

UNIVERSIDAD DE COSTA RICA

SISTEMA DE ESTUDIOS DE POSGRADO

CARACTERIZACION DEL ZOOPLANCTON DEL ARRECIFE EN EL PARQUE  
NACIONAL CAHUITA, LIMON, COSTA RICA

TESIS SOMETIDA A LA CONSIDERACION DE LA COMISION DEL  
PROGRAMA DE ESTUDIOS DE POSGRADO EN BIOLOGIA PARA OPTAR  
AL GRADO DE MAGISTER SCIENTIAE

ALVARO MORALES RAMIREZ

CIUDAD UNIVERSITARIA Rodrigo Facio COSTA RICA

1987

Dedico con mucho cariño este trabajo a mi esposa  
Magda. a mis hijas Andrea y Paola. A mis padres, hermanos  
y a todos mis seres queridos.

Primero estaba el mar. Todo estaba oscuro.

No había Sol, ni Luna, ni gente, ni animales, ni  
as.

El mar estaba en todas partes

Ella era la madre

La madre no era gente, ni nada ni cosa alguna

Ella era el espíritu de lo que iba a venir

Y ella era pensamiento y memoria.

Mitología Kogui.

## AGRADECIMIENTOS

Deseo agradecer a mi profesor guía Dr. José A. Vargas por sus múltiples consejos y ayuda durante la elaboración de esta tesis.

A la profesora Ana I. Ditel M.Sc., quien me condujo al inicio de esta investigación, por su amistad y estímulo.

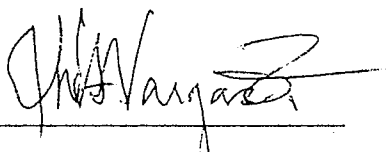
Al profesor Juan B. Chavaría M.Sc. por su ayuda y consejos en el campo de la estadística.

Al Dr. Manuel M. Murillo , Director del CIMAR , por sus consejos y colaboración que hicieron posible la realización de este trabajo , especialmente la recolecta de las muestras en las que se fundamenta este trabajo

Un especial agradecimiento a mis compañeros de posgrado con quienes compartí por cuatro años muchas inquietudes del mundo científico .

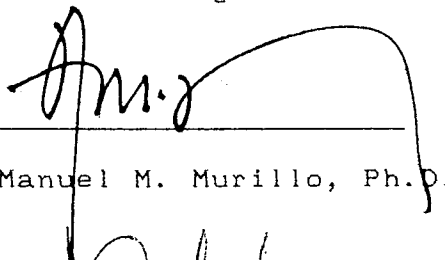
Por último deseo agradecer a la Profesora María I. Morales, Coordinadora del Sistema de Estudios de Posgrado en Biología, por su amistad y estímulo durante mis años de estudio.

"Esta tesis fue aceptada por la Comisión del Programa de Estudios de Posgrado en Biología de la Universidad de Costa Rica , como requisito parcial para optar al grado de Magister Scientiae"



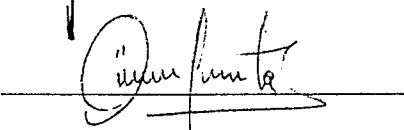
José A. Vargas Ph. D.

Profesor Consejero



Manuel M. Murillo, Ph.D.

Miembro del Tribunal



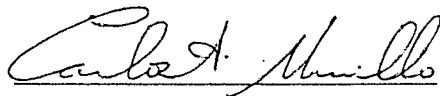
Juan B. Chavarría, M.Sc.

Miembro del Tribunal



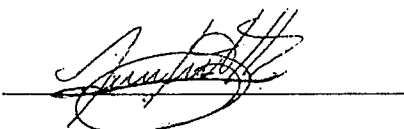
Ana I. Dittel, M.Sc.

Representate de la Directora,  
Programa Posgrado en Biología



Carlos A. Murillo, Ph.D.

Representante del Decano



Alvaro Morales R.

Candidato

INDICE

N. pag.

Dedicatoria.....	I
Agradecimientos.....	III.
Hoja de aprobación.....	IV
Índice.....	V
Resumen.....	VI
Lista de Cuadros.....	IX
Lista de Figuras.....	XI
Introducción.....	2
Objetivos.....	7
Material y métodos.....	8
Resultados.....	14
Discusión.....	38
Conclusiones.....	54
Bibliografía.....	55
Apéndice I.....	65
Apéndice II.....	66
Apéndice III.....	67
Apéndice IV.....	68
Apéndice V.....	69

## RESUMEN

Durante un período de 11 meses, de enero a noviembre de 1984, se hizo muestreos mensuales del zooplancton a una profundidad máxima de 1 m en cuatro áreas del arrecife situado en el Parque Nacional Cahuita. Las muestras fueron colectadas por el Dr. Manuel M. Murillo (CIMAR). Se utilizó una red de 0.45 m de boca y 280  $\mu$ m de poro. Las muestras fueron preservadas en formaldehído al 4% y una alícuota fue analizada dependiendo de la densidad total de la muestra. Se colectaron un total de 52 muestras y fueron cuantificados 107,000 individuos. Los copépodos fueron el grupo dominante a lo largo de todo el período de estudio, con porcentajes que van de 32 a 95%. En orden descendente, los foraminíferos (1-34%), huevos y larvas de peces (<1-14.4%), las larvas de crustáceos (2-13.8%) y los quetognatos (1-6.5%) fueron los grupos dominantes. Las larvas de moluscos y equinodermos fueron importantes en algunos meses. Densidades mayores se obtuvieron durante los meses de enero, agosto y octubre con un aparente máximo en el mes de mayo. Densidades menores se dieron en los meses de abril y junio.

No hubo evidencia de periodicidad reproductiva en los grupos dominantes. Se especula que las fluctuaciones tanto espaciales como temporales se atribuyen a procesos ecológicos. Variaciones en la estructura y densidad de

las poblaciones fitoplanctónicas, asociadas a cambios en la concentración de nutrimentos podrían controlar las fluctuaciones observadas en las poblaciones de zooplancton. Así mismo, las corrientes litorales podrían jugar un papel importante en la distribución del zooplancton dentro del arrecife.

El holoplancton fue más abundante que las formas larvales. Diferencias altamente significativas fueron encontradas al comparar las densidades de los dos grupos según la época del año. El holoplancton estuvo dominado por copépodos mientras que las larvas de crustáceos dominaron el meroplancton.

Variaciones diurnas fueron detectadas para algunos grupos. Diferencias significativas se dieron en copépodos y larvas de crustáceos al compararse las densidades según la hora de muestreo. Por lo general densidades mayores se obtuvieron en el muestreo de las 1800h.

La diversidad ecológica de grupos fue mayor para el holoplancton. La baja diversidad de formas larvales se supone esta asociada al fuerte impacto de la sedimentación y resuspensión de sedimentos, un fenómeno característico del arrecife.

El zooplancton muestreado en el arrecife del Parque Nacional Cahuita se asemeja más a plancton de tipo oceánico que a uno demersal. El análisis



cuantitativo de las muestras indicó que la mayoría del zooplancton de Cahuita es introducido al arrecife por un sistema de corrientes litorales.

## LISTA DE CUADROS

- Cuadro 1. Densidades del zooplancton (ind por  $m^{-3}$ ) durante el período enero-noviembre de 1984, arrecife Parque Nacional Cahuita, Costa Rica.
- Cuadro 2. Densidades de algunos grupos muestreados a diferentes horas en la estación 2, durante el período agosto-noviembre de 1984, arrecife Parque Nacional Cahuita, Costa Rica.
- Cuadro 3. Valores obtenidos de una chi-cuadrada unilateral para algunos grupos del zooplancton muestreados a diferentes horas en la estación 2, durante el período agosto-noviembre de 1984, arrecife Parque Nacional Cahuita, Costa Rica.
- Cuadro 4. Índices de diversidad para los grupos del zooplancton por estación y según la época, durante el período enero-noviembre de 1984, arrecife Parque Nacional Cahuita.
- Cuadro 5. Resumen de los Índices de diversidad de grupos del zooplancton por estación, durante el período enero-noviembre de 1984, arrecife Parque Nacional Cahuita, Costa Rica.

Cuadro 6. Datos de temperatura, salinidad y precipitación medidos en las estaciones 1, 2, 3, 4, y datos de evaporación, humedad, intensidad lumínica, dirección y velocidad del viento obtenidos del Instituto Meteorológico Nacional, durante el período enero - noviembre 1984, arrecife Parque Nacional Cahuilla.

## LISTA DE FIGURAS

- Figura 1. Localización del Parque Nacional Cahuita y de las estaciones de muestreo (1, 2, 3, 4), Costa Rica.
- Figura 2. Abundancia (escala logarítmica) del zooplancton durante el período enero - noviembre de 1984, arrecife Parque Nacional Cahuita, Costa Rica.
- Figura 3. Abundancia (escala logarítmica) del holoplancton y meroplancton durante el año de 1984, arrecife Parque Nacional Cahuita, Costa Rica.
- Figura 4. Abundancia (escala logarítmica) del holoplancton durante el período enero-noviembre de 1984, arrecife Parque Nacional Cahuita, Costa Rica.
- Figura 5. Abundancia (escala logarítmica) del meroplancton durante el período enero-noviembre de 1984, arrecife Parque Nacional Cahuita, Costa Rica.
- Figura 6. Promedios y ámbitos de confianza (95%) de las abundancias obtenidas para algunos grupos del zooplancton durante enero- noviembre de 1984, arrecife Parque Nacional Cahuita, Costa Rica.

- Figura 7. Abundancias del zooplancton por estación y por mes durante el período enero-noviembre de 1984, arrecife Parque Nacional Cahuita, Costa Rica.
- Figura 8. Variación diurna en las abundancias de copépodos en la estación 2, arrecife Parque Nacional Cahuita, Costa Rica.
- Figura 9. Variación diurna en las abundancias de quetognatos en la estación 2, arrecife Parque Nacional Cahuita, Costa Rica.
- Figura 10. Variación diurna en las abundancias de larvas de crustáceos en la estación 2, arrecife Parque Nacional Cahuita, Costa Rica.
- Figura 11. Dendrograma obtenido de un análisis de grupo para las hora de muestreo en la estación 2, arrecife Parque Nacional Cahuita, Costa Rica.
- Figura 12. Dendrograma obtenido de un análisis de grupo para las cuatro estaciones de muestreo durante el período enero- noviembre de 1984, arrecife Parque Nacional Cahuita, Costa Rica.
- Figura 13. Dedrograma obtenido de una análisis de grupo para los meses de muestreo durante el período enero- noviembre de 1984, arrecife

Parque Nacional Cahuita, Costa Rica.

Figura 14. Índice de diversidad calculado para los grupos del zooplancton en las estaciones 1, 2, 3, 4, durante el período enero-noviembre de 1984, arrecife Parque Nacional Cahuita, Costa Rica .

## INTRODUCCION.

### A. Generalidades sobre abundancia y distribución del zooplancton.

Las comunidades zooplanctónicas están constituidas principalmente por organismos caracterizados por su tamaño pequeño y poca capacidad de movilidad horizontal en contra de las corrientes. Por el tiempo de permanencia en ellas se conocen dos grupos: el holoplancton y el meroplancton. El primero abarca organismos que pasan todo su ciclo de vida en las comunidades planctónicas: por ejemplo, los copépodos, foraminíferos, ostrácodos, cladóceros, larváceos y taliáceos. En el meroplancton se incluyen los estadios larvales de organismos pelágicos ó bentónicos, como los echinodermos, poliquetos, crustáceos y moluscos.

La importancia del zooplancton en las cadenas tróficas de los ecosistemas marinos es reconocida ampliamente (Mullin y Brooks, 1976; Petipa, 1978 ; Vidal, 1980 a; b; c; d). Esto ha motivado un interés creciente en estudios tendientes a explicar las fluctuaciones, tanto estacionales como diurnas, en las poblaciones zooplanctónicas. En las zonas templadas las fluctuaciones estacionales han sido ligadas a variaciones en el fitoplancton asociadas a una variación drástica en la temperatura (Colebrook 1978; 1982), bajas densidades se obtienen durante el invierno y densidades máximas en el verano. En las regiones polares, las fluctuaciones

estacionales en el zooplancton han sido asociadas a períodos de reproducción (Deevey, 1856; in Raymont, 1983), patrones de migración vertical (Mackintosh, 1937; in Raymont, 1983), o bien al impacto del clima sobre la distribución de masas de agua (Piatkowski, 1985).

En los trópicos las densidades del zooplancton son generalmente, bajas (Johannes et al., 1970), con pequeñas fluctuaciones a lo largo del año. Estas variaciones han sido asociadas a cambios bruscos en la temperatura y salinidad (Lewis y Fish, 1969; Reeve, 1970; Hopkins, 1977), alta precipitación (Youngbluth, 1976), cambios en la circulación del agua (Youngbluth, 1980), o bien a cambios físicos a gran escala (Yoshiaka et al., 1985). Estudios en la costa occidental de Africa han demostrado una relación entre el zooplancton y las variaciones hidrográficas de la región (Blackburn, 1979; Weikert, 1984). Estas variaciones producen fluctuaciones en la intensidad y duración de los incrementos en la abundancia del fitoplancton en diferentes partes del continente (Mahnken, 1969; Raymont, 1980). En estudios realizados en las costas de la India, la distribución, composición y variación estacional en el zooplancton han sido relacionados a fluctuaciones en los parámetros físicos (Sreekumara Nair et al., 1980; Divakaran et al., 1982) influenciados por factores meteorológicos (Haridas et al., 1980; Gabiye y Desai, 1981).

En el mar Caribe, la distribución y variación en las poblaciones de zooplancton están influenciadas por



el patrón de corrientes que presenta la región (Björnberg, 1971), además de los factores anteriormente descritos para las regiones tropicales. En otras ocasiones la aparente estacionalidad en las poblaciones se ha atribuido a cambios locales en la dirección del viento y de corrientes (Moore, 1949, in Raymond, 1983), condiciones hidrográficas imperantes en la zona de estudios (Lewis y Fish, 1969), o a un enriquecimiento nutricional de la zona eufótica (Moore y Sander, 1977).

B. Estudios sobre zooplancton en arrecifes coralinos.

El estudio del zooplancton asociado a los arrecifes de coral ha recibido interés especial. Los arrecifes coralinos son ecosistemas muy productivos y diversos (Stoddart, 1969; Lewis, 1977). No obstante que el papel del zooplancton en el arrecife de coral no es del todo claro (Hammer y Carleton, 1979), el aporte energético de los organismos planctónicos a las comunidades del arrecife (Glynn, 1973b; Alldredge y King, 1977; Lewis, 1977) es importante y hace del plancton una fuentes adicional de alimento para los organismos del arrecife (Emery, 1968; Robichaux et al., 1981).

La periodicidad reproductiva en los trópicos no es acentuada (Pearse, 1970); sin embargo; algunos estudios zooplancton llevados a cabo en los arrecifes del Indo-Pacífico han demostrado patrones estacionales asociados a cambios físicos (McWilliams et al., 1983; Sammarco y Crenshaw, 1984), rasgos morfológicos (Lefevre,

1983; 1984), o a condiciones hidrográficas particulares (Vaissiere y Seguin, 1984).

La composición planctónica en el Caribe, costa caribeña y en arrecifes de coral, no es bien conocida (Hargraves, 1982). Entre los primeros estudios está el de Emery (1968) llevado a cabo en los Cayos de Florida. En él se identificó por primera vez un zooplancton propio del arrecife. Glynn (1973b) estudio la composición del plancton en un arrecife de Puerto Rico y encontró una marcada estacionalidad asociada a diferencias en el flujo de agua, velocidad del viento y alta precipitación. Por otro lado, Moore y Sander (1976) muestrearon el zooplancton superficial de dos áreas arrecifales similares de Barbados y Jamaica, pero no encontraron una estacionalidad, más bien las fluctuaciones en las densidades parecen deberse más a circunstancias azarosas.

Además de trabajos tendientes a explicar las fluctuaciones estacionales en el zooplancton de arrecifes, se ha realizado estudios para conocer los patrones de variación diurna, los cuales se han facilitado gracias a la identificación de un zooplancton residente (Emery, 1968; Porter et al., 1977). En el Caribe, Ferraris (1982) estudio el zooplancton superficial en un arrecife de Belize; el zooplancton fue más abundante durante la noche que en el día.

En Costa Rica el arrecife coralino más

importante es el del Cahuita, situado en nuestra costa atlántica. Se han realizado observaciones ecológicas sobre algas (Wellington, 1974 ), erizos de mar (Valdéz y Villalobos, 1978; Murillo y Cortés, 1984), corales pétreos y octocorales (Cortés et al., 1984; Guzmán y Cortés, 1984) y sobre la biología del arrecife con notas sobre esponjas perforadoras (Risk et al., 1980). En otros estudios se ha demostrado que el aumento creciente en la deforestación de la llanura atlántica ha incrementado el flujo de sedimentos hacia las aguas costeras, lo que ha producido un efecto directo sobre la morfología, diversidad y mortalidad de especies de corales dentro del arrecife (Cortés, 1981; Cortés y Risk, 1984; 1985).

La carga excesiva de sedimentos que afecta al arrecife del Parque Nacional Cahuita ha determinado que muchos científicos nacionales y extranjeros le hayan dedicado atención especial. El exceso de sedimentos ha tenido efectos sobre el crecimiento diferencial y mortalidad de un número significativo de especies de corales ( Cortés, 1981 ). Estudios sobre el zooplancton del arrecife son escasos. Silva (1986) realizó un estudio sobre productividad primaria, biomasa del fitoplancton y su relación con parámetros físico-químicos. Sin embargo, no se han llevado a cabo estudios sobre la dinámica del zooplancton en el arrecife de Cahuita. Por lo tanto, este estudio constituye un primer análisis de las poblaciones zooplanctónicas en dicho arrecife. El impacto de variables ambientales sobre los primeros niveles de

producción en las cadenas alimentarias podrían influir en los procesos ecológicos de transferencia energética. Dada la importancia biológica y económica que tienen los arrecifes, el estudio del plancton es justificable y necesario en la elaboración de planes de manejo y utilización de los recursos marinos. Por otra parte, existe la idea a nivel nacional de crear un oleoducto interoceánico en nuestro país, por lo que un estudio de plancton del arrecife sería uno de los criterios ante el cual evaluar el impacto que pudiera causar un derrame de petróleo u otra perturbación seria en la vertiente atlántica.

#### OBJETIVOS.

- A. Caracterizar los grupos del zooplancton presentes en el arrecife de Cahuita y su abundancia relativa.
- B. Estudiar la composición y distribución horizontal del zooplancton en cuatro áreas del arrecife.
- C. Determinar las variaciones diurnas y estacionales de los principales grupos del zooplancton.

## MATERIAL Y METODOS.

### A. Area de Estudio.

El Parque Nacional Cahuita está situado a unos 35 km al sur de la ciudad de Limón, localizado a 9 grados y 45' N , 82 grados y 49' W (Fig 1). Fue creado bajo Decreto Ejecutivo # 1236-A) el 24 de Setiembre de 1970 (ver Boza y Mendoza, 1981). Tiene una extensión de 1,100 ha de tierra y 600 ha de arrecife; como zona de vida le corresponde el bosque tropical lluvioso (Holdridge, 1984) con precipitación pluvial que oscila entre los 2,000 a 4,000 mm anuales (Boza y Mendoza, 1981). Los hábitats del Parque incluyen playas arenosas y bosques pantanosos. En términos generales los rasgos geomorfológicos del arrecife, así como la zonación y especies dominantes, concuerdan con las descripciones para la mayoría de arrecifes costeros del Caribe (Milliman, 1973). Morfológicamente el arrecife corresponde al tipo costero o marginal (Cortés, 1981), con una barrera externa y una laguna de poca profundidad situada entre la barrera y la costa. El arrecife posee dos crestas: una externa que corre en dirección noreste-sureste, la cual se inicia al norte de Pta Cahuita, extendiéndose hacia el sur aproximadamente 4km en dirección a Puerto Vargas, y una cresta interna situada a unos 50-100 m de la costa (Fig 1). Con respecto a las corrientes que prevalecen en el arrecife, Cortés (1981) determinó mediante un sistema de boyas la dirección principal de las mismas con un flujo

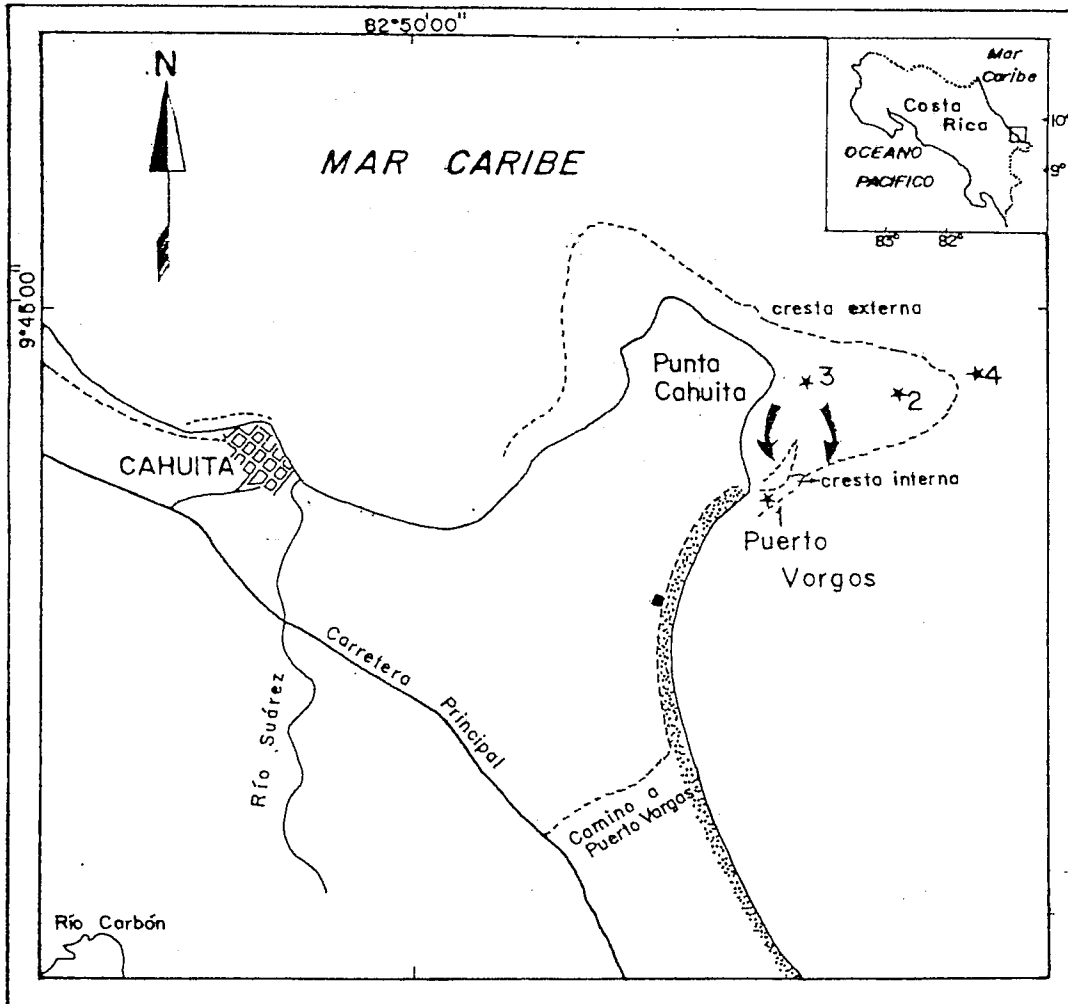


Fig. 1. Localización del Parque Nacional Cahuita, y las estaciones de muestreo (1,2,3,4). Las flechas indican la dirección de la corriente. (Adaptado de Cortés, 1981; Silva, 1986).

en dirección noroeste-sureste (Fig 1). Esta condición es característica de las corrientes en el sur de América Central por la presencia de un sistema de remolinos de oeste-este el cual es creado debido al sistema imperante de este-oeste que muestran las corrientes principales que se dan en el Caribe (Björnberg, 1971). Para mayor detalle consultar Cortés (1981).

Se estableció cuatro estaciones de muestreo, tres dentro de la laguna y una fuera de la cresta externa (Fig 1). La ubicación de las estaciones se hizo con base en las siguientes características físicas: la estación 1 tiene una profundidad de 6m, el fondo es lodoso y con fragmentos de coral (principalmente *Agaricia*); la estación 2 es de fondo arenoso con fragmentos de *Montrastrea* y formaciones masivas de coral a una profundidad de 3.5m; la estación 3 tiene una profundidad de 2m, es de fondo arenoso y predominan los lechos de *Thalassia testudinum*; la estación 4 tiene una profundidad de 10 m, es de fondo arenoso con roca coralina, cubierta de algas bentónicas y esponjas que se combinan con pequeñas formaciones coralinas.

#### B. Recolecta y procesado de muestras.

Existen varias técnicas para el muestreo de zooplancton marino (Fraser, 1968; Gehring y Aron, 1968), sin embargo se empleó el método de Tranter (1968). Las muestras fueron colectadas por el Dr. Manuel M. Murillo, del Centro de Investigación en Ciencias del Mar y

Limnología de la Universidad de Costa Rica. Se utilizó una red para plancton de 0.47 m de diámetro y 280  $\mu$ m de poro. Se realizó mensualmente un arrastre de superficie en cada una de las estaciones. Los muestreos se hicieron de enero a julio de 1984, el tiempo de muestreo fue de 5 minutos (de agosto a noviembre de 10 minutos). En ambos casos la velocidad de arrastre fue de aproximadamente 4 km/h. El período de muestreo fue de 11 meses. Durante los meses de agosto a noviembre se llevó a cabo, en la estación 2, muestreos a diferentes horas del día (0600h; 1200h; 1800h) con el objetivo de estudiar los patrones de abundancia diurna en los principales grupos del zooplancton.

Se fijó las muestras en solución de formaldehído al 4% en agua de mar (Steedman, 1976). Después de aproximadamente 48h las muestras fueron lavadas con agua destilada y preservadas en alcohol etílico al 70%. En el laboratorio, cada muestra fue dividida por medio de un separador FOLSOM (McEwen et al., 1954) para obtener una submuestra que correspondió a una fracción de la muestra total para cada estación (1/2, 1/4, 1/8, 1/16, 1/32, etc.). Dicha fracción fue analizada al estereoscopio, al mismo tiempo se llevó a cabo un registro cualitativo y cuantitativo de la submuestra. Se analizó 52 muestras y cuantificados 107,000 individuos. Las densidades fueron expresadas en número de individuos por metro cúbico. La identificación de los grupos principales se hizo con base a Smith (1977) y Raymont



(1983). En cada estación se hizo medición de factores físicos (temperatura y salinidad). Datos sobre precipitación, radiación solar, intensidad lumínica, evaporación, y dirección y velocidad del viento, se obtuvieron del Instituto Meteorológico Nacional.

### C. Análisis Estadístico.

Un análisis de variancia (ANDEVA) se realizó para determinar las diferencias en la abundancias relativas del zooplancton a lo largo del año y entre los lugares de muestreo; este tipo de análisis es ampliamente utilizado en estudios ambientales (Millard y Mathews, 1986). La homogeneidad de las varianzas fue examinada por medio de las pruebas de Cochram, Bartles y Hartley (Siegel, 1970). Los datos fueron transformados a LOG ( $x + 1$ ) para homogenizar las varianzas (Minello y Mathews, 1983). En aquellos casos en que las variancias seguían siendo heterogéneas a pesar de la transformación de los datos, se utilizó una prueba KOLMOGOROV-SMIRNOV (Siegel, 1970). Esta misma prueba fue utilizada para detectar diferencias en la densidad del todo el zooplancton a lo larga del año. La prueba paramétrica de chi cuadrado fue empleada para examinar las diferencias en las abundancias del zooaplancton de acuerdo con la época del año. En los meses de agosto a noviembre en la estación 2 se calculó una chi-cuadrada para detectar las diferencias entre los muestreos de las 0600h, 1200h y 1800h; esto se llevó a cabo solo para los grupos más abundantes. Se llevó a cabo un análisis de conglomerados ("cluster")

para describir la distribución del zooplancton de acuerdo al mes, estación u hora. Para dicho análisis se utilizó el paquete estadístico BMDP 79, el criterio de agrupamiento se hizo con base a una chi-cuadrada. Las pruebas multivariables son útiles en la cuantificación de las interacciones de los organismos y los factores ambientales (Chester et al., 1983). Se calcularon índices de diversidad (SHANNON-WEAVER y SIMPSON) por medio del Paquete de Análisis Múltiple de Pequerías II (Campos y Bornemiza, 1985) para conocer la diversidad de grupos.

## RESULTADOS.

La Figura 2 muestra la abundancia general del zooplancton a lo largo del año. Nótese los picos de abundancia durante Enero, Agosto, Octubre, con máximos en el mes de enero y mayo. Las abundancias menores se dieron en los meses de abril y junio. No hubo diferencias significativas entre los meses (KOLMOGOROV-SMIRNOV  $P = 0.06, \alpha: 0.05$ ). Distintos valores estadístico y porcentajes de los diferentes grupos del zooplancton presentes en el arrecife de Cahuita están incluidos en los Apéndices 1 y 2.

Una comparación entre las abundancias del holoplancton y meroplancton se observa en la Figura 3. Las densidades del holoplancton son siempre mayores así como sus porcentajes (ver Apéndice 5), con diferencias altamente significativas a lo largo del año (ver Apéndice 4) y de acuerdo a la época del año (Cuadro 1). A pesar de esto parece haber una concordancia entre ambos grupos con respecto a sus densidades máximas y mínimas. El holoplancton presentó un máximo en agosto - setiembre y octubre con densidades mínimas en abril. El comportamiento del meroplancton es similar, con un máximo en setiembre y densidades mínimas en el mes de abril.

La abundancia de los grupos que integran el holoplancton a lo largo del año se ilustra en la Figura 4. Los Urocordados (taliáceos y larváceos) mostraron un máximo en mayo y bajas densidades en setiembre. Por su

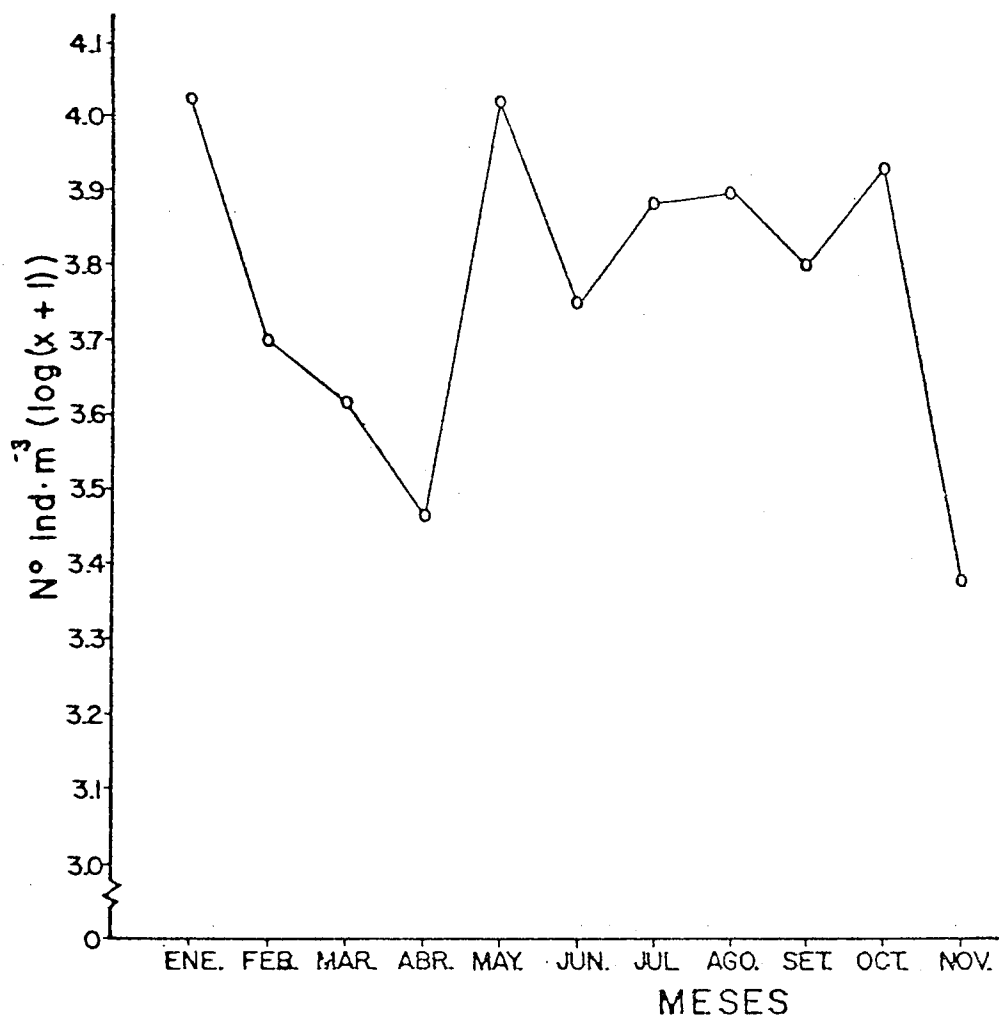


Fig.2. Abundancia (escala logarítmica) del zooplancton durante el período Enero-Noviembre de 1984, arrecife Parque Nacional Cahuita, Costa Rica.

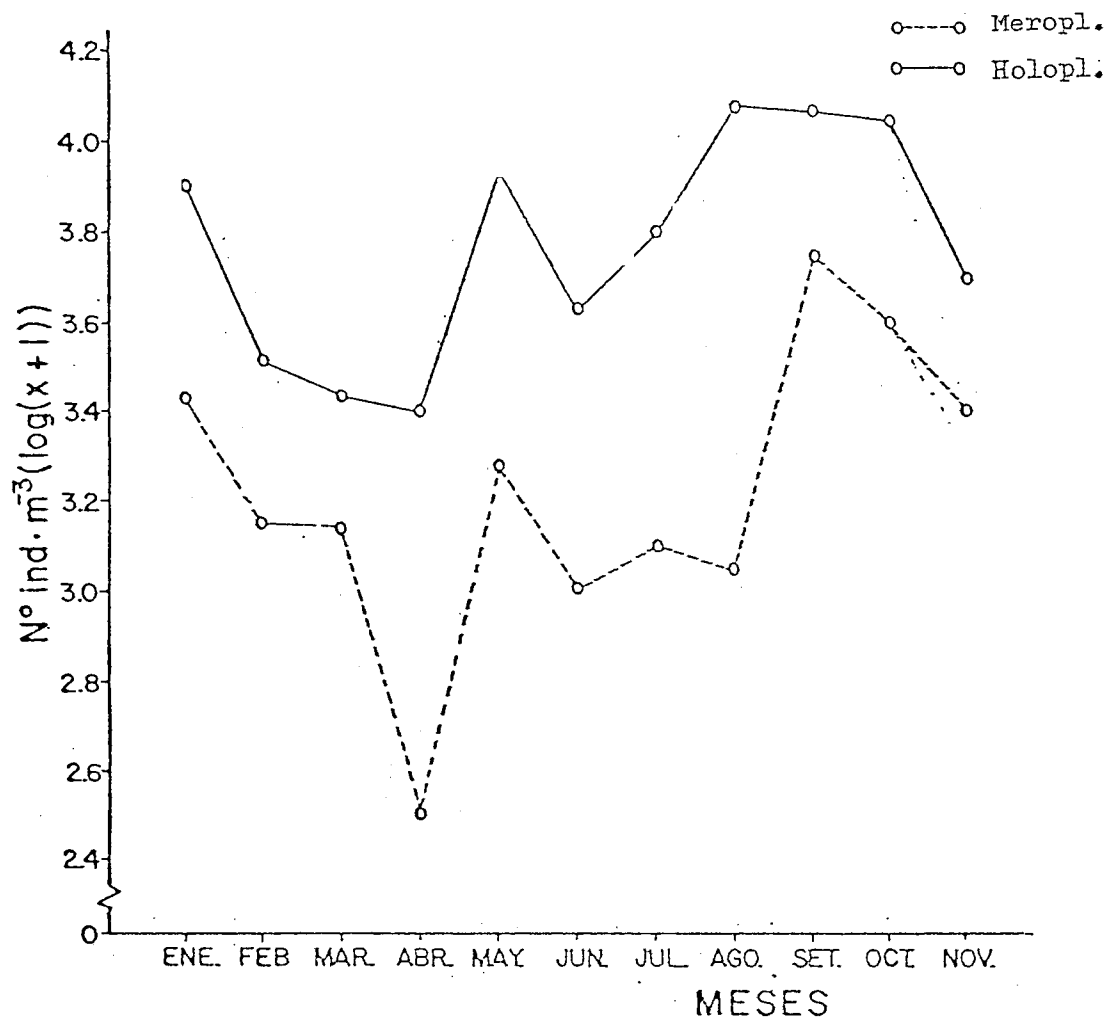


Fig. 3. Abundancia (escala logarítmica) del holoplancton y meroplancton durante el año de 1984, arrecife Parque Nacional Cahúita, Costa Rica.

Cuadro I. Densidad del zooplancton segun la epoca del año, durante el periodo Enero-Noviembre de 1984, arrecife Parque Nacional Cahuita, Costa Rica.

Zooplancton \ Epoca	SECA	LLUVIOSA	DENSIDAD TOTAL
Holoplancton	1815 (31%)	4031 (69%)	5846
Meroplancton	634 (51%)	604 (49%)	1238
DENSIDAD TOTAL	2449 (35%)	4635 (65%)	7084

$$(\chi^2 = 170.7, P = 0.95)$$

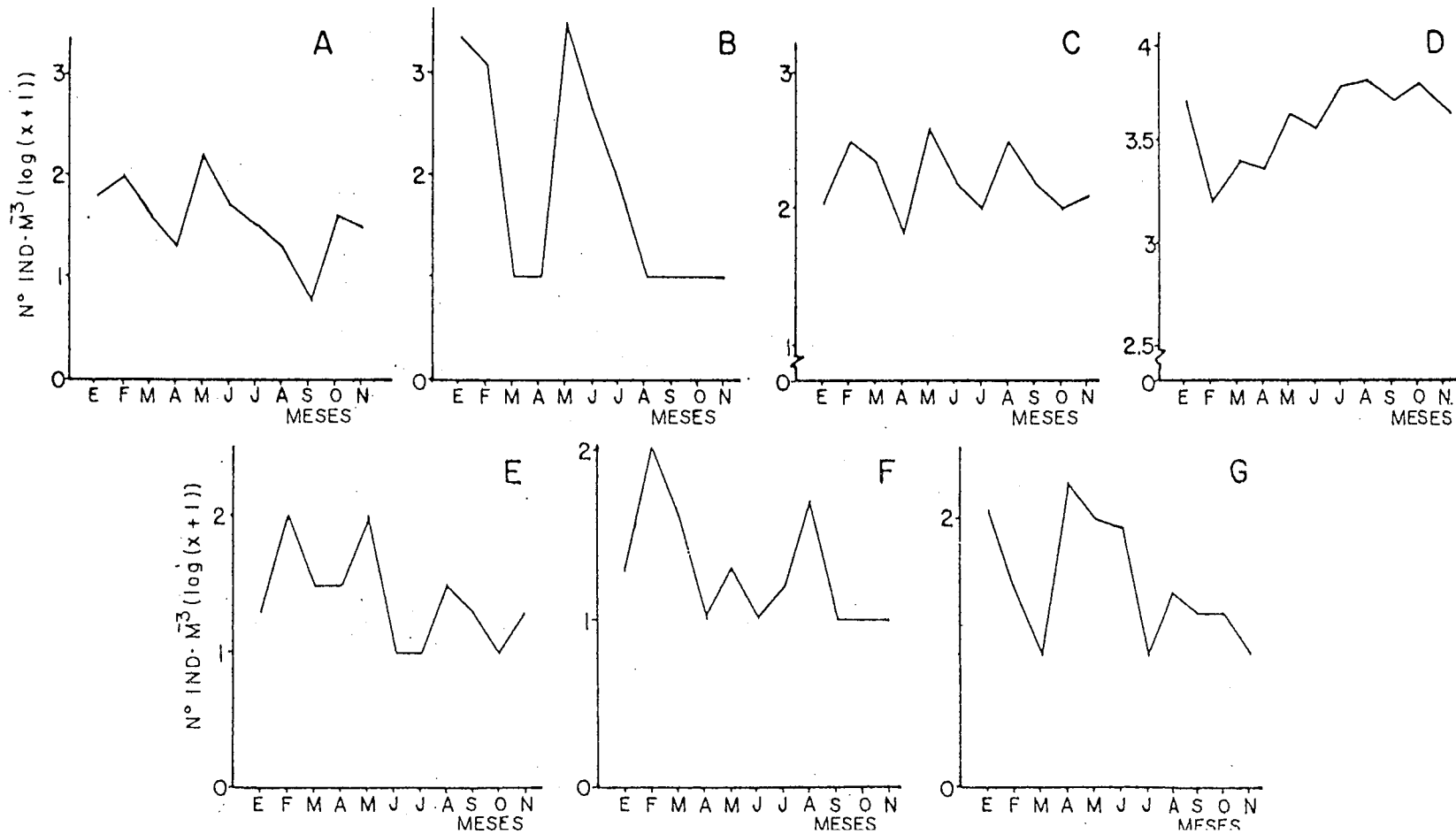


Fig. 4. Abundancia (escala logarítmica) del holoplancton durante el período Enero-Noviembre 1984, arrecife Parque Nacional Cahuita, Costa Rica. A: Urocordados, B: Foraminíferos, C: Quetognatos, D: Copépodos, E: Cnidarios, F: Anfípodos, G: Otros (incluye Cladóceros, Ostrácodos, Acaros y Picnogónidos)

parte los foraminíferos presentaron un máximo en mayo con densidades bajas en el mes de marzo-abril ; mientras que los quetognatos exhibieron un comportamiento casi cíclico con densidades altas en febrero, mayo y agosto con un mínimo en abril. Los copépodos presentaron un máximo en agosto y en octubre y su densidad mínima se dio en Febrero. Los celenterados mostraron dos máximos, uno en febrero y otro en mayo, con mínimos en junio, julio y octubre. Los anfipodos se comportaron de una forma similar, hubo dos máximos, uno en febrero y otro en agosto. Por último, cladóceros, ostrácodos, ácaros y pignogónidos, como grupo, mostraron densidades altas en enero - abril - mayo con mínimos en los meses de marzo julio y noviembre.

Las variaciones en las abundancias de los grupos que constituyen el meroplancton puede observarse en la Figura 5. Larvas de crustáceos (cirripédeos y decápodos) presentaron un máximo en mayo y densidades mínimas dieron en los meses de febrero y abril. Por su parte las larvas de echinodermos (estrellas frágiles, erizos y holotúridos) fueron escasas, con un pico en mayo y agosto, un máximo conspicuo en noviembre. Los moluscos (bivalvos y gastrópodos) exhibieron densidades máximas en el mes de junio y mínimas en noviembre. Las larvas de anélidos (poliquetos) mostraron picos en enero y abril, con un máximo en agosto. Por último el ictioplancton (larvas y huevos de peces) fue abundante en marzo, mayo, julio y setiembre con un máximo en



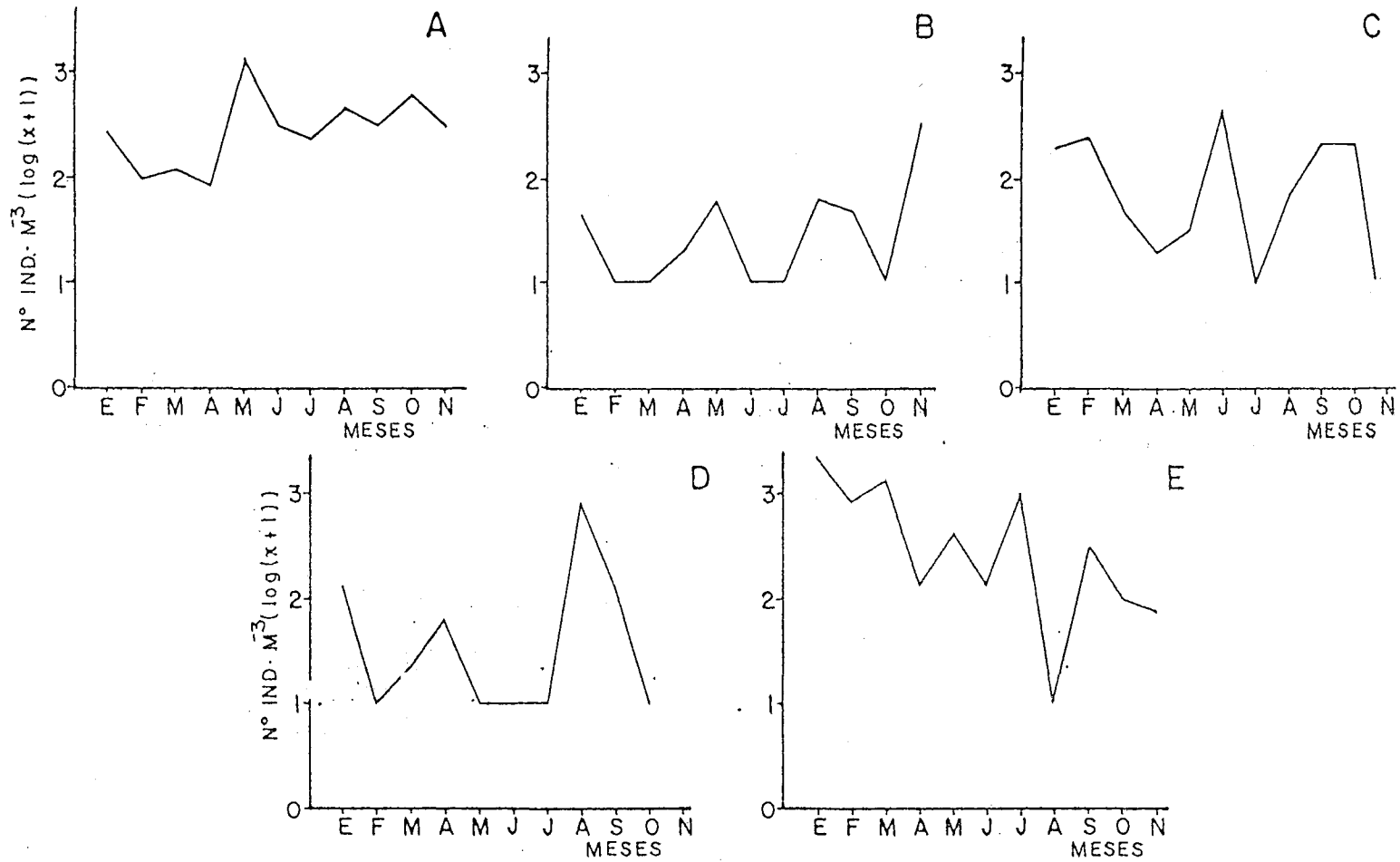


Fig. 5. Abundancia (escala logarítmica) del meroplancton durante el período Enero-Noviembre de 1984, arrecife Parque Nacional Cahuita. A: Crustáceos, B: Equinodermos, C: Moluscos, D: Poliquetos, E: Ictioplancton.

enero, mientras que las densidades más bajas se dieron en los meses de febrero, abril, junio, octubre y noviembre, con un mínimo en agosto

No obstante que se observan picos de máximos y mínimos en la abundancia de los diferentes grupos del zooplancton, el análisis de variancia no mostró diferencias significativas en los diferentes grupos a lo largo de los meses de estudio; sin embargo, si hubo diferencias significativas dentro de un mismo grupo al compararse las estaciones. La Figura 6 presenta los límites de confianza ( $\pm 95\%$ ) obtenidos para los copépodos, quetognatos, larvas de crustáceos (reptántidos) y larvas de poliquetos. Aquellas estaciones que no se traslapan mostraron diferencias significativas ( $L: 0.05$ ) en sus abundancias. Para la estación 2 el primer ámbito se refiere a los muestreos de enero a julio, y el segundo para los meses de agosto a noviembre (muestreo a las 1200h). Para los copépodos, quetognatos, larvas de reptántidos y de poliquetos presentaron diferencias entre casi todas las estaciones (Fig 6). Un comportamiento parecido tuvieron otros grupos, como celenterados, larvas de natántidos, y los grupos menores como un todo, al utilizarse una prueba no paramétrica (Kolmogorov-Smirnov). Anfípodos, urocordados, larvas de moluscos, equinodermos y el ictioplancton no mostraron diferencias significativas entre las estaciones. La Figura 7 muestra las abundancias obtenidas para cada estación durante todos los meses de muestreo. Las

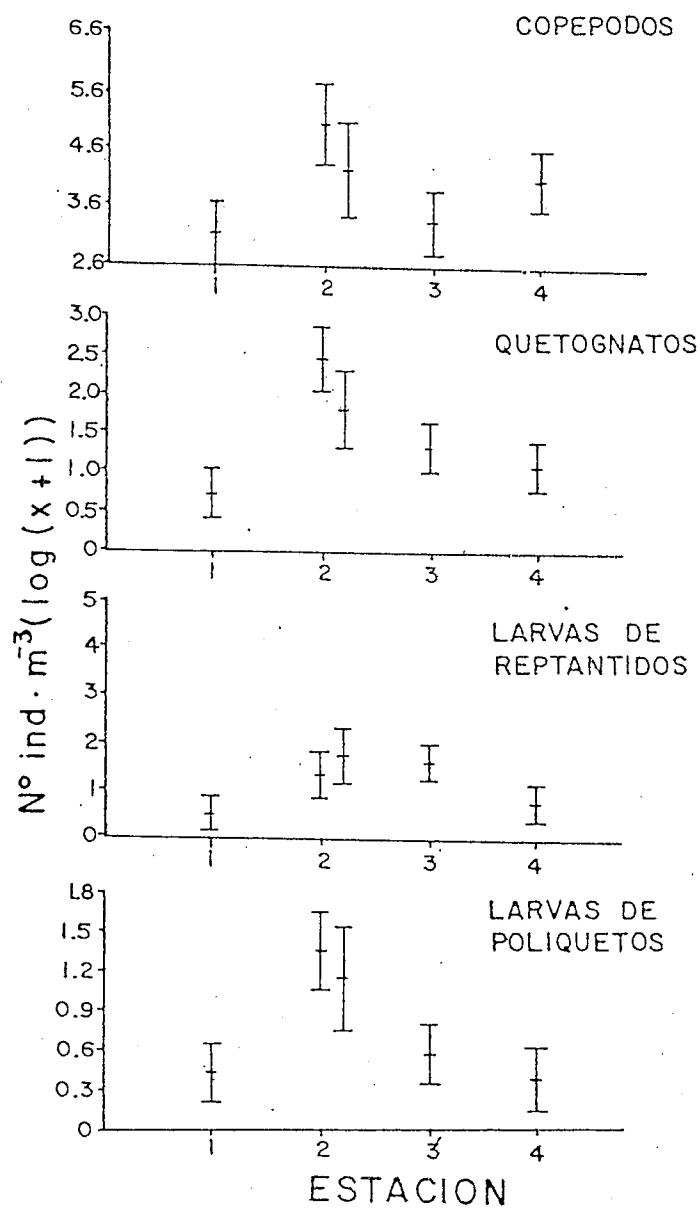


Fig. 6. Promedio  $\pm$  ámbito de confianza (95%) de las abundancias obtenidas para algunos grupos de zoopláncton durante Enero-Noviembre de 1984, arrecife Parque Nacional Cahuita, Costa Rica.

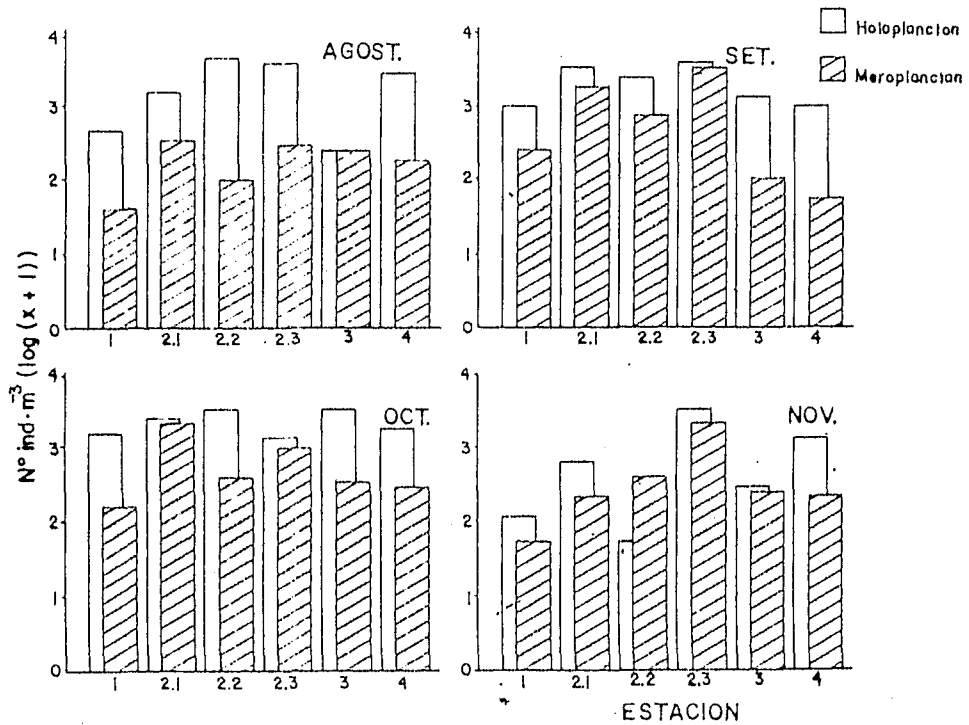
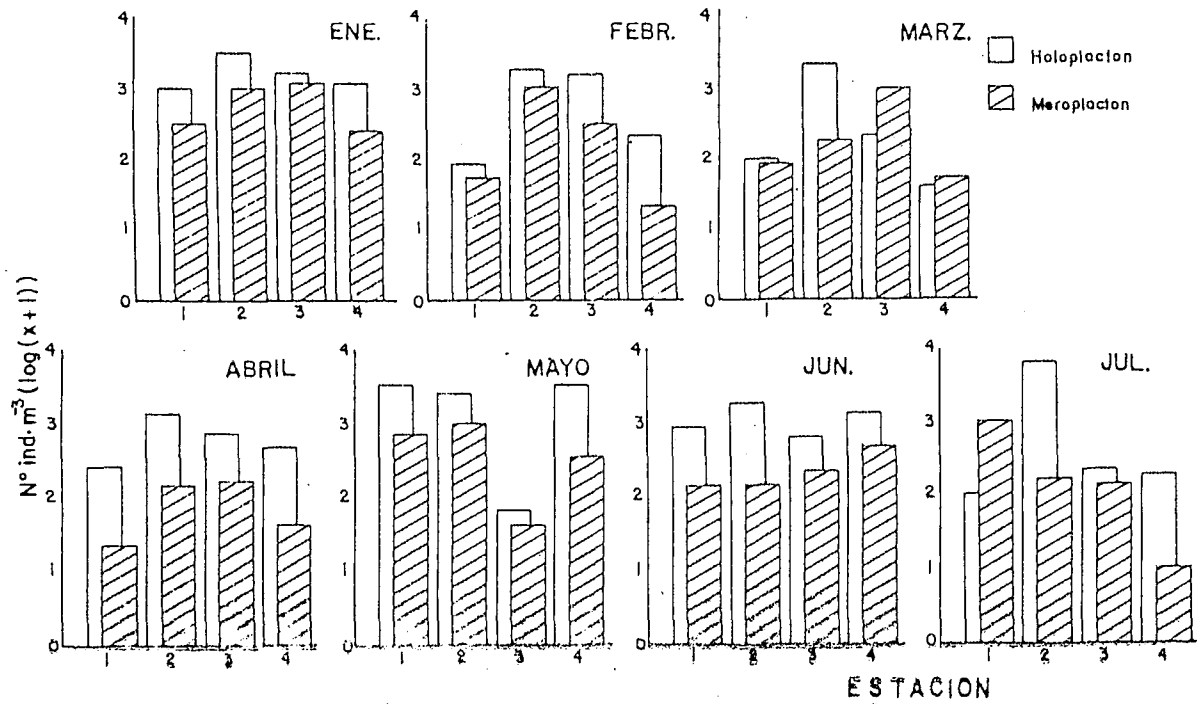


Fig. 7. Abundancias del zooplacton por estación y por mes durante el período Enero-Noviembre de 1984, arrecife Parque Nacional Cahuita, Costa Rica.

estaciones 2 y 4 por lo general fueron más abundantes que las estaciones 1 y 3. Al mismo tiempo, el holoplancton con mayor frecuencia fue más abundante que el meroplancton.. El Apéndice 3 muestra algunos valores estadísticos obtenidos para las cuatro estaciones.

Los resultados para evaluar la variación diurna en la abundancia de los grupos principales (Cuadros 2 y 3, Fig 8, 9 y 10) en los grupos más abundantes indican que para los copépodos siempre hubo diferencias significativas al compararse las abundancias entre las distintas horas de muestreo. En agosto y octubre las densidades aumentaron hasta un máximo a las 1200h, sin embargo para agosto hubo más copépodos a las 1800h que a las 0600h. Para setiembre las densidades disminuyeron hasta un mínimo a las 1800h, caso contrario se dio en octubre. En noviembre el mínimo se obtuvo a medio día con densidades altas en las horas de la noche. Para los quetognatos las variaciones diurnas, en agosto y noviembre se dieron disminuciones a lo largo del día aunque en noviembre hay un aparente aumento en las horas de la tarde; caso contrario se dio en setiembre y octubre donde densidades mayores se presentaron a medio día. En cuanto a las larvas de crustáceos el patrón de variación es muy similar en todos los casos, a pesar de que en agosto no se encontraron diferencias significativas. Siempre se dio una densidad menor a las 1200h, para agosto y octubre hubo más larvas a la 0600h que a las 1800h, en setiembre y noviembre se dio el caso contrario.

Cuadro 2. Densidades de algunos grupos muestreados a diferentes horas en la estación 2, durante el período Agosto-Noviembre de 1984, arrecife Parque Nacional Cahuita, Costa Rica. (+: presente pero menos de 1 ind·m<sup>-3</sup>)

Estacion Categ. Zooplacton	AGOSTO			SETIEMBRE			OCTUBRE			NOVIEMBRE		
	21 (0600)	22 (1200)	23 (1800)	21 (0600)	22 (1200)	23 (1800)	21 (0600)	22 (1200)	23 (1800)	21 (0600)	22 (1200)	23 (1800)
Copépodos	133	397	324	302	200	332	214	282	67	48	4	287
Foraminíferos	1	1	4	1	1	8	1	+	53	+	1	+
Quetognatos	11	7	7	6	11	4	+	4	2	4	1	11
Larvas Crust.	11	4	7	146	28	447	157	11	72	7	7	58
Larvas Poliq.	3	1	4	3	5	1	5	3	4	4	1	6
Ictioplancton	1	+	1	+	8	10	1	1	5	+	1	2

Cuadro 3. Valores obtenidos de una  $\chi^2$  unilateral para algunos grupos de zooplankton muestreados a diferentes horas en la estación 2, durante Agosto-Noviembre 1984, arrecife Parque Nacional Cahuita. (s: significativa, n.s.: no significativo, no se realizó la prueba).

TAXON \ MES	Agost.	Setiem.	Octubr.	Noviem.
Copépodos	210 (s)	41.44 (s)	252.46 (s)	> 210 (s)
Foraminíferos	-	-	-	-
Quetognatos	1.26 (NS)	3.7 (NS)	-	-
Larvas Crustác.	6.3 (s)	> 450 (s)	> 400 (s)	> 400 (s)
Larvas Polique.	-	-	0.4 (NS)	-
Ictioplancton	-	-	-	-

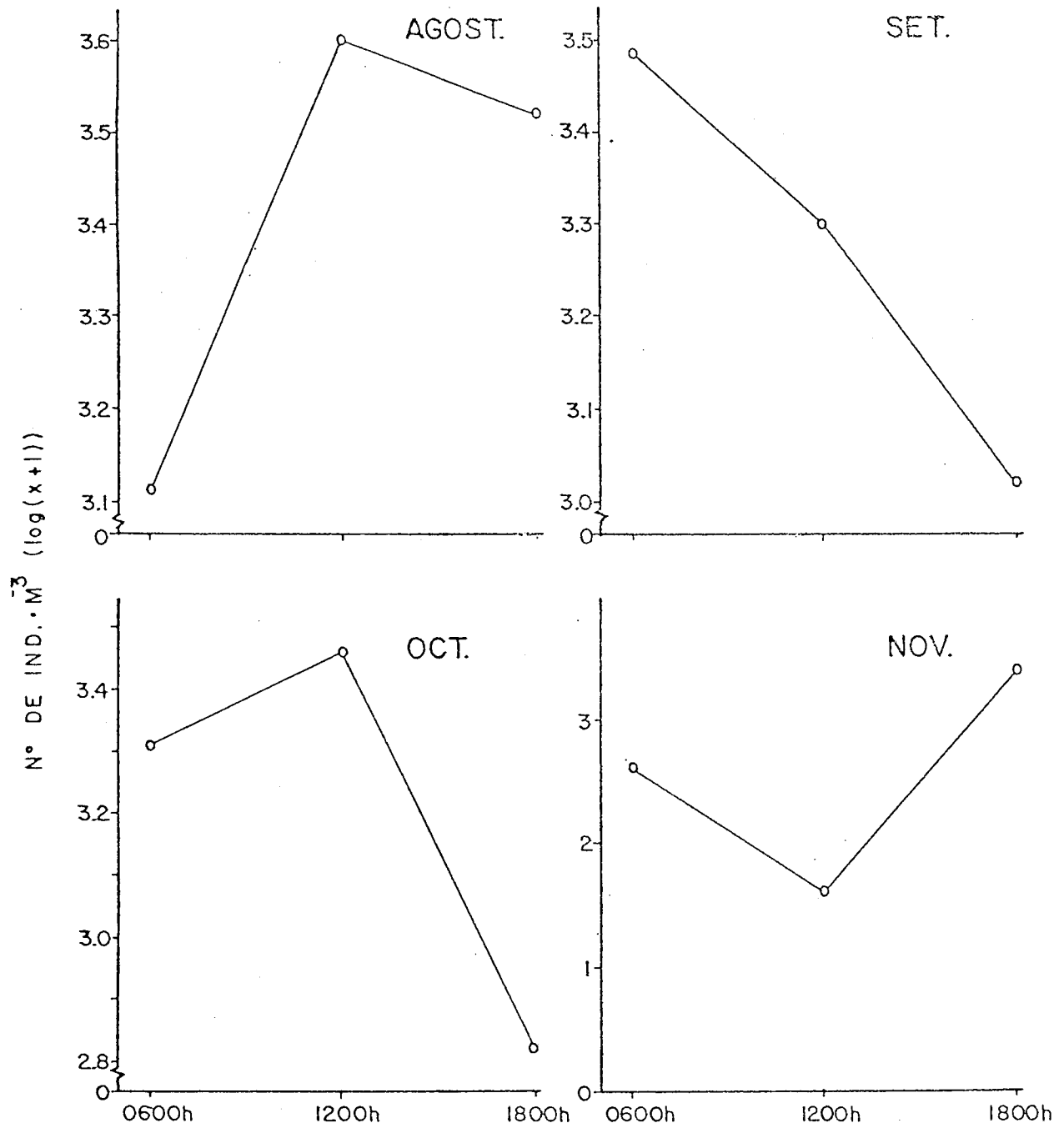


Fig. 8. Variación diurna en las abundancias de copépodos en la estación 2, arrecife Parque Nacional Cahuita, Costa Rica.



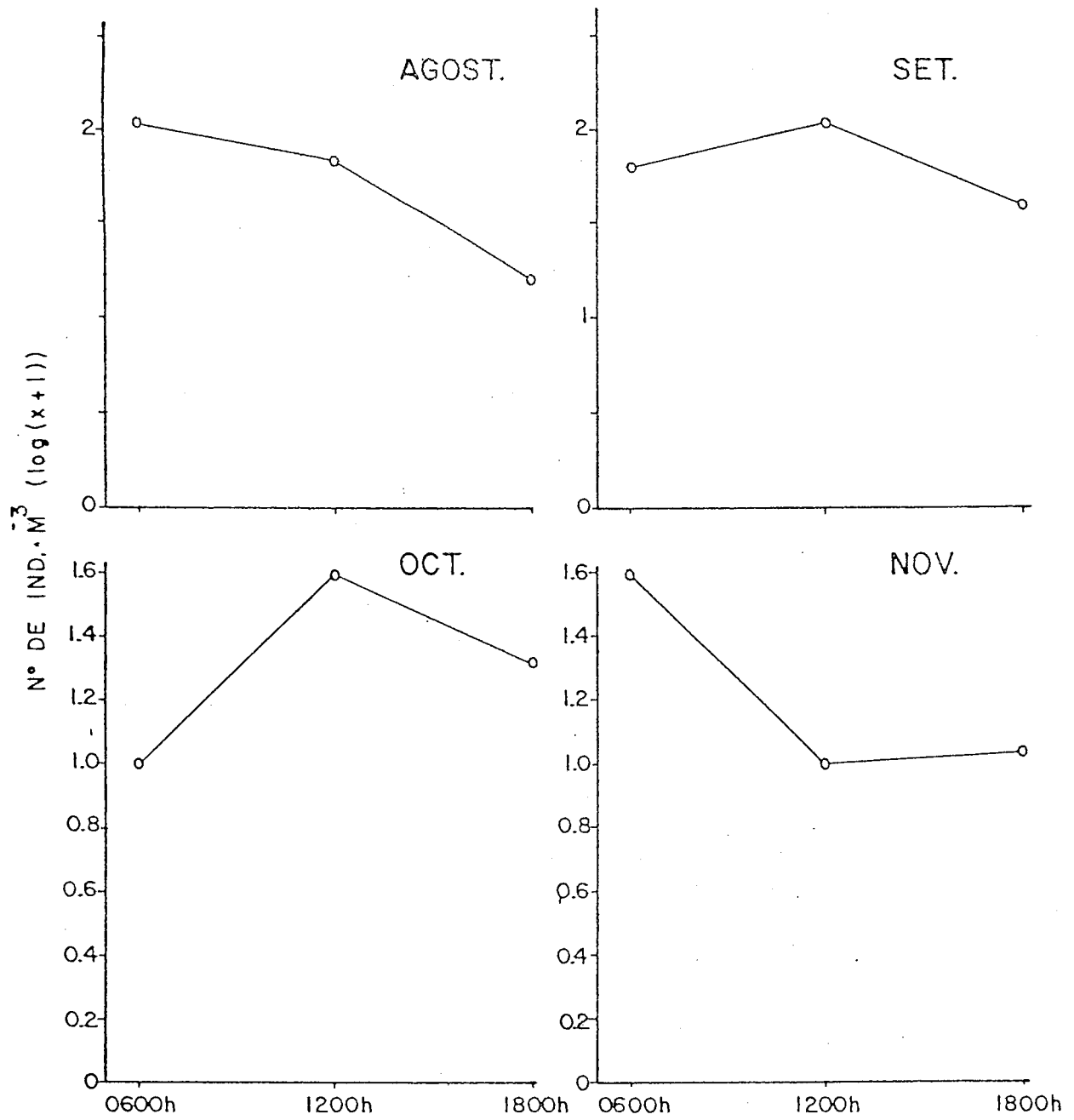


Fig. 9. Variación diurna en las abundancia de quetognatos en la estación 2, arrecife del Parque Nacional Cahuita, Costa Rica.

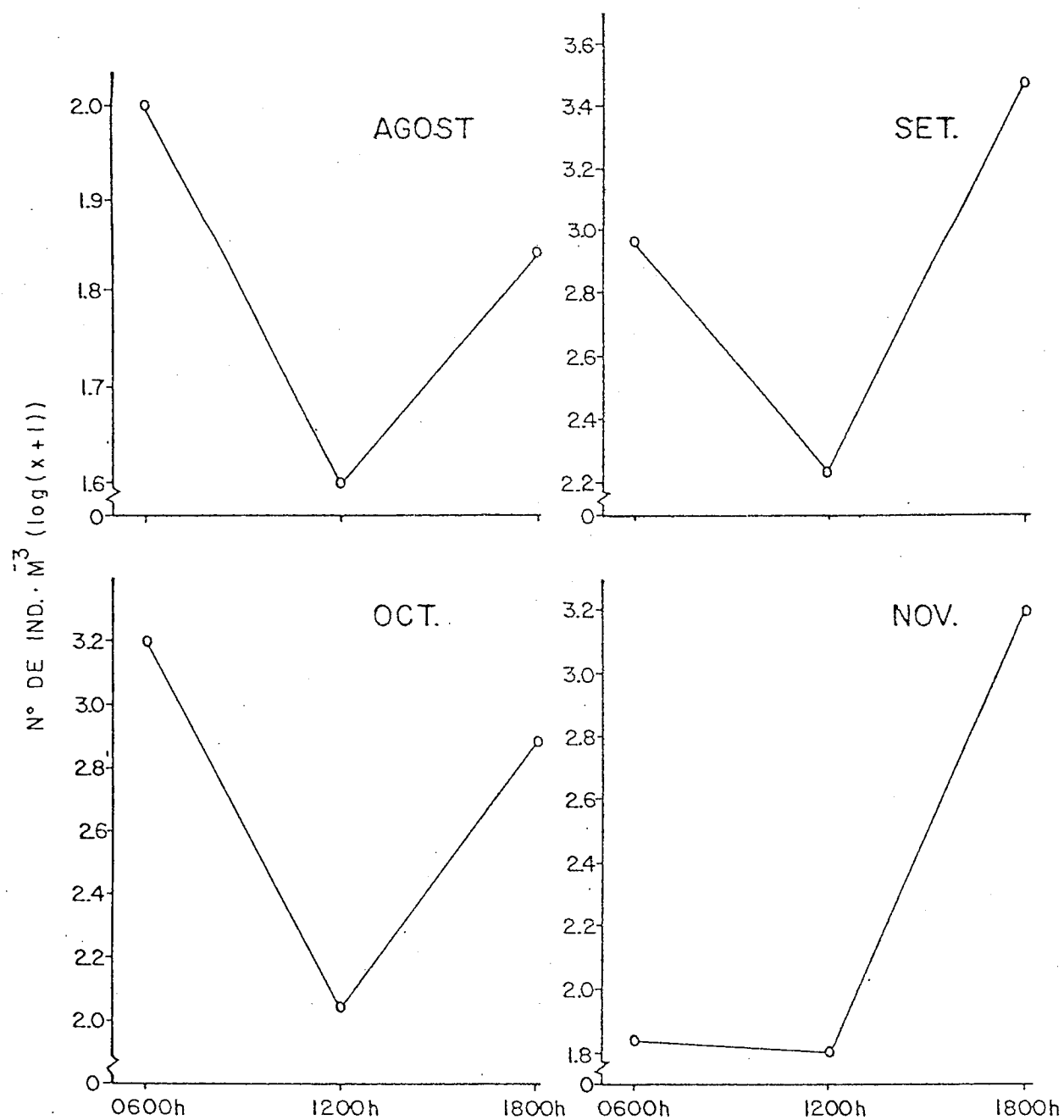


Fig.10. Variación diurna en las abundancias de larvas de crustáceos en la estación 2, arrecife Parque Nacional Cahuita, Costa Rica.

Para otros grupos como los foraminíferos, no se presentaron diferencias significativas en ningún mes para cualquier hora de muestreo; las larvas de poliquetos no exhibieron diferencias significativas en octubre.

Las Figuras 11, 12 y 13 muestran los dendrogramas obtenidos de un análisis de grupo. La distribución de los grupos del zooplancton para las estaciones sugiere la formación de 4 grupos: anfípodos, ictioplancton, larvas de crustáceos y foraminíferos conforman el primer grupo. Las larvas de moluscos, echinodermos, los quetognatos, urocordados y otros (cladóceros, ostrácodos, ácaros, cumáceos y picnogonidos) tuvieron una distribución similar sin importar la estación de muestreo. Celenterados y larvas de poliquetos conforman un tercer grupo. Los copépodos se encuentran separados del resto de los grupos debido a su alta abundancia. Por su parte el dendrograma para los meses exhibió grupos fácilmente identificables: el ictioplancton y los foraminíferos forman un primer grupo, los copépodos aislados son el segundo grupo, y el resto de los taxa forman un tercer grupo. Por último el dendrograma para las horas presentó tres situaciones: un primer grupo formado por los copépodos, el ictioplancton y los foraminíferos, un segundo grupo donde se incluyen celenterados, larvas de poliquetos, anfípodos, larvas de echinodermos, crustáceos, moluscos y quetognatos; y por último un tercer grupo donde se asociaron los urocordados y otros grupos menores (cladóceros, ostrácodos, cumáceos,

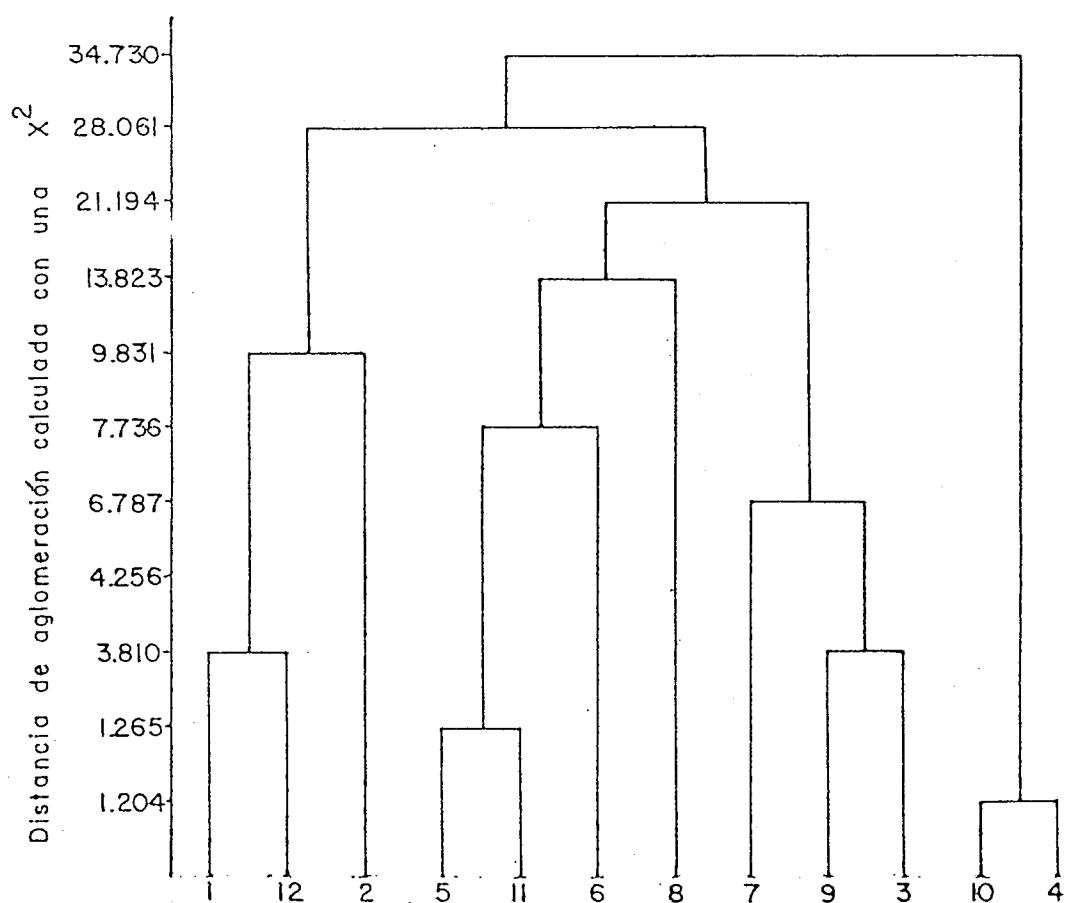


Fig. II. Dendrograma obtenido de un análisis de grupo para las horas de muestreo para la estación 2, arrecife Parque Nacional Cahuita, Costa Rica. (1: copépodos, 2: foraminíferos, 3: quetognatos, 4: otros (incluye cladóceros, ostrácodos, ácaros, pignogónidos, isópodos y cumáceos), 5: cnidarios, 6: anfípodos, 7: larvas de crustáceos, 8: larvas de echinodermos, 9: larvas de moluscos, 10: urocordados, 11: larvas de poliquetos, 12: ictioplancton).

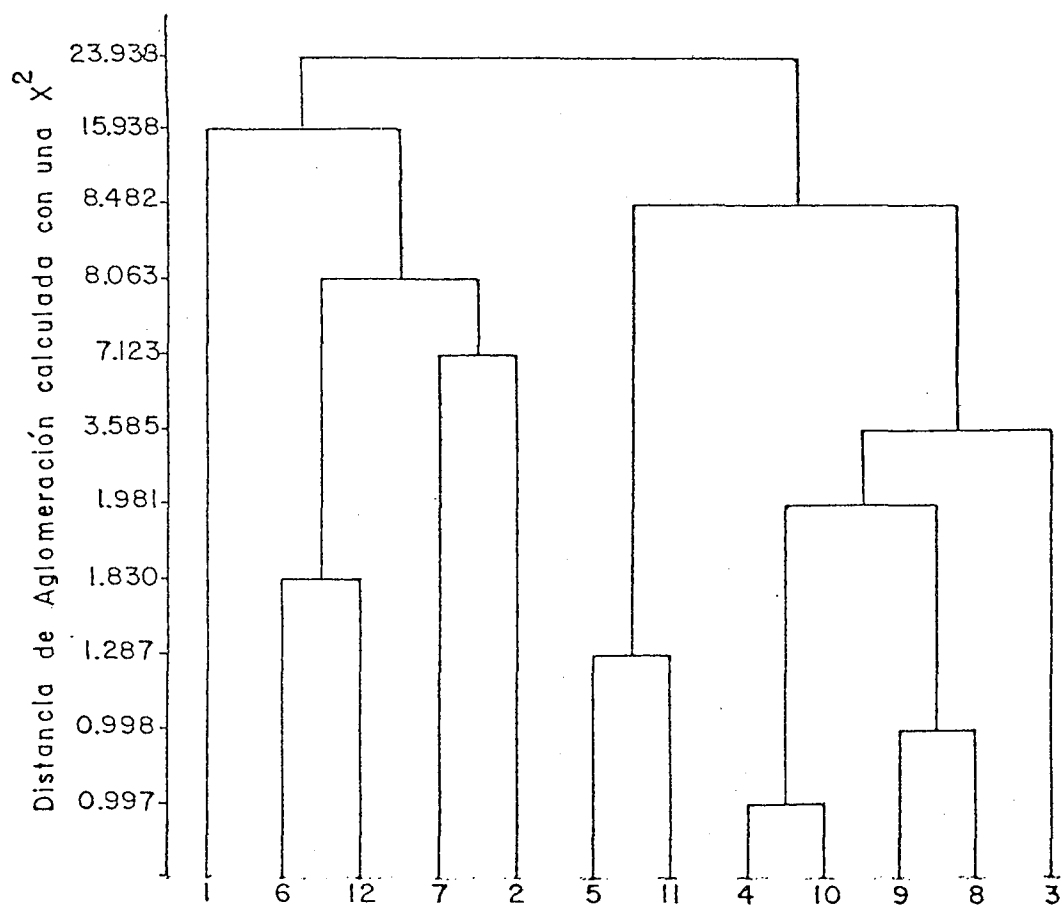


Fig. 12. Dendrograma obtenido de un análisis de grupo para las estaciones de muestreo durante el período Enero-Noviembre de 1984, arrecife Parque Nacional Cahuita, Costa Rica. ( Explicación igual que en la Fig. 11.)

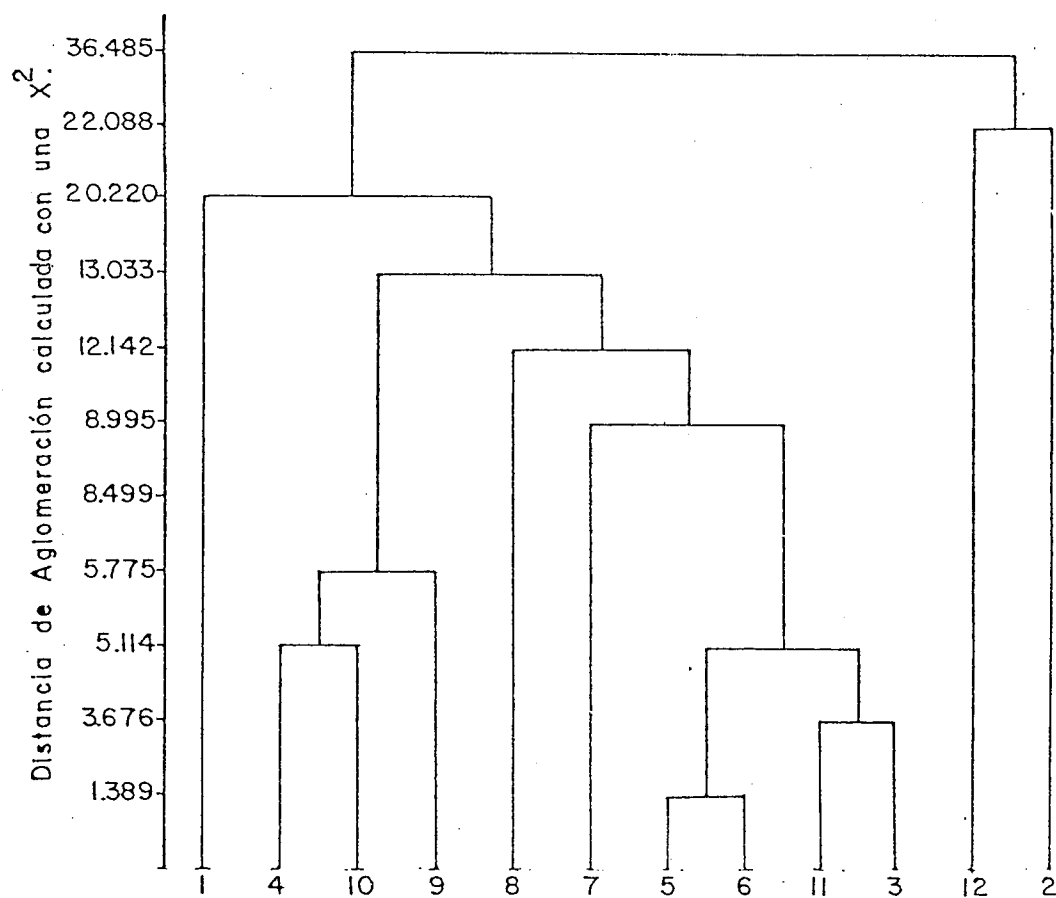


Fig 13. Dendrograma obtenido de un análisis de grupo para los meses de muestreo durante el período Enero-Noviembre de 1984, arrecife Parque Nacional Cahuita, Costa Rica. Explicación igual que en la Fig. II.

ácaros, y picnogónidos).

El Cuadro 4 muestra la diversidad de grupos por estación y por época del año. La estación 1 fue más diversa, y se dio siempre mayor diversidad en la época seca que en la lluviosa independientemente de la estación. Pero si se comparan las estaciones sin tomar en cuenta la época del año, la estación 3 fue siempre la más diversa (Cuadro 5). Un resumen de la diversidad se presenta en la Figura 14 en donde se comparan las estaciones a lo largo de los meses de estudio. Por lo general las estaciones 1 y 3 fueron más diversas, aunque en algunos meses las estaciones 2 y 4 fueron más diversas que las estaciones 1 y 3.

Cuadro 4. Indices de diversidad para los grupos del zooplancton por estación y según la época del año, durante Enero-Noviembre de 1984, arrecife del Parque Nacional Cchuita, Costa Rica. ( ): H época lluviosa.

Est. \ Ind. Div.	SIMPSON	SHANNON WEAVER	H'MAX	H'REL	N
1	0.776 (0.607)	2.038 (1.290)	3.091 (2.990)	0.659 (0.431)	22 (20)
2	0.643 (0.384)	1.570 (1.077)	2.833 (3.045)	0.554 (0.354)	17 (21)
3	0.747 (0.455)	1.766 (1.153)	3.045 (2.944)	0.580 (0.392)	21 (19)
4	0.439 (0.424)	1.228 (1.121)	3.045 (3.091)	0.403 (0.363)	21 (22)



Cuadro 5. Resumen de los índices de diversidad de de zooplancton por estación durante el período Enero-Noviembre de 1984, arrecife Parque Nacional Cahuita, Costa Rica.

Est. \ Ind. Div.	SIMPSON	SHANNON WEAVER	H'MAX	H'REL	N
1	0.636	1.427	3.091	0.462	22
2	0.502	1.362	3.045	0.447	21
3	0.683	1.684	3.045	0.553	21
4	0.429	1.173	3.091	0.380	22

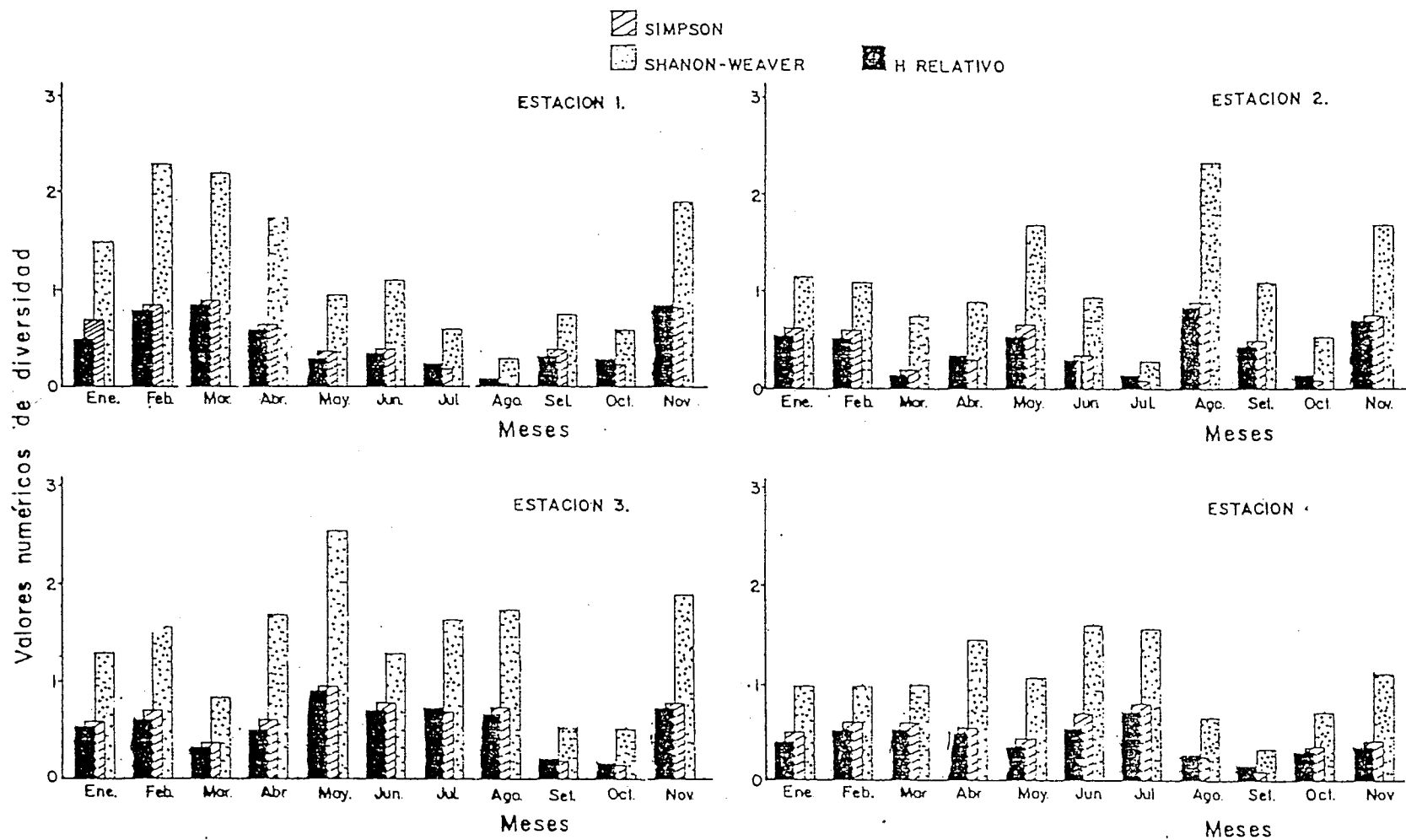


Fig. 14. Indices de diversidad calculados para los grupos del zooplancton en las estaciones 1-2-3-4, durante el período Enero-Noviembre de 1984, arrecife Parque Nacional Cahuita, Costa Rica.

## DISCUSION

El patrón estacional del zooplancton en el arrecife de Cahuita es el característico del zooplancton tropical (Parsons et al., 1984). Las fluctuaciones en las densidades son apenas perceptibles, si se observa las densidades a lo largo del año, con meses de altas y bajas densidades (Fig 2) , lo que es común encontrar en estas aguas (Raymont, 1983). Moore y Sander (1976), no encontraron una aparente estacionalidad del zooplancton en arrecifes de Barbados y Jamaica, y las diferencias en las densidades fueron atribuidas más a circunstancias aleatorias que a diferencias reproductivas en las especies dominantes.

La mayoría de grupos holoplantónicos y del meroplancton fueron más abundantes en los meses lluviosos (Fig 4, 5 y Apéndice 1). Copépodos, urocordados, celenterados, larvas de crustáceos, echinodermos, moluscos y poliquetos, exhibieron mayores densidades, por lo general en el segundo semestre del año. Algunos otros grupos fueron igualmente abundantes en ambas épocas (cladóceros y foraminíferos). Por otra parte, quetognatos, anfípodos e ictioplancton fueron por el contrario más abundantes en los meses secos. El patrón observado, por lo tanto, es que el zooplancton aumenta de densidad en los meses lluviosos con diferencias muy significativas con respecto a los meses secos (Cuadro 1), contrario a lo que se reporta en algunos estudios (McWilliams et al., 1981; Sammarco y Crenshaw, 1984). Es

probable que durante la época lluviosa, la turbidez del agua sea un factor importante en la dinámica de los nutrimentos y del fitoplancton. Se sabe que el efecto de las corrientes y turbidez local contribuyen a la incorporación de nutrimentos a la columna de agua (Waffer et al., 1983; Silva, 1986), como una consecuencia directa del transporte de sedimentos y detritus del fondo. Silva (1986) en su estudio de nutrimentos y fitoplancton en el arrecife de Cahuita, encontró diferencias significativas en la concentración de nutrimentos, las cuales fueron relacionadas con la dinámica de corrientes y turbidez local.

Se ha propuesto además, que células que crecen en ambientes turbios, donde la irradiación es baja, la concentración de pigmentos así como el número de tilacoides aumentan para mantener altas tasas fotosintéticas (Harris, 1978; Malone, 1981). Si esto es así, se esperaría que las densidades en el zooplancton aumenten en épocas de lluvia. Lo anterior se ha comprobado para aguas oceánicas del Atlántico Oeste (Moore y Sander, 1977). La renovación de nutrimentos que se da durante o luego de la estación lluviosa podría influir en las densidades del plancton, como se encontró en Bahía Biscayne, Florida (Reeve, 1964; in Glynn, 1973). El mismo Glynn (1973) obtuvo más zooplancton luego de que un fuerte huracán azotara las costas de Puerto Rico; las densidades aumentaron significativamente en otoño e inicios del invierno.

Es posible por lo tanto que las variaciones en las densidades del zooplancton en Cahuita hayan sido provocadas por la dinámica de nutrimentos y cambios en las poblaciones de fitoplancton.

#### A. Holoplancton.

Los copépodos siempre fueron el grupo dominante tanto espacial como temporalmente (Apéndice 1 y 3). Esto se ha informado en otros estudios (Johannes y Gerber, 1974; Moore y Sander 1976, Ferraris, 1982, Vaissiere y Seguin, 1984). Las densidades altas obtenidas en los meses de lluvia podrían estar asociadas a las altas densidades de fitoplancton que se obtienen en estos meses (Silva, 1986). Por otro lado los celenterados presentaron porcentajes muy bajos, común en muestras de arrecife (Sammarco y Crenshaw, 1984), aunque en regiones oceánicas pueden alcanzar densidades tan altas como 1,000 ind/m<sup>3</sup> (Hamner y Schneider, 1986). Diferencia en los patrones reproductivos de las especies dominantes podrían haber producido los bajos números observados. Las ligeras diferencias entre las épocas seca y lluviosas pueden deberse a la disponibilidad de presas comunes, que como los copépodos (Hamner, 1977) fueron más comunes en los meses lluviosos.

Urocordados (taliáceos y larváceos) fueron también más abundantes en los meses de lluvia y al igual que los copépodos, sus abundancias están relacionadas a altas densidades de fitoplancton. Pueden presentar fuertes patrones estacionales a finales del verano

(Sammarco y Crenshaw, 1984).

Se especula que para estos grupos, las altas densidades promediò (Apéndice 1) obtenidas en los meses de lluvia están asociadas a cambios en el fitoplancton, o a diferencias reproductivas de las especies dominantes. Esto mismo se podría decir para los foraminíferos. Los foraminíferos espinosos son carnívoros, activos depredadores de copépodos, mientras que los no espinosos por lo general son hervíboros (Spindler et al., 1984). Del Apéndice 1, se observa que promedios altos de foraminíferos se dieron en enero y mayo, esto podría ser el resultado de un estado de sucesión de especies espinosas a especies no espinosas.

Otros grupos como los cladóceros son escasos en muestras de arrecife (Ferraris, 1982), aunque en algunas regiones costeras donde disminuye la salinidad se pueden dar aumentos en sus poblaciones (Calef y Grice, 1967). Para Cahuita, los cladóceros aportaron más del 80% del total en el mes de mayo, lo que pudo estar asociado a altas precipitaciones promedio que se dieron en este mes (Cuadro 6). Al igual que los cladóceros, los ostrácodos fueron escasos, como se ha observado en otros arrecifes (Moore y Sander, 1976; Vaissiere y Seguin, 1984).

Otros grupos como los ácaros y picnogónidos aparecieron solo ocasionalmente y por lo general no son incluidos en la mayoría de estudios. Grupos bentónicos como los cumáceos e isópodos fueron más comunes, sin embargo es probable formen más parte del ticozooplancton

Cuadro 6. Algunos datos físicos medidos en las estaciones 1-2-3-4, durante el período Enero-Noviembre 1984, arrecife Parque Nacional Cahuita. (Temperatura del agua y ambiental, salinidad y precipitación, las demás variables del IMN).

	T. PROM. (°C) MAR **	T. PROM. (°C) AIRE **	SALINIDAD PROM. %**	PRECIPIT. (M.M.) **	EVAPOR. PROM. DIARIA (M.M.) ***	EVAPOR. PROM. MES (M.M.) ***	INTENS. PROM. GMJ/m <sup>2</sup> día ***	HUMEDAD RELAT. (%)***	DIRECCION VIENTO	VELOCIDAD VIENTO (km/h)***
ENERO	23.5	28	36	9.30	1.7	51.9	8.8	85	6	8.2
FEBRER.	+	+	+	0.25	2.1	60.9	10.6	84	6	7.9
MARZO	24.5	29.5	34	2.61	2.4	73.9	12.4	81	3	8.2
ABRIL	27.7	28.5	35	3.61	3.2	95.2	13.4	82	6	8.9
MAYO	+	30	33	18.0	2.0	60.7	11.1	88	6	7.8
JUNIO	+	29.7	32	8.80	1.9	57.4	10.1	89	6	7.5
JULIO	29	29.7	34.5	4.0	2.0	63.0	11.2	87	6	7.5
AGOSTO	26.1	28	30	10.5	1.6	70.6	9.7	87	6	7.8
SETIEM.	26.7	29.5	+	3.85	2.4	57.4	12.3	86	6	7.7
OCTUBR.	28	29	34.5	4.68	1.8	55.5	9.9	89	6	8.0
NOVIEM.	26.5	27	34	7.58	1.9	48.8	10.0	86	6	9.0

\* 6=S.O, 3=E

\*\* Datos de Puerto Vargas.

\*\*\* Datos Limon.

que del plancton pelágico (Raymont, 1983).

Por otra parte los anfípodos fueron más abundantes en los meses secos. En el estudio de Ferraris (1982) los anfípodos representaron algo menos del 1%, y en Cahuita solo en febrero llegan al 2% (Apéndice 2). En algunas ocasiones los anfípodos podrían superar el 5% (Alldregde y King, 1980), lo que sugiere que quizás la mayoría de anfípodos de arrecifes sean demersales.

Por último, los quetognatos presentaron el mayor porcentaje en febrero (Apéndice 2) y por lo general mayores densidades en los meses cálidos, como se ha reportado en otros estudios (Sammarco y Crenshaw, 1984), y donde pueden exhibir un fuerte patrón estacional. Las diferencias en las densidades pueden estar relacionadas a la presencia o ausencia de presas comunes (Pearre, 1973) y a patrones reproductivos de las especies dominantes.

#### B. Meroplancton.

Todas las formas larvales, con excepción del ictioplancton, fueron más abundantes en los meses más lluviosos (Fig 5 y Apéndice 1).

Las larvas de crustáceos constituyeron el cuarto grupo en densidad y junto con el ictioplancton fueron los grupos del meroplancton más abundantes. Esto concuerda con lo que se ha encontrado en otros arrecifes estudiados (Sale et al., 1976; Lefevre, 1985). Mayores densidades en los meses de lluvia corrobora lo encontrado por Glynn (1973), y densidades bajas en los meses más secos lo encontrado por Reeve (1970). Algunas de las



familias más comunes lo fueron Pinnotheridae, y Xanthidae (Arias de la Peña et al., datos no publicados).

Las larvas de echinodermos fueron muy escasas durante el período de estudio. Las larvas más abundantes fueron la echinopluteus de *Diadema antillarum*, seguidas por las de *Letychinus variegatus*, y las ofiopluteus de ofiuroides. Bipinarias y auricularias fueron esporádicas.

Según Lessios (1984), algunas especies de erizos en el atlántico panameño son reproductivamente activos de Abril a Diciembre, mientras que otras especies lo son durante todo el año. *D. antillarum* muestra picos de desove en Octubre (Lessios, 1981), lo que hace pensar que el pico conspicuo obtenido durante Noviembre en Cahuita puede asociarse a un patrón similar de desove. Además, *D. antillarum* desova en luna nueva (Lessios, 1983), y el muestreo de Noviembre se llevó a cabo dos días después de la luna nueva. Otras especies de *Diadema* desovan en luna llena (Thorson, 1950). Las larvas de moluscos (gatrópodos y bivalvos) mostraron mayores densidades en los meses lluviosos, pero inferiores a informadas para otros estudio (Reeve, 1970; Hopkins, 1977). En arrecifes las larvas de moluscos pueden constituir hasta un 35% (Ferraris, 1982), del total del zooplancton y ser numerosas en Setiembre y Octubre. Glynn (1973b) obtuvo mayores densidades en Febrero y Setiembre, con un pico en Junio. Esto concuerda con los resultados obtenidos en este estudio.

Las larvas de poliquetos representadas en las muestras de Cahuita fueron principalmente de las familias Sabellidae, Spionidae, Syllidae y Phyllodoceidae. Las larvas, en algunos casos, son abundantes pero rara vez superan el 4% (Ferraris, 1982). Su máximo en Agosto puede asociarse a cambios en las densidades de fitoplancton, en otros casos las mayores densidades pueden darse en octubre y noviembre (Glynn, 1973b), pero por lo general en los meses lluviosos.

Por último, el ictioplancton se comportó en una forma diferente a las demás formas larvales. El principal componente fueron los huevos, los cuales son muy comunes en el ambiente pelágico (Matsushita et al., 1982), las larvas fueron muy escasas. Algunas de las familias representadas lo fueron Soleidae, Bothidae, Holocentridae y Carangidae (Arias de la Peña et al., datos no publicados). Fue el tercer grupo en importancia y lo que hay que resaltar es el hecho de que fue más abundante en los meses secos que en los lluviosos.

Muchos huevos y larvas de peces presentan una alta mortalidad causada por depredación principalmente de copépodos y crustáceos (Brewer et al., 1984; Turner et al., 1985). Esto puede ejercer un importante control y regulamiento en las poblaciones de ictioplancton. Tanto copépodos como larvas de crustáceos fueron más abundante en la segunda mitad del año. La gran mayoría de copépodos pelágicos son hervíboros y en menor grado omnívoros (Lonhgrust, 1985a). No se descarta por lo tanto, la

posibilidad de que la baja densidad de ictioplancton en el segundo semestre del año haya sido provocada por la depredación de formas omnívoras de copépodos, como se ha encontrado en otros estudios (Sameoto, 1984).

La estacionalidad reproductiva en el meroplancton del arrecife de Cahuita no es aparente. De la Figura 13 se puede observar que los ámbitos de abundancia para la mayoría de formas larvales se mantienen constantes a lo largo del período de estudio. Como se sabe, en latitudes medias y altas, las fluctuaciones en los parámetros físico-químicos son factores importantes en el desove estacional, por lo que altas densidades de larvas se observan en los meses de primavera y verano (Thorson, 1950). Sin embargo, las especies tropicales pueden producir larvas planctónicas durante muchos meses del año (Levinton, 1982).

Otros factores podrían jugar un importante papel en la dinámica reproductiva de invertebrados marinos. Por ejemplo, la periodicidad lunar influye en los períodos de gametogénesis (Kobayashi, 1967, in Raymont, 1983; Lessios, 1981). La mayoría de muestreos se realizaron en cuarto creciente (enero, marzo, abril y agosto), luna llena (mayo, julio, setiembre y octubre), en menor número durante la luna nueva (junio y noviembre). Glynn (1973b) encontró densidades mayores de zooplancton durante el cuarto creciente y luna nueva, por lo que los cambios en las densidades de las poblaciones estuvieron asociadas a cambios en la fase lunar. Las

fluctuaciones en las densidades del zooplancton encontradas en Cahuita podrían por lo tanto estar en menor o mayor grado influenciadas por la periodicidad lunar.

### C. Distribución Espacial.

La distribución aglomerada del zooplancton (Cassie, 1968), constituye la principal fuente de variabilidad en la estimación de las abundancias del zooplancton (Cassie, 1963).

En la mayoría de los casos, el patrón de aglomeración fue el más común para el zooplancton de Cahuita (Apéndice 1). La circulación Lagmiur es uno de los factores físicos más importantes en la formación de parches a pequeña escala. (Steele, 1976), siempre y cuando la velocidad del viento exceda los 3 m/s (Pollard, 1977; in Hamner y Schneider, 1986). En el litoral atlántico, la velocidad promedio del viento excedió los 7 km/h (Cuadro 6), la formación de parches es por lo tanto esperada. Factores biológicos como la reproducción, crecimiento e intensidad de herbivoría causan parches a pequeña escala (Steele, 1976). Otros factores, como competencia y depredación pueden producir los parches, principalmente a nivel de larvas. En algunos sistemas, como los estuarios, hay una estrecha relación entre la dependencia del sistema por parte de los adultos y la distribución de sus larvas (Sandifer, 1975; Dittel y Epifanio, 1982), relación que puede deberse a factores

físico-químicos o de comportamiento. En los arrecifes la distribución puede ser afectada por procesos de competencia y depredación (Lasker, 1981). Por ejemplo, los peces de arrecifes tienden a desovar en zonas donde los huevos van a ser fácilmente transportados por las corrientes, consecuentemente tanto larvas como huevos escapan a mar abierto y reducen el impacto de la depredación (Johannes, 1978; Lasker, 1981). Así, larvas y huevos son escasos en las estaciones 2 y 4, la 2 cercana a la barrera externa y la 4 externa a la barrera, es en estas dos estaciones donde hay un mayor número de copépodos y zoeas, depredadores de larvas y huevos de peces (Brewer et al., 1984; Turner et al., 1985).

El efecto de parcheo, según la Figura 12, es mayor para los copépodos que para el resto de los grupos. Se sabe que los copépodos son el principal grupo que forrajea sobre el fitoplancton (Riley, 1976; in Longhurst 1985b), lo que induce al mismo tiempo la formación de parches de copépodos. Para los demás grupos, la intensidad de parcheo no es del todo clara y las diferencias encontradas pueden estar inducidas por el efecto que las corrientes locales tengan sobre la distribución espacial de los diferentes grupos.

#### D. Variaciones diurnas

Para los copépodos (Fig 8 y Cuadro 2) en agosto y octubre se dieron picos de abundancia a medio día, las densidades caen a las 1800h. En setiembre las densidades

disminuyen desde las 0600h hasta las horas del atardecer. Esto puede explicarse con base en cambios en las adaptaciones a la intensidad lumínica, como lo explican Stearns y Forward (1985) para *Acartia tonsa*. En noviembre, las densidades disminuyen a las 1200h, probablemente debido a que el fitoplancton busca una profundidad de compensación y evitar la fotoinhibición (Raymont, 1980). Aunque en setiembre el promedio de intensidad lumínica para Limón fue mayor que en noviembre (Cuadro 6), puede ser que la diferencia observada obedezca más a factores biológicos (estado fisiológico, proporción de sexos, forrajeo, ontogenia), que al efecto físico de la luz, o bien a una combinación tanto de factores físicos como biológicos.

Para los quetognatos solo para noviembre se obtiene una disminución por completo a las horas del mediodía (Fig 9 y Cuadro 2). Es común, sin embargo, que las densidades de quetognatos aumenten conforme disminuye la intensidad lumínica (Sweatt y Forward, 1985). Las diferencias podrían deberse más a factores de muestreo (Minello y Mathews, 1981), o bien que las especies dominantes en Cahuita prefieran intensidades lumínicas altas. Por último, la abundancia de larvas de crustáceos siguieron un patrón similar en la mayoría de los meses (Fig 10 y Cuadro 2). Para los meses de agosto, setiembre y octubre el patrón general es el mismo; esto es densidades menores a las 1200h incrementando a las 1800h. Se ha demostrado que durante el poniente, las

larvas de crustáceos ascienden en la columna de agua y las densidades aumentan (Forward et al., 1984). El patrón se repite para noviembre pero más bruscamente las densidades aumentan en la noche. Las diferencias observadas en los grupos pueden estar asociadas a diferencias en el comportamiento de respuesta a la intensidad lumínica, la cual varía dependiendo de la especie ( Bainbridge, 1961; Buchanan y Harvey, 1980; Stearns y Forward, 1984; Sweatt y Forward, 1985).

En términos generales el holoplancton es poco diverso en las zonas neríticas pero es el componente dominante (Wiborg, 1954; Deevey, 1956; Lie, 1967; in Raymont, 1983). En este estudio el holoplancton dominó en todos los meses (Fig 3 y Apéndice 4 y 5), con diferencias muy pronunciadas (Cuadro 1). Probablemente esto se deba a la alta proporción de copépodos en las muestras de todos los meses. En muchos casos los copépodos comprenden entre el 45% y 95% de todo el zooplancton (Longhurst, 1985). La diversidad del holoplancton es mayor a la diversidad observada en meroplancton. En los arrecifes hay una alta proporción de formas larvales debido más que todo a la gran cantidad de filos bentónicos (Porter et al., 1978), sin embargo en Cahuita la baja densidad y diversidad de formas larvales puede estar asociada al impacto provocado por la resuspensión de sedimentos, como se ha demostrado para los corales (Cortés, 1981).

Como se observa de la Figura 14 y Cuadro 5, las

estaciones 3 y 1 fueron, por lo general, las más diversas y las estaciones 2 y 4 las menos diversas. Teorías modernas de diversidad, como la del desequilibrio contemporáneo (Huston, 1979), depredación-competencia (resumidas en Levinton, 1982), frecuencia de perturbaciones (Connell, 1978) han explicado para muchas comunidades diferentes patrones de diversidad. Por lo general se espera que un aumento en la densidad de las poblaciones naturales tenga como consecuencia una disminución en la diversidad ( $H'$ ), (Longhurst, 1985). En las estaciones 2 y 4 es donde a lo largo del año se dieron las mayores densidades (Fig 7 y Apéndice 3), y por lo tanto es donde se esperaría una menor diversidad

E. Es el zooplancton de Cahuita propio del arrecife?

Un aspecto interesante de analizar es el hecho de si el zooplancton muestreado en el arrecife de Cahuita es propio del sistema o proviene de aguas adyacentes. Emery (1968) fue el primero en identificar un zooplancton residente y característico del arrecife. diferente en composición al zooplancton oceánico. El zooplancton demersal, otro nombre que se le ha dado. se caracteriza por residir en o sobre el sustrato del arrecife (Ohlhorst, 1982), permanece en el fondo durante el día y emerge durante la noche (Alldredge y King, 1977; 1980).

El marcado patrón migratorio que caracteriza al zooplancton residente o demersal (Alldredge y King, 1985)



ha motivado que la mayoría de estudios sobre el zooplancton de arrecifes sean sobre procesos de migración vertical y su relación con el tipo de sustrato (Alldregde y King, 1977, Porter et al., 1977; Porter y Porter, 1978), ciclos lunares (Alldregde y King, 1980), y zonas del arrecife (Porter et al., 1978). También se ha evaluado el papel ecológico del zooplancton demersal en las comunidades bentónicas (McWilliams et al., 1981; Ohlhorst, 1982) y su relación con el comportamiento y la distribución de los peces de arrecife (Hobson y Chess, 1978).

Las poblaciones del zooplancton demersal son dominadas por cumáceos, mísidos, ostrácodos, anfípodos, foraminíferos y copépodos a pesar de que en estos últimos la mayoría no son demersales (Alldregde y King, 1985). Larvas de poliquetos, de crustáceos, de moluscos, cnidarios, quetogantos, larváceos, taliáceos, copépodos, huevos y larvas de peces son más numerosos en muestras no demersales (Ferraris, 1982). Los resultados obtenidos por Ferraris (1982); Alldregde y King (1980) en diferentes arrecifes llevan a una conclusión: es probable que se de un flujo bruto de organismos al arrecife y que el plancton oceánico sea removido de la columna de agua por la comunidad del arrecife, los estudios de Tranter y George (1972) y otros (Glynn; 1973; Johannes y Gerber ; 1974) parecen apoyar esta idea. Aunque algunos estudios demuestren lo contrario (Motoda, 1940; Johnson, 1949; 1954; in Ferraris, 1982), lo cierto es que el plancton de

aguas superficiales no refleja la cantidad de plancton disponible para los organismos del arrecife (Alldredge y King, 1977; Porter y Porter, 1977; Porter et al., 1978).

En este estudio, debido al tipo de metodología empleada, no se podría afirmar que el zooplancton demersal sea el característico en las horas de la noche para la estación 2; sin embargo, el análisis cualitativo hace pensar que las muestras son dominadas por zooplancton oceánico el cual se introduce a la laguna por efecto de corrientes. En Puerto Vargas las corrientes se desplazan en dirección Noroeste-Sureste (Fig 1) lo que hace presumir que parte del zooplancton oceánico pueda ser muestreado en la laguna, ya que los grupos dominantes son más comunes en las muestras no demersales.

## CONCLUSIONES.

El zooplancton del arrecife coralino del Parque Nacional Cahuita es dominado por los copépodos, seguidos en orden descendente por los foraminíferos, huevos y larvas de peces, larvas de crustáceos, quetognatos y larvas de molusco.

Las muestras estuvieron dominadas más por zooplancton oceánico que por zooplancton residente, el cual podría ser introducido a la laguna por efecto de corrientes locales.

No hay una evidencia clara de un patrón estacional en los grupos dominantes. Se especula que las diferencias en los patrones temporales y espaciales del zooplancton pueden estar controlados por procesos ecológicos (competencia - depredación), o bien por variaciones en la concentración de nutrientes y cambios en la estructura de las poblaciones de fitoplancton. El efecto de corrientes locales es considerado también como un factor que puede influir en las fluctuaciones de las densidades y distribución espacial del zooplancton en el arrecife.

Las variaciones diurnas ("diel") de algunos grupos está posiblemente regulado por factores físicos (como la intensidad lumínica) que afecta directamente los procesos de migración vertical y el potencial fotosintético del fitoplancton.

## Referencias.

- Alldregde, A. and J.M. King 1977 Distribution, abundance and sustratum preference of demersal zooplankton at Lizard Island Lagoon, Great Barrier Reef. *Mar. Biol.* 41: 317-333.
- Alldregde, A. and J.M. King 1980 Effects of moonlight of the vertical migrations patterns of demersal zooplankton. *J. exp. Mar. Biol. Ecol.* 44: 133-156.
- Alldregde, A. and J.M. King 1985 The distance demersal zooplankton migrate above the benthos: implications for predation. *Mar. Biol.* 84: 253-260
- Bainbridge, R. 1961 Migration. In: *Physiology of Crustacea*. Vol II. T.H. Waterman, Academic Press. pp: 431-463.
- Björnberg, T.S. 1971 Distribution of plankton relative to the general circulation system in the area of the Caribbean Sea and adjacent regions. In: *Coloquio sobre Investigaciones y Recursos del Mar Caribe y Regiones Adyacentes*. UNESCO Press, pp: 343-356.
- Blackburn, M. 1979 Zooplankton in a upwelling area of northwest Africa: composition, distribution and ecology. *Deep Sea Res.* 26:41-56.
- Boza.M. y R. Mendoza 1981 *Los Parques Nacionales de Costa Rica*. Editoriales INCAFO S.A., Madrid, España. 310p.
- Brewer, G.D., G.S. Kleppel and M. Demsey 1984 Apparent predation on ichthyoplankton by zooplankton and fishes in near shore waters of southern California. *Marine Biology* 80:17-28.
- Buchanan, C. and J.F. Harvey 1980 Vertical migrations of zooplankton in the Arctic: a test of environmental controls. *Am. Soc. Limnol. Oceanog. Spec. Symp.* 3: 69-79.
- Calef, G.W. and G.D. Grice 1967 Influence of the Amazon River outflow on the ecology of the Western tropical Atlantic. II. Zooplankton abundance, copepod distribution, with remarks on the fauna of low salinity areas. *J. Mar. Sci.* 25: 84-94.

- Campos, J. y A. Bornemisza 1985 Análisis Múltiple de Pesquerías II. CIMAR, Universidad de Costa Rica. Mimeo.
- Cassie, R.M. 1963 Microdistribution of plankton. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* 1: 223-252.
- Cassie, R.M. 1968 Sample designs. In: *Zooplankton Sampling. The UNESCO Press Monographs on Oceanographic Methodology.* pp: 105-122.
- Colebrook, J.M. 1978 Continuous plankton records: zooplankton and environment, North-East Atlantic and North Sea: 1948-1975. *Oceanol. Acta* 1(1): 9-24.
- Colebrook, J.M. 1982 Continuous plankton records: Phytoplankton, zooplankton and environment, North-East Atlantic and North sea: 1958-1980. *Oceanol. Acta* 5(4): 473-480.
- Connell, J.M. 1978 Diversity in tropical rain forest and coral reefs. *Science* 199: 1302-1310.
- Cortés, J. 1981 The coral reef at Cahuita, Costa Rica: a reef under stress. M.Sc. Thesis, McMaster University, Hamilton, Ontario, Canada. 176p.
- Cortés, J. y M.J. Risk 1984 El arrecife coralino del Parque Nacional Cahuita, Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 32(1): 109-121.
- Cortés, J. and M.J. Risk 1985 A reef under siltation stress: Cahuita, Costa Rica. *Bull. Mar. Sci.* 36 (2): 339-356.
- Chester, A.J., R.L. and G.W. Thayer 1983 Environment gradients and benthic macroinvertebrates distribution in a shallow North Carolina estuary. *Bull. Mar. Sci.* 3(2): 282-295.
- Dittel, A.I. and C.E. Epifanio 1982 Seasonal abundance and vertical distribution of crab larvae in Delaware Bay. *Estuaries* 5(3): 197-202.
- Divakaran, O., M. Arumachalam, N.B. Nair and N.K. Balasubramanian 1982 Seasonal variation of zooplankton of the Ashtamudi lake South-West coast of India. *Mahasagar Bull. Nat. Inst. Oceanog.* 15(1): 43-50.
- Emery, A.R. 1968 Preliminary observations on the coral reef plankton. *Limnol. Oceanog.* 13:

293-303.

- Ferraris, J.D. 1982 Surface zooplankton at Carrie Bow Cay, Belize. In: The Atlantic Barrier Reef Ecosystem at Carrie Bow Cay, Belize I. Smithsonian Institution Press. Smithsonian Contrib. Mar. Sci. 12: 239-251.
- Ferraris, J.D. , T.W. Cronin and D.E. Sterns 1984 Control of vertical migrations: Photoresponses of a larval crustacean. Limnol. Oceanog. 29(1): 146-154.
- Fraser, J.H. 1968 The history of plankton sampling. In: Zooplankton Sampling. Monographs on oceanographic methodology. UNESCO Press. pp. 11-18.
- Gajbhiye, S.N. and B.N. Desai 1981 Zooplankton variability in polluted and unpolluted waters off Bombay. Mahasagar Bull. Nat. Inst. Oceanog. 14(3): 173-182.
- Gehringes, J.W. and W. Aron 1968 Field techniques. In: Zooplankton Sampling. Monographs on oceanographic methodology, UNESCO Press, pp: 87-104.
- Glynn, P. 1973b Ecology of a caribbean coral reef. The Porites reefs flat biotype: Part II. Plankton community with evidence for depletion. Mar. Biol. 22: 1-21.
- Guzmán, H. y J. Cortés 1984 Organismos de los arrecifes coralinos de Costa Rica II. Lista de octocorales ( Cnidaria ) de la costa Atlántica de Costa Rica. Brenesia 22: 61-63.
- Hamner, W.M. and D. Schneider, 1986 Regularly spaced rows of medusae in the Bering Sea: Role of a Lagmiur circulation. Limnol. Ocenog. 31(1): 171-177.
- Hammer, W.H. 1977 Observations at sea of live tropical zooplankton. In: Proceedings of the symposium warm water zooplankton. UNESCO Press pp: 284-296.
- Hammer, W.H. and J.H. Carleton 1979 Copepod swarms: Atributes and role in coral reef ecosystems. Limnol. Oceanog. 24(1): 1-14.
- Hargraves, P.E. 1982 Plankton diatoms (Bacillariophyceae) from Carrie Bow Cay, Belize. In: The Atlantic Reef Ecosystem at

- Carrie Bow Cay, Belize I. Smithsonian Contrib. Mar. Sci. 12: 153-166.
- Haridas P.P, P. Gopala and M. Madhupratap 1980 Annual variations in zooplankton from a polluted coastal environment. Mah. Bull. Nat. Inst. Oceanog. 13: 239-248.
- Harris, G. 1978 Photosynthesis, productivity and growth: the physiological ecology of phytoplankton. Archiv. Hydrobiol. 10(I-IV): 1-171.
- Hobson, E.S. and J.R. Chess 1978 Trophic relationships among fishes and plankton in the lagoon at Enewetak atoll, Marshall Islands. Fish. Bull. 76(1): 133-153.
- Holdridge, L.R. 1984 Ecología basada en zonas de vida. IICA. 216p.
- Hopkins, T.L. 1977 Zooplankton distribution in surface waters of Tampa Bay, Florida. Bull. Mar. Sci. 27 (3): 467-478.
- Huston, M. 1979 A general hypothesis of species diversity. Amer. Nat. 113(1): 81-101.
- Johannes, R. E. 1978 Reproductive strategies of coastal marine fishes in the tropics. Biol. Fish. 3: 65-84.
- Johannes, R.E. and R. Gerber 1974 Import and export of net plankton by an Eniwetok coral reef community. In: Proceedings of the Second International Coral Reef Symposium, Brisbane, Australia pp: 97-104.
- Johannes, R.E., S.L. Coles and N.T. Kuenzel 1970 The role of zooplankton in the nutrition of some scleractinian corals. Limnol. Oceanog. 15: 579-586.
- Lasker, L. 1981 Marine Fish Larvae: morphology, ecology and relation to fisheries. University of Washington Press, Seattle 132p.
- Lefevre, M. 1983 Abundance and spatio-temporal distribution of zooplankton in the Moorea lagoon. In: International Society For Reef studies: Colloque Annuel ( Abstracts ).
- Lefevre, M. 1985 Spacial variability of zooplanktonic populations in the lagoons of High Island. In: Proceedings of the Fifth

Internacional Coral Reef Congress, Tahiti pp: 39-45.

Lessios, H.A. 1981. Reproductive periodicity of the echinoids *Diadema* and *Echinometra* on the two coasts of Panama. *J. exp. mar Biol. Ecol.* 50: 47-61.

Lessios, H.A. 1983 Lunar spawning cycles: an isolating mechanism in sea urchins separated by the Isthmus of Panama. In: Proceedings of the Benthic Ecology Meetings ( Abstracts ).

Lessios, H.A. 1984 Annual reproductive in eight echinoid species on the Caribbean coast of Panama. In: Proceedings of the Fifth International Echinoderm Conference, Galway.

Levinton, J.S. 1982 Marine ecology. Prentice-Hall Inc., New Jersey 524p.

Lewis, J.B. 1977 Processes of organic production on coral reef. *Biol. Rev.* 52: 306-347.

Lewis, J.B. and A.G. Coles 1969 Seasonal variations of zooplankton fauna of surface waters entering the Caribbean Sea at Bahamas. *Carib. J. Sci.* 9(1-2): 1-25.

Longhurst, A.R. 1985a Relationship between diversity and the vertical structure of the upper ocean. *Deep Sea Res.* 32(12): 1535-1570.

Longhurst, A.R. 1985b The structure and evolution of plankton communities. *Prog. Oceanogr.* 15: 1-35.

Mahnken, C.V. 1969 Primary organic production and standing stock of zooplankton in the tropical atlantic ocean- Equalan I and II. *Bull. Mar. Sci.* 19 (3): 550-567.

Malone, F.C. and P.J. Nede 1981 Parameters of light dependent photosynthesis for phytoplankton size fraction in temperature estuarine and coastal environment. *Mar. Biol.* 61: 289-297.

Matsushita, K., M. Shimizu and Y. Nose 1982 Micro-distribution of anchovy eggs and larvae in Sagami Bay. *Bull. Japanese Soc. Scient. Fish.* 48(3): 355-362.

McEwen, J.F., M.W. Johnson and T.R. Folsom 1954 A statistical analysis of the performance of the Folsom Plankton Sample Splitter based upon



- test observations. Arch. Met. Geophys. Klimatol. A. 7: 502-527.
- McWilliams, P.S., P.F. Sale and D.T. Anderson 1981 Seasonal changes in resident zooplankton sampled by emergence traps in one tree lagoon, Great Barrier Reef. J. exp. mar. Biol. Ecol. 52: 185-203.
- Millard, S.P. and D.P. Lettenmaier 1986 Optimal designs of biological sampling programs using the Analysis of Variance. Estuar. Coast. Shelf Sci. 22: 637-656.
- Milliman, J.D. 1973 Caribbean coral reef. Vol I. Geology. In: Biology and Geology of Coral Reef. D.A. Jones and R. Endean. Academic Press, New York pp: 1-44.
- Minello, T.J. and G.A. Mathews 1981 Variability of zooplankton tows in a shallow estuary. Contrib. Mar. Sci. 24: 81-92.
- Moore, E. and F. Sander 1976 Quantitative and qualitative aspects of the zooplankton and breeding patterns of copepods at two Caribbean coral reef stations. Estuar. Coast. Mar. Sci. 4: 589-607.
- Moore, E. and F. Sander 1977 A study of the offshore zooplankton of the tropical Atlantic near Barbados. Ophelia 16: 77-96.
- Mullin, M.M. and E.R. Brooks 1976 Some consequences of distributional heterogeneity of phytoplankton and zooplankton. Limnol. Oceanog. 21(6): 784-796.
- Murillo, M.M. y J. Cortés 1984 Alta mortalidad en la población del erizo de mar *Diadema antillarum* Phillipi (Echinodermata: Echinoidea) en el Parque Nacional Cahúita, Limón, Costa Rica. Rev. Biol. Trop. 32(2): 167-169.
- Ohlhorst, S.L. 1982 Diel migration patterns of demersal reef zooplankton. J. exp. mar. Biol. Ecol. 60: 1-15.
- Owre, H.B. and M. Foyo 1971 Studies of the zooplankton of the Caribbean Sea. Inst. Mar. Sci., Miami pp: 1-14.
- Parsons, T., M. Takahashi and B. Hargraves 1984 Biological Oceanographic Processes. Third Edition. Pergamon Press, New York 323p.

- Pearre, S. Jr. 1973 Vertical migration and feeding in *Sagitta elegans* Verril. Ecology 54(2): 300-314.
- Pearse, J.S. 1970 Reproductive periodicities of Indo-Pacific invertebrates in the Gulf of Suez. III The echinoid *Diadema setosum* (Løke). Bull. Mar. Sci. 20: 697-720
- Petipa, T.S. 1978 Matter accumulation and energy expenditure in planktonic ecosystem at different trophic levels. Mar. Biol. 49: 285-293.
- Piatkowski, U. 1985 Distribution, abundance and diurnal migration of macrozooplankton in Antarctic surface waters. Sonderdruck aus Bd. 30 (4): 264-279.
- Porter, J.M. and K.G. Porter 1977 Quantitative sampling of demersal zooplankton migrating from different coral reef substrates. Limnol. Oceanog. 22 (3): 553-556.
- Porter, J.W., K.G. Porter and Z. Batac-Catalan 1977 Quantitative sampling of Indo-Pacific demersal reef plankton. Proceedings Third International Coral Reef Symposium, Miami pp: 105-112.
- Porter, J.W., K.G. Porter and S.L. Ohlhorst 1978 Resident reef plankton. In: Coral Reef: research methods. Monographs on oceanographic methodology. UNESCO Press pp: 499-514.
- Raymont, J.E.G. 1980 Plankton and productivity in the Oceans. Volume I. Phytoplankton. Second Edition. Pergamon Press 481p.
- Raymont, J.E.G. 1983 Plankton and Productivity in the Oceans. Volume II. Zooplankton. Pergamon Press 824p.
- Reeve, M.R. 1970 Seasonal change in the zooplankton of south Biscayne Bay and some problems of assessing the effects on the zooplankton of natural and artificial thermal and others fluctuations. Bull. Mar. Sci. 20(4): 894-921.
- Risk, M.J., M.M. Murillo y J. Cortés 1980 Observaciones biológicas preliminares sobre el arrecife coralino en el Parque Nacional de Cahuita, Costa Rica. Rev. Biol. Trop. 28(2): 361-382.

- Robichaux, D.M., A.C. Cohen, M.L. Reaka and A. Allen  
1983 Experiments with zooplankton on coral  
reef, or will the real plankton come up ?  
Mar. Ecol. 2: 77-94.
- Sale, P.F, P.S. McWilliams and D.T. Anderson 1976  
Composition of the near-reef zooplankton at  
Heron Reef, Great Barrier Reef. Mar. Biol.  
34: 59-66.
- Sameoto, D.D. 1984 Environmental factors influencing  
diurnal distribution of zooplankton and  
ichthyoplankton. J. Plank. Res. 6(5): 767-792.
- Sammarco, P.W. and H. 'Crenshaw' 1984 Plankton  
community dynamics of the central Great  
Barrier Reef Lagoon: Analysis of data Ikeda  
et al. Mar. Biol. 82: 167-189.
- Sandifer, P.A. 1975 The role of pelagic larvae in  
recruitment to populations of adult decapod  
crustaceans in the York River Estuary and  
adyacent lower Chesapeake Bay, Virginia. Est.  
Coast. Mar. Sci. 3: 269-279.
- Silva, M. 1986 Productividad primaria, biomasa del  
fitoplancton y la relación con parámetros  
físico-químicos en el arrecife coralino del  
Parque Nacional Cahuita. Tesis de Licenciatura,  
Universidad de Costa Rica 72p.
- Siegel, S. 1970 Estadística no paramétrica aplicadas  
a las ciencias de la conducta. Editorial  
Trillas, México. 342p.
- Smith, D.L. 1977 A guide to marine coastal plankton  
and marine invertebrate larvae. Kendal-Hunt  
Publishing Company 140p.
- Spindler, M., Ch. Hemleben, J.B. Salomons and L.P.  
Smit 1984 Feeding behavior of some  
planktonic foraminifers in laboratory  
cultures. J. Foraminif. Res. 14(4): 237-249.
- Sreekumaran Nair, S.R., C.T. Achuthankutty, V.R. Nair  
and V.D. Devassy 1980 Plankton composition  
in the coastal waters betwen Jaigarh and  
Rapapur along west coast of India. Mah. Bull.  
Nat. Inst. Oceanog. 13(4): 343-352.
- Stearns, D.E. and R.B. Forward 1984 Copepod  
photobehavior in a simulated natural light  
environment and its relation to nocturnal  
vertical migration. Mar. Biol. 82: 91-100.

- Steedman, H.F. 1976 Zooplankton fixation and preservation. Monographs on oceanographic methodology. UNESCO Press 349p.
- Steele, J.H. 1976 Patchiness. In: The Ecology of the Sea. W.B. Saunders Company pp: 98-115.
- Stoddart, D.R. 1969 Ecology and morphology of recent coral reefs. Biol. Rev. 44: 433-498.
- Sweatt, A. and R.B. Forward 1985 Diel vertical migration and photoresponses of the chaetognath *Sagitta hispida* Conant. Biol. Bull. 168: 18-31.
- Thorson, G. 1950 Reproductive and larval ecology of marine bottom invertebrates. Biol. Rev. 25: 1-45.
- Tranter, D.J. 1968 Zooplankton Sampling. Monographs on oceanographic methodology. UNESCO Press 174p.
- Tranter, D.J. and J. George 1972 Zooplankton abundance at Kavaratti and Kalpeni Atollns in the Laccadives. In: Proceedings of the Second International Coral Reef Symposium, Brisbane, Australia. pp: 239-256.
- Turner, J.T., P.A. Tester and W.F. Hettler 1985 Zooplankton feeding ecology: A laboratory study of predation on fish eggs and larvae by copepods *Anomalocera ornata* and *Centropages typicus*. Mar. Biol. 90: 1-8.
- Valdéz, M.F. y C. Villalobos 1978 Distribución espacial, correlación con el sustrato y grado de agregación en *Diadema antillarum* (Echinodermata:Echinoidea). Rev Biol. Trop. 26: 237-245.
- Vaissiere, R and G. Seguin 1984 Initial observations of the zooplankton microdistribution of the fringing coral reef at Aqaba (Jordan). Mar. Biol. 83: 1-11.
- Vidal, J. 1980a Physiology of zooplankton. I. Effects of phytoplankton concentration, temperature, and body size on the growth rate of *Calanus pacificus* and *Pseudocalanus* sp. Mar. Biol. 56: 111-134.
- Vidal, J. 1980b Physioecology of zooplankton. II. Effects of phytoplankton concentration, temperature, and body size on the

- development molting rates of *Calanus pacificus* and *Pseudocalanus* sp. Mar. Biol. 56: 135-146.
- Vidal, J. 1980c Physiology of zooplankton. III . Effects of phytoplankton concentration, temperature, and body size on the metabolic rate of *Calanus pacificus*. Mar. Biol. 57: 195-202.
- Vidal, J 1980d Physiology of zooplankton. IV. Effects of phytoplankton, temperature, and body size on the net production efficiency. Mar. Biol. 57: 203-211.
- Waffar, M.V., P. le Corre and J.L. Birrier 1983 Nutrients and primary production in permanently well-mixed temperate coastal waters. Estuar. Coast. Mar. Sci. 17: 431-446.
- Walter, Ch., J. Pasamonte and L. Talaue 1981 A preliminary quantitative study on emergence of reef associated zooplankton from a Philippine coral reef. In: Proceedings of the Fourth International Coral Reef Symposium, Manila pp: 443-451.
- Weiker, H. 1984 Zooplankton distribution and hydrography in the Mauritanian upwelling off northwestern Africa, with special reference to the calanoid copepods. Sonderdruck aus Bd. 30 (3): 155-171
- Wellington, G.M. 1974 The benthic flora of Punta Cahuita: An annotated list of species with new addition to the Costa Rica Atlantic Flora. Brenesia 3: 19:30-321.
- Yoshiaka, P.M., G.P. Owen and D. Pesante 1985 Spatial and temporal variations in Caribbean zooplankton near Puerto Rico. J. Plank. Res. 7(6): 733-751.
- Youngbluth, M.S. 1976 Zooplankton populations un a polluted tropical embayment. Est. Coast. Mar. Sci. 4: 481-496.
- Youngbluth, M.S. 1980 Daily, seasonal, and fluctuations among zooplankton in an unpolluted tropical embayment. Est. Coast. Mar. Sci. 10: 265-287.

Apéndice I. Categoría del zooplancton y densidades (promedio y desviación standar) por m<sup>3</sup>, arrecife Parque Nacional Cahuita. (+ = presente pero menos de 0.5 ind·m<sup>3</sup>).

MES Zooplanc.	ENE.	FEB.	MAR.	ABR.	MAY.	JUN.	JUL.	AGO.	SET.	OCT.	NOV.
COPEPOD.	132±98	37±39	64±77	59±33	108±97	93±36	152±245	173±158	126±429	203±668	33.7±40
FORAMIN.	5±33	33±51	+	+	89±128	95±15	2±3.46	+	+	+	+
QUETOGN.	11±1.92	8±11	6±5.5	16±1.4	9±13	4±2.77	2.25±1.7	7.4±5.5	4.3±4.0	2.3±1.69	3.2±1.92
OTROS <sup>^</sup>	3±3	19±14	+	4.5±5	2.5±4.3	2.2±2.7	+	+	+	+	+
CELENTE.	15±0.6	2.5±3.2	0.6±0.4	1.3±1.23	2.7±4.7	+	3±1.87	0.7±0.3	0.5±0.8	+	+
ANFIPOD.	1.5±0.6	2.5±3.2	0.6±0.4	+	0.5±0.5	+	0.5±0.5	1.3±2.12	+	+	+
UROCORD.	3.2±1.8	+	0.5±0.5	1.7±2.4	+	1.5±0.5	+	1.2±1.06	2.5±3.8	+	+
ZOEAS RE.	2.2±2.16	1.25±1.6	1.25±0.4	0.7±0.8	5.2±3.5	7±7	3.2±4.5	5.8±8.2	3.8±4.3	12.2±6.6	2.5±1.12
ZOEAS NA.	1.2±1.6	1.2±2.16	0.5±0.5	1.2±0.8	14.2±17	1.2±1.6	2.2±3.3	+	3.7±5.4	4.1±2.9	5.1±4.2
ECHINOPL.	1.25±1.6	+	+	+	1±0.86	+	+	0.8±1.2	+	+	5.5±7.2
OTROS ECH.	+	+	+	+	0.5±0.5	+	+	0.7±0.8	+	+	3.5±3.7
LARV. GAS.	+	6.5±6.1	0.5±0.5	+	0.5±0.5	1.5±0.8	+	1.1±0.9	2.3±3.2	4.2±5.6	+
LARV. BIV.	4.2±7.4	+	0.7±0.4	+	+	8.5±12.5	+	+	2.3±3.8	1.5±2.5	+
NAUP. CIRRL	4±4.2	+	0.5±0.3	+	9±8.86	+	0.75±1.3	0.6±0.3	1.3±1.55	0.7±0.8	+
LARV. ANE.	1.5±0.5	2.5±2.5	+	0.5±0.5	4.2±3.4	1.2±1.0	0.7±1.3	+	1.6±1.97	1.1±1.15	0.7±0.8
HUE. PECES	48±48.2	22±32.4	29±42.3	3.5±3.2	11.2±15.5	3.5±2.0	24±41.4	+	7.3±9.6	1.8±2.4	1.6±1.5
LARV. PECE.	+	+	+	+	0.7±0.8	+	+	+	+	+	+

<sup>^</sup> Incluye Cladóceros, Ostrácosos, Cumáceos, Acaros de mar, Nemertinos, Isoópodos.

Apéndice 2. Categorías de zooplancton e individuos por m<sup>3</sup> por mes, arrecife Parque Nacional Cahuita. + = menos de 1 ind. m<sup>-3</sup>, ( ) = porcentaje.

TAXON	MES											
	ENE.	FEB.	MAR.	ABR.	MAY.	JUN.	JUL.	AGO. **	SET. **	OCT. **	NOV. **	
COPÉPODOS	527 (51)	150 (32)	257 (62)	234 (79)	432 (42)	371 (70)	601 (79)	692 (88)	504 (79)	812 (92)	135 (58.2)	
FORAMINÍF.	204 (20)	133 (28)	+	+	354 (34.2)	38 (7.1)	8 (1)	2 (0.002)	2 (0.003)	1 (0.001)	1 (0.004)	
QUETOGNAT.	11 (1)	31 (6.5)	22 (5)	6 (2)	36 (3.5)	15 (2.8)	9 (1)	30 (3.8)	18 (2.8)	9 (1)	13 (5.6)	
OTROS*	12 (1)	3 (0.006)	+	18 (6)	10 (0.010)	9 (1.7)	+	1 (0.002)	3 (0.005)	4 (0.005)	1 (0.004)	
CELENER.	2 (0.002)	10 (2)	3 (0.007)	3 (1)	11 (0.010)	+	12 (1.6)	4 (0.005)	3 (0.005)	+	+	
ANFÍPODOS	2 (0.002)	10 (2)	3 (0.007)	+	2 (0.002)	+	2 (0.002)	5 (0.006)	1 (0.002)	2 (0.002)	1 (0.004)	
UROCORDAD.	13 (1)	+	2 (0.005)	7 (2.4)	1 (0.001)	6 (1.1)	1 (0.001)	10 (1.3)	10 (1.6)	+	1 (0.004)	
LARV. CRUST.	29 (2.8)	10 (2)	9 (2.1)	9 (3)	115 (11.1)	33 (6.2)	27 (3.5)	29 (3.7)	36 (5.6)	16 (1.8)	32 (13.8)	
LARV. ECHIN.	5 (0.005)	1 (0.002)	+	2 (0.007)	6 (0.006)	1 (0.002)	+	8 (1)	1 (0.002)	+	36 (15.5)	
LARV. MOLUS.	19 (1.8)	28 (6)	5 (1.2)	2 (0.007)	3 (0.003)	40 (7.5)	+	6 (0.008)	20 (3.1)	24 (2.7)	2 (0.009)	
LARV. POLIQ.	6 (0.005)	10 (2)	4 (0.009)	2 (0.007)	17 (1.6)	5 (0.01)	3 (0.004)	1 (0.002)	7 (1.1)	5 (0.006)	3 (1.3)	
ICTIOPLANC.	194 (19)	89 (19)	116 (28)	14 (4.7)	48 (4.6)	14 (2.6)	97 (12.7)	2 (0.002)	33 (5.2)	7 (0.008)	7 (3)	
$\Sigma$	1024 (14.4)	475 (67)	421 (5.9)	297 (4.2)	1035 (14)	532 (7.5)	760 (107)	790 (11.2)	638 (9)	880 (12.4)	232 (3.3)	

\* Incluye Cladóceros, Ostráceros, Acaros, Cúmceos, Nemertinos, Isópodos, Pignogónidos.

\*\* Solo se tomo muestreo de las 1200 h.

Apéndice 3. Abundancias (ind·m<sup>3</sup>) del zooplankton por estación durante el período de estudio, orracife Porque Nacionol Cohuito, Costo Rico.

EST TAXON	1	--2.1(0600h)	--2.2(1200h)	--2.3(1800h)	3	4	Σ
COPÉPODOS	475(396+37.8)	706(141.2+101.7)	2426(2022+1616)	1056(211.2+12739)	724(603+68.7)	1132(94.8+77.9)	6525
FORAMINÍFER.	358(29.8+84.9)	25(5+10)	182(1516+35)	134(26.8+28.49)	115(958+27.07)	97(8.08+14.7)	911
QUETOGNATOS	19(1.58+1.80)	24(4.8+3.6)	78(8.16+8.02)	28(5.6+3.137)	52(43+6.96)	38(3.17+4.32)	259
OTRO	4(0.33+0.47)	3(0.6+0.49)	26(2.17+3.10)	18(3.6+2.416)	21(1.75+3.77)	6(0.5+0.645)	78
CELEENTERAD.	2(0.16+0.37)	16(3.2+2.79)	32(2.67+3.37)	7(1.4+1.497)	7(0.58+0.86)	+	64
ANFÍPODOS	2(0.15+0.53)	+	7(0.58+0.759)	6(1.2+1.67)	18(15+2.39)	+	27
UROCORDADOS	5(0.42+0.89)	6(1.2+2.4)	32(2.67+4.71)	10(2+2.53)	7(0.58+1.656)	16(1.33+1.60)	76
LARVAS ECHIN.	9(0.75+1.16)	19(38+3.92)	34(2.83+7.646)	6(1.2+1.94)	3(0.25+0.829)	14(1.17+1.77)	85
LARVAS MOLUS.	11(0.92+1.11)	18(3.6+4.32)	82(6.83+8)	14(2.8+1.83)	9(0.75+1.05)	40(3.33+8.69)	174
LARVAS CRUST.	21(1.75+2.277)	412(82.5+63.8)	185(15.4+21.75)	613(122.6+101.17)	118(9.83+8.08)	83(6.92+8.05)	1432
LARVAS POLIQ.	9(0.75+0.92)	15(3+1.67)	35(2.92+2.63)	13(2.6+1.2)	14(1.17+1.28)	6(0.5+0.65)	92
ICTIOPLANCT.	215(17.9+26.18)	2(0.4+0.49)	146(12.17+21.88)	24(4.8+3.19)	248(20.67+40.7)	29(2.42+4.39)	664
Σ	1130(405)	1246(4.09)	3285(4.52)	1939(4.28)	1336(4.13)	1567(4.19)	10602(883.5+1747.86)

✓ Incluye Cladóceros, Ostrácos, Acaros, Pignogónidos, Nemertinos e Isópodos.

-- Solo para los meses de Agosto o Noviembre.



Apéndice 4. Densidades del holoplancton y meroplancton (ind·m<sup>3</sup>), durante Enero-Noviembre de 1984, arrecife Parque Nacional Cahuita, Costa Rica, ( $X^2: +500$ ,  $L_{0.05}$ ,  $Ig: 10$ ), ( ): valores esperados.

Mes	Mes										
	Ene.	Feb.	Mar.	Abr.	May.	Jun.	Jul.	Ago.*	Set.*	Oct.*	Nov.*
Zooplacton											
Holoplacton	780 (780)	339 (362)	285 (321)	268 (226)	845 (788)	438 (405)	633 (579)	1224 (1001)	1186 (1344)	1148 (1164)	513 (596)
Meroplacton	244 (244)	136 (113)	136 (100)	29 (71)	190 (247)	89 (127)	127 (181)	90 (313)	570 (430)	380 (364)	269 (186)

\* Incluye los muestreos de las 0600h, 1200h y 1800h en la estación 2.

Apéndice 5. Porcentajes obtenidos para el holoplancton y meroplancton durante el período Enero-Noviembre de 1984, arrecife Parque Nacional Cahuita, Costa Rica.

Mes \ Zooplacton	Ene.	Feb.	Mor.	Abr.	May.	Jun.	Jul.	Agó.*	Set.*	Oct.*	Nov.*
Holoplocton	74	71	68	88	82	81	83	93	67	75	65
Meroplocton	26	29	32	12	18	19	17	7	33	25	35

\* Incluye los muestreos de los 0600h, 1200h. y 1800 h. en la estación 2.