

Especies comunes de copépodos (Crustacea: Copepoda) pelágicos del Golfo de Nicoya, Costa Rica

Alvaro Morales R. y José A. Vargas Z.

Centro de Investigación en Ciencias del Mar y Limnología (CIMAR), y Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica, San José, Costa Rica.

(Revisado 31-VII-1994. Aceptado 31-VIII-1994)

Abstract: This is a guide to the common species of pelagic copepods from the Gulf of Nicoya, an estuary on the Pacific coast of Costa Rica (10°N - 85°W). Nine species of calanoids, two of harpacticoids, and one poecilomastoid were identified from surface plankton hauls collected (280 micron mesh net) June 1991 in the upper Gulf. These twelve species are also common in other tropical, and sub-tropical seas. The species *Acartia lilljeborgii* Griesbrecht and *Paracalanus parvus* Claus were the most common, followed by *Hemicyclops thalassius* Vervoort & Ramirez, *Pseudodiaptomus wrighti* Johnson and *P. panamensis* Walter. Females of the latter species carried eggs.

Key words: Crustacea, Copepoda, Eastern Pacific copepods, Gulf of Nicoya, description.

El zooplancton marino está constituido por organismos con habilidad restringida para desplazarse horizontalmente, de tal modo que su distribución está altamente influenciada por procesos físicos (Harris 1987). Como grupo ecológico abarca consumidores secundarios, terciarios o bien cuaternarios, y comprende a su vez un espectro amplio de tamaños, que va desde los 0.2 a los 2.0 mm (Sieburth *et al.* 1978). Dentro del zooplancton marino distinguimos dos grupos: el merozooplancton, grupo al cual pertenecen los estadios larvales de organismos acuáticos, y el holozooplancton que comprende organismos que completan sus ciclos de vida en las asociaciones pláncicas.

Los copépodos se incluyen dentro de este último grupo. Estos organismos de alta variedad morfológica (Dudley 1986), son pequeños crustáceos maxilópodos que abarcan cerca de 8500 especies incluidas en 10 órdenes (Huys y Boxshall 1991). Ellos ocurren en todos los ambientes marinos, salobres, de agua dulce y ambientes semi-terrestres húmedos (Reid 1990) y constituyen un componente muy importante de las cadenas tróficas acuáticas (Roman 1991).

Los copépodos son los holozooplanctones "filtradores" más importantes (Vidal 1980) y diversos (Longhurst 1985) del ambiente marino. Su importancia radica en su papel de enlace en los procesos de transferencia energética de los productores primarios (fitoplancton) a organismos de niveles superiores (peces) (Petipa 1978). Su contribución a la regeneración de nutrientes mediante su actividad excretora (Ikeda 1985), su activa participación en la regulación del flujo de partículas (Peinert *et al.* 1989) y su papel como "estabilizadores" del ambiente oceánico (Paffenhöfer 1993) hacen de este grupo el foco de atención en la mayoría de estudios ecológicos referentes al zooplancton marino. Incluso monografías completas sobre una especie en particular han sido escritas (Marshall y Orr 1972).

En las zonas tropicales existe una gran cantidad de especies (Weikert 1984), en donde los pequeños calanoideos dominan en número y diversidad en los primeros 100m de profundidad, mientras que oncaeideos son muy abundantes y diversos en las zonas mesopelagiales de bajas latitudes (Böttger 1987, Böttger-Schnack 1990a,b).

En la costa pacífica de Costa Rica los estudios sobre zooplancton marino se han concentrado principalmente en el componente mero-zooplántico (Epifanio y Dittel 1984, Dittel y Epifanio 1990, Dittel *et al.* 1991). Para la región adyacente del Domo de Costa Rica se han reportado las especies de copépodos (Suárez & Gasca, 1989). Collado *et al.* (1984), por su parte, ofrecen algunas notas sobre los copépodos de agua dulce de Costa Rica.

Este es un primer reporte sobre las especies de copépodos pelágicos comunes presentes en el Golfo de Nicoya.

MATERIAL Y METODOS

Muestras (cuatro en total) superficiales de zooplancton fueron tomadas en dos estaciones del Golfo de Nicoya (Punta Morales y Punta Gavilanes, Isla de Chira) con una red de plancton de 0.5m de diámetro y provista de una malla de 280 micras de poro (Fig. 1). Los muestreos se llevaron a cabo el 14 de Junio 1991. Las muestras fueron fijadas en formalina al 10%. Una vez en el laboratorio, las muestras fueron lavadas con agua destilada y conservadas en Propinol-Fenoxitol. La identificación se llevó a cabo en primera instancia en un estereoscopio. Para una mayor precisión en la determinación de las especies y de acuerdo con Foyo y Michel (1967) se procedió a disectar los organismos y revisarlos bajo el microscopio. La identificación de los copépodos y la preparación de las figuras se basó en los trabajos de Griesbrecht (1892), Rose (1933), Katuringan (1963), Mori (1964), Bowman (1971), Fleminger (1975), Björnberg (1981) y Walter (1989). Fueron utilizados varios organismos para la determinación taxonómica. Ejemplares de las diferentes especies se encuentran catalogados en el Museo de Zoología de la Universidad de Costa Rica.

RESULTADOS

Características diagnósticas: Un total de doce especies de copépodos fueron identificadas, siendo la mayoría de ellas calanoideos (Cuadro 1). Asimismo, fueron empleadas las siguientes abreviaturas: A1: antena 1, A2: antena 2, Pdg1-5: peridigios 1-5, Pr: prosoma, Ur:

urosoma, Ur1-5: segmentos del urosoma, CR: rama caudal, Re: exopodito, Re1-3: segmentos 1-3 del exopodito, Ri: endopodito, P1-5: apéndices natatorios 1-5.

CUADRO 1

Clasificación sistemática de los copépodos pelágicos encontrados en el Golfo de Nicoya, Costa Rica (basada en los trabajos de Bowman & Abele 1982; Huys & Boxshall 1991).

Clase Maxilopoda Dahl 1956
 Sub-Clase Copepoda Milne-Edwards 1893
 Orden Calanoidea G.O. Sars 1903
 Superfamilia Megacalanoidea Sewell 1947
 Familia Calanoidae Dana 1849
Canthocalanus pauper Griesbrecht 1892
 Familia Paracalanidae Griesbrecht 1892
Paracalanus parvus Claus 1863
P. crassirostris Dahl 1894
 Superfamilia Eucalanoidea Griesbrecht 1892
 Familia Eucalanidae
Eucalanus monachus Griesbrecht 1888
 Superfamilia Centropagoidea Griesbrecht 1892
 Familia Centropagidae
Centropages furcatus Dana 1849
 Familia Pseudodiaptomidae G.O. Sars 1903
Pseudodiaptomus wrighti Johnson 1964
P. panamensis Walter 1989
 Familia Pontellidae Dana 1852
Labidocera lubbockii Griesbrecht 1892
 Familia Acartiidae G.O. Sars 1900
Acartia lilljeborgii Griesbrecht 1892
 Orden Harpacticoida G.O. Sars 1903
 Infraorden Exanechentera LAng 1948
 Superfamilia Tachidioidea (pro Tisbidiidimorpha Lang 1948)
 Familia Tachidiidae Sars 1909
Euterpina acutifrons Dana 1852
 Superfamilia Tisboidea (pro Tisbidimorpha LAng 1948)
 Familia Pseudopeltidae Poppe 1891 (Clytemnestridae S. Scott 1909)
Clytemnestra rostrata Brady 1883
 Orden Poecilostomatoida Thorell 1859
 Familia Clausidiidae Emberton 1901
Hemicyclops thalassius Vervoort & Ramirez 1966

Canthocalanus pauper Griesbrecht 1888.
 Catálogo N° UCR 1900-06

Hembras: cabeza fusionada, Ur 4 segmentado (Fig. 2A). Re de la P5 con setas plumosas (Fig. 3A).

Machos: Cabeza fusionada, segundo segmento de la A1 con una seta larga (Fig. 2A). Re de la P5 sin setas plumosas, Re izquierdo por lo general flexionado hacia afuera, Ri izquierdo con 2 setas terminales (Fig. 3A). Esta especie fue más común en Punta Morales.

Distribución.

Ha sido encontrada en aguas ecuatoriales del Pacífico (Grice 1961), en el Golfo de California (Brinton *et al.* 1986) así como en las aguas del Domo de Costa Rica (Suárez y Gasca 1989).

Paracalanus parvus Claus 1863
Catálogo # UCR 1900-04

Hembras: cuerpo elongado, cabeza moderadamente alta, filamentos rostrales filiformes, A1 casi tan larga como el cuerpo, Ur1 sin espínulas (Fig. 2B). P5 simétrica y 2-segmentada, desprovista de espinas o pelos (Fig. 3B).

Machos: cabeza no tan alta como en la hembra, con una protuberancia anterior vista solo en posición lateral y/o ventral (Fig. 2B). P5 asimétrica, 2-segmentada sobre la derecha y 5-segmentada sobre la izquierda, esta última mucho más larga (Fig. 3B). Esta especie fue común frente a Punta Morales.

Distribución.

Esta especie es de amplia distribución en los trópicos y zonas templadas (González y Bowman 1971), siendo un miembro prominente de la asociación continental. A sido reportada del Golfo de California (Brinton *et al.* 1986).

Paracalanus crassirostris Dahl 1894.
Catálogo # UCR 1903-01

Hembras: cabeza y Pdg1 fusionados, últimos 2 Pgd's incompletamente separados, cabeza tanto dorsal como lateralmente redondeada, A1 tan larga como el cuerpo (Fig. 2C). P5 simétrica con 2 espinas terminales cortas y robustas (Fig. 3C). Esta especie solo fue encontrada en Punta Gavilanes, Isla de Chira y no fue muy común.

Distribución.

Esta especie parece estar limitada a aguas costeras tropicales y subtropicales, frecuentemente en aguas de estuarios y manglares (González y Bowman 1965, Björnberg 1981). Se ha encontrado en el Golfo de California (Brinton *et al.* 1986).

Eucalanus monachus Grieschbrecht 1888.
Catálogo # UCR 1900-05

Hembras: cabeza elongada en vista dorsal, terminando en forma de capucha de monje, fu-

sionada al Pdg1 observándose plegamientos laterales en vista dorsal (Fig. 2D). Ur 3-segmentado, Ur1 casi tan ancho como Ur 2 y 3, A1 sobrepasa el cuerpo (Fig. 2D).

Machos: plegamientos laterales a la altura media del Pr (Fig. 2D). Sólo con una P5 que termina en una fuerte punta (Fig. 3D). Fue más común frente a Punta Morales.

Distribución.

Esta especie se encuentra distribuida principalmente en aguas tropicales y subtropicales del Pacífico, Atlántico e Indico (Kasturisangan 1963, Björnberg 1981).

Centropages furcatus Dana 1849.
Catálogo # UCR 1900-07

Hembras: cuerpo elongado, ojo ventral conspicuo, Pdg5 terminado en prolongaciones, Ur 3-segmentado, Ur1 dentro de lóbulos triangulares, Ur 3 tan largo como CR, 1-2 y 3 segmentos de A1 con dientes (Fig. 2E). P5 simétricas, Re2 en ambas P5 con conspicua prolongación que sobrepasan los Ri (Fig. 3E).

Machos: Último Pdg terminando en puntas, de vista dorsal la margen derecha con una segunda espina proximal a Ur 1, CR casi dos veces más larga que el Ur 5 (Fig. 2E). P5 asimétricas, Re 2 y 3 en vista dorsal modificados en forma de pinzas (Fig. 3E).

Distribución.

Circumtropical. A pesar de ser numerosa en aguas cálidas y de salinidades altas (Björnberg 1981, Brinton *et al.* 1986), no fue muy común en nuestras muestras. Se ha informado en el Domo de Costa Rica (Suárez y Gasca 1991).

Pseudodiaptomus wrighti Johnson 1964.
Catálogo # UCR 1903-02

Hembras: Pdgs 2 y 3 con sendas líneas de pequeños dientes, Pdg's 4 y 5 separados, éste último terminado en fuertes prolongaciones y con pelos postero-laterales, Ur 4-segmentado, Ur 1 asimétrico con espínulas, lado derecho con un pequeño abultamiento (Fig. 2F). P5 simétricas y como en la Fig. 3F.

Machos: Pdg's 2 y 3 con líneas completas de pequeños dientes, pero en el Pdg 4 dorsalmente no completa, Ur 2 y 3 con espínulas ventrales (Fig. 2F), P5 asimétricas (Fig. 3F). Fue común en las estaciones de muestreo y muchas de las hembras fueron observadas portando huevos.

Distribución.

La especie está confinada a las costas del Pacífico desde Baja California (México) hasta el sur de la costa norte del Perú (Walter 1989). Es reportada por Brinton *et al.* (1986) como endémica del Golfo de California.

Pseudodiptomus panamensis Walter 1989.
Catálogo # UCR 1900-01

Hembras: Pdgs 2 y 3 provistas de sendas líneas de dientes que abarcan la parte longitudinal de los mismos, solo reconocibles en vista lateral. Pdgs 4 y 5 no fusionados completamente, Ur 3-segmentado, Ur1 con pelos anteriores y posteriores (Fig. 4A). P5 simétrica (Fig. 5A).

Machos: Pdgs 4 y 5 no fusionados completamente en sus márgenes laterales, Pdg 5 con márgenes redondeadas, Ur1 con pelos y espínulas dorsales y laterales, Ur 2 y 3 con líneas de pequeños dientes ventrales (Fig. 4A). P5 asimétrica y como en la Fig. 5A. Fue de regular presencia en las estaciones de muestreo y muchas hembras fueron observadas con huevos.

Distribución.

Descrita como especie nueva por Walter (1989), es encontrada a lo largo de la línea costera de Costa Rica y Panamá.

Labidocera lubbockii Griesbrecht 1892.
Catálogo # UCR 1900-02

Hembras: cuerpo robusto, lentes oculares dorsales y ventrales, rostrum con 2 filamentos, Pdgs 4 y 5 fusionados, éste último terminado en fuertes puntas, Ur 3-segmentado, Ur1 asimétrico con un pequeño gancho en la base distal derecha visto dorsalmente (Fig. 4B). P5 con Ri reducido, Re terminado en punta bifurcada asimétrica (Fig. 5B).

Machos: Pdgs 4 y 5 fusionados, éste último terminado en punta, en vista dorsal el último Pdg presenta una segunda protuberancia, A1 derecha genitculada altamente (Fig. 4B). P5 asimétrica y como en Fig. 5B. En el Golfo de Nicoya fue poco común en las estaciones de muestreo, la mayoría de hembras fueron observadas con espermátóforos.

Distribución.

Es una especie propia del Pacífico este ecuatorial (Fleminger 1965). Se ha informado en el

Golfo de California (Brinton *et al.* 1986) y en el Golfo de Guayaquil, Ecuador (Fleminger 1967). Forma parte del grupo darwinii, extendido a lo largo de la costa occidental de América (Fleminger 1975).

Acartia lilljeborgii Griesbrecht 1889.
Catálogo # UCR 1900-03

Hembras: cuerpo robusto con prolongaciones terminadas en fuertes puntas en el Pgd 5, A1 de la hembra con varias espinas además de cerdas. Ur 3-segmentado (Fig. 4C). Segundo segmento de la P5 más largo que grueso (Fig. 5C).

Machos: Pgd 5 terminado en prolongaciones pero no tan pronunciadas como en la hembra; márgenes posteriores del Ur 2, 3 y 4 con espínulas, A1 sin procesos espiniformes (Fig. 4C). P5 como en Fig. 5C. En las estaciones muestreadas del Golfo de Nicoya fue la especie más común.

Distribución.

En la costa pacífica de América del Sur es conocida en Valparaíso (Chile) y Guayaquil (Ecuador) (González y Bowman 1965). Ha sido encontrada en el Golfo de California (Brinton *et al.* 1986). Frecuentemente es una especie dominante en aguas cálidas costeras y estuarinas (Björnberg 1981).

Euterpina acutifrons Dana 1852.
Catálogo # UCR 1903-03

Hembras: región cefálica prolongada en punta muy aguda, cuerpo subpiriforme, A1 con 4-9 segmentos, CR más larga que ancha (Fig. 10A). P5 formada por dos láminas juxtaposicionadas (Fig. 5D). En el Golfo de Nicoya fue solo encontrada en Punta Gavilanes, Isla de Chira.

Distribución.

Muy numerosa y frecuente en aguas costeras e interiores (Björnberg 1981), siendo el harparticoideo más común de bahías y de plataforma (González & Bowman 1965). Ha sido reportada para el Golfo de California (Brinton *et al.* 1986). Representa un género monotípico.

Clytemnestra rostrata Brady 1883.
Catálogo # UCR 1900-08

Hembras: ángulos laterales de cada Pdg son prominentes, Ur1 es tan largo como ancho, sin setas plumosas en la CR, A1 7-segmentada (Fig. 4E). P5 simétricas y unirráneas, cada una 2-segmentada. El primer segmento con una seta marginal externa, y el segundo con dos largas setas terminales y 3 setas cortas en la margen externa (Fig 5E). En el Golfo de Nicoya fue solo encontrada frente a Punta Morales.

Distribución.

Se ha informado en el Pacífico, Atlántico e Indico, así como en el Mediterráneo y en el Mar Rojo (Tanaka 1965).

Hemycyclops thalassius
Vervoort & Ramirez 1966
Catálogo # UCR 1900-09

Hembras: cuerpo típico ciclopoide, Pdg1 fusionado con la cabeza, A1 7-segmentada, CR casi igual de tamaño que Ur4; Ur 1 achatado a los lados y tan largo como Ur2 y 3 juntos (Fig. 4F). P5 terminadas en artejo con 4 cerdas distales (Fig. 5F). A2 característica con hendidura cerca de su extremo distal (Fig. 4F). Fue común frente a Punta Morales y Punta Gavilanes, la gran mayoría de las hembras fueron observadas con huevos.

Distribución.

Numerosa en aguas costeras, es el único miembro de la familia con ciclo holopláctico (Björnberg 1981).

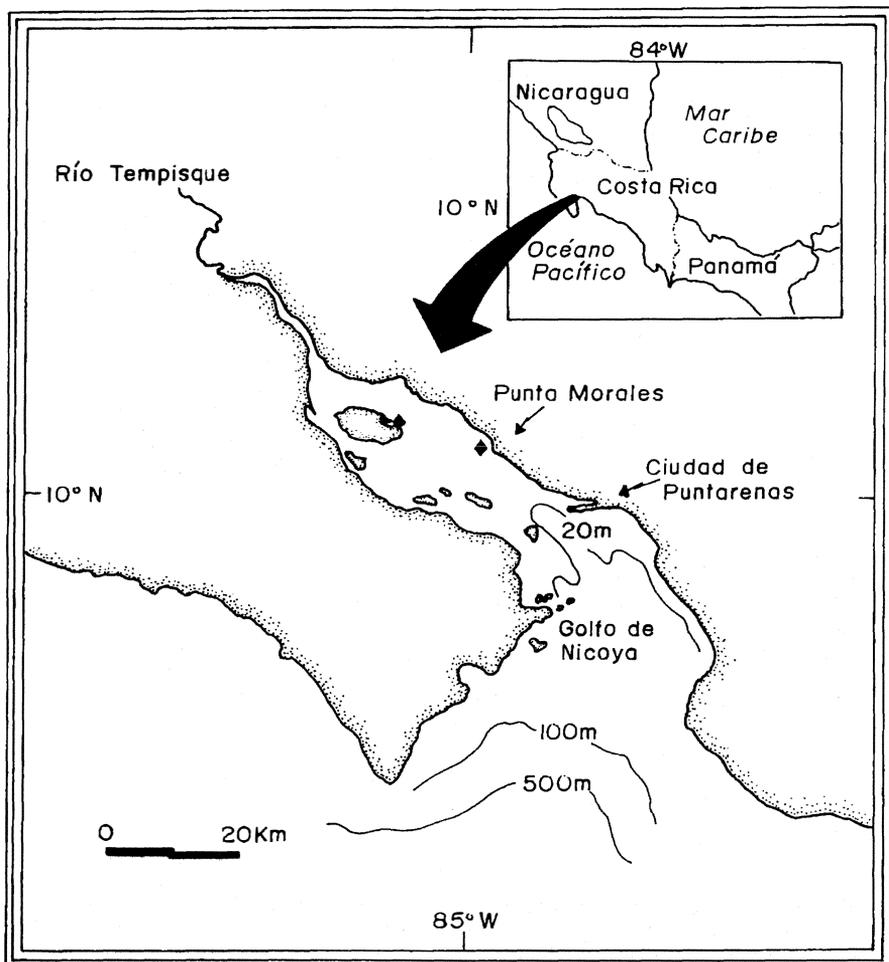


Fig. 1. Golfo de Nicoya, costa pacífica de Costa Rica. Localización de las estaciones muestreadas (tomado de Vargas 1987).

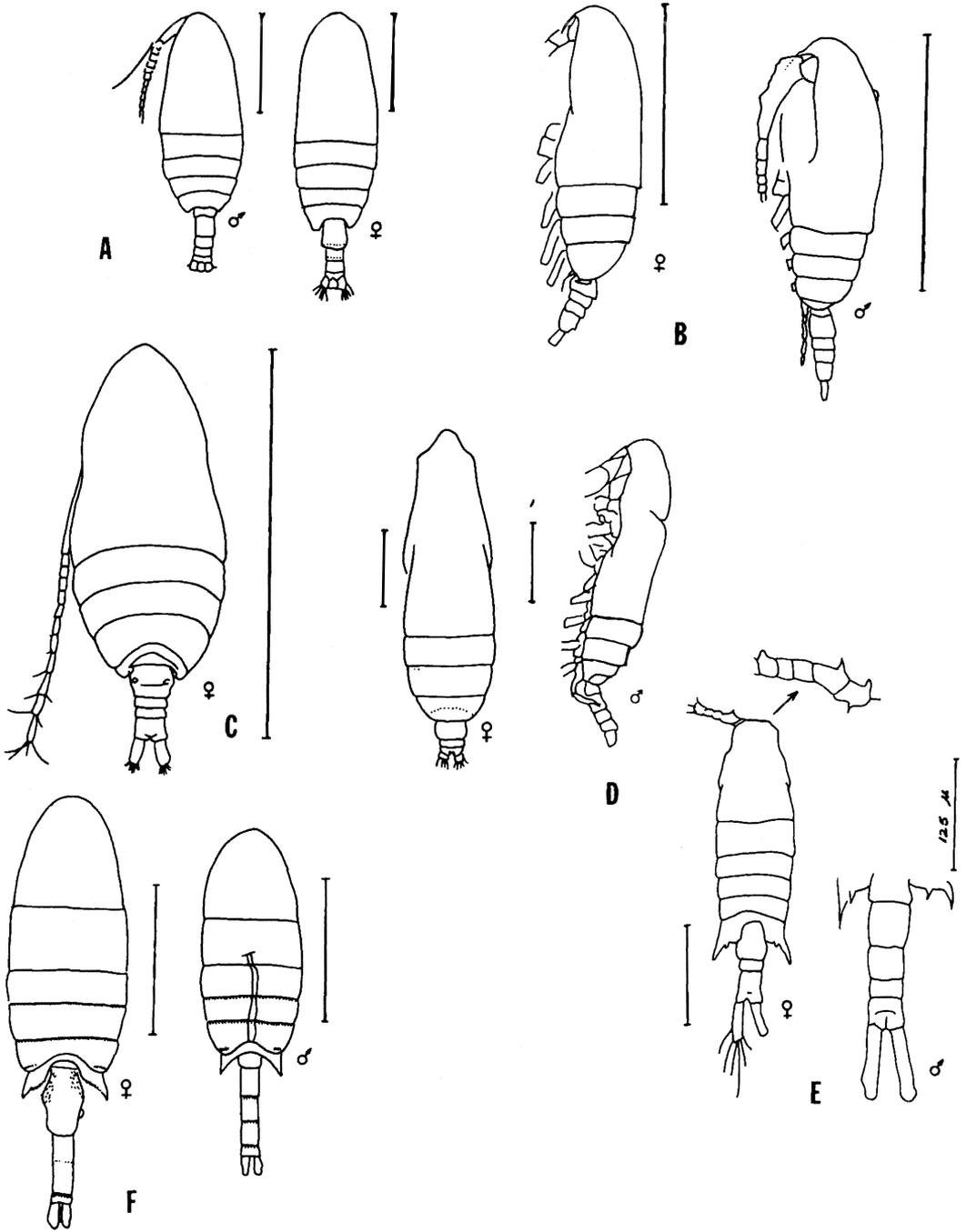


Fig. 2. Especies de copépodos pelágicos encontrados en el Golfo de Nicoya, costa pacífica de Costa Rica. Escala= 0.5mm (otra escala, indicada en la figura). A: *Canthocalanus pauper*, B: *Paracalanus parvus*, C: *P. crassirostris*, D: *Eucalanus monachus*, E: *Centropages furcatus*, F: *Pseudodiaptomus wrighti*.

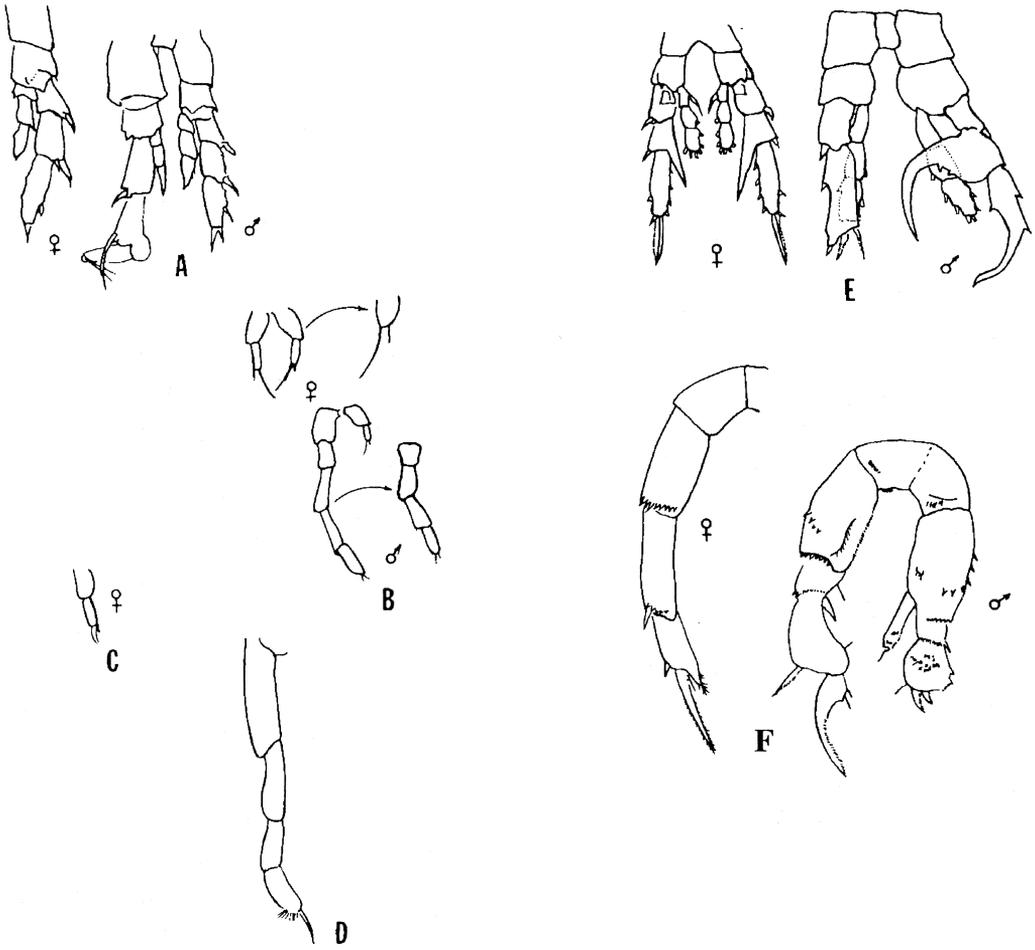


Fig. 3. Diagrama del quinto par de apéndices natatorios correspondiente a las especies de la Fig. 2.

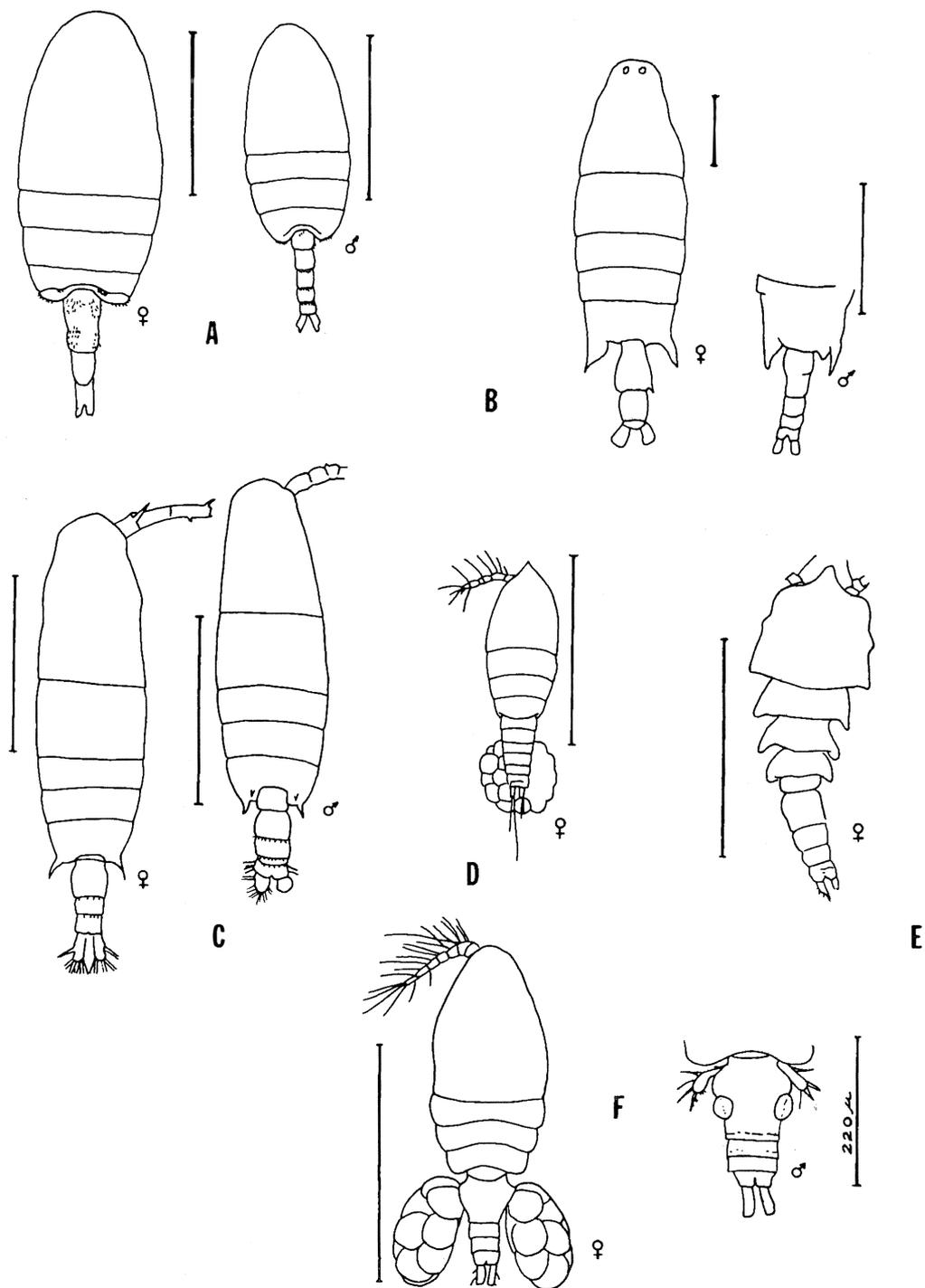


Fig. 4. Especies de copépodos pelágicos encontrados en el Golfo de Nicoya, costa pacífica de Costa Rica. Escala= 0.5 mm (otra escala, indicada en la figura). A: *Pseudodiaptomus panamensis*, B: *Labidocera lubbockii*, C: *Acartia lilljeborgii*, D: *Euterpina acutifrons*, E: *Clytemnestra rostrata*, F: *Hemicyclops thalassius*.

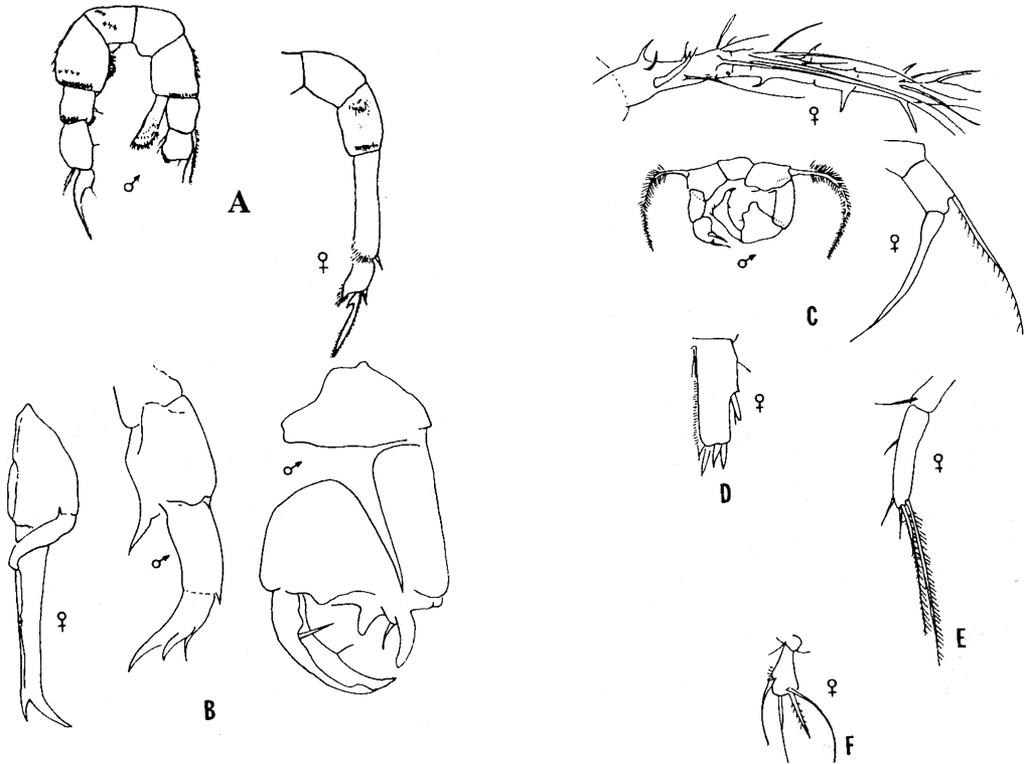


Fig. 5. Diagrama del quinto par de apéndices natatorios correspondiente a las especies de la Fig. 4.

DISCUSION

La gran mayoría de las especies encontradas en la parte interna del golfo son comunes de regiones estuarinas (Björnberg, 1981) y asociadas a la plataforma continental. Muchas de ellas se han observado en aguas ecuatoriales del pacífico oriental (Grice 1961) y en otras regiones, como en el océano Indico (Kasturisingan 1963) o en el Atlántico tropical (Björnberg, 1963). Esto resalta una vez más el carácter circumglobal de muchas especies de copépodos marinos (ver Raymount 1983). Las especies *Centropages furcatus* (= violaceos) y *Canthocalanus pauper* fueron las únicas especies que han sido también reportadas para la región del Domo de Costa Rica (Suárez y Gasca 1989). Estas especies herbívoras y de carácter oceánico (Longhurst 1985) pueden también encontrarse en aguas costeras de poca salinidad (Reid 1990). Las estaciones de muestreo en el Golfo están situadas en la parte interna del mismo.

Esta región se caracteriza por ser poco profunda (< 20m), posee un carácter estuarino y está estratificada durante la época lluviosa, debido a las salinidades reducidas en las aguas superficiales (Epifanio *et al.* 1983). Por otra parte aguas oceánicas son introducidas sobre la margen oeste del golfo a todas las profundidades y sobre la margen este a lo largo del fondo (Voorhis *et al.* 1983), lo que podría favorecer la intrusión de especies oceánicas.

El género *Pseudodiaptumus* es circumglobal de aguas costeras poco profundas de zonas tropicales y templadas (Björnberg, 1981). Aunque es un género demersal (Walter 1989), puede ser muy frecuente en muestras pelágicas, ya que exhibe un pronunciado comportamiento pelágico (Walter 1986).

Las especies *Acartia lilljeborgii* y *Paracalanus parvus* fueron los copépodos más comunes. La primera es la especie más abundante en algunas localidades del Golfo de California (Britton *et al.* 1986), sustituyendo a *A. tonsa* durante

los meses de verano. Por otra parte *P. parvus* es un miembro conspicuo de la asociación continental (Björnberg 1981) y una de las especies de copépodos con más amplio ámbito de distribución (Raymount 1983).

La especie *Euterpina acutifrons* fue poco común, aunque ocurre regularmente en bahías y sobre la plataforma (González & Bowman 1965), y al igual que para especies como *Paracalanus crassirostris* y *Clytemnestra rostrata*, por su tamaño no fueron muestreadas adecuadamente con una red de 280 micras de poro. Por otro lado, *Labidocera lubbockii* fue observada pocas veces, cosa común en aguas poco eutrofizadas (Brinton *et al.* 1986). *Eucalanus monachus* fue observada comunmente y representa una especie típica de aguas estuarinas (Kasturisangan 1963) al igual que *Hemicyclops thalassius* (Björnberg 1981).

En resumen, los copépodos encontrados en las estaciones muestreadas en la parte interna del Golfo de Nicoya tipifican una comunidad netamente estuarina, aunque sólo de una forma cualitativa. El hecho de que dos especies fueran muy comunes representa un carácter típico de estuarios (Kimmerer & McKinnon 1987). Sin embargo el limitado número de muestras y de sitios de colecta no hace posible mayores conclusiones al respecto.

Especies de los géneros *Oithona* y *Oncaea* no fueron observadas, a pesar de que ambos géneros están presentes en todas las partes de los océanos del mundo (revisado por Paffenhöfer 1993). En parte esto pudo deberse al tamaño de poro empleado. Especies de *Oncaea* son muy pequeñas y por lo general no capturadas con mallas superiores a las 200 micras (Böttger 1987). Especies de *Oithona* tienen tamaños superiores, sin embargo especies estuarinas como *O. minuta* u *O. hebes* no alcanzan los 0.60mm (González y Bowman 1965). Es interesante hacer notar que en estaciones ubicadas en la boca del golfo y con una malla de 200 micras fueron encontradas varias especies de ambos géneros (Morales, in prep.). El frente halino que se forma al este de las Islas Negritos (Voorhis *et al.* 1983) podría representar una barrera natural para el establecimiento de un número mayor de especies oceánicas en el interior del golfo. Aparentemente la fauna copepodológica en el Golfo de Nicoya podría presentar dos situaciones: especies netamente estuarinas dominarían las poblaciones en la parte interna del Golfo,

mientras que especies oceánicas podrían predominar en la parte externa.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos los comentarios y sugerencias de Ana Dittel y de un revisor anónimo, que mejoraron este trabajo. A Alberto León le agradecemos el dibujo de las figuras.

RESUMEN

Este es un primer informe sobre las especies de copépodos pelágicos más comunes del Golfo de Nicoya, costa Pacífica de Costa Rica. Un total de nueve especies de calanoideos, dos especies de harparticoideos y una especie de poecilostomatoideo fueron identificadas de muestras superficiales de la región interna del Golfo de Nicoya, un estuario en la costa pacífica de Costa Rica. Las muestras fueron recolectadas en Junio 1991 utilizando una red de plancton con una malla de 280 micras de poro. Las doce especies se caracterizan por ser comunes en zonas tropicales y subtropicales. Las especies *Acartia lilljeborgii* Griesbrecht und *Paracalanus parvus* Claus fueron las más comunes, seguidas de *Hemicyclops thalassius* Vervoort & Ramirez, *Pseudodiaptumus wrighti* Johnson and *P. panamensis* Walter. Hembras de estas últimas tres especies fueron observadas portando huevos.

BIBLIOGRAFIA

- Björnberg, T.K.S. 1963. On the marine free living copepods off Brazil. Bull. Inst. Oceanog. Univ. Sao Paulo 13:3-142.
- Björnberg, T.K.S. 1981. Copepoda, p. 587-679. In D. Boltovskoy (ed.). Atlas del Zooplancton del Atlántico Sudoccidental y métodos de trabajo con el zooplancton marino. INEDEC, Mar del Plata, Argentina.
- Böttger, R. 1987. The vertical distribution of micro and small mesozooplankton in the Central Red Sea. Biol. Oceanog. 4:383-402.
- Böttger-Schnack, R. 1990a. Community structure and vertical distribution of cyclopoid copepods in the Red Sea. I. Central Red Sea, autumn 1980. Mar. Biol. 106:473-485.

- Böttger-Schnack, R. 1990b Community structure and vertical distribution of cyclopoid copepods in the Red Sea. II. Aspects of seasonal and regional differences. *Mar. Biol.* 106:487-501.
- Bowman, T.E. 1971 The distribution of calanoid copepods off the southeastern United States between Cape Hatteras and southern Florida. *Smith. Contrib. Zoology* 96:1-58.
- Bowman, T.E. & L.G. Abele. 1982 Classification of the recent Crustacea, p. 1-27 *In*: L.G. Abele (ed.). *The Biology of Crustacea*. Vol. I Systematic, the Fossil record and Biogeography. Academic, Nueva York.
- Briton, E., A. Fleminger & D. Siegel-Causey. 1986. The temperate and tropical planktonic biotas of the Gulf of California. *Cal. COFI Report*. XXVII:228-266.
- Collado, C., D. Defaye, B.H. Dussart & C.H. Fernando. 1984. The freshwater Copepoda (Crustacea) of Costa Rica with notes on some species. *Hydrobiologia* 119:89-99.
- Dittel, A.I. & C.E. Epifanio. 1990 Seasonal and tidal abundance of crab larvae in a tropical mangrove system, Gulf of Nicoya, Costa Rica. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 65:25-34.
- Dittel, A.I., C.E. Epifanio & O. Lizano. 1991. Flux of crab larvae in a mangrove creek in the Gulf of Nicoya, Costa Rica. *Est. Coast. Shelf Sci.* 32:129-140.
- Dudley, P.C. 1986. Aspects of general body shape and development in Copepoda. *Sylogues* 59:7-25.
- Epifanio, C.E. & A.I. Dittel. 1984. Seasonal abundance of brachyuran crab larvae in a tropical estuary: Gulf of Nicoya, Costa Rica, Central America. *Estuaries* 7:501-505.
- Epifanio, C.E., D. Maurer & A.I. Dittel. 1983 Seasonal changes in nutrients and dissolved oxygen in the Gulf of Nicoya, a tropical estuary on the Pacific coast of Central America. *Hydrobiologia* 101:231-238.
- Fleminger, A. 1965 On some Pacific species of *Labidocera* and *Stephos* reported by C.B. Wilson (1950). *Crustaceana* 8:121-130.
- Fleminger, A. 1967. Taxonomy, distribution and polymorphism in the *Labidocera jollae* group, with remarks on evolution within the group (Copepoda:Calanoida). *Proc. U.S. Nat. Museum* 120:1-61.
- Fleminger, A. 1975. Geographical distribution and morphological divergence in American coastal-zone planktonic copepods of the genus *Labidocera*, p. 392-419. *In* L.E. Cronin (ed.). *Estuarine Research*. Vol. I. Chemistry, Biology and the Estuarine System. Academic, Nueva York.
- González, J.G. & T.E. Bowman. 1965. Planktonic copepods from Bahía Fosforescente, Puerto Rico and adjacent waters. *Proc. U.S. Nat. Museum* 117:241-246.
- Grice, G.D. 1961. Calanoid copepods from equatorial waters of the Pacific Ocean. *Fish. Bull.* 61:171-246.
- Griesbrecht, W. 1892. Systematik und Fauna der pelagischen Copepoden des Golfes von Neapel. *Fauna Flora Golf Neapel. Monogr.* 19:1-831.
- Harris, R.P. 1987. Spatial and temporal organization in marine plankton communities. p. 327-346. *In* J.M.R. Gee & P.S. Guiller (eds.). *Organization of Communities: Past and Present*. 27th Symposium of the British Ecological Society of England, Aberystwyth.
- Huys, R. & G.A. Boxshall. 1991. *Copepod Evolution*. The Ray Society, Londres. 468p.
- Ikeda, T. 1985 Metabolic rates of epipelagic marine zooplankton as a function of body mass and temperature. *Mar. Biol.* 85:1-11.
- Kasturirangan, L.R. 1963 A key for the identification of the more common planktonic copepods of Indian coastal waters. Council of Science and Industrial Research, New Dehli. 87p.
- Kimmerer, W.J. & A.D. McKinnon. 1987. Zooplankton in a marine bay. I. Horizontal distribution used to estimate net population growth rates. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 41:43-52.
- Longhurst, A.R. 1985. Relationship between diversity and the vertical structure of the upper ocean. *Deep-Sea Res.* 32:1535-1570.
- Marshall, S.M. & A.P. Orr. 1972 The biology of a marine copepod (*Calanus finmarchicus*). Oliver & Boyd, Edinburgh. First Reprint. 195p.
- Mori, T. 1964. The pelagic copepods from the neighbouring waters of Japan. Soyo, Tokio. 150p.
- Paffenhöfer, G.-A. 1993. On the ecology of marine cyclopoid copepods (Crustacea, Copepoda). *J. Plankton Res.* 15:37-55.
- Peinert, R., B. von Bodungen & V. Smetacek. 1989. Food web structure and loss rates. p. 35-48. *In* W.H. Berger, V.S. Smetacek & W. Wefer (eds.). *Productivity of the oceans: present and past*. Wiley, New York.
- Petipa, T.S. 1978. Matter accumulation and energy expenditure in planktonic ecosystem at different trophic levels. *Mar. Biol.* 49:285-293.
- Raymont, J.E.G. 1983. *Plankton and productivity in the oceans*. Second Edition. Vol. II. Zooplankton. Pergamon, Oxford. 824. 4 p.
- Reid, J. W. 1990. Continental and coastal free-living copepods (Crustacea) of Mexico, Central America and the Caribbean region. p. 175-213. *In* D.L. Navaro y J.G. Robinson (eds.). *Diversidad Biológica en la Reserva de la Biosfera de Sian Ka'an, Quintana Roo, México*. CIQRO) / Univ. of Florida, y CIQRO, Chetumal, México.

- Roman, M.R. 1991. Pathways of carbon incorporation in marine copepods: effects of development stage and food quality. *Limnol. & Oceanogr.* 36:796-807.
- Rose, M. 1933. Faune du France. 26. Copépodes Pélagiques. Fédération Française des Sociétés des Sciences Naturelles, Paris. 373p.
- Sieburth, J., V. Smetacek & J.Lenz. 1978. Pelagic ecosystem structure: heterotrophic compartments of plankton and their relationship to plankton size fractions. *Limnol. & Oceanogr.* 23:1256-1263.
- Suárez, E. & R. Gasca. 1989. Copépodos calanoides epipelágicos del Domo de Costa Rica (Junio-Agosto, 1982). *Ciencias Marinas* 15: 89-102.
- Tanaka, O. 1960. Biological results of the Japanese Antarctic research expedition 10. Pelagic Copepoda. Spec. Publi. Seto Mar. Lab. 95p.
- Vidal, J. 1980. Physioecology of zooplankton. I. Effects of phytoplankton, temperature and body size on the growth rate of *Calanus pacificus* and *Pseudocalanus* sp.. *Mar. Biol.* 56:111-134.
- Voorhis, A.,C.E. Epifanio, D. Maurer, A.I. Dittel & J.A. Vargas. 1983 The estuarine character of the Gulf of Nicoya, an embayment on the pacific coast of Central America. *Hydrobiologia* 99:225-237.
- Walter, T. Ch. 1986. The zoogeography of the genus *Pseudodiaptumus* (Calanoidea:Copepoda). *Syllogeus* 58:502-508.
- Walter, T. Ch. 1989. Review of the new world species of *Pseudodiaptumus* (Copepoda:Calanoidea) with a key to the species. *Bull. Mar. Sci.* 45:590-628.
- Weikert, H. 1984. Zooplankton distribution and hydrography in the Mauritanian upwelling region off northwestern Africa, with special reference to the calanoid Copepods. *Meeresforsch.* 30: 155-171.