

Copépodos epipelágicos en Bahía Cupica, Pacífico colombiano: composición de especies, distribución y variación temporal

Mauricio Jerez-Guerrero¹, María I. Criales-Hernández*¹ & Alan Giraldo²

1. Laboratorio de Hidrobiología, Escuela de Biología, Facultad de Ciencias Básicas, Universidad Industrial de Santander, AA 678, Bucaramanga, Colombia; jerez.guerrero.mauricio@gmail.com, mcriales@uis.edu.co
2. Grupo de Investigación en Ciencias Oceanográficas, Departamento de Biología, Facultad de Ciencias Naturales y Exactas, Universidad del Valle, Código postal 760032057, Cali, Colombia; alan.giraldo@correounivalle.edu.co

* Correspondencia

Recibido 13-X-2016. Corregido 02-V-2017. Aceptado 01-VI-2017.

Abstract: Epipelagic copepods in Bahía Cupica, Colombian Pacific: species composition, distribution and temporal variation. The study of changes in abundance and composition of copepod species, at different temporal and spatial scales, help to understand the ecosystems function and how the oceanographic dynamics affects their variability and other resources abundances. Since very few studies have been developed on this group in Colombian Pacific coastal areas, the purpose of this study was to assess the spatial and temporal changes in the copepods community distribution at Cupica Bay, between December 2012 and February 2013. For this, oblique plankton hauls were performed along six transects perpendicular to the coast, in 22 stations, using a Bongo Net (30 cm diameter, 2.1 m large, with mesh size 250 μm and 500 μm) equipped with a flowmeter, during two contrasting oceanographic periods. The results showed significant changes in oceanographic conditions and superficial circulation patterns. Fifty two (52) copepods species were identified, from which thirty five (35) were new records for the Colombian Pacific. The biggest copepod abundance was recorded in February 2013 (28 604 ind. 100 m^{-3}), and small copepods species were the most dominant. During December 2012, species of the order Poecilostomatida were the most abundant (58.2), but during February were the species of the order Calanoida (69.5 %). The community structure and species composition was characterized by five significant groups, three groups during December 2012 and two during February 2013, dividing the bay in different zones. A positive correlation between temperature and copepods assemblages was evident during both periods, but stronger during December 2012. The results suggested that community structure and species composition of resident copepods in North Colombian Pacific neritic zones, are modelled by the intensity of upwelling, superficial local pattern circulation, and continental freshwater discharges in the region. The results are helpful to understand the copepods community structure, and the future studies should attempt to examine other variables (e.g. effect of food available and oxygen concentration dissolved) to improve understanding of copepods structure in the Pacific coast region of Colombia. *Rev. Biol. Trop.* 65 (3): 1046-1061. Epub 2017 September 01.

Key words: zooplankton, copepods, community structure, Colombian Pacific.

Los copépodos son crustáceos con al menos 2500 especies descritas que comprenden más del 70 % de la abundancia y biomasa mesozooplanctónica (Palomares, Suárez-Morales, & Hernández-Trujillo, 1998; Bradford-Grieve, Markhaseva, Rocha, & Abiahy, 1999; Miyashita, De Melo Júnior, & Lopes, 2009; Jaimes & López, 2014; Dias et al., 2015; López & Mojica, 2015a; Razouls, de Bovée, Kouwenberg,

& Desreumaux, 2017). Su estructura comunitaria, diversidad y abundancia responde a cambios en las condiciones oceanográficas, particularmente de la temperatura y salinidad (Martínez-Aguilar, Giraldo, & Rodríguez-Rubio, 2007; Escribano, Hidalgo, Fuentes, & Donoso, 2012; Hwang et al., 2014; Magalhães, Pereira, & Costa, 2015; Rice, Dam, & Stewart, 2015; Medellín-Mora, Escribano, & Schneider,

2016). Además, conforman el mayor componente de la producción secundaria, cumpliendo un papel de intermediario en los procesos de transferencia de energía en las redes tróficas marinas (Sommer & Stibor, 2002; Giraldo, Velasco, & Martínez, 2014; Jaimes & López, 2014; Burd & Thomson, 2015; Dias et al., 2015; López & Mojica, 2015a).

En el Pacífico Colombiano, los estudios que hacen referencia al grupo de los copépodos han sido en su mayoría trabajos relacionados con la abundancia, biomasa, función y dinámica ecológica a nivel de orden (e.g. Giraldo & Gutiérrez, 2007; Martínez-Aguilar et al., 2007; Murcia & Giraldo, 2007; López & Medellín, 2010; López, 2012; Giraldo et al., 2014; Jaimes & López, 2009, 2014; López & Mojica, 2015a). A nivel de género, se destaca el trabajo realizado por López y Mojica (2015a), quienes reportaron la influencia abiótica sobre algunos géneros de copépodos, y a nivel de especie, el trabajo realizado por Monsalve (1976), quien elaboró un listado taxonómico de especies del Pacífico Colombiano, así como los trabajos de López y Mojica (2015b, c), quienes describieron la dinámica ecológica de algunas especies de los géneros *Oncaea* y *Oithona*.

En términos generales, la variación espacial y temporal de las condiciones oceanográficas en el Océano Pacífico Colombiano, es el resultado del efecto que tiene la alternancia en la dominancia de los sistemas de vientos alisios del norte y del sur, el cual promueve el desarrollo del Chorro de Viento de Panamá entre enero y abril de cada año (Amador, Alfaro, Lizano, & Magaña, 2006). Esta característica atmosférica tiene como respuesta oceánica el desarrollo de una zona de surgencia en la Ensenada de Panamá que determina las condiciones físicas, químicas y biológicas de la columna de agua del Océano Pacífico Colombiano, y el patrón de circulación superficial de toda la región (CCCP, 2002; Tejada et al., 2003; Kessler, 2006; Pennington et al., 2006; Villegas & Málíkov, 2006; Giraldo, Rodríguez-Rubio, & Zapata, 2008). Además, para la zona nerítica ha sido registrada una amplia variación espacio-temporal de las condiciones oceanográficas,

como resultado del efecto de forzantes locales como la Corriente de Colombia, la geomorfología de la línea de costa y el ingreso de agua dulce continental, debido al régimen de precipitación anual de la región (Forsbergh, 1969; Walsh, 1988; Rodríguez-Rubio, Schneider, & Abarca del Río, 2003; Giraldo et al., 2008; Giraldo & Ramírez, 2010; López, 2012; Valencia, Lavaniegos, Giraldo, & Rodríguez-Rubio, 2013; López & Mojica, 2015a).

Teniendo en cuenta que la composición taxonómica y la distribución espacial de las especies que conforman los ensamblajes planctónicos dependen en gran medida de las condiciones ambientales del lugar que habitan (Hays, Richardson, & Robinson, 2005; Moller et al., 2015), el objetivo de este trabajo fue estudiar los cambios en la distribución espacial local, y la estructura y composición del ensamblaje de copépodos en Bahía Cupica, Pacífico Colombiano, durante febrero de 2012 y diciembre de 2013, teniendo en cuenta que estos periodos presentan condiciones oceanográficas contrastantes. Los resultados de esta investigación proporcionarán información novedosa sobre la variación espacio-temporal de corta escala del ensamblaje de copépodos en la zona nerítica más oriental del Pacífico Oriental Tropical, y además, proporcionará la primera aproximación sistemática de la composición de especies de copépodos costeros presentes en la zona norte del Pacífico Colombiano.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio: Bahía Cupica (6° 38' - 6° 41' N & 77° 24' - 77° 29' W) (Fig. 1) se encuentra en la zona norte del Pacífico Colombiano (Departamento de Chocó), dentro del corredor biológico del Chocó Biogeográfico (Poveda, Rojas, Rudas, & Rangel, 2004). Esta es una región que ha sido poco explorada a pesar de albergar una gran cantidad de ecosistemas marinos y costeros, que la posicionan como una de las reservas ícticas de gran importancia económica y de biodiversidad para el Pacífico Oriental Tropical (Giraldo & Valencia 2008). En esta localidad, la temperatura

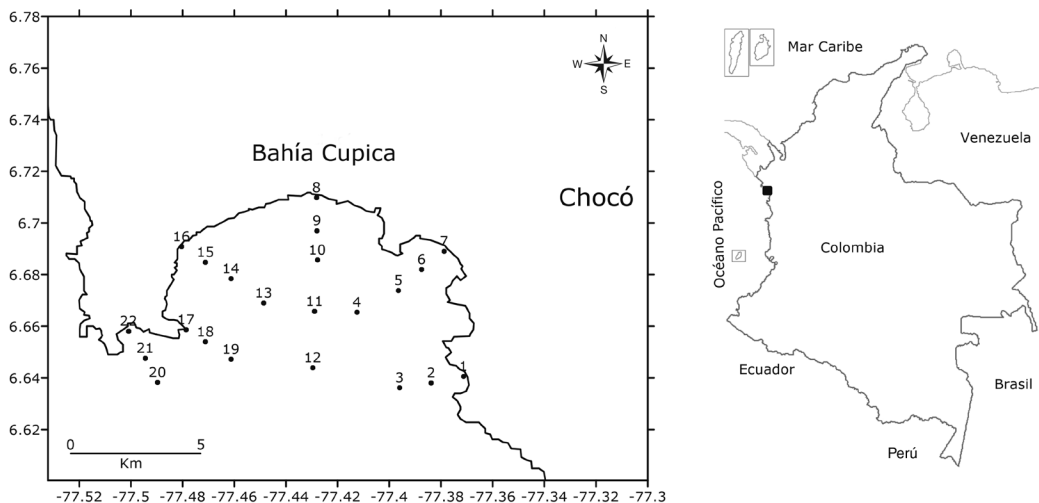


Fig. 1. Distribución de las 22 estaciones de muestreo en Bahía Cupica, departamento de Chocó, zona norte del Pacífico Colombiano. El cuadro negro indica la ubicación de Bahía Cupica en Colombia.

Fig. 1. Distribution of the 22 sampling stations in Bahía Cupica, Chocó, north of the Colombian Pacific. The black box shows the location of Bahía Cupica in Colombia.

superficial del agua se encuentra entre 27 a 28 °C y salinidad entre 25 a 27 PSU (Valencia & Giraldo, 2009; Giraldo & Ramírez, 2010), sin embargo, entre enero y abril, cuando toda la región se encuentra bajo el efecto del Chorro de Viento de Panamá, se produce el ingreso a la zona superficial de agua con temperatura baja (< 22 °C) y salinidad alta (> 34.5 PSU) (Giraldo et al., 2008).

Fase de campo: Con el objetivo de describir la variación estacional en las condiciones hidrográficas y de la comunidad de plancton en la columna de agua de Bahía Cupica, se realizaron dos campañas de recolecta durante los días 16 y 17 de diciembre 2012 y febrero 2013, periodos considerados como contrastantes en sus condiciones oceanográficas para la región (CCCP, 2002; Rodríguez-Rubio et al., 2003; Giraldo et al., 2008; Valencia et al., 2013). Las campañas se efectuaron en una lancha de 12 m de eslora, con motor fuera de borda, estableciendo un muestreo de 22 estaciones separadas entre sí por 1.5 km, las estaciones de muestreo se dispusieron a lo largo de 6 trayectos

perpendiculares a la línea de costa (Fig. 1. Estaciones de muestreo y localización).

En cada estación, se registró la profundidad con un profundímetro portátil y se estableció la temperatura y salinidad desde la superficie hasta 60 m de profundidad, o cerca del fondo utilizando un CTD SeaBird 19. Así mismo, se estableció el patrón de circulación en la zona de estudio mediante el seguimiento, en cada estación, de dos boyas de deriva pasiva tipo Davis durante 20 minutos; estas boyas están conformadas por un flotador de 30 cm de diámetro, unida por una línea principal a un derivador de acero inoxidable, con un peso muerto y un receptor GPS Garmin. Las boyas fueron dispuestas a 1 m y 10 m de profundidad para establecer la dirección y velocidad instantánea del campo de corriente en la zona de estudio, a partir de la diferencia en las posiciones geográficas de inicio y recuperación de las boyas (Joseph, 2014).

Las muestras de zooplancton se recolectaron mediante arrastres oblicuos (Smith & Richardson, 1979) desde la superficie hasta una profundidad de 20 m, y en las estaciones

someras hasta el fondo con un margen de seguridad de 5 m, utilizando una red tipo Bongo de 30 cm de diámetro y 2.1 m de largo, provista con mallas de 250 μm y 500 μm de apertura del poro de malla, equipada con un flujómetro digital General Oceanics para establecer el volumen de agua filtrado. La duración del arrastre de zooplancton fue de 10 minutos a una velocidad promedio de 3.5 km/h durante las horas diurnas entre las 7:00 y 16:00 horas. Todas las muestras recolectadas fueron preservadas en una solución de formalina neutralizada al 4 %, para el transporte al Laboratorio de

Hidrobiología de la Universidad Industrial de Santander, en donde se procedió a su análisis.

Fase de laboratorio: En el laboratorio, se realizó el análisis de las muestras colectadas con la manga de 250 μm , las cuales fueron fraccionadas usando la técnica de submuestreo de Beakers (Van Guelpen, Markle, & Duggan, 1982). Se identificaron las especies de copépodos, con base en las claves taxonómicas de Boltovskoy (1981, 1999), Palomares et al. (1998) y Razouls et al. (2017), siguiendo la nomenclatura taxonómica propuesta por Walter y Boxshall

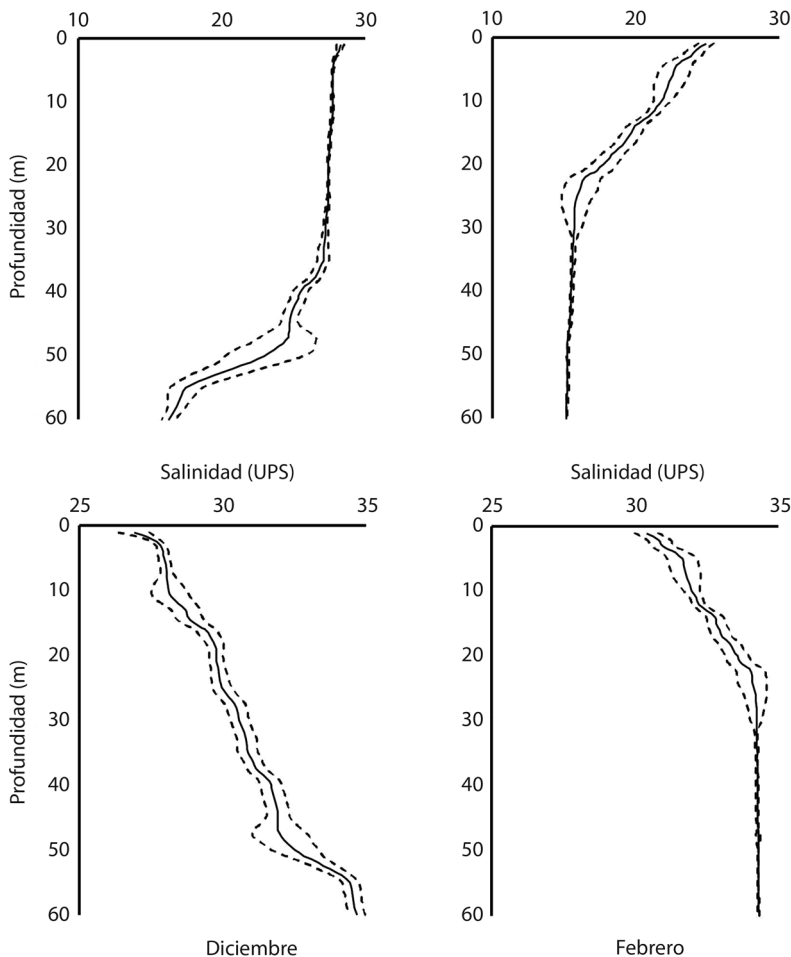


Fig. 2. Variación vertical de la temperatura y la salinidad en Bahía Cupica durante diciembre 2012 ($n = 22$) y febrero 2013 ($n = 22$). Promedio de las 22 estaciones (línea sólida) y desviación estándar (línea punteada).

Fig. 2. Changes of the vertical temperature and salinity in Bahía Cupica during December 2012 ($n = 22$) and February 2013 ($n = 22$). Isotherm depth 21 °C: December 2012 = 48 m, February 2013 = 14 m. The average of 22 sampling stations (solid line), standard deviation (dotted line).

RESULTADOS

(2016). El conteo de organismos se realizó hasta por lo menos 1000 individuos de cada especie o su totalidad (Postel, Fock, & Hagen, 2000), siendo estandarizada su abundancia a individuos en 100 m⁻³ de agua de mar filtrada a través de la red, y se construyó una matriz de abundancia para cada periodo de estudio.

Se compararon las condiciones de temperatura, salinidad y abundancia de los copépodos entre periodos de estudio utilizando una prueba no paramétrica de Mann-Whitney. Con el propósito de comparar la estructura del ensamblaje de copépodos entre periodos de estudio se construyó una matriz de similitud utilizando el índice de Bray-Curtis y se realizó un análisis de agrupamiento por promedio simple. Se utilizó la rutina SIMPROF para establecer la significancia de los agrupamientos obtenidos y se identificaron las especies que aportan un 90 % a la similitud de los agrupamientos mediante un análisis de porcentajes de similitud SIMPER (Clarke & Warwick, 2001). Además, se estableció el grado de relación entre la estructura del ensamblaje de copépodos y las condiciones de temperatura y salinidad de la columna de agua en Bahía Cupica mediante un análisis de correlación matricial utilizando la rutina Bio-Env (PRIMER v.7).

La profundidad de la termoclina y la haloclina en la zona de estudio fue mayor en diciembre 2012 (45 m) que durante febrero 2013 (25 m) (Fig. 2). Considerando los primeros 50 m de la columna de agua, se detectaron diferencias significativas en la temperatura y salinidad entre los periodos de estudio (Mann-Whitney, $P < 0.001$), siendo significativamente mayor la temperatura y menor la salinidad durante diciembre 2012 que durante febrero 2013 (Fig. 3). Considerando el patrón de circulación superficial instantáneo establecido para la zona de estudio (Fig. 4), se identificó el ingreso de agua oceánica hacia el interior de la bahía durante ambos periodos de estudio, y se registró un mayor rango de velocidad durante febrero 2013 (0.53 a 1.66 m/s¹) que durante diciembre 2012 (0.25 a 0.66 m/s¹), lo que daría como resultado un mayor ingreso de agua desde el océano hacia la bahía durante febrero 2013.

Fueron identificadas 52 especies de copépodos en ambos periodos de estudio, 41 fueron registradas en diciembre 2012 y 50 en febrero 2013. Solamente dos especies fueron exclusivas de diciembre 2012 y 11 especies

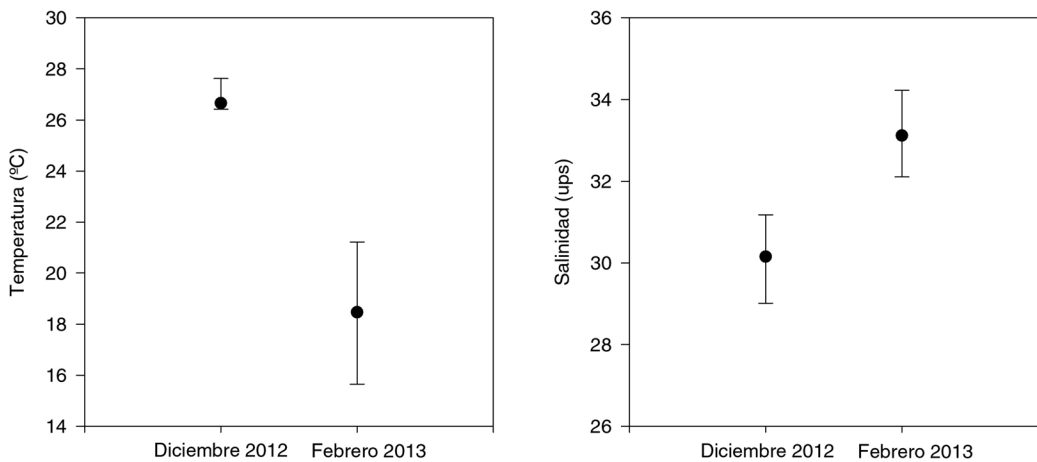


Fig. 3. Comparación de la temperatura y salinidad en Bahía Cupica entre diciembre 2012 y febrero 2013. El punto negro es la media y las líneas el rango entre 25 - 75 %.

Fig. 3. Comparison of temperature and salinity in Bahía Cupica between December 2012 and February 2013. The black dot represents the mean value and the lines the range 25 - 75 % of values.

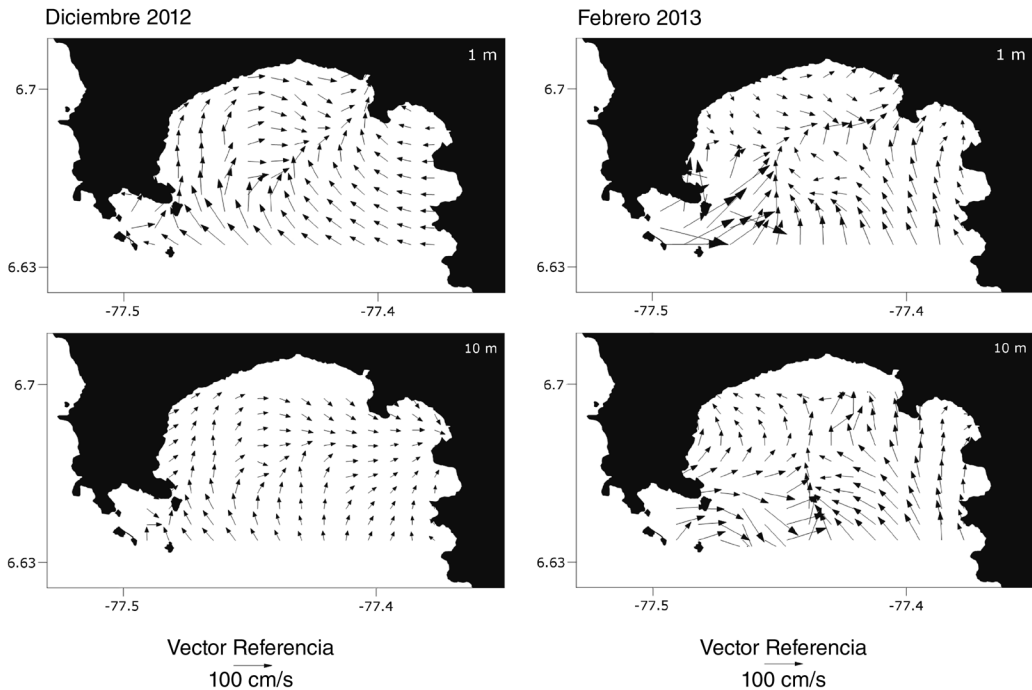


Fig. 4. Circulación superficial a 1 y 10 m de profundidad en Bahía Cupica durante diciembre 2012 y febrero 2013.
 Fig. 4. Surface circulation to 1 and 10 m deep in Bahía Cupica during December 2012 and February 2013.

fueron exclusivas de febrero 2013 (Cuadro 1). Se registraron diferencias significativas en la abundancia total de copépodos entre los periodos de estudio (Mann-Whitney, $P < 0.01$), siendo un orden de magnitud mayor en febrero 2013 (28 604 ind. 100 m^{-3}) en comparación con diciembre 2012 (2 612 ind. 100 m^{-3}). En diciembre 2012, el orden Poecilostomatoida representó el 58.2 % de la abundancia total, seguido de Calanoida con 39.3 %, Cyclopoida con 2.4 % y Harpacticoida con 0.1 %, mientras que durante febrero 2013 la mayor abundancia estuvo representada por el orden Calanoida con 69.5 %, seguido por Poecilostomatoida con 20.8 %, Harpacticoida con 6.7 % y Cyclopoida con 3 %.

Ditrychocorycaeus andrewsi (1 386 ind. 100 m^{-3}) fue la especie dominante durante diciembre 2012 con un 53 % de la abundancia total, mientras que durante febrero 2013 *Centropages furcatus* (7 782 ind. 100 m^{-3}), *Nannocalanus minor* (5 576 ind. 100 m^{-3}) y *D.*

andrewsi (5 306 ind. 100 m^{-3}) fueron co-dominantes, representando el 65 % de la abundancia total de copépodos en la zona de estudio. Durante ambos periodos de estudio copépodos de talla pequeña pertenecientes a los órdenes Calanoida, Cyclopoida, Harpacticoida y Poecilostomatoida (e.g. *D. andrewsi*, *Euterpina acutifrons*, *Dioithona oculata*, *Paracalanus parvus*) representaron el mayor porcentaje de la abundancia total con un 70 % durante diciembre 2012 y un 54 % durante febrero 2013.

Se identificaron cinco agrupaciones significativas, de las cuales tres correspondieron a diciembre 2012 (grupos A, B, C), y dos a febrero 2013 (grupos D, E) (SIMPROF, $P < 0.01$) (Fig. 5). La similitud dentro de las agrupaciones establecidas fue superior al 67 % (Cuadro 2), siendo *D. andrewsi*, *C. furcatus*, *N. minor*, *Acartia tonsa*, *Temora discaudata*, *Oithona atlantica*, *Neocalanus gracilis* y *Pareucalanus sewelli* las especies que más aportaron a la similitud.

CUADRO 1

Especies de copépodos encontrados en Bahía Cupica, océano Pacífico colombiano, durante diciembre 2012 y febrero 2013

TABLE 1

List of copepods species found in Bahía Cupica, Colombian Pacific Ocean during December 2012 and February 2013

CALANOIDA	CYCLOPOIDA
Acartiidae	Oithonidae
<i>Acartia (Odontocartia) lilljeborgi</i> Giesbrecht, 1889	<i>Dioithona oculata</i> Farran, 1913
<i>Acartia (Acanthacartia) tonsa</i> Dana, 1849	<i>Oithona atlántica</i> Farran, 1908
Aetideidae	<i>Oithona sp.</i> Baird, 1843
<i>Aetideus armatus</i> ** Boeck, 1872	
<i>Euchirella amoena</i> Giesbrecht, 1888	HARPACTICOIDA
Calanidae	Euterpinae
<i>Mesocalanus tenuicornis</i> Dana, 1849	<i>Euterpina acutifrons</i> Dana, 1847
<i>Nannocalanus minor</i> Claus, 1863	Miraciidae
<i>Neocalanus gracilis</i> Dana, 1852	<i>Macrosetella gracilis</i> Dana, 1847
<i>Undinula vulgaris</i> Dana, 1849	Peltidiidae
Candaciidae	<i>Clytemnestra scutellata</i> Dana, 1847
<i>Candacia catula</i> Giesbrecht, 1889	
<i>Candacia truncata</i> Dana, 1849	POECILOSTOMATOIDA
Centropagidae	Clausidiidae
<i>Centropages furcatus</i> Dana, 1849	<i>Saphirella tropica</i> * Wolfenden, 1906
Eucalanidae	Corycaeidae
<i>Pareucalanus langae</i> Fleminger, 1973	<i>Agetus limbatus</i> ** Brady, 1883
<i>Pareucalanus sewelli</i> Fleminger, 1973	<i>Corycaeus speciosus</i> Dana, 1849
Euchaetidae	<i>Ditrichocorycaeus affinis</i> McMurrich, 1916
<i>Euchaeta marina</i> Prestandrea, 1833	<i>Ditrichocorycaeus andrewsi</i> Farran, 1911
Lucicutiidae	<i>Onchocorycaeus catus</i> Dahl F., 1894
<i>Lucicutia flavicornis</i> ** Claus, 1863	Oncaeidae
Paracalanidae	<i>Oncaea media</i> Giesbrecht, 1891
<i>Aerocalanus monachus</i> ** Giesbrecht, 1888	<i>Oncaea venusta</i> Philippi, 1843
<i>Calocalanus pavo</i> Dana, 1852	<i>Triconia conifera</i> ** Giesbrecht, 1891
<i>Paracalanus aculeatus</i> ** Giesbrecht, 1888	Sapphirinidae
<i>Paracalanus parvus</i> Claus, 1863	<i>Copilia mirabilis</i> Dana, 1852
Phaennidae	<i>Sapphirina darwinii</i> Haeckel, 1864
<i>Phaenna spinifera</i> Claus, 1863	<i>Sapphirina opalina</i> Dana, 1849
Pontellidae	<i>Sapphirina scarlata</i> ** Giesbrecht, 1891
<i>Calanopia minor</i> ** Scott A., 1902	
<i>Labidocera acuta</i> Dana, 1849	
<i>Labidocera detruncata</i> * Dana, 1849	
<i>Labidocera johnsoni</i> Fleminger, 1964	
<i>Labidocera minuta</i> Giesbrecht, 1889	
<i>Labidocera trispinosa</i> ** Esterly, 1905	
<i>Pontellina plumata</i> Dana, 1849	
<i>Pontellopsis armata</i> Giesbrecht, 1889	
<i>Pontellopsis regalis</i> Dana, 1849	
Pseudodiaptomidae	
<i>Pseudodiaptomus wrighti</i> Johnson M.W., 1964	
Rhincalanidae	
<i>Rhincalanus nasutus</i> ** Giesbrecht, 1888	
<i>Rhincalanus rostrifrons</i> ** Dana, 1849	
Subeucalanidae	
<i>Subeucalanus pileatus</i> Giesbrecht, 1888	
Temoridae	
<i>Temora discaudata</i> Giesbrecht, 1889	

*Especies registradas sólo durante diciembre 2012, ** Especies registradas sólo durante febrero 2013.

*Species registered only during December 2012, ** Species registered only during February 2013.

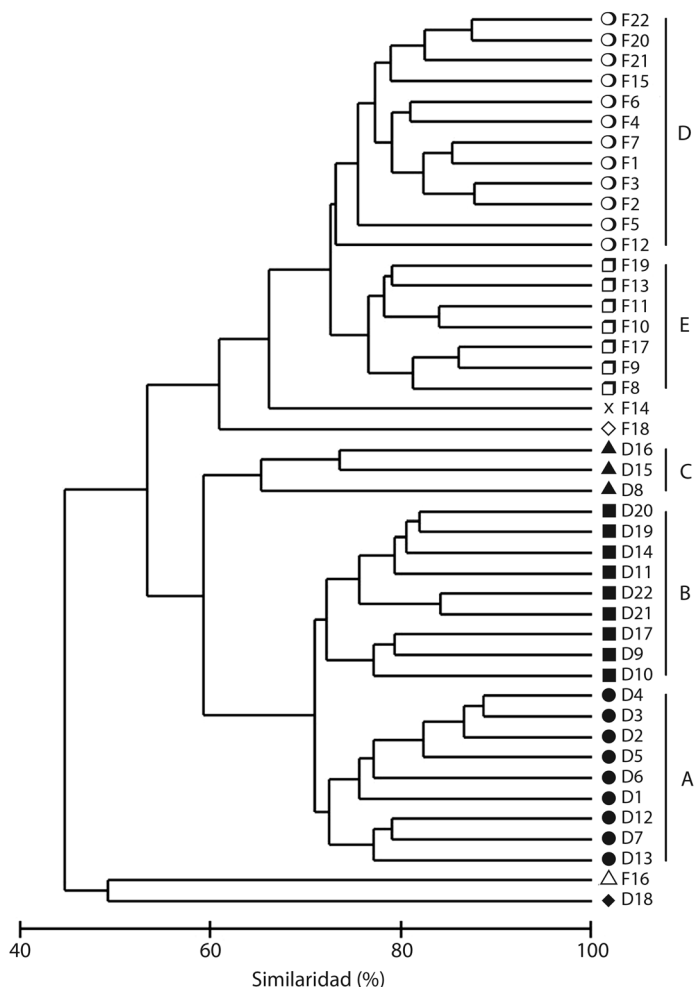


Fig. 5. Análisis de agrupamiento de la comunidad de copépodos encontrados en Bahía Cupica durante diciembre 2012 y febrero 2013. Los símbolos representan la significancia de las agrupaciones encontradas (SIMPROF, $P < 0.01$), la letra identifica el periodo (D: diciembre 2012, F: febrero 2013) y el número la estación de muestreo.

Fig. 5. Cluster analysis of the copepod community in Bahía Cupica during December 2012 and February 2013. The symbols represent the significance of the cluster (SIMPROF, $P < 0.01$), the letter identifies the period (D: December 2012, F: February 2013) and the number identifies the sampling station.

La estructura y composición del ensamblaje de copépodos en Bahía Cupica fue un 47.61 % diferente entre los periodos de estudio, siendo *E. acutifrons*, *P. sewelli*, *D. oculata*, *Sapphirina scarlata*, *Labidocera minuta* y *Acrocalanus monachus* las especies con mayor aporte a la disimilitud entre periodos (Cuadro 3). Al establecer la ubicación espacial de las agrupaciones definidas mediante el análisis SIMPROF (Fig. 6), se identificaron

en diciembre 2012 tres zonas con diferente estructura y composición del ensamblaje de copépodos: una zona interna costera (grupo C) caracterizada por la presencia de *Pseudodiaptomus wrighti*, *Labidocera johnsoni* y *L. minuta*; una zona centro interna-norte (grupo B), caracterizada por la presencia de *Mesocalanus tenuicornis*, *Calocalanus pavo*, *Ditrichocorycaeus affinis* y *E. acutifrons*; y una zona centro externa-sur (grupo A), caracterizada

CUADRO 2

Análisis SIMPER (90 %), se indican las especies de copépodos que contribuyeron a la similitud dentro de los grupos durante diciembre 2012 y febrero 2013

TABLE 2

Results of the SIMPER analysis (90 %), indicated species of copepods that contributed to similarity within the groups during December 2012 and February 2013

Periodo	Agrupamiento	Especies (Contribución %)
Diciembre 2012 Sim: 67.8 %		<i>Ditrichocorycaeus andrewsi</i> (11.9); <i>Centropages furcatus</i> (9.8); <i>Acartia tonsa</i> (7.1); <i>Nannocalanus minor</i> (6.9); <i>Temora discaudata</i> (6.6); <i>Oithona atlantica</i> (6.2)
	Grupo A Sim: 75.9 %	<i>Ditrichocorycaeus andrewsi</i> (12.3); <i>Centropages furcatus</i> (10); <i>Undinula vulgaris</i> (9.3); <i>Nannocalanus minor</i> (7.9); <i>Acartia tonsa</i> (7.5); <i>Oithona atlántica</i> (6.5)
	Grupo B Sim: 75.1 %	<i>Ditrichocorycaeus andrewsi</i> (9.91); <i>Centropages furcatus</i> (7.9); <i>Temora discaudata</i> (6.6); <i>Nannocalanus minor</i> (6); <i>Oncaea media</i> (5.5); <i>Neocalanus gracilis</i> (5.5)
	Grupo C Sim: 68 %	<i>Ditrichocorycaeus andrewsi</i> (12.1); <i>Acartia tonsa</i> (10.3); <i>Centropages furcatus</i> (9.3); <i>Paracalanus parvus</i> (7.9); <i>Pseudodiaptomus wrighti</i> (7.9); <i>Labidocera johnsoni</i> (7.6)
Febrero 2013 Sim: 70.3 %		<i>Centropages furcatus</i> (8.1); <i>Ditrichocorycaeus andrewsi</i> (7.3); <i>Nannocalanus minor</i> (6.8); <i>Neocalanus gracilis</i> (6.6); <i>Pareucalanus sewelli</i> (5.9); <i>Temora discaudata</i> (5.3)
	Grupo D Sim: 77.5 %	<i>Centropages furcatus</i> (7.1); <i>Ditrichocorycaeus andrewsi</i> (6.8); <i>Nannocalanus minor</i> (6.2); <i>Neocalanus gracilis</i> (5.6); <i>Temora discaudata</i> (5.1); <i>Labidocera acuta</i> (5.1)
	Grupo E Sim: 78.2 %	<i>Ditrichocorycaeus andrewsi</i> (6.9); <i>Centropages furcatus</i> (6.7); <i>Nannocalanus minor</i> (6.5); <i>Neocalanus gracilis</i> (6); <i>Euterpina acutifrons</i> (5.7); <i>Pareucalanus sewelli</i> (5.5)

CUADRO 3

Análisis SIMPER (90 %), se indica las especies de copépodos que contribuyeron a la disimilitud dentro de los grupos durante diciembre 2012 y febrero 2013

TABLE 3

Results of the SIMPER analysis (90 %), indicated species of copepods that contributed to dissimilarity within the groups during December 2012 and February 2013

Periodo	Agrupamientos	Especies (Contribución %)
Diciembre y Febrero Dis: 47.6 %		<i>Euterpina acutifrons</i> (5); <i>Pareucalanus sewelli</i> (4.9); <i>Dioithona oculata</i> (4); <i>Sapphirina scarlata</i> (3.7); <i>Labidocera minuta</i> (3.6); <i>Acrocalanus monachus</i> (3.5)
	Grupo A y Grupo B Dis: 29.1 %	<i>Ditrichocorycaeus affinis</i> (5.6); <i>Dioithona oculata</i> (5.6); <i>Euchirella amoena</i> (5.3); <i>Paracalanus parvus</i> (5); <i>Calocalanus pavo</i> (4.8); <i>Mesocalanus tenuicornis</i> (4.7)
	Grupo A y Grupo C Dis: 42.1 %	<i>Undinula vulgaris</i> (8.3); <i>Labidocera johnsoni</i> (7); <i>Pseudodiaptomus wrighti</i> (5.8); <i>Labidocera minuta</i> (5.6); <i>Euchirella amoena</i> (5.3); <i>Dioithona oculata</i> (4.9)
	Grupo B y Grupo C Dis: 39.3 %	<i>Undinula vulgaris</i> (5.8); <i>Labidocera johnsoni</i> (5.4); <i>Labidocera minuta</i> (4.8); <i>Pseudodiaptomus wrighti</i> (4.5); <i>Oncaea venusta</i> (4.4); <i>Ditrichocorycaeus affinis</i> (4.4)
	Grupo D y Grupo E Dis: 27.4 %	<i>Triconia conifera</i> (5.7); <i>Mesocalanus tenuicornis</i> (4.5); <i>Labidocera minuta</i> (4.4); <i>Acrocalanus monachus</i> (4.1); <i>Pontellopsis armata</i> (4); <i>Acartia tonsa</i> (3.7)

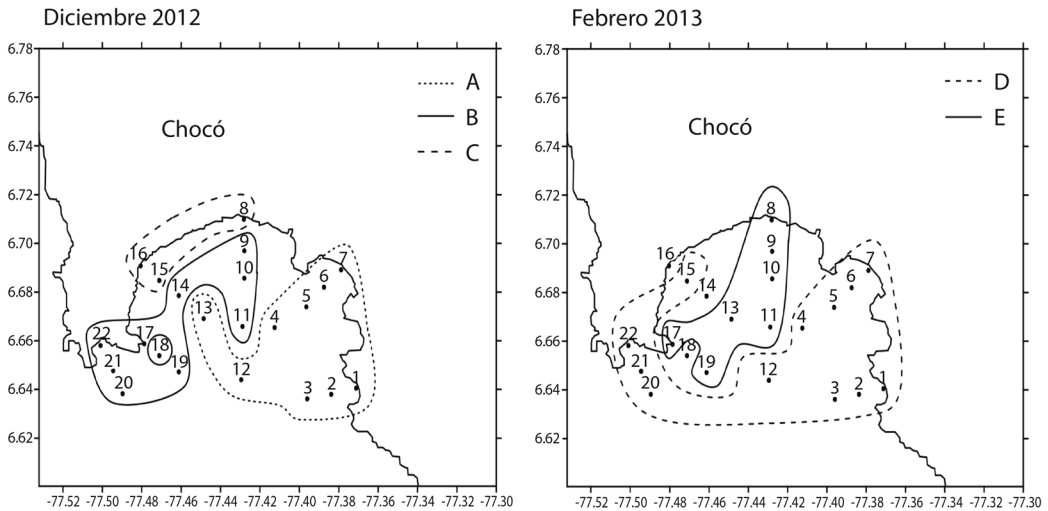


Fig. 6. Ubicación espacial en Bahía Cupica de las agrupaciones de copépodos definidas mediante el análisis SIMPROF ($P < 0.01$), durante diciembre 2012 y febrero 2013, las letras representan cada agrupación en cada periodo de estudio.

Fig. 6. Spatial location in Bahía Cupica of the copepods groups defined by SIMPROF analysis ($P < 0.01$), during December 2012 and February 2013, the letters represent each group for each studied period.

por la presencia de *Euchirella amoena*. Para febrero 2013, fueron identificadas dos zonas con diferente estructura y composición del ensamblaje de copépodos: una zona central (grupo D), caracterizada por la presencia de *D. affinis*, *L. minuta*, *M. tenuicornis*, *Oncaea media* y *Oncaea venusta*; y una zona lateral norte y sur (grupo E), caracterizada por la presencia de *A. monachus*, *Triconia conifera*, *C. pavo*, *Pontellopsis armata* y *Clytemnestra scutellata*.

Durante diciembre 2012, se estableció una correlación positiva entre la temperatura de 20 m a 30 m y la estructura del ensamblaje de copépodos en Bahía Cupica (Bio-Env, $\rho_s = 0.45$) (Cuadro 4), mientras que durante febrero 2013 se establecieron correlaciones positivas leves, entre la estructura del ensamblaje y la temperatura y salinidad entre 30 - 40 m de profundidad (Bio-Env, $\rho_s = 0.15$ y $\rho_s = 0.14$ respectivamente) (Cuadro 4).

DISCUSIÓN

Las condiciones oceanográficas en Bahía Cupica fueron contrastantes entre los periodos

de estudio, probablemente por el ingreso a la zona costera de agua fría y de mayor salinidad durante los primeros meses del año, como consecuencia del desarrollo de la surgencia de la Ensenada de Panamá, condición que ha sido previamente registrada en la zona nerítica del norte del Chocó y en otras localidades del Pacífico Colombiano (Rodríguez-Rubio et al., 2003; Devis-Morales, Schneider, Montoya-Sánchez, & Rodríguez-Rubio, 2008; Giraldo et al., 2008; Valencia & Giraldo, 2009; Valencia et al., 2013). Incluso, el patrón de circulación superficial instantánea establecida para esta localidad, sugiere que durante diciembre 2012 se desarrolló en la bahía un giro anticiclónico que tiende a favorecer en su interior la retención de partículas (Rojas & Landaeta, 2014), mientras que durante febrero 2013, se detectó el ingreso a la bahía de dos flujos superficiales desde mar afuera, acompañado del ascenso de la termoclina y la haloclina, indicándonos que la bahía estuvo influenciada por los efectos de la surgencia de la Ensenada de Panamá durante este periodo.

Las especies de copépodos identificadas en Bahía Cupica durante los periodos de estudio,

CUADRO 4

Coefficientes de correlación del análisis Bio-Env para la relación entre las comunidades de copépodos y las condiciones oceanográficas en Bahía Cupica durante diciembre 2012 y febrero 2013

TABLE 4

Correlation coefficients from Bio-Env analysis for the comparisons between copepod communities and oceanographic conditions in Bahía Cupica during December 2012 and February 2013

Periodo	Variables	ρ_s
Diciembre	T_{20-30m}	0.45
	$T_{20-30m} - S_{10-20m}$	0.41
	$T_{10-20m} - T_{20-30m}$	0.39
	$T_{10-20m} - T_{20-30m} - S_{10-20m}$	0.36
	$T_{20-30m} - S_{10-20m} - S_{20-30m}$	0.35
Febrero	T_{30-40m}	0.15
	S_{30-40m}	0.14
	$T_{20-30m} - T_{30-40m} - S_{30-40m} - S_{40-50m}$	0.13
	$T_{20-30m} - T_{30-40m} - S_{20-30m} - S_{30-40m} - S_{40-50m}$	0.11
	$T_{30-40m} - S_{20-30m} - S_{30-40m} - S_{40-50m}$	0.11

ρ_s : coeficiente de correlación de Spearman entre matrices de similitud, T: temperatura, S: salinidad.
 ρ_s : coefficient of Spearman co-relation between similarity matrices, T: temperature, S: salinity.

Se muestran los cinco mejores resultados/ Showed only the best five results.

se encuentran registradas para ambientes epipelágicos de aguas tropicales y subtropicales (Monsalve, 1976; Palomares et al., 1998; Boltovskoy, 1999; Razouls et al., 2017). Gran parte de estas especies se encuentran ampliamente distribuidas a lo largo del Pacífico Oriental y corresponden a los órdenes Calanoida, Cyclopoida, Harpacticoida y Poecilostomatoida (Monsalve, 1976; Ayón, Criales-Hernandez, Schwamborn, & Hirche, 2008; Criales-Hernández et al., 2008; López, 2012; Jaimes & López, 2014; López & Mojica, 2015a, b, c). Particularmente, en el Pacífico Colombiano, los copépodos pueden llegar a representar el 78 % de la comunidad zooplanctónica (Monsalve, 1976; Giraldo & Gutiérrez, 2007; Martínez-Aguilar et al., 2007; Murcia & Giraldo, 2007; López, 2012), y la mayor contribución corresponde a especies del orden Calanoida (Monsalve, 1976; López, 2012; Jaimes & López, 2014; López & Mojica, 2015a).

Hasta el momento, habían sido reportados para el Pacífico Colombiano 31 géneros y 36 especies de copépodos (Monsalve, 1976; López & Mojica, 2015a, b, c). Durante el presente estudio se encontraron 35 especies, 22 de las cuales corresponden al orden Calanoida, nueve al Poecilostomatoida, tres al Harpacticoida y una al Cyclopoida, que representan nuevos registros, incrementando de esta manera el conocimiento a un total de 48 géneros y 71 especies de copépodos para el Pacífico Colombiano. Particularmente, en Bahía Cupica se observó un cambio en las especies dominantes del ensamblaje de copépodos durante los dos periodos estudiados, cambiando el predominio de especies del orden Poecilostomatoida durante diciembre 2012 a especies del orden Calanoida en febrero 2013. De acuerdo con algunos autores (Peterson, 1998; Kozak, Franco-Gordo, Suárez-Morales, & Palomares-García, 2014), durante los procesos de surgencia activa en ambientes costeros subtropicales

del Pacífico Oriental, las especies dominantes del ensamblaje de copépodos son del orden Calanoida, condición similar a la registrada para Bahía Cupica.

La composición de especies encontrada nos da una idea de un cambio en la estructura de tallas, debido a que generalmente las especies del orden Calanoida son copépodos de mayor talla que las del orden Poecilostomatoida (Turner, 2004; Rakhesh, Raman, Ganesh, Chandramohan, & Dehairs, 2013). Los copépodos de mayor talla han sido catalogados tradicionalmente como especies representativas o claves, debido a que representan la mayor biomasa y abundancia en zonas de surgencia y oceánicas, pero en cambio en zonas cercanas a la costa, bahías cerradas y particularmente en aguas tropicales, son los copépodos de talla pequeña, los que generalmente contribuyen en mayor medida a conformar la comunidad que ahí se desarrolla (Hopcroft & Roff, 1998; Escribano & Hidalgo, 2000; Gallienne & Robins, 2001; Grunewald, Morales, González, Sylvester, & Castro, 2002; Turner, 2004; Vargas & González, 2004; Antacli, Hernández, & Sabatini, 2010, 2014; Rakhesh et al., 2013; Giraldo et al., 2014). Nuestros resultados confirman esta tendencia con la dominancia de copépodos de talla pequeña en la zona costera, pero además evidencia el ingreso de aguas de surgencia oceánica a la bahía, con la aparición de copépodos del orden Calanoida de mayor talla (e.g. *Rhincalanus nasutus*, *R. rostrifrons*) durante el mes de febrero 2013.

En Bahía Cupica, la abundancia total de copépodos fue constante entre las estaciones de cada periodo de estudio, pero fue un orden de magnitud mayor durante febrero 2013 que durante diciembre 2012. Monsalve (1976), también reportó diferencias estacionales en la abundancia de los copépodos para el Pacífico Colombiano, con altos valores en la franja costera. Éste cambio puede deberse a la contribución de las aguas de surgencia en la zona de estudio durante febrero 2013, lo que podría estar ayudando a incrementar la disponibilidad de fitoplancton, nanoplancton y microzooplancton, que sirve como alimento a

la comunidad de copépodos, promoviendo el incremento en la abundancia de copépodos y la presencia de especies de mayor talla en la zona de estudio (Lenz, 2000; Calbet, 2008; López, 2012; Tsai, Gong, & Huang, 2013).

El cambio en la abundancia de copépodos también podría deberse a que en las zonas costeras del Pacífico Colombiano, se presenta la descarga permanente de agua continental a través de numerosos ríos y riachuelos, que sumado al aporte de detritus por parte de los bosques de manglar que se desarrollan en las zonas de bahías y estuarios, ocasionan un incremento en la disponibilidad de nutrientes de la zona costera (Monsalve, 1976; Prah, Cantera, & Contreras, 1990; López, 2012).

Por último se debe considerar que algunos estudios en zonas tropicales, posicionan a la salinidad como el factor más influyente sobre la estructura de los ensamblajes de organismos marinos, incluidos los copépodos, debido a que la temperatura tiende a presentar un menor rango de variabilidad en esta región (Atencio, Gutiérrez, & Gaviria, 2005; Rakhesh et al., 2013). Sin embargo, en zonas tropicales con influencia de procesos de surgencia estacional, la variación temporal de la temperatura puede tener un intervalo de variación de entre 8 a 10 °C en los primeros 50 m de profundidad (Giraldo et al., 2008; Rodríguez-Rubio & Giraldo, 2011; Valencia et al., 2013), como lo encontrado en nuestros resultados para Bahía Cupica. Estos dos parámetros oceanográficos generalmente influyen en la abundancia y el recambio de especies de copépodos, así como también, pueden modular la demanda metabólica, tasas de reproducción, talla, y preferencia alimentaria (Christou, 1998; Murcia & Giraldo, 2007; Rakhesh et al., 2013; Garzke, Ismar, & Sommer, 2015; Boersma et al., 2016; Horne, Hirst, Atkinson, Neves, & Kjørboe, 2016; Medellín-Mora et al., 2016). En nuestro caso es importante resaltar que la comunidad cambia en su estructura debido al efecto del ascenso de la termoclina y haloclina, producto de la influencia del proceso de surgencia de la Ensenada de Panamá. Asimismo, en Bahía Cupica, la variación espacial en la estructura del ensamblaje

de copépodos, estuvo estrechamente asociado con el patrón de circulación superficial local de ambos periodos de estudio, como lo observado en otros trabajos (*e.g.* Giraldo & Gutiérrez, 2007; Hernández-Trujillo, Esqueda-Escárcega, & Palomares-García, 2010; López, 2012; Kozak et al., 2014).

Estos resultados sugieren que las condiciones ambientales de la zona nerítica del norte del Pacífico Colombiano, durante los periodos de estudio, son moduladas por la influencia del proceso de surgencia de la Ensenada de Panamá, el patrón de circulación superficial y la descarga de agua continental de la región, lo que determina la estructura y composición del ensamblaje de copépodos, además de cambios significativos en la abundancia de las especies registradas. Los resultados obtenidos en el presente estudio se convierten en el primer esfuerzo sistemático de análisis de la composición taxonómica del ensamblaje de copépodos en un ambiente nerítico del Pacífico Colombiano, y el primero en el que se evalúa la variación espacial y temporal del ensamblaje de copépodos en un ambiente costero tropical del Pacífico Oriental. Este trabajo consideró la variación local de la temperatura y la salinidad en la zona de estudio, pero en trabajos posteriores, sería recomendable considerar también el efecto que podría tener la disponibilidad de alimento (*e.g.* concentración de clorofila-*a*, o abundancia de microzooplancton), o la concentración de oxígeno disuelto en la estructura del ensamblaje de copépodos de esta región.

AGRADECIMIENTOS

A las biólogas Patricia Ayón y Katia Aroves del Instituto del Mar del Perú por su colaboración en la confirmación taxonómica de algunas especies de copépodos. Este trabajo fue financiado parcialmente por la Universidad Industrial de Santander y la Universidad del Valle (Proyecto de investigación “Disponibilidad de larvas de peces de importancia comercial en la zona de Cabo Marzo y Bahía Cupica: insumo técnico para definir un área de reserva especial” cofinanciado por el programa marino

de Conservación Internacional Colombia y la Universidad del Valle).

RESUMEN

Los cambios en la composición y abundancia de las especies de copépodos a escala espacial y temporal, ayudan a comprender el funcionamiento de los ecosistemas y de cómo la dinámica oceanográfica afecta su variación. Debido a los pocos estudios de este grupo en zonas costeras del Pacífico colombiano, se estudiaron los cambios en la distribución espacial y temporal de la comunidad de copépodos de Bahía Cupica, durante diciembre 2012 y febrero 2013. Se realizaron arrastres oblicuos en 22 estaciones a lo largo de seis transectos perpendiculares a línea de costa, durante dos periodos oceanográficos contrastantes, usando una red bongo (30 cm de diámetro, 2.1 m de largo, con mallas de 250 μm y 500 μm) equipada con un flujómetro. Los resultados mostraron cambios significativos en las condiciones oceanográficas y en el patrón de circulación superficial. Se identificaron en total 52 especies de copépodos de las cuales 35 son nuevos registros para el Pacífico colombiano. La mayor abundancia se presentó durante febrero 2013 (28 604 ind. 100 m^{-3}), con una prevalencia de especies de pequeña talla en los dos periodos. Durante diciembre 2012 se registró una mayor abundancia de especies del orden Poecilostomatoida (58.2 %), y durante febrero 2013 por especies del orden Calanoida (69.5 %). Se identificaron cinco agrupaciones significativas con diferente estructura y composición de especies, tres en diciembre 2012, y dos durante febrero 2013, dividiendo la bahía en diferentes zonas. La estructura del ensamblaje de copépodos presentó una correlación positiva con la temperatura en ambos periodos, siendo mayor durante diciembre 2012. Los resultados sugieren que la zona nerítica del norte del Pacífico colombiano se ve modulada por procesos de surgencia, el patrón de circulación superficial local y la descarga de agua continental de la región, lo que determina la estructura y composición del ensamblaje de copépodos, además de cambios significativos en la abundancia de las especies. Los resultados son útiles para entender la estructura de la comunidad de copépodos, y los estudios futuros deberían intentar examinar otras variables (*e.g.* el efecto de la disponibilidad de alimento y la concentración de oxígeno disuelto) para mejorar el entendimiento de la estructura de copépodos en la región costera del Pacífico colombiano.

Palabras clave: zooplancton, copépodos, estructura comunitaria, Pacífico colombiano.

REFERENCIAS

- Amador, J., Alfaro, E., Lizano, O., & Magaña, V. (2006). Atmospheric forcing of the eastern tropical Pacific: A review. *Progress in Oceanography*, 69(2), 101-142.

- Antaclí, J. C., Hernández, D., & Sabatini, M. E. (2010). Estimating copepods' abundance with paired nets: Implications of mesh size for population studies. *Journal of Sea Research*, 63(1), 71-77.
- Antaclí, J., Hernández, D., & Sabatini, M. (2014). First report on the contribution of small-sized species to the copepod community structure of the southern Patagonian shelf (Argentina, 47-55°S). *Scientia Marina*, 78(1), 17-26.
- Atencio, F., Gutiérrez, L., & Gaviria, S. (2005). Copépodos planctónicos del complejo cenagoso de Malambo (Atlántico, Colombia) y su relación con algunos factores físicos y químicos del agua. *Revista Dugandía*, 1(12), 17-38.
- Ayón, P., Criales-Hernandez, M., Schwamborn, R., & Hirche, H. (2008). Zooplankton research off Peru: A review. *Progress in Oceanography*, 79, 238-255.
- Boersma, M., Mathew, K. A., Niehoff, B., Schoo, K. L., Franco-Santos, R. M., & Meunier, C. L. (2016). Temperature driven changes in the diet preference of omnivorous copepods: No more meat when it's hot? *Ecology Letters*, 19(1), 45-53.
- Boltovskoy, D. (Ed.) (1981). *Atlas del zooplancton del Atlántico Sudoccidental y métodos de trabajo con el zooplancton marino*. Mar del Plata, Argentina: INIDEP.
- Boltovskoy, D. (1999). *South Atlantic zooplankton* (Vol. 1-2). Leiden, The Netherlands: Backhuys Publishers.
- Bradford-Grieve, J., Markhaseva, E., Rocha, C., & Abiahy, B. (1999). Copepoda. In D. Boltovskoy (Ed.), *South Atlantic Zooplankton* (Vol. 2, pp. 869-1098). Leiden, The Netherlands: Backhuys Publishers.
- Burd, B., & Thomson, R. (2015). The importance of hydrothermal venting to water-column secondary production in the northeast Pacific. *Deep Sea Research Part II*, 121, 85-94.
- Calbet, A. (2008). The trophic roles of microzooplankton in marine systems. *ICES Journal of Marine Science*, 65, 325-331.
- Centro de Control de Contaminación del Pacífico (CCCCP). (2002). *Compilación oceanográfica de la Cuenca Pacífica Colombiana* (Imágenes d). Cali, Colombia: CCCC.
- Christou, E. (1998). Interannual variability of copepods in a Mediterranean coastal area (Saronikos Gulf, Aegean Sea). *Journal of Marine Systems*, 15, 523-532.
- Clarke, K., & Warwick, R. (2001). *Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation* (2nd Ed.). Plymouth, England: PRIMER-E Ltd.
- Criales-Hernández, M. I., Schwamborn, R., Graco, M., Ayón, P., Hirche, H. J., & Wolff, M. (2008). Zooplankton vertical distribution and migration off Central Peru in relation to the oxygen minimum layer. *Helgoland Marine Research*, 62(2 Suppl. 1), 85-100.
- Devis-Morales, A., Schneider, W., Montoya-Sánchez, R. A., & Rodríguez-Rubio, E. (2008). Monsoon-like winds reverse oceanic circulation in the Panama Bight. *Geophysical Research Letters*, 35(20), 1-6.
- Dias, C. O., Araujo, A. V., Vianna, S. C., Loureiro Fernandes, L. F., Paranhos, R., Suzuki, M. S., & Bonecker, S. L. C. (2015). Spatial and temporal changes in biomass, production and assemblage structure of mesozooplanktonic copepods in the tropical south-west Atlantic Ocean. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 95(3), 483-496.
- Escribano, R., & Hidalgo, P. (2000). Spatial distribution of copepods in the north of the Humboldt Current region off Chile during coastal upwelling. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 80(2), 283-290.
- Escribano, R., Hidalgo, P., Fuentes, M., & Donoso, K. (2012). Zooplankton time series in the coastal zone off Chile: Variation in upwelling and responses of the copepod community. *Progress in Oceanography*, 97-100, 174-186.
- Forsbergh, E. (1969). Estudio sobre la climatología, oceanografía y pesquerías del Panamá Bight. *Comisión Interamericana del Atún Tropical*, 14(2), 46-385.
- Gallienne, C., & Robins, D. (2001). Is Oithona the most important copepod in the world's oceans? *Journal of Plankton Research*, 23(12), 1421-1432.
- Garzke, J., Ismar, S. M. H., & Sommer, U. (2015). Climate change affects low trophic level marine consumers: warming decreases copepod size and abundance. *Oecologia*, 177(3), 849-860.
- Giraldo, A., & Gutiérrez, E. (2007). Composición taxonómica del zooplancton superficial en el Pacífico colombiano (septiembre 2003). *Investigaciones Marinas*, 35(1), 117-122.
- Giraldo, A., & Ramírez, D. G. (2010). Fitoplancton costero en Cabo Marzo y Punta Cruces, margen nororiental del Océano Pacífico colombiano. *Boletín Científico CIOH*, (28), 173-203.
- Giraldo, A., Rodríguez-Rubio, E., & Zapata, F. (2008). Condiciones oceanográficas en isla Gorgona, Pacífico oriental tropical de Colombia. *Latin American Journal of Aquatic Research*, 36(1), 121-128.
- Giraldo, A., Velasco, E., & Martínez, T. I. (2014). Impacto alimentario de los copépodos calanoideos en el Océano Pacífico colombiano. *Revista de Ciencias*, 18(2), 11-25.

- Grunewald, A. C., Morales, C. E., González, H. E., Sylvestre, C., & Castro, L. R. (2002). Grazing impact of copepod assemblages and gravitational flux in coastal and oceanic waters off central Chile during two contrasting seasons. *Journal of Plankton Research*, 24(1), 55-67.
- Hays, G., Richardson, A., & Robinson, C. (2005). Climate change and marine plankton. *Trends in Ecology and Evolution*, 20(6), 337-344.
- Hernández-Trujillo, S., Esqueda-Escárcega, G., & Palomares-García, R. (2010). Variabilidad de la abundancia de zooplancton en Bahía Magdalena Baja California Sur, México (1997-2001). *Latin American Journal of Aquatic Research*, 38(3), 438-446.
- Hopcroft, R., & Roff, J. (1998). Zooplankton growth rates: The influence of size in nauplii of tropical marine copepods. *Marine Biology*, 132(1), 87-96.
- Horne, C. R., Hirst, A. G., Atkinson, D., Neves, A., & Kjørboe, T. (2016). A global synthesis of seasonal temperature-size responses in copepods. *Global Ecology and Biogeography*, 25, 988-999.
- Hwang, J. S., López-López, L., Molinero, J. C., Tseng, L. C., Chen, Q. C., & Hung, J. J. (2014). Copepod assemblages in the northern South China Sea during inter-monsoon transition periods. *Journal of Sea Research*, 86(February), 43-48.
- Jaimes, J. C., & López, R. H. (2009). *Efecto de los periodos circadiano y lunares sobre la biomasa de copépodos (Crustacea) en aguas marinas del Pacífico Colombiano*. Resúmenes del XIII Congreso Latinoamericano de Ciencias del Mar (pp. 4-28), La Habana, Cuba.
- Jaimes, J. C., & López, R. H. (2014). Biomasa y abundancia de Copepoda (Crustacea) en aguas superficiales del océano Pacífico colombiano durante septiembre de 2007. *Revista de Biología Marina y Oceanografía*, 49(1), 31-41.
- Joseph, A. (2014). *Measuring Ocean currents: tools, technologies and data*. Waltham, USA: Elsevier.
- Kessler, W. S. (2006). The circulation of the eastern tropical Pacific: A review. *Progress in Oceanography*, 69(2-4), 181-217.
- Kozak, E., Franco-Gordo, C., Suárez-Morales, E., & Palomares-García, R. (2014). Seasonal and interannual variability of the calanoid copepod community structure in shelf waters of the Eastern Tropical Pacific. *Marine Ecology Progress Series*, 507, 95-110.
- Lenz, J. (2000). Introduction. In R. P. Harris, P. H. Wiebe, J. Lenz, H. R. Skjoldal, & M. Huntley (Eds.), *ICES Zooplankton Methodology Manual* (pp. 1-32). San Diego, USA: Academic Press.
- López, R. H. (2012). Distribución y abundancia de copépodos pelágicos en el Pacífico Colombiano. *Universidad Militar Nueva Granada*, 8, 108-131.
- López, R., & Medellín, J. (2010). Distribución de eufausiáceos (Crustacea: Malacostraca) en el Océano Pacífico Colombiano durante el periodo 02 a 27 de septiembre de 2005. *Revista Facultad de Ciencias Básicas*, 6(2), 240-255.
- López, R. H., & Mojica, L. H. (2015a). Influencia abiótica sobre algunos géneros de copépodos (Crustacea) epipelágicos en el Pacífico Colombiano. Septiembre de 2002. *Universidad Militar Nueva Granada*, 11(1), 20-33.
- López, R. H., & Mojica, L. H. (2015b). Distribution and abundance of *Oncaea media* and *O. venusta* (Crustacea: Copepoda) in the Colombian Pacific ocean during two periods in 2001. *Revista U.D.C.A Actualidad & Divulgación Científica*, 18, 197-206.
- López, R. H., & Mojica, L. H. (2015c). Especies de *Oithona* (Crustacea: Copepoda) en el Pacífico Colombiano en el segundo periodo lluvioso de 2001. *Universidad Militar Nueva Granada*, 11(2), 38-53.
- Magalhães, A., Pereira, L. C. C., & Costa, R. M. (2015). Relationships between copepod community structure, rainfall regimes, and hydrological variables in a tropical mangrove estuary (Amazon coast, Brazil). *Helgolander Marine Research*, 69(1), 123-136.
- Martínez-Aguilar, T. I., Giraldo, A., & Rodríguez-Rubio, E. (2007). Zooplankton en la Corriente Colombia, Pacífico colombiano durante marzo de 2006. *Boletín Científico CCCP*, 14, 69-82.
- Medellín-Mora, J., Escribano, R., & Schneider, W. (2016). Community response of zooplankton to oceanographic changes (2002-2012) in the central/southern upwelling system of Chile. *Progress in Oceanography*, 142, 17-29.
- Miyashita, L. K., De Melo Júnior, M., & Lopes, R. M. (2009). Estuarine and oceanic influences on copepod abundance and production of a subtropical coastal area. *Journal of Plankton Research*, 31(8), 815-826.
- Moller, K., Schmidt, J., St. John, M., Temming, A., Diekmann, R., Peters, J., ... Mollmann, C. (2015). Effects of climate-induced habitat changes on a key zooplankton species. *Journal of Plankton Research*, 0(0), 1-12.
- Monsalve, B. (1976). Copépodos del Pacífico colombiano, cruceros Pacífico V y VII. *Divulgación Pesquera*, 18(3,4), 2-9.
- Murcia, M., & Giraldo, A. (2007). Condiciones oceanográficas y composición del mesozooplancton en la zona Océánica del Pacífico colombiano durante septiembre-octubre 2004. *Boletín Científico CCCP*, 14, 83-94.

- Palomares, R., Suárez-Morales, E., & Hernández-Trujillo, S. (1998). *Catálogo de los copépodos (Crustacea) pelágicos del Pacífico Mexicano*. México: CICIMAR/ECOSUR.
- Pennington, J. T., Mahoney, K. L., Kuwahara, V. S., Kolber, D. D., Calienes, R., & Chavez, F. P. (2006). Primary production in the eastern tropical Pacific: A review. *Progress in Oceanography*, 69(2-4), 285-317.
- Peterson, W. (1998). Life cycle strategies of copepods in coastal upwelling zones. *Journal of Marine Systems*, 15(1-4), 313-326.
- Postel, L., Fock, H., & Hagen, W. (2000). Biomass and Abundance. In R. P. Harris, P. H. Wiebe, J. Lenz, H. R. Skjoldal, & M. Huntley (Eds.), *ICES Zooplankton Methodology Manual* (pp. 83-174). San Diego, USA: Academic Press.
- Poveda, I. C., Rojas, C. A., Rudas, A., & Rangel, O. (2004). El Chocó biogeográfico: ambiente físico. En O. Rangel (Ed.), *Colombia diversidad biótica IV, El Chocó biogeográfico/Costa Pacífica* (pp. 1-21). Bogotá, Colombia: Universidad Nacional de Colombia.
- Prahl, H. Von, Cantera, J. R., & Contreras, R. (1990). *Manglares y hombres del Pacífico colombiano*. Colombia: Editorial Presencia.
- Rakesh, M., Raman, A., Ganesh, T., Chandramohan, P., & Dehairs, F. (2013). Small copepods structuring mesozooplankton community dynamics in a tropical estuary-coastal system. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 126, 7-22.
- Razouls, C., de Bovée, F., Kouwenberg, J., & Desreumaux, N. (2017). *Diversity and geographic distribution of marine planktonic copepods*. Retrieved from <http://copepodes.obs-banyuls.fr/en>
- Rice, E., Dam, H. G., & Stewart, G. (2015). Impact of Climate Change on Estuarine Zooplankton: Surface Water Warming in Long Island Sound Is Associated with Changes in Copepod Size and Community Structure. *Estuaries and Coasts*, 38, 13-23.
- Rodríguez-Rubio, E., & Giraldo, A. (2011). Características oceanográficas en la isla Malpelo y su relación con la cuenca oceánica del pacífico colombiano. *Boletín de Investigaciones Marinas Costeras*, 40, 19-32.
- Rodríguez-Rubio, E., Schneider, W., & Abarca del Río, R. (2003). On the seasonal circulation within the Panama Bight derived from satellite observations of wind, altimetry and sea surface temperature. *Geophysical Research Letters*, 30(7), 1410-1413.
- Rojas, P. M., & Landaeta, M. F. (2014). Fish larvae retention linked to abrupt bathymetry at Mejillones Bay (northern Chile) during coastal upwelling events. *Latin American Journal of Aquatic Research*, 42(5), 989-1008.
- Smith, P. E., & Richardson, S. L. (1979). *Técnicas modelo para prospecciones de huevos y larvas de peces pelagicos* (Documento Técnico de Pesca No. 175). Roma, Italia: FAO.
- Sommer, U., & Stibor, H. (2002). Copepoda-Cladocera-Tunicata: The role of three major mesozooplankton groups in pelagic food webs. *Ecological Research*, 17(2), 161-174.
- Tejada, C., Castro, L., Navarrete, A., Cardona, T., Otero, L., Afanador, F., ... Pedroza, W. (2003). *Panorama de la Contaminación Marina del Pacífico colombiano* (DIMAR). San Andrés de Tumaco, Colombia: Centro de Control de Contaminación del Pacífico.
- Tsai, A., Gong, G., & Huang, Y. (2013). Variations of microbial loop carbon flux in western subtropical Pacific coastal water between warm and cold season. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 449, 111-117.
- Turner, J. (2004). The importance of small planktonic copepods and their roles in pelagic marine food webs. *Zoological Studies*, 43(2), 255-266.
- Valencia, B., & Giraldo, A. (2009). Hipéridos (Crustacea: Amphipoda) en el sector norte del Pacífico oriental tropical colombiano. *Latin American Journal of Aquatic Research*, 37(2), 265-273.
- Valencia, B., Lavaniegos, B., Giraldo, A., & Rodríguez-Rubio, E. (2013). Temporal and spatial variation of hyperiid amphipod assemblages in response to hydrographic processes in the Panama Bight, eastern tropical Pacific. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 73, 46-61.
- Van Guelpen, L., Markle, D., & Duggan, D. (1982). An evaluation of accuracy, precision, and speed of several zooplankton subsampling techniques. *Journal du Conseil*, 40(3), 226-236.
- Vargas, C., & González, H. (2004). Plankton community structure and carbon cycling in a coastal upwelling system. II. Microheterotrophic pathway. *Aquatic Microbial Ecology*, 34, 165-180.
- Villegas, N. L., & Málíkov, I. (2006). Modelación de la Estructura Dinámica de las Aguas de la Cuenca del Pacífico Colombiano. *Boletín Científico CCCP*, 13, 97-114.
- Walsh, J. J. (1988). *On the nature of continental shelves*. Londres: Academic Press.
- Walter, T. C., & Boxshall, G. (2016). *World of Copepods database*. Recuperado de <http://www.marinespecies.org/copepoda>