

## SEZONSKA DINAMIKA IN VARIABILNOST HARPAKTIKOIDOV (COPEPODA - HARPACTICOIDA) V TRŽAŠKEM ZALIVU: TRILETNA RAZISKAVA

Borut VRIŠER

dr. biol. znan., Morska biološka postaja, Institut za biologijo, SI-6330 Piran, Fornače 41  
Ph.D. in biology, Marine biological station, Institute of biology, SI-6330 Piran, Fornače 41

## IZVLEČEK

V prispevku podajam rezultate raziskav ekologije harpaktikoidnih kopepodnih rakov osrednjega dela Tržaškega zaliva. Prikazani so vrstna sestava združb, delež posameznih vrst v njih, sezonske in večletne dolgoročne spremembe številčnosti vrst ter vpliv ekoloških dejavnikov, posebno posledice jesenskega pomanjkanja kisika v tretjem letu opazovanj. Značilne so večletna spremenljivost gostote nekaterih vrst, njihova tesna povezanost s količino fitoplanktona v okolju in raznolika odzivnost na termoklinsko hipoksijo.

**Ključne besede:** sezonska dinamika, variabilnost, Copepoda, Harpacticoida  
**Key words:** seasonality, variability, Copepoda, Harpacticoida

## UVOD

V pričujočem prispevku obravnavamo podobno ekološko problematiko, kot smo jo kot sestavni del istih triletnih raziskav v okviru celotne meiofavne in njenih glavnih skupin v tej številki že predstavili v posebnem članku (Vrišer, 1996). Tokrat podrobneje razčlenjujemo ekologijo harpaktikoidnih kopepodnih rakov.

V meiobentosu zavzemajo harpaktikoidni kopepodi po številčnosti običajno, tudi v Tržaškem zalivu je tako, drugo mesto, takoj za vodičnimi nematodi. V naših vzorcih je bila relativna abundanca harpaktikoidov 9%. Zaradi izjemne diverzitete, kratke reprodukcijske dobe (več generacij letno) in v primerjavi z glistami lažje taksonomske determinacije so harpaktikoidi tudi v naših raziskavah glavno "okno", ki omogoča vpogled v diverzitetno in reprodukcijsko dinamiko meiobentoških združb.

Večletne raziskave dolgoročnih trendov meiofavne na ravni glavnih skupin so nasploh redke, na ravni harpaktikoidnih vrst pa je tovrstne literature še veliko manj (npr. Coull & Fleeger, 1977; Coull & Dudley, 1985). Po drugi strani pa je literature o sezonskih ciklih in prehranjevanju kopepodov prav veliko. Upoštevali

smo zlasti sledeče vire: Harris, (1972, 1973); Coull & Vernberg (1975); Nodot, (1976); Gee & Warwick, (1984); Ceccherelli & Mistri, (1991); Ansari & Parulekar, (1993). V tem oziru so naša triletna opazovanja harpaktikoidov, vsaj v našem morju, korak v še neraziskano smer.

Tako so bili cilji, s katerimi smo zastavili študij harpaktikoidov, v veliki meri enaki kot pri preostali meiofavni: ugotavljanje abundančne in reprodukcijske dinamike, odkrivanje morebitne dolgoročne cikličnosti posameznih vrst, vloga ekoloških dejavnikov pri teh procesih ter vpliv potencialnih hipoksij na posamezne harpaktikoidne vrste.

Ker smo uporabljeno delovno metodiko in oris ekoloških razmer raziskovanega območja izčrpno podali že v prvem prispevku (Vrišer, 1996), jih tokrat ne bomo znova ponavljali.

## REZULTATI

## Vrstna struktura harpaktikoidov

V vseh vzorcih triletnih raziskav smo našli skupno 42

vist ali povprečno po 14,7 vrst na posamezno vzorčevanje. Tri četrtine vrst se je pojavljalo bolj ali manj pretežno prek celotnega triletnega obdobja opazovanj (skupno 35 mesečnih vzorčevanj), le slaba četrtina, natančneje 10 vrst, je bilo zelo redkih (pod 0,1% relativne abundance) in smo našli le posamezne primerke. Število in sestava vrst sta se torej iz leta v leto spreminjala: 28 vrst, 30 vrst, 32 vrst.

VRSTA	relativna abund. (%)	skupno št. osebkov	abund. razpon 10cm <sup>2</sup>	srednja vrednost 10cm <sup>2</sup>	stand. deviacija (SD)	stand. napaka (SE)
<i>Bulbampfiascus inermis</i>	16,27	1141	0-103	32,60	32,35	5,47
<i>Longipedia coronata</i>	10,36	728	0-100	20,80	27,64	4,67
<i>Enhydrosomella staufferi</i>	10,21	716	0-49	20,46	14,96	2,53
<i>Ectinosoma sp. 1</i>	9,53	668	0-114	19,09	20,57	3,48
<i>Enhydrosoma longifurcatum</i>	8,91	625	0-51	17,86	11,90	2,01
<i>Typhlamphiascus confusus</i>	8,66	607	0-66	17,34	16,40	2,77
<i>Proameira simplex</i>	7,93	556	0-84	15,80	18,94	3,20
<i>Stenhelia (Delavalia) minuta</i>	4,73	332	0-53	9,49	12,96	2,19
<i>S. (D.) adriatica</i>	4,08	286	0-62	8,17	14,05	2,37
<i>Heterolaophonte strömi</i>	3,52	247	0-34	7,06	7,85	1,33
<i>Stenhelia (Delavalia) sp. 2</i>	2,28	160	0-44	4,57	9,13	1,54
<i>Haloschizopera sp. 2</i>	2,04	143	0-48	4,09	10,89	1,84
<i>Mesochra sp. 1</i>	1,75	123	0-24	3,51	5,46	0,93
<i>Enhydrosoma sordidum</i>	1,74	122	0-23	3,49	5,20	0,88
<i>Rhizothrix curvata</i>	1,34	94	0-23	2,69	5,26	0,89
<i>Amphiascus varians</i>	1,18	83	0-13	2,37	4,12	0,70
<i>Canuella furcigera</i>	0,98	69	0-10	1,97	2,29	0,39
<i>Heteropsyllus sp. 3</i>	0,74	52	0-11	1,40	2,45	0,41
<i>Heteropsyllus curticaudatus</i>	0,50	35	0-5	1,00	1,51	0,26
<i>Cletodes pusillus</i>	0,43	30	0-15	0,86	2,63	0,44
<i>Ameira parvula</i>	0,36	25	0-18	0,71	3,07	0,52
<i>Ameira sp. 1</i>	0,27	19	0-10	0,54	3,21	0,54
<i>Laophonte sp. 4</i>	0,27	19	0-6	0,54	1,46	0,25
<i>Stenhelia (Delavalia) normani</i>	0,21	15	0-8	0,43	1,58	0,27
<i>Haloschizopera pontarchis</i>	0,20	14	0-4	0,40	0,98	0,17
<i>Harpacticus sp. 2</i>	0,20	14	0-8	0,40	1,40	0,24
<i>Euterpina acutifrons</i>	0,19	13	0-6	0,37	1,17	0,20
<i>Dactylopodia tsboides</i>	0,17	12	0-12	0,34	2,03	0,34
<i>Amphiascopsis sp. 2</i>	0,14	10	0-3	0,29	0,75	0,13
<i>Bulbampfiascus sp. 2</i>	0,14	10	0-10	0,29	1,69	0,29
<i>Amphiascopsis sp. 1</i>	0,13	9	0-5	0,26	0,98	0,17
<i>Laophonte sp. 3</i>	0,10	7	0-6	0,20	1,02	0,17

\* Preostale vrste so bile udeležene v vzorcih z < 0,1% relativne abundance: *Amphiascopsis sp. 3*, *Stenhelia (Delavalia) sp. 1*, *Diosaccus sp. 1*, *Cletodes limicola*, *Microsetella norvegica*, *Typhlamphiascus sp. 2*, *Enhydrosoma propinquum*, *Acrenhydrosoma perplexum*, *Harpacticus sp. 5*, *Robertsonia knoxi*.

**Tabela 1: Pregled triletnih srednjih vrednosti posameznih vrst harpaktikoidnih kopepodov.**

**Table 1: Mean abundance of harpacticoid species collected during the three year sampling.**

Taksonomski seznam vseh harpaktikoidnih vrst in njih sumarični statistični pregled podajam v tabeli 1. Iz nje je razvidno, da je bila dominantna vrsta *Bulbampfiascus inermis* s 16,3% relativne abundance. Le dve drugi vrsti (*Longipedia coronata* in *Enhydrosomella staufferi*) sta se presegli 10%, štiri vrste (*Enhydrosoma longifurcatum*, *Typhlamphiascus confusus*, *Proameira simplex* in *Ectinosoma sp. 1*) pa vsaka po približno 8% relativne gostote. Nadaljnjih deset vrst se je pojavljalo v razponu med 1 in 5%, petnajst vrst pa od 0,1-1% relativne abundance. Seznam zaključuje deset redkih vrst, vsaka pod 0,1%, ki so se pojavile nekajkrat s posameznimi osebki. Kljub dominanci vrste *Bulbampfiascus inermis* za 6% pred drugo in tretjo najpogostejšo vrsto je upadanje procentualnega deleža vrst v tabeli dokaj enakomerno. Opazimo tudi, da je prvih osem najpogostejših vrst, približno petina celote, prispevalo dobrih 80% vseh harpaktikoidnih kopepodov, zbranih v triletnem obdobju.

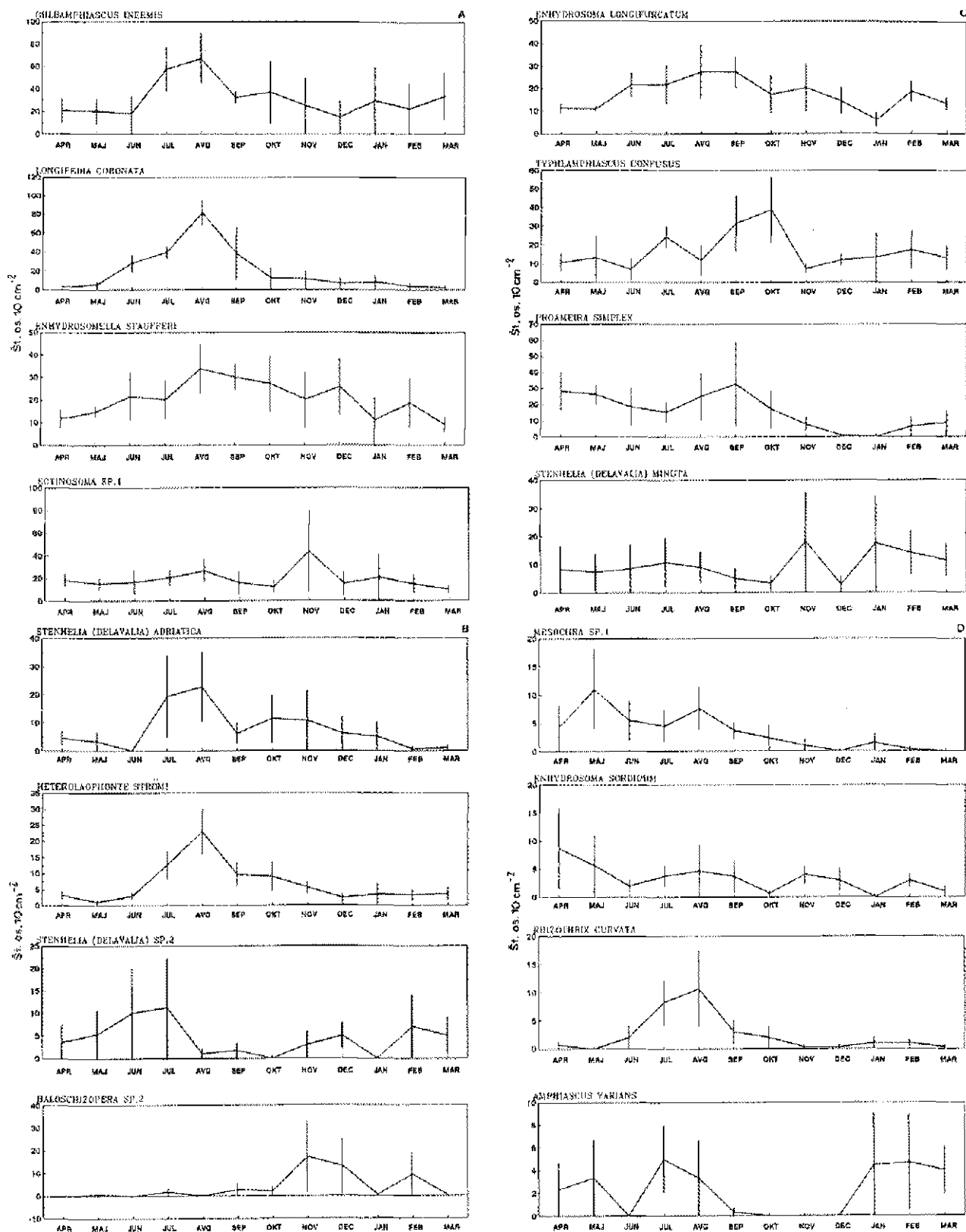
### Sezonske in večletne spremembe

Kot smo ugotovili že v prvem prispevku (Vrišer, 1996), je za srednjo triletno abundančno krivuljo značilen izrazit avgustovski maksimum, septembrski upad, jesenska stagnacija oktobra - novembra in zimsko - spomladanski minimum od decembra do maja. Triletno srednje mesečne abundančne krivulje posameznih harpaktikoidnih vrst pa so pokazale velike medsebojne razlike, tako da lahko govorimo o nekaj značilnih tipskih skupinah sezonske dinamike.

Pretežno večino kopepodne favne sestavlja skupina vrst, ki se pojavljajo vse leto, a z izrazitim **poletnim maksimumom**. To skupino, ki je najbolj oblikovala sezonsko dinamiko celotnih harpaktikoidov, sestavljajo predvsem sledeče vrste: *Longipedia coronata*, *Heterolaophonte strömi*, *Rhizothrix curvata*, *Bulbampfiascus inermis*, *Stenhelia (Delavalia) adriatica*. Pri nekaterih vrstah te skupine je bil poletni vrh manj izrazit (*Enhydrosoma longifurcatum*, *E. sordidum*, *Enhydrosomella staufferi*, *Proameira simplex*) ali pa kombiniran z manjšim jesenskim porastom števila osebkov (*Cletodes pusillus*, *Amphiascopsis sp. 2*, *Heteropsyllus sp. 3*, *Harpacticus sp. 2*).

Drugo skupino sestavljajo vseletne vrste, a z določeno dvojno **poletno - zimsko** pojavnostjo: z zvišanimi abundancami poleti (junij - julij) in pozimi (med decembrom in februarjem). Take vrste so *Amphiascus varians*, *Haloschizopera pontarchis*, *Heteropsyllus curticaudatus*, *Ameira parvula*, *Stenhelia (Delavalia) sp. 1* in *sp. 2*, *Laophonte sp. 3* in *sp. 4*, *Amphiascopsis sp. 1*, *Diosaccus sp. 1*.

Tretjo skupino sestavljajo vrste z izrazitim **jesenskim maksimumom** od septembra do novembra: *Typhlamphiascus confusus*, *Canuella furcigera*, *Euterpina acutifrons*, *Stenhelia (Delavalia) normani*, *S.(D.) minuta*,



Slika 1 a-d: Triletna srednje mesečne abundance (± SE; t.j. treh januarjev itd.) šestnajstih najštevilčnejših vrst harpaktikoidov.

Figure 1 a-d: Three-year monthly mean abundance (± SE; i.e. all three Januaries etc.) of 16 most abundant harpacticoid species.

*Ectinosoma* sp. 1, *Haloschizopera* sp. 2.

Na obrobju ostajajo vrste, katerih količinski delež je bil zanemarljiv, saj so se pojavljale le občasno - bodisi poleti (npr. *Acrenhydrosoma perplexum*, *Robertsonia knoxi*, *Dactylopodia tisburyoides*, *Ameira* sp. 1, *Typhlamphiascus* sp. 2, *Bulbamphiascus* sp. 2, *Harpacticus* sp. 5) ali le pozimi (*Enhydrosoma propinquum*, *Cletodes limicola*, *Microsetella norvegica*), vendar na podlagi zgolj nekaj primerkov ne moremo sklepati o njihovi sezonski dinamiki.

Srednje mesečne abundance triletnega obdobja šestnajstih najbolj številčnih vrst prikazujejo slike 1 a, b, c, d.

Izračun srednjih letnih abundanc harpaktikoidnih vrst (slika 2; a, b) je pokazal veliko medletno variabilnost (nihanja letnih povprečij za 50 do 100%), a tudi velike razlike med posameznimi vrstami. Pri večini obravnavanih vrst je bila največja abundanca v drugem letu opazovanj (1993 - 94), pri nekaj vrstah pa je viden trend naraščanja ali tudi upadanja. Da so bile razlike v abundančni dinamiki harpaktikoidov med posameznimi leti večje kot znotraj let, je potrdila tudi analiza variance (1 way ANOVA,  $df=2$ ,  $F=8,58$ ,  $P=0,95$ ).

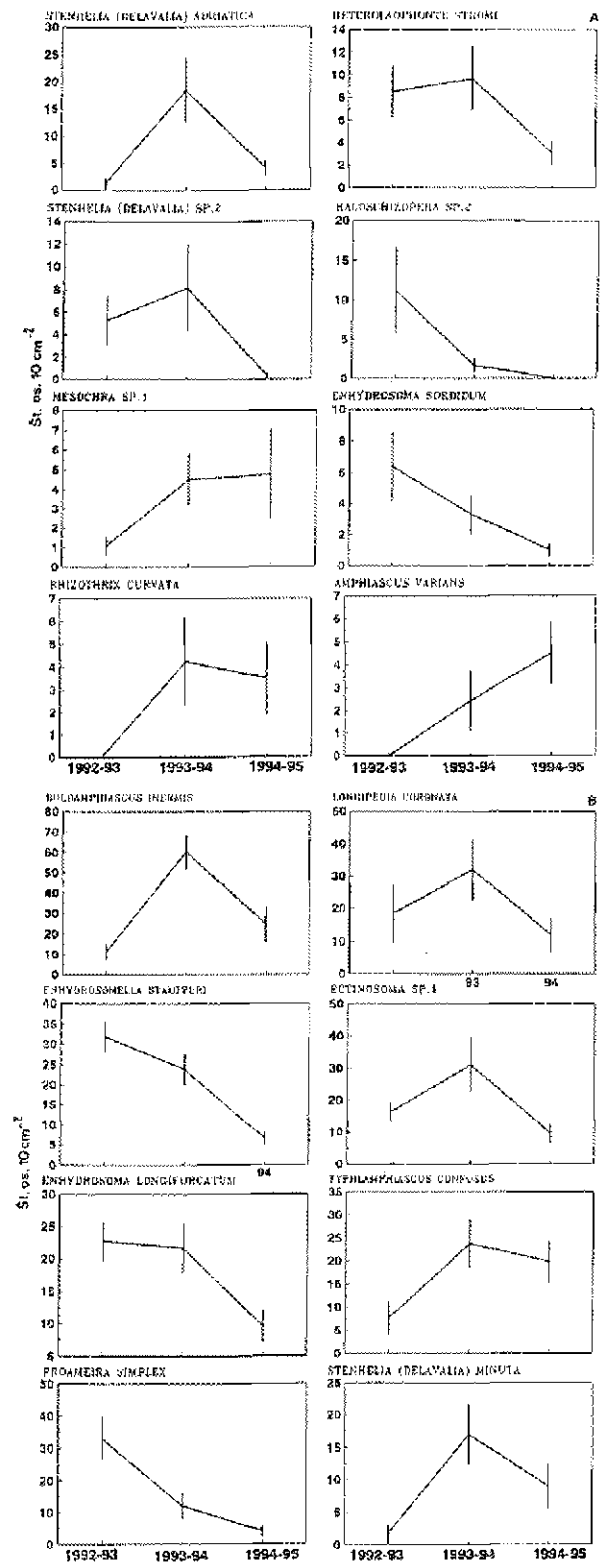
Triletna dinamika števila vrst, ki smo jih našli v vzorcih (slika 3) je dokaj podobna abundančni dinamiki harpaktikoidov. Opazimo izrazit poletni maksimum (julij - september), jesensko stagnacijo (november) in nekoliko nižje število vrst pozimi, vendar z občutnimi razlikami med posameznimi leti.

## Abundanca in ekološki dejavniki okolja

Korelacijska analiza je, enako kot pri celotni meiofauni in njenih večjih skupinah, pokazala pozitivno korelacijo harpaktikoidne abundance s temperaturo in slanostjo in negativno korelacijo z vsebnostjo kisika pridnjenega vodnega sloja. Podoben rezultat je dal tudi izračun korelacije desetih najbolj množičnih vrst harpaktikoidov iz triletnega obdobja raziskav (tabela 2).

Sočasno prepletanje nekaterih abiotskih in biotskih dejavnikov lahko kot večletne sukcesije še najbolj prikazemo na primeru dominantnega harpaktikoida *Bulbamphiascus inermis*. Triletno dinamiko temperature, kisika, gostote pridnjenega fitoplanktona (klorofil *a*) in abundanc *B. inermis* prikazuje slika 4. Pregled krivulj pokaže, da *B. inermis*, ki sicer sodi med prave poletne vrste (maksimum avgusta), po številčnosti zelo niha iz leta v leto, občasno tudi z jesenskim porastom. Opazimo menjavanje krivulj abundanc in koncentracije kisika (negativna korelacija), predvsem pa, da številčnost kopepoda sledi nihanjem gostote fitoplanktona s približno enomesečno zamudo.

Septembra 1994 je osrednji del Tržaškega zaliva prizadelo pridneno pomanjkanje kisika (termoklinska hipoksija). To se je pokazalo v meiobentosu s takojšnjim znižanjem abundance in zredčenjem števila v njem



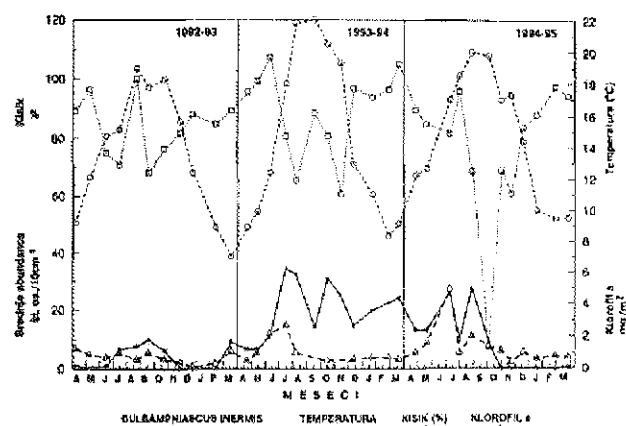
Slika 2 a, b: Srednje letne abundance ( $\pm$  SE) nekaterih vrst harpaktikoidov v triletnem obdobju 1992 - 95.  
Figure 2 a, b: Yearly mean abundance ( $\pm$  SE) of some harpacticoids during the 1992 - 95 period.

Vrsta	Temperatura	Slanost	Kisik
<i>Bulbampfiascus inermis</i>	0,40	0,32	-0,18
<i>Longipedia coronata</i>	0,69	0,01	-0,26
<i>Enhydrosomella stautleri</i>	0,43	-0,16	-0,32
<i>Ectinosoma sp. 1</i>	0,26	0,11	-0,23
<i>Enhydrosoma longifurcatum</i>	0,41	-0,09	-0,26
<i>Typhlamphiascus confusus</i>	0,37	-0,08	-0,33
<i>Proameira simplex</i>	0,07	0,24	-0,15
<i>Stenhelia (Delavalia) minuta</i>	0,02	0,26	0,05
<i>Stenhelia (Delavalia) adriatica</i>	0,38	0,04	-0,18
<i>Heterolaophonte strömi</i>	0,59	0,11	-0,29
<i>Stenhelia (Delavalia) sp. 2</i>	-0,04	0,22	-0,02
Harpacticoida	0,55	0,27	-0,28

P ≤ 0,05

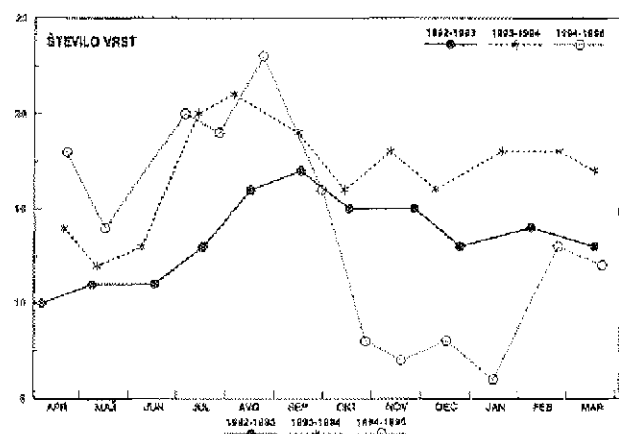
Tabela 2: Pearsonovi korelacijski koeficienti abundance vodilnih harpaktikoidov s fizikalnimi in kemijskimi parametri okolja.

Table 2: Pearson's correlation coefficients for harpacticoid species abundance with environmental physical factors.



Slika 4: Triletna primerjava temperature, vsebnosti kisika in fitoplanktona pridnena vodnega sloja z abundanco harpaktikoida *Bulbampfiascus inermis*.

Figure 4: Three year comparison of bottom - water temperature, oxygen and phytoplankton with *Bulbampfiascus inermis* abundance.



Slika 3: Število vrst harpaktikoidov (1992 - 95).  
Figure 3: Number of harpacticoid species present during 1992 - 95.

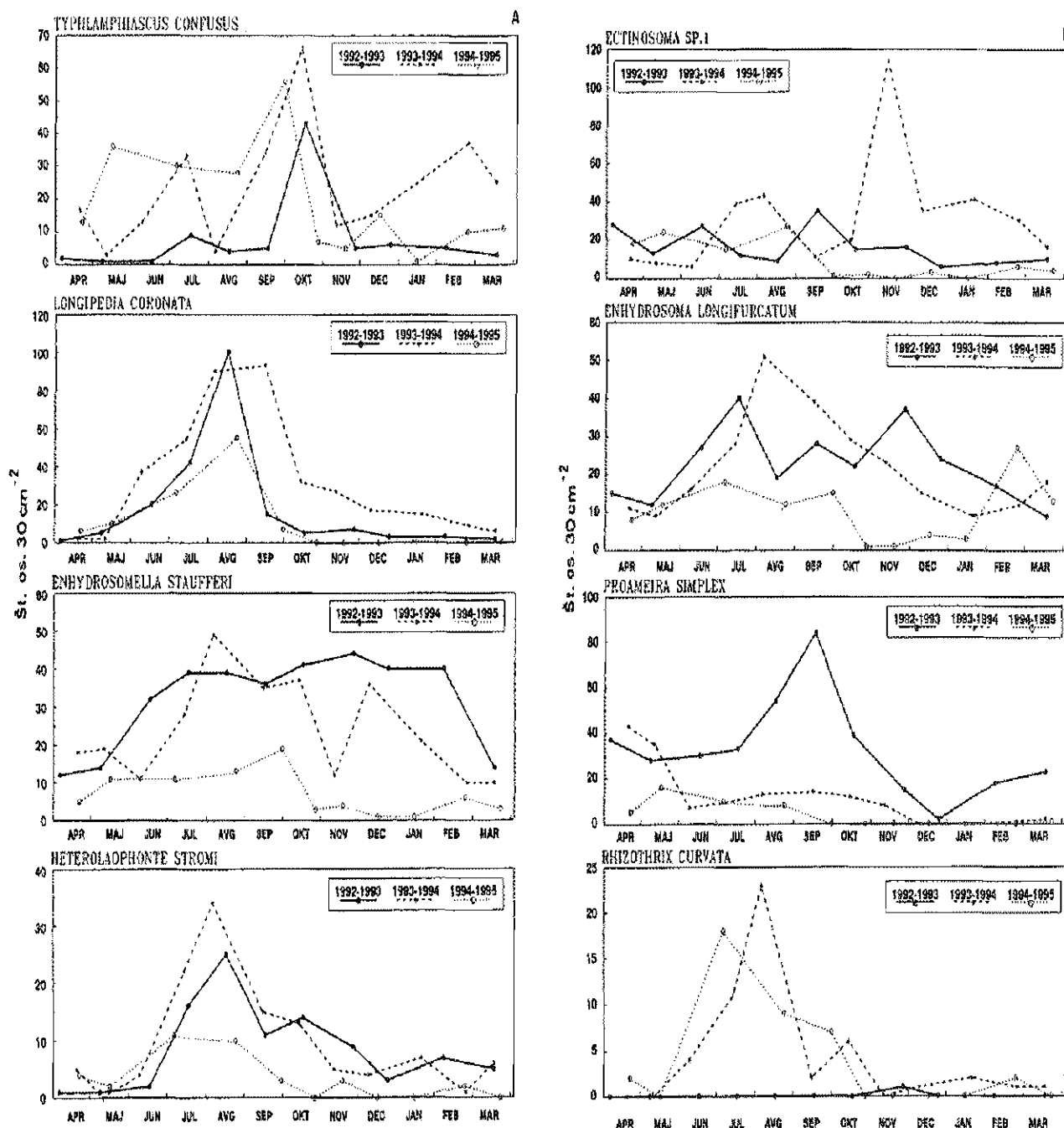
živečih vrst. Najizrazitejše posledice približno dvotedenske hipoksije so bile med harpaktikoidnimi kopepodji, katerih abundanca je padla pod običajne zimske vrednosti. To velja predvsem za nekatere od desetih najštevilčnejših vrst (slika 5; a, b), zlasti *Enhydrosomella stautleri*, *Enhydrosoma longifurcatum*, *Heterolaophonte strömi* in *Ectinosoma sp. 1*, nekoliko manj pa tudi za *Proameira simplex*, *Longipedia coronata*, in *Heteropsyllus sp. 3*. Manj opazno je bilo zmanjšanje številčnosti po hipoksiji še pri drugih sedmih vrstah: *Typhlamphiascus confusus*, *Bulbampfiascus inermis*, *Canuella furcigera*, *Stenhelia (Delavalia) minuta*, *S.(D.) adriatica*, *Heteropsyllus curticaudatus*, *Mesochra sp. 1*. Pri preostalih redkejših vrstah vpliva pomanjkanja kisika zaradi njihove zgolj občasne pojavnosti ni mogoče oceniti.

DISKUSIJA

Podobno kot pri celotni meiofauni in njenih glavnih skupinah so triletna raziskava tudi pri harpaktikoidnih kopepodjih postavile obstoječo biocenotsko opredelitev raziskovanega območja (biocenoza meljev, provinca glinasto - peščenih meljev) v nekoliko drugačno luč. Razlike so se pokazale pri sestavi vodilnih vrst, kjer so prišle bolj v ospredje nekatere druge dominantne, zlasti *Bulbampfiascus inermis*. Ta vrsta se, četudi pogosta po vsem Tržaškem zalivu, nikjer ne pojavlja s tolikšno (16%) relativno abundanco. Večletna vzorčenja so pokazala, da je raziskovano območje, zelo verjetno pa tudi celoten Tržaški zaliv, dejansko vrstno pestrejše kot smo mislili doslej, saj je posnetek avgusta 1985 (Vrišer, 1992) lahko zajel le poletni izsek iz vrstno in sezonsko nadvse spremenljive sezonske palete meiobentoških združb.

Natančnejši vpogled v sezonsko pojavnost posameznih vrst, razčlenjenih v tri glavne sezonske tipske skupine, razloži sumarično srednjo triletno abundanco krivuljo harpaktikoidov. Poletni maksimum te krivulje sestavljajo zlasti dominantne vrste iz "skupine poletnega tipa", ki tudi prispevajo daleč največ osebkov, pa tudi vrste s poletnim vrhom iz abundanco že šibkejša "poletno - zimske skupine". Maloštevilna "jesenska skupina vrst" verjetno največ prispeva k značilni jesenski stagnaciji abundance v skupni letni krivulji oktobra in novembra, medtem ko nekaj redkih "zimskih vrst" in pa nizke zimske abundance preostalih "vseletnih vrst" oblikujejo zimski del triletna krivulje.

Triletni razpon srednjih enoletnih gostot harpaktikoidov je tudi na ravni posamezne vrste in števila vrst potrdil veliko medletno variabilnost, kot se je nakazala



Slika 5 a, b: Abundančna dinamika harpaktikoidov (1992 - 95) in vpliv hipoksije septembra 1994.

Figure 5 a, b: Three year (1992 - 95) abundance of Harpacticoida and the impact of hypoxia in September 1994.

ze pri celotni meiofavni. Vsekakor so triletna opazovanja prekratka za presojo dolgoročnosti sprememb posameznih ekološko nadvse raznolikih vrst.

Tudi osnovna statistična in neposredna abundančna korelacija vodilnih harpaktikoidnih vrst s fizikalnimi,

kemijskimi in biotskimi dejavniki je pokazala podobno sorodnost kot celotna meiofavna. Medtem ko temperatura le približno in grobo "kmari" predvsem poletni reprodukcijski cikel večine vrst, je bilo gibanje vsebnosti kisika pridenega vodnega sloja skoraj zrcalno

abundancam kopepodne favne (negativna korelacija) in v časovnem oz. funkcionalnem odmiku za spremembami fitoplanktonskega klorofila. Ujemanje fitoplanktonske in kopepodne abundančne dinamike kaže na tesno trofično odvisnost harpaktikoidov od pešaške primarne produkcije. Približno enomesečna zamuda nihanj kopepodnih abundanc za fitoplanktonskimi gre najverjetneje na račun sedimentacije in razgraditve fitoplanktona v bentoški organski detrit.

Jesenska pridnena hipoksija je septembra 1994 znižala številčnost osebkov nekaterim vrstam harpaktikoidov, posledično pa tudi vsej skupini kot celoti. Obenem se je naglo znižalo število harpaktikoidnih vrst v vzorcih. Vpliv pomanjkanja kisika je bil torej na posamezne vrste izrazito različen, selektiven. To pomeni vsaj troje:

1.) Nekatere vrste z nizko abundanco osebkov so "izginile" iz vzorcev, kar se je pokazalo v znižanju števila vrst. Te vrste bi tedaj verjetno še našli v okolju, a le s povečanjem vzorca.

2.) Abundanca nekaterih številnejših vrst je občutno upadla.

3.) Abundanca številnih domnevno odpornejših vrst se ni spremenila.

Največje znižanje smo opazili pri bolj abundančnih poletnih vrstah, ki so bile v času hipoksije že sicer v fazi jesenskega upadanja. Po drugi strani pa so bile posledice hipoksije v razmerah velike večletne variabilnosti harpaktikoidnih vrst dokaj zakrite in težko opazne. Tako je npr. že vse leto 1994, torej že pred jesenjo, zbuvalo pozornost po precej nižjih abundancah harpaktikoidov kot predhodni dve leti.

## SUMMARY

*In the meiofauna sampled monthly from 1992 to 1995 in the central part of the Gulf of Trieste, the harpacticoid copepods (Harpacticoida, Copepoda) were ranked second in terms of their abundance, immediately after the leading nematods. Prevalent among the 42 species were *Bulbamphiascus inermis* with 16% and *Longipedia coronata* and *Enhydrosomella staufferi* with 10% each of relative abundance. The seasonal variability of the harpacticoids was marked particularly by the species with a distinct summer maximum, and less by the species with summer and autumn-winter peaks, which were not so abundant. A great variability in the abundance oscillations of the harpacticoids can be noted in the long run, from year to year, which is indicated by the estimates of mean annual abundance values. The comparison between the number of individuals and some abiotic and biotic ecological factors showed, in the majority of species, a positive correlation with temperature and salinity, and particularly with density of the phytoplankton in the water environment. The shortage of oxygen in September 1994 badly affected only some of the more abundant summer species, while the dominant *Bulbamphiascus inermis* and many rarer species were not affected at all.*

## LITERATURA

- Ansari Z.A. & A.H. Parulekar, 1993:** Environmental stability and seasonality of harpacticoid copepod community. *Marine Biology* 115, 279-286.
- Ceccherelli V.U. & M. Mistri 1991:** Production of the meiobenthic harpacticoid copepod *Canuella perplexa*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 68: 225-234.
- Coull B.C. & B.W. Dudley, 1985:** Dynamics of meiobenthic copepod populations: a long - term study (1973 - 1983). *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 24: 219-229.
- Coull B.C. & J.W. Fleeger, 1977:** Long - term temporal variation and community dynamics of meiobenthic copepods. *Ecology* 58: 1136-1143.
- Coull B.C. & W.B. Vernberg, 1975:** Reproductive periodicity of meiobenthic copepods: Seasonal or continuous? *Marine Biology* 32, 289-293.

- Gee J.M. & R.M. Warwick, 1984:** Preliminary observations on the metabolic and reproductive strategies of harpacticoid copepods from an intertidal sandflat. *Hydrobiologia* 118, 29-37.
- Harris R.P., 1972:** Seasonal changes in population density and vertical distribution of harpacticoid copepods on an intertidal sand beach. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* 52, 493-505.
- Harris R.P., 1973:** Feeding, growth, reproduction and nitrogen utilization by the harpacticoid copepod, *Tigriopus brevicornis*. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* 35, 785-800.
- Nodot C., 1976:** Cycles biologiques de quelques especes de copepodes harpacticoides psammiques. *Tethys* 8(3), 241-248.
- Vrišer B., 1992:** Meiofavna južnega dela Tržaškega zaliva III. Favna in združbe harpaktikoidov (Copepoda: Harpacticoida). *Biol. vestn.* 40, 2: 89-106.
- Vrišer B., 1996:** Sezonska dinamika in variabilnost meiofavne v Tržaškem zalivu: triletna raziskava. *Annales* 9 (Series *Historia Naturalis* 3) 45-52.