

**CENTRO DE INVESTIGACION CIENTIFICA Y DE
EDUCACION SUPERIOR DE ENSENADA**

**VARIACION DIA-DIA DE LA TASA DE PASTOREO
ZOOPLANCTONICO FRENTE A BAJA,
CALIFORNIA, MEXICO.**

**T E S I S
MAESTRIA EN CIENCIAS**

JORGE GARCIA PAMANES

Ensenada, B. C., Enero de 1989.

RESUMEN de la tesis de JORGE GARCIA PAMANES, presentada como requisito parcial para la obtención del grado de MAESTRO en CIENCIAS en OCEANOLOGIA con opción en ECOLOGIA MARINA. Ensenada, Baja California, México, Enero de 1989.

VARIACION DIA-DIA DE LA TASA DE PASTOREO ZOOPLANCTONICO
FRENTE A BAJA CALIFORNIA, MEXICO.

Resumen aprobado por:



DR. J. RUBEN LARA LARA
Director de Tesis

En una estación localizada a 5 km al suroeste de Punta Banda, B.C., se efectuaron muestreos para realizar experimentos de pastoreo por zooplancton, utilizando carbono-14 como trazador del 26 de Junio al 10 de Julio de 1986. La mayor biomasa zooplanctónica medida fue de 105.4 mg m^{-3} (peso seco) y la menor de 6.7 mg m^{-3} . El grupo dominante fue el de los copepodos, siendo las especies dominantes Calanus pacificus y Acartia tonsa. Las tasas promedio de filtración y pastoreo específico variaron día a día, las tasas de C. pacificus se encontraron dentro del intervalo de 2.5 a $51.4 \text{ ml cop}^{-1}\text{día}^{-1}$ y 0.4×10^3 a $8.6 \times 10^3 \text{ h}^{-1}$ respectivamente; mientras que las de A. tonsa variaron entre 1.4 a $263.0 \text{ ml cop}^{-1}\text{día}^{-1}$ y 0.2×10^3 a $43.8 \times 10^3 \text{ h}^{-1}$, respectivamente.

Los eventos de surgencia que ocurrieron durante el periodo de muestreo influyeron fuertemente sobre las tasas de filtración y pastoreo específico, coincidiendo tasas bajas con alta variabilidad durante los afloramientos y tasas altas poco variables durante la fase de relajamiento. Nuestros resultados muestran que C. pacificus se alimenta preferentemente durante la noche, con las mayores tasas de filtración y pastoreo específico ocurriendo entre las ocho de la noche y la media noche y las tasas más bajas a mediodía.

El consumo de carbono por la comunidad zooplanctónica fue bajo, encontrándose entre el 0.2 y el 7.2 % de la producción primaria de los primeros 5 m de la columna de agua (50 % de 10), o del 0.4 al 24.7 % de la producción primaria de la fracción mayor de $8 \mu\text{m}$, aunque podría ser hasta un 68 % mayor si los resultados de la variación diurna son aplicables para toda la serie muestreada.

Las variaciones tan grandes de las tasas de filtración y pastoreo específico, de un día para otro, ponen de manifiesto la necesidad de generar series de tiempo sobre el proceso de pastoreo, si realmente queremos entender la influencia del medio ambiente en el proceso de alimentación del zooplancton para estimar el consumo del segundo nivel trófico y finalmente elaborar presupuestos de carbono de un ecosistema.

CENTRO DE INVESTIGACION CIENTIFICA Y DE EDUCACION SUPERIOR
DE ENSENADA

DIVISION DE OCEANOLOGIA
DEPARTAMENTO DE ECOLOGIA

VARIACION DIA-DIA DE LA TASA DE PASTOREO ZOOPLANCTONICO
FRENTE A BAJA CALIFORNIA, MEXICO.

TESIS

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

JORGE GARCIA PAMANES

Ensenada, B.C., Enero de 1989

TESIS APROBADA PARA SU DEFENSA POR:



Dr. José Rubén Lara Lara, Director del Comité



M.C. Gregory Hammann, Miembro del Comité



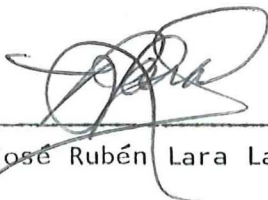
M.C. Gilberto Gaxiola Castro, Miembro del Comité



M.C. Francisco Suárez Vidal, Miembro del Comité



M.C. Gilberto Gaxiola Castro, Jefe del Departamento de Ecología



Dr. José Rubén Lara Lara, Director de la División de Oceanología



M.C. Cuauhtémoc Nava Button, Director Académico

Tesis presentada en Enero 21, 1989

DEDICATORIA

A mis Padres

A Angélica por su apoyo y comprensión

A mis hijos Jorge Ivan y Luis René, por el tiempo que dejamos de compartir

A mis hermanos

AGRADECIMIENTOS

Al Dr. J. Ruben Lara Lara por su orientación y sugerencias durante la realización de este trabajo

A los integrantes del comité de tesis por sus acertadas críticas en la revisión del manuscrito

Al CICESE

Al CONACYT

A Juan y Martin por su valiosa ayuda en el trabajo de campo

A todas aquellas personas que de alguna forma colaboraron en la realización de este trabajo

CONTENIDO

	Página
I. INTRODUCCION	1
II. MATERIALES Y METODOS	9
II.2 Area de estudio	9
II.2 Métodos de campo	9
II.3 Métodos de laboratorio	12
II.4 Procesamiento de datos	15
III. RESULTADOS	18
III.1 Temperatura	18
III.2 Biomasa y composición zooplanctonica	18
III.3 Experimentos de pastoreo	26
IV. DISCUSION	37
V. CONCLUSIONES	49
LITERATURA CITADA	51
ANEXO I	58
ANEXO II	59
ANEXO III	60
ANEXO IV	61

LISTA DE FIGURAS

Figura		Página
1	Localización geográfica del area de estudio □, de la estación de muestreo 0 y del termógrafo T .	10
2	Registro continuo de temperatura (°C) a 4 m de profundidad y aproximadamente a 100 m de la costa en Punta Banda, B.C.	19
3	Comparación de la abundancia de <u>Calanus pacificus</u> (—) y <u>Acartia tonsa</u> (----) y la biomasa zooplanctónica (++++ total (peso seco)).	22
4	Variación del promedio diario de la tasa de filtración de <u>Calanus pacificus</u> (a) y <u>Acartia tonsa</u> (b) durante el periodo de muestreo. Las barras indican el intervalo de confianza al 97 %.	27
5	Variación del promedio diario de la tasa de pastoreo específico de <u>Calanus pacificus</u> (a) y <u>Acartia tonsa</u> (b) durante el periodo de muestreo. Otros comentarios como en la figura 4.	29
6	Variación diurna de la tasa de pastoreo específica (a) y tasa de filtración individual (b) para <u>Calanus pacificus</u> y de la tasa de pastoreo de la comunidad (c) en incubaciones de 30 minutos cada 4 horas.	33
7	Comportamiento de la clorofila a (mg m^{-3}) (—) y de la biomasa (mg C m^{-3}) (---) (a) y de la producción primaria ($\text{mg C m}^{-3} \text{d}^{-1}$) (b) en los primeros 5 m de la columna de agua. El consumo de carbono ($\text{mg C m}^{-3} \text{d}^{-1}$) (c) y el porcentaje (%) de la producción primaria consumido por el zooplancton herbívoro (d), durante el periodo de estudio.	35

LISTA DE TABLAS

Tabla	Página
I Variación diaria de la biomasa zooplanctónica frente a Punta Banda, B.C.	21
II Abundancia (org m^{-3}) de la comunidad zooplanctónica frente a Punta Banda, B.C.	23
III Composición cuantitativa (org m^{-3}) del grupo de los copepodos.	25
IV Promedio diario de la tasa de pastoreo de la comunidad (h^{-1}).	30
V Consumo de carbono por el zooplancton herbívoro durante el periodo de estudio.	34
VI Comparación de las tasas de filtración individual reportadas en la literatura y las obtenidas en este estudio.	41

VARIACION DIA-DIA DE LA TASA DE PASTOREO ZOOPLANCTONICO
FRENTE A BAJA CALIFORNIA, MEXICO.

I. INTRODUCCION.

A partir del concepto de dinámica trófica propuesto por Lindemann en 1942, proliferan las investigaciones tendientes a evaluar las cantidades de materia y energía que fluyen a través de las redes alimenticias en el medio marino. Los ecosistemas marinos presentan ciertas particularidades en sus procesos energéticos; siendo estos sistemas menos productivos que los terrestres, aunque no obstante, reporten una mejor eficiencia en la transferencia de energía de un nivel trófico al siguiente (Steele, 1974).

Dentro de este esquema, los organismos herbívoros del zooplancton marino juegan un papel muy importante por consumir grandes cantidades de fitoplancton (por ejemplo, del 30-50 % de su peso corporal por día; Raymont, 1980). Además de que sus productos de excreción ayudan a regenerar los nutrientes que el fitoplancton requiere para su crecimiento, asimismo son fuente de alimento para otros organismos del plancton y del necton, y finalmente, sus excretas al sedimentarse constituyen una fuente de alimento para los organismos de las poblaciones bentónicas (Steele, 1974; Walsh, 1976; 1981; Joiris et al., 1982).

Para comprender el papel del zooplancton herbívoro y modelar sus actividades en el ecosistema marino, se requieren mediciones precisas de las tasas de pastoreo ejercidas sobre las poblaciones naturales de fitoplancton. Es también primordial conocer los efectos de los diferentes factores bióticos y abióticos sobre estas tasas de pastoreo

La mayoría de los estudios sobre pastoreo en el medio acuático, se han apoyado en mediciones de las tasas de filtración de algunas especies de herbívoros, por lo regular Daphnia en sistemas de agua dulce y Calanus en el medio marino. En general, los experimentos se han realizado en condiciones de laboratorio usando monocultivos o mezclas artificiales de fitoplancton como alimento (i.e., Parsons et al., 1969; Paffenhofer, 1971; Frost, 1972; 1975 ; Marin et al., 1986). Los resultados de tales estudios, si bien han permitido profundizar en el conocimiento del comportamiento alimenticio de algunas especies herbívoras de importancia por su gran abundancia, no han arrojado cifras reales en cuanto al trabajo de pastoreo que estas especies llevan a cabo en el medio natural y mucho menos reflejan la cantidad de fitoplancton consumido por las poblaciones naturales del zooplancton.

En experimentos realizados en laboratorio, cada vez resulta más evidente que una serie de factores influyen en el proceso de alimentación, como son: el tamaño y estadio del

herbívoro, la concentración y tamaño de las partículas de alimento (Conover, 1956; Parsons y LeBrasseur, 1970; Frost, 1972), la temperatura, la naturaleza química del alimento (Friedman y Strickler, 1975; Poulet y Marzot, 1978), la historia alimenticia previa (Conover, 1980), etc. Sin embargo, en el medio natural es muy difícil diferenciar los efectos de cada uno de ellos.

El método más utilizado en los estudios de pastoreo en el medio natural ha sido el conteo de material particulado mediante el uso de contadores electrónicos de partículas (Coulter Counter) en muestras de fitoplancton natural o cultivado, con una o varias especies seleccionadas de copepodos. El efecto de pastoreo se deduce por comparación con abundancias de fitoplancton en contenedores control, de los cuales se ha removido el zooplancton, por ejemplo, las investigaciones de Parsons et al. (1969), Poulet (1973), Dagg y Turner (1982). El hecho de que el contador no discrimine entre partículas orgánicas (fitoplancton, detritus) y partículas inorgánicas, conduce a una sobrestimación de la tasa de pastoreo (Harbison y McAlister, 1980; Deason, 1980; Roman y Rublee, 1980).

Los experimentos efectuados in situ ofrecen una alternativa más realista para estimar las tasas de pastoreo. Estos están basados en el empleo de marcadores, como la

clorofila a y los radiotrazadores (Adams y Steele, 1966). La clorofila a, como un marcador natural, y sus productos de degradación en el intestino del herbívoro, pueden cuantificarse por medio del método de fluorescencia para conocer la cantidad de fitoplancton que el organismo ha ingerido recientemente (Lorenzen, 1976; Mackas y Bohrer, 1976; Boyd et al., 1980). Sin embargo, existen problemas debido a que los organismos pueden ingerir clorofila ya degradada naturalmente en el medio marino; además existe incertidumbre en cuanto a la rapidez con que se degrada la clorofila en el tracto digestivo de los organismos (Kiorboe et al., 1985; Wang y Conover, 1986).

Una de las técnicas más eficaces para realizar estudios de nutrición en general y del pastoreo en particular, es aquella que emplea radiotrazadores de actividad específica, como son el carbono y el fósforo radioactivos, mismos que son componentes de todos los sistemas vivientes (por ejemplo los estudios de: Rigler, 1961; Sorokin, 1966; Daro, 1978; Roman y Rublee, 1980). El carbono-14 es el elemento que generalmente se usa como trazador, aunque Haney (1971, 1973) y Haney y Hall (1975) han empleado levadura marcada con fósforo-32 para determinar pastoreo en poblaciones zooplanctónicas en lagos.

La técnica del carbono-14 fue introducida por vez primera en hidrobiología por Steeman Nielsen (1952), para la estimación de producción primaria en los océanos. La medición de tasas de

filtración por conteo de actividad radioactiva en herbívoros, se inició con muestras de nanoplancton incubadas con carbono-14 (Nauwereck, 1959; Sorokin, 1966). Sin embargo, muchos de los primeros estudios no contenían resultados confiables debido a la posibilidad de reciclaje del isótopo, como resultado de la excreción de los organismos del zooplancton después de periodos experimentales muy largos (Conover y Francis, 1973).

Para evitar los problemas del reciclamiento, Conover y Francis (1973) han sugerido periodos experimentales cortos (1 a 2 hr); o el empleo de modelos de tres compartimentos, midiendo el flujo del C-14 a través del agua-fitoplancton-zooplancton (Conover y Francis, 1973; Daro, 1978; Roman y Rublee, 1981); o estimando la cantidad de fitoplancton desaparecido y la velocidad de aparición de C-14 en copepodos y en carbono orgánico e inorgánico disuelto (Copping y Lorenzen, 1980), cuando se emplean periodos de incubación mas largos.

La gran cantidad de factores que influyen sobre el proceso de pastoreo y la diferencia entre los resultados obtenidos en laboratorio y los obtenidos en el campo llevaron a Wang y Conover (1986) a considerar que ...Debido a que el medio ambiente marino es muy complejo y variable y a que el estado fisiológico de los animales puede diferir de un tiempo a otro y de individuo a individuo, cualquier intento de estimar las

tasas o razones de ingestión en el campo utilizando parametros obtenidos en experimentos de laboratorio es riesgo. Siendo la mejor alternativa la medición de la actividad alimenticia directamente e in situ... especialmente en zonas de alta productividad y dinamismo como son las areas de surgencia. Los pocos estudios realizados en estas zonas (Walsh,1976; Walsh y Whitley, 1977; Walsh et al., 1980; Dagg et al.,1980; Boyd y Smith,1983; Cox et al.,1983) sugieren que los procesos de pastoreo en este medio son afectados no solo por los factores ya mencionados (temperatura del agua, tamaño del alimento, estado fisiológico, etc.) sino que existe toda una serie de factores que no se habian considerado como: advección, patrones de migración, intermitencia en la alimentación (Boyd et al., 1980), estado de la surgencia, distancia de la costa (Boyd y Smith, 1983), etc.

Los resultados obtenidos en variaciones diurnas de las tasas de pastoreo reflejan cierta periodicidad en el proceso de alimentación (Boyd y Smith,1980; Kiorboe et al.,1985; Watras et al.,1985), lo cual permite suponer que asi como ocurren cambios diurnos en el proceso de alimentación deben presentarse tambien cambios de un día para otro, por lo cual se hace necesario generar series de tiempo del proceso de pastoreo para conocer estas variaciones y tratar de esclarecer si los cambios son debidos a alteraciones de los parametros biológicos o fisiológicos o a la variabilidad del medio ambiente. Midiendo

las tasas reales de pastoreo en el medio natural podremos conocer la importancia relativa de estos procesos para entender mejor la dinamica de la cadena alimenticia.

El estudio de los procesos de pastoreo en el océano se ha visto obstaculizado por un sin número de dificultades técnicas para su correcta medición. Sin embargo, el método de radiotrazadores de actividad altamente especifica se proyecta como una metodolgia lo suficientemente sensible, de fácil manejo, de aplicación in situ, y susceptible de ampliar su uso a una técnica rutinaria en las investigaciones marinas, la cual permitirá contar a mediano plazo con datos suficientes y comparables para poder evaluar los presupuestos de carbono del ecosistema en su conjunto.

En México los estudios de zooplancton han sido a nivel de evaluaciones de biomasa y de analisis y estructura de la comunidad. Por primera ocasión se plantea aqui una investigación sobre los procesos de pastoreo por zooplancton en aguas costeras Mexicanas.

En esta investigación se utilizó la técnica del carbono-14, como ha sido descrita por Chmyr (1967) y modificada por Lara Lara (1983), para estimar las tasas de pastoreo de las poblaciones zooplanctonicas de un area adyacente a Punta Banda, B.C. El presente estudio forma parte de un proyecto general,

el cual pretende obtener información sobre la influencia de los efectos de surgencia sobre las producciones primaria y secundaria de las aguas adyacentes a Baja California.

El objetivo principal de esta investigación fue estimar las tasas de pastoreo de las poblaciones de zooplancton en las aguas adyacentes a Punta Banda, B.C., mediante la técnica de radiotrazadores, a través de experimentos en una serie de tiempo de 14 días durante el verano de 1986.

Los objetivos puntuales fueron los siguientes:

1o. Estimar la biomasa y abundancia de la comunidad zooplanctónica durante el periodo de estudio.

2o. Determinar las tasas de pastoreo para las especies dominantes del zooplancton herbívoro durante este periodo.

3o. Evaluar la tasa de pastoreo total para la comunidad del zooplancton herbívoro.

4o. Estimar la magnitud de la variabilidad (día a día) de las tasas de pastoreo durante el muestreo.

5o. Estimar en forma preliminar el consumo de carbono por el zooplancton herbívoro durante el periodo de muestreo.

II. MATERIALES Y METODOS.

II.1 Area de estudio.

Punta Banda se encuentra en la costa oeste de la península de Baja California, localizandose a los $31^{\circ}40'$ de latitud norte y $116^{\circ}45'$ de longitud oeste, en la frontera sur de la Bahía de Todos Santos, B.C. (Fig.1). Estudios previos realizados por Cota (1971) y Chávez García (1975) señalan esta area como una zona de surgencias intensas, las cuales ocurren a través de todo el año con intensidad variable, con épocas de afloramiento más intenso en primavera y verano. La distribución de los parametros fisico-químicos, tasa de producción primaria y abundancia fitoplanctonica para este periodo, fueron reportados por Gonzalez Morales (1988).

II.2 Métodos de campo.

Durante el verano de 1986 se realizaron experimentos diarios de pastoreo en una serie de tiempo de 14 días, del 27 de Junio al 10 de Julio. Los muestreos de las poblaciones zooplanctonicas se hicieron en una estacion frente a Punta Banda B.C., aproximadamente 5 km mar afuera (Fig.1).

Se hicieron determinaciones de temperatura mediante un termógrafo (Peabody Ryan modelo J 90 con presición de $\pm .5^{\circ}\text{C}$)

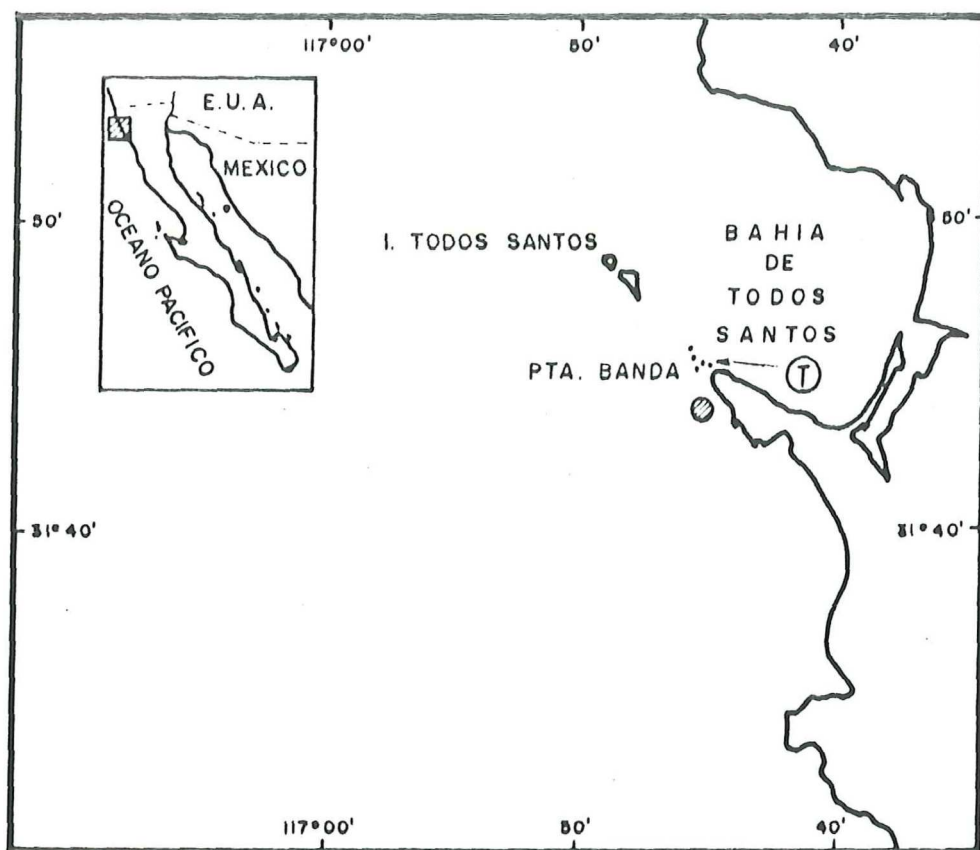


Figura 1.- Localización geográfica del área de estudio $\square$,
de la estación de muestreo 0 y del termógrafo T.

de registro continuo instalado en los islotes de Punta Banda a 4 m de profundidad, y registró la temperatura del 14 de Junio al 31 de Julio. La abundancia y biomasa del zooplancton se determinó mediante lances doble oblicuos desde 150 m de profundidad utilizando una red con luz de malla de 333 μ m equipada con flujómetro, con una boca de 0.45 X 0.45 m. La biomasa se determinó como volumen desplazado, peso húmedo, peso seco y peso libre de cenizas siguiendo las técnicas descritas por Beers (1976).

Para cada experimento se efectuaron dos arrastres para coleccionar el zooplancton con la red antes descrita. Se preservó una de las muestras para estimaciones de abundancia, biomasa y análisis de la estructura de las poblaciones del zooplancton. Los organismos colectados en el segundo arrastre se mantuvieron vivos para realizar los experimentos de pastoreo. Las muestras se mantuvieron en la obscuridad en una hielera para evitar alteraciones fisiológicas causadas por los cambios de temperatura y luz durante su transporte al laboratorio. Los experimentos se iniciaron aproximadamente cuatro horas después de efectuada la colecta.

Para cada experimento de pastoreo se emplearon dos depósitos de plástico transparente de 9.5 l cada uno, se llenaron con ocho litros de agua conteniendo una muestra de la comunidad de fitoplancton natural, colectada a través de la

zona eufótica mediante botellas Niskin de 5 l a las profundidades de 0, 10, 20, 30, 50, 75 y 100 m. De cada una de las botellas se tomaron 1.25 l de agua para obtener una muestra compuesta. Previamente se filtró el agua con una malla Nitex de 150 μ m para separarla del macrozooplancton.

II.3 Metodos de Laboratorio.

La abundancia zooplanctónica se determinó mediante conteos con un microscopio estereoscópico.

Diariamente (24 horas previo a la experimentación) uno de los depositos de agua conteniendo a la comunidad fitoplanctonica se conservó sin agregar C-14 como control, mientras que el otro se inoculó con 320 μ Ci de $\text{NaH}^{14}\text{CO}_3$ (40 μ Ci/l), para utilizarlo como alimento para el zooplancton el proximo día. Ambos recipientes se incubaron bajo luz artificial (luz de día 75 W) durante 24 horas despues de la inoculación, con C-14, en un cuarto con temperatura controlada ($18 \pm .5^\circ\text{C}$), para permitir la fijación del carbono-14 por el fitoplancton.

La muestra de zooplancton se dejó reposar 10 - 15 minutos y posteriormentes se procedió a separar los organismos nadantes con una pipeta. El zooplancton fue transferido a un matraz (2 l) con una pipeta para eliminar la mayor cantidad posible de

fitoplancton no marcado con C-14.

A cada botella experimental (polietileno transparente de boca ancha, 250 ml de capacidad) se le agregaron 200 ml del fitoplancton marcado con C-14 y con una pipeta se añadieron aproximadamente 20 organismos del zooplancton (principalmente el estadio copepodito V de Calanus pacificus organismo predominante durante el periodo de muestreo). Las botellas se colocaron dentro de tubos de ABS para mantenerlas en obscuridad y se efectuó el experimento de pastoreo en una cámara de incubación la cual mantuvo las botellas en agitación (1-3 rpm), necesaria para evitar el asentamiento del fitoplancton y del zooplancton en las botellas. La cámara de incubación se encontraba dentro de un cuarto que mantenía la temperatura a $18 \pm .5^{\circ}\text{C}$.

Las botellas experimentales se sacaron de la cámara de incubación a intervalos determinados de tiempo (0, 0.25, 0.50, 0.75, 1, 1.5 y 2 horas) posteriores al inicio del experimento. Después de cada periodo de incubación, el zooplancton se recuperó filtrando la muestra a través de un filtro Nitex de $150\ \mu\text{m}$. El zooplancton retenido en el filtro se lavó con agua destilada y se guardó en una caja de Petri, congelándose para su posterior análisis.

Para evaluar la adsorción de $\text{NaH}^{14}\text{CO}_3$ sobre la superficie de

los organismos zooplanctónicos, se efectuaron controles poniendo una muestra de zooplancton (20 org.) en agua superficial filtrada (filtro Millipore de $0.2 \mu\text{m}$), para remover el fitoplancton, y agregando $10 \mu\text{Ci}$ de $\text{NaH}^{14}\text{CO}_3$. Las botellas se incubaron en la cámara de pastoreo. Se realizaron dos controles a intervalos discretos de tiempo (1 y 2 horas). Al final se filtró el zooplancton por el método descrito anteriormente.

Los cambios a través del tiempo en la actividad del C-14 del fitoplancton, sin zooplancton presente, se probó en dos experimentos control a intervalos de 1 y 2 horas. Se incubó y se procedió por el método descrito anteriormente.

Paralelo al experimento anterior se llevó a cabo, en una sola ocasión los días 5 y 6 de Julio, otro experimento en el cual se incubó zooplancton durante media hora cada cuatro horas, hasta completar un ciclo de 24 hs, para este experimento se mantuvo a los organismos bajo luz artificial constante (luz de día, 75 W) y a una temperatura de $18 \pm .5^\circ \text{C}$. Las incubaciones se efectuaron según las técnicas descritas anteriormente.

A partir de cada filtro conteniendo el zooplancton se seleccionaron cinco individuos de cada una de las especies dominantes por medio de un microscopio estereoscópico y se

colocarón en frascos de centelleo de 20 ml. Previo al análisis de la actividad del C-14 en el zooplancton, los animales fueron solubilizados por 24 horas con un solvente orgánico para tejidos (Omnisol). Posteriormente se determinó la actividad del C-14 en el zooplancton mediante un contador de centelleo líquido (Beckman modelo LS 1801), en la Institución de Oceanografía Scripps, en la Jolla California.

II.4 Procesamiento de Datos.

La tasa de pastoreo específico, se define como la cantidad de fitoplancton ingerido por el zooplancton, por fitoplancton disponible, por unidad de tiempo. Esta fue calculada para cada una de las especies más abundantes del zooplancton, mediante la fórmula propuesta por Haney (1973):

$$g = a / (p)(h)(v)$$

donde, g = tasa de pastoreo individual (h^{-1}),

a = desintegraciones por minuto (dpm) por animal,

p = dpm por mililitro de suspensión de fitoplancton,

h = horas de alimentación,

v = volumen total de la botella experimental (ml).

La tasa de pastoreo de la comunidad total del zooplancton, es decir, el pastoreo realizado por todos los organismos que se encuentran en la muestra, se calculó por la fórmula propuesta por Haney (1973):

$$G = z / (t)(h)$$

donde, G = tasa de pastoreo de la comunidad (h^{-1}),

z = dpm del zooplancton total,

t = dpm del fitoplancton total.

Finalmente, la tasa de filtración, es decir, el volumen de agua aspirado por animal por día, se calculó de acuerdo a la siguiente fórmula (Haney, 1973):

$$f = (a)(24) / (p)(h)$$

donde, f = tasa de filtración ($ml \text{ animal}^{-1} \text{ día}^{-1}$).

También se puede utilizar: $f = (g)(v)$

Para los calculos tanto de las tasas de filtración como las del pastoreo específico y de la comunidad se utilizó el valor promedio de los dpm del carbono-14 obtenidos durante las dos horas de incubación de las muestras.

Para calcular el consumo de carbono por la comunidad de herbívoros, se utilizaron los datos del contenido de clorofila a promedio en la columna de agua (0 - 100 m) y la producción primaria en los primeros 5 m de la columna de agua (50 % I_0), obtenidos por Gonzalez Morales (1988) y los datos de las tasas de filtración generadas en este estudio. Para transformar clorofila a a carbono se utilizó una razón C:Cla de 30 (Strickland, 1960). Las tasas de filtración de C. pacificus y A. tonsa empleadas fueron el valor promedio diario y para las larvas de briozoarios y eufáusidos y de los eufáusidos adultos, se tomó el valor promedio de las tasas de filtración obtenidas

los días 29 de Junio y 1 de Julio, asumiendolas como constantes para todo el periodo de experimentación.

III. RESULTADOS.

III.1 Temperatura.

La temperatura superficial obtenida del registro del termógrafo (Fig. 2), indica que ocurrieron tres máximos y tres mínimos alternados. El primer máximo (20.0°C) se presentó el 26 de Junio, observandose a continuación un descenso rápido en la temperatura que llegó al valor más bajo registrado (12.5°C) el 28 de Junio, de aquí, se presentó un incremento paulatino hasta llegar al segundo máximo (19.0°C) el día 3 de Julio. A continuación ocurrió una caída brusca de la temperatura que alcanzó el segundo mínimo (14.4°C) el día 4 de Julio, nuevamente se incrementó la temperatura hasta llegar al tercer máximo (18.8°C) el 8 de Julio, en seguida se observaron altibajos pero siempre manteniendo una tendencia a la baja, presentandose el tercer mínimo (13.4°C) el día 11 de Julio.

Se consideró que ocurrió un evento de surgencia los días caracterizados en el termograma (Fig. 2) por un descenso brusco de la temperatura (27-28 de Junio y 4 y 10 de Julio) y como fase de relajamiento, el periodo durante el cual existe un incremento paulatino de la temperatura (del 29 de Junio al 3 de Julio y del 5 al 9 de Julio).

III.2 Biomasa y composición zooplanctonica.

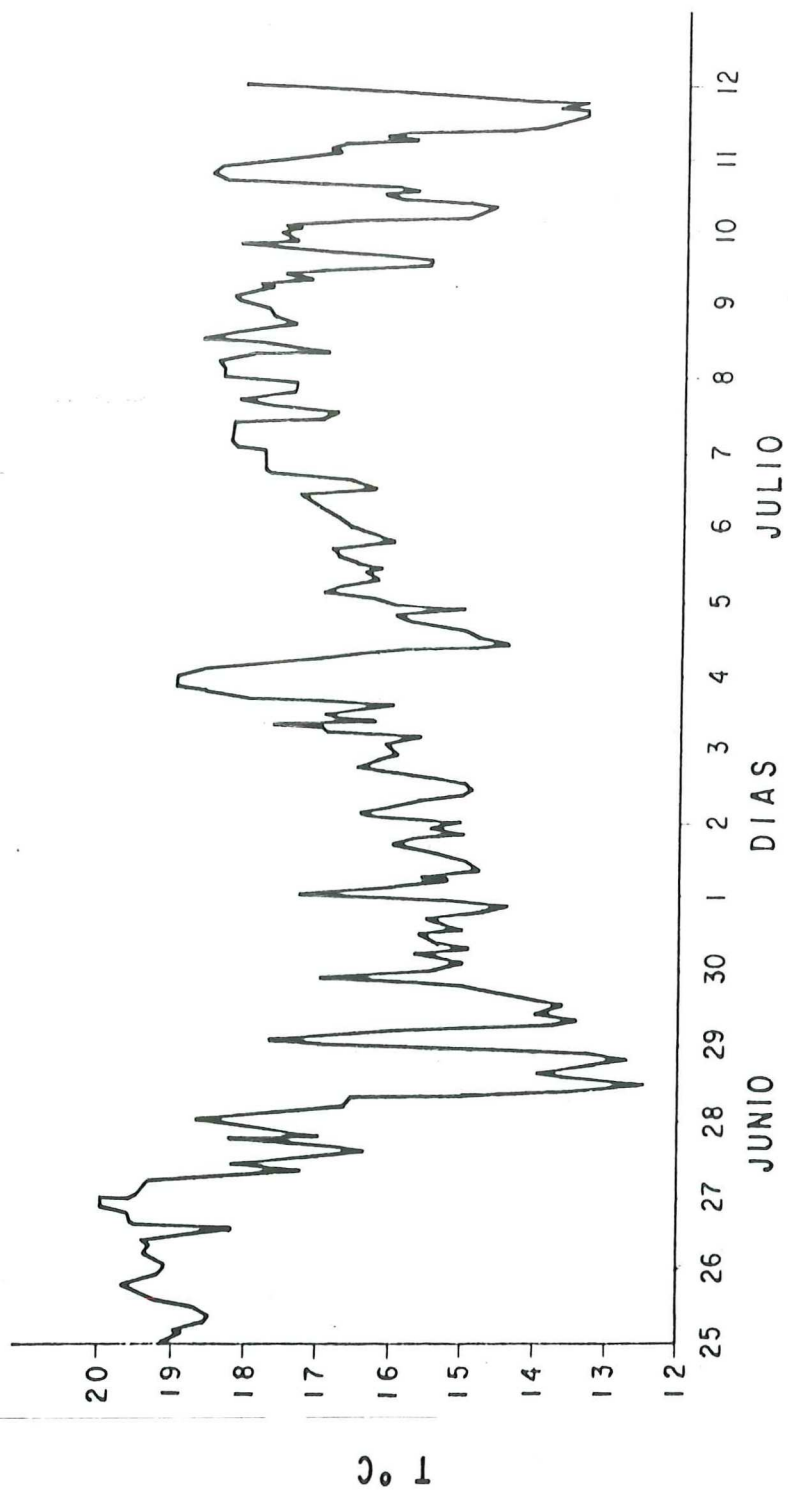


Figura 2.- Registro continuo de temperatura ($^{\circ}\text{C}$) a 4 m de profundidad y aproximada - mente a 100 m de la costa en Punta Banda, B. C.

En general, las cuatro formas en que se determinó la biomasa presentaron el mismo comportamiento, presentando los coeficientes de variación (C.V.) valores al rededor del 100 % (tabla I, Fig. 3). De un valor mínimo de 7.9 mg $\bar{m}^3$ peso seco el día 26 de Junio, se incrementó al máximo valor registrado 105.4 mg $\bar{m}^3$ peso seco el 29 de Junio, a partir del cual hubo un descenso, manteniendose los valores muy estables hasta el día 4 de Julio en donde se presentó un mínimo de 7.5 mg $\bar{m}^3$ peso seco, a continuación durante los días 5 y 6 de Julio se observó un leve incremento para registrarse en seguida el valor más bajo de todo el periodo de muestreo 6.7 mg $\bar{m}^3$ peso seco el día 7 de Julio, notandose una ligera recuperación hacia el final del periodo de muestreo.

El grupo dominante (77.6 %) fue el de los copepodos (Tabla II), presentando un comportamiento muy parecido al de la biomasa, el valor máximo (2255 org. $\bar{m}^3$) ocurrió el día 29 de Junio y el mínimo (218 org. $\bar{m}^3$) el 4 de Julio. El valor promedio para el periodo de estudio fue de 713 ± 491 org $\bar{m}^3$. Le siguieron en orden de importancia los quetognatos, los cuales presentaron un comportamiento más irregular que los copepodos; el valor máximo (279 org. $\bar{m}^3$) ocurrió el día 29 de Junio y el mínimo (11 org. $\bar{m}^3$) el 7 de Julio. La abundancia promedio para el periodo de estudio fue de 79 ± 70 org. $\bar{m}^3$. A continuación siguieron las larvas de eufausidos y briozoarios, las cuales no presentaron un patron definido en sus

Tabla I.- Variación diaria de la biomasa zooplanctonica frente a Punta Banda, B.C.

Fecha	Vol.Desp. (ml/1000 m ³)	Peso Humedo (mg/m ³)	Peso Seco (mg/m ³)	Peso L.C.@ (mg/m ³)
26/Jun./86	49.2	78.4	7.9	7.2
27/Jun./86	190.0	185.9	18.1	17.0
28/Jun./86	379.3	375.9	30.7	29.7
29/Jun./86*	1,292.1	1,270.1	105.4	92.6
30/Jun./86*	301.1	273.7	29.9	27.5
01/Jul./86	318.2	307.8	32.0	29.7
02/Jul./86	341.5	319.6	29.6	27.4
03/Jul./86	277.5	283.4	29.5	27.6
04/Jul./86	97.2	84.1	7.5	6.9
05/Jul./86	256.4	233.2	17.4	15.8
06/Jul./86*	287.1	253.3	24.9	23.0
07/Jul./86	100.3	84.8	6.7	6.3
08/Jul./86	-----	-----	-----	-----
09/Jul./86**	160.5	142.8	10.0	8.2
10/Jul./86**	275.6	242.5	15.2	11.3
X	309.0	295.4	26.0	23.6
C.V.	97.1	100.1	95.0	92.8

* Contenia una salpa grande

** Contaminado con algas

C.V. Coeficiente de Variación

@ Peso libre de cenizas

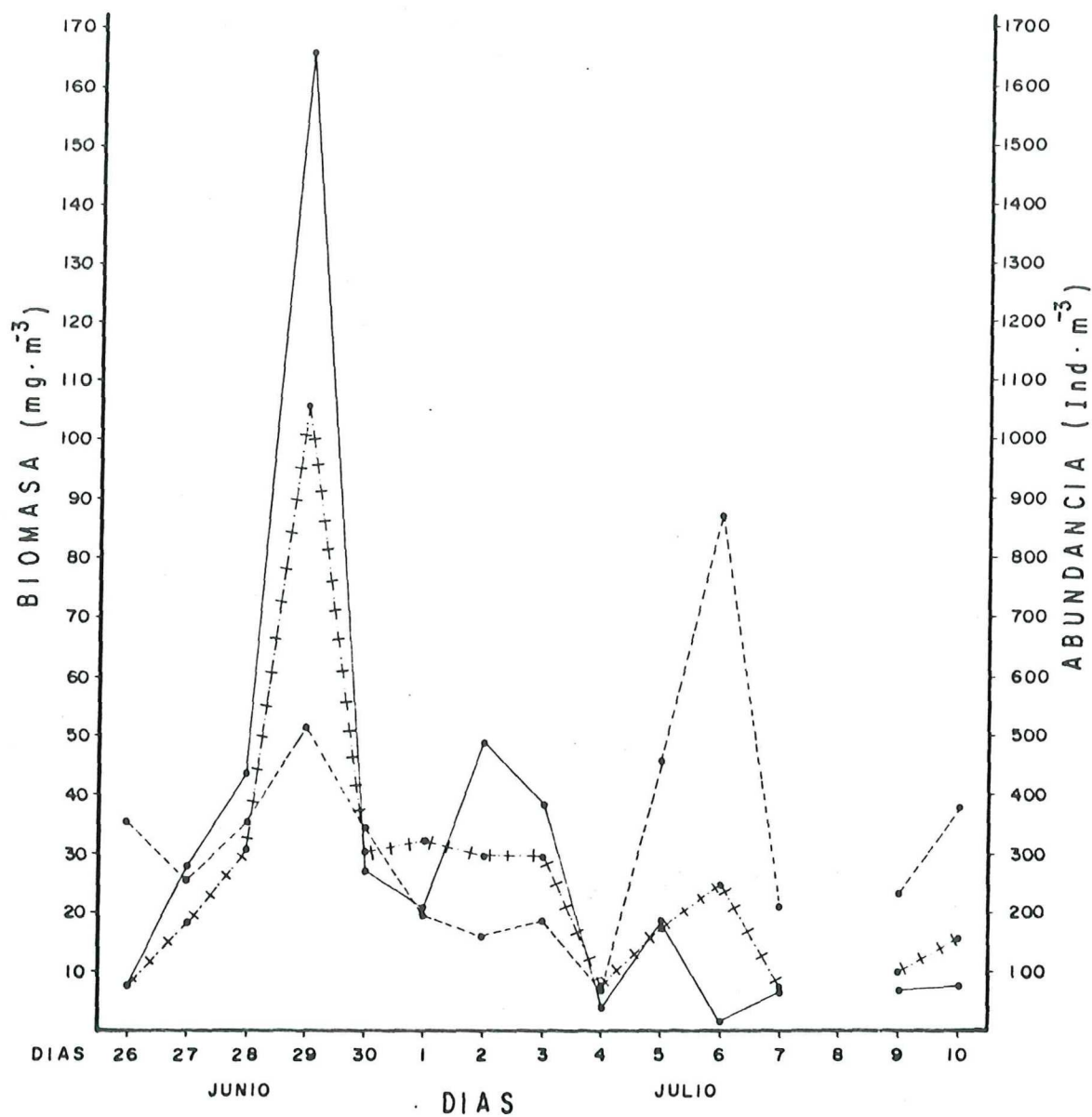


Figura 3.- Comparación de la abundancia de Calanus pacificus (—) y Acartia tonsa (-----) y la biomasa zooplanctónica (+++++) total (peso seco).

Tabla II.- Abundancia (org. m⁻³) de la comunidad zooplanctonica frente a Punta Banda, B.C.

	Junio										Julio												
	26	27	28	29	30	01	02	03	04	05	06	07	08	09	10	X	CV						
Copepodos	472	603	881	2255	698	452	791	673	218	725	952	329	--	359	583	713	69						
Quetognatos	19	33	99	279	31	65	153	98	64	73	117	11	--	34	43	79	88						
Medusas	0	2	0	0	0	2	3	2	2	4	28	2	--	0	0	3	235						
Sifonóforos	0	4	0	0	3	4	11	2	2	14	18	2	--	0	0	4	135						
Apendicularias	0	2	3	4	0	8	15	8	6	73	26	0	--	9	19	12	154						
Eufausidos	0	0	3	4	3	14	3	8	0	73	9	2	--	0	0	3	127						
Anfipodos	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	--	0	0	0	400						
Pterópodos	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	2	--	0	0	0	242						
Cladóceros	0	0	0	0	0	0	0	0	2	29	0	2	--	0	0	2	321						
Ostrácodos	0	0	0	0	0	0	0	0	0	7	0	1	--	0	0	0	312						
larvas eufausidos	7	4	53	11	39	170	29	53	19	73	187	19	--	18	22	50	115						
larvas briozoarios	14	1	93	66	45	14	38	40	13	54	47	40	--	18	47	37	65						
Larvas zoeas	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	--	0	0	0	267						
Larvas decapodos	0	0	3	0	0	0	3	0	0	0	2	3	--	0	0	0	164						
Larvas gasteropodos	0	0	0	0	6	0	0	5	0	11	0	3	--	0	0	2	210						
Larvas cirripedios	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	--	0	0	0	356						
Larvas equinodermos	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	--	1	0	0	267						
Huevos invertebrados	49	15	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	--	40	0	0	213						
TOTAL	562	664	1135	2615	831	725	1046	891	326	1077	1386	407	--	445	760	919							
* = Menor de uno.																							

* = Menor de uno.

abundancias, las primeras tuvieron su máximo (187 org. m^{-3}) el día 6 de Julio y el mínimo (4 org. m^{-3}) el 27 de Junio, mientras que las segundas el valor máximo (93 org. m^{-3}) lo alcanzaron el 28 de Junio y el mínimo (1 org. m^{-3}) ocurrió el 27 de Junio.

El grupo de los copepodos estuvo representado principalmente por Calanus pacificus y Acartia tonsa (Tabla III), los cuales se alternaron en la dominancia. C. pacificus alcanzó su máxima abundancia (1655 org. m^{-3}) el día 29 de Junio, disminuyendo paulatinamente hacia el final del periodo de estudio. Una vez que hubo declinado la población de C. pacificus el 6 de Julio (18 org. m^{-3}), ese mismo día A. tonsa alcanzó su máximo (869 org. m^{-3}) presentandose el mínimo (70 org. m^{-3}) el 4 de Julio. En general, la población de C. pacificus fue mucho más variable, con un C.V. de 138, contra un C.V. de 61 de A. tonsa.

El copepodo Rhincalanus nasutus apareció intermitentemente através del periodo de muestreo, al inicio los días 26 y 27 de Junio, en la parte media del 1 al 4 de Julio y al final del 7 al 10 de Julio, siempre en bajas cantidades. El valor máximo (20 org. m^{-3}) se presentó el 2 de Julio y el mínimo (3 org. m^{-3}) el 7 de Julio.

Al comparar la variación diaria de la biomasa con la

Tabla III.- Composición cuantitativa (org. m⁻³) del grupo de los copepodos.

Fecha	Cp	At	Rn	Otros	Total
26/Jun./86	78	354	4	36	472
27/Jun./86	274	251	6	72	603
28/Jun./86	433	347		101	881
29/Jun./86	1655	515		85	2255
30/Jun./86	271	338		89	698
01/Jul./86	206	198	8	40	452
02/Jul./86	490	161	20	120	791
03/Jul./86	386	185	13	89	673
04/Jul./86	34	70	11	103	218
05/Jul./86	182	458		95	725
06/Jul./86	18	869		65	952
07/Jul./86	64	209	3	53	329
08/Jul./86	--	--	--	--	--
09/Jul./86	69	232	7	5	359
10/Jul./86	75	373	9	126	583
$\bar{X}$	302	325			
S	418	197			
C.V.	138	61			

Nota: Cp = Calanus pacificus
 At = Acartia tonsa
 Rn = Rhincalanus nasutus
 $\bar{X}$ = Abundancia promedio
 S = Desviación estandar
 C.V. = Coeficiente de variación.

abundancia de los grupos dominantes (Fig. 3) se observa que la poblacion de C. pacificus influy  fuertemente sobre la biomasa total, mientras que la contribuci n de la poblacion de A. tonsa fue m nima, posiblemente por ser organismos muy pequenos.

III.3 Experimentos de pastoreo.

Las tasas de filtraci n promedio para C. pacificus (Fig. 4a, Tabla I del anexo) presentaron una gran variabilidad de d a a d a (con un rango de C.V. de 80.7 a 276.0). El promedio durante el periodo muestreado fue de 23.5 ± 14.0 ml cop⁻¹ d a⁻¹. El m ximo se registro al inicio del periodo de experimentaci n, el 27 de Junio (51.4 ml cop⁻¹ d a⁻¹) y el m nimo (2.5 ml cop⁻¹ d a⁻¹) el ultimo d a, el 10 de Julio. A pesar de la gran variabilidad de las tasas de filtraci n, durante el periodo se observaron ciclos con una duraci n de entre cinco y seis d as, por ejemplo del 29 de Junio al 4 de Julio y del 4 al 10 de Julio (Fig. 4).

Para A. tonsa solo existe informaci n para la segunda mitad del periodo de muestreo debido a que la sobrevivencia de esta especie durante los primeros d as fue muy baja (Fig. 4b, Tabla II del anexo). Al igual que con C. pacificus la tasa de filtraci n promedio de d a a d a fue muy variable, sin embargo aqu  no fue posible distinguir los ciclos de cambio como en C. pacificus, debido a la poca informaci n y a la gran

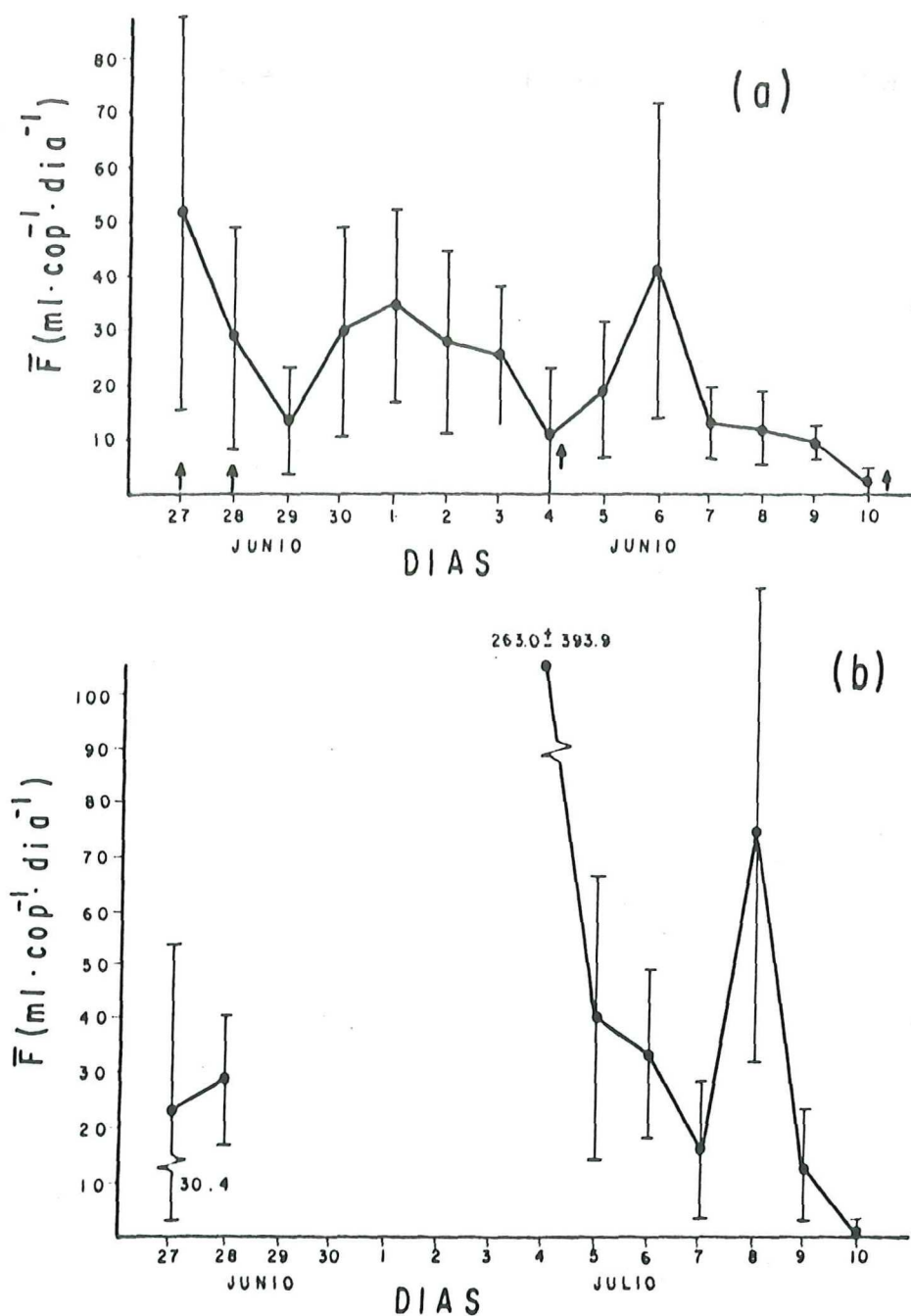


Figura 4.- Variación del promedio diario de la tasa de filtración de *Calanus pacificus* (a) *Acartia tonsa* (b) durante el periodo de muestreo. Las barras indican el intervalo de confianza al 95%. Las flechas (↑) representan eventos de surgencia.

variabilidad de las tasas. El valor promedio durante el periodo de estudio fue de $55.2 \pm 80.7 \text{ ml cop}^{-1} \text{ día}^{-1}$; el máximo se registró el 4 de Julio ($263.0 \text{ ml cop}^{-1} \text{ día}^{-1}$), el cual está fuertemente influido por dos valores anormalmente altos, y el mínimo ($1.4 \text{ ml cop}^{-1} \text{ día}^{-1}$) el 10 de Julio. La tasa máxima individual de C. pacificus fue de $208.1 \text{ ml cop}^{-1} \text{ día}^{-1}$ y la de A. tonsa de $360.9 \text{ ml cop}^{-1} \text{ día}^{-1}$, las mínimas para ambas fueron de cero, ya que algunos organismos por stress no filtraron durante el periodo de incubación. Las tasas de pastoreo específico promedio para C. pacificus (Fig. 5a, Tabla III del anexo) presentaron en general el mismo comportamiento que las tasas de filtración. El promedio durante el periodo de estudio fue de $3.8 \pm 2.3 \times 10^{-3} \text{ h}^{-1}$. El valor máximo ($8.6 \times 10^{-3} \text{ h}^{-1}$) ocurrió el primer día de experimentación (27 de Junio) y el mínimo ($0.4 \times 10^{-3} \text{ h}^{-1}$) el último día, el 10 de Julio.

Para A. tonsa la tasa de pastoreo específico promedio (Fig. 5b, Tabla IV del anexo) durante el periodo de muestreo fue $9.1 \pm 13.5 \times 10^{-3} \text{ h}^{-1}$, el máximo ($43.8 \times 10^{-3} \text{ h}^{-1}$) se observó el 4 de Julio, siendo muy influido por dos valores extremadamente altos, y el mínimo ($0.2 \times 10^{-3} \text{ h}^{-1}$) el 10 de Julio. La tasa máxima individual de C. pacificus fue de $34.7 \times 10^{-3} \text{ h}^{-1}$ y la de A. tonsa de $60.1 \times 10^{-3} \text{ h}^{-1}$, la mínima para ambas fue cero.

La tasa de pastoreo de la comunidad total mostró C.V. más bajos que la tasa de pastoreo específica (Tablas IV y III y IV

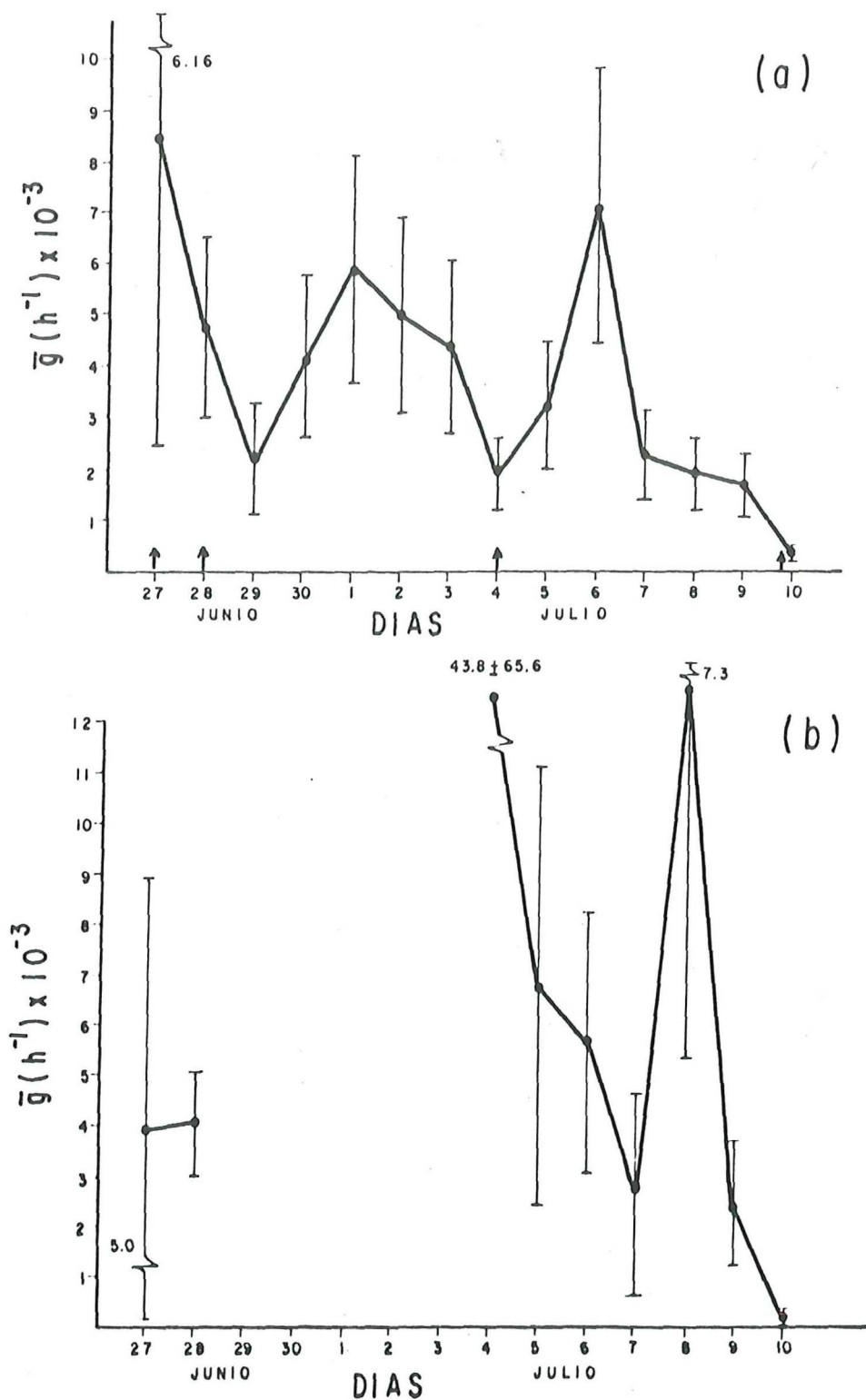


Figura 5.- Variación del promedio diario de la tasa de pastoreo específico de *Calanus pacificus* (a) y *Acartia tonsa* (b) durante el periodo de muestreo. Otros comentarios como en la figura 4. Las flechas (↑) significan eventos de surgencia.

Tabla IV.- Promedio diario de la tasa de pastoreo de la comunidad (h^{-1}).

Fecha	N	$\bar{X}$ ($\times 10^{-3}$)	S ($\times 10^{-3}$)	I.C. ($\times 10^{-3}$)	CV
27/Jun./86	6	65.1	18.7	65.1 $\pm$ 19.6	29.9
28/Jun./86	6	98.8	54.8	98.8 $\pm$ 57.5	58.9
29/Jun./86	6	33.3	25.0	33.3 $\pm$ 39.8	78.2
30/Jun./86	6	105.5	86.7	105.5 $\pm$ 91.0	85.5
01/Jul./86	6	60.0	57.1	60.0 $\pm$ 60.0	99.2
02/Jul./86	6	85.2	53.5	85.2 $\pm$ 56.2	65.5
03/Jul./86	6	99.2	54.2	99.2 $\pm$ 56.9	56.9
04/Jul./86	6	171.1	328.6	171.1 $\pm$ 344.9	200.0
05/Jul./86	6	69.3	31.7	69.3 $\pm$ 33.2	47.6
06/Jul./86	6	75.0	51.2	75.0 $\pm$ 53.7	71.1
07/Jul./86	6	71.0	30.6	71.0 $\pm$ 32.1	44.8
08/Jul./86	6	75.8	45.2	75.8 $\pm$ 47.4	62.1
09/Jul./86	6	51.9	14.5	51.9 $\pm$ 15.2	29.0
10/Jul./86	6	9.0	3.8	9.0 $\pm$ 4.0	44.3

del anexo). Conteos de radioactividad muy altos, especialmente en A. tonsa, ocasionaron que se obtuvieran valores de pastoreo extremadamente altos, por ejemplo, los días 30 de Junio y 4 de Julio (Tabla IV); sin embargo, parece existir un aumento en las tasas de pastoreo desde el inicio de los experimentos hasta la parte media (días 3-4 de Julio) y después una tendencia a disminuir hasta el final del periodo de estudio. El valor promedio obtenido fue de $76.4 \pm 37.6 \times 10^{-3} \text{ h}^{-1}$, ocurriendo el valor máximo ($171.1 \times 10^{-3} \text{ h}^{-1}$) el 4 de Julio y el mínimo ($9.0 \times 10^{-3} \text{ h}^{-1}$) el 10 de Julio.

Las tasas de filtración y la de pastoreo específico y de la comunidad durante el experimento de variación diurna (Fig. 6) presentaron el mismo comportamiento, observándose los valores mínimos al medio día ($19.2 \text{ ml cop}^{-1} \text{ día}^{-1}$ y $3.2 \times 10^{-3} \text{ h}^{-1}$ respectivamente), y el máximo a las ocho de la noche ($93.2 \text{ ml cop}^{-1} \text{ día}^{-1}$ y $15.5 \times 10^{-3} \text{ h}^{-1}$ respectivamente). Hacia las cuatro de la mañana se presentó otro mínimo ($51.2 \text{ ml cop}^{-1} \text{ día}^{-1}$ y $8.5 \times 10^{-3} \text{ h}^{-1}$ respectivamente) y a las ocho de la mañana un nuevo máximo ($77.4 \text{ ml cop}^{-1} \text{ día}^{-1}$ y $12.9 \times 10^{-3} \text{ h}^{-1}$ respectivamente), sin embargo, siendo estos de menor magnitud que los máximos y mínimos señalados inicialmente.

En el pastoreo de la comunidad (Fig. 6) el valor mínimo también ocurrió al medio día ($67.4 \times 10^{-3} \text{ h}^{-1}$) pero durante toda la noche (8:00 pm a 4:00 am) se mantuvieron los valores altos

($134.2 - 131.9 \times 10^{-3} \text{ h}^{-1}$) con una leve disminución a la media noche ($124.7 \times 10^{-3} \text{ h}^{-1}$).

El consumo de carbono (Tabla V) presenta dos modas, la primera el día 29 de Junio y la segunda el día 6 de Julio. De los hervíboros presentes durante el estudio, Calanus pacificus consumió la mayor cantidad de carbono durante la primera mitad del periodo de experimentación, del 27 de Junio al 3 de Julio, mientras que Acartia tonsa lo hizo en la segunda mitad, del 4 al 3 de Julio, durante este periodo el consumo de carbono por larvas cifonautas en algunas ocasiones llegó a ser mayor que la de C. pacificus.

El consumo de carbono total por el zooplancton hervívoro fue bajo y variable (Tabla V, Fig. 7), con un intervalo del 0.2 al 7.2 % de la producción primaria promedio total diaria, o del 0.4 al 24.7 % de la producción primaria de la fracción de fitoplancton mayor de $8 \mu\text{m}$, de los primeros 5 m de la columna de agua (50 % de la I_0). No se observó ningún patrón definido en el comportamiento del consumo de carbono, debido posiblemente tanto a la gran variación de las tasas de pastoreo como de la producción primaria. Sin embargo, en forma general se observa cierta correspondencia inversa entre el consumo y la biomasa y la producción primaria, ocurriendo los máximos de biomasa y productividad primaria cuando el consumo por el zooplancton empieza a decrecer. Estos resultados sugieren la

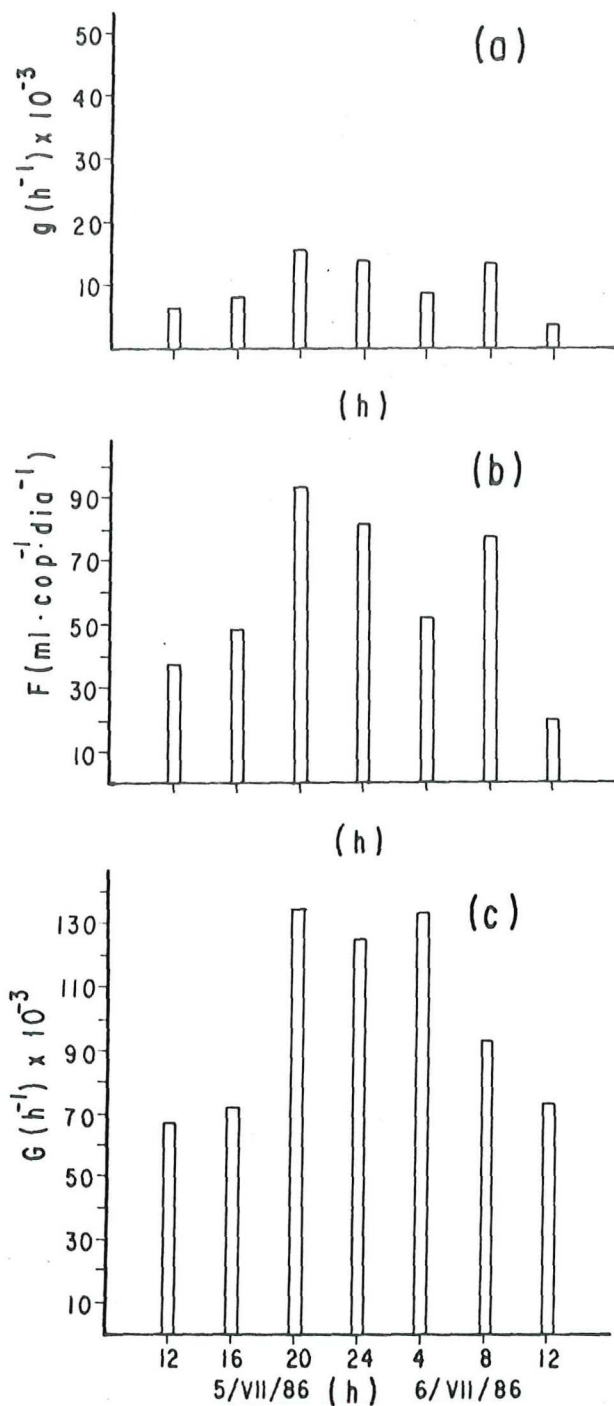


Figura 6.- Variación diurna de la tasa de pastoreo específica (a) y tasa de filtración individual (b) para *Calanus pacificus* y de la tasa de pastoreo de la comunidad (c) en incubaciones de 30 minutos cada 4 horas.

Tabla V.- Consumo de carbono por el zooplancton herbívoro durante el periodo de estudio.

Fecha	Cla	Biomasa Fito. $\mu\text{g C m}^{-3}$	Consumo de carbono por zooplancton herbívoro $\mu\text{g C m}^{-3} \text{ día}$					Total
			Cp	At	Lc	Le	Ae	
27/Jun./86	559	16,770	236.5	97.6	1.8	0.4	*	336.3
28/Jun./86	610	18,300	226.5	186.1	26.7	5.7	0.4	445.4
29/Jun./86	961	28,830	637.2	*	8.7	1.9	*	645.8
30/Jun./86	1603	48,090	405.7	*	51.6	11.0	1.0	469.3
01/Jul./86	591	17,730	129.6	*	82.9	17.7	1.7	231.9
02/Jul./86	580	17,400	243.0	*	13.9	3.0	0.4	260.3
03/Jul./86	662	19,860	204.6	*	29.0	6.2	1.1	240.9
04/Jul./86	659	19,770	7.8	364.0	10.3	2.2	*	384.3
05/Jul./86	674	20,220	72.8	374.2	40.6	8.6	*	496.2
06/Jul./86	563	16,890	13.3	500.5	86.9	18.5	1.0	620.2
07/Jul./86	364	10,920	9.6	36.2	5.7	1.2	0.1	52.8
08/Jul./86	777	23,310	19.7	390.7	11.5	2.5	*	424.4
09/Jul./86	723	21,690	15.3	67.7	10.7	2.3	*	96.0
10/Jul./86	1077	32,310	5.9	17.5	19.6	4.2	1.3	48.5

Nota: * No se colectaron organismos durante este periodo.

Cp Calanus pacificus
At Acartia tonsa
Lc larvas cífonautas
Le larvas de eufausido
Ae eufausidos adultos

Tabla V.- Continuación.

Fecha	Consumo Total $\mu\text{g C m}^{-3} \text{ d}^{-1}$	Prod. prim.* $\mu\text{g C m}^{-3} \text{ día}^{-1}$			% Consumido de la Prod. prim.	
		> 8 μm	< 8 μm	Total	> 8 μm	Total
27/Jun./86	336.3	5,076	4,320	9,396	6.6	3.6
28/Jun./86	445.4	2,034	4,146	6,180	21.9	7.2
29/Jun./86	647.8	2,622	10,554	13,176	24.7	4.9
30/Jun./86	469.3	4,128	23,160	27,288	11.4	1.7
01/Jul./86	231.9	3,222	8,490	11,712	7.2	2.0
02/Jul./86	260.3	1,662	5,874	7,536	15.7	3.4
03/Jul./86	240.9	2,904	9,228	12,132	8.3	2.0
04/Jul./86	384.3	6,546	8,454	15,000	5.9	2.6
05/Jul./86	496.2	2,886	10,878	13,764	17.2	3.6
06/Jul./86	620.2	2,808	8,916	11,724	22.1	5.3
07/Jul./86	52.8	4,302	8,214	12,516	1.2	0.4
08/Jul./86	424.4	8,586	12,510	21,096	4.9	2.0
09/Jul./86	96.0	4,686	10,542	15,228	2.0	0.6
10/Jul./86	48.5	11,934	11,610	23,544	0.4	0.2

Nota: * Los valores de productividad primaria corresponden al promedio de los primeros 5 m de la columna de agua.

> 8 μm = Fracción mayor de 8 μm .

< 8 μm = Fracción menor de 8 μm .

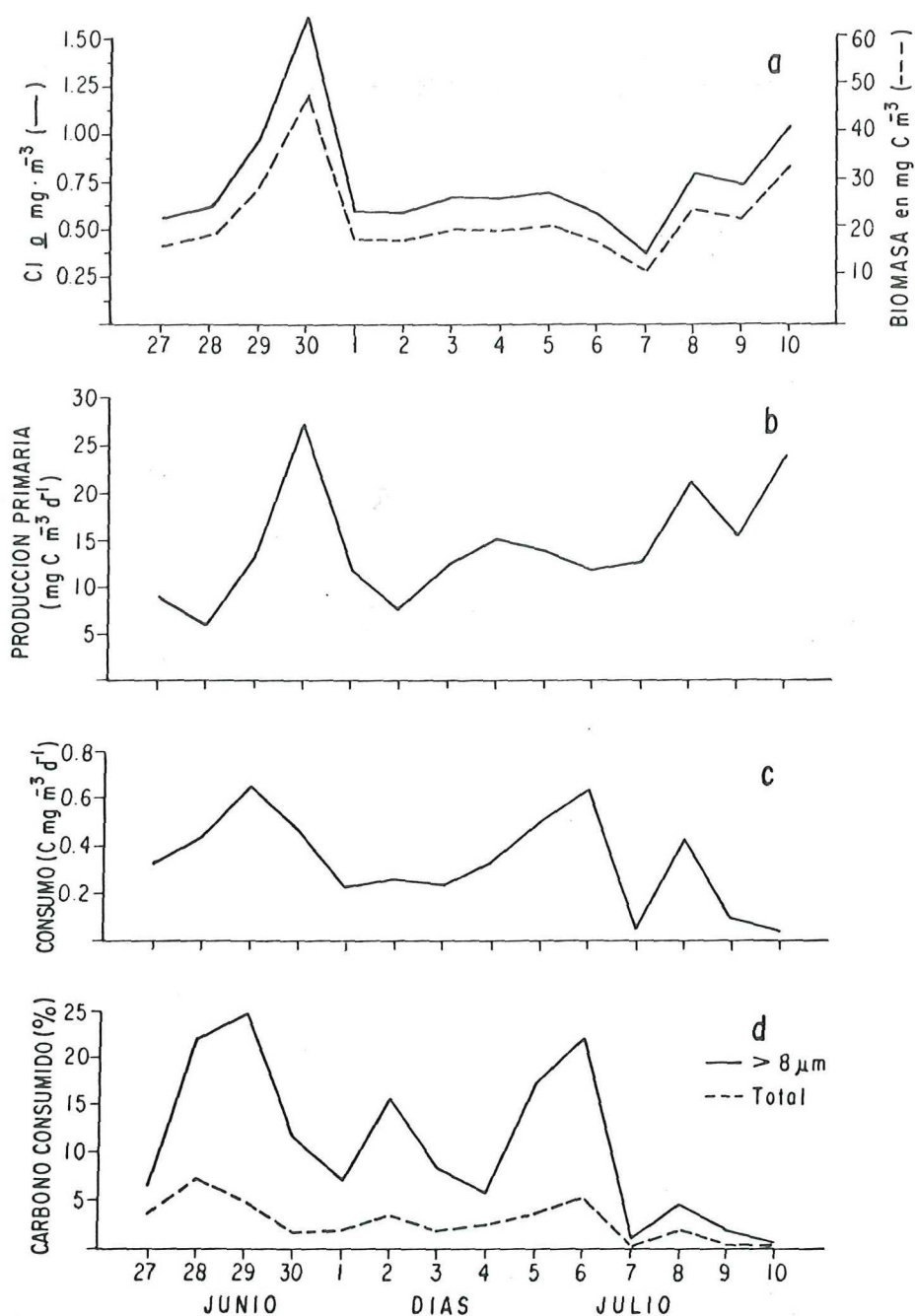


Figura 7.- Comportamiento de la clorofila *a* (mg m^{-3}) (—) y de la biomasa (mg C m^{-3}) (----) (a) y de la producción primaria ($\text{mg C m}^{-3} \text{ d}^{-1}$) (b) en los primeros 5 m de la columna de agua. El consumo de carbono ($\text{mg C m}^{-3} \text{ d}^{-1}$) (c) y el porcentaje (%) de la producción primaria consumido por el zooplancton herbívoro (d), durante el periodo de estudio.

necesidad de generar series de tiempo de mayor duración y en otras épocas del año.

IV. DISCUSION.

La distribución de los parametros fisico-quimicos, tasa de producción primaria y abundancia del fitoplancton para este periodo, fueron reportados por Gonzalez Morales (1988). Este autor reportó que durante el periodo de muestreo todos los parametros fisico-quimicos evidenciaron la ocurrencia de tres eventos de surgencia y una gran dinámica del area de estudio. Los eventos de surgencias fueron caracterizados por la disminución del oxígeno disuelto superficial, descenso en la temperatura del agua y aumentos de la salinidad y la concentración de nutrientes en la columna de agua. Los eventos más intensos ocurrieron al inicio del periodo de muestreo, los días 27 y 28 de Junio, y al final del mismo, el 10 de Julio. Un tercer evento de menor magnitud, cuyo efecto solo alcanzó hasta los 20 m de profundidad, se observó el 4 de Julio. Las temperaturas registradas por el termógrafo (Fig. 2) permiten visualizar la gran variabilidad de las condiciones ambientales, observandose cambios de temperatura hasta de 1.5 a 1.85°C en una hora.

La presencia del copepodo Rhincalanus nasutus, organismo de aguas intermedias y característico de áreas de surgencia en las costas de la península de Baja California (Longhurst, 1967), parece confirmar la ocurrencia de los eventos de afloramiento, notandose su presencia de dos a tres días antes

del evento y desapareciendo durante la fase de relajamiento (Tabla III, Fig.2).

Los cambios tanto en la biomasa zooplanctónica como en las especies dominantes, durante el período de muestreo, parecen estar relacionados con las surgencias, coincidiendo los mínimos con la ocurrencia del evento, reflejando el efecto de lavado que produce la surgencia (Walsh,1976), y los máximos presentandose dos días después como respuesta al relajamiento de la misma (Tablas I-III, Fig. 3). Mientras que los cambios tan bruscos, de un día para otro, que se observaron en las abundancias de las poblaciones dominantes durante el periodo de relajamiento, parecen deberse al transporte advectivo tal como ha sido reportado por Barber y Smith, (1981), debido a remolinos o al intercambio de agua entre la bahía y el océano que propician un movimiento rápido de las masas de agua de la zona. La predación del zooplancton carnívoro, principalmente la de los quetognatos, cuyas abundancias máximas coincidieron con las de los copepodos (Tabla II), pudo también influir en estos cambios.

Las tasas de filtración y pastoreo específico (o individual) son dos formas diferentes de expresar la remoción de partículas de una suspensión y no medidas de parámetros diferentes (Haney, 1973; Watras et al., 1985), solo que en la tasa de pastoreo específico se ha normalizado por la actividad

del carbon-14 para facilitar su comparación.

Las variaciones de día a día en las tasas de pastoreo estuvieron fuertemente influidas por las surgencias, notandose valores bajos durante el evento y altos durante la fase de relajamiento (Tablas I a IV del anexo, Figs. 4 y 5), asimismo se observó una mayor variación en las tasas de filtración y pastoreo específico entre organismos durante el evento de surgencia y una menor variación durante la fase de relajamiento. La disminución en las tasas de filtración y pastoreo durante la surgencia posiblemente se deba al efecto de lavado que transporta mar fuera a los organismos tal como lo ha indicado Walsh (1980) para otros ambientes, el cual posiblemente obligue a los organismos más grandes a aumentar su actividad de natación, para poder mantenerse en el area, y a disminuir su actividad de alimentación. Este proceso arrastra con mayor facilidad a los organismos más pequeños, reflejandose en una disminución efectiva de la biomasa tanto fito como zooplanctónica (Barber y Smith, 1981), lo cual concuerda con los valores bajos de biomasa zooplanctónica encontrados durante los días de surgencias (Tabla I, Fig. 3). Por otra parte, se ha encontrado que C. pacificus a bajas concentraciones de alimento presenta tambien bajas tasas de filtración (Frost, 1975; Lam y Frost, 1976). Durante la fase de relajamiento se observó un incremento en la biomasa tanto de fitoplancton (Gonzalez Morales, 1988) como del zooplancton (Tabla I, Fig.

3), y tambien , según Frost (1975) y Lam y Frost (1976), C. pacificus incrementa sus tasas de filtración al aumentar la concentración de alimento.

La menor variabilidad de las tasas de filtración y pastoreo entre organismos durante la fase de relajamiento se puede deber al aumento en la tasa de filtración, a la intermitencia en la alimentación (Boyd et al., 1980).

En general, los valores obtenidos de las tasas de filtración y pastoreo específico se encuentran dentro del rango reportado en la literatura (Tabla VI) para C. pacificus mientras que los de A. tonsa son más bajos que los que aquí se reportan. Sin embargo, la mayoría de los datos de la literatura se obtuvieron en experimentos de laboratorio utilizando como alimento una o dos especies de fitoplancton cultivado, y los valores reportados por Fiedler (1982), el cual utilizó alimento natural, se obtuvieron durante un florecimiento de Gymnodinium splendens, el cual inhibe la actividad de pastoreo. Todo esto hace muy difícil comparar nuestros valores de tasas de pastoreo de zooplancton y fitoplancton natural con valores reportados por otros autores.

El estadio de C. pacificus que dominó durante todo el periodo de estudio fue el de copepodito V. Si comparamos los resultados de este estudio con los que reporta Pafenhoffer

Tabla VI.- Comparación de las tasas de filtración individual reportadas en la literatura y las obtenidas en este estudio.

Espece	Loca.	Alim.	T.Filt. ml/cop./día	Met.	Fuente
Copepodos					
Calanus helgolandicus	--	Nat.	10-36	Cas.	Corner, 1961*
C. helgolandicus	Atl.	Db, G	68-123	C.p.	Mullin, 1963
C. pacificus	Pac.	Lb	307-1092	C.p. (CV)	Pafenhoffer, 1971
C. pacificus	Pac.	Gs	252-500	C.p. (CV)	Pafenhoffer, 1971
C. pacificus	Pac.	Tp	0.3-4.3	C.p.	Frost, 1972
C. pacificus	Pac.	Nat.	1.5-8.4	C-14	Fiedler, 1982
C. pacificus	Pac.	Tw	1-8	C.p.	Huntley, 1982
C. pacificus	Pac.	Gf	0.3-2	C.p.	Huntley, 1982
C. pacificus	Pac.	Nat.	1.1-266	C-14	ESTE ESTUDIO
Acartia tonsa	---	Sc	8-25	C.p.	Conover, 1956*
A. tonsa	---	Tf	1-105	C.p.	Anraku, 1964a*
A. tonsa	Pac.	Nat.	1-2	C-14	Fiedler, 1982
A. tonsa	Pac.	Nat.	3-217	C-14	ESTE ESTUDIO
Eufausidos					
Euphausi pacifica	---	---	38	---	Lasker, 1966**
E. pacifica	Pac.	Nat.	6.9	C-14 G	ESTE ESTUDIO
E. pacifica	Pac.	Nat.	4-24	C-14 Ch	ESTE ESTUDIO
Briozoarios					
Membranipora sp (larvas cifonautas)	Pac.	Nat.	24-31	C-14	ESTE ESTUDIO

Abreviaciones:

Nat. = Alimento natural
 Db = Ditylum brightuellii
 G = Gonyaulax sp
 Gs = Gymnodinium splendens
 Gf = Gymnodinium flavum
 Atl. = Atlantico
 CV = copepodito cinco
 Ch = Organismo chico

Lb = Lauderia bodealis
 Sc = Skeletonema costatum
 Tf = Thalasssisira fluviatilis
 Tp = Thalasssisira pseudonana
 Tw = Thalasssisira weissflogii
 Pac. Pacifico
 G = Organismo grande

Metodos:

Cas = Cultivo en cascada
 C.p. = Contador de particulas
 * en Raymond, 1983

C-14 = Carbono radioactivo
 ** en Alldrege y Madin, 1982

(1971), para el mismo estadio y la misma area (corriente de California) pero bajo condiciones controladas de laboratorio (Tabla VI), encontramos que la tasa máxima aquí reportada es de la misma magnitud del valor más bajo del rango reportado por Pafenhoffer, esta diferencia puede deberse tanto a variaciones en el metodo utilizado como a cambios reales en las tasas de filtración.

Las tasas maximas (individuales) de filtración y de pastoreo específico de A. tonsa (especie pequeña) fueron mayores ($360.9 \text{ ml cop}^{-1} \text{ día}^{-1}$ y $60.1 \times 10^3 \text{ h}^{-1}$ respectivamente) que las de C. pacificus ($208.1 \text{ ml cop}^{-1} \text{ día}^{-1}$ y $34.6 \times 10^3 \text{ h}^{-1}$ respectivamente), lo mismo sucedió con el valor promedio de todo el periodo de estudio. Esto coincide con lo expuesto en la literatura de que en general las especies chicas o estadios tempranos de la misma especie tienen tasas de filtración más altas que las especies grandes o los estadios tardios de la misma especie (Mullin, 1963; Omori e Ikeda, 1984).

Eventualmente se encontraron algunos ejemplares de un eufáusido, identificado como Euphausia pacifica, y de larvas cifonautas del briozoario del género Membranipora. Las tasas de filtración de E. pacifica que se encontraron en la literatura (Lasker, 1966 en Alldredge y Madin, 1982) son mayores a las encontradas en este estudio (Tabla VI) aunque dentro del mismo rango de magnitud. Las tasas de filtración

obtenidas en este estudio para los organismos chicos fueron hasta de un orden de magnitud mayores que las de los organismos más grandes, lo cual concuerda con lo antes expuesto en relación a los copepodos. Información sobre larvas cifonautas no se encontró en la literatura, las tasas que se obtuvieron en este estudio son relativamente altas si se comparan con los resultados reportados para copépodos y eufáusidos. Los resultados anteriores nos llevan a considerar que es necesario buscar otras alternativas de colecta del zooplancton que garanticen una mayor sobrevivencia de los organismos para que al relizar los experimentos de pastoreo se tenga realmente una visión completa de lo que esta sucediendo en el medio.

Aunque no tan claramente como en la tasa de pastoreo específico, las tasas de pastoreo de toda la comunidad también reflejaron el efecto de las surgencias (Tablas IV y III y IV del anexo). La información sobre pastoreo de la comunidad es muy escasa en la literatura, los valores que se encontraron varían entre 0.17 día^{-1} y 0.72 día^{-1} (Watras et al., 1985), obtenidos en un estuario durante un florecimiento de Gonyaulax tamerensis y zooplancton compuesto en un 80-90 % de larvas de Polydora ligni. Lara Lara (1983) reportó tasas que varían entre $1.06 \times 10^{-4} \text{ h}^{-1}$ ($25.4 \times 10^{-4} \text{ día}^{-1}$) y $2.7 \times 10^{-4} \text{ h}^{-1}$ ($64.8 \times 10^{-4} \text{ día}^{-1}$) también para un estuario, los cuales comparados con los valores aquí reportados, $8.9 \times 10^{-3} \text{ h}^{-1}$ (0.22 día^{-1}) a $105.5 \times 10^{-3} \text{ h}^{-1}$ (2.5 día^{-1}), son muy bajos.

Con respecto a especies de fitoplancton preferidas durante la alimentación por C. pacificus, Gamble (1978) señaló que a C. pacificus no le agrada alimentarse de Chaetoceros sp., y Huntley (1982) encontró que hembras de C. pacificus se alimentaron muy poco ($0.30 \text{ ml copepod}^{-1} \text{ h}^{-1}$; $7.2 \text{ ml cop}^{-1} \text{ día}^{-1}$) de Gymnodinium flavum, contra $8.4 \text{ ml cop}^{-1} \text{ h}^{-1}$ ($201.6 \text{ ml cop}^{-1} \text{ día}^{-1}$) sobre diatomeas; mientras que Fiedler (1982) y Cox et al. (1983) reportaron que Gymnodinium splendens, organismo encontrado frecuentemente en densas concentraciones en las aguas del sur de California, inhibe el proceso de pastoreo de C. pacificus. Si lo anterior es cierto y aplicable a nuestra zona, resultaría que C. pacificus se estuvo alimentando principalmente de Nitzschia spp., o de otras células grandes que se encontraban en menor cantidad, con un mayor gasto de energía, o de algas en descomposición (Boyd y Smith, 1980). Ya que durante el periodo de estudio el fitoplancton mayor de $8 \mu\text{m}$ estuvo representado al inicio y al final del periodo de muestreo por diatomeas, siendo la más abundante Chaetoceros spp. y Nitzschia spp., mientras que la parte media del periodo de estudio la dominaron los dinoflagelados, de los cuales el más común fue Gymnodinium spp. (Gonzalez Morales 1988).

Sin embargo Gamble (1978) en contraste con los resultados de Parsons et al. (1967 en Gamble, 1978) encontró que C. finmarchicus se alimentó bien de células grandes dentro de las que dominaba Chaetoceros sp. Si resulta que en el medio

natural C. pacificus si es capaz de alimentarse de estas diatomeas, entonces estaria en posibilidad de aprovechar su abundancia con un mínimo gasto de energía para buscar el alimento. Como se puede observar, los resultados en cuanto a preferencias alimentarias por especies del zooplancton aun son muy contrastantes, por tal motivo no se pueden hacer comparaciones válidas de una region a otra.

La informaciòn disponible sobre A. tonsa es aun más escasa, por lo que no es posible establecer ninguna comparación sobre el tamaño de alimento que prefiere. Por otro lado, los datos que existen en la literatura no ayudan a clarificar este punto, estudios de Tomas y Deason (1981) y Stoeker y Sanders (1985) indican que se puede alimentar de un rango muy amplio de tamaños (6.3 - 200 μm) y sobre organismos muy variados diatomeas, dinoflagelados y tintinidos, demostrando cierta preferencia por las diatomeas.

Los resultados de la variaciòn diurna de las tasas de filtraciòn y de pastoreo específico de C. pacificus (Fig. 6), muestran que este se alimenta preferentemente durante la noche, lo cual concuerda con los resultados de Boyd y Smith (1980), en experimentos en estaciones cercanas a la costa en el sistema de surgencias de Peru, y los de Kiorboe et al. (1985) en las costas de Dinamarca. Las tasas de pastoreo de toda la comunidad tambien fueron máximas durante la noche. Aunque Boyd

y Smith (1980) tambien han reportado que el patrón de alimentación cambia en las estaciones lejos de la costa alimentandose tambien de día. Sin embargo, Richman y Rogers (1969 en Omori e Ikeda, 1984) no encuentran diferencias en las tasas de alimentación entre el día y la noche. Como se aprecia, los datos que existen en la literatura sobre los efectos que tiene la luz sobre las tasas de pastoreo son muy variados y en ocasiones contradictorios. Se requieren experimentos diseñados específicamente para estudiar la variabilidad día-noche.

El consumo de carbono por el zooplancton herbivoro varió entre el 0.2 y el 7.2 % de la producción primaria de los primeros 5 m de la columna de agua (50 % de la I_0) o del 0.41 al 24.7 % si se considera solo la producción primaria del fitoplancton mayor de 8 μm (Tablas V). Esta comparada con los valores reportados para la zona de surgencias del Perú, que fluctuaron entre 11 y 80 % de la producción primaria (Walsh, 1976; Walsh et al., 1980; Dagg et al., 1980; Boyd y Smith, 1983) o el 44 % de las costas de California (Cox et al., 1983) parece baja. Con la que parece estar más acorde, si la comparamos con la producción de la fracción mayor de 8 μm , es con la reportada por Joiris et al. (1982) del 20 % para las costas de Bélgica. Estas diferencias pueden deberse tanto a la variedad de métodos utilizados, mientras que en las costas de Perú se emplearon contadores de partículas y sensores

electronicos, Cox et al. (1983) usaron la actividad de la laminarasa y en las costas de Bélgica el carbono-14, como a que los estudios fueron realizados en diferentes épocas del año.

Si los resultados obtenidos en la variación diurna (Fig. 6) son aplicables para todo el periodo de experimentación, entonces resultaría que los valores del consumo de carbono estimados son los más bajos del día y en realidad habría que considerar que esta es hasta un 68 % más alta, ya que todos los experimentos se iniciaron a las 12:00 y concluyeron a las 14:00 hs., que es cuando se observan las tasas de filtración y pastoreo más bajas del día. Además es necesario considerar también que el consumo de carbono, lo mismo que las tasas de pastoreo, se ven afectadas por factores como la distancia a la costa y el estado de la surgencia (fase de evento o relajamiento), hecho puesto de manifiesto en los estudios realizados en las costas de Perú por Walsh et al. (1980) y Dagg et al. (1980).

A pesar de que Cox et al. (1983) encontraron que el 44 % del consumo de carbono se debía a C. pacificus, estudios realizados en las costas de Baja California por Longhurst et al. (1967) y Walsh et al. (1977) revelaron que solamente del 16 al 31 % del pastoreo total es debido al zooplancton, encontrando que el responsable del resto del pastoreo es el cangrejo pelágico Pleuroncodes planipes, considerándolo como el

más importante pastoreador de la zona de surgencias en la parte sur de la corriente de California. Esto nos lleva a considerar que posiblemente P. planipes, el cual por referencia de pescadores y observaciones personales de varias varaciones en las playas del campo turístico de la Joya es abundante en el área de Punta Banda durante algunas épocas del año, pueda aprovechar el exceso de producción primaria en el área o esta sea exportada mar fuera y/o a los sedimentos.

Además de las diferentes metodologías utilizadas, son muchos los factores físicos, químicos y biológicos, aún desconocidos, que afectan las tasas de alimentación de los organismos del zooplancton por lo que comparaciones de una región a otra nos dan tan solo una idea muy vaga de las diferencias o semejanzas. Lo que si es bastante evidente en esta investigación es que las tasas de pastoreo al igual que otros procesos biológicos presentan una gran variabilidad en escalas temporales de alta frecuencia (horas, días). Nuestros resultados ponen en duda muchas de las tasas de pastoreo reportadas en la literatura para el campo, las cuales se han realizado en forma puntual, y a la aplicación de tasas generadas en el laboratorio para el campo. Resulta claro que si realmente queremos entender la influencia del medio ambiente en el proceso de alimentación del zooplancton para estimar el consumo del segundo nivel trófico y finalmente elaborar presupuestos de carbono de un ecosistema, la generación de series de tiempo y espacio es vital.

V. CONCLUSIONES.

La biomasa zooplanctonica durante el periodo de muestreo fue dominada por el grupo de los copepodos, los cuales estuvieron representados principalmente por C. pacificus y A. tonsa. Las tasas de filtración y pastoreo específico de C. pacificus se encontraron dentro del rango de 2.5 y 51.4 ml $\text{cop}^{-1} \text{ día}^{-1}$ y 0.4×10^{-3} y $8.6 \times 10^{-3} \text{ h}^{-1}$ respectivamente, mientras que las de A. tonsa variaron entre 1.4 y 263.0 ml $\text{cop}^{-1} \text{ día}^{-1}$ y 0.2×10^{-3} y $43.8 \times 10^{-3} \text{ h}^{-1}$ respectivamente. Las tasas de filtración y pastoreo específico, tanto individual como promedio de todo el periodo de estudio, de A. tonsa fueron mayores que las de C. pacificus.

Los eventos de surgencia que ocurrieron durante el periodo de estudio influyeron fuertemente sobre las tasas de filtración y pastoreo, coincidiendo tasas bajas con los afloramientos y tasas altas durante la fase de relajamiento.

La variación diurna mostro que C. pacificus se alimenta preferentemente por la noche, con las mayores tasas entre las ocho de la noche y la media noche y las tasas más bajas a medio día.

Las variaciones tan grandes de las tasas de filtración y pastoreo específico, de un día para otro, ponen de manifiesto

la necesidad de generar series de tiempo sobre el proceso de pastoreo, si se desea evaluar correctamente esta actividad. Al mismo tiempo invalidan el querer caracterizar un ciclo estacional con un solo muestreo por trimestre o por mes y revela a la función del pastoreo como un proceso de gran variabilidad temporal.

LITERATURA CITADA.

- Adams, J.A. y J.H. Steele, 1966. Shipboard experiments on the feeding of Calanus finmarchicus (Gunnerus). (pp.19/35). En: H.B. Barnes (ed.) Some contemporary studies in marine science, George Allen & Unwin, London.
- Barber, R.T. y R.L. Smith, 1981. 2. Coastal upwelling ecosystems. (pp. 31/67). En: A.R. Longhurst (ed) Analysis of marine ecosystems. Academic Press.
- Beers, J.R., 1976. Part II: Determination of zooplankton biomass. (pp 36/84). En: H.F. Steedman (ed) Zooplankton fixation and preservation. Monographs on oceanographic methodology 4. The UNESCO Press, Paris.
- Boyd, C.M., S.L. Smith y T.J. Cowles, 1980. Grazing patterns of copepods in the upwelling system off Peru. Limnol. Oceanogr. 25 (4): 583-596.
- Boyd, C.M. y S.L. Smith, 1983. Plankton, upwelling and costally trapped waves off Peru. Deep Sea Res. 30 (7a): 723-742.
- Chávez-García, M.C., 1975. Algunas condiciones de surgencia durante la primavera de 1974, para el area adyacente a Punta Banda, Baja California. U.A.B.C. Esc. Sup. Ciencias Marinas. Tesis Profesional. 62 p.
- Chmyr, V.D., 1967. Radiocarbon method of determining the production of zooplankton in a natural population. Dokl. Akad. Nauk. SSSR 173, 201-203.
- Conover, J.R., 1956. Oceanography of Long Island Sound, 1952-

1954, VI. Biology of Acartia clausi and A. tonsa. Bull. Bingham Oc. Coll. 15: 156-233.

Conover, J.R., 1980. General rules of grazing in pelagic ecosystems. (pp. 461-485). En: Primary productivity in the sea. P.G. Falkowski (ed), Plenum Press, New York.

Conover, J.R. y V. Francis, 1973. The use of radioactive isotopes to measure the transfer of materials in aquatic food chains. Mar. Biol. 18: 272-273.

Copping, A.E. y C.J. Lorenzen, 1980. Carbon budget of a marine phytoplankton-herbivore system with carbon-14 as a tracer. Limnol. Oceanogr. 25: 873-882.

Cota, V.A., 1971. Estudio oceanográfico químico de la surgencia localizada en la zona de Punta Banda, B.C., U.A.B.C. Esc. Sup de Ciencias Marinas. Tesis Profesional. 63 p.

Cox, J.L., S. Willason y L. Harding, 1983. Consequences of distributional Heterogeneity of Calanus pacificus grazing. Bul. of Mar. Science 33 (2): 213-226.

Dagg, M., T. Cowles, T. Whittedge, S. Smith, S. Howe y D. Judkins, 1980. Grazing and excretion by zooplankton in the Peru upwelling system during April 1977. Deep Sea Res. 27; 43-59.

Dagg, M. y J.T. Turner, 1982. The impact of copepod grazing on the phytoplankton of Georges bank and the New York bight. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 39 (7); 979-990.

Daro, M.H., 1978. A simplified C-14 method for grazing measurements on natural planktonic populations. Helgol. Wiss. Meeresunters, 31: 241-248.

Deason, E.E., 1980. Potential effect of phytoplankton colony breakage on the calculation of zooplankton filtration rates. Mar. Biol. 57: 279-286.

Friedman, M.M. y J.R. Strickler, 1975. Chemoreceptors and

feeding in calanoid copepods (Arthropoda: Crustacea).
Proc. Nat. Acad. Sci. 72 (10): 4185-4188.

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.

Frost, B.W., 1975. A threshold feeding behavior in Calanus pacificus. Limnol. Oceanogr. 20 (2); 263-266.

Frost, B.W., 1977. Feeding behavior of Calanus pacificus in mixtures of food particles. Limnol. Oceanogr. 22 (3); 472-491.

Gamble, J.C., 1978. Copepod grazing during a declining spring phytoplankton bloom in the Northern North sea. Mar. Biol. 49: 303-315.

Gonzalez Morales, T.A., 1988. Parametros fotosinteticos en dos fracciones del fitoplancton en una zona de surgencia costera de Baja California. Tesis de Maestria, CICESE.

Haney, J.F., 1971. An in situ method for the measurement of zooplankton grazing rates. Limnol. Oceanogr. 16 (6): 970-976.

Haney, J.F., 1973. An in situ examination of the grazing activities of natural zooplankton communities. Arch. Hydrobiol. 72: 87-132.

Haney, J.F. y D.J. Hall, 1975. Diel vertical migration and filter feeding activities of Daphnia. Arch. Hydrobiol. 75: 413-441.

Harbison, G.R. y V.L. MacAlister, 1980. Fact and artifact in copepod feeding experiments. Limnol. Oceanogr. 25: 971-981.

Huntley, M.E., 1980. Yellow water in la Jolla bay, California, July 1980. II. Suppression of zooplankton garzing. J.

Exp. Mar. Ecol. 63: 81-91.

Joiris, C., G. Billen, C. Lancelot, M.H. Daro, J.P. Mommaerts, A. Bertels, M. Bossicart, J. Nijs y J.H. Hecq, 1982. A budget of carbon cycling in the Belgian coast zone: relative roles of zooplankton, bacterioplankton and benthos in the utilization of primary production. Netherlands Journal of Sea Research 16: 260-275.

Kiorboe, T., F. Mohlenberg y H. Nicolajsen, 1982. Ingestion rate and gut clearance in the planktonic copepod Centropages hamatus (Lilljeborg) in relation to food concentration and temperature. Ophelia 21 (2); 181-194.

Kiorboe, T., F. Mohlenberg y H.V. Riisgard, 1985. In situ feeding rates of planktonic copepods: A comparison of four methods. J. Exp. Mar Biol. Ecol. 88; 67-81.

Lam, R.K. y B.W. Frost, 1976. Model of filtering response to changes in size and concentration of food. Limnol. Oceanogr. 21 (4); 490-500.

Lara-Lara, J.R., 1983. Primary biomass and production processes in the Columbia River Estuary. Ph.D. Thesis. Oregon Sate University.

Longhurst, A.R., 1967. Diversity and trophic structure of zooplankton communities in the California current. Deep Sea Res. 14; 393-408.

Longhurst, A.R., C.J. Lorenzen y W.H. Thomas, 1967. The role of pelagic crabs in the grazing of phytoplankton off Baja California. Ecology 48 (2); 190-200.

Lorenzen, C.J., 1976. Primary production in the sea. (pp. 173-185). En: Cushing, D.H. y J.J. Walsh (eds.) Ecology of the seas. W.B. Saunders, Co. 467 pp.

Mackas, D. y R. Bohrer, 1976. Fluorescence analysis of zooplankton gut contents and an investigation of diel feeding patterns. J. Exp. Biol. Ecol. 25: 77-85.

- Marin, V., M.E. Huntley y B. Frost, 1986. Measuring feeding rates of pelagic herbivores: Analysis of experimental design and methods. *Mar. Biol.* 93; 49-58.
- Mullin, M.M., 1963. Some factors affecting the feeding of marine copepods of the genus *calanus*. *Limnol. Oceanogr.* 8 (8); 239-250.
- Nauwereck, A., 1959. Zur bestimmun fer filtierate limnischer planktontiere. *Arch. Hydrobiol.* 25, Suppl. 83-101.
- Omori, M. y T. Ikeda, 1984. Methods in marine zooplankton ecology. John Wiley & Sons. 332 pp
- Paffenhofer, G.A., 1971. Grazing and ingestion rates of nauplii, copepodids and adults of planktonic copepod Calanus helgolandicus. *Mar. Biol.* 11: 286-298.
- Parsons, T.R. y R.J. LeBrasseur, 1970. The availability of food to different trophic levels in the marine food chain. (pp. 325-343). En: J.H. Steele (ed.) *Marine food chains*. Oliver & Boyd. Edinburgh.
- Parsons, T.R., R.J. LeBrasseur, J.D. Fulton y O.D. Kenedy, 1969. Production studies in the Strait of Georgia. Part. II: Secondary production under the Fraser River plume, February to May, 1967. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 3: 39-50.
- Poulet, S.A., 1973. Grazing of Pseudocalanus minutus on naturally ocuring particulate matter. *Limnol. Oceanogr.* 18: 564-573.
- Poulet, S.A. y P. Marzot, 1978. Chemosensory grazing by marine calanoid copepods (Arthropoda: Crustacea). *Science* 200:1403- 1405.
- Raymont, J.E.G., 1980. Plankton and productivity in the oceans. 2nd. ed. vol. 1. Pergamon Press. Oxford. 489 pp.
- Rigler, F.H., 1961. The relation between concentration of food

and feeding rate of Daphnia magna Straus. Can. J. Zoopl. 39: 857-868.

Roman, N.R. y P.A. Rublee, 1980. Containment effects in copepods grazing experiments: a plea to end the black box approach. Limnol. Oceanogr. 25: 982-990.

Roman, M.R. y P.A. Rublee, 1981. A method to determine in situ zooplankton grazing rates on natural particle assemblages. Mar. Biol. 65: 303-309.

Sorokin, Y.I., 1966. Carbon-14 method in the study of the nutrition of aquatic animals. Int. Revue ges Hydrobiol. 51: 209-224.

Stearns, D.E., 1986. Copepod grazing behavior in simulated natural light and its relation to nocturnal feeding. Mar. Ecol. Prog. Ser. 30; 65-76.

Steele, J.H., 1974. The structure of marine ecosystems. Harvard Univ. Press. Cambridge. 128 pp.

Steeman Nielsen, E., 1952. The use of radioactive carbon (C-14) for measuring organic production in the sea. J. Cons. Explor. Mer. 18: 117-140.

Stoecker, D.K. y N.K. Sanders, 1985. Differential grazing by Acartia tonsa on a dinoflagellate and a tintinnid. J. of Plankton Res. 7 (1); 85-100.

Strickland, J.D. 1960. Measuring the production of marine phytoplankton. Fish. Res. Bd. Canada Bull. 122, 172.

Tomas, C.R. y E.E. Deason, 1981. The influence of grazing by two acartia species on Olisthodiscus luteus Carter.

Walsh, J.J., 1976. Herbivory as a factor in patterns of nutrient utilization in the sea. Limnol. Oceanogr. 21 (1); 1-13.

- Walsh, J.J., 1981. A carbon budget for overfishing off Peru. Nature 290, 300-304.
- Walsh, J.J. y T.E. Whitley, 1977. Further transition states of the Baja California upwelling ecosystem Limnol. Oceanogr. 22 (2); 264-280.
- Walsh, J.J., T.E. Whitley, W.E. Esaias, R.L. Smith, S.A. Huntsman, H. Santander y B.R. de Mendiola, 1980. The spawning habitat of the Peruvian anchovy, Engraulis ringens. Deep Sea Res. 27a; 1-27.
- Watras, C.J., V.C. Garcon, R.J. Olson, S.W. Chisholm y D.M. Anderson, 1985. The effect of zooplankton grazing on estuarine bloom of the toxic dinoflagellate Gonyaulax tamerensis. J. of Plankton Res. 7 (6); 891-908.
- Wang, R. y R.J. Conover, 1986. Dynamics of gut pigment in the copepod Temora longicornis and the determination of in situ grazing rates. Limnol. Oceanogr. 31 (4); 867-877.

A N E X O

Anexo I.- Promedio diario de la tasa de filtración ($\text{ml cop}^{-1} \text{ día}^{-1}$) de Calanus pacificus. N= Numero de datos; $\bar{X}$ = Media; S= Desviación estandar; I.C.= Intervalo de confianza al 95 %; CV= Coeficiente de variación corregido por el número de datos.

Fecha	N	$\bar{X}$	S	I.C.	CV
27/Jun./86	18	51.4	74.3	51.4 $\pm$ 37.0	146.4
28/Jun./86	30	28.6	52.9	28.6 $\pm$ 19.7	186.6
29/Jun./86	19	13.3	19.5	13.3 $\pm$ 9.6	147.8
30/Jun./86	30	31.1	51.4	31.1 $\pm$ 19.2	166.7
01/Jul./86	30	35.5	48.1	35.5 $\pm$ 18.0	136.7
02/Jul./86	30	28.5	45.7	28.5 $\pm$ 17.1	161.9
03/Jul./86	30	26.7	33.9	26.7 $\pm$ 12.6	128.0
04/Jul./86	30	11.6	31.7	11.6 $\pm$ 11.8	275.3
05/Jul./86	30	19.8	32.6	19.8 $\pm$ 12.2	166.2
06/Jul./86	30	43.6	78.2	43.6 $\pm$ 29.2	180.7
07/Jul./86	30	13.8	16.2	13.8 $\pm$ 6.1	118.9
08/Jul./86	30	12.7	18.3	12.7 $\pm$ 6.8	144.5
09/Jul./86	30	10.2	8.2	10.2 $\pm$ 3.1	80.7
10/Jul./86	30	2.5	6.7	2.5 $\pm$ 2.5	276.0

Anexo II.- Promedio diario de la tasa de filtración (ml cop^{-1} día $^{-1}$) de Acartia tonsa.

Fecha	N	$\bar{X}$	S	I.C.		CV
27/Jun./86	12	23.2	48.0	23.2 $\pm$	30.5	212.8
28/Jun./86	20	29.3	26.0	29.3 $\pm$	12.2	90.0
04/Jul./86	18	263.0	792.1	263.0 $\pm$	394.0	305.3
05/Jul./86	18	40.4	52.3	40.4 $\pm$	26.0	131.2
06/Jul./86	18	34.1	31.7	34.1 $\pm$	15.7	94.2
07/Jul./86	18	15.8	24.6	15.8 $\pm$	12.2	157.7
08/Jul./86	18	76.0	88.3	76.0 $\pm$	43.9	117.8
09/Jul./86	18	13.5	20.2	13.5 $\pm$	10.1	152.1
10/Jul./86	18	1.4	2.9	1.4 $\pm$	1.4	202.8

Nota: Del 29 de Junio al 3 de Julio no sobrevivieron organismos de Acartia tonsa.

Anexo III.- Promedio diario de la tasa de pastoreo específica
(h^{-1}) de Calanus pacificus.

Fecha	N	$\bar{X}$ ($\times 10^{-3}$)	S ($\times 10^{-3}$)	I.C. ($\times 10^{-3}$)	CV
27/Jun./86	18	8.6	12.4	8.6 $\pm$ 6.1	146.5
28/Jun./86	30	4.7	8.8	4.7 $\pm$ 1.8	187.0
29/Jun./86	19	2.2	3.2	2.2 $\pm$ 1.1	147.8
30/Jun./86	30	4.2	5.7	4.2 $\pm$ 1.6	137.0
01/Jul./86	30	5.9	8.0	5.9 $\pm$ 2.2	136.7
02/Jul./86	30	5.0	7.6	5.0 $\pm$ 1.9	152.0
03/Jul./86	30	4.4	5.6	4.4 $\pm$ 1.7	128.1
04/Jul./86	30	1.9	5.3	1.9 $\pm$ 0.7	279.1
05/Jul./86	30	3.3	5.4	3.3 $\pm$ 1.2	166.1
06/Jul./86	30	7.3	13.0	7.3 $\pm$ 2.7	179.7
07/Jul./86	30	2.3	2.7	2.3 $\pm$ 0.9	119.1
08/Jul./86	30	2.0	2.9	2.0 $\pm$ 0.7	150.5
09/Jul./86	30	1.7	1.4	1.7 $\pm$ 0.6	80.5
10/Jul./86	30	0.4	1.1	0.4 $\pm$ 0.1	275.6

Anexo IV.- Promedio diario de la tasa de pastoreo específico
(h⁻¹) de Acartia tonsa.

Fecha	N	$\bar{X}$ (X 10 ⁻³)	S (X 10 ⁻³)	I.C. (X 10 ⁻³)	CV
27/Jun./86	12	3.9	7.9	3.9 ± 5.0	208.0
28/Jun./86	20	4.1	3.6	4.1 ± 1.7	90.1
04/Jul./86	18	43.8	132.0	43.8 ± 65.6	305.3
05/Jul./86	18	6.7	8.7	6.7 ± 4.3	131.1
06/Jul./86	18	5.7	5.3	5.7 ± 2.6	94.2
07/Jul./86	18	2.6	4.1	2.6 ± 2.0	157.7
08/Jul./86	18	12.7	14.7	12.7 ± 7.3	117.6
09/Jul./86	18	2.5	3.4	2.5 ± 1.2	138.4
10/Jul./86	18	0.2	0.5	0.2 ± 0.1	196.9

Nota: Del 29 de Junio al 3 de Julio no sobrevivieron organismos
de Acartia tonsa.