

TESIS DEFENDIDA POR
Bellineth Valencia Ramírez
Y APROBADA POR EL SIGUIENTE COMITÉ

Dra. Bertha Lavaniegos Espejo
Co-Director del Comité

Dr. Alan Giraldo López
Co-Director del Comité

Dr. Jaime Färber Lorda
Miembro del Comité

Dr. Reginaldo Durazo Arvizu
Miembro del Comité

Dr. Eugenio Díaz Iglesias
Miembro del Comité

Dr. Axayácatl Rocha Olivares
*Coordinador del programa de posgrado en
Ecología Marina*

Dr. David Hilario Covarrubias Rosales
Director de Estudios de Posgrado

9 de Diciembre de 2010.

**CENTRO DE INVESTIGACIÓN CIENTÍFICA Y DE EDUCACIÓN SUPERIOR
DE ENSENADA**



**PROGRAMA DE POSGRADO EN CIENCIAS
EN ECOLOGÍA MARINA**

**Variación estacional del ensamble de los anfípodos hipéridos
en el Pacífico colombiano**

TESIS

que para cubrir parcialmente los requisitos necesarios para obtener el grado de
MAESTRO EN CIENCIAS

Presenta:

BELLINETH VALENCIA RAMIREZ

Ensenada, Baja California, México, Diciembre de 2010.

RESUMEN de la tesis de **Bellineth Valencia Ramírez**, presentada como requisito parcial para la obtención del grado de MAESTRO EN CIENCIAS en Ecología Marina. Ensenada, Baja California. Diciembre 2010.

Variación estacional del ensamble de los anfípodos hipéridos en el Pacífico colombiano

Resumen aprobado por:

Dra. Bertha Lavaniegos Espejo
Co-director de Tesis

Dr. Alan Giraldo López
Co-director de Tesis

Se evaluó la variación temporal (época seca vs lluvias) y espacial (nerítico vs océano) de la estructura de los ensambles de los anfípodos hipéridos en el Pacífico de Colombia en relación con la dinámica oceanográfica local. Se realizaron cuatro cruceros oceanográficos durante 2007-2008, dos en la época seca (feb.07 y mar.08) y dos en la época de lluvias (sep.07 y sep.08). Se registró la temperatura y la salinidad. Se recolectaron muestras de zooplancton mediante arrastres verticales de 200 m a la superficie. Las menores temperaturas ($< 20^{\circ}\text{C}$) y mayores salinidades (> 34) a 30 m se registraron durante la época seca, mientras que un patrón inverso se observó en la época de lluvias (temperatura $> 25^{\circ}\text{C}$, salinidad < 33). Se identificaron 70 especies de hipéridos. *Hyperioides sibaginis* y *Lestrigonus bengalensis* fueron las más frecuentes ($> 70\%$) y abundantes (76%). Los mayores valores de diversidad, abundancia y biomasa de hipéridos se registraron durante la época seca y en la zona oceánica. Como consecuencia de la variabilidad hidrográfica asociada al gradiente nerítico-oceánico, se encontró que la estructura de los ensambles de hipéridos cambió espacialmente. Durante la época de lluvias se establecieron dos ensambles: uno para la zona nerítica, caracterizado por una baja diversidad y alta dominancia de *H. sibaginis*, y otro para la zona oceánica, con alta diversidad y con *H. sibaginis*, *L. bengalensis*, *L. schizogeneios* e *Hyperietta vosseleri* contribuyendo principalmente a la similitud. En contraste, durante la época seca la estructura fue similar entre las dos zonas, con *H. sibaginis*, *L. bengalensis* y *L. schizogeneios* contribuyendo principalmente a la similitud. Este resultado sugiere que durante la época seca, las aguas frías y salinas que influenciaron toda la cuenca incluyendo la zona nerítica, permitieron que especies principalmente oceánicas aumentaran su distribución. Por el contrario, el fuerte contraste nerítico-oceánico en la salinidad durante la época de lluvias, como consecuencia de la alta precipitación que caracteriza la región, limitó la distribución de algunos hipéridos, y favoreció la dominancia de *H. sibaginis*. Este resultado fue consecuente con la relación encontrada entre la estructura de los ensambles de hipéridos y las variables físicas, ya que la salinidad (6 y 30 m de profundidad) fue la variable que mejor explicó los patrones observados para los hipéridos ($\rho_s = 0.31$). Finalmente, la abundancia de los hipéridos se correlacionó significativamente con los organismos gelatinosos (sifonóforos, ctenóforos, doliólidos y salpas) que estos comúnmente usan como hospederos.

Palabras Clave: Amphipoda, Hyperiiidea, diversidad, Pacífico Oriental Tropical, Colombia

ABSTRACT of the thesis presented by **Bellineth Valencia Ramírez** as a partial requirement to obtain the MASTER OF SCIENCE degree in Marine Ecology. Ensenada, Baja California, México. December 2010.

Seasonal variation of the hyperiid amphipod assemblages in the Colombian pacific

The variability of hyperiid amphipod assemblages is analyzed in function of seasonal changes (dry vs rainy) and spatial differences (neritic vs oceanic) in the Colombian Pacific basin. Four oceanographic cruises were carried out during 2007-2008, two during dry season (Feb.07 and Mar.08), and two during the rainy season (Sep.07 and Sep.08). The temperature and salinity were recorded. Vertical tows from 200 m to the surface were done to collect zooplankton samples. Cooler ($< 20^{\circ}\text{C}$) and saltier waters (> 34) at 30 m were observed during the dry season, while the opposite pattern occurred during the rainy season ($> 25^{\circ}\text{C}$, < 33). Seventy hyperiid species were found with *Hyperioides sibaginis* and *Lestrigonus bengalensis* being the most frequent ($> 70\%$) and abundant (76%). Higher diversity of hyperiids as well as higher abundance and biomass were present during the dry season and in the oceanic region. The structure of the hyperiid assemblages changed spatially as a consequence of the hydrographic variability associated with the neritic-oceanic gradient. Similarity analysis resulted in two assemblages lightly different during the rainy season: one for the neritic area with low diversity and high dominance of *H. sibaginis*, and other for the oceanic area with high diversity and shared dominance of four species (*H. sibaginis*, *L. bengalensis*, *Lestrigonus schizogeneios* and *Hyperietta vosseleri*). In contrast, the structure was spatially similar during the dry season, with *H. sibaginis*, *L. bengalensis* and *L. schizogeneios* contributing mainly to the similarity. These results suggested a penetration of species toward the coast during the dry season promoted by colder and saltier waters influencing all the study area. The strong neritic-oceanic contrast in salinity during the rainy season due to high precipitation volumes limited the distribution of some hyperiids and enhanced the dominance of *H. sibaginis*. This result was consequent with the relation found between the structure of the hyperiid assemblages and physical variables. Salinity (6 and 30 m depth) was the variable that better explain the observed patterns of hyperiids ($\rho_s = 0.31$). Finally, the abundance of hyperiids was significantly correlated with the abundance of gelatinous zooplankton (siphonophores, ctenophores, doliolids and salps) which are commonly used as hosts by this group.

Keywords: Amphipoda, Hyperiidea, diversity, Eastern Tropical Pacific, Colombia.

A mi familia

Eduardo Valencia Granada
Inelia Ramírez Restrepo
Johans Valencia Ramírez
Alan Giraldo López

Agradecimientos

A mi familia por todo su apoyo, compañía y esfuerzo para que pudiera volver realidad este sueño. A Alan por ayudarme a levantar durante todos mis tropiezos y por todo su esfuerzo al hacer múltiples viajes.

A la Dra. Bertha Lavaniegos y al Dr. Alan Girado por apoyarme en la realización de este proyecto, por todos sus comentarios que ayudaron a mejorar el documento y por compartir su conocimiento conmigo. A la Dra. Bertha, gracias por todo su apoyo durante mi estancia en el CICESE, y al Dr. Alan, gracias por facilitarme las muestras para el desarrollo de este proyecto y su laboratorio en UNIVALLE para el análisis de las mismas.

A los Drs. Reginaldo Durazo, Jaime Färber-Lorda y Eugenio Díaz por aceptar ser miembros de mi comité y contribuir con sus comentarios al mejoramiento del documento. Un agradecimiento especial al Dr. Reginaldo por su apoyo durante el análisis de la parte física.

A la Armada Nacional de Colombia, Dirección Nacional Marítima (DIMAR) y al Centro de Investigaciones Oceanográficas e Hidrográficas del Pacífico (CCCP) por permitirnos participar de los cruceros oceanográficos (2007-2008) y por facilitarnos los registros de temperatura y salinidad. Un agradecimiento especial al Dr. Efraín Rodríguez-Rubio, jefe del área de Oceanografía Operacional del CCCP, quien proporcionó los gráficos de velocidad superficial del viento y circulación geostrofica. Un agradecimiento especial a Tulia I. Martínez-Aguilar quien participó de los cuatro muestreos y realizó parte (la mitad) del análisis de grandes grupos del zooplancton.

A los investigadores del CICESE quienes compartieron sus conocimientos en los diferentes cursos y contribuyeron con mi formación profesional. A todo el personal del CICESE que directa o indirectamente hicieron posible el desarrollo de mi maestría. En especial a Elizabeth por su apoyo durante los diferentes trámites, y al personal de telemática por su apoyo durante las múltiples videoconferencias.

A mis compañeros, en especial a Abigail, Magnolia, Ana, Mary Carmen, Augusto y Fernanda por los buenos ratos y por hacer amena mi estancia en México. A la colonia de colombianos quienes trajeron a México un pedacito de nuestro país. Un agradecimiento muy especial a Erica y a Tauro por su compañía durante mi estancia en Ensenada, por auxiliarme durante mis varadas, por todos los momentos que compartieron conmigo, y por todo su apoyo durante los momentos difíciles, mil gracias.

A mis compañeros del Lab. de Ecología Animal (Univalle - Colombia) por hacer ameno y divertido el tiempo de análisis de las muestras, extrañé todas sus ocurrencias por aca!

Al CONACYT por la beca que hizo posible la realización de mi maestría (No. 293062)

CONTENIDO

	Página
Resumen	i
Abstract	ii
I. INTRODUCCIÓN	1
I.1.0 Antecedentes	3
I.1.1 Condiciones oceanográficas	3
I.1.2 Biomasa y estructura de la comunidad del zooplancton	5
I.1.3 Hipéridos en el Pacífico oriental y regiones adyacentes	7
I.2.0 Hipótesis	11
I.3.0 Objetivos	11
II. METODOLOGÍA	12
II.1.0 Área de estudio	12
II.2.0 Procedimiento de muestreo	12
II.2.1 Datos físico-biológicos	14
II.2.2 Muestras de zooplancton	14
II.3.0 Fase de laboratorio	14
II.4.0 Análisis de datos y análisis estadísticos	15
II.4.1 Vientos y circulación	15
II.4.2 Temperatura, salinidad y clorofila integrada	16
II.4.3 Estructura del ensamble de los anfípodos hipéridos	17
II.4.4 Abundancia y biomasa de los anfípodos hipéridos	18
II.4.5 Relación de los hipéridos con las variables físicas y biológicas	18
III. CONDICIONES OCEANOGRÁFICAS EN EL PACÍFICO COLOMBIANO DURANTE 2007-2008	20
III.1.0 Vientos y circulación	20
III.2.0 Variación estacional	22
IV. ENSAMBLES DE ANFÍPODOS HIPÉRIDOS EN EL PACÍFICO COLOMBIANO	29
IV.1.0 Estructura del ensamble	29
IV.1.1 Riqueza de especies	29
IV.1.2 Especies que componen el ensamble	30
IV.1.3 Índices de diversidad y dominancia	32
IV.1.4 Análisis de clasificación y ordenación	33
IV.1.4.1 Época seca	35
IV.1.4.2 Época de lluvias	38
IV.2.0 Variación estacional en la abundancia	40
IV.2.1 Hipéridos totales	40
IV.2.2 Especies representativas	43
IV.2.2.1 Variación temporal	43
IV.2.2.2 Variación espacial	46

CONTENIDO (Continuación)

	Página
IV.3.0 Contribución en abundancia y biomasa de los anfípodos hipéridos al total de la comunidad del zooplancton	50
IV.3.1 Biomasa	50
IV.3.2 Abundancia	54
IV.3.2.1 Organismos gelatinosos	57
IV.4.0 Relación de los hipéridos con las variables físicas y biológicas	58
IV.4.1 Relación de los hipéridos con las variables oceanográficas	58
IV.4.2 Relación de los hipéridos con los gelatinosos del zooplancton	59
V. DISCUSIÓN	62
V.1.0 Composición de especies	62
V.2.0 Variación de la abundancia y la diversidad	64
V.2.1 Variación estacional	64
V.2.2 Variación interanual	66
V.3.0 Variación espacial	71
V.4.0 Estructura de los ensambles de hipéridos	75
V.5.0 Asociación con los organismos gelatinosos	79
VI. CONCLUSIONES	84
VII. RECOMENDACIONES	86
LITERATURA CITADA	88
ANEXOS	98
I Ubicación geográfica de las estaciones de muestreo correspondientes a las grillas Corriente de Colombia (CC) y Cuenca Pacífica Colombiana (CPC)	98
II Temperatura (°C) y salinidad a los 6 m y 30 m de profundidad, así como profundidad de la termoclina ($Z_{20^{\circ}\text{C}}$ en m) y clorofila integrada ($\text{mg}\cdot\text{m}^{-2}$) en la Cuenca Pacífica Colombiana. MN: mediana	100
III Grupo de estaciones obtenidos mediante el análisis de Cluster (ver figura 19) considerando una base de datos de 35 especies y 120 estaciones	101
IV Grupo de estaciones para la época seca (61 estaciones) y de lluvias (59 estaciones) obtenidos mediante el análisis de Cluster (ver figura 24)	102
V Similitud dentro y disimilitud entre grupos obtenidos de manera independiente para las estaciones de la época seca y estaciones de la época de lluvias a partir del análisis Simper	103
VI Distribución de las especies más comunes de anfípodos hipéridos ($\text{ind}/1000\text{ m}^3$), así como su media geométrica para cada crucero	104
VII Distribución del zooplancton gelatinoso (ind/m^3) en la Cuenca Pacífica Colombiana	119

LISTA DE FIGURAS

<i>Figura</i>		Página
1	Masas de agua y principales corrientes que afectan el Pacífico oriental tropical. Fuente: Fiedler y Talley (2006)	3
2	Circulación geostrófica en la cuenca del Pacífico colombiano. A) febrero a marzo. B) julio a septiembre. Fuente: Rodríguez-Rubio <i>et al.</i> (2003)	5
3	Ubicación de la Cuenca Pacífica Colombiana. Adicionalmente, se muestra los principales ríos que desembocan en la CPC con el valor promedio del caudal (Restrepo y Kjerfve, 2000)	12
4	Grilla base Cuenca Pacífica Colombiana (CPC) y Corriente de Colombia (CC). La línea punteada delimita las estaciones consideradas como neríticas y oceánicas	13
5	Variación estacional de la velocidad del viento ($m \cdot s^{-1}$) en la Cuenca Pacífica Colombiana	20
6	Variación estacional de la circulación geostrófica ($cm \cdot s^{-1}$) en la Cuenca Pacífica Colombiana	21
7	Distribución vertical de la temperatura ($^{\circ}C$) y la salinidad en la Cuenca Pacífica Colombiana	22
8	Variación estacional de la temperatura ($^{\circ}C$) a los 6 m de profundidad en la Cuenca Pacífica	23
9	Variación estacional de la salinidad a los 6 m de profundidad en la Cuenca Pacífica Colombiana	24
10	Variación estacional de la temperatura ($^{\circ}C$) a los 30 m de profundidad en la Cuenca Pacífica	25
11	Variación estacional de la salinidad a los 30 m de profundidad en la Cuenca Pacífica Colombiana	26
12	Masas de agua en el Pacífico colombiano. Agua Tropical Superficial (ATS). Agua Ecuatorial Superficial (AES). Agua Subtropical Subsuperficial (ASTSS)	27
13	Variación estacional de la clorofila integrada ($mg \cdot m^{-2}$) en la Cuenca Pacífica Colombiana	28

LISTA DE FIGURAS (continuación)

<i>Figura</i>		Página
14	Curva de acumulación de especies (MaoTau) y estimadores de riqueza Bootstrap y Chao2	29
15	Variación temporal y espacial (promedio \pm IC 95%) del índice de diversidad de Shannon-Wiener	32
16	Variación temporal y espacial (promedio \pm IC 95%) del índice de dominancia de Simpson	33
17	Dendograma y nMDS realizados a partir de la matriz de similitud de Bray-Curtis para los anfípodos hipéridos en el Pacífico colombiano (35 especies x 120 estaciones). Las diferencias significativas ($p < 0.05$) entre conglomerados obtenidas a partir del análisis Simprof se presentan con líneas negras en el dendograma (a). El nMDS se muestra por duplicado, coloreando las estaciones en función de la variación temporal (b) y espacial (c). Los grupos de estaciones se presentan en el anexo III	34
18	Dendograma y nMDS realizados a partir de la matriz de similitud de Bray-Curtis para los anfípodos hipéridos en el Pacífico colombiano seleccionando únicamente las estaciones de la época seca ($n = 61$). Las diferencias significativas ($p < 0.05$) entre conglomerados obtenidas a partir del análisis Simprof se presentan con líneas negras en el dendograma (a) y en colores en el nMDS (b). La ubicación geográfica de los conglomerados se indica en los mapas inferiores (c) (el círculo sin color es la estación que no estuvo en ningún grupo). Los grupos de estaciones se presentan en el anexo IV	36
19	Resultado del análisis Simper para las especies que presentaron el mayor porcentaje de similitud (a) y su abundancia media (b) dentro de los grupos conformados para la época seca mediante el análisis Simprof. Las especies seleccionadas estuvieron entre las tres más importantes en similitud de uno o varios conglomerados. Se excluyó el grupo A que solo contenía dos estaciones. En el anexo V se presenta la similitud media de los conglomerados, así como la disimilitud entre ellos	37
20	Dendograma y nMDS realizados a partir de la matriz de similitud de Bray-Curtis para los anfípodos hipéridos en el Pacífico colombiano seleccionando únicamente las estaciones de la época de lluvias ($n = 59$). Las diferencias significativas ($p < 0.05$) entre conglomerados obtenidas a partir del análisis Simprof se presentan con líneas negras en el dendrograma (a) y en colores en el nMDS (b). La ubicación geográfica de los conglomerados se indica en los mapas inferiores (c) (el círculo sin color es la estación que no estuvo en ningún grupo). Los grupos de estaciones se presentan en el anexo IV	39

LISTA DE FIGURAS (continuación)

<i>Figura</i>		Página
21	Resultado del análisis Simper para las especies que presentaron el mayor porcentaje de similitud (a) y su abundancia media (b) dentro de los grupos conformados para la época de lluvias mediante el análisis Simprof. Las especies seleccionadas estuvieron entre las tres más importantes en similitud de uno o varios conglomerados. Se excluyó el grupo C que solo contenía dos estaciones. En el anexo V se presenta la similitud media de los conglomerados, así como la disimilitud entre ellos	40
22	Media geométrica (\pm IC 95%) de la abundancia de los anfípodos hipéridos para el área total (a) y zonas (b) en el Pacífico colombiano	41
23	Distribución de la abundancia total (ind/1000 m ³) de los anfípodos hipéridos en el Pacífico colombiano	42
24	Media geométrica (a) y abundancia relativa (b) de las cuatro especies dominantes del ensamble de los anfípodos hipéridos del Pacífico colombiano	43
25	Media geométrica (\pm IC 95%) de la abundancia para las cuatro especies dominantes del ensamble de los anfípodos hipéridos del Pacífico colombiano	46
26	Distribución de <i>Hyperioides sibaginis</i> (ind/1000 m ³) en el Pacífico colombiano	47
27	Distribución de <i>Lestrigonus bengalensis</i> (ind/1000 m ³) en el Pacífico colombiano	48
28	Distribución de <i>Lestrigonus schizogeneios</i> (ind/1000 m ³) en el Pacífico colombiano	49
29	Distribución de <i>Phronimopsis spinifera</i> (ind/1000 m ³) en el Pacífico colombiano	50
30	Distribución de la biomasa en peso seco de los anfípodos hipéridos (mg/100 m ³) en el Pacífico colombiano	52
31	Distribución de la biomasa en peso seco del zooplancton (g/100 m ³) en el Pacífico colombiano	53
32	Media geométrica de la biomasa en peso seco del zooplancton entre épocas para el área total (a) y zonas (b). Los porcentajes arriba de las barras indican la porción correspondiente a los anfípodos hipéridos	54
33	Distribución de la abundancia total del zooplancton (ind/m ³) en el Pacífico colombiano	56

LISTA DE FIGURAS (continuación)

<i>Figura</i>		Página
34	Media geométrica de la abundancia total del zooplancton entre épocas para el área total (a) y zonas (b). Los porcentajes arriba de las barras indican la porción correspondiente a los anfípodos hipéridos	56
35	Abundancia relativa del zooplancton gelatinoso en el Pacífico colombiano	57
36	Media geométrica (\pm IC 95%) de la abundancia del zooplancton gelatinoso en el Pacífico colombiano	58
37	Índice Oceánico El Niño de la región 1+2 del Pacífico (0-10°S, 80-90°W). Las anomalías de temperatura representan episodios cálidos (ocre) y fríos (azules). Fuente: http://www.esrl.noaa.gov/psd/data/climateindices/list/index.html	68

LISTA DE TABLAS

<i>Tabla</i>		Página
I	Composición del ensamble de los anfípodos hipéridos en el Pacífico colombiano. MG: media geométrica (ind/1000 m ³), F: frecuencia de la presencia en las muestras (%)	30
II	Media geométrica (MG: ind/1000 m ³) de la abundancia de los anfípodos hipéridos entre épocas y zonas en el Pacífico colombiano	41
III	Comparación temporal (feb.07, sep.07, mar.08, sep.08) en la abundancia de las 34 especies de hipéridos más comunes en el Pacífico colombiano evaluada mediante la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis y la prueba a posteriori de Nemenyi-Dunn. Las especies están ordenadas por grupos en función de los resultados a posteriori. *diferencias significativas no reconocidas por la prueba a posteriori para un $p < 0.05$ (n = 124)	44
IV	Media geométrica del peso seco de los anfípodos hipéridos (mg/100 m ³) en el Pacífico colombiano	51
V	Media geométrica del peso seco del zooplancton (g/100 m ³) en el Pacífico colombiano	52
VI	Media geométrica de la abundancia del zooplancton (ind/ m ³) en el Pacífico colombiano	55
VII	Asociación entre la estructura de los ensambles de hipéridos y los parámetros oceanográficos en el Pacífico colombiano evaluada mediante la rutina Bioenv. 1: temperatura 6 m; 2: temperatura 30 m; 3: salinidad 6 m; 4: salinidad 30 m	59
VIII	Correlación de Spearman (r_s) entre la abundancia total de los anfípodos hipéridos y los gelatinosos del zooplancton en el Pacífico colombiano. Gelatinosos: suma de todo el zooplancton gelatinoso. *significativo $p < 0.01$. n = 124	59
IX	Correlación de Spearman entre la abundancia de 12 especies de anfípodos hipéridos (frecuencia > 50%) y los gelatinosos del zooplancton en el Pacífico colombiano. Gelatinosos: suma de todo el zooplancton gelatinoso. *significativo $p < 0.01$. n = 124	61

I. INTRODUCCIÓN

El suborden Hyperiidea incluye los anfípodos que son exclusivamente marinos y pelágicos (Vinogradov *et al.* 1996), y que se caracterizan por ser principalmente oceánicos, así como por presentar durante alguna etapa de su ciclo de vida una asociación simbiótica (o en algunos casos parasítica) con organismos gelatinosos del zooplancton como salpas, doliolidos, ctenóforos y sifonóforos (Harbison *et al.* 1977; Madin y Harbison, 1977; Laval, 1980; Gasca y Haddock, 2004). Los hipéridos son un componente importante dentro de los crustáceos del zooplancton, particularmente en zonas templadas y polares, ya que ocupan el tercer lugar en abundancia después de los copépodos y los eufausiáceos (Bowman, 1973; Vinogradov *et al.* 1996). Para estas zonas se ha reportado que algunas especies constituyen un eslabón fundamental en la transferencia de energía en el ecosistema pelágico (Yamada y Ikeda, 2006; Dalpadado *et al.* 2008), llegando a ser un componente importante en la dieta de invertebrados, estadios tempranos de algunas especies de peces, aves marinas y cetáceos (e.g. Bocher *et al.* 2001; Dauby *et al.* 2003; Satoh, 2004). Por este motivo, gran parte del conocimiento sobre la ecología de los anfípodos hipéridos proviene de estudios realizados en estas regiones.

Para el Pacífico Oriental, la mayor parte del conocimiento sobre la biología y ecología de los hipéridos proviene de estudios realizados en zonas templadas como el Golfo de Alaska y el sector norte de la Corriente de California (Brusca, 1967a.b, 1981; Lorz y Percy, 1975; Lavaniegos y Ohman, 1999, 2003), así como de estudios realizados en zonas subtropicales como el sector sur de la Corriente de California (Lavaniegos y Hereu, 2009), el Golfo de California (Siegel-Causey, 1982), y los giros centrales del Pacífico norte (Shulenberger, 1977) y sur (Vinogradov, 1991). Igualmente, para estas zonas (e.g. Corriente de California) se ha reportado que los hipéridos son un componente importante en la dieta de juveniles de peces, como por ejemplo el salmón (e.g. Emmett *et al.* 1986; Schabetsberger *et al.* 2003).

Por el contrario, el conocimiento de este grupo en zonas tropicales es limitado, aunque se ha realizado un mayor esfuerzo de estudio en aguas tropicales del Atlántico occidental (Vinogradov, 1999; Gasca y Shih, 2001; Gasca, 2003a,b; Gasca, 2004; Gasca y Suárez-Morales, 2004; Díaz y Martín, 2005; Gasca *et al.* 2009). En contraste, las aguas del Pacífico ecuatorial (Répelin, 1978) y del Pacífico Oriental Tropical (POT) han recibido menor atención. El conocimiento que se tiene de los hipéridos en la red trófica para aguas del Pacífico central y occidental, se limita al estudio realizado por Répelin (1978), quien encontró altas frecuencias de hipéridos en el contenido estomacal de peces micronectónicos (e.g. *Anoplogaster cornutus*, *Brama orcini* y *Sternoptyx diaphana*) (> 90%) y de grandes peces como el atún (*Thunnus albacares* y *T. alalunga*) y los lanzones (*Alepisaurus ferox*) (36 - 50%). Específicamente para el POT, los estudios realizados han sido locales, destacándose los trabajos de Gasca y Franco-Gordo (2008) y Gasca *et al.* (2010) en el Pacífico de México (Bahía Banderas y costa de Jalisco-Colima, respectivamente), Salmán-Palacios (1985) y Gasca (2009a) en Costa Rica (Domo de Costa Rica y Bahía Culebra, respectivamente), y el de Valencia y Giraldo (2009) en la costa norte de Colombia.

El Pacífico colombiano se encuentra ubicado dentro de la Ensenada de Panamá, región donde las condiciones oceanográficas varían estacionalmente como consecuencia de la oscilación de la Zona de Convergencia Intertropical (ZCIT) (Forsbergh, 1969; Amador *et al.* 2006), así como por la presencia de eventos de surgencia que tienen lugar entre enero y abril debido al efecto del chorro de viento de Panamá (Rodríguez-Rubio *et al.* 2003; Willet *et al.* 2006). Considerando que los hipéridos son altamente sensibles a las variaciones de temperatura (Lavaniegos y Ohman, 1999), es probable que la estructura de este ensamble cambie significativamente entre el periodo hidrológico frío (enero-abril) y cálido (mayo-diciembre) característicos de la región. Sin embargo, el desconocimiento general de las especies presentes en el POT, así como la falta de información sobre su abundancia en el ambiente pelágico del Pacífico colombiano, no permite inferir cual podría ser el papel ecológico de este grupo taxonómico. En este contexto, el objetivo del presente estudio fue evaluar la variación de la estructura de los ensambles de los anfípodos hipéridos en el Pacífico colombiano considerando la dinámica oceanográfica local.

I.1.0 Antecedentes

I.1.1 Condiciones oceanográficas

El Pacífico Oriental Tropical (POT) comprende un área altamente dinámica estando sus límites definidos al norte por la Corriente de California, al sur por la Corriente de Humboldt, al este por el continente americano y al oeste por los 150 grados de longitud (Wyrcki, 1966; Fiedler y Talley, 2006). La estructura térmica del POT se caracteriza por su relativa estabilidad a lo largo del año, así como por presentar una termoclina somera permanente (Wyrcki, 1966). En las aguas superficiales del POT se encuentran cuatro tipos de masas de agua: Agua Tropical Superficial (TSW) ($T > 25^{\circ}\text{C}$ y $\text{Sal} < 34$); Agua Subtropical Superficial (STSW) ($\text{Sal} > 35$); Agua Ecuatorial Superficial (ESW) ($T < 25^{\circ}\text{C}$ y $\text{Sal} > 34$); y Agua Superficial proveniente de las corrientes de California y Humboldt con bajas temperaturas y bajas salinidades (Wyrcki, 1966; Fiedler y Talley, 2006) (figura 1).

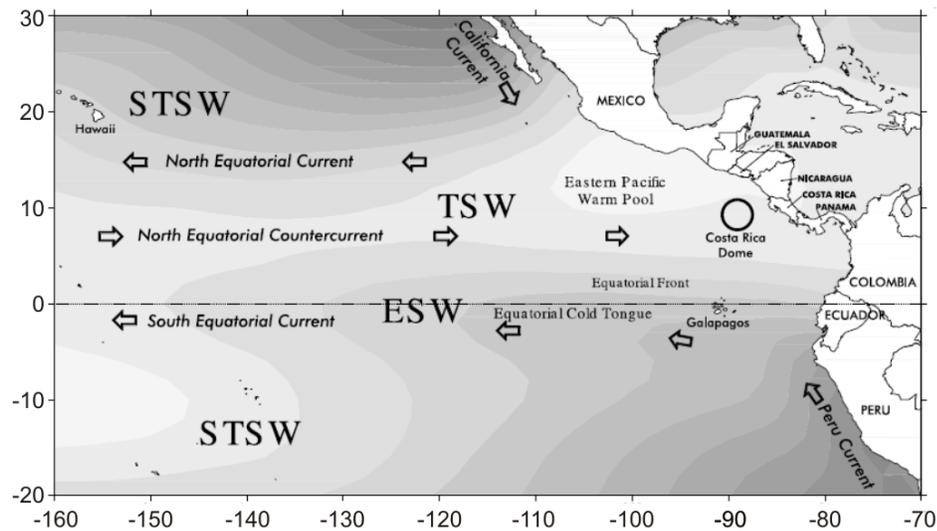


Figura 1. Masas de agua y principales corrientes que afectan el Pacífico oriental tropical. Fuente: Fiedler y Talley (2006)

Específicamente para la Cuenca Pacífica Colombiana (CPC), la circulación, corrientes, clima y productividad se encuentran modulados principalmente por la migración estacional de la Zona de Convergencia Intertropical (ZCIT), así como por la presencia estacional del

jet de Panamá (Forsbergh, 1969; Rodríguez-Rubio *et al.* 2003). La ZCIT se ubica $\sim 3^{\circ}\text{N}$ durante febrero y marzo, cuando los vientos del sureste están debilitados (Alisios del sur) y los del noreste fortalecidos (Alisios del Norte). La diferencia de presión entre el Caribe (alta presión) y el POT (baja presión) inducen la formación de fuertes vientos (velocidad $\bar{X} = 3.5 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$, máxima = $7 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$) que pasan a través del Istmo de Panamá, formando el jet de Panamá (Amador *et al.* 2006; Devis-Morales *et al.* 2008). La circulación durante este periodo en la CPC está controlada por un giro anticiclónico en la zona occidental y un giro ciclónico en la zona oriental; ambos giros forman en la parte central (81°W) una fuerte corriente hacia el sur, Corriente superficial del Jet de Panamá, con velocidades promedio de $60 \text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$ (figura 2A) (Rodríguez-Rubio *et al.* 2003; Devis-Morales *et al.* 2008). A su vez, la formación del giro ciclónico trae consigo aguas subsuperficiales frías y productivas, que se reflejan en mayores biomásas de fitoplancton (Rodríguez-Rubio y Stuardo, 2002; Pennington *et al.* 2006), zooplancton (Fernández-Álamo y Färber-Lorda, 2006) y peces (Forsbergh, 1969). En contraste, de mayo a noviembre (ZCIT $\sim 10^{\circ}\text{N}$) se presenta en la región la influencia de los vientos del sureste con velocidades promedio de $6.4 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ (máximo: $8.0 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$), así como la formación de un giro anticiclónico centrado en los 5.5°N y 79.5°W con velocidades promedio de $40 \text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$ (figura 2B). Este giro presenta aguas cálidas en su núcleo y aguas frías en el sur (Amador *et al.* 2006; Rodríguez-Rubio *et al.* 2003; Devis-Morales *et al.* 2008).

Las principales corrientes superficiales que afectan la CPC son la Corriente Ecuatorial del Norte, la Contracorriente Ecuatorial, la Corriente de Humboldt y la Corriente de Colombia. Esta última fluye a lo largo de la costa en dirección norte-noroeste, y se presenta con máxima intensidad entre Cabo Manglares (1.6°N) y Punta Cocos (3°N) (Cantera, 1993). La temperatura superficial del mar (TSM) en la CPC varía poco y la columna de agua se mantiene fuertemente estratificada a lo largo del año (con la termoclina a 50 y 20 m en mayo-noviembre y diciembre-abril, respectivamente). Los valores máximos de la TSM ($> 26^{\circ}\text{C}$) se presentan de junio a noviembre, mientras que los mínimos ($< 25^{\circ}\text{C}$) se presentan durante febrero y marzo (Rodríguez-Rubio y Stuardo, 2002; Tejada *et al.* 2003). Así mismo, esta región se caracteriza por presentar las salinidades superficiales más bajas de

todo el POT (29-31) (Fiedler y Talley, 2006), con un fuerte gradiente costa-oceano como consecuencia de los altos niveles de precipitación que exceden por mucho los niveles de evaporación (Amador *et al.* 2006). Los valores máximos de salinidad (> 33) se presentan entre febrero y abril, mientras que los mínimos (< 31) se presentan de agosto a octubre (Tejada *et al.* 2003). La concentración de la clorofila-*a* superficial en la CPC presenta valores mayores a los $20 \text{ mg}\cdot\text{m}^{-3}$ durante marzo y abril, disminuyendo a menos de $0.04 \text{ mg}\cdot\text{m}^{-3}$ de junio a noviembre (Rodríguez-Rubio y Stuardo, 2002).

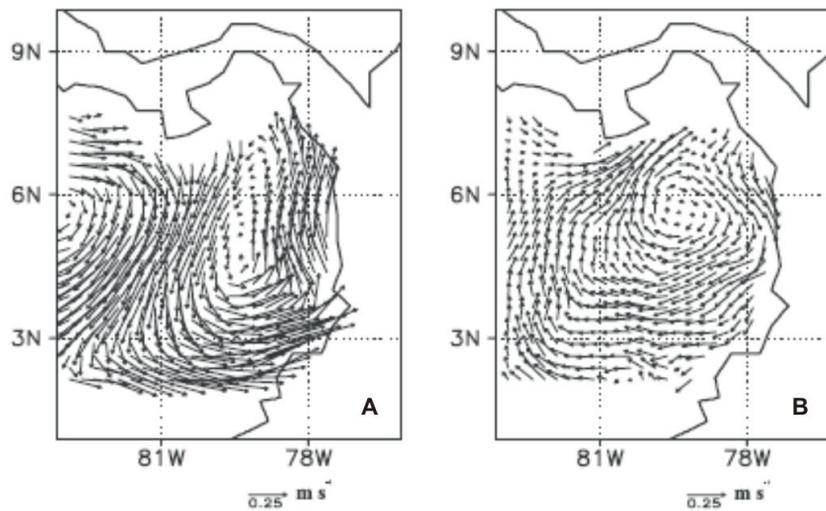


Figura 2. Circulación geostrófica en la cuenca del Pacífico colombiano. A) febrero a marzo. B) julio a septiembre. Fuente: Rodríguez-Rubio *et al.* (2003)

I.1.2 Biomasa y estructura de la comunidad del zooplancton

El conocimiento de la comunidad del zooplancton en el Pacífico Oriental Tropical (POT) se encuentra restringido a unas pocas regiones bien muestreadas como el Domo de Costa Rica y la región oceánica comprendida entre los 20°N - 20°S y 80°W - 130°W (Fernández-Álamo y Färber-Lorda, 2006). No obstante, regiones como la Ensenada de Panamá han recibido poca atención (Rodríguez-Rubio *et al.* 2003).

El primer parámetro que se reportó a gran escala en el POT fue la biomasa del zooplancton, la cual se encontró positivamente relacionada con la concentración de la clorofila, producción primaria y concentración de fosfato, e inversamente relacionada con la profundidad de la termoclina (Brandhorst, 1958; Reid, 1962; Blackburn *et al.* 1970). Pocos estudios han evaluado grupos específicos del zooplancton, destacándose los estudios ecológicos y biogeográficos de salpas (Esnal, 1976), eufausiáceos (Brinton, 1979), medusas (Segura-Puertas, 1984) y copépodos (Arcos y Fleminger, 1986). Sin embargo, aun faltan estudios que relacionen grupos específicos del zooplancton con los procesos de mesoescala que modulan la productividad en la región (Fernández-Álamo y Färber-Lorda, 2006). La mayor parte de las investigaciones se encuentran restringidas al Golfo de Tehuantepec (e.g. Fernández-Álamo, 1987; Segura-Puertas, 1987; Färber-Lorda *et al.* 1994; Fernández-Álamo *et al.* 2000; Färber-Lorda *et al.* 2004; Fernández-Álamo y Sanvicente-Añorve, 2005), y sólo recientemente se han desarrollado algunos estudios en el Golfo de Papagayo (Rodríguez-Sáenz y Segura-Puertas, 2009) y en el Golfo de Panamá (Miglietta *et al.* 2008).

Específicamente, para la Cuenca del Pacífico Colombiano (CPC) no existen series de tiempo que permitan identificar patrones temporales o espaciales de la biomasa o de la estructura de la comunidad del zooplancton. Sin embargo, esfuerzos específicos han permitido establecer valores puntuales de biomasa. Por ejemplo, Murcia y Giraldo (2007) reportaron para septiembre de 2004 un peso húmedo medio del zooplancton de $12 \text{ g} \cdot 100 \text{ m}^{-3}$, mientras que para marzo de 2006 Martínez-Aguilar *et al.* (2007) estimaron el peso seco medio del zooplancton en $5 \text{ g} \cdot \text{m}^{-3}$. En cuanto a la estructura de la comunidad, la mayoría de los estudios en la CPC se han centrado en el análisis de grandes grupos taxonómicos (Giraldo y Gutiérrez, 2007; Martínez-Aguilar *et al.*, 2007; Murcia y Giraldo, 2007; Valencia, 2007), mientras que algunos han presentado un análisis más detallados sobre la composición de grupos específicos como larvas de peces y organismos gelatinosos (e.g. Mauna, 1994; Escarria *et al.*, 2006; Martínez-Aguilar *et al.* 2010).

La comunidad del zooplancton en la CPC se caracteriza por una alta variedad de grupos taxonómicos, siendo los copépodos el grupo dominante conformando entre el 66 y el 75%

de la comunidad (Giraldo y Gutiérrez, 2007; Murcia y Giraldo, 2007; Valencia, 2007). Después de los copépodos, le siguen en abundancia los quetognatos, apendicularias y ostrácodos. Entre los grupos menos estudiados en el POT está el de los anfípodos hipéridos. Estos peracáridos en zonas tropicales se caracterizan por presentar abundancias bajas pero diversidades altas (Vinogradov, 1999). En la CPC, tanto Murcia y Giraldo (2007) como Martínez-Aguilar *et al.* (2007), destacan la alta frecuencia de aparición de los hipéridos en el zooplancton estando presentes en el 100% de las muestras analizadas. Por el contrario, en términos de abundancia, los hipéridos representan tan sólo el 1% del total de la comunidad durante septiembre (Giraldo y Gutiérrez, 2007; Murcia y Giraldo, 2007; Valencia, 2007), aumentando su contribución durante marzo al 2% de la comunidad (Martínez-Aguilar *et al.* 2007).

Es importante destacar que la mayoría de los estudios a nivel de grandes grupos o a nivel de especie del zooplancton tanto en la CPC como en el POT han evaluado las posibles relaciones con las condiciones oceanográficas en momentos aislados durante el año, sin considerar la variación en la estructura de la comunidad durante el ciclo estacional. Menos aún se cuenta con series de tiempo que permitan evaluar cambios a largo plazo.

I.1.3 Hipéridos en el Pacífico oriental y regiones adyacentes

Existen diversos estudios de carácter taxonómico sobre los hipéridos en el Pacífico oriental, destacándose los realizados por Bowman (1960, 1973, 1978) para los géneros *Parathemisto*, *Hyperia* y *Primno*, así como los realizados por Shih (1991), y Shih y Hendrycks (2003), para los géneros *Phronima* y *Vibilia* respectivamente. Los primeros estudios sobre la ecología de los anfípodos hipéridos del Pacífico oriental se realizaron principalmente en las regiones templadas y subtropicales del hemisferio norte. Entre estos se destacan los realizados por Brusca (1967a,b), quien describió la composición, distribución vertical y ciclo reproductivo de los hipéridos frente al sur de California. Este autor encontró que las mayores abundancias de los hipéridos se registraron en aguas someras durante la noche, y que el mayor número de hembras ovígeras ocurrió durante el verano y otoño, mientras que la mayor proporción de juveniles en la primavera.

Posteriormente, Lavaniegos y Ohman (1999) analizaron los cambios a largo plazo del ensamble de hipéridos frente al sur de California durante el periodo 1951-1998, encontrando que valores mayores de abundancia y diversidad estuvieron asociados a un periodo o régimen frío (1951-1974), comparado con un régimen cálido entre 1979 y 1998. Adicionalmente, encontraron que la variación en la abundancia de los hipéridos estuvo correlacionada con la variación en la abundancia de los posibles organismos gelatinosos que estos utilizan como hospederos. Por su parte, Lavaniegos y Hereu (2009) analizaron la variación estacional de la abundancia y diversidad de los hipéridos frente a la región de Baja California, y establecieron además la influencia de estructuras de mesoescala. Estas autoras encontraron una alta riqueza de especies ($S = 115$), así como una alta variación en la abundancia, con los valores más bajos durante enero y los más altos durante octubre. Así mismo, mediante índices de similitud encontraron que la composición taxonómica de los hipéridos se asoció con las estructuras de mesoescala, con un grupo de especies característico del flujo principal de la Corriente de California (*Vibilia armata*, *Eupronoe minuta* y *Primno brevidens*). Además encontraron una alta correlación entre la abundancia de los hipéridos y la abundancia de las salpas.

Para la región del Golfo de California en un estudio basado principalmente en los cruceros CALCOFI de 1956 y 1957, Siegel-Causey (1982) encontró que las especies de hipéridos más abundantes durante todo el año fueron *Lestrignonus bengalensis*, *Primno brevidens*, *Lestrignonus shoemakeri* y *Vibilia armata*. Parte de estos resultados fueron publicados por Brinton *et al.* (1986), mostrando que 22 de las 36 especies registradas permanecían en la entrada del golfo durante el invierno y la primavera, y avanzaban hacia el interior del golfo durante el verano. Para esta misma región, Gasca y Haddock (2004) reportaron 14 asociaciones simbióticas entre hipéridos y organismos gelatinosos del zooplancton. Así mismo, Gasca (2009b) realizó una revisión del listado de especies de hipéridos en aguas del Pacífico mexicano, encontrando un total de 150, registrándose la mayoría en la región del Golfo de California, probablemente como consecuencia del mayor esfuerzo de análisis en esta área.

Los hipéridos también se han estudiado en relación con la circulación superficial del mar. En el giro central del Pacífico norte fueron estudiados intensivamente por Shulenberger (1976, 1977, 1978, 1979, 1980, 1982) quien reportó la composición de especies, abundancia, migración vertical, estado reproductivo de las hembras, así como el agrupamiento entre las especies y la relación con algunos parámetros oceanográficos. Para esta región, los hipéridos fueron el quinto grupo en abundancia al conformar del 4 al 7% del total de la comunidad del zooplancton, y estuvieron representados por un total de 83 especies, siendo *Primno rectimanus* (= *P. latreillei*) e *Hyperietta vosseleri* las más abundantes. Así mismo, la mayoría de los hipéridos en esta región tiende a permanecer en los 100 primeros metros de profundidad, con un pico de abundancia entre los 50 a 75 m en el día, y un ascenso en horas de la noche, representado por un pico de abundancia entre los 0 a 25 m de profundidad.

En el Pacífico Oriental Tropical (POT) ha habido un menor interés en el estudio de la composición y ecología de los anfípodos hipéridos. La mayoría de los estudios han sido puntuales y sin continuidad, situación que es general para aguas tropicales a nivel mundial (Vinogradov, 1999). Entre los pocos estudios desarrollados en el POT se destaca el realizado en Bahía Banderas (México) por Gasca y Franco-Gordo (2008), quienes encontraron un total de 20 especies, siendo *Lestrignonus bengalensis* e *Hyperioides sibaginis* las más abundantes. Recientemente, Gasca *et al.* (2010) estudiaron la fauna de hipéridos frente a las costas de Jalisco y Colima (México) durante El Niño 1997-1998, al cual atribuyeron la ocurrencia de 16 de los 18 nuevos registros para la zona. En el Domo de Costa Rica, Salmán-Palacios (1985) reportó 18 especies de hipéridos, no obstante existen dudas sobre su identificación (Gasca, 2009a). El registro más confiable para esta región es el realizado por Gasca (2009a) en Bahía Culebra, quien reportó 34 especies. Para el Pacífico colombiano actualmente sólo existe un estudio acerca de la composición y abundancia de los hipéridos, el cual fue realizado en la región costera norte (Valencia y Giraldo, 2009). Estos autores reportaron 20 especies de hipéridos, siendo *L. bengalensis* y *H. sibaginis* las más abundantes. Las abundancias totales de hipéridos en esta región fueron

inesperadamente altas teniendo en cuenta el carácter costero de la zona de estudio y las bajas salinidades registradas (salinidad promedio de 25).

Otro estudio a mayor escala que merece atención es el realizado por Répelin (1978) para el Pacífico occidental y central. En dicho estudio se recolectaron muestras con diferentes tipos de redes (IKMT, cierre-apertura, neuston) a lo largo del ecuador entre los 90°W y 160°E, y se analizaron contenidos estomacales de peces, rebelando la importancia de los hipéridos en la dieta de peces tropicales de regiones oceánicas. Por su parte, para las costas de Valparaíso en la Corriente de Humboldt, Meruane (1980) estudió la composición taxonómica de los hipéridos reportando un total de 14 especies, mientras que Vinogradov (1991) para el giro central del Pacífico sur, reportó un total de 119 especies de hipéridos, siendo *Phronima atlantica*, *Anchylomera blossevillei*, *Phronimella elongata* y *Primno brevidens* las más abundantes.

I.2.0 Hipótesis

La diversidad y la abundancia de los hipéridos en el Pacífico de Colombia, así como la proporción de estos con respecto a la abundancia del total de la comunidad del zooplancton, probablemente presentarán valores mayores durante la época seca (agua fría y productiva) y en ambientes oceánicos.

I.3.0 Objetivos

Objetivo General

Evaluar la variación temporal y espacial de la estructura de los ensambles de los anfípodos hipéridos en el Pacífico colombiano en relación con la dinámica oceanográfica local durante 2007-2008. Se consideraron dos periodos hidrográficos (agua fría *vs* agua cálida), así como dos zonas (nerítica *vs* oceánica).

Objetivos Específicos

- Describir la variación espacio-temporal de la estructura de los ensambles de hipéridos (composición de especies, abundancia y diversidad).
- Establecer el aporte relativo en abundancia y biomasa de los hipéridos a la comunidad del zooplancton.
- Evaluar el grado de asociación entre las condiciones oceanográficas de temperatura y salinidad y la estructura de los ensambles de hipéridos.
- Evaluar el grado de asociación entre la abundancia de los grupos gelatinosos del zooplancton (salpas, doliolidos, hidromedusas, sifonóforos y ctenóforos) y los ensambles de hipéridos.

II. METODOLOGÍA

II.1.0 Área de estudio

La Cuenca Pacífica Colombiana (CPC) ($1^{\circ}30'N$ - $7^{\circ}10'N$ y $77^{\circ}40'W$ - $84^{\circ}00'W$) se encuentra ubicada dentro de la Ensenada de Panamá, la cual incluye las costas de Panamá, Colombia y Ecuador (figura 3). Los límites geográficos de la CPC son al norte las aguas del Golfo de Panamá, al este el litoral occidental de Colombia, al sur las aguas de la costa ecuatoriana, y al oeste las aguas territoriales de Panamá y el océano Pacífico (Cantera, 1993; Tejada *et al.* 2003).

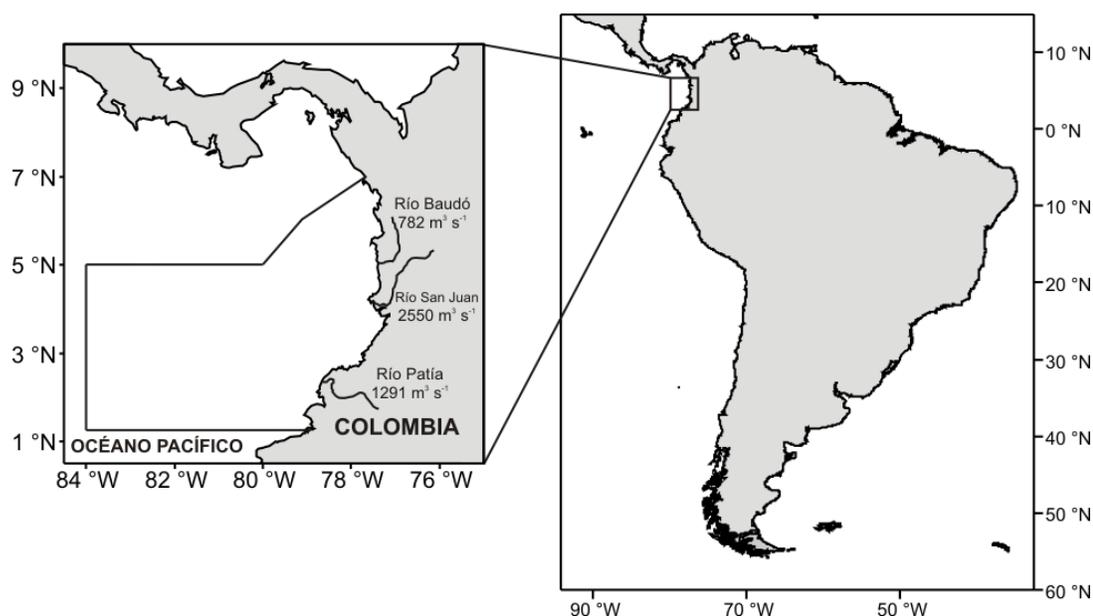


Figura 3. Ubicación de la Cuenca Pacífica Colombiana. Adicionalmente, se muestra los principales ríos que desembocan en la CPC con el valor promedio del caudal (Restrepo y Kjerfve, 2000)

II.2.0 Procedimiento de muestreo

Las muestras de zooplancton así como los datos físico-químicos fueron obtenidos durante las campañas oceanográficas PACÍFICO XLIV (24/01/2007 al 16/02/2007), PACÍFICO XLV – ERFEN XLIII (03/09/2007 al 28/09/2007), PACÍFICO XLVI (09/03/2008 al 28/03/2008), y PACÍFICO XLVII – ERFEN XLIV (07.09.2008 al 26.09.2008) a bordo de

los Buques Oceanográficos de la Armada Nacional de Colombia *ARC-Providencia* y *ARC-Malpelo*. Estas campañas fueron realizadas por la Dirección Nacional Marítima (DIMAR) y el Centro de Investigaciones Oceanográficas e Hidrográficas del Pacífico (CCCP) en el marco del programa “Estudio Regional del Fenómeno de El Niño – ERFEN”.

Los cruceros oceanográficos durante el 2007 tuvieron una duración de 25 días en donde se siguió una grilla de 74 estaciones físicas, de las cuales 37 fueron biológicas. De estas 37 estaciones, 15 correspondieron a la grilla Cuenca Pacífica Colombiana (CPC), 12 correspondieron a la grilla Corriente de Colombia (CC), y 10 estaciones fueron compartidas entre las dos grillas (figura 4, anexo I). Por problemas logísticos durante febrero de 2007 no se realizó la estación CPC 49, mientras que durante septiembre de 2007 no se realizaron las estaciones CPC 107 y CPC 109. Durante el 2008 los cruceros oceanográficos tuvieron una duración de 20 días, en donde se siguió una grilla de 44 estaciones físicas correspondientes a la grilla CPC. De estas 44 estaciones, 26 fueron biológicas (figura 4, anexo I).

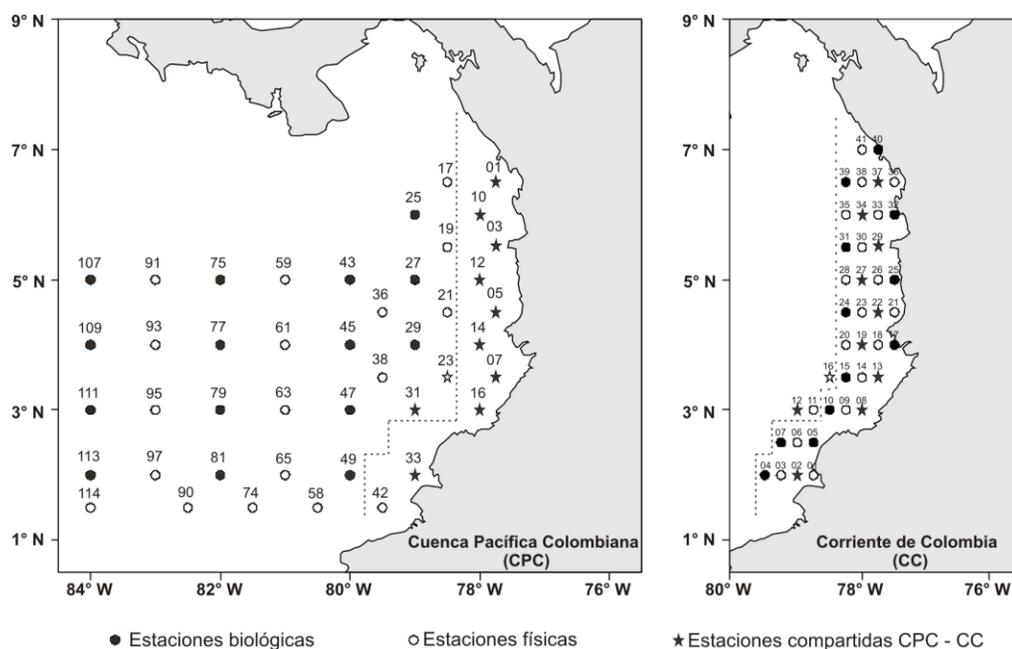


Figura 4. Grilla base Cuenca Pacífica Colombiana (CPC) y Corriente de Colombia (CC). La línea punteada delimita las estaciones consideradas como neríticas y oceánicas

II.2.1 Datos físico-biológicos

Con el objetivo de realizar una descripción general de las condiciones hidrográficas durante el periodo de estudio, se registró en cada una de las estaciones la temperatura y la salinidad hasta los 500 metros de profundidad, para lo cual se utilizó un CTD Seabird-19 acoplado a un carrusel oceanográfico. Adicionalmente, en cada una de las estaciones biológicas se obtuvieron muestras discretas de agua con botellas Niskin de 10 litros a ocho profundidades estándar (0, 10, 20, 30, 50, 75, 100, 150 m), con el fin de cuantificar la concentración de la clorofila-*a in vivo* como un indicador de la productividad primaria del sistema. La clorofila-*a in vivo* se cuantificó utilizando un fluorómetro portátil Aquafluor Turner Designs® previamente calibrado, a partir de alícuotas de agua de aproximadamente 10 ml (Lorenzen, 1966).

II.2.2 Muestras de zooplancton

Las muestras de zooplancton se obtuvieron en cada una de las estaciones biológicas, para lo cual se realizaron arrastres verticales de 200 m a superficie utilizando una red bongo de 30cm de diámetro, 250 μ m de ojo de malla, provista de un flujómetro digital General Oceanics. La duración promedio de los arrastres fue de 15 minutos y una vez obtenidas las muestras se procedió a preservar uno de los copos en formaldehído al 4% y el otro en un congelador a -20°C.

II.3.0 Fase de laboratorio

El análisis de las muestras de zooplancton se llevó a cabo en el Laboratorio de Ecología Animal de la Universidad del Valle, Cali - Colombia. La biomasa del zooplancton se cuantificó a partir de las muestras congeladas, para lo cual primero se procedió a separar el total de los hipéridos presentes en la muestra, y posteriormente se estimó el peso húmedo y el peso seco tanto de los hipéridos como del total de la comunidad del zooplancton. Para obtener el peso húmedo de los hipéridos se utilizaron pedazos de papel aluminio (aproximadamente 2 x 2 cm), los cuales fueron lavados previamente con agua destilada, quemados (480°C, 5 horas) y pesados. El peso seco de los hipéridos se obtuvo sometiendo las muestras a 60°C durante 24 horas. Para obtener el peso húmedo de la comunidad del

zooplancton se procedió a filtrar las muestras al vacío a través de filtros Whatman GF/F (diámetro de 4.7 cm, poro 0.7μ) previamente pesados y quemados (480°C , 5 horas). Para obtener el peso seco se eliminó el exceso de agua sometiendo las muestras a 60°C durante 24 horas en un horno eléctrico (Harris *et al.* 2000). Los pesos se obtuvieron utilizando una balanza analítica Denver Instrument (± 0.0001 g).

La cuantificación de la abundancia total de la comunidad del zooplancton en cada uno de los cruceros se realizó a partir de $\frac{1}{2}$ a $\frac{1}{8}$ de las muestras formalizadas. Para esto se establecieron previamente 16 grupos taxonómicos, los cuales fueron identificados con base en las claves de Boltovskoy (1999). Los datos de los conteos fueron obtenidos a partir de los informes técnicos de cada uno de los cruceros (Giraldo y Martínez-Aguilar, 2007; Giraldo *et al.* 2007; Martínez-Aguilar y Giraldo, 2008; Giraldo *et al.* 2008).

Para el análisis taxonómico de los anfípodos hipéridos primero se procedió a separar el total de los hipéridos de las muestras formalizadas. Posteriormente, se procedió a identificarlos con base en las claves taxonómicas de Bowman (1973), Shih (1991), Vinogradov *et al.* (1996), Shih y Hendryckx (2003), Zeidler (2004) y Zeidler (2009). Los conteos se estandarizaron con base en el volumen de agua filtrada a ind/1000 m³.

II.4.0 Análisis de datos y análisis estadísticos

II.4.1 Vientos y circulación

La representación gráfica del campo de viento y circulación superficial en la zona de estudio fueron proporcionados por el Centro de Investigaciones Hidrográficas y Oceanográficas del Pacífico (CCCP-DIMAR). La velocidad superficial del viento se obtuvo semanalmente con una resolución espacial de $0.25^{\circ} \times 0.25^{\circ}$ utilizando los datos del satélite QuikScat (Escaterómetro de microondas SeaWinds del satélite QuikBird), descargados de la base de datos del Sistema de Sensoramiento Remoto (www.ssmi.com). Para establecer el campo de circulación superficial se aplicó el método geostrófico a partir de los registros de temperatura y salinidad obtenidos con el CTD hasta los 500 m de profundidad. Para dicho cálculo se tuvo en cuenta también la contribución de las estaciones

someras mediante el cálculo del espesor de la capa inmediatamente anterior ($\sum dt = dh$), estimando así la altura dinámica entre niveles consecutivos para obtener la altura dinámica total.

II.4.2 Temperatura, salinidad y clorofila integrada

Se evaluó la variación vertical de la temperatura y la salinidad mediante perfiles desde la superficie hasta los 200 m. Adicionalmente, se describió la variación temporal y espacial de estos parámetros a partir de diagramas de contorno utilizando el método de interpolación *Krigin*, adicionando un polígono de blanqueo para evitar la extrapolación por fuera del rango de datos en la zona costera (SURFER 9.0). La variación temporal de la profundidad de la termoclina se evaluó utilizando la profundidad de la isoterma de los 20°C ($Z_{20^{\circ}\text{C}}$), ya que de acuerdo con Kessler (1990) esta referencia térmica es conveniente para establecer la profundidad de la termoclina en el Pacífico tropical. Para evaluar la variación temporal en las masas de agua durante el periodo de estudio, se graficó la relación entre la temperatura y la salinidad hasta los 500 m a partir de diagramas T-S (Ocean Data View 4.0; Schlitzer, 2010). Finalmente, se realizaron mapas de contorno para evaluar la variación temporal y espacial de la clorofila integrada desde la superficie hasta los 150 m, cuantificada a partir de la concentración de la clorofila-*a in vivo*.

Dado que la mayor variación en la temperatura y la salinidad a través del estudio ocurrió a profundidades menores a los 50 m, la descripción y análisis estadísticos se realizaron sólo para los 6 y 30 metros de profundidad. Se utilizó el análisis no paramétrico de Kruskal-Wallis para evaluar las diferencias entre los cuatro periodos de muestreo de cada variable física (temperatura, salinidad, profundidad de la termoclina, clorofila α ; STATISCA 7.0). Cuando se encontraron diferencias significativas se realizó la prueba de comparación múltiple para rangos de Nemenyi-Dunn. Debido a que los datos no presentaron distribución normal y/o homogeneidad de varianzas, los resultados se presentan en términos de la mediana (MN).

II.4.3 Estructura de los ensambles de anfípodos hipéridos

Para describir la estructura de los ensambles de los anfípodos hipéridos se evaluó inicialmente la representatividad del muestreo mediante una curva de acumulación de especies. Para esto, se utilizó el método MaoTau, el cual mediante interpolación produce una curva suavizada por rarefacción del número de especies observadas (S_{obs}) (Colwell *et al.* 2004). Adicionalmente, se estimó el número de especies esperadas en el área de estudio (extrapolación de la riqueza total) mediante los estimadores de riqueza Bootstrap, el cual se basa en la proporción de muestras que contienen cada especie, y el estimador Chao2, el cual se basa en la distribución de las especies entre las muestras (ESTIMATES 8.2; Colwell, 2009). Posteriormente, se evaluó la variación temporal (época seca vs lluvias) y espacial (zona nerítica vs oceánica) en la diversidad del ensamble, a partir de la variación de los índices de diversidad de Shannon-Wiener ($H' - \log e$) y de dominancia de Simpson (D) (PRIMER 6.1.13; Clarke y Warwick, 2001).

Se evaluó el porcentaje de similitud del ensamble considerando las diferencias hidrológicas (época seca y de lluvias) y espaciales (zona nerítica y oceánica) a partir del índice de similitud de Bray-Curtis. Para ambos análisis se trabajó con una base de datos que combinó el total de las muestras analizadas, seleccionando inicialmente las especies más comunes que presentaron una frecuencia mayor al 15% en por lo menos uno de los cruceros analizados. Esto se realizó con el fin de evitar que especies en las cuales sólo se registró un individuo o que presentaron frecuencias bajas enmascaren las relaciones entre las diferentes épocas.

La matriz de similitud se evaluó mediante análisis de clasificación (Cluster) y ordenación (nMDS), para lo cual los datos fueron previamente transformados ($\log X+1$), disminuyendo así el efecto de las especies abundantes y dándole mayor importancia a las especies raras (Clarke y Warwick, 2001). El agrupamiento (cluster) se realizó con el método de enlace por grupos promediados, y la validez entre las uniones obtenidas se evaluó mediante la rutina Simprof (PRIMER 6.1.13, Clarke y Warwick, 2001).

Por su parte, el análisis no métrico multidimensional (nMDS) se realizó con el objetivo de representar gráficamente las relaciones en la estructura del ensamble (Clarke, 1993). Es importante tener en cuenta que las relaciones obtenidas con valores de stress en el rango entre 0.2 y 0.3 deben ser tratadas con precaución, y por lo tanto, los grupos formados se corroboraron con los obtenidos en el análisis de Cluster (Clarke y Warwick, 2001). A partir de estos grupos, se evaluó cuáles especies contribuyeron a la similitud dentro de los grupos o a la disimilitud entre grupos mediante la rutina Simper (PRIMER 6.1.13). Para el análisis gráfico de la similitud, se consideraron únicamente las tres primeras especies que presentaban el mayor aporte a la similitud de cada grupo, así como los grupos que estuviesen conformados por más de dos estaciones.

II.4.4 Abundancia y biomasa de los anfípodos hipéridos

La variación en la abundancia y biomasa de los anfípodos hipéridos se describió utilizando la media geométrica como medida de tendencia central, debido a la alta variabilidad obtenida en los registros. Para evaluar gráficamente la variación en la distribución de la biomasa, la abundancia total y de la abundancia de las especies comunes (presencia > 15% en uno o más cruceros) se realizaron diagramas de distribución (SURFER 9.0). Estadísticamente la variación temporal y espacial de la biomasa, abundancia total y abundancia de las especies comunes de los hipéridos se evaluó mediante los análisis no paramétricos de Kruskal-Wallis y Mann-Whitney. Cuando se encontraron diferencias significativas se realizó la prueba de comparación múltiple para rangos de Nemenyi-Dunn. (STATISTICA 7.0). Estos análisis también fueron realizados para los datos de biomasa y abundancia total del zooplancton.

II.4.5 Relación de los hipéridos con las variables físicas y biológicas

Se evaluó la asociación entre la estructura de los ensambles de hipéridos y los parámetros oceanográficos (temperatura y salinidad) mediante la rutina Bioenv (PRIMER 6.1.13). Esta rutina multivariada maximiza el rango de correlación entre la matriz biológica, generada a partir del índice de similitud de Bray-Curtis, y la matriz de los parámetros ambientales,

generada a partir de distancia Euclidiana, estableciendo un coeficiente de correlación de Spearman (ρ_s).

Se utilizó el análisis de correlación por rangos de Spearman (r_s) para evaluar la asociación entre la abundancia total de los hipéridos y la abundancia total de los organismos gelatinosos (medusas, sifonóforos, ctenóforos, dolioidos y salpas) (STATISTICA 7.0). Así mismo, se utilizó el criterio de Bonferroni para corregir el nivel de alfa ($\alpha' = \alpha/k$) cuando se evalúan múltiples asociaciones (k = número de posibles correlaciones). Los análisis de correlación fueron realizados para las especies que presentaron una frecuencia mayor al 50% en por lo menos alguno de los cruceros.

III. CONDICIONES OCEANOGRÁFICAS EN EL PACÍFICO COLOMBIANO DURANTE 2007-2008

III.1.0 Vientos y circulación

La circulación del viento para la Cuenca Pacífica Colombiana (CPC) presentó un patrón opuesto entre los dos periodos hidrológicos evaluados. Durante la época seca (feb.07 y mar.08) se observó la influencia de los vientos del norte, presentándose las mayores velocidades hacia el noreste de la cuenca (entre 6 y $7 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$) (figura 5). Por el contrario, durante la época de lluvias (sep.07 y sep.08) se observó la influencia de los vientos del suroeste, siendo estos en general más fuertes (entre 6 y $9 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$) y con una mayor influencia sobre toda el área que comprende la CPC (figura 5).

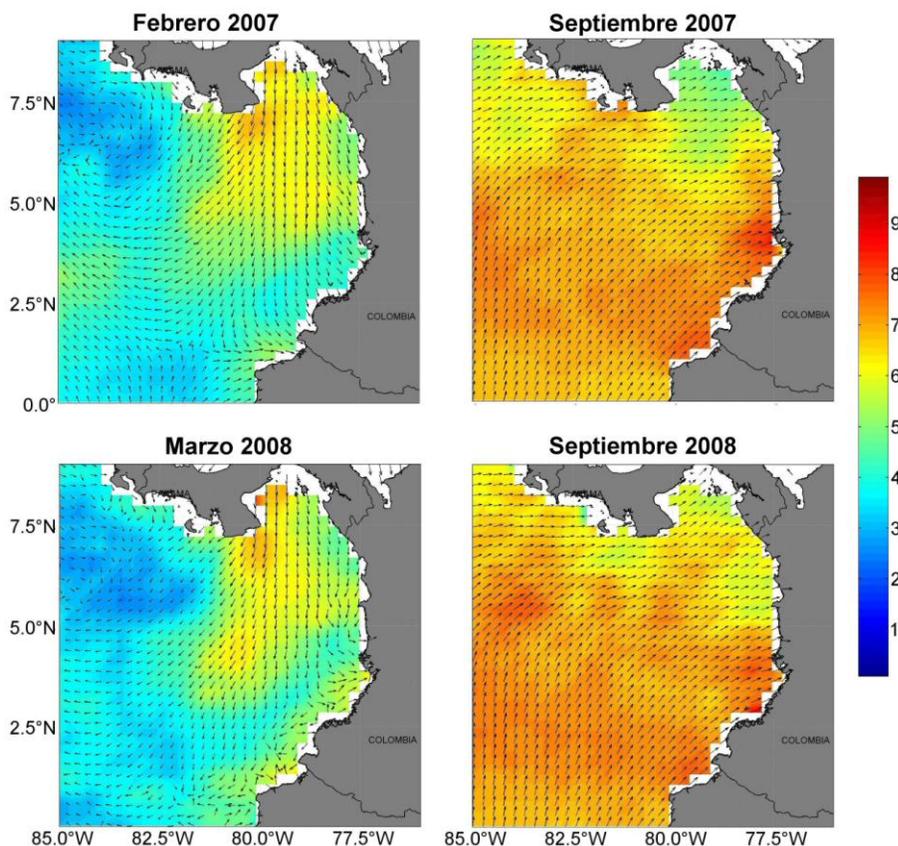


Figura 5. Variación estacional de la velocidad del viento ($\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$) en la Cuenca Pacífica Colombiana

El patrón de circulación geostrófica para la CPC se caracterizó por presentar una alta variabilidad, con las mayores velocidades promedio durante la época seca (feb.07 = 55 $\text{cm}\cdot\text{s}^{-1}$, mar.08 = 61 $\text{cm}\cdot\text{s}^{-1}$) (figura 6). Durante este periodo se presentó un flujo hacia el sur en la región oceánica (Corriente Superficial del Jet de Panamá), con la consecuente formación de un giro anticiclónico al oeste y un giro ciclónico al oriente. Así mismo, se presentó un flujo hacia el norte (Corriente de Colombia) paralelo a la costa, con la particularidad de que durante mar.08 estuvo más alejado de la costa.

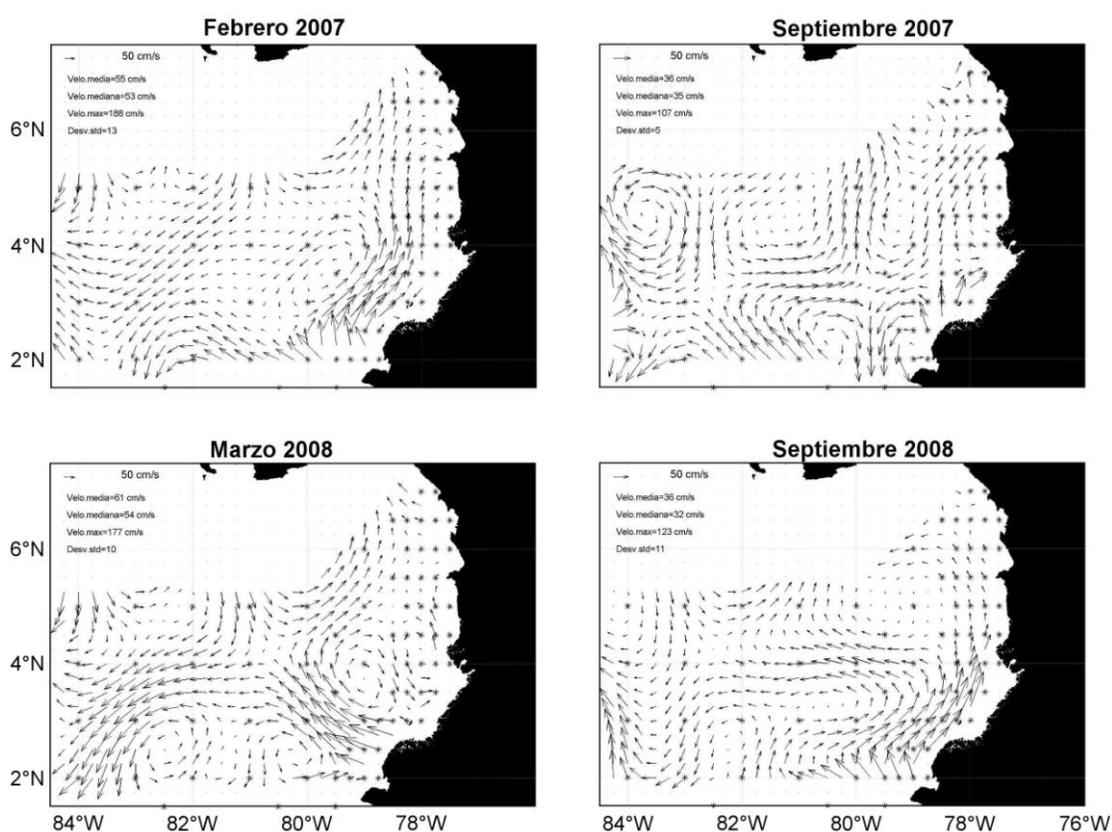


Figura 6. Variación estacional de la circulación geostrófica ($\text{cm}\cdot\text{s}^{-1}$) en la Cuenca Pacífica Colombiana

Durante la época de lluvias no se observó un patrón general para la circulación. En sep.07 fue particularmente irregular con la influencia de varios remolinos (figura 6). Por el

contrario, durante sep.08 se presentó un flujo hacia el norte en la región costera, así como un flujo hacia el oeste a los 4°N (figura 6).

III.2.0 Variación estacional

La temperatura, la salinidad y la clorofila- α en la Cuenca Pacífica Colombiana (CPC) presentaron una fuerte variación estacional. La termoclina y haloclina fueron someras y marcadas (figura 7), registrándose en general temperaturas por encima de la termoclina mayores a 25°C y salinidades por encima de la haloclina menores a 34. A pesar de la alta variación en la distribución vertical de las variables en los puntos de muestreo, se destaca que durante la época seca (feb.07 y mar.08) la termo y haloclina fueron más someras, presentándose la mayor variabilidad en la profundidad de la termoclina. Por el contrario, durante la época de lluvias (sep.07 y sep.08) la termo y haloclina fueron más profundas, presentándose una mayor dispersión de los registros de salinidad en superficie (figura 7). Estadísticamente se encontró que la profundidad de la termoclina fue significativamente diferente para los cuatro cruces evaluados ($H_{3,229} = 126.84$, $p < 0.001$) (anexo II).

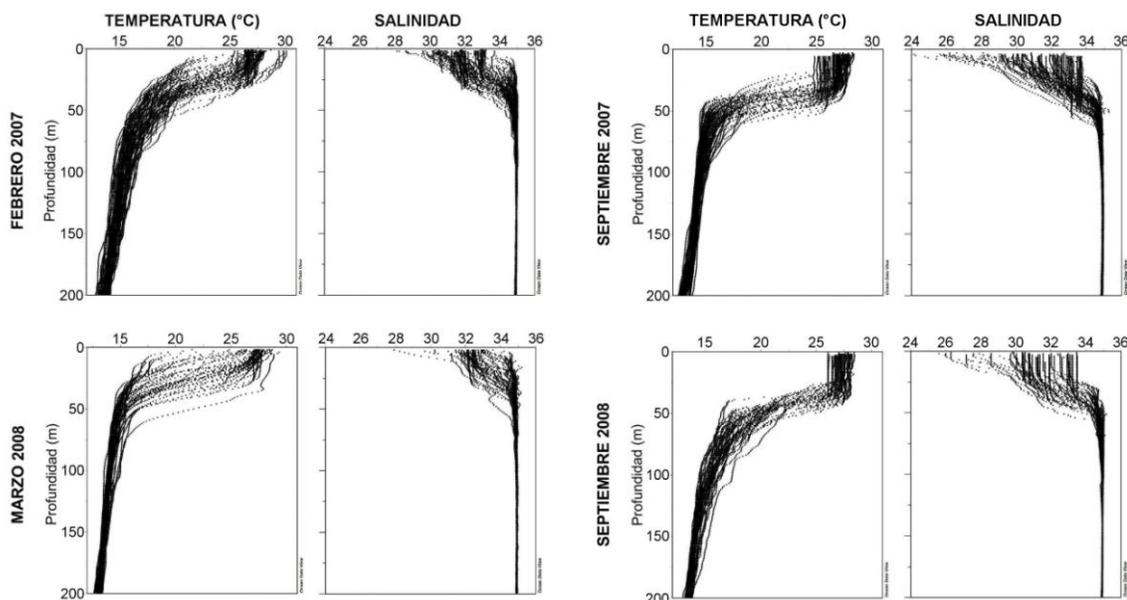


Figura 7. Distribución vertical de la temperatura (°C) y la salinidad en la Cuenca Pacífica Colombiana

La temperatura a 6 m de profundidad estuvo entre los 25 y los 27°C para la mayor parte de la cuenca, excepto por la presencia durante la época seca de un núcleo de agua cálida (> 28°C) en la zona nor-occidental y un núcleo de agua fría (< 25°C) en la zona sur (figura 8, anexo II). Estadísticamente esta variable no presentó diferencias significativas entre los registros estacionales ($H_{3, 230} = 5.35$, $p = 0.148$).

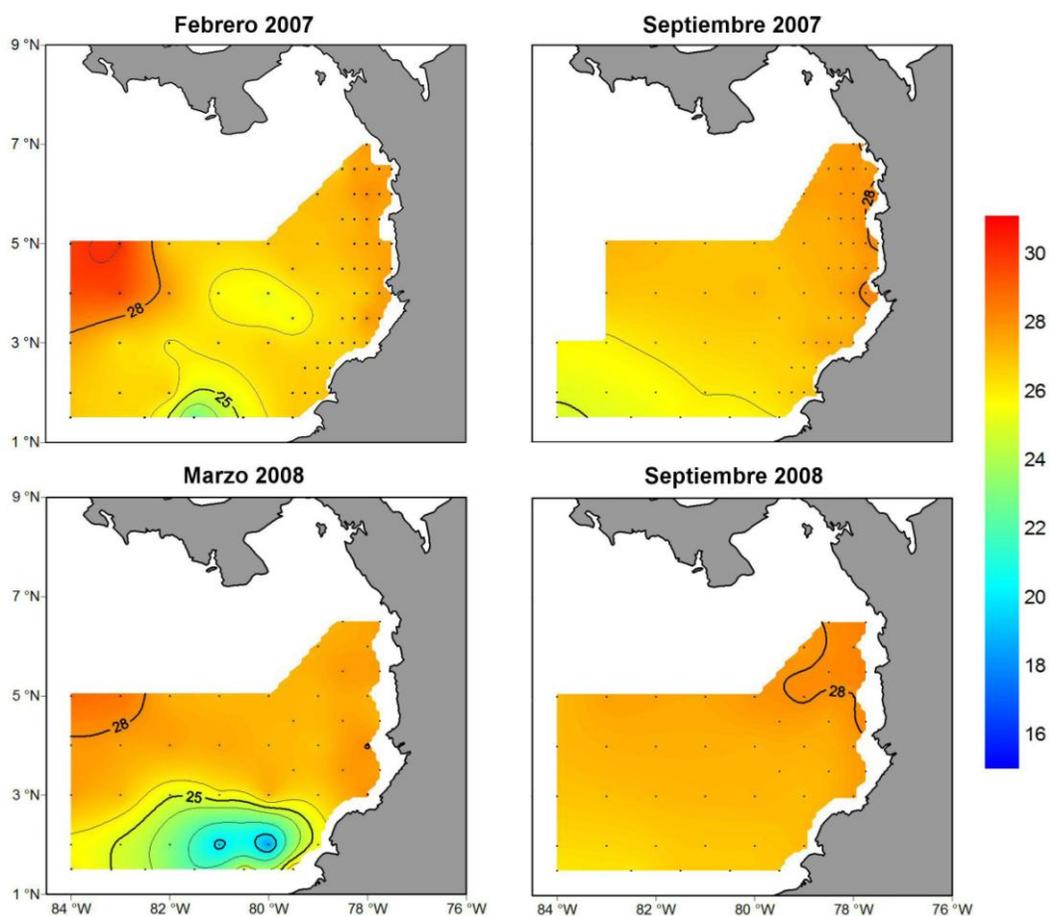


Figura 8. Variación estacional de la temperatura (°C) a los 6 m de profundidad en la Cuenca Pacífica Colombiana

La distribución de la salinidad a 6 m de profundidad presentó un fuerte contraste entre los dos periodos de estudio ($H_{3, 230} = 28.19$, $p < 0.001$), como consecuencia de los bajos valores presentados en la zona costera (< 28) durante la época de lluvias (figura 9). Aunque la

salinidad superficial fue mayor durante la época seca que durante la época de lluvias (anexo II), estadísticamente se encontró que únicamente los valores durante mar.08 fueron significativamente mayores a los encontrados en los otros muestreos ($p < 0.01$).

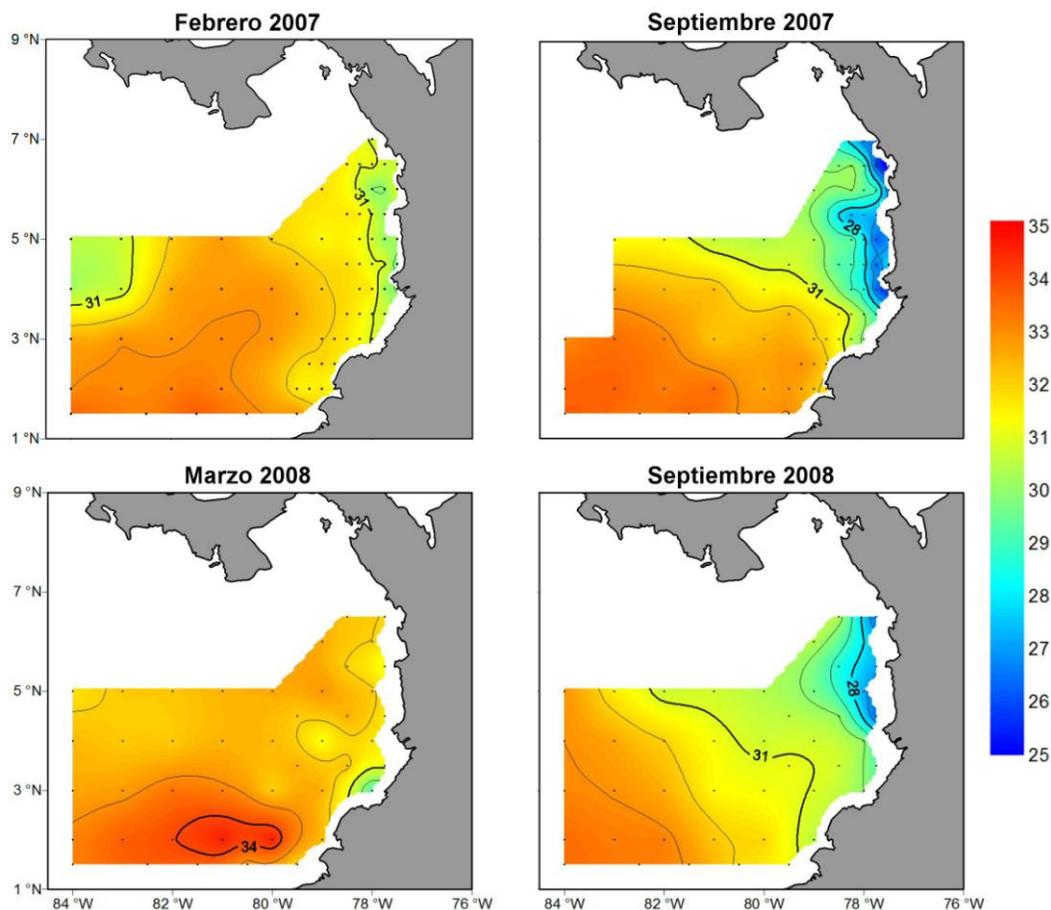


Figura 9. Variación estacional de la salinidad a los 6 m de profundidad en la Cuenca Pacífica Colombiana

A los 30 m de profundidad, las menores temperaturas y mayores salinidades se registraron durante la época seca (anexo II). En este sentido, se observó la entrada de una pluma de agua con bajas temperaturas ($< 20^{\circ}\text{C}$) y altas salinidades (> 34) hacia la región central de la cuenca, mientras que en la periferia se presentó agua cálida ($> 24^{\circ}\text{C}$) y con baja salinidad (< 33) (figuras 10 y 11). En contraste, durante la época de lluvias se registraron a los 30 m de profundidad aguas cálidas ($> 25^{\circ}\text{C}$) y de baja salinidad (< 33) a lo largo de toda la CPC.

La única excepción fue un núcleo de agua fría ($< 20^{\circ}\text{C}$) y con salinidades mayores a 34 durante sep.07 en la región centro-norte (figuras 10 y 11).

Las variaciones en la temperatura ($H_{3, 232} = 135.79$, $p < 0.001$) y la salinidad ($H_{3, 232} = 88.45$, $p < 0.001$) fueron contrastantes entre los dos periodos de estudio. La temperatura fue significativamente menor durante la época seca ($p < 0.001$), mientras que la salinidad fue mayor durante la época de lluvias ($p < 0.001$). Igualmente, se destaca que no se encontraron diferencias interanuales significativas durante la misma estación climática (feb.07 vs mar.08 ni sep.07 vs sep.08) ($p > 0.05$).

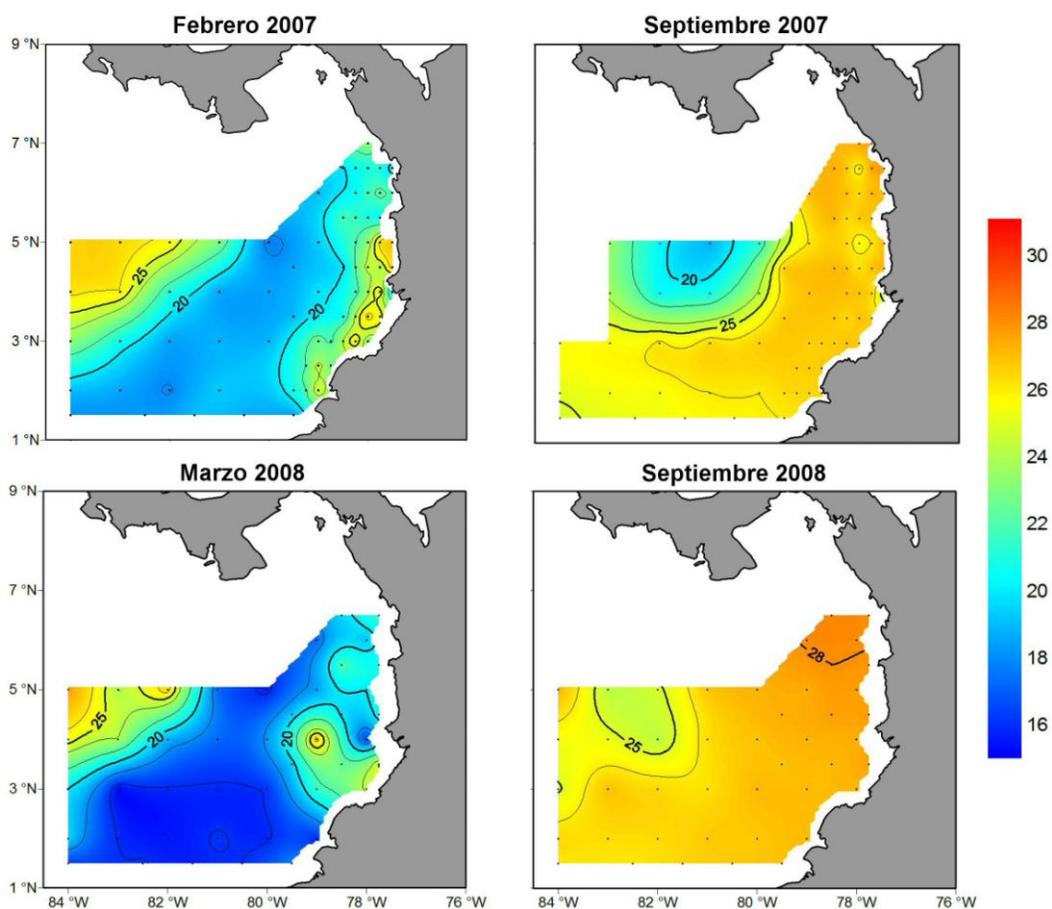


Figura 10. Variación estacional de la temperatura ($^{\circ}\text{C}$) a los 30 m de profundidad en la Cuenca Pacífica Colombiana

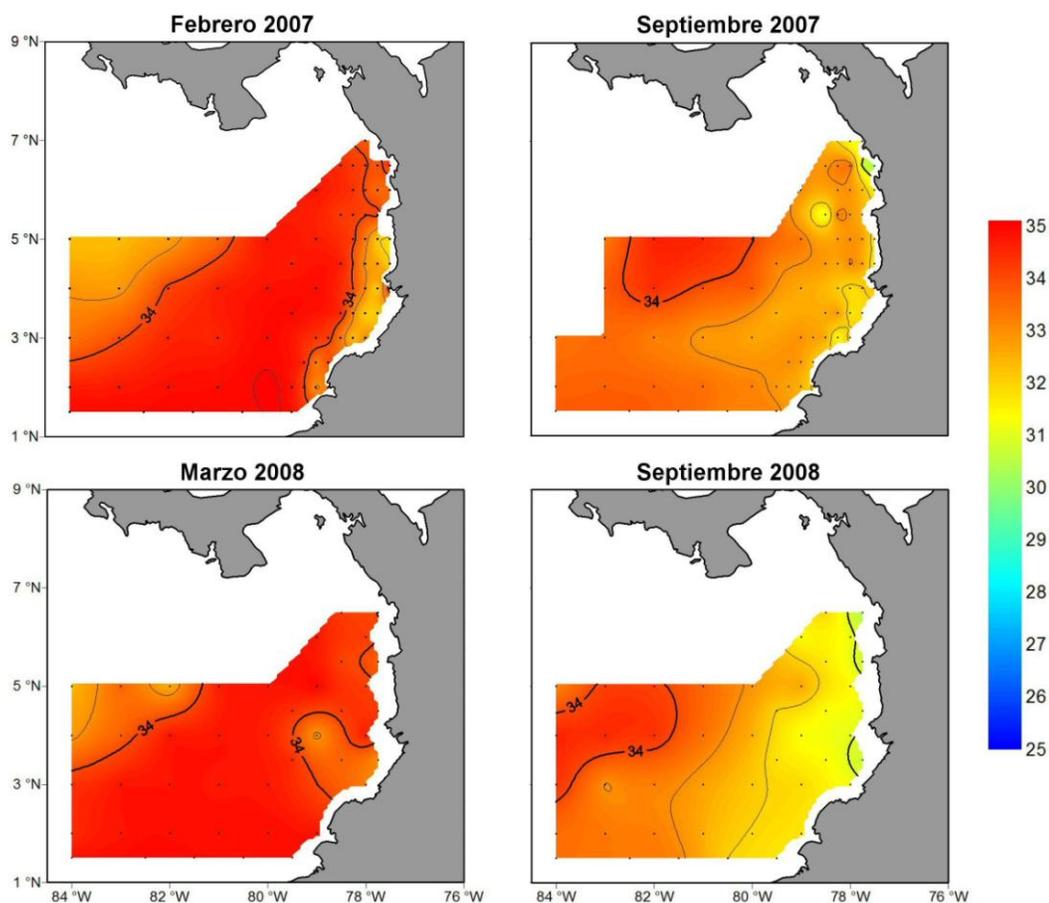


Figura 11. Variación estacional de la salinidad a los 30 m de profundidad en la Cuenca Pacífica Colombiana

Por su parte, la relación entre la temperatura y la salinidad evaluada mediante diagramas T-S indicaron la presencia de tres masas de agua: Agua Tropical Superficial (ATS, $T > 25^{\circ}\text{C}$, $S < 34$), Agua Ecuatorial Superficial (AES, $T: 20$ a 28°C , $S: 34$ a 35) y Agua Subtropical Subsuperficial (ASTSS, $T: 10$ a 20°C , $S: 34$ a 35) (figura 12). De los diagramas T-S se destaca que durante la época seca las tres masas de agua se presentaron en general en aguas más someras, estando incluso las tres presentes en aguas superficiales (ATS: 0 a 42 m, 13 ± 8 m; AES: 3 a 54 m, 28 ± 10 m; ASTSS: 5 a 500 m, 261 ± 136 m) (rango, $\bar{X} \pm \text{DE}$). Por el contrario, durante la época de lluvias las masas de agua se presentaron en general en aguas más profundas (ATS: 0 a 52 m, 21 ± 11 m; AES: 23 a 72 m, 44 ± 8 m; ASTSS: 30 y 500 m, 271 ± 131 m) (figura 12).

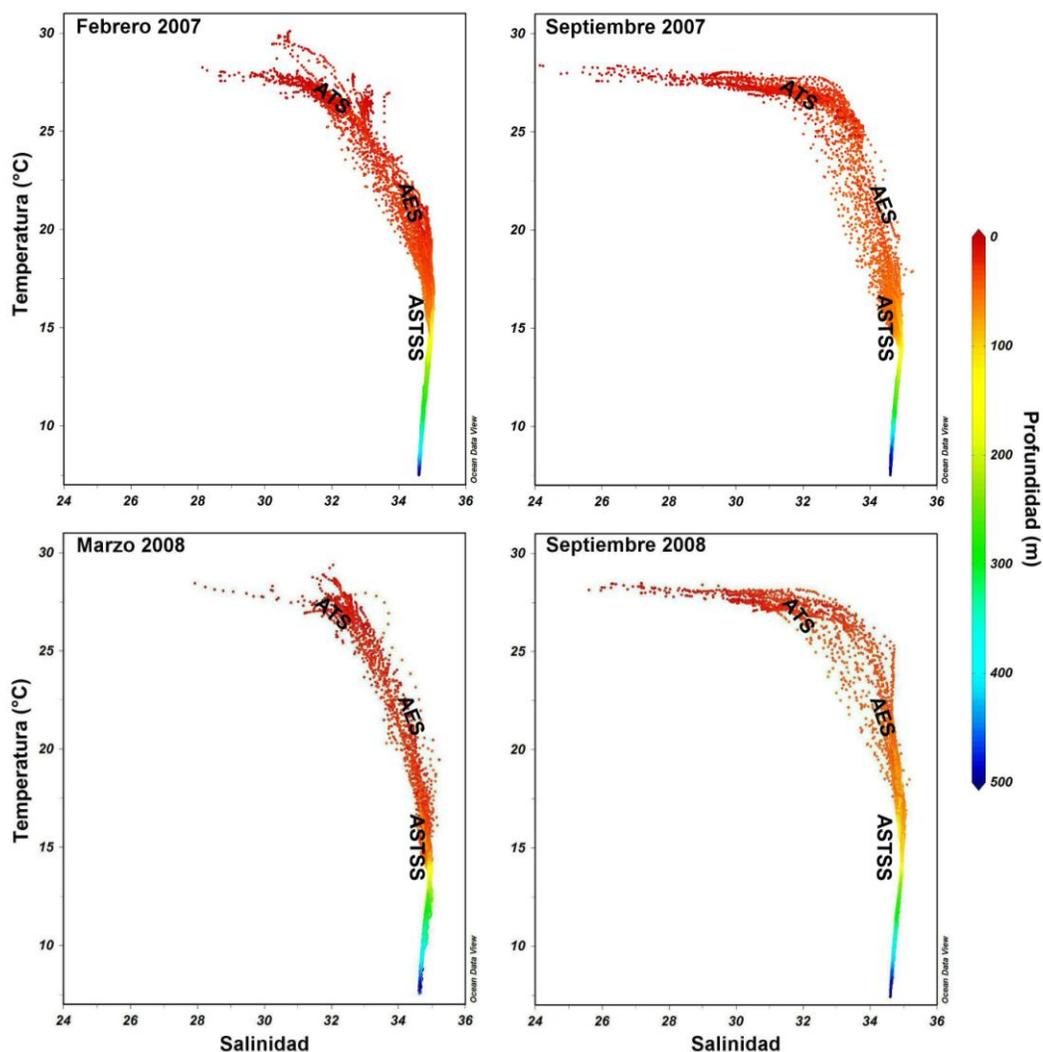


Figura 12. Masas de agua en el Pacífico colombiano. Agua Tropical Superficial (ATS). Agua Ecuatorial Superficial (AES). Agua Subtropical Subsuperficial (ASTSS)

La clorofila integrada fue altamente variable durante el periodo de estudio ($H_{3,112} = 41.29$, $p < 0.001$) (anexo II). Sin embargo, esta no presentó un patrón estacional. Únicamente en sep.07 se presentaron valores significativamente más bajos que en el resto de los cruces ($p < 0.001$). Tampoco se encontró un patrón espacial regular de la clorofila integrada. En este sentido, durante feb.07 se presentaron concentraciones altas ($> 50 \text{ mg}\cdot\text{m}^{-2}$) hacia la región oceánica, mientras que durante mar.08 sólo se presentaron altas concentraciones hacia la región suroriental (figura 16). Por su parte, durante sep.07 se presentó una zona

amplia de bajas concentraciones ($< 20 \text{ mg}\cdot\text{m}^{-2}$) hacia la región central y oriental, mientras que durante sep.08 las concentraciones fueron homogéneas (entre 30 y 45 $\text{mg}\cdot\text{m}^{-2}$) a lo largo de toda la CPC (figura 13).

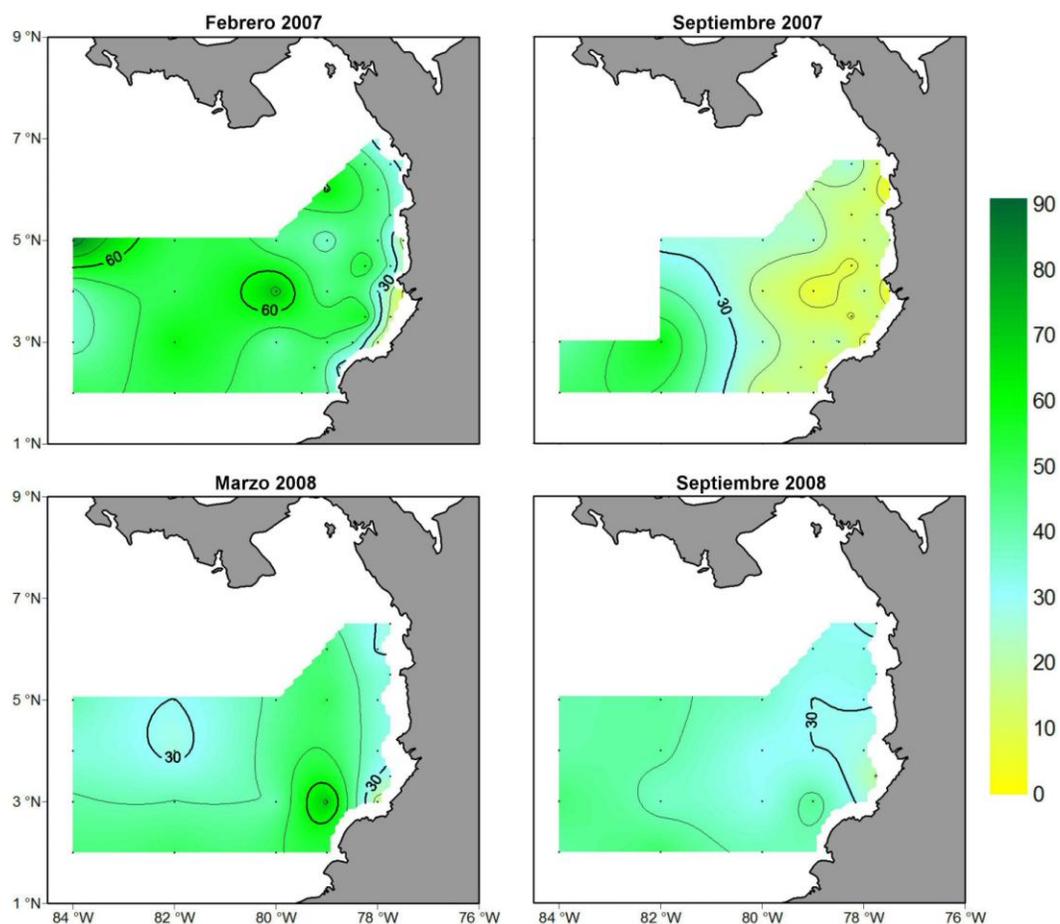


Figura 13. Variación estacional de la clorofila integrada ($\text{mg}\cdot\text{m}^{-2}$) en la Cuenca Pacífica Colombiana

IV. ENSAMBLES DE ANFÍPODOS HIPÉRIDOS EN EL PACÍFICO COLOMBIANO

IV.1.0 Estructura del ensamble

IV.1.1 Riqueza de especies

La representatividad del muestreo para el periodo de estudio se evaluó mediante la curva de acumulación de especies MaoTau, encontrándose que dicha curva no llegó a la asíntota. En cuanto a los estimadores de riqueza Bootstrap y Chao2, se encontró que ambos presentaron un resultado similar, con un valor promedio de 75.8 especies (± 0.5 DE) y 76.6 especies (IC 95% inferior: 71.7, superior: 95.3), respectivamente. De esta forma, el porcentaje de especies identificadas con respecto al total de especies potenciales en el área de estudio, fue del 91% según el estimador Chao2 y del 92% según el estimador Bootstrap (figura 14).

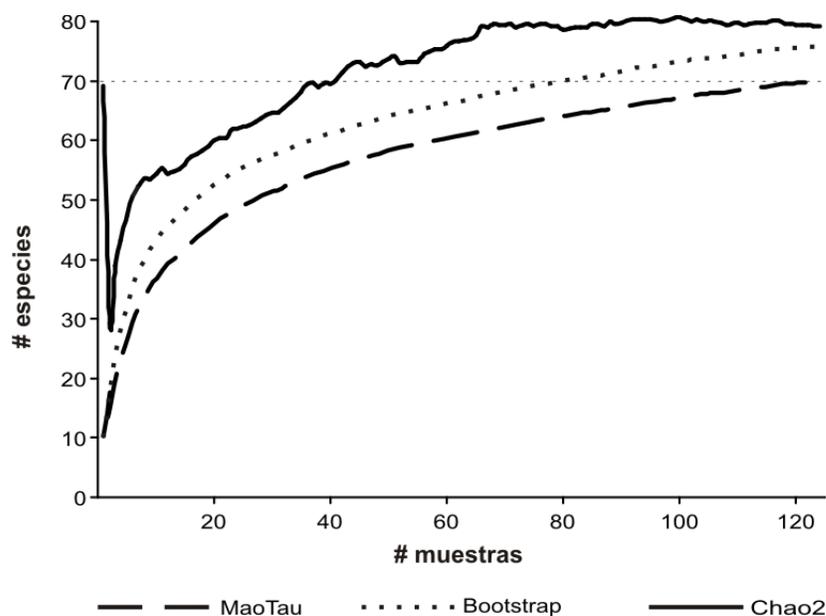


Figura 14. Curva de acumulación de especies (MaoTau) y estimadores de riqueza Bootstrap y Chao2

IV.1.2 Especies que componen el ensamble

El ensamble de hipéridos en el Pacífico colombiano durante feb.07, sep.07, mar.08 y sep.08 estuvo compuesto por un total de 70 especies (Tabla I). El mayor número de especies se registró durante la época seca (con 54 y 49 especies en feb.07 y mar.08, respectivamente), mientras que la menor riqueza se registró durante la época de lluvias (con 42 y 45 especies en sep.07 y sep.08 respectivamente). *Lestrigonus bengalensis*, *Hyperioides sibaginis*, *Lestrigonus schizogeneios* y *Phronimopsis spinifera* presentaron la mayor frecuencia de aparición (> 70% de las estaciones) durante la época seca, mientras que durante la época de lluvias, sólo *H. sibaginis* y *L. bengalensis* estuvieron presentes en más del 70% de las estaciones analizadas (Tabla I).

Tabla I. Composición del ensamble de los anfípodos hipéridos en el Pacífico colombiano. MG: media geométrica (ind/1000 m³), F: frecuencia de la presencia en las muestras (%)

	Feb.07		Sep.07		Mar.08		Sep.08	
	MG	F	MG	F	MG	F	MG	F
Infraorden Physosomata								
Familia Lanceolidae								
<i>Lanceola felina?</i> Bovallius, 1885	-	-	-	-	0.2	7	-	-
Familia Scinidae								
<i>Scina boreales</i> (Sars, 1882)	0.7	14	0.7	17	-	-	0.1	4
<i>Scina marginata</i> (Bovallius, 1885)	-	-	0.1	3	-	-	-	-
<i>Scina tullbergi</i> (Bovallius, 1885)	1.2	22	0.3	9	-	-	0.2	4
<i>Acanthoscina acanthodes</i> (Stebbing, 1895)	0.2	6	-	-	0.1	4	0.1	4
Infraorden Physocephalata								
Familia Vibiliidae								
<i>Vibilia armata</i> Bovallius, 1887	1.1	19	-	-	0.8	15	0.2	4
<i>Vibilia australis</i> Stebbing, 1888	2.1	31	0.2	6	0.3	7	-	-
<i>Vibilia chuni</i> Behning & Woltereck, 1912	1.1	19	0.3	9	0.7	15	1.6	27
<i>Vibilia propinqua</i> Stebbing, 1888	-	-	0.1	3	0.1	4	-	-
<i>Vibilia pyripes</i> Bovallius, 1887	-	-	0.1	3	0.1	4	0.2	4
<i>Vibilia stebbingi</i> Behning & Woltereck, 1912	0.1	3	0.1	3	0.1	4	0.2	8
Familia Paraphronimidae								
<i>Paraphronima crassipes</i> Claus, 1879	1.7	25	1.6	29	1.1	19	2.5	35
<i>Paraphronima gracilis</i> Claus, 1879	-	-	-	-	0.3	7	0.6	12
Familia Hyperiididae								
<i>Hyperoche medusarum?</i> (Kröyer, 1838)	-	-	-	-	0.1	4	-	-
<i>Hyperoche picta?</i> Bovallius, 1889	0.1	3	-	-	-	-	-	-
Familia Iulopidae								
<i>Iulopis mirabilis</i> Bovallius, 1887	0.1	3	-	-	-	-	-	-
Family Dairellidae								
<i>Dairella californica</i> (Bovallius, 1885)	0.1	3	-	-	-	-	-	-

Tabla I. Continuación

	Feb.07		Sep.07		Mar.08		Sep.08	
	MG	F	MG	F	MG	F	MG	F
Familia Lestrigonidae								
<i>Hyperioides longipes</i> Chevreux, 1900	3.2	36	0.8	17	0.9	15	0.5	12
<i>Hyperioides sibaginis</i> (Stebbing, 1888)	355.4	94	138.5	94	219.2	96	187.1	96
<i>Lestrigonus bengalensis</i> Giles, 1887	435.1	97	56.3	86	78.4	85	32.6	77
<i>Lestrigonus crucipes?</i> (Bovallius, 1889)	-	-	-	-	2.0	22	-	-
<i>Lestrigonus macrophthalmus</i> (Vosseler, 1901)	4.5	36	0.7	14	12.2	59	5.5	50
<i>Lestrigonus schizogeneios</i> (Stebbing, 1888)	95.1	83	8.1	51	28.3	74	11.9	58
<i>Lestrigonus shoemakeri</i> Bowman, 1973	1.9	25	0.7	11	1.2	19	1.3	19
<i>Hyperietta parviceps</i> Bowman, 1973	20.8	64	2.3	31	14.2	63	6.3	50
<i>Hyperietta stebbingi</i> Bowman, 1973	0.5	11	-	-	0.5	11	0.1	4
<i>Hyperietta vosseleri</i> (Stebbing, 1904)	7.7	50	4.3	43	10.9	59	3.3	38
<i>Themistella fusca</i> (Dana, 1852)	0.7	14	0.2	6	0.4	11	1.1	19
<i>Phronimopsis spinifera</i> Claus, 1879	58.7	81	19.1	63	35.6	74	9.2	54
Familia Phronimidae								
<i>Phronima atlantica</i> Guérin-Méneville, 1836	-	-	-	-	0.3	7	0.1	4
<i>Phronima bowmani</i> Shih, 1991	0.9	17	0.5	14	0.7	15	-	-
<i>Phronima curvipes</i> Vosseler, 1901	-	-	0.1	3	-	-	-	-
<i>Phronima dunbari</i> Shih, 1991	9.5	56	1.1	20	4.9	44	0.2	4
<i>Phronima sedentaria</i> (Forsk., 1775)	-	-	0.2	6	0.2	7	0.5	12
<i>Phronimella elongata</i> (Claus, 1862)	0.5	14	-	-	0.3	7	0.1	4
Familia Lycaeopsidae								
<i>Lycaeopsis themistoides</i> Claus, 1879	4.5	42	0.9	20	9.4	63	3.6	38
Familia Phrosinidae								
<i>Phrosina semilunata</i> Risso, 1822	0.4	11	0.1	3	0.3	7	1.6	27
<i>Anchylomera blossevillei</i> Milne-Edwards, 1830	-	-	-	-	-	-	0.2	4
<i>Primno brevidens</i> Bowman, 1978	0.9	17	0.8	17	1.2	19	0.8	15
<i>Primno latreillei</i> Stebbing, 1888	16.7	58	0.8	17	1.1	19	2.5	31
Familia Pronoidae								
<i>Eupronoe armata</i> Claus, 1879	-	-	0.1	3	-	-	0.2	4
<i>Eupronoe maculata</i> Claus, 1879	0.1	3	-	-	-	-	-	-
<i>Eupronoe minuta</i> Claus, 1879	2.0	28	0.2	6	-	-	1.1	19
<i>Pronoe capito</i> Guérin-Méneville, 1836	-	-	-	-	-	-	0.3	8
<i>Parapronoe campbelli</i> Stebbing, 1888	0.1	3	-	-	-	-	-	-
<i>Parapronoe parva</i> Claus, 1879	0.3	8	0.4	11	0.4	11	0.3	8
<i>Paralycaea gracilis</i> Claus, 1879	1.1	19	0.7	14	1.2	22	0.3	8
Familia Lycaeidae								
<i>Lycaea pachypoda</i> (Claus, 1879)	-	-	-	-	0.5	7	-	-
<i>Lycaea pauli</i> Stebbing, 1888	0.9	17	0.1	3	0.2	4	-	-
<i>Lycaea pulex</i> Marion, 1874	0.7	14	-	-	-	-	0.1	4
<i>Lycaea serrata</i> Claus, 1879	-	-	-	-	0.1	4	0.1	4
<i>Simorhynchotus antennarius</i> (Claus, 1871)	1.2	22	0.3	9	1.1	22	-	-
Familia Tryphanidae								
<i>Tryphana malmi</i> Boeck, 1870	0.1	3	-	-	0.3	7	-	-
Familia Brachyscelidae								
<i>Brachyscelus cruscum?</i> Bate, 1861	0.3	8	1.5	29	4.8	52	0.5	12
<i>Euthamneus rostratus</i> (Bovallius, 1887)	-	-	-	-	0.1	4	-	-
Familia Oxycephalidae								
<i>Oxycephalus clausi</i> Bovallius, 1887	0.9	17	0.2	6	0.7	15	0.4	12
<i>Oxycephalus piscator</i> Milne-Edwards, 1830	0.1	3	-	-	-	-	-	-

Tabla I. Continuación

	Feb.07		Sep.07		Mar.08		Sep.08	
	MG	F	MG	F	MG	F	MG	F
Familia Oxycephalidae								
<i>Leptocotis tenuirostris</i> (Claus, 1871)	0.2	6	0.3	9	0.1	4	-	-
<i>Cranocephalus scleroticus</i> (Streets, 1878)	0.2	6	-	-	-	-	-	-
<i>Streetsia steenstrupi</i> (Bovallius, 1887)	0.3	8	-	-	-	-	0.6	12
<i>Rhabdosoma brevicaudatum</i> Stebbing, 1888	1.4	22	0.2	6	0.3	7	0.3	8
<i>Rhabdosoma minor</i> Fage, 1954	0.6	11	0.1	3	1.3	22	-	-
<i>Rhabdosoma whitei</i> Bate, 1862	0.1	3	-	-	-	-	-	-
Familia Platyscelidae								
<i>Amphithyrus bispinosus</i> Claus, 1879	0.8	17	0.6	14	0.8	19	1.0	19
<i>Amphithyrus sculpturatus</i> Claus, 1879	0.9	17	-	-	-	-	0.9	19
<i>Paratyphis spinosus</i> Spandl, 1924	0.1	3	-	-	-	-	0.2	4
<i>Platyscelus serratulus</i> Stebbing, 1888	0.1	3	-	-	0.1	4	-	-
<i>Tetrathyrus forcipatus</i> Claus, 1879	1.3	22	0.5	11	1.3	22	-	-
Familia Parascelidae								
<i>Schizoscelus ornatos</i> Claus, 1879	0.2	6	0.1	3	-	-	0.3	8
<i>Parascelus edwardsi</i> Claus, 1879	8.2	56	0.8	17	3.0	37	3.6	42
juveniles	126.2		37.3		104.1		126.2	
Total estaciones	36		35		27		26	

IV.1.3 Índices de diversidad y dominancia

La diversidad promedio del ensamble de los anfípodos hipéridos fue mayor durante la época seca y en la zona oceánica (independiente del mes y año) (figura 15). Por el contrario, la dominancia presentó el patrón inverso, ya que fue mayor durante la época de lluvias y en la zona nerítica (figura 16). Así mismo, se destaca que la diferencia espacial en la diversidad y dominancia fue más contrastante en la época de lluvias (figura 15 y 16).

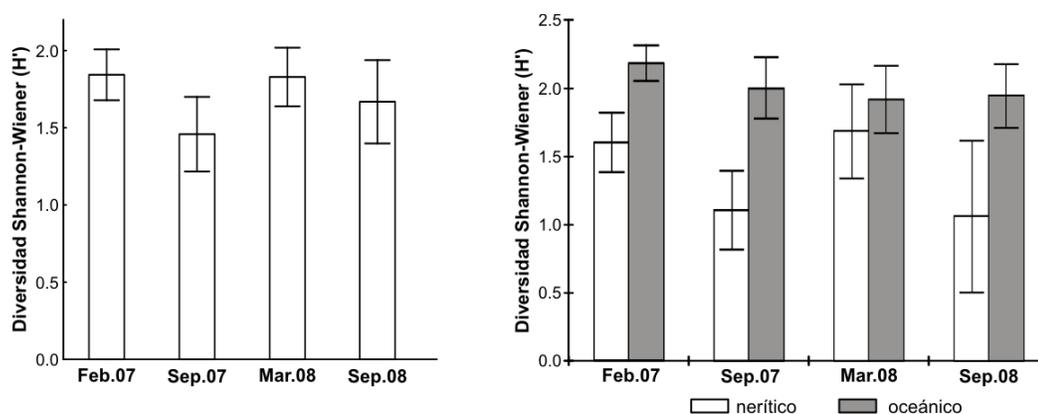


Figura 15. Variación temporal y espacial (promedio \pm IC 95%) del índice de diversidad de Shannon-Wiener

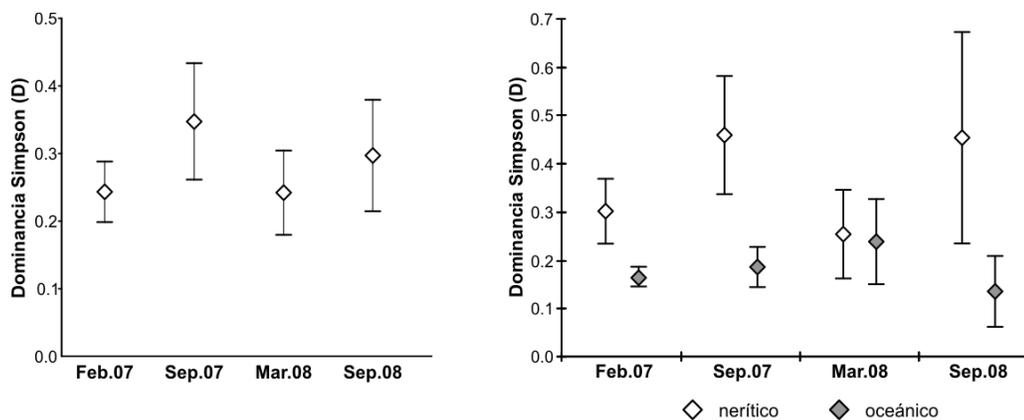


Figura 16. Variación temporal y espacial (promedio \pm IC 95%) del índice de dominancia de Simpson

IV.1.4 Análisis de clasificación y ordenación

Los índices de similitud entre las muestras basados en las especies más frecuentemente observadas (15%) arrojaron una matriz de 35 especies y 120 estaciones. Para cada crucero se omitió una estación (feb.07: CC37-CPC01; sep.07: CC24; mar.08: CPC03; sep.08: CPC03) debido a que presentaban una similitud muy baja con respecto a las demás estaciones evaluadas.

A partir del análisis de clasificación se encontró la formación de nueve grupos significativamente diferentes (Simprof, $p < 0.05$). A nivel temporal los grupos estuvieron conformados en su mayoría por una combinación de estaciones de las dos épocas climáticas (seca y lluvias), debido probablemente a la alta variabilidad en la composición de especies y abundancia relativa registrada (figura 17). A pesar de que en el dendograma se observa la formación de un grupo con estaciones mayormente de la época seca ($H = 67\%$), ningún grupo presentó una gran agrupación de estaciones de la época de lluvias. La alta similitud temporal encontrada entre los ensambles de hipéridos, fue consistente con el resultado del análisis no métrico multidimensional, estableciéndose un conglomerado sin un patrón claro de agrupación (figura 17).

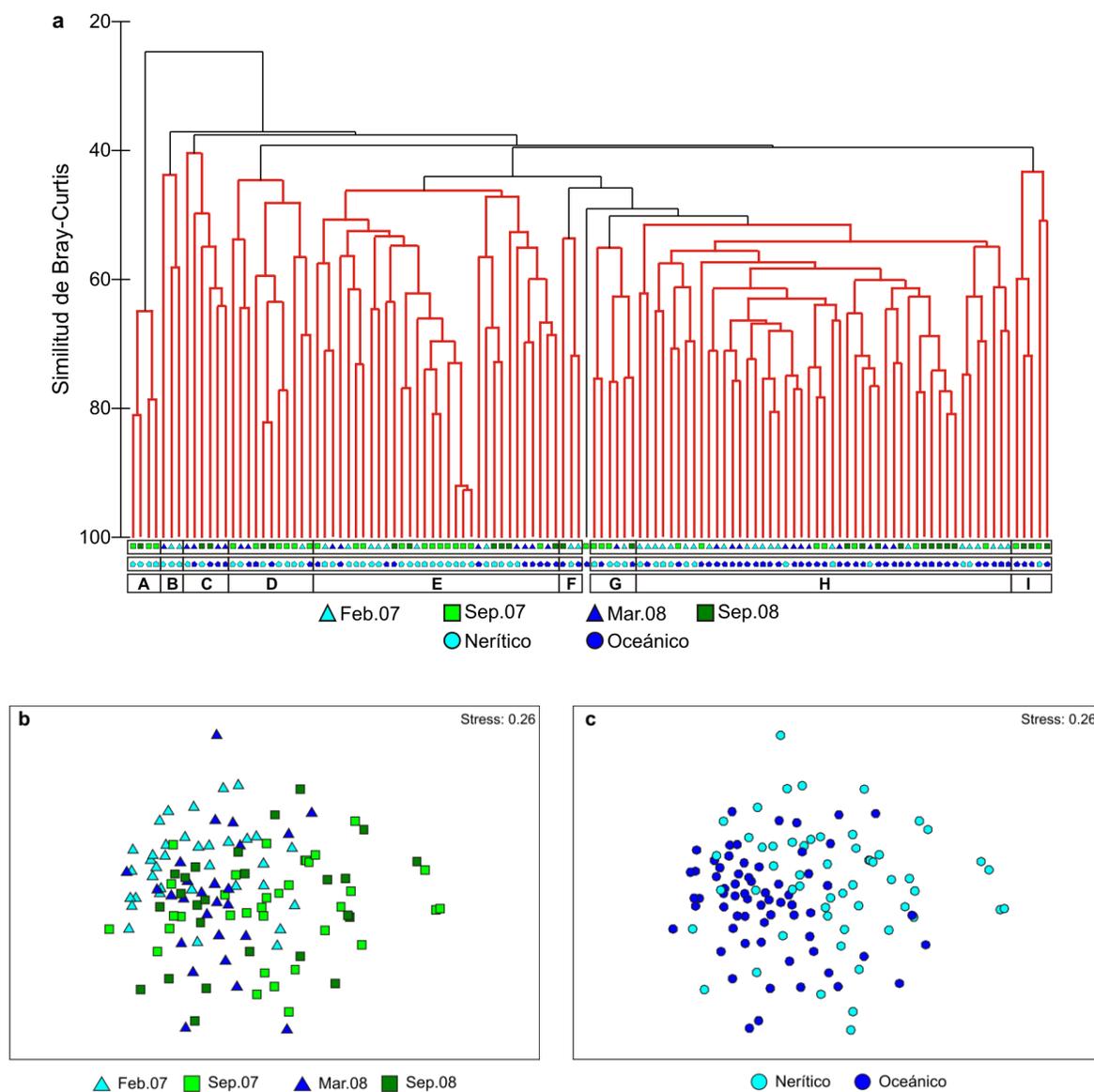


Figura 17. Dendrograma y nMDS realizados a partir de la matriz de similitud de Bray-Curtis para los anfípodos hipéridos en el Pacífico colombiano (35 especies x 120 estaciones). Las diferencias significativas ($p < 0.05$) entre conglomerados obtenidas a partir del análisis Simprof se presentan con líneas negras en el dendrograma (a). El nMDS se muestra por duplicado, coloreando las estaciones en función de la variación temporal (b) y espacial (c). Los grupos de estaciones se presentan en el anexo III

Por el contrario, a nivel espacial se encontró que a pesar de la variabilidad presente en cada uno de los grupos del dendrograma, es posible establecer la presencia de dos ensambles: uno para la zona nerítica, representado principalmente por el grupo E (69%), y uno para la zona oceánica, representado por el grupo H (78%) (figura 17). Así mismo, otros grupos

conformados por un menor número de estaciones fueron representativos también de la zona nerítica (A y B) o de la zona oceánica (C e I). El resultado encontrado mediante el análisis de clasificación fue consistente con el obtenido mediante el nMDS, donde a pesar de presentarse una gran zona de traslape, se observa que las estaciones neríticas y oceánicas tendieron a presentarse hacia sectores opuestos del diagrama (figura 17).

En este sentido, las especies que presentaron la mayor contribución a la similitud (85%) dentro del grupo E (nerítico) fueron *Hyperoides sibaginis*, *Lestrigonus bengalensis* y *Phronimopsis spinifera*. La media geométrica (MG) de *H. sibaginis* (393 ind/1000 m³) fue tres y cinco veces mayor que la de *L. bengalensis* (113 ind/1000 m³) y *P. spinifera* (71 ind·1000m⁻³) respectivamente. Para el grupo H (oceánico), *H. sibaginis*, *L. bengalensis* y *L. schizogeneios* fueron las especies que presentaron la mayor contribución a la similitud (44%). Sin embargo, en este conjunto las abundancias de *H. sibaginis* y *L. bengalensis* fueron similares (MG de 283 y 276 ind/1000 m³ respectivamente), mientras que la de *L. schizogeneios* fue menor (171 ind/1000 m³).

Posteriormente, con el fin de evaluar si la diferencia espacial encontrada se presentó igualmente en cada una de las épocas climáticas, se procedió a realizar nuevamente el análisis de clasificación y ordenación considerando de manera independiente las estaciones de la época seca (feb.07 y mar.08) y de la época de lluvias (sep.07 y sep.08).

IV.1.4.1 Época seca

En el análisis de la época seca se encontró la formación de siete grupos significativamente diferentes (Simprof, $p < 0.05$), de los cuales los grupos C y E fueron neríticos, y los grupos B, D y F principalmente oceánicos (figura 18). Sin embargo, al confirmar este patrón de agrupamiento con el nMDS, se encontró que existe un gran traslape entre las estaciones de las dos zonas, indicando que durante la época seca la similitud en la estructura de los ensambles es alta a nivel espacial (figura 18). Este resultado se confirmó también al graficar los grupos en el mapa de estaciones, donde se encontró que aunque los grupos neríticos presentaron sólo estaciones neríticas, los grupos oceánicos por el contrario

presentaron además de las estaciones oceánicas un gran número de estaciones neríticas (figura 18).

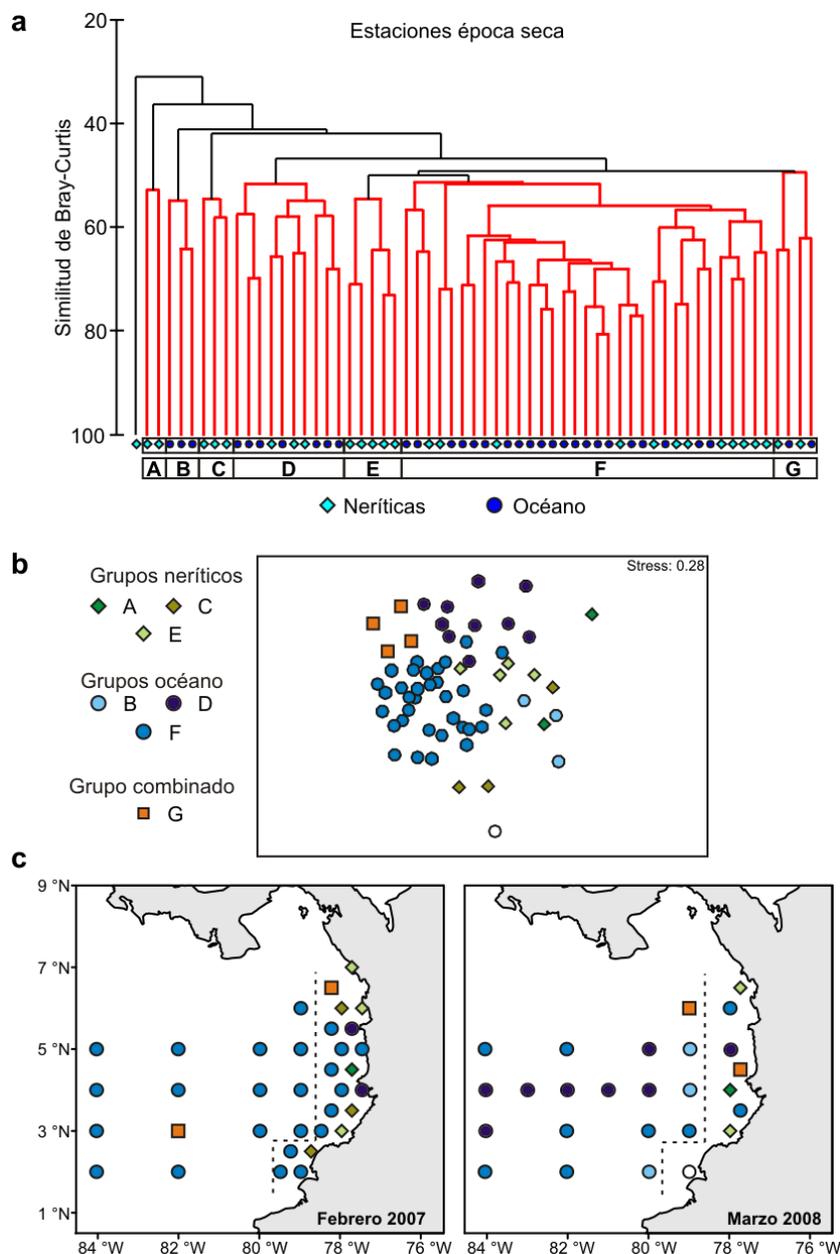


Figura 18. Dendrograma y nMDS realizados a partir de la matriz de similitud de Bray-Curtis para los anfípodos hipéridos en el Pacífico colombiano seleccionando únicamente las estaciones de la época seca ($n = 61$). Las diferencias significativas ($p < 0.05$) entre conglomerados obtenidas a partir del análisis Simprof se presentan con líneas negras en el dendrograma (a) y en colores en el nMDS (b). La ubicación geográfica de los conglomerados se indica en los mapas inferiores (c) (el círculo sin color es la estación que no estuvo en ningún grupo). Los grupos de estaciones se presentan en el anexo IV

Considerando los grupos del dendograma, el grupo F reunió un mayor número de estaciones, de las cuales el 64% fueron oceánicas (figura 18, anexo IV). Las estaciones neríticas quedaron repartidas en diferentes asociaciones, siendo el grupo E el que presentó el mayor número de estaciones exclusivamente neríticas. Se encontró que las especies que presentaron el mayor aporte a la similitud en el grupo E fueron *H. sibaginis*, *L. bengalensis* y *L. schizogeneios* (77%). En términos de abundancia *H. sibaginis* presentó una media geométrica de 1835 ind/1000 m³ (figura 19). Para el grupo F, aunque estas mismas tres especies fueron las que presentaron la mayor similitud, su aporte fue menor (46%), indicando que la contribución de otras especies influye considerablemente en la diversificación del ensamble. La abundancia de *H. sibaginis* en el ensamble F fue similar a la de *L. bengalensis* (MG 491 y 445 ind/1000 m³ respectivamente) y mayor a la de *L. schizogeneios* (MG 175 ind/1000 m³).

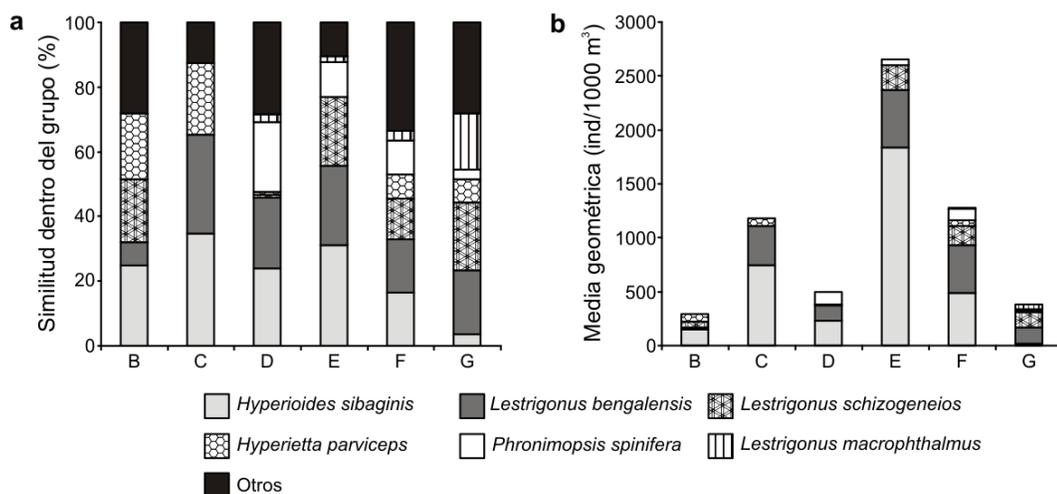


Figura 19. Resultado del análisis Simper para las especies que presentaron el mayor porcentaje de similitud (a) y su abundancia media (b) dentro de los grupos conformados para la época seca mediante el análisis Simprof. Las especies seleccionadas estuvieron entre las tres más importantes en similitud de uno o varios conglomerados. Se excluyó el grupo A que solo contenía dos estaciones. En el anexo V se presenta la similitud media de los conglomerados, así como la disimilitud entre ellos

IV.1.4.2 Época de lluvias

El análisis multivariado para la época de lluvias arrojó una diferencia nerítica-oceánica más marcada. Se encontró la formación de seis grupos significativamente diferentes (Simprof, $p < 0.05$), de los cuales el grupo A fue representativo de la zona nerítica (89% de las estaciones en el conglomerado). Los conglomerados B, D y E fueron representativos de la zona oceánica (figura 20), presentando el grupo D el mayor número de estaciones de esta zona (16). El resultado del análisis de agrupamiento fue consistente con el nMDS, ya que se estableció la tendencia de que las estaciones de la zona nerítica y oceánica se presentaran hacia sectores opuestos del diagrama (figura 20). Igualmente, al graficar los grupos en el mapa de estaciones, se encontró que los ensambles de hipéridos fueron diferentes entre las dos zonas (figura 20)

En este sentido, las especies que presentaron la mayor contribución a la similitud en el grupo A (nerítico) fueron *H. sibaginis*, *L. bengalensis* y *P. spinifera* (95%), destacándose la alta abundancia de *H. sibaginis* (408 ind/1000 m³) en comparación con las otras dos especies (29 y 13 ind/1000 m³ respectivamente) (figura 21). Por el contrario, la proporción de las especies que presentaron la mayor contribución a la similitud variaron para los grupos B, D y E (oceánicos). En el grupo D, que asoció un mayor número de estaciones, la contribución de *H. sibaginis* fue similar a la de *L. bengalensis* pero la abundancia de la primera fue dos veces mayor (228 y 119 ind/1000 m³ respectivamente). En los grupos oceánicos más pequeños B y E, la contribución en similitud de *H. sibaginis* y *L. bengalensis* fue variable. Aunque en el grupo B la contribución de ambas especies fue alta (57%) su abundancia fue más baja que en los otros conglomerados (con MG de 79 y 62 ind/1000 m³ para *L. bengalensis* y *H. sibaginis* respectivamente). Por su parte, el patrón encontrado en el grupo E fue diferente al de los demás grupos, con una contribución similar de *L. schizogeneios*, *L. bengalensis* e *Hyperietta vosseleri*. Así mismo, la mayor abundancia en este grupo la presentó *L. schizogeneios*, seguido de *L. bengalensis* y de *H. vosseleri* (MG 136, 107 y 54 ind/1000 m³ respectivamente).

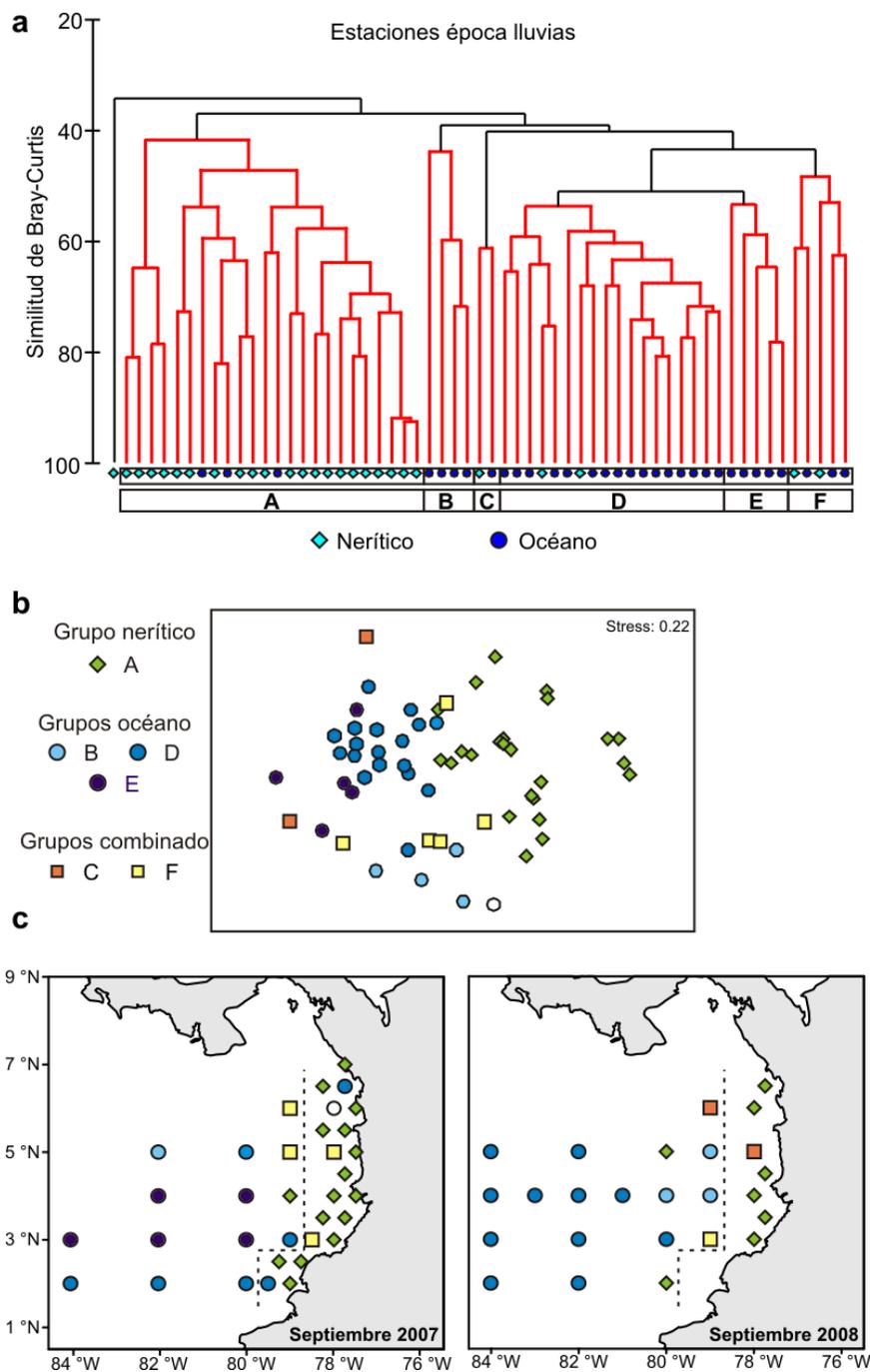


Figura 20. Dendrograma y nMDS realizados a partir de la matriz de similitud de Bray-Curtis para los anfípodos hipéridos en el Pacífico colombiano seleccionando únicamente las estaciones de la época de lluvias ($n = 59$). Las diferencias significativas ($p < 0.05$) entre conglomerados obtenidas a partir del análisis Simprof se presentan con líneas negras en el dendrograma (a) y en colores en el nMDS (b). La ubicación geográfica de los conglomerados se indica en los mapas inferiores (c) (el círculo sin color es la estación que no estuvo en ningún grupo). Los grupos de estaciones se presentan en el anexo IV

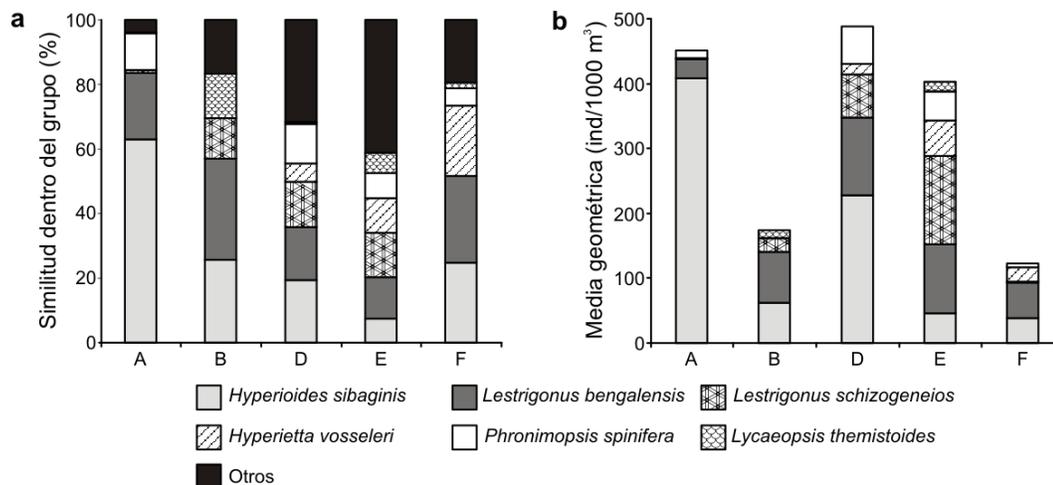


Figura 21. Resultado del análisis Simper para las especies que presentaron el mayor porcentaje de similitud (a) y su abundancia media (b) dentro de los grupos conformados para la época de lluvias mediante el análisis Simprof. Las especies seleccionadas estuvieron entre las tres más importantes en similitud de uno o varios conglomerados. Se excluyó el grupo C que solo contenía dos estaciones. En el anexo V se presenta la similitud media de los conglomerados, así como la disimilitud entre ellos

Finalmente, es importante destacar que en la época de lluvias *L. schizogeneios* presentó una contribución importante a la similitud únicamente en los grupos que se caracterizaron por presentar estaciones principalmente de la zona oceánica (B, D y E) (figura 21), mientras que durante la época seca su contribución fue similar tanto en los grupos de estaciones neríticas (E) como oceánicas (F) (figura 19).

IV.2.0 Variación estacional en la abundancia

IV.2.1 Hipéridos totales

La abundancia de los anfípodos hipéridos fue mayor en feb.07 con una media geométrica de 2381 ind/1000 m³ (Tabla II). En contraste, la abundancia en los otros cruceros fue menor a 1500 ind/1000 m³. Dicha diferencia se mantuvo cuando se agrupó por separado las zonas nerítica y oceánica (Tabla II, figura 22). En general, las mayores abundancias se registraron durante la época seca (feb.07 y mar.08), sin embargo, los valores registrados durante mar.08 fueron la mitad de los valores registrados durante feb.07 (Tabla II, figura 22).

Se encontraron diferencias significativas entre los periodos analizados ($H_{3,124} = 35.23$, $p < 0.0001$), siendo los valores registrados durante la época seca significativamente mayores a los encontrados durante la época de lluvias ($p < 0.05$). No obstante, esta diferencia no se presentó entre mar.08 y sep.08 ($p = 1.00$). Como se esperaba, la abundancia total de los hipéridos no fue estadísticamente diferente entre los muestreos realizados durante la misma época climática considerando un $\alpha < 0.05$ (feb.07 vs mar.08: $Q = 2.61$, $p = 0.05$; sep.07 vs sep.08: $Q = 1.22$, $p = 1.00$).

Tabla II. Media geométrica (MG: ind/1000 m³) de la abundancia de los anfípodos hipéridos entre épocas y zonas en el Pacífico colombiano

		Feb.07	Sep.07	Mar.08	Sep.08
Área total	n	36	35	27	26
	Rango	345 - 8810	152 - 4762	164 - 8923	254 - 3247
	MG	2381	708	1311	964
Zona nerítica	n	21	21	9	8
	Rango	345 - 8810	152 - 2055	164 - 4322	412 - 3247
	MG	1969	631	982	835
Zona oceánica	n	15	14	18	18
	Rango	1223 - 5981	253 - 4762	379 - 8923	254 - 2274
	MG	3107	841	1515	1028

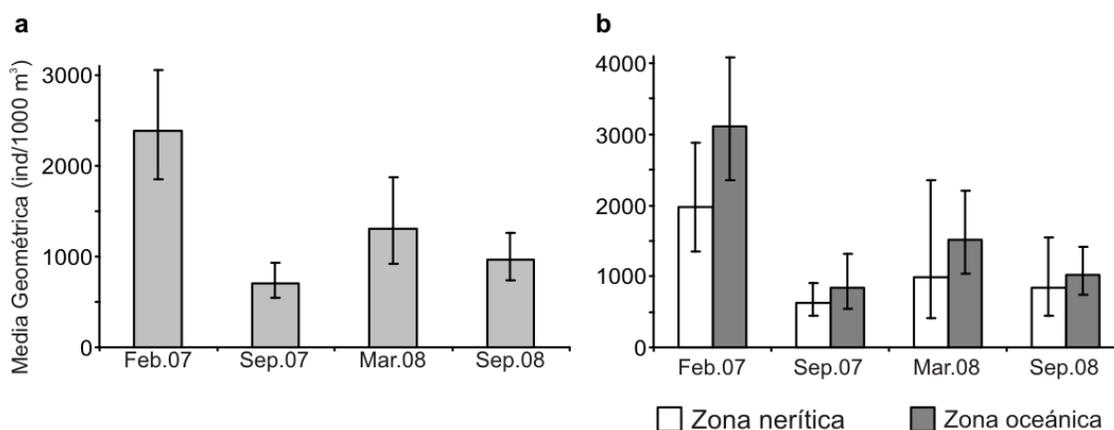


Figura 22. Media geométrica (\pm IC 95%) de la abundancia de los anfípodos hipéridos para el área total (a) y zonas (b) en el Pacífico colombiano

Al evaluar la variación espacial de la abundancia de los hipéridos, se destacó la presencia de dos núcleos de alta abundancia (> 8000 ind/1000 m³), uno frente a la costa norte durante feb.07, y el otro en la zona oceánica-central durante mar.08 (figura 23). Para feb.07 el 63% de las estaciones presentaron abundancias mayores a los 4000 ind/1000 m³ (figura 23). Por el contrario, durante la época de lluvias se registraron bajas abundancias de hipéridos, presentándose en la mayoría de las estaciones abundancias menores a los 2000 ind/1000 m³ (figura 23). A pesar de que la abundancia total de los hipéridos presentó valores medios mayores para la zona oceánica que para la zona nerítica en los cuatro crucesos analizados (Tabla II, figura 22), esta variación no fue estadísticamente significativa ($p > 0.05$).

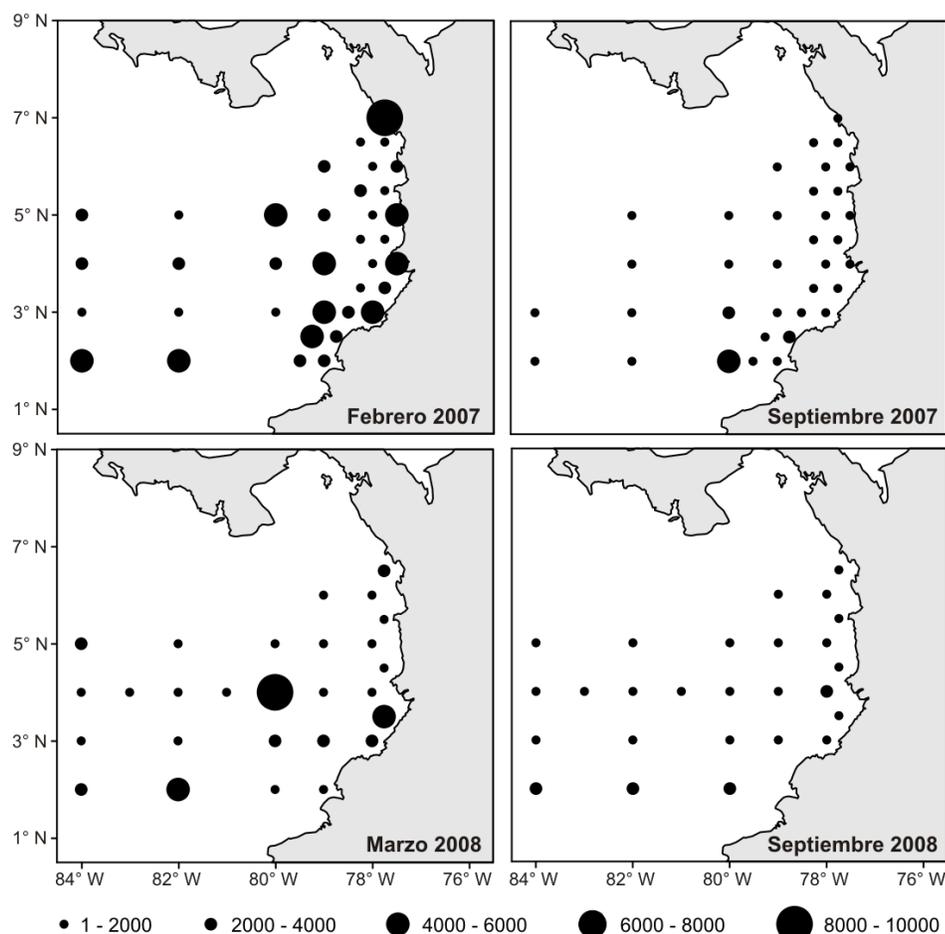


Figura 23. Distribución de la abundancia total (ind/1000 m³) de los anfípodos hipéridos en el Pacífico colombiano

IV.2.2 Especies representativas

IV.2.2.1 Variación temporal

Se consideraron como especies representativas del ensamble de los anfípodos hipéridos del Pacífico colombiano, aquellas especies que presentaron una presencia en las muestras mayor al 70% y cuya abundancia media (geométrica) fue mayor al 5% en uno o más de los cruceros analizados (Tabla I). Se encontró que *Hyperioides sibaginis*, *Lestrigonus bengalensis*, *Lestrigonus schizogeneios* y *Phronimopsis spinifera* cumplieron con este criterio, representando en conjunto abundancias del 81%, 79%, 66% y 59% durante feb.07, sep.07, mar.08 y sep.08, respectivamente (figura 24). En este sentido, desde sep.07 hasta sep.08, *H. sibaginis* fue la especie más representativa constituyendo del 40-49% de los anfípodos totales, mientras que *L. bengalensis* fue la más representativa durante feb.07 (37%) (Tabla I, figura 24).

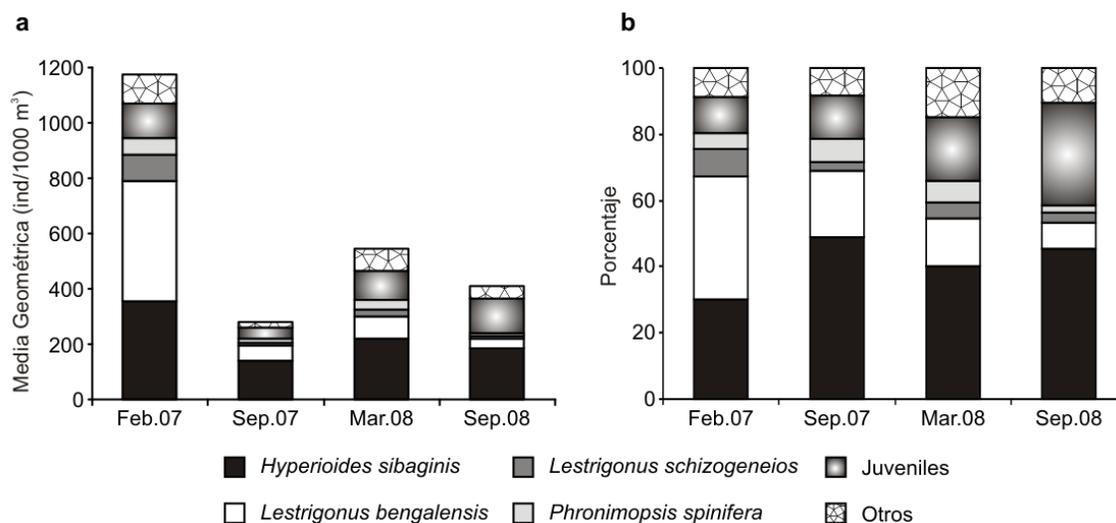


Figura 24. Media geométrica (a) y abundancia relativa (b) de las cuatro especies dominantes del ensamble de los anfípodos hipéridos del Pacífico colombiano

Con el fin de evaluar a nivel de especie la variación temporal y espacial de la abundancia, se analizaron además de las cuatro especies representativas aquellas especies que presentaron el 15% de la frecuencia en alguno de los cruceros analizados ($n = 35$) (Tabla I).

A pesar de que *L. crucipes* cumplía con este criterio, fue omitida para estos análisis debido a que sólo se registró durante mar.08 (Tabla I). Los resultados correspondientes para estas especies se presentan en la sección de anexos (anexo VI).

Estadísticamente se encontró que 11 de las 34 especies presentaron diferencias temporales significativas en la abundancia (Tabla III, figura 25, anexo VI). En el análisis a posteriori las diferencias reflejaron ocho grupos: 1) abundancias significativamente mayores en feb.07 que en sep.07 (e.g. *H. sibaginis*), 2) abundancias mayores en feb.07 que en sep.08 (*Phronimopsis spinifera*), 3) abundancias mayores en feb.07 que en septiembre de ambos años (*Phronima dunbari* y *Lestrignonus schizogeneios*), 4) abundancias mayores en feb.07 que en sep.07 y mar.08 (*Primno latreillei*), 5) abundancias mayores en feb.07 que en los otros cruceros analizados (*Lestrignonus bengalensis*), 6) abundancias mayores en mar.08 que en feb.07 (*B. crusculum*) y 7) abundancias mayores en mar.08 que en sep.07 (*Lestrignonus macrophthalmus* y *Lycaeopsis themistoides*). En el octavo grupo estuvieron las especies cuya abundancia no presentó una tendencia temporal clara.

Tabla III. Comparación temporal (feb.07, sep.07, mar.08, sep.08) en la abundancia de las 34 especies de hipéridos más comunes en el Pacífico colombiano evaluada mediante la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis y la prueba a posteriori de Nemenyi-Dunn. Las especies están ordenadas por grupos en función de los resultados a posteriori. *diferencias significativas no reconocidas por la prueba a posteriori para un $p < 0.05$ (n = 124)

Grupo y Especie	Kruskal - Wallis		Nemenyi - duna	
	H	p	Q	p
1			feb.07 > sep.07	
<i>Hyperioides sibaginis</i>	10.62	0.014	3.18	0.009
<i>Hyperietta parviceps</i>	16.79	0.001	3.67	0.001
<i>Parascelus edwardsi</i>	13.69	0.003	3.21	0.008
2			feb.07 > sep.08	
<i>Phronimopsis spinifera</i>	11.61	0.009	3.13	0.010
3			feb.07 > sep.07, sep.08	
<i>Phronima dunbari</i>	23.52	0.001	2.87	0.024
			3.60	0.002
<i>Lestrignonus schizogeneios</i>	26.50	0.001	4.69	< 0.001
			3.81	0.001

Tabla III. Continuación

Grupo y Especie	Kruskal - Wallis		Nemenyi - Dunn	
	H	p	Q	p
4			feb.07 > sep.07, mar.08	
<i>Primno latreillei</i>	22.88	< 0.001	3.59	0.002
			3.13	0.010
5			feb.07 > sep.07, mar.08, sep.08	
<i>Lestrigonus bengalensis</i>	46.59	< 0.001	5.63	< 0.001
			4.06	< 0.001
			5.93	< 0.001
6			mar.08 > feb.07	
<i>Brachyscelus crusculum?</i>	17.27	0.001	2.91	0.022
7			mar.08 > sep.07	
<i>Lestrigonus macrophthalmus</i>	14.74	0.002	3.25	0.007
<i>Lycæopsis themistoides</i>	13.56	0.004	3.15	0.010
8				
<i>Scina borealis</i>	6.75	0.080		
<i>Scina tullbergi</i>	10.45	0.015*		
<i>Vibilia armata</i>	9.20	0.027*		
<i>Vibilia australis</i>	16.93	0.001*		
<i>Vibilia chuni</i>	3.89	0.273		
<i>Paraphronima crassipes</i>	1.30	0.730		
<i>Hyperietta vosseleri</i>	4.69	0.196		
<i>Hyperioides longipes</i>	8.09	0.044*		
<i>Lestrigonus shoemakeri</i>	2.02	0.567		
<i>Themistella fusca</i>	2.80	0.423		
<i>Phronima bowmani</i>	4.73	0.192		
<i>Phrosina semilunata</i>	9.74	0.021*		
<i>Primno brevidens</i>	0.12	0.989		
<i>Eupronoe minuta</i>	13.17	0.004*		
<i>Paralycaea gracilis</i>	2.47	0.480		
<i>Lycæa pauli</i>	9.02	0.029*		
<i>Simorhynchotus antennarius</i>	8.61	0.035*		
<i>Oxycephalus clausi</i>	2.54	0.468		
<i>Rhabdosoma brevicaudatum</i>	6.68	0.083		
<i>Rhabdosoma minor</i>	10.37	0.016*		
<i>Amphithyrus bispinosus</i>	0.47	0.926		
<i>Amphithyrus sculpturatus</i>	12.00	0.007*		
<i>Tetrathyrus forcipatus</i>	7.69	0.053		

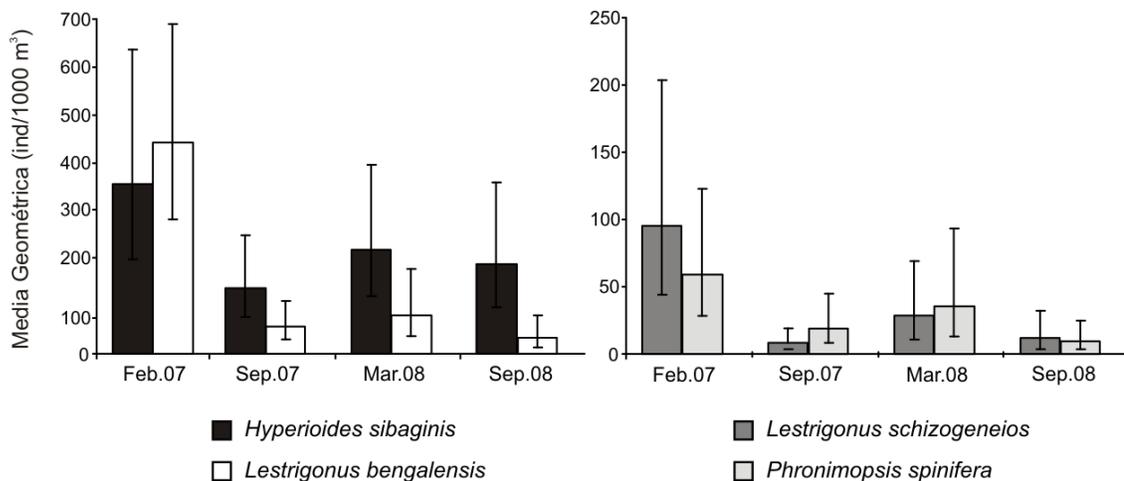


Figura 25. Media geométrica (\pm IC 95%) de la abundancia para las cuatro especies dominantes del ensamble de los anfípodos hipéridos del Pacífico colombiano

IV.2.2.2 Variación espacial

La distribución de las cuatro especies dominantes (*H. sibaginis*, *L. bengalensis*, *L. schizogeneios* y *P. spinifera*) fue amplia en la zona de estudio para los cuatro cruceros analizados (figuras 26 - 29). En feb.07 *H. sibaginis* presentó las mayores abundancias a lo largo de la zona nerítica (> 2000 ind/1000 m³), mientras que en sep.07 las mayores abundancias se presentaron únicamente en la zona costera sur. Por el contrario, durante mar.08 y sep.08 las abundancias fueron menores a 1000 ind/1000 m³ en casi todas las estaciones (figura 26).

Por su parte, *L. bengalensis*, *L. schizogeneios* y *P. spinifera* presentaron bajas abundancias (< 1000 ind/1000 m³) de sep.07 a sep.08, mientras que en feb.07 las mayores abundancias se presentaron en algunas estaciones a lo largo de toda la cuenca en el caso de *L. bengalensis* (figura 27) y *L. schizogeneios* (figura 28) o hacia la zona oceánica oriental (*P. spinifera*, figura 29).

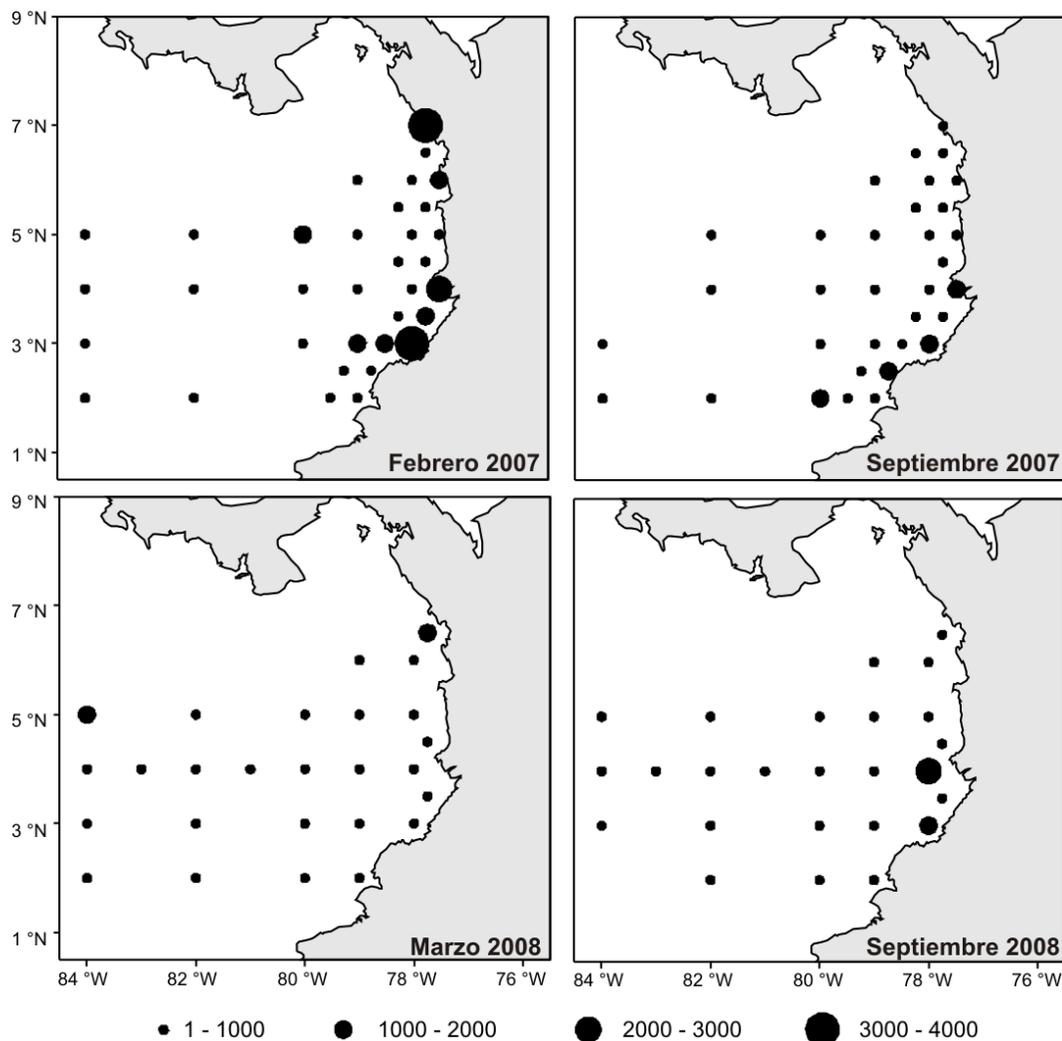


Figura 26. Distribución de *Hyperioides sibaginis* (ind/1000 m³) en el Pacífico colombiano

Así mismo, para el resto de especies comunes es posible destacar algunos patrones generales (anexo VI). La distribución de algunas especies como *Hyperietta parviceps*, *Lestrigonus shoemakeri*, *Eupronoe minuta*, *Phronima dunbari*, *Primno latreillei*, *Simorhynchotus antennarius* y *Rhabdosoma minor* fue amplia o con tendencia hacia la zona nerítica durante la época seca, mientras que durante la época de lluvias en general su presencia disminuyó y se restringió principalmente a la zona oceánica. De estas especies, se destaca que *P. latreillei* fue particularmente abundante frente a la costa sur en feb.07. Por su parte, la distribución de algunas especies independiente de la época fue principalmente

oceánica (*Amphithyrus bispinosus*, *A. sculpturatus*, *Phrosina semilunata* y *Vibilia armata*) o estuvo asociada a la zona nerítica u oceánica (*Brachyscelus cruscum*, *Hyperietta vosseleri* y *Parascelus edwardsi*).

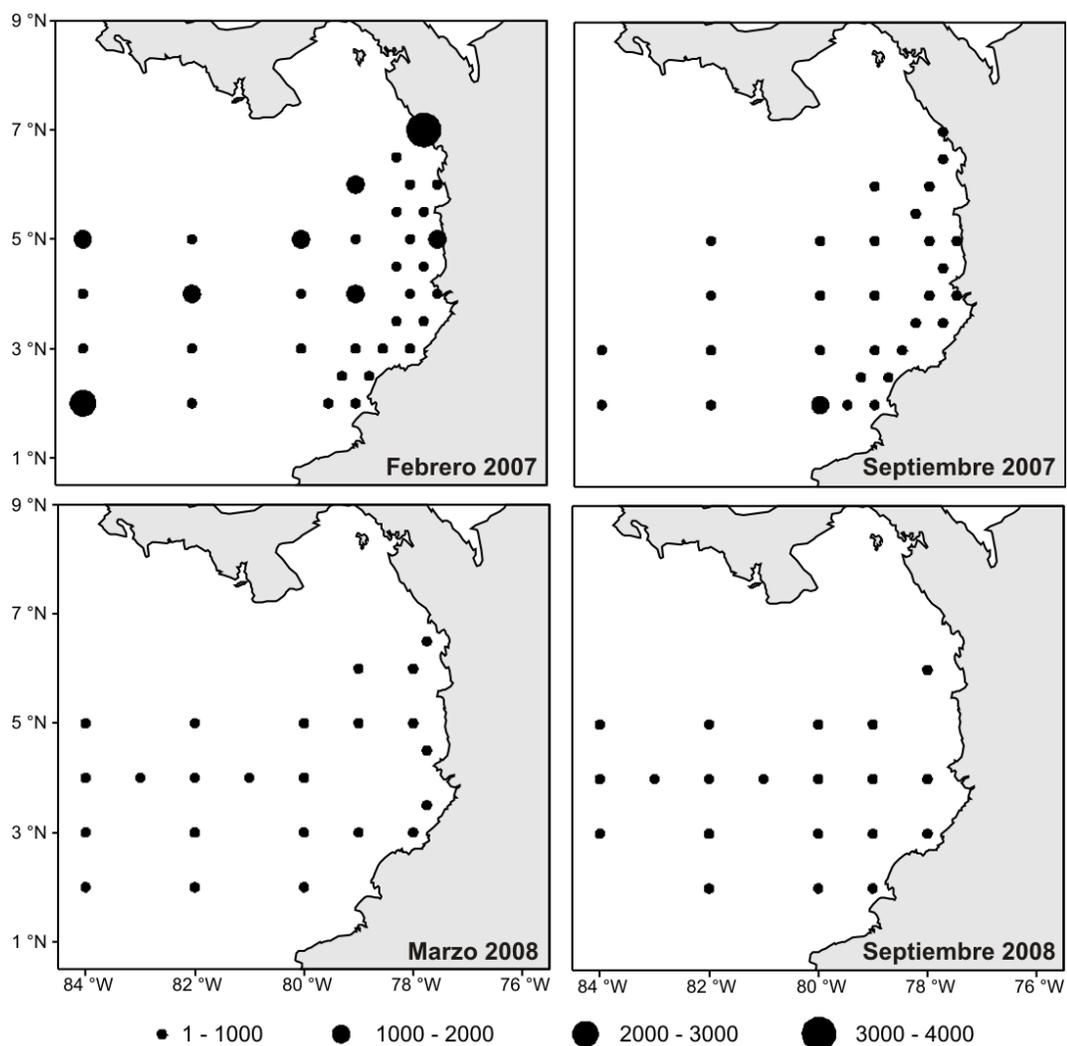


Figura 27. Distribución de *Lestrignus bengalensis* (ind/1000 m³) en el Pacífico colombiano

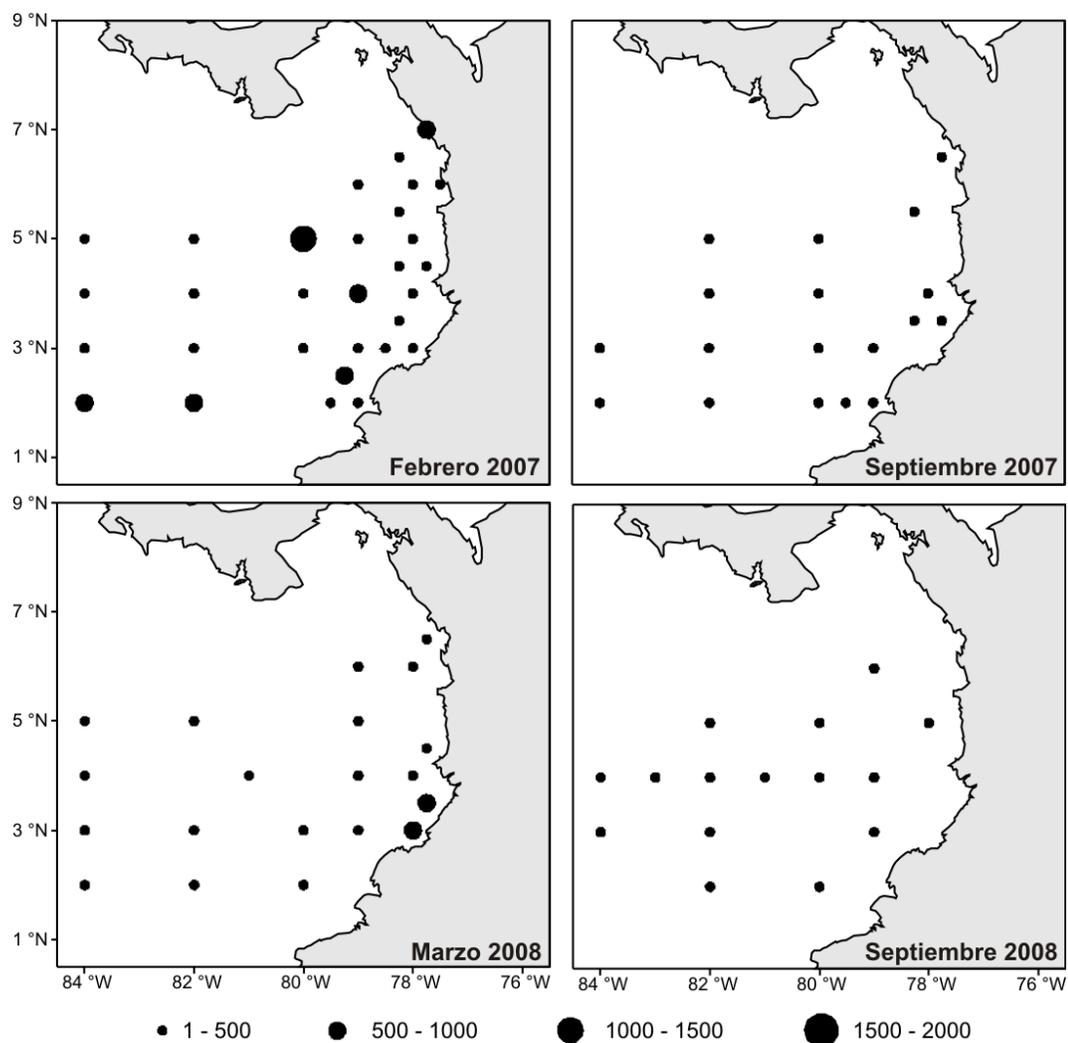


Figura 28. Distribución de *Lestrignus schizogeneios* (ind/1000 m³) en el Pacífico colombiano

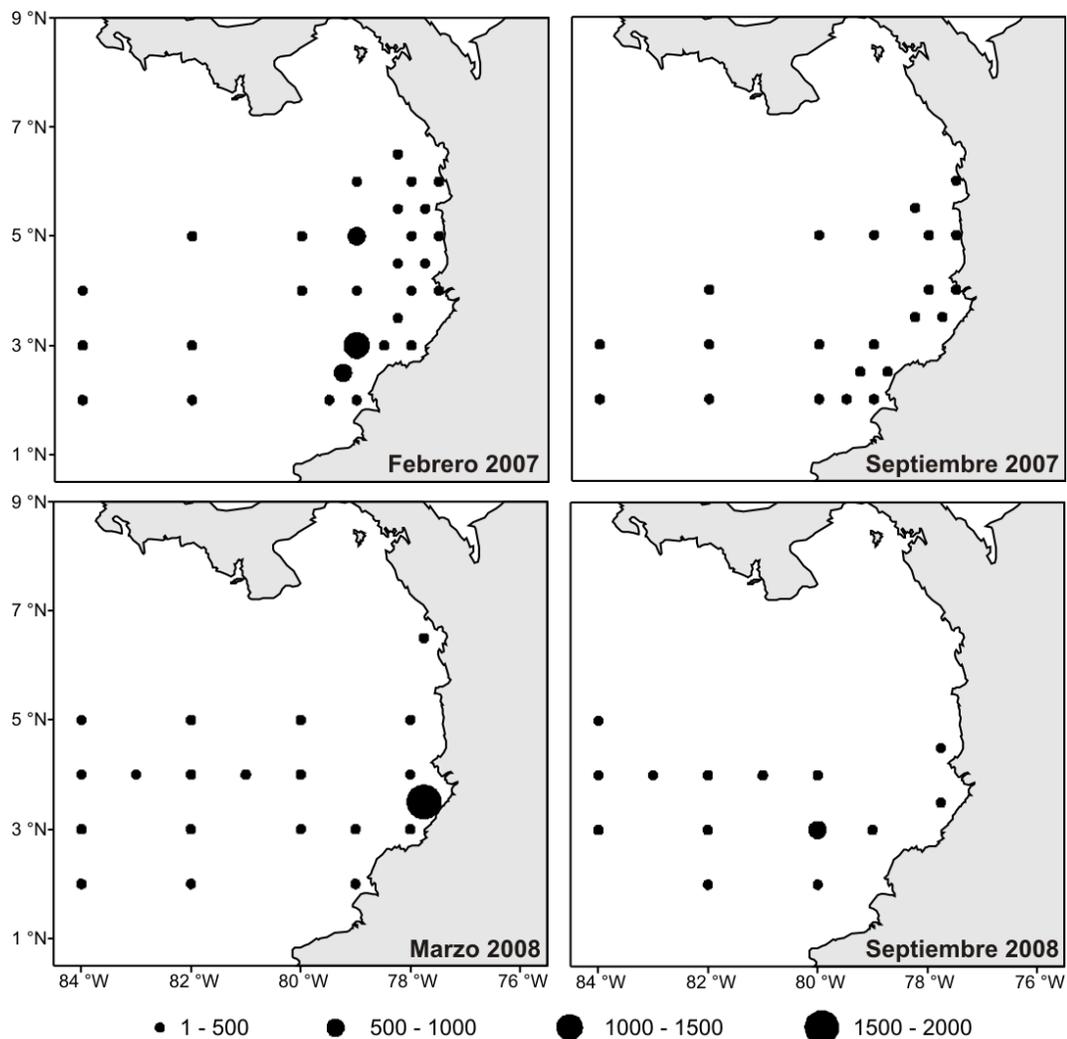


Figura 29. Distribución de *Phronimopsis spinifera* (ind/1000 m³) en el Pacífico colombiano

IV.3.0 Contribución en abundancia y biomasa de los anfípodos hipéridos al total de la comunidad del zooplancton

IV.3.1 Biomasa

La biomasa de los anfípodos hipéridos fue altamente variable a lo largo del periodo de estudio ($H_{3,119} = 24.35$, $p < 0.001$). El valor mínimo registrado fue de 0.05 mg/100 m³ (est. CPC31 de sep.08) y el máximo de 65.60 mg/100 m³ (est. CPC81 de feb.07) (Tabla IV). La biomasa de los hipéridos fue significativamente mayor durante feb.07 que durante los cruceros de la época de lluvias (sep.07 y sep.08, $p < 0.01$), y no presentó diferencias

significativas entre los cruceros de una misma época, ya fuera de secas o de lluvias ($p > 0.05$). Tampoco se encontró diferencias entre mar.08 y los cruceros realizados en la época de lluvias (sep.07 y sep.08, $p > 0.05$).

Tabla IV. Media geométrica del peso seco de los anfípodos hipéridos ($\text{mg}/100 \text{ m}^3$) en el Pacífico colombiano

		Feb.07	Sep.07	Mar.08	Sep.08
Área total	n	36	34	25	24
	Rango	0.0 - 65.6	0.0 - 21.3	0.0 - 21.7	0.0 - 6.7
	MG	10.5	3.5	5.0	2.0
Zona nerítica	n	21	20	9	8
	Rango	0.0 - 23.0	0.0 - 6.1	0.0 - 21.7	0.0 - 6.7
	MG	7.5	2.1	4.2	1.6
Zona oceánica	n	15	14	16	16
	Rango	0.7 - 65.6	0.0 - 21.3	0.0 - 15.8	0.0 - 6.3
	MG	13.2	4.9	5.4	2.2

Espacialmente se encontró que las biomásas de los hipéridos fueron menores a los $15 \text{ mg}/100 \text{ m}^3$ en la mayoría de las estaciones. Seis estaciones presentaron biomásas entre 15 y $30 \text{ mg}/100 \text{ m}^3$, la mayoría en la época seca. Solo se observaron dos núcleos de alta biomasa ($> 45 \text{ mg}/100 \text{ m}^3$) en feb.07 hacia la zona oceánica sur (figura 30). Aunque las medias geométricas de la zona oceánica tendieron a ser mayores a las de la zona nerítica (Tabla IV), la diferencia sólo fue significativa durante sep.07 ($U_{20,14} = 63$, $p < 0.01$).

Al igual que la biomasa de los anfípodos hipéridos, la biomasa del zooplancton mostró alta variabilidad temporal ($H_{3,119} = 31.87$, $p < 0.001$). El rango de valores fluctuó entre 0.02 y $35.12 \text{ g}/100 \text{ m}^3$ (Tabla V). La biomasa media (geométrica) del zooplancton fue mayor durante la época seca que durante la época de lluvias (Tabla V). Sin embargo, estadísticamente se encontró que sólo los valores registrados durante sep.08 fueron significativamente menores a los demás cruceros analizados ($p < 0.001$).

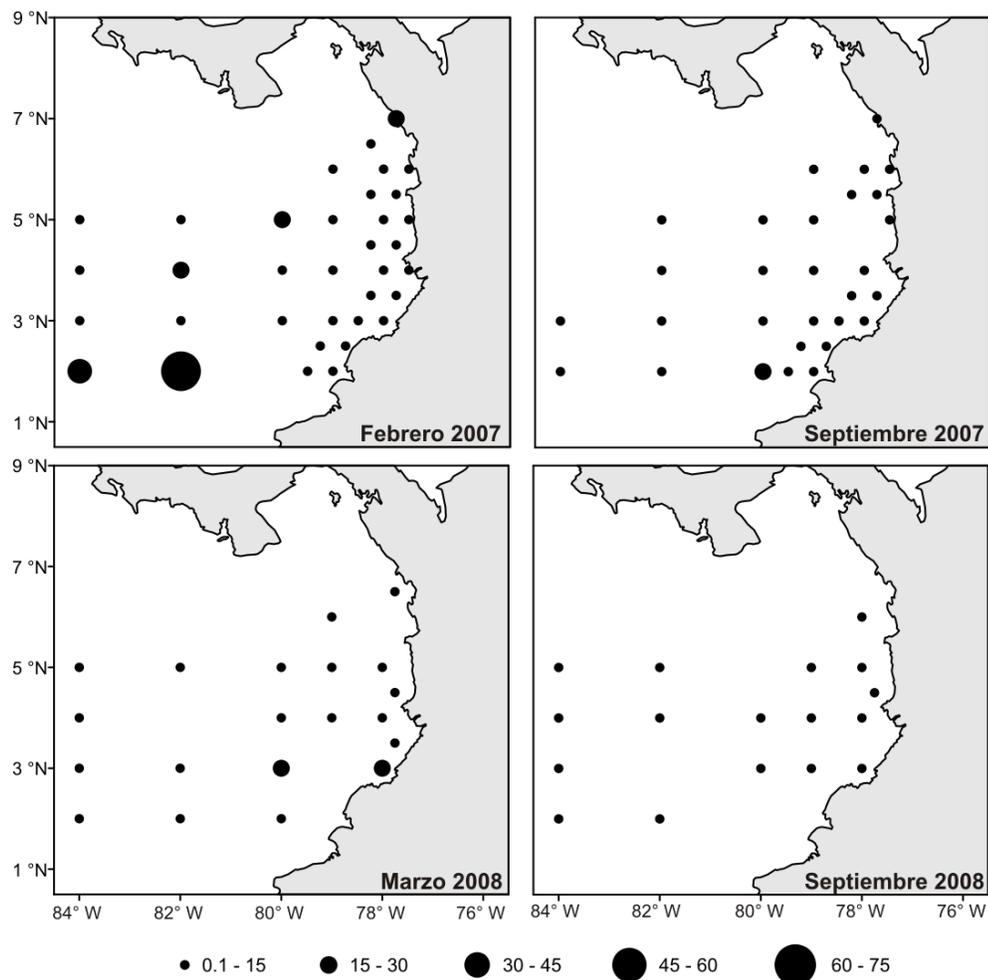


Figura 30. Distribución de la biomasa en peso seco de los anfípodos hipéridos ($\text{mg}/100 \text{ m}^3$) en el Pacífico colombiano

Tabla V. Media geométrica del peso seco del zooplancton ($\text{g}/100 \text{ m}^3$) en el Pacífico colombiano

		Feb.07	Sep.07	Mar.08	Sep.08
Área total	n	36	34	25	24
	Rango	0.16 - 21.65	0.09 - 3.76	0.08 - 35.12	0.02 - 1.06
	MG	1.05	0.58	1.35	0.23
Zona nerítica	n	21	20	9	8
	Rango	0.24 - 2.76	0.09 - 3.76	0.08 - 4.60	0.05 - 1.06
	MG	0.57	0.43	0.69	0.33
Zona oceánica	n	15	14	16	16
	Rango	0.16 - 21.65	0.18 - 2.59	0.12 - 35.12	0.02 - 0.36
	MG	1.98	0.89	1.82	0.19

Espacialmente se encontró que con excepción de tres estaciones oceánicas de la época seca ($> 20 \text{ g}/100 \text{ m}^3$), las biomásas del zooplancton fueron menores a $10 \text{ g}/100 \text{ m}^3$ durante todo el periodo de estudio (figura 31). Al igual que los hipéridos, la biomasa del zooplancton presentó valores mayores en la zona oceánica que en la nerítica (Tabla V), con excepción de sep.08 que presentó el patrón opuesto. Sólo durante sep.07 esta diferencia fue estadísticamente significativa ($U_{20,14} = 77, p = 0.03$).

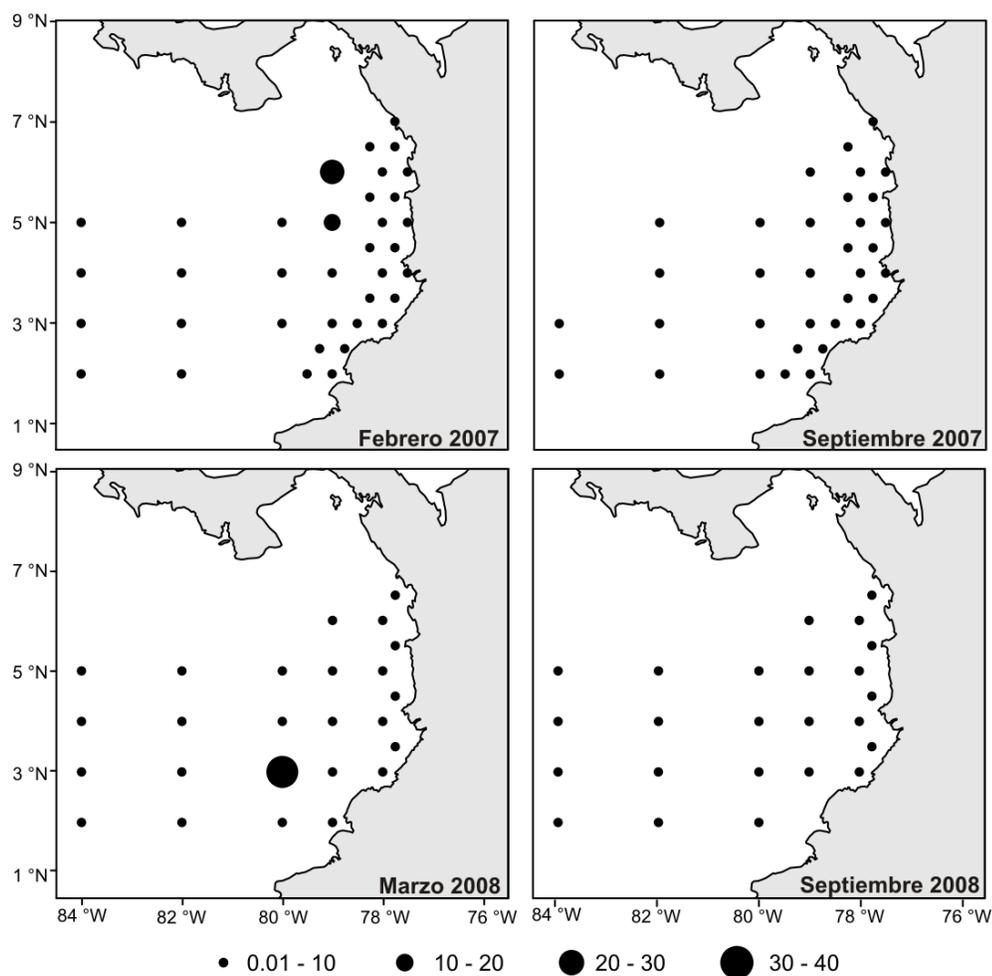


Figura 31. Distribución de la biomasa en peso seco del zooplancton ($\text{g}/100 \text{ m}^3$) en el Pacífico colombiano

La proporción entre la biomasa de los hipéridos y la biomasa total del zooplancton fue menor al 1% (figura 32). Temporalmente la mayor contribución se presentó durante sep.08 (0.8%) y la menor durante mar.08 (0.2%). Especialmente la contribución de la biomasa de los hipéridos a la biomasa del zooplancton fue mayor en la zona nerítica durante la época seca, mientras que durante la época de lluvias se observó el patrón opuesto, al presentarse la mayor contribución en la zona oceánica (figura 32).

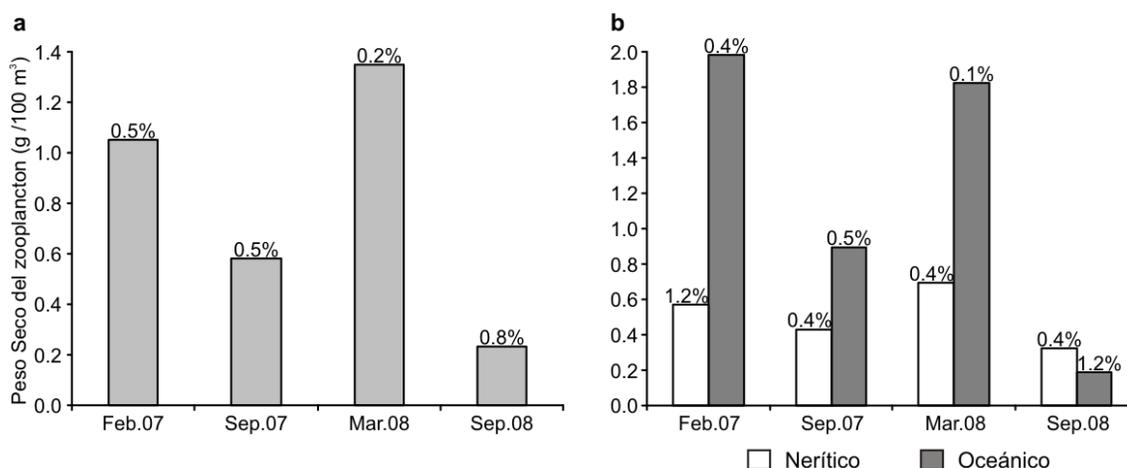


Figura 32. Media geométrica de la biomasa en peso seco del zooplancton entre épocas para el área total (a) y zonas (b). Los porcentajes arriba de las barras indican la porción correspondiente a los anfípodos hipéridos

IV.3.2 Abundancia

La abundancia del zooplancton varió significativamente entre los periodos analizados ($H_{3,120} = 33.40$, $p < 0.01$), registrándose los mayores valores durante la época seca (feb.07 y mar.08) (Tabla VI). No obstante, únicamente durante feb.07 la abundancia fue significativamente mayor a la registrada en los demás cruceros analizados (sep.07, mar.08 y sep.08, $p < 0.01$).

Tabla VI. Media geométrica de la abundancia del zooplancton (ind/m³) en el Pacífico colombiano

		Feb.07	Sep.07	Mar.08	Sep.08
Área total	n	36	34	25	24
	Rango	122 - 1667	37 - 381	83 - 691	102 - 675
	MG	324	139	204	173
Zona nerítica	n	21	20	9	8
	Rango	168 - 1667	39 - 350	131 - 691	120 - 675
	MG	347	121	209	233
Zona oceánica	N	15	14	16	16
	Rango	122 - 861	37 - 381	83 - 532	102 - 195
	MG	294	170	202	149

Espacialmente se encontró que la abundancia del zooplancton presentó valores menores a los 500 ind/m³ a lo largo de la CPC durante todo el periodo de estudio, con excepción de algunas estaciones de la zona nerítica sur, particularmente en feb.07 (figura 33). Los valores de abundancia entre zonas para cada crucero no presentaron diferencias estadísticamente significativas ($p > 0.05$).

Al igual que para la biomasa, la proporción entre la abundancia de los hipéridos respecto a la abundancia total del zooplancton fue menor al 1% (figura 34). Temporalmente la contribución de los hipéridos fue mayor durante la época seca (feb.07 y mar.08: 0.8%) que en la época de lluvias (sep.07 y sep.08: 0.6%). Espacialmente la contribución de la abundancia de los hipéridos a la abundancia total del zooplancton fue mayor en la zona oceánica durante feb.07, mar.08 y sep.08, y presentó valores similares para las dos zonas en sep.07 (figura 34).

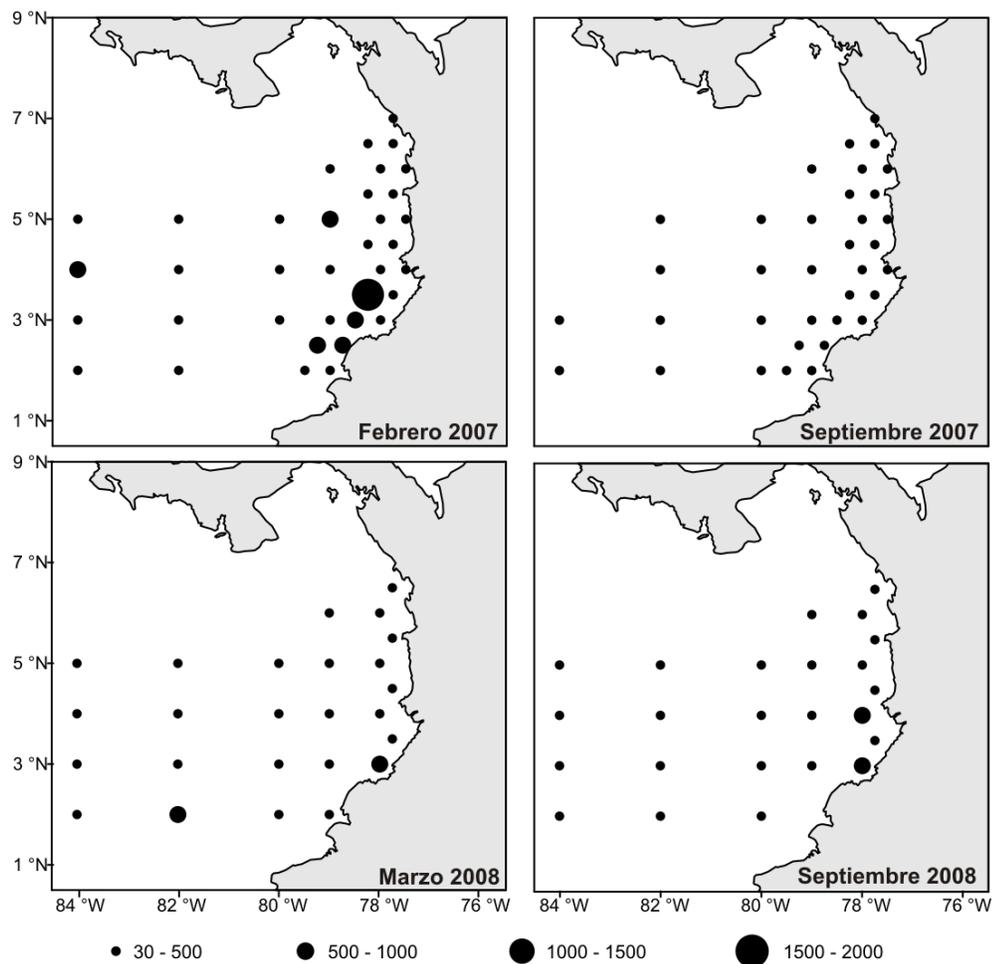


Figura 33. Distribución de la abundancia total del zooplancton (ind/m³) en el Pacífico colombiano

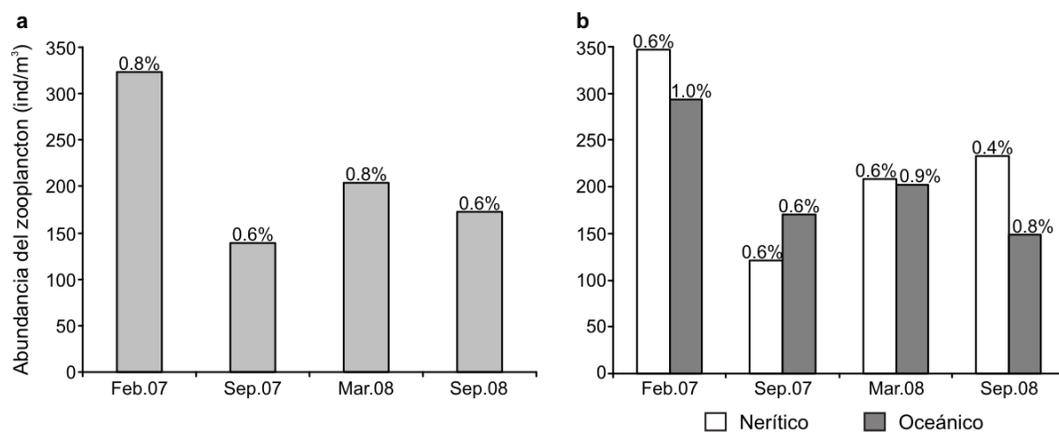


Figura 34. Media geométrica de la abundancia total del zooplancton entre épocas para el área total (a) y zonas (b). Los porcentajes arriba de las barras indican la porción correspondiente a los anfípodos hipéridos

IV.3.2.1 Organismos gelatinosos

La abundancia del total, así como la de los diferentes grupos de gelatinosos (salpas, doliolos, medusas, sifonóforos y ctenóforos) varió significativamente entre los periodos analizados ($p < 0.01$). Así mismo, la proporción de la abundancia de estos grupos con respecto al total de los gelatinosos varió durante el estudio, siendo las salpas las que presentaron la mayor contribución durante feb.07 ($> 50\%$), las medusas y sifonóforos durante sep.07 (36% cada uno), los doliolos durante mar.08 (45%), y los sifonóforos durante sep.08 (46%). Los ctenóforos por su parte, fueron un componente menor del zooplancton gelatinoso ($< 0.3 \text{ ind/m}^3$, $< 4\%$) (figura 35). En el anexo VII se presenta la distribución de cada uno estos grupos.

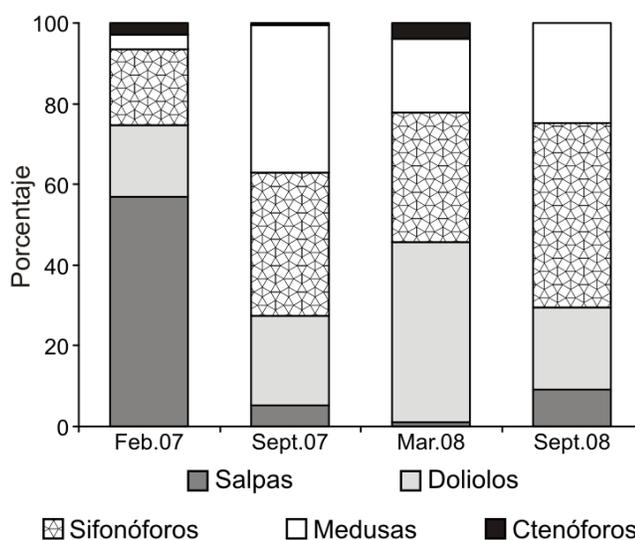


Figura 35. Abundancia relativa del zooplancton gelatinoso en el Pacífico colombiano

Estadísticamente se encontró que la abundancia de los gelatinosos totales y de las salpas fue significativamente mayor en feb.07 (MG: 13 y 6.3 ind/m^3 , respectivamente), que en los demás cruceros analizados ($p < 0.01$), como consecuencia de un marcado descenso en los valores de abundancia (MG < 4 y 0.3 ind/m^3 , respectivamente) (figura 35 y 36). Por su parte, la abundancia de los doliolos fue significativamente mayor en feb.07 que en sep.07

($p < 0.01$), mientras que la abundancia de las medusas fue significativamente mayor en sep.07 que durante la época seca (feb.07 y mar.08) ($p < 0.01$) (figura 36). La abundancia de los sifonóforos fue significativamente mayor en feb.07 que en sep.07 y mar.08, y fue significativamente mayor en sep.08 que en sep.07 ($p < 0.01$) (figura 36). La abundancia de los ctenóforos fue también significativamente mayor en feb.07 que en los demás cruceros analizados ($p < 0.01$) (figura 36).

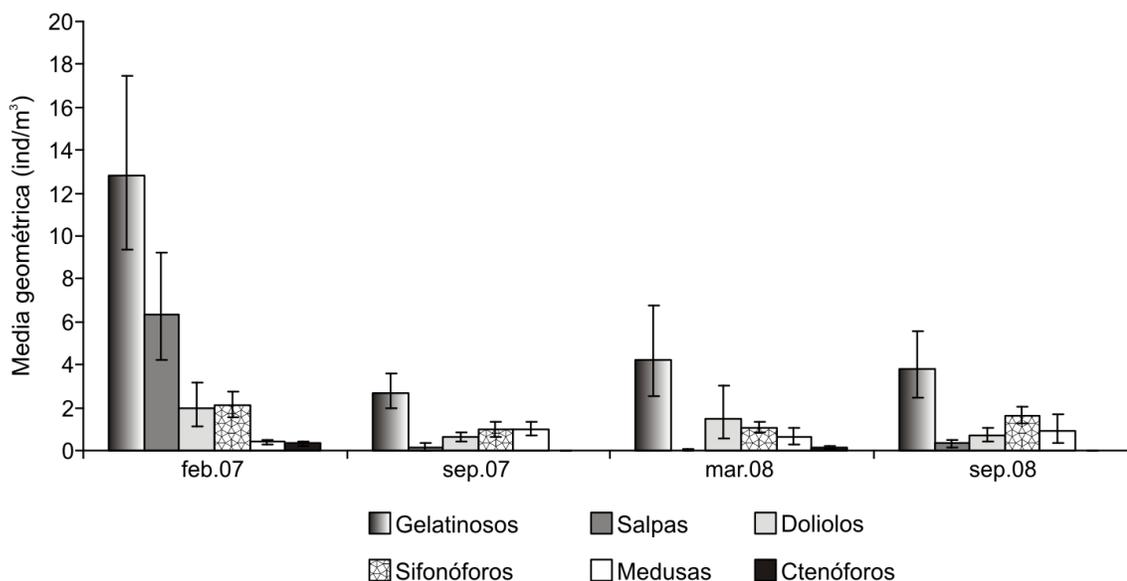


Figura 36. Media geométrica (\pm IC 95%) de la abundancia del zooplancton gelatinoso en el Pacífico colombiano

IV.4.0 Relación de los hipéridos con las variables físicas y biológicas

IV.4.1 Relación de los hipéridos con las variables oceanográficas

Al evaluar la asociación entre la estructura de los ensambles de hipéridos y las variables físicas, se encontraron en general valores bajos para los coeficientes de correlación ($\rho_s < 0.30$, Tabla VII). Sin embargo, se estableció que la salinidad (6 y 30 m, $\rho_s = 0.31$), fue la variable ambiental que mejor explicó los patrones de la estructura de los ensambles de hipéridos (Tabla VII).

Tabla VII. Asociación entre la estructura de los ensambles de hipéridos y los parámetros oceanográficos en el Pacífico colombiano evaluada mediante la rutina Bioenv. 1: temperatura 6 m; 2: temperatura 30 m; 3: salinidad 6 m; 4: salinidad 30 m

Número de variables	Correlación de Spearman (ρ_s)	Combinación de variables
2	0.31	3,4
1	0.30	3
3	0.29	1,3,4
3	0.28	2,3,4
4	0.27	Todas
2	0.26	2,3
2	0.24	1,3
3	0.24	1,2,3
1	0.23	4
2	0.23	1,4

IV.4.2 Relación de los hipéridos con los gelatinosos del zooplancton

La abundancia total de los hipéridos se correlacionó significativamente con la mayoría de los grupos gelatinosos (abundancia total de los gelatinosos, sifonóforos, ctenóforos, doliolidos y salpas) ($p < 0.001$), a excepción de las medusas, con las cuales no se estableció una asociación significativa ($p = 0.68$) (Tabla VIII).

Tabla VIII. Correlación de Spearman (r_s) entre la abundancia total de los anfípodos hipéridos y los gelatinosos del zooplancton en el Pacífico colombiano. Gelatinosos: suma de todo el zooplancton gelatinoso. *significativo $p < 0.01$. $n = 124$

		Gelatinosos	Medusas	Sifonóforos	Ctenóforos	Doliolidos	Salpas
Abundancia total hipéridos	r_s	0.42	-0.04	0.34	0.40	0.38	0.41
	p	< 0.001*	0.675	< 0.001*	< 0.001*	< 0.001*	< 0.001*

A nivel de especie (12 especies - frecuencia > 50%), únicamente en cinco (entre ellas *L. bengalensis* y *L. schizogeneios*) la abundancia se correlacionó significativamente con la abundancia total de los gelatinosos del zooplancton (Tabla IX). En general, los ctenóforos presentaron el mayor número de asociaciones significativas con las diferentes especies de hipéridos ($n = 7$), seguidos por las salpas ($n = 5$), sifonóforos y doliolidos ($n = 4$, cada uno). Ninguna de las especies de hipéridos se correlacionó significativamente con la abundancia

total de las medusas ($p > 0.05$) (Tabla IX). Entre las correlaciones encontradas, se destacó que la abundancia de *H. vosseleri*, *H. sibaginis*, *L. macrophthalmus* y *P. spinifera* se asoció significativamente sólo con la abundancia de los ctenóforos ($p < 0.01$) (Tabla IX). Cinco especies presentaron asociaciones significativas con por lo menos dos grupos de gelatinosos (*L. bengalensis*, *L. schizogeneios*, *H. parviceps*, *P. dunbari* y *P. latreillei*), mientras que tres especies no presentaron asociación con ningún grupo del zooplancton (*B. crusculum*, *L. themistoides* y *P. edwardsi*) (Tabla IX).

Tabla IX. Correlación de Spearman entre la abundancia de 12 especies de anfípodos hipéridos (frecuencia > 50%) y los gelatinosos del zooplancton en el Pacífico colombiano. Gelatinosos: suma de todo el zooplancton gelatinoso. *significativo $p < 0.01$. $n = 124$

	Gelatinosos		Medusas		Sifonóforos		Ctenóforos		Doliolidos		Salpas	
	r_s	p	r_s	p	r_s	p	r_s	p	r_s	p	r_s	p
<i>Brachyscelus crusculum?</i>	0.02	0.785	0.02	0.865	0.04	0.672	-0.05	0.550	0.15	0.086	-0.19	0.035
<i>Hyperioides sibaginis</i>	0.16	0.085	-0.05	0.607	0.15	0.106	0.24	0.006*	0.22	0.013	0.19	0.039
<i>Hyperietta parviceps</i>	0.38	< 0.001*	-0.03	0.747	0.25	0.006*	0.23	0.009	0.40	< 0.001*	0.29	0.001*
<i>Hyperietta vosseleri</i>	0.20	0.024	0.00	0.965	0.18	0.048	0.28	0.002*	0.22	0.015	0.20	0.024
<i>Lestrignonus bengalensis</i>	0.35	< 0.001*	-0.12	0.168	0.33	< 0.001*	0.50	< 0.001*	0.31	< 0.001*	0.49	< 0.001*
<i>Lestribonus macrophthalmus</i>	0.15	0.091	-0.01	0.953	0.13	0.151	0.28	0.001*	0.17	0.053	0.13	0.165
<i>Lestrignonus schizogeneios</i>	0.31	< 0.001*	-0.16	0.077	0.26	0.004*	0.33	< 0.001*	0.33	< 0.001*	0.35	< 0.001*
<i>Lycaeopsis themistoides</i>	0.14	0.108	-0.08	0.391	0.20	0.024	0.08	0.353	0.16	0.070	0.09	0.326
<i>Parascelus edwardsi</i>	0.16	0.076	-0.10	0.288	0.22	0.012	0.22	0.014	0.08	0.368	0.23	0.009
<i>Phronima dunbari</i>	0.36	< 0.001*	-0.06	0.486	0.14	0.125	0.28	0.001*	0.38	< 0.001*	0.25	0.006*
<i>Phronimopsis spinifera</i>	0.10	0.262	-0.08	0.378	0.11	0.234	0.24	0.006*	0.10	0.275	0.10	0.274
<i>Primno latreillei</i>	0.28	0.002*	-0.14	0.132	0.29	0.001*	0.12	0.178	0.16	0.072	0.33	< 0.001*

V. DISCUSIÓN

V.1.0 Composición de especies

La fauna de anfípodos hipéridos registrada para la Cuenca Pacífica Colombiana (CPC) durante el periodo 2007-2008, estuvo compuesta por especies cuya distribución ha sido reportada principalmente como epi - mesopelágica y tropical - subtropical (Vinogradov *et al.* 1996; Vinogradov, 1999). De las 70 especies identificadas, 44 habían sido reportadas previamente para aguas de la Ensenada de Panamá y/o la CPC (Bowman, 1973; Shih, 1991; Shih y Hendrycks, 2001; Valencia y Giraldo, 2009; Zeidler, 2009; Valencia y Giraldo datos sin publicar), mientras que 60 habían sido reportadas para aguas del Pacífico Oriental Tropical (POT) (Bowman, 1973; Shih, 1991; Shih y Hendrycks, 2001; Gasca y Franco-Gordo, 2008; Gasca, 2009a,b; Zeidler, 2009; Gasca *et al.* 2010). En general, la mayoría de las especies de hipéridos presentan una distribución geográfica amplia (Vinogradov *et al.* 1996; Vinogradov, 1999), razón por la cual el total de las especies identificadas en este estudio habían sido reportadas en otras regiones subtropicales del Pacífico oriental (e.g. Brusca, 1967a; Lorz y Percy, 1975; Shulenberger, 1977; Bowman, 1978; Meruane, 1980; Brusca, 1981; Siegel-Causey, 1982; Vinogradov, 1991; Lavaniegos y Ohman, 1999; Gasca y Haddock, 2004; Gasca *et al.* 2007; Lavaniegos y Hereu, 2009).

El número de especies encontrado en la CPC ($S = 70$) fue mayor al registrado en otras zonas del POT, como Bahía Banderas, México ($S = 20$; Gasca y Franco-Gordo, 2008), Bahía Culebra, Costa Rica ($S = 34$; Gasca, 2009a) y la costa norte de Colombia ($S = 20$; Valencia y Giraldo, 2009), posiblemente como consecuencia de la mayor escala temporal (cuatro cruceros) y espacial (zona nerítica y oceánica) consideradas. Igualmente, la alta representatividad obtenida, con un aproximado del 91 al 92% del total de las especies esperadas (estimadores de riqueza Chao2 y Bootstrap), indica un incremento significativo en el conocimiento sobre la composición de los hipéridos para aguas de la CPC y del POT.

Es evidente que la riqueza obtenida en este estudio es menor a la reportada para otras regiones subtropicales del Pacífico oriental (e.g. Shulenberger, 1977; Siegel-Causey, 1982; Vinogradov, 1991; Lavaniegos y Hereu, 2009), resultado que posiblemente se debe a diferencias metodológicas o a características propias de las regiones. En este sentido, la mayor riqueza de especies registrada en los giros centrales del Pacífico norte (Shulenberger, 1977) y sur (Vinogradov, 1991), fue consecuencia de realizar arrastres a mayor profundidad (0 - 600 m) y del uso de redes con una mayor capacidad de filtración (e.g. Isaacs-Kid o modificación de esta). Esta metodología permitió obtener una mejor representación de especies características de aguas profundas (> 300 m) (e.g. superfamilia Physosomata), así como capturar especies de mayor talla y/o capacidad de natación. De otro lado, la mayor riqueza de hipéridos registrada en regiones de transición como el Golfo de California (Siegel-Causey, 1982) y la costa occidental de Baja California (Lavaniegos y Hereu, 2009), se debe a que en estas regiones confluyen especies de zonas templadas-subtropicales en el sector norte y especies tropicales en el sector sur.

De las 70 especies identificadas en la CPC, *Hyperioides sibaginis* (51.8%, %MG), *Lestrigonus bengalensis* (23.7%), *Phronimopsis spinifera* (6.3%) y *Lestrigonus schizogeneios* (5.8%) se destacaron por su abundancia y frecuencia. La mayor abundancia encontrada para las dos primeras especies (76% MG), coincide con lo reportado en Bahía Banderas (México) (Gasca y Franco-Gordo, 2008), y en la costa norte de Colombia (Valencia y Giraldo, 2009), condición que también se ha reportado para otros sectores tropicales del Pacífico como Queensland (Australia) (Zeidler, 1984) y el estrecho de Taiwan (Jinghong y Ruixiang, 1988). Este resultado indica que *H. sibaginis* y *L. bengalensis* son una de las especies más representativas en las aguas costeras y tropicales del Pacífico. Incluso para *L. bengalensis* la tendencia a presentarse hacia aguas costeras ha sido destacado en diferentes regiones, incluyendo el Caribe y Golfo de México (Bowman, 1973; Gasca 2003a; Gasca, 2004; Gasca y Suárez-Morales, 2004; Díaz y Martín, 2005; Gasca *et al.* 2009).

En contraste, la abundancia relativa de las cuatro especies dominantes de la CPC por lo general disminuye en zonas subtropicales, siendo más importantes otras especies que fueron menos abundantes durante este estudio (e.g. *Primno latreillei*, *Phronima atlantica*, *Primno brevidens*, *Vibilia armata*) (Shulenberger, 1977; Vinogradov, 1991; Lavaniegos y Ohman, 1999; Lavaniegos y Hereu, 2009). No obstante, las cuatro especies dominantes fueron también un componente importante en algunas de estas zonas subtropicales, reportándose incluso para el Golfo de California a *L. bengalensis* como la especie más abundante (Siegel-Causey, 1982). De acuerdo con Lavaniegos y Hereu (2009), al parecer la alta abundancia de *L. bengalensis* en el Golfo, se debió a una “tropicalización” por efecto de El Niño 1957-1959. *Phronimopsis spinifera* y *L. schizogeneios* fueron también abundantes en el Golfo, mientras que *H. sibaginis* fue un componente menor. Para la región frente a la costa occidental de Baja California, la importancia de *H. sibaginis* (invierno - zona sur), así como la de *L. bengalensis* y *L. schizogeneios* (otoño - zona central) varió estacionalmente con la entrada de aguas ecuatoriales (Lavaniegos y Hereu, 2009). Para el giro central del Pacífico norte, *H. sibaginis* y *L. bengalensis* fueron la tercera y quinta especie más abundante, mientras que *P. spinifera* y *L. schizogeneios* fueron un componente menor (Shulenberger, 1977). La diferencia más notable en cuanto a composición y abundancia relativa se encontró con el trabajo realizado por Vinogradov (1991) en el giro central del Pacífico sur, en donde *L. schizogeneios*, *L. bengalensis* y *H. sibaginis* fueron un componente menor del ensamble de hipéridos, estando ausente *P. spinifera*.

V.2.0 Variación de la abundancia y la diversidad

V.2.1 Variación estacional

La contribución de los hipéridos a la abundancia total de la comunidad del zooplancton en la CPC es baja, con variaciones menores entre las épocas climáticas: 2% durante la época seca (Martínez-Aguilar *et al.* 2007) y 1% durante la época de lluvias (Giraldo y Gutiérrez, 2007; Murcia y Giraldo, 2007; Valencia, 2007). En el presente estudio, la contribución de los hipéridos en ambas épocas fue menor al 1% tanto en abundancia como en biomasa, coincidiendo con lo descrito para la CPC. Para otras regiones tropicales y subtropicales los hipéridos representan también un componente menor dentro de la comunidad del

zooplancton, como lo reportaron Bowman y McGuinness (1982) para el Océano Índico (0.2%), y Shulenberger (1977) para el giro central del Pacífico norte (4 - 7%). Por el contrario, en zonas templadas y polares (e.g. islas Kerguelen, sur del Océano Índico), los hipéridos pueden llegar a representar más del 90% de la abundancia y del peso total del zooplancton (Bocher *et al.* 2001).

La diversidad, abundancia y biomasa de los hipéridos en la CPC variaron estacionalmente, con valores significativamente mayores durante la época seca (feb.07 y mar.08). En este periodo, se registraron también temperaturas significativamente menores ($< 20^{\circ}\text{C}$) y salinidades mayores (> 34) que durante la época de lluvias (sep.07 y sep.08). Así mismo, la concentración de la clorofila fue mayor durante la época seca, aunque sólo los valores durante sep.07 fueron significativamente menores. Estos resultados son consistentes con lo descrito por Forsbergh (1969), Rodríguez-Rubio y Stuardo (2002), Martínez-Aguilar *et al.* (2007), D’Croz y O’Dea (2007) y Miglietta *et al.* (2008), en relación con el efecto del Jet de Panamá sobre las condiciones hidrológicas e incremento de la abundancia del plancton durante la época seca en la Ensenada de Panamá.

El incremento en la productividad biológica debido al efecto estacional de los jets trans-istmicos, ha sido reportado también para el Golfo de Tehuantepec (e.g. Ayala-Duval *et al.* 1996) y Golfo de Papagayo (e.g. Bednarski y Morales-Ramírez, 2004). Sin embargo, el conocimiento sobre la respuesta del zooplancton a estos procesos de mesoescala se limita en su mayoría al Golfo de Tehuantepec y a ciertos grupos específicos como eufausiáceos (Färber-Lorda *et al.* 2004), copépodos (Fernández-Álamo *et al.* 2000) y poliquetos (Fernández-Álamo y Sanvicente-Añorve, 2005). De acuerdo con estos autores, el aumento en la productividad debido al forzamiento por vientos del norte (Jet de Tehuantepec), se refleja en mayores abundancias y mejores condiciones tróficas para los eufausiáceos (Färber-Lorda *et al.* 2004), así como en mayores abundancias de copépodos (Fernández-Álamo *et al.* 2000) y poliquetos (Fernández-Álamo *et al.* 2005). Aunque en este estudio no se evaluó la composición bioquímica de los hipéridos o del zooplancton en la CPC, las mayores abundancias obtenidas durante el efecto de los vientos del norte (Jet de Panamá),

sugieren también una mayor disponibilidad de alimento en la región, que coincide con la mayor concentración promedio de clorofila registrada durante este periodo.

La variación estacional en la velocidad del viento, temperatura, salinidad y profundidad de la termoclina en la CPC, fue consecuente con lo reportado en estudios anteriores en la Ensenada de Panamá (Forsbergh, 1969; Rodríguez-Rubio y Stuardo, 2002; Rodríguez-Rubio *et al.* 2003; D’Croz y O’Dea, 2007; Devis-Morales *et al.* 2008), región que se caracteriza por aguas superficiales cálidas ($> 25^{\circ}\text{C}$) y de baja salinidad (< 34), así como por una alta estratificación de la columna de agua con una termoclina somera marcada. Así mismo, las masas de agua identificadas en la zona de estudio (Agua Tropical Superficial, Agua Ecuatorial Superficial y Agua Subtropical Subsuperficial) correspondieron a lo reportado para aguas superficiales y subsuperficiales del POT (Wyrcki, 1966; Fiedler y Talley, 2006).

Por su parte, la circulación geostrófica establecida durante la época seca fue similar a la reportada por Rodríguez-Rubio *et al.* (2003) y Devis-Morales *et al.* (2008) para la CPC, aunque en el presente estudio el flujo de la corriente superficial del Jet de Panamá estuvo debilitado y la Corriente de Colombia se presentó más alejada de la costa. Para la época de lluvias el patrón de circulación encontrado no fue consistente con lo reportado por estos autores, ya que no se registró el desarrollo del giro anticiclónico a lo largo de toda la CPC. Por el contrario, la circulación geostrófica registrada fue altamente variable, con el predominio de varios giros de diferente tamaño. Estas particularidades ponen de manifiesto la poca comprensión que aún se tiene sobre el patrón general de circulación en esta región, condición que es recurrente en las zonas con influencia de Jets trans-ístmicos en el POT (e.g. Kessler, 2006; Willett *et al.* 2006).

V.2.2 Variación interanual

A pesar de la señal estacional encontrada tanto para los hipéridos como para las variables ambientales, fue evidente que la presencia de procesos que actúan a mayores escalas como El Niño en feb.07 y La Niña en sep.07 y mar.08, también tuvieron un efecto sobre las

condiciones ambientales, comunidad del zooplancton y los ensambles de hipéridos en la CPC.

En términos generales, para la CPC se ha descrito que la presencia del fenómeno de El Niño se refleja en una disminución en la precipitación, en mayores temperaturas (anomalías positivas) y menores salinidades en la superficie del mar, así como en termo y nutriclinas más profundas (Cantera, 1993; Restrepo y Kjerfve, 2000; Tejada *et al.* 2003). Esta respuesta es generalizada a lo largo del POT, destacándose que durante El Niño en las zonas con jets trans-ístmicos (Golfo de Tehuantepec, Papagayo y Panamá) continúan las surgencias dirigidas por el viento (Amador *et al.* 2006). Sin embargo, durante El Niño típicamente la producción primaria es baja, debido a que las aguas que afloran a superficie provienen de arriba de la termoclina, y por ende llegan a la zona fótica con concentraciones bajas de nutrientes (Pennington *et al.* 2006). A su vez, el descenso en la biomasa del fitoplancton conlleva a un descenso en la biomasa del zooplancton y niveles tróficos superiores (Fernández-Álamo y Färber-Lorda, 2006; Pennington *et al.* 2006). El patrón opuesto ha sido descrito durante el fenómeno de La Niña, con anomalías negativas en la temperatura superficial del mar (Cantera, 1993; Tejada *et al.* 2003; Amador *et al.* 2006; Fiedler y Talley, 2006; Pennington *et al.* 2006).

Específicamente, El Niño 2006-2007 fue descrito como un evento moderado que se desarrolló hacia finales del 2006, registrándose en febrero de 2007 anomalías en la temperatura superficial del mar de 0.2°C en la región Niño 1+2 y de 0.5°C en la CPC (figura 37). De otro lado, La Niña 2007-2008 comenzó a desarrollarse durante septiembre de 2007 (región Niño 1+2: -1.9°C; CPC: 0.2°C), y se disipó durante marzo de 2008, aunque las anomalías fueron positivas tanto para la región Niño 1+2 (0.8°C) como para la CPC (0.6°C) (figura 37). Septiembre de 2008 fue descrito como una condición neutral, aunque la anomalía fue positiva (0.6°C) en la región Niño 1+2 y negativa (-0.1°C) en la CPC (figura 37) (NOAA, 2009; CPPS, 2007a,b; CPPS, 2008a,b).

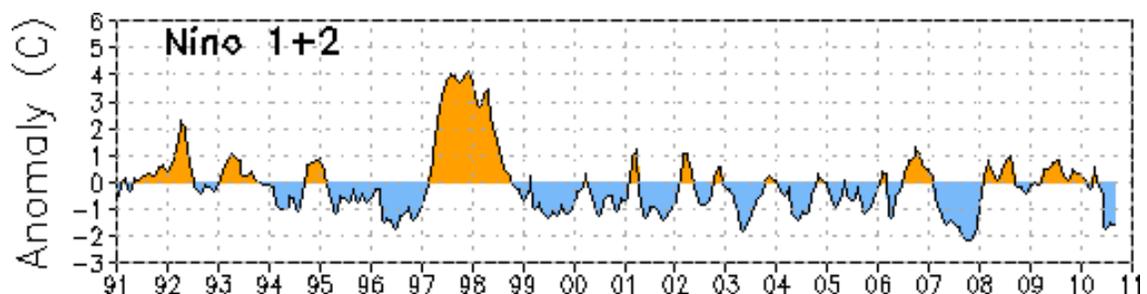


Figura 37. Índice Oceánico El Niño de la región 1+2 del Pacífico (0-10°S, 80-90°W). Las anomalías de temperatura representan episodios cálidos (ocre) y fríos (azules). Fuente: <http://www.esrl.noaa.gov/psd/data/climateindices/list/index.html>

Como se mencionó anteriormente, se ha descrito que durante El Niño se presenta en el POT una reducción en la productividad, mientras que durante La Niña se ha descrito un incremento en la misma (e.g. Fernández-Álamo y Färber-Lorda, 2006; Pennington *et al.* 2006). Los resultados establecidos para la CPC durante la presente investigación fueron contrarios a estos patrones generales descritos para el POT, ya que durante El Niño (feb.07) se registró la mayor concentración de clorofila, la mayor abundancia del zooplancton (y gelatinosos), así como los mayores valores para la riqueza, abundancia y biomasa de los hipéridos. En contraste, los menores valores para estas variables se registraron durante el inicio de La Niña (sep.07), y aunque estos volvieron a aumentar durante la disipación de este evento (mar.08), la concentración de la clorofila así como la abundancia y biomasa de los hipéridos fueron menores a los encontrados en feb.07. Los mayores valores registrados durante feb.07 posiblemente fueron consecuencia de una mayor disponibilidad de alimento (e.g. copépodos) y/o sustratos (zooplancton gelatinoso) para los hipéridos, ya que durante este periodo se registraron las mayores concentraciones de clorofila, así como las mayores abundancias de salpas, sifonóforos, doliolidos, ctenóforos, y del total de la comunidad del zooplancton (> 75% copépodos).

No existen estudios que relacionen los hipéridos con la presencia de los fenómenos de El Niño y La Niña, ni existen estudios a largo plazo en regiones del POT que permitan realizar una comparación. Sin embargo, en la zona de Oregon (California) del Pacífico nororiental,

Lorz y Percy (1975) encontraron que los hipéridos en el periodo 1963-1967 presentaron las mayores abundancias durante los años cálidos. Por el contrario, para la zona sur de California, Lavaniegos y Ohman (1999) encontraron que los hipéridos en el periodo 1951-1997 (estudio interdecadal evitando años con fuerte presencia de El Niño), presentaron mayores valores de abundancia y diversidad durante el periodo frío comprendido entre los años 1951 a 1972. Las investigaciones que han evaluado la respuesta para otros grupos o para el total de la comunidad del zooplancton ante los fenómenos de El Niño y La Niña, indican que esta depende parcialmente del grupo analizado y/o de la localidad (e.g. Lynn *et al.* 1998; Lavaniegos *et al.* 2002; Mackas y Galbraith, 2002; Franco-Gordo *et al.* 2004).

Para la CPC, Martínez-Aguilar *et al.* (2010) reportaron una disminución en un orden de magnitud en la abundancia del zooplancton y de las larvas de peces durante la fase terminal de El Niño 2007 (feb.07), comparado con valores durante marzo de 2006. Así mismo, estos autores reportaron que la estructura de la comunidad del ictioplancton en la zona de influencia de la Corriente de Colombia, cambió como consecuencia de la presencia de este evento. Sin embargo, los cambios en la composición los compararon con un estudio desarrollado durante septiembre de 2003 (Escarria *et al.* 2006), razón por la cual la variación pudo deberse tanto a los cambios estacionales característicos de la región como al uso de metodologías diferentes. Para otras regiones del Pacífico nororiental el esfuerzo por describir la respuesta del zooplancton ante los fenómenos de El Niño y La Niña ha sido mayor (e.g. El Niño 1997-1998 y La Niña 1999-2000). En este sentido, en algunas regiones como California (Lynn *et al.* 1998) y la zona central del Pacífico de México (Franco-Gordo *et al.* 2004), se reportó un descenso en la biomasa del zooplancton durante El Niño 1997-1998, mientras que para la costa occidental de Baja California (Lavaniegos *et al.* 2002), se reportó mayores valores para la biomasa del zooplancton durante El Niño 1997-1998 que durante La Niña 1999-2000.

Diferentes autores han reportado que la respuesta del zooplancton a la presencia de los procesos interanuales se traduce en cambios en la composición de especies más allá de los cambios en la biomasa del zooplancton (e.g. Fiedler, 2002; Lavaniegos *et al.* 2002; Franco-

Gordo *et al.* 2004). Aunque en este estudio se observó una composición similar durante los cuatro muestreos con *H. sibaginis* y *L. bengalensis* como las especies dominantes, únicamente en feb.07 se registró una inversión de la dominancia entre estas dos especies. Los efectos interanuales fueron más evidentes cuando se evaluó la variación temporal de la abundancia total de las 34 especies con mayor frecuencia, ya que en ocho de las 11 especies en que se encontraron diferencias significativas, las abundancias fueron mayores durante feb.07 que en alguno o algunos de los demás cruceros evaluados.

No se encontró evidencia de que la presencia de las especies que se registraron en un solo crucero fuera consecuencia de los procesos interanuales, ya que la mayoría de estas especies se caracterizan por presentar baja frecuencia de aparición y una distribución principalmente tropical (Vinogradov *et al.* 1996; Vinogradov, 1991), con excepción de *Hyeroche medusarum*. Esta especie se registró únicamente en mar.08 y su distribución ha sido reportada como bipolar (Vinogradov *et al.* 1996), aunque como lo manifestaron Bowman (1973) y Zeidler (2004), la taxonomía de este género necesita revisión. Aparentemente la respuesta de los hipéridos ante los eventos interanuales en el POT varía entre localidades, ya que Gasca *et al.* (2010) para las costas de Colima y Jalisco (Pacífico tropical de México) atribuyeron a El Niño de 1998, 16 de los 18 nuevos registros que encontraron.

De esta forma, los resultados obtenidos para la variación temporal de los factores ambientales (temperatura, salinidad y clorofila), así como para la composición, diversidad, abundancia y biomasa de los hipéridos, sugieren que en la CPC la influencia de los procesos estacionales (época seca vs lluvias) fueron evidentes, aunque incrementados (El Niño) o atenuados (La Niña) por los procesos interanuales. Este resultado fue similar al reportado por Franco-Gordo *et al.* (2004) para el Pacífico tropical de México y por Kang *et al.* (2008) para el nor-este del POT, aunque contrario al patrón general sugerido para el POT por Wang y Fiedler (2006).

V.3.0 Variación espacial

Los hipéridos han sido reportados como un grupo principalmente oceánico (Bowman y Gruner, 1973; Vinogradov *et al.* 1996; Vinogradov, 1999). Por lo tanto, se esperaba que las abundancias así como su contribución al total de la comunidad del zooplancton fuera mayor en esta zona, más aún considerando el gradiente de salinidad nerítico-oceánico que caracteriza la CPC (particularmente en la época de lluvias). En general para la contribución de la abundancia se encontró este patrón, mientras que la contribución de la biomasa varió entre las épocas climáticas, siendo mayor en la zona nerítica durante la época seca y mayor en la zona oceánica durante la época de lluvias. Aunque en general la abundancia de los hipéridos fue mayor en la zona oceánica, núcleos de alta abundancia ($> 6000 \text{ ind}/1000\text{m}^3$) se registraron en la zona nerítica durante feb.07. Sólo durante sep.07 la abundancia de los hipéridos fue significativamente mayor en la zona oceánica.

Los cambios en la distribución y contribución de los hipéridos en la CPC entre las épocas climáticas, fueron una respuesta a los cambios en la circulación superficial y al gradiente de salinidad. Durante feb.07 el flujo fortalecido de la Corriente de Colombia (CC) tuvo una mayor influencia sobre la zona nerítica, coincidiendo con los altos valores de abundancia de los hipéridos observados durante este mes. Durante mar.08 la CC se presentó particularmente más alejada de la costa, coincidiendo en esta ocasión con el núcleo de mayor abundancia que se registró en la zona oceánica-central. Estudios realizados con grandes grupos del zooplancton (Martínez-Aguilar *et al.* 2007) o específicamente para el ictioplancton (Martínez-Aguilar *et al.* 2010) en la zona de influencia de la CC durante esta misma época (seca), han establecido también la importancia que tiene la CC en la distribución de los organismos planctónicos en la CPC.

Durante la época de lluvias al parecer el gradiente de salinidad fue el factor que tuvo una mayor influencia sobre la distribución de algunas especies de hipéridos en la CPC. No obstante, este patrón no fue evidente para la distribución de la abundancia total de los hipéridos, debido a que esta reflejó la distribución de las especies dominantes (*H. sibaginis*, *L. bengalensis*, *P. spinifera* y *L. schizogeneios*). De estas especies, *H. sibaginis*, *L.*

bengalensis y *P. spinifera* presentaron una distribución amplia en el área de estudio durante los cuatro cruceros, indicando que toleran los rangos de temperatura y salinidad que se presentan en el gradiente nerítico-oceánico durante las dos épocas climáticas en la CPC. Este mismo patrón de alta tolerancia a los cambios en las condiciones hidrológicas para *H. sibaginis* y *L. bengalensis*, ha sido reportado en otras regiones como el Golfo de California (Siegel-Causey, 1982), Queensland (Zeidler, 1984) y el estrecho de Taiwan (Jinghong y Ruixiang, 1988).

Por el contrario, la distribución de *Lestrigonus schizogeneios* en la CPC varió entre las épocas climáticas, siendo amplia en el área de estudio durante la época seca. Esta ampliación en el rango de distribución probablemente esté asociada con el desarrollo de eventos de surgencia inducidos por vientos del norte que influenciaron la CPC. En contraste durante la época de lluvias, *L. schizogeneios* fue escasa en la zona nerítica, como consecuencia de las bajas salinidades que se registraron en esta zona. *L. schizogeneios* ha sido reportada como una de las especies más abundantes en la Corriente de California (Bowman, 1973; Lavaniegos y Hereu, 2009) y el Golfo de California (Siegel-Causey, 1982). En contraste, para los giros centrales del Pacífico norte (Shulenberger, 1977) y sur (Vinogradov, 1991), así como para zonas costeras del POT (Gasca y Franco-Gordo, 2008; Valencia y Giraldo, 2009) su presencia y abundancia es escasa. Estos resultados sugieren que a pesar de que *L. schizogeneios* tolera un rango amplio de temperaturas y salinidades, su distribución al parecer hacia aguas neríticas se ve limitada en zonas con salinidades bajas, condición que es característica de las zonas costeras en la CPC (región con mayor pluviosidad en el POT).

Los efectos de los patrones de circulación superficial y el gradiente de salinidad fueron más evidentes sobre la distribución de los hipéridos menos abundantes (< 2% MG). En este sentido, el flujo de la CC hacia el norte en la zona nerítica durante la época seca (velocidad promedio de $50 \text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$; Devis-Morales *et al.* 2008), al parecer favoreció mayores abundancias hacia esta zona de algunas especies (e.g. *Eupronoe minuta*, *Primno latreillei* y

Simorhynchotus antennarius), las cuales a su vez tuvieron una presencia limitada hacia la zona central de la cuenca (e.g. feb.07).

Por el contrario, durante la época de lluvias este grupo de especies presentó una limitada contribución en la zona nerítica, probablemente debido a una reducida tolerancia a bajas salinidades, o como consecuencia de una baja disponibilidad de alimento (concentración de clorofila) para sus presas o sustratos. Las bajas concentraciones de clorofila registradas en la zona nerítica durante la época de lluvias, al parecer están limitadas por la concentración de los nutrientes, debido a la dilución por exceso de lluvias y descarga de los ríos (Restrepo y Kjerve, 2000; D’Croz y O’Dea, 2007). Este mismo patrón fue reportado para el Golfo de Panamá (norte de la CPC), donde D’Croz y O’Dea (2007) registraron bajas concentraciones de clorofila y nutrientes durante la época de lluvias, mientras que encontraron que las mayores concentraciones de estas dos variables se correlacionaron con aguas frías y salinas (surgencia en época seca). A partir de estos resultados los autores concluyeron que para esta región la descarga de los ríos no es la principal fuente de nutrientes. Por su parte, la fuerte estratificación que caracteriza las aguas del POT (Wyrski, 1966; Fiedler y Talley, 2006), y que se incrementa durante la época de lluvias, podría estar limitando también la distribución de los hipéridos (Cornet y Gili, 1993), ya que las bajas salinidades registradas por encima de la haloclina pueden no estar dentro del rango fisiológico adecuado para estas especies, para su alimento y/o sus sustratos.

Resultados similares para algunas especies de hipéridos fueron reportados para el Golfo de California, donde Siegel-Causey (1982) encontró que el factor que tuvo mayor importancia en la distribución de *S. antennarius* fue la salinidad. En Queensland, Zeidler (1984) encontró que la presencia de *S. antennarius* estuvo asociada a periodos de baja temperatura y salinidades estables, estando ausente durante el periodo de mayores temperaturas y bajas salinidades.

La distribución de otras especies en la CPC como *Vibilia armata*, aparentemente estuvo restringida a la lengüeta de agua fría y salina (Corriente Superficial del Jet de Panamá) que

se presentó durante la época seca. Un resultado similar fue reportado para el Golfo de California, donde la presencia de esta especie estuvo asociada con afloramientos de aguas subtropicales superficiales y subsuperficiales (Siegel-Causey, 1982). Cabe mencionar que esta es una de las especies más abundantes de la Corriente de California (Lavaniegos y Ohman, 2003; Lavaniegos y Hereu, 2009). Otras especies como *Amphithyrus bispinosus*, *A. sculpturatus* y *Phrosina semilunata* en la CPC, presentaron una distribución principalmente oceánica independiente de la época climática. Este resultado coincide con lo reportado para el Golfo de California (Siegel-Causey, 1982) y para Queensland (Zeidler, 1984), donde *A. sculpturatus* también tuvo una tendencia a presentarse en aguas oceánicas. La distribución en la CPC de otras especies como *Brachyscelus crusculum*, *Hyperietta vosseleri* y *Parascelus edwardsi*, no presentó un patrón definido, ya que se registraron en la zona nerítica u oceánica independiente de la época climática. Un resultado similar fue encontrado para *P. edwardsi* en el Golfo de California, donde esta especie también presentó una amplia tolerancia a las condiciones hidrológicas (Siegel-Causey, 1982).

Para otros grupos del zooplancton como los eufausiáceos, Färber-Lorda *et al.* (1994) reportaron en el Golfo de Tehuantepec un patrón similar al encontrado para los hipéridos en la CPC. En esta zona, el patrón de distribución de la especie más abundante (*Euphausia lamelligera*), reflejó la distribución de la abundancia total de los eufausiáceos: valores altos en el área directa de la influencia del Jet de Tehuantepec (boca del golfo) y en las áreas afuera de la influencia de este (región occidental). Al igual que para las especies de hipéridos menos abundantes en la CPC, Färber-Lorda *et al.* (1994) encontraron que las larvas más pequeñas de eufausiáceos (estadios caliptopis) presentaron una distribución por fuera del área de influencia del jet (zona occidental y oriental), lo cual atribuyeron al transporte hacia áreas adyacentes desde la corriente central.

De esta forma, es posible concluir que la presencia estacional de la Corriente de Colombia (zona nerítica) durante la época seca, así como el fuerte gradiente de salinidad nerítico-oceánico durante la época de lluvias, parecen tener una fuerte influencia sobre la distribución de las especies de hipéridos menos abundantes en la CPC. Por su parte, las

especies dominantes al parecer son tolerantes ante las variaciones en la temperatura y salinidad características de la CPC, y por lo tanto, su distribución fue amplia durante todo el periodo de estudio.

V.4.0 Estructura de los ensambles de hipéridos

La estructura de los ensambles de hipéridos en la CPC fue similar a nivel temporal, resultado que difiere con lo esperado ya que se encontraron diferencias estacionales en las variables ambientales. Este resultado posiblemente refleja la baja variación temporal que caracteriza al zooplancton de aguas tropicales (e.g. Fernández-Álamo y Färber-Lorda, 2006). Por el contrario, la estructura de los ensambles de hipéridos en la CPC presentó variaciones a nivel espacial, indicando así mismo, que son más importantes las variaciones asociadas al gradiente nerítico-oceánico que las variaciones producidas por los procesos de mesoescala. Estos resultados se corroboraron al evaluar la distribución de los grupos formados durante el análisis de clasificación (cluster), ya que no se encontró que los ensambles se distribuyeran de acuerdo con los giros ciclónicos y anticiclónicos formados.

En este sentido, las variaciones espaciales encontradas para los ensambles de hipéridos en la CPC, indican que estas sólo se presentan durante la época de lluvias, mientras que durante la época seca la similitud entre los ensambles fue alta. Es posible que este resultado sea una consecuencia de la variación estacional en la circulación. Otra condición ambiental que influyó durante la época seca fue la presencia de surgencias inducidas por el Jet de Panamá que influenciaron la cuenca incluyendo la zona nerítica, ingresando aguas frías, salinas y productivas. Además durante esta época, se presenta una reducción en los niveles de precipitación a lo largo de la costa ($\sim 300 \text{ mm mes}^{-1}$), y por ende una disminución en la descarga de los ríos (e.g. Río San Juan: $1802 \text{ m}^{-3} \text{ s}^{-1}$; Restrepo y Kjerve, 2000). Estas condiciones propiciaron que se presentara un menor contraste en los factores ambientales entre las zonas nerítica y oceánica, favoreciendo en las estaciones neríticas la presencia de especies cuya distribución es principalmente oceánica. En consecuencia durante la época seca fueron las mismas tres especies (*H. sibaginis*, *L. bengalensis* y *L. schizogeneios*) las que contribuyeron principalmente a la similitud.

Por su parte, durante la época de lluvias la diferenciación de los ensambles de hipéridos en la CPC fue modulada por una combinación de factores: supresión de la surgencia por ausencia del Jet de Panamá, aumento de la temperatura, disminución de la salinidad y reducción de la concentración de la clorofila. Además, durante esta época se presenta un incremento en los niveles de precipitación ($\sim 900 \text{ mm mes}^{-1}$), así como en la descarga de los ríos (e.g. Río San Juan: $3800 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$; Restrepo y Kjerve, 2000). Este conjunto de condiciones provocó bajas salinidades a lo largo de la costa (< 28), y ocasionó un mayor contraste de las condiciones ambientales entre la zona nerítica y oceánica. La respuesta de la estructura de los ensambles de hipéridos durante esta época, se reflejó en una baja diversidad en la zona nerítica, dada por la alta dominancia de *H. sibaginis*.

Es posible que la baja diversidad registrada en la zona nerítica, se deba a que las especies que tuvieron distribución limitada por los bajos valores de salinidad, hayan cambiado su posición vertical, presentándose a mayores profundidades para evitar así las aguas someras. Esta posible respuesta de comportamiento fue sugerida por Zeidler (1984) en Queensland, donde igualmente la distribución de los hipéridos estuvo limitada durante la época de mayores precipitaciones hacia la zona costera. Aunque la abundancia de *H. sibaginis* en la CPC durante la época de lluvias también disminuyó hacia la zona nerítica, esta fue al parecer la única especie que aparentemente toleró la condición adversa de baja salinidad. La alta capacidad de *H. sibaginis* para adaptarse a amplios rangos de salinidad (especie eurihalina), fue reportado también en Queensland (Zeidler, 1984) y en el estrecho de Taiwan (Jinghong y Ruixiang, 1988).

Durante la época de lluvias en la zona oceánica también *H. sibaginis*, *L. bengalensis* y *L. schizogeneios* fueron las especies que más contribuyeron a la similitud en la CPC, aunque en algunos conglomerados oceánicos la contribución de las dos últimas fue en la misma proporción o mayor que la de *H. sibaginis*. Los resultados establecidos para la distribución de la estructura de los ensambles de hipéridos, fue consecuente con los resultados obtenidos mediante las correlaciones múltiples (rutina Bioenv), ya que la salinidad (6 y 30 m, $\rho_s = 0.31$) fue la variable que mejor explicó la distribución de los ensambles. Un resultado

similar fue reportado por Siegel-Causey (1982) para el Golfo de California, quien encontró que la salinidad fue un factor importante en predecir la abundancia de los hipéridos en esta zona. No obstante, es posible que otras variables de tipo biológico (e.g. organismos gelatinosos) estén influenciando la estructura de los ensamblajes de hipéridos en la CPC.

No existen estudios previos en la CPC con los cuales comparar los resultados establecidos para la variación de la estructura de los ensamblajes de hipéridos. Sin embargo, en otras regiones como el giro central del Pacífico norte (Shulenberger, 1982), la Corriente de California (Lavaniegos y Hereu, 2009), el mar de Tasmania (Young, 1989) y el Golfo de México (Gasca, 2003a,b; Gasca, 2004; Gasca *et al.* 2009), diversos autores han evaluado la relación entre los ensamblajes de hipéridos y los procesos de mesoescala, encontrando resultados variables. Por ejemplo, Gasca (2004) reportó para el Golfo de México, que la estructura de los ensamblajes de hipéridos durante el verano de 1988 estuvo modulada por las diferencias que se presentaron entre la zona nerítica y oceánica, y no por los procesos de mesoescala, resultado que fue similar al establecido para la CPC durante la presente investigación. Otra similitud parcial entre estos dos estudios fue el encontrar mayores abundancias en la zona nerítica, ya que Gasca (2004) reportó abundancias de hipéridos entre 1238 y 5334 ind/1000 m³, que son del mismo orden de magnitud a las establecidas para la CPC.

A pesar de la similitud general en el patrón encontrado entre la CPC y el Golfo de México, los ensamblajes neríticos-oceánicos en el golfo presentaron un cambio en la composición de las especies más abundantes, y no sólo un cambio en la proporción entre ellas. En este sentido, Gasca (2004) encontró una alta dominancia de *L. bengalensis* en los grupos neríticos (71% en grupo I, 22% grupo II), mientras que la dominancia de esta especie disminuyó considerablemente en los grupos oceánicos (7% grupo III, 0.03% grupo IV). Por el contrario, en la CPC la contribución de *H. sibaginis* (la especie más abundante) fue alta tanto en la zona nerítica (época seca: 69%; época de lluvias: 90%) como en la zona oceánica (época seca: 38%; época de lluvias: 47%).

Resultados similares a los encontrados para los ensambles de hipéridos en la CPC, han sido reportados para otros ensambles del zooplancton como copépodos (Fernández-Álamo *et al.* 2000) y poliquetos (Fernández-Álamo y Sanvicente-Añorve, 2005) en el Golfo de Tehuantepec, región que presenta variaciones estacionales similares a las del Golfo de Panamá. Sin embargo, debido a que en el Golfo de Tehuantepec la plataforma continental es más ancha (25 a 200 km), la diferencia entre los ensambles neríticos y oceánicos tanto de los copépodos como de los poliquetos se reflejó en el margen continental (Fernández-Álamo *et al.* 2000; Fernández-Álamo y Sanvicente-Añorve, 2005). De esta forma, los autores destacan la importancia de la fisiografía de la región sobre la estructuración de los ensambles del zooplancton. Por el contrario, en la CPC la plataforma continental es angosta a lo largo de la costa (15 a 55 km) (Cantera, 1993), razón por la cual la diferencia espacial entre los ensambles durante la época de lluvias se extendió más allá del margen continental. No existen estudios que relacionen algún grupo del zooplancton con los procesos de mesoescala en el Golfo de Papagayo, la otra región del POT donde se presentan los jets trans-ístmicos. Por lo tanto, sería importante realizar estudios comparativos de las tres regiones.

A partir de los resultados obtenidos tanto en el presente estudio como en los realizados en el Golfo de Tehuantepec (Färber-Lorda *et al.* 1994; Fernández-Álamo *et al.* 2000; Fernández-Álamo y Sanvicente-Añorve, 2005), es posible hipotetizar que el zooplancton en las regiones del POT influenciadas por la presencia estacional de los jets trans-ístmicos, no presentan diferencias en la estructura de los ensambles a nivel temporal, a pesar de las diferencias que se presentan en las variables ambientales (e.g temperatura, salinidad y concentración de clorofila). Posiblemente, esto se debe a que la variación en estos factores no son lo suficientemente fuertes como para inducir cambios en la estructura de los ensambles, resultados que coinciden con lo sugerido para el zooplancton de aguas tropicales (e.g. Fernández-Álamo y Färber-Lorda, 2006).

Igualmente, la estructura de los ensambles en las zonas de “jets” en el POT, tampoco parece relacionarse con los procesos de mesoescala característicos de cada región. Esto al

parecer es consecuencia de que los giros en el POT han sido descritos como “débiles” de corta duración (~ 14 días para el Golfo de Panamá, Willet *et al.* 2006), y por ende, la fauna interna se mezcla continuamente con las aguas adyacentes, como ha sido sugerido en otras regiones (e.g. Gasca 2003a; Young, 1989). Por el contrario, en los pocos estudios realizados en las zonas de los jets, consistentemente se encontró que es más importante el gradiente nerítico-oceánico para estructurar los ensambles de diferentes grupos holoplanctónicos (copépodos, poliquetos e hipéridos) (Fernández-Álamo *et al.* 2000; Fernández-Álamo y Sanvicente-Añorve, 2005; presente estudio). Al parecer esto se relaciona con la tolerancia que presentan unas pocas especies ante la variación ambiental, patrón que a su vez se acentúa durante la época de mayores precipitaciones.

V.5.0 Asociación con los organismos gelatinosos

Un factor que influencia la distribución y estructura de los ensambles de hipéridos en una región determinada es la composición y abundancia de los organismos gelatinosos (Madin y Harbison, 1977; Harbison *et al.* 1977; Laval, 1980). Para el presente estudio se encontró una correlación significativa entre la abundancia total de los hipéridos y la abundancia total de los gelatinosos, ya que estos taxa presentaron abundancias mayores en feb.07 que durante los demás cruceros analizados. No obstante, los análisis de asociación entre hipéridos y gelatinosos sólo proveen una visión muy general, indicando posibles relaciones simbióticas pero no implican que se estén presentando en realidad (Gasca *et al.* 2009). Este problema fue evidente ya que varias especies de hipéridos presentan asociaciones con medusas, como por ejemplo las del género *Lestrigonus* (Harbison *et al.* 1977), y en el presente estudio ni la abundancia total de los hipéridos ni la de alguna de las especies se asoció con la abundancia total de las medusas. Este resultado se debió a que las medusas presentaron el patrón temporal y espacial inverso, con respecto a la tendencia que siguió la abundancia de los hipéridos y el total del zooplancton.

No obstante, la presencia y abundancia de algunas especies de hipéridos estuvo influenciada por la presencia de un grupo gelatinoso particular. El caso más evidente fue el de *Lestrigonus crucipes*, especie que se registró únicamente en 6 estaciones oceánicas

durante mar.08, siendo los individuos de esta especie los responsables del núcleo de alta abundancia registrado durante este mes (8199 ind/1000 m³). La alta abundancia puntual de *L. crucipes* en mar.08 estuvo dada en su mayoría por juveniles (65%), y su presencia aparentemente estuvo asociada con medusas que fueron también muy abundantes en la misma estación (CPC 45). De acuerdo con Harbison *et al.* (1977) *Lestrigonus crucipes* se asocia con la medusa *Pelagia noctiluca*, la cual tiene una afinidad tropical-subtropical y se caracteriza por presentar un rango de distribución amplio en aguas cálidas a nivel mundial (Segura-Puertas *et al.* 2010). En general, *L. crucipes* parece ser una especie rara que presenta bajas frecuencias de aparición, existiendo pocos reportes sobre su presencia: Mar de Arabia (Océano Índico) (Bowman y McGuinness, 1982), Atlántico norte (Harbison *et al.* 1977) y sur (Cornet y Gili, 1993), y Pacífico tropical mexicano (Gasca, 2009b). Aunque fue reportada por Meruane (1980) para aguas de Valparaíso (Chile), al parecer no fue correcta su identificación.

Tres especies de hipéridos presentaron abundancias significativamente mayores durante feb.07 en comparación con sep.07 (*Hyperioides sibaginis*, *Hyperietta parviceps* y *Parscelus edwardsi*). De *H. sibaginis*, la especie más abundante en la CPC, no se tiene conocimiento sobre cual podría ser el grupo de gelatinoso con el que presenta asociación, aunque se presume que se asocia con sifonóforos al igual que su congénere *Hyperioides longipes* (Laval, 1980; Bowman y McGuinness, 1982). Durante este estudio se observaron hembras con o sin huevos, así como juveniles asociados con salpas (sep.07) y sifonóforos (mar.08). También se correlacionó con los ctenóforos, los cuales presentaron en general bajas abundancias durante todo el periodo de estudio y aunque sólo estuvieron presentes en los dos muestreos de la época seca, su abundancia fue también mayor en feb.07. Otra especie asociada solo con ctenóforos fue *Phronimopsis spinifera*.

Por su parte, sólo *Primno latreillei* se asoció con la abundancia total de los sifonóforos. Aunque no existen registros sobre sus relaciones simbióticas en la literatura, si se ha reportado a nivel de género su asociación con sifonóforos (Bowman, 1978). Esto coincidiría con lo encontrado para la CPC, ya que la abundancia de *P. latreillei* se asoció

con la abundancia total de los sifonóforos, aunque también se encontró asociaciones significativas con la abundancia total de las salpas. La abundancia de *Phronima dunbari* y *Lestrigonus schizogeneios* estuvo asociada con la abundancia total de varios de los gelatinosos evaluados. Se ha reportado que las especies del género *Phronima* presentan asociaciones con una variedad de gelatinosos como salpas, doliolidos, piroformas y sifonóforos, los cuales modifican en forma de barriles, que luego son usados como medio transporte, alimentación y reproducción (Vinogradov *et al.* 1996; Vinogradov, 1999). Por su parte, *L. schizogeneios* ha sido reportada en asociación con ctenóforos (*Lampetia panzerina*) y diferentes géneros de medusas (*Phialidium*, *Leuckartiara*, *Liriope*, *Aequorea*). Sin embargo, en este estudio no se encontró que su abundancia se asociara significativamente con la abundancia total de las medusas.

Lestrigonus bengalensis se asoció significativamente con la abundancia total de sifonóforos, ctenóforos, doliolidos y salpas. Esta especie ha sido reportada en asociación con sifonóforos (*Diphyes bojani*), salpas (*Thalia democratica*) y medusas (*Eirene pyramidalis*) (Harbison *et al.* 1977; Lima y Valentin, 2001), y en las muestras analizadas se encontraron hembras ovadas y juveniles asociados con salpas (sep.07) y medusas (mar.08). El patrón temporal y la distribución de *L. bengalensis* se asemejó al de las salpas, sugiriendo que la presencia de estas favoreció o determinó la alta abundancia de este anfípodo durante feb.07. Las salpas se caracterizan en general por formar grandes agregaciones bajo condiciones adecuadas (e.g. alta concentración de alimento) debido a su alta tasa de filtración y reproducción (Andersen, 1998). Esto coincidiría con lo encontrado en feb.07, donde las concentraciones de clorofila estuvieron por encima de la media anual. Por este motivo, posiblemente las salpas hayan sido un buen sustrato para los hipéridos durante feb.07, y en particular para *L. bengalensis*, ya que le proveería de refugio y alimento. Para Baja California, Lavaniegos y Hereu (2009) encontraron también posibles asociaciones entre salpas y *L. bengalensis*, considerando que salpas de movimiento lento como *Cyclosalpa danae* podrían ser un sustrato más fácil de colonizar para especies pequeñas de hipéridos, como los *Lestrigonus*.

Sólo tres especies presentaron abundancias significativamente mayores durante mar.08, que en feb.07 (*Brachyscelus crusculum*) o sep.07 (*Lestrignonus macrophthalmus* y *Lycaeopsis themistoides*). Aunque estas especies son principalmente tropicales y epipelágicas, al parecer su presencia y distribución en la CPC se estuvo afectada por factores diferentes a los de las especies descritas anteriormente, encontrándose incluso que ninguna de ellas se correlacionó con los grupos gelatinosos. Esto es contrario a lo esperado, pues se ha reportado que *B. crusculum* se asocia con salpas como *Cyclosalpa affinis*, *Iasis zonaria*, *Pegea socia*, *Salpa maxima* y *Thalia democratica* (Madin y Harbison, 1977). Así mismo, *B. crusculum* también ha sido reportada en asociación con heterópodos (*Pterotrachea hippocampus*) y medusas (*Aequorea coeruleascens*) (Harbison *et al.* 1977; Gasca y Haddock, 2004). El no haber encontrado asociaciones significativas entre *B. crusculum* y los gelatinosos, sugiere que para esta especie las asociaciones se deberían evaluar a un menor nivel taxonómico.

La abundancia total de *Lestrignonus macrophthalmus* (mar.08 > sep.07) se asoció únicamente con la abundancia total de los ctenóforos. Para esta especie se desconoce con cual gelatinoso presenta asociación. Por su parte, la abundancia total de *Lycaeopsis themistoides* no se asoció significativamente con ninguno de los gelatinosos evaluados, a pesar de que en la literatura ha sido reportada en asociación con los sifonóforos *Diphyes dispar* (Harbison *et al.*, 1977) y *Chelophyes appendiculata* (Laval, 1980).

A pesar de que el mayor número de asociaciones significativas entre la abundancia de los hipéridos y los gelatinosos del zooplancton se presentó con los ctenóforos (siete de 12 especies evaluadas), estos resultados no implican que los ctenóforos hayan sido el principal sustrato gelatinoso utilizado. Incluso, dentro de los gelatinosos evaluados, los ctenóforos fueron los que presentaron las menores abundancias ($< 0.3 \text{ ind/m}^3$), así como una limitada presencia temporal y espacial. Por este motivo, se presume que los hipéridos en la CPC estarían usando el gelatinoso más abundante o el que más se ajuste a sus necesidades particulares (e.g. reproducción, alimentación, transporte). Esta interpretación se basa en el hecho de que pocos géneros en los hipéridos presentan asociaciones con un solo grupo de

gelatinoso (e.g. *Lycaea* y *Vibilia* con salpas), razón por la cual se podría generalizar que las asociaciones no son específicas (Madin y Harbison, 1977). Sin embargo, es necesario mencionar que la metodología empleada así como el desconocimiento de la variación temporal y espacial a nivel de especie de los organismos gelatinosos en la CPC limita realizar una interpretación con mayor detalle de los resultados.

VI. CONCLUSIONES

1. De las 70 especies de hipéridos registradas en la Cuenca Pacífica Colombiana durante el periodo 2007-2008, 60 habían sido reportadas previamente en el Pacífico Oriental Tropical.
2. Las especies dominantes encontradas (*Hyperioides sibaginis*, *Lestrignonus bengalensis*, *Phronimopsis spinifera* y *Lestrignonus schizogeneios*) coinciden con lo reportado para otros sectores del Pacífico tropical.
3. Las variables ambientales, así como la abundancia y diversidad de los hipéridos variaron entre las épocas climáticas debido a dos procesos fundamentales: la presencia de afloramiento de aguas subsuperficiales por efecto del Jet de Panamá en la época seca y la disminución de la salinidad superficial en la época de lluvias.
4. Durante la época seca (feb.07 y mar.08) se registraron las menores temperaturas, mayores salinidades, mayores concentraciones de clorofila, así como las mayores diversidades y densidad poblacional de hipéridos. El patrón contrario se observó durante la época de lluvias (sep.07 y sep.08).
5. La respuesta estacional de las condiciones ambientales (físicas y biológicas) en la CPC fue evidente, aunque incrementada (El Niño - feb.07) o atenuada (La Niña - mar.08) por los procesos interanuales.
6. La distribución de las especies dominantes fue amplia durante todo el periodo de estudio, indicando que fueron tolerantes ante las variaciones en la temperatura y salinidad características de la CPC. En contraste, la distribución de las especies de hipéridos menos abundantes (< 2% MG) varió entre las épocas climáticas, como respuesta a los cambios en la circulación superficial y al gradiente de salinidad.

7. La estructura del ensamble de hipéridos en la CPC fue relativamente similar durante el periodo de estudio a pesar de los cambios estacionales e interanuales, con las especies *H. sibaginis*, *L. bengalensis* y *L. schizogeneios* como las principales contribuyentes a la similitud de la comunidad.
8. En contraste, las variaciones espaciales en la estructura de los ensambles estuvieron asociadas al gradiente nerítico-oceánico, aunque solo fueron evidentes durante la época de lluvias, registrándose baja diversidad en la zona nerítica con una alta dominancia de *H. sibaginis* (especie eurihalina).
9. Las variables ambientales que mejor explicaron la estructura de los ensambles de hipéridos fueron las salinidades a 6 y 30 m de profundidad ($\rho_s = 0.31$).
10. Se encontró una correlación significativa entre la abundancia total de los hipéridos y la abundancia total de los gelatinosos, presentándose el mayor número de asociaciones significativas con la abundancia total de los ctenóforos (siete de 12 especies evaluadas).

VII. RECOMENDACIONES

Aunque con el desarrollo de este estudio se presenta una contribución significativa al conocimiento para la CPC y el POT de un grupo específico del zooplancton (los hipéridos), varios aspectos metodológicos podrían mejorarse en futuras investigaciones. En primer lugar sería conveniente aumentar el número de estaciones en el área de estudio, ya que la resolución espacial en general para la zona oceánica y en particular para la zona nerítica durante los cruceros de 2008 fue muy gruesa. Posiblemente esto enmascaró o no permitió obtener el detalle adecuado de procesos que pudieron ocurrir a una menor escala espacial. Adicionalmente, si se tiene en cuenta que la estructura de los ensambles de hipéridos en la CPC está siendo influenciada principalmente por la variación en el gradiente nerítico-oceánico, una malla de muestreo más fina permitiría realizar una mejor descripción de la relación entre los diferentes procesos y estructuras de mesoescala.

Otro punto a considerar, es que la mayoría de las especies descritas para la superfamilia Physosomata tienden a presentarse a grandes profundidades (> 500 m) (Répelin, 1978; Vinogradov *et al.* 1996; Vinogradov, 1999; Gasca, 2009c; Zeidler, 2009). Además considerando que algunas especies en el zooplancton presentan migración vertical (incluyendo algunos hipéridos), es necesario establecer diseños de muestreos discretos que incluyan estratos profundos. De esta manera, se podría contribuir con el conocimiento de hipéridos de aguas profundas y con la distribución vertical de las especies. Así mismo, mediante arrastres estratificados podría evaluarse la hipótesis de la “profundización” que en teoría presentan algunas especies para evitar las bajas salinidades de la zona costera (Zeidler, 1984).

Finalmente, es importante considerar la relación entre los hipéridos y los gelatinosos del zooplancton a nivel de especie. Teniendo presente que asociaciones verdaderas sólo pueden ser corroboradas mediante colectas directas no destructivas del medio natural. Para ello se requiere de una metodología específica, como muestreos con buceo para aguas someras y sumergibles para aguas profundas (Harbison *et al.* 1977; Madin y Harbison, 1977; Laval,

1980; Gasca y Haddock, 2004). Aunque algunas asociaciones entre hipéridos y gelatinosos han sido descritas a partir de muestras obtenidas mediante arrastres con redes de zooplancton, el uso de esta metodología no suele conservar la evidencia de estas asociaciones (Madin y Harbison, 1977; Laval, 1980). Esto se debe a que usualmente las asociaciones entre hipéridos y gelatinosos son frágiles, y por ende tienden a romperse debido a la turbulencia que se produce durante los arrastres (Madin y Harbison, 1977; Harbison *et al.* 1977; Laval, 1980; Gasca y Haddock, 2004; Lima y Valentin, 2001).

LITERATURA CITADA

Amador, J.A., E.J. Alfaron., O.G. Lizano y V.O. Magaña. 2006. Atmospheric forcing of the eastern tropical Pacific: A review. *Progress in Oceanography*. 69: 101-142.

Andersen, V. 1998. Salp and pyrosomid blooms and their importance in biogeochemical cycles. En: Bone, Q (ed). *The biology of pelagic tunicates*. Oxford University Press. 125-138 p.

Arcos, F y A. Fleminger. 1986. Distribution of filter-feeding calanoid copepods in the Eastern Equatorial Pacific. *California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations Reports*. 27:170-186.

Ayala-Duval, E., M.C. Maldonado-Monroy., J.A. Becerril-Martinez., X.M. Ayala-Fernández., V. Barrios-Orozco., D.T. García-Tamayo y C. Juárez-Ortiz. 1996. Spatial and temporal distribution of zooplankton biomass in the Gulf of Tehuantepec, Mexico. *Pacific Science*. 50(4): 415-426.

Bednarski, M y A. Morales-Ramírez. 2004. Composition, abundance and distribution of macrozooplankton in Culebra Bay, Gulf of Papagayo, Pacific coast of Costa Rica and its value as bioindicator of pollution. *Revista de Biología Tropical*. 52(2): 105-119.

Blackburn, M., R.M. Laurs., R.W. Owen y B. Zeitzschel. 1970. Seasonal and areal changes in standing stocks of phytoplankton, zooplankton and micronekton in the eastern tropical Pacific. *Marine Biology*. 7:14-31.

Bocher, P., Y. Cherel., J.P. Labat., P. Mayzaud., S. Razouls y P. Jouventin. 2001. Amphipod-based food web: *Themisto gaudichaudii* caught in nets and by seabirds in Kerguelen waters, southern Indian Ocean. *Marine Ecology Progress Series*. 223: 261-276.

Boltovskoy, D (ed). 1999. *South Atlantic zooplankton*. Backhuys Publishers, The Netherlands, 1-1706 p.

Bowman T.E. 1960. The pelagic amphipod genus *Parathemisto* (Hyperidea: Hyperiidæ) in the North Pacific and adjacent Arctic Ocean. *Proceedings of the United States National Museum*. 112(3439): 343-392.

Bowman, T.E. 1973. Pelagic amphipods of the genus *Hyperia* and closely related genera (Hyperidea: Hyperiidæ). *Smithsonian Contributions to Zoology*. 136: 1-76.

Bowman, T.E. 1978. Revision of the pelagic amphipod genus *Primno* (Hyperidea: Phrosinidae). *Smithsonian Contributions to Zoology*. 275: 1-23.

Bowman, T.E y HE. Gruner. 1973. The families and genera of Hyperidea (Crustacea: Amphipoda). *Smithsonian Contributions to Zoology*. 146: 1-64.

- Bowman, T.E y M.M. McGuinness. 1982. Epipelagic amphipods of the family Hyperiididae from the international Indian Ocean Expedition, 1959-1965. *Smithsonian Contributions to Zoology*. 359: 1-53.
- Brandhorst, W. 1958. Thermocline topography, zooplankton standing crop, and mechanisms of fertilization in the eastern tropical Pacific. *Journal du Conseil / Conseil Permanent International pour l'Exploration de la Mer*. 24: 16-31.
- Brinton, E. 1979. Parameters relating to the distribution of planktonic organisms, especially euphausiids in the eastern tropical Pacific. *Progress in Oceanography*. 8: 125-189.
- Brinton, E., Fleminger, A., Siegel-Causey, D., 1986. The temperate and tropical planktonic biotas of the Gulf of California. *California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations Reports*. 27: 228-266.
- Brusca, G.J. 1967a. The ecology of pelagic Amphipoda, I. species accounts, vertical zonation and migration of Amphipoda from the waters off southern California. *Pacific Science*. 21: 382-393.
- Brusca, G.J. 1967b. The ecology of pelagic Amphipoda, II. Observations on the reproductive cycles of several pelagic Amphipoda from the waters off southern California. *Pacific Science*. 21: 449-456.
- Brusca, G.J. 1981. Annotated keys to the Hyperiidea (Crustacea: Amphipoda) of North American coastal waters. Allan Hancock Foundation Technical Report No. 5. Los Angeles, 76 p.
- Cantera, J. 1993. Oceanografía. En: Leyva, P (ed). Colombia Pacífico. Tomo I. Fondo para la Protección del Medio Ambiente FEN, Santa Fe de Bogotá, 1-23 p.
- Clarke, K.R. 1993. Non-parametric multivariate analysis of changes in community structure. *Australian Journal of Ecology*. 18: 117-143.
- Clarke, K.R y R.M. Warwick. 2001. Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation. Primer-E. Plymouth, UK. 172 p.
- Colwell, R.K., C.X. Mao y J. Chang. 2004. Interpolating, extrapolating, and comparing incidence-based species accumulation curves. *Ecology*. 85: 2717-2727.
- Colwell, R.K. 2009. EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 8.2. <http://purl.oclc.org/estimates>.
- Cornet, C y J.M. Gili. 1993. Vertical distribution and daily migrations of hyperiid amphipods in the northern Benguela in relation to water column stratification. *Deep-Sea Research I*. 40(11-12): 2295-2306.

- CPPS. 2007a. Comisión Permanente del Pacífico Sur. Boletín de Alerta Climático N° 197. Guayaquil, Ecuador. 14 p.
- CPPS. 2007b. Comisión Permanente del Pacífico Sur. Boletín de Alerta Climático N° 204. Guayaquil, Ecuador. 15 p.
- CPPS. 2008a. Comisión Permanente del Pacífico Sur. Boletín de Alerta Climático N° 210. Guayaquil, Ecuador. 14 p.
- CPPS. 2008b. Comisión Permanente del Pacífico Sur. Boletín de Alerta Climático N° 216. Guayaquil, Ecuador. 15 p.
- Dalpadado, P., A. Yamaguchi., B. Ellertsen y S. Johannessen. 2008. Trophic interactions of macro-zooplankton (krill and amphipods) in the Marginal Ice Zone of the Barents Sea. *Deep-Sea Research II*. 55(20-21): 2266-2274.
- Dauby, P., F. Nyssen., C. De Broyer. 2003. Chapter 6: amphipods as food sources for higher trophic levels in the southern ocean: a synthesis. En: Huiskes A.H.L., W.W.C. Gieskes., J. Rozema., R.M.L. Schorno, S.M. van der Vies, W.J. Wolff (eds). *Antarctic Biology in a Global Context*. Backhuys Publ, Leiden, 129-134 p.
- D’Croz, L y A. O’Dea. 2007. Variability in upwelling along the Pacific shelf of Panama and implications for the distribution of nutrients and chlorophyll. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 73: 1-16.
- Devis-Morales, A., W. Schneider., R.A. Montoya-Sanchez y E. Rodríguez-Rubio. 2008. Monsoon-like winds reverse oceanic circulation in the Panama Bight. *Geophysical Research Letters*. 35: L20607, doi: 10.1029/2008GL035172
- Díaz, Y y A. Martín. 2005. Composición de la fauna de hipéridos (Amphipoda: Hyperiidea) en aguas atlánticas de Venezuela. En: Gómez, M.G., M.Y. Capaldo y A. Martín (eds). *Frente Atlántico venezolano. Investigaciones geoambientales: Ciencias ambientales*. Tomo I. Petróleos de Venezuela, S. A. (PDVSA) – Fondo Editorial Fundambiente, Caracas, Venezuela, 43-53 p.
- Emmett, R.L., D.R. Miller., Blahm., T.H. 1986. Food of juvenile chinook, *Oncorhynchus tshawytscha*, and coho, *O. kisutch*, salmon off the Northern Oregon and southern Washington coasts, may-september 1980. *California Fish and Game*. 72(1): 38-46.
- Escarria, E., B.S. Beltrán-León y A. Giraldo. 2006. Ictioplancton superficial de la cuenca del océano Pacífico colombiano (Septiembre 2003). *Investigaciones Marinas, Valparaíso*. 34(2): 169-173.
- Esnal, G.B. 1976. Los salpidos (Tunicata, Thaliacea) de la expedición EASTROPAC. *Physis, Buenos Aires, sección A*. 35:169-182.

- Färber-Lorda, J., M.F. Lavín., M.A. Zapatero y J.M. Robles. 1994. Distribution and abundance of euphausiids in the Gulf of Tehuantepec during wind forcing. *Deep-Sea Research*. 38: 359-367.
- Färber-Lorda, J., M.F. Lavín y M.A. Guerrero-Ruiz. 2004. Effects of wind forcing on the trophic conditions, zooplankton biomass and krill biochemical composition in the Gulf of Tehuantepec. *Deep-Sea Research II*. 51: 601-614.
- Fernández-Álamo, M.A. 1987. Distribución y abundancia de los poliquetos pelágicos (Annelida-Polychaeta) en el Golfo de Tehuantepec, México. En: Gómez-Aguirre, S y V. Arenas-Fuentes (eds). *Contribuciones en Hidrobiología*. Universidad Nacional Autónoma de México, 269-278 p.
- Fernández-Álamo, M.A y J. Färber-Lorda. 2006. Zooplankton and the oceanography of the eastern tropical Pacific: A review. *Progress in Oceanography*. 69: 318-359.
- Fernández-Álamo, M.A y L. Sanvicente-Añorve. 2005. Holoplanktonic polychaetes from the Gulf of Tehuantepec, Mexico. *Cahiers de Biologie Marine*. 46: 227-239.
- Fernández-Álamo, M.A., L. Sanvicente-Añorve y G. Alameda de la Mora. 2000. Copepod assemblages in the Gulf of Tehuantepec, Mexico. *Crustaceana*. 73: 1139-1153.
- Fiedler, P.C. 2002. Environmental change in the eastern tropical Pacific Ocean: review of ENSO and decadal variability. *Marine Ecology Progress Series*. 244: 265-283.
- Fiedler, P.C y L.D. Talley. 2006. Hydrography of the eastern tropical Pacific: A review. *Progress in Oceanography*. 69: 143-180.
- Forsbergh, E.D. 1969. On the climatology, oceanography and fisheries of the Panama Bight. *Bulletin of the Inter American Tropical Tuna Commission*. 14: 49-385.
- Franco-Gordo, C., E. Godínez-Domínguez., A.E. Filonov., I.E. Tereshchenko y J. Freire. 2004. Plankton biomass and larval fish abundance prior to and during the El Niño period of 1997–1998 along the central Pacific coast of México. *Progress in Oceanography*. 63: 99-123.
- Gasca, R. 2003a. Hyperiid amphipods (Crustacea: Peracarida) and spring mesoscale features in the Gulf of Mexico. *Marine Ecology*. 24(4): 303-317.
- Gasca, R. 2003b. Hyperiid amphipods (Crustacea: Peracarida) in relation to a cold-core ring in the Gulf of Mexico. *Hydrobiologia*. 510: 115-124.
- Gasca, R. 2004. Distribution and abundance of hyperiid amphipods in relation to summer mesoscale features in the southern Gulf of Mexico. *Journal of Plankton Research*. 26(9): 993-1003.

- Gasca, R. 2009a. Hyperiid amphipods. En: Wehrtmann I.S. y J. Cortes (eds.). Marine Biodiversity of Costa Rica, Central America. Springer. 275-282 p.
- Gasca, R. 2009b. Hyperiid amphipods (Crustacea: Peracarida) in Mexican waters of the Pacific Ocean. *Pacific Science*. 63(1): 83-95.
- Gasca, R. 2009c. Diversity of hyperiid amphipods (Crustacea: Peracarida) in the western Caribbean sea: news from the deep. *Zoological Studies*. 48(1): 63-70.
- Gasca, R y C.T. Shih. 2001. Hyperiid amphipods from surface waters of the western Caribbean sea (1991). *Crustaceana*. 74(5): 489-499.
- Gasca, R y S.H. Haddock. 2004. Associations between gelatinous zooplankton and hyperiid amphipods (Crustacea: Peracarida) in the Gulf of California. *Hydrobiologia*. 530/531: 529-535.
- Gasca, R y E. Suárez-Morales. 2004. Distribution and abundance of hyperiid amphipods (Crustacea: Peracarida) of the Mexican Caribbean Sea, (August 1986). *Caribbean Journal of Science*. 40(1): 23-30.
- Gasca, R y C. Franco-Gordo. 2008. Hyperiid amphipods (Peracarida) from Banderas Bay, Mexican Tropical Pacific. *Crustaceana*. 81: 563-575.
- Gasca, R., E. Suárez-Morales y S.H. Haddock. 2007. Symbiotic associations between crustaceans and gelatinous zooplankton in deep and surface waters off California. *Marine Biology*. 151: 233-242.
- Gasca, R., H. Manzanilla y E. Suárez-Morales. 2009. Distribution of hyperiid amphipods (Crustacea) of the southern Gulf of Mexico, summer and winter, 1991. *Journal of Plankton Research*. 31(12): 1493-1504.
- Gasca, R., E. Suarez-Morales y C. Franco-Gordo. 2010. New records of hyperiids (Amphipoda, Hyperiidea) from surface waters of the central Mexican Pacific. *Crustaceana*. 83(8): 927-940.
- Giraldo, A y E. Gutiérrez. 2007. Composición taxonómica del zooplancton superficial en el Pacífico colombiano (Septiembre 2003). *Investigaciones Marinas, Valparaíso*. 35(1): 117-122.
- Giraldo, A y T.I. Martínez-Aguilar. 2007. Biomasa zooplanctónica, clorofila-*a* y turbidez en la Cuenca del Pacífico colombiano durante enero-febrero 2007. Informe Técnico. 14 p.
- Giraldo, A., B. Valencia y T.I. Martínez-Aguilar. 2007. Biomasa zooplanctónica, clorofila-*a* y turbidez en la Cuenca del Pacífico colombiano durante septiembre de 2007. Informe Técnico. 16 p.

- Giraldo, A., B. Valencia y T.I. Martínez-Aguilar. 2008. Zooplankton, clorofila-*a* y turbidez en la Cuenca del Pacífico colombiano durante septiembre de 2008. Informe Técnico. 12 p.
- Harbison, G.R., D.C. Biggs y P. Madin. 1977. The association of Amphipoda Hyperiidea with gelatinous zooplankton – II. Associations with Cnidaria, Ctenophora and Radiolaria. *Deep-Sea Research*. 24: 465-488.
- Harris, R.P., P.H. Weibe., J. Lenz., H.R. Skjoldal y M. Huntley. 2000. Zooplankton methodology manual. Academia Press. 684 p.
- Jinghong, L y C. Ruixiang. 1988. Distribution of planktonic Amphipoda in western Taiwan Strait. *Journal of Oceanography of Taiwan*. 7: 324-330.
- Kang, JH., WS. Kim y KI. Chang. 2008. Latitudinal distribution of mesozooplankton in the off-equatorial northeastern Pacific before and after the 1998/99 La Niña event. *Marine Environmental Research*. 65: 218-234.
- Kessler, W.S. 1990. Observations of long Rossby waves in the northern tropical Pacific. *Journal of Geophysical Research*. 95(4): 5183-5217.
- Kessler, W.S. 2006. The circulation of the eastern tropical Pacific: A review. *Progress in Oceanography*. 69: 181-217.
- Laval, P. 1980. Hyperiid amphipods as crustacean parasitoids associated with gelatinous zooplankton. *Oceanography and Marine Biology Annual Review*. 18: 11-56.
- Lavaniegos, B.E y M.D. Ohman. 1999. Hyperiid amphipods as indicators of climate change in the California Current. En: Schram, F.R y J.C. von Vaupel Klein (eds). *Crustaceans and the Biodiversity Crisis. Proceedings of the 4th International Crustacean Congress*. Amsterdam. 489-509 p.
- Lavaniegos, B.E y M.D. Ohman. 2003. Long-term changes in pelagic tunicates of the California Current. *Deep-Sea Research*. 50: 2473-2498.
- Lavaniegos, B.E y C.M. Hereu. 2009. Seasonal variation in hyperiid amphipod abundance and diversity and influence of mesoscale structures off Baja California. *Marine Ecology Progress Series*. 394: 137-152.
- Lavaniegos, B.E., L.C. Jiménez-Pérez y G. Gaxiola-Castro. 2002. Plankton response to El Niño 1997–1998 and La Niña 1999 in the southern region of the California Current. *Progress in Oceanography*. 54: 33-58.
- Lima, M.C.G y J.L. Valentin. 2001. New records of Amphipoda Hyperiidea in associations with gelatinous zooplankton. *Hydrobiologia*. 448: 229-235.

- Lorz, H.V y W.G. Pearcy. 1975. Distribution of hyperiid amphipods off the Oregon coast. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*. 32: 1442-1447.
- Lorenzen, C.J. 1966. A method for the continuous measurement of the in vivo chlorophyll concentration. *Deep-Sea Research*. 13: 223-227.
- Lynn, R.J., T. Baumgartner., J. García., C.A. Collins., T.L. Hayward., K.D. Hyrenbach., A.W. Mantyla., T. Murphree., A Shankle., F.B. Schwing., K.M. Sakuma y M.J. Tegner. 1998. The state of the California Current, 1997–1998: transition to El Niño conditions. *California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations Reports*. 39: 25-49.
- Mackas, D.L y M. Galbraith. 2002. Zooplankton community composition along the inner portion of Line P during the 1997-1998 El Niño event. *Progress in Oceanography*. 54: 423-437.
- Madin, L.P y G.R. Harbison. 1977. The association of Amphipoda Hyperiidea with gelatinous zooplankton – I. Associations with Salpidae. *Deep Sea Research*. 24: 449-463.
- Martínez-Aguilar, T.I y A. Giraldo. 2008. Biomasa zooplanctónica, clorofila-*a* y turbidez en la Cuenca del Pacífico colombiano durante marzo de 2008. *Informe Técnico*. 23 p.
- Martínez-Aguilar, T.I., A. Giraldo y E. Rodríguez-Rubio. 2007. Zooplankton en la Corriente de Colombia, Pacífico colombiano, durante marzo de 2006. *Boletín Científico CCCP*. 14: 69-82.
- Martínez-Aguilar, T.I., A. Giraldo y E. Rodríguez-Rubio. 2010. Ictioplancton en la zona costera del Pacífico colombiano durante la fase Terminal de El Niño 2006-2007. *Latin American Journal of Aquatic Research*. 38(1): 151-166.
- Mauna, J.E. 1994. Distribución de tunicados planctónicos y quetognatos en el Pacífico colombiano: relación con el fenómeno El Niño 1991-1992. *Trabajo de Grado*. Universidad del Valle, Cali – Colombia. 59 p.
- Meruane, J. 1980. Anfípodos hipéridos encontrados frente a la costa de Valparaíso, aspectos taxonómicos. *Investigaciones Marinas, Valparaíso*. 8: 145-182.
- Miglietta, M.P., M. Rossi y R. Collin. 2008. Hydromedusa blooms and upwelling events in the Bay of Panama, Tropical East Pacific. *Journal of Plankton Research*. 30(7): 783-793.
- Murcia, M y A. Giraldo. 2007. Condiciones oceanográficas y composición del mesozooplankton en la zona oceánica del Pacífico colombiano, durante septiembre-octubre 2004. *Boletín Científico CCCP*. 14: 83-89.
- NOAA. 2009. National Climatic Data Center, State of the Climate: El Niño/Southern Oscillation Analysis. <http://www.ncdc.noaa.gov/sotc/index.php>. 16.Octubre.2010.

Pennington, J.T., K.L. Mahoney., V.S. Kuwahara., D.D. Kolber., R. Calienes y F.P. Chavez. 2006. Primary production in the Eastern Tropical Pacific: A review. *Progress in Oceanography*. 69: 285-317.

Reid, J.L. 1962. On circulation, phosphate-phosphorus content, and zooplankton volumes in the upper part of the Pacific Ocean. *Limnology and Oceanography*. 7: 287-306.

Répelin, R. 1978. Les amphipodes pélagiques du Pacifique occidental et central. Biologie, écologie et relations trophiques avec la faune ichthyologique. *Travaux et Documents de L'O.R.S.T.O.M.* 86: 1-381.

Restrepo, J.D y B. Kjerfve. 2000. Water discharge and sediment load from the western slopes of the Colombian Andes with focus on Rio San Juan. *The Journal of Geology*. 108: 17-33.

Rodríguez-Rubio, E y J. Stuardo. 2002. Variability of photosynthetic pigments in the Colombian Pacific Ocean and its relationship with the wind field using ADEOS-I data. *Proceedings of the Indian Academy of Science: Earth and Planetary Science*. 111: 1-10.

Rodríguez-Rubio, E., W. Schneider y R. Abarca del Rio. 2003. On the seasonal circulation within the Panama Bight derived from satellite observations of wind, altimetry and sea surface temperature. *Geophysical Research Letters*. 30: 1410-1413.

Rodríguez-Sáenz, K y L. Segura-Puertas. 2009. Hydrozoa, Scyphozoa, and Cubozoa (Medusozoa). En: Wehrmann I.S y J. Cortés (eds). *Marine Biodiversity of Costa Rica, Central America*. Springer, Netherlands, 143-149 p.

Salmán-Palacios, C. 1985. Sistemática y distribución de los hipéridos pelágicos (Crustacea: Amphipoda) del Domo de Costa Rica. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. 132 p.

Satoh, K. 2004. Occurrence of *Phronima sedentaria* (Forskal, 1775) (Amphipoda: Hyperiidea) in the stomach of the longnose lancetfish, *Alepisaurus ferox* (Lowe, 1833) (Aulepiformes, Alepisauroidei) in the north and tropical Atlantic Ocean. *Crustaceana*. 77: 729-739.

Schabetsberger, R., C.A. Morgan., R.D. Brodeur., C.L. Potts., W.T. Peterson., R.L. Emmett. 2003. Prey selectivity and diel feeding chronology of juvenile chinook (*Oncorhynchus tshawytscha*) and coho (*O. kisutch*) salmon in the Columbia River plume. *Fisheries Oceanography*. 12(6): 523-540.

Schlitzer, R. 2010. Ocean Data View. <http://odv.awi.de>

- Segura-Puertas, L. 1984. Morfología, sistemática y zoogeografía de las medusas (Cnidaria: Hydrozoa y Scyphozoa) del Pacífico Tropical Oriental. Instituto de ciencias del mar y limnología. Universidad Nacional Autónoma de México. Publicación Especial 8. 320 p.
- Segura-Puertas, L. 1987. Distribución y abundancia de las medusas (Cnidaria: Hydrozoa y Scyphozoa) en el Golfo de Tehuantepec, México. En: Gómez-Aguirre, S y V. Arenas-Fuentes (eds.). Contribuciones en Hidrobiología. Universidad Nacional Autónoma de México. 260-267 p.
- Segura-Puertas, L., C. Franco-Gordo., E. Suárez-Morales., R. Gasca y E. Gondínez-Domínguez. 2010. Summer composition and distribution of the jellyfish (Cnidaria: Medusozoa) in the shelf area off the central Mexican Pacific. *Revista Mexicana de Biodiversidad*. 81: 103-112.
- Shih, C.T. 1991. Description of Two New Species of *Phronima* Latreille, 1802 (Amphipoda: Hyperiidea) with a Key to All Species of the Genus. *Journal of Crustacean Biology*. 11(2): 322-335.
- Shih, C.T y ED.A. Hendrycks. 2003. A new species and new records of the genus *Vibilia* Milne Edwards, 1830 (Amphipoda: Hyperiidea: Vibiliidae) occurring in the eastern Pacific Ocean. *Journal of Natural History*. 37: 253-296.
- Shulenberger, E. 1977. Hyperiid amphipods from the zooplankton community of the north Pacific central gyre. *Marine Biology*. 42: 375-385.
- Shulenberger, E. 1978. Vertical distributions, diurnal migrations, and sampling problems of hyperiid amphipods in the north Pacific central gyre. *Deep-Sea Research*. 25: 605-623.
- Shulenberger, E. 1979. Spatial and associational pattern in the hyperiid amphipod assemblage of the north Pacific central gyre. *Deep-Sea Research*. 26A: 293-315.
- Shulenberger, E. 1980. Factor analysis of a hyperiid amphipod assemblage from the north Pacific central gyre. *Marine Ecology Progress Series*. 2: 109-120.
- Shulenberger, E. 1982. Biological evidence for a split in the north Pacific central gyre. *Deep-Sea Research*. 29(3): 403-410.
- Siegel-Causey, D. 1982. Factors determining the distribution of hyperiid Amphipoda in the Gulf of California. Ph.D. thesis, University of Arizona, Tucson. 535 p.
- Tejada, C., L. García., I. Málikov y N. Villegas. 2003. Compilación oceanográfica de la Cuenca Pacífica Colombiana. Centro Control Contaminación del Pacífico. Serie publicaciones especiales Vol. 1. San Andrés de Tumaco. 124 p.

- Valencia, B y A. Giraldo. 2009. Hipéridos (Crustacea: Amphipoda: Hyperiiidea) en el sector norte del Pacífico oriental tropical Colombiano. *Latin American Journal of Aquatic Research*. 37(2): 265-273.
- Valencia, J.A. 2007. Contribución a la caracterización oceanográfica de la Corriente de Colombia durante septiembre de 2005. Trabajo de Grado. Universidad del Valle, Cali, Colombia, 138 p.
- Vinogradov, G.M. 1991. Hyperiid amphipods in the eastern part of the South Pacific gyre. *Marine Biology*. 109: 259-265.
- Vinogradov, G.M. 1999. Amphipoda. En: Boltovskoy, D (ed). *South Atlantic zooplankton*. Backhuys Publishers, The Netherlands, 1141-1240 p.
- Vinogradov, M.E., A. Volkov y T.N. Semenova. 1996. Hyperiid amphipods (Amphipoda, Hyperiiidea) of the world oceans. Science Publishers, Inc. Lebanon, USA, 632 p.
- Wang, C y P.C. Fiedler. 2006. ENSO variability and the eastern tropical Pacific: A review. *Progress in Oceanography*. 69: 239-266.
- Willett, C.S., R.R. Leben y F. Lavín. 2006. Eddies and tropical instability waves in the eastern tropical Pacific: A review. *Progress in Oceanography*. 69: 218-238.
- Wyrteki, K. 1966. Oceanography of the eastern equatorial Pacific. *Oceanography and Marine Biology Annual Review*. 4: 33-68.
- Yamada, Y y T. Ikeda. 2006. Production, metabolism and trophic importance of four pelagic amphipods in the Oyashio region, western subarctic Pacific. *Marine Ecology Progress Series*. 308: 155-163.
- Young, J.W. 1989. The distribution of hyperiid amphipods (Crustacea: Peracarida) in relation to warm-core eddy J in the Tasman Sea. *Journal of Plankton Research*. 11(4): 711-728.
- Zeidler, W. 1984. Distribution and abundance of some Hyperiiidea (Crustacea: Amphipoda) in northern Queensland waters. *Australian Journal of Marine and Freshwater Research*. 35: 285-305.
- Zeidler, W. 2004. A review of the families and genera of the hyperiidean amphipod superfamily Phronimoidea Bowman & Gruner, 1973 (Crustacea: Amphipoda: Hyperiiidea). *Zootaxa*. 567: 1-66.
- Zeidler, W. 2009. A review of the hyperiidean amphipod superfamily Lanceoloidea Bowman & Gruner, 1973 (Crustacea: Amphipoda: Hyperiiidea). *Zootaxa*. 2000: 1-117.

ANEXOS

Anexo I. Ubicación geográfica de las estaciones de muestreo correspondientes a las grillas Corriente de Colombia (CC) y Cuenca Pacífica Colombiana (CPC). * estaciones biológicas

Estación	Longitud (°W)	Latitud (°N)	Profundidad (m)	Ubicación	Estación	Longitud (°W)	Latitud (°N)	Profundidad (m)	Ubicación
CC 01	78° 45'	2° 00'	39	Nerítico	CC 26	77° 45'	5° 00'	800	Nerítico
CC 02 - CPC 33*	79° 00'	2° 00'	700	Nerítico	CC 27 - CPC 12*	78° 00'	5° 00'	1300	Nerítico
CC 03	79° 15'	2° 00'	500	Nerítico	CC 28	78° 15'	5° 00'	1800	Nerítico
CC 04*	79° 30'	2° 00'	700	Nerítico	CC 29 - CPC 03*	77° 45'	5° 30'	1780	Nerítico
CC 05*	78° 45'	2° 30'	77	Nerítico	CC 30	78° 00'	5° 30'	1500	Nerítico
CC 06	79° 00'	2° 30'	500	Nerítico	CC 31*	78° 15'	5° 30'	2700	Nerítico
CC 07*	79° 15'	2° 30'	1500	Nerítico	CC 32*	77° 30'	6° 00'	200	Nerítico
CC 08 - CPC 16*	78° 00'	3° 00'	70	Nerítico	CC 33	77° 45'	6° 00'	1500	Nerítico
CC 09	78° 15'	3° 00'	37	Nerítico	CC 34 - CPC 10*	78° 00'	6° 00'	3000	Nerítico
CC 10*	78° 30'	3° 00'	500	Nerítico	CC 35	78° 15'	6° 00'	1200	Nerítico
CC 11	78° 45'	3° 00'	500	Oceánico	CC 36	77° 30'	6° 30'	150	Nerítico
CC 12 - CPC 31*	79° 00'	3° 00'	2000	Oceánico	CC 37 - CPC 01*	77° 45'	6° 30'	915	Nerítico
CC 13 - CPC 07*	77° 45'	3° 30'	110	Nerítico	CC 38	78° 00'	6° 30'	1500	Nerítico
CC 14	78° 00'	3° 30'	500	Nerítico	CC 39*	78° 15'	6° 30'	3200	Nerítico
CC 15*	78° 15'	3° 30'	1200	Nerítico	CC 40*	77° 45'	7° 00'	60	Nerítico
CC 16 - CPC 23	78° 30'	3° 30'	1200	Oceánico	CC 41	78° 00'	7° 00'	1000	Nerítico
CC 17*	77° 30'	4° 00'	38	Nerítico	CPC 17	78° 30'	6° 30'		Oceánico
CC 18	77° 45'	4° 00'	650	Nerítico	CPC 19	78° 30'	5° 30'		Oceánico
CC 19 - CPC 14*	78° 00'	4° 00'	1050	Nerítico	CPC 21	78° 45'	4° 30'		Oceánico
CC 20	78° 15'	4° 00'	1050	Nerítico	CPC 25*	79° 00'	6° 00'	3000	Oceánico
CC 21	77° 30'	4° 30'	79	Nerítico	CPC 27*	79° 00'	5° 00'	3200	Oceánico
CC 22 - CPC 05*	77° 45'	4° 30'	1200	Nerítico	CPC 29*	79° 00'	4° 00'	3360	Oceánico
CC 23	78° 00'	4° 30'	1200	Nerítico	CPC 36	79° 30'	4° 30'		Oceánico
CC 24*	78° 15'	4° 30'	3500	Nerítico	CPC 38	79° 30'	3° 30'		Oceánico
CC 25*	77° 30'	5° 00'	95	Nerítico	CPC 42	79° 30'	1° 30'	500	Nerítico

Anexo I. Continuación

Estación	Longitud (°W)	Latitud (°N)	Profundidad (m)	Ubicación	Estación	Longitud (°W)	Latitud (°N)	Profundidad (m)	Ubicación
CPC 43*	80° 00'	5° 00'	3000	Oceánico	CPC 79*	82° 00'	3° 00'	2600	Oceánico
CPC 45*	80° 00'	4° 00'	1650	Oceánico	CPC 81*	82° 00'	2° 00'	2600	Oceánico
CPC 47*	80° 00'	3° 00'	2100	Oceánico	CPC 90	82° 30'	1° 30'		Oceánico
CPC 49*	80° 00'	2° 00'		Oceánico	CPC 91	83° 00'	5° 00'		Oceánico
CPC 58	80° 30'	1° 30'		Oceánico	CPC 93	83° 00'	4° 00'		Oceánico
CPC 59	81° 00'	5° 00'		Oceánico	CPC 95	83° 00'	3° 00'		Oceánico
CPC 61	81° 00'	4° 00'		Oceánico	CPC 97	83° 00'	2° 00'		Oceánico
CPC 63	81° 00'	3° 00'		Oceánico	CPC 107*	84° 00'	5° 00'	2232	Oceánico
CPC 65	81° 00'	2° 00'		Oceánico	CPC 109*	84° 00'	4° 00'	2500	Oceánico
CPC 74	81° 30'	1° 30'		Oceánico	CPC 111*	84° 00'	3° 00'	1800	Oceánico
CPC 75*	82° 00'	5° 00'	1800	Oceánico	CPC 113*	84° 00'	2° 00'	2900	Oceánico
CPC 77*	82° 00'	4° 00'	1200	Oceánico	CPC 114	84° 00'	1° 30'		Oceánico

Anexo II. Temperatura ($^{\circ}\text{C}$) y salinidad a los 6 m y 30 m de profundidad, así como profundidad de la termoclina ($Z_{20^{\circ}\text{C}}$ en m) y clorofila integrada ($\text{mg}\cdot\text{m}^{-2}$) en la Cuenca Pacífica Colombiana. MN: mediana

		Febrero 2007			Septiembre 2007		
		n	Rango	MN	n	Rango	MN
Temperatura ($^{\circ}\text{C}$)	6m	72	22.7 - 30.1	26.9	71	24.8 - 28.4	27.3
	30m	72	17.6 - 27.0	21.5	72	18.8 - 27.7	26.6
Salinidad	6m	72	29.6 - 33.8	31.6	71	24.8 - 33.7	30.6
	30m	72	31.8 - 35.0	34.1	72	30.2 - 34.6	32.9
$Z_{20^{\circ}\text{C}}$ (m)		72	16.0 - 54.0	35.0	70	27.0 - 58.0	42.0
Clorofila Integrada ($\text{mg}\cdot\text{m}^{-2}$)		34	8.9 - 85.7	42.8	34	2.5 - 59.1	16.4

		Marzo 2008			Septiembre 2008		
		n	Rango	MN	n	Rango	MN
Temperatura ($^{\circ}\text{C}$)	6m	44	18.1 - 28.9	27.3	43	26.1 - 28.4	27.3
	30m	44	15.2 - 27.7	18.9	44	24.2 - 28.2	27.0
Salinidad	6m	44	29.1 - 34.7	32.4	43	26.3 - 33.5	30.9
	30m	44	32.4 - 35.0	34.5	44	30.3 - 34.6	32.3
$Z_{20^{\circ}\text{C}}$ (m)		44	4.0 - 54.0	28.0	43	37.0 - 72.0	50.0
Clorofila Integrada ($\text{mg}\cdot\text{m}^{-2}$)		22	15.8 - 72.0	39.9	22	19.4 - 48.3	35.3

Anexo III. Grupo de estaciones obtenidos mediante el análisis de Cluster (ver figura 19) considerando una base de datos de 35 especies y 120 estaciones

Grupo	Crucero - Estación	Grupo	Crucero - Estación	Grupo	Crucero - Estación	
A	sep.07	CC29-CPC13	sep.07	CC05	mar.08	CPC47
	sep.08	CPC01	sep.07	CC17	mar.08	CPC107
	sep.07	CC08-CPC16	mar.08	CPC43	mar.08	CPC79
	sep.07	CC39	feb.07	CC17	sep.07	CPC77
B	mar.08	CPC33	sep.08	CPC14	sep.07	CPC111
	feb.07	CC05	sep.08	CPC16	feb.07	CC19-CPC14
	feb.07	CC13-CPC07	sep.08	CPC05	mar.08	CPC75
C	mar.08	CPC14	mar.08	CPC12	sep.08	CPC77
	mar.08	CPC29	mar.08	CPC45	sep.07	CPC81
	sep.08	CPC12	mar.08	CPC93	sep.08	CPC81
	sep.08	CPC25	sep.07	CPC27	mar.08	CPC01
	mar.08	CPC27	mar.08	CPC77	sep.08	CPC47
	mar.08	CPC49	sep.08	CPC109	mar.08	CPC111
	sep.07	CC34-CPC10	sep.08	CPC29	mar.08	CPC109
D	mar.08	CPC05	feb.07	CC25	sep.08	CPC75
	mar.08	CPC25	feb.07	CPC107	feb.07	CPC111
	sep.07	CPC29	sep.07	CPC79	sep.07	CPC113
	sep.08	CPC10	sep.07	CC37-CPC01	sep.08	CPC107
	sep.08	CPC43	sep.07	CPC43	sep.08	CPC61
	sep.07	CC22	sep.07	CC04	sep.08	CPC79
	sep.07	CC40	mar.08	CPC10	sep.08	CPC111
	sep.07	CC10	feb.07	CC27-CPC12	sep.08	CPC113
	feb.07	CC34-CPC10	sep.08	CPC93	feb.07	CC04
	sep.07	CPC25	feb.07	CC39	feb.07	CC10
E	sep.07	CPC47	feb.07	CPC79	feb.07	CPC47
	feb.07	CC08-CPC16	feb.07	CC07	sep.07	CPC45
	mar.08	CPC16	feb.07	CC31	feb.07	CPC77
	mar.08	CPC61	feb.07	CC24	feb.07	CPC109
	feb.07	CC22	sep.07	CC12-CPC31	feb.07	CPC113
	sep.07	CC15	feb.07	CC02-CPC33	sep.07	CPC75
	sep.07	CC31	feb.07	CC15	sep.08	CPC27
	feb.07	CC32	sep.07	CPC49	sep.08	CPC45
	feb.07	CC40	feb.07	CPC81	sep.07	CC27-CPC12
	feb.07	CPC75	mar.08	CPC31	sep.08	CPC31
	sep.08	CPC49	feb.07	CPC43		
	sep.07	CC32	mar.08	CPC81		
	sep.08	CPC07	mar.08	CPC113		
	feb.07	CC29-CPC03	feb.07	CPC25		
	sep.07	CC19-CPC14	feb.07	CPC29		
	sep.07	CC02-CPC33	feb.07	CPC45		
	sep.07	CC13-CPC07	feb.07	CC12-CPC31		
sep.07	CC25	feb.07	CPC27			
sep.07	CC07	mar.08	CPC07			

Anexo IV. Grupo de estaciones para la época seca (61 estaciones) y de lluvias (59 estaciones) obtenidos mediante el análisis de Cluster (ver figura 24)

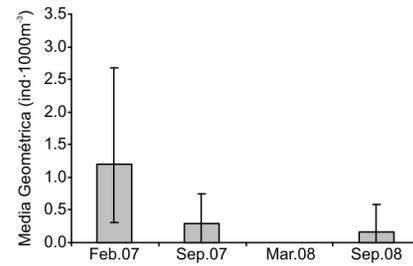
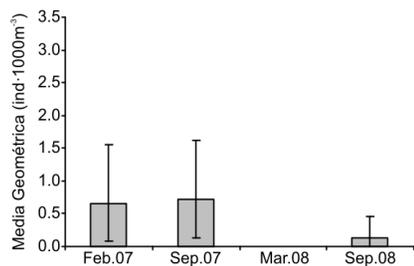
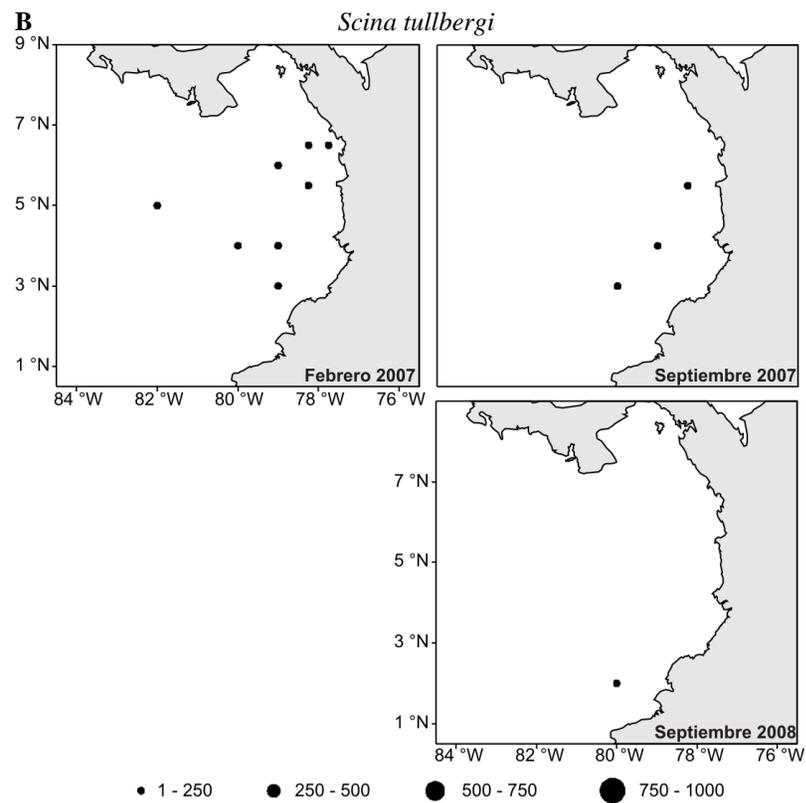
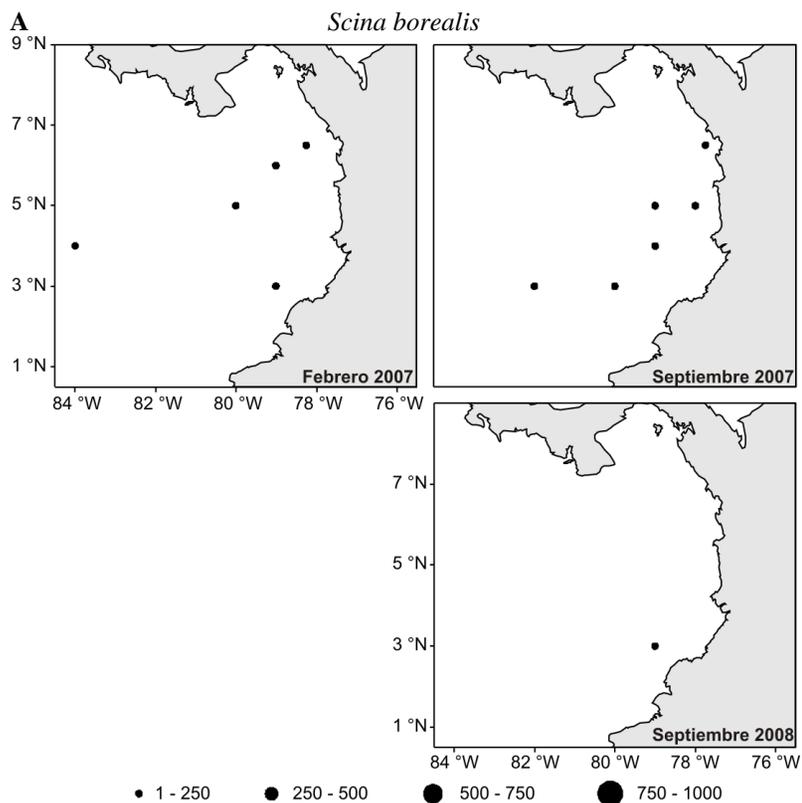
Grupo	Estaciones época seca	Grupo	Estaciones época seca	Grupo	Estaciones época lluvias	Grupo	Estaciones época lluvias			
A	mar.08	CPC 33	feb.07	CPC 111	sep.07	CC 34 - CPC 10	sep.08	CPC 77		
	feb.07	CC 22	feb.07	CC 19 - CPC 14	sep.07	CC 29 - CPC 03	sep.08	CPC 93		
	mar.08	CPC 14	mar.08	CPC 75	sep.08	CPC 01	sep.07	CPC 81		
B	mar.08	CPC 29	mar.08	CPC 79	sep.07	CC 08 - CPC 16	sep.07	CC 37 - CPC 01		
	mar.08	CPC 27	feb.07	CPC 43	sep.07	CC 39	sep.07	CPC 43		
	mar.08	CPC 49	mar.08	CPC 81	sep.08	CPC 14	sep.07	CPC 49		
C	feb.07	CC 34 - CPC 10	mar.08	CPC 113	sep.08	CPC 16	sep.07	CC 04		
	feb.07	CC 05	feb.07	CPC 25	sep.07	CPC 29	sep.08	CPC 109		
	feb.07	CC 13 - CPC 07	feb.07	CPC 29	sep.08	CPC 10	sep.07	CC 12 - CPC 31		
D	mar.08	CPC 43	feb.07	CPC 45	sep.08	CPC 43	D	sep.08	CPC 47	
	mar.08	CPC 45	feb.07	CC 12 - CPC 31	sep.07	CC 22		sep.08	CPC 61	
	mar.08	CPC 93	feb.07	CPC 27	sep.07	CC 40		sep.08	CPC 79	
	mar.08	CPC 12	mar.08	CPC 07	A	sep.08		CPC 05	sep.08	CPC 111
	mar.08	CPC 77	mar.08	CPC 47		sep.08		CPC 49	sep.08	CPC 113
	feb.07	CC 17	mar.08	CPC 107	sep.07	CC 15		sep.07	CPC 113	
	feb.07	CC 29 - CPC 03	feb.07	CC 27 - CPC 12	sep.07	CC 31		sep.08	CPC 107	
	mar.08	CPC 61	feb.07	CPC 47	sep.07	CC 32		sep.08	CPC 75	
	mar.08	CPC 109	feb.07	CC 04	sep.08	CPC 07		sep.08	CPC 81	
	mar.08	CPC 111	feb.07	CC 10	sep.07	CC 19 - CPC 14		sep.07	CPC 47	
	feb.07	CC 08 - CPC 16	feb.07	CPC 109	sep.07	CC 02 - CPC 33		sep.07	CPC 79	
E	mar.08	CPC 16	feb.07	CPC 113	sep.07	CC 13 - CPC 07	E	sep.07	CPC 45	
	feb.07	CC 32	feb.07	CC 02 - CPC 33	sep.07	CC 25		sep.07	CPC 77	
	feb.07	CC 40	feb.07	CC 15	sep.07	CC 07		sep.07	CPC 111	
	mar.08	CPC 01	feb.07	CC 24	sep.07	CC 05		sep.07	CC 27 - CPC 12	
F	feb.07	CPC 75	feb.07	CC 07	sep.07	CC 17	sep.07	CPC 25		
	feb.07	CPC 77	feb.07	CC 31	sep.08	CPC 29	F	sep.07	CC 10	
	mar.08	CPC 10	mar.08	CPC 05	sep.07	CPC 75		sep.07	CPC 27	
	feb.07	CC 25	mar.08	CPC 25	sep.08	CPC 27		sep.08	CPC 31	
	feb.07	CPC 107	feb.07	CC 39	sep.08	CPC 45				
	feb.07	CPC 81	feb.07	CPC 79	sep.08	CPC 12				
	mar.08	CPC 31			sep.08	CPC 25				
			G							

Anexo V. Similitud dentro y disimilitud entre grupos obtenidos de manera independiente para las estaciones de la época seca y estaciones de la época de lluvias a partir del análisis Simper

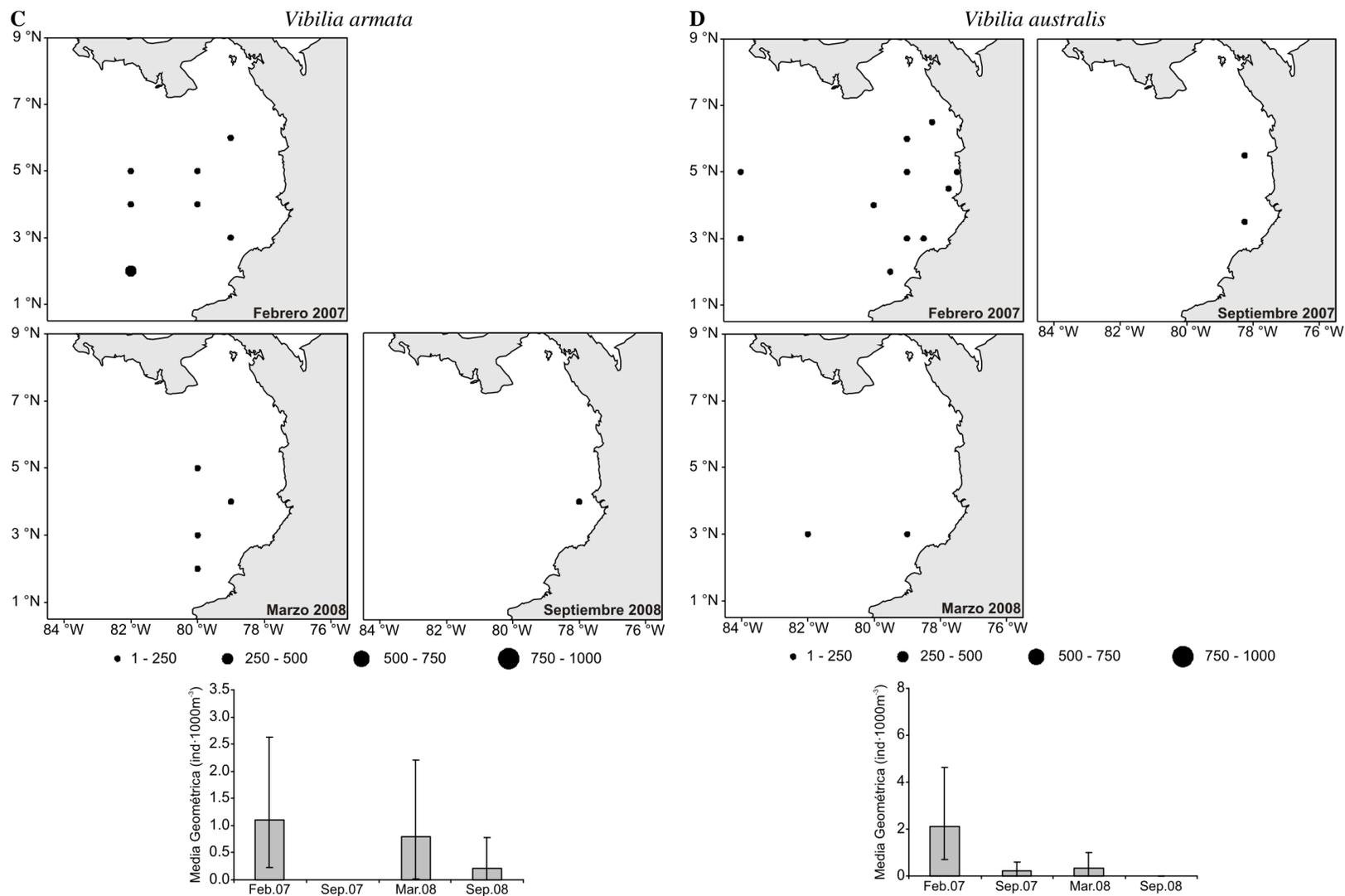
ESTACIONES ÉPOCA SECA									
Similitud promedio		Disimilitud entre grupos						Disimilitud promedio	
		A	B	C	D	E	F	G	
53	A								64
58	B	60							60
56	C	73	60						61
55	D	63	63	61					58
60	E	59	60	55	53				55
57	F	64	58	57	53	50			55
54	G	68	60	63	57	53	51		59

ESTACIONES ÉPOCA LLUVIAS								
Similitud promedio		Disimilitud entre grupos					Disimilitud promedio	
		A	B	C	D	E	F	
51	A							65
54	B	62						61
61	C	75	65					64
60	D	61	61	60				57
60	E	70	59	57	49			59
52	F	60	61	60	56	59		59

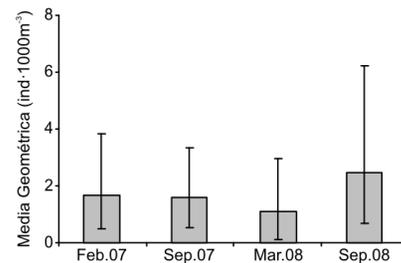
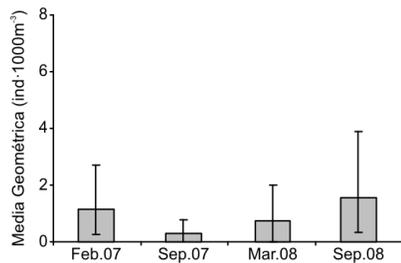
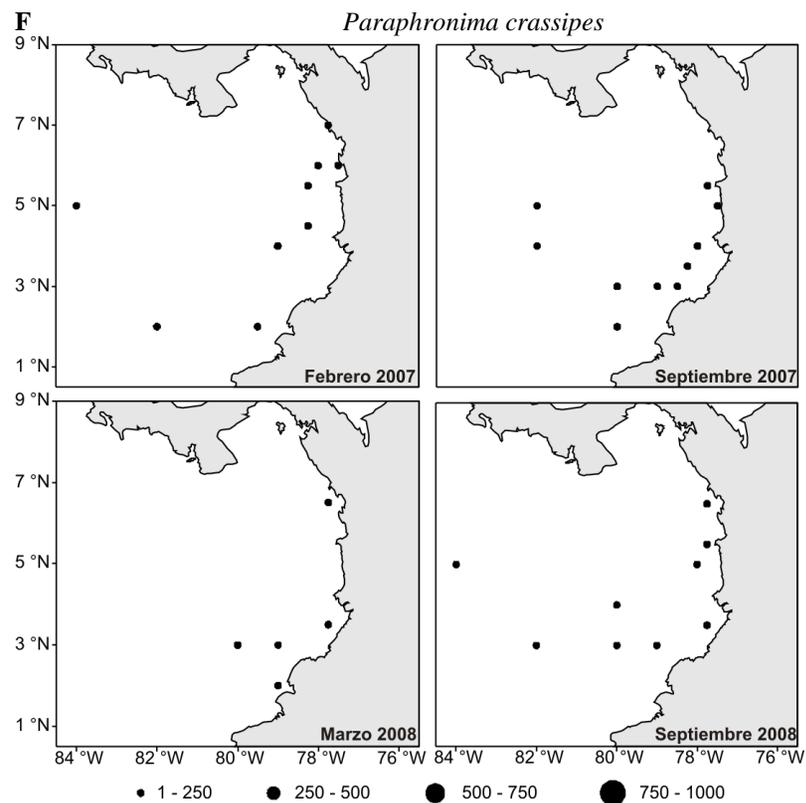
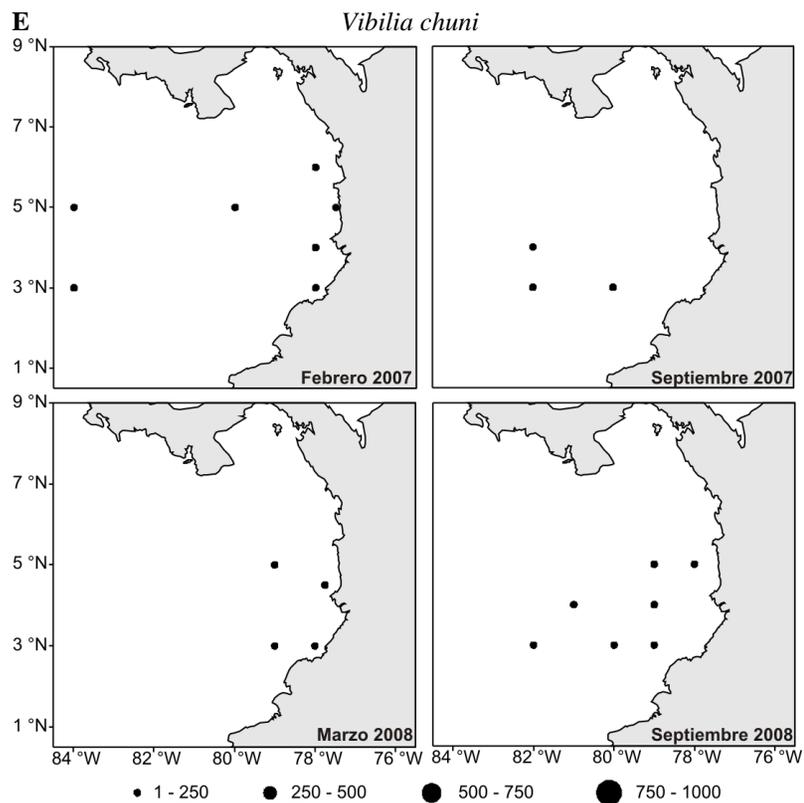
Anexo VI. Distribución de las especies más comunes de anfípodos hipéridos (ind/1000 m³), así como su media geométrica para cada crucero



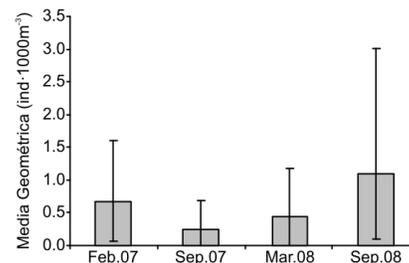
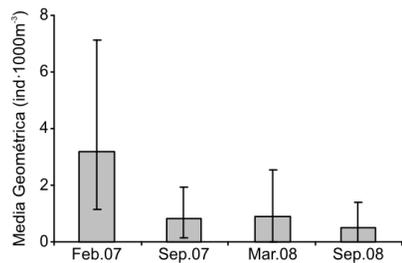
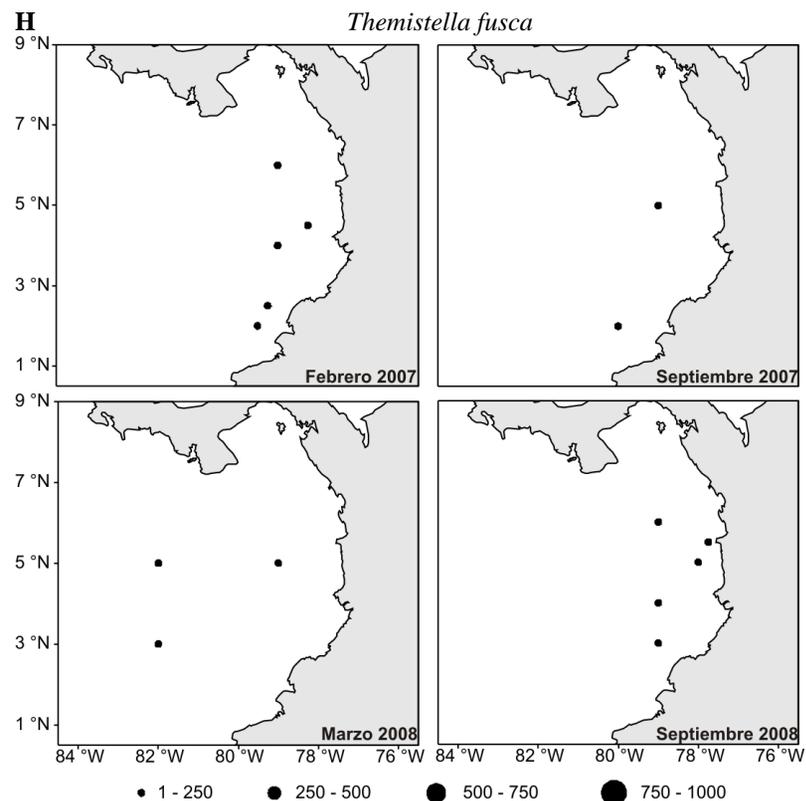
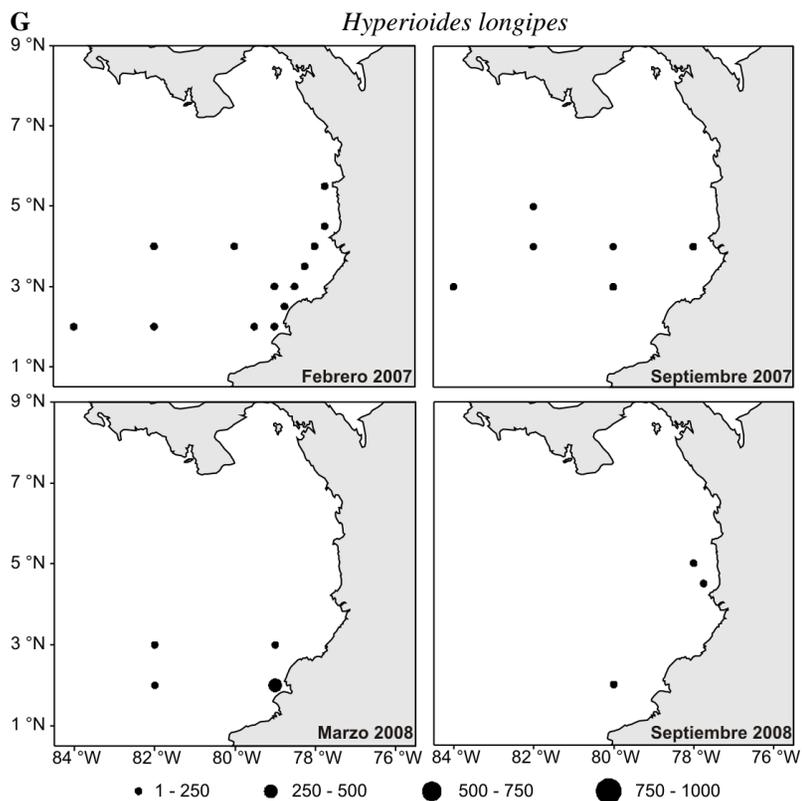
Anexo VI. Distribución de las especies más comunes de anfípodos hipéridos (ind/1000 m³), así como su media geométrica para cada crucero



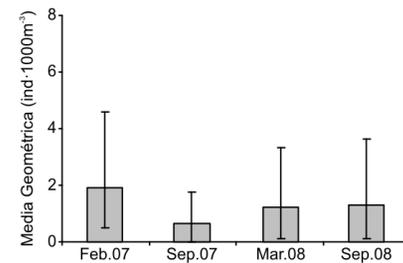
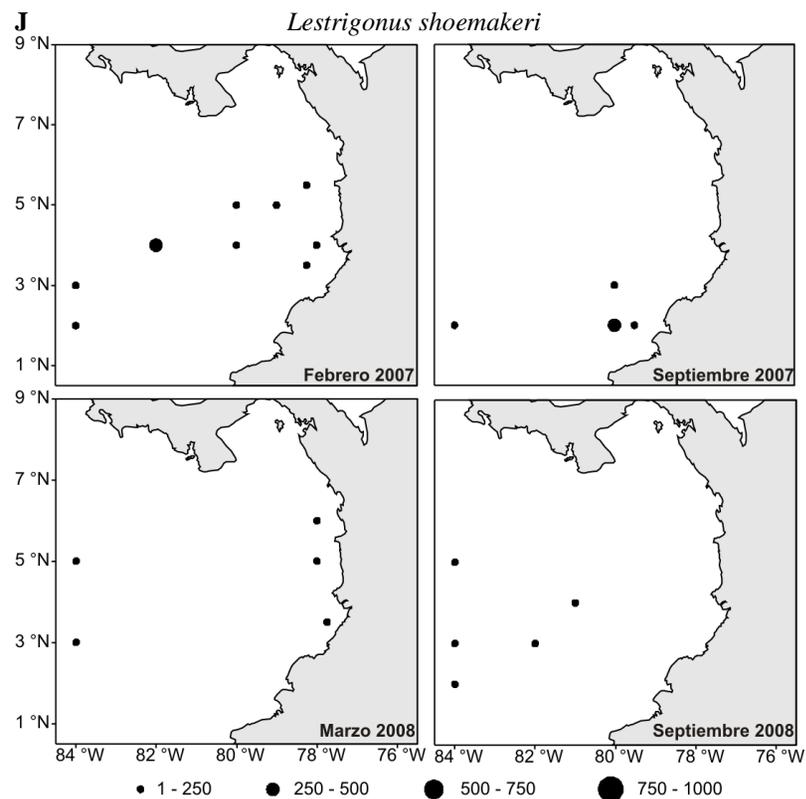
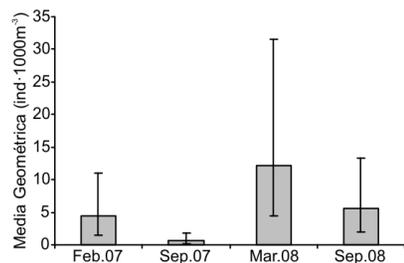
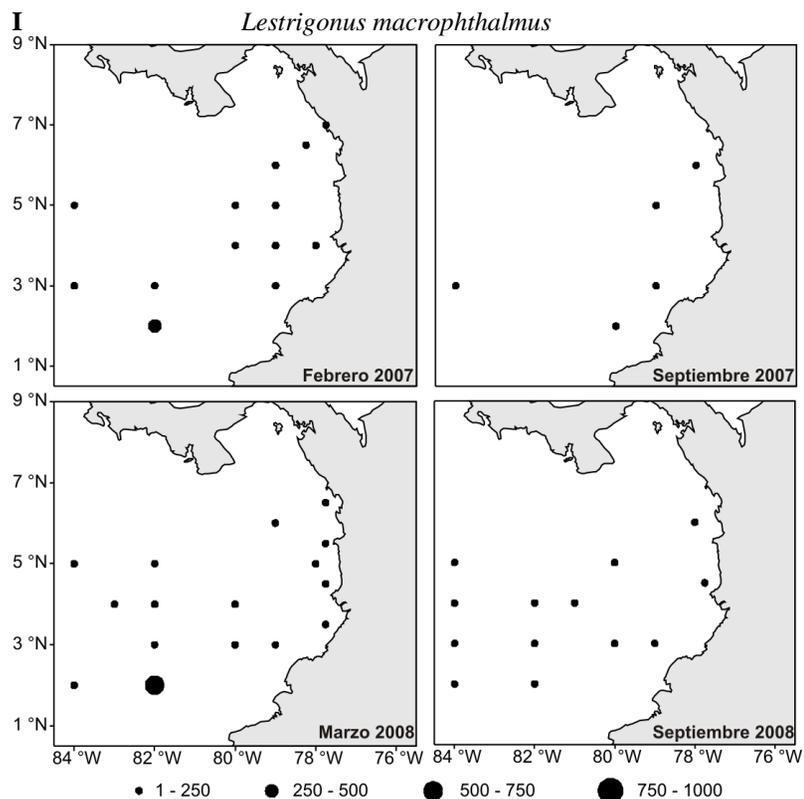
Anexo VI. Distribución de las especies más comunes de anfípodos hipéridos (ind/1000 m³), así como su media geométrica para cada crucero



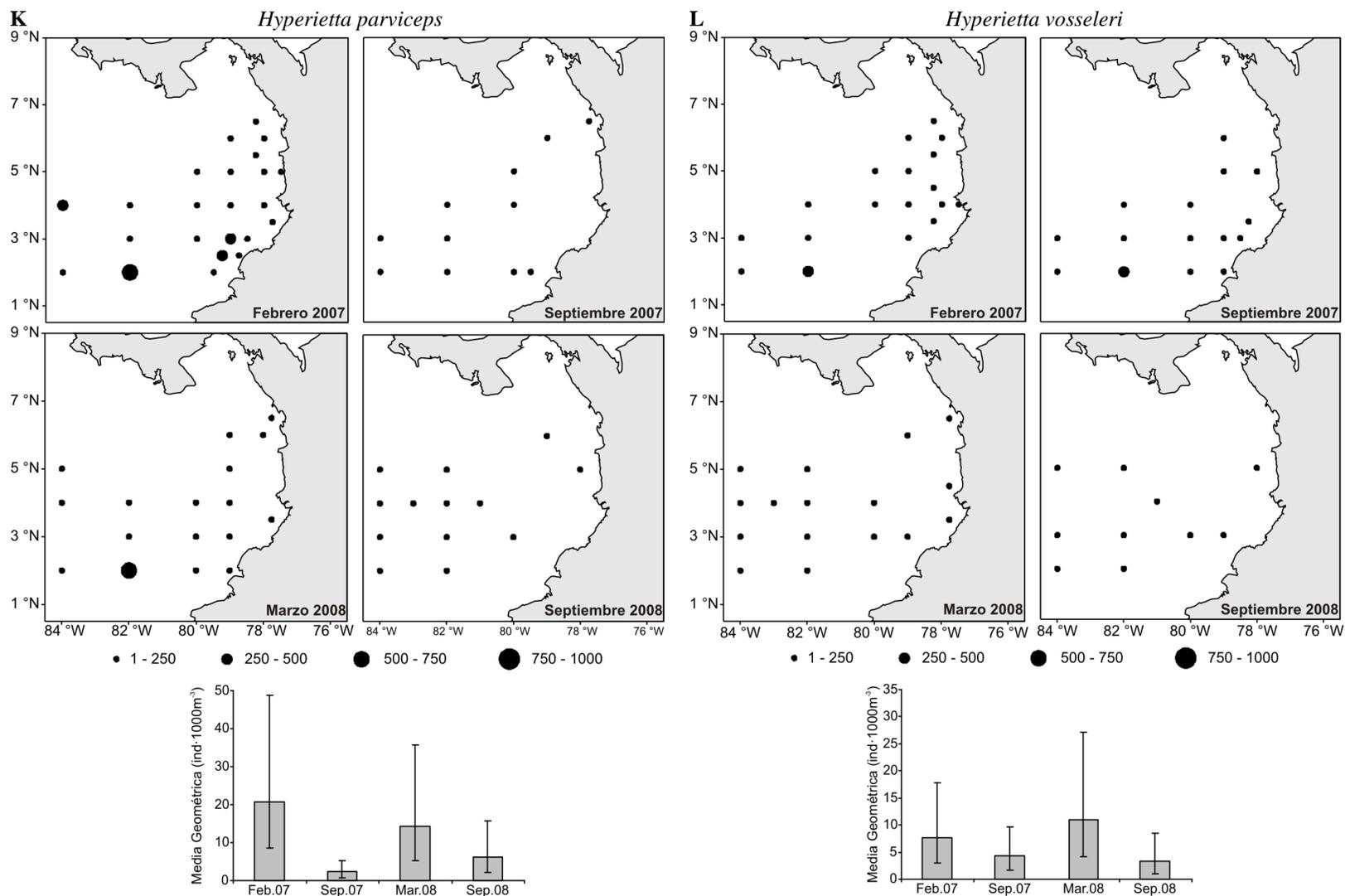
Anexo VI. Distribución de las especies más comunes de anfípodos hipéridos (ind/1000 m³), así como su media geométrica para cada crucero



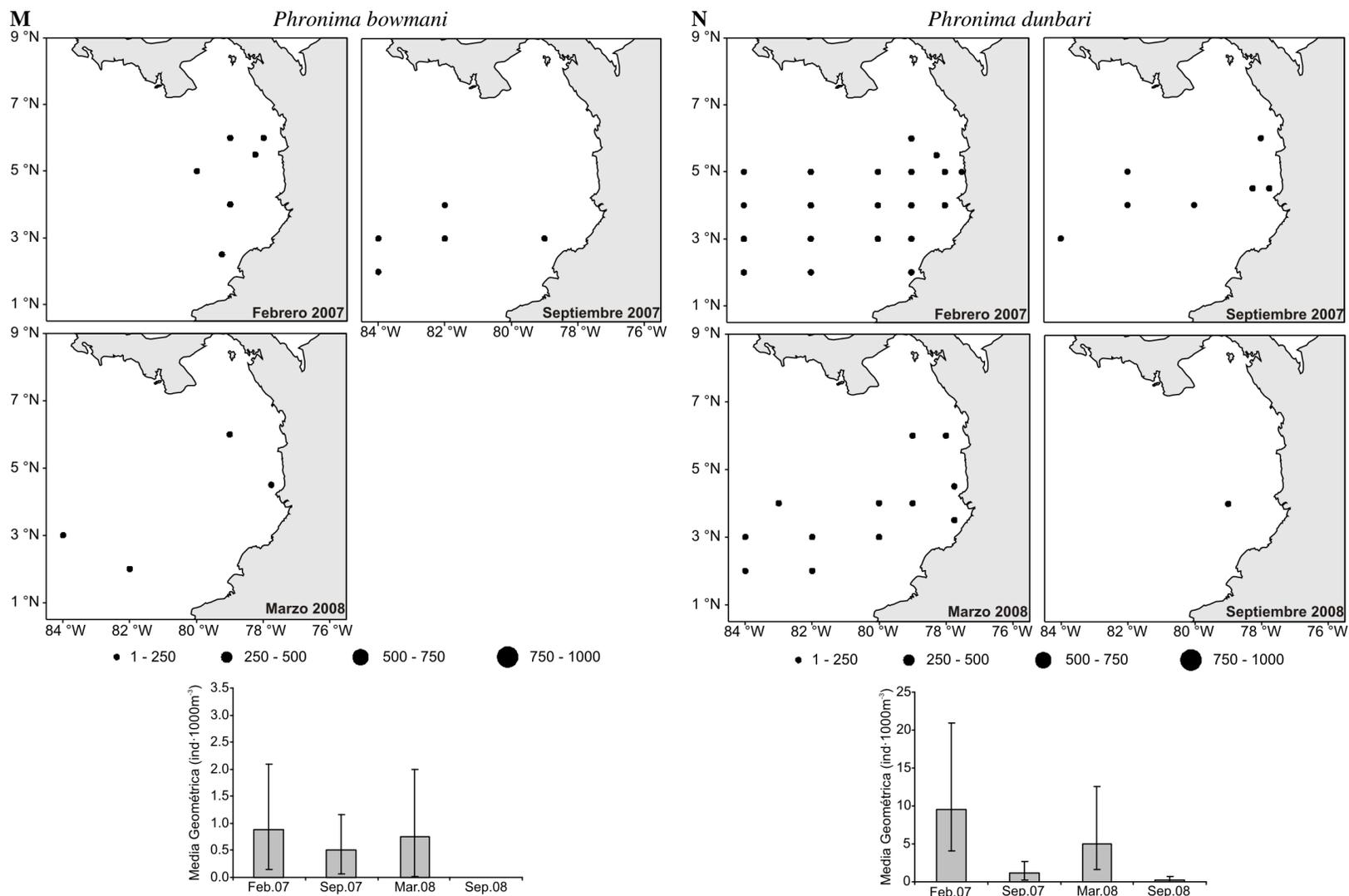
Anexo VI. Distribución de las especies más comunes de anfípodos hipéridos (ind/1000 m³), así como su media geométrica para cada crucero



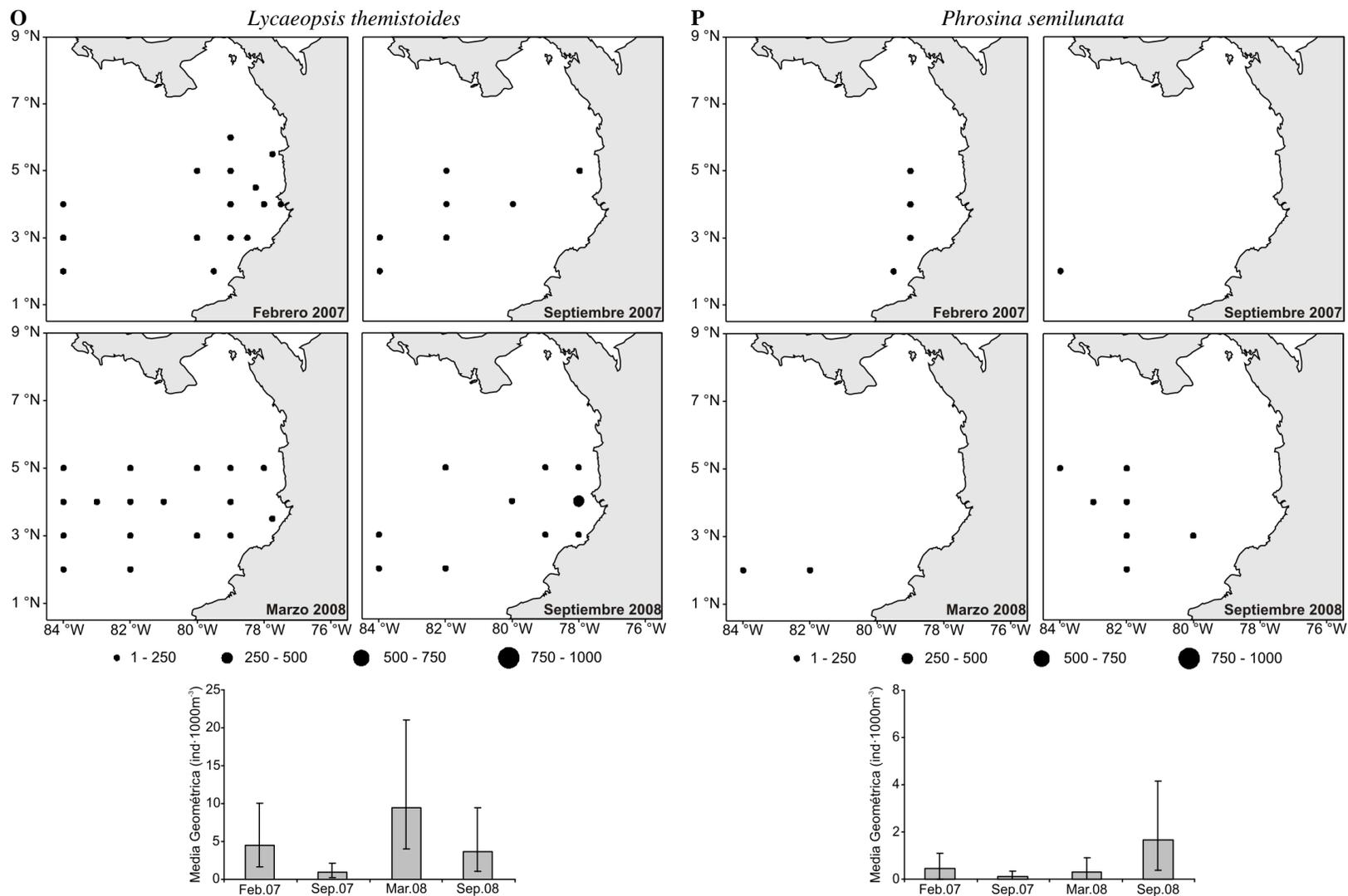
Anexo VI. Distribución de las especies más comunes de anfípodos hipéridos (ind/1000 m³), así como su media geométrica para cada crucero



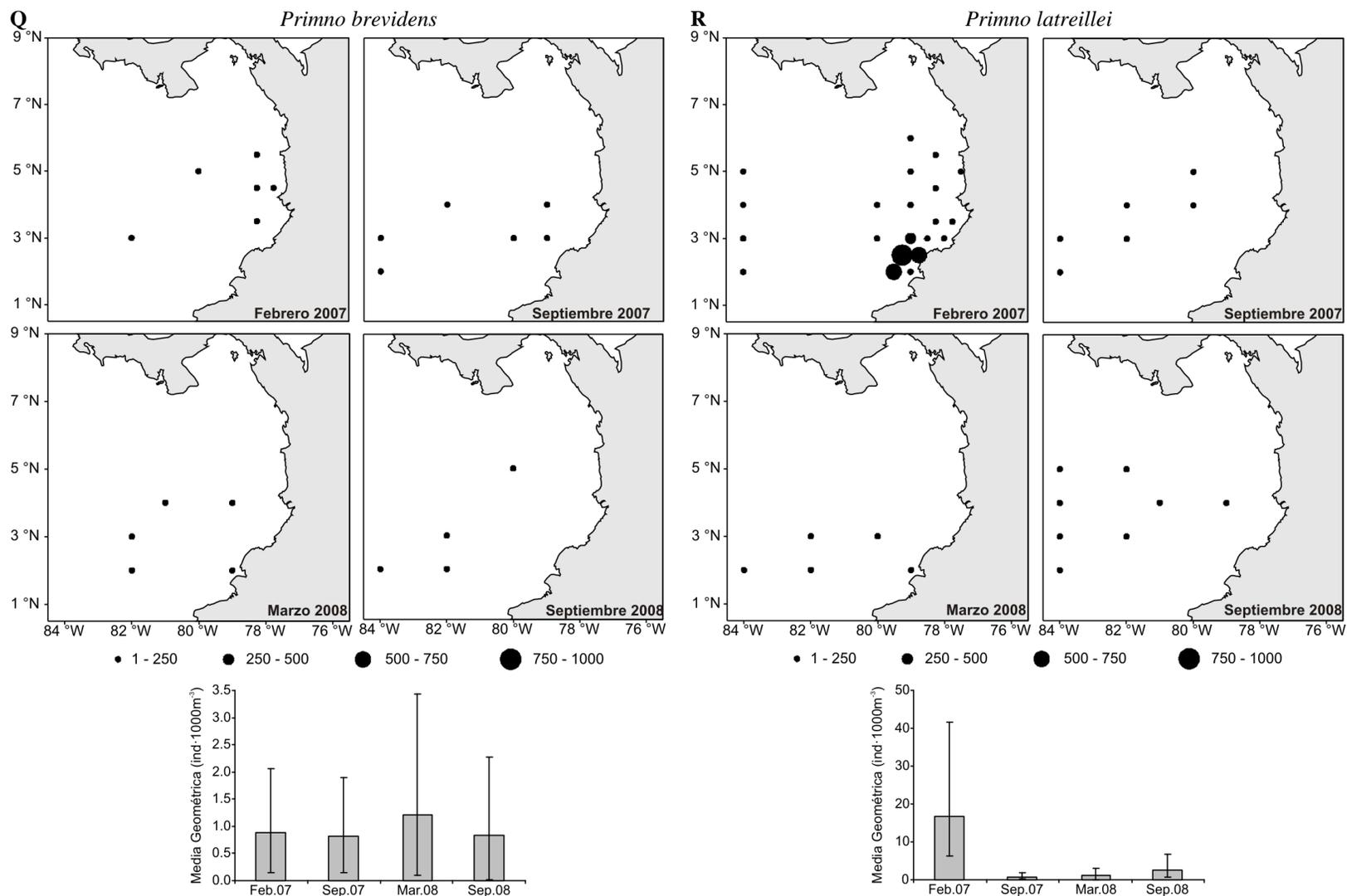
Anexo VI. Distribución de las especies más comunes de anfípodos hipéridos (ind/1000 m³), así como su media geométrica para cada crucero



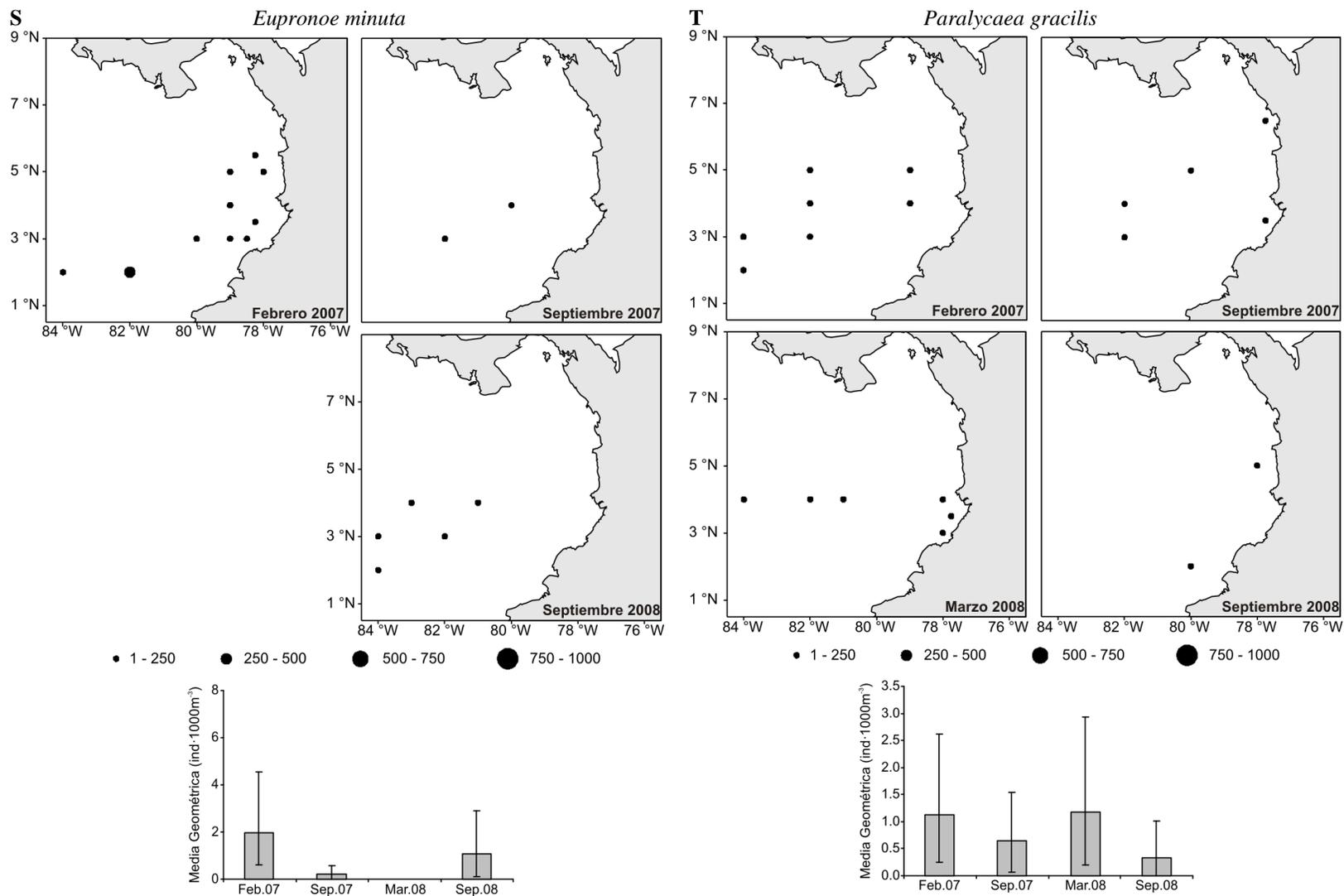
Anexo VI. Distribución de las especies más comunes de anfípodos hipéridos (ind/1000 m³), así como su media geométrica para cada crucero



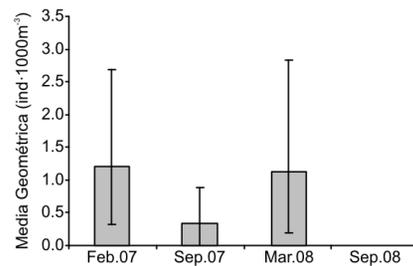
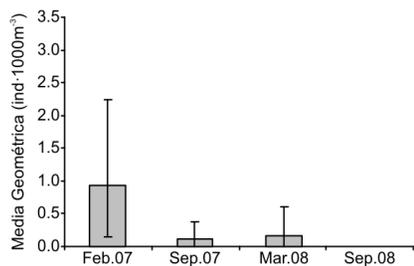
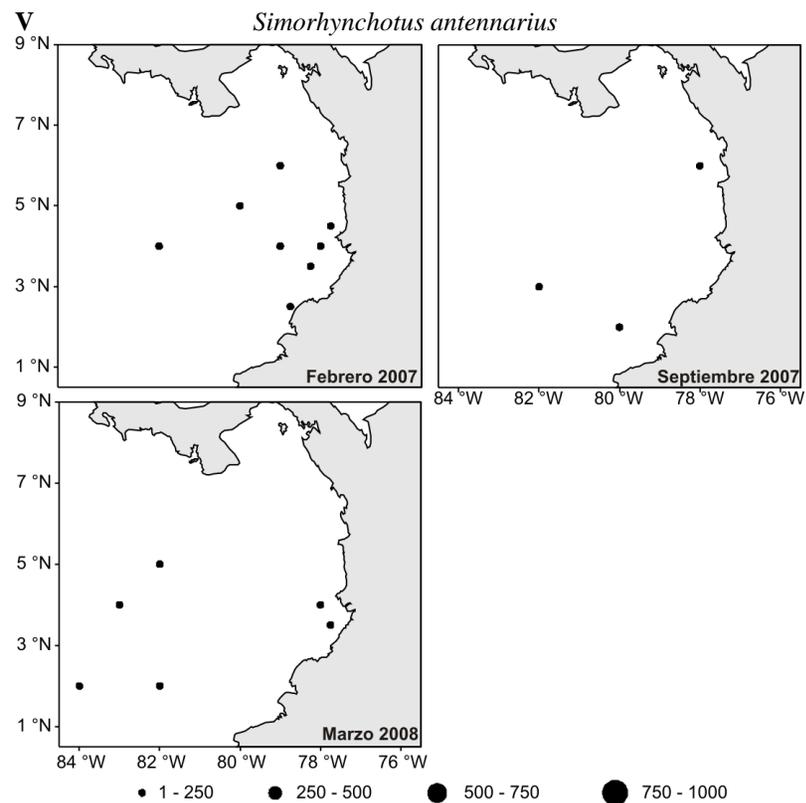
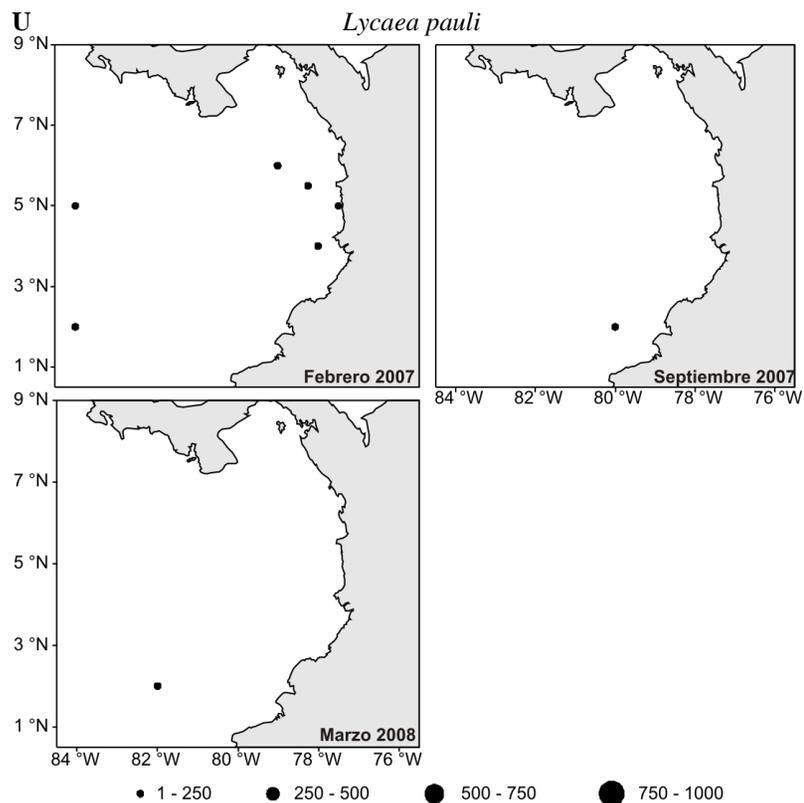
Anexo VI. Distribución de las especies más comunes de anfípodos hipéridos (ind/1000 m³), así como su media geométrica para cada crucero



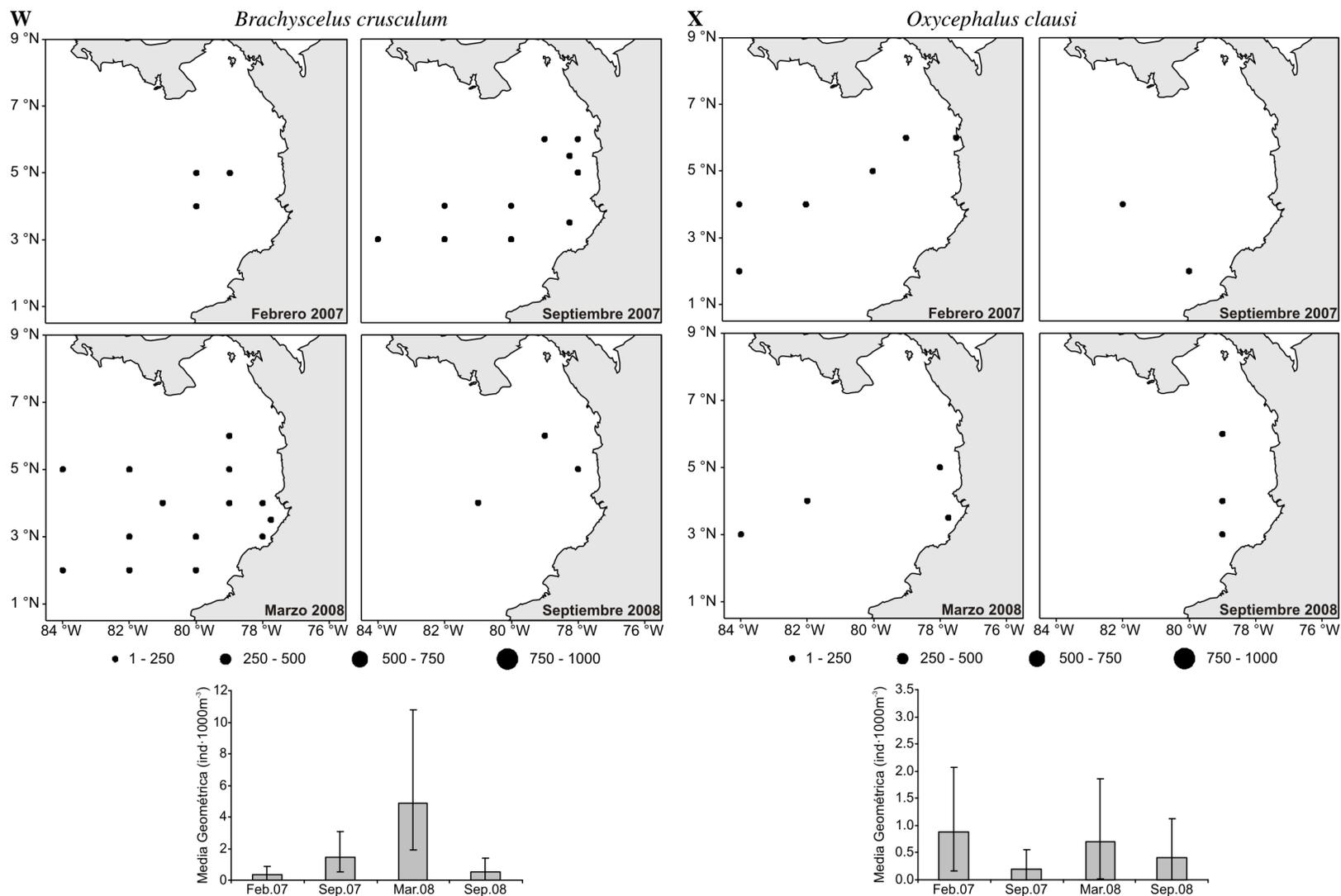
Anexo VI. Distribución de las especies más comunes de anfípodos hipéridos (ind/1000 m³), así como su media geométrica para cada crucero



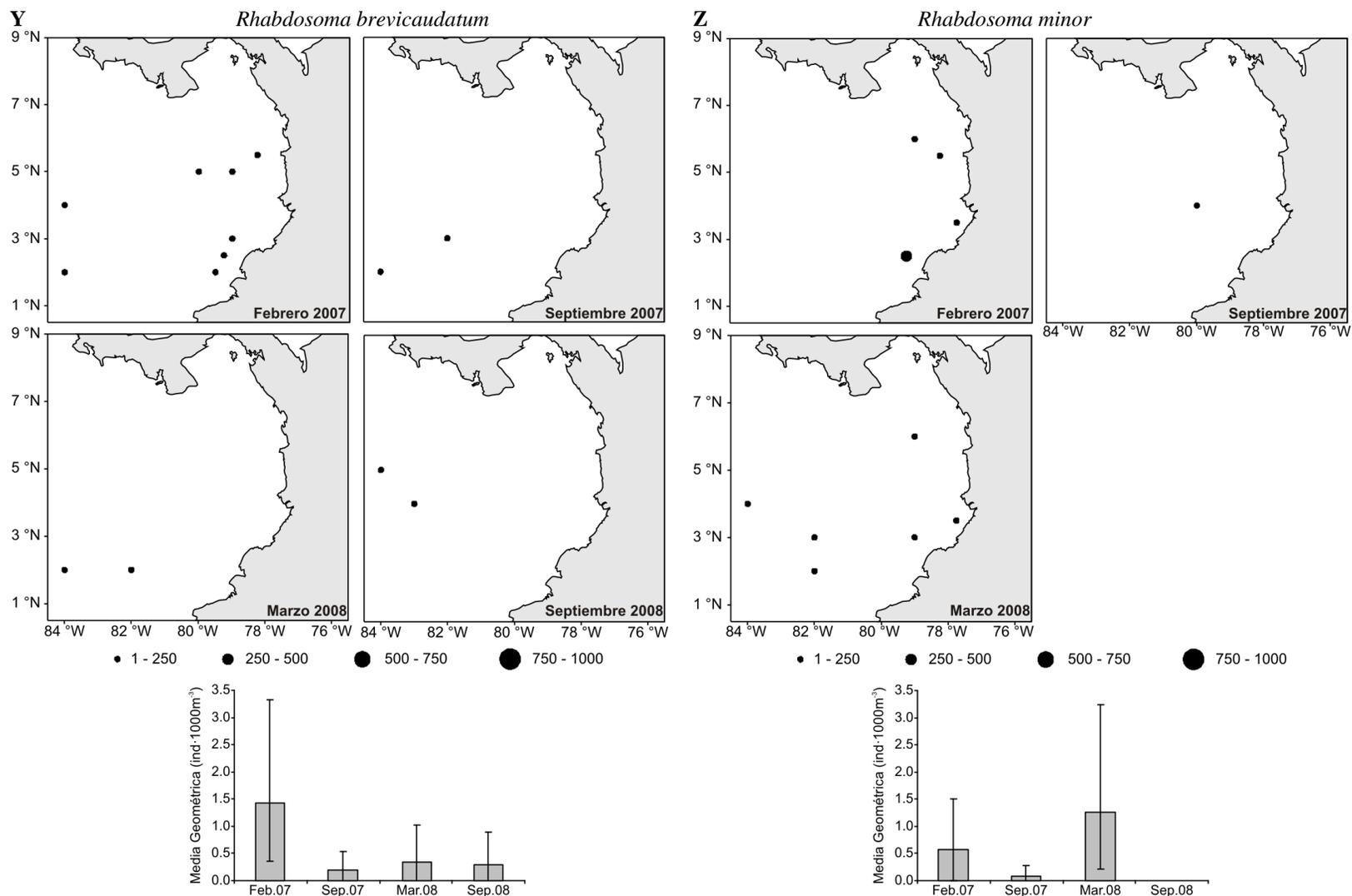
Anexo VI. Distribución de las especies más comunes de anfípodos hipéridos (ind/1000 m³), así como su media geométrica para cada crucero



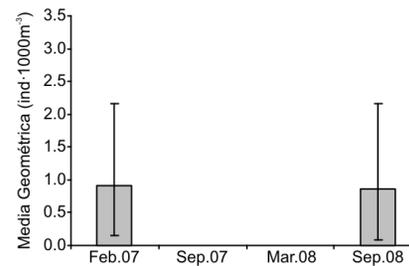
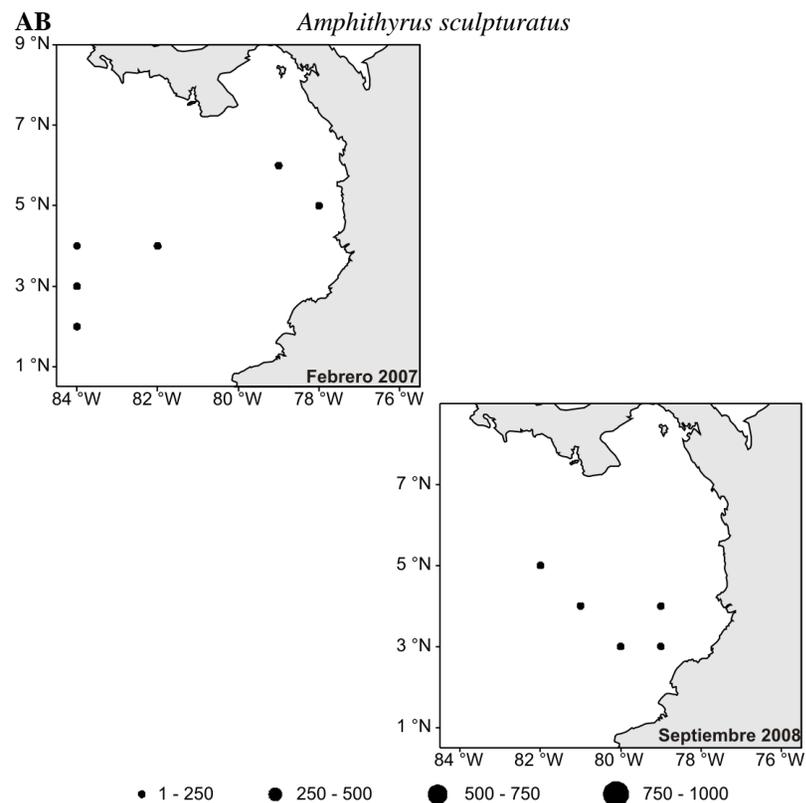
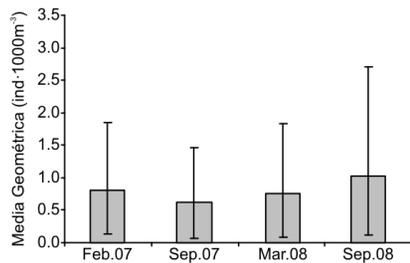
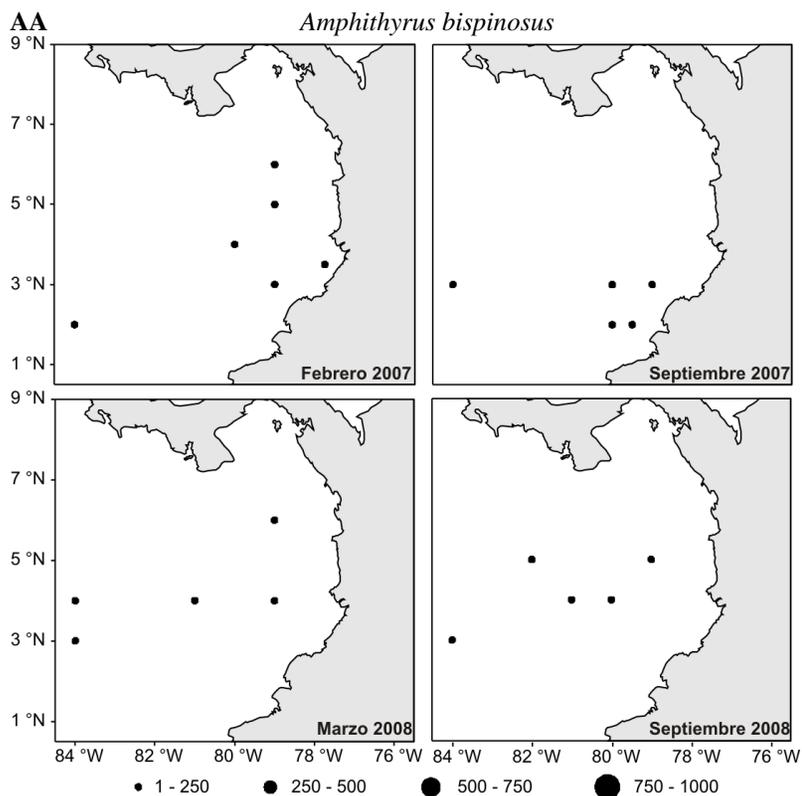
Anexo VI. Distribución de las especies más comunes de anfípodos hipéridos (ind/1000 m³), así como su media geométrica para cada crucero



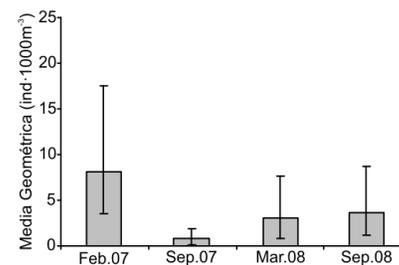
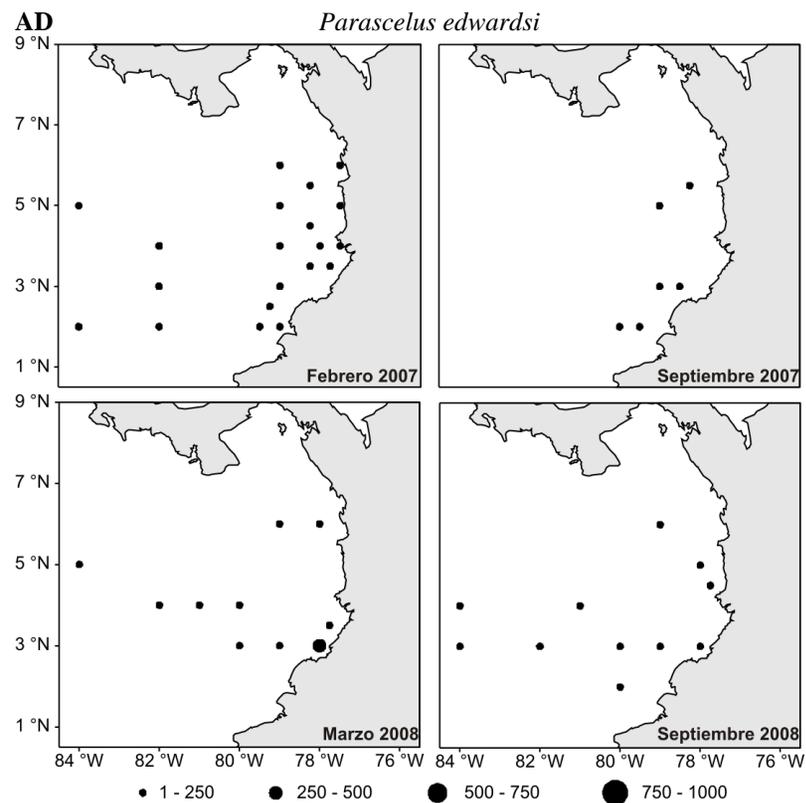
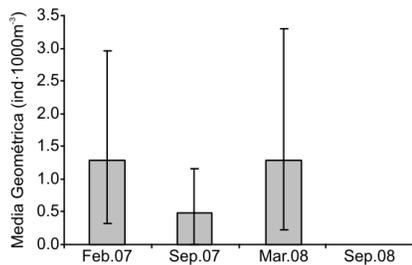
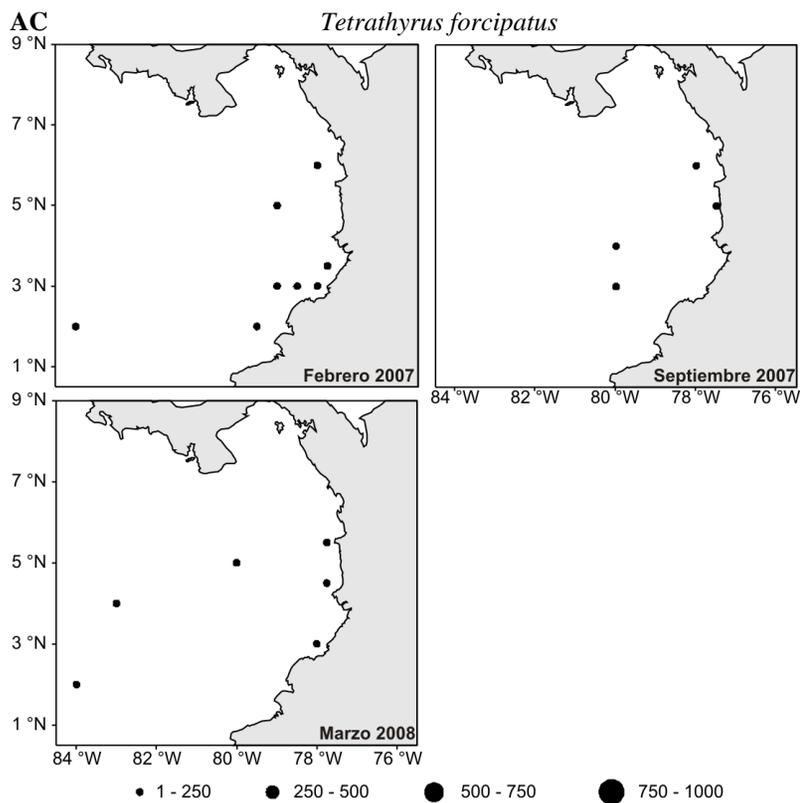
Anexo VI. Distribución de las especies más comunes de anfípodos hipéridos (ind/1000 m³), así como su media geométrica para cada crucero



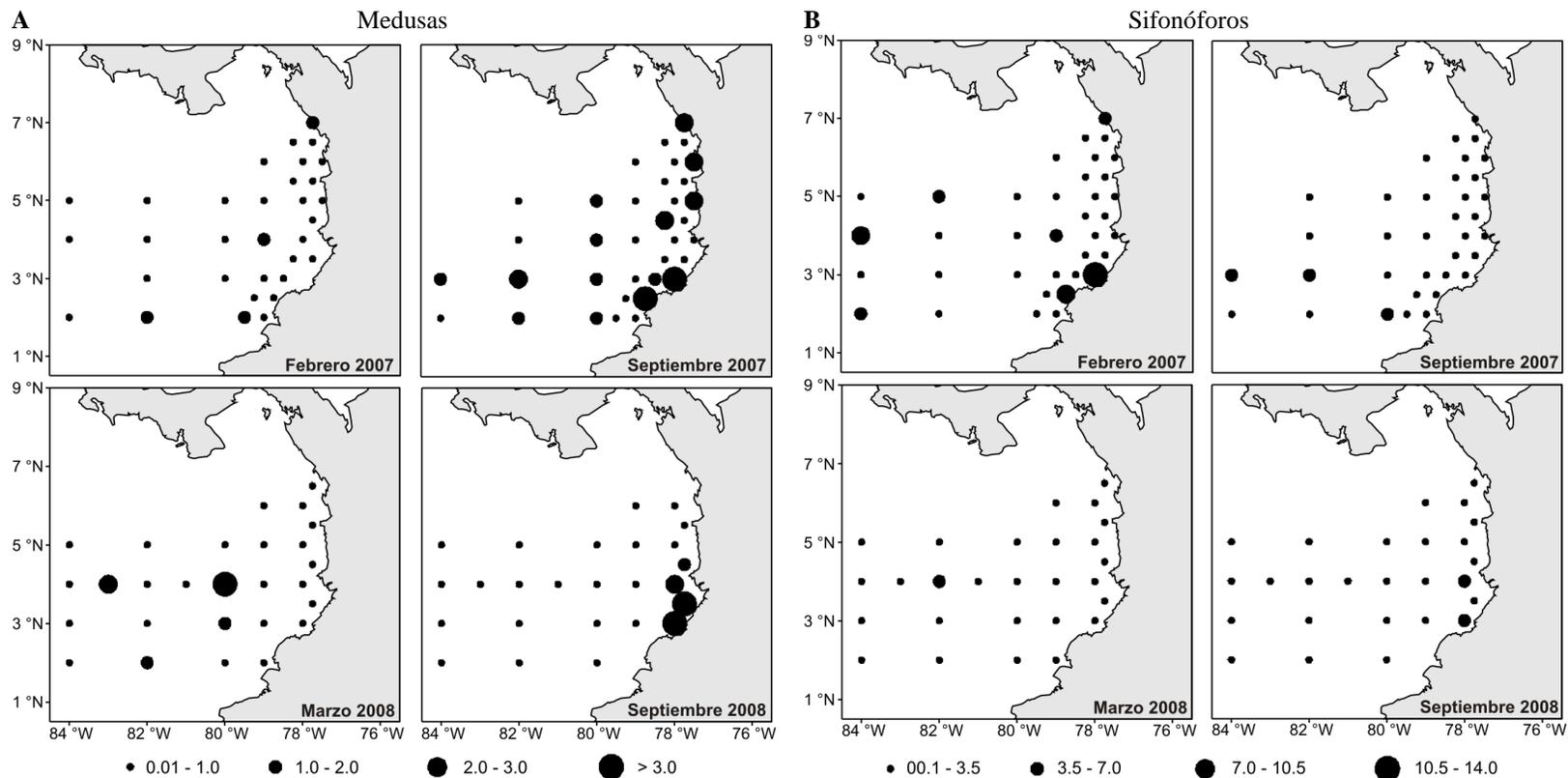
Anexo VI. Distribución de las especies más comunes de anfípodos hipéridos (ind/1000 m³), así como su media geométrica para cada crucero



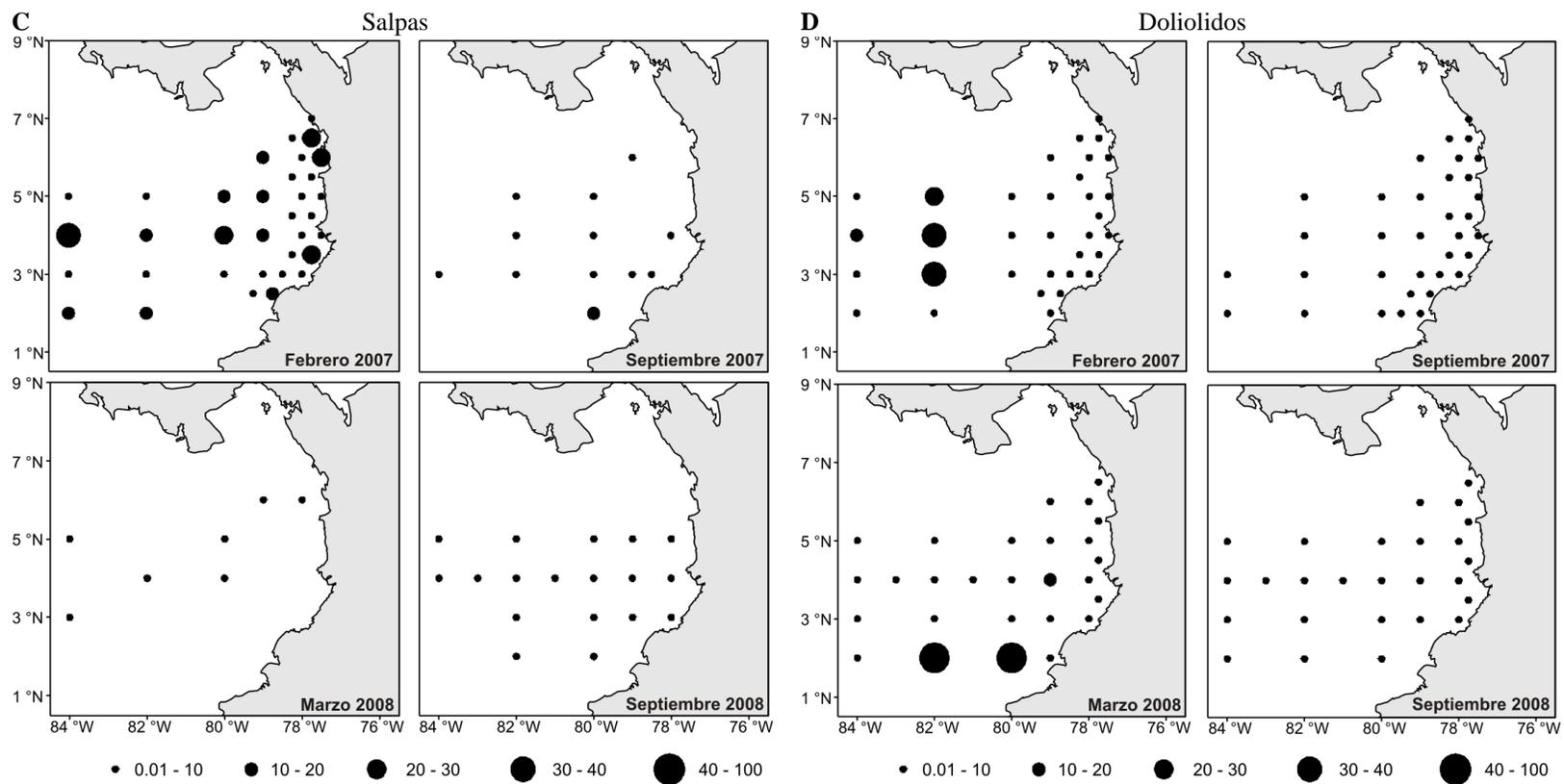
Anexo VI. Distribución de las especies más comunes de anfípodos hipéridos (ind/1000 m³), así como su media geométrica para cada crucero



Anexo VII. Distribución del zooplancton gelatinoso (ind/m^3) en la Cuenca Pacífica Colombiana.



Anexo VII. Distribución del zooplancton gelatinoso (ind/m³) en la Cuenca Pacífica Colombiana



Anexo VII. Distribución del zooplancton gelatinoso (ind/m³) en la Cuenca Pacífica Colombiana