El zooplancton gelatinoso del Golfo Dulce, Pacífico de Costa Rica, durante la transición de la estación lluviosa a la seca 1997-1998

Alvaro Morales-Ramírez[1,2] & Joham Nowaczyk[3]

1 Centro de Investigación en Ciencias del May y Limnología (CIMAR), Universidad de Costa Rica, 2060 San José, Costa Rica, Fax: (506) 207-3280.

2 Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica, 2060 San José, Costa Rica; amorales@cariari.ucr.ac.cr

3 Zentrum für Marine Tropenökologie (ZMT), Universidad de Bremen, Fahreinheit St. 1, 28359 Bremen, Alemania, Fax: 0049-421-2208330; jochenn2@gmx.de

Recibido 10-VI-2005. Corregido 30-VIII-2005. Aceptado 30-III-2006.

Abstract: Gelatinous zooplankton in the Golfo Dulce, Pacific coast of Costa Rica during transition from rainy season to dry season 1997-1998. Gelatinous zooplankton was studied in Golfo Dulce, Pacific coast of Costa Rica during December 1997 and February 1998. Six representative sampling stations were selected and a Niskin bottle was used to collect water and measure temperature, salinity and dissolved oxygen in the water column, every 10 m from the surface to 100 m depth. Zooplankton was collected with a zooplankton net (0.50 m diameter and 500 µm mesh size) with a close-open system in its mouth. Sampling included a hauling in the upper layer, another in or thru the thermocline, and another below the thermocline. Samples were fixed in 4 % formaldehyde; biomass was determinated through the biovolume technique. A picnocline was not found during the study, but strong gradients were detected in the inner station GD02B (oxygen) and the outer station GD11A (temperature and oxygen), with salinity changes in all stations between January and February 1998. We found 41 species of gelatinous zooplankton (33 species of cnidarians, two ctenophores and six thalaceans). Inner and outer stations were clearly different on December but not on February. Abundance and diversity increased from December to February in all stations, while there was a decrease from the month to the inner part of the Gulf for all months. An impact of El Niño was apparent in this community. Rev. Biol. Trop. 54 (Suppl. 1): 201-223. Epub 2006 Sept. 30.

Key words: gelatinous zooplankton, Pacific, Costa Rica, Golfo Dulce, El Niño, abundance, composition Cnidaria.

El zooplancton es gelatinoso si su contenido de carbono está entre 10 y 35 % de su peso seco (Schneider 1989) y su contenido de agua superior al 95 % (Larson 1986). El zooplancton gelatinoso se ha convertido en los últimos años en un importante objeto de estudio y se ha replanteado su significado ecológico en los procesos planetarios (Mills 1995). Dentro de este grupo ecológicamente funcional (e.g. Lenz 2000), se incluyen cnidarios, ctenóforos y urocordados (Schneider 1989). Excepto los urocordados (salpas), los demás organismos son depredadores activos dentro de las asociaciones zooplancticas. Las hidromedusas, dentro de los cnidarios, constituyen un grupo abundante, en su mayoría marino, con algunas especies que habitan aguas dulces; y aunque se les encuentran en todos los ámbitos oceánicos, viven con preferencia en las regiones costeras (Raymont 1983). Los sifonóforos, una subclase dentro de la Clase Hydrozoa, son estrictamente marinos y construyen colonias. Por su parte los ctenóforos tienen pocas especies, prácticamente cosmopolitas, y son de preferencia un grupo encontrado en aguas costeras y pelágicas (Raymont 1983). El zooplancton gelatinoso muestra un amplio espectro de hábitos alimentarios, capturando preferiblemente

copépodos (Alvariño 1991), huevos y larvas de peces (Suárez y Gasca 1991, Purcell 1992), aunque también se alimentan de una variedad de macrozooplancton y peces pequeños (Larson 1987). En algunos casos pueden consumir los estadíos tempranos de cangrejos (Purcell 1989) y poliquetos (Purcell 1992). Algunas especies de ctenóforos llegan a alimentarse de otras especies de ctenóforos (Raymont 1983). Por otra parte, las salpas se alimentan de fitoplancton y son exclusivamente marinas (Raymont 1983), pudiendo llegar a tener un impacto directo e importante sobre la producción primaria cuando sus abundancias son elevadas (Bathmann 1988, Zeldis *et al.* 1995).

Una de las características en común de estos organismos es su capacidad de formar grandes enjambres, los cuales se extiende desde unos pocos m^2 hasta varios centenares de km^2, y donde las abundancias promedio de individuos por m^3 son elevadas (Swanberg *et al.* 1990, Mills 1995). Cuando esto ocurre se ha observado a la vez una disminución de los organismos que les sirven de alimento (Suthers y Frank 1990, Mills 1995, Zeldis *et al.* 1995). Por ejemplo, mientras el sifonóforo *Muggiaea atlantica* puede alcanzar concentraciones de hasta 500 ind/m^3, las densidades de copépodos pueden llegar a 0 ind/m^3 (Greve 1994). Lo mismo se ha observado en el ctenóforo *Pleurobrachia pilieus* (Suthers y Frank 1990). De esta forma la dinámica del zooplancton gelatinoso puede ser muy importante para las pesquerías, ya que las larvas de copépodos e incluso algunas especies adultas son un alimento de preferencia para las larvas de peces de interés comercial (Cushing 1980).

El objetivo de este trabajo fue estudiar la distribución, abundancia, composición y biomasa del zooplancton gelatinoso en el Golfo Dulce, durante un período de transición de la estación lluviosa a la estación seca y en presencia de un evento de El Niño. Para esto se formularon las siguientes hipótesis de trabajo:

1. Las comunidades de zooplancton gelatinoso en Golfo Dulce se compone especialmente de especies oceánicas (e.g. Trachy-Narcomedusas), por lo cual se encuentran con más frecuencia en las zonas abiertas del Golfo que en la parte interna del Golfo, comprobándose en la composición de especies y en la biomasa. Al disminuir la precipitación y aumentar el carácter oceánico durante la transición a la época seca, la situación en la parte interna del Golfo tiende a igualarse con la de la parte externa.
2. La estratificación estable de la zona eufótica, que prevalece durante casi todo el año permite un buen desarrollo de las comunidades zooplánctícas y organismos grandes dominan sobre pequeños. Esto es válido también para el zooplancton gelatinoso, lo cual se refleja en un amplio espectro de tamaño.
3. Durante la época de lluvia el volumen de plancton es claramente menor en la parte interna del Golfo, pero aumenta en la época seca. Un análisis de comunidad en ambas áreas muestra claras diferencias en el espectro de la biomasa al final de la estación lluviosa, mientras que las diferencias durante la época seca no son tan claras.
4. El espectro de biomasa se amplía durante la transición con el aumento de organismos grandes. Con este cambio, es decir, de influencia nerítica a influencia oceánica, los cambios en la parte interna del Golfo son más pronunciados que en la región de transición hacia el Pacífico.
5. El fenómeno El Niño produjo un desarrollo más tempraño de la comunidad del zooplancton gelatinoso al originar un adelanto en el establecimiento de la estación seca, permitiéndole a su vez extenderse más rápidamente hacia la parte interna del Golfo.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio: El Golfo Dulce se encuentra al sur de la costa Pacífica costarricense (08°30' N - 83°16' W, Fig. 1). Tiene una longitud cercana a los 50 km, de 10 a 15 km de ancho y un área aproximada de 700 km^2;

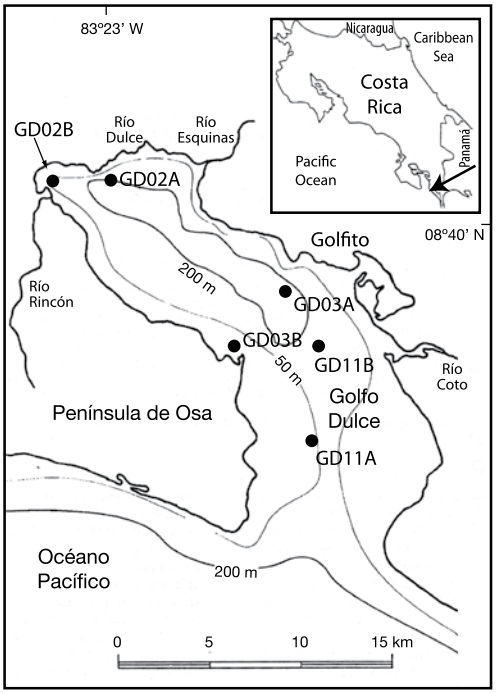

Fig. 1. Estaciones de muestreo en el Golfo Dulce, 1997-1998.

su profundidad máxima es de 215 m (Richards *et al.* 1971). En el Golfo la precipitación anual es aproximadamente de 4 000-5 000 mm, lo que hace a esta región una de las más lluviosas de Costa Rica. En este sentido se distinguen dos estaciones climáticas al año: una estación lluviosa (500-800 mm/mes) de mayo a finales de noviembre y una estación menos lluviosa (semi-seca) (150-200 mm/mes) de diciembre a abril (Herrera 1985). El Golfo se encuentra rodeado de bosques que han sido sometidos a extracción maderera (cinco años de obs. pers., A. Morales), manglares y pequeños parches de arrecifes coralinos (Cortés 1990). En el Golfo desembocan los ríos Esquina y Rincón hacia su parte interna, mientras que el río Coto desemboca cerca de la parte externa del Golfo (Fig. 1). En la boca del Golfo se encuentra un umbral (sill) que hace que la columna de agua alcance solamente 60 m de profundidad, que junto con la península de Osa restringen a su vez la entrada de agua oceánica al Golfo. Como consecuencia, la circulación en el Golfo es restringida, lo que provoca una estratificación estable. Entre los 20 y 50 m de profundidad se encuentra una picnoclina permanente a la que se asocia una oxiclina, lo que permite diferenciar el Golfo en dos cuerpos de agua: una capa superficial con temperaturas de 20-30 °C y baja salinidad (< 34.8 ‰) y una capa profunda homogénea con una temperatura de ca. 16 °C y salinidades superiores a 34.8 ‰ (Svendsen *et al.* 2006). Por debajo de la termoclina el contenido de oxígeno disuelto disminuye drásticamente, con valores indetectables por lo general entre los 160 y 200 m. Contrariamente a lo que sucede en otros fiordos tropicales, en el Golfo Dulce se encuentran bajas concentraciones de H_2S (Thamdrup *et al.* 1996). Recientemente se ha descubierto que la producción de nitrógeno por medio de la oxidación anaeróbica de amonio y nitrito es importante, con una contribución de 19-35 % del total de N_2 formado en la columna de agua (Dalsgaard *et al*. 2003).

Estaciones

Se seleccionaron seis estaciones (Fig. 1 y Cuadro 1), para la toma de muestras y que corresponden a diferentes áreas del Golfo: GD02A y GD02B caracterizan la parte interna del Golfo; GD03A y GD03B a la parte media; GD11B recibe influencia del Río Coto y GD11A está situada más cerca de la boca del Golfo. Con la intención de determinar la transición de la época lluviosa a la época seca, las estaciones de trabajo fueron visitadas el 2-3 de diciembre de 1997, y 7-8 de enero y 4-5 febrero de 1998. Cada estación fue ubicada utilizando un GPS (Global Positioning System). Se usó una botella Niskin (5 L) para tomar muestras de agua y obtener los perfiles de temperatura, salinidad y oxígeno a 0-10-20-30-40-50-60-70-80 y 100 m. La temperatura y el oxígeno (mg/L) fueron determinados con un oxinómetro YSI 51 B y la salinidad con un refractómetro manual. Con un disco de Secchi se midió la transparencia del agua. Se realizaron mediciones cualitativas adicionales (grado de nubosidad, dirección e intensidad del viento, oleaje).

CUADRO 1
Estaciones de muestreo en el Golfo Dulce, Pacífico de Costa Rica, 1997-1998

Estación	Posición	Profundidad (m)	Intervalo de profundidad (m)
GD02A	08º42'00" N / 083º25'00" W	200	0-40; 40-70; 70-100
GD02B	08º42'50" N / 083º28'00" W	80	0-40; 40-70; 70-100
GD03A	08º35'00" N / 083º16'00" W	200	0-40; 40-70; 70-100
GD03B	08º33'50" N / 083º18'00" W	80	0-40; 40-70; 70-100
GD011A	08º27'00" N / 083º13'00" W	70	0-40; 40-70; 70-100
GD011B	08º33'00" N / 083º13'00" W	70	0-40; 40-70; 70-100

Muestras de zooplancton: Estas fueron obtenidas con una una red de zooplancton, de 500 µm de poro y boca rectangular con un área de 0.50 m^2. De acuerdo con la distribución de temperatura, se tomó una muestra en la capa superior a la termoclina, otra en la termoclina y otra por debajo de ella (Cuadro 1) sin repeticiones. Se utilizó un mecanismo de cierre activado con la ayuda de un "mensajero" y las muestras fueron fijadas en formalina al 4 %. Para determinar la biomasa total se realizó un muestreo extra con una red de 150 µm (boca 0.2 m^2) en toda la columna de agua; la muestra fue fijada con formalina al 4 %.

Procesamiento de las muestras: Todos los organismos gelatinosos fueron separados y agrupados en hidromedusas, sifonóforos, ctenóforos y taliáceos. Fueron identificados hasta el nivel de especie en la mayoría de los casos, con la ayuda de Boltovskoy (1981) Suárez y Gasca (1991) Todd y Laverack (1991) Pagès *et al.* (1992). Su abundancia se expresa en individuos/m^3 (ind/m^3).

Biomasa: La biomasa fue calculada mediante la técnica de biovolumen: se midieron diez organismos de cada especie y cada clase de tamaño fueron medidos en toda su extensión (excepto los tentáculos en las hidromedusas) y se aplicaron las fórmulas propuestas por von Wangelin y Wolff (1996) para calcular su biomasa. Considerando que el biovolumen (ml) y el peso fresco (mg) son equivalentes (Postel *et al.* 2000), se obtuvo el peso individual por especie y por clase de tamaño. Utilizando la abundancia de cada clase de tamaño, se recalculó el peso fresco, por lo que se pudo obtener un espectro de biomasa al graficar el peso corporal individual contra frecuencia. Para tener un estimado de la cantidad total de plancton, las muestras fueron lavadas y colocadas en una probeta de 250 ml por espacio de 24 h, al término de las cuales se obtuvo el volumen de desplazamiento.

RESULTADOS

Hidrografía: Durante el período de investigación la precipitación fue baja (Fig. 2), y de diciembre de 1997 a febrero del 1998 alcanzó sólo 1/3 (150 mm) de la cantidad promedio que precipita durante ese período (450 mm, promedio 1984-1994). Si se compara el promedio anual de precipitación entre los años de 1984 y 1997 (Fig. 2), durante 1997 precipitaron 1 000 mm menos que en los años anteriores (base de datos del Instituto Meteorológfico Nacional).

Durante el período de estudio no se logró comprobar la existencia de una picnoclina (Figs. 3-5), sólo en diciembre se notaron fuertes gradientes en GD02B (O_2) (parte interna) y GD11A (temperatura y oxígeno) (parte externa) (Fig. 3 B, E). Durante este mes se observaron los cambios hidrográficos más marcados entre las estaciones. El cambio más significativo se apreció en la salinidad. En enero y febrero de 1998 el comportamiento hidrográfico de todas la estaciones fue similar. En diciembre la temperatura en GD02B fue constante hasta los 40 m

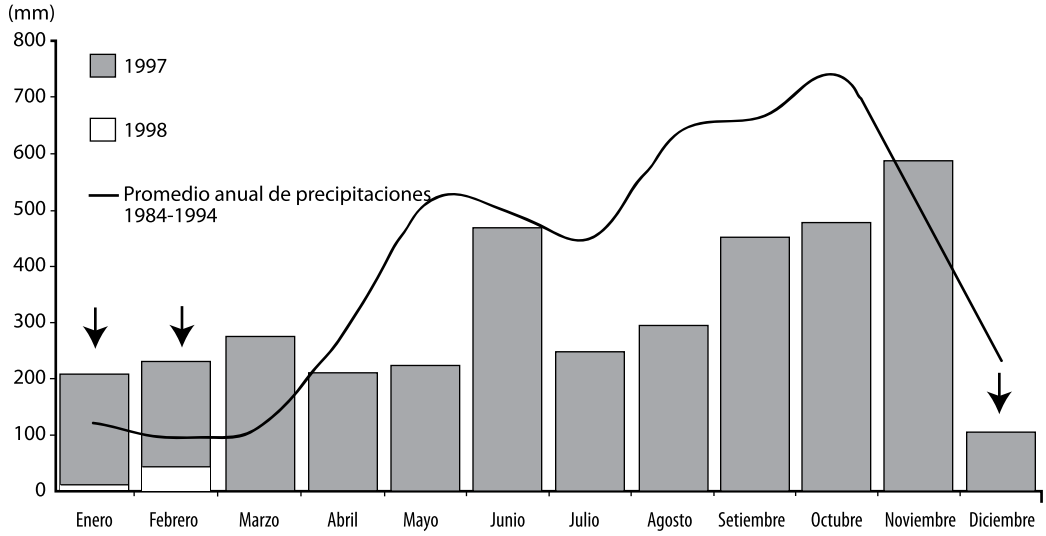

Fig. 2. Valores de precipitación para 1997 y 1998, Golfo Dulce, Costa Rica.

(30 °C) y disminuyó casi 6 °C (24 °C) cerca del fondo (Fig. 3). La salinidad fue de 29 ‰ en la superficie y 32.5 ‰ cerca del fondo; finalmente el oxígeno disuelto muestra un fuerte gradiente de 7 a 1 mg/L. En GD02A no fue posible la medición de parámetros físico-químicos. Enero y febrero de 1998 se comportaron de manera similar, sólo la salinidad aumentó claramente y alcanzó en febrero un valor de 35 ‰. (Fig. 4). La temperatura y el oxígeno disuelto disminuyeron sin formarse una picnoclina; a 100 m de profundidad la temperatura fue de 20-21 °C.

En la parte media del Golfo Dulce (GD03A, B) tampoco se encontró, durante el período de estudio y entre los 50-60 m de profundidad, una picnoclina (Fig. 3). En ambas estaciones aumentó la salinidad de diciembre del 1997 hasta febrero de 1998, con salinidades de 35 ‰ o más en las partes más profundas. La temperatura y el oxígeno disuelto disminuyeron con la profundidad. Las temperaturas superficiales estuvieron entre 29.5 y 31 °C, a 100 m de profundidad la temperatura pasó de 18.5 °C (Diciembre) a 20 °C (Febrero) en GD03A. La hidrografía en estas dos estaciones es similar a aquella de GD02A , en la parte interna del Golfo.

La estación más externa del Golfo (GD11A) mostró a 30 y 50 m fuertes gradientes en la concentración de oxígeno disuelto y temperatura (Fig. 5) en el mes de diciembre. El oxígeno disuelto disminuyó 2 mg/L en menos de 10 m y la temperatura 8 °C. Las temperaturas superficiales alcanzaron 31 °C y cayeron en 2.5 °C en los primeros 50 m de profundidad. La salinidad superficial fue de 28 ‰; sin embargo, no se observaron grandes gradientes en enero. La hidrografía se asemeja a aquellas de las anteriores estaciones, excepto GD02B. La salinidad aumentó a 34-35 ‰ en febrero. GD 11B no mostró mayores diferencias a la hidrografía de las estaciones medias del golfo (Figs. 3 y 4). También en esta estación no se dio un aumento de la salinidad al inicio de la época seca, entre tanto la temperatura y el oxígeno disuelto apenas cambiaron.

Composición y distribución del zooplancton gelatinoso: Durante el período de estudio se determinaron 41 especies de zooplancton gelatinoso distribuídos en 33 especies de cnidarios (17 hidromedusas y 16 sifonóforos), dos especies de ctenóforos y seis especies

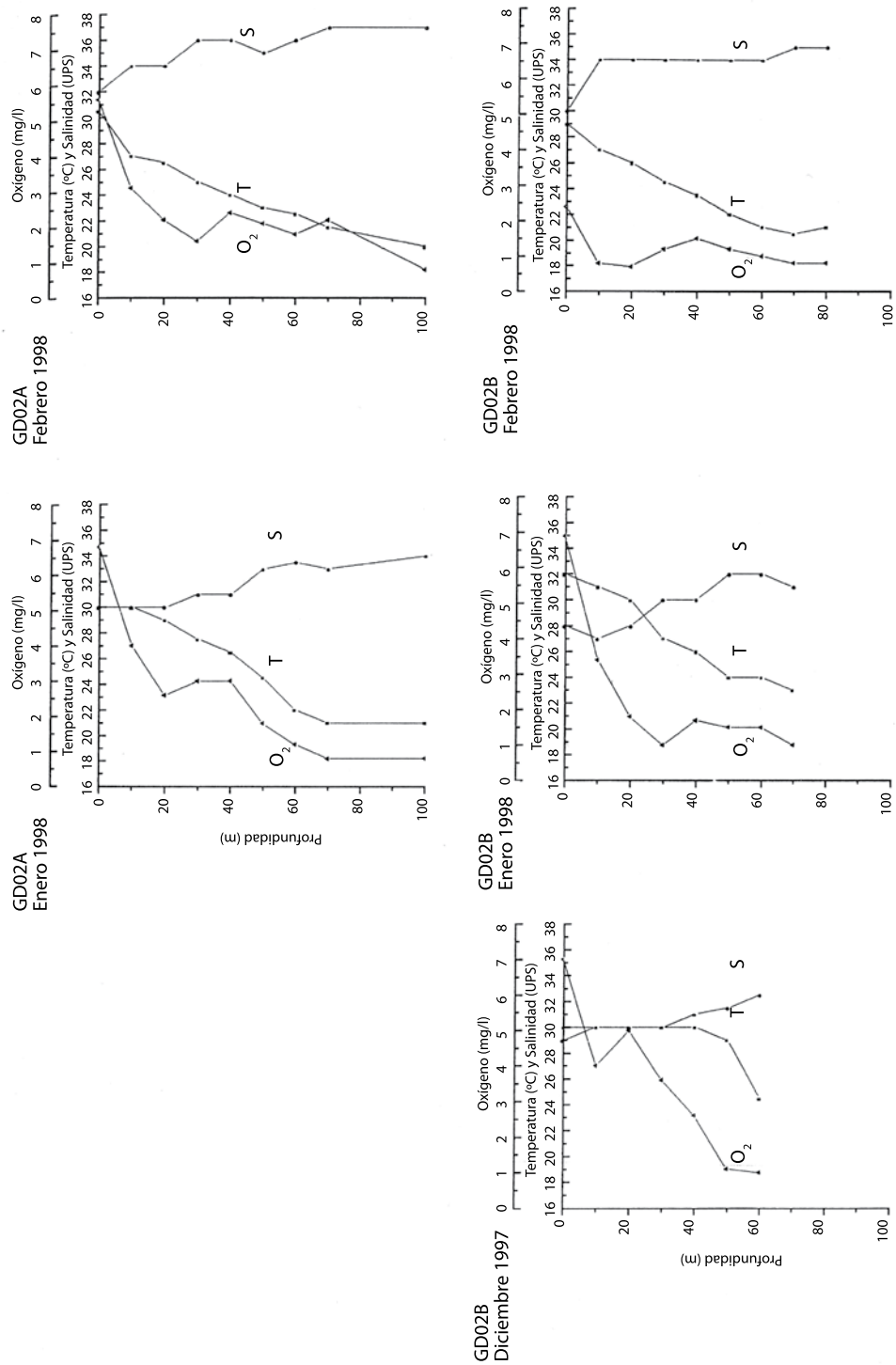

Fig. 3. Distribución vertical de la temperatura (ºC), salinidad (‰) y oxígeno disuelto (mg/L) en la estación GD02A y GD02B, Golfo Dulce, Pacífico de Costa Rica, 1997-1998.

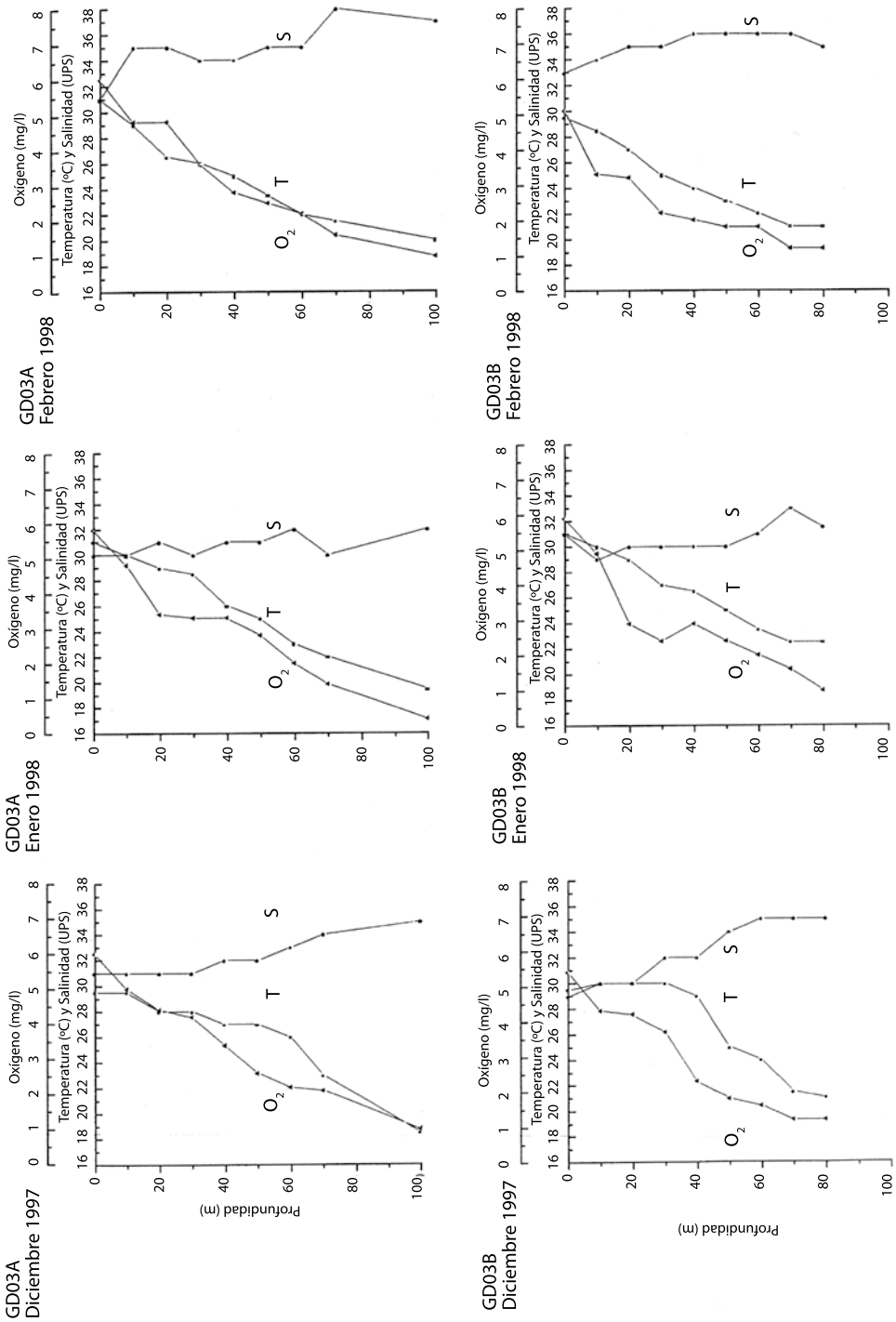

Fig. 4. Distribución vertical de la temperatura (ºC), salinidad (‰) y oxígeno disuelto (mg/L) en la estación GD03A y B, Golfo Dulce, Pacífico de Costa Rica, 1997-1998.

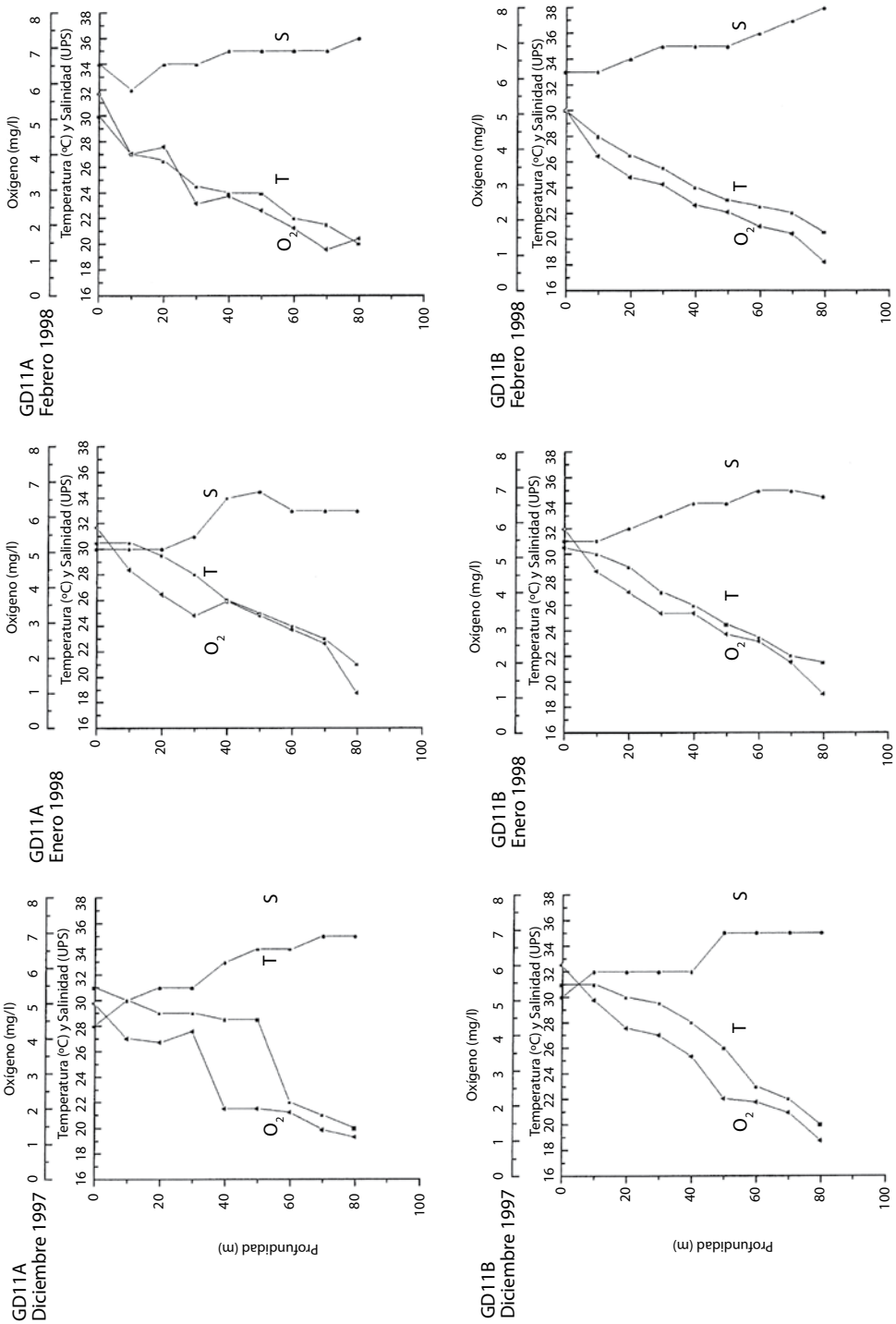

Fig. 5. Distribución vertical de la temperatura (ºC), salinidad (‰) y oxígeno disuelto (mg/L) en las estación GD11A y B, Golfo Dulce, Pácifico de Costa Rica, 1997-1998.

de taliáceos (Cuadro 2). También se observaron pneumatóforos y nectóforos del orden Physonectae; sin embargo, no fueron cuantificados. Durante el estudio se comprobaron tanto diferencias espaciales como temporales en la composición de especies y en la abundancia (Figs. 6-9, Cuadro 2). Se encontraron claras diferencias entre las estaciones internas y externas en diciembre, pero no en febrero. La diversidad y abundancia aumentaron de diciembre a febrero en todas las estaciones, mientras que se comprobó una disminución de afuera hacia adentro del Golfo para todos los meses. Las hidromedusas se observaron en todas las estaciones y durante todos los meses; sólo en GD02B se encontraron de seis a ocho especies en diciembre y enero (Cuadro 2). Las especies *Aglaura hemistoma, Liriope tetraphylla, Persa incolorata, Solmundella bitentaculata* y *Pantachogon* sp. (Trachymedusas y Narcomedusas) fueron las más abundantes (Figs. 6-9). Sin embargo, el desarrollo de sus poblaciones fue diferente: *L. tetraphylla* fue la hidromedusa más común en febrero, excepto en GD02B, y alcanzó concentraciones hasta 17 ind/m^3 en la parte externa del golfo. Las abundancias de *A. hemistoma* disminuyeron de diciembre a enero; sin embargo, se encontró en todas las estaciones en febrero. Por otra parte *S. bitentaculata* se distribuyó en toda el área de investigación, pero en bajas concentraciones. Con la profundidad, el número de especies y la abundancia de hidromedusas disminuyó, sólo *Pantachogon* sp. fue observada a 40 m de profundidad en concentraciones de 5 ind/m^3. En la mayoría de las estaciones esta especie aumentó su frecuencia con la profundidad, mientras que *A. hemistoma* estuvo igualmente distribuída en todas las profundidades de muestreo.

Por otra parte los sifonóforos, que en diciembre sólo aparecieron en las estaciones medias y externas del golfo, se observaron en las estaciones internas en enero y febrero (Fig. 6-9, Cuadro 2). Su número de especies y abundancia en cada una de las estaciones fue menor que las hidromedusas. *M. atlantica* fue la especie con más amplia distribución, mientras que *Sulculeolaria chuni* y *Eudoxoides*

CUADRO 2

Distribución de especies y composición del zooplancton gelatinosos con énfasis en su hábitat de preferencia

n = nerítica, o = oceánica, ot = oceánica tropical, – = preferencia desconocida. *Golfo Dulce, Pacífico de Costa Rica, 1997-1998*

Especie	Hábitat de preferencia	Diciembre 1997						Enero 1998						Febrero 1998			
		GD02A	GD02B	GD03A	GD03B	GD11A	GD11B	GD02A	GD02B	GD03A	GD03B	GD11A	GD11B	GD02A	GD02B	GD03A	GD03B	GD11A	GD11B
Sarsia spec.	n.	X											X						
Bougainvillia ramosa	–					X		X				X	X						
Bougainvillia sp.	–	X		X	X							X		X	X				
Eucodonium brownei	–	X				X								X					
Oceania amata	–		X																
Clytia hemisphaerica	n.							X											
Obelia sp.	n.																	X	

CUADRO 2 (*continuación*)

Distribución de especies y composición del zooplancton gelatinosos con énfasis en su hábitat de preferencia

n = nerítica, o = oceánica, ot = oceánica tropical, – = preferencia desconocida. *Golfo Dulce, Pacífico de Costa Rica, 1997-1998*

Especie	Hábitat de preferencia	Diciembre 1997						Enero 1998						Febrero 1998					
		GD02A	GD02B	GD03A	GD03B	GD11A	GD11B	GD02A	GD02B	GD03A	GD03B	GD11A	GD11B	GD02A	GD02B	GD03A	GD03B	GD11A	GD11B
Eutima sp.	–		X				X												
Helgicirrha schulzei	–	X	X	X	X		X		X	X	X	X		X	X	X	X	X	X
Solmundella bitentaculata	0.			X		X	X			X	X	X	X	X		X	X	X	X
Cunina sp.	–				X		X											X	X
Aglaura hemistoma	o.			X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
Persa incolorata	o.	X		X	X	X	X	X	X	X	X			X	X	X	X	X	X
Rhopalonema sp.	o.t.					X	X			X									X
Pantachogon sp.	o.t.	X		X	X	X	X	X		X		X	X	X	X	X	X	X	X
Amphogona absteini	–																X		
Liriope tetraphylla	o.			X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
Rosacea cymbiformis	–																	X	
Sulculeolaria chuni	–			X	X	X	X			X	X	X	X			X		X	X
Sulculeolaria quadrivalvis	–			X	X	X	X									X		X	X
Sulculeolaria spec.	–						X						X	X					
Diphyes bojani	–			X	X	X	X												
Diphyes dispar	–			X	X	X													
Lensia subtilis	–									X	X	X	X	X		X			X
Lensia subtiloides	n.			X	X	X	X					X	X						
Lensia campanella	–						X												
Muggiaea atlantica	n.			X		X	X	X		X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
Celophyes contorta	–			X	X	X	X												
Eudoxoides mitra	–			X	X	X	X	X		X	X	X	X	X			X		

CUADRO 2 (*continuación*)

Distribución de especies y composición del zooplancton gelatinosos con énfasis en su hábitat de preferencia

n = nerítica, o = oceánica, ot = oceánica tropical, – = preferencia desconocida. *Golfo Dulce, Pacífico de Costa Rica, 1997-1998*

Especie	Hábitat de preferencia	Diciembre 1997						Enero 1998						Febrero 1998					
		GD02A	GD02B	GD03A	GD03B	GD11A	GD11B	GD02A	GD02B	GD03A	GD03B	GD11A	GD11B	GD02A	GD02B	GD03A	GD03B	GD11A	GD11B
Eudoxoides sp.	–													X	X	X	X	X	
Sphaeronectes gracialis	–					X	X							X				X	X
Abylopsis eschscholtzi	–			X		X	X					X				X	X	X	X
Bassia sp.	–																	X	
Pneumatóforos	–			X	X	X	X	X		X	X	X	X			X		X	X
Ctenophora spp.	–					X	X											X	X
Hormiphora plumosa	–	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
Pyrosoma sp.	o.												X					X	
Dolium nationalis	o.			X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
Dolium spec.	o.			X		X		X		X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
Thalia democratica	n.											X		X		X	X	X	X
Salpa spec.	o.																		X
Weelia cylindrica	o.																		X
Hydromedusae	X	6	3	7	7	8	9	6	4	7	5	7	6	8	6	7	7	7	8
Siphonophora	X	0	0	9	7	10	11	2	0	4	4	6	6	6	2	6	4	8	6
Ctenophora	X	1	1	1	2	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	2
Thaliacea	X	0	0	2	1	2	1	2	1	2	2	3	3	3	2	3	3	4	5
No. especies / estación	X	7	4	19	17	22	22	11	6	14	12	17	16	18	11	17	15	21	21

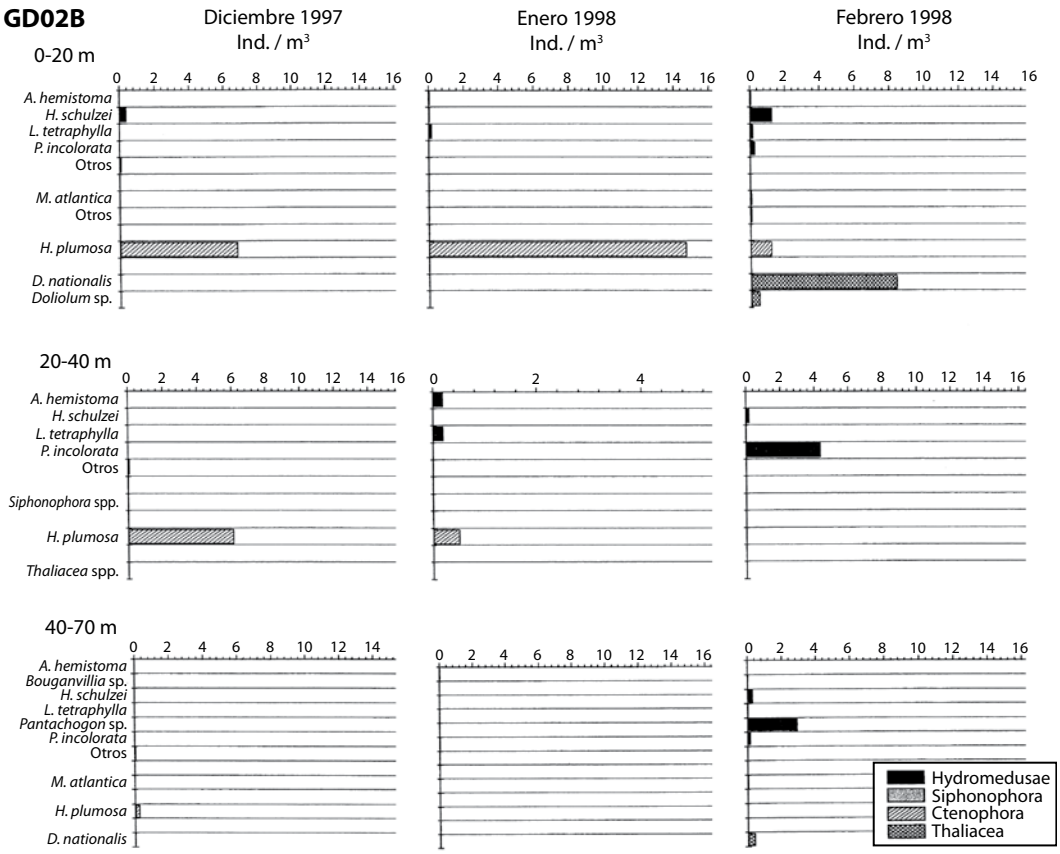

Fig. 6. Distribución vertical y abundancia del zooplancton gelatinoso en la estación GD02B, Golfo Dulce, Pacífico de Costa Rica, durante el período Diciembre 1997-Febrero 1998.

mitra presentaron las más altas concentraciones dentro del grupo.

La especie de ctenóforo *Hormiphora plumosa* fue la única especie de todas aquellas gelatinosas que se observó en todas las estaciones y durante todo el período de estudio. La otra especie de ctenóforo, *Ctenophora* sp., fue escasa *H. plumosa* mostró altas concentraciones principalmente en las estaciones medias del Golfo y en las capas superficiales, pero fue escasa por debajo de los 40 m. En GD02B se encontraron 7 y 15 ind/m^3 en diciembre y enero, respectivamente (Fig. 6).

El área de influencia de los taliáceos permaneció básicamente en las estaciones medias y externas del golfo y por lo general mostraron bajas concentraciones durante el estudio, con excepción de GD11A y B. En febrero aumentó la abundancia de *Doliolum nationalis* y con 75 ind/m^3 fue la concentración más alta de cualquier especie durante el estudio. Al igual que el resto del zooplancton gelatinoso, los taliáceos se distribuyeron especialmente en las capas superficiales (0-20/40 m); en las estaciones internas mostraron muy bajas concentraciones.

Si se comparan los hábitats de las diferentes especies en este estudio (Cuadro 2), se observa que la mayoría de ellas (11 especies) presentan hábitos oceánicos (contra seis neríticas). El número de especies oceánicas fue más alto y su área de distribución mayor. La influencia de estas especies en diciembre se limitó a las estaciones externas y medias, sin embargo, durante febrero se extienden hasta las estaciones internas. En la parte externa la abundancia de estas especies fue en general

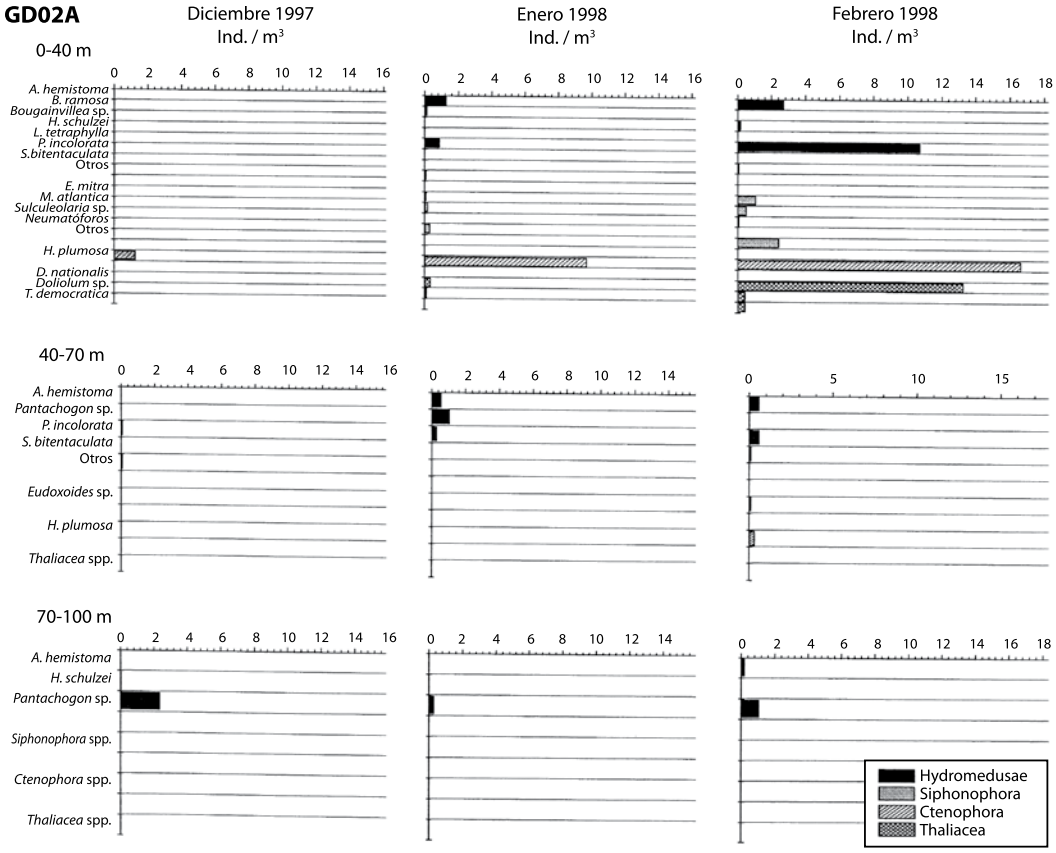

Fig. 7. Distribución vertical y abundancia del zooplancton gelatinoso en la estación GD02A, Golfo Dulce, Pacífico de Costa Rica, durante el período Diciembre 1997-Febrero 1998.

más alta que las estaciones internas. La única especie nerítica que logró ampliar su distribución hasta las estaciones externas fue el sifonóforo *Muggiaea atlantica*.

Con respecto al volumen de zooplancton gelatinoso, solo se observó un aumento desde las estaciones internas hacia las estaciones externas de diciembre a febrero, aunque para la biomasa del zooplancton gelatinoso, este incremento empieza a hacerse visible en febrero (Fig. 10). El zooplancton gelatinoso aumentó en las estaciones medias en enero, pero para las otras estaciones se observó una ligera disminución. En febrero el incremento de la biomasa en las estaciones medias y externas fue claro. En diciembre, la hidromedusa *Eutima* sp. constituyó el 98 % de la biomasa en GD02B (Fig. 11 A) aunque *A. hemistoma* fue la especie dominante. Después de la disminución de la biomasa en enero en estas estaciones, se observó un aumento en las estaciones internas durante febrero (Fig. 11 B, C). *A. hemistoma* y *L. tetraphylla* fueron las especies más significativas; solamente en GD02B dominó *P. incolorata*. Los sifonóforos por su parte representaron (junto con las hidromedusas) la mayor parte de la biomasa en las estaciones medias y externas en diciembre. Luego de una fuerte disminución en enero, se encontraron valores relativamente altos de biomasa en las estaciones internas. Por otra parte, *H. plumosa* contribuyó con la mayor parte a la biomasa de los ctenóforos, y sólo en dos estaciones (GD11A y B, en diciembre y febrero) se encontró adicionalmente *Ctenophora* sp. Durante todo el período de estudio, *H. plumosa* se observó en todas las estaciones con altas bio-

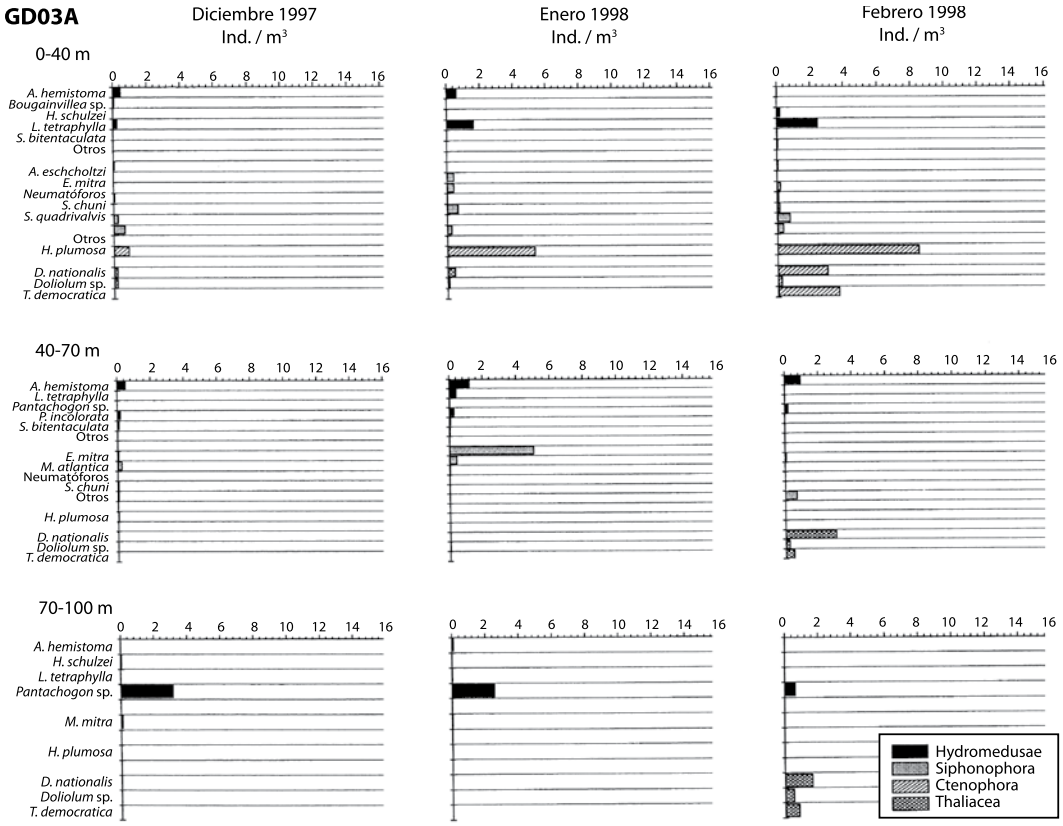

Fig. 8. Distribución vertical y abundancia del zooplancton gelatinoso en la estación GD03A, Golfo Dulce, Pacífico de Costa Rica, durante el período Diciembre 1997-Febrero 1998.

masas en diciembre fue dominante en las estaciones internas, pero estuvo presente también en las otras áreas de muestreo.

Los taliáceos mostraron los cambios más fuertes en la biomasa (Fig. 11 A-C), ya que durante los primeros dos meses se observaron las concentraciones más bajas en las estaciones medias y externas; sin embargo, en febrero alcanzaron valores de hasta 1 200 mg/m^3, lo que a la vez significó el valor más alto de biomasa en el zooplancton gelatinoso registrado durante el período de estudio. La especie dominante fue el doliólido *D. nationalis,* aunque *Thalia democratica* dominó GD03B en febrero.

Según los espectros de biomasa del zooplancton gelatinoso (Fig. 12 A-C), la biomasa estuvo dominada por individuos grandes y solo en las clases intermedias (< 0.6-< 60 mg) se comprobó un aumento de la biomasa en la estación seca. Las diferencias espaciales en otros espectros de tamaño y las altas concentraciones de biomasa en las estaciones externas del golfo, muy marcada en diciembre, disminuyeron durante la época seca (Fig. 13 A-C). Las estaciones costeras se igualaron en enero y febrero, a través de un aumento en la clases de tamaño intermedias, a aquellas estaciones situadas lejos de la costa. Esta tendencia se observó también en la composición taxonómica de las clases de tamaño (Fig. 14 A-C). Hidromedusas y ctenóforos (*H. plumosa*) contribuyeron a toda la biomasa en diciembre en GD02A, mientras que en la estación seca los sifonóforos y taliáceos aportaron más a la biomasa, encontrándose también en las estaciones externas durante diciembre. En todo el

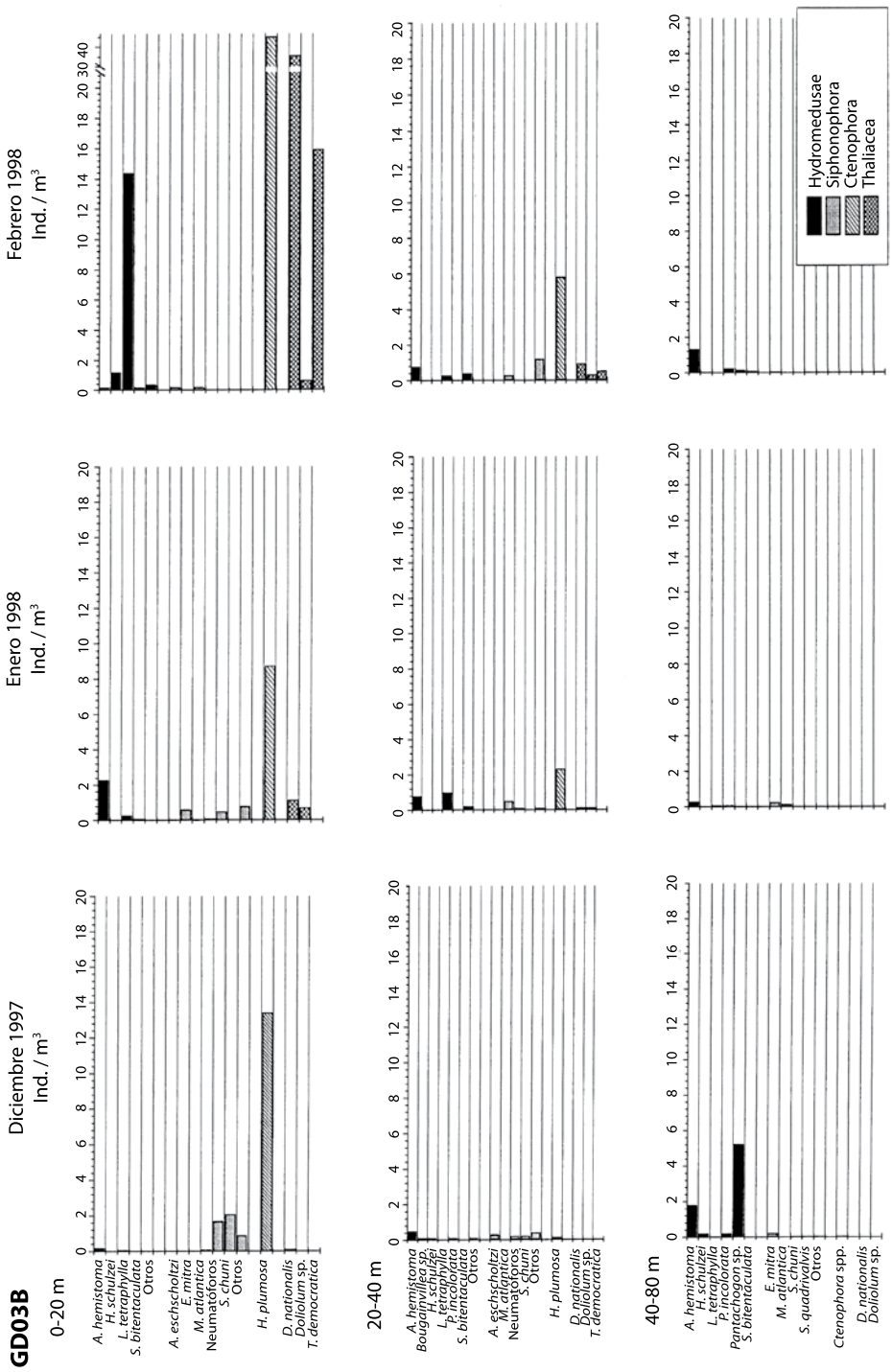

Fig. 9. Distribución vertical y abundancia del zooplancton gelatinoso en la estación GD03B, Golfo Dulce, Pacífico de Costa Rica, durante el período Diciembre 1997-Febrero 1998.

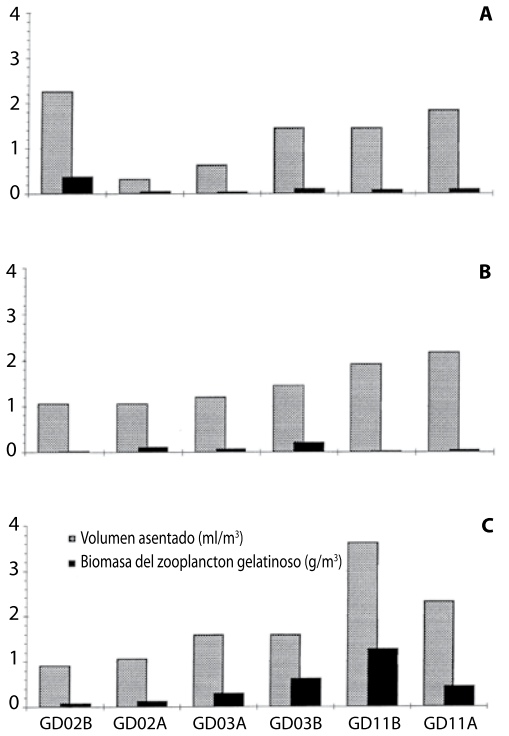

Fig. 10. Volumen de zooplancton gelatinoso en las estaciones de muestreo durante el período de estudio (A: Diciembre 1997, B: Enero 1998 y C: Febrero 1998), Golfo Dulce.

Golfo, los cambios en la composición fueron más evidentes en la clases de tamaño intermedias, donde fueron más comunes los taliáceos sobre los otros grupos. En la clase < 60 mg los sifonóforos fueron importantes, mientras que las hidromedusas dominaron la clase de tamaño más pequeña.

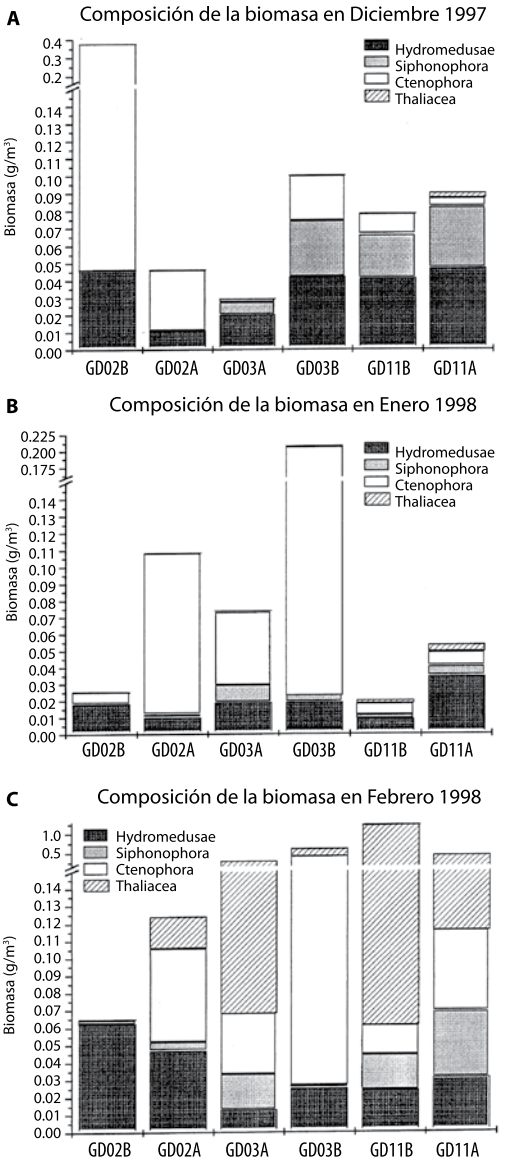

Fig. 11. Composición de la biomasa del zooplancton gelatinoso, Golfo Dulce, Costa Rica, 1997-1998.

DISCUSIÓN

Parámetros físico-químicos: La hidrografía del Golfo fue diferente durante este período de estudio, cuando se compara con datos hidrográficos desde 1970 (Richards *et al.* 1971, Jacobs 1996, Córdoba y Vargas 1996, Svendsen *et al.* 2006). No se comprobó una termoclina marcada entre los 20 y 50 m, observada durante la expedición del FS Victor Hensen 1993-1994 (Wolff y Vargas 1994). Si bien es cierto la temperatura disminuyó por debajo de los 50 m, esta disminución continuó hasta aguas profundas. En las estaciones de 200 m de profundidad, no se midieron temperaturas estables hasta los 100 m. Por otra parte las temperaturas superficiales (30 °C) fueron normales durante el estudio, lo que significa que tuvo que darse un transporte de calor a capas profundas.

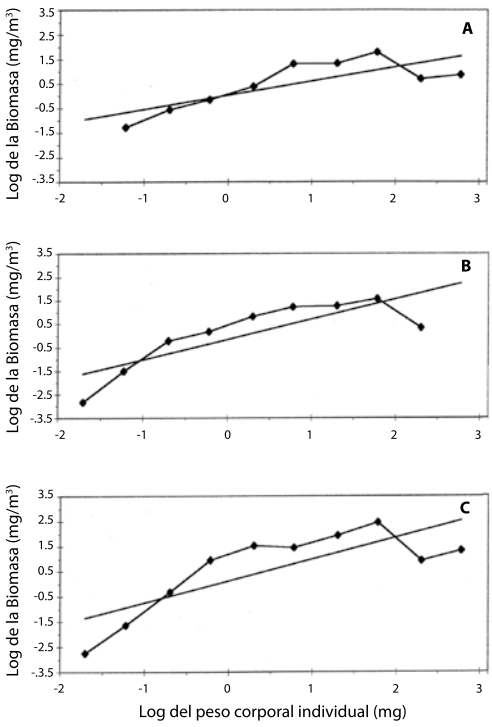

Fig. 12. Espectros de biomasa del zooplancton gelatinoso durante el período de estudio (A: Diciembre 1997, B: Enero 1998 y C: Febrero 1998), Golfo Dulce, Costa Rica.

En diciembre de 1994 las diferencias en los primeros 100 fueron de 12.5 °C, mientras que en diciembre del 1997 las diferencias fueron de sólo 10.5 °C. Además, la isoterma de 19 °C que sirvió para separar las dos capas de agua, y que por lo general se observa ya a los 60-70 m, en esta oportunidad se midió a los 100 m. Esto significaría que la capa estratificada empieza a extenderse al inicio de esta investigación y se mantiene así todavía en febrero, y por algunos meses más (Quesada-Alpízar y Morales-Ramírez 2004).

La salinidad mostró grandes diferencias: aumentó en casi 9 ‰ en la superficie y 3 ‰ a 10 m de profundidad, con respecto a las salinidades obtenidas durante la expedición del FS Victor Hensen (Wolff y Vargas 1994). El oxígeno disuelto, por otra parte, mostró variaciones similares cuando se comparan 1993-94 y 1997-98, sin embargo, a grandes profundidades las concentraciones de oxígeno aumentaron ligeramente. Dos hipótesis podrían explicar esto: a) una baja contribución de detritus através de los ríos o bien b) la sustitución de aguas profundas por aguas oceánicas ricas en oxígeno introducidas al golfo, cosa que lograron comprobar Quesada-Alpízar y Morales-Ramírez (2004) para los meses de abril y octubre de 1997 y 1998.

Así, las características hidrográficas del Golfo Dulce, fueron diferentes y creemos que esto es un posible efecto del fenómeno El Niño/Oscilación del Pacífico Sur-ENSO, el cual empezó a originarse en los primeros meses de 1997 (Latif 1998). Este fenómeno produjo una pronunciada disminución de la precipitación y por lo tanto poca entrada de agua dulce al golfo, lo cual se reflejó igualmente en los valores de salinidad superficial que se midieron durante el estudio. Esta situación condujo a un pobre desarrollo del carácter nerítico de la parte interna del golfo, el cual se logra mediante la entrada de agua dulce de los ríos Rincón y Esquinas: la época seca ya se había establecido en diciembre de 1997.

Distribución y desarrollo del zooplancton gelatinoso: La mayoría de las especies identificadas dentro del zooplancton gelatinoso del Golfo Dulce fueron las típicas de aguas tropicales en el continente americano: costas de Chile, Pacífico de Costa Rica, México (Fagetti 1973, Alvariño 1991, Segura-Puertas 1991, Palma 1994). Incluso en la costa caribeña de Yucatán se conocen algunas de las especies encontradas aquí (Segura-Puertas 1992). Las trachymedusas y narcomedusas, en especial *L. tetraphylla, A. hemistoma y S. bitentaculata*, son abundantes en las regiones mencionadas. Para los sifonóforos, solo se cuenta con algunos datos del Pacífico costarricense (Pagès *et al.* 1992, Segura-Puertas 1992, Gasca y Suárez 1992). Las especies de taliáceos y el ctenóforo *H. plumosa* constituyen informes nuevos para nuestro país.

Las trachymeduas y narcomedusas son las medusas de mayor significado oceánico, tanto en abundancia como en su biomasa. Segura-Puertas (1991) informó de grandes abundancias de *L. tetraphylla, A. hemistoma y S. bitentaculata* en el Domo de Costa Rica. En el presente trabajo, estas especies fueron

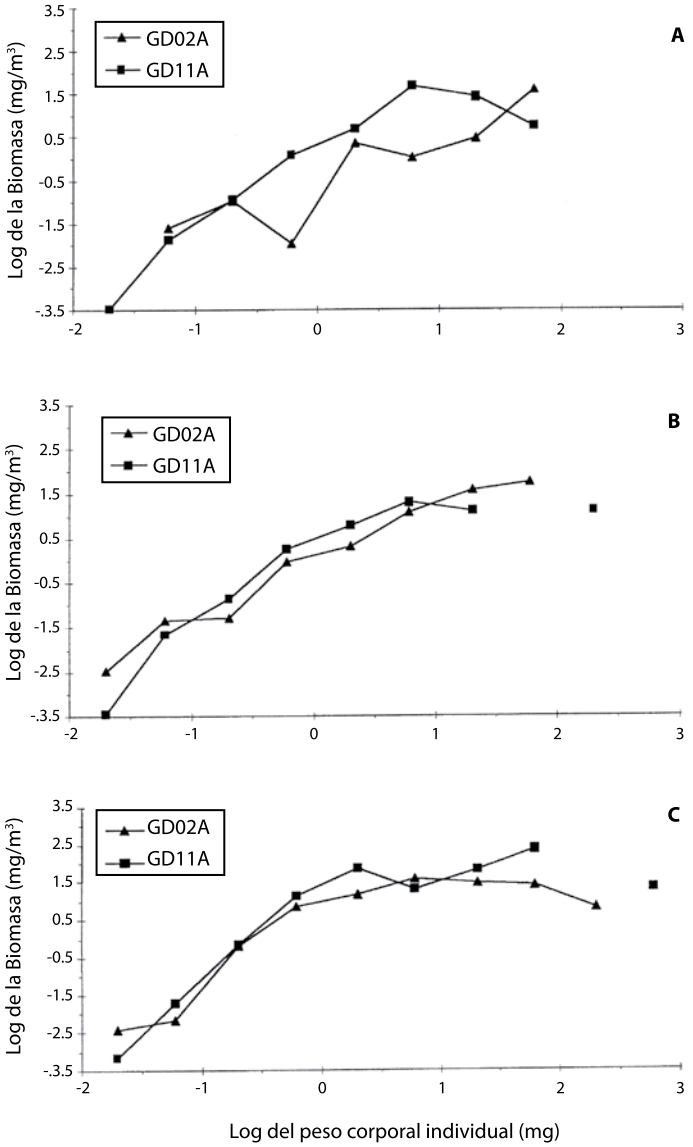

Fig. 13. Espectros de biomasa del zooplancton gelatinoso comparando la estación interna (GD02A) y externa (GD11A) durante el perído de estudio (A: Diciembre 1997, B: Enero 1998 y C: Febrero 1998), Golfo Dulce, Costa Rica.

más comunes al final de la época lluviosa en la región externa del golfo, donde las condiciones hidrográficas se estabilizaron. Esta misma situación se observó en los quetognatos durante la expedición del FS Victor Hensen, con una alta diversidad hacia la zona de transición al Pacífico (Hossfeld 1996). Gili *et al.* (1988) encontraron una situación similar en la distribución de cnidarios en la costa nororiental de España. Aquí también trachymedusas y narcomedusas estuvieron lejos de la costa, con un aumento en la diversidad proporcional al alejamiento de la costa. La situación cambió conforme disminuyó la influencia nerítica en las estaciones medias internas del Golfo. Al comenzar la época seca y al aumentar la salinidad, mejoraron las condiciones abióticas y se incrementó el hábitat potencial. Esta hidrografía especial de 1997-98, permitió que se encontraran hidromedusas en la parte interna del Golfo, no así en diciembre; el zooplancton gelatinoso también estuvo ausente en diciembre del año 1994 (von Wangelin y Wolff 1996). Las abundancias de hidromedusas dominantes fueron relativamente altas, si se comparan con las informadas de otras regiones. Por ejemplo, Palma (1994) informó promedios de 0.4 ind/m^3 para *A. hemistoma,* 0.5 ind/m^3 para *L. tetraphylla* y 0.2 ind/m^3 para *S. bitentaculata* en el Pacífico chileno. Los valores de este estudio son especialmente altos en enero y febrero de 1998. Solo en la costa nororiental de España se han informado valores similares (Pagès *et al.* 1992). El género *Pantachogon* no se ha informado para la región y áreas adyacentes (Fagetti 1973, Alvariño 1991, Segura-Puertas 1991, Palma 1994). Sin embargo, se sabe que este género es más común en aguas profundas (Fagetti 1973) aunque en el Golfo Dulce su límite superior, pareciera, estuvo alrededor de los 40 m.

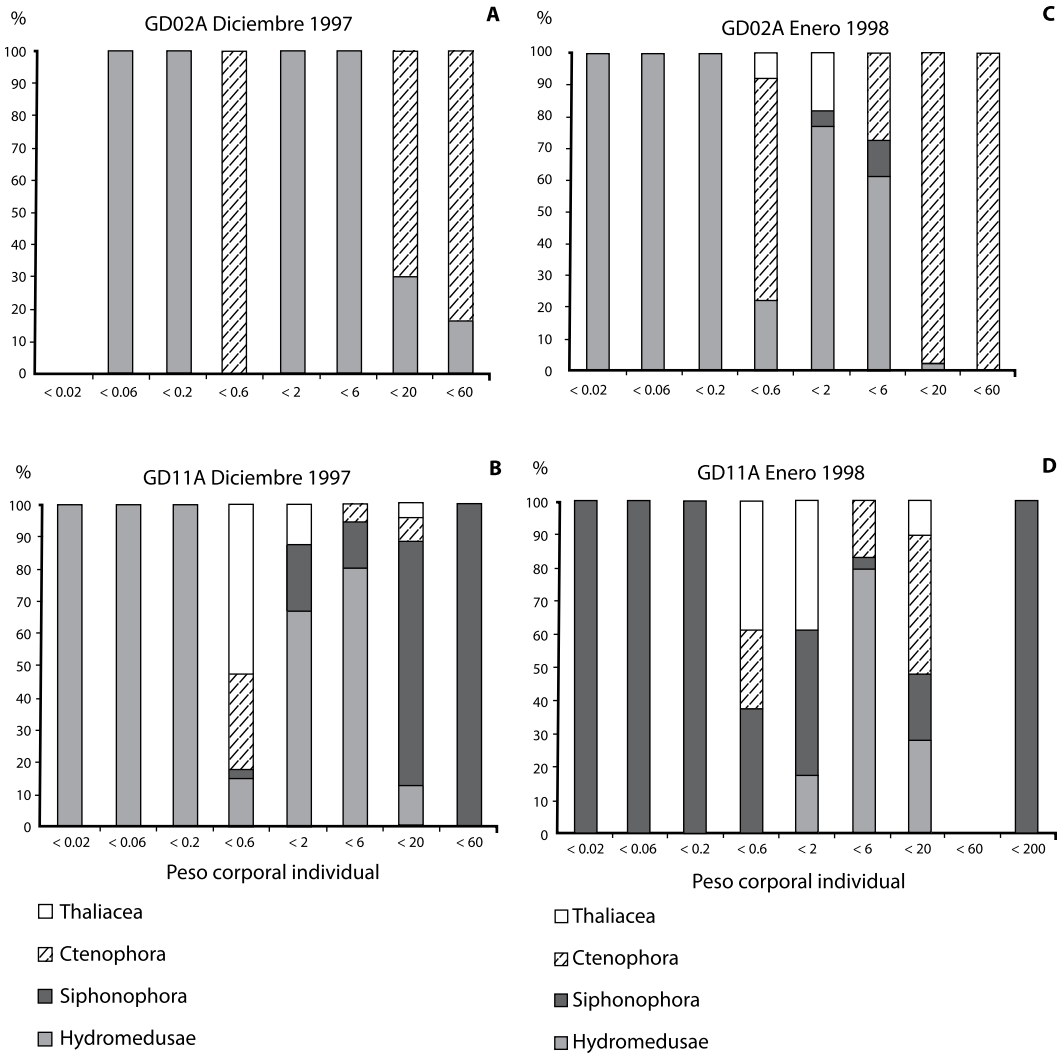

Fig. 14. Composición taxonómica de las clases de tamaño y su peso coporal del zooplancton gelatinoso, al comparar estaciones internas (GD02A) y externas (GD11A) durante el período de estudio, Golfo Dulce, Costa Rica, 1997-1998.

Los taliáceos, mostraron una marcada dependencia de las condiciones oceánicas y han sido descritos como un grupo exclusivamente oceánico (Sabatès *et al.* 1989). Una vez que en el Golfo Dulce hubo condiciones oceánicas, este grupo se extendió y llegó a ser dominante tanto en biomasa como en abundancia, algo que está relacionado a su baja tolerancia a los cambios ambientales (Sabatès *et al.* 1989). Un aspecto importante a considerar es la regularidad con que este fenómeno se pueda estar dando en el Golfo Dulce. Después de tres años de investigaciones en Nueva Zelandia, Zeldis *et al.* (1995) informaron de presencias masivas, pero irregulares, de *T. democratica* y *Salpa fusiformis*. En el presente estudio, que es el primero sobre zooplancton gelatinoso en el Golfo Dulce, se puede argumentar que los taliáceos y otros grupos gelatinosos, podrían llegar al Golfo de manera irregular, algo que podría ser resuelto con un plan de monitoreo a largo plazo de las corrientes.

Para los sifonóforos es difícil predecir un hábitat particular (Pagès *et al.* 1992); sus fluctuaciones en la biomasa y abundancia podrían explicarse con base en las variaciones

de salinidad. Al final de la estación lluviosa, los sifonóforos fueron comunes en las áreas cercanas a la boca del golfo, sin embargo, en enero disminuyeron su abundancia y biomasa. Es conocido que diferentes especies muestran una tolerancia diferente hacia parámetros ambientales (Pagès *et al.* 1992): algunas especies necesitan condiciones constantes, mientras que otras, como *M. atlantica*, son nerítico-eurihalinas. Probablemente, ésta es una de las pocas especies de zooplancton gelatinoso que existen todo el año en el Golfo Dulce y que experimenta una fuerte competencia con especies oceánicas durante la época seca.

La mayoría de especies identificadas en esta investigación han sido encontradas por Alvariño (1991) en la Bahía de California y por Suárez y Gasca (1991) en el Pacífico mexicano. Por otra parte, los ctenóforos son comunes, en términos generales, en hábitats neríticos (Raymont 1983). Sin embargo, no hay informes sobre los hábitats de *H. plumosa*. Se puede asumir, con base a este estudio, que prefiere hábitats neríticos; en las estaciones externas no tuvo mayor impacto. Aunque esto no está de acuerdo con la primera hipótesis, es decir, que con la transición de la época lluviosa a seca las especies neríticas disminuyen, parece claro que *H. plumosa* es una especie de alta tolerancia a los cambios de salinidad.

Fue difícil encontrar una correlación positiva entre la abundancia de ctenóforos y el aumento en salinidad, propia de otras latitudes (Schneider 1987). Una posibilidad es que la disminución de oxígeno disuelto haya provocado una disminución en las abundancias de ctenóforos, lo que en contraparte, no explicaría como pudieron aumentar su abundancia las hidromedusas.

Por lo general, la homogenidad en la abundancia del zooplancton está muy relacionada con la disponibilidad de alimento (Sommer 1994). Sabatès *et al.* (1989) encontraron altas abundancias de salpas cerca de un frente hidrográfico, en el cual se dieron altas concentraciones de fitoplancton. Esto no se ha podido investigar en el Golfo Dulce; sin embargo, Hartmann (1994) describe la parte externa del Golfo como su zona más productiva. De igual modo, la distribución de hidromedusas, sifonóforos y ctenóforos no estaría solamente condicionada por la hidrografía particular del golfo (en este sentido durante la investigación), sino también influenciada por la presencia de sus presas como copépodos y bien otros grupos (Swanberg *et al.* 1990, Pagès y Kurbjeweit 1994, Costello *et al.* 1999). Por lo general, cuando se dan altas abundancias de organismos gelatinosos, se observa una fuerte reducción en las poblaciones de sus presas (Larson 1987).

Las comunidades de zooplancton gelatinoso estuvieron bien desarrolladas, lo que se apreció en un amplio y continuo espectro de biomasa con una clara pendiente positiva. Dominaron los individuos grandes. Hacia el final de la estación lluviosa se encontraron claras diferencias en la estructura de la comunidad entre las estaciones internas y externas, diferencias que disminuyeron hacia la época seca. Esto se observó hasta cierto punto en el zooplancton en general (von Wangelin y Wolff 1996) y en los quetognatos en particular (Hossfeld 1996) durante la transición 1993-1994. Aunque las diferencias fueron más claras en estos últimos casos, todo hace pensar que efectivamente, la época seca logró establecerse mucho más temprano en 1997 que en 1993, y como resultado, las condiciones oceánicas se extendieron hacia el interior del golfo más rápidamente. En 1993-94 los individuos grandes aparecieron en la época seca (von Wangelin y Wolff 1996), pero en esta investigación estuvieron presentes en diciembre. Una comunidad más homogénea se estableció más temprano, lo que probablemente provocó un mayor tiempo de desarrollo, debido a la llegada temprana de esta estación. Esto se destaca muy bien en el gran aumento de la clase de tamaño medio a través de la presencia de taliáceos, los cuales tuvieron poco impacto en el análisis de comunidades en 1993-94, pero en diciembre de 1997 su presencia fue notoria, gracias al desarrollo temprano de las condiciones oeánicas provocadas por El Niño. lo anterior también se observó en la biomasa.

Durante la expedición del FS Victor Hensen (Wolff y Vargas 1994), al final de la época lluviosa la biomasa fue mucho más alta

hacia afuera del golfo que en su región interna (von Wangelin y Wolff 1996). Esta situación se invirtió con el aumento de la influencia oceánica en la parte interna. Aunque la técnica de desplazamiento en la determinación de la biomasa de zooplancton ofrece muchas limitaciones, fue claro que durante la transición 1997-98 la biomasa fue mucho mayor que la medida hace cinco años. Al igual que para ambientes templados, parece ser que el zooplancton gelatinoso del Golfo Dulce es un importante componente de toda la comunidad zoopláctica: durante la época lluviosa vive preferiblemente en la parte externa del Golfo, con el aumento de influencia oceánica durante la época seca gana importancia y extiende su presencia en la parte interna del Golfo.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo fue apoyado con fondos otorgados al proyecto Nº 808-97-243 "Ecología del zooplancton en el Golfo Dulce, Costa Rica, con especial énfasis en copépodos", por la Vicerrectoría de Investigación de la Universidad de Costa Rica coordinado por A.M.R. y formó parte de los requerimientos para el grado de M.Sc. en la Universidad de Bremen, Alemania, por parte del segundo autor. Agradecemos los comentarios y mejoras de los revisores.

RESUMEN

El zooplancton gelatinoso en el Golfo Dulce, costa Pacífica de Costa Rica fue estudiado durante Diciembre de 1997 y Febrero de 1998, en seis estaciones estudiadas por su representatividad. Con botellas Niskin se colectó agua para determinar la temperatura, salinidad y oxígeno disuelto en la columna de agua cada 10 m, hasta los 100 m de profundidad. El zooplancton se extrajo con una red de 0.50 m de diámetro y 500 µm de tamaño de poro, con un sistema de apertura-cierre en su boca. El muestreo incluyó arrastres en la capa de mezcla y por debajo de la termoclina. Las muestras fueron fijadas en formalina al 4 % y se determinó la biomasa con la técnica de biovolumen. No se observó una picnoclina, pero hubo fuertes gradientes en la estación interna GD 02B (oxígeno disuelto) y en la externa GD11A (temperatura y oxígeno disuelto), con cambios de salinidad en todas las estaciones entre Enero y Febrero de 1998. Se identificaron 41 especies de zooplancton gelatinoso, distribuidas en 33 de cnidarios, dos de ctenóforos y seis de taláceos. Hubo claras diferencias entre las estaciones internas y externas se compararon en diciembre (no en Febrero). La abundancia y diversidad aumentaron de diciembre de 1997 a febrero de 1998, pero decrecieron de la parte externa hacia la interna en todos los meses. Un impacto de El Niño fue aparente en esta comunidad.

Palabras clave: zooplancton gelatinoso, Pacífico, Costa Rica, El Niño, abundancia, composición.

REFERENCIAS

Alvariño, A. 1991. Abundancia y distribución batimétrica diurna y nocturna de los sifonóforos durante cuatro estaciones del año 1969 en aguas de California y Baja California. Inv. Mar. CICIMAR 6: 1-37.

Bathmann, U. 1988. Mass ocurrence of *Salpa fusiformis* in the spring of 1984 off Irland: implications for sedimentation processes. Mar. Biol. 97: 127-135.

Boltovskoy, D. 1981. Atlas del zooplancton del Atlántico sudoccidental y métodos de trabajo con el zooplancton marino. INIDEP, Mar del Plata, Argentina.

Córdoba, R. & J.A. Vargas. 1996. Temperature, salinity, oxygen and nutrient profiles at a 200 m deep station in Golfo Dulce, Pacific coast of Costa Rica. Rev. Biol. Trop. 44 (Supl.3): 233-236.

Cortés, J. 1990. The coral reef of Golfo Dulce, Costa Rica: distribution and community strucrure. Atoll. Res. Bull. 344: 1-37.

Costello, J.H., R. Loftus & R. Wagget. 1999. Influence prey detection on capture success for the ctenophore *Mnemiopsis leidyi* feeding upon adult of *Acartia tonsa* and *Oithona colcarva* copepods. Mar. Ecol. Prog. Ser. 191: 217-232.

Cushing, D.H. 1980. Marine Ecology and Fisheries. Cambridge University, Reino Unido. 278 p.

Dalsgaard, T., D.E. Canfield, J. Petersen, B. Thamdrup & J. Acuña-González. 2003. N2 production by the anammox reaction in the anoxic water column of Golfo Dulce, Costa Rica. Nature 422: 606-608.

Fagetti, E. 1973. Medusas de aguas chilenas. Rev. Biol. Mar. 15: 385-401.

Gasca, R. & E. Suárez. 1992. Sifonóforos (Cnidaria: Siphonophora) del Domo de Costa Rica. Rev. Biol. Trop. 40: 125-130.

Gili, J.M., F. Pagès, A. Sabatés & J.D. Ros. 1988. Small-scale distribution of a cnidarian population in the western Mediterranean. J. Plankton Res. 10: 385-401.

Greve, W. 1994. The 1989 German Bight invasion of *Muggiaea atlantica*. ICES J. Mar. Sci. 51: 355-358.

Hartmann, H.J. 1994. The Golfo Dulce marine environment: Review and critical assessment. University of La Rochelle, Francia. 34 p.

Herrera, W. 1985. Clima de Costa Rica. Universidad Estatal a Distancia, San José, Costa Rica, 230 p.

Hossfeld, B. 1996. Distribution and biomass of arrow worms (Chaetognatha) in Golfo de Nicoya and Golfo Dulce, Costa Rica. Rev. Biol. Trop. 44 (Supl.3): 157-172.

Jacobs, J. 1996. Zur Ökologie und Biometrie pelascher Ostracoden im Golfo Dulce (Costa Rica). M.Sc. Thesis, Freie Universität Berlin, Alemania. 114p.

Larson, R.J. 1986. Water content, organic content, and carbon and nitrogen composition of medusae from the northeast pacific. J. Exp. Biol. Ecol. 99: 107-120.

Larson, R.J. 1987. Trophic ecology of planktonic gelatinous predators in Saanich Inlet, British Columbia: diets and prey selection. J. Plankton Res. 9: 811-820.

Latif, M. 1998. El Niño/Southern Oscillation. Physikalische Blätter. 54: 525-528.

Lenz, J. 2000. Introduction, p.1-32. *In* R.P. Harris, P.H. Wiebe, J. Lenz, H.R. Skjoldal & M. Huntlez (eds.). Zooplankton Methodology Manual. Academic, Londres, Inglaterra.

Mills, C.E. 1984. Density is altered in hydromedusae and ctenophores inresponse to changes in salinity. Biol. Bull. 166: 206-215.

Mills, C.E. 1995. Meduase, shiphonophores and ctenophores as planktivorous predators in changing global ecosystems. ICES J.Mar. Sci. 52: 575-581.

Palma, S. 1994. Distribución del macrozooplancton gelatinoso en un área de desove de peces frente a la costa central de Chile (32°-33°S). Rev. Biol. Mar. 29: 23-45.

Pagès, F., J.M. Gili & J. Bouillon. 1992. Planktonic cnidarians of the Benguela current. Sci. Mar. 56: 144.

Pagès, F. & F. Kurbjeweit. 1994. Vertical distribution and abundance of mesoplanktonic medusae and siphonophores fromWeddel Sea, Antartica. Polar Biol. 14: 243-251.

Postel, L., H. Fock & W. Hagen. 2000. Biomass and abundance. *In* R.P. Harris, P.H. Wiebe, J. Zenz, H.R. Skjoldal & M. Huntley (eds.). Zooplancton Methodology Manual. Academic, Londres, Inglaterra. 83-192.

Purcell, J.E. 1989. Predation by the hydromedusa Aequorea victoria on fish larvae and eggs at a herring spawning ground in British Columbia. Can. J. Fish Aquat. Sci. 46: 1415-1427.

Purcell, J.E. 1992. Effects of predation by the scyphomedusan *Chrysaora quinquecirrha* on zooplankton population in Chesapeake Bay. Mar. Ecol. Prog. Ser. 87: 65-76.

Quesada-Alpízar, M.A. & A. Morales-Ramírez. 2004. Comportamiento de las masas de agua en el Golfo Dulce, Costa Rica durante El Niño (1997-1998). Rev. Biol. Trop. 52 (Supl.2): 95-103.

Raymont, J.E.G. 1983. Plankton and productivity in the Oceans. Vol. II. Zooplankton. Pergamon, Reino Unido. 824 p.

Richards, F.A., J.J. Anderson & J.D. Cline. 1971. Chemical and physical observations in Golfo Dulce, an anoxic basin on the Pacific coast of Costa Rica. Limnol. Oceanogr. 16: 43-50.

Schneider, G. 1987. Role of the advection in the distribution and abundance of *Pleurobrachia pileus* in the Kiel Bight. Mar. Ecol. Prog. Ser. 41: 99-102.

Schneider, G. 1989. Carbon and nitrogen content of marine zooplankton dry material: a short review. Plankton Newsletter 11: 4-7.

Sabatès, A., J.M. Gili & F. Pagès. 1989. Relationship between zooplankton distribution, geographic characteristics and hydrographic pattern off the Catalan coast (Western mediterraneo). Mar. Biol. 103: 153-159.

Segura-Puertas, L. 1991. Medusa (Cnidaria: Hydrozoa y Scyphozoa) de la región del Domo de Costa Rica. Rev. Biol. Trop. 39: 159-163.

Segura-Puertas, L. 1992. Medusae (Cnidaria) from the Yucatan shelf and mexican Caribean. Bull. Mar. Sci. 51: 353-359.

Sommer, U. 1994. Planktologie. Springer, Alemania. 248 p.

Suárez, E. & R. Gasca. 1991. Sifonóforos de méxico. Biología y Ecología. Centro de Investigaciones de Quintaño Roo, México. 155 p.

Suthers, I.M. & K.T. Frank. 1990. Zooplankton biomass gradient off south-western Nova Scotia: nearshores ctenophore predation or hydrographic separation? J. Plankton Res. 12: 831-850.

Svendsen, H., R. Rosland, S. Myking, J.A. Vargas, O.G. Lizano & E. J. Alfaro. 2006. A physical-oceanographic study of Golfo Dulce, Costa Rica. Rev. Biol. Trop. 54 (Supl. 1): 000-000.

Swanberg, N., U. Bamstedt & L.P. Madin. 1990. Assessig the role of gelatinous zooplankton in the marine environment: a critique. *In* ICES Meeting of the Inter. Council Explor. Sea, Session V. 11 p.

Thamdrup, B., D.E. Canfield, T.G. Ferdelmann, R.N. Glud & J.K. Gundersen. 1996. A biogeochemical survey of the anoxic basin Golfo Dulce, Costa Rica. Rev. Biol. Trop. 44 (Supl. 3): 19-33.

Todd, C.D. & M.S. Laverack. 1991. Coastal Marine Zooplankton. A practical manual for students. Cambridge University, Reino Unido. 106 p.

von Wangelin, M. & M. Wolff. 1996. Comparative biomass spectra and species composition of zooplankton communities in Golfo Dulce and Golfo Nicoya, Pacific coast of Costa Rica. Rev. Biol. Trop. 44 (Supl. 3): 135-155.

Wolff, M. & J.A. Vargas (eds.). 1994. RV Victor Hensen Costa Rica Expedition 1993/1994. Cruise Report. Zentrum für Marine Tropenökologie (ZMT) Contribution 2. Bremen, Alemania. 109 p.

Zeldis, J.R., C.S. Davis, M.R. James, S.L. Ballara, W.E. Booth & F.H. Chang. 1995. Salp grazing: effects on phytoplankton abundance, vertical distribution and taxonomic composition in a coastal habitat. Mar. Ecol. Prog. Ser. 126: 267-283.