

DISTRIBUCIÓN Y ABUNDANCIA DE COPÉPODOS EN EL SISTEMA FRONTAL DE PENÍNSULA VALDÉS, DURANTE FLORECIMIENTOS FITOPLANCTÓNICOS*

SANTOS, B. A.**
RAMÍREZ, F. C.***

Palabras clave: Copépodos, distribución, abundancia, asociaciones de especies, florecimientos fitoplanctónicos, sistema frontal de Península Valdés, plataforma argentina, Atlántico Sudoccidental.

Key words: Copepods, distribution, abundance, associated species, phytoplankton blooms, frontal system off Peninsula Valdés, argentinian shelf, Southwestern Atlantic.

RESUMEN

La distribución y abundancia de las especies de copépodos fue estudiada en un área caracterizada por la presencia de un frente térmico (alrededor de Península Valdés, Argentina) donde frecuentemente se desarrollan mareas rojas. Se empleó el índice de asociación de Sorensen para determinar la estructura de las áreas faunísticas y de las asociaciones de copépodos. En el verano la mayor estabilidad del sistema permitió una diferenciación más clara de las áreas que en primavera. No se hallaron asociaciones propias de cada sector del sistema frontal. *Calanoides carinatus*, *Paracalanus parvus*, *Euterpina acutifrons* y *Oithona helgolandica*, según el período analizado, fueron las más abundantes en las aguas de transición. La capacidad de las tres primeras especies de tener tiempos de desarrollo muy cortos podría favorecer su dominancia en un ambiente tan dinámico como un frente oceánico, y *O. helgolandica* es considerada una especie cosmopolita. En las estaciones con mayor concentración fitoplanctónica se registró muy baja concentración de copépodos lo cual sería un factor importante en la formación y mantenimiento de los florecimientos. Ciertas características de las especies fitoplanctónicas como luminiscencia, toxicidad o producción de sustancias inhibitorias,

podrían estar relacionadas con una aparente exclusión del zooplancton.

ABSTRACT

The distribution and abundance of copepod species were studied at an area characterized by the presence of a temperature front (around the Peninsula Valdés, Argentina) where red tides frequently develop. Sorensen association index was used for determining the structure of faunistic areas and copepod assemblages. In summer the higher system stability allowed a clearer differentiation of the areas than in spring. No copepod assemblage defines each sector of the frontal system. *Calanoides carinatus*, *Paracalanus parvus*, *Euterpina acutifrons* and *Oithona helgolandica*, depending on the analysed period, were the most abundant at transition waters. The capacity of the three first species of having short developmental rates, possibly allows their dominance in a high dynamic ambient such as an oceanic front, and *O. helgolandica* is considered as a cosmopolitan species. Very low copepod abundance was registered at the stations with maximum phytoplankton numerical densities, which may be an important factor in formation and maintenance of the blooms. Certain characteristics of the phytoplanktonic species such as luminescence, toxicity, or production of inhibitory substances, could be related to this apparent zooplankton exclusion.

* Contribución del Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero N° 816.

** Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero. CC 175, Playa Grande s/n. 7600 Mar del Plata, Argentina. INIDEP.

*** Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero. CC 175, Playa Grande s/n. 7600 Mar del Plata, Argentina. CONICET.

Recibido el 27 de junio de 1992.
Aceptado el 12 de mayo de 1993.

INTRODUCCIÓN

En aguas externas a la zona de Península Valdés de la plataforma argentina, se han registrado florecimientos casi uniespecíficos en septiembre de

1980, noviembre de 1981, noviembre de 1984 y enero de 1986 (Carreto *et al.*, 1981; 1985; 1986; Benavides, Negri y Carreto, 1989; Carreto y Benavides, 1990). Estos han estado asociados al sistema frontal del área, entendido como una zona de transición entre aguas costeras bien mezcladas y aguas estratificadas de plataforma intermedia. La formación del frente comienza en primavera cuando empieza a establecerse la termoclina estacional en aguas de plataforma lejos de la costa. La estructura del frente se mantiene hasta otoño cuando las termoclinas se rompen. La biomasa máxima del fitoplancton se forma en la superficie del sector de transición y en una capa subsuperficial en relación con la picnoclina en el sector estratificado del frente (Carreto y Benavides, 1990).

Para el caso de los florecimientos de *Alexandrium excavatum* (años 1980 y 1981) se ha sugerido un desacople en la interacción zoo - fitoplanctónica, basado en la exclusión del zooplancton y su reemplazo por el dinoflagelado fagotrófico *Polykrykos schawrtzii*, como una de las causas de la permanencia prolongada de los mismos en el frente (Carreto *et al.*, 1986). Esta exclusión del zooplancton en áreas con densas concentraciones de dinoflagelados ha sido mencionada en la literatura por Fiedler, 1972; Huntley, 1982; Santander, 1982 y Holligan *et al.*, 1984).

En términos generales no se ha hallado hasta el presente una relación clara entre la abundancia del fitoplancton y la del zooplancton en los sistemas frontales (Kiorboe *et al.*, 1988). En particular, los antecedentes sobre distribución y abundancia de copépodos en el área de estudio se basan en estaciones de muestreo muy distantes entre sí (Ramírez, 1970, 1971, 1981; Carreto *et al.*, 1981) para ser interpretados en relación con la presencia del frente. Así mismo no se han descrito las asociaciones de especies ni las áreas faunísticas de la zona.

El objetivo del presente trabajo es establecer qué relación existe entre las altas densidades fitoplanctónicas en el frente oceánico de Península Valdés y los copépodos del área en cuanto a su abundancia, especies dominantes y asociaciones de especies halladas en el momento de los florecimientos mencionados.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

En la Figura 1 se observan los perfiles de temperatura de transectos que atraviesan el frente de Península Valdés. Las aguas costeras son típicas de mezcla u homogéneas y las de plataforma se hallan térmicamente estratificadas siendo mayor el gradiente

en la campaña de enero. Entre estos extremos se halla una zona de transición con un gradiente térmico mucho menor que representa el frente del llamado sistema frontal. Con respecto a la concentración de fitoplancton, en la campaña de noviembre de 1981 (H-08/81) en las estaciones 3 y 4 se halló la mayor concentración de *A. excavatum*, entre 10^4 y 10^6 cel.lit⁻¹ (Carreto *et al.*, 1986). La figura 1b muestra la distribución superficial de clorofila a de la campaña de noviembre de 1984 (OB-03/84), cuyas máximas concentraciones fueron producidas por el florecimiento de *P. pouchetii*, en el área del sistema frontal (Benavides, INIDEP, CC 175, Argentina, *com. pers.*). La figura 1c muestra los elevados valores de clorofila del frente de Valdés de la campaña de enero de 1986 (OB-01/86), que correspondieron principalmente al florecimiento de *P. micans* (Benavides, INIDEP, CC 175, Argentina, *com. pers.*).

Se contó sólo con dos muestras de zooplancton de la campaña de 1981 que coincidieron con la zona de mayor concentración del florecimiento de *A. excavatum* (Fig. 1a). Para las campañas de noviembre de 1984 y enero de 1986 el área de estudio fue más amplia (Figs. 1 b y c, respectivamente).

Las muestras fueron obtenidas mediante barridos verticales, con una red cónica de 200 μ de malla. Si bien este muestreo no es el más adecuado para estudiar masas de agua estratificadas, ya que da una falsa homogeneidad en el sistema, su elección respondió a limitaciones operativas de las campañas.

La clasificación específica y recuento, total o de submuestras, se realizó bajo lupa binocular.

Se consultaron los trabajos de Ramírez (1969, 1981) para la identificación de las especies y las caracterizaciones de las mismas en base a sus preferencias ambientales.

El análisis de cluster se realizó con datos de las campañas de noviembre de 1984 y enero de 1986, mientras que los datos de noviembre de 1981 se tabularon por carecer de información suficiente para ser agrupados.

Se construyeron matrices de datos sobre presencia -ausencia de aquellas especies presentes en por lo menos el 10 % de las muestras, con el objeto de agrupar las mismas en áreas (matriz Q) y las especies en asociaciones (matriz R). El índice de similitud utilizado fue el de Sorensen y la técnica de ligamiento empleada la de vecino lejano (según Legendre & Legendre, 1984) y la representación gráfica se realizó mediante dendrogramas. El procesamiento de datos se efectuó en un computador HP 1000, mediante la utilización de programas elaborados en el Laboratorio de Computación y Estadística del INIDEP.

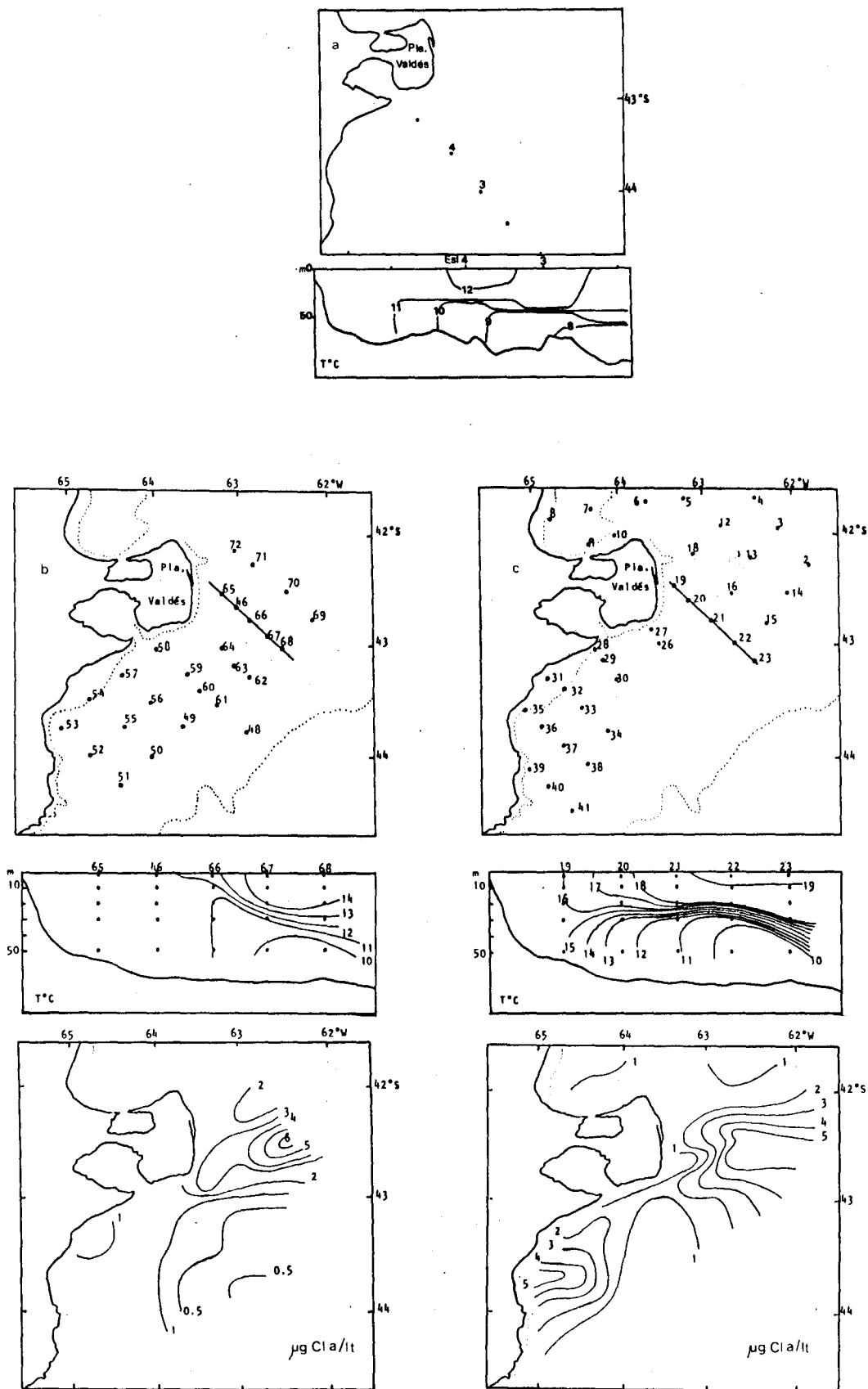


FIGURA 1.- a. Estaciones de muestreo de la campaña de noviembre de 1981 (H-08/81) analizadas en este trabajo y perfil de temperatura del transecto correspondiente a las mismas. b. Estaciones de la campaña de noviembre de 1984 (OB-03/84), perfil de temperatura de un transecto frente a Pla. Valdés y distribución de clorofila a (aportada por Dr. J.I. Carreto, INIDEP, CC 175, ARGENTINA). c. IDEM para la campaña de enero de 1986 (OB-01/86).

Para ubicar los grupos de especies geográficamente se eligieron aquellas muestras que contaban con un mínimo de 70 % de las especies integrantes de cada uno.

Se utilizaron sólo los datos de temperatura de 0 y 50 m para localizar el frente oceánico de Península Valdés, debido a que el patrón de densidad no es influenciado en el mismo grado por la distribución de salinidad (Glorioso, 1987).

RESULTADOS

Análisis cuantitativo

En la campaña de 1981 durante el florecimiento de *Alexandrium excavatum*, se registraron densidades de sólo 144 y 94 copépodos.m⁻³ en el centro y límite de la mayor concentración fitoplanctónica, correspondiendo a las estaciones del frente y sector estratificado, respectivamente, del sistema frontal al sur de Península Valdés (Tabla I y Fig. 1 a). En noviembre de 1984 en casi todo el sistema frontal de Península Valdés el número de copépodos no alcanzó a 200.m⁻³, correspondiendo estas bajas densidades con la distribución del florecimiento de *Phaeocystis pouchetii*. Una sola estación de tipo frontal presentó altas densidades (5200 cop.m⁻³). Al sur del sistema las concentraciones de copépodos se hallaron en el rango de 1000-5000.m⁻³, sin un patrón de distribución definido (Fig. 2 a). En la campaña de enero de 1986, correspondiente al florecimiento de *Prorocentrum micans*, se halló una densidad promedio menor a 400 Cop.m⁻³ en el sistema frontal aumentando hacia el norte, y algo más hacia el sur del mismo (Fig. 3 a). En varias estaciones los abundantes restos de ctenóforos impidieron cuantificar las muestras.

Análisis cualitativo y de Agrupamientos

Como se mencionó en la sección precedente sólo se presenta para la campaña de noviembre de 1981 el inventario de especies identificadas (Tabla I). La especie dominante fue el ciclopoideo *Oithona helgolandica*, típico de aguas templado-frías y de plataforma intermedia. Se hallaron también las especies costeras *Paracalanus parvus*, *Oithona nana*, *Acartia tonsa* siendo las restantes especies del inventario representativas de aguas de plataforma, templado-frías y frías.

Para el caso de noviembre de 1984 cuatro grupos de muestras (A, B, C y D) surgieron mediante el análisis Q a un nivel de similitud mayor al 62 % (Fig. 2 b). Conformando un área norte, los grupos A y B comprenden estaciones que se encuentran en las partes homogénea, frontal y estratificada del sistema de Península Valdés. Hacia el sur el C forma un área

costera y el D se halla contigua a ésta. Si bien ambos grupos se hallaron en un ambiente con una fuerte estratificación térmica, una muestra del grupo C correspondió a una estación de carácter frontal (Fig. 2c).

Se definieron tres asociaciones de especies a un nivel de similitud mayor al 65 % (Fig. 2d), cuyos miembros son típicos de aguas templado-frías y frías. El grupo I (*Oithona helgolandica*, *O. nana*, *Ctenocalanus vanus*, *Drepanopus forcipatus* y *Microsetella norvegica*) se distribuye ampliamente. El III (*Paracalanus parvus*, *Euterpina acutifrons*, *Acartia tonsa* y *Centropages brachiatus*) es costero, mientras que el III está constituido por dos especies (*Clausocalanus brevipes* y *Calanus australis*), que se encontraron juntas, en sólo dos estaciones del área estratificada del sistema de Valdés (Fig. 2 e) y en muy baja densidad numérica. El sistema frontal no presentó una asociación de especies definida.

En casi todo el área de estudio dominaron numericamente los inmaduros de las Fam. Paracalanidae y Pseudocalanidae, así como los adultos e inmaduros de *Oithona helgolandica*. En las estaciones correspondientes al frente mismo codominaron esta última especie, *Paracalanus parvus* y *Euterpina acutifrons*. Para el caso de enero de 1986 el análisis de clusters generó 3 grupos de muestras (Fig. 3 b), y uno pequeño de ubicación costera integrado sólo por dos muestras (grupo D). El grupo A se halló espacialmente dissociado, ocupando por un lado aguas del Golfo San Matías y por otro aguas estratificadas del sistema de Valdés. El grupo B se encontró en el frente mismo extendiéndose hacia el área sur. El grupo C es un área alejada de la costa pero discontinua posiblemente por la imposibilidad de analizar las estaciones intermedias (Fig. 3 c).

TABLA I. Abundancia de copépodos (individuos.m⁻³), en las estaciones correspondientes a la mayor concentración fitoplanctónica en la campaña de noviembre de 1981 (* Copepoditos de las Fam. Paracalanidae y Pseudocalanidae).

Taxa	Est. 3	Est. 4
<i>Calanus australis</i>	1.7	0.1
<i>Paracalanus parvus</i>	0.1	0.0
<i>Clausocalanus brevipes</i>	0.8	0.4
<i>Ctenocalanus vanus</i>	1.6	0.7
<i>Drepanopus forcipatus</i>	0.8	0.0
<i>Centropages brachiatus</i>	0.0	0.6
<i>Acartia tonsa</i>	0.0	0.1
<i>Oithona atlantica</i>	7.0	5.0
<i>Oithona helgolandica</i>	74.0	128.0
<i>Oithona nana</i>	3.0	2.0
Cop.Paracal.-Pseudocal.*	5.0	7.0
Total Copépodos.m ⁻³	94	144

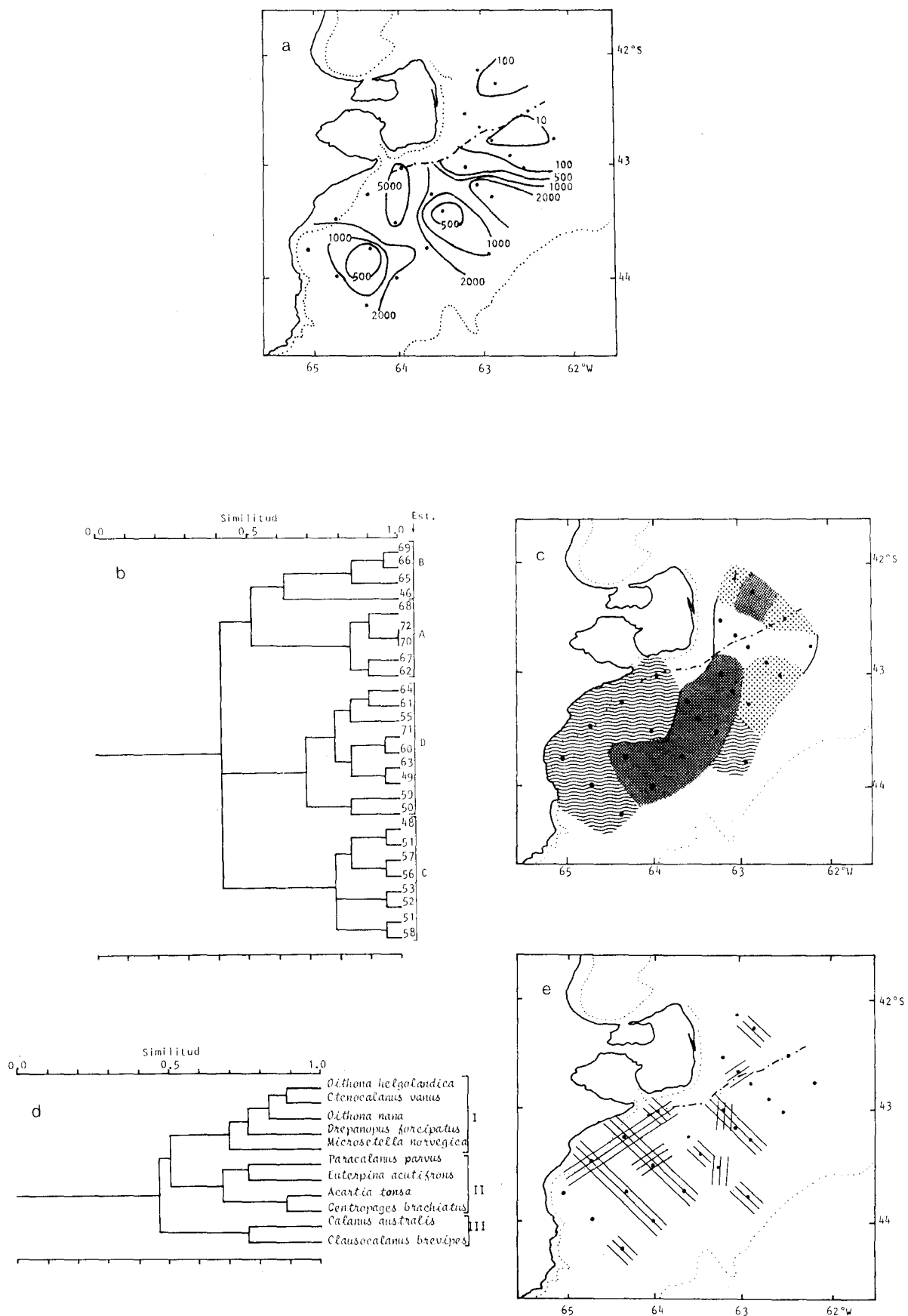


Figura 2 (noviembre de 1984) a. Abundancia numérica (copépodos.m⁻³). b. Dendrograma del agrupamiento de muestras. c. Distribución de las áreas resultantes del agrupamiento de muestras (A: [diagonal lines], B: [dots], C: [horizontal lines], D: [vertical lines]). d. Dendrograma del agrupamiento de especies. e. Distribución de las asociaciones de especies (Grupo I: [diagonal lines], II: [vertical lines], III: [horizontal lines]). (--- frente oceánico).

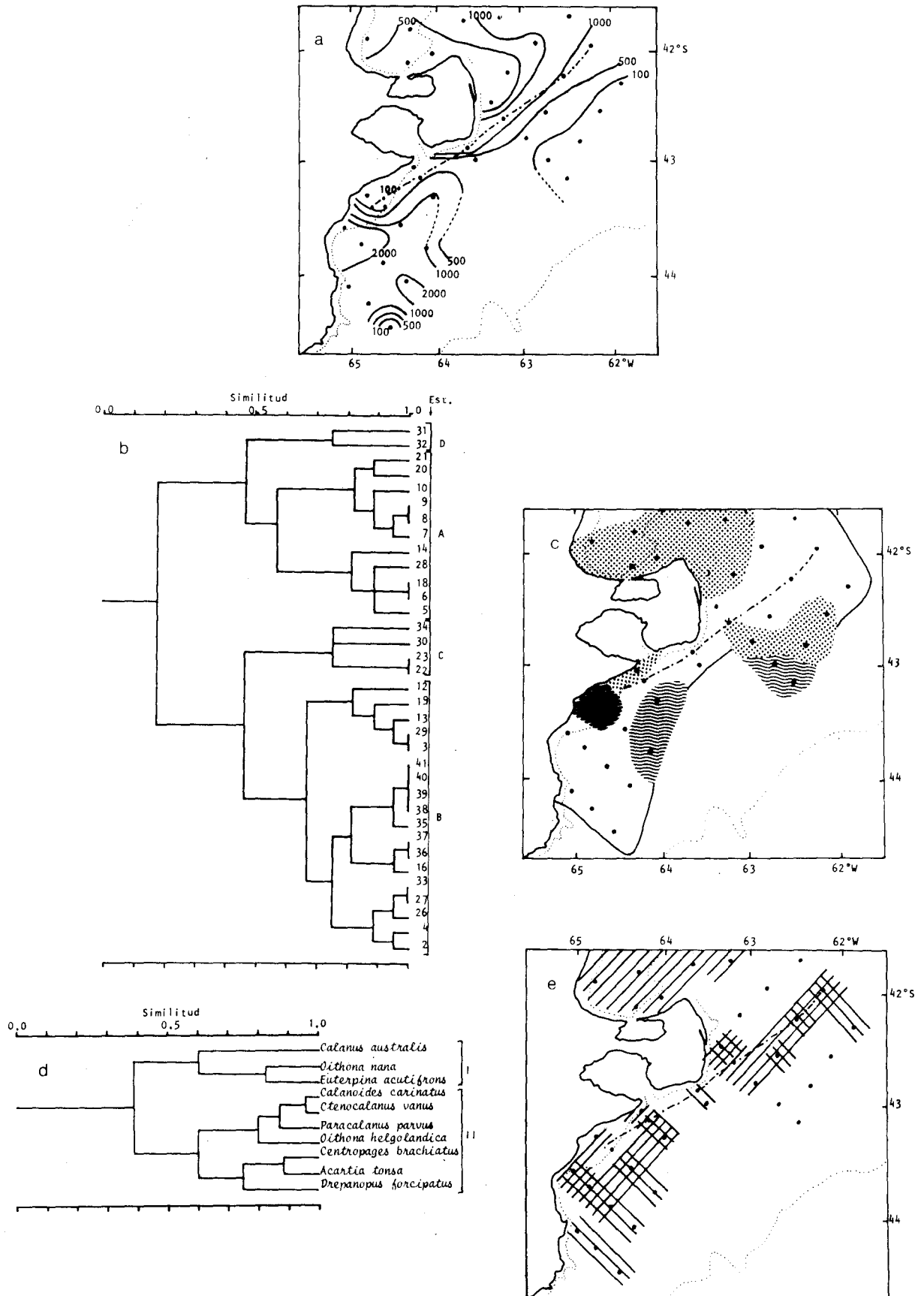


FIGURA 3 (enero de 1986).- a. Abundancia numérica (copépodos. m-3). b. Dendrograma del agrupamiento de muestras. c. Distribución de las áreas resultantes del agrupamiento de muestras (A: ■ B: □ C: ▨ D: ▩). d. Dendrograma del agrupamiento de especies. e. Distribución de las asociaciones de especies (Grupo I: ▨ , II: ▩). (--- frente oceánico).

Se consideraron dos asociaciones de especies, a un nivel de similitud de 60 % (Fig. 3 d) que incluye a casi todas las especies mencionadas para noviembre de 1984. El grupo I está integrado por 3 especies: *Calanus australis*, *Euterpina acutifrons* y *Oithona nana* de las cuales sólo las dos últimas tienen amplia distribución y son abundantes en el área. El grupo II integrado por *Calanoides carinatus*, *Ctenocalanus vanus*, *Paracalanus parvus*, *Centropages brachiatus*, *Acartia tonsa*, *O. helgolandica* y *Drepanopus forcipatus*, también ocupa casi todo el área, excepto el G. San Matías (Fig. 3 e).

En este caso también dominaron el área de estudio los inmaduros de las Fam. Paracalanidae y Pseudocalanidae, así como los adultos de *Paracalanus parvus* y *Calanoides carinatus*. En las estaciones del frente esta última especie, nerítica y de aguas frías, se destacó por su abundancia.

DISCUSIÓN

Si bien parece existir un aumento en la producción secundaria en áreas frontales (Kiorboe *et al.*, 1986; Kiorboe *et al.*, 1988) no habría, sin embargo, una relación clara entre las características hidrográficas y la distribución de copépodos en tales áreas. Esta afirmación se debe a que se han hallado desde máximos de abundancia en los mismos (Floodgate *et al.*, 1981), hasta mínimos (Holligan *et al.*, 1984), pasando por situaciones intermedias (Scrope - Howe & Jones, 1985; Krause *et al.*, 1986; Kiorboe *et al.*, *op.cits*). Nuestros resultados coinciden con los de Holligan *et al.* (1984) en cuanto a que florecimientos fitoplanctónicos, con marcada dominancia de una especie, desarrollados en un sistema frontal, parecen ser evitados por los copépodos.

Varias causas posibles se han mencionado en la literatura de este comportamiento. Por ejemplo, la capacidad de ciertos organismos del fitoplancton de producir luminiscencia (Esaias & Curl, 1972; White, 1979), toxinas (Ives, 1985) o sustancias inhibitorias en el medio (Martens, 1980; Huntley *et al.*, 1985; 1986; 1987). En el caso de las especies causantes de los florecimientos aquí tratados no se puede aseverar que éstas tengan características que determinen la exclusión de los copépodos, salvo la luminiscencia y la toxicidad en *Alexandrium excavatum*. Para especies afines a ésta como *Gonyaulax tamarensis* y *G. grindleyi*, se ha verificado con experiencias de pastoreo de cultivos, que éstos afectan el comportamiento alimentario de varias especies de copépodos (Ives, 1985; Huntley *et al.*, 1986; Sykes & Huntley, 1987). Con respecto a las colonias de *Phaeocystis pouchetii*, Martens (1980) observó que durante ciertos florecimientos de esta especie el stock

zooplanctónico descendía a valores cercanos a cero, mientras que Weibe (1983), estudiando otro bloom de esta especie en ese área, halló una correlación positiva entre la concentración de la primnesiophyta y la abundancia de los copépodos. Estep *et al.* (1990) concluyen que la predación sobre las colonias *P. pouchetii* depende de la condición fisiológica de las mismas, ya que las «saludables» no son consumidas como resultado de la producción de compuestos anti-predación. Posiblemente sea la producción de tales sustancias las que hayan provocado que los copépodos evitaran el florecimiento de noviembre de 1984. En cambio para *Prorocentrum micans* no se conocen antecedentes sobre algún tipo de efecto nocivo sobre el zooplancton.

Realizando ensayos de pastoreo con *Paracalanus parvus* sobre cultivos de *Alexandrium excavatum* y de *Prorocentrum micans*, en concentraciones similares a las halladas en sus florecimientos, se obtuvieron bajos valores de tasas de filtración (Santos, 1992).

Entonces, la escasa presencia numérica de los copépodos hallada en el área de discoloraciones en aguas externas a Península Valdés de la plataforma argentina, sumado a las bajas tasas de filtración esperadas frente a esas condiciones, podría determinar una disminución considerable del impacto por pastoreo favoreciendo la etapa de acumulación característica de una marea roja. Pero seguramente la respuesta del zooplancton difiere según la especie fitoplanctónica y la concentración que alcance su florecimiento.

De todas maneras, como varios autores afirman entre ellos Richardson (1985), las escalas temporales de las posiciones de los frentes, sus altas concentraciones de clorofila y los tiempos de generación de los organismos del zooplancton son muy diferentes como para ser concluyentes en las interpretaciones con muestreos puntuales. Al no haberse realizado un seguimiento de los florecimientos, ni de la abundancia de los copépodos, no se puede saber si se produjo el esperado desfasaje en los máximos de fito y zooplancton desconociendo así el rol de éste en las etapas posteriores del bloom. Tampoco se puede descartar la posibilidad de que las bajas densidades de copépodos puedan responder a altas concentraciones de depredadores como son los ctenóforos, de los que se hallaron muchos restos en las muestras de enero de 1986.

Al analizar la distribución de las áreas faunísticas se observa que la existencia del sistema frontal influye en la misma. En el verano la mayor estabilidad alcanzada por el sistema (diferencias térmicas mucho más marcadas entre las tres partes del mismo)

permite una mayor adaptación de las especies a su ambiente óptimo resultando en una diferenciación más clara de las áreas faunísticas que en primavera (Figs. 2 c y 3 c).

Sobre el tema, Le Fèvre (1986) comenta que pocas especies del zooplancton exhiben un patrón de distribución claro asociado con los frentes, y que una de las causas para conocer esa distribución es la identificación de los posibles predadores de los florecimientos que allí se desarrollan.

Ni en la campaña de primavera ni en la de verano hubo una asociación particular de especies en las estaciones del frente. En éstas fueron abundantes *Calanoides carinatus*, *Paracalanus parvus*, *Euterpina acutifrons* y *Oithona helgolandica*, según la campaña. Las tres últimas comparten la característica de ser de talla pequeña (entre 600 y 950 μ), por lo que sería esperable que sus tasas de ingestión sean bajas (Huntley & Boyd, 1984). En lo que respecta a *O. helgolandica* es considerada como un pastoreador ineficiente (Poulet, 1978). En cambio *C. carinatus*, duplica en la talla a las otras tres, y se ha comprobado que selecciona partículas alimento dentro de un rango de tamaños (Schnack, 1982 y 1983) donde se encuentran tanto las células de *A. excavatum* como las de *P. micans*.

El hecho de que tanto *C. carinatus* y *P. parvus* como *E. acutifrons* tengan tiempos de desarrollo muy cortos (Peterson & Painting, 1990; Viñas, 1990) puede ser una de las causas del éxito en un ambiente muy dinámico como un frente oceánico. En cambio, *O. helgolandica* es una especie cosmopolita que de acuerdo a la estrategia que exhiben los ciclopoideos (Lampitt & Gamble, 1982), sería un colonizador lento de reducida demanda metabólica y que consume una amplia variedad de alimentos.

De las especies mencionadas tanto esta última como *P. parvus* han sido halladas como dominantes en otros sistemas frontales (Holligan *et al.*, 1984; Smith *et al.*, 1986; Kiorboe *et al.*, 1988).

Los análisis de cluster (tipo R) mostraron que la formación de los grupos dependió, por lo menos, del tipo de distribución geográfica habitual de las especies. Por ejemplo, en el caso de las tres asociaciones de noviembre de 1984, el grupo I (Fig. 2d), comprende especies tanto costeras como de plataforma, las del II son costeras, mientras que el par del III son representativas de plataforma central.

En el caso de enero la formación del grupo I (Fig.3d) corresponde a dos especies costeras (*O. nana* y *E. acutifrons*) y a otra (*C. australis*), cuya distribución habitual corresponde a plataforma central, que se suma al grupo por su presencia cerca de la costa en algunas estaciones pero con densidades muy bajas. El grupo II comprende tanto especies costeras como de amplia distribución en la plataforma.

Si bien existe cierto solapamiento entre las asociaciones de especies, en esos sitios éstas difieren en su abundancia. Dentro de cada asociación es probable que las especies que tienen preferencia por el mismo tipo de alimento se ubiquen en diferentes profundidades de la columna de agua. Pero el conocimiento de la distribución vertical, migración y hábitos alimentarios de las especies implicadas es aún muy incompleto.

Considerando la magnitud de los florecimientos que se desarrollan en el sistema frontal de Península Valdés, y las propiedades tóxicas de algunos de las especies que los provocan, se considera éste sólo un primer aporte a un tema que merece amplio desarrollo, para lo cual sería imprescindible considerar la evolución temporal de la comunidad zooplanctónica y mejorar la estrategia de muestreo.

AGRADECIMIENTOS

Los autores desean agradecer especialmente los datos y sugerencias aportados por el Lic. H.R. Benavides para la realización del presente trabajo, y los datos aportados por el Dr. J.I. Carreto.

BIBLIOGRAFÍA

- Benavides, H. R.; Negri, R. M. & Carreto, J.I., 1989. Florecimiento de *Phaeocystis pouchetii* (Prymnesiophyceae) en el sistema frontal de Península Valdés. En: Resumen Jornadas Nacionales de Ciencias del Mar, Septiembre 1989, Pto. Madryn, Argentina.
- Carreto, J. I., Lasta, M. L.; Negri, R.M. & Benavides, H.R., 1981. Los fenómenos de Marea Roja y toxicidad de moluscos bivalvos en el Mar Argentino. Ser. Contrib. Inst. Nac. Invest. Des. Pesq., V.399: 101 pp.

-; Benavides, H.R.; Negri, R.M. & Akselman, R., 1985. Toxic dinoflagellate blooms in the Argentine Sea. En Toxic Dinoflagellates. Editado por D. M. Anderson, A. W. White & D.G. Baden. Elsevier, pp. 174-182.
- & Benavides, H.R., 1990. Phytoplankton. En: Second IOC workshop on Sardine/ Anchovy Recruitment Project (SARP) in the Southwest Atlantic. IOC Workshop Rep., 65 (Anex V):2 - 4.
- Esaias, W.E. & Curl, H.C., 1972. Effect of dinoflagellate bioluminescence on copepod ingestion rates. Limnol. Oceanogr., 17 (6) : 901 - 965.
- Fiedler, P. C., 1982. Zooplankton avoidance and reduced grazing responses to *Gymnodinium splendens* (Dinophyceae). Limnol. Oceanogr. 27 (5) : 961 - 965.
- Floodgate, G.D.; Fogg, E.G.; Jones, D.A.; Lochte, K. & Turley, C.M., 1981. Microbial and zooplankton activity at a front in Liverpool Bay. Nature, Lond. 290: 133 - 136.
- Frost, B. W., 1972. Effects of size and concentration of food particles on the feeding behavior of the marine planktonic copepod *Calanus pacificus*. Limnol. Oceanogr., 17 (6) : 805 - 815.
- Glorioso, P., 1987. Temperature distribution related to shelf sea fronts on the Patagonian Shelf. Cont. Shelf Res., 7 (1) : 27 - 34.
- Holligan, P. M.; Harris, R.P.; Newell, R.C.; Harbour, D.S.; Head, R.N.; Linley, E.A.S.; Lucas, M.I.; Trantor, P.R.G. & Weekley, C.M., 1984. Vertical distribution and partitioning of organic carbon in mixed, frontal and stratified waters of the English Channel. Mar. Ecol. Progr. Ser., 14: 111 - 127.
- Huntley, M. R., 1982. Yellow water in La Jolla Bay, California, July 1980. II Suppression of zooplankton grazing. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 63 : 81 - 91.
- & Boyd, C., 1984. Food - limited growth of marine zooplankton. The American Naturalist, Vol. 124 (4): 455-478.
- Huntley, M. E.; Sykes, P.; Rohan, S. & Marin, V., 1986. Chemically - mediated rejection of dinoflagellate prey by copepods *Calanus pacificus* and *Paracalanus parvus*: mechanism, occurrence and significance. Mar. Ecol. Progr. Ser., 28 : 105 - 120.
- Ives, J. D., 1985. The relationship between *Gonyaulax tamarensis* cell toxin levels and copepod ingestion rates. In : Toxic Dinoflagellates, D.M. Anderson, A.W White & D.G. Baden eds. Elsevier, pp 413-418.
-, 1987. Possible mechanisms underlying copepod grazing responses to levels of toxicity in red tide dinoflagellates. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 112 : 131 - 145.
- Kiorboe, T. & Johansen, D. 1986. Studies of a larval herring (*Clupea harengus* L.) patch in the Buchan area. IV. Zooplankton distribution and productivity in relation to hydrographic features. Dana, 6: 37-51.
-; Munk, P.; Richardson, K.; Christensen, U. & Paulsen, H., 1988. Plankton dynamics and larval herring growth, drift and survival in a frontal area. Mar. Ecol. Progr. Ser., 44: 205 - 219.
- Krause, G.; Budeus, G.; Gerdes, D.; Schaumann, K. & Hesse, K., 1986. Frontal systems in the German Bight and their physical and biological effects. En: Mar. Interface Ecohydrodynamics. J. C. Nihoul, ed., pp. 119-140.
- Lampitt, R.S. & Gamble, J., 1982. Diet and respiration on the small planktonic marine copepod *Oithona nana*. Mar. Biol., 66 (2) : 185 - 190.
- Le Fevre, J., 1986. Aspect of the biology of frontal systems. Adv. Mar. Biol., 23: 163-299.
- Legendre, L. & Legendre, P., 1984. Ecologie numerique. 2. La structure des données écologiques. 2da. ed., Québec, Université du Québec. 328 pp.
- Martens, P., 1980. On the *Acartia* species of the Northern Wadden Sea of Sylt. Kieler Meeresforsch, Sonderh., 5: 153 - 163.

- Peterson, W.T. & Painting, S.J., 1990. Development rates of the copepods *Calanus australis* and *Calanoides carinatus* in the laboratory, with discussion of methods used for calculation of development time. J. Plankton Res., 12 (2): 283 - 294.
- Poulet, S.A., 1978. Comparison between five coexisting species of marine copepods feeding on natural occurring particulate matter. Limnol. Oceanogr., 23(6):1126-1143.
- Ramírez, F.C., 1969. Copépodos planctónicos del sector bonaerense del Atlántico Suroccidental. Datos y Resultados de las Campañas PESQUERIA. Contrib. Inst. Biol. Mar., Mar del Plata (Argentina), 98: 1-116.
-, 1970. Copépodos planctónicos del sector patagónico. Resultados de la campaña «Pesquería XI». Physis, Secc. A, 29 (79): 473-476.
-, 1971. Copépodos planctónicos de los sectores bonaerense y norpatagónico. Resultados de la campaña « Pesquería III». Rev. Mus. La Plata, n.s., Zool., 11: 73 - 94.
-, 1981. Zooplankton y producción secundaria. Parte I: Variación y distribución estacional de los copépodos. Contr. Inst. Nac. de Invest. y Des. Pesq., 383 (Secc. IV): 202-212.
- Richardson, K., 1985. Plankton distribution and activity in the North Sea/Skagerrak-Kattegat frontal area in April 1984. Mar. Ecol. prog. ser., 26: 233-244.
- Santander, H. & Ochoa, N. Informe sobre mareas rojas en el Perú. En Inf. UNESCO Cs. del Mar, 19 : 18 - 23.
- SCHNACK, S., 1982. Feeding habits of *Calanoides carinatus* (Kroyer) in the upwelling area off Northwest Africa. Rapp. P. - v. Reun. Cons. int. Explor. Mer., 180: 303 - 306.
-, 1983. On the feeding of copepods on *Thalassiosira partheneia* from the Northwest African upwelling area. Mar. Ecol. Progr. Ser., 11 (1) : 49 - 53.
- Santos, B. A. Pastoreo de *Paracalanus parvus* sobre dinoflagelados productores de mareas rojas en la plataforma argentina.
- Scrope-Howe, S. & Jones, D.A., 1985. Biological studies in the vicinity of a shallow - sea tidal mixing front V. Composition, abundance and distribution of zooplankton in the western Irish Sea, April 1980 to November 1981. Phil. Trans. R. Soc. Lond., 310, 510 -519.
- Smith, S.L.; Jones, B.H.; Atkinson, L.P. & Brink, K.H. 1986. Zooplankton in the upwelling fronts off Pt. Conception, California. In J.C.J. Nihoul, ed. Mar. Interfaces Ecohydrodynamics, Els. Ocean. Ser., 42: 195-213.
- Sykes, P.F. & Huntley, M., 1987. Copepod reactions to dinoflagellates: direct, long - term observations. Mar. Biol., 94 (1) : 19 - 24.
- Viñas, M.D. 1990. Influence de la temperature sur la duree du developpement D'*Euterpina acutifrons* (Copepoda: Harpacticoida) eleve au laboratoire. Mar. Nat., 3:29-35.
- Weibe, T. 1983. Feeding of a calanoid copepod in relation to *Phaeocystis pouchetii* blooms in the German Wadden Sea area off Sylt. Mar. Biol., 74 (1); 87- 94.
- White, H.H. 1979. Effects of dinoflagellate bioluminescence on the ingestion rates of herbivorous zooplankton. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 36: 217-224.