

# DISTRIBUCIÓN VERTICAL Y ABUNDANCIA ESTACIONAL DEL MICROZOOPLANCTON Y SU RELACIÓN CON LOS FACTORES AMBIENTALES EN TURPIALITO, GOLFO DE CARIACO, VENEZUELA

## Vertical Distribution and Seasonal Abundance of Microzooplankton and its Relationship With Some Environmental Variables in Turpialito, Gulf of Cariaco, Venezuela

*Baumar Marín, César Lodeiros, Domingo Figueroa y Brightdoom Márquez*

*Instituto Oceanográfico de Venezuela, Universidad de Oriente. Cumaná 6101, Venezuela. E-mail: bmarin@sucre.udo.edu.ve*

### RESUMEN

Se realizó un análisis cuantitativo de la distribución vertical del microzooplancton y su relación con los factores ambientales en una localidad del Golfo de Cariaco (Turpialito). Se efectuaron muestreos mensuales desde octubre de 1992 hasta diciembre de 1993, a profundidades de 0, 8, 21 y 34 m. Las muestras fueron recolectadas con una botella de Niskin (5 L), de las cuales 3 L se utilizaron para los análisis de temperatura, clorofila *a*, oxígeno disuelto, salinidad y seston y 2 L para el análisis del plancton. Este se obtuvo filtrando el agua con un tamiz de 20  $\mu\text{m}$  y se preservaron con formaldehído al 5%. Las concentraciones máximas del microzooplancton se ubicaron entre las profundidades de 8 a 21 m, con un valor máximo en diciembre de 1993 de  $32 \times 10^4 \text{ org/m}^3$ , mientras que los menores valores se observaron entre diciembre de 1992 y febrero de 1993 ( $< 2 \times 10^4 \text{ org/m}^3$ ). Al igual que para el microzooplancton, se observaron núcleos de alta biomasa fitoplanctónica, estimada por clorofila *a*, entre los 4 y 16 m de profundidad, con concentraciones superiores a 5  $\mu\text{g/L}$ . Utilizando un análisis de regresión múltiple, se encontró que la biomasa del fitoplancton fue el factor que explicó significativamente la mayor variabilidad (34%) de la abundancia del microzooplancton, seguida en menor grado por la temperatura (21%) en la superficie. Se discuten las repercusiones de la variabilidad de estos factores con respecto a los patrones de producción zooplanctónica en el área.

**Palabras clave:** Microzooplancton, biomasa fitoplanctónica, Golfo de Cariaco.

### ABSTRACT

The vertical distribution of microzooplankton and its relationship to certain environmental variables was carried out in a lo-

cality on the Gulf of Cariaco (Turpialito). Monthly samples were collected with a Niskin bottle (5 L) to measure temperature, chlorophyll *a*, oxygen, salinity, seston., on the surface, and at 0, 8, 21 and 34 meter depths during the period October 1992-December 1993. Samples of microzooplankton were collected filtering seawater through a 20- $\mu\text{m}$  sieve. Samples were preserved with neutralized formaldehyde (5%). The maximum concentrations of microzooplankton were located from 5 to 15 m, the highest value ( $32 \times 10^4 \text{ org/m}^3$ ) was measured in December 1993, while the smallest values ( $< 2 \times 10^4 \text{ org/m}^3$ ) were observed between December 1992 and February 1993. Nuclei of high phytoplankton biomass (5 $\mu\text{g/L}$ ) were observed between 4 and 16 m. Multiple regression analysis indicated the phytoplankton biomass, measured as concentration of chlorophyll *a*, was the factor that explained the highest variability (34%) of microzooplankton abundance, followed by surface temperature (21%). We discuss the repercussions of the variability of these factors with regard to the patterns of zooplanktonic production in the area.

**Key words:** Microzooplankton, phytoplanktonic biomass, Cariaco gulf.

### INTRODUCCIÓN

La composición biótica del medio ambiente pelágico en los mares está constituida por numerosos organismos planctónicos que forman la base trófica, donde el zooplancton representa el renglón principal de la producción secundaria, ya que sirve como alimento de micronecton y otros zoófagos. Su abundancia y distribución obedece, en gran parte, a los resultados de las relaciones en la cadena trófica en respuesta a procesos ambientales dominantes en el medio pelágico.

La variación de las poblaciones marinas con respecto al zooplancton ha recibido gran atención, como lo demuestra

Malchow y col. [21] en una síntesis de modelos aplicados a la dinámica del plancton. Se han desarrollado modelos predictivos que muestran cómo las modificaciones del ambiente afectan la producción pelágica mediante la relación de la producción primaria y el zooplancton [5, 9, 21]. Para tal fin se desarrollan seguimientos de series de tiempo que permiten observar las relaciones causa-efecto a través de expresiones predictivas de la densidad del zooplancton con respecto a los patrones de los factores ambientales [5, 24]. De esta manera, algunos autores han encontrado una relación directa entre la abundancia del fitoplancton y del zooplancton como alimento para explicar las variaciones de asentamiento poblacional en peces [30]. Otros autores han argumentado diferentes formas de correlaciones para explicar como las variables ambientales afectan el reclutamiento con moderada predictibilidad en sus resultados [5, 9, 15, 22, 28].

La determinación cualitativa y cuantitativa del zooplancton constituye un buen indicador de la productividad secundaria pelágica, así como su potencial aprovechable de los recursos del necton [13]. Los efectos de las prospecciones del zooplancton resultan, a escalas de tiempo variables, en consecuencias para las cadenas alimenticias marinas que pueden explicar las áreas de alta producción secundaria. Sin embargo, existen pocos trabajos, la mayoría descriptivos [16, 32, 36], dirigidos a la determinación de los factores que controlan la producción zooplanctónica de la zona este del Caribe, principalmente el noroeste de Venezuela, la cual se caracteriza por ser una zona muy productiva, por efecto de una surgencia costera muy marcada. Por el contrario, el fitoplancton ha mostrado patrones más evidentes y establecidos, los cuales han tenido cierto grado de atención a diversas escalas en el área nororiental de Venezuela [4, 6, 17, 25].

En el presente trabajo se realiza un análisis cuantitativo de la distribución vertical del microzooplancton, en relación a factores ambientales en una zona protegida (Golfo de Cariaco) del sureste del Caribe, destacando los períodos de surgencia y estratificación que se establecen en la región.

## MATERIALES Y MÉTODOS

El estudio se realizó en una localidad aledaña a la Ensenada de Turpialito, en el Golfo de Cariaco, Venezuela (FIG. 1). Se tomaron muestras de agua con una periodicidad semanal durante 15 meses (octubre 1992 a diciembre 1993) a las profundidades de 0,5; 8; 21 y 34 m, en una columna de agua de aproximadamente 40 m, utilizando una botella de Niskin de 5 L de capacidad; dos litros de agua sin filtrar fueron tomados para colectar el microzooplancton (zooplancton de botella), agregando al volumen una solución de formaldehído para alcanzar una concentración de 3%. En el laboratorio, la muestra fue sedimentada en cámaras (12 horas), luego se procedió a la revisión de los diferentes componentes, contando para cada muestra, el total del área de la cámara de sedimentación.

Se tomaron también muestras de agua, a las mismas profundidades, para la determinación de algunos parámetros ambientales. Tan pronto como la botella de Niskin fue sumergida en la superficie del agua, se tomó una muestra para las determinaciones de la concentración de oxígeno usando el método de Winkler, citado por Strickland y Parsons [27]. Se tomaron también muestras de 400 ml para las determinaciones de salinidad con un salinómetro de inducción usando los cálculos recomendados por UNESCO [30], de igual manera (muestras 400 ml) para el recuento microalgal en cámara con un microscopio invertido (Gil Heebругg M4D) siguiendo la técnica de sedimentación de Utermöhl [33]. El remanente de agua fue transferido a un envase opaco y transportado al laboratorio para el análisis del seston. Antes de transcurrir dos horas se trataron las muestras de agua, inicialmente se removió el micro y mesozooplanton usando una malla de Nutex de 153  $\mu\text{m}$ , luego de esta misma muestra se tomaron alícuotas de 500 a 1.000 ml, las cuales fueron filtradas a través de filtros de fibra de vidrio MFSF de 0,7  $\mu\text{m}$  de tamaño medio de poro. Las masas de la materia orgánica e inorgánicas del seston (partículas suspendidas) fueron determinadas gravimétricamente y la concentración de clorofila *a* colorimétricamente, siguiendo la metodología establecida por Thorson [29]. El contenido energético del seston fue estimado con base a las determinaciones de proteínas [19] y carbohidratos [3], usando factores de conversión de 23,9 y 17,5  $\text{KJ g}^{-1}$ , respectivamente [11]. La temperatura fue registrada continuamente utilizando termógrafos electrónicos (SEALOG, Vemco Ltd., Halifax) situados a las diferentes profundidades señaladas.

Para estimar si los factores ambientales podrían explicar la variabilidad de la abundancia del microzooplancton, se contrastó de forma múltiple en función de construir modelos predictivos las abundancias del microzooplancton en función de la temperatura, salinidad, concentración de oxígeno, seston total, orgánico, inorgánico, su energía y la biomasa fitoplanctónica estimada por clorofila *a* y el de microalgas. Dichos modelos fueron establecidos por un análisis de regresiones múltiples utilizando el procedimiento paso a paso ("stepwise";  $P < 0,05$ );

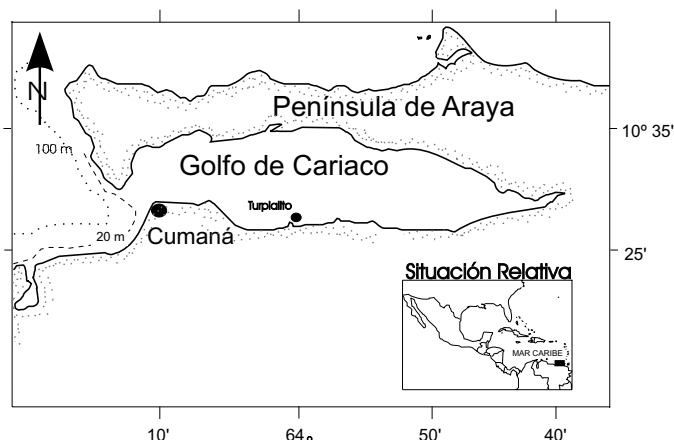


FIGURA 1. UBICACIÓN GEOGRÁFICA DEL ÁREA DE MUESTREO.

previa transformación logarítmica de los datos [12]. Todas las variables ambientales determinadas fueron utilizadas como variables independientes, debido a que ellas no mostraron una alta interasociación ( $r < 0,7$ ) detectada con un análisis de correlación de Pearson [35].

## RESULTADOS

Las densidades máximas del microzooplancton por estratos muestreados fueron generalmente ubicadas entre las profundidades de 8 a 21 m (FIG. 2), con un valor máximo en diciembre de 1993 de  $32 \times 10^4 \text{ org/m}^3$ , en contraste con los valores menores en la superficie ( $< 5 \text{ m}$ ) y las profundidades máximas, siendo diciembre de 1992 a febrero de 1993, de abril a junio y de octubre a noviembre de 1993 donde se observaron las densidades menores ( $< 2 \times 10^4 \text{ org/m}^3$ ).

Las densidades mayores durante los meses de estudio se observaron en marzo, junio, julio, agosto y diciembre de 1993 con ámbitos de  $15$  a  $32 \times 10^4 \text{ org/m}^3$ , valores medios en los meses de octubre, y noviembre de 1992, abril, mayo, septiembre y octubre de 1993 con valores entre  $10$  y  $15 \times 10^4 \text{ org/m}^3$  y un período de baja densidad microzooplanctónica en diciembre de 1992, enero, febrero y noviembre de 1993 con valores menores a  $10 \times 10^4 \text{ org/m}^3$ .

La temperatura del agua se observa en la FIG. 3A, los valores máximos se establecieron en las capas superiores, entre la superficie y 12 m de profundidad, con temperaturas superiores a los  $25^\circ\text{C}$ . Los núcleos de las temperaturas máximas se registraron en octubre, noviembre y diciembre de 1992, abril, mayo, septiembre y octubre de 1993, con un máximo de  $27,5^\circ\text{C}$  en mayo de 1993.

Las aguas más frías que ascienden a la superficie se establecieron de enero a febrero de 1993, de junio a agosto y diciembre de 1993, con ámbitos entre  $22$  y  $23^\circ\text{C}$ . Esta caracte-

rística de aguas frías es propia del fenómeno de surgencia de la zona nor-oriental de Venezuela [23]. No obstante, un núcleo de agua fría persistió en las aguas profundas desde junio a septiembre de 1993 con muy bajas temperaturas ( $< 22^\circ\text{C}$ ), en contraste con elevadas temperaturas en las aguas superficiales mayor de  $26^\circ\text{C}$ , mostrando una estratificación muy intensa a lo largo de este período.

Los meses de alta temperatura en las capas superficiales se corresponden marcadamente con las bajas concentraciones de microzooplancton y picos de elevada concentración situados a profundidades subsuperficiales (10-15 m), mientras que en los meses de bajas temperaturas los picos de microzooplanctón se ubican hacia la superficie (5-10 m).

En la FIG. 3B se puede observar núcleos de alta biomasa fitoplanctónica ubicados entre las profundidades 4 y 16 m en la columna de agua con concentraciones superiores a  $5 \mu\text{g/L}$  de clorofila *a*. Concentraciones menores a  $1 \mu\text{g/L}$  de clorofila *a*, se registraron entre octubre y noviembre de 1992, mayo, octubre y noviembre de 1993. En las profundidades máximas durante todo el período de estudio, fue donde se encontraron los valores mínimos, siendo noviembre-diciembre 1992, febrero, abril y noviembre-diciembre 1993 donde los valores fueron menores a  $0,5 \mu\text{g/L}$ , aún cuando en aguas más superficiales se observaron mayores concentraciones de fitoplancton.

Las mayores concentraciones de biomasa fitoplanctónica acontecieron en el período febrero-marzo y de junio a agosto del mismo año, con ámbitos superiores a los  $4,5 \mu\text{g/L}$ , con un máximo de  $9,39 \mu\text{g/L}$  en febrero y julio de 1993. En contraste con diciembre 1993, el fitoplancton mostró elevadas biomásas en aguas superficiales (8-12m) contrario a los valores más bajos en las máximas profundidades ( $< 1 \mu\text{g/L}$ ). Los valores intermedios ( $1,5$ - $3,5 \mu\text{g/L}$ ) se observaron en diciembre 1992, abril y septiembre de 1993.

La presencia de las mayores concentraciones de biomasa fitoplanctónica se encontraron entre los 4 y 12 m de profundidad

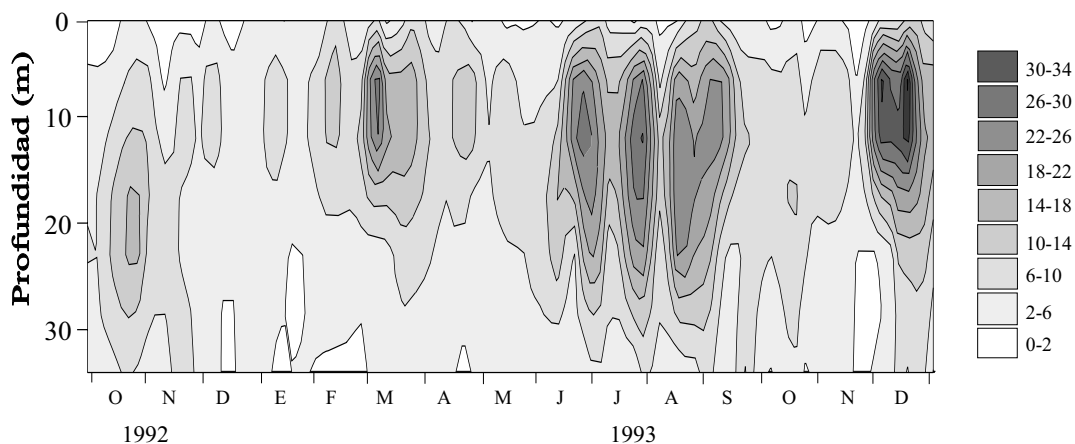
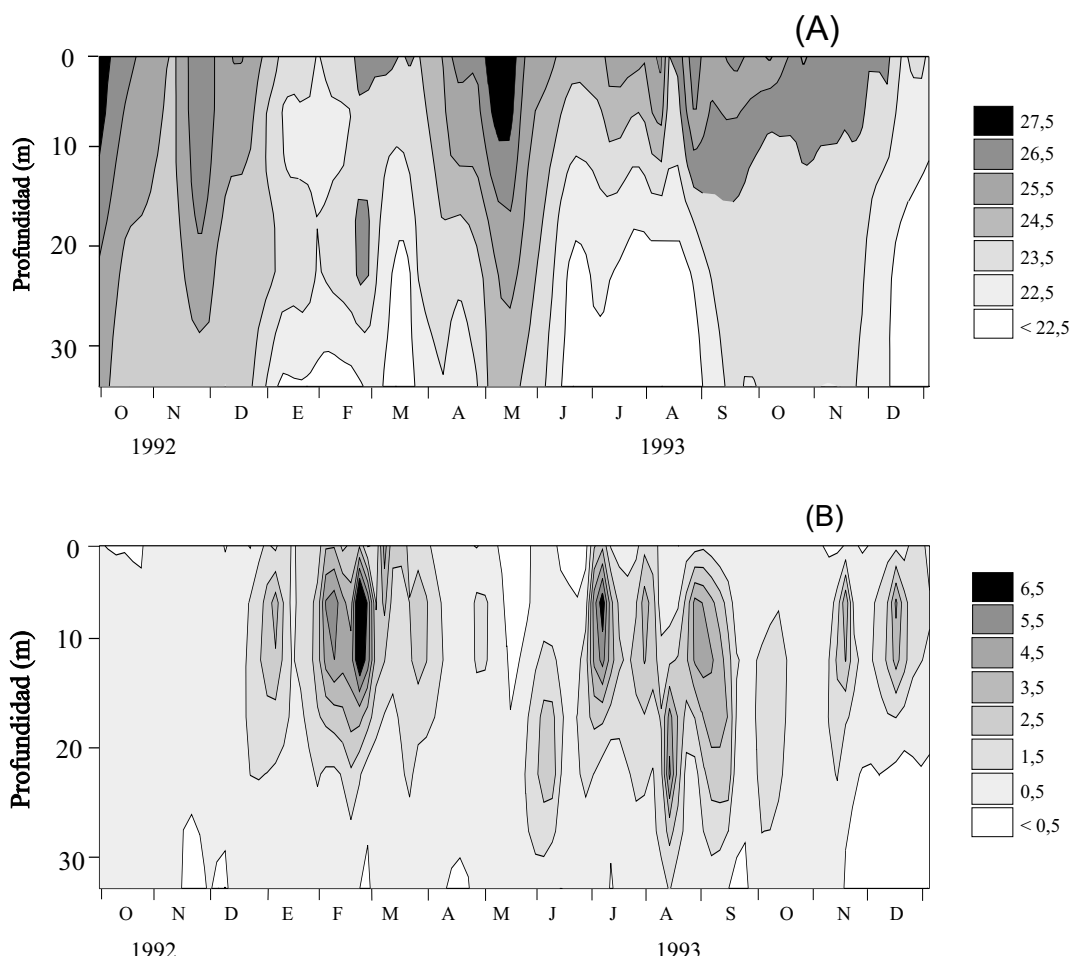


FIGURA 2. DENSIDAD DEL MICROZOOPLANCTON (org/m<sup>3</sup> x 10000) EN LA LOCALIDAD DE TURPIALITO, GOLFO DE CARIACO, DURANTE OCTUBRE DE 1992 A DICIEMBRE DE 1993.



**FIGURA 3. VARIACIÓN MENSUAL (A) DE LA TEMPERATURA (°C) Y (B) DE LA CLOROFILA a (µg/L), EN LA LOCALIDAD DE TURPIALITO, GOLFO DE CARIACO, DURANTE OCTUBRE DE 1992 A DICIEMBRE DE 1993.**

**TABLA I**  
**ABUNDANCIA MENSUAL DEL MICROZOOPLANCTON COMO UNA FUNCIÓN DE LAS VARIABLES AMBIENTALES. LAS VARIABLES NO INCLUIDAS EN EL MODELO FUERON RECHAZADAS (P>0,05). EL RENGLÓN “TODOS” INVOLUCRA LOS DATOS DE TODAS LAS PROFUNDIDADES MUESTREADAS**

MODELO		$r^2$	$p$
Todos	0,66 clorofila $\alpha$ + 4,71	0,34	< 0,0001
Superficie	-8,22 temperatura + 16,06	0,21	< 0,0442
8m	0,74 clorofila $\alpha$ + 16,06	0,55	< 0,0006
21m			NS
34m			NS

(FIG. 3B), mientras que para el microzooplanctón ocurrió entre los 11-17 m (FIG. 2). Estas observaciones nos evidencian una estratificación vertical de estos componentes del plancton, ocupando las altas concentraciones del microzooplancton los estratos más inferiores con respecto al fitoplancton.

Cuando los valores de la variabilidad ambiental en todas las profundidades se integran, solo la biomasa del fitoplancton es el factor que puede explicar significativamente la variabilidad de la abundancia del microzooplanctón (34%, TABLA I). Tomando en cuenta la variabilidad generada en cada una de las profundidades, sólo en las capas superficiales a 8 y 21 m se generaron modelos predictivos. En la superficie (0,5 m) la temperatura con magnitud negativa tan solo puede explicar el 21% de la variabilidad del zooplancton, en contraste con 8 m, donde la abundancia del fitoplancton (clorofila a) muestra una alta predicción (55%) de la variabilidad zooplanctónica. Estos resultados coinciden con la producción zooplanctónica que ha sido típicamente explicada por los efectos de bajas temperaturas durante la surgencia.

### DISCUSIÓN

Los factores que explican la variabilidad de las abundancias observadas en las comunidades del microzooplanctón vienen a ser el reflejo de la dinámica ambiental del Golfo de Cariaco. La biomasa fitoplanctónica es el factor más correlacionado con la abundancia del microzooplancton en las capas

más superficiales. Su poder predictivo es alto, sobre todo a 8 m (55%); esto podría implicar que posiblemente las variaciones debido a pastoreo no son de gran magnitud, lo que sugiere una sobreproducción fitoplanctónica para el zooplancton de menor densidad. Tomando en cuenta una concentración de herbívoros microzooplanctónicos bien representada en el Golfo de Cariaco [31, 32, 36], se hace más probable la disponibilidad de alimento fitoplanctónico abundante, por lo que la ingesta del mismo no experimentaría disminuciones significativas, a pesar de la alta cantidad de microzooplancton encontrada (hasta 300.000 org/m<sup>3</sup>).

En los resultados del presente trabajo se observa una relación directa entre las densidades máximas de microzooplancton y los máximos de biomasa fitoplanctónica, también encontrados en otras partes del mundo [2, 14], presentándose en los períodos de baja producción fitoplanctónica una reducción del microzooplancton. Esto posiblemente tenga relación con la estrategia reproductiva observada en diversos organismos en el Golfo de Cariaco. En especies explotadas comercialmente, como la vieira *Euvola ziczac*, el desove está restringido al período entre marzo y agosto [17], lo cual coincide con la surgencia, que genera la disminución de la temperatura del agua y el aumento del fitoplancton. También para peces de importancia pesquera, como la sardina, *Sardinella aurita* y la lisa *Mugil curema*, se ha observado que los picos de reclutamiento se asocian a los desoves de enero a marzo, meses con elevada producción de las presas de los estadios larvarios de estas especies [10, 23], las cuales están bien representadas en el microzooplancton. Para la Ensenada de Turpialito, Urosa [31] muestra que las larvas de invertebrados bénticos (nauplios de cirrípodos) son extremadamente abundantes entre febrero y agosto y escasas en otros períodos. Así, muchas especies en el Golfo de Cariaco pueden tener mecanismos para asegurar que las larvas son producidas cuando las condiciones de alimento y temperaturas se presentan favorables [17, 18]. El hecho de que varios invertebrados y peces se reproduzcan más intensamente en el Golfo de Cariaco en un período restringido modifica la generalización de una reproducción continua en el trópico [20, 26, 32]. Muchas regiones tropicales están caracterizadas por cambios estacionales en temperatura y abundancia de alimento, y excepcionales efectos de movimientos de masas de aguas como la surgencia y descargas de grandes ríos por ejemplo, en el este del Caribe [1, 25, 31], que modifican los patrones reproductivos. La posibilidad de usar estos cambios en la predictibilidad reproductiva en el Golfo de Cariaco a partir de estos eventos ambientales ofrece una potencial herramienta para el manejo de recursos. Evans y Pepin [5] establecen indicadores consistentes en la predicción de que los herbívoros pueden ser anticipados a partir de la profundidad de capas mezcladas, y que podría ser usado como indicio de poblaciones de peces, ya que existen evidencias de que la cantidad y calidad de huevos de arenques pueden ser predichos con las condiciones ambientales [29].

En la superficie, un 21% de la variabilidad de la abundancia del microzooplancton fue explicada (de forma negativa) por la temperatura. El modelo no presentó una mejor explicación en la variabilidad del microzooplancton posiblemente debido al retardo en la generación de respuesta inicial del plancton a las bajas temperaturas del inicio de la surgencia, coincidiendo las bajas temperaturas con valores inicialmente bajos de biomasa zooplanctónica [14]. Esto se presenta comúnmente durante lapso diciembre-marzo y junio-agosto cuando se sucede el fenómeno de surgencia para la costa nororiental de Venezuela [7, 8], y es generado por la discontinuidad de la termoclina, disminuyendo la transparencia del agua, reduciendo la irradiación solar y la temperatura de las capas superficiales, en este caso cercanos a la superficie. De esta manera, el microzooplancton podría situarse más superficialmente, tal como se observa en los meses de enero, febrero, marzo, junio-agosto y diciembre de 1993. Caso contrario ocurriría, durante la estratificación del agua, con mayor irradiación y transparencia en las capas superficiales [34]. Ello conlleva a asumir que durante los períodos de surgencia, los límites superiores de distribución del microzooplancton en el este del Caribe podrían entonces acercarse más a la superficie como aconteció en los meses de febrero y abril de 1993, donde se observó una distribución más superficial. Tal distribución ha sido observada por Ferraz-Reyes [6] con el fitoplancton en aguas costeras de estas áreas. Un segundo efecto de la alta densidad microzooplanctónica en las capas superficiales es la reducción de irradiación suficiente en las capas profundas, lo cual lleva a una disminución de clorofila *a* en el fondo, como se observó en el período de noviembre a diciembre 1993.

Los factores ambientales, incluyendo la abundancia fitoplanctónica en las capas más profundas (21 y 34 m), no muestran un poder predictivo significativo. Ello puede ser explicado por el efecto de la termoclina que tiende a mantener una concentración de fitoplancton por encima de los 21 m, produciendo en consecuencia una mayor concentración de fitoplancton por sobre estas capas; tal como se observa alrededor de los 8 m. Este ascenso en la concentración de fitoplancton fue también encontrada en aguas de la Fosa de Cariaco por Rueda [25]. En consecuencia, las abundancias disminuyen por debajo de estas capas, mostrándose periódicamente irregular e impidiendo así un comportamiento predictivo. Durante el fenómeno de surgencia es menor este efecto, ya que se considera que la reducción de la iluminación al 1% en las capas superficiales por la mayor concentración de fitoplancton tendría mayor incidencia en la abundancia microzooplanctónica, presentándose discontinuamente en las capas profundas.

Nuestros resultados dejan ver la necesidad de estudios tendientes a explicar cómo los parámetros derivados de la incidencia de luz, la formación de la termoclina y de la capa de mezcla en el área, pueden definir el tipo de estructura comunitaria en el fito y zooplancton. Estos parámetros han sido ampliamente propuestos en conjunto como el marco de la dinámica en las comunidades del plancton [21]. Igualmente muestra-

rían de qué manera estas organizaciones se alternan intra e interanualmente para producir las variaciones de las poblaciones marinas.

### AGRADECIMIENTO

Se agradece la colaboración técnica de la Estación Hidrobiológica de Turpialito. El último autor agradece todo el apoyo y colaboración del Fondo Nacional de Ciencia, Tecnología e Innovación (FONACIT) durante el Programa de Investigador Novel (PIN).

### REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- [1] ASTOR, Y.; MULLER-KARGER, F.; SCRANTON, M. Seasonal and interannual variation in the hydrography of the Cariaco Basin: implications for basin ventilation. **Continental Shelf Res.** 23: 125-144. 2003.
- [2] CLARK, D.; AAZEM, K.; HAYS, G. Zooplankton abundance and community structure over a 4000 Km transect in the north-east Atlantic. **J. of Plankton Res.** 23 (4): 365-372. 2001.
- [3] DUBOIS, M.; GUILLES, J.; HAMILTON, J.; REBER, P.; SMITH, F. Colorimetric method for determination of sugars and related substances. **Anal. Chem.** 28: 2350-2356. 1956.
- [4] ESTRELLA, G. Estado fisiológico del fitoplancton del Golfo de Cariaco. Escuela de Ciencias. Universidad de Oriente (Trabajo de grado). 91 pp. 1985.
- [5] EVANS, G.; PEPIN, P. Potential for predicting plankton populations (and fish recruitment) from environmental data. **Can. J. Fish. Aquat. Sci.** 46(5): 898-903. 1989.
- [6] FERRAZ-REYES, E. Estudio del Fitoplancton en la cuenca Tuy-Cariaco, Venezuela. **Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela. Univ. Oriente** 22 (1-2): 111-124. 1983.
- [7] FERRAZ-REYES, E. Productividad Primaria del Golfo de Cariaco, Venezuela. **Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela. Univ. Oriente**, 26 (1-2): 97-110. 1987.
- [8] FERRAZ-REYES, E. Influencia de los factores físicos en la distribución vertical de la biomasa fitoplanctónica en el Golfo de Cariaco (Venezuela). **Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela. Univ. Oriente**, 28 (1-2): 47-56. 1989.
- [9] FLAGG, C.; WIRICK, C.; SMITH, S. The interaction of phytoplankton, zooplankton and currents from 15 months of continuous data in the Mid-Atlantic Bight. **Deep Sea Res. II Top. Stud. Oceanogr.** 41(213): 411-435. 1994.
- [10] FREÓN, M.; EL KHATTABI, M.; GUZMÁN, R. Unexpected reproductive strategy of *Sardinella aurita* of the coast of Venezuela. **Mar. Biol.** 128: 363-372. 1997.
- [11] GNAIGER, E.; BITTERLICH, G. Proximate biochemical composition and caloric content calculate from elemental CHN analysis: a stoichiometric concept. **Oecologia** 62: 289-298. 1984.
- [12] HAIR, J.; ANDERSON, R.; TATHAM, R.; BLACK, W. **Multivariate data analysis**. Macmillan Publishing Company. New York. 544 pp. 1992.
- [13] HOUDE, E. Critical food concentration for larvae of three species of subtropical marine fishes. **Bull. Mar. Sci.** 28: 395-411. 1978.
- [14] KIORBOE, T. Turbulence, phytoplankton cell size, and the structure of pelagic food webs. **Adv. Mar. Biol.**, 29: 1-67. 1993.
- [15] LEAK, J.; HOUDE, E. Cohort growth and survival of bay anchovy *Anchoa mitchilli* larvae in Biscayne Bay, Florida. **Mar Ecol. Prog. Ser.** 37: 109-122. 1987.
- [16] LEGARÉ, J. Estudios preliminares del zooplancton en la región de Cariaco. **Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela, Univ. Oriente** 1 (1): 191-218. 1961.
- [17] LODEIROS, C.; HIMMELMAN, J. Relations among environmental conditions and growth in the tropical scallop *Euvola (Pecten) ziczac* (L.) in suspended culture in the Golfo de Cariaco, Venezuela. **Aquacult** 119; 345-358. 1994.
- [18] LODEIROS, C.; HIMMELMAN, J. Identification of factors affecting growth and survival of the tropical scallop *Euvola (Pecten) ziczac* (L.) in the Golfo de Cariaco, Venezuela. **Aquacult** 182: 91-114. 2000.
- [19] LOWRY, O.; ROSEBROUGH, N.; FARR, A.; RANDALL, R. Protein measurement with the Folin phenol reagent. **J. Biol. Chem.** 193: 265-275. 1951.
- [20] MACKIE, G. Bivalves, In: Tompa AS, Verdonk NH, Mvan den Biggelaar JM. (eds) *The Mollusca*, Reproduction, 7. Academy Press, New York. 351-418 pp. 1982.
- [21] MALCHOW, H.; PETROVSKII, S.; MEDVINSKY, A. Pattern formation in models of plankton dynamics. A synthesis. **Oceanol Acta.** 24(5): 479-487. 2001.
- [22] MATHUR, D.; ROBBINS, T.; PURDY, JR. E. Assessment of thermal discharges on zooplankton in Conowingo Pond, Pennsylvania. **Can. J. Fish. Aquat. Sci.** 37: 937-944. 1980.
- [23] MÜLLER-KARGER, F.; VARELA, R.; THUNELL, R.; SCRANTON, M.; BOHRER, R.; TAYLOR, G.; CAPELO, J.; ASTOR, Y.; TAPPA, E.; HO, T.; WALSH, J. Annual cycle of primary production in the Cariaco Basin: Response to upwelling and implications for vertical export. **J. of Geophysical Res.** 106: 4527-4542. 2001.
- [24] RAND, W. A stochastic model of temporal aspects of breeding strategies. **J. Theor. Biol.** 40: 337-351. 1973.
- [25] RUEDA, D. **Variabilidad temporal de la distribución vertical de la biomasa fitoplanctónica en la depre-**

- sión oriental de la cuenca de Cariaco y sus relaciones con los aspectos hidrográficos del estrato superficial (1996-1998).** Universidad de Oriente. (Tesis Magister Scientiarum) 120 pp. 2000.
- [26] SHEPHERD, J.; POPE, J.; COUSENS, R. Variations in fish stocks and hypotheses concerning their links with climate. Rapp. P-V Reun. **Cons. Int. Explor. Mer.** 185: 255-267. 1984.
- [27] STRICKLAND, J.; PARSONS, T. A Practical Handbook of Seawater Analysis. **Bull. Fish. Res. Board. Canadá.** 167: 1-310. 1972.
- [28] THRESER, R.; HARRIS, G.; GUNN, J.; CLEMENTSON, L. Phytoplankton production pulses and episodic settlement of a temperate marine fish. **Nature** 341: 641-643. 1989.
- [29] THORSON, G. Reproduction and larval development of Danish marine bottom invertebrates, with special reference to planktonic larvae in the Sound (Oresund). **Medd. Dan. Fisk-Havunders. (Ser. Plankton):** 4:1-523. 1946.
- [30] UNESCO. Thenth report of the joint panel on oceanographic tables and standards. **UNESCO Tech. Pap. Mar. Sci.,** 36 pp. 1981.
- [31] UROSA, L. Nauplii Balanomorfos y variación diurna de la temperatura en la Ensenada de Turpialito, Venezuela. **Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela, Univ. Oriente.** 19 (1-2): 73-91. 1980.
- [32] UROSA, L. Distribución del zooplancton en la Cuenca de Tuy-Cariaco, área de posible actividad petrolera en Venezuela. **Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela, Univ. Oriente.** 22 (2): 125-143. 1983.
- [33] UTERMÖHL, H. Zur Vervollkommnung der quantitativen phytoplanton-methodik. **Mitt. Int. Ver. Theor. Angew. Limnol.** 9: 1-38. 1958.
- [34] VÉLEZ, A.; SOTILLO, F.; PÉREZ, J. Variación estacional de la composición química de los pectínidos *Pecten ziczac* y *Lyropecten nodosus*. **Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela, Univ. Oriente** 26: 67-72. 1987.
- [35] ZAR, J. **Biostatistical analysis.** Prentice Hall, Englewoods Cliff, New Jersey. 699 pp. 1984.
- [36] ZOPPI, E. Distribución vertical del zooplancton en el Golfo y extremo Este de la Fosa de Cariaco. **Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela, Univ. Oriente** 1 (1): 219-247. 1961.