<i>Oolina sphaerula</i> (EHRENBERG, 1845)	COPEPODA
<i>Oolina globosa</i> (MONTAGU, 1803)	<i>Acartia (Acartia) danae</i> GIESBRECHT, 1889
CTENOPHORA	<i>Acartia (Odontacartia) lilljeborgii</i> GIESBRECHT, 1889
Ctenóforo 1	<i>Acartia (Acartia) negligens</i> DANA, 1849
CNIDARIA	<i>Acartia</i> sp.
<i>Abylopsis eschscholtzii</i> (HUXLEY, 1859)	<i>Acartia (Acanthacartia) spinata</i> ESTERLY, 1911
<i>Abylopsis tetragona</i> (OTTO, 1823)	<i>Acartia (Acanthacartia) tonsa</i> DANA, 1849
<i>Bassia bassensis</i> (QUOY & GAIMARD, 1833)	<i>Caligus</i> sp.
<i>Bougainvillia</i> sp1.	<i>Calocalanus pavo</i> (DANA, 1852)
<i>Bougainvillia</i> sp2.	<i>Candacia bispinosa</i> (CLAUS, 1863)
<i>Chelophyes appendiculata</i> (ESCHSCHOLTZ, 1829)	<i>Candacia curta</i> (DANA, 1849)
<i>Clytia</i> sp.	<i>Candacia pachydactyla</i> (DANA, 1849)
<i>Cunina</i> sp.	<i>Candacia</i> sp.
<i>Diphyes bojani</i> (ESCHSCHOLTZ, 1825)	Canthocamptidae
<i>Diphyes</i> sp.	<i>Centropages velificatus</i> (OLIVEIRA, 1947)
<i>Diphyes dispar</i> CHAMISSO & EYSENHARDT, 1821	<i>Clausocalanus furcatus</i> (BRADY, 1883)
<i>Eudoxoides spiralis</i> (BIGELOW, 1911)	<i>Copilia</i> sp.
<i>Eutima mira</i> MCCRADY, 1859	<i>Copilia mirabilis</i> DANA, 1852
Scyphozoa 1	<i>Corycaeus</i> spp.
Larvas de antozoos	<i>Euchaeta marina</i> (PRESTANDREA, 1833)
<i>Lensia campanella</i> (MOSER, 1917)	<i>Euchirella rostrata</i> (CLAUS, 1866)
<i>Lensia cossack</i> TOTTON, 1941	<i>Euterpina acutifrons</i> (DANA, 1847)
<i>Liriope tetraphylla</i> (CHAMISSO & EYSENHARDT, 1821)	<i>Farranula gracilis</i> (DANA, 1849)
<i>Muggiaea atlantica</i> CUNNINGHAM, 1892	<i>Labidocera aestiva</i> WHEELER, 1900
<i>Muggiaea kochii</i> (WILL, 1844)	<i>Lubbockia squillimana</i> CLAUS, 1863
<i>Nanomia bijuga</i> (DELLE CHIAJE, 1844)	<i>Macrosetella gracilis</i> (DANA, 1846)
<i>Obelia</i> sp.	<i>Macrosetella</i> spp.

COPEPODA

Mecynocera clausi THOMPSON I.C., 1888*Mesocalanus* spp.*Oithona nana* GIESBRECHT, 1893*Oithona* spp.*Oncaea* spp.*Paracalanus aculeatus* GIESBRECHT, 1888*Paracalanus quasimodo* BOWMAN, 1971*Pareucalanus sewelli* (FLEMINGER, 1973)*Pleuromamma gracilis* CLAUS, 1863*Rhincalanus cornutus* (DANA, 1849)

Larva de Clausidiidae

Sapphirina angusta DANA, 1849*Sapphirina* sp.*Scolecithrix danae* (LUBBOCK, 1856)*Subeucalanus* sp.*Subeucalanus subtenuis* (GIESBRECHT, 1888)*Temora stylifera* (DANA, 1849)*Temora turbinata* (DANA, 1849)

ISOPODA

Carpas sp.

Isópodo 1

MAXILLOPODA

Larvas de Cirripedia

BRANCHIOPODA

Evadne spinifera P.E. MÜLLER, 1867*Penilia avirostris* DANA, 1849*Pseudevadne tergestina* CLAUS, 1877

AMPHIPODA

Anfípodo 1

Elaspomus sp.*Hyale* sp.

CUMACEA

Cumáceceo 1

OSTRACODA

Ostrácodo 1

DECAPODA

Larvas de Caridea

Larvas de Brachyura

Larvas de Porcellanidae

Belzebub faxoni (BORRADAILE, 1915)

MYSIDA

Misidáceo 1

MOLLUSCA

Atlanta sp.

Larvas de bivalvos

Larvas de gasterópodos

Limacina helicina (PHIPPS, 1774)

Pteropodo 1

ANNELIDA

Larva poliqueto

Tomopteris sp.

CHAETOGNATA

Flaccisagitta enflata (GRASSI, 1881)*Parasagitta elegans* (VERRILL, 1873)

Quetognato 1

Quetognato 2

Quetognato 3

Quetognato 4

CHORDATA

Oikopleura (Coecaria) fusiformis FOL, 1872*Oikopleura (Vexillaria) rufescens* FOL, 1872*Oikopleura* spp.*Doliolum* sp.*Salpa* spp.

Peces

VARIABILIDAD DE LA ABUNDANCIA DEL ZOOPLANCTON EN DOS AMBIENTES NERÍTICOS DEL NORORIENTE DE VENEZUELA

SERRANO-ZABALA, R¹., MÁRQUEZ-ROJAS, B²., TROCCOLI-GHINAGLIA, L.³, RINCONES-REYES, K.⁴, DÍAZ-RAMOS, J. R.². & REYES, J⁵.

¹Postgrado en Ciencias Marinas, Instituto Oceanográfico de Venezuela, Universidad de Oriente, Cumaná, Venezuela.

²Departamento de Biología Marina, Instituto Oceanográfico de Venezuela, Universidad de Oriente, Cumaná, Sucre. Venezuela.

³Instituto de Investigaciones Científicas. Universidad de Oriente, Boca de Río, Nueva Esparta, Venezuela.

⁴Investigador Asociado del Centro de Cambio Global y la Sustentabilidad, Villahermosa, Tabasco, México.

⁵Laboratorio de Zoología de Invertebrados, Facultad Experimental de Ciencias. Universidad del Zulia, Apdo. 526, Maracaibo 4001-A, estado Zulia, Venezuela.

Resumen: En las comunidades zooplanctónicas, la sinergia entre los factores ambientales y biológicos puede favorecer la presencia y/o ausencia de ciertas especies o grupos taxonómicos. Se analizó la abundancia, composición general y variación temporal del zooplancton en dos ambientes neríticos (ensenada de Turpialito e islotes Los Lobos) del nororiente de Venezuela. Las muestras se colectaron quincenalmente (junio 2010 - noviembre de 2011), con una bomba de diafragma y se filtraron por un tamiz de 100 μm . Se midió la temperatura, salinidad, concentración de oxígeno disuelto, seston, clorofila *a* y la abundancia fitoplanctónica y zooplanctónica. El índice de surgencia se calculó a partir de los datos de vientos. En Turpialito la temperatura osciló entre 23,6 y 30,1°C, la salinidad entre 31 y 39 y la Clorofila *a* entre ND y 2,3 $\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$, mientras que en islotes Los Lobos las variaciones fueron entre 24 y 29,5°C, 36 y 38,6 y ND y 7,3 $\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$, respectivamente. En Islotes Los Lobos se detectó mayor abundancia total zooplanctónica (384.271 $\text{org}\cdot\text{m}^{-3}$) que en Turpialito (107.414 $\text{org}\cdot\text{m}^{-3}$), así como la mayor cantidad de grupos zooplanctónicos (19 grupos). Los resultados reflejaron variabilidad espacial y temporal en cuanto a la abundancia zooplanctónica (Permanova, $F=54,68$; $F=3,51$; $p<0,05$), mientras la composición por grupos varió espacialmente (Permanova, $F=14,53$, $p<0,05$). El MDS-SIMPER mostró disimilitud (55,72%) entre las localidades atribuibles a los copépodos, larvas de decápodos y cladóceros. Durante la época de surgencia costera se registró mayor abundancia zooplanctónica en ambas localidades, con incrementos más notables en Los Lobos y con organismos frecuentes de aguas oceánicas, resultado de la fisiografía de esta localidad.

Palabras claves: abundancia, composición, Ensenada de Turpialito, Islotes Los Lobos, zooplancton

Abstract: In zooplankton communities, environmental and biological factors act simultaneously and can interact synergistically favoring the presence and/or absence of certain species. The abundance, composition and temporal variation of zooplankton were analyzed in two neritic environments (Turpialito inlet and Los Lobos islets) in northeastern Venezuela. The samples were collected biweekly (June 2010 - November 2011), with a diaphragm pump and filtered through a 100 μm sieve. Temperature, salinity, concentration of dissolved oxygen, seston, chlorophyll *a*, phytoplankton and zooplankton abundance were measured. The upwelling index was calculated from the wind data. In Turpialito the temperature ranged between 23.6 - 30.1 °C, salinity between 31 - 39 and Chlorophyll *a* between ND - 2.3 $\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$, while in Los Lobos islets the variations were between 24 - 29.5 °C, 36 - 38.6 and ND - 7.3 $\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$, respectively. In Los Lobos, a higher total zooplankton abundance (384,271 $\text{org}\cdot\text{m}^{-3}$) than Turpialito (107,414 $\text{org}\cdot\text{m}^{-3}$) was detected, as well as the greater number of zooplankton groups (19 groups). The results reflected spatial and temporal variability in terms of zooplankton abundance (Permanova, $F=54.68$; $F=3.51$; $p<0.05$), while the composition varied spatially (Permanova, $F=14.53$, $p<0.05$). The MDS-SIMPER showed dissimilarity (55.72%) between the localities for copepods, decapod larvae and cladocerans. During the coastal upwelling period, greater zooplankton abundance was recorded in both localities, with more notable magnitudes in Los Lobos islets and with frequent organisms of oceanic waters, supported by the geographical location of this locality.

Key Words: abundance, composition, Turpialito inlet, Los Lobos Islets, zooplankton

INTRODUCCIÓN

El zooplancton marino constituye la comunidad animal más diversa que se conoce. La mayor parte de los grupos zoológicos acuáticos están representados

en el zooplancton, desde los protozoarios hasta los vertebrados en sus estadios de huevo, larva y juvenil (SUTHERS *et al.* 2019). Como toda comunidad biológica, el zooplancton muestra patrones de distribución en un

amplio rango de escalas espaciales y temporales tanto en lo referente a su composición como en su abundancia y biomasa (RUÍZ-PINEDA *et al.* 2016).

El zooplancton es un eslabón esencial en la transferencia energética al nivel secundario, y su estudio puede conducir a la determinación del potencial pesquero de una región, si se conoce adecuadamente la dinámica y eficiencia de la transferencia trófica (D'ALELIO *et al.* 2016; HENEGHAN *et al.* 2016). Además, forma parte de la “bomba biológica” de carbono hacia el interior del océano ya que transfiere parte del carbono secuestrado de la atmósfera por el fitoplancton y lo transporta dentro de la zona eufótica hacia estratos más profundos a través de una compleja red trófica (HERNÁNDEZ-TRUJILLO *et al.* 2007).

Entre los factores ambientales que influyen en la estructura de las comunidades zooplanctónicas, se encuentran la temperatura, salinidad, oxígeno disuelto, aportes de agua dulce y estratificación, así como por factores biológicos, como la disponibilidad de alimento, depredación y competencia, o por la combinación de ambos tipos de variables (TAKAHASHI *et al.* 2014). En ambientes naturales estos factores actúan simultáneamente y pueden interactuar sinérgicamente favoreciendo la presencia y/o abundancia de ciertas especies (VILLALBA-DURÉ *et al.* 2018).

Por consiguiente, los estudios de zooplancton son importantes, ya que se pueden caracterizar los organismos afines a las condiciones ambientales de las masas de agua (MORALES-RAMÍREZ 2008; RODRÍGUEZ-SÁENZ & MORALES-RAMÍREZ 2012). A pesar de la importancia de este grupo de organismos, el conocimiento acerca del zooplancton en Venezuela es limitado. También se reconoce que dichas variaciones son más complejas en las zonas costeras debido al carácter sinérgico de la interacción continente-océano que allí se presenta (VÁSQUEZ-YEOMANS *et al.* 2012; MECALCO-HERNÁNDEZ *et al.* 2018).

Por lo general, en el ambiente marino, las muestras de zooplancton son recolectadas con redes planctónicas (VÁSQUEZ-YEOMANS *et al.* 2012; RUÍZ-PINEDA *et al.* 2016; MÁRQUEZ-ROJAS *et al.* 2016, 2020; MECALCO-HERNÁNDEZ *et al.* 2018). No obstante, otros métodos de colecta incluyen las botellas de captación y bombas de succión. Estas últimas se han empleado especialmente en las zonas costeras relativamente protegidas (MASSON *et al.* 2004; MAURO DE MELO *et al.* 2007; SCHWAMBORN *et al.* 2008). En ese sentido, se ha demostrado que la utilización de bombas de succión para la colecta de plancton

conduce a resultados comparables con los hallados con muestreos tradicionales. Entre sus ventajas: captura organismos que por su mínimo tamaño no son capturados por redes, se obtienen muestras muy discretas, se evita el efecto de taponamiento usuales en redes, se conoce con exactitud el volumen de agua filtrada y se garantiza la profundidad muestreada, permitiendo así llevar a cabo investigaciones de estructura fina en la distribución vertical y horizontal del plancton (LENZ 1972; SAMEOTO *et al.* 2000; MASSON *et al.* 2004). Presenta algunas desventajas como la resistencia friccional de los tubos a las corrientes, pequeño volumen colectado y daños físicos a algunos organismos (LENZ 1972; RAHKOLA *et al.* 1994; SAMEOTO *et al.* 2000; MASSON *et al.* 2004).

A nivel mundial existen pocos estudios del zooplancton empleando como método de colecta el sistema de bomba de succión, entre ellos las investigaciones de LENZ (1972), quien evaluó un tipo de bomba al vacío para minimizar el riesgo de daño de los organismos delicados en Alemania; ICAMBERRY & RICHARDSON (1972) realizaron un estudio cuantitativo del zooplancton con sistema de bomba en California. HARRIS *et al.* (1986) estudiaron la distribución vertical de larvas de peces en mar abierto; RAHKOLA *et al.* (1994) efectuaron estudios cuantitativos del zooplancton con sistemas de bombas en Finlandia; PAGGI (1985) y FRUTOS (1998) analizaron la densidad, diversidad y distribución vertical del zooplancton. Con respecto a estudios comparativos entre los métodos de bomba y red destacan los de DIXON & ROBERTSON (1986) y MASSON *et al.* (2004) quienes no encontraron diferencias significativas entre los dos métodos. En Brasil, MAURO DE MELO *et al.* (2007) estudiaron la biomasa zooplanctónica y SCHWAMBORN *et al.* (2008) cuantificaron y modelaron el transporte de zooplancton, concluyendo que esta técnica de muestreo discreto puede ser eficaz para investigar los patrones dinámicos de transporte de los invertebrados en zonas de estuarios.

En Venezuela existen pocos trabajos publicados de zooplancton empleando las bombas de succión, entre ellos RODRÍGUEZ-GRAU (1978) estudió la distribución del zooplancton en la laguna costera de Tacarigua; MORALES *et al.* (2001) estudiaron la comunidad del zooplancton en la laguna de Sinamaica (estado Zulia); MARCANO *et al.* (2010) y NARVÁEZ (2019) evaluaron la variación temporal y espacial intradiaria del zooplancton en la parte interna de la Bahía de Mochima en época de lluvia y sequía, respectivamente.

En la costa oriental de Venezuela, dentro del golfo de Cariaco, destaca la Estación Hidrobiológica de Turpialito, donde se han realizado investigaciones sobre zooplankton (U ROSA 1980; FIGUEROA 2002; MARÍN *et al.* 2004; GARCÍA 2013; RAMÍREZ 2013, BLANCO *et al.* 2016; ELISTA *et al.* 2017). En islotes Los Lobos, ubicados en el Mar Caribe venezolano, a 50 MN de distancia de Turpialito, se han realizado estudios sobre las condiciones hidrobiológicas (MARCANO 1997), características granulométricas del sedimento (SALAZAR 1997), comunidad de peces (RAMÍREZ 1997), fauna malacológica (LEÓN 1997), coralina (RAMÍREZ 1997), carcinológica (MARCANO 1997) y sobre la actividad pesquera (TRUJILLO 1997). En zonas aledañas a estos islotes, son pocos los trabajos sobre zooplankton (FLORES 1992; GÓMEZ & HERNÁNDEZ-ÁVILA 2008; HERNÁNDEZ-ÁVILA & GÓMEZ 2014) y el ictioplankton (HUQ 1990; VILLALBA 2002; NARVÁEZ 2010).

La escasa información sobre el zooplankton en la región nororiental de Venezuela, aunado a la alta productividad que caracteriza la región cuando se compara con otros países del mar Caribe (GÓMEZ 1996, 2001), se fundamenta en la fertilidad de las aguas por el ascenso de aguas subsuperficiales que afloran en la superficie (OKUDA *et al.* 1978; ALVERA-AZCÁRATE *et al.* 2009; SCRANTON *et al.* 2014), hacen necesario los estudios planctónicos para conocer la composición y distribución de sus componentes, ya que permite su utilización como indicadores de alimento disponible, en especial para la sardina *Sardinella aurita*, principal recurso pesquero de la zona (GÓMEZ 2019).

En este trabajo se caracteriza la composición y abundancia del zooplankton en dichas localidades, tomando en cuenta la influencia de la surgencia costera; por lo que se esperaban cambios espaciales y temporales en la abundancia y composición en estas localidades, ya que los grupos taxonómicos que lo componen muestran diferentes respuestas a las condiciones ambientales presentes en el medio.

METODOLOGÍA

Área de estudio

La primera zona de estudio es la ensenada de Turpialito, situada a 3 km al este de Cumaná (10°27'30"N; 64°02'40"W) localizada dentro del golfo de Cariaco, estado Sucre, Venezuela (Fig. 1A). Esta ensenada es un cuerpo de agua somero y está protegida del oleaje por la Península de Araya, caracterizada por

cambios hidrológicos debido a la surgencia costera estacional que se produce en la región nororiental de Venezuela (OKUDA *et al.* 1978; LORENZONI *et al.* 2013).

La segunda zona es los islotes Los Lobos que están situados en el mar Caribe, entre la Isla de Coche (estado Nueva Esparta) y el Morro de Chacopata (estado Sucre), entre 10°41'38'' y 10°41'41'' N y 63°52'15'' y 63°52'33'' W (Fig. 1B). Estos islotes están formados por dos promontorios (Lobo Mayor y Lobo Menor) unidos por un istmo somero de 37 m de longitud, de textura rocosa. Estos islotes, pequeños y deshabitados, son los únicos afloramientos de una gran extensión superficial de la plataforma submarina nororiental de Venezuela entre la mencionada isla y tierra firme (RAMÍREZ 1997; SALAZAR 1997).

Toma de las muestras en el campo

Se realizaron colectas quincenalmente en las dos zonas, entre las 8:30 am y 10:30 am, desde junio de 2010 hasta noviembre de 2011, obteniéndose un total de 70 muestras. Las muestras fueron colectadas utilizando una bomba eléctrica de diafragma marca Shurflo® 2088, provista de una manguera de 20 metros; la profundidad de los muestreos osciló entre 0.5 y 1 m de profundidad. El volumen total recolectado para cada muestra fue de aproximadamente 70 litros, que fueron filtrados por un tamiz de 100 µm en cada caso. Las muestras se colocaron en frascos plásticos y se fijaron con formalina al 4%, neutralizada con tetraborato de sodio y posteriormente fueron trasladados al Laboratorio de Ecología y Taxonomía de Zooplankton Marino del Instituto Oceanográfico de Venezuela.

Simultáneamente, se tomaron *in situ* los datos ambientales de temperatura con un termómetro ambiental ($\pm 0,1^\circ\text{C}$), la salinidad con un refractómetro Atago® (± 1 UPS). Para la determinación de la concentración de oxígeno disuelto se recolectó agua de mar en botellas para DBO (cap. 300 ml) y se utilizó el método de Winkler, descrito y mejorado por STRICKLAND & PARSONS (1972). Para el análisis de la concentración de clorofila *a* (clor *a*) se tomaron las muestras de agua en botellas plásticas color ámbar (1500 ml) e igual cantidad para la determinación de materia orgánica. En la concentración de la clorofila *a* (clor *a*) se utilizó el método espectrofotométrico de Lorenzen, descrito y mejorado por STRICKLAND & PARSONS (1972). Para cuantificar el seston o material particulado total (MPT) se emplearon técnicas gravimétricas (STRICKLAND & PARSONS 1972).

Para determinar la variabilidad estacional (surgencia y relajación) en la zona de estudio, se utilizó el índice de surgencia (IS), el cual fue calculado basado en la estadística de viento de la estación meteorológica Los Botones, Guacarapo, golfo de Cariaco, de acuerdo con BOWDEN (1983) y explicado en MÁRQUEZ-ROJAS *et al.* (2008).

Análisis del fitoplancton y zooplancton

Los datos de la abundancia fitoplanctónica fueron proporcionados por el Proyecto LOCTI 2010-2011, intitulado “Estudio poblacional y factibilidad del cultivo de erizos en el nororiente de Venezuela”, llevado a cabo en la misma zona de estudio.

La cuantificación de los organismos zooplanctónicos se realizó tomando en cuenta el total

de los organismos, para ello se empleó una cámara de Bogorov y posteriormente fueron analizados bajo un estereomicroscopio. Para la ubicación taxonómica de los diferentes grupos zooplanctónicos observados se utilizaron los trabajos de TREGOUBOFF & ROSE (1957), CAMPOS-HERNÁNDEZ & SUÁREZ-MORALES (1994), GASCA & SUAREZ-MORALES (1996) y BOLTOVSKOY (1999).

Análisis estadísticos

Con los datos obtenidos, se construyeron matrices (ambientales y biológicas). Una vez probados los supuestos en los datos biológicos, y no ajustarse a las suposiciones de normalidad y homogeneidad de varianzas, se procedió a la aplicación de pruebas no paramétricas (SHESKIN 2004).

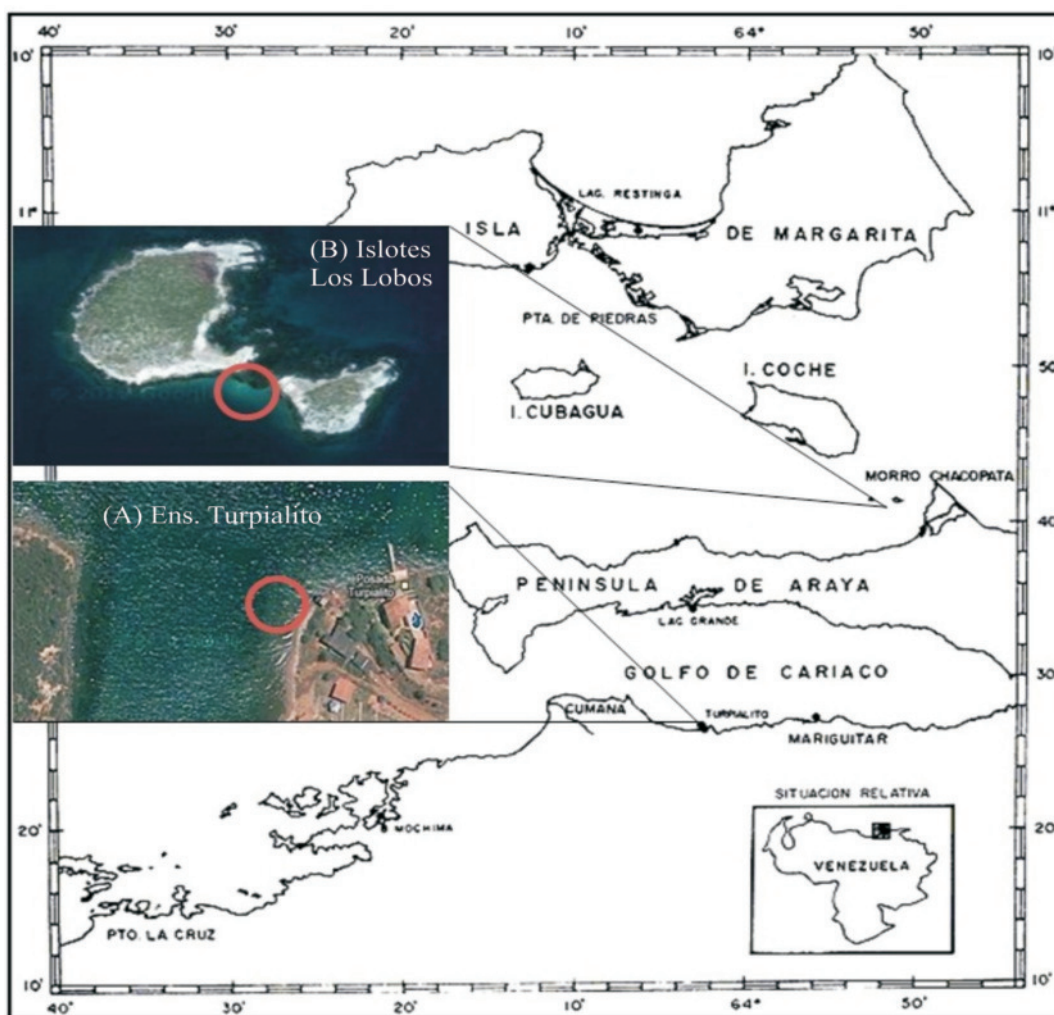


Fig. 1. Ubicación geográfica de las estaciones de muestreo. (A) ensenada de Turpialito y (B) islotes Los Lobos.

Con relación a las variables abióticas (temperatura, salinidad, oxígeno disuelto y seston) y bióticas (clor *a* y feopigmentos), se utilizaron distancias Euclidianas para el análisis de disimilitud. También se organizaron matrices de abundancia (fitoplanctónica y zooplanctónica) y composición zooplanctónica, las cuales fueron analizadas con el índice de similitud Bray-Curtis (CLARKE 1993), previa transformación raíz cuarta de las abundancias. Tal transformación permite disminuir el peso de las especies muy dominantes y aumenta la importancia relativa de las especies raras en el cálculo del índice de similitud. Posteriormente, se utilizó un análisis de varianza multivariado, con base en permutaciones (Permanova, 9999 permutaciones; ANDERSON 2001), quedando definidos los factores fijos como: localidades (ensenada de Turpialito e islotes Los Lobos) y épocas (surgencia: junio, julio y diciembre 2010, enero, febrero, marzo, abril y mayo 2011 y relajación: agosto, septiembre, octubre y noviembre 2010, junio, julio, agosto, septiembre, octubre y noviembre 2011), y con los factores aleatorios, meses y quincenas, para probar la hipótesis nula de no diferencias significativas entre las localidades, épocas, meses y quincenas y la interacción.

Para determinar las diferencias comunitarias del zooplankton asociados a cada zona se realizó un análisis SIMPER (CLARKE 1993). Además, se realizaron ordenaciones multivariadas (MDS) para ilustrar los patrones de similitud entre las escalas espaciales y por épocas. Se utilizó un $\alpha = 0,05$ para todos los análisis, a menos que se indique lo contrario (MONTGOMERY 1997). Todos los procedimientos multivariantes se efectuaron mediante el software estadístico Primer v6 + *Permanova add on* (CLARKE & GORLEY 2006).

Para establecer las relaciones entre las variables bióticas y abióticas entre las localidades y las épocas de estudio, se realizó un análisis de componentes principales (ACP) a partir de una matriz de correlación (JOHNSON & WICHERN 1992).

RESULTADOS

Variables Abióticas

El índice de Surgencia (IS) durante los dos primeros meses del estudio presentó valores superiores a $100 \text{ m}^3\text{s}^{-1}1000\text{m}$; mientras que entre agosto y noviembre 2010 los valores fueron inferiores e incluso se observaron valores negativos. A partir de diciembre la velocidad del viento se incrementó hasta alcanzar los valores

más altos en marzo y abril 2011 (307 y $357 \text{ m}^3\text{s}^{-1}1000\text{m}$, respectivamente) y mantenerse elevados hasta finales de mayo 2011. Desde junio 2011 se observó disminución en la velocidad y cambios en la dirección de los vientos, registrando valores negativos hasta finales del año (Fig. 2).

En la ensenada de Turpialito, la temperatura superficial del agua fluctuó entre $23,6$ y $30,1$ °C, ($27,8 \pm 1,9$ °C). Se observaron entre junio y octubre 2010 valores altos ($26,8$ a $30,1$ °C); a partir de noviembre 2010 se registró un descenso paulatino de la temperatura, hasta alcanzar el menor registro ($23,6$ °C), entre enero y marzo 2011. De abril a septiembre 2011 se evidenció un incremento la temperatura con aguas cálidas ($27,0$ – $30,0$ °C, Fig. 3A).

En islotes Los Lobos, la temperatura varió entre $24,0$ y $29,5$ °C, ($26,0 \pm 1,6$ °C). El mayor registro ($29,5$ °C) se detectó en septiembre 2010; posteriormente se evidenció un nuevo descenso hasta obtener valores más bajos ($24,0$ a $26,0$ °C) hasta el final del estudio (Fig. 3A). Se observó variabilidad entre las localidades por mes, anidado a las épocas ($F=8,51$; $p < 0,05$), lo que sugiere que el patrón de fluctuación mensual de la temperatura es diferente en cada localidad (Fig. 3B, Tabla 1A). También se detectaron diferencias significativas ($F=6,48$; $p < 0,05$; Tabla 1A) entre surgencia ($26,1 \pm 1,6$ °C) y relajación ($27,5 \pm 2,2$ °C).

En Turpialito la salinidad varió entre 31 y 39 ($36,7 \pm 2,5$). Durante los seis primeros meses los valores fluctuaron, con valores más bajos en julio (31) y septiembre (33). Durante los primeros meses del 2011 se detectaron valores elevados (39), posteriormente se registraron marcadas disminuciones en agosto y

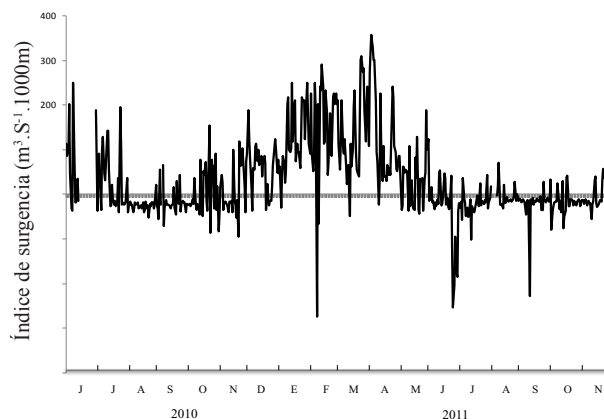


Fig. 2. Variaciones diarias del índice de surgencia ($\text{m}^3\text{s}^{-1}1000\text{m}$) durante los meses del muestreo en el nororiente de Venezuela.

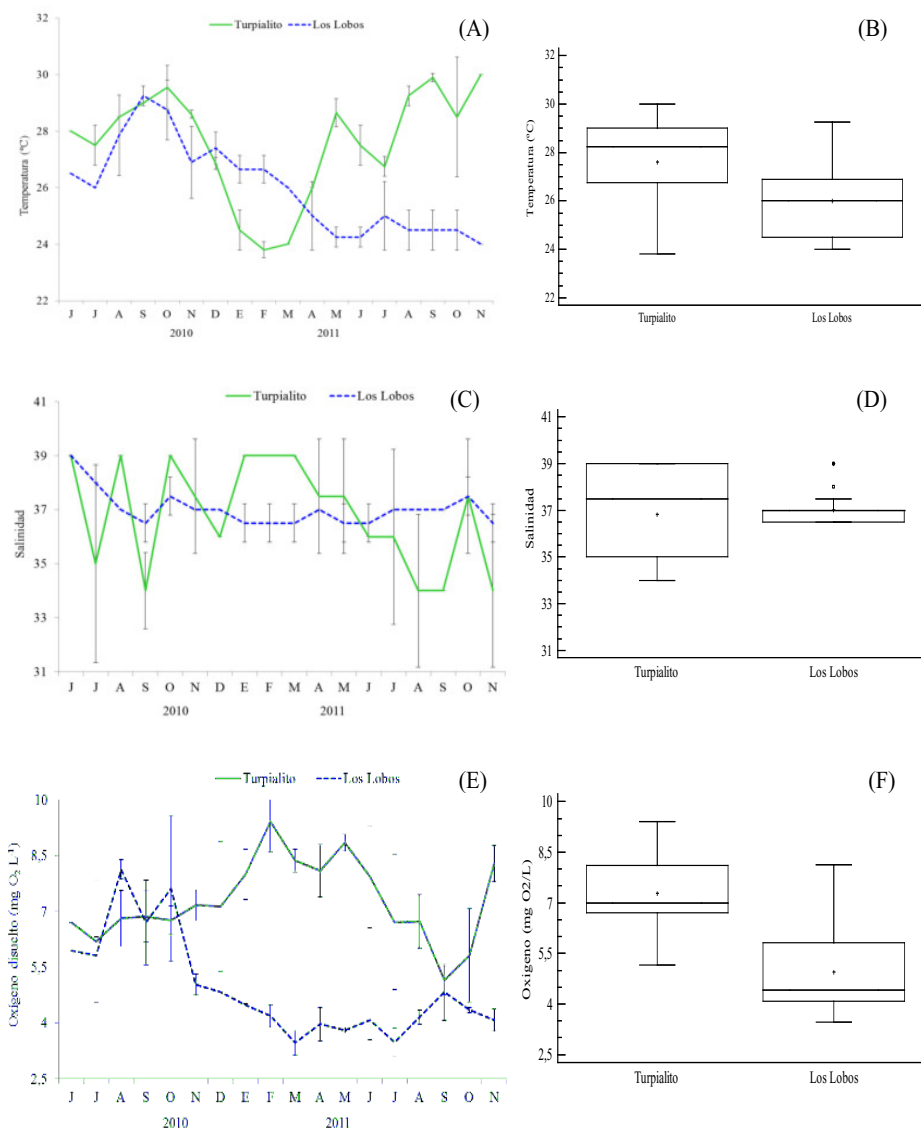


Fig. 3. Variación temporal y diagrama de caja con la distribución espacial de la temperatura (A, B), salinidad (C, D) y oxígeno disuelto (E, F) en Turpialito y Los Lobos.

noviembre (Fig. 3C). Mientras tanto, en Los Lobos la salinidad presentó menor intervalo de variación, con valores entre 36 y 39 ($36,7 \pm 0,6$) con débiles fluctuaciones quincenales (Fig. 3C). Se observó interacción significativa entre las localidades por épocas ($F=4,25$; $p \leq 0,05$), lo que sugiere que la salinidad varía en cada localidad de acuerdo con la época de muestreo (Fig. 3D, Tabla 1B).

En Turpialito la concentración de oxígeno disuelto varió entre 4,9 y 9,9 mg L⁻¹ ($7,3 \pm 1,3$ mg L⁻¹). La

concentración en el periodo junio- diciembre 2010 fluctuó entre 5 y 8,4 mg L⁻¹, incrementándose hasta febrero 2011 (9,9 mg L⁻¹). A partir de julio 2011 se detectaron menores registros de la concentración de oxígeno disuelto, reportándose el valor más bajo (4,9 mg L⁻¹) en septiembre 2011 (Fig. 3E). En Los Lobos el oxígeno disuelto varió entre 3,2 y 9,7 mg L⁻¹ ($4,9 \pm 1,5$ mg L⁻¹). Se observaron los mayores registros entre junio – noviembre 2010 (4,8 - 9,7 mg L⁻¹); mientras que para el resto del periodo de estudio los valores fueron

TABLA 1. Análisis no paramétrico de la varianza permutado (Permanova) con base en la distancia euclidiana, aplicando un modelo lineal de cuatro factores (localidad, época, mes y quincena) a la temperatura (°C), Salinidad, oxígeno disuelto (mg L^{-1}) y Clorofila *a* (mg m^{-3}), en dos ambientes neríticos del nororiente de Venezuela. gl: grados de libertad, SC: suma de cuadrados, MC: media cuadrática, F: Pseudo-F, *P* (perm): probabilidad calculada por permutaciones, %CV: coeficiente de variación. * Los factores que denotan diferencias significativas $p < 0,05$.

(A) TEMPERATURA	gl	SC	MC	F	<i>P</i> (perm)	%CV
Localidad	1	41,474	41,474	10,398	0,004*	18,18
Época	1	20,339	20,339	6,477	0,015*	12,31
Mes(época)	20	66,391	3,319	5,311	0,003*	15,02
Localidad x época	1	15,675	15,675	3,929	0,066	14,35
Quincena(mes(época))	11	6,875	0,625	1,254	0,351	3,96
Localidad x mes(época)	20	84,763	4,238	8,506	0,0006*	25,03
Residual	11	5,480	0,498			11,12
Total	65	256,3				
(B) SALINIDAD						
Localidad	1	0,180	0,180	578,0	0,811	0,00
Época	1	16,523	16,523	5,051	0,031*	15,15
Mes(época)	20	67,357	3,367	1,759	0,166	15,47
Localidad x época	1	13,253	13,253	4,254	0,050*	18,74
Quincena(mes(época))	11	21,056	1,914	0,851	0,682	0,00
Localidad x mes(época)	20	63,544	3,177	1,413	0,301	17,50
Residual	11	24,722	2,247			33,12
Total	65	201,59				
(C) OXIGENO						
Localidad	1	106,25	106,25	42,071	0,001*	37,40
Época	1	0,956	0,956	0,548	0,496	0,00
Mes(época)	20	35,916	1,795	1,787	0,151	10,07
Localidad x época	1	7,864	7,864	3,114	0,090	12,00
Quincena(mes(época))	11	11,05	1,004	0,798	0,670	0,00
Localidad x mes(época)	20	52,321	2,616	2,080	0,093	18,66
Residual	11	13,832	1,257			21,85
Total	65	220,48				
(D) CLOROFILA <i>a</i>						
Localidad	1	37,443	37,443	18,771	0,0003*	28,10
Época	1	3,788	3,788	2,397	0,131	7,01
Mes(época)	20	32,839	1,642	2,312	0,118	14,04
Localidad x época	1	0,351	0,351	0,176	0,689	0,00
Quincena(mes(época))	11	7,811	0,710	1,227	0,361	6,42
Localidad x mes(época)	20	41,919	2,096	3,621	0,025*	25,35
Residual	11	6,365	0,578			19,05
Total	65	123,68				

más bajos ($3,2 - 5,2 \text{ mg L}^{-1}$; Fig. 3C). Solo se hallaron diferencias significativas entre las localidades ($F = 42,07$, $p < 0,05$; Tabla 1C, Fig. 3F), mayores concentraciones en Turpialito ($7,27 \pm 1,09 \text{ mg L}^{-1}$).

El seston en Turpialito, varió entre 3 y $28,3 \text{ mg L}^{-1}$ ($11,2 \pm 6,2 \text{ mg L}^{-1}$). Esta variable alcanzó su valor más alto ($28,3 \text{ mg L}^{-1}$) en junio 2010, para descender en agosto 2010 hasta $3,52 \text{ mg L}^{-1}$. Un segundo aumento se registró en diciembre 2010 ($17,42 \text{ mg L}^{-1}$), mientras el

valor más bajo ($3,02 \text{ mg L}^{-1}$) de todo el estudio se reportó en noviembre 2011 (Fig. 4A). En islotes Los Lobos, el seston también presentó marcadas fluctuaciones entre $1,5$ y $25,5 \text{ mg L}^{-1}$ ($9,1 \pm 5,5 \text{ mg L}^{-1}$). Se detectaron tres registros por encima de 15 mg L^{-1} (julio 2010, mayo y octubre 2011). En diciembre 2010 se obtuvo el valor más bajo ($1,7 \text{ mg L}^{-1}$) de todo el estudio (Fig. 4A). No se detectaron diferencias significativas temporales y espaciales en la concentración de seston (Fig. 4B).

Variables Bióticas

La concentración de Clor *a* en Turpialito fluctuó entre valores no detectables (ND) y $2,30 \text{ mg}\cdot\text{m}^{-3}$ ($0,5\pm 0,5 \text{ mg}\cdot\text{m}^{-3}$). Esta variable no presentó grandes fluctuaciones, con valores máximos en agosto 2010 ($1,4 \text{ mg}\cdot\text{m}^{-3}$) y febrero, abril y septiembre 2011 ($1,6$;

$1,7$ y $2,3 \text{ mg}\cdot\text{m}^{-3}$, respectivamente) (Fig. 4C). En Los Lobos las concentraciones de Clor *a* fueron mayores que en Turpialito, con fluctuaciones entre ND y $7,3 \text{ mg}\cdot\text{m}^{-3}$ ($1,9\pm 1,6 \text{ mg}\cdot\text{m}^{-3}$). Las mayores concentraciones se observaron en junio 2010 ($5,27 \text{ mg}\cdot\text{m}^{-3}$), marzo ($5,27 \text{ mg}\cdot\text{m}^{-3}$) y junio 2011 ($7,31 \text{ mg}\cdot\text{m}^{-3}$) (Fig. 4C).

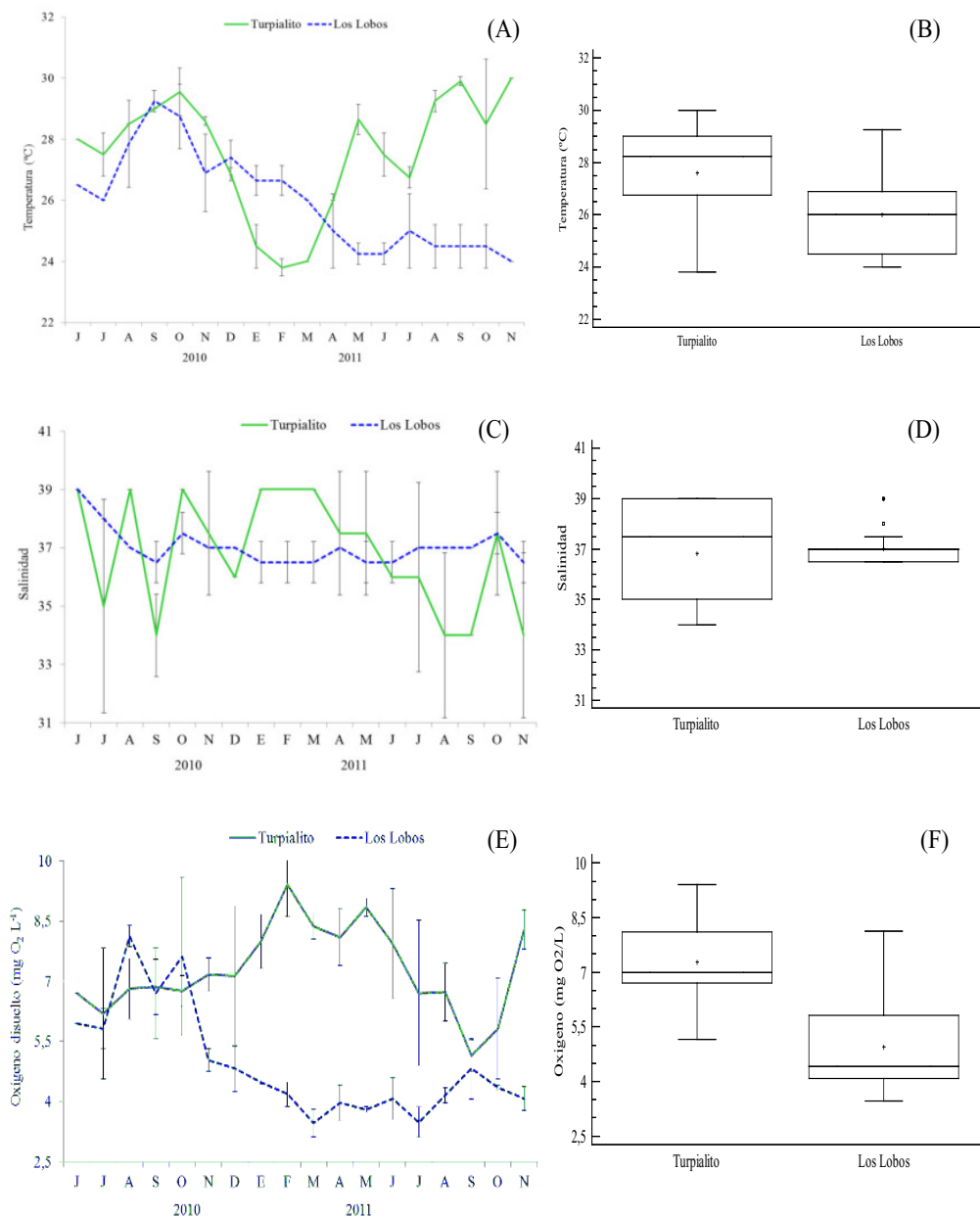


Fig. 4. Variación temporal y diagrama de caja con la distribución espacial del seston (A, B), clorofila *a* (C, D) y abundancia fitoplanctónica (E, F) en Turpialito y Los Lobos.

Esta variable presentó variaciones a nivel de localidad ($F=18,77$; $p \leq 0,05$; Fig. 4D) y en la interacción localidad por mes ($F= 3,62$; $p \leq 0,05$; Tabla 1D).

La abundancia fitoplanctónica en Turpialito varió entre 35 y 3964 cel.ml⁻¹ (758,8±1037 cel.ml⁻¹). La mayor abundancia fitoplanctónica se detectó en junio 2010 (3.964 cel.ml⁻¹), septiembre 2010 (3.859 cel.ml⁻¹) y marzo 2011 (2.621 cel.ml⁻¹), mientras que las más bajas se reportaron en octubre y noviembre 2011 (41 y 35 cel.ml⁻¹, respectivamente, Fig. 4E). En los islotes Los Lobos, la abundancia fitoplanctónica se ubicó entre 8 y 2317 cel.ml⁻¹ (222,3±442,4 cel.ml⁻¹). Durante casi todo el estudio, en esta localidad, se detectaron valores inferiores a 1.000 cel.ml⁻¹, exceptuando abril 2011 (2.317 cel.ml⁻¹; Fig. 4E). La abundancia fitoplanctónica presentó variaciones significativas entre las localidades (> Turpialito) y las épocas de muestreos (> surgencia: 765,91±1.051,11 cel.ml⁻¹) ($F= 5,50$ y $F= 8,55$, $p < 0,05$; respectivamente, Tabla 2A).

La abundancia del microzooplankton en Turpialito estuvo representada por un total de 107.414 org.m⁻³ (3.159 ±3.930 org.m⁻³). El mayor valor de abundancia se registró en octubre 2011 con 20.457 org.m⁻³, le siguió julio 2010 y 2011 con 8.429 y 12.343 org.m⁻³, respectivamente. Los registros de abundancia más bajos se obtuvieron en septiembre 2011, noviembre y diciembre 2010 (157, 314 y 307 org.m⁻³, respectivamente; Fig. 5A).

A diferencia en Los Lobos, la abundancia total del zooplankton fue mayor 384.271 org.m⁻³ (11.302 ±5.294 org.m⁻³). Entre junio y octubre de 2010 mostró una variación entre 4.700 a 24.600 org.m⁻³, luego disminuyó progresivamente con el valor más bajo (3.157 org.m⁻³) del estudio en enero de 2011. Entre enero y abril 2011, la abundancia fluctuó entre 6.443 – 25.586 org.m⁻³, hasta registrarse el mayor valor de abundancia zooplanctónica en abril 2011 (Fig. 5A).

Se hallaron diferencias significativas de la abundancia zooplanctónica entre las localidades y las épocas ($F= 54,68$; $F= 3,51$; $p < 0,05$, Tabla 2C; Fig. 5B), con mayores abundancias registrados en la surgencia (8.089±6.150 org.m⁻³) que en etapa de relajación (6.938±6.273 org.m⁻³).

Composición Zooplanctónica

Se identificaron 16 grupos del zooplankton en Turpialito (Tabla 3). Los grupos con mayor abundancia total y relativa, tanto en surgencia como en relajación

fueron los copépodos, larvas de crustáceos y larvas de cirrípedos. Cabe destacar la presencia de los copépodos y ostrácodos así como las apendiculados y tintínidos como los grupos más representativos dentro del holoplancton en ambas épocas, mientras que las larvas de decápodos, larvas de poliquetos y de cirrípedos conformaron la mayor parte del meroplancton. En esta localidad estuvieron ausentes los radiolarios, sifonóforos, doliólidos, pterópodos y quetognatos (Tabla 3).

Los grupos dominantes en abundancia fueron los microcrustáceos, especialmente los copépodos, que constituyeron el 52,7 % del total de organismos recolectados (Fig. 6A) y ocurrieron durante todo el periodo de estudio. La abundancia promedio fue de 1683 ± 1425 org.m⁻³. La mínima ocurrió en septiembre 2011 (150 org.m⁻³) y la máxima en julio 2011 (5543 org.m⁻³). Las larvas de crustáceos decápodos ocuparon el segundo lugar en abundancia representando el 29,2 % del total del zooplankton recolectado, con un promedio de 1131 ± 1050 org.m⁻³. Su máxima abundancia se registró en octubre 2011 (10550 org.m⁻³) obteniendo en este mes

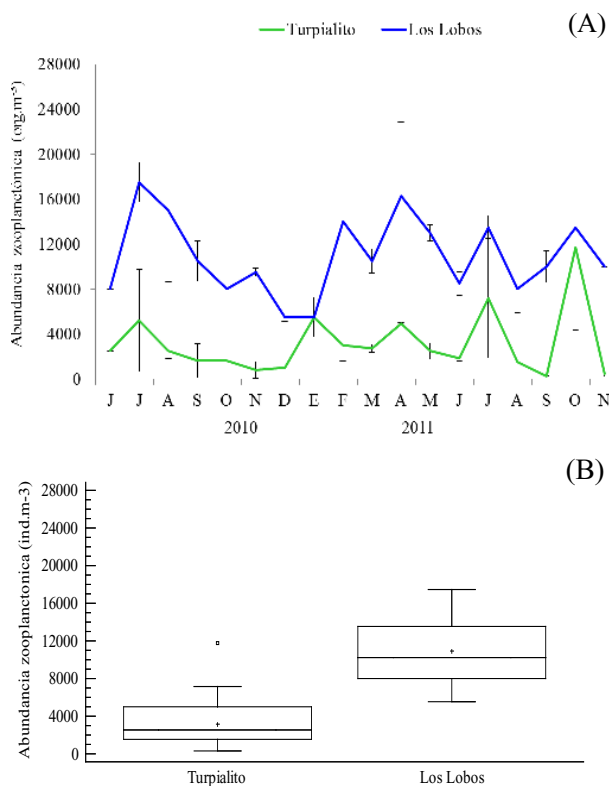


Fig. 5. (A) Variación temporal y (B) diagrama de caja con la distribución espacial de la abundancia zooplanctónica (org.m⁻³) en la Turpialito y Los Lobos.

mayor abundancia que los copépodos; se ausentaron en octubre 2010. Estos dos grupos combinados, constituyeron el 81,9 % de la comunidad zooplanctónica.

En Turpialito, los grupos con menor abundancia fueron los ostrácodos con 3,2 %, las larvas de anélidos con un 2%, las apendicularias y los tintínidos con 1,9 y 1 %, respectivamente. En el rubro de “otros” con una abundancia relativa < 0,50 % se incluyeron las larvas de moluscos, anfípodos, nematodos, y cladóceros entre otros (Fig. 6A).

En Los Lobos, la composición del zooplancton estuvo representada por 19 grupos zooplanctónicos (Tabla 3). Destacaron por su abundancia los grupos del

holoplancton en ambas épocas estudiadas: copépodos, apendicularias, cladóceros e hidromedusas. A diferencia de Turpialito, en esta localidad, no se registraron larvas de cirrípedos dentro del meroplancton (Tabla 3). Sin embargo, al igual que en Turpialito, los copépodos, constituyeron el 48,4 % del total de organismos recolectados (Fig. 6B), con abundancia promedio de $12385 \pm 11578 \text{ org.m}^{-3}$. La mínima abundancia se registró en julio 2011 (1857 org.m^{-3}) y la máxima en octubre 2010 ($184286 \text{ org.m}^{-3}$). Las larvas de decápodos ocuparon el segundo lugar en abundancia (26,9%) del total del zooplancton recolectado, con promedio de $6887 \pm 5987 \text{ org.m}^{-3}$. Su máxima abundancia se registró en octubre 2011 ($167143 \text{ org.m}^{-3}$) y la mínima en septiembre

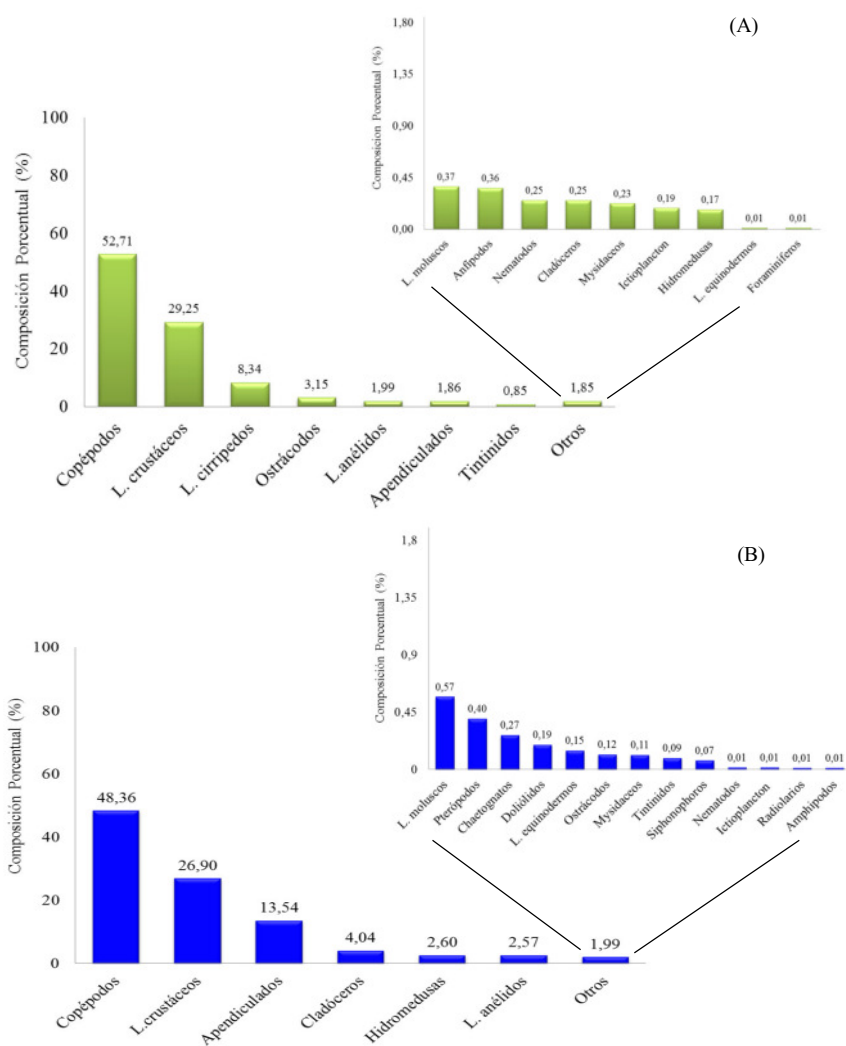


Fig. 6. Composición porcentual general de los grupos zooplanctónicos presente en la ensenada de Turpialito (A) e Islotes los Lobos (B). En la parte inferior de los gráficos los grupos de mayor abundancia y en la parte superior los grupos del región “otros”

2011 (114 org.m⁻³). Estos dos grupos se contabilizaron durante todo el estudio. Las apendicularias ocuparon el tercer lugar (13,5 %), con abundancia media de 3468 ± 2789 org.m⁻³. Su máxima abundancia se registró en octubre 2010 (97143 org.m⁻³) y se ausentaron en junio 2010, enero 2011 y marzo 2011. Estos tres grupos combinados constituyeron el 92,8 % de la comunidad zooplanctónica.

En Los Lobos, los otros grupos con menor abundancia fueron cladóceros (4 %), hidromedusas (2,6 %), larvas de anélidos (2,6 %), y el reglón “otros” con el 1,9 % que componen el resto de la población de los organismos zooplanctónicos (Fig. 6B).

Se detectaron diferencias significativas en la abundancia del zooplankton entre las localidades (F=14,53, p < 0,05). Se confirma una mayor abundancia y número de grupos zooplanctónicos en Los Lobos. El coeficiente de variación de este factor fue el más alto (37,83%; Tabla 2C).

En Turpialito se identificaron 39 especies de copépodos vs. 46 en Los Lobos. Los copépodos *Paracalanus quasimodo*, *Acartia tonsa*, *Temora turbinata*, *Oithona nana*, constituyeron las especies más abundantes en Turpialito, mientras que en Los Lobos fueron *P. quasimodo*, *T. turbinata*, *T. stylifera*, *Eucalanus subtenius*, *Oncae media*, *O. nana* y *O. plumifera*.

Entre los ostrácodos se identificaron los géneros *Porroecia*, *Pseudoconchoecia* y *Euconchoecia*. Entre las apendicularias se registró a *Oikopleura (Coecaria) longicauda* como la más abundante y frecuente, seguida por *Oikopleura (Vexillaria) dioica* y con abundancias bajas continuaron *Fritillaria haplostoma*, *F. formica* y *Fritillaria sp.*

En el MDS se observa la disimilitud de la composición entre las localidades, con mayor homogeneidad en Los Lobos con respecto a Turpialito (Fig. 7A). Con respecto a las épocas, en Turpialito se distinguió una separación entre las abundancias de surgencia y relajación, siendo más homogéneas las muestras de surgencia. En Los Lobos no se detectaron diferencias estructurales entre las comunidades por época (Fig. 7 B, C).

El SIMPER mostró a los copépodos como el grupo más exitoso en ambas localidades. Las medias de abundancia de este grupo ocupan el primer lugar en Turpialito con 36,49 org.m⁻³ y en Los Lobos con 81,78

org.m⁻³. El segundo lugar lo ocuparon las larvas de crustáceos en Turpialito (18,14 org.m⁻³) y en Los Lobos (30,15 org.m⁻³); el tercer lugar fue ocupado por los cladóceros solo en Los Lobos con 24,47 org.m⁻³ (Tabla 4).

El porcentaje de disimilitud entre las localidades basado entre los grupos zooplanctónicos fue de 55,72%. Los promedios de contribución de cada grupo mostraron que tres grupos combinados (copépodos, larvas de decápodos y cladóceros) representaron aproximadamente un 50% del total de la comunidad zooplanctónica en las localidades estudiadas (Tabla 4).

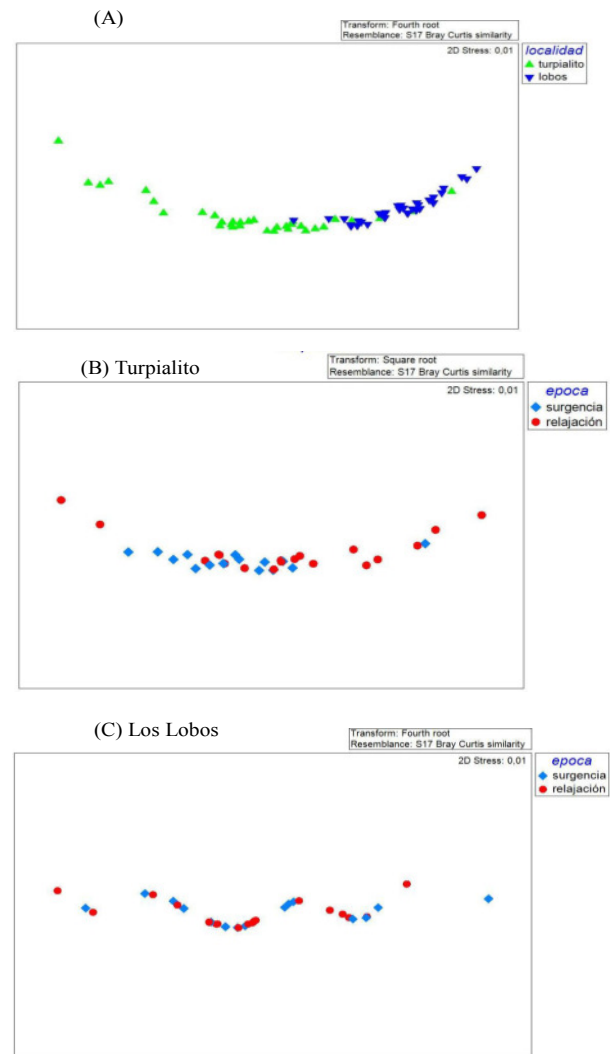


Fig. 7. Ordenación multivariada (MDS) de la composición zooplanctónica por localidad (A), por época en Turpialito (B) y por época en Los Lobos (C).

TABLA 3 Abundancia total y relativa (%) de los grupos zooplanctónicos hallados en Turpialito y en Los Lobos durante las épocas de surgencia y relajación. Entre paréntesis, la desviación estándar.

Grupos	Turpialito				Islotes Los Lobos			
	Surgencia	%	Relajación	%	Surgencia	%	Relajación	%
Foraminíferos			14 (3)	0,02				
Radiolarios							43 (5)	0,01
Tintínidos	571 (93)	1,2	343 (28)	0,6	500 (70)	0,3	257 (30)	0,04
Hidromedusas	71 (10)	0,2	114 (12)	0,2	3771 (237)	2,4	18886 (3151)	2,7
Siphonophora							600 (77)	0,1
Nemátodos	114 (9)	0,2	157 (16)	0,3	14 (4)	0,01	100 (10)	0,01
Cladóceros	86 (15)	0,2	186 (17)	0,3	11171 (1376)	6,3	23986 (121)	3,5
Ostrácodos	1843 (132)	3,81	1543 (121)	2,6	671 (91)	0,4	343 (37)	0,05
Copépodos	30771 (1927)	63,6	25843 (2143)	43,8	109229 (4258)	62,02	311857 (39904)	44,9
Apendiculados	729 (78)	1,51	1271 (177)	2,1	8343 (1007)	4,7	109586 (21588)	15,8
Doliólidos					100 (22)	0,06	1571 (318)	0,2
Misidáceos	143 (26)	0,30	100 (10)	0,1	643 (88)	0,4	343 (23)	0,05
Anfípodos	57 (7)	0,1	329 (53)	0,6	14 (4)	0,01		
Pterópodos					29 (7)	0,02	3414 (634)	0,5
Quetognatos					571 (70)	0,3	1757 (115)	0,3
Ictioplancton	200 (40)	0,4			29 (5)	0,02	86 (7)	0,01
Larvas crustáceos	6386 422	13,2	24986 (4223)	42,3	35243 (2170)	20,01	198929 (37061)	28,6
Larvas anélidos	800 (48)	1,7	1344 (138)	2,3	3729 (238)	2,1	18614 (3154)	2,7
Larvas moluscos	186 (13)	0,4	214 (116)	0,3	1643 (250)	0,9	3300 (421)	0,5
Larvas cirrípedos	6429 (580)	13,2	2571 (240)	4,4				
Larvas equinodermos			14 (3)	0,02	414 (30)	0,2	857 (65)	0,1

En el ACP se detectaron diferencias significativas a nivel de localidad, los tres ejes explican el 61,3% de la variación acumulada. Esta separación entre localidades se atribuye a las variables explicadas en el eje 1, donde se observa a Turpialito con correlaciones positivas entre la temperatura y oxígeno disuelto. Estas variables se correlacionaron de forma negativa con la abundancia zooplanctónica. En el Eje 2 la variable relacionada con Turpialito fue la abundancia fitoplanctónica (Fig. 8A).

En Turpialito el ACP detectó diferencias significativas entre las muestras de surgencia y relajación (Fig. 8B); los tres ejes explican el 66,6% de la variación acumulada. Esta separación entre las épocas esta explicado por las variables del eje 1, donde se observa a la izquierda la época de relajación relacionada con la temperatura con una correlación inversa con la abundancia zooplanctónica. Mientras que en el eje 2 se ubica la abundancia fitoplanctónica, las cuales no se encuentran vinculadas a ninguna época.

En el ACP de Los Lobos no se detectaron diferencias significativas a nivel de época (Fig. 8C); los tres ejes explican el 61,3% de la variación acumulada. El eje 1 explica la asociación entre las variables temperatura, concentración de oxígeno disuelto y salinidad y estas a su vez se correlacionaron inversamente con la abundancia zooplanctónica. Mientras que en el eje 2 se encuentra la abundancia fitoplanctónica.

DISCUSIÓN

Las condiciones oceanográficas de las dos zonas de estudio, al igual que toda la región nororiental del Caribe, se ven afectadas por el fenómeno de surgencia costera estacional (LORENZONI *et al.* 2013; SCRANTON *et al.* 2014; JURY 2017; RUEDA-ROA *et al.* 2018). En general, en Turpialito se registró mayor temperatura que en Los Lobos; sin embargo, el efecto de la surgencia costera se evidenció con más claridad en la primera zona, con valores más bajos durante los primeros meses

TABLA 4. Abundancia y porcentaje de contribución de la varianza de similitud y disimilitud Bray- Curtis (Análisis SIMPER) de los grupos zooplanctónicos en las localidades estudiadas. Abun. = abundancia; Diss.= disimilitud.

Localidades	Promedio similitud	Grupos	Promedio Abun.	Promedio Similitud	Sim/SD	% contribución	% acumulativo
Turpialito	53,33	Copépodo	36,49	26,65	3,01	49,98	49,98
		L. Crustáceos	18,14	6,92	0,91	12,97	76,15
		L. Cirrípedos	13,04	7,04	1,21	13,2	63,18
		Ostrácodos	8,1	5,08	1,27	9,52	85,67
		L. Poliquetos	6,17	3,24	0,99	6,08	91,75
Los Lobos	65,77	Copépodo	81,78	30,5	4,7	46,37	46,37
		L. Crustáceos	30,15	8,29	1,82	12,61	58,98
		L. Cirrípedos	21,28	6,64	2,3	10,09	69,07
		Apendicularias	20,37	5,09	1,47	7,73	76,8
		Cladóceros	24,47	5,06	0,92	7,7	84,5
		L. Poliquetos	14,19	4,69	2,65	7,14	91,64
Promedio de disimilitud	Grupos	Promedio Abundancia Turpialito	Promedio Abun. Los Lobos	Promedio disimilitud	Diss/SD	% contribución	% acumulativo
55,72	Copépodo	36,49	81,789	15,05	1,82	27,02	27,02
	L. Decápodos	18,14	30,15	7,39	1,09	13,27	40,28
	Cladóceros	1,44	24,48	6,77	1,18	12,15	52,43
	Apendicularios	4,52	20,37	5,27	1,29	9,46	61,89
	L. Cirrípedos	13,04	21,28	4,29	1,2	7,7	69,59

del año, como lo señalan OKUDA *et al.* (1978), MARQUEZ *et al.* (2011) y MARTÍNEZ *et al.* (2011) para el golfo de Cariaco. Los resultados obtenidos en Los Lobos no coinciden con los registrados en estudios cercanos entre las aguas del sur de Isla de Margarita y Península de Araya por GÓMEZ & CHANUT (1993), GÓMEZ (2007), y PERALTA *et al.* (2012), quienes reportaron temperaturas más elevadas durante el período de relajación. Esto

ocurre regularmente en la región, ya que en algunos años acontece una surgencia costera secundaria, que depende más de la intensificación estacional de la corriente del Caribe que del viento (RUEDA-ROA *et al.* 2018).

La diferencia en salinidad, con concentraciones más bajas en Turpialito que en Los Lobos, con valores atípicos en julio 2010 y 2011, pudo deberse a las altas

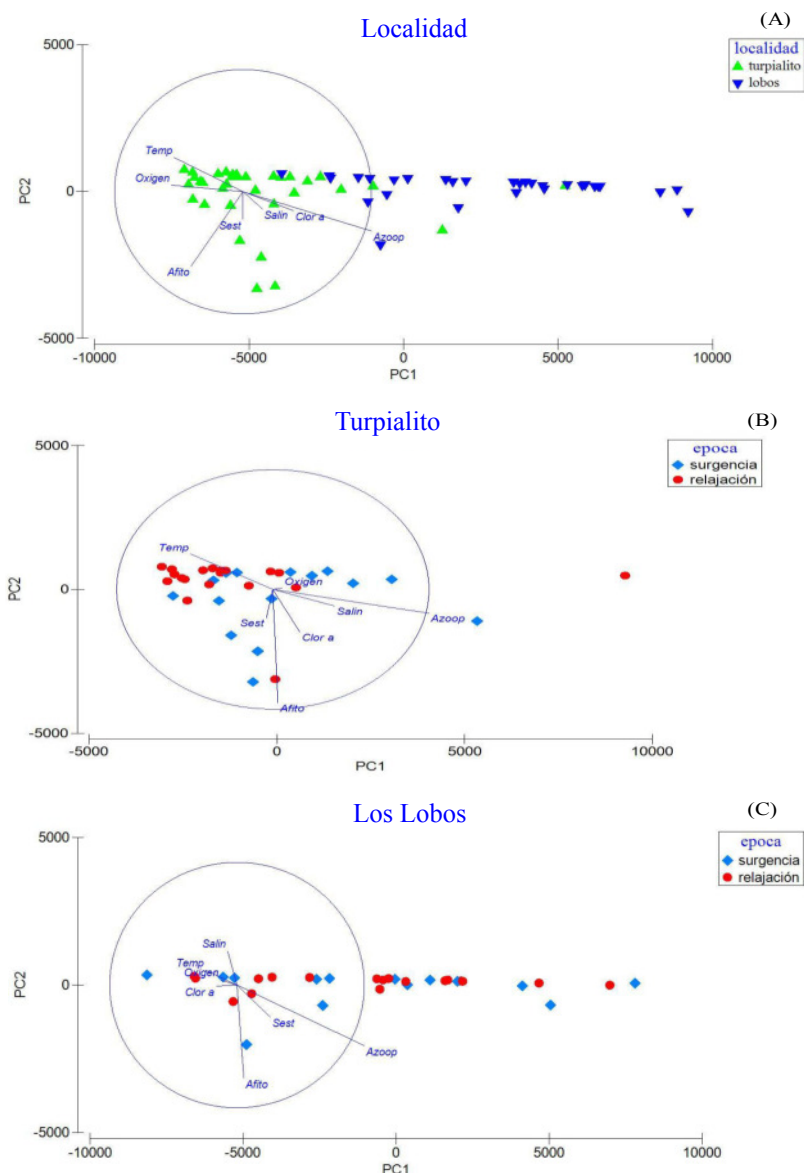


Fig. 8. Análisis de Componentes Principales (ACP), donde se muestra la proyección ortogonal de los dos primeros componentes de las variables bióticas y abióticas entre localidades (A), en la ensenada de Turpialito (B) e islotes Los Lobos (C). Leyenda: Temp: temperatura, Salin: salinidad, Oxigen: oxígeno disuelto, Clor *a*: clorofila *a*, Sest: concentración de seston, Afito: abundancia de fitoplancton, Azoo: abundancia de zooplancton. (triángulo verde: Turpialito, triángulo azul: Los Lobos; rombo azul= época de surgencia; círculo rojo= época de relajación).

precipitaciones acontecidas en la zona (INAMEH, 2011), además de la cercanía a la desembocadura del río Manzanares, principal río del golfo de Cariaco (MARTÍNEZ *et al.* 2001). Este descenso salino también fue reportado en la misma localidad por MÁRQUEZ-ROJAS *et al.* (2011) en julio 2003 y por GARCÍA (2013) en julio 2011. Esta variable también presentó fluctuaciones por épocas, reportando los máximos de salinidad durante surgencia y las menores concentraciones en la época de lluvias coincidiendo con MÜLLER-KARGER *et al.* (2004) en la cuenca de Cariaco y PIRELA-OCHOA *et al.* (2008) en la Isla de Cubagua. Es importante destacar que la pluma del Orinoco produce un notable cambio en la salinidad en el sector oriental del Mar Caribe (CASTELLANOS *et al.* 2000; MARTÍN *et al.* 2007), influyendo más directamente en Los Lobos, mientras que en Turpialito las bajas concentraciones de salinidad son debido a las aguas de escorrentía o de los pozos sépticos de las viviendas cercanas a la orilla (ROA & UROSA 1974; MÁRQUEZ-ROJAS *et al.* 2016), aunado a la desembocaduras de riachuelos, quebradas y el aporte del río Manzanares.

Las mayores concentraciones de oxígeno disuelto se registraron en Turpialito, puesto que las muestras se recolectaron cerca de la zona de rompiente de las olas, que permiten el intercambio agua-atmosfera, mientras que en Los Lobos las bajas concentraciones de oxígeno disuelto se explican con los valores altos de seston; se sugiere que esos descensos en los valores se deben al consumo implicado en la degradación de la materia orgánica (LA BARBERA *et al.* 1999; GÓMEZ *et al.* 2000). En Turpialito el seston también puede estar relacionado con la presencia de manglares en el margen costero, generando una gran cantidad de detritus y material orgánico al sistema, que se convierte en un recurso alimenticio disponible para los organismos filtradores (ACOSTA *et al.* 2011). En cambio, en Los Lobos la acumulación de materia orgánica puede ser resultado de la descomposición local de los pastos marinos (*Thalassia testudinum*) y microalgas o bacterias que se concentran cerca del fondo, así como de la productividad primaria y secundaria asociada a la surgencia costera estacional. El ACP de Los Lobos corroboró este efecto con la correlación inversa del seston con la asociación de temperatura y abundancia fitoplanctónica.

Por otra parte, la abundancia fitoplanctónica también difirió entre las épocas de muestreos. En este sentido, ESTRADA & BLASCO (1979) y TILSTONE *et al.* (1994) señalaron que el crecimiento del fitoplancton se

relaciona con el proceso de surgencia costera y que varía de acuerdo a la intensidad de la misma. Estas diferencias entre períodos han sido señaladas previamente por FERRAZ-REYES (1987) en el golfo de Cariaco, MARÍN *et al.* (2004) en la ensenada de Turpialito, RIVAS-ROJAS *et al.* (2007) y SALAZAR-GÓMEZ *et al.* (2011) en playa San Luís y GÓMEZ & CHANUT (1993) y GÓMEZ *et al.* (2012, 2014) en el sur de Isla de Margarita.

En el ACP se corroboraron las diferencias observadas en la abundancia fitoplanctónica entre las localidades. En Turpialito la abundancia zooplanctónica fue menor, mientras que el fitoplancton fue muy abundante. En cambio, Los Lobos se caracterizó por una situación opuesta, con una abundancia de zooplancton elevada, compuesta principalmente por copépodos fitófagos que pudieran ejercer un intenso pastoreo, que se refleja en la baja abundancia fitoplanctónica local. Esta elevada abundancia del zooplancton, principalmente de copépodos, muestra el potencial de la zona para la transferencia de energía al recurso pesquero más importante (*Sardinella aurita*) de la región nororiental de Venezuela, como ha señalado GÓMEZ (2015, 2019), quien reconoce que la sardina se alimenta selectivamente de copépodos y cladóceros durante sus primeros estadios; posteriormente se alimentan por filtración.

Al comparar los valores de abundancia zooplanctónica obtenidos en ambas localidades, se nota que las estimaciones son considerablemente menores que las reportadas en trabajos previos aplicando el mismo método de captura (MARCANO *et al.* 2010, NARVÁEZ-RUIZ *et al.* 2019) en la bahía de Mochima, donde realizaron estudios en aguas afectadas por la laguna de estabilización de la planta de tratamiento de las aguas residuales del pueblo, que implica un gran aporte de nutrientes al agua estimulando así la dinámica de la comunidad planctónica. Las estimaciones son también menores a los datos de GARCÍA (2013) en Turpialito, que reporta mayores valores debido a la mayor intensidad de muestreo. Estas diferencias también pudieran ser explicadas por cambios estacionales de la intensidad de la surgencia referidos por TAYLOR *et al.* (2012), lo que indica que para los años en que se realizó este estudio no se evidenció una surgencia costera de gran intensidad.

La abundancia zooplanctónica también presentó una marcada variabilidad estacional, con la mayor abundancia durante la surgencia costera. Este comportamiento también fue evidenciado por MARÍN *et al.* (2004) en Turpialito y MÁRQUEZ-ROJAS *et al.* (2011) en el golfo de

Cariaco. Mientras tanto, los resultados de HERNÁNDEZ & GÓMEZ (2014) en la Isla de Margarita, no coinciden con lo antes expuesto. Estos autores concluyen que no existe una periodicidad clara en la abundancia zooplanctónica asociada a la surgencia costera, ni variación a escalas de meses, sino variaciones a escalas temporales pequeñas. Por consiguiente, se destaca que el patrón estacional no se comporta de la misma manera cada año, lo que demuestran las series de tiempo analizadas por TAYLOR *et al.* (2012) y PINCKNEY *et al.* (2015).

Por su parte, la composición zooplanctónica mostró alternancia en la dominancia de ciertos grupos en cada localidad, reflejando un mayor número de grupos zooplanctónicos en Los Lobos que en Turpialito. Estas diferencias mensuales también fueron halladas por MÁRQUEZ-ROJAS *et al.* (2009) en la cuenca de Cariaco, donde se observó una amplia variabilidad temporal en la composición y abundancia de la comunidad zooplanctónica.

En general, el número de grupos zooplanctónicos registrados en ambas localidades en la presente investigación, fue relativamente bajo al compararlo con los estudios previos de GÓMEZ & HERNÁNDEZ-ÁVILA (2008), MARCANO *et al.* (2010) y MÁRQUEZ-ROJAS *et al.* (2011). En estos trabajos se reportaron más de 20 grupos zooplanctónicos en varias zonas del oriente venezolano. La variabilidad en el número de grupos taxonómicos del zooplancton en el tiempo es una cualidad fundamental en la estructura de la comunidad, y evidencia los cambios ambientales de temperatura, salinidad, circulación de agua, luminosidad, así como otros factores físicos y biológicos, los cuales constituyen heterogeneidad de nichos (LÓPEZ-GARCÍA 2007).

Esos cambios ambientales, dependiendo de la escala espacial y temporal que se estudie, favorecen que los grupos taxonómicos del zooplancton se modifiquen en cantidad, abundancia y diversidad con respecto al entorno ambiental en diferentes escalas (HERNÁNDEZ-TRUJILLO *et al.* 2010). Esto quedó reflejado en el presente trabajo, donde el bajo número de grupos zooplanctónicos pudo originarse debido a la debilidad de la surgencia costera durante el período de estudio, resultando en un menor número de grupos zooplanctónicos, aunque con abundancias altas y clara dominancia de ciertos grupos. Al respecto, TAYLOR *et al.* (2012) y PINCKNEY *et al.* (2015) también señalaron grandes diferencias anuales en los parámetros bióticos y abióticos en el nororiente de Venezuela. Por consiguiente, la diferencia estacional

en el número de grupos y abundancia zooplanctónica observadas durante los 18 meses del estudio, revelan la necesidad del establecimiento de series de tiempo de larga duración.

La presencia o ausencia de ciertos grupos o especies zooplanctónicas pueden considerarse como indicadores locales de condiciones ambientales o bien como bioindicadores que pueden manifestar el estado de la comunidad en términos de biogeografía, biodiversidad, hidrografía o perturbaciones humanas (MAC NALLY & FLEISHMANN 2004; IANNAcone & ALVARINO 2006) entre otras.

En ambas localidades estudiadas se confirmó la dominancia de los copépodos en más de un 50%, con una mayor cantidad de especies en Los Lobos (41) que en Turpialito (35). *Paracalanus quasimodo*, *Temora turbinata* y *Acartia tonsa* constituyeron las especies más abundantes en Turpialito, mientras que en la otra localidad se adicionaron *T. stylifera* y *Eucalanus subtenuis* a las dos primeras mencionadas anteriormente. En ese sentido, la coexistencia de las especies en el mismo sistema podría ser explicado por las diferencias en las estrategias reproductivas y la dieta disponible (CHAALALI *et al.* 2013; DAVID *et al.* 2016); por ejemplo, varias especies de *Acartia* son consideradas como estrategas “r” (cuerpo pequeño, ciclo de vida corto, colonizadores rápidos) (HIRCHE 1992), mientras que *T. turbinata* se califica como estratega “k” (CHENG-HAN *et al.* 2010), así como ser más generalistas que especialistas, respectivamente, en términos de tolerancias fisiológicas y estrategias de alimentación (ELLIOTT & WHITFIELD 2011). Por lo tanto, la alta variabilidad ambiental permite coexistir a especies con características similares, apoyando la teoría de la “paradoja del plancton” (SCHEFFER *et al.* 2003).

La presencia de estas especies en este estudio coincide con los antecedentes sobre la fauna de copépodos dominantes en las zonas costeras insulares del estado Nueva Esparta (Laguna La Restinga), cuenca de Cariaco y golfo de Cariaco (MÁRQUEZ-ROJAS *et al.* 2006, 2009, 2017; GÓMEZ, 2019), así como del Mar Caribe y golfo de México (MICHEL & FOYO 1976; CAMPOS-HERNÁNDEZ & SUÁREZ-MORALES 1994; SUÁREZ-MORALES 1996; RUIZ-PINEDA *et al.* 2016).

El segundo grupo con mayor influencia numérica en ambas localidades fueron las larvas de crustáceos decápodos. Esto ilustra el efecto de la variación de aportes del meroplancton en la abundancia y composición de la comunidad del zooplancton; gran

parte de las especies del orden Decapoda presentan etapas de transición entre los componentes béticos y pelágicos del medio (McEDWARD 1995). Además, varios eventos de aportes de larvas de cirrípedos y braquiuros también fueron observados durante algunos meses. Especialmente durante los meses de surgencia costera, en ambas localidades, incrementaron en varios órdenes de magnitud la abundancia total del zooplankton las larvas de crustáceos decápodos. Casos similares han sido señalados previamente por UROSA (1980) y ELISTA *et al* (2017) en la ensenada de Turpialito y HERNÁNDEZ-ÁVILA & GÓMEZ (2014) en la Isla de Margarita. Además, en zonas afectadas por el proceso de surgencia costera se ha destacado el efecto del aporte de larvas de cirrípedos, en especial en costas rocosas (SKINNER *et al.* 2011).

Los ostrácodos obtuvieron un porcentaje relativamente alto en la ensenada de Turpialito; por lo general, no se les considera como un componente importante en la biomasa total del zooplankton (RAYMONT 1983). Sin embargo, en zonas costeras se han registrado áreas en las que, durante ciertos períodos, llegan a ser muy abundantes, formando parches (GASCA & SUÁREZ-MORALES, 1996; MARTIN & DAVIS 2001), coincidiendo con lo reportado en Turpialito. Se identificaron los géneros *Porroecia*, *Pseudoconchoecia* y *Euconchoecia*, siendo este último el más abundante. Varios estudios han reportado la presencia de ostrácodos en el golfo de Cariaco, sin hacer referencia de la composición específica (LEGARÉ 1961; ZOPPI 1961; MÁRQUEZ-ROJAS *et al.* 2006, 2011). GRANADILLO (1985) estudió los ostrácodos del golfo de Cariaco, identificando 12 especies, destacando por su abundancia *Pseudoconchoecia concentrica*, *Proceroecia microprocera*, *Porroecia porrecta* y *Euconchoecia aspicula*, esta última con un 14,4% de abundancia con respecto a los otros ostrácodos.

En Los Lobos, el tercer grupo en abundancia les correspondió a los tunicados holoplanctónicos de la clase Appendicularia; sus géneros más comunes en las aguas costeras tropicales y templadas son *Oikopleura* y *Fritillaria* (CASTELLANOS-OSORIO *et al.* 2012), lo que parece apoyar los hallazgos de la presente investigación, donde *O. longicauda*, *O. dioica* y *F. haplostoma* fueron las más abundantes y frecuentes. También es importante destacar que las dos primeras especies obtuvieron mayor representación en los Lobos, mientras que *F. haplostoma*, así como otras especies de *Fritillaria* fueron más abundantes en Turpialito. Esta segregación de géneros coincide con lo mencionado por FLORES-COTO

et al. (2010) en su estudio de apendicularias en el sur del Golfo de México, donde indicaron que esta distribución segregada parece estar fuertemente influenciada por la surgencia costera, corrientes asociadas y por la turbidez derivada de la descarga de aguas continentales, además de las diferencias en la dieta. Por lo tanto, esto coincide con la mayor presencia de varias especies de *Fritillaria* en Turpialito, con aguas de baja salinidad y alta turbidez, mientras que la mayor abundancia de las especies de *Oikopleura* en Los Lobos se podría relacionar con otras condiciones: la ausencia de descargas de ríos, baja turbidez, temperatura y salinidad relativamente homogéneas.

Las especies de apendicularias reportadas en este estudio ya han sido citadas en el golfo de Cariaco y la bahía de Mochima (LEGARÉ 1961; ZOPPI 1971; MÁRQUEZ-ROJAS *et al.* 2006; MÁRQUEZ-ROJAS & ZOPPI 2017), sin embargo, el número reportado es bajo si se compara con más de las 10 especies citadas para la zona nor-oriental de Venezuela (ZOPPI 1971; MÁRQUEZ-ROJAS *et al.* 2006).

Otro grupo holoplanctónico, que ocupó el cuarto lugar en abundancia en Los Lobos, fueron los Branchiopoda (cladóceros), particularmente en la época de relajación. SAMPAIO *et al.* (2011) indicaron que los cladóceros tienen mayor afinidad a las aguas cálidas y en los meses de calma, coincidiendo con los resultados obtenidos en la presente investigación. Su presencia en las áreas costeras también se relaciona con la producción de huevos de resistencia como parte de su ciclo vital, los que serían resuspendidos por fuerza de marea y acción del viento, como los factores de mayor importancia en estas áreas poco profundas (EGLOFF *et al.* 1997). Casos similares fueron señalados por AÑEZ (1983) y HERNÁNDEZ-ÁVILA & GÓMEZ (2014) quienes registraron a los cladóceros entre los primeros grupos con mayor abundancia en las diferentes zonas estudiadas de la Isla de Margarita.

Los grupos funcionales que solo ocurrieron en Turpialito fueron los anfípodos y los foraminíferos. La presencia de estos grupos bentónicos ha sido reportada por AÑEZ (1983), CASANOVA *et al.* (2007), GARCÍA (2013) y BLANCO *et al.* (2016) e indicaron que su presencia en la columna de agua se deba a fenómenos de circulación vertical. En este sentido, la ensenada de Turpialito presenta un sustrato rocoso que permite la presencia de estos organismos, que dependerán principalmente, de la interacción con sus depredadores (NELSON 1979), de la exposición al oleaje y la complejidad del

hábitat (CHAVANICH & WILSON 2000) y, finalmente de la diversidad de recursos y la tolerancia fisiológica (POORE 1994). No obstante, en Los Lobos la diferencia se debió a la mayor presencia de organismos pelágicos (radiolarios, sálpidos, sifonóforos, moluscos pterópodos y quetognatos); aparentemente, esta composición se sustenta en la fisiografía de esta localidad, ya que es uno de los únicos afloramientos de gran extensión superficial de la plataforma submarina nororiental de Venezuela, entre la Isla de Margarita y tierra firme (SALAZAR 1997), originando mayor composición de organismos holoplanctónicos y explica adicionalmente el aumento en la riqueza de especies. Así mismo, esta zona presenta una elevada productividad primaria, modulada principalmente por el proceso de surgencia costera (GÓMEZ 1996; MÜLLER-KARGER *et al.* 2004), aunado a otros procesos hidrográficos que operan en el área, como son los aportes de los ríos y lagunas costeras, así como las ondas internas, que hacen posible el enriquecimiento de estas aguas (GÓMEZ 1996; VARELA *et al.* 2003).

De acuerdo a los resultados obtenidos, la escala temporal de quincenas no es concluyente estadísticamente, debido a que existió mayor variación a escala mensual ligada a las épocas, así como cambios en los patrones de variación entre localidades. Por consiguiente, durante la época de surgencia costera se registró una mayor abundancia zooplanctónica en ambas localidades. Tradicionalmente el proceso de surgencia costera se ha reconocido como el como el principal modulador del sistema marino-costero del nororiente de Venezuela (LORENZONI *et al.* 2013; SCRANTON *et al.* 2014; JURY 2017; RUEDA-ROA *et al.* 2018), coincidiendo con lo observado en la presente investigación; sin embargo, otros procesos hidrográficos en el área, como se mencionó anteriormente (aportes del río Orinoco y las lagunas costeras, ondas internas) hacen posible el enriquecimiento de las aguas cuando la surgencia costera cesa (GÓMEZ 1996; VARELA *et al.* 2003), lo que permite sustentar la abundancia planctónica durante el resto del año. Esta afirmación quedó demostrada con el ACP en Los Lobos, donde no se encontró una relación directa de las variables estudiadas con la mayor abundancia zooplanctónica durante los meses del estudio.

REFERENCIAS

ALVERA-AZCÁRATE, A., A. BARTH & R. WEISBERG. 2009. A nested model of the Cariaco Basin (Venezuela): description of the basin's interior hydrography and

interactions with the open ocean. *Ocean Dynamics* 59(1): 97-120.

ACOSTA, V., A. PRIETO, B. LICETT, Y. LONGART & M. MONTES. 2011. Rendimiento, índice de condición y esfuerzo reproductivo del mejillón verde *Perna viridis* en cultivo de fondo en el golfo de Cariaco, estado Sucre, Venezuela. *Zootecnia Trop.* 29(4): 399-410.

ANDERSON, M. 2001. A new method for nonparametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecol.* 26: 32-46.

AÑEZ, T. 1983. *Distribución y abundancia del zooplankton (excepto copépodos), entre Boca del Río (Isla de Margarita) y la Isla de Cubagua (edo. Nueva Esparta)*. Trab. Grad. Lic Biología, Universidad de Oriente, Boca de Río, Venezuela, 99 pp.

BLANCO A., B. MÁRQUEZ-ROJAS & O. DÍAZ-DÍAZ. 2016. Abundancia y distribución de los foraminíferos planctónicos, en la ensenada de Turpialito, golfo de Cariaco, Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela*, 55(2): 60-71.

BOLTOVSKOY, D. 1999. *South Atlantic Zooplankton*. Backhuys Publishers, Leiden, The Netherlands. Vols. I & II 1706 pp.

BOWDEN, K. 1983. *Physical oceanography of coastal waters*. Ellis Horwood series in marine science, Ellis Horwood Limited.

CAMPOS-HERNÁNDEZ, A. & E. SUÁREZ-MORALES. 1994. *Copépodos pelágicos del golfo de México y Mar Caribe. I. Biología y sistemática*. Regina de los Ángeles S. A. Primera edición. México. 363 pp.

CASANOVA, E., E. ZOPPI & E. MONTIEL. 2007. Caracterización espacial y temporal del zooplankton en el Archipiélago los Roques, Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela* 46(1): 51-65.

CASTELLANOS, P. R. VARELA & F. MÜLLER-KARGER. 2000. Descripción de las áreas de surgencia al sur del Mar Caribe examinadas con el sensor infrarrojo AVHRR. *Mem. Soc. Cienc. Nat. La Salle*. 154: 55-76

CASTELLANOS-OSORIO I., R. HERNÁNDEZ, A. MORALES & M. CORRALES. 2012. Apendicularias (Urochordata) y quetognatos (Chaetognatha) del Parque Nacional Isla del Coco, Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 60(60): 243-255.

- CHAALALI, A., G. BEAUGRAND, V. RAYBAUD, E. GOBERVILLE, V. DAVID, P. BOËT & B. SAUTOUR. 2013. Climatic facilitation of the colonization of an estuary by *Acartia tonsa*. *PLoS ONE* 8, e74531. <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0074531>.
- CHAVANICH, S. & K. WILSON. 2000. Rocky intertidal zonation of Gammaridean Amphipods in Long island sound, Connecticut. *Crustaceana* 73(7): 835-846.
- CHENG-HAN, W., H.-U. DAHMS, H. -U., J. E. BUSKEY, R. STRICKLER & H. JIANG-SHIU. 2010. Behavioral interactions of the copepod *Temora turbinata* with potential ciliate prey. *Zoological Studies* 49(2): 157-168.
- CLARKE, K. 1993. Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Austral. J. Ecol.* 18: 117-143.
- CLARKE, K. & R. GORLEY. 2006. PRIMER v5 (and v6): User manual/tutorial. PRIMER-E, Plymouth, UK, 192 pp.
- DAVID V., J. SELLESLAGH, A. NOWACZYK, S. DUBOIS, G. BACHELET, H. BLANCHET, B. GOULLIEUX, N. LAVESQUE, M. LECONTE, N. SAVOYE, B. SAUTOUR & J. LOBRY. 2016. Estuarine habitats structure zooplankton communities: Implications for the pelagic trophic pathways. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* <http://dx.doi.org/10.1016/j.ecss.2016.01.022>
- D'ALELIO, D., S. LIBRALATO, T. WYATT & M. R. D'ALCALÀ. 2016. Ecological-network models link diversity, structure and function in the plankton food-web. *Sci. Rep.* 6: 21806.
- DIXON, P. & A. ROBERTSON. 1986. A compact, self-contained zooplankton pump for use in shallow coastal habitats: design and performance compared to net samples. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 32:97-100.
- ELISTA, E., B. MÁRQUEZ-ROJAS & L. PEREDA. 2017. Variabilidad temporal y espacial de la composición y abundancia de las larvas planctónicas de decápodos del golfo de Cariaco, estado sucre, Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela*.
- ELLIOTT, M. & A. K. WHITFIELD. 2011. Challenging paradigms in estuarine ecology and management. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 94: 306-314.
- EGLOFF, D., P. FOFONOFF & T. ONBÉ. 1997. Reproductive biology of marine cladocerans. *Adv. Mar. Biol.* 31:79-167.
- ESTRADA, M. & D. BLASCO. 1979. Two phases of the phytoplankton community in the Baja California Upwelling. *Limnol. Oceanogr.* 24(6): 1065-1080.
- FERRAZ-REYES, E. 1987. Productividad primaria del golfo de Cariaco, Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela* 26(1&2): 97-110.
- FIGUEROA, D. 2002. *Zooplankton de formaciones coralinas: composición y distribución espacial de los ambientes neríticos*. Trab. Grad. Lic. Biología Universidad de Oriente, Cumaná, Venezuela. 150 pp.
- FLORES, O. 1992. *Análisis cuantitativo y cualitativo del zooplankton de la zona norte de la Península de Araya, estado Sucre*. Trab. Grad. Lic. Biología, Universidad de Oriente, Cumaná, Venezuela. 125 pp.
- FLORES-COTO, C., L. SANVICENTE-AÑORVE, F. VÁZQUEZ-GUTIÉRREZ & M. SÁNCHEZ-RAMÍREZ. 2010. Mesoscale distribution of *Oikopleura* and *Fritillaria* (Appendicularia) in the Southern Gulf of Mexico: spatial segregation. *Rev. Biol. Mar. Oceanogr.* 45(3): 379-388. <http://dx.doi.org/10.4067/S0718-19572010000300002>.
- FRUTOS, S. 1998. Densidad y diversidad del zooplankton en los ríos Salado y Negro-Planicie del Río Paraná-argentina. *Rev. Brasil. Biol.* 58(3):431-444.
- GARCÍA, D. 2013. *Distribución vertical y temporal del zooplankton con sistema de filtración por bomba en la ensenada de Turpialito, estado Sucre, Venezuela*, Trab. Grad. Lic. Biología, Universidad de Oriente, Cumaná, Venezuela, 73 pp.
- GASCA, R. & E. SUAREZ-MORALES. 1996. *Introducción al estudio del zooplankton marino*. El Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR)/CONACYT. México. 711 pp.
- GÓMEZ, A. 1996. Causas de la fertilidad marina en el nororiente de Venezuela. *Interciencia* 21 (3):140:146.
- GÓMEZ, A. 2001. Recursos pesqueros: Caribe. *Investigación y Ciencia* 301: 36-38.
- GÓMEZ, A. 2007. Producción primaria en el sureste de la Isla de Margarita (Venezuela). *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela* 46(2): 97-105.
- GÓMEZ, A. 2015. Crisis de la pesca de sardina en Venezuela: abundancia de huevos de sardina *Sardinella aurita* en el este de Isla Margarita. Once años de estudio (2002-2013) y comentarios sobre

- muestreo, reproducción y desarrollo. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela*. 54 (2): 95-108
- GÓMEZ, A. 2019. Variación a largo término (2002-2016) en la densidad y composición del mesozooplankton indica cambio de régimen en isla Margarita (Venezuela). *Bol. Investig. Mar. Cost.* 48(1), 65-87
- GÓMEZ, A. & I. HERNÁNDEZ-ÁVILA. 2008. Abundancia interanual del zooplankton nocturno en la costa este de Isla Margarita, Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela* 47: 91-102
- GÓMEZ, A. & J. CHANUT. 1993. Hidrografía, producción y abundancia planctónica al sur de la Isla de Margarita, Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela* 32(1&2): 27-44.
- GÓMEZ, A., A. BARCELÓ & E. MATA. 2012. Condiciones hidrográficas (2007-2009) al sur de Isla Margarita y Península de Araya como indicio de disminución de la fertilidad regional y posible afectación del recurso sardinero venezolano. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela* 28(1-2): 35-45.
- GÓMEZ, A., E. MATA & O. GÓMEZ. 2014. Crisis de la pesca de sardina en Venezuela: variación de la biomasa del fitoplancton en el este de Margarita, una década de estudio (2003-2012) 2006. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela* 53 (1): 25-36
- GÓMEZ, E., J. DÍAZ, & I. SÁNCHEZ. 2000. Abundancia y biomasa del fitoplancton de la playa San Luis, Cumaná, Venezuela (Junio 1995-mayo 1996). *Ciencia* 8(1): 41 - 52.
- GRANADILLO, L. 1985. *Ostrácodos planctónicos de la región nororiental de Venezuela*. Trab. Grad. M.Sc. Ciencias Marinas, Universidad de Oriente, Cumaná, Venezuela, 150 pp.
- HARRIS, R., L. PORTIER & R. YOUNG. 1986. A large-volume pump system for studies of the vertical distribution of fish larvae under open sea conditions. *J. Mar. Biol. Ass.* 66: 845-854.
- HENECHAN, R. F., J. D. EVERETT, J. L. BLANCHARD & A. J. RICHARDSON. 2016. Zooplankton are not fish: improving zooplankton realism in size-spectrum models mediates energy transfer in food webs. *Front. Mar. Sci.*, 3: 201.
- HERNÁNDEZ-ÁVILA, I. & A. GÓMEZ. 2014. Patrones de abundancia y composición del zooplankton costero a varias escalas temporales en un ciclo de surgencia estacional en la Isla de Margarita, Venezuela. *Interciencia* 39 (2): 122-128.
- HERNÁNDEZ-TRUJILLO, S., A. ZÁRATE-VILLAFRANCO, R. PACHECO-CHÁVEZ, G. ESQUEDA-ESCÁRCEGA, J. HERNÁNDEZ-ALFONSO & G. ACEVES-MEDINA, 2007. Pastoreo del mesozooplankton sobre el fitoplancton en la Bahía de La Paz, B. C. S., México. *Hidrobiológica*, 17(3): 225-231
- HERNÁNDEZ-TRUJILLO, S., G. ESQUEDA- ESCÁRCEGA & R. PALOMARES-GARCÍA. 2010. Variabilidad de la abundancia de zooplankton en Bahía Magdalena Baja California Sur, México (1997-2001). *Lat. Am. J. Aquat. Res.* 38(3): 438-446.
- HIRCHE, H. J. 1992. Egg production of *Eurytemora affinis* defect of k-strategy. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 35: 395-407.
- HUO, M. 1990. Variación e integración entre poblaciones desovantes de la sardina, *Sardinella aurita* y las anchovetas (Fam. Engraulidae) en la zona norte del edo. Sucre y las Islas de Coche y Cubagua, Venezuela. *Acta Cient. Venez.* 41 (Supl. 1) 96 pp.
- ICAMBERRY, J. & R. RICHARSON. 1972. Quantitative sampling of live zooplankton with a filter-pump system. *Limnol. Oceanog.* 18: 333-335.
- IANNACONE, J. & L. ALVARIÑO. 2006. Diversidad del zooplankton en la Reserva Nacional de Junín, Perú. *Ecología Aplicada*, 5(1,2): 175-181.
- INAMEH. 2011. Instituto nacional de meteorología e hidrología de Venezuela. <http://www.inameh.gob.ve/web/>
- JOHNSON R & D WICHERN. 1992. *Applied multivariate statistical analysis*. 642 pp. Prentice-Hall, Nueva York.
- JURY, M. R. 2017. Eastern Venezuela coastal upwelling in context of regional weather and climate variability. *Reg. Stud. Mar. Sci.*, 18: 219-228.
- LA BARBERA, A., GAMBOA, J. & W. SENIOR. 1999. Fitoplancton del golfo de Cariaco, estado Sucre, Venezuela. *Rev. Biol. Trop.* 47(Supl. 1): 57 - 63.
- LEGARÉ, H. 1961. Estudios preliminares del zooplankton en la región de Cariaco. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela* 1(1): 191-218.
- LENZ, J. 1972. A new type of plankton pump on the vacuum principle. *Deep-Sea Res.* 19:453-459.

- LEÓN, L. 1997. *Fauna malacológica de los Islotes Caribe y los Lobos*. En: Salazar, J. 1997. *Características granulométricas y sedimentológicas de los Islotes Caribe y los Lobos*. pp. 123-146.
- LÓPEZ-GARCÍA, M.A. 2007. *Descripción y caracterización de nichos ecológicos: una visión más cuantitativa del espacio ambiental*. Trab. Grad. M.Sc. Ciencias. Centro de Investigación en Matemáticas, A.C. Guanajuato, Guerrero, México.
- LORENZONI, L., G. T. TAYLOR, C. BENITEZ-NELSON, D. A. HANSELL, E. MONTES, R. MASSERINI & F. E. MÜLLER-KARGER. 2013. Spatial and seasonal variability of dissolved organic matter in the Cariaco Basin. *J Geophys Res-Biogeophys*. 118(2): 951-962.
- MAC NALLY R. & E. FLEISHMAN. 2004. A successful predictive model of species richness based on indicator species. *Biol. Conserv.* 18: 646-654.
- MARCANO, J. 1997. *Fauna carcinológica de los Islotes Caribe y los Lobos*. En: Salazar, J. 1997. *Características granulométricas y sedimentológicas de los Islotes Caribe y los Lobos*. pp. 173-199.
- MARCANO, Y., B. MÁRQUEZ, J. DÍAZ-RAMOS, L. TROCCOLI, B. MARÍN, I. SALAZAR & K. RINCONES. 2010. Variables fisicoquímicas que influyen a corto plazo en el zooplankton de la Bahía de Mochima, Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela* 49(2): 129-145.
- MARÍN, E., C. LODEIROS, D. FIGUEROA & B. MÁRQUEZ. 2004. Distribución vertical y abundancia estacional del microzooplankton y su relación con los factores ambientales en Turpialito, golfo de Cariaco, Venezuela. *Revista Científica, FCV-LUZ* 14 (2): 133-139.
- MÁRQUEZ, A., W. SENIOR, A. BENÍTEZ, I. FÉRMIN, G. MARTÍNEZ, A. GONZÁLEZ, J. CASTAÑEDA, L. ALCALÁ & R. DE LA CRUZ. 2011. Sector oriental del golfo de Cariaco, Venezuela. Una descripción de su dinámica hidroquímica, procesos, y del rol de la surgencia costera estacional. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela*, 50 (2): 255-272
- MÁRQUEZ-ROJAS, B., B. MARÍN, E. ZOPPI & C. MORENO. 2006. Zooplankton del golfo de Cariaco. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela* 45(1): 61 – 78.
- MÁRQUEZ-ROJAS, B., B. MARÍN, J. DÍAZ-RAMOS & L. TROCCOLI. 2008. Biomasa, densidad y composición zooplanktónica de la Bahía de Mochima, Venezuela. *Gayana* 72(1): 52-67.
- MÁRQUEZ-ROJAS, B., J. DÍAZ-RAMOS, L. TROCCOLI, B. MARÍN & R. VARELA. 2009. Densidad, biomasa y composición del zooplankton, en el estrato superficial de la cuenca de Cariaco, Venezuela. *Rev. Biol. Mar. Oceanogr.* 44(3): 737-749.
- MÁRQUEZ-ROJAS, B., L. TROCCOLI, L. MARCANO, J. MORALES, T. ALLEN, B. MARÍN & R. DÍAZ. 2011. Estructura comunitaria del zooplankton en dos localidades del golfo de Cariaco, Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela* 45(1): 61 - 78.
- MÁRQUEZ-ROJAS, B., M. BENÍTEZ-BRITO & L. TROCCOLI. 2016. Hidrografía y cambios estructurales del mesozooplankton en el golfo de Cariaco, en dos períodos contrastantes. *Rev. Biodivers. Neotrop.* 6(2): 135-46
- MÁRQUEZ-ROJAS, B. & E. ZOPPI. 2017. Zooplankton de la bahía de Mochima: retrospectiva y prospectiva. *Saber*, 29, 110-119.
- MÁRQUEZ-ROJAS, B., E. ZOPPI DE ROA, L. TROCCOLI & E. MONTIEL. 2017. Cambios estructurales del mesozooplankton en relación a las condiciones hidrográficas en el golfo de Cariaco, Venezuela. *Biota Colombiana* 18(1): 148-171. DOI: 10.21068/c2017.v18n01a9.
- MÁRQUEZ-ROJAS, B., L. TROCCOLI & E. ZOPPI DE ROA. 2020. Variación estacional de la comunidad de copépodos en el sector oriental del golfo de cariaco, estado sucre, Venezuela. *Bol. Investig. Mar. Cost.*
- MARTIN, J.W. & G.E. DAVIS. 2001. An updated classification of the recent Crustacea. *Nat. Hist. Mus. Los Angeles Country. Sci. Ser.* 39: 124pp.
- MARTÍN, A., MALAVÉ, L., SÁNCHEZ, D., APARICIO, R., AROCHA, F., BONE, D., BOLAÑOS, J. A., CASTAÑEDA, J., CÁRDENAS, J. J., CARBONINI, A. K., DÍAZ, Y. ET AL. (2007). *Línea Base Ambiental Plataforma Deltana*. Petróleos de Venezuela, S. A. - Universidad Simón Bolívar. Caracas, Venezuela.
- MARTÍNEZ, G.; J. ALVARADO & W. SENIOR. 2001. Estudio fisicoquímico de las aguas superficiales de la cuenca baja y pluma del río Manzanares. *Interciencia*, 26 (8): 342-351.
- MARTÍNEZ, G., D. HERNÁNDEZ, A. QUINTERO, A. MÁRQUEZ, W. SENIOR & Á. GONZÁLEZ. 2011. Estudio fisicoquímico de las aguas del sector oriental del golfo de Cariaco, Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela*, 50(2): 273-287

- MASSON, S., B. PINEL-ALLOUL, G. METHOT & N. RICHARD. 2004. Comparison of nets and pump sampling gears to assess zooplankton vertical distribution in stratified lakes. *J. Plankton Res.* 26(10): 1199-1206.
- MAURO DE MELO, J., M. NOGUEIRA, R. SCHWAMBORN, S. NEUMANN & W. EKAU. 2007. Fluxes of zooplankton biomass between a tidal estuary and the sea in northeastern Brazil. *Braz. J. Oceanogr.* 55(4):239-249.
- MCEDWARD, L. 1995. *Ecology of Marine Invertebrate Larvae*. CRC Marine Science Series. Boca Raton, Florida, EEUU. 248 pp.
- MECALCO-HERNÁNDEZ, A., M. A. CASTILLO-RIVERA, L. SANVICENTE-AÑORVE, C. FLORES-COTO & C. ÁLVAREZ-SILVA. 2018. Variación estacional y nictímera en la distribución del zooplancton dominante en una laguna costera tropical. *Rev. Biol. Mar. Oceanogr.* 53(1): 39-49. <http://dx.doi.org/10.4067/S0718-19572018000100039>
- MICHEL, H. & M. FOYO. 1976. *Caribbean zooplankton. Part I - Siphonophora, Heteropoda, Copepoda, Euphausiacea, Chaetognatha and Salpidae*. Office of Nav. Res. Dept. of Navy, U.S. Govt. Printing Office, Washington, D.C. 549 pp.
- MONTGOMERY, D. 1997. *Introduction to statistical quality control*. 3^a edition. John Wiley and Sons, Inc. Nueva York, EEUU. 676 pp.
- MORALES, N., H. LEDO, G. GODOY & J. HERNÁNDEZ. 2001. Estudio de la comunidad del zooplancton en la Laguna de Sinamaica. *Ciencia* 9(3): 313-327.
- MORALES-RAMÍREZ, A. 2008. Caracterización cualitativa del zooplancton del Área de Conservación Marina Isla del Coco (ACMIC), Océano Pacífico de Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 56(Supl. 2): 159-169
- MÜLLER-KARGER, F., R. VARELA, R. THUNELL, M. SCRANTON, G. TAYLOR, J. CAPELO, Y. ASTOR, E. TAPPA, J. AKL & T. HO. 2004. Características de la fosa de Cariaco y su importancia desde el punto de vista oceanográfico. *Mem. Fund. La Salle de Cienc. Nat.* 161-162: 215-234.
- NARVÁEZ, Y. 2010. *Abundancia, distribución y composición del Ictioplancton entre la zona norte de la Península de Araya y zona sur de las Islas de Coche y Cubagua durante el periodo de surgencia*. Trab. Grad. Lic. Biología, Universidad de Oriente, Cumaná, Venezuela. 84 pp.
- NARVÁEZ-RUIZ, M., B. MÁRQUEZ-ROJAS, L. TROCCOLI-GHINAGLIA, J. R. DÍAZ-RAMOS & B. MARÍN. 2019. Variabilidad a corto plazo del micro y mesozooplancton en la bahía de Mochima, estado sucre, Venezuela, durante la época de sequía. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela* 59(1): 10 - 16.
- NELSON, W. 1979. Experimental studies of selective predation on amphipods: consequences for amphipod distribution and abundance. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 38: 225-245
- OKUDA, T., J. ÁLVAREZ, J. BONILLA, & G. CEDEÑO. 1978. Características hidrográficas del golfo de Cariaco, Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela* 17(1-2): 69-88.
- PAGGI, J. 1985. Distribución vertical del zooplancton en el río Paraná medio (Km 603). *Rev. Hydrobiol. Trop.* 18(1): 13-21.
- PERALTA, A., P. MILOSLAVICH & G. BIGATTI. 2012. Comparación de la abundancia, estructura de tallas y fecundidad de *Voluta musica* (Caenogastropoda: Volutidae) en tres sitios de la costa norte de la Península de Araya, Venezuela. *Rev. Biol. Trop.* 60 (Supl. 1): 165-172.
- PINCKNEY, J. L., C. R. BENITEZ-NELSON, R. C. THUNELL, F. MULLER-KARGER, L. LORENZONI, L. TROCCOLI & R. VARELA. 2015. Phytoplankton community structure and depth distribution changes in the Cariaco Basin between 1996 and 2010. *Deep Sea Res. Part I: Oceanogr. Res. Pap.* 101: 27-37.
- PIRELA-OCHOA, E., L. TROCCOLI & I. HERNÁNDEZ-ÁVILA. 2008. Hidrografía y cambios en la comunidad de microfitoplancton de la Bahía de Charagato, Isla de Cubagua, Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela* 47(1): 3-15.
- POORE, A. 1994. Selective herbivory by amphipods inhabiting the brown alga *Zonaria angustata*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 107: 113-123.
- RAHKOLA, M., J. KARJALAINEN & M. VILJANEN. 1994. Evaluation of a pumping system for sampling zooplankton. *J. Plankton Res.* 16(7): 905-910.
- RAMÍREZ, A. 2013. *Densidad y distribución vertical del zooplancton durante tres periodos del año, en Turpialito, golfo de Cariaco Venezuela*. Trab. Grad. Lic. Biología. Universidad de Oriente, Cumaná, Venezuela. 70 pp.

- RAMÍREZ, P. 1997. *Estructura de la comunidad de peces en una pradera de Thalassia de la Playa los Gallos, Islote Caribe, Venezuela*. En: Salazar, J. 1997. Características granulométricas y sedimentológicas de los Islotes Caribe y los Lobos. pp. 63-80.
- RAYMONT, J. G. 1983. *Plankton and Productivity in the Oceans*. Volume II. Zooplankton. Pergamon Press. Oxford. 660 pp.
- RIVAS-ROJAS, T., J. DÍAZ-RAMOS, L. TROCCOLI-GHINAGLIA, L. CHARZEDDINE-CHARZEDDINE, S. SUBERO-PINO & A. MÁRQUEZ. 2007. Variación diaria de algunas variables físico-químicas y de la biomasa del fitoplancton en una playa tropical, Cumaná, estado Sucre, Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela* 46 (1): 13-21.
- ROA, T. & UROSA, L. 1974. Ecología del zooplankton en el golfo de Cariaco. Parte I variabilidad de la biomasa del zooplankton durante el periodo de agosto a noviembre de 1973. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela*, 13 (1-2): 67-78.
- RODRÍGUEZ-GRAU, J. 1978. Distribución especial del zooplankton, en pequeña escala, en la laguna de Tacarigua, Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela* 17(1&2): 55-68.
- RODRÍGUEZ-SÁENZ, K. & A. MORALES-RAMÍREZ. 2012. Composición y distribución del mesozooplankton en una zona de afloramiento costero (Bahía Culebra, Costa Rica) durante La Niña 1999 y el 2000. *Rev. Biol. Trop.* 60(2): 143-157.
- RUEDA-ROA, D. T., T. EZER & F. E. MÜLLER-KARGER. 2018. Description and mechanisms of the mid-year upwelling in the Southern Caribbean Sea from remote sensing and local data. *J. Mar. Sci. Eng.* 6(2): 36. Doi:10.3390/jmse6020036.
- RUIZ-PINEDA, C., E. SUÁREZ-MORALES & R. GASCA. 2016. Copépodos planctónicos de la Bahía de Chetumal, Caribe Mexicano: variaciones estacionales durante un ciclo anual. *Rev. Biol. Mar. Oceanogr.*, 51(2):301-316. doi: 10.4067/S0718-19572016000200008.
- SALAZAR, J. 1997. Características granulométricas y sedimentológicas de los Islotes Caribes y Lobos. En Ramírez, P. Islotes Caribe y Los Lobos. Gobernación del estado Nueva Esparta, La Asunción, Venezuela. pp 35-43.
- SALAZAR-GÓMEZ, I., R. DÍAZ-RAMOS, K. RINCONES-REYES, L. CHARZEDDINE, S. SUBERO, L. TROCCOLI, B. MÁRQUEZ, A. MÁRQUEZ & D. HERNÁNDEZ. 2011. Cambios diarios de la biomasa fitoplanctónica en la Bahía de Mochima, Venezuela, durante la época de lluvia. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela* 50 (1): 69-77.
- SAMEOTO, D., P. WIEBE, L. POSTE, J. DUNN, C. MILLER & S. COOMBS. 2000. *Collecting zooplankton*. En: *Zooplankton methodology manual*. Academy Press, San Diego. 55-81 pp.
- SAMPAIO, C., P. MAFALDA, J. SOLUNA, T. RAMÍREZ, D. CORTÉS, A. GARCÍA, J. MERCADO & M. VARGAS. 2011. Seasonal changes in the distribution and abundance of marine cladocerans of the Northwest Alboran Sea (Western Mediterranean), Spain. *Braz. Arch. Biol. Technol.* 54(3): 543-550.
- SCHAEFFER, M., S. RINALDI, J. HUISMAN & F. J. WEISSING. 2003. Why plankton communities have no equilibrium: solutions to the paradox. *Hydrobiologia* 491: 9-18.
- SCHWAMBORN, R., J. MAURO DE MELO, S. LEITÃO, W. EKAU & M. NOGUEIRA-PARANAGUÁ. 2008. Dynamic patterns of zooplankton transport and migration in Catuama Inlet (Pernambuco, Brazil), with emphasis on the decapod crustacean larvae. *Lat. Am. J. Aquat. Res.* 36(1):109-113.
- SCRANTON, M., G. TAYLOR, R. THUNELL, N. BENITEZ, F. MULLER & K. FANNING. 2014. Interannual and subdecadal variability in the nutrient geochemistry of the Cariaco Basin. *Oceanography*, 27(1): 148-159.
- SHESKIN, D. 2004. Parametric and nonparametric statistical procedures. 4ed. Boca Raton, Florida: Editorial Chapman & Hall. 585 p.
- SKINNER, L., H. K. LISBOA & R. COUNTINHO. 2011. Influence of upwelling and tropical environments on the breeding development of the intertidal barnacle *Tetraclita stalactifera* (Lamarck, 1818). *Braz. J. Oceanogr.* 59: 349-356
- STRICKLAND, J. & T. PARSONS. 1972. A practical handbook of sea water analysis. *Bull. Fish. Res. Can.* 167: 1-310.
- SUÁREZ-MORALES, E. 1996. Clave de identificación ilustrada de los copépodos pláncicos (Crustácea) de la Bahía de la Ascensión, Chetumal, Quintana Roo. *AvaCient ITCH* 17: 25-39.

- SUTHERS, I., D. RISSIK & A. RICHARDSON. 2019. *Plankton: a guide to their ecology and monitoring for water quality*. 2do edition. Csiro Publishing, Australia.
- TAKAHASHI, E., A. LANSAC-TÔHA, J. DIAS & C. BONECKER. 2014. Daily variation of zooplankton abundance and evenness in the Rosana reservoir, Brazil: biotic and abiotic inferences. *Iheringia, Série Zoologia* 104(1): 21-31.
- TAYLOR, G. T., F. MULLER-KARGER, R. C. THUNELL, M. I. SCRANTON, Y. ASTOR, R. VARELA & O. DOHERTY. 2012. Ecosystem responses in the southern Caribbean Sea to global climate change. *PNAS USA* 109(47), 19315-19320.
- TILSTONE, G., F. FIGUEIRAS & F. FRAGA. 1994. Upwelling-downwelling sequences in the generation of tides in a coastal upwelling system. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 122: 241-253.
- TREGOUBOFF, G. & M. ROSE. 1957. *Manuel de planctologie Medditerraneenne*. I y II. Editions du Centre de la Recherche Scientifique. Paris. 590 pp.
- TRUJILLO, E. 1997. *Descripción de la actividad pesquera que se desarrolla en el entorno de los Islotes Caribe y los Lobos*. En: Salazar, J. 1997. Características granulométricas y sedimentológicas de los Islotes Caribe y los Lobos. pp. 216-252.
- U ROSA, L. 1980. Nauplii Balanomorfos y variación diurna de la temperatura en la ensenada de Turpialito, Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela* 19 (1-2): 73-91.
- VARELA, R., F. CARVAJAL & F. MÜLLER-KARGER. 2003. *El fitoplancton en la plataforma nororiental de Venezuela*. En: La Sardina (*Sardinella aurita*): Su Medio Ambiente y Explotación en el Oriente de Venezuela. Eds. Freón, P. & J. Mendoza J. IRD Editions. París, Francia. pp. 263-294.
- VÁSQUEZ-YEOMANS, L., I. CASTELLANOS, E. SUÁREZ-MORALES & R. GASCA. 2012. Variación espacio-temporal de la biomasa de zooplancton en un sistema estuarino del Caribe Occidental durante dos ciclos anuales. *Rev. Biol. Mar. Oceanogr.* 47(2): 213-225.
- VILLALBA, W. 2002. *Abundancia y distribución de larvas de peces al sur de la Isla de Margarita y alrededor de Cubagua, Venezuela*. Trab. Grad. M.Sc. Ciencias Marinas, Universidad de Oriente, Cumaná, Venezuela. 70 pp.
- VILLALBA-DURÉ, G. A., G. A. BENÍTEZ-RODAS & K. B. NÚÑEZ-GORALEWSKI. 2018. Influencia de los factores ambientales en la comunidad de zooplancton de las lagunas artificiales del Parque Ñu Guasú, Departamento Central, Paraguay. *Investig. Agrar.* 20 (1): 58-66. <http://dx.doi.org/10.18004/investig.agrar.2018.junio>.
- ZOPPI, E. 1961. Distribución vertical del zooplancton en el golfo y extremo este de la fosa de Cariaco. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela* 1 (1): 219-248
- ZOPPI, E. 1971. Apendicularias de la región oriental de Venezuela. *Studies on the fauna of Curacao and other Caribbean Islands*. 38: 1 – 109.

RECIBIDO: ABRIL 2020

ACEPTADO: JULIO 2020

NATURAL DIET OF ZOOPLANKTON FROM AN OLIGO-MESOTROPHIC RESERVOIR (CLAVELLINOS, SUCRE STATE, VENEZUELA)

ERNESTO JOSÉ GONZÁLEZ RIVAS

Universidad Central de Venezuela, Instituto de Biología Experimental, Calle Suapure, Colinas de Bello Monte, Caracas 1041 – Venezuela.

E-mail: ernesto.gonzalez@ciens.ucv.ve

ABSTRACT: Natural diet of zooplankton from Clavellinos reservoir (oligo-mesotrophic) was studied. A total of 631 specimens (cyclopoid copepods, nauplii, cladocerans, and rotifers) were analyzed with Hoyer's medium, which cleared animals but did not alter the gut contents. Detailed analysis of gut contents showed that particulate material was the main food item for zooplankton in the reservoir. Diatoms and green algae were consumed in high proportion. Significant differences in diets were detected between rainy and dry seasons for nauplii, *Ceriodaphnia cornuta*, *Diaphanosoma spinulosum*, *Brachionus falcatus* and *Plationus patulus*. Adult copepods (*Thermocyclops decipiens*) showed the highest values of the trophic diversity index, while *Keratella* sp. (Rotifera) and the cladoceran *Moina micrura* showed the lowest values. Further studies should focus on the origin of the consumed particulate material.

Key words: Zooplankton, natural diet, Clavellinos, tropical reservoir, trophic diversity.

RESUMEN: Se estudió la dieta natural del zooplancton del embalse Clavellinos (oligo-mesotrófico). Se analizó un total de 631 especímenes (copépodos Cyclopoida, nauplios, cladóceros y rotíferos), mediante aclaración de los organismos con medio de Hoyer, el cual no altera el contenido del tracto digestivo. El análisis detallado de los tractos digestivos mostró que el principal ítem alimenticio del zooplancton del embalse fue el material particulado. Las diatomeas y las algas verdes fueron consumidas en altas proporciones. Se determinó que hubo una elevada superposición entre las dietas de los diferentes grupos analizados. Se detectaron diferencias significativas entre las dietas de las temporadas de lluvias y de sequía para los nauplios, *Ceriodaphnia cornuta*, *Diaphanosoma spinulosum*, *Brachionus falcatus* y *Plationus patulus*. Los copépodos adultos (*Thermocyclops decipiens*) presentaron los mayores valores del índice de diversidad trófica en el embalse, mientras que *Keratella* sp. (Rotifera) y el cladóceros *Moina micrura* presentaron los menores valores. Las investigaciones futuras deben enfocarse en el origen del material particulado.

Palabras claves: Zooplankton, dieta natural, Clavellinos, embalse tropical, diversidad trófica.

INTRODUCTION

Zooplankton communities constitute an important link between primary and secondary producers in the aquatic food webs (ZOPPI DE ROA 1972; LÓPEZ *et al.* 2001) in natural waters. The structure and dynamics of the zooplankton community are a result of the trophic conditions of the waterbodies (INFANTE & RIEHL 1984; ESKINAZI-SANT'ANNA *et al.* 2002), and therefore, information about zooplankton is a useful tool for the analysis of the ecosystem functioning and for the establishment of lake and reservoir management policies, as well as for detecting human impacts in freshwater ecosystems (ROCHA *et al.* 1995).

Generally, it is found that high zooplankton abundance is directly related with high abundance of phytoplankton, especially those species that serve as adequate food items, such as diatoms and some small green algae species, thus representing an indicator of a good nutritional quality for herbivorous zooplankton (INFANTE & LITT 1985; TORRES *et al.* 2014). Zooplankton

grazers are an essential trophic pathway by transferring organic carbon from the basis to the top of aquatic trophic webs and by recycling nutrients into the water column (SUTHERS *et al.* 2019). Zooplankton grazing can control the dynamics of the edible autotrophic biomass in the waterbodies, and therefore can influence the primary production (YASUNO *et al.* 1993; KÖTHE *et al.* 1997). Most of the time the principal role of zooplankton is to structure the prey community (KALFF 2002), and its effectiveness varies greatly among waterbodies, depending upon their trophic states (WETZEL 2001). Thus, the links between phytoplankton and zooplankton are weaker in eutrophic lakes than in oligotrophic ones (MCQUEEN *et al.* 1986), because the predominant net phytoplankton (>50 µm) in eutrophic lakes is not extensively grazed by herbivorous zooplankton.

In spite of its key role in the aquatic food webs, considering the fact that their feeding behavior is directly involved in important processes such as nutrient cycling, energy transference, and productivity of the aquatic

ecosystems, studies on the natural diet of zooplankton in the tropical freshwaters are scarce (INFANTE 1973, 1978a; CISNEROS *et al.* 1991; MORENO 1992; GONZÁLEZ 1998; ESKINAZI-SANT'ANNA *et al.* 2002; GONZÁLEZ *et al.* 2005, 2006) and knowledge about trophic relationships is inadequate (GONZÁLEZ 1998). Therefore, the aim of this study was to analyze the natural diet of the zooplankton from Clavellinos reservoir, in order to obtain a better understanding of trophic relationships in this ecosystem, where few researches relating to plankton ecology have been made.

MATERIALS AND METHODS

Study site

Clavellinos reservoir is located in North-Eastern Venezuela (Fig. 1). It was built by damming the Clavellinos stream, in Sucre state. The main morphometric features of the reservoir are shown in TABLE 1.

The reservoir is used for drinking-water supply for the populations of Margarita and Coche Islands, Cariaco and neighboring settlements (512,366 inhabitants); it is also used for irrigation of 6,200 ha (FERRAZ DE REYES & FERNÁNDEZ-ÁLVAREZ 1988; BERNAL *et al.* 2005). It was classified as oligo-mesotrophic (MERAYO & GONZÁLEZ 2010).

Procedure

Monthly quantitative samples were taken from the limnetic zone of the reservoir from October 2006 to September 2007. Zooplankton specimens were taken in the water column (5–0 m) from the reservoir using a plankton net (77 μ m of mesh size) (Fig. 1). Animals were anesthetized by adding carbonated water in order to prevent regurgitation (INFANTE 1978b) and, within 1-2 min, preserved with 4% formaldehyde (final concentration). In the laboratory, specimens were taken one by one with the help of a needle and placed on a slide, where they were cleared with Hoyer's mounting medium (30 g of Arabic gum dissolved in 50 ml distilled water, 200 g of chloral hydrate and 20 ml glycerol), for detailed examination of gut contents, according to the procedure of GONZÁLEZ (1998). The algae inside the guts were not altered by Hoyer's medium. Algae were identified using taxonomic keys from YACUBSON (1972, 1974), YACUBSON & BRAVO (1983); RIVERA *et al.* (1982), PARRA *et al.* (1982a, 1982b, 1982c, 1983a, 1983b), and INFANTE & RIEHL (1992). Zooplankton were identified using taxonomic keys from DUSSART (1984), INFANTE

(1988), THORP & COVICH (1991), ELMOOR-LOREIRO (1997), FERNANDO (2002) and ATHIBAI *et al.* (2013).

Data analysis

Results were expressed as occurrence frequency (%) for each food item. A Chi-squared test (contingency tables) was applied to detect differences between animal diets. The X^2 coefficient was transformed into the Cramer's contingency coefficient (V) (BROWN 1981):

$$V = \sqrt{\frac{X^2}{(r - 1) N}}$$

where r is the number of species in the original data matrix, and N is the total number of observations. This

TABLE 1. Geographic coordinates and main morphometric features of Clavellinos reservoir (CASTILLO *et al.* 1973).

Location: Lat. 10°20'55" N – Long. 63°36'05" W

Altitude: 291 m.a.s.l.

Area: 10.5 x 10⁵ m²

Volume: 131 x 10⁶ m³

Mean depth: 12.5 m

Discharge: 14.3 m³/s

Residence time: 106 days

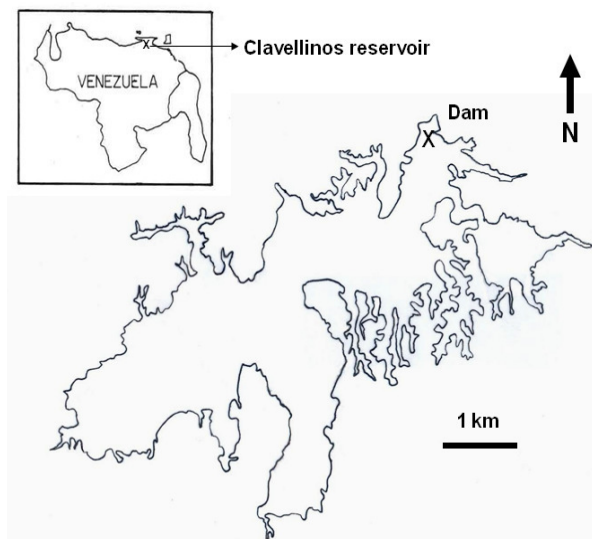


Fig. 1. Map of Clavellinos reservoir, showing the sampling site (X).

coefficient is an index of differentiation (non-overlap) between the diets of the animals. Its maximum value of 1 is achieved when all species have diets without common items; its minimum value of zero is achieved if all species consume the same items in similar proportions. The coefficient of diet overlap was calculated as $O = 1 - V$ (BULLA 1996).

After the X^2 test, a cluster analysis (City-Block Manhattan, single linkage) (STATSOFT INC. 2004) was applied in order to determine the similarity of the gut content of the different zooplankton groups.

The Spearman coefficient test (SIEGEL 1988) was applied to detect differences between rainy (October – December 2006 and June – September 2007) and dry season (January to May 2007) diets. Diets of the different groups in each climatic period were compared by pairing each food item rank for each zooplankton group from rainy season with its respective equivalent in the dry season.

Finally, the trophic diversity index (D) proposed by HERRERA (1976), was calculated:

$$D = - \sum_{i=1}^s \log \hat{p}_i$$

Where:

\hat{p}_i = observed occurrence frequencies referred to unity for each food item.

$i = 1, 2, \dots, s$ = total number of qualitative food items.

RESULTS

Phytoplankton abundance was determined simultaneously during this research by GONZÁLEZ (2009), at the same sampling site where zooplankton were collected. Phytoplankton abundance ranged between $4,563 \times 10^3$ (May) and $30,369 \times 10^3$ Cells/l (January), with a mean value of $11,246 \times 10^3 \pm 7,334 \times 10^3$ Cells/l. Diatoms dominated the phytoplankton community from October 2006 to March 2007, while green algae dominated from April to September 2007. *Achnanthisidium* was the diatom species which dominated the phytoplankton during almost the whole study period. Other abundant genera were *Cosmarium*, *Staurastrum*, *Staurodesmus*, *Tetraedron*, *Cyclotella*, *Navicula*, *Trachelomonas* and *Lyngbya*. Dominance of phytoplankton groups was as follow: Bacillariophyta 62.1%, Chlorophyta 21.7%,

Cyanobacteria 10.0%, Euglenophyta 3.1%, Cryptophyta 1.7% and Pyrrophyta 1.4%. Most of the phytoplankton cells were smaller than 50 μm in diameter, so they could be included within the category of nanophytoplankton.

The zooplankton community was also sampled simultaneously during this study by MERAYO & GONZÁLEZ (2010). This community was composed of 16 taxa (TABLE 2). *Thermocyclops decipiens* was the dominant species during the whole study period, followed by *Brachionus falcatus*, *Keratella cochlearis* and *Diaphanosoma spinulosum* (MERAYO & GONZÁLEZ 2010). Zooplankton abundance was low, with a mean value of 62 ± 22 Individuals/l; cyclopoid copepods accounted for up to 65.3% of total zooplankton, followed by rotifers (21.3%), cladocerans (12.9%) and other organisms as ostracods and *Chaoborus* larvae (0.4%).

In relation to the natural diet of zooplankton, a total of 631 specimens (67 empty, 10.6%) were cleared with Hoyer's medium:

- 160 cyclopoid copepods (*Thermocyclops*): 11 empty (6.9%).
- 101 nauplii: 13 empty (12.9%).
- 234 cladocerans (91 *Ceriodaphnia*, 134 *Diaphanosoma* and 9 *Moina*): 26 empty (11.1%).
- 127 rotifers (35 *Keratella*, 54 *Brachionus* and 38 *Plationus*): 16 empty (12.6%).
- 9 ostracods: 1 empty (11.1%).

TABLE 3 shows the identified food items in the reservoir. A total of 17 food items were identified in the specimen gut contents. Excluding the particulate material, this represented 27.1% of the total phytoplankton species present in the reservoir waters. The item "particulate material" is referred to as a mixture of fragments of algae, organic matter in decomposition and mineral particles (GONZÁLEZ 1998).

Particulate material was identified in almost the 100% of the analyzed specimens which presented some food items in the gut content. Diets will be described below. Occurrence frequencies with values less than 5% will not be mentioned.

Fig. 2a shows the copepod (*Thermocyclops*) dry and rainy season diets. A total of 15 food items were identified in the cyclopoid copepod gut contents. During the dry season, copepods fed on particulate material

TABLE 2. Zooplankton taxa identified in Clavellinos reservoir.

Copepoda (Cyclopoida)
1. <i>Thermocyclops decipiens</i> (Kiefer, 1929)
Cladocera
2. <i>Ceriodaphnia cornuta</i> (Sars, 1885)
3. <i>Diaphanosoma spinulosum</i> (Herbst, 1975)
4. <i>Moina micrura</i> (Kurz, 1875)
Rotifera
5. <i>Anuraeopsis</i> sp.
6. <i>Brachionus falcatus</i> (Zacharias, 1898)
7. <i>Keratella cochlearis</i> (Gosse, 1851)
8. <i>Keratella tropica</i> (Apstein, 1907)
9. <i>Hexarthra intermedia</i> (Wiszniewski, 1929)
10. <i>Lecane</i> sp.
11. <i>Lepadella</i> sp.
12. <i>Plationus patulus</i> (Müller, 1786)
13. <i>Polyarthra remata</i> (Skorikov, 1896)
14. <i>Trichocerca</i> sp.
Others
15. Ostracoda
16. <i>Chaoborus</i> sp.

(100.0%), *Achnanthydium* (58.1%), *Monoraphidium* (17.7%), *Oocystis* (17.7%), *Peridinium* (17.7%), *Navicula* (12.9%), *Trachelomonas* (11.3%) and *Chroococcus* (6.5%). During the rainy season, copepods ingested particulate material (97.7%), *Cyclotella* (40.2%), *Peridinium* (31.0%), *Achnanthydium* (25.3%), *Navicula* (18.4%), *Oocystis* (14.9%), *Trachelomonas* (11.5%), *Monoraphidium* (8.1%), *Microcystis* (8.1%) and *Tetraedron* (5.8%).

Nauplii ingested a total of 10 items during the study period. Particulate material (84.6%), *Chroococcus* (20.5%) and *Achnanthydium* (12.8%) were found in the gut contents during the dry season, while particulate material (95.9%), *Cyclotella* (8.2%), *Achnanthydium* (6.1%) and *Oocystis* (6.1%) were the main food items ingested during the rainy season (Fig. 2b).

Ceriodaphnia specimens showed 9 food items in their gut contents (Fig. 2c). During the dry season, animals ingested particulate material (96.4%), *Achnanthydium* (50.0%), *Monoraphidium* (14.3%) and *Oocystis* (14.3%). During the rainy season, *Ceriodaphnia* included particulate material (98.2%), *Cyclotella* (22.2%), *Achnanthydium* (14.8%) and *Oocystis* (13.0%) were found to be food resources in their diets.

Diaphanosoma included 11 food resources in their diets (Fig. 2d). During the dry period, this cladoceran ingested particulate material (98.4%), *Oocystis* (42.9%) and *Achnanthydium* (28.6%), while during the rainy season showed the following items: Particulate material (100.0%), *Oocystis* (36.8%), *Cyclotella* (10.5%), *Tetraedron* (7.0%), *Trachelomonas* (7.0%) and *Achnanthydium* (5.3%).

Few *Moina* specimens were analyzed due to its scarcity. This cladoceran only ingested particulate material (100.0%) during the study period (not shown in figures).

Brachionus only showed 5 food items in their diets (Fig. 2e). In the dry season, particulate material (100.0%), *Oocystis* (20.0%), *Achnanthydium* (8.0%) and *Monoraphidium* (8.0%) were present in the gut contents, while particulate material (100.0%) and *Oocystis* (23.1%) appeared in their diets during the rainy period.

Keratella (not shown in figures) only ingested 2 food items during the study period: Particulate material (100.0% in both dry and rainy seasons) and *Achnanthydium* (17.7% in the rainy season).

Plationus showed a total of 4 food items in their gut contents (Fig. 2f). During the dry season, this rotifer ingested particulate material (100.0%), *Oocystis* (50.0%) and *Achnanthydium* (25.0%); on the other hand, during the rainy season *Plationus* ingested particulate material (100.0%), *Navicula* (12.5%) and *Achnanthydium* (6.3%).

Ostracods (not shown in figures) ingested particulate material (100.0%) during the dry and rainy periods; *Navicula* (20.0%) and *Oocystis* (20.0%) appeared in the gut contents during the rainy season.

Observed and expected frequencies were contrasted using the X^2 test (contingency tables). First, diets for the global period (October 2006 – September 2007) were compared; the experimental X^2 value was 322.09, which was greater than the critical value ($X^2 = 102.87$, $\alpha = 0.05$; degrees of freedom are: $c = [17 \text{ food items} - 1] \times r = [9$

zooplankton groups – 1]), indicating that zooplankton groups had significant differences ($p < 0.05$) among their diets when the whole study period was considered. Cramer's contingency coefficient (V) was 0.200 ($r = 9$, $N = 1006$ observations), so the coefficient of diet overlap (O) had a value of 0.800 (80.0% of diet overlap).

Diets were separated for dry and rainy seasons. For the dry season, experimental X^2 value was 150.47, which was greater than the critical value ($X^2 = 81.47$, $\alpha = 0.05$; $c = [14 \text{ food items} - 1] \times r = [9 \text{ zooplankton groups} - 1]$), indicating that zooplankton groups had significant differences ($p < 0.05$) among their diets. Cramer's contingency coefficient (V) was 0.212 ($r = 9$, $N = 419$ observations), and the coefficient of diet overlap (O) had a value of 0.788 (78.8% of diet overlap).

For the rainy season, experimental X^2 value was 208.36, which was greater than the critical value ($X^2 = 95.70$, $\alpha = 0.05$; $c = [16 \text{ food items} - 1] \times r = [9 \text{ zooplankton groups} - 1]$), indicating that zooplankton groups had significant differences ($p < 0.05$) among their diets. Cramer's contingency coefficient (V) was 0.211 ($r = 9$, $N = 587$ observations), while the coefficient of diet overlap (O) had a value of 0.789 (78.9% of diet overlap).

For each consideration (whole study period, dry and rainy seasons), diets were grouped according to their similarities using a cluster analysis.

For the whole study period, Fig. 3 shows that small specimens, which ingested few food items and almost exclusively particulate material, were grouped very closely (rotifers, ostracods, nauplii and *Moina*). *Ceriodaphnia* and *Diaphanosoma* were clustered in the following level of linkage, because they ingested more food items than the previous groups and showed similar diets. Finally, the last level of linkage was occupied by adult copepods, which showed more food items in their gut contents that resulted in a separate group.

During the rainy season, the cluster analysis showed a grouping pattern similar to that previously described for the whole study period, where adult copepods had different diets as compared with the rest of the zooplankton organisms analyzed (Fig. 4).

On the other hand, during the dry season, fewer similarities were found in the specimen diets (Fig. 5). *Moina* and *Keratella* just ingested particulate material in this period, and were grouped together. The rest of zooplankton groups showed differences among their diets, resulting in few similarities, probably due to the slightly greater phytoplankton abundance than during the rainy period.

Results showed that copepod diets were similar during the rainy and dry seasons ($r_s = 0.609$; $p < 0.05$). The same was found for ostracods ($r_s = 1.000$; $p < 0.05$). On the

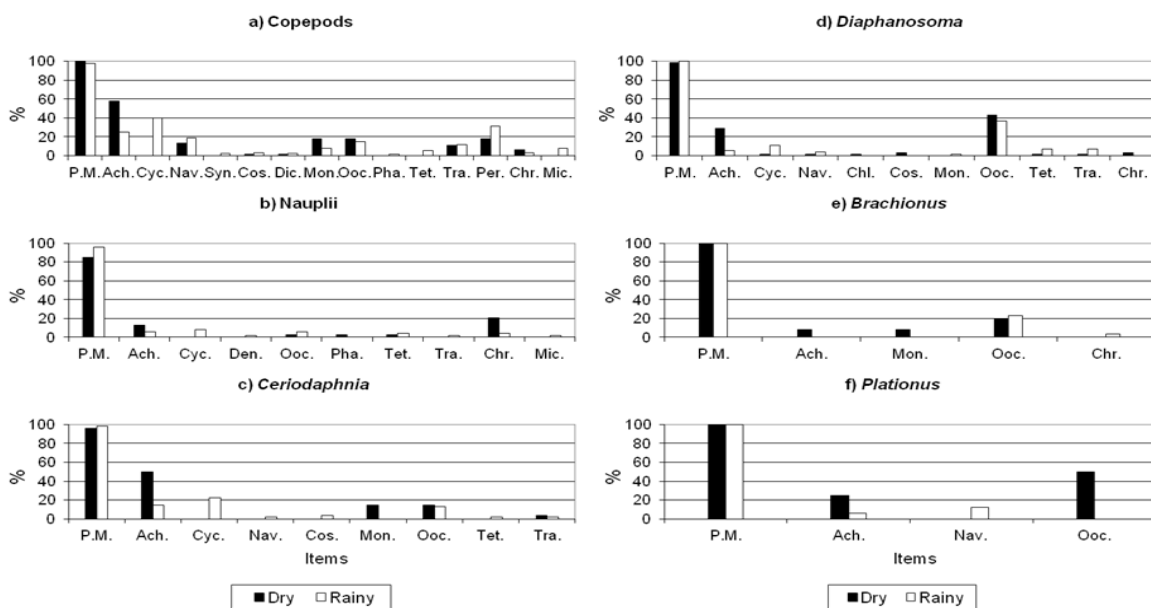


Fig. 2. Natural diet of zooplankton in Clavellinos reservoir during the rainy and dry seasons: a) Copepods, b) Nauplii, c) *Ceriodaphnia*, d) *Diaphanosoma*, e) *Brachionus*, f) *Platonus*. Legends as in Table 3.

other hand, nauplii ($r_s = 0.465$), *Ceriodaphnia* ($r_s = 0.356$), *Diaphanosoma* ($r_s = 0.358$), *Brachionus* ($r_s = 0.684$) and *Plationus* ($r_s = 0.200$) showed significant differences ($p > 0.05$) between their rainy and dry season diets.

TABLE 4 shows the trophic (food item) diversity index for each zooplankton group considering the whole study period. Copepods showed the highest value while *Keratella* and *Moina* had the lowest values.

DISCUSSION

Few gut contents were empty (<11%) when animals were collected and this could indicate that zooplankton from the reservoir had sufficient and adequate food particles. Particulate material, probably associated with bacteria (GONZÁLEZ *et al.* 2006), seemed to be the most important food item for zooplankton from Clavellinos reservoir, due to its presence in all the specimens analyzed. Similar results were found in some Venezuelan reservoirs, such as El Andino (GONZÁLEZ 1998, 2000), Agua Fría, La Mariposa, Tierra Blanca and Pao-Cachinche (GONZÁLEZ *et al.* 2005), and Brazilian reservoirs such as Pampulha (ESKINAZI-SANT'ANNA *et al.* 2002), Broa and Barra Bonita (GONZÁLEZ *et al.* 2006).

According to MARGALEF (1983), food web organization in the plankton community is conditioned by an array of factors and elements, among which phytoplankton is an important constituent in the zooplankton diet, because energy enters into the system at the primary producer level. However, detritus, including its associated bacteria, represents another important food source for zooplankton. Filter-feeding animals, like cladocerans from Clavellinos, included particulate material, nannophytoplankton and small fragments of algae in their diets, and therefore they are considered herbivorous (INFANTE 1988; WETZEL 2001). Unlike cladocerans and calanoid copepods, which are filter-feeding animals, rotifers sediment particles (phytoplankton and detritus) inside their body walls (HORNE & GOLDMAN 1994) by using their anterior ring of cilia to direct particles to the mouth; this type of rotifers could be considered herbivorous too (INFANTE 1988).

Zooplankton grazing is recognized as a factor that influences carbon flow patterns in pelagic systems (SCHOENBERG 1990). Organic matter cropped by grazers varies from a small fraction in enriched lakes to instances in which almost all the algal production is consumed. According to GULATI (1975) and HORNE & GOLDMAN (1994),

most zooplankton are filter feeders on a suspension of mixed bioeston composed of algae, bacteria, and detritus. Thus, herbivorous zooplankters include microalgae, bacteria and detritus in their diets (EDMONDSON 1957; GLIWICZ 1969; HANEY 1973; INFANTE 1988).

Cyclopoid copepods feed by grasping the food items rather than filtering them (INFANTE 1988; HORNE

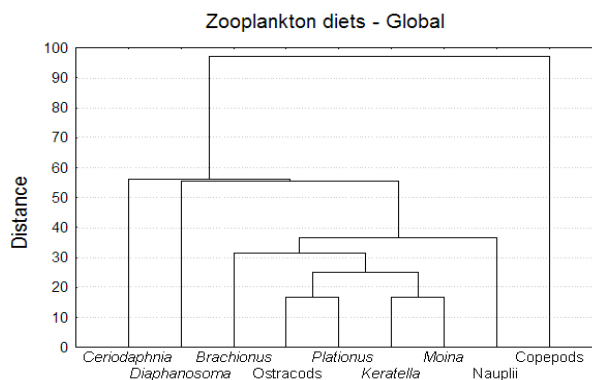


Fig. 3. Cluster analysis for zooplankton diets considering the whole study period.

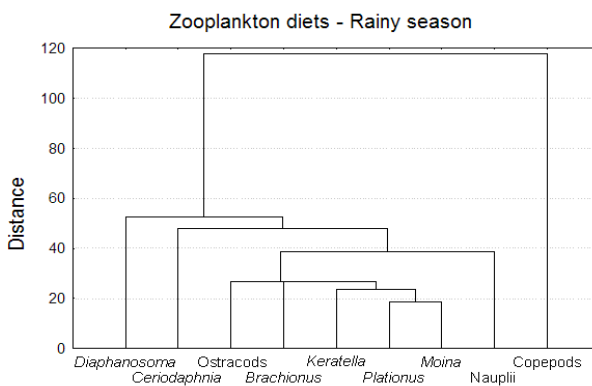


Fig. 4. Cluster analysis for zooplankton diets considering the rainy season.

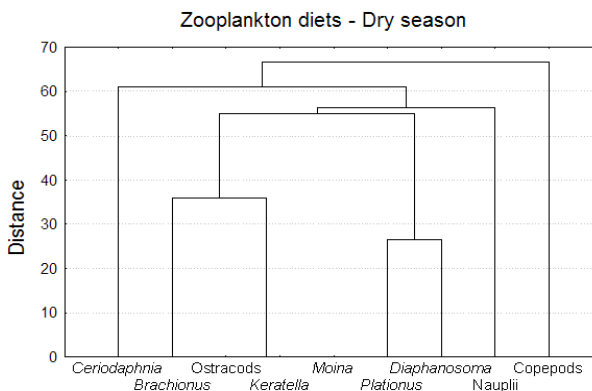


Fig. 5. Cluster analysis for zooplankton diets considering the dry season.

& GOLDMAN 1994). This group of copepods could include animals, algae and detritus in their diets, and therefore, they can be considered as omnivorous in these ecosystems. However, in Clavellinos reservoir, no recognizable animal structures, such as rotifer mastax or any other sclerotized structure, were detected within the gut of specimens analyzed.

The small sized rotifers and nauplii limited their diets to almost exclusively small particulate material and a few phytoplankton species, which were able to be fragmented to allow their ingestion (LAMPERT & SOMMER 1997). In the case of rotifers, they have a limited degree of food selectivity (HOTOS 2002) and prefer particles of 6 μm in diameter or less (PAGANO *et al.* 1999).

TABLE 3. Food items identified in the zooplankton gut contents.

1. Particulate material (P.M.)
Pyrrhophyta
2. <i>Peridinium</i> (Per.)
Bacillariophyta
3. <i>Achnantheidium</i> (Ach.)
4. <i>Cyclotella</i> (Cyc.)
5. <i>Denticula</i> (Den.)
6. <i>Navicula</i> (Nav.)
7. <i>Synedra</i> (Syn.)
Euglenophyta
8. <i>Trachelomonas</i> (Tra.)
Chlorophyta
9. <i>Chlorella</i> (Chl.)
10. <i>Cosmarium</i> (Cos.)
11. <i>Dictyosphaerium</i> (Dic.)
12. <i>Monoraphidium</i> (Mon.)
13. <i>Oocystis</i> (Ooc.)
14. <i>Phacotus</i> (Pha.)
15. <i>Tetraedron</i> (Tet.)
Cyanobacteria
16. <i>Chroococcus</i> (Chr.)
17. <i>Microcystis</i> (Mic.)

The cladocerans analyzed have almost the same filtering structures (HORNE & GOLDMAN 1994), and this could be the reason why *Ceriodaphnia* and *Diaphanosoma* diets were linked together almost always in the cluster analysis. These similarities could be explained by the inter-setular distance in their thoracopods; cladoceran species show filter mesh sizes sufficiently narrow to retain fine particles, including bacteria (VILLALOBOS & GELLER 1997; HAYASHI-MARTINS *et al.* 2017; NEVEJAN *et al.* 2018; ELÍAS-GUTIÉRREZ *et al.* 2019), with values ranging between 0.13 and 0.39 μm in *Ceriodaphnia* species (HAYASHI-MARTINS *et al.* 2017). Also, there is evidence that cladocerans from oligotrophic waters may have shorter inter-setular distances (VILLALOBOS 2002), although phenotypic changes in mesh widths may explain the variability of inter-setular distances found in the literature (LAMPERT & BRENDENBERGER 1996).

Zooplankton diets were significantly different when they were compared between climatic periods. Possible explanations for these differences could be that: 1) The stock of phytoplankton species is different at each season; diatoms (mainly *Achnantheidium minutissimum*) dominated during the rainy season, while green algae dominated during the dry season (GONZÁLEZ 2009). 2) Phytoplankton species quality is not equivalent between rainy to dry seasons; zooplankton selected the food according to its chemical composition (DEMOTT 1986; INFANTE 1988; LAMPERT & SOMMER 1997; ESKINAZI-SANT'ANNA *et al.* 2002). 3) Different zooplankton filtration rates, which depend upon phytoplankton abundance (O'BRIEN & DE NOYELLES JR. 1974).

TABLE 4. Trophic diversity index (D) for zooplankton groups.

Zooplankton groups	D
Copepods	16.53
<i>Diaphanosoma</i>	14.47
Nauplii	13.96
<i>Ceriodaphnia</i>	10.65
Rotifers	7.37
<i>Brachionus</i>	5.19
<i>Plationus</i>	3.29
Ostracods	1.81
<i>Keratella</i>	0.92
<i>Moina</i>	0.00

A high diet overlap was found in the reservoir (>75%). Similar situations had been reported in other reservoirs in Venezuela (GONZÁLEZ *et al.* 2005) and Brazil (GONZÁLEZ *et al.* 2006). This could be due to the wide food spectrum in copepod diet (LAMPERT & SOMMER 1997; DOI *et al.* 2019), which included a higher number of food items than the other groups, and to the high percentage of guts with particulate material. The high overlap in zooplankton diets could lead to the assumption that competition is a relevant factor in the structuring of this community of planktonic animals in Clavellinos reservoir. However, this factor could be of low importance, since the zooplankton community was regulated mainly by abiotic variables, according to MERAYO & GONZÁLEZ (2010), which resulted in low organism densities observed during the study period. In addition, other biotic factors, such as the different feeding habits of the species, vertical migrations and the presence of predatory fish could be more relevant than competition in the structuring of the zooplankton community (MERAYO & GONZÁLEZ 2010; DOI *et al.* 2019).

Composition of particulate material must be different, according to its origin. It could be originated from allochthonous sources (BRETT *et al.* 2009) that could account up to 89% of zooplankton carbon (GREY & JONES 2001), or either from autochthonous sources; in the latter case, particulate material origin could be related to the trophic state of the waterbody. Using epifluorescence analysis, GONZÁLEZ *et al.* (2006) found that cladocerans from the oligo-mesotrophic Broa reservoir showed traces of chlorophyll in their gut content, unlike cladocerans from the eutrophic Barra Bonita reservoir, which didn't show chlorophyll traces. This could indicate that most of the particulate material from Broa reservoir was directly derived from phytoplankton, whereas particulate material from Barra Bonita was mainly derived from detritus. In both cases, DAPI analysis showed bacteria attached to particulate material. In the case of the oligo-mesotrophic Clavellinos reservoir, most of the particulate material could be originated from phytoplankton and could have bacteria associated. Thus, future research should focus on the origin of this food item in studies concerning the natural diet of zooplankton.

In mesotrophic to eutrophic lakes, net phytoplankton (>50 µm) is not extensively grazed by herbivorous zooplankton, and net phytoplankton is more efficiently used by bacteria (GLIWICZ 1969; HILLBRICHT-ILKOWSKA 1977; STOCKNER & ANTIA 1986). Only after partial

decomposition to tiny particles of 1-2 µm in size (detritus and bacteria suspension), net phytoplankton becomes an available food source for the herbivorous zooplankton (GLIWICZ 1969). ESKINAZI-SANT'ANNA *et al.* (2002), also found that detritus is an adequate source of carbon for cladocerans such as *Daphnia laevis*, representing the main food content during the time when peaks of these species occurred.

Apart from particulate material, green algae and diatoms were ingested in high proportions by zooplankters from Clavellinos reservoir. The same was registered for other lakes and reservoirs, such as Lake Valencia in Venezuela (INFANTE 1978a); Lake Washington in U.S.A. (INFANTE & EDMONDSON 1985; INFANTE & LITT 1985); Lake Xolotlán in Nicaragua (CISNEROS *et al.* 1991); Lagartijo reservoir in Venezuela (OLIVEIRA 1992); Lake Schöhsee in Germany (VANNI & LAMPERT 1992); El Andino reservoir in Venezuela (GONZÁLEZ 1998, 2000); Pampulha reservoir in Brazil (ESKINAZI-SANT'ANNA *et al.* 2002); Agua Fria, La Mariposa, Tierra Blanca and Pao-Cachinche reservoirs in Venezuela (GONZÁLEZ *et al.* 2005). Flagellates constitute important food items too (INFANTE 1988; ESKINAZI-SANT'ANNA *et al.* 2002). Some Cyanobacteria species could be found as a part of the zooplankton diet, as noted in this research and in some other previously cited studies (INFANTE & EDMONDSON 1985; ESKINAZI-SANT'ANNA *et al.* 2002; GONZÁLEZ *et al.* 2005, TÖNOS *et al.* 2016), although they can pass through the digestive tract without being digested due to their mucilage, which provides protection against digestive enzymes (GLIWICZ & SIEDLAR 1980).

Cyclopoid copepods showed the higher value of trophic diversity index, explained by the highest number of food items found in their gut contents, and it could indicate a broader food niche breadth (HERRERA 1976) than that of the rest of the zooplankters in the reservoir. This could be due to the fact that cyclopoid copepods grasping their food items instead of the sieving method used by filter-feeders zooplankters such as cladocerans, in which the lower size of food spectrum is determined by the mesh size of their filter apparatus (LAMPERT & SOMMER 1997; DOI *et al.* 2019).

According to INFANTE (1978), the direct analysis of the gut contents is a reliable method to determine the composition and variety of zooplankton food. However, this method, used in the present study, has the limitation that zooplankters potentially could feed on many other items which could not be recognized. For example, algae

such as *Cryptomonas erosa*, have fragile cell walls and have no identifiable structures remaining after digestion (INFANTE 1973, 1978; GONZÁLEZ 1998), even if they were ingested in high amounts. Probably, this limitation has influenced the scarcity of studies related to natural diet of zooplankton by the analysis of their gut contents, in favor of the use of more recent and sophisticated techniques, such as the use of pigment extraction (OECHSLER-CHRISTENSEN *et al.* 2012), epifluorescence (BALSEIRO *et al.* 2004; JOAQUIM-JUSTO *et al.* 2004; KARAKÖYLÜ & FRANKS 2012), biomarkers (GALLOWAY *et al.* 2014; TAIPALE *et al.* 2016) and prey DNA analysis (DURBIN *et al.* 2012; CRAIG *et al.* 2016).

Although this study had the limitations already mentioned, it represents a contribution to the knowledge of the ecological dynamics of plankton, added to the previous studies carried out in this reservoir by FERRAZ DE REYES & FERNÁNDEZ-ÁLVAREZ (1988), BERNAL *et al.* (2004, 2005), GONZÁLEZ (2009) and MERAYO & GONZÁLEZ (2010).

CONCLUSIONS

Particulate material was the main food item for zooplankton, followed by diatoms and green algae. Only 27.1% of the total phytoplankton species present in the reservoir was selected by herbivorous zooplankton.

No significant differences in diets were detected between rainy and dry seasons only for adult copepods and ostracods.

Copepods showed the highest values of the trophic diversity index.

Further studies should focus on the origin of the consumed particulate material as carbon source for zooplankton.

ACKNOWLEDGEMENTS

I would like to thank Pasquale Molinaro, Hidroven, Hidrocaribe and Cooperativa “Rafael Vargas León” for logistical support, María Leny Matos, Oscana Túpano, Chucho, Sandra Merayo, Daniel Machado and Carlos Peñaherrera for their invaluable help during the field sampling, Lourdes Suárez helped with cluster analysis. Evelyn Zoppi de Roa (*in memoriam*) and María González also helped sharing some of their articles. I also thank Diego Rodríguez and Katherine Vammen, for their critical review of manuscript, and to anonymous referees that improved the manuscript with their comments.

REFERENCES

- ATHIBAI, S., H. SEGERS & L. SANOAMUANG. 2013. Diversity and distribution of Brachionidae (Rotifera) in Thailand, with a key to the species. *J. Limnol.* 72(s2): 345-360.
- BALSEIRO, E. G., C. P. QUEIMALIÑOS & B. E. MODENUTTI. 2004. Grazing impact on autotrophic picoplankton in two south Andean lakes (Patagonia, Argentina) with different light:nutrient ratios. *Rev. Chil. Hist. Nat.* 77: 73-85.
- BERNAL, J., M. COVA & W. LAMPE. 2004. *Gloetotanium loitelsbergerianum* Hansgirgs, 1890 (Chlorophyta), nuevo registro para el Estado Sucre. *Saber* 16(2): 160-161.
- BERNAL, J., W. LAMPE & M. COVA. 2005. Nuevos registros de microalgas para el Estado Sucre, Venezuela. *Acta Bot. Ven.* 28(1): 89-100.
- BRETT, M. T., M. J. KAINZ, S. J. TAIPALE & H. SESHAN. 2009. Phytoplankton, not allochthonous carbon, sustains herbivorous zooplankton production. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 106(50): 21197-21201. National Academy of Sciences of United States of America, Available in <http://www.pnas.org/cgi/doi/10.1073/pnas.0904129106> (reviewed in August 2020).
- BROWN, M. 1981. *Frequency tables*. In: *BMDP Statistical software*. Ed. W. Dixon. University of California Press. Bekerley, USA: 143-208.
- BULLA, L. 1996. *Análisis de tablas de contingencia*. Universidad Central de Venezuela, Caracas, Venezuela, 110 pp.
- CASTILLO, L., J. GÓMEZ & C. MONTES. 1973. Embalses de Venezuela. Embalse Clavellinos. *El Agua* 1: 99-102.
- CISNEROS, R., E. HOOKER & L. E. VELÁSQUEZ. 1991. Natural diet of herbivorous zooplankton in lake Xolotlán (Managua). *Hydrobiol. Bull.* 25: 163-167.
- CRAIG, C., W. J. KIMMERER & C. S. COHEN. 2014. A DNA-based method for investigating feeding by copepod nauplii. *J. Plankton Res.* 36(1): 271-275.
- DEMOTT, W. R. 1986. The role of taste in food selection by freshwater zooplankton. *Oecologia* 69: 334-340.
- DOI, H., K. H. CHANG & S. I. NAKANO. 2019. Trophic niche breadth of pond zooplankton species using stable isotope analysis and the relationship with

- the abiotic and biotic factors. *R. Soc. Open Sci.* 6: 180917. Royal Society Open Science, London, U.K. Available in <https://royalsocietypublishing.org/journal/rsos> (reviewed August 2020).
- DURBIN, E. G., M. C. CASAS & T. A. RYNEARSON. 2012. Copepod feeding and digestion rates using prey DNA and qPCR. *J. Plankton Res.* 34(1): 72-82.
- DUSSART, B. H. 1984. Some Crustacea Copepoda from Venezuela. *Hydrobiologia* 113: 25-67.
- EDMONDSON, W. T. 1957. Trophic relations of the zooplankton. *Trans. Am. Microsc. Soc.* 76: 225-245.
- ELÍAS-GUTIÉRREZ, M., P. J. JURAČKA, L. MONTOLIU-ELENA, M. R. MIRACLE, A. PETRUSEK & V. KOŘINEK. 2019. Who is *Moina micrura*? Redescription of one of the most confusing cladocerans from *terra typica*, based on integrative taxonomy. *Limnetica* 38(1): 227-252.
- ELMOOR-LOREIRO, L. M. A. 1997. *Manual de identificação de cladóceros límnicos do Brasil*. Editora Universa. Universidade Católica de Brasília, Brasília, Brasil, 155 pp.
- ESKINAZI-SANT'ANNA, E. M., P. M. MAIA-BARBOSA & F. A. R. BARBOSA. 2002. On the natural diet of *Daphnia laevis* of the eutrophic Pampulha reservoir (Belo Horizonte, Minas Gerais). *Braz. J. Biol.* 62(1): 445-452.
- FERNANDO, C. H. 2002. *A guide to tropical freshwater zooplankton. Identification, ecology and impact on fisheries*. Black Huys Publishers, Leiden, The Netherlands, 291 pp.
- FERRAZ DE REYES, E. & E. FERNÁNDEZ-ALVAREZ. 1988. Ciclo del fitoplancton y bacterioplancton en el embalse de Clavellinos, Edo. Sucre, Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela* 27(1 & 2): 89-104.
- GALLOWAY, A. W. E., S. J. TAIPALE, M. HILTUNEN, E. PELTOMAA, U. STRANDBERG, M. T. BRETT & P. KANKAALA. 2014. Diet-specific biomarkers show that high-quality phytoplankton fuels herbivorous zooplankton in large boreal lakes. *Freshw. Biol.* 59(9): 1902-1915.
- GLIWICZ, M. Z. 1969. Studies on the feeding of pelagic zooplankton in lakes with varying trophy. *Ekol. Pol.* A 17: 663-708.
- GLIWICZ, Z. M. & E. SIEDLAR. 1980. Food size limitation and algae interfering with food collection in *Daphnia*. *Arch. Hydrobiol.* 88: 155-177.
- GONZÁLEZ, E. J. 1998. Natural diet of zooplankton in a tropical reservoir (embalse El Andino, Venezuela). *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 26: 1930-1934.
- GONZÁLEZ, E. J. 2000. Nutrient enrichment and zooplankton effects on the phytoplankton community in microcosms from El Andino reservoir (Venezuela). *Hydrobiologia* 434: 81-96.
- GONZÁLEZ, E. J. 2009. *Caracterización limnológica del embalse Clavellinos (Edo. Sucre)*. Informe técnico del proyecto UCV-HIDROVEN. Universidad Central de Venezuela, Caracas, Venezuela, 61 pp.
- GONZÁLEZ, E. J., G. BERNAL, H. HERNÁNDEZ, M. L. MATOS & C. PEÑAHERRERA. 2005. ¿De qué se alimenta el zooplankton en los embalses venezolanos? *Mem. Inst. Biol. Exp.* (MIBE) 4: 137-140.
- GONZÁLEZ, E. J., T. MATSUMURA-TUNDISI & J. G. TUNDISI. 2006. *Dieta natural del zooplankton en dos embalses tropicales (Broa y Barra Bonita, SP, Brasil) con diferentes estados tróficos*. In: *Eutrofização na América do Sul: Causas, conseqüências e tecnologias de gestão*. Ed. J. G. Tundisi, T. Matsumura-Tundisi & C. Sidagis-Galli. Rede EUTROSUL, PROSUL, Instituto Internacional de Ecologia, São Carlos, Brasil: 457-472.
- GREY, J. & R. I. JONES. 2001. Seasonal changes in the importance of the source of organic matter to the diet of zooplankton in Loch Ness, as indicated by stable isotope analysis. *Limnol. Oceanogr.* 46(3): 505-513.
- GULATI, R. 1975. A study on the role of herbivorous zooplankton as primary consumers of phytoplankton in Dutch lakes. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 19: 1202-1210.
- HANEY, J. F. 1973. An *in situ* determination of grazing activities of natural zooplankton communities. *Arch. Hydrobiol.* 72: 87-132.
- HAYASHI-MARTINSA, L. H., A. S. MANSANO, K. F. HISATUGO, O. ROCHA & M. H. R. SELEGHIM. 2017. "In vitro" evaluation of the bacterivore potential of three Cladoceran species occurring in tropical and subtropical regions. *Braz. J. Biol.* 77(4): 840-847.
- HERRERA, C. A. 1976. A trophic diversity index for presence-absence food data. *Oecologia* 25: 187-191.
- HILLBRICHT-ILKOWSKA, A. 1977. Trophic relations and energy flow in pelagic plankton. *Pol. Ecol. St.* 3: 3-98.

- HORNE, A. J. & C. R. GOLDMAN. 1994. *Limnology*. 2nd. edition. McGraw-Hill. New York, USA, 576 pp.
- HOTOS, G. N. 2002. Selectivity of the rotifer *Brachionus plicatilis* fed mixture of algal species with various cell volumes and cell densities. *Aquac. Res.* 33: 949-957.
- INFANTE, A. 1973. Untersuchungen über die Ausnutzbarkeit verschiedener Algen durch das Zooplankton. *Arch. Hydrobiol./Suppl.* 42: 340-405.
- INFANTE, A. 1978a. Natural food of herbivorous zooplankton of Lake Valencia (Venezuela). *Arch. Hydrobiol.* 82: 347-358.
- INFANTE, A. 1978b. A method for the study of foods of herbivorous zooplankton. *Trans. Am. Microsc. Soc.* 97: 256-258.
- INFANTE, A. 1988. *El plancton de las aguas continentales*. Secretaría General de la Organización de los Estados Americanos. Serie de Biología. Monografía N° 33. Washington D. C., USA, 130 pp.
- INFANTE, A. & W. T. EDMONDSON. 1985. Edible phytoplankton and herbivorous zooplankton in Lake Washington. *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.* 21: 161-171.
- INFANTE, A. & A. H. LITT. 1985. Differences between two species of *Daphnia* in the use of algae in Lake Washington. *Limnol. Oceanogr.* 30(5): 1053-1059.
- INFANTE, A. & W. RIEHL. 1984. The effect of Cyanophyta upon zooplankton in a eutrophic tropical lake (Lake Valencia, Venezuela). *Hydrobiologia* 113: 293-298.
- INFANTE, A. & W. RIEHL. 1992. Estudio taxonómico del fitoplancton del embalse de Guri (Venezuela). *Acta Cient. Ven.* 43: 190-199.
- JOAQUIM-JUSTO, C., C. DETRY, F. CAUFMAN & J. P. THOMÉ. 2004. Feeding of planktonic rotifers on ciliates: A method using natural ciliate assemblages labelled with fluorescent microparticles. *J. Plankton Res.* 26(11): 1289-1299.
- KALFF, J. 2002. *Limnology*. Prentice-Hall Inc. Upper Saddle River, USA, 592 pp.
- KARAKÖYLÜ, E. M. & P. J. S. FRANKS. 2012. Reassessment of copepod grazing impact based on continuous time series of *in vivo* gut fluorescence from individual copepods. *J. Plankton Res.* 34(1): 55-71.
- KÖTHE, A., V. FALTIN, N. KAMJUNKE & J. BENNDORF. 1997. The structure-forming impact of zooplankton on phytoplankton in a whole-lake biomanipulation experiment. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 26: 712-714.
- LAMPERT, W. & U. SOMMER. 1997. *Limnoecology: The ecology of lakes and streams*. Oxford University Press. New York, USA, 382 pp.
- LAMPERT, W. & H. BRENDENBERGER. 1996. Strategies of phenotypic low-food adaptation in *Daphnia*: Filter screens, mesh sizes, and appendage beat rates. *Limnol. Oceanogr.* 41(2): 216-223.
- LÓPEZ, C., M. VILLALOBOS & E. J. GONZÁLEZ. 2001. Estudio sobre el zooplancton de los embalses de Venezuela: Estado actual y recomendaciones para futuras investigaciones. *Ciencia* 9: 217-234.
- MARGALEF, R. 1983. *Limnología*. Ediciones Omega S.A. Barcelona, España, 1010 pp.
- MCQUEEN, D. J., J. R. POST & E. L. MILLS. 1986. Trophic relationships in freshwater pelagic ecosystems. *Can. J. Fish. Aqu. Sci.* 43: 1571-1581.
- MERAYO, S. & E. J. GONZÁLEZ. 2010. Variaciones de abundancia y biomasa del zooplancton en un embalse tropical oligo-mesotrófico del norte de Venezuela. *Rev. Biol. Trop.* 58(2): 603-619.
- MORENO, L. 1992. *Resultados preliminares de la composición, abundancia y dieta natural de algunas especies del zooplancton de la laguna de Asososca*. Contribución al Segundo Congreso Científico UNAN-Managua. Universidad Nacional Autónoma de Nicaragua, Managua, Nicaragua.
- NEVEJAN, N., P. DE SCHRYVER, M. WILLE, K. DIERKENS, K. BARUAH & G. VAN STAPPEN. 2018. Bacteria as food in aquaculture: do they make a difference? *Rev. Aquac.* 10(1): 180-212.
- O'BRIEN, W. J. & F. DE NOYELLES JR. 1974. Filtering rate of *Ceriodaphnia reticulata* in pond waters of varying phytoplankton concentrations. *Am. Mid. Nat.* 91: 509-512.
- OECHSLER-CHRISTENSEN, B., S. H. JÓNASDÓTTIR, P. HENRIKSEN & P. J. HANSEN. 2012. Use of phytoplankton pigments in estimating food selection of three marine copepods. *J. Plankton Res.* 34(2): 161-172.

- OLIVEIRA, M. A. 1992. *Influencia de la depredación por zooplancton sobre la composición de una comunidad planctónica*. Trab. Grad. Lic. Biología, Universidad Simón Bolívar. Caracas, Venezuela, 114 pp.
- PAGANO, M., L. SAINT-JEAN, R. ARFI, M. BOUVY & D. GUIRAL. 1999. Zooplankton food limitation and grazing impact in a eutrophic brackish-water tropical pond (Cotê d'Ivoire, West Africa). *Hydrobiologia* 390: 83-98.
- PARRA, O., M. GONZÁLEZ, V. DELLAROSSA, P. RIVERA & M. ORELLANA. 1982a. *Manual taxonómico del fitoplancton de aguas continentales con especial referencia al fitoplancton de Chile. I. Cyanophyceae*. Universidad de Concepción, Concepción, Chile, 70 pp.
- PARRA, O., M. GONZÁLEZ, V. DELLAROSSA, P. RIVERA & M. ORELLANA. 1982b. *Manual taxonómico del fitoplancton de aguas continentales con especial referencia al fitoplancton de Chile. II. Chrysophyceae – Xanthophyceae*. Universidad de Concepción, Concepción, Chile, 82 pp.
- PARRA, O., M. GONZÁLEZ, V. DELLAROSSA, P. RIVERA & M. ORELLANA. 1982c. *Manual taxonómico del fitoplancton de aguas continentales con especial referencia al fitoplancton de Chile. III. Cryptophyceae – Dinophyceae – Euglenophyceae*. Universidad de Concepción, Concepción, Chile, 99 pp.
- PARRA, O., M. GONZÁLEZ & V. DELLAROSSA. 1983a. *Manual taxonómico del fitoplancton de aguas continentales con especial referencia al fitoplancton de Chile. V. Chlorophyceae. Parte I. Volvocales, Tetrasporales, Chlorococcales, Ulothricales*. Universidad de Concepción, Concepción, Chile, 151 pp.
- PARRA, O., M. GONZÁLEZ & V. DELLAROSSA. 1983b. *Manual taxonómico del fitoplancton de aguas continentales con especial referencia al fitoplancton de Chile. V. Chlorophyceae. Parte II. Zygnematales*. Universidad de Concepción, Concepción, Chile, 353 pp.
- RIVERA, P., O. PARRA, M. GONZÁLEZ, V. DELLAROSSA & M. ORELLANA. 1982. *Manual taxonómico del fitoplancton de aguas continentales con especial referencia al fitoplancton de Chile. IV. Bacillariophyceae*. Universidad de Concepción, Concepción, Chile, 97 pp.
- ROCHA, O., S. SENDACZ & T. MATSUMURA-TUNDISI. 1995. *Composition, biomass and productivity of zooplankton in natural lakes and reservoirs of Brazil*. In: *Limnology in Brazil*. Ed. J. G. Tundisi, C. E. M. Bicudo & T. Matsumura-Tundisi. Brazilian Academy of Sciences and Brazilian Limnological Society, Rio de Janeiro, Brasil: 151-165.
- SCHOENBERG, S. A. 1990. Short-term productivity responses of algae and bacteria to zooplankton grazing in two freshwater lakes. *Freshw. Biol.* 23: 395-410.
- SIEGEL, S. 1988. *Estadística no paramétrica*. 2nd. edition. Trillas, México D. F., México, 344 pp.
- STATSOFT INC. 2004. *Statistica (data analysis software system)*, version 7. www.statsoft.com.
- STOCKNER, J. G. & A. J. ANTIA. 1986. Algal picoplankton from marine and freshwater ecosystems: A multidisciplinary perspective. *Can. J. Fish. Aq. Sci.* 43: 2472-2503.
- SUTHERS, I. M., A. M. REDDEN, L. BOWLING, T. KOBAYASHI & D. RISSIK. 2019. *Plankton processes and the environment*. In: *Plankton. A guide to their ecology and monitoring for water quality*. Ed. I. M. Suthers, A. Rissik & A. J. Richardson. 2nd. edition. CRC Press, Boca Raton, USA: 21-35.
- TAIPALE, S. J., K. VUORIO, M. T. BRETT, E. PELTOMAA, M. HILTUNEN & P. KANKAALA. 2016. Lake zooplankton $\delta^{13}\text{C}$ values are strongly correlated with the $\delta^{13}\text{C}$ values of distinct phytoplankton taxa. *Ecosphere* 7(8): e01392. Ecological Society of America, Washington, D. C., USA. Available in <https://doi.org/10.1002/ecs2.1392> (Reviewed in August 2020).
- THORP, J. H. & A. P. COVICH. 1991. *Ecology and classification of North American freshwater invertebrates*. Academic Press. San Diego, USA, 923 pp.
- TÖNÖS, I., H. AGASILD, T.S. KÖIVÄ, R. FREIBERG, P. NÖGES & T. NÖGES. 2016. Algal diet of small-bodied crustacean zooplankton in a Cyanobacteria-dominated eutrophic lake. *PLoS ONE* 11(4): e0154526. PLOS, San Francisco, USA. Available in <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0154526> (reviewed August 2020).
- TORRES, R., E. ZOPPI DE ROA, E. GORDON, F. GONZÁLEZ & L. DELGADO. 2014. Relaciones plancton-vegetación en humedales continentales de Venezuela. *Acta Biol. Ven.* 34(1): 75-98.

- VANNI, M. J. & W. LAMPERT. 1992. Food quality effects on life history traits and fitness in the generalist herbivore *Daphnia*. *Oecologia* 92: 48-57.
- VILLALOBOS, L. 2002. Comparison of the filtration structures in South American *Daphnia*. *Arch. Hydrobiol.* 157: 647-663.
- VILLALOBOS, L. & W. GELLER. 1997. Setular bosses: Report of a new ultrafine structure on the filter appendages of *Daphnia*. *Arch. Hydrobiol.* 147: 565-575.
- WETZEL, R. G. 2001. *Limnology. Lake and river ecosystems*. 3rd. edition. San Diego, USA, 1006 pp.
- YACUBSON, S. 1972. Catálogo e iconografía de las Cyanophyta de Venezuela. *Bol. Centro Inv. Biol.* 5: 6-78.
- YACUBSON, S. 1974. Catálogo e iconografía de las Chlorophyta de Venezuela. *Bol. Centro Inv. Biol.* 11: 6-143.
- YACUBSON, S. & C. R. BRAVO. 1983. Especies de *Trachelomonas* (Euglenophyta) de algunos cuerpos de agua de los Distritos de Urdaneta y Perijá (Estado Zulia, Venezuela). *Bol. Centro Inv. Biol.* 15: 7-47.
- YASUNO, M., N. TAKAMURA & T. HANAZATO. 1993. *Nutrient enrichment experiment using small microcosm*. En: *Wetlands and ecotones. Studies on land-water interactions*. Ed. B. Gopal, A. Hillbricht-Ilkowska & R. G. Wetzel. National Institute of Ecology and National Scientific Publications, New Delhi, India: 181-193.
- ZOPPI DE ROA, E. 1972. Zooplancton de la laguna de Campoma, Edo. Sucre, Venezuela. *Cuad. Oceanogr. Univ. Oriente* 3: 49-53.

RECIBIDO: JUNIO 2020

ACEPTADO: AGOSTO 2020

ESTRUCTURA ESPACIO-TEMPORAL DEL ICTIOPLANCTON ASOCIADO A LAS COMUNIDADES CORALINAS DEL ÁREA DE SURGENCIA ORIENTAL DEL CARIBE SUR

HERRERA-REVELES ANA TERESA¹, MARÍN BAUMAR², MARTÍNEZ ALAN², GONZÁLEZ-RIVERO MARÍA FERNANDA,
LÓPEZ-ORDAZ ADRIANA³, NARVÁEZ MARIELA², NÚÑEZ JOSÉ GREGORIO² & ARIZA LUIS ALEJANDRO²

¹*Instituto de Zoología y Ecología Tropical. Facultad de Ciencias. Universidad Central de Venezuela
E-mail: anat.herrera@ciens.ucv.ve / ana.teresa.herrera.r@gmail.com*

²*Instituto Oceanográfico de Venezuela. Universidad de Oriente. Núcleo Sucre*

³*Departamento de Biología de Organismos. Universidad Simón Bolívar*

RESUMEN: El conocimiento del patrón de distribución de las etapas tempranas de peces permite la exploración de recursos, localizar áreas y períodos de desove. El objetivo de este estudio fue evaluar patrones espacio-temporales del ictioplancton asociados a comunidades coralinas del Parque Nacional Mochima e isla La Tortuga (Venezuela) durante un ciclo anual de eventos de surgencia. Se cuantificaron 74.411 huevos y 2.096 larvas, identificándose 72 especies de peces de hábitos costeros, coralinos y oceánicos. Análisis multivariados demostraron variación de la estructura de etapas de vida, densidad y composición a diferentes escalas espacio-temporales. El factor temporal presentó mayor efecto en comparación a factores espaciales, sugiriendo que el clima regional domina los procesos en las primeras etapas de vida de los peces. Altas densidades de huevos ($5.380 \pm 1.182 \text{ ind} \cdot 1.000\text{m}^{-3}$) y larvas ($84 \pm 30 \text{ ind} \cdot 1.000 \text{ m}^{-3}$) fueron reportadas durante la surgencia fuerte y débil, respectivamente, sugiriendo una ventana óptima de reproducción y desarrollo larval durante estos periodos. No se encontraron diferencias entre áreas (separadas por centenas de km) ni localidades (separadas por decenas de km). No obstante, la interacción significativa entre meses de un mismo periodo y sitios (separadas por centenas de metros) evidencia que los factores locales son relevantes en las dinámicas de retención y exportación del ictioplancton. Los resultados sugieren desoves constantes de las poblaciones de peces, mostrando la importancia del área de estudio como zona de desove y desarrollo de las etapas más vulnerables de las especies asociadas a estos ambientes marinos tan productivos para la región del Caribe sur.

Palabras clave: Parque Nacional Mochima, isla La Tortuga, huevos, larvas, peces marinos

ABSTRACT: Studies about patterns of distribution of early life stages of marine fish allows exploration of resources and identification of spawning grounds. Our aim was to evaluate the spatial-temporal patterns of ichthyoplankton associated to coral communities, during an upwelling cycle, at Mochima National Park and La Tortuga Island. We quantified 74,411 eggs and 2,096 larvae from 72 species of coastal, coral and oceanic habits. Multivariate analyzes demonstrated variation in life stage structure, density, and composition at different spatio-temporal scales. The temporal factor had main effect compared to spatial factors, suggesting that the regional climate dominates the processes associated to the first fish life stages. The highest densities of eggs ($5,380 \pm 1,182 \text{ ind} \cdot 1,000\text{m}^{-3}$) and larvae ($84 \pm 30 \text{ ind} \cdot 1,000\text{m}^{-3}$) were reported for strong and weak upwelling periods, respectively, suggesting an optimal window for reproduction and larval development during these periods. At the spatial level, we did not found differences between zones (100's km) nor localities (10's km). However, the significant interaction between months of same upwelling periods and sites (100's m) shows that local factors are important. Hydrodynamics and local biological interactions may be important in retention - exportation dynamics of eggs and larvae. The results suggest constant spawning through the year, showing the importance of the area as a hatching site, especially for species of fishing interest, being an area of biodiversity and fishing importance, as well as highly productive for the South Caribbean region.

Key words: Mochima National Park, La Tortuga Island, eggs, larvae, marine fishes

INTRODUCCIÓN

El ictioplancton marino representa una fracción del zooplancton, concretamente del grupo de meroplancton u organismos que sólo forman parte del plancton durante las etapas tempranas de su ciclo de vida (BOLTOVSKOY 1999). Específicamente está constituido por los huevos y larvas de peces; y su estudio es relevante, entre otras cosas, por

su estrecha relación con los recursos marinos explotados por las poblaciones humanas (RICHARDS 1984).

En general, la aparición de los huevos y larvas de peces en el zooplancton, está íntimamente relacionada con el ciclo anual de maduración sexual de los adultos y su sincronía con otros componentes del plancton. Por lo tanto, la composición cualitativa y cuantitativa

del ictioplancton es muy variable a lo largo de todo el año y está sujeta a procesos fisiológicos de los adultos de diferentes especies, pero también a factores locales (batimetría, relaciones biológicas) y regionales (hidroperiodos, ciclos de surgencia) (FUIMAN & WERNER 2002; MILLER & KENDALL 2009).

En el Caribe sur se han realizado estudios de variaciones espaciales y temporales de los organismos del ictioplancton, los cuales han establecido que el régimen hídrico (lluvia-sequía) y la hidrodinámica de la región son determinantes en la variación espacio-temporal de las etapas tempranas de los peces (LÓPEZ 1972; GONZÁLEZ 1984; GÓMEZ & GRANADO 1986; LUCKHURST & POWLES 1986; MARÍN *et al.* 1989; 1990; MANJARRÉS *et al.* 2005a, 2005b; HENRÍQUEZ 2007; MONTROYA 2017). Específicamente, en la región nororiental de Venezuela, denominada como *Eco-región Zona de Surgencia Oriental* en Venezuela (KLEIN 2008), las evaluaciones del ictioplancton marino han permitido clasificarla como una de las áreas más productiva del Caribe, constituyéndola como área imprescindible para la reproducción, alimentación y crecimiento de diversas especies de peces, la mayoría de interés comercial (FREON *et al.* 1997; VILLALBA 2002; MARÍN *et al.* 2003; CEDEÑO *et al.* 2008; ALLEN-PEÑA *et al.* 2009). La alta abundancia de individuos de etapas tempranas de peces marinos en esta zona se debe a la continua incorporación de nutrientes a través de escorrentía y descarga de los ríos durante la época de lluvias y por el ascenso de aguas sub-superficiales ricas en nutrientes debido a la surgencia costera originada por los vientos Alisios en época de sequía (MOIGIS & BONILLA 1985; GASPAS 1996; CASTELLANOS *et al.* 2000; HU *et al.* 2004; RUEDA-ROA & MÜLLER-KARGER 2013).

No obstante, el éxito reproductivo de los peces no sólo está vinculado con la presencia de altas concentraciones de alimento, sino también de ciertas condiciones hidrodinámicas (locales y regionales) que permitan la obtención del alimento con el menor gasto energético, así como también la retención de huevos y larvas o el transporte a otras áreas cercanas y adecuadas para el reclutamiento a las poblaciones demersales (FUIMAN & WERNER 2002; SALE 2006). Es por esta razón, que se requieren estudios que permitan establecer las escalas temporales y espaciales a las cuales ocurren las variaciones de abundancia y composición de las etapas iniciales de los peces marinos. Adicionalmente, se hace imprescindible evaluaciones de la distribución espacio-

temporal, de especies de peces asociadas a las zonas litorales, específicamente a las comunidades coralinas que son altamente vulnerables a los cambios climáticos globales y antropogénicos (HUGHES 1994; MUNDAY *et al.* 2012).

El objetivo principal de esta investigación fue evaluar los patrones espacio-temporales de los ensamblajes ictioplanctónicos asociados a comunidades coralinas del nororiente de Venezuela durante las diferentes fases de un ciclo de surgencia. Para ello, se evaluaron variaciones espaciales y temporales en la (i) estructura de etapas de vida, (ii) densidad de organismos y (iii) composición del ictioplancton.

MATERIALES Y MÉTODOS

El estudio se llevó a cabo entre el Parque Nacional Mochima (10°09'50" - 10°26'00" N / 64°13'20" - 64°47'32" W) y las costas sur y este de la isla La Tortuga (10°56'50" N / 065°18'50" W). Ambas áreas ubicadas dentro de la región de surgencia oriental de Venezuela, Caribe sur.

El muestreo se realizó bajo un diseño jerárquico anidado, donde los sitios de estudio fueron seleccionados considerando la distribución de las comunidades coralinas dentro del Parque Nacional Mochima (PNM) y la isla La Tortuga (IT), las características geomorfológicas y la hidrodinámica del área evaluada. Como se muestra en la Fig. 1, el área de estudio fue dividida en tres escalas: dos áreas (PNM e IT, con separación de aproximadamente 100 km), cuatro *localidades* (Mochima Las Borrachas, Mochima Las Caracas, Este de La Tortuga, Sur de La Tortuga con separación de decenas de km) y tres *sitios* dentro de cada localidad (separación de decenas de metros).

La evaluación temporal se llevó a cabo a través de diez muestreos mensuales entre julio - octubre de 2010 y enero - junio de 2011, con la finalidad de cubrir las diferentes fases de un ciclo de surgencia. En cada muestreo se tomaron tres réplicas: dos con mallas de plancton tipo Tucker (área de 0,275 m² y 500 µm de poro) y una con red de plancton tipo estándar (área de 0,246 m² y 300 µm de poro).

Los calados realizados fueron de tipo integral por períodos de 15 minutos, es decir, la mitad del tiempo fueron arrastres horizontales cercanos al fondo coralino y la otra mitad del tiempo en la superficie. La velocidad de la embarcación siempre se mantuvo a baja

intensidad ($< 4 \text{ m seg}^{-1}$), buscando minimizar que las larvas de etapas avanzadas evadieran la entrada a la red (SPOUNAUGLE *et al.* 2003). Las muestras de ictioplancton fueron congeladas, mientras que las de zooplancton fueron preservadas en formol neutralizado al 10%, y trasladadas al laboratorio para su análisis posterior.

Adicionalmente, durante el 14 y 15 de octubre de 2010 (inicio del evento de surgencia), se realizó un muestreo a bordo del B/O GUAQUERI II, durante el cual se tomaron muestras de ictioplancton a lo largo de siete transectos de 620 metros de largo. En la Fig. 2 se muestra como estos recorridos fueron distribuidos en el área de estudio: tres en el PNM, dos en la IT y dos en el área marina que se encuentra entre el PNM y la IT (Tabla 1).

Las muestras fueron obtenidas con arrastres oblicuos de una red de plancton del tipo estándar con una malla de $500 \mu\text{m}$ de poro y $58,5 \text{ cm}$ de diámetro de boca. Se hicieron calados integrales desde el fondo (30 m) a la superficie, durante 10 min y manteniendo la velocidad

de la embarcación igual a 2 nudos. El material colectado fue fijado con etanol al 90%.

Asociada a las redes, se colocó un medidor de flujo modelo Rigosha, a través del cual se estimó el volumen de agua filtrado durante cada arrastre. De esta forma, todas las muestras fueron analizadas para la estimación de densidad y composición de huevos y larvas de peces. La identificación se realizó hasta el nivel taxonómico más bajo posible (familia, género y/o especie), empleando descripciones realizadas por FAHAY (2007), LEIS & RENNIS (1983), MOSER *et al.* (1984), MARÍN *et al.* (1989), KENDALL & MATARESE (1994), BELTRÁN & RÍOS (2000), RICHARDS (2005).

Análisis de datos

Los meses evaluados fueron clasificados como periodos de calma, surgencia débil y surgencia fuerte, dependiendo de los valores estimados del índice de surgencia derivado de Bowden (ISB). Las estimaciones fueron realizadas siguiendo las ecuaciones de BOWDEN (1983) con las modificaciones explicadas en MARÍN *et*

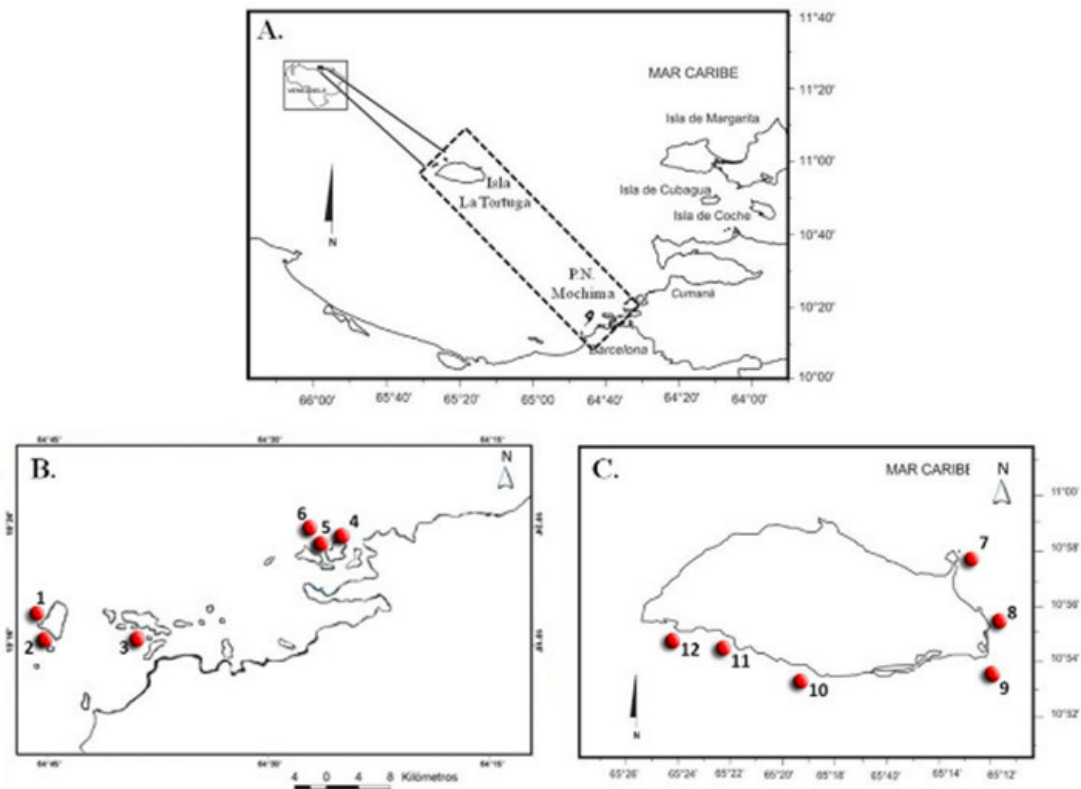


Fig. 1. Área de estudio. A. Ubicación de las dos áreas evaluadas. B. Localidades y sitios de estudio dentro del Parque Nacional Mochima. C. Localidades y sitios de estudio dentro de la isla La Tortuga.

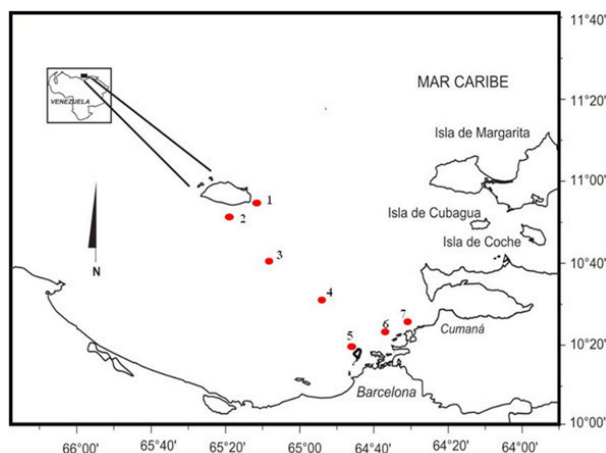


Fig. 2. Ubicación geográfica del área de estudio señalizando los transectos de muestreo durante el crucero a bordo del B/O GUAQUERI II en octubre de 2010.

al. (2003). El ISB representa valores equivalentes a los estimados con el índice de surgencia propuesto por BAKUN *et al.* (1974) y es una expresión del transporte de Ekman, el cual refleja valores positivos cuando el transporte Ekman es vertical y ocurre surgencia de las aguas sub-superficiales (vientos con dirección entre 0 y 90°), y refleja valores negativos cuando ocurre hundimiento de las masas de agua generada por la advección de las aguas costeras superficiales (vientos con dirección >90°).

Para estimar el ISB se emplearon valores de la velocidad ($m\text{ seg}^{-1}$) y dirección (grados) de los vientos tomados de la Estación Meteorológica del Aeropuerto Antonio José de Sucre, Cumaná-Edo. Sucre. Se seleccionó dicha estación meteorológica porque su esquema anual de variación del viento presenta mayor similitud con el patrón de vientos marinos en cuanto al comportamiento y la duración en comparación a otras estaciones meteorológicas cercanas, señalándolo como el más apropiado para relacionarlo con los eventos de surgencia que suceden en el área (RUEDA-ROA 2000; APARICIO-CASTRO & CONTRERAS 2003).

Para el análisis de datos de huevos y larvas de peces, todas las densidades fueron estimadas considerando el volumen de agua filtrado. Seguidamente, se utilizó una combinación de gráficos descriptivos, análisis multivariados e índices ecológicos para evaluar posibles cambios espacio-temporales de los ensamblajes ictioplanctónicos.

Se emplearon análisis de varianza multivariado con base en permutaciones (Permanova), para someter a

prueba las hipótesis nulas de que no existen diferencias en: (i) la estructura de etapas de vida que conforman al ictioplancton en el área y tiempo de estudio, (ii) la composición ictioplanctónica en el área y tiempo de estudio (ANDERSON 2008). Estos análisis fueron realizados a partir de matrices de disimilitud *Bray-Curtis*, donde los datos fueron transformados con la raíz cuarta para darle peso al ensamblaje completo de todos los grupos registrados y no sólo a los grupos dominantes (CLARKE & GREEN 1988).

Se elaboraron dos modelos para las evaluaciones espacio-temporales:

(1) modelo empleado para el diseño jerárquico anidado con dos factores fijos: periodo del ciclo evaluado (tres niveles: calma, surgencia débil y surgencia fuerte) y localidad (cuatro niveles: oeste del PNM, este del PNM, este de la IT y sur de la IT), y dos factores aleatorios: mes (anidado a periodo del ciclo evaluado) y sitios (anidado al factor localidad).

(2) modelo empleado para el diseño de muestreo a bordo del B/O GUAQUERI II con un factor fijo: área (tres niveles: PNM, IT y área intermedia) y un factor aleatorio: transecto (anidado a área).

En estos análisis, la probabilidad del estadístico correspondiente fue estimada bajo 9.999 permutaciones, para establecer valores de significancia de la prueba de $p < 0,01$. Sin embargo, en aquellos análisis donde debido a un bajo número de muestras no fue posible obtener un alto número de permutaciones, se procedió a realizar las estimaciones correspondientes utilizando simulaciones

TABLA 1. Coordenadas geográficas de los transeptos de muestreo durante el crucero a bordo del B/O GUAQUERI II en octubre de 2010

Transecto	Long. N	Lat. W
1. La Tortuga.Punta Garambeo	10° 53'00,0''	65° 18'30,0''
2. La Tortuga.Punta Oriental	10° 53'48,3''	65°12'15,0''
3. Área intermedia	10° 49'10,0''	65°06'10,0''
4. Área intermedia	10°37'30,0''	64°55'00,0''
5. Mochima.Las Borrachas	10°17'45,0''	64°42'05,0''
6. Mochima. Las Caracas	10°23'45,0''	64°26'10,0''
7. Mochima. Bahía	10°23'45,0''	64°20'45,0''

de Monte Carlo. Esta prueba es una alternativa para realizar inferencias a un nivel estadístico de al menos una significancia de 0,05 (CLARKE & GREEN 1988; ANDERSON & ROBINSON 2003).

Al encontrar diferencias significativas, se realizaron pruebas de comparaciones pareadas *Pair-wise test* para así detectar diferencias entre pares de niveles de los factores fijos. Adicionalmente, se empleó un análisis de similitud porcentual (SIMPER) para identificar los taxa que más contribuyen a las diferencias encontradas (CLARKE & WARWICK 2001). Todos los análisis mencionados anteriormente se realizaron con programa estadístico PRIMER V6.1.13 & PERMANOVA+ V1.0.3 (CLARKE & GORLEY 2006; ANDERSON *et al.* 2008).

Finalmente, siguiendo la ecuación 1 se calculó un índice de composición larval (ICL). Este consiste en establecer, por medio de métricas de resiliencia y vulnerabilidad de las etapas adultas, cuán frágil podría ser el grupo de larvas que componen al ictioplancton en cada periodo y sitio evaluado y está fundamentado en el índice de vulnerabilidad ecológica propuesto por CINNER *et al.* (2013).

$$ICL=S-PR \quad (Ec. 1)$$

donde:

S: susceptibilidad ecológica de las especies.

PR: potencial de recuperación de las especies.

Evaluados como:

$$S = \sum_i^n AR_i \cdot V_i + \sum_i^n AR_i \cdot DB_i \quad (Ec. 2)$$

$$PR = \sum_i^n AR_i \cdot T_i \quad (Ec. 3)$$

donde:

AR_i : Abundancia relativa de cada especie i

V_i : Vulnerabilidad de la especie i a la pesca. Valores jerarquizados del 0 al 1 y tomados de CHEUNG *et al.* (2005) y FROESE & PAULY (2019).

DB_i : Dependencia de la especie i a las comunidades bentónicas coralinas. Valores jerarquizados del 0 al 1 y tomados de LUIZ *et al.* (2012).

T_i : resiliencia medida como tiempo que tarda la población en duplicar su tamaño. Valores jerarquizados del 0 al 1 y tomados de FROESE *et al.* (2017) y FROESE & PAULY (2019).

El valor final fue re-escalado, de tal forma que el índice presenta valores entre 0 y 1. Valores del ICL cercanos a 1 corresponden a ensamblajes larvarios constituidos

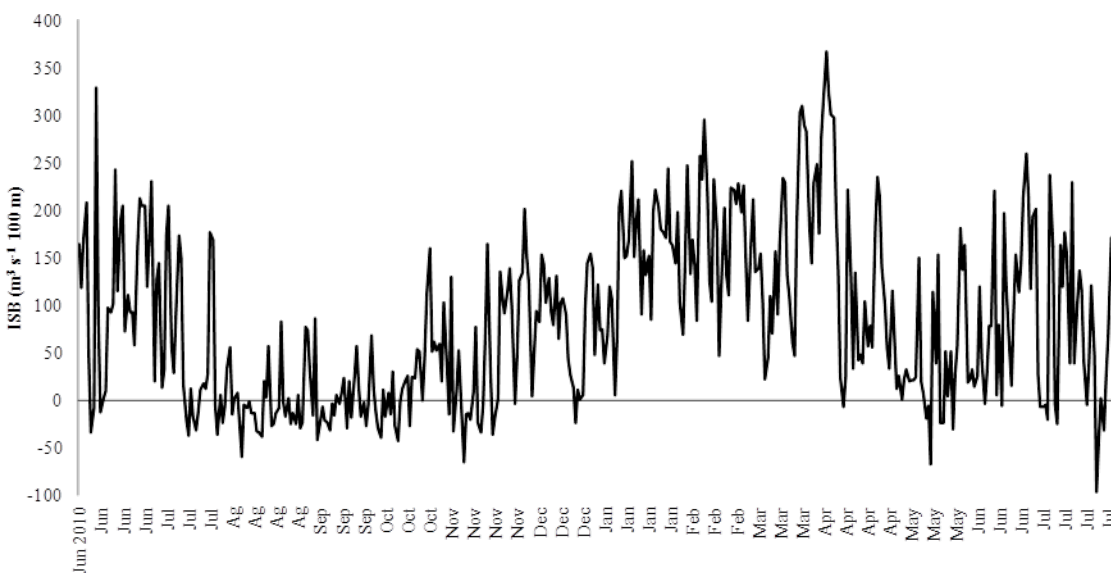


Fig. 3. Variación diaria del índice de surgencia ($m^3 \cdot s^{-1} \cdot 100 m$) entre junio 2010 y julio 2011.

principalmente por especies altamente vulnerables a la pesca, con alta dependencia a las comunidades bentónicas y/o con largos periodos para la duplicación del tamaño poblacional. Valores del ICL cercanos a 0 corresponden a ensamblajes larvarios constituidos principalmente por individuos pertenecientes a especies poco vulnerables a la pesca, con baja dependencia a las comunidades bentónicas y/o con cortos periodos para la duplicación del tamaño poblacional.

RESULTADOS

El periodo evaluado presenta una estructura temporal enmarcada por la magnitud de los vientos Alisios y su efecto en la columna de agua. Los valores estimados para el ISB (Fig. 3), permitieron estructurar el año en tres periodos:

i. Calma (21 julio - 15 octubre 2010): velocidad de viento 2 – 3 m seg^{-1} ; IS $\leq 100 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1} 100 \text{ m}$ y bajos valores de desviación estándar diario del IS $\leq 50 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1} 100 \text{ m}$.

ii. Surgencia débil (octubre - diciembre 2010 y mayo - junio 2011): velocidad de viento 3 – 5 m seg^{-1} ; IS hasta $250 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1} 100 \text{ m}$ y altos valores de desviación estándar diario del IS: 50 - $325 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1} 100 \text{ m}$.

iii. Surgencia fuerte (enero - abril 2011): velocidad de viento 5 – 7 m seg^{-1} ; IS hasta $370 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1} 100 \text{ m}$ y valores medios de desviación estándar diario del IS: 50 - $260 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1} 100 \text{ m}$.

Los ensamblajes de ictioplancton dentro del área y periodo de estudio presentaron una estructura de etapas de vida constituida en: embriones (huevos), etapa larval 1 (larvas con saco vitelino o pro-larvas), etapa larval 2 (larvas en fases de desarrollo de la estructura caudal) y etapa larval 3 (larvas con la estructura caudal completamente formada o post-larvas). Se contabilizaron un total de 74.411 huevos de peces lo que corresponde a una densidad de 851.214 huevos por 1000 m^3 , mientras que en el caso de las larvas (etapas 1, 2 y 3) se cuantificó un total de 2.096 individuos, lo cual corresponde a 17.437 larvas por 1.000 m^3 .

Los factores espacio y tiempo considerados en esta evaluación logran explicar el 40,6% de las diferencias observadas en la estructura de etapas del ictioplancton, donde lo más relevante son diferencias significativas entre periodos del ciclo evaluado (Tabla 2), específicamente entre el periodo de calma y el de surgencia fuerte (*Pair-wise test*; $t = 2,55$; $p = 0,0007$). Como este es el único factor fijo que resultó significativo, se infiere del análisis que la densidad de las etapas de vida cambia entre periodos, independientemente del área, localidad o sitio de estudio. Específicamente, en surgencia fuerte se presenta la tendencia de mayores densidades de organismos del ictioplancton, particularmente de huevos y post-larvas, mientras que las menores densidades se observan para el periodo de calma (Fig. 4).

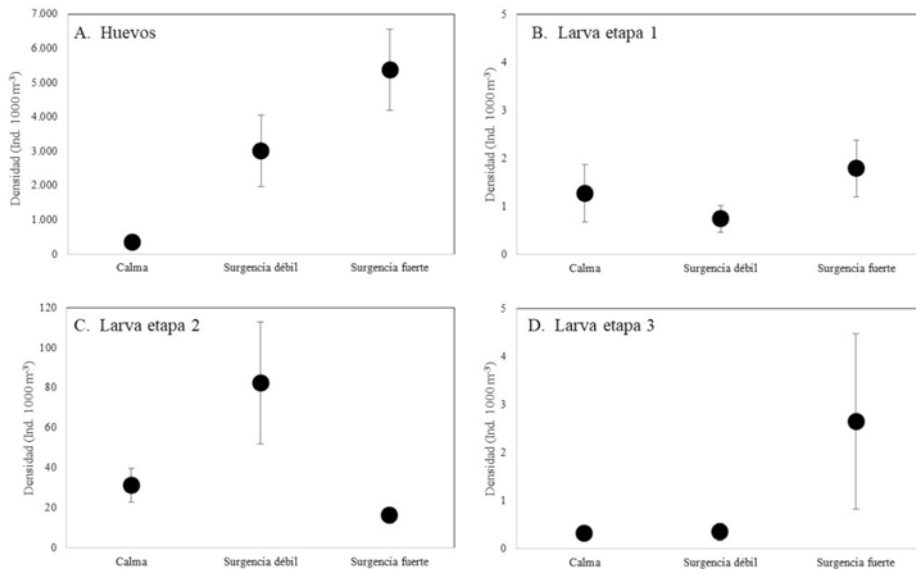


Fig. 4. Promedio y desviación estándar de las densidades de las etapas de vida durante los periodos evaluados del ciclo de surgencia de julio 2010 a junio 2011. Nótese las diferencias en la escala de densidad del eje y en los gráficos.

No obstante, es importante considerar los factores aleatorios del diseño, ya que indican variabilidad en las otras escalas espaciales y temporales evaluadas. En la tabla 2, se observa que el análisis reveló: (i) diferencias en la interacción Mes(periodo) x Localidad, lo que indica heterogeneidad espacial a la escala de decenas de kilómetros dentro de cada periodo del ciclo evaluado; y (ii) diferencias entre sitios de cada localidad, indicando heterogeneidad espacial a escala de decenas de metros.

Se destaca que no existen diferencias entre localidades. De hecho, la estructura de los ensamblajes ictioplanctónicos evaluados durante la campaña oceanográfica tampoco mostró diferencias espaciales (Permanova; $F=2,81$; $p=0,11$), a pesar de que los valores máximos de todas las etapas de vida fueron registradas en los transectos del PNM (Fig. 5).

La identificación de las larvas reveló la presencia de 72 especies de peces pertenecientes a 37 familias de 14 órdenes taxonómicos (Tabla 3). En general, se identificó que de las especies encontradas 22 son dependientes de ambientes coralinos, 48 son costeras de hábitos generalistas y 2 son oceánicas durante la etapa adulta. El grupo más importante, en términos de abundancia, fueron los clupeidos (54,37%), siendo *Sardinella aurita* la especie más abundante. Seguidamente, fueron los pomacéntridos, carángidos y escómbridos los grupos con mayor abundancia relativa (11, 9 y 3%, respectivamente), dentro del área de estudio.

La composición ictioplanctónica resultó variable a las escalas espaciales y temporales empleadas en esta evaluación (Tabla 4, Fig. 6). El análisis Permanova identificó que los factores espacio y tiempo, explican el 43,3% de las diferencias observadas en la composición de los ensamblajes ictioplanctónicos (Tabla 4). Específicamente, los factores temporales presentaron mayor coeficiente de variación (18%) en comparación a los factores espaciales (7%), encontrándose diferencias significativas entre las fases del ciclo de surgencia evaluado. Comparaciones pareadas entre periodos, indican que la composición del ictioplancton en surgencia débil es diferente al encontrado en los meses de calma y surgencia fuerte (*Pair-wise test*; $t \geq 1,68$; $p < 0,01$). Estas diferencias se deben principalmente a las mayores densidades de las especies de las familias Clupeidae, Pomacentridae y Carangidae durante los meses de surgencia débil en comparación a lo registrado para los meses de calma y surgencia fuerte (SIMPER, 96% de disimilitud).

A su vez, el Permanova muestra que no hay interacción significativa entre los factores fijos del tiempo y espacio, indicando así que el patrón temporal es similar entre localidades y sitios evaluados. No obstante, en cuanto a los factores aleatorios del diseño de muestreo, el análisis reveló que existen diferencias significativas en la interacción meses y sitios, lo cual indica que hay variabilidad a la escala de decenas de metros dependiendo del mes dentro de cada periodo de surgencia.

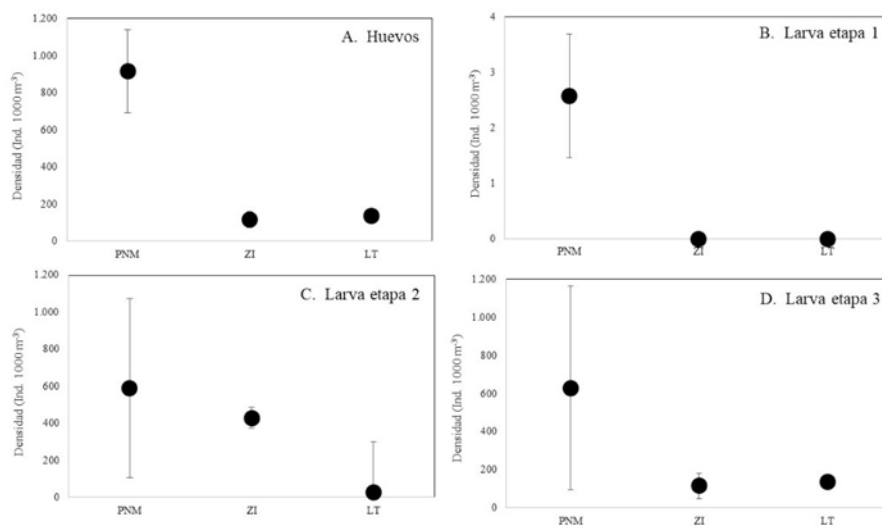


Fig. 5. Promedio y desviación estándar de las densidades de las etapas de vida en el Parque Nacional Mochima (PNM), área intermedia (AI) e isla La Tortuga (IT) durante crucero oceanográfico (octubre 2010). Nótese las diferencias en la escala de densidad del eje y en los gráficos.

TABLA 2. Permanova para evaluar diferencias de la estructura de etapas de vida que conforman al ictioplancton en el área y tiempo de estudio (gl: grados de libertad, SC: suma de cuadrados, MC: media de los cuadrados, F: valor del estadístico, p: probabilidad estimada por permutaciones o simulaciones de Monte Carlo, %CV: porcentaje del componente de variación atribuible a cada fuente).

Fuente de variación	gl	SC	SM	F	p	% C.V
Periodo	2	20025	10012	2,0687	0,0474	7,51
Localidad	3	8504,1	2834,7	1,277	0,2307	1,27
Mes(Periodo)	7	36743	5249,1	7,3094	0,0001	16,6
Sitio(Localidad)	8	13051	1631,3	2,2548	0,0066	4,23
Periodo x Localidad	6	11381	1896,9	1,3829	0,107	3,33
Periodo x Sitio(Localidad)	16	10250	640,62	0,89506	0,6412	0
Mes(Periodo) x Localidad	19	24835	1307,1	1,8157	0,0095	7,64
Mes(Periodo) x Sitio(Localidad)	44	31576	717,64	0,96502	0,5674	0
Residuales	151	112290	743,65			59,4
Total	256	289860				100

Por su parte, la estructura de los ensamblajes ictioplanctónicos evaluados con la campaña oceanográfica en surgencia débil no mostró diferencias espaciales (Permanova; $t = 2,11$; $p = 0,1$), aunque los valores máximos fueron encontrados en los transeptos del PNM. En general, los grupos Clupeidae (45%), Scombridae (16%) y Carangidae (13%) fueron los más abundantes para el momento del estudio, principalmente las especies *Sardinella aurita*, *Auxis thazard* y *Decapterus sp.*, en toda el área de estudio.

En cuanto a los valores del índice de composición larval (ICL), se encontró que en periodos de:

- calma y surgencia fuerte alcanza valores hasta de 0,55 para varios sitios de ambas áreas (Fig 7). Esto se debe a que los ensamblajes ictioplanctónicos están constituidos principalmente por individuos cuyos adultos son altamente vulnerables a la pesca (*Sphyraena barracuda*, *Caranx sp.*, *Thunnus sp.*, *Mugil sp.*, *Haemulon sp.*, *Epinephelus sp.*), dependientes de comunidades coralinas (*Haemulon sp.*, *Stegastes spp.*, *Halichoeres spp.*) y de lenta maduración sexual o pocos eventos reproductivos al año (especies de las familias Carangidae y Serranidae).

- surgencia débil alcanza valores entre 0,27 y 0,35 para algunos sitios evaluados (Fig 7). La mayoría de las larvas provienen principalmente de pequeños pelágicos, que si bien en su etapa adulta tienden a ser vulnerables a la pesca, también son organismos de hábitat generalista, maduración sexual relativamente

rápida y con varios eventos reproductivos al año, tales como *Sardinella aurita*, *Caranx sp.*, *Decapterus sp.*, *Seriola sp.*, *Lutjanus sp.* y *Trachurus lathamii*.

DISCUSIÓN

El ictioplancton del PNM y la IT presentan una estructura temporal y espacial que es variable de acuerdo a factores regionales (asociados al ciclo de surgencia) y locales (posiblemente asociados a características bióticas y abióticas de cada sitio estudiado). El factor temporal, presentó mayor efecto en comparación a factores espaciales, sugiriendo que el clima regional domina los procesos asociados a las primeras etapas de vida de los peces. No obstante, se evidencia que los factores locales son relevantes en las dinámicas de retención y exportación de huevos y larvas de peces.

Los resultados indican que la temporalidad juega un papel determinante en las variaciones de la densidad de organismos y composición de especies que conforman al ictioplancton. Esto sugiere que posiblemente los individuos presentan cierta sincronía con los cambios de temperatura, corrientes y concentración de nutrientes, asociado a cada uno de los periodos evaluados. El ciclo climático anual de la región se encuentra dirigido por la acción de los vientos Alisios y puede ser dividido en cuatro fases temporales: calma, inicio de surgencia, surgencia principal y segunda surgencia (RUEDA-ROA 2000, 2012; RUEDA-ROA & MÜLLER-KARGER 2013), las cuales fueron evidenciadas en el patrón de la velocidad del viento e ISB durante el periodo de este estudio (junio

TABLA 3. Lista de especies de larvas de peces en las áreas de estudio en todos los muestreos (PNM: Mochima, IT: isla La Tortuga, AI: área intermedia).

ORDEN	FAMILIA	ESPECIE	PNM	IT	AI
Anguilliformes	Anguillidae	Anguillidae sp. 1			X
Atheriniiformes	Atheriniidae	<i>Atherinomorus stipes</i>	X	X	
Aulopiformes	Aulopidae	<i>Alepisaurus</i> sp.		X	
	Synodontidae	<i>Synodus</i> sp.	X	X	
Beloniformes	Belonidae	<i>Tylosurus crocodilus</i>	X		
		Belonidae sp. 1		X	
	Exocoetidae	<i>Paraexocoetus brachypterus</i>		X	
		Exocoetidae sp. 1		X	
	Hemiramphidae	<i>Hemiramphus</i> sp.	X	X	
Beryciformes	Holocentridae	<i>Holocentrus</i> sp.		X	
		<i>Myripristis</i> sp.		X	
Clupeiformes	Clupeidae	<i>Jenkinsia lamprotaenia</i>	X	X	
		<i>Sardinella aurita</i>	X	X	X
		Clupeidae sp. 1	X	X	
		Clupeidae sp. 2		X	
		Clupeidae sp. 3	X	X	
	Engraulidae	<i>Anchoa</i> sp.	X		
		Engraulidae sp. 1	X		
Dactylopteriformes	Dactylopteridae	<i>Dactylopterus volitans</i>		X	
Gadiformes	Bregmacerotidae	<i>Bregmacerus cantori</i>	X	X	X
Ophidiiformes	Ophidiidae	<i>Lepophidium</i> sp.	X	X	
Gobiesociformes	Gobiesocidae	<i>Gobiesocidae</i> sp.		X	
Perciformes	Blenniidae	<i>Blenniidae</i> sp.	X	X	X
	Chaenopsidae	<i>Chaenopsidae</i> sp.	X		
	Gobiidae	Gobiidae sp. 1	X	X	X
		Gobiidae sp. 2	X		X
		Gobiidae sp. 3	X		X
		Gobiidae sp. 4	X		
		Gobiidae sp. 5	X		
	Labridae	Labridae sp. 1	X	X	
		<i>Sparisoma</i> sp.	X		
	Mugillidae	<i>Mugil</i> sp.	X	X	
	Carangidae	<i>Caranx</i> sp.	X	X	
		<i>Chloroscombrus</i> sp.	X	X	
		<i>Decapterus</i> sp.	X	X	X
		<i>Oligoplites</i> sp.	X	X	
		<i>Selene vomer</i>	X	X	
		<i>Seriola</i> sp.	X	X	
		<i>Trachurus lathami</i>	X	X	X

TABLA 3 Continuación...

		Carangidae sp. 1	X	X	
	Gerreidae	<i>Eucinostomus</i> sp.	X	X	
	Haemulidae	<i>Haemulon</i> sp.	X	X	X
		Haemulidae sp. 1	X	X	
	Lutjanidae	<i>Lutjanus</i> sp.	X	X	X
	Pomacentridae	<i>Abudefduf saxatilis</i>	X	X	
		<i>Chromys multilineata</i>		X	
		<i>Micropathodon chrysurus</i>	X		
		<i>Stegastes leucostictus</i>	X		
		<i>Stegastes partitus</i>		X	
		Pomacentridae sp. 1	X		
Perciformes	Sciaenidae	<i>Cynoscion</i> sp.	X	X	
		Sciaenidae sp. 1	X	X	
	Serranidae	<i>Anthias</i> sp.	X		X
		<i>Epinephelus</i> sp.	X		X
		<i>Serranus</i> sp.	X		
		Serranidae sp. 1			X
	Sparidae	<i>Diplodus</i> sp.	X		
		Sparidae sp. 1	X	X	
	Scombridae	<i>Thunnus</i> sp.		X	
		<i>Auxis</i> sp.	X		X
		Scombridae sp. 1	X	X	
	Sphyraenidae	<i>Sphyraena barracuda</i>	X	X	
Pleuronectiformes	Achiriidae	<i>Achirus lineatus</i>	X		
	Cynoglossidae	<i>Symphurus</i> sp.	X	X	X
		<i>Syacium papillosum</i>	X		
	Paralichthyidae	<i>Citharichthys</i> sp.	X		
		<i>Syacium</i> sp.	X		
Scorpaeniformes	Scorpaenidae	<i>Scorpaena</i> sp.	X	X	
	Triglidae	Triglidae sp. 1	X		
Tetraodontiformes	Diodontidae	<i>Diodon</i> sp.		X	
	Monacanthidae	<i>Aluterus scriptus</i>		X	X
	Tetraodontidae	Tetraodontidae sp. 1		X	
	Riqueza total:		55	48	17

2010 a julio 2011). El patrón general evidenciado para el ictioplancton, indica que:

(i) el periodo de calma, asociado a bajas velocidades de viento, se caracteriza por bajas densidades de organismos de 32 especies y composición larvaria proveniente de adultos de moderada a alta vulnerabilidad ($ICL \geq 0,25$).

(ii) el periodo de surgencia fuerte, asociado a las mayores velocidades de viento del año, presenta altas densidades de individuos de 30 especies aunque con dominancia de siete especies. Se destacan sitios con composición larvaria proveniente de adultos de moderada a alta vulnerabilidad ($ICL \geq 0,25$).

(iii) periodos de surgencia débil, asociado a velocidades de viento de magnitudes muy variables, muestran altas densidades de larvas de 32 especies, cuya etapa adulta están catalogados con vulnerabilidades de bajas a moderadas magnitudes ($ICL < 0,5$).

La ventana óptima de reproducción y asentamiento de peces habitantes de este tipo de ecosistema se reduce o se extiende dependiendo de la variabilidad temporal de los vientos Alisios y consecuentemente en la duración de cada fase del ciclo de la surgencia (ROY *et al.* 1992; MYERS 1998; MARÍN *et al.* 2003; CURY & SHANNON 2004). Considerando los resultados de las densidades de huevos y larvas, así como la cantidad de especies que conformaron los ensamblajes ictioplanctónicos, se puede inferir que los meses que componen los periodos de surgencia débil y fuerte comprenden una ventana óptima de desarrollo de las primeras etapas pelágicas de un alto número de especies de peces en el área. Lo anterior, sin desestimar la importancia de las características ambientales generadas por el periodo de calma, donde se observa la mayor tasa de asentamiento en los hábitats demersales (LEIS 1984, 1991; LEIS & McCORMICK 2006).

En diferentes regiones influenciadas por eventos de surgencia, tales como las costas ubicadas al este del océano Atlántico y al este del océano Pacífico, se reporta que el éxito reproductivo de especies de pequeños pelágicos está asociado a desoves masivos durante los picos máximo y moderados de surgencia (WARE & THOMPSON 1991; SANTOS *et al.* 2001; VAN DER LINGEN *et al.* 2001; ROJAS & LANDAETA 2014). Esto permitiría que

el desarrollo de las larvas y los procesos de reclutamiento ocurran durante periodos de condiciones tróficas óptimas, asociadas a altas concentraciones de alimento y turbulencias intermedias, estas últimas generadas por velocidades moderadas de viento ($< 6 \text{ m seg}^{-1}$) (CURY & ROY 1989; HOUDE 2009).

Si bien la duración e intensidad de cada periodo del ciclo de surgencia es variable entre años, las fechas de inicio y culminación para cada periodo registrado en este estudio se encuentran dentro de uno de los patrones observado con más frecuencia según la data histórica (FUKUOKA 1966; OKUDA 1975; MÜLLER-KARGER *et al.* 1989; 2001; 2004a; RUEDA-ROA 2012; RUEDA-ROA & MÜLLER-KARGER 2013). Sin embargo, cabe destacar que se han registrado años donde no se observan condiciones de surgencia durante los meses de junio y julio (RUEDA-ROA 2000; 2012), por lo cual, posiblemente los años con esas condiciones climáticas presenten estrechas ventanas óptimas de reproducción y desarrollo larval.

En términos espaciales, lo primero que se debe destacar es la importancia del área de estudio como zona de desove, considerando que los huevos y las larvas tempranas fueron las etapas de vida más abundantes dentro del ictioplancton, tal y como se ha observado en otras localidades de la región (MAGO *et al.* 2003; CEDEÑO *et al.* 2008; ALLEN-PEÑA *et al.* 2009). Igualmente, se evidencia la importancia del transporte larval costa afuera, ya que el haber capturado larvas de especies de peces arrecifales y costeros en el área intermedia, sugiere posibles patrones de conectividad demográfica

TABLA 4. Permanova para evaluar diferencias de la composición ictioplanctónica en el área y tiempo de estudio (gl: grados de libertad, SC: suma de cuadrados, MC: media de los cuadrados, F: valor del estadístico, p: probabilidad estimada por permutaciones o simulaciones de Monte Carlo, %CV: porcentaje del componente de variación atribuible a cada fuente).

Fuente de variación	gl	SC	SM	F	p	% CV
Periodo	2	20592	10296	2,4442	0,0047	11,9
Localidad	3	17715	5905,1	1,272	0,1748	2,8
Mes(Periodo)	7	35034	5004,8	1,6273	0,0493	6,1
Sitio(Localidad)	8	34551	4318,9	1,3666	0,1406	4,0
Periodo x Localidad	6	18938	3156,4	0,94641	0,6123	0,0
Periodo x Sitio(Localidad)	10	24810	2481	0,79333	0,8128	0,0
Mes(Periodo) x Localidad	13	56034	4310,3	1,3834	0,0819	9,2
Mes(Periodo) x Sitio(Localidad)	16	51191	3199,4	1,3119	0,0445	9,5
Residuales	60	146330	2438,8			56,7
Total	125	403610				

entre poblaciones del PNM e IT. Adicionalmente, la posición geográfica y el patrón de corrientes dentro del área de estudio evidenciado por ALVERA-AZCÁRATE *et al.* (2008), nos permiten hipotetizar que entre estas dos áreas existen patrones de conectividad demográfica entre diversas poblaciones de organismos marinos.

Por otra parte, la dominancia de larvas de sardinas (*Clupeidae*), jureles (*Carangidae*) y anchoas (*Engraulidae*), resaltan la importancia de la localidad de estudio como área de reproducción de pequeños pelágicos. Esto coincide con lo evidenciado por RUEDA-ROA *et al.* (2017), quienes indicaron que estas especies,

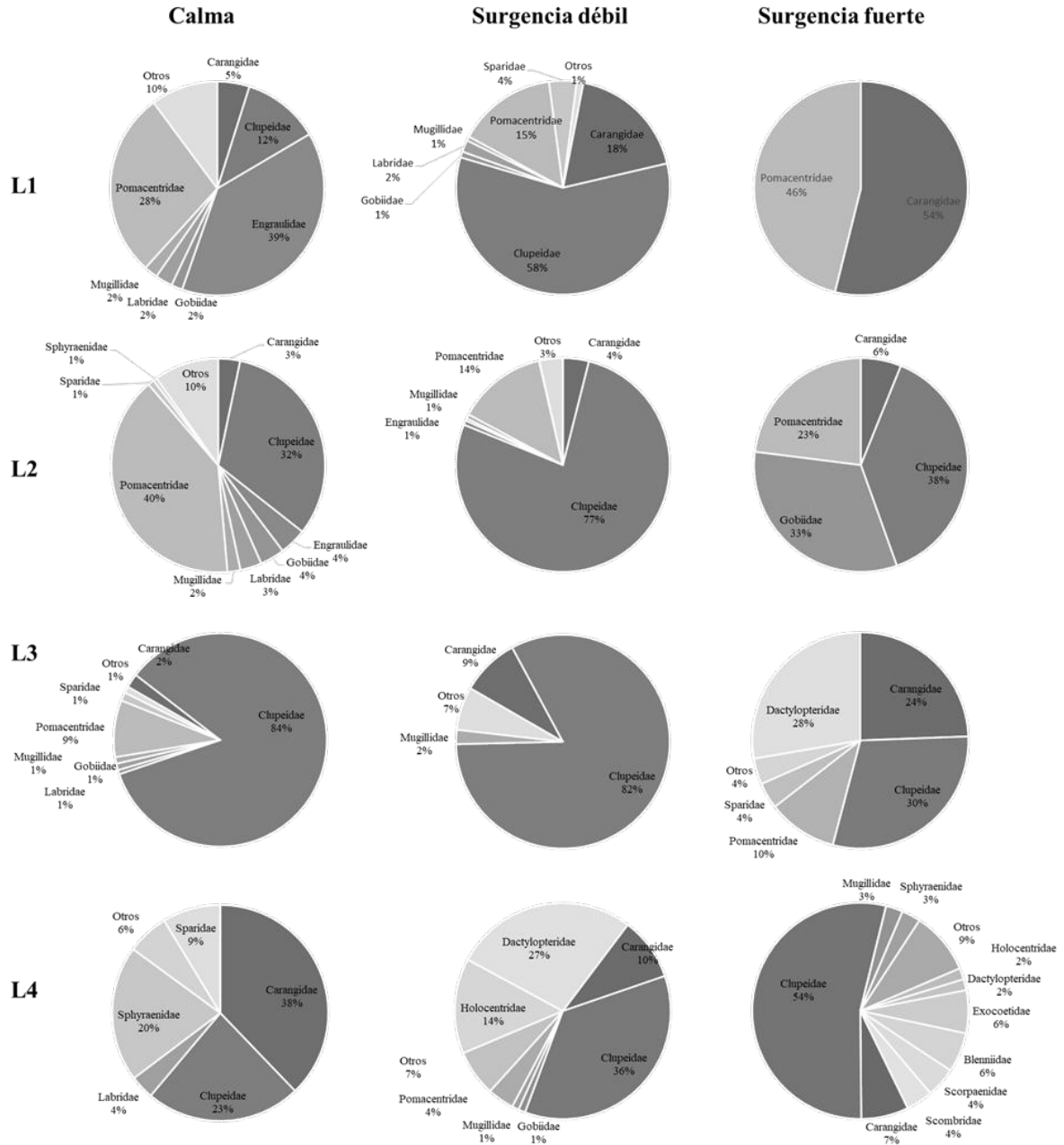


Fig. 6. Abundancia relativa (%) de las familias identificadas en el ictioplancton en las cuatro localidades evaluadas: L1: Mochima Las Borrachas, L2: Mochima Las Caracas, L3: este de La Tortuga y L4: Sur de La Tortuga, durante los tres periodos del ciclo de surgencia.

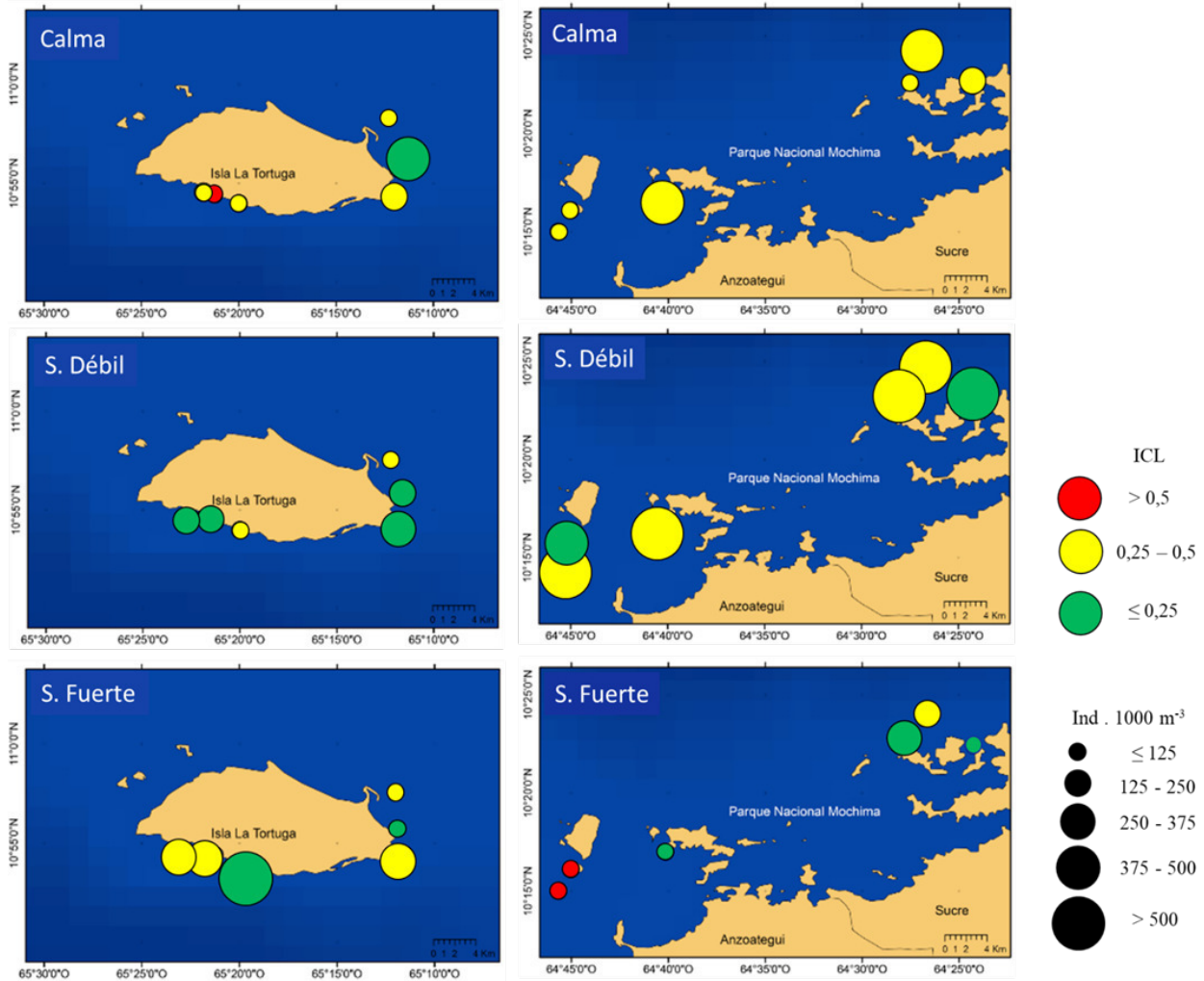


Fig. 7. Variación espacio-temporal de las abundancias larvales y los valores del índice de composición larval (ICL) dentro del área de estudio durante los periodos evaluados del ciclo de surgencia de julio 2010 a junio 2011.

de interés pesquero, presentan la mayor productividad en el nororiente de Venezuela en comparación al resto del área marina del Caribe sur.

Todo lo mencionado anteriormente indica que el área de estudio debe presentar protección a intervenciones antrópicas, ya que las primeras etapas de vida de los peces marinos son los momentos más vulnerables del ciclo de vida, donde las tasas de mortalidad oscilan entre el 90 y 99% durante los estados pelágicos pre-reclutamiento (HOUDE 2002). Adicionalmente, el índice de composición larval indica que los ensamblajes ictioplanctónicos, están constituidos por un porcentaje importante de larvas que provienen de especies con etapas adultas muy vulnerables a la pesca y dependientes

de comunidades coralinas asociadas a las costas litorales de la región (CHEUNG *et al.* 2005; LUIZ *et al.* 2012; FROESE *et al.* 2017; FROESE & PAULY 2019). Este último punto es importante, ya que los sistemas coralinos son muy frágiles y vulnerables a los cambios globales, tales como lo son el aumento de temperatura y concentración de CO₂, así como también a perturbaciones locales tales como la sedimentación propia de las zonas costeras (ROSS & DE LORENZO 1997), tales como las observadas en las cercanías del PNM (BONILLA *et al.* 1998).

Si bien es cierto que el patrón regional del ciclo de surgencia es preponderante sobre los patrones ictioplanctónicos observados, se debe destacar que los factores locales también son importantes en la

distribución espacio-temporal de las primeras etapas de vida de peces. Esto quedó evidenciado en la interacción significativa entre meses de un mismo periodo del ciclo de surgencia y sitios de una misma localidad.

Hay épocas donde se generan oportunidades para la retención de larvas locales, así como también habrá periodos con mayor exportación de larvas. No obstante, estos procesos pueden aumentar o disminuir dependiendo de la geomorfología y microclima de cada localidad. Particularmente, la costa sur de La Tortuga colinda directamente con la depresión occidental de la Cuenca de Cariaco, lo que implica que la hidrografía de la isla y los procesos biológicos asociados, están afectados directamente por la dinámica de esta fosa (FEBRES-ORTEGA & HERRERA 1975). Adicionalmente, esta área tiene características oceánicas particulares a pesar de estar ubicada en la plataforma continental (MÜLLER-KARGER *et al.* 2004b). Por su parte, el PNM debido a sus características costeras y geomorfológicas presentan un importante número de áreas de retención, tales como bahías y ensenadas, que generarían dinámicas particulares de retención y exportación de larvas.

Al mismo tiempo, la composición larvaria está sujeta a la fecundidad y distribución de las etapas adultas. La comunidad de peces tiende a variar de acuerdo con la topografía, así como también de la condición de las comunidades bentónicas, particularmente de las comunidades coralinas, factores que a su vez generan variaciones particulares en: temperatura, concentración de otras especies del plancton (tanto fito como zooplancton), composición de peces adultos y zonas de desove de adultos (SALE 1991, 2006). En general, el PNM, presenta comunidades bentónicas más heterogéneas que las encontradas en los sitios evaluados de la IT (HERRERA-REVELES 2016), así como también una mayor cantidad de nutrientes dada su condición de alta producción costera (RUEDA-ROA & MÜLLER-KARGER 2013; RODRÍGUEZ-CENTENO *et al.* 2010), por lo cual deben existir diferencias en la comunidad de peces y sus dinámicas asociadas.

Finalmente, los resultados permiten recomendar estudios con diseños de muestreo a diferentes escalas espaciales (desde pocos metros hasta varios kilómetros) y temporales, particularmente dentro de los periodos de surgencia débil, como por ejemplo variaciones semanales (asociadas al periodo lunar) e intra-diaras (diurnas – nocturnas). Esto permitiría establecer las condiciones ambientales que generan las características

particulares observadas en la densidad y composición del ictioplancton durante este periodo.

CONCLUSIONES

Los patrones espacio-temporales observados en el ictioplancton indican que la dinámica del área de estudio, dada por los eventos de surgencia, condiciona significativamente los procesos asociados a las primeras etapas de vida de los peces marinos del área de estudio. La variabilidad entre sitios dependiendo del mes dentro de cada periodo del ciclo de surgencia, indica que los factores locales juegan un rol determinante en la estructura de etapas de vida, densidad y composición de especies, lo que hace que el área de surgencia oriental del Caribe sur, constituya una zona de importancia en cuanto a biodiversidad y a productiva pesquera para la región.

AGRADECIMIENTO

Parte de esta investigación fue realizada a través del Proyecto de Investigación de Grupo financiado por el Consejo de Investigación de la Universidad de Oriente (CI-2-030700-1671-10). Los autores agradecen al Prof. Antonio Quintero por el apoyo prestado en la realización de la expedición oceanográfica. Igualmente, hacemos extensivo nuestro agradecimiento al Sr. Jenner Rodríguez por toda la colaboración prestada en la logística de campo. Un agradecimiento especial a la Prof. Evelyn Zoppi, quien a varios de nosotros inició e impulsó en el mundo del plancton, con su enorme conocimiento, en el estudio de los organismos zooplanctónicos.

REFERENCIAS

- ALLEN-PEÑA, T., L. MARCANO, B. MARÍN-ESPINOZA & B. MÁRQUEZ-ROJAS, B. 2009. Abundancia del ictioplancton y macrozooplancton en el suroeste del Golfo de Cariaco, Venezuela. *Bol. Centro Invest. Biol* 43(4): 501-526.
- ALVERA-AZCÁRATE, A., A. BARTH & R. WEISBERG. 2008. A nested model of the Cariaco Basin (Venezuela): description of the basin's interior hydrography and interactions with the open ocean. *Ocean. Dyn.* 59: 97-120.
- ANDERSON, M.J. & J. ROBINSON. 2003. Generalized discriminant analysis based on distances. *Aust. N.Z. J. Stat.* 45:301-318.
- ANDERSON, M.J. 2008. A new method for nonparametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecol.* 26(1): 32-46.

- ANDERSON, M.J., R.N. GORLEY & K.R. CLARKE. 2008. PERMANOVA+ for PRIMER: guide to software and statistical methods. Primer-e, Plymouth, UK, 214pp.
- APARICIO-CASTRO, R. & R. CONTRERAS. 2003. Índices de surgencia costera inducida por el viento para la región nororiental de Venezuela. En: *La sardina (Sardinella aurita), su medio ambiente y explotación en el Oriente de Venezuela*. Ed. Fréon P. & J. Mendoza. IRD Editions Institut de Recherche pour le développement, Paris, Francia. 207-220.
- BAKUN, A., D.R. McLAIN & F.V. MAYO. 1974. The mean annual cycle of coastal upwelling off western North America as observed from surface measurements. *Fish. Bull.* 72: 843-844.
- BELTRÁN, B. & R. RÍOS. 2000. *Estadios tempranos de peces del Pacífico colombiano*. Tomo I – II. Inst. Nac. Pesca y Acuicultura INPA, Buenaventura, Colombia. 727 pp.
- BOLTOVSKOY, D. 1999. *Zooplankton: South Atlantic*. Backhuys Publishers, Leiden, Netherlands. 1706 pp.
- BONILLA, J., FERMÍN, J. & C. GONZÁLEZ. 1998. Análisis estadístico multivariante aplicado al grado textural y a los aspectos geoquímicos de los sedimentos del ecosistema marino costero de Jose, Edo. Anzoátegui, Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela*. 37: 53-62.
- BOWDEN, K.F. 1983. *Physical oceanography of coastal waters*. Ellis Horwood Ltd., Chichester, UK. 302 pp.
- CASTELLANOS, P., R. VARELA & F. MÜLLER-KARGER. 2000. Descripción de las áreas de surgencia al sur del Mar Caribe examinadas con el sensor infrarrojo AVHRR. *Mem. Soc. Cienc. Nat. La Salle* 60(154): 55-76.
- CEDENO, K. 2008. *Composición, distribución y abundancia de huevos y larvas de peces arrecifales de la costa sur del Golfo de Cariaco (ensenada de Turpialito), Estado Sucre, Venezuela*. Trab. Grad. Lic. Biología, Universidad de Oriente, Cumaná, Venezuela, 100 pp.
- CHEUNG, W.W.L., T.J. PITCHER & D. PAULY. 2005. A fuzzy logic expert system to estimate intrinsic extinction vulnerabilities of marine fishes to fishing. *Biol. Conserv.* 124: 97-111.
- CINNER, J. E., C. HUCHERY, E.S. DARLING, A.T. HUMPHRIES, N.A. GRAHAM, C. HICKS, N. MARSHALL & T.R. McCLANAHAN. 2013. Evaluating social and ecological vulnerability of coral reef fisheries to climate change. *PLoS one* 8(9): e74321.
- CLARKE, K.R. & R.H. GREEN. 1988. Statistical design and analysis for a 'biological effects' study. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 46:213-226
- CLARKE, K.R. & R.M. WARWICK. 2001. Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation. Primer-E., Plymouth, 172 pp.
- CLARKE, K.R. & R.N. GORLEY. 2006. PRIMER: User Manual/Tutoria. PRIMER-E Ltd, Plymouth, UK.
- CURY, P. & C. ROY. 1989. Optimal environmental window and pelagic fish recruitment success in upwelling areas. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 46(4): 670-680.
- CURY, P. & L. SHANNON. 2004. Regime shifts in upwelling ecosystems: observed changes and possible mechanisms in the northern and southern Benguela. *Prog. Oceanogr.* 60: 223-243.
- FAHAY, M. 2007. *Early stages of fishes in the Western North Atlantic Ocean (Vol I-II)*. Pub NAFO. Canada. 1692 pp.
- FEBRES-ORTEGA, G. & L. HERRERA. 1975. Interpretación dinámica de algunas de las características oceanográficas de la fosa de Cariaco, Mar Caribe. *Bol. Inst. Oceanogr. Univ. Oriente* 14: 3-29.
- FREÓN, M., E.L. KHATTABI, R. GUZMÁN. 1997. Unexpected reproductive strategy of *Sardinella aurita* of the coast of Venezuela. *Mar. Biol.* 128: 363-372.
- FROESE, R., N. DEMIREL, G. CORO, K.M. KLEISNER & H. WINKER. 2017. Estimating fisheries reference points from catch and resilience. *Fish Fish.* 18(3): 506-526.
- FROESE, R. & D. PAULY. 2019. FishBase. World Wide Web electronic publication. Disponible en <http://www.fishbase.org> (revisada abril 2020).
- FUIMAN, L. & R. WERNER R. 2002. *Fishery science: The unique contributions of early life stages*. Blackwell Science, Oxford, U.K. 325 pp.
- FUKUOKA, J. 1966. Coastal upwelling near Venezuela (II): Certain periodicities of hydrographical conditions. *Bol. Inst. Oceanogr. Univ. Oriente* 5: 84-95.
- GASPAR, A. 1996. Causas de la fertilidad marina en el nororiente de Venezuela. *Interciencia* 21(3): 140-146.

- GÓMEZ, A. & A. GRANADO. 1986. Observaciones sobre huevos y larvas de tres especies de peces sapo (Batyrchooididae) en la isla de Margarita, Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela*. 25 (1&2): 99-106.
- GONZÁLEZ, E. 1984. Estudio preliminar sobre huevos y larvas de peces en el estrecho de Maracaibo y la Bahía del Tablazo. *Bol. Centro Invest. Biol.* 16: 97-117.
- HERRERA-REVELES, A.T. 2016. *Dinámica espacial y patrones de conectividad de poblaciones de *Abudefduf saxatilis* (PISCES: Pomacentridae) en el Parque Nacional Mochima y el Archipiélago Isla La Tortuga, Venezuela*. Trab. Grad. Ph.D. Ecología, Universidad Central de Venezuela, Caracas, Venezuela. 318 pp.
- HENRÍQUEZ, E. 2007. *Abundancia y distribución del ictioplancton en la plataforma externa de la fachada atlántica de Venezuela*. Trab. Grad. Lic. Biología, Universidad de Oriente, Cumaná, Venezuela, 112 pp.
- HOUDE, E.D. 2002. *Mortality*. En: *Fishery Science: The unique contributions of early life stages*. Eds. Fuiman, L. & R. Werner. Blackwell Science, Oxford, U.K. 3: 64-87.
- HOUDE, E.D. 2009. Recruitment variability. En: Fogarty M, B. Megrey y E. Mokness (Eds). *Fish reproductive biology. Implications for assessment and management*. Blackwell Publishing Ltd, Oxford, U.K. 3: 98-187.
- HU, C., E.T. MONTGOMERY, R.W. SCHMITT & F.E. MÜLLER-KARGER. 2004. The dispersal of the Amazon and Orinoco River water in the tropical Atlantic and Caribbean Sea: Observation from space and S-PALACE floats. *Deep Sea Res. Part II Top. Stud. Oceanogr* 51(10&11): 1151-1171.
- HUGHES, T.P. 1994. Catastrophes, phase shifts, and a large-scale degradation of Caribbean coral reef. *Science*. 265:1547-1551
- KENDALL, A. & A. MATARESE. 1994. Status of the early life history of marine teleosts. *Fish. Bull.* 92: 725-736.
- KLEIN, E. 2008. *Prioridades de PDVSA en la conservación de la biodiversidad en el Caribe venezolano*. Petróleos de Venezuela, S.A. Universidad Simón Bolívar. The Nature Conservancy. Caracas, Venezuela 72 pp.
- LEIS, J.M. & D.S. RENNIS. 1983. *The larvae of Indo-Pacific coral reef fishes*. New South Wales University Press, Sydney and University Press of Hawaii, Honolulu. U.S.A. 269 pp.
- LEIS, J. 1984. Larval fish dispersal and the east Pacific Barrier. *Trop. Oceanogr* 19: 181-192.
- LEIS, J. 1991. *The pelagic stage of reef fishes: The larval biology of coral reef fishes*. En: *The ecology of fishes on coral reefs*. Ed. P. Sale. Academic Press Inc., California, USA 8: 183-230.
- LEIS, J. & M. McCORMICK. 2006. *The biology, behavior and ecology of the pelagic, larval stage of coral reef fishes*. En: *Coral Reef Fishes: Dynamics and diversity in complex ecosystems*. Ed. P. Sale, P. Academic Press Inc., California, USA. 8: 171-200.
- LÓPEZ, H. 1972. *Distribución y abundancia estimada de huevos de sardina (*Sardinella anchovia*) en la región oriental de Venezuela, 1968-1969*. Caracas. Proyecto de investigación y Desarrollo Pesquero. MAC-PNUD.FAO, Informe Técnico, 42:27.
- LUCKHURST, B. & H. POWLES. 1986. Ichthyoplankton of the central Venezuelan coast. Composition, abundance and seasonality. *Northeast Gulf Sci.* 8(21): 129-141.
- LUIZ, O.J., J.S. MADIN, D.R. ROBERTSON, L.A. ROCHA, P. WIRTZ & S.R. FLOETER. 2012. Ecological traits influencing range expansion across large oceanic dispersal barriers: insights from tropical Atlantic reef fishes. *Proc. R. Soc. Biol. Sci.* 279: 1033-1040.
- MAGO, Y.M., B. MARÍN & L. RUIZ. 2003. Larvas de peces de la Bahía de Mochima, Estado Sucre, Venezuela. *Saber* 15(1&2): 96-98.
- MANJARRÉS, L., A. VERGARA, J. TORRES, G. RODRÍGUEZ, E. ARTEAGA, J. VIAÑA, J. ARÉVALO & R. GALVIS. 2005a. Evaluación de peces demersales e ictioplancton en el mar Caribe de Colombia, incluyendo condiciones oceanográficas. Parte I: Crucero INPA-VECEP/UE/DEMÉR/9507 (julio de 1995). *Rev. Intropica*. 2 (1): 51-86.
- MANJARRÉS L., G. RODRÍGUEZ, J. TORRES, A. VERGARA, E. ARTEAGA, J. ARÉVALO, R. GALVIS, D. RODRÍGUEZ & J. VÍA. 2005b. Evaluación de peces demersales e ictioplancton en el mar Caribe de Colombia, incluyendo condiciones oceanográficas parte II: crucero INPA-ECEP/UE/DEMÉR/9510 (octubre-noviembre de 1995). *Rev. Intropica* 2(1): 87-115.

- MARÍN, B., A. GÓMEZ & L. UROSA. 1989. Taxonomía y distribución del ictioplancton de la fosa de Cariaco en octubre de 1979. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela*. 28 (1&2): 15-28.
- MARÍN, B., C. FLORES, J. RODRÍGUEZ & M. HUQ. 1990. Variación estacional de larvas de Cupleidos y Engraulidos al norte de la Península de Araya, Venezuela, en el Periodo Junio 1989-Marzo 1990. *Act. Cientif. Venezolana*. 1(Supl 1): 96.
- MARÍN, B., A. QUINTERO, D. BRUSSIÈRE & J. DODSON. 2003. Reproduction and recruitment of the white mullet *Mugil curema* to a tropical lagoon (Margarita Island, Venezuela) as revealed by otolith microstructure. *Fish. Bull.* 101(4): 809-821.
- MILLER, B.S. & W. KENDALL. 2009. *Early life history of marine fishes*. University of California. Press, Berkeley, USA 354 pp.
- MOIGIS, A. & J. BONILLA. 1985. La productividad primaria del fitoplancton e hidrografía del golfo de Paria, Venezuela, durante la estación de lluvias. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela*. 24(1&2): 163-175.
- MONTOYA, M. 2017. *Composición y variabilidad espacial de los ensamblajes ictioplanctónicos asociados a tres islas del Parque Nacional San Esteban, Venezuela*. Trab. Grad. Lic. Biología, Universidad de Carabobo, Valencia, Venezuela, 89 pp.
- MOSER, H.G., W.J. RICHARDS, D.M. CHOEN, M.P. FAHAYA, A.W. KENDALL JR. & S.L. RICHARDSON. 1984. *Ontogeny and systematic of fishes. Based on an International Symposium dedicated to the memory of Elbert Ahlstrom*. Amer. Soc. Ichthyol. Herpetol. Spec. Pub., Lawrence, USA 760 pp.
- MUNDAY, P. L., M.I. MCCORMICK & G.E. NILSSON. 2012. Impact of global warming and rising CO2 levels on coral reef fishes: what hope for the future? *J. Exp. Biol.* 215(22): 3865-3873.
- MÜLLER-KARGER, F., C.R. McCLAIN & T.R. FISHER. 1989. Pigment distribution in the Caribbean Sea; Observations from space. *Prog. Oceanogr.* 23: 23-64.
- MÜLLER-KARGER, F., R.VARELA, R. THUNELL, M. SCRANTON, R. BOHRER, G. TAYLOR, J. CAPELO, Y. ASTOR, E. TAPPA, T. HO & J. WALSH. 2001. Annual cycle of primary production in the Cariaco Basin: Response to upwelling and implications for vertical export. *J. Geophys. Res. C: Oceans* (1978-2012) 106(C3): 4527-4542.
- MÜLLER-KARGER, F., R. VARELA, R. THUNELL, Y. ASTOR, H. ZHANG, R. LUERSSEN & C. HU. 2004a. Processes of coastal upwelling and carbon flux in the Cariaco Basin. *Deep Sea Res. Part II*, 51: 927-943.
- MÜLLER-KARGER F., R. VARELA, R. THUNELL, M. SCRANTON, G. TAYLOR, J. CAPELO, Y. ASTOR, E. TAPPA, J. AKL & T. HO. 2004b. Características de la fosa de Cariaco y su importancia desde el punto de vista oceanográfico. *Mem. Soc. Cienc. Nat. La Salle* 161-162: 215-234.
- MYERS, R.A. 1998. When do environment-recruitment correlations work? *Rev. Fish Biol. Fish.* 8: 285-305.
- OKUDA, T. 1975. Características hidroquímicas del golfo de Santa Fe y áreas adyacentes. *Bol. Inst. Oceanogr. Univ. Oriente*. 14:251-268.
- RICHARDS, W. 1984. *Kinds and abundance of fish larvae in the Caribbean Sea and adjacent areas*.
- NOAA Tech. Rep. NMFS-SSRF-776, U.S. Dep. Commer. 54 pp.
- RICHARDS, W. 2005. *Early stages of Atlantic fishes: an identification guide for the Western Central North Atlantic*. CRC press, Florida. USA 2632 pp.
- RODRÍGUEZ-CENTENO, M., J. DÍAZ-RAMOS, L. CHARZEDDINE-CHARZEDDINE, S. SUBERO-PINO & L.TROCCOLI-GHINAGLIA. 2010. Biomasa y abundancia del fitoplancton en la isla La Tortuga, Dependencia Federal, Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela*. 49: 77-86.
- ROJAS, P. M. & M. F. LANDAETA. 2014. Fish larvae retention linked to abrupt bathymetry at Mejillones Bay (northern Chile) during coastal upwelling events. *Lat. Am. J. Aquat. Res.* 42(5): 989-1008.
- ROSS, P. & M.E. DE LORENZO. 1997. Sediment contamination problems in the Caribbean islands: research and regulation. *Environ. Toxicol. Chem.* 16(1): 52-58.
- ROY, C., P. CURY & S. KIFANI. 1992. Pelagic fish recruitment success and reproductive strategy in upwelling areas: environmental compromises. *Afr. J. Mar. Sci.* 12: 135-146.
- RUEDA-ROA, D. 2000. *Variabilidad temporal de la distribución vertical de la biomasa fitoplanctónica en la depresión oriental de la cuenca de Cariaco y sus relaciones con los aspectos hidrográficos del*

- estrato superficial (1996-1998)*. Trab. Grad. M. Sc. Universidad de Oriente, Cumaná, Venezuela, 222 pp.
- RUEDA-ROA, D. 2012. *On the spatial and temporal variability of upwelling in the southern Caribbean Sea and its influence on the ecology of phytoplankton and of the Spanish sardine (Sardinella aurita)*. Trab. Grad. Ph.D. University of South Florida, Florida, USA, 167 pp.
- RUEDA-ROA, D. T. & F.E. MÜLLER-KARGER. 2013. The southern Caribbean upwelling system: Sea surface temperature, wind forcing and chlorophyll concentration patterns. *Deep Sea Res. Part I* 78: 102-114.
- RUEDA-ROA, D., J. MENDOZA, F. MÜLLER-KARGER, J.J. CÁRDENAS, A. ACHURY & Y. ASTOR. 2017. Spatial variability of Spanish sardine (*Sardinella aurita*) abundance as related to the upwelling cycle off the southeastern Caribbean Sea. *Plos one*. 12(6): e0179984.
- SALE, P. 1991. *The ecology of fishes on coral reefs*. Academic Press Inc., California, USA, 754 pp.
- SALE, P. 2006. *Coral reef fishes: Dynamics and diversity in complex ecosystems*. Academic Press Inc., California, USA, 549 pp.
- SANTOS, A., M. BORGES & S. GROOM, S. 2001. Sardine and horse mackerel recruitment and upwelling off Portugal. *ICES J. Mar. Sci.* 58(3): 589-596.
- SPONAUGLE, S., J. FORTUNA, K. GRORUD & T. LEE. 2003. Dynamics of larval fish assemblages over a shallow coral reef in the Florida Keys. *Mar. Biol.* 143: 175-189.
- VAN DER LINGEN, C. D., L. HUTCHINGS, D. MERKLE, J.J. VAN DER WESTHUIZEN & J. NELSON. 2001. *Comparative spawning habitats of anchovy (Engraulis capensis) and sardine (Sardinops sagax) in the southern Benguela upwelling ecosystem*. En: *Spatial processes and management of marine populations*. Eds. G.H. KRUSE, N. BEZ, A. BOOTH, M.W. DORN, S. HILLS, R.N. LIPCIUS, D. PELLETIER, C. ROY, S.J. SMITH & D. WITHERELL. University of Alaska Sea Grant, AK-SG-01-02, Fairbanks, USA. 3: 185-209.
- VILLALBA, W. 2002. *Abundancia y distribución de larvas de peces al sur de la isla de Margarita y alrededor de Cubagua, Venezuela*. Trab. Grad. M. Sc. Ciencias Marina, Universidad de Oriente, Cumaná, Venezuela, 70 pp.
- WARE, D. M. & R.E. THOMSON. 1991. Link between long-term variability in upwelling and fish production in the northeast Pacific Ocean. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 48(12): 2296-2306.

RECIBIDO: MARZO 2020

ACEPTADO: JUNIO 2020

POLIQUETOS HOLOPLANCTÓNICOS EN CHILE

NICOLÁS ROZBACZYLO¹, RODRIGO A. MORENO^{2,3}, OSCAR DÍAZ-DÍAZ¹ & PAMELA VÁSQUEZ-YÁÑEZ¹

¹ FAUNAMAR Ltda. Consultorías Medio Ambientales e Investigación Marina, Santiago, Chile
E-mail: ofdiazd@gmail.com

² Facultad de Ciencias, Universidad Santo Tomás, Av. Ejército Libertador 146, Santiago 8320000, Chile
E-mail: ramoreno@gmail.com

³ Centro de Investigación e Innovación para el Cambio Climático (CIICC), Universidad Santo Tomás, Av. Ejército Libertador 146, CP 8320000, Santiago, Chile

RESUMEN: En este trabajo damos a conocer las especies de poliquetos holoplanctónicos que han sido registradas en Chile considerando los límites del área denominada mar presencial de Chile, a partir de información disponible en la literatura y también registros recientes obtenidos por nosotros durante el crucero oceanográfico CIMAR 21 Islas, a lo largo de un transecto desde la costa frente a Caldera hasta Rapa Nui e isla Salas y Gómez. Hemos incluido 33 especies pertenecientes a 8 familias (12 especies de Alciopini (Phyllodocidae), 7 de Tomopteridae, 5 de Lopadorrhynchidae, 3 de Typhloscolecidae, 2 de Iospilidae, 2 de Polynoidae, una de Pontodoridae y una de Flabelligeridae). Dentro del área geográfica las especies registradas se distribuyen de la siguiente manera: 24 frente a la costa de Chile y al interior de fiordos y canales patagónicos, 18 en las proximidades de Rapa Nui, 6 cerca de la isla Salas y Gómez, 15 en las proximidades del archipiélago Juan Fernández y 12 en las inmediaciones de las islas Desventuradas (San Félix y San Ambrosio). Se incluyen características diagnósticas revisadas de cada familia, género y especie encontrada, se proporcionan claves para el reconocimiento de estos taxa, así como mapas con la distribución geográfica de cada especie, basados en las coordenadas de las estaciones oceanográficas entregadas por las expediciones correspondientes, y se incluye un glosario con los principales términos morfológicos utilizados en las caracterizaciones entregadas.

Palabras clave: anelida; poliquetofauna holoplanctónica; biodiversidad; Pacífico suroriental; plancton.

ABSTRACT. In this work we present the holoplanktonic polychaete species that have been recorded in Chile, from the information available in the literature, considering the limits of the area called “Mar Presencial de Chile”, and also recent records obtained by us during the oceanographic cruise CIMAR 21 Islands, along a transect from the coast off Caldera to Rapa Nui and Isla Salas y Gómez. In Chile, 33 species belonging to 8 families have been registered (12 species of Alciopini (Phyllodocidae), 7 of Tomopteridae, 5 of Lopadorrhynchidae, 3 of Typhloscolecidae, 2 of Iospilidae, 2 of Polynoidae, one of Pontodoridae and one of Flabelligeridae). Within the geographical area, the registered species are distributed as follows: 24 off the coast of Chile and inside Patagonian fjords and channels, 18 near Rapa Nui, 6 near Salas y Gómez Island, 15 in the near the Juan Fernández archipelago and 12 in the vicinity of the Desventuradas islands (San Félix and San Ambrosio). Revised diagnostic characteristics for each family, genus and species found were included; keys are provided for the recognition of these taxa; as well as geographic distribution maps for species, for each family, based on the coordinates of the oceanographic stations delivered by the corresponding expeditions, and a glossary with the main morphological terms used in the characterizations provided is included.

Key words: annelida; holoplanktonic polychaetes; biodiversity; southeastern Pacific; plankton.

INTRODUCCIÓN

La mayoría de las familias de poliquetos son de hábitat bentónico y solo sus estadios larvales, postlarvales o etapas epítocas nadadoras transcurren formando parte del meroplancton (FERNÁNDEZ-ÁLAMO & SANVICENTE-AÑORVE 2005; SUÁREZ-MORALES *et al.* 2005; COLLAZO *et al.* 2017). Sin embargo, nueve de las cerca de 80 familias reconocidas actualmente en el mundo (ROUSE & PLEIJEL 2001; STRUCK *et al.* 2011), incluyen especies que son holoplanctónicas, o sea que su ciclo de vida transcurre completamente en la columna de agua formando parte

del plancton (STØP-BOWITZ 1981; FERNÁNDEZ-ÁLAMO & THUESEN 1999; SUÁREZ-MORALES *et al.* 2005; CÁRDENAS-OLIVA *et al.* 2010; MÁRQUEZ-ROJAS *et al.* 2013). Otras familias como Phyllodocidae y Polynoidae, siendo mayoritariamente bentónicas, también incluyen especies que son planctónicas.

Las especies holoplanctónicas habitan, en general, en todos los océanos del mundo, desde zonas neríticas-costeras, hasta el océano abierto, y desde la superficie hasta profundidades batipelágicas (FERNÁNDEZ-ÁLAMO & THUESEN 1999; FERNÁNDEZ-ÁLAMO 2006; FERNÁNDEZ-

ÁLAMO 2020). Su distribución horizontal, al igual que la de otros organismos planctónicos está condicionada fuertemente por las características hidrológicas del medio y por eso, al encontrarse asociadas a determinadas masas de agua algunas especies son consideradas como indicadoras de éstas (ORENSANZ & RAMÍREZ 1973; FERNÁNDEZ-ÁLAMO & FÁBER-LORDA 2006; JIMÉNEZ-CUETO *et al.* 2012).

Como ocurre con varios grupos de invertebrados marinos, la información sobre los poliquetos planctónicos registrados en nuestro país es escasa. Casi todos los registros provienen de expediciones extranjeras que nos visitaron entre los siglos XIX y XX. Sin embargo, con el desarrollo del Programa CIMAR (*Cruceros de Investigación Científica en Áreas Remotas*), impulsado por el Comité Oceanográfico Nacional (CONA) y el Servicio Hidrográfico y Oceanográfico de la Armada de Chile (SHOA), se han podido incorporar nuevos antecedentes sobre los poliquetos holoplanctónicos, como ha ocurrido con los cruceros CIMAR 5, 6 y 21 – Islas Oceánicas. Por su parte, ROZBACZYLO & MORENO (2010) facilitaron la tarea de reunir los antecedentes bibliográficos con la publicación de una lista de referencias bibliográficas con información sobre poliquetos pelágicos registrados a lo largo de la costa de Chile y en las proximidades de sus islas oceánicas.

En este trabajo hemos recopilado, incluido y caracterizado las especies de poliquetos holoplanctónicas registradas dentro del denominado mar presencial de Chile, en el océano Pacífico suroriental, a partir de información disponible en la literatura y registros recientes obtenidos por nosotros en el año 2015, durante el crucero oceanográfico CIMAR 21 Islas, a lo largo de un transecto perpendicular a la costa desde frente a Caldera (27°20'S; 70°52'W) hasta Rapa Nui (= isla de Pascua) (27°20'S; 109°40'W) y en las cercanías de la isla Salas y Gómez ("*Motu Motiro Hiva*") (26°27'41"S; 105°28'00"W) y entregamos un inventario actualizado de las familias, géneros y especies, validado taxonómicamente y geográficamente, proporcionando la sinonimia disponible, claves para el reconocimiento de estos taxa y mapas con la distribución geográfica de cada especie, construidos a partir de las coordenadas de las estaciones oceanográficas aportadas por las expediciones correspondientes, y un glosario con los principales términos morfológicos utilizados en las caracterizaciones entregadas.

Los nombres de las especies válidas actualmente, las autoridades taxonómicas y fechas, así como los registros de cada especie en Chile, fueron corroborados cotejando las fuentes originales y revisiones taxonómicas, además de la plataforma digital World Register of Marine Species (WoRMS).

En este trabajo hemos utilizado el concepto de mar presencial de Chile solamente para fijar los límites del área cubiera por nuestro trabajo, y que "abarca aproximadamente el espacio marítimo adyacente al territorio nacional que se proyecta desde la línea fronteriza que separa Chile y Perú, hasta el polo Sur, y en sentido transversal, entre el límite de la Zona Económica Exclusiva continental de Chile y el meridiano que pasa por las 350 millas al poniente de Rapa Nui".

Al interior de esta zona se han registrado hasta ahora un total de 33 especies de poliquetos holoplanctónicos repartidas en 8 familias y 23 géneros, que hemos incluido en este trabajo (Tabla 1).

Esperamos que este trabajo sirva como fuente de consulta, tanto para aquellos que se inician en el estudio de los poliquetos planctónicos como para aquellos que buscan completar sus análisis sobre las comunidades que integran el plancton marino de aguas chilenas incorporando a los poliquetos en sus estudios.

También, hemos incluido información general sobre metodología y tipos de redes de recolección así como la forma de preservar los organismos como un apoyo para estudiantes de Ciencias del Mar que buscan incursionar en el muestreo de poliquetos planctónicos.

GENERALIDADES

Con alrededor de 95 especies nominales descritas a nivel mundial (SUÁREZ-MORALES *et al.* 2005; WoRMS 2020), los poliquetos holoplanctónicos conforman un grupo de escasa representación en cuanto a riqueza de especies, de baja abundancia relativa en el zooplancton y, dado su pequeño tamaño corporal, con una escasa significación en la biomasa total de las comunidades planctónicas. Sin embargo, estas variables se incrementan desde las zonas tropicales y subtropicales hacia las zonas antártica y ártica (costas de Suecia) (ORENSANZ & RAMÍREZ 1973; FERNÁNDEZ-ÁLAMO 2020). A pesar de su baja abundancia en el plancton, poseen un importante rol en la mineralización de la materia orgánica en la columna de agua (UTTAL & BUCK 1996; FERNÁNDEZ-ÁLAMO & SANVICENTE-AÑORVE 2005) y en la trama

trófica del plancton. Su importancia en la trama trófica, en todos los océanos del mundo, se debe al amplio rango de estrategia de alimentación que poseen, ya que la mayoría de las especies de poliquetos holoplanctónicos son depredadores activos de otros zooplanctones como sifonóforos, quetognatos, apendicularios, larvas de peces (RAKUSA-SUSZCZEWSKI 1968; FERNÁNDEZ-ÁLAMO & SANVICENTE-AÑORVE 2005), y algunas especies, que son comúnmente dominantes en las comunidades planctónicas, son fuente de alimento de varias especies de peces (PETTIBONE 1963; FERNÁNDEZ-ÁLAMO 2000; GUGLIELMO *et al.* 2014). Algunas especies son filtradoras o fitófagas (DAY 1967), otras ectoparásitas (ØRESLAND & PLEJEL 1991) y solo una especie es capaz de capturar el detrito en un red mucosa con sus tentáculos ciliados (UTTAL & BUCK 1996).

Sobre su origen, se ha propuesto que los poliquetos holoplanctónicos pueden ser derivados tanto de un ancestro holoplanctónico como de un ancestro bentónico (HALANYCH *et al.* 2007) y derivados directamente de formas bentónicas que se han adaptado a la vida permanente en la columna de agua (STRUCK & HALANYCH 2010). Las especies holoplanctónicas presentan, en general, adaptaciones acordes a la vida en el plancton, como un tamaño corporal pequeño, cuerpo hialino, largos apéndices, como cirros y acículas, modificados para aumentar la flotabilidad en la columna de agua, presencia de bioluminiscencia en algunos grupos, grandes ojos complejos y eficientes para la búsqueda de presas, cuerpos aplanados y gelatinosos, y el desarrollo de espermatecas en las hembras de algunas especies (STØP-BOWITZ 1981; FERNÁNDEZ-ÁLAMO & THUESEN 1999; FERNÁNDEZ-ÁLAMO & SANVICENTE-AÑORVE 2005; SUÁREZ-MORALES *et al.* 2005; DÍAZ-DÍAZ *et al.* 2009).

ANTECEDENTES HISTÓRICOS

Los primeros antecedentes sobre poliquetos holoplanctónicos frente a la costa de Chile provienen del trabajo de APSTEIN (1891), quien estudió los alciópinos depositados en el Museo de Historia Natural, en Hamburgo, y describió varias especies nuevas para Chile. Posteriormente, ROSA (1907, 1908a, 1908b) da a conocer los tomoptéridos recolectados por la corbeta italiana R.N. *Vettor Pisani* en su viaje de circunnavegación de 1882-1884, y R.N. *Liguria*, entre 1903 y 1905, registrando las tres primeras especies de Tomopteridae recolectadas frente a la costa de Chile, mientras que los alciópinos recolectados durante la expedición de la *Liguria* (1903-1905), fueron estudiados

por GRANATA (1911). CHAMBERLIN (1919) estudió los alciópinos recolectados a más de 1.000 millas de la costa frente a Chile y en los alrededores de Rapa Nui (isla de Pascua) durante la tercera expedición (1904-1905), del U.S. Fish Commission Steamer *Albatross*, a cargo de Alexander Agassiz. El área más extensa prospectada dentro de los límites del denominado Mar Presencial de Chile, y el mayor número de familias y especies holoplanctónicas fueron recolectadas entre los años 1928 y 1929, por la *Carnegie cruise VII*. TREADWELL (1943) estudió el material de dicha expedición e informó sobre ejemplares de Alciopini, Iospilidae, Lopadorrhynchidae, Tomopteridae, Typhloscolecidae y Pontodoridae en esta extensa área del Pacífico sur, entre los 21°28'S, 80°26'W y 40°26'S, 97°12'W, en los alrededores de Rapa Nui y del archipiélago Juan Fernández. WESENBERG-LUND (1962) informó de un único ejemplar de Tomopteridae recolectado en el golfo de Ancud, durante la *Lund University Chile Expedition*, 1948-1949. En 1987, ROZBACZYLO *et al.*, dieron a conocer tres especies de Tomopteridae contenidas en muestras de plancton recolectadas en 1974, entre Antofagasta y Valparaíso, a bordo del R/V *Alexander Agassiz*, de la Universidad de California. En el año 1999, coordinado por el Comité Oceanográfico Nacional (CONA) y el Servicio Hidrográfico y Oceanográfico de la Armada de Chile (SHOA), se realizó el crucero “*CIMAR 5 - Islas Oceánicas*”, destinado al estudio del océano Pacífico en el área comprendida entre Caldera y Rapa Nui, los alrededores de Rapa Nui y de la isla Salas y Gómez. Un segundo crucero, denominado crucero “*CIMAR 6 - Islas Oceánicas*”, se efectuó en el año 2000 en la zona costera del archipiélago Juan Fernández e islas San Félix y San Ambrosio y en la zona encuadrada por estas islas. Las especies obtenidas durante estos cruceros, que incrementaron el número de nuevos registros de especies en esta área geográfica, fueron dadas a conocer por ROZBACZYLO *et al.* (2004). En 2008, BILBAO *et al.*, dieron a conocer las primeras especies de poliquetos holoplanctónicos recolectadas en la zona de fiordos y canales patagónicos, en la primavera de 1998 y verano de 1999, entre la boca del Guafo y estero Elefantes, durante el crucero “*CIMAR 4 - Fiordos*”, aportando con nuevos registros de familias, géneros y especies en las aguas interiores de fiordos y canales del sur de Chile. Los registros más recientes provienen del crucero “*CIMAR 21 - Islas*”, obtenidos en octubre y noviembre de 2015, a lo largo de un transecto perpendicular a la costa sudamericana, frente a Chile, desde Caldera (27°20'S,

70°52'W) hasta Rapa Nui (27°20'S, 109°40'W), en las cercanías de Rapa Nui y de la isla Salas y Gómez.

TÉCNICAS DE ESTUDIO Y PRESERVACIÓN

Los poliquetos holoplanctónicos pueden ser obtenidos desde la columna de agua utilizando redes de arrastre vertical y horizontal, con tamaños de apertura de malla desde 200 a 500 µm, con mecanismos de cierre mecánicos (e.g. redes Bongo y Tucker) o sin ellos (e.g. redes Hensen e Isaac-Kidd Midwater Trawl (IKMT) (PALMA & KAISER 1993; FERNÁNDEZ-ÁLAMO & THUESEN 1999; SUÁREZ-MORALES *et al.* 2005). Sin embargo, como señalan STØP-BOWITZ (1981) y SUÁREZ-MORALES *et al.* (2005), el uso de redes verticales simples, limitan la obtención de información ecológica, como por ejemplo, la determinación del rango de distribución batimétrica, un aspecto que es relevante sobre todo en zonas de convergencia donde confluyen varias masas de agua con características diferentes, como salinidad, temperatura y oxígeno, impidiendo determinar el estrato de origen del material planctónico recolectado. Por esto, se sugiere el uso de redes con sistema de aperturas y cierres automatizados. Para calcular la densidad de poliquetos en las muestras, BILBAO *et al.* (2008) implementaron el uso de un flujómetro en la boca de la red y estimaron el volumen de agua filtrada. Según TEBBLE (1962) es importante el uso de redes de 1 metro de diámetro de boca, con una malla de 650 µm de apertura, y realizar un tamizado posterior de las muestras utilizando gasa, debido a que la mayoría de los ejemplares de poliquetos holoplanctónicos están en el rango de tamaño de 5 a 35 mm. Especies del género *Tomopteris*, que son de mayor tamaño (80 mm), pueden ser muestreadas con redes más grandes y de malla de mayor apertura. Las técnicas de buceo aplicadas a la obtención de individuos *in situ* permiten realizar observaciones directas y obtener datos sobre aspectos de su biología y comportamiento (SUÁREZ-MORALES *et al.* 2005).

El protocolo estándar recomendado para la conservación de muestras de poliquetos holoplanctónicos indica el uso de alcohol de 70° (GIBBS 1976; STØP-BOWITZ, 1981; SUÁREZ-MORALES *et al.* 2005).

Para la determinación de las especies y la observación de sus estructuras corporales, se deben utilizar lupas estereoscópicas y microscopios compuestos con una buena capacidad de resolución. En el caso de las especies de *Tomopteris*, para la observación de las glándulas cromófilas en las pínulas, los ejemplares deben teñirse

con una solución de hematoxilina (FERNÁNDEZ-ÁLAMO & THUESEN 1999). Más información sobre las glándulas presentes en las pínulas de los tomoptéridos se entrega más adelante, junto con las características generales de la familia Tomopteridae.

MORFOLOGÍA GENERAL

Como una adaptación a la vida en la columna de agua y su interacción con los otros componentes del plancton, el plan corporal de los poliquetos holoplanctónicos ha sufrido, en general, modificaciones morfológicas, respecto del plan corporal típico observado en algunas formas bentónicas. Si bien, en su mayoría, las diferentes familias son fácilmente distinguibles, hemos incluido una caracterización de ellas considerando las principales características morfológicas que faciliten su reconocimiento. También se puede encontrar información detallada sobre la morfología general de las familias holoplanctónicas en el trabajo de SUÁREZ-MORALES *et al.* (2005).

TAXONOMÍA Y RIQUEZA DE ESPECIES

Dentro del mar presencial de Chile, frente a la costa, fiordos y canales australes y los alrededores de las islas oceánicas Rapa Nui, Salas y Gómez, islas Desventuradas San Félix y San Ambrosio) y archipiélago Juan Fernández, se han registrado en total 33 especies de poliquetos holoplanctónicas distribuidas en 8 familias, de la siguiente manera: 12 especies pertenecen a Phyllococidae (Alciopini), 7 a Tomopteridae, 5 a Lopadorrhynchidae, 3 a Typhloscolecidae, 2 a Iospilidae, 2 a Polynoidae, una a Pontodoridae y una a Flabelligeridae (*Flota*).

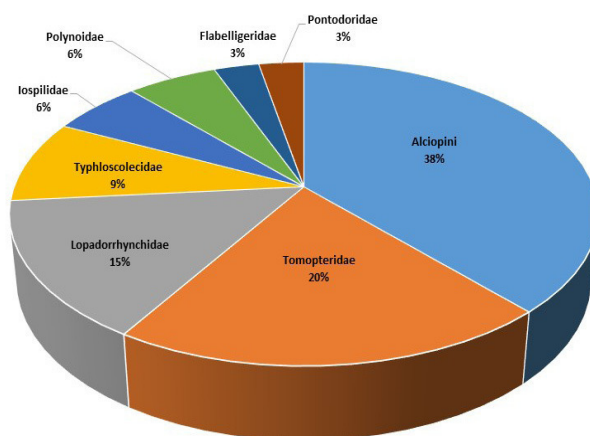


Fig. 1.- Distribución porcentual de la riqueza de especies de poliquetos holoplanctónicos registradas en Chile a nivel de familias.

Las 33 especies encontradas en el océano Pacífico suroriental frente a la costa de Chile y sus islas oceánicas representan un 35% del total de la riqueza de poliquetos holoplanctónicos descritos alrededor del mundo. Dentro de esta área se distribuyen de la siguiente manera: 24 especies se han encontrado frente a la costa de Chile continental, fiordos y canales patagónicos, 18 especies en las proximidades de Rapa Nui, 15 especies en las cercanías del archipiélago Juan Fernández y 3 especies en las inmediaciones de las islas Desventuradas (San Félix y San Ambrosio) (Tabla 1).

PRESENTACIÓN TAXONÓMICA Y CARACTERÍSTICAS DE LAS FAMILIAS, GÉNEROS Y ESPECIES REGISTRADAS EN CHILE

A continuación se entrega una caracterización general de cada una de las familias, géneros y especies de poliquetos holoplanctónicas registradas en el Pacífico suroriental en el área denominada mar presencial de Chile, frente a la costa, al interior de fiordos y canales australes y en los alrededores de las islas oceánicas Rapa Nui, Salas y Gómez, San Félix y San Ambrosio y archipiélago Juan Fernández.

Las familias se presentan ordenadas alfabéticamente, lo mismo que los géneros en cada familia y las especies dentro de cada género. También se incluyen esquemas generales que muestran sus principales rasgos morfológicos.

Para cada una de las especies, se entrega una lista sinonímica restringida, las estaciones oceanográficas donde han sido recolectadas, sus principales características morfológicas, antecedentes biológicos y ecológicos, y su distribución geográfica mundial.

Para complementar la información sobre las características de las familias y sus géneros resultan de gran utilidad los trabajos de DALES (1957), TEBBLE (1960), DAY (1967), DALES & PETER (1972), ORENSANZ & RAMÍREZ (1973), STØP-BOWITZ (1981), FERNÁNDEZ-ÁLAMO & THUESEN (1999), SUÁREZ-MORALES *et al.* (2005), FERNÁNDEZ-ÁLAMO (2009), JIMÉNEZ-CUETO *et al.* (2012), y TOVAR-FARO *et al.* (2013).

Familia FLABELLIGERIDAE DE SAINT-JOSEPH, 1894

Los miembros de esta familia son reconocidos, generalmente, por sus numerosas papilas en la superficie corporal, cubiertos frecuentemente (total, lateral o

dorsalmente), en mayor o menor grado, por partículas de arena y otras de origen biogénico; este recubrimiento dependerá de la túnica y del tipo, número y distribución de las papilas. Otra característica distintiva es su región cefálica que es completamente retráctil entre los segmentos anteriores, los cuales poseen haces de quetas muy largas y proyectadas anteriormente formando una caja o jaula protectora, además sus branquias quedan protegidas por un capuchón cefálico (SALAZAR-VALLEJO 2009). El prostomio es un pequeño lóbulo redondeado, a menudo con cuatro ojos oscuros y con una carúncula que se extiende más allá de la placa branquial. Los parápodos son birrámeos, con notoquetas que pueden ser capilares lisas, tabicadas (*crossbarred*) o multiarticuladas y neuroquetas que pueden ser capilares, o ganchos simples sigmoidales, bidentados, compuestos o pseudocompuestos o una combinación de éstos.

La familia Flabelligeridae, posee 27 géneros y 182 especies (PAMUNKAS 2019). Al menos tres géneros de esta familia son reconocidos como plantónicos: *Buskiella* MCINTOSH, 1885, *Flota* HARTMAN, 1967 y *Poeobius*, HEATH, 1930. De ellos, sólo el género *Flota* cuanta con más de una especie: *Flota flabelligera* HARTMAN, 1967 y *Flota vitjasi* BUZHINSKAYA, 1977 (ROUSE & PLEIJEL 2001). Estas especies se caracterizan por su pequeño tamaño corporal (30 mm de largo en promedio), y *F. flabelligera* por la presencia de una vaina mucosa gruesa y una región superior cefálica seguida por los segmentos quetíferos. *F. flabelligera* fue encontrada en el océano Pacífico suroriental frente a la costa de Chile (HARTMAN 1967), y *F. vitjasi* en la trinchera de Kuril Kamchatka, en el océano Pacífico oeste (BUZHINSKAJA 1977).

Género *Flota* HARTMAN, 1967

(enmendado por SALAZAR-VALLEJO & ZHADAN, 2007)

Características: poliquetos pelágicos con pocos segmentos, túnica delgada cuando están vivos, gruesa cuando están preservados. Extremo anterior con órganos trífidos emparejados. Faringe gruesa, eversible, desarmada. Primer quetífero más largo que el segundo, desplazado ventralmente en algunas especies; el resto de los quetíferos en posición lateral. Parápodos birrámeos, con quetas capilares largas multiarticuladas, con artículos muy largos. Cordón nervioso con múltiples ganglios por segmento. Uno o dos pares de lóbulos gonopodiales, en los márgenes ventrales posteriores de los quetíferos 3-4.

Flota flabelligera HARTMAN, 1967

(Fig. 2A, B, Mapa 1)

Registros en Chile: *USNS Eltanin* St. 190, St. 175 (HARTMAN 1967) (Tabla 2).

Características: el cuerpo mide entre 23 y 25 mm de largo, 6 a 8 mm de ancho y posee 9 segmentos. Los primeros parápodos son los más largos y están dirigidos en forma oblicua hacia adelante, los demás están dirigidos lateralmente. En el extremo anterior se encuentra el prostomio que es cónico y romo, un par de palpos cortos y dos pares de branquias (Fig. 2A). No presenta ojos ni otras manchas pigmentarias. El cuerpo es aplanado dorso ventralmente y externamente bianillado y cada segmento se encuentra atravesado por dos cordones transversales. En su superficie ventral presenta un par de nódulos nerviosos conspicuos que sobresalen en cada segmento. Con dos tipos de papilas epiteliales; en el dorso tiene numerosas papilas subglobulares con un corto pedúnculo o casi sésiles, esparcidas sobre la superficie y muchas concentradas en los parápodos; los extremos distales de los notópodos tienen numerosas papilas agrupadas estrechamente con largos pedúnculos y un bulbo distal que se extienden a través de la cubierta mucosa o cubierta hialina (Fig. 2B).

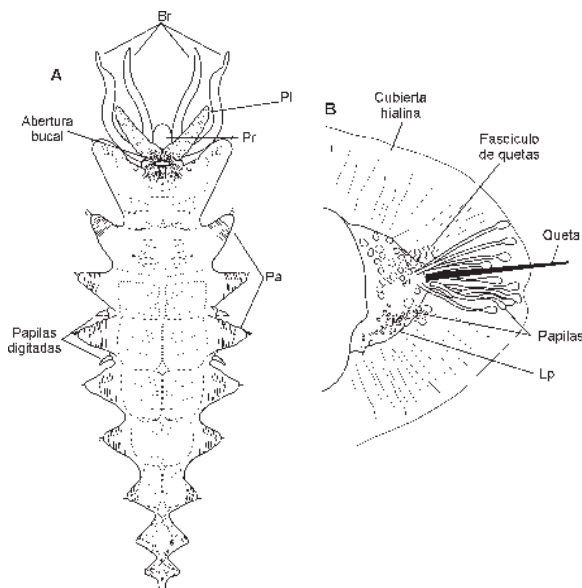


Fig. 2. Dibujo esquemático de *Flota flabelligera*. a) cuerpo completo sin cubierta hialina, en vista ventral; b) parápodo medio en vista anterior con su cubierta hialina. (Dibujos modificados de HARTMAN (1967), escalas omitidas. Br: branquias; Lp: lóbulo parapodial; Pa: parápodos; Pl: palpos; Pr: prostomio).

Las quetas se proyectan distalmente desde los extremos de los lóbulos parapodiales sólo ligeramente, pero los extremos internos son largos; su número es de 20 o más en un apretado fascículo, en ellos hay una o unas pocas quetas más gruesas, tabicadas que se proyectan hacia afuera de la cubierta mucosa. Con dos pares de papilas digitadas (túbulos nefridiales) que se proyectan entre los segmentos tercero y cuarto y el cuarto y quinto (HARTMAN 1967).

Flota flabelligera fue descrita por HARTMAN (1967) en la familia Flabelligeridae. Posteriormente fue transferida a Fauvelopsidae. BUZHINSKAJA (1996) incluyó a *Flota* en la familia Flotidae, sin embargo, ROUSE & PLEJEL (2001) no utilizan este último criterio por considerarlo redundante. Estos autores señalan que *Flota* posee rasgos inusuales como la vaina gelatinosa o hialina, papilas epidérmicas y quetas tabicadas. SALAZAR-VALLEJO *et al.* (2008), a partir del análisis filogenético, sugieren que Flotidae sería un grupo hermano de Flabelligeridae y que ambas familias podrían separarse por la presencia de ganglios ventrales dobles y por la presencia de muy pocos segmentos en Flotidae como lo señalaron SALAZAR-VALLEJO & ZHADAN (2007) y, por lo tanto proponen validar a Flotidae como había sido propuesto por BUZHINSKAJA (1996). OSBORN & ROUSE (2008), empleando técnicas moleculares establecieron la posición filogenética de *Flota*. Todos sus análisis mostraron que los miembros de este género se anidan dentro de Flabelligeridae, señalando finalmente que éstos pueden considerarse transiciones pelágicas dentro de la familia.

Distribución geográfica: océano Pacífico suroriental frente a Chile (34°46' a 35°05' S, 74°53' a 74°29' W), 2891 m de profundidad (HARTMAN 1967).

Familia IOSPILIDAE BERGSTRÖM, 1914

Esta familia es considerada aberrante (PETTIBONE 1982). La evidencia de monofilia se sustenta en que los parápodos medios son abruptamente más largos que los de los primeros segmentos (FAUCHALD & ROUSE 1997). ROUSE & PLEJEL (2001) incluyen a esta familia en el clado Palpata, Aciculata, Phyllodocida, como un grupo menor holoplanctónico, al interior de Phyllodocida, concordando con la propuesta previa de USHAKOV (1972), quién considera a la familia Iospilidae como una subfamilia (Iospilinae) de Phyllodocidae. Sin embargo, autores como DALES (1957), DALES & PETER (1972), ORENSANZ & RAMÍREZ (1973), FAUCHALD (1977),

FERNÁNDEZ-ÁLAMO (2009a) y TOVAR-FARO *et al.* (2013) reconocen la condición de familia de Iospilidae.

PETTIBONE (1982) señala que los iospílicos son carnívoros. DAY (1967) y ORENSANZ & RAMÍREZ (1973), mencionan que las especies de *Iospilus* se alimentan de diatomeas. Aunque los iospílicos se distribuyen ampliamente en todos los mares y océanos del mundo (PETTIBONE 1982; ROUSE & PLEJEL 2001; TOVAR-FARO *et al.* 2013), sus registros en la literatura suelen ser muy escasos. Según DALES (1957) y TEBBLE (1962) los iospílicos suelen pasar desapercibidos en los análisis de muestras de zooplancton debido a que, a causa de su cuerpo pequeño y frágil, se fragmentan con facilidad durante los muestreos por el arrastre con la red (FERNÁNDEZ-ÁLAMO 2009a).

Características: el cuerpo es corto, hialino, cilíndrico y delgado, de hasta 10 mm de longitud total, con alrededor de 60 segmentos. El prostomio es pequeño, redondeado, y aparentemente fusionado con el primer segmento. Con un par de palpos ventrales diminutos. Prostomio sin antenas. Con o sin un par de ojos. Órganos nucales presentes. El peristomio está reducido a labios. Probóscide evertible, sin mandíbulas, pero en *Phalacrophorus* con un par de mandíbulas laterales que pueden observarse claramente por transparencia a través del cuerpo, cuando no está evertida. Con dos segmentos tentaculares fusionados que llevan dos pares de cirros tentaculares, el segundo par más largo que el primero y acompañado por un pequeño mamelón quetífero. Los siguientes dos a diez segmentos con parápodos reducidos pudiendo carecer, los dos primeros, de los cirros dorsales y ventrales. Los parápodos posteriores son unirrámeos, con cirros dorsales y ventrales cortos, redondeados, un lóbulo quetífero alargado y quetas espiniformes compuestas. Con glándulas segmentales en la región basal de los parápodos, cuyo pigmento se puede extender hacia la región dorsal del segmento. Cirros pigidiales ausentes.

En Iospilidae se reconocen dos géneros, *Iospilus* VIGUIER, 1886 y *Phalacrophorus* GREEFF, 1879 (TOVAR-FARO *et al.* 2013). La principal diferencia entre ambos géneros es la presencia o ausencia de mandíbulas en la probóscide. En *Iospilus* se reconoce una sola especie, *Iospilus phalacroides* VIGUIER, 1886, que se caracteriza por presentar una probóscide inerme, en cambio, para el género *Phalacrophorus* se reconocen dos especies, *P. uniformis* REIBISCH, 1895 y *P. pictus* GREEFF, 1879.

En Chile se han registrado hasta ahora dos especies de Iospilidae, *Iospilus phalacroides* y *Phalacrophorus pictus* (Tabla 1, Mapa 2).

Clave para los géneros y especies de Iospilidae en Chile

(Modificada de FAUCHALD, 1977)

1a. Faringe evertible armada con un par de mandíbulas curvadas; con hasta diez segmentos anteriores con parápodos reducidos.....*Phalacrophorus*.....*P. pictus*

1b. Faringe evertible inerme; con hasta cuatro segmentos anteriores con parápodos reducidos; cirro dorsal y ventral ausentes en los segmentos 2-3.....*Iospilus*...
.....*I. phalacroides*

Género *Iospilus* VIGUIER, 1886

Características: cuerpo alargado. Prostomio redondeado, sin antenas, con un par de ojos. Con un par de palpos ventrales muy pequeños, en los bordes externos de la boca. Probóscide inerme. Primer y segundo segmento están fusionados y provistos con dos pares de cirros tentaculares pequeños; el primero es aqueto y el segundo lleva quetas. Segmentos 3 y 4 con cirros dorsales y ventrales rudimentarios, pero con pequeños lóbulos quetíferos y quetas presentes. Segmento 5 y siguientes con parápodos totalmente desarrollados con pequeños cirros dorsales y ventrales lamelares y un largo lóbulo quetífero que llevan quetas espiniformes compuestas. Pigidio glandular, sin cirros anales (DAY 1967).

Iospilus phalacroides VIGUIER, 1886

(Figs. 3A, B, Mapa 2)

Iospilus phalacroides VIGUIER, 1886: 392.
Phalacrophorus niger TREADWELL, 1943: 33-34, pl.1, fig.15.

Registros en Chile: *Carnegie cruise VII* St. 57, St. 59, St. 60, St. 61 (TREADWELL, 1943). *Crucero CIMAR 21 - Islas* St. 1, St. 10, St. 11, St. 12, St. 13, St. 16 (Tabla 2).

Características: cuerpo con aproximadamente 20 segmentos, con dos a cuatro filas de cromatóforos estrellados, en el dorso. Prostomio redondeado anteriormente, y más ancho que largo, con un par de ojos muy pequeños (Fig. 3A). Con un par de pequeños palpos ventralmente en los bordes externos de la boca. Probóscide sin mandíbulas. El primer segmento con

un par de pequeños cirros tentaculares cilíndricos, pero sin quetas; el segundo segmento fusionado con el primero lleva un par de cirros tentaculares más largos y unas pocas quetas. Segmentos 3 y 4 con un lóbulo quetífero pequeño y quetas y cirros dorsales y ventrales rudimentarios, apenas visibles. Los parápodos siguientes están totalmente formados e incrementan su tamaño gradualmente hasta el segmento 8, con cirro dorsal acorazonado, un lóbulo quetífero más largo y un cirro ventral más pequeño (Fig. 3B); con quetas espiniformes compuestas. Pigidio más largo que ancho, glandular, sin apéndices.

Distribución geográfica: subtropical en el Atlántico norte y sur; océano Índico suroccidental; Pacífico sur (DALES & PETER 1972).

Género *Phalacrophorus* GREEF, 1879

Características: cuerpo alargado, cilíndrico y transparente. Prostomio pequeño, redondeado, sin antenas, pero con un par de pequeños palpos ubicados ventralmente. Probóscide grande, eversible y armada con un par de largas mandíbulas curvas y puntiagudas. Con dos pares de pequeños cirros tentaculares en los dos primeros segmentos, de los cuales el segundo lleva quetas; los parápodos, en los segmentos más anteriores (1-4), son reducidos, a partir del segmento 4-5 comienzan a hacerse más desarrollados y aparecen el cirro dorsal y el ventral con forma ovoide y el lóbulo quetífero es cónico con quetas son espiniformes compuestas. El pigidio es glandular, sin apéndices (DAY 1967).

Phalacrophorus pictus GREEFF, 1879

(Fig. 3C-E, Mapa 2)

Phalacrophorus pictus GREEFF, 1879: 249-251, pl. 14, figs. 26-30; DALES, 1957: 109; TEBBLE, 1962: 426-427; DAY, 1967: 171; ORENSANZ & RAMÍREZ, 1973: 32-33; STØP-BOWITZ, 1981: 480; FERNÁNDEZ-ÁLAMO & THUESEN, 1999: 615; BILBAO *et al.* 2008: 131-132. *Phalacrophorus maculatus*: TREADWELL, 1943: 34, pl. 1, figs. 11-13.

Registros en Chile: *Crucero CIMAR 4 Fiordos* St. 1, St. 2, St. 3, St. 4, St. 6, St. 7, St. 8, St. 9, St. 10, St. 11, St. 12, St. 14, St. 15, St. 16, St. 17, St. 18, St. 22, St. 23, St. 24, (BILBAO *et al.* 2008). *Carnegie cruise VII* St. 56, St. 58, St. 60, St. 61-62, St. 62, St. 63, St. 66, St. 68 (TREADWELL 1943). *Crucero CIMAR 21 - Islas* St. 1, St. 2, St. 4, St. 14, St. 55, St. 67 (Tabla 2).

Características: cuerpo cilíndrico, con aproximadamente 30 segmentos. Prostomio redondeado

frontalmente, con dos ojos muy pequeños y un par de palpos diminutos. Probóscide grande y eversible, con el margen lobulado y un par de mandíbulas quitinosas puntiagudas (Fig. 3C). Los cirros tentaculares del primer par son pequeñas papilas dorsales, los del segundo par son ventrales, más largos y digitiformes. Los parápodos y las quetas de los segmentos 3 y 4 están poco desarrollados. Desde el segmento 5 hacia atrás, los parápodos y las quetas son igualmente grandes, con un lóbulo quetífero cónico bien desarrollado, un cirro dorsal triangular y un cirro ventral más pequeño (Fig. 3D). Los cromatóforos segmentales no están desarrollados en los juveniles, pero los adultos presentan cromatóforos ramificados sobre y entre los parápodos. Las quetas son espiniformes compuestas, finas (Fig. 3E) (DAY 1967).

Distribución geográfica: cosmopolita; Atlántico templado y tropical, Pacífico y Mediterráneo (DAY 1967); océano Atlántico suroccidental (ORENSANZ & RAMÍREZ 1973; FERNÁNDEZ-ÁLAMO & THUESEN 1999); Pacífico norte (BERKELEY & BERKELEY 1957; TEBBLE 1962); Pacífico suroriental frente a Perú (BERKELEY & BERKELEY 1964); océano Austral, mar de Bellingshausen (FAUVEL 1936); océano Pacífico suroriental, Chile, fiordos patagónicos; alrededores de Rapa Nui y archipiélago Juan Fernández.

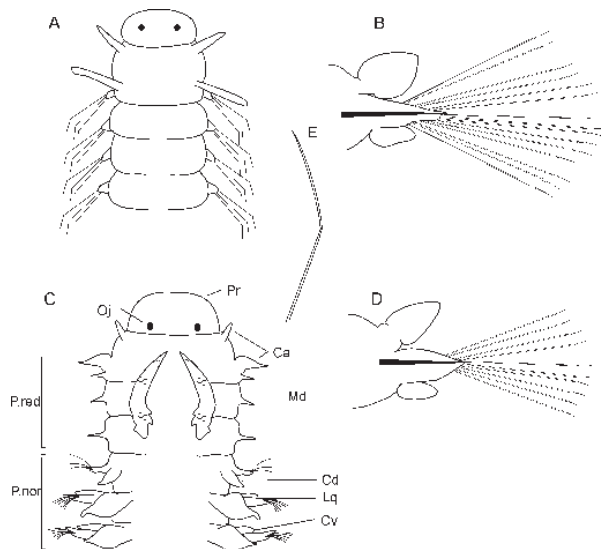


Fig. 3. Género *Iospilus* (*I. phalacroides*), A) extremo anterior en vista dorsal; B) parápodo. Género *Phalacrophorus* (*P. pictus*), C) extremo anterior del cuerpo en vista dorsal; D) parápodo en vista posterior mostrando cromatóforos; E) queta compuesta. (Ca: cirros anteriores; Cd: cirro dorsal; Cv: cirro ventral; Lq: lóbulo quetífero; Md: mandíbulas; Oj: ojos; P.nor: parápodos normales; P.red: parápodos reducidos; Pr: prostomio).

Familia LOPADORRHYNCHIDAE CLAPARÈDE,
1868

(Fig. 4A-H, Mapa 3)

Los lopadorrínquidos fueron descritos como filodócidos pelágicos e incluidos como un subgrupo de Phyllodocidae, sin embargo, no existe evidencia de monofilia para esta familia (USHAKOV 1972; FAUCHALD & ROUSE 1997; STRUCK & HALANYCH 2010). DAY (1967) los considera como una subfamilia de filodócidos totalmente planctónicos. ROUSE & PLEIJEL (2001) incluyen a esta familia en el clado Palpata, Aciculata, Phyllodocida. En base a un análisis filogenético molecular STRUCK & HALANYCH (2010) indican que Lopadorrhynchidae y Typhloscolecidae constituyen un taxa hermano anidado con Phyllodocidae y estrechamente relacionado con Alciopini.

STRUCK & HALANYCH (2010) reconocen, a nivel mundial, 21 especies en cuatro géneros. PAMUNGKAS *et al.* (2019) registran como válidas 19 especies y 5 géneros. En Chile se han registrado hasta ahora 5 especies repartidas en 4 géneros (Tabla 1, Mapa 3).

Características: el cuerpo es pequeño y muy aplanado, con pocos segmentos quetíferos. El prostomio es ancho con cuatro antenas, sin palpos y, con o sin, un par de ojos. Probóscide inerme o puede llevar un par de mandíbulas, pero raramente se presenta evertida. Con dos o tres pares de cirros tentaculares en el primer o en los primeros dos segmentos, con o sin quetas. Parápodos unirrámeos, con cirros dorsales y ventrales de forma variable. Quetas principalmente compuestas. Los 2 o 3 primeros pares de parápodos a veces están modificados, llevan quetas simples recurvadas y a veces pueden carecer de cirros ventrales (ORENSANZ & RAMÍREZ 1973).

Probablemente son carnívoros (PETTIBONE 1982). Son gonocóricos; de distribución cosmopolita, muy comunes en aguas cálidas y tropicales (ROUSE & PLEIJEL 2001; STRUCK & HALANYCH 2010).

Clave para los géneros y especies de
Lopadorrhynchidae registradas en Chile

(Modificada de FAUCHALD, 1977)

- 1a Quetas en la base de los cirros tentaculares.....2
 1b Sin quetas en la base de los cirros tentaculares.....
Lopadorrhynchus.....3
 2a Con dos pares de cirros tentaculares en un segmento;

con cirros parapodiales largos y digitiformes.....
Pelagobia.....*P. longicirrata*

2b Con tres pares de cirros tentaculares en dos segmentos;
 los cirros parapodiales son cortos.....*Maupasia*.....
*M. coeca*

3a Primeros tres segmentos quetíferos modificados.....
*L. brevis*

3b Primeros dos segmentos quetíferos modificados.....4

4a Primeros dos segmentos quetíferos muy robustos, más
 largos que el tercero, y con fuertes ganchos unidentados
 recurvados rodeados por un collar.....*L. uncinatus*

4b Primeros dos segmentos quetíferos diferentes, con
 quetas simples y recurvadas en la parte ventral de cada
 haz quetífero, presentes a partir del tercer quetífero.....
*L. krohnii*

Género *Lopadorrhynchus* GRUBE, 1855

(Fig. 4A-E)

Características: cuerpo ancho y aplanado, con hasta 35 segmentos quetíferos. Prostomio con cuatro antenas, dos de ellas dorsales como expansiones laterales del borde anterior y dos ventrales junto a la boca (Fig. 4A). Con dos ojos, pero a veces no distinguibles en los ejemplares preservados. Órganos nucales a veces evertidos. Probóscide lisa o papilosa. Con dos o tres pares de cirros tentaculares en el primer segmento, sin quetas, dispuestos en una serie vertical de tres cirros a cada lado siendo el tercer par ubicado ventralmente, rudimentario, con la forma de una papila redondeada. Parápodos son unirrámeos (Fig. 4B, C). Los segmentos 2, 3 y a veces el 4 están modificados (Fig. 4B), tienen quetas aciculares robustas (Fig. 4D), y pueden carecer de cirros ventrales. Parápodos subsiguientes con cirros dorsales foliáceos (Fig. 4C), un lóbulo quetífero con una lamela prequetal redondeada (Fig. 4C), numerosas quetas compuestas (Fig. 4F), y a veces una pocas quetas aciculares simples (DAY 1967; ORENSANZ & RAMÍREZ 1973).

Lopadorrhynchus brevis GRUBE, 1855

(Mapa 3)

Lopadorrhynchus brevis GRUBE, 1855: 306; DALES, 1957: 104, figs. 7-8; TEBBLE, 1960: 200. *Lopadorrhynchus nationalis* REIBISCH, 1895: 38, pl. 3 figs. 10-15. *Lopadorrhynchus (Prolopadorrhynchus) nationalis*: FAUVEL, 1923: 186, fig. 68 e-i; DALES, 1957: 106. *Lopadorrhynchus nans*: CHAMBERLIN, 1919: 116; TREADWELL, 1943: 33.

Registro en Chile: *Carnegie cruise VII* St. 63-64 (TREADWELL 1943) (Tabla 2).

Características: cuerpo de hasta 15 mm de largo, con 36 segmentos quetíferos. Prostomio más ancho que largo. Ojos indistinguibles. Antenas superiores el doble de largo que las inferiores. Primer segmento con tres pares de cirros tentaculares en una serie vertical con longitudes decrecientes; el tercer par inferior se encuentra inusualmente bien desarrollado y tiene la mitad de la longitud de los pares superiores. Quetíferos 1 a 3 más cortos y gruesos que el resto, y solamente con quetas aciculares simples y sin cirros ventrales. Parápodos medios con un cirro dorsal puntiagudo, un lóbulo quetífero cónico con una lamela prequetal redondeada y un cirro ventral alesnado. Las quetas incluyen un haz de quetas compuestas y dos o tres quetas inferiores aciculares simples (DAY 1967).

STOP-BOWITZ (1948) considera que el espécimen descrito por CHAMBERLIN (1919) como *L. nans* encontrados entre Perú y Rapa Nui (isla de Pascua) (17°55'S, 87°42'W), puede ser conespecífico con *L. nationalis* (DALES 1957); TREADWELL (1943) encontró especímenes distribuidos ampliamente en el Pacífico sur que atribuyó a la especie de CHAMBERLIN (1919).

Distribución geográfica: mar Mediterráneo (localidad tipo); Atlántico tropical y subtropical; océano Pacífico (DAY 1967); océano Pacífico suroriental.

Lopadorrhynchus krohnii (CLAPARÈDE, 1870)

(Mapa 3)

Hydrophanes krohnii CLAPARÈDE, 1870: 464, pl. 9, fig. 2. *Lopadorrhynchus krohnii*: DALES, 1957: 105-106, figs. 9-10; TEBBLE, 1962: 418-419, text-fig. 21; DAY, 1967: 159-161, fig. 5.6.i-k; BILBAO *et al.* 2008: 131.

Registros en Chile: *Crucero CIMAR 4 Fiordos* St.8 (BILBAO *et al.* 2008) (Tabla 2).

Características: cuerpo más o menos ancho, hasta 4 mm de largo, con 35 quetíferos. Prostomio más ancho que largo, con el par de antenas superiores casi dos veces más largas que las inferiores, pero que no alcanzan a un tercio del ancho corporal. Probóscide eversible con tres papilas digitiformes. Con tres pares de cirros tentaculares en el primer segmento ubicados en una serie vertical, los dos pares superiores subiguales, mientras que el par más inferior son solo

papilas diminutas. Los primeros dos quetíferos son más cortos y más gruesos que los posteriores y carecen de cirros ventrales. Cirros ventrales presentes desde el quetífero 3. En la región media de cuerpo cada parápodo tiene un lóbulo quetífero cónico con una lamela prequetal redondeada, un cirro dorsal ovoide y un cirro ventral más largo. Con quetas aciculares simples hasta los quetíferos 4-7; las quetas compuestas comienzan en el quetífero 3 y poseen los extremos de las astas puntiagudas y las hojas dentadas (DAY 1967).

Distribución geográfica: mar Mediterráneo, Nápoles (localidad tipo); cosmopolita; océano Atlántico; océano Pacífico oriental tropical (FERNÁNDEZ-ÁLAMO & THUESEN 1999); océano Pacífico suroriental.

Lopadorrhynchus uncinatus FAUVEL, 1915

(Fig. 4F, Mapa 3)

Lopadorrhynchus uncinatus FAUVEL, 1915: 3, fig. 2; 1923: 184-185, fig. 67 a-g; DALES, 1957: 101-104, figs. 1-6; TEBBLE, 1960: 201, 259-261, fig. 52; 1962: 417; DAY, 1967: 159, fig. 5.6.d-h; DALES & PETER, 1972: 57; FERNÁNDEZ-ÁLAMO & THUESEN, 1999: 616; ROZBACZYLO *et al.* 2004: 16; SUÁREZ-MORALES *et al.* 2005: 59, fig. 18. *Lopadorrhynchus varius*: TREADWELL, 1943: 32-33, pl. 1, figs. 7-10.

Registros en Chile: *Crucero CIMAR 5 - Islas Océánicas* St. 43 (ROZBACZYLO *et al.* 2004). *Carnegie cruise VII* St. 56, St. 64 (TREADWELL 1943). *Crucero CIMAR 21 - Islas* St. 1, St. 2, St. 3, St. 4, St. 8, St. 9, St. 10, St. 11, St. 12, St. 13, St. 14, St. 18, St. 24, St. 26, St. 28, St. 35, St. 55, St. 76, St. 79 (Tabla 2).

Características: cuerpo de hasta 25 mm de largo, con 25 a 32 quetíferos. Prostomio ancho y extendido lateralmente, con dos pares de antenas y dos ojos. Con tres pares de cirros tentaculares, los dos pares más anteriores son de igual longitud y se proyectan más allá de las puntas de las antenas; el tercer par surge ventralmente y es mucho más corto que los otros (Fig. 4F). Primeros dos segmentos quetíferos son más prominentes que el resto, son grandes, robustos y direccionados lateralmente, con cuatro a seis ganchos gruesos curvos, unidentados, rodeados en la base por una expansión membranosa del lóbulo quetífero, como un collar, con un cirro dorsal pequeño, sin cirro ventral. El tercer quetífero y los siguientes con quetas compuestas y con cirros dorsal y ventral.

Distribución geográfica: mar Mediterráneo; océano Pacífico frente a California (DAY 1967); océano Pacífico

norte y sur; océano Atlántico norte y sur; océano Índico (DALES 1957).

Género *Maupasia* VIGUIER, 1886

Características: cuerpo corto y ancho. Prostomio con cuatro antenas. Probóscide inerme. Primer segmento con quetas y dos pares de cirros tentaculares; el segundo segmento con un tercer par de cirros tentaculares, un lóbulo quetífero y un cirro ventral. Los parápodos son unirrámeos con lóbulo quetífero cónico o alargado y quetas compuestas. Pigídio con apéndices rudimentarios (ORENSANZ & RAMÍREZ 1973).

Maupasia coeca VIGUIER, 1886

(Fig. 4G, Mapa 3)

Maupasia coeca VIGUIER, 1886: 382, pl. 21, figs. 14-20; FAUVEL, 1923: 190-191, fig. 71 a-d; TEBBLE, 1960: 204-205, 242, fig. 44; 1962: 421-423, text-figs. 23-24; HARTMAN, 1964: 63, lám. 19, figs. 3-4; DAY, 1967: 164, fig. 5.7.m-o; ORENSANZ & RAMÍREZ, 1973: 28-30, lám. 2, figs. 5-7; STØP-BOWITZ, 1981: 479; FERNÁNDEZ-ÁLAMO & THUESEN, 1999: 615; SUÁREZ-MORALES *et al.* 2005: 60, fig. 19; BILBAO *et al.* 2008: 131.

Registros en Chile: *Crucero CIMAR 4 Fiordos St. 3, St. 6* (BILBAO *et al.* 2008). Estrecho de Magallanes (GUGLIELMO *et al.* 2014) (Tabla 2).

Características: cuerpo con hasta 20 segmentos quetíferos. Prostomio subcuadrangular, ligeramente curvado en el extremo anterior; sin ojos; con cuatro antenas subiguales tan largas como el ancho del prostomio (Fig. 4G). Primer segmento tentacular con unas pocas quetas y dos pares de cirros tentaculares alargados subiguales. El segundo segmento tentacular con un par de cirros tentaculares algo más largos que los anteriores, un lóbulo quetífero bien desarrollado y cirro ventral normal y pequeño. Los parápodos del resto del cuerpo con lóbulos quetíferos cónicos, cirros dorsales subcordiformes con una prolongación apical y cirros ventrales alargados, afinados distalmente y algo más largos que los dorsales. Las quetas son espiniformes marcadamente heterogonfas con la pieza distal larga y finamente denticulada en uno de sus bordes (ORENSANZ & RAMÍREZ 1973).

Distribución geográfica: océano Atlántico; mar Mediterráneo; océano Pacífico norte; océano Índico (TEBBLE 1960; 1962; ORENSANZ & RAMÍREZ 1973; SUÁREZ-MORALES *et al.* 2005); aguas antárticas y subantárticas (DAY 1967); océano Pacífico suroriental.

Género *Pelagobia* GREEFF, 1879

Características: cuerpo pequeño y aplanado. Prostomio con cuatro antenas y un par de ojos. Con dos pares de cirros tentaculares en el primer segmento el que también lleva quetas; cirro dorsal ausente en el quetífero dos. Los parápodos siguientes con cirros dorsales y ventrales largos y ahusados y con lóbulo quetífero cónico; las quetas son compuestas. Probóscide lisa, con numerosas glándulas pequeñas, y un par de pequeñas mandíbulas. Pigídio con dos cirros anales (ORENSANZ & RAMÍREZ 1973).

Pelagobia longicirrata GREEFF, 1879

(Fig. 4H, Mapa 3)

Pelagobia longicirrata GREEFF, 1879: 247, pl. 14, figs. 23-25; FAUVEL, 1923: 192, fig. 72 a-c; DALES, 1957: 107-108, figs. 11-13; TEBBLE, 1960: 202-204, , 237-242, figs. 37-44, tables 18-19; 1962: 419-420, text-fig. 22;

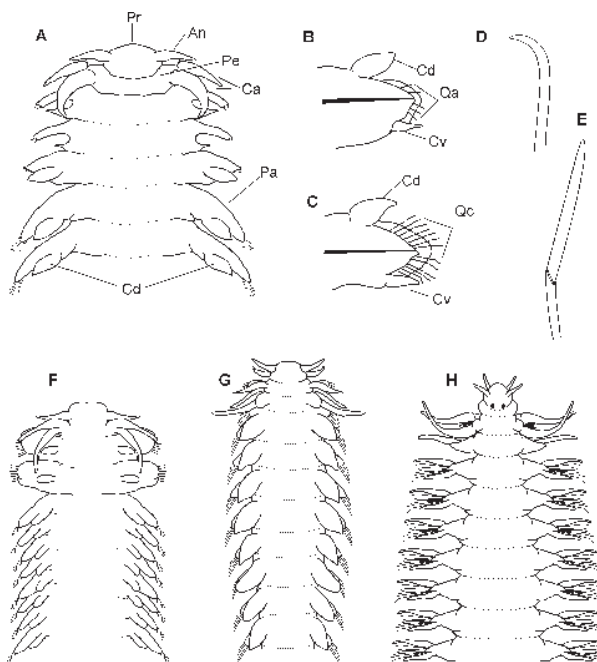


Figura 4. Dibujo esquemático de un representante tipo de la familia Lopadorrhynchidae (*Lopadorrhynchus nationalis*): A) extremo anterior del cuerpo en vista dorsal; B) parápodo 2; C) parápodo 10. (Dibujos modificados de DAY (1967); *Lopadorrhynchus uncinatus*: D) queta acicular, E) queta acicular; F) extremo anterior del cuerpo en vista dorsal; *Maupasia coeca*: G) extremo anterior del cuerpo en vista dorsal; *Pelagobia longicirrata*: H) extremo anterior en vista dorsal; (Dibujos modificados de DAY (1967) (escalas omitidas) (An: antena; Ca: cirro anterior; Cd: cirro dorsal; Cv: cirro ventral; Pa: parápodo; Pe: peristomio; Pr: prostomio; Qa: quetas aciculares; Qc: quetas compuestas).

DAY, 1967: 163, fig. 5.7.f-i; ORENSANZ & RAMÍREZ, 1973: 25-27, lám. 2, figs. 1-5; ROZBACZYLO *et al.* 2004:17; BILBAO *et al.* 2008: 130. *Pelagobia viguieri*: TREADWELL, 1943:33.

Registros en Chile: *Crucero CIMAR 5 – Islas Oceánicas* St. 43; *Crucero CIMAR 6 – Islas Oceánicas* St. 13, St. 59 (ROZBACZYLO *et al.* 2004). *Crucero CIMAR 4- Fiordos* St. 1, St. 2, St. 3, St. 4, St. 5, St. 6, St. 7, St. 8, St. 9, St. 10, St. 15, St. 16, St. 25, St. 35, St. 37 (BILBAO *et al.* 2008). *Carnegie cruise VII* St. 56, St. 58, St. 61-62, St. 64-65, St. 64, St. 65, St. 66, St. 67, St. 68 (TREADWELL, 1943). *Crucero CIMAR 21 - Islas* St. 1, St. 2, St. 3, St. 4, St. 8, St. 10, St. 11 (Tabla 2).

Características: cuerpo con hasta 30 segmentos. Prostomio subcónico o truncado anteriormente, con un par de ojos pequeños y dos pares de antenas delgadas (Fig. 4H). Probóscide con un par de mandíbulas quitinosas, aunque no son visibles en los ejemplares con la probóscide evertida. Segmento tentacular con unas pocas quetas y dos pares de cirros tentaculares delgados, subiguales, más largos que el ancho del cuerpo. Segundo segmento quetífero sin cirros dorsales. Los parápodos del resto del cuerpo con un lóbulo quetífero cónico sostenido por una acícula gruesa y cirros dorsal y ventral delgados, subiguales, distalmente afinados y más largos que el lóbulo quetífero; quetas compuestas, marcadamente heterogonfas, con la pieza distal aguzada, delgada, dentada a lo largo de uno de sus bordes (ORENSANZ & RAMÍREZ 1973).

Distribución geográfica: cosmopolita (DAY 1967); océano Atlántico, desde Groenlandia hasta la Antártida; mar Mediterráneo; océano Índico (DALES 1957); islas Shetland del Sur, al Norte de isla Rey Jorge (STØP-BOWITZ 1951); océano Pacífico suroriental.

Familia PHYLLODOCIDAE ÖRSTED, 1843

Tribu ALCIOPINI EHLERS, 1864

(Fig. 5A-H, 6A-G; Mapa 4)

Durante varias décadas los alciopinos estuvieron incluidos en la familia Alciopidae e independientes de la familia Phyllodocidae, aunque desde las primeras descripciones de las especies del grupo fueron relacionados con filodócidos (Phyllodocidae), debido principalmente a la estrecha similitud de su estructura parapodial. ROUSE & FAUCHALD (1997) ubicaron a los Alciopidae en el clado Palpata, Aciculata, Phyllodocida, llegando incluso a considerarlos como sinónimo junior

de Phyllodocidae. Por su parte FAUCHALD & ROUSE (1997) refieren que la monofilia del grupo descansa en la presencia de los ojos laterales extraordinariamente desarrollados, capaces de formar imágenes, condición única en los anélidos (DAY 1967). Sin embargo, en años recientes análisis moleculares han revelado que estos poliquetos holoplanctónicos son parte de Phyllodocidae, y han sido elevados al rango de tribu (Alciopini). EHLERS (1894) erigió a la familia Alciopidae, para incluir a los géneros *Alciopa* AUDOUIN & MILNE EDWARDS, 1833 y *Liocapa* COSTA, 1862 (actualmente *Torrea* QUATREFAGES, 1850). ROUSE & PLEIJEL (2001) señalaron que los géneros de alciopinos deberían incluirse dentro de la subfamilia Eteoninae con rango de tribu (Alciopini), fueron tratados, dos años mas tarde, como tal por ROUSE & PLEIJEL (2003). NYGREN & PLEIJEL (2011) demostraron, mediante análisis moleculares que al menos *Alciopina* y *Torrea* se encuentran anidados dentro de Phyllodocidae; LEIVA *et al.* (2018) confirmó lo antes señalado y refirió a ambos géneros dentro de la subfamilia Eteoninae (Phyllodocidae) junto a los géneros *Eumida* y *Sige*. SAN MARTÍN *et al.* (2020) erigieron un nuevo género (*Ctenophoricola*) cuyos ejemplares, encontrados como simbioses de medusas, fueron analizados molecularmente, junto con especies de los géneros *Alciopina*, *Torrea* y *Vanadis* encontrando que estaban relacionados y, agrupado con *Eumida* y *Sige*, lo cual apoya la propuesta de ROUSE & PLEIJEL (2001).

En Chile se han registrado hasta ahora ocho géneros y doce especies de Alciopini (Tabla 1, Mapa 4).

Características: cuerpo alargado, hialino, con glándulas segmentales en la base de los parápodos. Prostomio con dos pares de antenas frontales y una medio-dorsal, a veces reducida o ausente. Con un par de ojos laterales esféricos, telescópicos, extraordinariamente desarrollados, de color rojo o anaranjado, con grandes lentes cristalinos (Figs. 5A, C, E, 6A, B, F, G, H)). Órganos nucales con un parche ciliado detrás de los ojos. Probóscide cilíndrica o rectangular y evertible, inerme (rara vez con denticulos córneos), sin mandíbulas, con papilas marginales o largos cuernos laterales. Con tres segmentos anteriores cortos que llevan entre 3 y 5 pares de cirros tentaculares. Los cirros tentaculares no son fácil de observar porque el “cuello” generalmente está contraído y los cirros tentaculares de segmentos adyacentes parecen surgir dorsalmente y ventralmente del mismo segmento. Sin embargo, el cuello puede estirarse girando el animal sobre su dorso,

colocando una aguja roma en su boca y doblando la cabeza hacia un lado. De esa manera se verá que los cirros tentaculares tienen cirróforos y que el cirróforo del primer segmento es, a menudo, ancho y fusionado con la superficie inferior del ojo. Los parápodos de los segmentos anteriores pueden estar reducidos y carecer de quetas; los cirros dorsales de los segmentos 4-5 en las hembras pueden estar modificados formando receptáculos seminales. Los parápodos normales son unirrámeos, cada uno con un lóbulo quetífero cónico y cirros dorsal y ventral foliáceos (Figs. 5B, D, F, H, 6C, I). Las quetas son simples (Fig. 6D) y/o compuestas (Fig. 6E). Con órganos o estructuras glandulares abultadas (glándulas segmentales) ubicadas en la parte posterior de los parápodos, la mayoría de las veces pigmentadas. Branquias y papilas epidérmicas ausentes. El pigidio lleva el ano dorsal y un par de cirros anales.

Los alciopinos son carnívoros (PETTIBONE 1982) y se valen del enorme desarrollo de sus ojos y sus rápidos movimientos natatorios para capturar a sus presas. Todos los alciopinos conocidos son gonocóricos (ROUSE & PLEIJEL 2001), la hembra posee el cuarto o quinto segmento parapodial modificado para actuar como un receptáculo seminal (DAY 1967). Algunas especies son sexualmente dimórficas (*Alciopa*) y otras (*Alciopina parasitica*) son parásitas encontrándose en la cavidad gastrovascular de invertebrados pelágicos como Ctenophora (PETTIBONE 1982). El desarrollo larval es pelágico con larvas planctotróficas o lecitotróficas (ROUSE & PLEIJEL 2001).

Clave para los géneros y especies de Alciopini registradas en Chile

(Modificada de FAUCHALD, 1977)

- 1a Segmentos anteriores con parápodos rudimentarios....2
 1b Segmentos anteriores con parápodos bien desarrollados.....4
 2a Todas las quetas son capilares simples.....*Naiades*.....*N. cantrainii*
 2b Con quetas espiníferas compuestas.....3
 3a Parápodos con un apéndice cirriforme en el ápice del lóbulo quetífero.....*Vanadis*.....8
 3b Parápodos sin apéndice cirriforme en el ápice del lóbulo quetífero.....*Torrea*.....*T. pelagica*
 4a Parápodos con dos apéndices cirriformes en el ápice del lóbulo quetífero; casi todas las quetas son espiníferas

- compuestas.....*Alciopa*.....*A. reynaudii*
 4b Parápodos sin apéndices cirriformes en el ápice del lóbulo quetífero, o con un apéndice simple; con quetas simples o aciculares.....5
 5a Todas las quetas son simples.....6
 5b Con al menos algunas quetas compuestas presentes....7
 6a Parápodos con un apéndice cirriforme.....*Krohnia*.....*K. lepidota*
 6b Parápodos sin apéndices cirriformes.....*Alciopina*.....*A. paumotanus*
 7a Acícula prolongada, extendiéndose más allá del extremo del parápodo.....*Watelio*.....*W. gravieri*
 7b Acícula no prolongada, apenas se extiende más allá del extremo de los parápodos.....*Rhynchonereella*.....10
 8a Probóscide con un par de cuernos laterales.....9
 8b Probóscide sin cuernos laterales.....*V. longissima*
 9a Con quetas a partir del 3er. segmento quetífero; antena media digitiforme.....*V. formosa*
 9b Con quetas a contar del 5to ó 7to segmento quetífero; antena media muy reducida o inconspicua, limitada a una cresta entre los ojos.....*V. minuta*
 10a Queta acicular con el margen serrado; cuerpo pequeño.....*R. petersii*
 10b Queta acicular con el margen liso; cuerpo alargado.....*R. angelini*

Género *Alciopa* AUDOUIN & MILNE EDWARDS, 1833

Características: cuerpo corto. Prostomio pequeño que no se prolonga por delante de los ojos. Probóscide corta, con dos cuernos laterales. Con tres pares de cirros tentaculares ubicados sobre los tres primeros segmentos; el cuarto segmento con parápodos reducidos. Parápodos bien desarrollados a partir del quinto segmento y cada uno con cirros dorsales y ventrales foliáceos y un lóbulo quetífero que termina en dos apéndices cirriformes. Machos con órganos segmentales divididos en porciones dorsales y ventrales. Todas las quetas son espiníferas compuestas muy delgadas.

Alciopa reynaudii AUDOUIN & MILNE EDWARDS, 1833

(Fig. 5C, D, Mapa 4)

Alciopa reynaudii AUDOUIN & MILNE EDWARDS, 1833: 238, pl. 16, figs. 6-11; DAY, 1967: 180, fig. 7.1

l-o; ORENSANZ & RAMÍREZ, 1973: 37-39, pl. 4, figs.4-6; ROZBACZYLO, 1985: 57 (sólo se cita); FERNÁNDEZ-ÁLAMO & THUESEN, 1999: 613; SUÁREZ-MORALES *et al.* 2005: 29-30, fig. 8. *Greeffia celox*: APSTEIN, 1891: 9-10, 16-17, figs. 12-15. *Halodora reynaudii*: CHAMBERLIN, 1919: 139-140.

Registros en Chile: costa de Chile (APSTEIN 1891). *Albatross Expedition* St. 4682 (CHAMBERLIN 1919) (Tabla 2).

Características: cuerpo corto y robusto, de hasta 60 mm de longitud y 6 mm de ancho y hasta 60 segmentos. Prostomio con cuatro antenas frontales y una antena media dorsal reducida a una cresta; ojos dirigidos lateralmente (Fig. 5C). Probóscide corta, con dos cuernos laterales. Con tres pares de cirros tentaculares cortos (el segundo par es el más largo) sobre los tres primeros segmentos; el cuarto segmento lleva cirros dorsales y ventrales y es aqueto. Parápodos bien desarrollados a partir del quinto segmento, cada uno con un cirro dorsal ancho y ovalado, un cirro ventral semejante, pero más pequeño y un lóbulo quetífero terminado en dos apéndices digitiformes y un haz de numerosas quetas (Fig. 5D). Con órganos segmentales pigmentados, presentes a partir del cuarto segmento, además de vesículas por encima y debajo de cada parápodo, a partir del parápodo 13, en ambos sexos. Los cirros ventrales de los segmentos 5, 8 y 9 de las hembras pueden actuar como receptáculos seminales.

Distribución geográfica: en aguas superficiales del Atlántico tropical y subtropical; mar Mediterráneo; océano Pacífico y océano Índico suroccidental (ORENSANZ & RAMÍREZ 1973).

Género *Alciopina* CLAPARÈDE & PANCERI, 1867

Características: cuerpo bastante corto. Prostomio prolongado por delante de los ojos, con la antena media reducida a una simple carena. Probóscide corta, sin cuernos laterales. Con cuatro pares de cirros tentaculares, un par en el primer segmento, dos pares en el segundo y un par en el tercero. El cuarto segmento puede o no tener lóbulos quetíferos y quetas; los segmentos siguientes están bien desarrollados, con cirros parapodiales dorsales y ventrales anchos y foliáceos y con el lóbulo quetífero sin apéndice cirriforme. Papilas genitales bien desarrolladas, ubicadas debajo de los parápodos de los segmentos 9 al 18. Las quetas son simples, capilares y aciculares. Con órganos segmentales oscuros desde el primer quetífero (ORENSANZ & RAMÍREZ 1973).

Alciopina paumotanus (CHAMBERLIN, 1919)

(Mapa 4)

Corynocephalus paumotanus CHAMBERLIN, 1919: 141; TREADWELL, 1943: 37. *Alciopina paumotanus*: DALES & PETER, 1972: 71; SUÁREZ-MORALES *et al.* 2005: 34-35, fig. 12.

Registros en Chile: *Carnegie cruise VII* St. 53, St. 56, St. 63-64 (TREADWELL 1943). *Ccrucero CIMAR 21 - Islas* St. 1, St. 14, St. 18, St. 23, St. 26, St. 28, St. 59, St. 66, St. 75 (Tabla 2).

Características: cuerpo aplanado dorsoventralmente y ancho en la región media. Prostomio redondeado, con cinco antenas, las del par ventral son más largas y robustas que el par dorsal, mientras que la antena media es inconspicua; ojos grandes dirigidos lateralmente. Con cuatro pares de cirros tentaculares sobre los tres primeros segmentos. Cirros parapodiales foliáceos, los dorsales son de mayor tamaño que los ventrales. Con 4 o 5 quetas aciculares simples en los tres primeros quetíferos, luego disminuyen a solo una por parápodo; las quetas capilares simples se presentan desde el quetífero 7 u 8, siendo más abundantes desde el quetífero 13. Con glándulas segmentales pequeñas, con el extremo distal pigmentado, ubicadas detrás del cirro dorsal.

Distribución geográfica: océano Atlántico (SUÁREZ-MORALES *et al.* 2005); océano Pacífico suroriental.

Género *Krohnia* QUATREFAGES, 1866

Características: cuerpo alargado y transparente. Prostomio extendido por delante de los ojos. Margen de la probóscide con papilas, sin cuernos laterales. Con cuatro a cinco pares de cirros tentaculares. El cuarto segmento y los sucesivos con parápodos bien desarrollados que llevan un cirro dorsal y ventral foliáceos y un lóbulo quetífero con un apéndice cirriforme; las quetas son principalmente capilares simples; con quetas aciculares simples. Sin papila genital.

Krohnia lepidota (KROHN, 1845)

(Fig. 5E, F, Mapa 4)

Alciopina lepidota KROHN, 1845: 175. *Krohnia lepidota*: STØP-BOWITZ, 1948: 33; DAY, 1967: 179, fig. 7.1.i-k; DALES, 1957: 129; TEBBLE, 1960: 193, 255, fig. 50; ROZBACZYLO, 1985: 57 (sólo se cita). *Rhynchonerella cincinnata*: CHAMBERLIN, 1919: 146-147.

Registros en Chile: *Albatross Expedition* St. 4689, St. 4702 (CHAMBERLIN, 1919). Estrecho de Magallanes

(GUGLIELMO *et al.* 2014). *Crucero CIMAR 21 - Islas St. 14, St. 16, St. 24* (Tabla 2).

Características: cuerpo alargado, transparente, de hasta 100 mm de largo total, con manchas oscuras ventrales y con una fila doble de pequeñas manchas conspicuas a lo largo de la línea media ventral y otra en las bases de los parápodos. Probóscide corta y cilíndrica, de superficie rugosa uniforme, con papilas marginales (Fig. 5E). Prostomio pequeño, anteriormente cónico y romo, con cuatro antenas frontales papilosas que surgen muy juntas; la antena media-dorsal está bien desarrollada y es digitiforme. Los ojos son muy grandes y están dirigidos ligeramente hacia adelante. Con cuatro pares de cirros tentaculares; en el primer segmento hay solo un par de cirros cilíndricos; los cirros dorsales del tercer segmento tienen una longitud igual al ancho del segmento más el parápodo y mucho más largos que los dorsales del segundo o del primer segmento; los cirros ventrales del segundo segmento son pequeños y cilíndricos, los cirros ventrales del tercer segmento son cirros normales, pequeños y laminares. El segmento 4 y todos los segmentos siguientes con un cirro dorsal foliáceo muy grande con un ápice puntiagudo (Fig. 5F), un cirro ventral similar pero más pequeño y un lóbulo quetigero con un apéndice cirriforme muy corto y una acícula proyectada. Los primeros segmentos llevan unas pocas quetas aciculares largas y simples y también quetas capilares simples, pero los segmentos posteriores tienen solo quetas capilares finas. Las glándulas segmentales son pequeñas y se ubican en posición dorsal-posterior al parápodo, desde aproximadamente el tercer parápodo.

Distribución geográfica: océano Atlántico tropical y subtropical; mar Mediterráneo (DAY 1967); océano Pacífico suroriental.

Naiades DELLE CHIAJE, 1830

Características: cuerpo corto y abultado. Prostomio no proyectado en frente de los ojos. Probóscide corta, con cuernos laterales indistintos. Con tres pares de cirros tentaculares seguidos de tres parápodos con acículas, pero sin quetas. Los parápodos siguientes con un cirro dorsal y ventral foliáceo, un lóbulo quetigero sin apéndice cirriforme, pero con una acícula proyectada. Todas las quetas son capilares simples (DAY 1967).

Naiades cantrainii DELLE CHIAJE, 1830

(Fig. 5G, H, Mapa 4)

Naiades cantrainii DELLE CHIAJE, 1830: pl. 82, figs. 14, 18, 21; DALES, 1957: 113-115, figs. 18-20; TEBBLE, 1960:

184, 257, fig. 51; ROZBACZYLO, 1985: 57 (sólo se cita). *Alciopa cantrainii*: APSTEIN, 1891:4, 16; CHAMBERLIN, 1919: 130-131. *Alciopa distorta* TREADWELL, 1943: 35, pl. 1, figs. 16-17, pl. 2, fig. 18

Registros en Chile: costa de Chile (APSTEIN 1891). *Albatross Expedition* St. 4681, St. 4702 (CHAMBERLIN 1919). *Crucero CIMAR 21- Islas St. 20, St. 35* (Tabla 2).

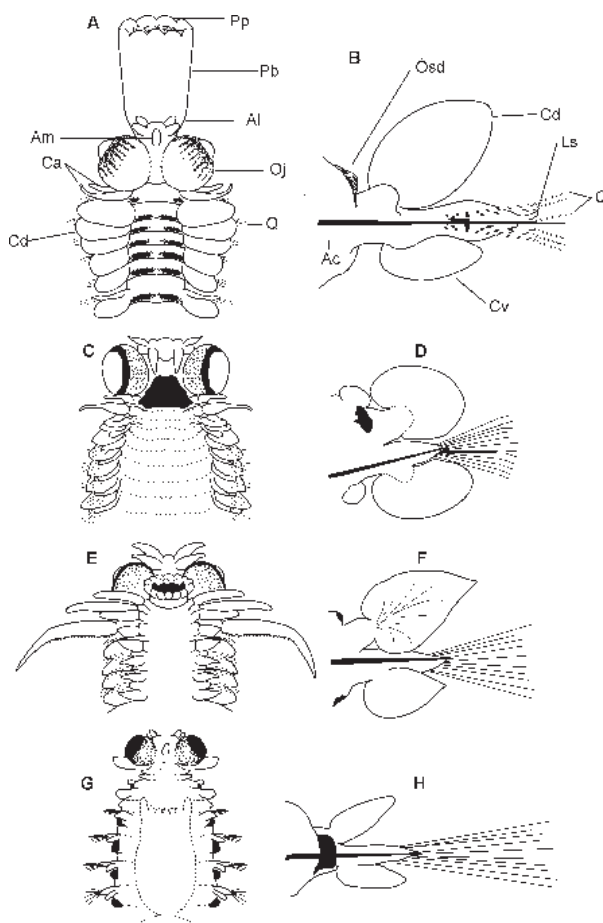


Fig. 5. Dibujo esquemático de un representante tipo del grupo Alciopini. A) extremo anterior del cuerpo en vista dorsal; B) parápodo en vista anterior. Género *Alciopa* (*A. reynaudii*); C) extremo anterior en vista ventral; D) parápodo 18 en vista posterior. Género *Krohnia* (*K. lepidota*); E) extremo anterior en vista ventral con el extremo de la probóscide evertida; F) parápodo medio en vista posterior. Género *Naiades* (*N. cantrainii*); G) extremo anterior con la probóscide vista por transparencia; H) parápodo medio en vista posterior. Dibujos modificados de DAY (1967), escalas omitidas. (Ac: acícula; Al: antena lateral; Am: antena media; Ca: cirros anteriores; Cd: cirro dorsal; Cv: cirro ventral; Ls: lóbulo supra-acicular; Oj: ojos; Ósd: órgano segmental dorsal; Pb: probóscides; Pp: papilas; Q: quetas)

Características: el cuerpo es abultado, y circular en sección transversal, hasta 100 mm de largo total, con cerca de 100 segmentos. Margen anterior del prostomio en línea con los ojos; las antenas frontales son subiguales, y la antena media es pequeña y ovoide (Fig. 5G). Probóscide ancha y corta con el margen rizado y con cuernos laterales cortos. Con tres pares de cirros tentaculares (un par en cada segmento); el primer quetífero par ubicado sobre un cirróforo abultado adherido a la superficie inferior del ojo; son cortos, pero más largos que el segundo y tercer par que son muy pequeños. Los segmentos 4-6 están frecuentemente contraídos y llevan un cirro dorsal y ventral pequeños, más un lóbulo quetífero pequeño, sin quetas. En las hembras los parápodos del quinto segmento son abultados, y actúan como receptáculos seminales. Desde el segmento 7, que corresponde al primer quetífero normal, y todos los segmentos siguientes, poseen un cirro dorsal hastado, un cirro ventral ligeramente más corto y un lóbulo quetífero cónico más largo con una acícula proyectada (Fig. 5H), pero sin apéndice cirriforme. Las quetas forman un abánico de capilares simples. Desde el primer quetífero (segmento 6 o 7) hacia atrás, con grandes órganos segmentales oscuros, ubicados posteriores a los parápodos.

Distribución geográfica: ampliamente distribuida en aguas tropicales y subtropicales, principalmente superficiales de los océanos Atlántico (localidad tipo: golfo de Nápoles, mar Mediterráneo), Índico y Pacífico (TREADWELL 1934; 1943; DAY 1967); CHAMBERLIN (1919) la registró entre Perú y Rapa Nui (Sta. 4681: 18°47' S, 89°26' W). En las costas de Chile APSTEIN (1891), encontró esta especie aproximadamente frente a Arica a 1085 millas al oeste, entre 0-300 brazas de profundidad (*Albatross Expedition* St. 4681, St. 4702).

Género *Rhynchonereella* COSTA, 1864

Características: cuerpo alargado y delgado. Prostomio prolongado por delante de los ojos. Probóscide corta, con pequeñas papilas marginales y sin cuernos laterales. Los segmentos 1-3 con 4 ó 5 pares de cirros tentaculares. Desde el segmento 4 hacia atrás los parápodos están completamente desarrollados, cada uno con un cirro dorsal y ventral foliáceo y un lóbulo quetífero terminado en un apéndice cirriforme. Las quetas son principalmente compuestas y espiníferas, pero también pueden encontrarse quetas aciculares simples o compuestas, al menos en los parápodos anteriores (DAY 1967).

Rhynchonereella angelini (KINBERG, 1866)

(Fig. 6A-C, Mapa 4)

Krohnia angelini KINBERG, 1866: 242.
Rhynchonereella pycnocera: CHAMBERLIN, 1919: 147-150, pl.25, figs. 7-8, pl. 26, figs. 1-6; TREADWELL, 1943: 36-37. *Rhynchonereella angelini*: DALES, 1957: 133, figs. 44-46; TEBBLE, 1962: 404-403, text-figs. 13, 14, a, b, c; DAY, 1967: 190, fig. 7.4.e-h; ROZBACZYLO, 1985: 57 (sólo se cita); SUÁREZ-MORALES *et al.* 2005: 32-33, figs. 9 d-f.

Registros en Chile: *Albatross Expedition* St. 4683 (CHAMBERLIN, 1919). *Carnegie cruise VII* St. 57, St. 60, St. 66 (TREADWELL, 1943) (Tabla 2).

Características: cuerpo alargado, de hasta 120 mm de largo y alrededor de 150 segmentos. Los órganos segmentales aparecen en el décimo par de parápodos como abultamientos oscuros detrás de los cirróforos dorsales. El prostomio y la parte dorsal anterior son más o menos oscuros o con bandas dorsales transversales oscuras. Prostomio con un lóbulo anterior separado, frente a los ojos, con cuatro antenas frontales robustas, bien separadas; la antena media es ovoide y está situada en la parte posterior del prostomio entre los ojos (Fig. 6A-B). Los ojos son grandes, pero los lentes son más bien pequeños. Con cinco pares de cirros tentaculares; los dorsales del segundo y tercer par son subiguales y más largos que los del primer segmento; los ventrales del segundo y tercer segmento son relativamente largos. A partir del segmento 4 todos los parápodos son grandes y totalmente formados, con un cirro dorsal cordiforme que cubre el lóbulo quetífero (Fig. 6C) un cirro ventral más pequeño y alargado y un lóbulo quetífero con un largo apéndice cirriforme, que es más alargado en los parápodos posteriores que en los anteriores. Todas las quetas son compuestas e incluyen formas aciculares robustas con pequeños ápices lisos, y espiniformes delgadas con hojas cortas. Las quetas aparecen en el segmento 4 y al principio son principalmente aciculares con hasta 15 por fascículo, pero van disminuyendo y las espiniformes se hacen más numerosas.

R. angelini y *R. petersii* pueden diferenciarse por las siguientes características: en *R. angelini* las hojas de las quetas aciculares son lisas; el cuerpo es muy grande alcanzando hasta 120 mm, y tanto el prostomio como el dorso anterior son oscuros, mientras que en *R. petersii* las hojas de las quetas aciculares son aserradas; el cuerpo es pequeño, no superior a 30 mm, y la cabeza no es pigmentada.

Distribución geográfica: aguas cálidas del océano Atlántico norte y sur; mar de China (DAY 1967); océano Pacífico suroriental.

Rhynchonereella petersii (LANGERHANS, 1880)
(Mapa 4)

Alciopa (Halodora) petersii LANGERHANS, 1880: 312, lám. 17, fig. 19. *Callizona setosa*: GRANATA, 1911: 60-61, pl. 4, fig. 4. *Corynocephalus magnachaetus* TREADWELL, 1943: 37. *Rhynchonereella petersii*: DALES, 1957: 133; DAY, 1967: 192, fig. 7.4.i-m; TEBBLE, 1962: 398-400, text-fig. 12a, b, c; ORENSANZ & RAMÍREZ, 1973: 46-47, pl. 8, figs. 6-10; ROZBACZYLO, 1985: 58 (sólo se cita); FERNÁNDEZ-ÁLAMO & THUESSEN, 1999: 600; SUÁREZ-MORALES *et al.*, 2005: 31-32, figs. 9 a-c.

Registro en Chile: *R.N. Liguria* St. XIII (GRANATA 1911). *Crucero CIMAR 21 - Islas* St. 1, St. 2, St. 3, St. 4, St. 8, St. 9, St. 10, St. 11, St. 12, St. 18, St. 24, St. 40, St. 55, St. 71 (Tabla 2).

Características: cuerpo alargado, delgado y transparente, de hasta 20 mm de longitud y 0,5 mm de ancho, con alrededor de 60 segmentos quetíferos. Con órganos segmentales no pigmentados hasta el décimo segundo parápodo, y luego formando bandas oscuras entre los parápodos consecutivos. El prostomio se proyecta ligeramente delante de los ojos y lleva cuatro antenas frontales robustas que surgen muy juntas desde el ápice y una dorsal más pequeña más atrás. Con los ojos dirigidos oblicuamente hacia adelante y ligeramente hacia abajo. Probóscide corta y robusta, con un círculo distal de 10 a 12 papilas marginales redondeadas. Con cuatro pares de cirros tentaculares, los que aumentan gradualmente en longitud de adelante hacia atrás; el par dorsal del segmento 3 igual al ancho del segmento y más largos que los dorsales del segmento 2 y estos más largos que los del segmento 1; los cirros tentaculares ventrales del segundo segmento son cortos y los cirros ventrales del tercer segmento son foliáceos. Todos los parápodos con un corto apéndice cirriforme. Los parápodos anteriores con un gran cirro dorsal cordiforme y un cirro ventral más pequeño. Los parápodos medios con cirros más alargados. Quetas de dos tipos: (1) espiniformes compuestas delgadas, al principio con hojas cortas pero luego con hojas largas y finas, y (2) quetas aciculares compuestas, en número de 1 a 2 por parápodo y de posición ventral, con la pieza distal en forma de hoja aserrada, oblicuamente estriada. Parápodos anteriores con algunas quetas intermedias entre ambos tipos, pero

en los posteriores son claramente diferenciables (DAY 1967; ORENSANZ & RAMÍREZ 1973).

Distribución geográfica: mar Mediterráneo; aguas cálidas del océano Atlántico norte y Pacífico norte (DAY 1967), océano Índico sudoccidental (ORENSANZ & RAMÍREZ 1973); océano Pacífico suroriental.

Género *Torrea* QUATREFAGES, 1850

Características: cuerpo alargado y cilíndrico. Prostomio no prolongado por delante de los ojos. Probóscide larga, con un par de cuernos laterales. Con tres pares de cirros tentaculares sobre los tres primeros segmentos. Los segmentos 4 y 5 con quetas, pero con lóbulos quetíferos reducidos; en las hembras los cirros dorsales de ambos segmentos están agrandados y forman receptáculos seminales. A partir del segmento 6, todos los parápodos con cirros dorsal y ventral foliáceos y un lóbulo quetífero cónico sin apéndice cirriforme. Todas las quetas son compuestas y espiniformes. Con órganos segmentales pigmentados de color oscuro (DAY 1967; ORENSANZ & RAMÍREZ 1973).

Torrea pelagica CHAMBERLIN, 1919

(Fig. 6F, G, Mapa 4)

Torea pelagica [sic] CHAMBERLIN, 1919: 131-133, pl. 24, figs. 4-9; TREADWELL, 1943: 5; *Torrea pelagica*: ROZBACZYLO, 1985:58 (sólo se cita); ROZBACZYLO *et al.*, 2004:13.

Registros en Chile: *Albatross Expedition* St. 4700 (CHAMBERLIN 1919). *Crucero CIMAR 5 - Islas Oceánicas* St. 5, St. 8, St. 23, St. 27, St. 35; *Crucero CIMAR 6 - Islas Oceánicas* St. 59, St. 65 (ROZBACZYLO *et al.* 2004). *Crucero CIMAR 21 - Islas* St. 12, St. 13, St. 14, St. 53 (Tabla 2).

Características: cuerpo muy delgado y transparente. Prostomio con una protuberancia redondeada en la parte media anterior (Fig. 6D, E). Probóscide delgada. Primer par de parápodos corto, pero se incrementan regularmente en largo a medida que se avanza hacia la zona caudal. Con órganos segmentales de color oscuro. Quetas muy finas y transparentes, con piezas distales agudas y delgadas.

Distribución geográfica: océano Pacífico suroriental.

Género *Vanadis* CLAPARÈDE, 1870

Características: cuerpo largo y delgado. Prostomio no prolongado por delante de los ojos; con la antena media-dorsal desarrollada, reducida o ausente. Probóscide

larga, con un par de cuernos laterales. Con tres pares de cirros tentaculares dispuestos sobre los tres primeros segmentos. Los primeros 1 a 5 pares de parápodos (segmentos 4-10) están reducidos, pueden carecer de quetas y de lóbulos quetíferos. Los cirros dorsales de los segmentos 4 y/o 5 de las hembras, actúan como receptáculos seminales. Parápodos normales con cirros dorsales y ventrales foliáceos y con lóbulos quetíferos terminados en un apéndice digitiforme. Todas las quetas son espiníferas compuestas. Con órganos segmentales pigmentados generalmente presentes en los segmentos normales (DAY 1967; ORENSANZ & RAMÍREZ 1973).

Vanadis crystallina GREEFF, 1876

(Mapa 4)

Vanadis crystallina GREEFF, 1876: 68-69, pl. 4, figs. 35-39; STØP-BOWITZ, 1948: 27, fig. 19 a-b; DALES, 1957: 118-119, figs. 25-28; TEBBLE, 1960: 186-187, 252-255; 1962: 390; FERNÁNDEZ-ÁLAMO & THUESEN: 1999: 600; ROZBACZYLO *et al.* 2004:14; SUÁREZ-MORALES *et al.* 2005: 26-27, fig. 5. *Vanadis crystallina crystallina*: DAY, 1967: 182, fig. 7.2.f-g; STØP-BOWITZ, 1981: 480.

Registros en Chile: *Crucero CIMAR 6 – Islas Oceánicas* St. 69 (ROZBACZYLO *et al.* 2004). *Crucero CIMAR 21 - Islas* St. 11, St. 12, St. 24 (Tabla 2).

Características: prostomio con dos pares de antenas frontales pequeñas (las más ventrales son las más largas), y una antena media más corta, digitiforme. Los ojos son muy grandes y están dirigidos lateralmente. Con tres pares de cirros tentaculares, un par en cada uno de los tres primeros segmentos. El primer par se ubica sobre grandes cirróforos unidos a la superficie inferior de los ojos y sus extremos solo alcanzan su margen exterior; el segundo par más corto y el tercer par un poco más corto aún. Probóscide larga, con dos largos cuernos laterales y entre ellos un labio membranoso dividido en cuatro a seis papilas trilobuladas. Los segmentos 4 al 10 con parápodos reducidos, con los cirros ventrales y los lóbulos quetíferos pequeños. Los segmentos corporales normales con grandes cirros dorsales ovales dos veces más largos que anchos, los cirros ventrales al menos la mitad del tamaño de los dorsales y un lóbulo quetífero con un largo apéndice cirriforme. Los órganos segmentales son como cojines ovales, se ubican detrás de los troncos parapodiales y están pigmentados desde aproximadamente el segmento 7 al 11 hacia atrás (ROZBACZYLO *et al.* 2004).

Observaciones: DALES (1957) indica que *V. crystallina* y *V. minuta* pueden ser confundidas y las compara señalando varias características contrastantes. De acuerdo con DALES (1957), el único registro previo que había en el Pacífico sería el de un espécimen descrito por TREADWELL (1928) como *V. collata*, recolectado durante la expedición *Arcturus*, en la región de las islas Galápagos (2°0'S, 89°30'W).

Distribución geográfica: mar Mediterráneo, golfo de Nápoles (localidad tipo); océano Atlántico (DAY 1967); océano Atlántico sur hasta el límite sur de la Convergencia subtropical (TEBBLE 1960); océano Pacífico suroccidental.

Vanadis formosa CLAPARÈDE, 1870

(Fig. 6H, I, Mapa 4)

Vanadis formosa CLAPARÈDE, 1870: 480; CHAMBERLIN, 1919: 134-135; STØP-BOWITZ, 1948: 25; 1981: 480; ROZBACZYLO, 1985: 58 (sólo se cita); FERNÁNDEZ-ÁLAMO & THUESEN: 1999: 600; ROZBACZYLO *et al.* 2004: 15; SUÁREZ-MORALES *et al.* 2005: 25-26, figs. 4 c-d. *Vanadis latocirrata*: APSTEIN, 1891: 7-8, figs. 9-11. *Vanadis uncinata* TREADWELL, 1943: 36. *Vanadis fuscipunctata* TREADWELL, 1906: 1159, figs. 29-31; 1943:36.

Registros en Chile: costa de Chile (APSTEIN 1891). *Albatross Expedition* St. 4682, St. 4686, St. 4691 (CHAMBERLIN 1919). *Carnegie cruise VII* St. 54 (como *Vanadis uncinata*, TREADWELL 1943). *Crucero CIMAR 5 – Islas Oceánicas* St. 5, St. 16, St. 35 (ROZBACZYLO *et al.* 2004). *Carnegie cruise VII* St. 53, St. 54, St. 56, St. 57, St. 63, St. 63-64, St. 64, St. 64-65 (como *Vanadis uncinata*, TREADWELL 1943) (Tabla 2).

Características: cuerpo de hasta 180 mm de largo total y 200 segmentos. Prostomio con las antenas frontales superiores cortas, y las inferiores más largas; la antena media es digitiforme. Los ojos están dirigidos lateralmente (Fig. 6H). La probóscide es larga, con un par de cuernos laterales y una papila trilobulada entre ambos. Con tres pares de cirros tentaculares; el primer par se encuentra ubicado sobre un cirróforo abultado adherido a la superficie inferior del ojo, son delicados y más largos que los otros. El cuarto y quinto segmento sin lóbulos quetíferos y en las hembras el cirro dorsal de ambos se alarga para actuar como receptáculo seminal. El primer lóbulo quetífero y quetas se encuentran en el sexto segmento. Los primeros parápodos son pequeños, el lóbulo quetífero y el cirro ventral, miden más de

la mitad de largo que el cirro dorsal. Parápodos del décimo segundo segmento con cirros dorsales grandes y foliáceos, el lóbulo quetígero con un apéndice cirriforme largo y los cirros ventrales foliáceos y pequeños (Fig. 6I). Con órganos segmentales como cojinetes ovales detrás de los parápodos y pigmentados a partir del segmento 7 (segundo quetígero) hacia atrás (DAY 1967).

STØP-BOWITZ (1948) consideró a *Vanadis fuscipunctata* TREADWELL, 1906 como sinónimo de *V. formosa*, por lo que los registros para Chile de *V. fuscipunctata* se han adicionado a los de *V. formosa*.

Distribución geográfica: mar Mediterráneo, golfo de Nápoles (localidad tipo); en aguas cálidas y tropicales del océano Atlántico y Pacífico (DAY 1967); océano Pacífico suroriental.

Vanadis longissima (LEVINSEN, 1885)

(Mapa 4)

Rhynchonereella longissima LEVINSEN, 1885: 330-331, figs. 7-10. *Vanadis longissima*: DALES, 1957: 121-123, figs. 31-33; TEBBLE, 1960: 187-188, 224, fig. 27; 1962: 392-394, text-fig. 8; DAY, 1967: 186, fig. 7.3.a-c; ORENSANZ & RAMÍREZ: 1973: 42-43, pl. 5, figs. 5-7; ROZBACZYLO, 1985: 58 (sólo se cita); ROZBACZYLO *et al.* 2004: 15.

Registros en Chile: *Crucero CIMAR 5 – Islas Océánicas St. 5* (ROZBACZYLO *et al.* 2004) (Tabla 2).

Características: cuerpo muy largo y delgado; con bandas oscuras dorsales en 1 a 2 segmentos que se extienden desde los órganos segmentarios a través del

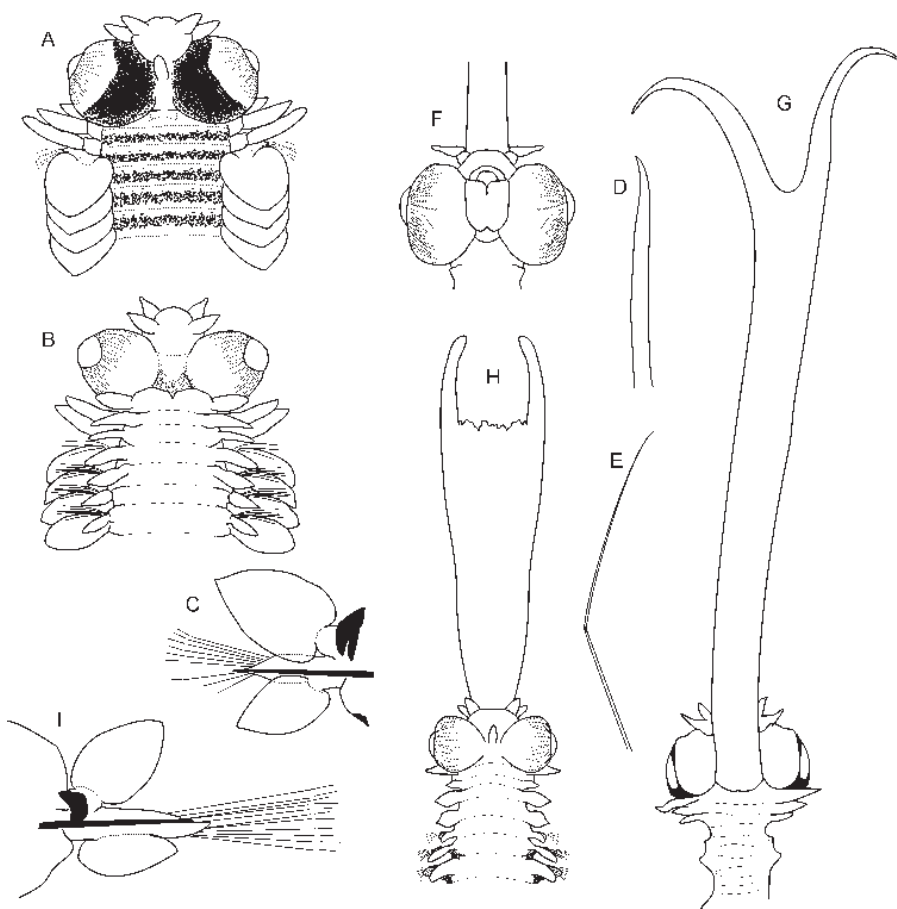


Fig. 6. Género *Rhynchonereella* (*R. angelini*), A) extremo anterior en vista dorsal; B) extremo anterior en vista ventral; C) parápodo de la región media en vista posterior (dibujos modificados de DAY (1967), escalas omitidas); D) queta acicular; E) queta compuesta; Género *Torrea* (*T. pelagica*), F) extremo anterior en vista ventral (parápodos excluidos), con probóscide evaginada; G) prostomio en vista dorsal con probóscide evertida; (dibujos modificados de CHAMBERLIN (1919), escalas omitidas). Género *Vanadis* (*V. formosa*), H) extremo anterior de ejemplar hembra en vista dorsal; I) parápodo medio en vista posterior. Dibujos modificados de DAY (1967), escalas omitidas.

dorso, en intervalos de 5 a 10 segmentos dando una apariencia barreada a todo el gusano. El prostomio lleva los ojos dirigidos oblicuamente hacia abajo y hacia afuera. La antena media y las frontales son digitiformes. Probóscide sin cuernos laterales, pero con aproximadamente 12 papilas marginales. Con tres pares de cirros tentaculares sobre los tres primeros segmentos (un par por segmento), el primer par es robusto y están montados en amplios cirróforos unidos a la superficie inferior de los ojos y su punta solo llega al margen exterior, el segundo par es más corto y más delgado y el tercero aún más corto. Los parápodos de los segmentos 4 al 8 están reducidos y carecen de lóbulos quetíferos y de quetas, las que recién aparecen en los segmentos 7 al 9; todos los cirros ventrales son pequeños y los del segmento 4 son una simple papila. Los cirros dorsales de los segmentos 4 y 5 se presentan dilatados en las hembras para funcionar como receptáculos seminales. Los parápodos están completamente desarrollados desde el segmento 10, aproximadamente, y están constituidos por un cirro dorsal lamelar más largo que ancho, un lóbulo quetífero largo terminado en un largo apéndice cirriforme y un cirro ventral más pequeño, pero similar al dorsal. Todas las quetas son espiniformes compuestas, finas (ROZBACZYLO *et al.* 2004).

Distribución geográfica: paso Drake, al sur de las islas Hermite (MONRO 1930); en aguas tropicales y subtropicales del Pacífico norte y Atlántico (ORENSANZ & RAMÍREZ 1973); océano Pacífico suroriental.

Vanadis minuta TREADWELL, 1906

(Mapa 4)

Vanadis minuta TREADWELL, 1906: 1158, figs. 25-27; STØP-BOWITZ, 1948: 30; 1981: 480; DALES, 1957: 119; HARTMAN: 1966: 190; TEBBLE, 1962: 390; FERNÁNDEZ-ÁLAMO & THUESEN, 1999: 600; ROZBACZYLO *et al.* 2004: 16.

Registros en Chile: *Crucero CIMAR 5 – Islas Océánicas* St. 35 (ROZBACZYLO *et al.* 2004). *Crucero CIMAR 21 - Islas* St. 8, St. 11, St. 13, St. 14, St. 16, St. 18, St. 20, St. 23, St. 24, St. 26, St. 28, St. 30, St. 35, St. 40, St. 53, St. 55, St. 59, St. 66, St. 71, St. 75, St. 76, St. 79 (Tabla 2).

Características: el cuerpo es pequeño y delgado. Ojos dirigidos lateralmente y ligeramente hacia adelante. Las antenas frontales están bien desarrolladas, las del par inferior son dos veces más largas que las del par superior. La antena media está reducida a una simple

cresta dorsal a penas distinguible. Probóscide con un par de largos cuernos laterales y un reborde marginal liso entre ellos, aunque cuando se contraen el reborde se ve plisado simulando papilas. Con tres pares de cirros tentaculares sobre los tres primeros segmentos (un par en cada uno); el primer par está montado en cirróforos aplanados unidos a la superficie inferior de los ojos y sus puntas se proyectan más allá de sus márgenes externos; los del segundo y tercer pares son subiguales y apenas alcanzan el final del cirróforo del primer par. Los parápodos de los segmentos 4 al 8 ó 9 están reducidos y carecen de lóbulos y quetas, de manera que el primer quetífero se ubica en el segmento 9 ó 10. Los segmentos de la parte media del cuerpo tienen cirros dorsales ovalados, apenas dos veces tan largos como anchos, cirros ventrales laminares y lóbulos quetíferos con un largo apéndice cirriforme. Todas las quetas son espiniformes compuestas delgadas, y la hoja como una espada. En los machos, los cirros dorsales de los segmentos 4 y 5 no son notoriamente más grandes que los del segmento 6 y 7. Las hembras con receptáculos seminales en los cirros dorsales del segmento 5 solamente. Órganos segmentales como barras verticales detrás de los parápodos, pero no están pigmentadas o solo débilmente a partir del segmento 12 hacia atrás (ROZBACZYLO *et al.* 2004).

Distribución geográfica: en aguas del océano Pacífico y región de Hawaii (DALES 1957); en el océano Atlántico (SUÁREZ-MORALES *et al.* 2005); océano Pacífico suroriental.

Género *Watelio* STØP-BOWITZ, 1948

Características: con cuatro pares de cirros tentaculares. Con quetas capilares simples y compuestas. Cirros parapodiales dorsales y ventrales lanceolados, los cirros ventrales de los primeros segmentos son acintados y muy largos.

Watelio gravieri (BENHAM, 1929)

(Mapa 4)

Callizona gravieri BENHAM, 1929: 190. *Watelio longifoliata* STØP-BOWITZ, 1948: 37, fig. 23 a-d. *Watelio gravieri*: DALES, 1957: 134-135, figs. 47-50; ROZBACZYLO *et al.* 2004: 16.

Registros en Chile: *Crucero CIMAR 5 – Islas Océánicas* St. 21 (ROZBACZYLO *et al.* 2004) (Tabla 2).

Características: cuerpo alargado, transparente, y un poco aplanado dorsoventralmente. Probóscide con

papilas lanceoladas similares, alrededor del margen. Prostomio proyectado al frente de los ojos, con dos pares de antenas frontales muy pequeñas y una antena media pequeña entre los ojos. Con cuatro pares de cirros tentaculares; los segmentos siguientes presentan el cirro parapodial ventral excepcionalmente más largo que el cirro dorsal. El lóbulo quetífero posee un apéndice corto, romo, ubicado dorsalmente a la acícula la cual es extremadamente larga, robusta, y se proyecta desde la punta del lóbulo quetífero a una distancia igual al largo del lóbulo mismo; con numerosas quetas compuestas, principalmente largas y delgadas, pero también algunas quetas simples delgadas se encuentran en la parte ventral del manójo. Los órganos segmentales son oscuros y pequeños, con una gran proyección cónica sobresaliente en el lado ventral cerca de la base de cada parápodo (ROZBACZYLO *et al.* 2004).

Distribución geográfica: Nueva Zelanda; Atlántico norte y sur de las Azores (DALES 1957); océano Pacífico suroriental.

Familia POLYNOIDAE KINBERG, 1856

Las especies que integran la familia Polynoidae KINBERG, 1856 son conocidas en general como gusanos escamosos (“*scale worms*”). Son uno de los grupos taxonómicos mejor definidos morfológicamente debido a la posesión de escamas o élitros. Son principalmente formas bentónicas, sin embargo, existen unos pocos representantes holoplanctónicos, cuyas especies pertenecen a la subfamilia Polynoinae (SUÁREZ-MORALES *et al.* 2005). Se caracterizan por el gran desarrollo de los parápodos, especialmente del neurópodo, de los cirros parapodiales dorsales, las antenas, palpos y cirros tentaculares. Más información sobre esta familia se puede encontrar en los trabajos de CHAMBERLIN (1919), PETTIBONE (1966) y ROUSE & PLEIJEL (2001).

En Chile se han registrado dos especies de Polynoidae holoplanctónicos (Tabla 1, Mapa 5).

Clave para los géneros y especies de Polynoidae holoplanctónicos registrados en Chile

1a Notópodos pequeños, sólo con notoacícula; todas las neuroquetas son distalmente enteras, de dos tipos, gruesas y rectas o más delgadas y capilares; prostomio con las dos antenas laterales insertas ligeramente ventrales (subterminales); con 14 pares de élitros.....*Podarmus*.....*P. ploa*
1b Notópodos ausentes; las neuroquetas superiores son

capilares, las inferiores son más gruesas y ligeramente aserradas; prostomio con las dos antenas laterales insertas en la parte anterior (terminales); con 12 a 13 pares de élitros.....*Drieschia*.....*D. nans*

Género *Drieschia* MICHAELSEN, 1892

Características: el cuerpo es corto con 28 a 32 segmentos y 13 pares de élitros que cubren el dorso. La antena media y las laterales están insertas terminalmente al mismo nivel. Los cirros dorsales son largos con cirróforos con forma de salchichas. Los notópodos son rudimentarios y no hay notoquetas. Las neuroquetas incluyen un grupo superior con hojas largas, delgadas y casi lisas y un grupo inferior de quetas más gruesas con hojas que se van ahusando, con espinas y que terminan en puntas unidentadas (DAY 1967). Más información en CHAMBERLIN (1919).

Drieschia nans (CHAMBERLIN, 1919)

(Fig. 7A, Mapa 5)

Plotolepis nans CHAMBERLIN, 1919: 41-44, pl.7, figs. 3-4. *Drieschia nans*: ROZBACZYLO, 1985: 26 (sólo se cita); ROZBACZYLO *et al.* 2004: 17.

Registros en Chile: *Albatross Expedition* St. 4694 (CHAMBERLIN, 1919). *Crucero CIMAR 6 – Islas Oceánicas* St. 66, St. 78 (ROZBACZYLO *et al.* 2004) (Tabla 2).

Características: la longitud máxima es de 8,6 mm desde la parte anterior del prostomio hasta el parápodo 13, en un ejemplar incompleto, y su ancho máximo de 6,1 mm, a la altura del parápodo 10; el cuerpo y sus apéndices son incoloros, translúcidos; prostomio levemente más largo que ancho, con una escisión media anterior en la que se encuentra el cirróforo de la antena media y a cada lado se encuentran las antenas laterales; posteriormente presenta una lengüeta triangular en cuyo interior se proyecta la parte anterior del segundo segmento; con dos pares de ojos pequeños, los del par anterior más separados y los de cada lado más próximos entre sí; dos pares de cirros tentaculares, los dorsales y ventrales de igual longitud (Fig. 7A). Los parápodos son largos y relativamente delgados, sin lóbulo notopodial ni quetas notopodiales; neurópodos alargados, con numerosas quetas dispuestas como un abanico, en dos grupos, uno ventral con 2 a 5 quetas más gruesas y cortas y uno dorsal con quetas más numerosas, largas y delgadas; los cirros notopodiales se encuentran unidos en el extremo basal sobre los parápodos; sus cirróforos son notoriamente grandes, inflados, subcilíndricos; los

cirrostilos son notoriamente largos; el quinto par de notocirros son marcadamente diferentes de los demás. Más información en CHAMBERLIN (1919) y ROZBACZYLO *et al.* (2004).

Distribución geográfica: Solo conocida por su localidad tipo, Rapa Nui.

Género *Podarmus* CHAMBERLIN, 1919

Características: cuerpo corto que se estrecha posteriormente, incoloro y transparente, compuesto de relativamente pocos segmentos, entre 30 y 45. El prostomio es bilobulado, redondeado, sin picos cefálicos; con 3 antenas largas con ceratóforos distinguibles; la antena media se inserta en la muesca anterior y las antenas laterales se insertan de forma ligeramente ventral (subterminalmente). Con un par de palpos. Segmento tentacular aqueto, con dos pares de cirros tentaculares largos. Con un par de largos cirros ventrales o cirros bucales en el segmento 2 (primer quetífero). Los parápodos son subbirrámeos. Los notópodos son pequeños, sólo con notoacículas. Los neurópodos son alargados con lamelas pre y postquetales. Con dos tipos de neuroquetas: 1) largas, delgadas, con gruesos bordes basalmente y puntas capilares, 2) más cortas, con pocos dientes, y con puntas ligeramente ganchudas. Con 14 a 18 pares de élitros (a menudo se pierden). Los cirros dorsales en los segmentos sin élitros son largos y subulados. Los cirros ventrales son cortos y subulados. Con un par de cirros anales largos. Con procesos glandulares elevados en la base de los cirros ventrales y en la base ventral de los parápodos; con filas de prominencias glandulares sobre los bordes posteroventrales de los neurópodos y con grandes estructuras glandulares en la parte superior de los neurópodos.

Podarmus ploa CHAMBERLIN, 1919

(Fig. 7B, C, Mapa 5)

Podarmus ploa CHAMBERLIN, 1919: 46-47, pl.6, fig. 6, pl.7, figs.1-2; PETTIBONE, 1966:200-204, figs. 24-26 (revisión del holotipo); ROZBACZYLO, 1985:36 (sólo se cita). *Podarmus atlanticus* MONRO, 1930: 42, fig. 7; STØP-BOWITZ, 1948: 13, fig. 9. *Ancistrostylis longicirrata* BERKELEY & BERKELEY, 1961: 658, figs. 5-7.

Registro en Chile: *Albatross Expedition* St. 4694 (CHAMBERLIN 1919) (Tabla 2).

Características: el cuerpo es transparente, de hasta 13 mm de largo y 4 mm de ancho, incluyendo las quetas, hasta

45 segmentos. El cuerpo es más ancho hacia la región anterior, y ahusándose hacia las zonas anterior y posterior. Convexo dorsalmente y aplanado ventralmente, con los parápodos muy largos que exceden el ancho del cuerpo. El prostomio es bilobulado, redondeado anteriormente, sin picos cefálicos. El ceratóforo de la antena media ubicado en la muesca anterior; las antenas laterales con ceratóforos ubicados casi al mismo nivel del de la antena media, pero insertos ligeramente más ventrales. Con un par de gruesos palpos contráctiles, ahusados, con un par de procesos glandulares claviformes bajo los palpos. Con dos pares de ojos levemente coloreados (Fig. 7B). El primer segmento quetífero (segmento 2 o segmento bucal), lleva el primer par de elitróforos y una proyección media-dorsal semicircular que se extiende hacia la parte posterior del prostomio. Los élitros son relativamente grandes (por lo general se pierden) y transparentes con pequeñas papilas. Los parápodos son subbirrámeos; con los notópodos cortos, cónicos, sobre el lado ántero-dorsal de los neurópodos, solamente con notoacícula, sin notoquetas. El lóbulo neuropodial es alargado, aplanado anteroposteriormente, dividido en el extremo en una lamela prequetal más larga y una

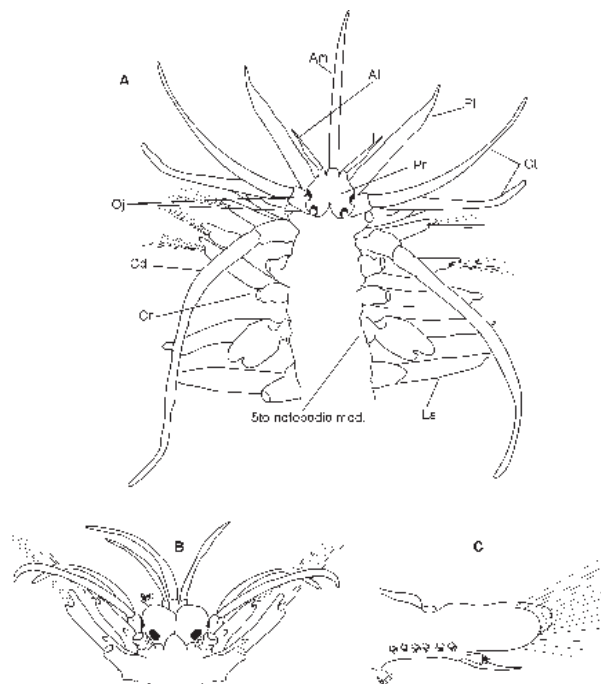


Fig. 7. Género *Drieschia* (*D. nans*). A) extremo anterior del cuerpo en vista dorsal. Dibujo modificado de CHAMBERLIN (1919); Género *Podarmus* (*P. ploa*), B) extremo anterior en vista dorsal; C) parápodo vista posterior. Dibujo modificado de PETTIBONE (1966), escalas omitidas.

postquetal más corta (Fig. 7C). Pigidio redondeado, con un par de cirros anales largos y un par de lóbulos glandulares redondeados a los lados de los cirros.

Distribución geográfica: océano Pacífico sur, frente a Perú y frente a Rapa Nui (CHAMBERLIN 1919); océano Atlántico sur (golfo de Guinea frente a África occidental); Atlántico norte (mar de los Sargazos); superficial y hasta 222 brazas (PETTIBONE, 1966).

Familia PONTODORIDAE BERGSTRÖM, 1914

Los pontodóridos constituyen una familia monoespecífica que incluye animales de cuerpo muy pequeño y frágil, transparentes o blanquecinos, con pocos segmentos, con un tamaño que va desde 2 a 5 mm de largo con 17 a 18 segmentos, frecuentemente con pequeños puntos de pigmento anaranjado en la base de los parápodos y sobre el dorso en cada segmento. Regularmente pasan desapercibidos por su pequeño tamaño y porque suelen fragmentarse en las muestras obtenidas mediante redes de arrastre, lo que hace aún más difícil observarlos (FERNÁNDEZ-ÁLAMO 2009b). Existe poca información acerca de las relaciones filogenéticas de este grupo con otros poliquetos. DAY (1967) considera a Pontodoridae (*Pontodora*) relacionado con Syllidae posiblemente por la presencia de una molleja muscular (“gizzard”) que puede observarse claramente por la transparencia del cuerpo, sin embargo, autores como FAUCHALD (1977) y GEORGE & HARTMANN-SCHÖDER (1985), consideran a este grupo más estrechamente emparentado con Phyllodocidae. El análisis cladístico de ROUSE & FAUCHALD (1997) relaciona en parte a *Pontodora* con Phyllodocida, sin embargo, ROUSE & PLEIJEL (2001) indican que las relaciones filogenéticas son inciertas, por lo que se recomienda una redescrición y reevaluación de estas relaciones de parentesco.

Se han descrito sólo dos especies a nivel mundial, *Pontodora pelagica* GREEFF, 1879 y *Epitoka pelagica* TREADWELL, 1943, sin embargo, esta última es incluida en la sinonimia de la primera (DALES & PETER 1972; ROUSE & PLEIJEL 2001). USCHAKOV (1957) y BERKELEY & BERKELEY (1960) consideran la especie *Epitoka pelagica* de TREADWELL (1943) como sinónimo de *Pontodora pelagica*. Más información sobre esta familia puede encontrarse en los trabajos de ROUSE & PLEIJEL (2001) y FERNÁNDEZ-ÁLAMO (2009b).

Características: cuerpo hialino, pequeño y delgado, de hasta 5 mm de longitud total y entre 17 y 18 segmentos. Prostomio redondeado, con un par ántero-

lateral de antenas largas y delgadas, dorsalmente con ojos pequeños y un par de órganos nucleales en forma de botón, que no resultan fácilmente observables en la mayoría de los ejemplares fijados, y un par ventral de palpos largos y delgados. El primer segmento es indistinguible y lleva dos pares de largos cirros tentaculares. Parápodos unirrámeos, los lóbulos parapodiales son delgados y muy largos con un cirro dorsal largo, digitiforme, presente desde el quetífero 2; las quetas son compuestas y espiniformes. Con un par de largos cirros pigdiales.

Género *Pontodora* GREEFF, 1879

Características: pequeños gusanos planctónicos con pocos segmentos, cuerpo alargado con numerosos parápodos unirrámeos. Prostomio redondeado con ojos pequeños, un par de delgadas antenas ántero-laterales y un par de palpos ventrales. Faringe inerme, papilosa y seguida de una molleja muscular. Segmento tentacular con dos pares de cirros tentaculares con acículas internas en el par inferior. Parápodos unirrámeos, cada uno con un lóbulo quetífero cónico sumamente alargado que se ensancha en su extremo distal; el cirro dorsal es pequeño de forma oval o foliáceo y el cirro ventral es ovalado y de menor tamaño; las quetas son compuestas, espiniformes.

Pontodora pelagica GREEFF, 1879

(Fig. 8, Mapa 6)

Pontodora pelagica GREEFF, 1879: 245, pl. 14, figs. 19-22; FAUVEL, 1923: 197, fig. 73 f-k. *Epitoka pelagica* TREADWELL, 1943: 40, pl. 2, fig. 31.

Registros en Chile: *Carnegie cruise VII* St. 60, St. 62 (TREADWELL 1943). *Crucero CIMAR 21 – Islas* St. 2, St. 4, St. 8, St. 11, St. 12, St. 13, St. 14, St. 16, St. 18, St. 20, St. 23 (Tabla 2).

Características: cuerpo vermiforme, de 1 a 2 mm. de largo, con hasta 18 quetíferos. Prostomio redondeado, con un par de largas y finas antenas y un par de ojos pequeños. Palpos poco notorios, pequeños y redondeados. El segmento tentacular es corto y está fusionado al prostomio; con dos pares de cirros tentaculares largos y delgados, con acícula interna en el par inferior. Las antenas y los cirros no son articulados (Fig. 8A). Faringe cubierta de largas papilas, y se continúa con una molleja muscular con forma de barril. Sin cirros dorsales en el primer quetífero. Parápodos medios con un lóbulo quetífero cirriforme largo y con un cirro glandular dorsal y ventral corto y fusiforme y con tres papilas pedunculadas, ciliadas (Fig. 8B).

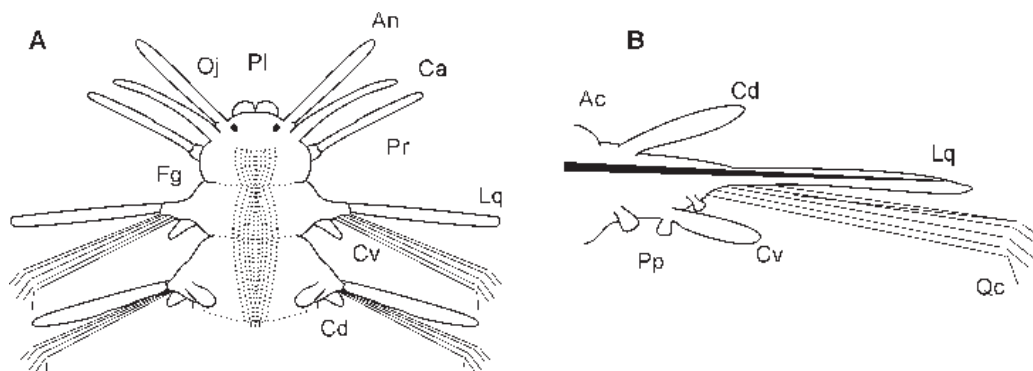


Fig. 8. Dibujo esquemático de un representante tipo del grupo *Pontodora* (*P. pelagica*). A) extremo anterior del cuerpo en vista dorsal; B) parápodo. Dibujos modificados de DAY (1967), escalas omitidas. (Ac: acícula; An: antena; Ca: cirros anteriores; Cd: cirro dorsal; Cv: cirro ventral; Fg: faringe; Lq: lóbulo quetigero; Oj: ojos; Pl: palpos; Pp: papilas; Pr: prostomio; Qc: quetas compuestas)

Las quetas son compuestas, espiniformes, con hojas aserradas largas y delgadas.

Más información en DAY (1967), STØP-BOWITZ (1981) y FERNÁNDEZ-ÁLAMO & THUESSEN (1999).

Distribución geográfica: islas Canarias (localidad tipo); aguas cálidas del Atlántico norte y sur y aguas frías del océano Pacífico (DALES & PETER 1972; USHAKOV 1972); océano Pacífico suroriental.

Familia TOMOPTERIDAE GRUBE, 1850

(Fig. 9A, B, Mapa 7)

Las relaciones filogenéticas de esta familia no son claras pues es considerada como una familia de poliquetos aberrantes (STØP-BOWITZ 1948; TEBBLE 1960). Sus características morfológicas únicas y su afinidad incierta con otras familias de poliquetos llevaron a MILEIKOVSKY (1977) a erigir el orden Tomopterimorpha y PLEIJEL & DALES (1991) la superfamilia Tomopteroidea. En su análisis cladístico, ROUSE & FAUCHALD (1997) excluyeron a esta familia y todos los otros taxa pelágicos debido a que su morfología inusual y su existencia pelágica provocaría resultados espurios en las relaciones filogenéticas con otros poliquetos. Tomopteridae es incluido en el grupo Phyllodocida. La evidencia de monofilia es la presencia de quetas como las acículas en el primer y segundo segmento (de los cuales sólo el segundo segmento está presente en los adultos). ROUSE & PLEIJEL (2001) ubican a esta familia en el clado Palpata, Aciculata, Phyllodocida, siguiendo la propuesta de ROUSE & FAUCHALD (1997), reconociendo su estrecha relación con Iospilidae y Phyllodocidae.

Existe discrepancia en cuanto al número de géneros que integran la familia Tomopteridae. ORENSANZ &

RAMÍREZ (1973), FAUCHALD (1977) y ROZBACZYLO *et al.* (1987) reconocen la existencia de dos géneros: *Tomopteris* ESCHSCHOLTZ, 1825 y *Enapteris* ROSA, 1908 (ROSA 1908b), este último integrado por una sola especie *Enapteris euchaeta* (CHUN, 1888). Las principales diferencias entre ambos géneros están dadas por la forma de las ramas parapodiales y la extensión de las pínulas. En *Tomopteris* las ramas parapodiales son cónicas y las pínulas rodean completamente a las ramas, mientras que en *Enapteris* las ramas parapodiales son rectangulares y las pínulas no bordean el lado interno de las mismas. DAY (1967), indica que estas diferencias se deberían a que ROSA (1908b) analizó ejemplares de estadios juveniles, ya que un análisis de los ejemplares adultos mostraría que las pínulas están divididas en un área rizada externa, que lleva las glándulas, y un área clara que imita una extensión aplanada de la rama. Por esta razón no se justificaría la existencia del género *Enapteris* y sería considerado como un sinónimo junior de *Tomopteris* según ROUSE & PLEIJEL (2001). Este argumento es seguido por PETTIBONE (1982) y FERNÁNDEZ-ÁLAMO (2000). Aquí consideramos a *Enapteris* como un género válido pues las diferencias morfológicas exhibidas por ambos géneros son claras en especímenes observados por nosotros que permiten fácilmente su diferenciación taxonómica.

En Chile se han registrado hasta ahora siete especies de Tomopteridae (Tabla 1, Mapa 7).

Características: cuerpo hialino o ligeramente blanquecino, aplanado dorsoventralmente, en el que puede distinguirse la cabeza, el cuello y el tronco que, en algunos casos se prolonga en la porción posterior formando un alargamiento con parápodos reducidos,

denominado cola. La presencia de un par de largos cirros tentaculares rígidos que se originan del segundo segmento permiten distinguir inmediatamente a los tomoptéridos. La faringe es evertible, corta e inerme (Fig. 9A). Prostomio fusionado con los dos primeros segmentos del cuerpo, con dos palpos ventrales divergentes (denominadas antenas en algunos textos), un par de ojos fácilmente observables y un par de órganos nucleales, a veces difíciles de observar en el material fijado. El prostomio y el peristomio están fusionados al primer segmento. Un par de cirros tentaculares ventrales, que pueden estar ausentes en algunas especies o en los adultos, se ubican en el primer segmento. El primer segmento se encuentra bien desarrollado en los juveniles y reducido en los adultos; el segundo segmento en los adultos presenta un par de largos cirros tentaculares, sostenidos por una acícula, que pueden ser aun más largos que el cuerpo. Las quetas están limitadas al primer par de segmentos. El cuerpo se compone de 12 a 40 segmentos, con parápodos birrámeos aquetos, con una base alargada de la cual se originan una rama notopodial y una rama neuropodial, ambas ramas rodeadas por estructuras membranosas denominadas pínulas. Gónadas presentes en la rama parapodial dorsal y a veces en la rama ventral. Las pínulas presentan una serie de glándulas que sirven como caracteres taxonómicos: (1) glándulas cromófilas, presentes a partir del primero al 5° par de parápodos, en la parte ventral o ventro-apical de la pínula ventral, (2) glándulas hialinas, de forma variable y ausentes en varias especies, (3) glándulas en roseta, son fosforescentes y se encuentran formadas por glóbulos adiposos oscuros, dando la apariencia de una roseta, se ubican generalmente en el tronco parapodial de los dos primeros pares de parápodos y en la parte dorsal o dorso-apical de la pínula ventral y en la parte ventral o ventro-apical de la pínula dorsal, (4) glándulas en aguijón, cuya presencia esta asociada a la glándula cromófila, su secreción forma un "aguijón" que sobresale del borde de la pínula, (5) glándulas apicales, ubicadas en la parte apical de ambas pínulas y en todos los parápodos, con un núcleo de gránulos amarillentos incluidos en una matriz fibrosa fusiforme (Fig. 9B).

Los tomoptéridos son carnívoros (FAUCHALD & JUMARS 1979), voraces depredadores en el plancton (PETTIBONE 1963), principalmente de sifonóforos, quetognatos (*Sagitta*), apendicularias (*Oikopleura*), larvas de peces y también ejercen el canibalismo, perforando el tegumento de sus presas y succionando los fluidos corporales (STØP-BOWITZ 1981). El tejido de *Tomopteris* es más alto

en proteínas, lípidos y carbohidratos que en otros de los organismos que conforman el zooplancton gelatinoso y puede ser un recurso alimenticio significativo (WILSON 2000). Se distribuyen alrededor del mundo en aguas oceánicas y costeras (TEBBLE 1960; 1962), la mayoría son euribáticos (STØP-BOWITZ 1981). Presentan migraciones nictimerales, subiendo a la superficie en la noche; nadan rápidamente en la columna de agua mediante rápidas vibraciones de las pínulas parapodiales; presentan sexos separados (PETTIBONE 1963; 1982).

Más información sobre esta familia puede encontrarse en los trabajos de ORENSANZ & RAMÍREZ (1973), FAUCHALD & ROUSE (1997), FERNÁNDEZ-ÁLAMO (2000) y ROUSE & PLEIJEL (2001).

Clave para los géneros y especies de Tomopteridae registradas en Chile

- 1a Ramas parapodiales expandidas distalmente, de contorno subrectangular donde las pínulas no bordean el lado interno.....*Enapteris*.....*E. euchaeta*
- 1b Ramas parapodiales cónicas totalmente bordeadas por las pínulas.....*Tomopteris*.....2
- 2a Cola presente; glándulas en roseta y en aguijón pueden estar presentes.....*T. pacifica*
- 2b Cola ausente; glándulas en roseta y en aguijón siempre ausentes.....3
- 3a Gónadas en ambas ramas; adultos muy grandes (30-80 mm.).....*T. carpenteri*
- 3b Gónadas sólo en el notópodo; adultos pequeños, no sobrepasan los 30 mm.....4
- 4a Bordes externos de las pínulas extendidos a lo largo de todo el tronco parapodial dorsal y ventralmente.....*T. ligulata*
- 4b Bordes externos de las pínulas no extendidos a lo largo de todo el tronco parapodial.....5
- 5a Glándulas cromófilas difusas, en forma de túbulos alargados que se abren independientemente a lo largo de los bordes ventral y apical de las pínulas ventrales.....*T. septentrionalis*
- 5b Glándulas cromófilas compactas, voluminosas, presentes a partir del cuarto par de parápodos.....6
- 6a Con glándulas hialinas en la parte dorso-apical de las pínulas neuropodiales de todos los parápodos.....

.....*T. planktonis*
 6b Sin glándulas hialinas.....*T. cavallii*

Género *Enapteris* ROSA, 1908

Características: las ramas parapodiales son rectangulares y las pínulas no bordean el lado interno de las mismas. El primer par de cirros tentaculares está ausente en los adultos, el segundo par de cirros tentaculares es más largo que el cuerpo; cola presente. Sin glándulas en roseta (ORENSANZ & RAMÍREZ 1973; ROZBACZYLO *et al.* 1987).

Enapteris euchaeta (CHUN, 1888)

(Fig. 9C, Mapa 7)

Tomopteris euchaeta CHUN, 1888: 19, lám. 3, figs. 1-3, 6-9; APSTEIN, 1900: 37, 43, lám. 11, figs. 19-20; DAY, 1967: 202, fig. 8.2.a-b. *Enapteris eucheta*: ROSA, 1908b: 269; FAUVEL, 1923: 218, fig. 82 a-c; ROZBACZYLO *et al.* 1987:103; fig.2a; ROZBACZYLO *et al.* 2004:17. *Tomopteris nissenii* ROSA, 1908a: 1; 1908b: 292-294; FAUVEL, 1923: 222, fig. 82 e-g; TEBBLE, 1962: 384-385.

Registros en Chile: *Expedición R.V. Alexander Agassiz* St. 54 (ROZBACZYLO *et al.* 1987). *Crucero CIMAR 6 Islas Oceánicas* St. 6 (ROZBACZYLO *et al.* 2004) (Tabla 2).

Características: hasta 55 mm de longitud total y 12 mm de ancho máximo, incluidos los parápodos; hasta 39 segmentos y una cola que puede alcanzar 1/3 de la longitud total, provista de parápodos rudimentarios carentes de pínulas. El prostomio está hendido frontalmente, con un par de palpos (antenas) dirigidos postero-lateralmente; los órganos nucales están bien desarrollados. El primer par de cirros está ausente; el segundo par de cirros mide aproximadamente 2/3 de la longitud del cuerpo. Cada rama parapodial está rodeada, en su borde externo, por pínulas anchas más o menos ovaladas que no alcanzan el margen interno de las ramas; las ramas parapodiales son relativamente cortas, sus extremos terminales están expandidos y no parecen claramente definidos, dificultando la precisión de delimitar el término de la rama y el comienzo de la pínula (Fig. 9C). Las glándulas cromófilas están presentes a partir del cuarto par de parápodos, son voluminosas y sobresalen de las pínulas, se sitúan en la parte ventro-apical de las pínulas ventrales; glándulas en aguijón ausentes; con glándulas hialinas en la pínula ventral, en posición apical, a partir del tercer par de parápodos. Las

gónadas están ubicadas en las ramas dorsales, a partir del segundo par de parápodos.

Distribución geográfica: mar Mediterráneo (localidad tipo); océano Atlántico; Pacífico norte; océano Índico (DAY 1967); océano Pacífico suroriental.

Género *Tomopteris* ESCHSCHOLTZ, 1825

Características: las ramas parapodiales son cónicas, no expandidas distalmente; las pínulas rodean completamente a las ramas; la cola lleva parápodos rudimentarios. El primer par de cirros tentaculares, las glándulas hialinas, glándulas en aguijón, apicales y en rosetas pueden estar presentes o ausentes; las glándulas cromófilas están siempre presentes. El segundo par de cirros tentaculares no es más largo que el cuerpo. Género compuesto por aproximadamente 60 especies nominales (ROUSE & PLEJEL 2001).

Tomopteris carpenteri QUATREFAGES, 1866

(Mapa 7)

Tomopteris carpenteri QUATREFAGES, 1866: 227-229, pl. 20, figs. 1-2; ROZBACZYLO *et al.* 1987: 106, fig. 2c (sólo se cita); ROZBACZYLO *et al.* 2004: 18.

Registros en Chile: *Crucero CIMAR 5 – Islas Oceánicas* St. 9, St. 30, St. 35; *Crucero CIMAR 6 – Islas Oceánicas* St. 43 (ROZBACZYLO *et al.* 2004). *Crucero CIMAR 21 – Islas* St. 4 (Tabla 2).

Características: el cuerpo es alargado, con 35 pares de parápodos. El prostomio está hendido frontalmente, con los palpos (antenas) dirigidos postero-lateralmente. Las glándulas cromófilas están presentes a partir del cuarto par de parápodos hasta el último, son cupuliformes y están muy desarrolladas en los parápodos 4 y 5. Las glándulas hialinas son muy notorias y están fuertemente pigmentadas a partir del tercer par de parápodos, en el extremo de la rama ventral. Más información en STØP-BOWITZ (1981), FERNÁNDEZ-ÁLAMO & THUESEN (1999) y ROZBACZYLO *et al.* (2004).

Distribución geográfica: regiones Antártica y Subantártica (MONRO 1936; STØP-BOWITZ 1949; 1951); sur de Africa (DAY 1967); océano Pacífico suroriental.

Tomopteris cavallii ROSA, 1908

(Fig. 9D, Mapa 7)

Tomopteris cavallii ROSA, 1907: 177; 1908b: 304-305, pl. 12, fig. 20; DALES, 1957: 144, fig. 51 b, 52 b; DAY, 1967: 206; ROZBACZYLO *et al.* 1987:103, fig.2b.

Registros en Chile: *R.N. Liguria* St. XIII (ROSA 1907; 1908b). *Expedición R.V. Alexander Agassiz* St. 46, St. 48, St. 54, St. 56, St. 59, St. 72 (ROZBACZYLO *et al.*, 1987). Estrecho de Magallanes (GUGLIELMO *et al.*, 2014) (Tabla 2).

Características: es una especie pequeña de hasta 5 mm de largo y 2 mm de ancho máximo, incluidos los parápodos; entre 17 y 18 pares de parápodos; sin cola. El prostomio está hendido frontalmente, con los palpos (antenas) dirigidos póstero-lateralmente. El cerebro es voluminoso y tiene la forma de dos masas ganglionares ovaladas. El primer par de cirros está ausente, el segundo par de cirros mide aproximadamente 2/3 la longitud del cuerpo. Con órganos nucales bien desarrollados. Las glándulas cromófilas están presentes a partir del cuarto par de parápodos y hasta el último; son cupuliformes y están muy desarrolladas en los parápodos cuarto y quinto; se ubican más o menos al medio de la mitad inferior de la pínula neuropodial (Fig. 9D). A partir del sexto par de parápodos las glándulas disminuyen de tamaño hacia el extremo posterior a la vez que se desplazan hacia la parte proximal de la pínula. Las gónadas están ubicadas en las ramas parapodiales dorsales a partir del tercer par de parápodos y hasta el extremo posterior.

ROZBACZYLO *et al.* (1987) determinaron que el rango de distribución vertical de *T. cavallii*, frente a la costa de Chile, entre Antofagasta y Valparaíso, se extiende entre la superficie y los 500 m de profundidad aproximadamente, presentando una fluctuación diaria, de manera que durante la noche se encuentra más frecuentemente en el estrato de los 75 m y por debajo de este durante el día, donde la capa de mínimo de oxígeno es muy notoria. Esta capacidad de migración periódica involucraría adaptaciones fisiológicas, tal como ha sido establecido para eufáusidos y otras especies planctónicas en el Pacífico suroriental (ANTEZANA 1978).

Según ORENSANZ & RAMÍREZ (1973), *T. cavallii* es probablemente sinónimo de *T. planktonis*. Según ROZBACZYLO *et al.* (1987), *T. cavallii* se diferencia de *T. planktonis* por carecer de glándulas hialinas y por la posición de las glándulas cromófilas, las que en *T. cavallii* se ubican en el medio de la mitad inferior de la pínula neuropodial, mientras que en *T. planktonis* se ubican en el extremo proximal de la mitad inferior de la pínula neuropodial extendiéndose, cuando están completamente desarrolladas, en el ángulo formado por la pínula y la rama. TEBBLE (1960) señala que éstas son

características muy confusas y variables y duda de la validez de *T. cavallii*. Nosotros hemos optado, en esta ocasión, por considerar ambas especies como válidas hasta realizar un estudio más profundo que aclare su estatus taxonómico.

Distribución geográfica: océano Pacífico, frente a Paita, Perú (BERKELEY & BERKELEY 1964); océano Pacífico frente a Chile.

Tomopteris ligulata ROSA, 1908

(Fig. 9E, Mapa 7)

Tomopteris ligulata ROSA, 1908a: 1; 1908b: 302-304, pl. 12, figs. 18-19; FAUVEL, 1923: 224, fig. 84e; TEBBLE, 1960: 177-179, figs. 9-10, p. 248, fig. 47; 1962: 384; DAY, 1967: 204-205, fig. 8.2.g-h; ROZBACZYLO *et al.* 1987, fig. 2d (sólo se cita).

Registro en Chile: frente a la costa de Chile (31°S, 84°W) (ROSA, 1908a; b) (Tabla 2).

Características: es una especie pequeña de hasta 10 mm de longitud total, con 20-24 pares de parápodos y sin cola. Las pínulas se extienden como aletas dorsales y ventrales a lo largo de todo el tronco parapodial. Prostomio no hendido frontalmente. El primer par de cirros está ausente en los adultos y el segundo par se extiende distalmente hasta más o menos 3/4 ó 4/5 la longitud del cuerpo. Con glándulas cromófilas a partir del cuarto par de parápodos ubicadas cerca de la mitad inferior de la pínula ventral, siendo de gran tamaño al principio. Las glándulas hialinas son más o menos globosas y se encuentran en la parte superior de la pínula ventral asociadas con la glándula cromófila en el cuarto par de parápodos (Fig. 9E) y siguientes, y solas en los parápodos tercero, segundo y primero. Las gónadas se ubican en la rama parapodial dorsal. Más información en TEBBLE (1960) y DAY (1967).

Distribución geográfica: en aguas tropicales y subtropicales del océano Atlántico y en el océano Pacífico norte (TEBBLE 1962); océano Pacífico suroriental.

Tomopteris pacifica IZUKA, 1914

(Mapa 7)

Tomopteris pacifica IZUKA, 1914: 11-12, figs. 1-4; TEBBLE, 1962: 385-387, text-fig. 6; DAY, 1967: 199-201, fig. 8.1.i-j. *Tomopteris (Johnstonella) pacifica*: DALES, 1957: 141, fig. 51e, fig. 52f. *Tomopteris eura*: TREADWELL, 1943:39.

Registros en Chile: *Carnegie cruise VII* St. 54, St. 56, St. 65 (TREADWELL 1943). *Crucero CIMAR 21 – Islas* St. 2, St. 3, St. 9, St. 10, St. 11, St. 12, St. 14, St. 16, St. 18, St. 20, St. 23, St. 24, St. 26, St. 28, St. 30, St. 35, St. 40, St. 55, St. 59, St. 66, St. 75, St. 76, St. 79 (Tabla 2).

Características: es una especie que alcanza entre 30 y 40 mm de longitud. Prostomio no hendido. Primer par de cirros frontalmente entre los palpos (antenas). El segundo par de cirros tan largos como el cuerpo. Con glándulas en roseta en los troncos de los primeros dos pares de parápodos y en los extremos de las ramas del tercer segmento y los siguientes. Con gónadas en ambas ramas parapodiales. Con glándulas cromófilas en el tercer segmento y posteriores. Con 14 pares de parápodos bien desarrollados. Con cola muy larga y delgada y casi totalmente desprovista de parápodos hacia la punta (DALES 1957; DAY 1967).

Distribución geográfica: Japón; Sudáfrica; Pacífico norte y aguas profundas frente a California (DAY 1967); océano Pacífico suroriental.

Tomopteris planktonis APSTEIN, 1900

(Fig. 9F, G, Mapa 7)

Tomopteris planktonis APSTEIN, 1900: 42, pl. 11, figs. 21-22 y pl. 12; FAUVEL, 1923: 224-225, fig. 84f; TEBBLE, 1960: 171-174, fig. 6 a-f, pp. 228-231, fig. 31; WESENBERG-LUND, 1962:5; DAY, 1967: 206, fig. 8.2.n-o; ROZBACZYLO *et al.* 1987, fig. 2e (solo se cita); BILBAO *et al.* 2008:133.

Registros en Chile: *Lund University Chile Expedition* St. P7 (golfo de Ancud, SW de isla Queullín) (WESENBERG-LUND 1962). *Crucero CIMAR 4 Fiordos* St. 1, St. 2, St. 3, St. 4, St. 5, St. 6, St. 7, St. 8, St. 9, St. 10, St. 11, St. 12, St. 13, St. 15, St. 16, St. 17, St. 18, St. 21, St. 22, St. 23, St. 25, St. 27, St. 35, St. 37 (BILBAO *et al.* 2008). Estrecho de Magallanes (GUGLIELMO *et al.* 2014). *Crucero CIMAR 21 Islas* St. 1, St. 2, St. 3, St. 4, St. 8, St. 9, St. 10, St. 11, St. 12, St. 13, St. 14, St. 16, St. 18, St. 20, St. 23, St. 24, St. 26, St. 28, St. 30, St. 35, St. 40, St. 55, St. 66, St. 75, St. 79 (Tabla 2).

Características: es una especie pequeña de hasta 9 mm de longitud total y entre 13 y 18 pares de parápodos; sin cola. Prostomio sin hendidura frontal entre los palpos (antenas), con un par de ojos y órganos nucleares bien desarrollados. El cuello es ancho y corto. Primer par de cirros ausente. Segundo par de cirros con una acícula fuerte (Fig. 9F) que alcanza hasta aproximadamente 2/3 la

longitud del cuerpo. Las glándulas hialinas son pequeñas y aparecen apicalmente en la pínula neuropodial de todos los parápodos, pero frecuentemente son indistinguibles; las glándulas cromófilas son compactas y están presentes en todas las pínulas neuropodiales a partir del cuarto par de parápodos, se ubican ventralmente y se extienden hacia el ángulo que forman la pínula y la rama (Fig. 9G).

Distribución geográfica: océano Pacífico norte; Antártica (TEBBLE 1962); Atlántico norte y central (DAY 1967); océano Pacífico suroriental.

Tomopteris septentrionalis QUATREFAGES, 1865

(Fig. 9H, Mapa 7)

Tomopteris septentrionalis STEENSTRUP, 1849: iv (*nomen nudum*). *Tomopteris septentrionalis* QUATREFAGES, 1865: 229; ROSA, 1908b: 297-301, fig. 17; MONRO, 1936: 121-122; TREADWELL, 1943: 39; DALES, 1957: 145, figs. 51f, 52g; TEBBLE, 1962: 382-383, fig. 5; DAY, 1967: 205-206, figs. 8.2.l-m; ORENSANZ & RAMÍREZ, 1973: 65-67, pl. 16, figs. 1-4; ROZBACZYLO *et al.* 1987: 108-110, fig. 2f; ROZBACZYLO *et al.* 2004: 18; BILBAO *et al.* 2008: 133.

Registros en Chile: frente a Iquique; entre Valparaíso e Iquique, cerca de Caldera; aproximadamente frente a la desembocadura del río Mataquito (ROSA 1908b). *Carnegie cruise VII* St. 53, St. 61, St. 65, St. 68 (TREADWELL 1943). *Expedición R.V. Alexander Agassiz* St. 46, St. 48, St. 54, St. 56, St. 59, St. 72 (ROZBACZYLO *et al.* 1987). *Crucero CIMAR 5 Islas Oceánicas* St. 5, St. 9, St. 27, St. 35; *Crucero CIMAR 6 Islas Oceánicas* St. 5, St. 17, St. 43, St. 65, St. 78 (ROZBACZYLO *et al.* 2004). *Crucero CIMAR 4 Fiordos* St. 1, St. 2, St. 3, St. 4, St. 5, St. 7, St. 8, St. 9, St. 10, St. 11, St. 12, St. 23, St. 24, St. 27, St. 35, St. 37 (BILBAO *et al.* 2008). *Crucero CIMAR 21 Islas* St. 1, St. 2 (Tabla 2).

Características: hasta 26 mm de longitud total y entre 20 y 24 pares de parápodos en los adultos; sin cola. El prostomio está hendido frontalmente, entre los palpos (antenas), con dos ojos de color pardo amarillento. El primer par de cirros está ausente y el segundo par mide aproximadamente 3/4 la longitud del cuerpo; los órganos nucleares están bien desarrollados y ubicados en la base de cada cirro, a los lados del prostomio. Las pínulas son ovales, con glándulas cromófilas en forma de numerosos túbulos alargados que se abren independientemente a lo largo de los bordes ventral y apical de la pínula ventral; las glándulas hialinas están ubicadas en la parte apical de

las pínulas ventrales (Fig. 9H). Las gónadas se ubican en las ramas parapodiales dorsales y están presentes desde el cuarto par de parápodos hasta aproximadamente el décimo tercer par.

Distribución geográfica: cosmopolita; frente a la bahía Misaki, Japón (IZUKA 1914); en el mar de Okhotsk; el mar de Bering; zonas sub-tropical y sub-ártica (TEBBLE 1962); en el golfo de Alaska (BERKELEY & BERKELEY 1957); frente a la Columbia Británica

(BERKELEY 1924; BERKELEY & BERKELEY 1948); desde cabo Disappointment, Oregon, al sur de la bahía de San Francisco (DALES 1957); en el océano Atlántico desde Groenlandia hasta la Antártica; en el mar del Norte y el mar Mediterráneo; en el Atlántico sur frente a las costas de África del sur (DAY 1967); en el Atlántico suroeste en aguas del extremo sur de la plataforma brasileña, uruguayana y a lo largo de la plataforma argentina (desde 30°S hasta los 52°S) (ORENSANZ & RAMÍREZ 1973); océano Pacífico suroriental.

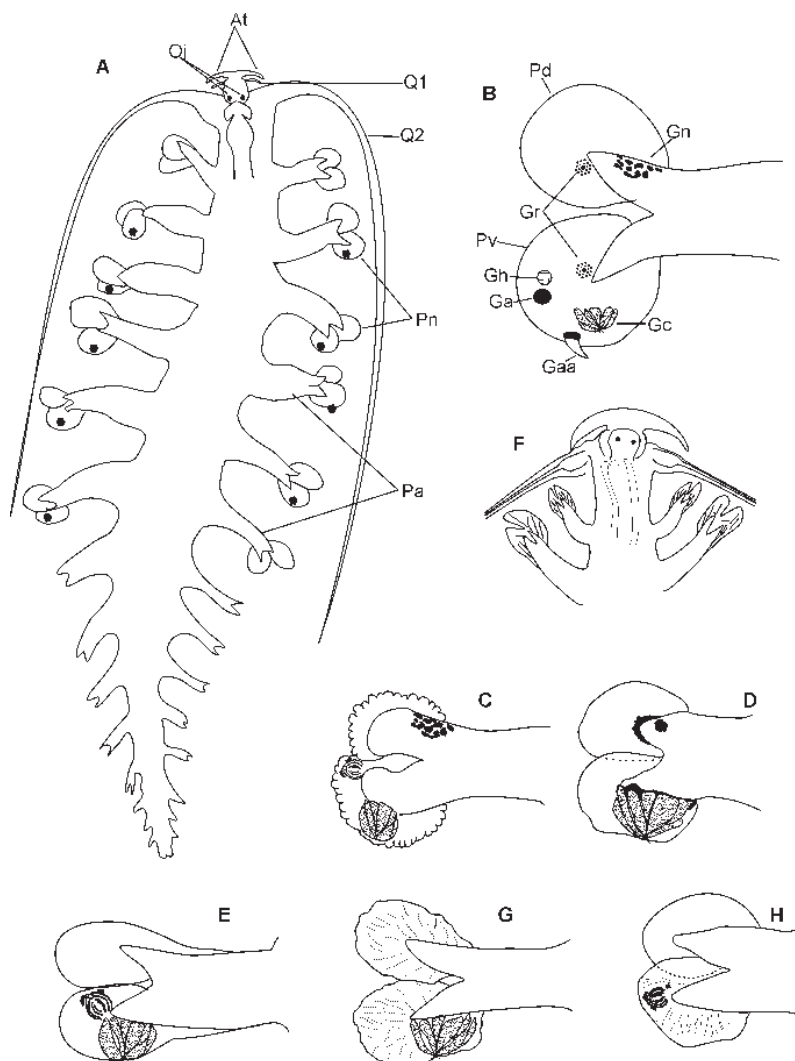


Fig. 9. Dibujo esquemático de un representante tipo de la familia Tomopteridae. A) cuerpo completo; B) parápodo. Género *Enapteris* C) quinto parápodo (*E. euchaeta* según DAY 1967). Género *Tomopteris* D) quinto parápodo (*T. cavallii* según ROZBACZYLO *et al.* 1987); E) tercer parápodo (*T. ligulata* según TEBBLE 1960); F) extremo anterior en vista dorsal (*T. planktonis* según CÁRDENAS *et al.* 2010); G) quinto parápodo (*T. planktonis* según DAY 1967); H) séptimo parápodo (*T. septentrionalis* según ORENSANZ & RAMÍREZ 1973). Escalas omitidas.

Familia TYPHLOSCOLECIDAE ULJANIN, 1878

(Fig. 10, Mapa 8)

Esta familia es considerada aberrante (PETTIBONE 1982; FERNÁNDEZ-ÁLAMO 2004). La evidencia de monofilia de esta familia es la presencia de cirros tentaculares foliáceos dirigidos hacia adelante con un órgano en retorta ubicado dorsalmente en la faringe eversible (FAUCHALD & ROUSE 1997). ROUSE & PLEIJEL (2001) incluyen a esta familia en el clado Palpata, Aciculata, Phyllococida, como un grupo menor holoplanctónico al interior de Phyllococida. STRUCK & HALANYCH (2010) indican que, en base a un análisis filogenético molecular utilizando marcadores moleculares nucleares ribosomales 18S y 28S, Typhloscolecidae y Lopadorrhynchidae son un taxa hermano anidado con Phyllococidae. Los tifloscolécidos poseen una amplia distribución geográfica y batimétrica, pues han sido registrados en casi todos los mares y océanos, desde las regiones polares hasta las tropicales y desde la superficie del agua hasta zonas abisales (USHAKOV 1972; FERNÁNDEZ-ÁLAMO 2009C). En el océano Pacífico existen registros para el Pacífico norte subártico (TEBBLE 1962), Pacífico tropical este (FERNÁNDEZ-ÁLAMO 2004) y en el océano Pacífico suroriental.

STRUCK & HALANYCH (2010) reconocen, a nivel mundial, 19 especies de Typhloscolecidae en cinco géneros. PAMUNGKAS *et al.* (2019) consideran válidas 17 especies y 3 géneros. En Chile se han registrado tres especies (Tabla 1, Mapa 8).

Características: cuerpo más o menos cilíndrico, fusiforme, corto, casi transparente o hialino, de hasta 40 mm de largo y 50 segmentos. La región anterior se encuentra envuelta por tres pares de cirros parapodiales rectangulares, que cubren completamente la región cefálica del animal. La cabeza está conformada por un prostomio pequeño, cónico, imperfectamente separado de los segmentos siguientes, terminado en una estructura digitiforme en su región distal llamada “palpodio”. No presentan ojos y en la región dorsal se observan un par de órganos nucales bien diferenciados, que a veces se prolongan en su borde posterior, que adoptan formas distintas a nivel de especie, y una carúncula como un engrosamiento por delante de los mismos. La faringe es protráctil e inerte y cuando está evertida se observa una estructura muscular o glandular, de función desconocida, que por su forma esférica es denominada “órgano en retorta”, cuyo extremo anterior con forma de cuerno puede salir por la boca. Los tres primeros segmentos llevan cada uno un par de cirros tentaculares

foliosos dirigidos hacia adelante, envolviendo el extremo anterior; a partir del cuarto segmento hay dos pares de cirros achatados por segmento, dirigidos hacia atrás (cirros dorsales y ventrales). Los parápodos son unirrámeos, con lóbulos quetíferos rudimentarios que llevan unas pocas quetas aciculares simples, pequeñas, cortas que sólo son aparentes después del primer tercio del cuerpo. El pigidio lleva el ano dorsal y un par de cirros anales aplanados, de forma y tamaño variables, que revisten importancia taxonómica.

Existe escasa información acerca de la biología de esta familia. En cuanto a su reproducción, según ROUSE & PLEIJEL (2001) serían especies hermafroditas. Ectoparásitos y depredadores de invertebrados marinos de cuerpos gelatinosos (i.e. quetognatos, medusas y salpas). Con distribución cosmopolita, desde zonas costeras hasta grandes profundidades abisales (STRUCK & HALANYCH 2010).

Clave para los géneros de Typhloscolecidae registrados en Chile

(Modificada de FAUCHALD, 1977)

- 1a Prostomio con cordones ciliados dorsales y ventrales.....*Typhloscolex*
- 1b Prostomio sin cordones ciliados.....2
- 2a Prostomio con una papila dorsal media...*Travisiopsis*
- 2b Prostomio sin papila dorsal media.....*Sagitella*

Género *Sagitella* WAGNER, 1872

Características: el cuerpo es largo, delgado, fusiforme y muy transparente, de 5 a 15 mm de longitud, con 28 a 38 segmentos. El prostomio sin lóbulos ciliados ni carúncula. Con un par de crestas nucales semicirculares en la parte posterior del prostomio, pero sin lóbulos nucales libres. El extremo anterior del prostomio terminado en un palpodio más o menos saliente. Los tres primeros segmentos envueltos por tres pares de cirros laminares dirigidos hacia adelante; desde el segmento 4 con cirros dorsales y ventrales lamelares y un lóbulo quetífero rudimentario. Quetas aciculares cortas, pocas por parápodo. Cirros anales aplanados y expandidos.

Sagitella kowalewskii WAGNER, 1872

(Fig. 10A, B, Mapa 8)

Sagitella kowalewskii forma A WAGNER, 1872: 343, figs. a-c; DALES, 1957: 147-148, figs. 56, 57, 60; TEBBLE,

1962: 410, 454, 457, fig. 48; BERKELEY & BERKELEY, 1964: 127; DAY, 1967: 209-210, fig. 9.1.c-e; ORENSANZ & RAMÍREZ, 1973: 52-53, lám. 11, figs. 1-5. *Plotobia paucichaeta*: TREADWELL, 1943:38-39, pl.2, fig.26.

Registros en Chile: *Carnegie cruise VII* St. 53, St. 56, St. 57, St. 61-62, St. 62-63, St. 63-64, St. 64 (TREADWELL 1943). Estrecho de Magallanes (GUGLIELMO *et al.* 2014). *Crucero CIMAR 21 Islas* St. 1, St. 2, St. 3, St. 4, St. 8, St. 9, St. 10, St. 11, St. 12, St. 13, St. 14, St. 16, St. 20, St. 24, St. 53, St. 55, St. 75 (Tabla 2).

Características: el cuerpo mide entre 5 y 15 mm de largo, es fusiforme y muy transparente, de modo que los septos intersegmentales son visibles. Con tres segmentos cefálicos y 25-35 segmentos corporales. El prostomio es cónico y está dirigido hacia adelante como un palpodio delgado (Fig. 10A). Sin carúncula. Con un par de crestas nucales semicirculares delimitando la región occipital; sin lóbulos cefálicos libres. Los segmentos anteriores con cirros foliosos, subcuadrangulares, más anchos que largos, plegados a los lados del cuerpo; los siguientes son más cordiformes y los últimos son más o menos lanceolados. Los lóbulos quetíferos son inconspicuos, con quetas aciculares muy cortas. Los cirros anales son cortos, subtrapezoidales, aproximadamente tan largos como anchos (Fig. 10B).

Distribución geográfica: océanos Atlántico, Pacífico e Índico y mar Mediterráneo, en aguas de sectores tropicales y subtropicales (ORENSANZ & RAMÍREZ 1973); sector subtropical del Pacífico norte (TEBBLE 1962); océano Pacífico suroriental.

Género *Travisiopsis* LEVINSEN, 1885

Características: cuerpo fusiforme y relativamente corto, poco translúcido, con 18 a 22 segmentos quetíferos. El tegumento es bastante grueso por lo que los septos intersegmentales no son fácilmente visibles. El prostomio es cónico, con un palpodio anterior. Por lo general, con una carúncula en la parte cefálica dorsal; con un par de órganos nucales con sus lóbulos posteriores libres. Con tres pares de cirros tentaculares lamelares que envuelven a los tres primeros segmentos, dirigidos hacia adelante y rodeando más o menos el extremo anterior. Desde el segmento 4 tanto los cirros dorsales como los ventrales son foliáceos y provistos de un pequeño lóbulo quetífero, con unas pocas quetas aciculares. Pigidio con cirros anales foliáceos. Más información en ORENSANZ & RAMÍREZ (1973), STØP-BOWITZ (1981), FERNÁNDEZ-ÁLAMO

& THUESEN (1999), SUÁREZ-MORALES *et al.* (2005) y JIMÉNEZ-CUETO *et al.* (2012).

Travisiopsis lobifera LEVINSEN, 1885

(Fig. 10C, D, Mapa 8)

Referencia para Chile: *Plotobia simplex*: TREADWELL 1943:38.

DALES & PETER (1972) incluyen con duda la referencia de TREADWELL (1943) de *Plotobia simplex* en la sinonimia de *Travisiopsis lobifera*.

Registros en Chile: *Carnegie cruise VII* St. 64 (TREADWELL 1943). Estrecho de Magallanes (GUGLIELMO *et al.* 2014) (Tabla 2)

Características: cuerpo fusiforme, de hasta 25 mm de largo, con 21 segmentos. El prostomio es cónico, con un gran palpodio anterior (Fig. 10C). Carúncula ovalada. Con órganos nucales en forma de dos lóbulos alargados, los que en su margen anterior se aplican contra la carúncula y la bordean posteriormente. Los cirros de los tres primeros segmentos envuelven completamente el extremo anterior; los cirros dorsales y ventrales de la región media son subcordiformes y se alargan posteriormente. Los lóbulos quetíferos y las quetas están bien desarrollados en los segmentos posteriores. Los cirros anales son subtriangulares y distalmente expandidos, tan anchos como largos (Fig. 10D). Más información en DAY (1967), ORENSANZ & RAMÍREZ (1973), STØP-BOWITZ (1981) y FERNÁNDEZ-ÁLAMO & THUESEN (1999).

Distribución geográfica: océano Atlántico norte (localidad tipo) y Atlántico sur; aguas templadas y tropicales del Atlántico, Pacífico e Índico (ORENSANZ & RAMÍREZ 1973); zonas tropical y subtropical del Atlántico sur (TEBBLE 1960); océano Pacífico suroriental.

Género *Typhloscolex* BUSCH, 1851

Características: el cuerpo es corto y fusiforme, de 3 a 5 mm de largo, marcadamente cónico hacia el extremo posterior, con menos de 25 segmentos. El prostomio es romo y lleva un palpodio asimétrico. El extremo anterior rodeado por los cirros foliosos de los tres primeros segmentos, con grandes lóbulos ciliados, uno dorsal y otro ventral, y el dorsal con dos lobulillos laterales. Cada segmento corporal con un gran cirro dorsal y ventral lamelar y con un lóbulo quetífero poco marcado; con dos a tres quetas aciculares desde el quinto segmento. Los cirros anales son pequeños.

Typhloscolex muelleri BUSCH, 1851

(Fig. 10E, F, Mapa 8)

Typhloscolex muelleri BUSCH, 1851: 115, pl. 2, figs. 1-6; TEBBLE, 1962: 408-409, 154, 156, table 4, fig. 47; BERKELEY & BERKELEY, 1964: 128; HARTMAN, 1964: 67, pl. 20, figs. 6-8, 13; DAY, 1967: 208-209, fig. 9.1.a-b; KNOX & CAMERON, 1998: 44; BILBAO *et al.* 2008: 133.

Registros en Chile: *Carnegie cruise VII* St. 53, St. 60-61, St. 61-62, St. 62-63, St. 63-64, St. 66, St. 68 (TREADWELL 1943). *Crucero CIMAR 4 Fiordos* St.1, St. 2, St. 4, St. 5, St. 7, St. 8, St. 10, St. 11, St. 12, St. 15, St. 16, St. 17, St. 18, St. 19, St. 21, St. 23 (BILBAO *et al.* 2008). *Crucero CIMAR 21 Islas* St. 1, St. 2, St. 3, St. 4, St. 8, St. 9, St. 10, St. 11, St. 12, St. 13, St. 14, St. 16, St. 24, St. 35 (Tabla 2).

Características: el cuerpo es cónico, afinado posteriormente y relativamente ancho anteriormente, de 2 a 7 mm de largo (aunque su largo puede variar ampliamente), con 20 a 24 segmentos. El extremo anterior con lóbulos dorsales y ventrales preorales, cada uno con un cinturón marginal de largos cilios, ambos de aproximadamente el mismo ancho que el cuerpo; el lóbulo dorsal lleva a los lados un par de lobulillos redondeados. El prostomio termina en un palpodio asimétrico que está dividido en una porción basal cilíndrica y una distal delgada (Fig. 10E). Los lóbulos quetíferos son cónicos, algo salientes, especialmente los posteriores, cada uno con 2 a 3 quetas aciculares simples, algo recurvadas; los cirros de la región media son subcordiformes o subcuadrangulares, los cirros posteriores son más alargados. Los cirros anales son cortos, subelípticos y distalmente afinados (Fig. 10F). Más información en ORENSANZ & RAMÍREZ (1973), STØP-BOWITZ (1981), FERNÁNDEZ-ÁLAMO & THUESEN (1999), SUÁREZ-MORALES *et al.* (2005), JIMÉNEZ-CUETO *et al.* (2012) y MÁRQUEZ-ROJAS *et al.* (2013).

Distribución geográfica: ha sido encontrada en casi todas las masas de agua estudiadas hasta ahora (ORENSANZ & RAMÍREZ 1973); mar Adriático (localidad tipo); océano Atlántico norte y sur, mar Mediterráneo, aguas Antárticas (TEBBLE 1960; DAY 1967; KNOX & CAMERON 1998); océano Pacífico suroriental.

7. COMENTARIOS FINALES

La información disponible sobre los poliquetos holoplanctónicos registrados frente a la costa, en los fiordos y canales patagónicos e islas oceánicas en

Chile, es escasa. Prácticamente toda proviene de las contribuciones de grandes expediciones como *Vettor Pisani*, *Liguria*, *Albatross* y *Carnegie Cruise VII*, que visitaron el área entre los siglos XIX y XX. Además, todo el material recolectado y estudiado se encuentra depositado en colecciones de museos extranjeros, lo cual dificulta su acceso para estudios y tampoco existe hasta ahora ninguna colección de referencia en nuestro país. Sin embargo, en los últimos años gracias al Programa CIMAR (“Cruceros de Investigación Científica en Áreas Remotas”), desarrollado por el Comité Oceanográfico Nacional (CONA) y el Servicio Hidrográfico y Oceanográfico de la Armada de Chile (SHOA) como los cruceros CIMAR 5, 6 y 21 – Islas Oceánicas, se ha podido obtener valiosa información sobre la riqueza, distribución y abundancia de los poliquetos holoplanctónicos en algunas áreas oceánicas de Chile, como la que presentamos aquí.

Aunque los datos obtenidos del crucero CIMAR 21 – Islas Oceánicas, entregados aquí, son mayoritariamente cualitativos nos permiten anticipar algunos resultados de los análisis cuantitativos que se publicarán más adelante. También destacar la relevancia de la información suministrada en el presente trabajo, al ser estos los primeros resultados que dan cuenta de la riqueza, distribución y abundancia de las seis familias y las 18 especies de poliquetos holoplanctónicos obtenidos a lo largo de un transecto desde frente a la costa de Chile (Caldera) hasta Rapa Nui, alrededor de Rapa Nui y alrededor de la isla Salas y Gómez. Se establecieron nuevos registros de especies en la zona muestreada y, en base a las diferencias en la composición de los poliquetos, se pudo reconocer una distribución diferencial de ellos en al menos dos áreas conformadas por dos grupos de estaciones; un área constituida por las estaciones costeras y otra por las estaciones del transecto oceánico y las estaciones alrededor de ambas islas. Tomopteridae fue la familia más abundante en ambas áreas; en la primera representó un 49% de la abundancia total de los ejemplares de esa área y en la segunda un 86%. La mayoría de las especies disminuyeron en número de individuos a medida que las estaciones se alejaron de la costa, lo mismo que la representación de las diferentes familias.

Resulta de gran importancia incrementar los muestreos cuantitativos y estratificados del zooplancton, a lo largo de la costa del Pacífico suroriental y estimular a jóvenes investigadores sobre el estudio taxonómico y ecológico del componente poliquetológico. De esta

manera, se podrá alcanzar un mejor conocimiento de la riqueza de especies de este importante grupo zoológico, posibilitando un mayor conocimiento de aspectos biológicos y ecológicos (i.e. especies indicadoras de masas de agua, rol trófico) y además, propiciar la formación de colecciones de referencia documentadas, en el Museo Nacional de Historia Natural (MNHN) y centros especializados del país para estudios taxonómicos y ecológicos.

Finalmente, esperamos que el objetivo principal de este trabajo de reunir la información existente en la literatura acerca de los poliquetos holoplanctónicos en Chile, de manera de condensarla en un sólo documento disponible para la comunidad científica, tanto para aquellos dedicados a este grupo como también para los no-especialistas, a modo de posibilitar una rápida determinación taxonómica de sus especies, se haya logrado.

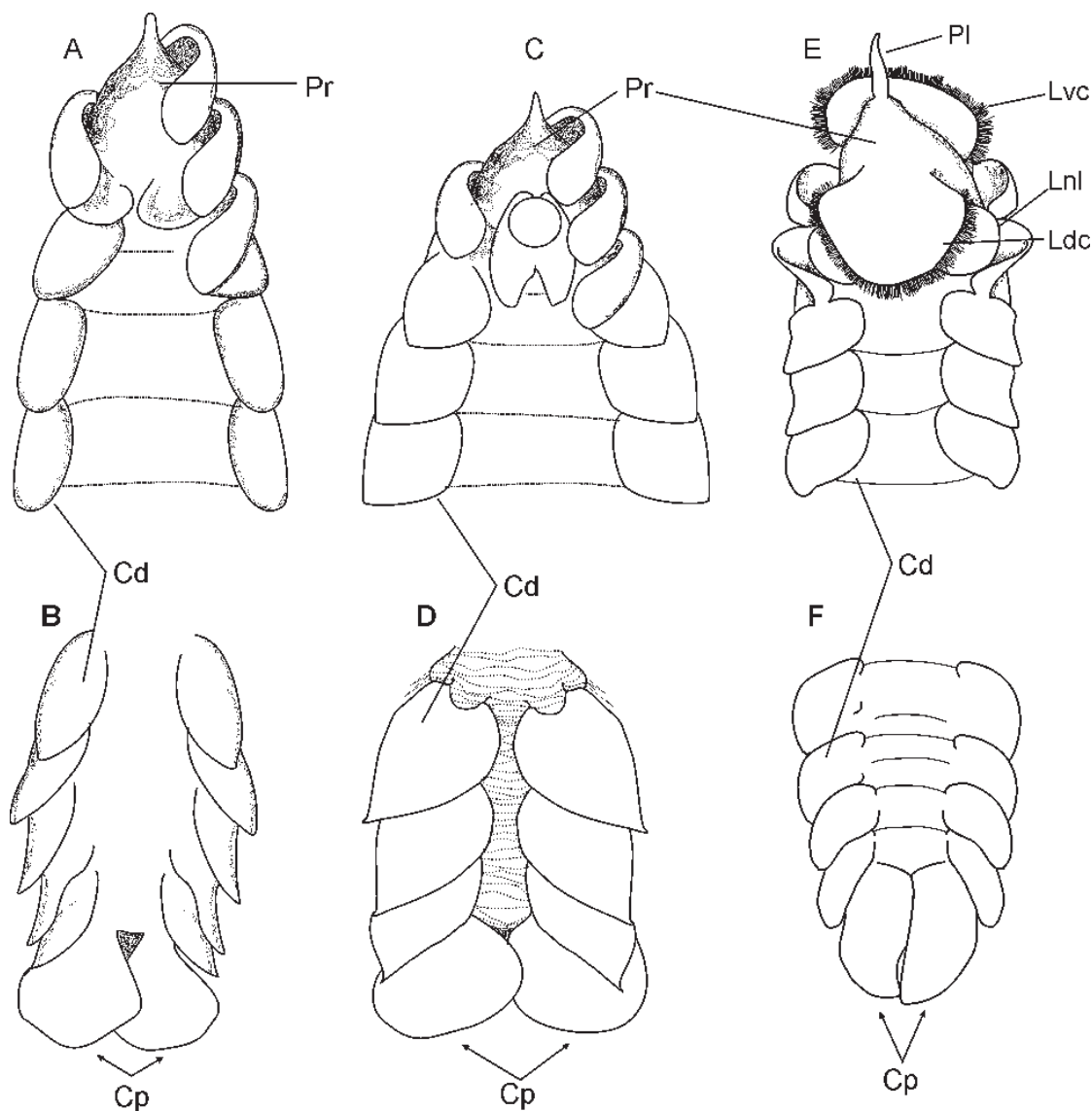


Fig. 10. Género *Sagitella* (*S. kowalewskii*), A) extremo cefálico en vista dorsal; B) extremo caudal. Género *Travisioopsis* (*T. lobifera*), C) extremo cefálico en vista dorsal; D) extremo caudal. Género *Typhloscolex* (*T. muelleri*), E) extremo anterior en vista dorsal, F) extremo caudal. Dibujos modificados de DAY (1967), escalas omitidas (Cd: cirro dorsal; Cp: cirro pigdial; Ldc: lóbulo dorsal ciliado; LnL: lóbulo nuchal libre; Lvc: lóbulo ventral ciliado; Pl: palpostilo; Pr: prostomio).

GLOSARIO

- acícula** (ingl. aciculum): queta robusta de soporte que se encuentra internamente en cada rama parapodial donde éstas se proyectan desde el cuerpo; las quetas aciculares son quetas gruesas que se proyectan.
- aleznado** (ingl. awl shaped): terminado en punta, con forma de lezna o punzón.
- cirriforme** (ingl. cirriform): cualquier apéndice delgado y cilíndrico.
- cirro** (ingl. cirrus): proyección sensorial, generalmente delgada y cilíndrica, en la parte superior del notópodo (cirro dorsal) o en la parte inferior del neurópodo (cirro ventral).
- cirro cordiforme**: (ingl. cordiform cirrus, cordate): cirro con forma de corazón o acorazonado.
- cirro foliáceo** (ingl. foliaceous cirrus): cirro que se parece a una hoja o con forma de hoja.
- cirro hastado** (ingl. hastate cirrus): cirro con forma parecida a la hoja de una lanza.
- cirróforo** (ingl. cirrophore): segmento basal de un cirro.
- cirros tentaculares** (ingl. tentacular cirri): proyecciones sensoriales que surgen ya sea del peristomio o de segmentos cefalizados, en este último caso considerados homólogos con los cirros dorsal y ventral de los parápodos normales postcefálicos.
- cuernos laterales** (ingl. lateral horns): un par de prolongaciones ubicadas lateralmente en la probóscide de algunos alciopinos.
- digitiforme** (ingl. digitiform): cualquier apéndice con forma de dedo.
- espiniforme** (ingl. spiniform, spiniger): queta que se ahusa gradualmente hasta una punta fina; más frecuentemente usado para las quetas compuestas.
- estenobáticos** (ingl. stenobathic: organismos que se distribuyen en un rango estrecho de profundidad (cf. euribáticos).
- euribáticos** (ingl. eurybathics): organismos tolerantes a un amplio rango de profundidades; *cf.* estenobático.
- fusiforme** (ingl. fusiform): que tiene forma de huso; que se va estrechando hacia ambos extremos desde un centro más expandido.
- glándulas apicales** (ingl. apical glands): glándulas presentes en algunos tomoptéridos (hasta ahora reconocidas en dos especies solamente); se ubican en la parte apical de ambas pínulas y en todos los parápodos; están formadas de un núcleo de gránulos amarillentos incluidos en una matriz fibrosa fusiforme.
- glándulas cromófilas** (ingl. chromophil glands): glándulas presentes en las pínulas de algunas especies de tomoptéridos, que se tiñen fuertemente con la hematoxilina; están presentes a partir de 1° al 5° par de parápodos, en la parte ventral o ventro-apical de la pínula ventral.
- glándulas en aguijón** (ingl. spur glands): glándulas presentes en algunos tomoptéridos; su secreción forma un aguijón que sobresale marcadamente del borde de la pínula; cuando está presente se encuentra íntimamente asociada a la glándula cromófila.
- glándulas en roseta** (ingl. rosette glands): glándulas presentes en algunos tomoptéridos; están formadas de una parte central de glóbulos adiposos oscuros que se tiñen fuertemente con el ácido ósmico, y en la periferia se ubican varias células dando la apariencia de una roseta, pero no se tiñen con la hematoxilina; por lo general se ubican en el tronco parapodial de los dos primeros pares de parápodos, y en la parte dorsal o dorso apical de la pínula ventral y en la parte ventral o ventro-apical de la pínula dorsal.
- glándulas hialinas** (ingl. hyaline glands): glándulas presentes en algunas especies de tomoptéridos; son de forma muy variable y a veces difíciles de ver; pueden encontrarse en la pínula dorsal de los segmentos 3° y 4° o en la parte apical o dorsal de las pínulas ventrales; no se tiñen con la hematoxilina.
- glándulas segmentales** (ingl. segmental glands): abultamientos, a menudo pigmentados, de la pared corporal cerca de la base de los parápodos en los alciopinos.
- hastado** (ingl. hastate): estructura foliácea de ápice más o menos agudo y base de lóbulos divergentes; con forma parecida a la hoja de una lanza.

holopelágico (ingl. holopelagic): dicese de organismos acuáticos que permanecen pelágicos durante todo su ciclo de vida; *cf.* meropelágico.

holoplanctónico (ingl. holoplanktonic): dicese de organismos acuáticos que permanecen en el plancton durante todo su ciclo de vida; *cf.* meroplanctónico.

inermes (ingl. unarmed): término referido principalmente a la probóscide desprovista de armadura.

larva lecitotrófica (lecithotrophic larvae): larva que no se alimenta, sino que utiliza el vitelo como fuente nutritiva; *cf.* larva planctotrófica.

larva planctotrófica (planktotrophic larvae): larva que se alimenta de otros organismos del plancton; *cf.* larva lecitotrófica.

molleja (ingl. gizzard): región muscular del intestino anterior, con forma de barril, ubicada a continuación de la faringe.

nictimeral (ingl. nycthemeral rhythm): ritmo diario de actividad.

nucal (ingl. nuchal): perteneciente al cuello; término usado en relación a órganos sensoriales ubicados en el lado posterodorsal de la cabeza y diversamente desarrollados como procesos pares o simples, depresiones o canales, algunas veces como charreteras pares que se alargan posteriormente desde el prostomio.

órgano en forma de retorta (ingl. retort organ): estructura glandular transparente con forma de retorta en la cabeza de los tífloscolécidos que desemboca en el piso de la cavidad bucal.

órganos segmentales (ingl. segmental organs): órganos con distribución segmentaria a lo largo del cuerpo de poliquetos; en los alciopinos se considera a los abultamientos, a menudo pigmentados, ubicados en la base de los parápodos.

palpodio (ingl. palpode): proyección más o menos digitiforme del prostomio de los tífloscolécidos.

papila genital (ingl. genital papilla): proyección ubicada bajo el neurópodo en los parápodos de algunos poliquetos en la que se abre un conducto reproductivo.

parápodo (ingl. parapodium): cada una de las proyecciones laterales dispuestas

segmentariamente a lo largo del cuerpo en los poliquetos y que generalmente llevan quetas.

parápodo birrámeo (ingl. biramous parapodium): parápodo provisto de ambas ramas desarrolladas, el notópodo y el neurópodo.

parápodo unirrámeo (ingl. uniramous parapodium): parápodo provisto de una sola rama desarrollada, el neurópodo, mientras que el notópodo se encuentra ausente o reducido.

pínulas (ingl. pinnules): estructuras como aletas verticales membranosas que rodean las ramas de los parápodos de los tomoptéridos; también proyecciones que se disponen a ambos lados de un eje, como las barbas de una pluma.

probóscide (ingl. proboscis): la parte anterior del tubo digestivo derivada del estomodeo que puede ser evertida y proyectarse hacia adelante; puede estar provista de estructuras especiales (armada) o carecer de ellas (inermes o desarmada); a menudo también recibe el nombre de faringe.

queta (ingl. chaeta): estructura pequeña en forma de espina que se proyecta desde los parápodos o directamente desde la pared corporal.

queta acicular (ingl. acicular queta): queta simple robusta con una punta más o menos roma, homóloga con otra queta, pero similar en grosor con una acícula interna.

queta capilar (ingl. capillary queta): cualquier queta delgada como un cabello que termina en punta fina.

quetífero (ingl. setiger): con quetas; dicese de cualquier segmento o lóbulo que lleva quetas.

receptáculo seminal (ingl. seminal receptacle): estructura como saco utilizada para almacenar esperma en las hembras de poliquetos copuladores.

subulado (ingl. subulate): expandido basalmente y que se va ahusando hasta una punta fina; con forma de punzón.

AGRADECIMIENTOS

N.R. agradece al Comité Oceanográfico Nacional (CONA), al Servicio Hidrográfico y Oceanográfico de la Armada de Chile (SHOA) y a la tripulación del AGS

61 *Cabo de Hornos*, por el apoyo logístico y técnico brindado para la realización del proyecto CONA C21 I 15-01 “Estudio de la riqueza, distribución y abundancia de las especies de poliquetos holopelágicos y su relación con las variables ambientales en las zonas de estudio durante el Crucero CIMAR 21 Islas”, cuyos resultados son presentados aquí en forma parcial.

Nuestros agradecimientos a la Dra. Brightdoom Márquez, por su gentil invitación a someter nuestro trabajo a arbitraje para su eventual publicación en este número especial del Boletín del Instituto Oceanográfico de Venezuela, dedicado a la Dra. Evelyn Zoppi de Roa, pionera en estudios relacionados con el plancton y las ciencias del mar en Venezuela. También nuestros agradecimientos para los dos revisores anónimos que, con mucha paciencia y dedicación, revisaron el manuscrito y contribuyeron con importantes comentarios, observaciones y recomendaciones a la calidad final del texto.

Agradecemos a Daniel Zamorano (Department of Zoology, University of Otago) por el apoyo en la confección de los mapas de distribución de las especies reportadas en este trabajo. Finalmente, R.A. Moreno dedica este trabajo a la memoria de Félix Cisternas Miliakova, amigo y Biólogo Marino de la Universidad Arturo Prat, quién falleció trágicamente en un accidente en Iquique, norte de Chile.

REFERENCIAS

- ANTEZANA, T. 1978. *Distribution of euphausiids in the Chile-Perú Current with particular reference to the endemic Euphausia mucronata and the oxigen minimum layer*. Ph.D. dissertation, Scripps Institution of Oceanography, University of California, San Diego. 446 pp.
- APSTEIN, C. 1891. Die alciopiden des naturhistorischen Museums in Hamburg. *Jahrb. Hamburg wiss. Anst.* 8: 3-19.
- APSTEIN, C. 1900. Die Alciopiden und Tomopteriden der Plankton-Expedition. *Ergebn. der Plankton-Exped. Der Humboldt-Stiftung*, II(b): 1-61.
- AUDOUIN, J. V. & H. MILNE EDWARDS. 1833. Classification des Annélides et description de celles qui habitent les côtes de la France. *Ann. Sci. nat., Paris. (series 1)*, 29: 195-269.
- BENHAM, W.B. 1929. The pelagic Polychaeta. British Antarctic (“Terra Nova”) Expedition, 1910. *Nat. Hist. Rep. Zool.*, 7(3): 183-201
- BERKELEY, E. 1924. Polychaetous Annelids from the Nanaimo District. 2. Phyllodocidae to Nereidae. *Contrib. Can. Biol. Fish., New Ser.* 2: 287-294.
- BERKELEY, E. & C. BERKELEY. 1948. Annelida, Polychaeta errantia. *Fish. Res. Bd. Can., Can. Pac. Fauna*, 9b(1): 1-100.
- BERKELEY, E. & C. BERKELEY. 1957. On some pelagic polychaeta from the Northeast Pacific north of latitude 40°N and east of longitude 175°W. *Can. J. Zool.*, 3: 573-578.
- BERKELEY, E. & C. BERKELEY. 1961. Notes on Polychaeta from California to Peru. *Can. J. Zool.*, 39: 655-664.
- BERKELEY, E. & C. BERKELEY. 1964. Notes on some pelagic and some swarming Polychaeta taken off the coast of Peru. *Can. J. Zool.*, 42: 121-134.
- BILBAO, M., S. PALMA & N. ROZBACZYLO. 2008. First records of pelagic polychaetes in southern Chile (Boca del Guafo-Elefantes Channel). *Lat. Amer. J. Aq. Res.*, 36(1): 129-135.
- BUSCH, W. 1851. *Beobachtungen über Anatomie und Entwicklung einiger wirbellosen Seethiere*. August Hirschwald, Berlin, pp. 143
- BUZHINSKAJA, G.N. 1977. *Flota vitjasi* sp. n. a new deep water pelagic species of the family Fauveliopsidae (Polychaeta, Annelida). Issledovaniya Fauny Morei, (Studies on the Marine Fauna). *Zool. Inst. Akad. Nauk USSR*, 20(28): 9–12.
- BUZHINSKAJA, G.N. 1996. Unique morphological features of certain deep-water pelagic polychaetes. *Dokl. Biol. Sci.*, 347: 139-141.
- CÁRDENAS-OLIVA, A., O. DÍAZ-DÍAZ & B. MÁRQUEZ. 2010. Caracterización taxonómica de los poliquetos holoplanctónicos (Annelida: Polychaeta) de la plataforma norte de la península de Paria y golfo de Paria, Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Vnzla.* 49(1): 53-63.
- CHAMBERLIN, R.V. 1919. The Annelida Polychaeta. *Mem. Mus. comp. Zool. Harvard* 48: 1-154.
- CHUN, C. 1887. Die pelagische Tierwelt in grösseren Meerestiefen und ihre Beziehungen zu der Oberflächenfauna. *Bibl. Zool.*, 1: 1-66

- CLAPARÈDE, É. 1870. Les Annélides Chétopodes du Golfe de Naples. *Supp. Mém Soc phys d'hist nat. Genève*, 20(2): 365-542
- COLLAZO, N., F. HERNÁNDEZ, F. LOZANO, A. DE VERA, J. NÚÑEZ & E. FRAILE-NUEZ. 2017. Poliquetos planctónicos relacionados con enclaves de vulcanismo reciente en Canarias. *Vieraea*, 45: 89-118.
- DALES, R.P. 1957. Pelagic polychaetes of the Pacific Ocean. *Bull. Scrip. Inst. Oceanogr.*, 7(2): 99-167.
- DALES, R.P. & G. PETER. 1972. A synopsis of the pelagic polychaete. *J. Nat. Hist.*, 6: 55-92.
- DAY, J.H. 1967. A monograph on the Polychaeta of Southern Africa. Part I. Errantia. *Brit. Mus. (Nat. Hist.) Pub.*, 656: xxix+ 458 pp.
- DELLE CHIAJE, S. 1822 [1830]. Memorie sulla storia e notomia degli animali senza vertebre del regno di Napoli. 240 pp.
- DÍAZ-DÍAZ, O., E., RADHA-HENRÍQUEZ, I. LIÑERO-ARANA & B. MARÍN, 2009. Poliquetos holoplanctónicos (Annelida: Polychaeta) de la plataforma del Atlántico Venezolano. *Ciencia y Mar*, 13(38): 15-26.
- EHLERS, E. H. (1864). *Die Borstenwürmer (Annelida Chaetopoda) nach systematischen und anatomischen Untersuchungen dargestellt*. 176 pp.
- FAUCHALD, K. 1977. The polychaete worms (Definitions and keys to the Orders, Families and Genera). *Nat. Hist Mus Los Angeles County. Sci. Ser.*, 28: 1-190.
- FAUCHALD, K. & P.A. JUMARS. 1979. The diet of worms: a study of polychaete feeding guilds. *Oceanogr. Mar. Biol.: Ann. Rev.*, 17: 193-284.
- FAUCHALD, K. & G. ROUSE. 1997. Polychaete systematic. Past and present. *Zool. Scr.* 26(2): 71-138.
- FAUVEL, P. 1915. Polychètes pelagiques nouvelles des Campagnes de la Princesse-Alice (note préliminaire). *Bull. Inst. Océanogr.*, 305: 1-11
- FAUVEL, P. 1923. 1923. Polychètes errantes. Faune de France, Paris, 5:1-488.
- FAUVEL, P. 1936. Sur quelques Annélides polychètes de l'Île de Pâques. *Bull. Mus. Hist. nat. Paris, sér. 2*, 8: 257-259.
- FERNÁNDEZ-ÁLAMO, M.A. 2009a. Iospilidae Bergström, 1914. En: J.A. de León-González, J.R. Bastida-Zavala, L.F. Carrera-Parra, M.E. García-Garza, A. Peña-Rivera, S.I. Salazar-Vallejo & V. Solís-Weiss (eds.). *Poliquetos (Annelida: Polychaeta) de México y America Tropical*. Universidad Autónoma de Nuevo León, Monterrey, pp: 245-250.
- FERNÁNDEZ-ÁLAMO, M.A. 2009b. Pontodoridae Bergström, 1914. En: J.A. de León-González, J.R. Bastida-Zavala, L.F. Carrera-Parra, M.E. García-Garza, A. Peña-Rivera, S.I. Salazar-Vallejo & V. Solís-Weiss (eds.). *Poliquetos (Annelida: Polychaeta) de México y America Tropical*. Universidad Autónoma de Nuevo León, Monterrey, pp: 473-476.
- FERNÁNDEZ-ÁLAMO, M.A. 2009c. 52. Typhloscolecidae Uljanin, 1878. En: J.A. de León-González, J.R. Bastida-Zavala, L.F. Carrera-Parra, M.E. García-Garza, A. Peña-Rivera, S.I. Salazar-Vallejo & V. Solís-Weiss (eds.). *Poliquetos (Annelida: Polychaeta) de México y America Tropical*. Universidad Autónoma de Nuevo León, Monterrey, pp: 671-678.
- FERNÁNDEZ-ÁLAMO, M.A. 2020. Composición, densidad y distribución de los poliquetos planctónicos (Phyllodocida: Tomopteridae) en el Domo Térmico de Costa Rica, Pacífico Tropical Oriental. *Rev. Biol. Trop.*, 68(Suppl. 1): S238-S247.
- FERNÁNDEZ-ÁLAMO, M.A. & E.V. THUESEN. 1999. Polychaeta. In: *South Atlantic Zooplankton*. D. Boltovskoy (Ed.). pp. 595-619. Backhuys Publishers, Leiden.
- FERNÁNDEZ-ÁLAMO, M.A. 2000. Tomopterids (Annelida: Polychaeta) From The Eastern Tropical Pacific Ocean. *Bull. Mar. Sci.*, 67(1): 45-53.
- FERNÁNDEZ-ÁLAMO, M.A. 2004. Distribution of holoplanktonic typhloscolecids (Annelida-Polychaeta) in the eastern tropical Pacific Ocean. *J. Plank. Res.*, 26: 647-657.
- FERNÁNDEZ-ÁLAMO, M. & L. SANVICENTE-AÑORVE. 2005. Holoplanktonic polychaetes from the Gulf of Tehuantepec, Mexico. *Cah. Biol. Mar.*, 46: 227-239.
- FERNÁNDEZ-ÁLAMO, M.A. 2006. Composition, abundance and distribution of holoplanktonic polychaetes from the expedition "El Golfo" 6311-12" of Scripps Institution of Oceanography. *Sci. Mar.*, 70S3: 209-215.
- FERNÁNDEZ-ÁLAMO, M.A. & J. FÄBER-LORDA. 2006. Zooplankton and the oceanography of the eastern tropical Pacific: A review. *Prog. Oceanogr.*, 69: 318-359.

- GEORGE, J.D. & G. HARTMANN-SCHRÖDER. 1985. Polychaetes: British Amphinomida, Spintherida and Eunicida. *Syn. Bri. Fauna (New Ser.)*, 32: 1-221.
- GIBBS, P.E. 1976. Fixation and preservation of planktonic polychaeta. In: H.F. Steedman (ed.). *Monographs on Oceanographic Methodology, Vol. 4. Zooplankton Fixation and Preservation*. Illus. Unesco Press: Paris, France, pp. 279-280.
- GRANATA, L. 1911. Anellidi. Alciopidi e Fillodocidi. Raccolte planctoniche fatte dalla R. Nave *Liguria* nel viaggio di circonavigazione del 1903-1905 sotto il comando di S.A.R. Luigi Di Savoia, duca degli Abruzzi. *Pub. R. Inst. Stud. Sup. Prat. Perfez. Firenze Sez. Sci. Fis. Nat.*, 2(3): 49-70.
- GREFF, R. 1876. Untersuchungen über die Alciopiden. *Nov. Act. Kaiser. Leopold-Carolin Deut. Akad. Nat., Dresden*, 39(2): 34-122
- GREFF, R. 1879. Ueber pelagische Anneliden von der Küste der canarischen Inseln. *Z. Wiss. Zool.*, 32: 237-283.
- GRUBE, A.E. 1855. Beschreibungen neuer oder wenig bekannter Anneliden. *Arch. Naturgesch. Berlin*, 21(1):81-128.
- GUGLIELMO, R., M.C. GAMBI, A. GRANATA, L. GUGLIELMO & R. MINUTOLI. 2014. Composition, abundance and distribution of holoplanktonic polychaetes within the Strait of Magellan (southern America) in austral summer. *Polar Biol.*, DOI. 10.1007/s00300-014-1496-8.
- HALANYCH, K.M., L.N. COX & T.H. STRUCK. 2007. A brief review of holopelagic annelids. *Integr. Comp. Biol.*, 47: 872-879.
- HARTMAN, O. 1964. Polychaeta Errantia of Antarctica. *Antarctic Res. Ser.*, 3:1-131.
- HARTMAN, O. 1966. Quantitative survey of the benthos of San Pedro Basin, southern California. Pt. 2. Final results and conclusions. *Allan Hancock Pac. Exped.*, 19(2):187-456.
- HARTMAN, O. 1967. Polychaetous annelids collected by the USNS Eltanin and Staten Island cruises, chiefly from Antarctic seas. *Allan Hancock Monogr. Mar. Biol.*, 2: 1-387.
- IZUKA, A. 1914. On the pelagic Annelids of Japan. *J. Coll. Sci., Imperial Univ. Tokyo*, 36: 1-14.
- JIMÉNEZ-CUETO, S., E. SUÁREZ-MORALES & Á. MORALES-RAMÍREZ. 2012. Algunos poliquetos holoplanctónicos (Annelida: Polychaeta) del Parque Nacional Isla del Coco, Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.*, 60: 207-222.
- KINBERG, J.G.H. 1866. Annulata Nova. Continuatio. [various errantia & sedentaria]. *Öfversigt Kgl. Vetensk.-Akad. Förh., Stockholm*, 22(4): 239-258.
- KNOX, G.A. & D.B. CAMERON. 1998. The marine fauna of the Ross Sea: Polychaeta. *NIWA Biodiv. Mem.*, 108: 1-125.
- KROHN, A. 1845. Zoologische und anatomische Bemerkungen über die Alciopen. *Arc. Nat., Berlin*, 11: 171-184.
- LANGERHANS, P. 1880. Die wurmfauuna Madeiras. II. *Zeit. wissen, Zool.*, 33(1-2): 271-316.,
- LEIVA C., A. RIESGO, C. AVILA, G.W. ROUSE & S. TABOADA. 2018. Population structure and phylogenetic relationships of a new shallow water Antarctic phyllodocid annelid. *Zool. Scr.*, 47: 714-726.
- LEVINSEN, G.M.R. 1885. Spolia atlantica. Om nogle pelagiske Annulata. *Kongel. Danske Vidensk. Selsk. Skr., Naturvidensk. Math. Afd.*, (Series 6) 3(2): 321-344.
- MÁRQUEZ-ROJAS, B., O. DÍAZ-DÍAZ & M.A. BALZA. 2013. Holoplanktonic polychaetes (Annelida: Polychaeta) from Venezuela. *Pan-Amer. J. Aq. Sci.*, 8: 160-165.
- MILEIKOVSKY, S. 1977. On the systematics interrelationships within the Polychaeta and Annelida. An attempt to create an integrated system based on their larval morphology. pp 503-524. In: *Essays in Polychaetous Annelids in Memory of Olga Hartman*. D. Reish y K. Fauchald (eds.). Allan Hancock Foundation, University of Southern California, Los Angeles.
- MONRO, C.C.A. 1930. Polychaete worms. *Disc. Rep.*, 2: 1-122.
- MONRO, C.C.A. 1936. Polychaete worms. 11. *Discovery Rep.*, 12: 59-198.
- NYGREN, A. & F. PLEIJEL. 2011. Chimaeras and the origins of the holopelagic annelids Typhlocoelidae and Lopadorhynchidae: a reply to Struck & Halanych. *Zool. Scr.*, 40: 112-114.
- ORENSANZ, J. M. & F.C. RAMÍREZ. 1973. Taxonomía y distribución de los poliquetos pelágicos del Atlántico Sudoccidental. *Bol. Inst. Biol. Mar., Mar del Plata*, 21: 1-122.

- ØRESLAND, V. & F. PLEIJEL. 1991. An ectoparasitic typhloscolecoid polychaete on chaetognath *Eukrohnia hamata* from the Antarctic Peninsula. *Mar. Biol.*, 108: 429-432.
- OSBORN, K. J. & G. W. ROUSE. 2008. Multiple origins of pelagicism within Flabelligeridae (Annelida). *Mol. Phylog. Evol.* 49: 386–392.
- OSBORN, K. J. & G. W. ROUSE. 2010. Phylogenetics of Acrocirridae and Flabelligeridae (Cirratuliformia, Annelida). *Zool. Scr.* 40 (2): 204–219.
- PALMA, S. & K. KAISER. 1993. *Plancton marino de aguas chilenas*. Ediciones Universitarias de Valparaíso de la Universidad Católica de Valparaíso, 151 pp.
- PAMUNGKAS, J., C. J. GLASBY, G. B. READ, S. P. WILSON & M. J. COSTELLO. 2019. Progress and perspectives in the discovery of polychaete worms (Annelida) of the world. *Helgol. Mar. Res.*, 73: 4-13.
- PETTIBONE, M. 1963. Marine polychaete worms of the New England region. 1. Families Aphroditidae through Trocochaetidae. *U.S. Nat. Mus. Bull.*, 227: 356 pp.
- PETTIBONE, M. 1966. Revision of the Pilargidae (Annelida: Polychaeta), including descriptions of new species, and redescription of the pelagic *Podarmus ploa* Chamberlain (Polynoidae). *Proc. U. S. Nat. Mus.*, 118(3525): 155-207.
- PETTIBONE, M. 1982. Annelida. In: Parker, S.B. (ed). *Synopsis and Classification of Living Organism 2*, 1-43. New York, McGraw Hill.
- PLEIJEL, F. & R. P. DALES. 1991. Polychaetes: British Phyllocoideans, Typhloscolecoidaeans and Tomopteroidaeans. *Syn. Brit. Fauna (New Ser.)*, 45: 195 pp.
- QUATREFAGES, A. 1865. *Histoire naturelle des Annelés marins et d'eau douce. Annélides et Géphyriens*. Librairie Encyclopédique de Roret, Paris. Volume 1. 1-588.
- RAKUZA-SUSZCZEWSKI, S. 1968. Predation of Chaetognatha by *Tomopteris helgolandica*. *Journal du Conseil Permanent International pour l'Exploration de la Mer*, 32: 226-231.
- ROSA, D. 1907. Diagnosi preliminari di nuovi tomopteridi raccolti dalla R.N. *Liguria. Mon. zool. ital.*, 18(7): 176-177
- ROSA, D. 1908a. Nuove specie di tomopteridi. Diagnosi preliminari. *Boll. Mus. Zool. Anat. comp. R. Univ. Torino*, 23: 1.
- ROSA, D. 1908b. Raccolte planctoniche fatte dalla R. Nave *Liguria* nel viaggio di circonnavigazione del 1903-1905 sotto il comando di S.A.R. Luigi Di Savoia, duca degli Abruzzi. *Pub. R. Isti Stud. Sup. Prat.Perfez. Firenze Sez. Sci. Fis. Nat.*, 1(5): 245-327.
- ROUSE, G.W. & K. FAUCHALD. 1997. Cladistics and polychaetes. *Zool. Scr.*, 26: 139-204.
- ROUSE, G.W. & F. PLEIJEL. 2001. *Polychaetes*. xiii+ 354 pp. Oxford University Press.
- ROUSE, G.W. & F. PLEIJEL. 2003. Problems in polychaete systematics. *Hydrobiologia* 496: 175-189.
- ROZBACZYLO, N. 1985. Los anélidos poliquetos de Chile. Índice sinonímico y distribución geográfica de especies. Ediciones Pontificia Universidad Católica de Chile, *Ser. Monogr. Biol.*, 3: 1-284.
- ROZBACZYLO, N., T. ANTEZANA & H. PINOCHET. 1987. Tomopteridae (Annelida: Polychaeta) recolectados en el Pacífico Suroriental y revisión de la familia en Chile. *Stud. Neotrop. Fauna Environ.*, 22(2): 99-111.
- ROZBACZYLO, N. & R. A. MORENO. 2010. Poliquetos (Annelida). Bibliografía sobre Biodiversidad Acuática de Chile. PALMA, S., P. BÁEZ & G. PEQUEÑO (eds.). Comité Oceanográfico Nacional, Valparaíso, pp. 159-172.
- ROZBACZYLO, N., R. A. MORENO, G. L. GUZMÁN & J. JAQUE. 2004. Poliquetos pelágicos (Annelida, Polychaeta) del Pacífico suroriental frente a Chile e Islas Oceánicas. *Invest. Mar.*, 32(2): 11-22.
- SALAZAR-VALLEJO, S. I. 2009. 18. Flabelligeridae de Saint-Joseph, 1894:198-206. *En: de León-González, J.A., J.R. Bastida-Zavala, L.F. Carrera-Parra, M.E. García-Garza, A. Peña-Rivera, S.I. Salazar-Vallejo & V. Solís-Weiss (Eds) 2009. Poliquetos (Annelida: Polychaeta) de México y América Tropical*. Universidad Autónoma de Nuevo León, Monterrey, México, 737 pp
- SALAZAR-VALLEJO, S. I. & A. E. ZHADAN. 2007 Revision of *Buskiella* McIntosh, 1885 (including *Flota* Hartman, 1967), and description of its trifold organ (Polychaeta, Flotidae). *Invert, Zool.*, 4:65–82.

- SALAZAR-VALLEJO, S. I., L. F. CARRERA-PARRA & K. FAUCHALD. 2008. Phylogenetic affinities of the Flabelligeridae (Annelida, Polychaeta). *J. Zool. Syst. Evol. Res.*, 46(3), 203-215.
- SAN MARTÍN, G., P. ÁLVAREZ-CAMPOS, Y. KONDO, J. NÚÑEZ, M. A. FERNÁNDEZ-ÁLAMO, F. PLEIJEL, F. E. GOETZ, A. NYGREN, K. OSBORN. 2020. New symbiotic association in marine annelids: ectoparasites of comb jellies. *Zool. J. Linn. Soc.*, zlaa034, <https://doi.org/10.1093/zoolinnea/zlaa034>
- STEENSTRUP, J. S. 1849. *Tomopteris septentrionalis*. Vidensk. Medd. naturh. Foren. København, 1849: iv.
- STEENSTRUP, J. S. 1850. *Af Slaegten Tomopteris*. Vidensk. Medd. naturh. Foren. København, 1850: 75-77.
- STØP-BOWITZ, C. 1948. Polychaeta from the *Michael Sars* North Atlantic deep-sea expedition 1910. In *Rep. Sci Results Michael Sars North Atlantic Deep-Sea Exped. 1910*, 5(8): 1-91.
- STØP-BOWITZ, C. 1949. Polychètes pélagiques des expéditions norvégiennes antarctiques de la Norvegia 1927-1928, 1928-1929 et 1930-1931. Det Norske Videnskaps-Akademi i Oslo. Scientific Results of the Norwegian Antarctic Expeditions 1927-1928 et sqq., Instituted and Financed by Consul Lars Christensen, 31: 3-25.
- STØP-BOWITZ, C. 1951. Polychètes pélagiques de l'Expédition Suédoise Antarctique 1901-1903. In *Further Zoological Results of the Swedish Antarctic Expedition 1901-1903*, 4(7): 1-14.
- STØP-BOWITZ, C. 1981. Polychaeta. pp 471-492. En: *Atlas del zooplancton del Atlántico Sudoccidental*. Boltoskoy, D. (ed.). Publicación especial del INIDEP, Mar del Plata, Argentina.
- STRUCK, T.H. & K.M. HALANYCH. 2010. Origins of holopelagic Typhloscolecidae and Lopadorhynchidae within Phyllodocidae (Phyllodocida, Annelida). *Zool. Scr.*, 39(3); 269-275.
- STRUCK, T.H., C. PAUL, N. HILL, S. HARTMANN, C. HÖSEL, M. KUBE, B. LIEB, A. MEYER, R. TIEDEMANN, G. PURSCHKE & C. BLEIDORN. 2011. Phylogenomic analyses unravel annelid evolution. *Nature*, 471: 95-100.
- SUÁREZ-MORALES, E., S. JIMÉNEZ & S. SALAZAR-VALLEJO. 2005. *Catálogo de los poliquetos pelágicos del Golfo de México y Mar Caribe Mexicano*. El Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR), Unidad Chetumal, México. 99 pp.
- TEBBLE, N. 1960. The distribution of pelagic polychaetes in the South Atlantic Ocean. *Discov. Rep.*, 30: 161-300.
- TEBBLE, N. 1962. The distribution of pelagic polychaetes across the North Pacific Ocean. *Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.) Zool.*, 7(9): 373-492.
- TOVAR-FARO, B., M. LEOCÁDIO & C. DE PAIVA 2013. Distribution of Iospilidae (Annelida) along the eastern Brazilian coast (from Bahia to Rio de Janeiro). *Lat. Amer. J. Aq. Res.*, 41: 323-334.
- TREADWELL, A.L. 1943. Biological results of the last cruise of the *Carnegie*. Polychaetous annelids. Scientific Results of Cruise VII of the Carnegie during 1928-1929 under the command of Captain J.P. Ault. Biology IV. *Carnegie Inst. Washington Pub.*, 555, 31-59.
- TREADWELL, A.L. 1906. Polychaetous annelids of the Hawaiian Islands collected by the steamer Albatross in 1902. *Bull. U. S. Fish Comm.*, 23(3): 1145-1181
- TREADWELL, A.L. 1928. Polychaetous annelids from the Arcturus Oceanographic Expedition. *Zoologica*, 8(8): 449-485.
- USHAKOV, P.V. 1972. Polychaeta I Polychaetes of the suborder Phyllodociformia of the Polar basin and the north-western part of the Pacific. *Akad. Nauk. SSR Zool. Inst. Fauna USSR* 102, 1-271. (Translated from the Russian by the Israel Program for Scientific Translation, Jerusalem, 1974).
- UTTAL L. & K.R. BUCK. 1996. Dietary study of the midwater polychaete *Poebius meseres* in Monterey Bay, California. *Mar. Biol.*, 2: 333-343.
- VIGUIER, C. 1886. Etudes sur les Animaux inferieurs de la Baie d'Alger. Recherches sur les Annelides pelagiques. *Arc. Zool. Exp. Gén.*, 4: 347-442.
- WAGNER, N. 1872. Nouveau groupe d'Annelides. *Trudy Obsch. estest St. Petersburg*, 3: 344-347
- WESENBERG-LUND, E. 1962. Polychaeta Errantia. Rep. Lund. Univ. Chile Exped. 43. *Act. Univ. Lund* 57(12), 139 pp.
- WILSON, R.S. 2000. Family Tomopteridae: 224-225. In Beesley, P.L., Roos, G.J.B. & Glasby, C.J. (eds).

Polychaetes & Allies: The Southern Synthesis. Fauna of Australia. Vol. 4A Polychaeta, Myzostomida,- Pogonophora, Echiura, Sipuncula. CSIRO Publishing: Melbourne xii 465 pp.

WoRMS.2020. World Register of Marine Species. <http://www.marinespecies.org>

RECIBIDO: AGOSTO 2020

ACEPTADO: SEPTIEMBRE 2020

10. ANEXOS

A) TABLAS

Tabla 1. Lista de las especies de poliquetos holoplanctónicas registradas por área geográfica en el océano Pacífico suroriental frente a la costa de Chile, fiordos y canales australes e islas oceánicas Rapa Nui, Salas y Gómez, Desventuradas y archipiélago Juan Fernández.

FAMILIA/ESPECIE	Frente a Chile continental y fiordos y canales patagónicos	Rapa Nui (isla de Pascua)	Isla Salas y Gómez	Archipiélago Juan Fernández	Islas Desventuradas (islas San Félix y San Ambrosio)
Flabelligeridae SAINT-JOSEPH, 1894					
<i>Flota flabelligera</i> HARTMAN, 1967	X				
Iospilidae BERGSTRÖM, 1914					
<i>Iospilus phalacroides</i> VIGUIER, 1886	X	X		X	X
<i>Phalacrophorus pictus</i> GREEFF, 1879	X	X		X	X
Lopadorrhynchidae CLAPARÈDE, 1870					
<i>Lopadorrhynchus brevis</i> GRUBE, 1855				X	
<i>Lopadorrhynchus krohnii</i> (CLAPARÈDE, 1870)	X				
<i>Lopadorrhynchus uncinatus</i> FAUVEL, 1915		X	X	X	X
<i>Maupasia coeca</i> VIGUIER, 1886	X				
<i>Pelagobia longicirrata</i> GREEFF, 1879	X	X		X	X
Alciopini EHLERS, 1864					
<i>Alciopa reynaudii</i> AUDOUIN & MILNE EDWARDS, 1833	X				
<i>Alciopina paumotanus</i> (CHAMBERLIN, 1919)			X	X	
<i>Krohnia lepidota</i> (KROHN, 1845)	X		X		
<i>Naiades cantrainii</i> DELLE CHIAJE, 1828	X	X			
<i>Rhynchonereella angelini</i> (KINBERG, 1866)	X		X	X	
<i>Rhynchonereella petersii</i> (LANGERHANS, 1880)	X	X			X
<i>Torrea pelagica</i> CHAMBERLIN, 1919	X		X		X
<i>Vanadis crystallina</i> GREEFF, 1876					X
<i>Vanadis formosa</i> CLAPARÈDE, 1870	X		X	X	
<i>Vanadis longissima</i> (LEVINSEN, 1885)	X				
<i>Vanadis minuta</i> TREADWELL, 1906		X	X		X

Watelio gravieri (BENHAM, 1929)

X

Polynoidae KINBERG, 1856*Drieschia nans* (CHAMBERLIN, 1919)

X

X

X

Podarmus ploa CHAMBERLIN, 1919

X

Pontodoridae BERGSTRÖM, 1914*Pontodora pelagica* GREEFF, 1879

X

X

X

Tomopteridae GRUBE, 1850*Enapteris euchaeta* CHUN, 1888

X

Tomopteris carpenteri QUATREFAGES,
1866

X

X

X

Tomopteris cavallii ROSA, 1908

X

Tomopteris ligulata ROSA, 1908

X

Tomopteris pacifica IZUKA, 1914

X

X

X

Tomopteris planktonis APSTEIN, 1900

X

X

X

X

Tomopteris septentrionalis
QUATREFAGES, 1865

X

X

X

Typhloscolecidae ULJANIN, 1878*Sagitella kowalewskii* WAGNER, 1872

X

X

X

Travisioipsis lobifera LEVINSEN, 1885

X

X

Typhloscolex muelleri BUSCH, 1851

X

X

X

Tabla 2. Ubicación geográfica de las estaciones de muestreo de diferentes campañas científicas oceanográficas realizadas en Chile en que se han obtenido poliquetos holoplanctónicos.

“R.N. Liguria” (GRANATA 1911; ROSA 1907; 1908b)				
Estación	Latitud (S)	Longitud (W)	Profundidad (m)	Localidad
XIII	35°06'	73°38'		
“Albatross Expedition, 1904-1905” (CHAMBERLIN 1919)*				
4681	18°47'	89°26'	300 a superficie	Entre Perú e isla de Pascua
4682	19°07'30"	90°10'	Superficial	Entre Perú e isla de Pascua
4683	20°02'30"	91°52'30"	300 a superficie	Entre Perú e isla de Pascua
4686	22°02'	95°52'	Superficial	Entre Perú e isla de Pascua
4689	24°05'	100°20'	300 a superficie	Entre Perú e isla de Pascua
4691	25°27'	103°29'	300 a superficie	Entre Perú e isla de Pascua
4694	26°34'	108°57'30"	Superficial	Isla de Pascua, 29 millas al noreste de Cabo Norte

Poliquetos holoplanctónicos en Chile

4700	20°29'	103°26'	Superficial	Entre isla de Pascua y Galápagos
4702	18°40'	102°	300 a superficie	Entre isla de Pascua y Galápagos

“Carnegie cruise VII, 1928-1929” (TREADWELL 1943)

53	29°06'	108°44'	50 y 100	
54	29°17'	108°54'	50-100	
56	31°49'	109°04'	50 y 100	
57	33°59'	106°43'	50 y 100	
58	36°51'	104°55'	50 y 1000	
59	39°51'	101°04'	100	
60	40°24'	97°33'	Superficial, 50 y 100	
60-61	40°26', 40°22'	97°12', 96°59'	Superficial	
61	38°29'	94°14'	Superficial y 50	
61-62	37°35', 37°34'	93°35', 93°35'	Superficial	
62	34°35'	91°52'	50 y 100	
62-63	32°25', 32°23'	89°49', 89°42'	Superficial	
63	32°10'	89°04'	50	
63-64	32°05'	88°58'	Superficial	
64	31°54'	88°17'	100 y 1000	
64-65	31°52'	87°51', 87°46'	Superficial	
64-65	31°31'	86°57'	Superficial	
65	31°07'	86°39'	Superficial, 50 y 100	
66	27°04'	84°01'	50 y 100	
67	24°57'	82°15'	100	
68	21°28'	80°26'	Superficial y 100	

“Lund University Chile Expedition, 1948-1949” (WESENBERG-LUND 1962)

P7	41°55'	72°58'	245-0	Golfo de Ancud, SW de isla Quellín
----	--------	--------	-------	------------------------------------

“USNS *Eltanin*, 1962” (HARTMAN 1967)

175	40°46' a 40°54'	76°48' a 75°56'	ca 2893	Off Southwestern Chile
190	34°46' a 35°05'	74°53' a 74°29'	a 2891 sobre 4008-4100	Off Southwestern Chile

“Expedición Krill, Cruceros III y IV, julio-agosto 1974” (ROZBACZYLO *et al.* 1987)

46	23°36'	72°53'	0-46, 0-92, 46-69	Frente a Antofagasta
48	23°26'	70°55'	0-460, 50-200	Frente a Antofagasta
54	30°00'	71°34'	0-535, 54-205, 425-535	Frente a Coquimbo
56	32°28'	71°44'	100-500	Frente a Valparaíso
59	32°30'	74°04'	0-80, 0-490	Frente a Valparaíso
72	33°47'	72°13'	0-35	Frente a Valparaíso

“Crucero CIMAR 5 – Islas Oceánicas” (ROZBACZYLO <i>et al.</i> 2004)				
8	27°00'04	74°35'35	**	“Entre Caldera e isla de Pascua”
9	27°03'37	76°05'28	700	“Entre Caldera e isla de Pascua”
16	27°00'21	86°33'14	700	“Entre Caldera e isla de Pascua”
21	27°00'08	94°05'49	700	“Entre Caldera e isla de Pascua”
23	26°59'55	97°05'55	700	“Entre Caldera e isla de Pascua”
27	27°00'37	103°05'45	700	“Entre Caldera e isla de Pascua”
30	26°59'49	107°35'00	700	“Entre Caldera e isla de Pascua”
35	27°11'43	109°17'58	700	“Alrededor de isla de Pascua”
43	27°00'30	109°12'17	700	“Alrededor de isla de Pascua”
52	27°05'23	109°25'42	**	“Alrededor de isla de Pascua”
“Crucero CIMAR 6 – Islas Oceánicas” (ROZBACZYLO <i>et al.</i> 2004)				
5	33°00',03	72°32',10	1000	“Tramo Valparaíso – archipiélago Juan Fernández”
6	33°00'06	73°31',60	superficial	“Tramo Valparaíso – archipiélago Juan Fernández”
13	33°00',13	79°33',85	1000	“Tramo Valparaíso – archipiélago Juan Fernández”
17	33°40',18	80°52',44	1000	“En torno a isla Alejandro Selkirk”
43	31°47',98	80°00',04	1000	“En torno del archipiélago Juan Fernández”
59	26°19',74	80°02',90	superficial	¿Desventuradas?
65	26°59',93	79°05',20	1000	“Tramo isla San Félix – Caldera”
66	26°59',97	78°18',12	superficial	“Tramo isla San Félix – Caldera”
69	26°59',98	76°05',44	superficial	“Tramo isla San Félix – Caldera”
78	27°00',03	70°52',71	superficial	¿Frente a Caldera?
“Crucero CIMAR 4 Fiordos” (BILBAO <i>et al.</i> 2008)				
1	43°45.00'	74°38.00'	240	Boca del Guafo
2	43°40.05'	74°24.00'	204	Boca del Guafo
3	43°41.30'	74°02.50'	201	Boca del Guafo
4	43°39.00'	74°49.90'	182	Boca del Guafo
5	43°48.80'	73°36.80'	144	Islas Guaitecas
6	43°59.00'	73°22.00'	198	Canal Moraleda
7	44°15.00'	73°19.50'	203	Canal Moraleda
8	44°25.30'	73°28.20'	458	Canal Moraleda
9	44°41.02'	73°29.05'	290	Canal Moraleda
10	44°53.20'	73°30.90'	209	Canal Moraleda
11	45°05.50'	73°38.25'	270	Canal Moraleda
12	45°12.09'	73°36.70'	160	Canal Moraleda
13	45°16.00'	73°40.00'	58	Isla Meninea

Poliquetos holoplanctónicos en Chile

15	45°22.90'	73°32.00'	338	Paso del Medio
16	45°21.60'	73°23.00'	345	Fiordo Aysén
17	45°17.66'	73°15.95'	222	Fiordo Aysén
18	45°21.03'	73°05.07'	337	Fiordo Aysén
19	45°26.40'	72°56.70'	192	Fiordo Aysén
20	45°29.80'	72°51.60'	160	Fiordo Aysén
21	45°24.80'	72°51.80'	160	Fiordo Aysén
22	45°29.20'	73°30.60'	303	Canal Costa
23	45°44.50'	73°34.50'	213	Canal Costa
24	45°52.10'	73°36.00'	124	Golfo Elefantes
25	46°04.60'	73°37.45'	52	Golfo Elefantes
26	46°19.90'	73°42.50'	23	Golfo Elefantes
27	46°30.70'	73°48.50'	99	Golfo Elefantes
35	45°26.30'	73°49.25'	228	Canal Darwin
36	45°23.10'	74°06.80'	150	Canal Darwin
37	45°25.80'	74°16.20'	135	Canal Darwin

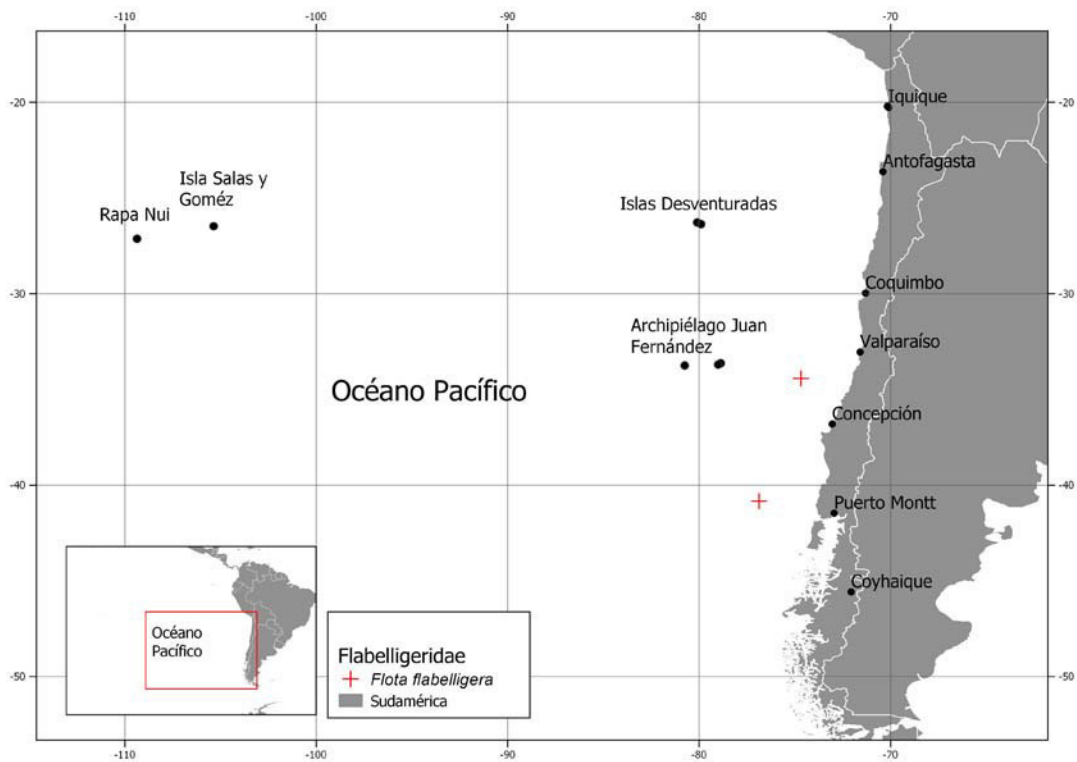
“Crucero CIMAR 21 Islas”

1	27°00'02”	70°52'56”
2	27°00'07”	70°56'07”
3	26°59'51”	71°01'59”
4	26°59'54”	71°12'57”
8	27°00'04”	74°35'35”
9	27°03'37”	76°05'28”
10	27°00'12”	77°34'53”
11	27°00'07”	79°05'05”
12	26°59'46”	80°34'47”
13	27°00'08”	82°05'05”
14	27°00'42”	83°33'45”
16	27°00'21”	86°33'14”
18	27°01'24”	89°34'02”
20	26°59'45”	92°36'10”
23	26°59'55”	97°05'55”
24	27°00'23”	98°38'51”
26	26°59'54”	101°36'03”
28	26°59'41”	104°36'19”
30	26°59'49”	107°35'00”
35	27°11'43”	109°17'58”
40	27°06'21”	109°12'39”

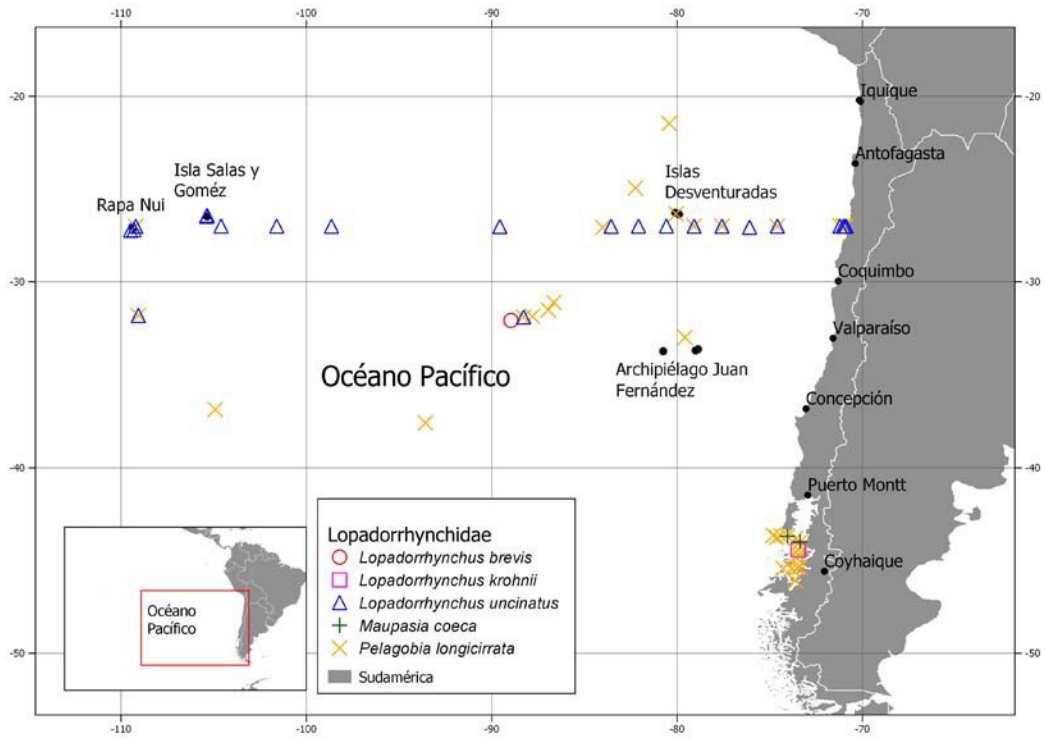
53	27°08'58"	109°27'52"
55	27°13'30"	109°29'18"
59	27°09'23"	108°59'58"
66	26°29'54"	105°34'56"
67	26°29'28"	105°21'50"
71	26°28'14"	105°20'39"
75	26°27'12"	105°22'01"
76	26°25'05"	105°21'28"
79	26°27'57"	105°23'19"

(*Las profundidades referidas por CHAMBERLIN (1919) para la Expedición *Albatross* 1904-1905, están expresadas en brazas)

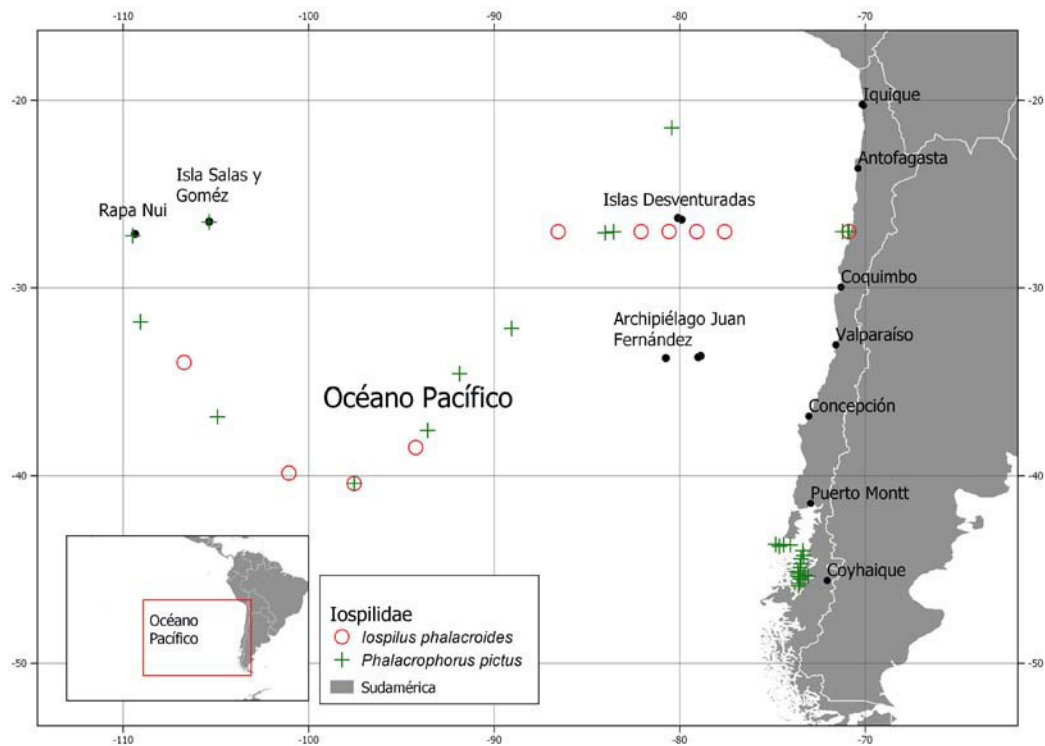
B) MAPAS DE DISTRIBUCIÓN DE LAS ESPECIES POR FAMILIAS



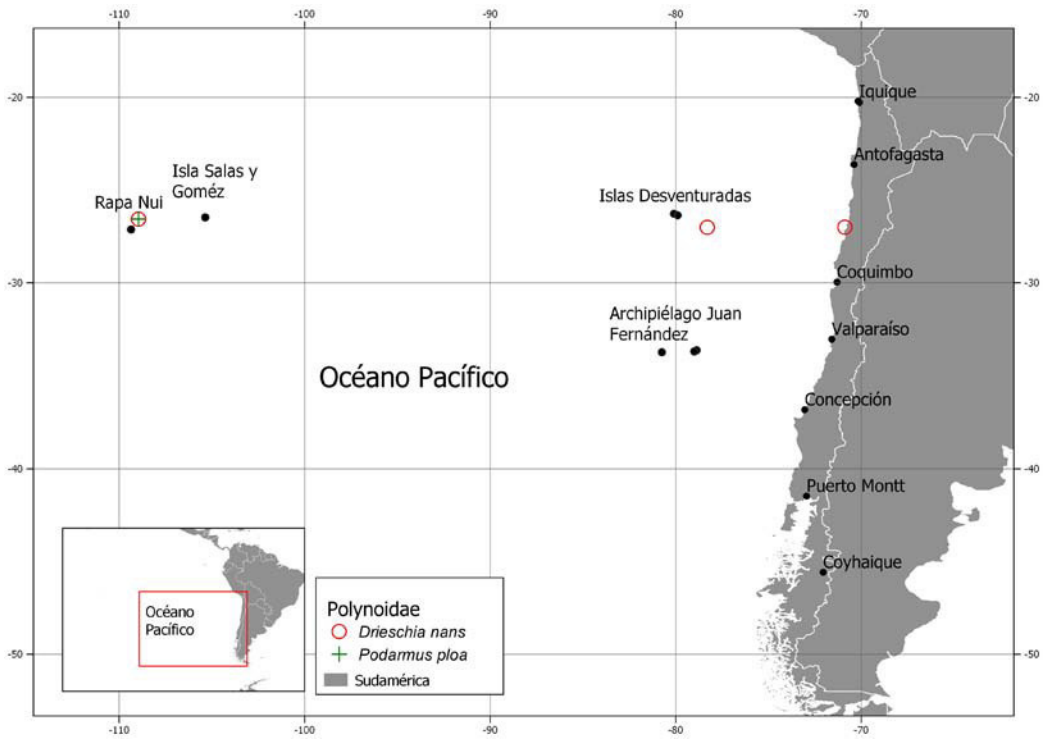
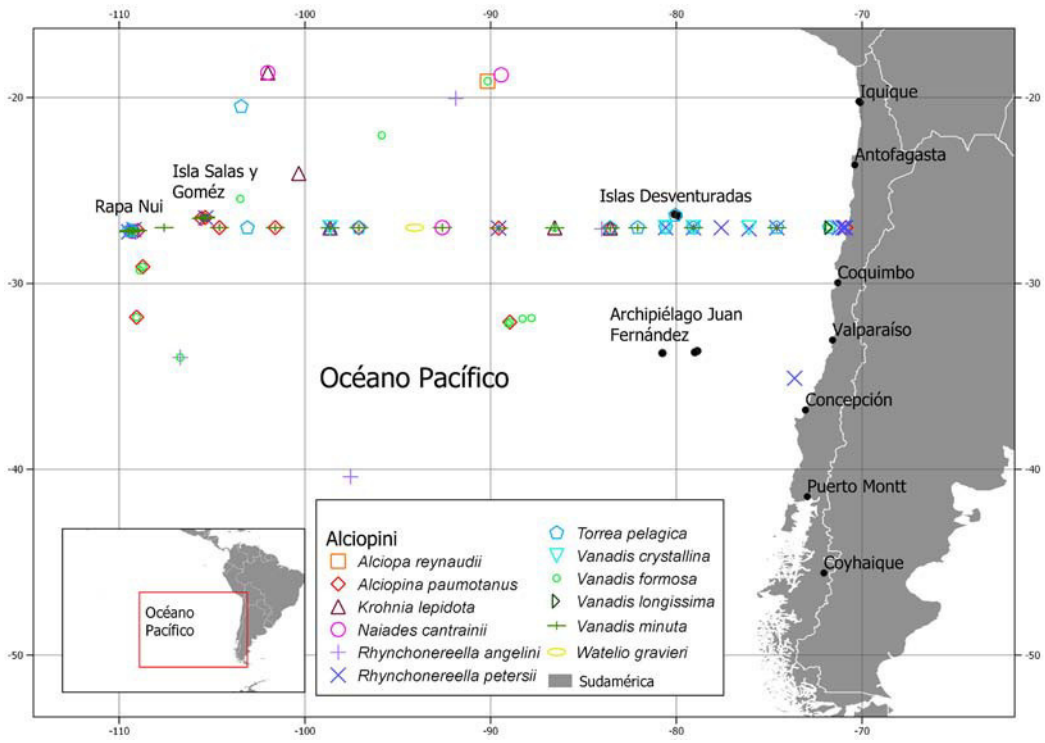
Mapa 1. Distribución de la especie holopláctónica de Flabelligeridae, *Flota flabelligera*.

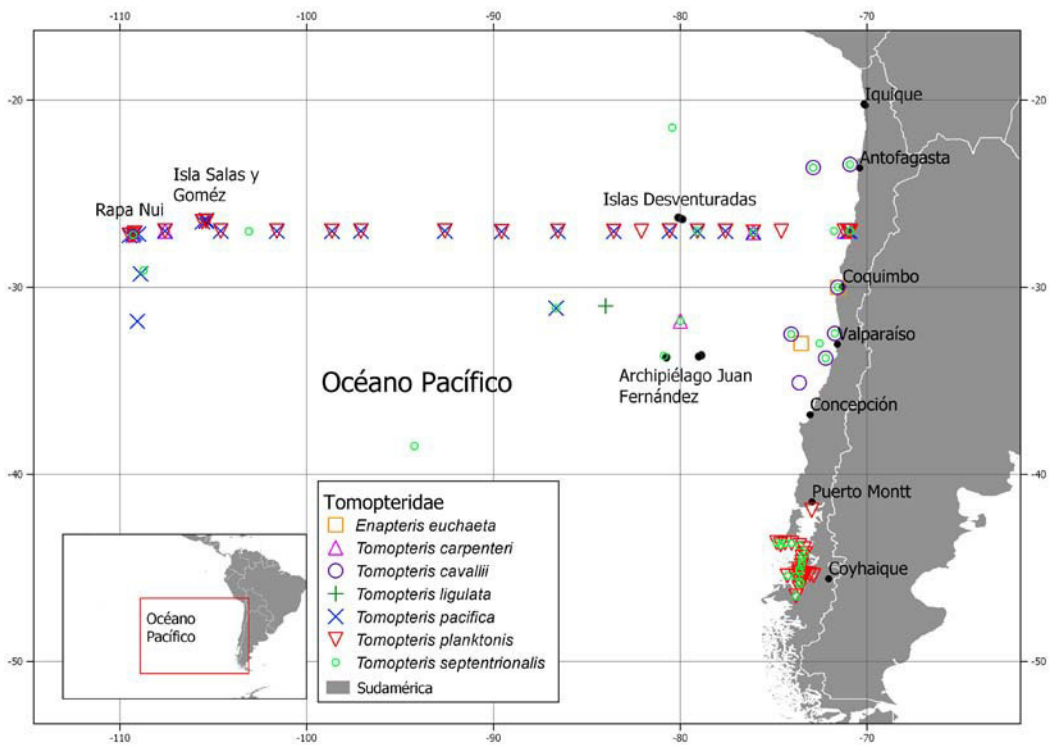
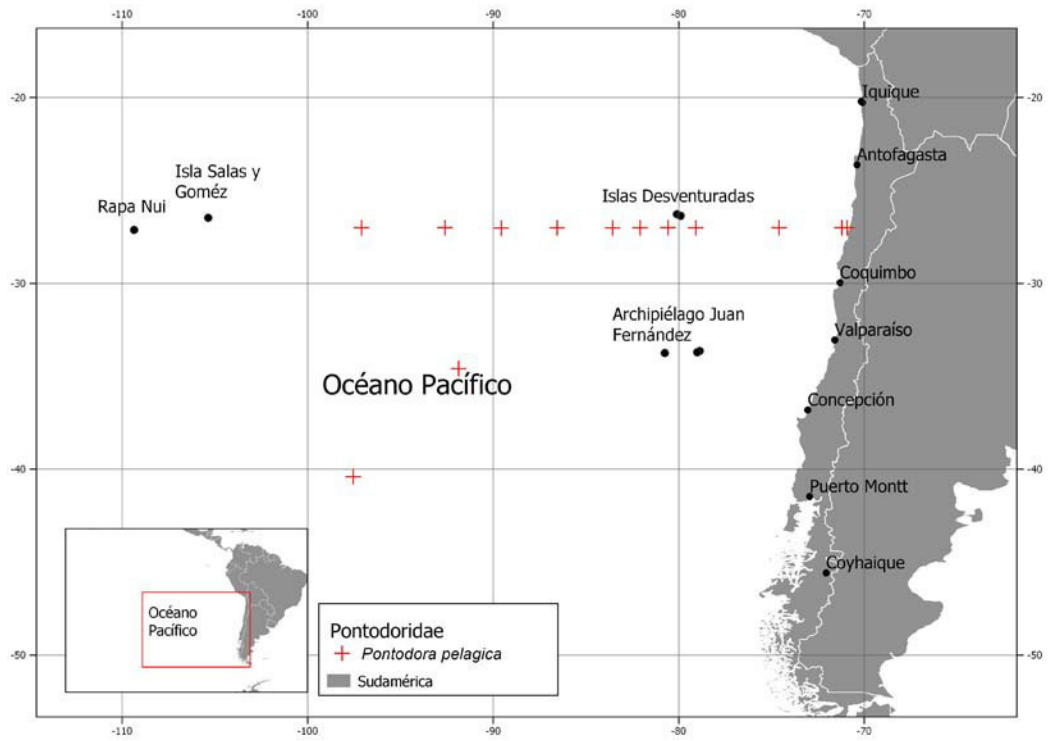


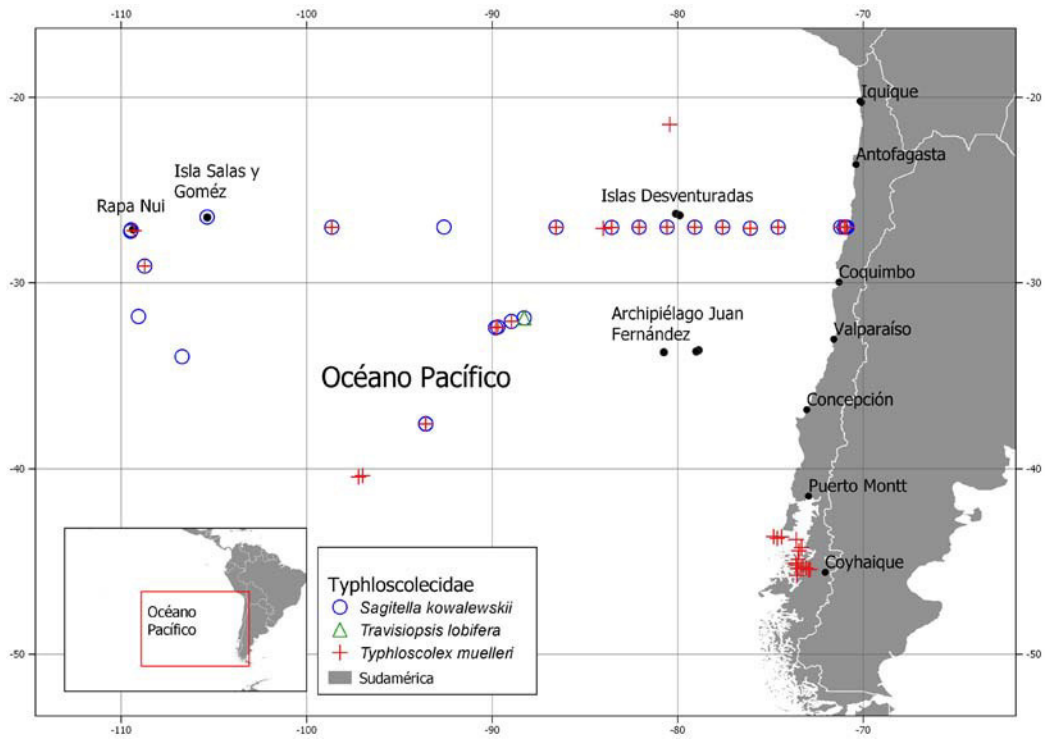
Mapa 2. Distribución de las especies de Iospilidae.



Mapa 3. Distribución de las especies de Lopadorrhynchidae.







Mapa 8. Distribución de las especies de Typhloscolecidae.