

ESTUDIO DE INFLUENCIA DEL CLIMA Y
DE LOS FACTORES ECONÓMICOS DE LA ZONA

TASAS DE PASTOREO DIARIAS DEL
BOVEDINOS EN UNA LOCALIDAD
COSTERA DE E. G., MÉXICO.

Por E. G. GARCÍA

Dr. Eugenio del Carmen Matus Hernández

Mo

RESUMEN de la tesis de María Eugenia del Camiñ Matus Hernández, presentada como requisito parcial para la obtención del grado de MAESTRO EN CIENCIAS en ECOLOGIA MARINA. Ensenada, B. C., México, Agosto de 1991.

TASAS DE PASTOREO DIARIAS DEL ZOOPLANKTON EN UNA LOCALIDAD COSTERA DE BAJA CALIFORNIA, MÉXICO



www.elsevier.com/locate/jmb

It is a common misconception that the only way to protect your business from a data breach is to invest in expensive security measures. While this is true, there are many other steps you can take to protect your business from a data breach. For example, you can implement strong password policies, use secure communication channels, and regularly update your software. Additionally, you can educate your employees on the importance of data security and provide them with training on how to protect sensitive information. By taking these steps, you can significantly reduce the risk of a data breach and protect your business from financial loss.

Copyright © 2000 by The McGraw-Hill Companies, Inc. All rights reserved. Printed in the United States of America. This book is a registered trademark of The McGraw-Hill Companies, Inc. All other trademarks are the property of their respective owners. No part of this publication may be reproduced, stored in a retrieval system, or transmitted, in any form or by any means, electronic, mechanical, photocopying, recording, or by any information storage and retrieval system, without prior written permission from The McGraw-Hill Companies, Inc. For more information, contact The McGraw-Hill Companies, Inc., 1221 Avenue of the Americas, New York, NY 10020-1346.

Large technology-driven firms have also been successful in identifying the young talent that will be the next generation of innovators. In the past, this talent has been identified by the military, which has been successful in identifying and training young people for the challenges of the future. The military has been successful in identifying and training young people for the challenges of the future. The military has been successful in identifying and training young people for the challenges of the future.

Die vorliegende Studie wurde im Jahr 2000 durchgeföhrt und ist als Pilotstudie zu verstehen. Die Ergebnisse sind nicht repräsentativ für die gesamte deutsche Bevölkerung. Die Teilnehmerinnen dieser Studie waren in der Altersgruppe von 18 bis 35 Jahren. Die Ergebnisse der Studie können nicht auf andere Altersgruppen übertragen werden. Die Studie wurde im Jahr 2000 durchgeföhrt und ist als Pilotstudie zu verstehen.

Bitte beachten: Das vollständige Geschäftsverhältnis zwischen unserer Gruppe und jenseits der nationalen Grenzen kann kompliziert werden. Bei internationalen Transaktionen können sich unterschiedliche rechtliche Bestimmungen und Steuern auswirken. Bitte konsultieren Sie einen Steuerberater.

I am aware of the fact that the Commission has been very busy with other matters, and I am sure that the Commission will be able to deal with this matter as soon as possible. I am sure that the Commission will be able to deal with this matter as soon as possible. I am sure that the Commission will be able to deal with this matter as soon as possible.

TESIS DEFENDIDA POR: MA. EUGENIA DEL CARMEN MATUS HERNANDEZ

Y APROBADA POR EL SIGUIENTE COMITE:



DR. RUBEN LARA LARA.- Director del Comité



M.C. GILBERTO GAXIOLA CASTRO.- Miembro del Comité



DR. LUIS EDUARDO CALDERON AGUILERA.- Director Estudios de Posgrado

2 DE SEPT., DE 1991

DEDICATORIA

A mis padres con todo mi amor.

A mi familia

AGRADECIMIENTOS

Deseo expresar mi agradecimiento al Dr. José Rubén Lara Lara por su dirección y apoyo durante la elaboración de este trabajo.

A Carmen Bazán en especial, por su amistad, entusiasmo y apoyo incondicional en la elaboración de mi tesis.

A Juan, Manu, Tito, Panchito, Manuel, Lupita y Ernesto por su valiosa cooperación durante la realización de los experimentos.

A los miembros del comité de tesis.

Al M.C. Eduardo Santamaria quien me facilitó hacer uso del contador de centelleo de la Universidad Autónoma de Baja California.

A Tito, Sila, Miriam, Lilia, Lupita, Eduardo, Hector, Diego y todos mis amigos de CICESE, por su aprecio.

A CONACyT.

CONTENIDO

Página

I. INTRODUCCION.	1
I.2. Objetivo.	5
I.3 Antecedentes.	5
II. METODOS Y MATERIALES.	8
II.1. Area de Estudio.	8
II.2. Métodos de Campo.	8
II.3. Métodos de Laboratorio.	11
II.3.1. Determinación de la abundancia de fitoplancton y zooplancton.	11
II.3.2. Determinación del contenido de clorofila <u>a</u>	11
II.3.3. Determinación de la Productividad Primaria.	14
III. RESULTADOS Y DISCUSION.	21
III.1. Abundancia de fitoplancton.	21
III.2. Abundancia de zooplancton.	27
III.2.1. Microzooplancton.	27
III.2.2. Macrozooplancton.	28
III.3. Abundancia de bacterias.	28
III.4. Abundancia de algas.	28
III.5. Tasas de Pastoreo.	28
III.5.1. Microzooplancton.	28

CONTENIDO (CONTINUA)

LISTA DE FIGURAS

[illegible]

LISTA DE TABLAS

<u>Tabla</u>	<u>Página</u>
I. Tasas de pastoreo del microzooplancton durante el período de muestreo. Los (*) indican los días en que no se registraron tasas de pastoreo. La tasa de crecimiento fitoplactónico se consideró iguala una duplicación por día ($k=0.72\text{ d}^{-1}$)	33
II. Consumo del macrozooplancton herbívoro	37
III. Comparación de tasas de pastoreo del microzooplancton obtenidas con el método de dilución	41
IV. Comparación de las tasas de filtración de <i>Acartia tonsa</i> reportadas para el Pacífico en la literatura y en este estudio	45

I. INTRODUCCION.

El consumo de fitoplancton por el zooplancton denominado pastoreo o herbivoría es una de las causas de mortalidad del fitoplancton, al igual que el hundimiento de las células a la zona afótica (Raymont, 1980), enfermedades causadas por los virus (Van Etten *et al.*, 1983; Suttle *et al.*, 1990), etc; pero es la primera, la que se ha considerado de mayor significado en la regulación de las poblaciones fitoplanctónicas (Jackson, 1980; Revelante y Gilmarin, 1983; Marra *et al.*, 1987; Litaker *et al.*, 1988; Jumars *et al.*, 1989). Desde otra perspectiva, el pastoreo constituye la vía primordial de transferencia de energía a otros niveles tróficos (Pomeroy, 1974; Gilmarin, 1983).

múltiples, según las variables a explorar, ya sea concentración (Frost, 1972; Dritz, 1985), calidad nutricional (Cowles *et al.*, 1988), talla o especies de fitoplancton para determinados estadios o especies de herbívoros (Fulton y Paerl, 1987; Ayukai, 1987; Barthel, 1988; Estep *et al.*, 1990). Las formas de medir las tasas de pastoreo incluyen: conteos de células, partículas, clorofila *a*, incorporación de elementos radiactivos

específicas (tal es el caso de la laminariasa) son de los métodos *in situ* más utilizados para el cálculo de tasas de pastoreo (Boyd *et al.*, 1980; Hirche, 1989; Hassett y Landry, 1990; Mayzaud *et al.*, 1991).

La forma en que se expresa la actividad de ingestión de fitoplancton por los herbívoros, generalmente es la tasa de pastoreo, la cual se calcula en términos de la fracción o porcentaje de fitoplancton (biomasa) o de la productividad que consumen (Mann *et al.*, 1984). La tasa de filtración indica el volumen promedio del cual los organismos (pastoreadores) remueven partículas en un tiempo determinado (Conover y Huntley, 1984).

Han sido numerosos los estudios que indican la importancia del macrozooplancton en la regulación de la estructura y productividad de las comunidades fitoplanctónicas (Griffiths y Caperon, 1979; Chervin *et al.*, 1981; Huntley,

algunas regiones se han realizado estudios espacio-temporales en los que se ha encontrado que la ruta del macrozooplancton y del microzooplancton se acoplan según las características del recurso alimenticio (Andersen y Sorensen, 1986).

Ya que las rutas de la transferencia de energía a través de un ecosistema han sido esquematizadas como una cadena o trama trófica, su implementación como una herramienta descriptiva ha sido importante para establecer el modelo conceptual de las relaciones tróficas del ecosistema marino. Sin embargo, para que estos modelos sean más realistas se deben conocer las biomásas o concentraciones y las tasas de transferencia entre los diferentes niveles. Así mismo, debido a que en el océano muchos de los procesos físicos se caracterizan por ser episódicos (Platt *et al.*, 1989), es importante la incorporación esquemática de los patrones espacio-temporales de estas relaciones entre diferentes niveles (Kerfoot y

DeMott, 1984; Cho y Azam, 1988). Brand (1983) encontró que el grado de variabilidad del ambiente físico tiene un marcado efecto en la estructura de las tramas tróficas.

En áreas costeras, además de los factores previamente descritos, otros procesos tales como advección, patrones de migración, periodicidad alimenticia, estado de eventos de surgencia y distancia de la costa (Munk, 1978; Munk y

que la tasa de ingestión aumenta con el estadio de desarrollo (Banse, 1982; Moloney y Field, 1989). Otra causa de variaciones en la actividad alimenticia son los ritmos endógenos que regulan las tasas de ingestión a lo largo del día (Ikeda, 1977; Bautista *et al.*, 1988; Ishii, 1990; Durbin *et al.*, 1990). Las variaciones en la actividad enzimática del zooplancton (Hirche, 1989; Hassett y Landry, 1990), las migraciones verticales (Gliwicz, 1986; Harris, 1988; Daro, 1988) afectan también al proceso de pastoreo.

Entre las características del fitoplancton que regulan las tasas de ingestión, se ha encontrado que éstas son directamente proporcionales a la concentración de fitoplancton (Frost, 1972; Kiorboe *et al.*, 1985; Mourelatos y Lacroix, 1990). Sin embargo, esta tendencia está restringida a dos límites: una concentración mínima tal que el costo invertido iguale el beneficio obtenido, y una concentración máxima a la cual el organismo es incapaz de manipular dicha cantidad de alimento. En este aspecto hay opiniones contrarias.

recientemente se ha reportado de los organismos que constituyen el microzooplancton, se han desarrollado una serie de métodos para evaluar su contribución.

Entre los métodos para estimar las tasas de pastoreo de los ciliados herbívoros, considera desde el seguimiento de la ingestión de *Brachodonta* ¹⁴

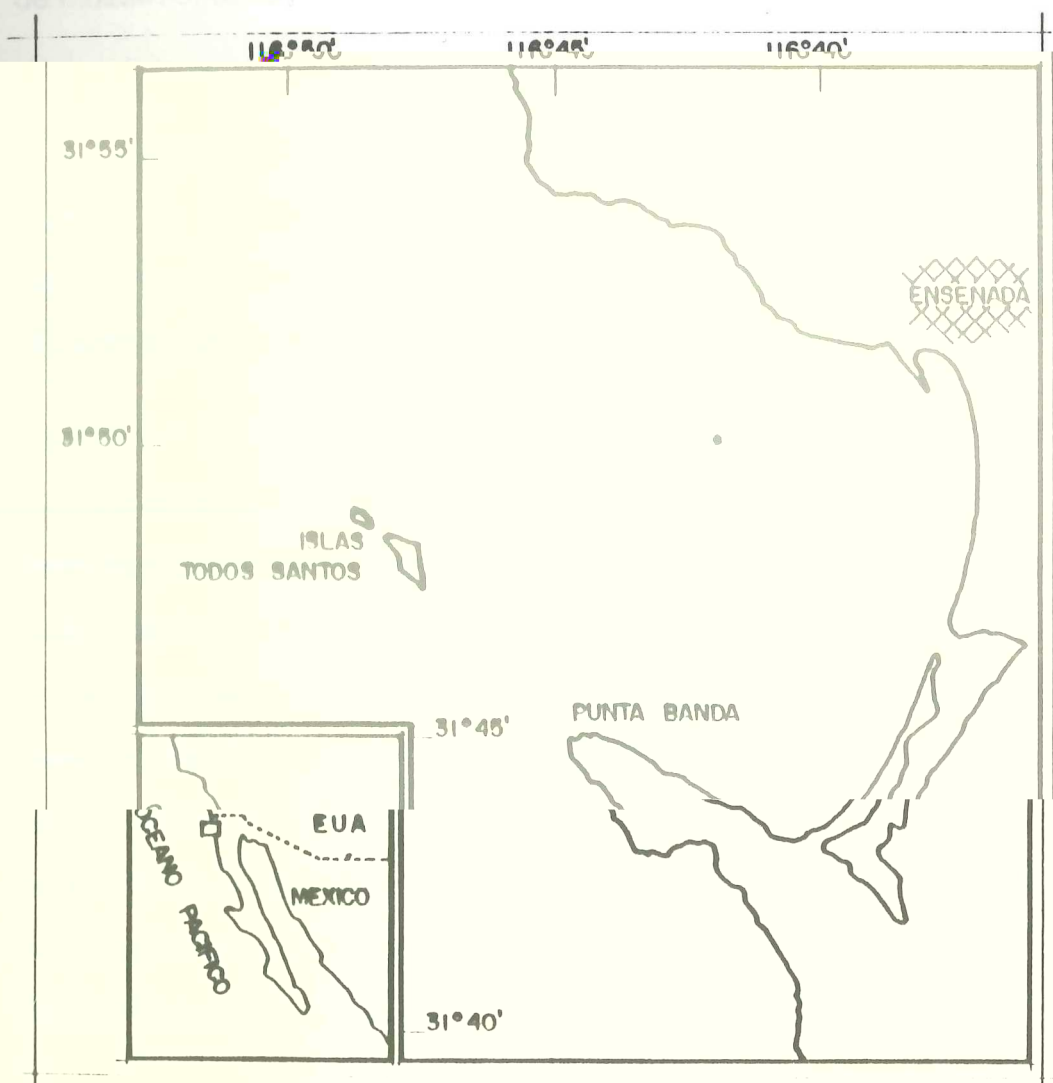


Figura 1.- Localización de la Estación de Muestreo.

$$(1/t) \ln(Cla_t / Cla_0) = k - g \quad (1)$$

Se supone $k=0$.

t = tiempo de incubación, Cla_t y Cla_0 son las concentraciones de clorofila a al inicio y al final del experimento, respectivamente. La tasa de crecimiento del fitoplancton es igual a cero debido a las condiciones experimentales.

Landry y Hassett (1982) sustentan su modelo en los siguientes postulados: (1) durante los experimentos el crecimiento del fitoplancton es densoindependiente; (2) la probabilidad de ingestión de una célula es función directa de la tasa de encuentro entre depredador y presa; (3) la densidad de depredadores es constante. Además, el cambio de densidad del fitoplancton en un tiempo t es representado por la ecuación exponencial:

$$Cla_t = Cla_0 e^{(k-g)t} \quad (2)$$

El modelo de esta técnica considera que las tasas de crecimiento del fitoplancton y mortalidad debida al pastoreo, pueden ser estimados a partir del análisis de regresión lineal de los cambios observados en la concentración de clorofila a (tasa de crecimiento aparente) en las diferentes diluciones de agua de mar. Por lo que la tasa de pastoreo (g) es la pendiente negativa de la línea de regresión. La tasa de crecimiento del fitoplancton (k) durante los experimentos se consideró cero debido a las condiciones experimentales.

En el laboratorio se integraron las submuestras de cada una de las cuatro profundidades y de ésta se hicieron diluciones al 1, 25, 50, 75, 100 % con agua de mar filtrada (filtro de ester de celulosa de $0.2 \mu m$). De cada dilución se tomaron 100 ml (duplicado) para las determinaciones de clorofila a al inicio del experimento. Las incubaciones se realizaron en botellas de boca ancha de policarbonato de 250 ml por

un lapso de 24 horas, a temperatura controlada $18^{\circ}\text{C} \pm 1^{\circ}$, en completa oscuridad, en un incubador cuyo período de rotación fue de 1-3 revoluciones por minuto. Una vez finalizado el experimento, las muestras se filtraron para cuantificar el contenido de clorofila a al final del mismo.

Marin *et al.* (1986) evaluaron las fórmulas propuestas para el cálculo de tasas de pastoreo, ingestión y filtración de Frost (1972). Estos autores analizaron la

respuesta funcional de un modelo que explica que la tasa de filtración es constante

en un intervalo de concentraciones de fitoplanctón y este disminuye más allá de la primera concentración por la saturación de los organismos filtradores. El modelo de respuesta funcional tipo II es aceptado por que la concentración crítica y el periodo de saturación de filtración propuestos coinciden con el tamaño de concentración crítica y periodo que la concentración crítica (Holling, 1959), los modelos experimentales obtenidos con organismos filtradores.

Por tanto, se deduce que el crecimiento del fitoplanctón es igual al decrecimiento

$$C/a_0 = C/a_0 e^{(k - m)t} \quad (24)$$

donde el decrecimiento fitoplanctónico y suplenetico es igual a. Esta, ya que las concentraciones de fitoplanctón son iguales. Por lo que se deduce:

$$\text{tasa de pastoreo } (P) = k(C/a_0 - C/a_0) / t \quad (25)$$

$$\text{tasa de filtración } (F) = V P / N \quad (26)$$

$$\text{tasa de ingestión } (I) = P / N \quad (27)$$

Donde: C/a_0 y C/a_t , concentración de clorofila a al inicio y al final del experimento respectivamente. t , tiempo (h^{-1}); k , tasa de crecimiento fitoplanctónico; V , volumen filtrado (ml) y N , número de organismos del macrozooplancton en la botella de incubación.

III. RESULTADOS.

III.1. Parámetros Físicos.

Los valores de la profundidad del disco de secchi oscilaron entre 1 y 3.5 metros, el promedio fue de 2.4 m (C.V. = 25)(Fig. 2).

La variación diaria de temperatura en cada una de las profundidades durante el ciclo de muestreo fue mínima; en la superficie el promedio fue de 22.65 C° (C.V.=2), a 10 metros 18.15 C° (C.V. = 5), a 20 metros 15.85 C°. (C.V. =4) y a 30 metros 15.67 C° (C.V. = 4). Sin embargo, con relación a la diferencia entre las profundidades muestreadas, el análisis de Friedman mostró diferencias significativas ($P = < 0.01$). Sin embargo en las profundidades de 20 y 30 metros la temperatura fue similar a lo largo del ciclo (Fig. 3).

Durante la hora de muestreo (0800-0900 horas) se presentaron condiciones de nublado (100%); en promedio la irradiancia diaria registrada durante el período de muestreo fue de 890 (C.V. = 13) watts m⁻² d⁻¹. En las horas de máxima irradiancia, durante las cuales se realizaron las incubaciones de productividad primaria, se registró un promedio de 231.74 (C.V. = 18) watts m⁻² h⁻¹ (Anexo I).

III.2. Abundancia fitoplanctónica.

El número de células promedio en la superficie durante el muestreo, fue de 198×10^6 (C.V. = 82) cel l⁻¹. La máxima abundancia se registró el día 20 de julio con 700×10^6 cel l⁻¹ y el mínimo el 15 de julio con 41×10^6 cel l⁻¹ (Fig. 4). La comunidad fitoplanctónica (> 75%) por células del nanoplancton ($\leq 2.5 \mu\text{m}$), excepcionalmente se encontraron diatomeas y dinoflagelados.

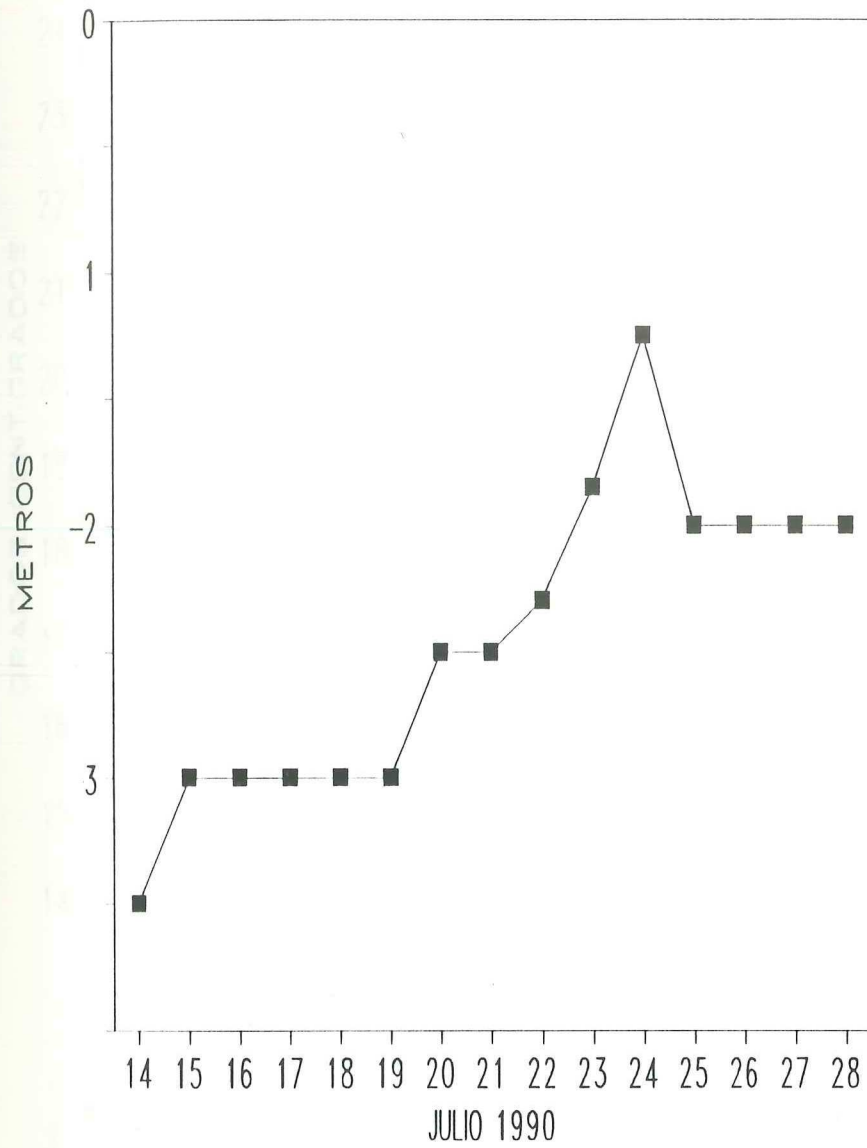
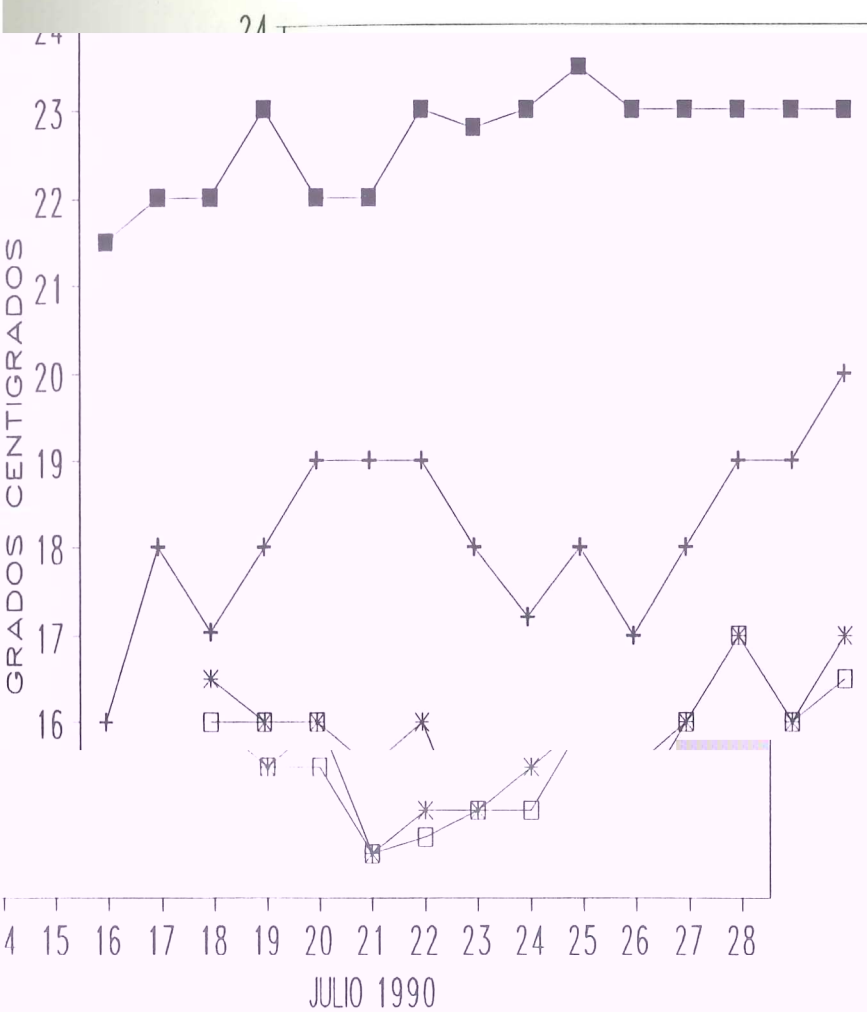


Figura 2. Profundidad de desaparición del disco de secchi



SUPERFICIAL + 10 METROS * 20 METROS □ 30 METROS

Distribución de temperatura (°C) en los niveles muestreados.

Figura 3. Distribución de temperatura (°C) en los niveles muestreados.

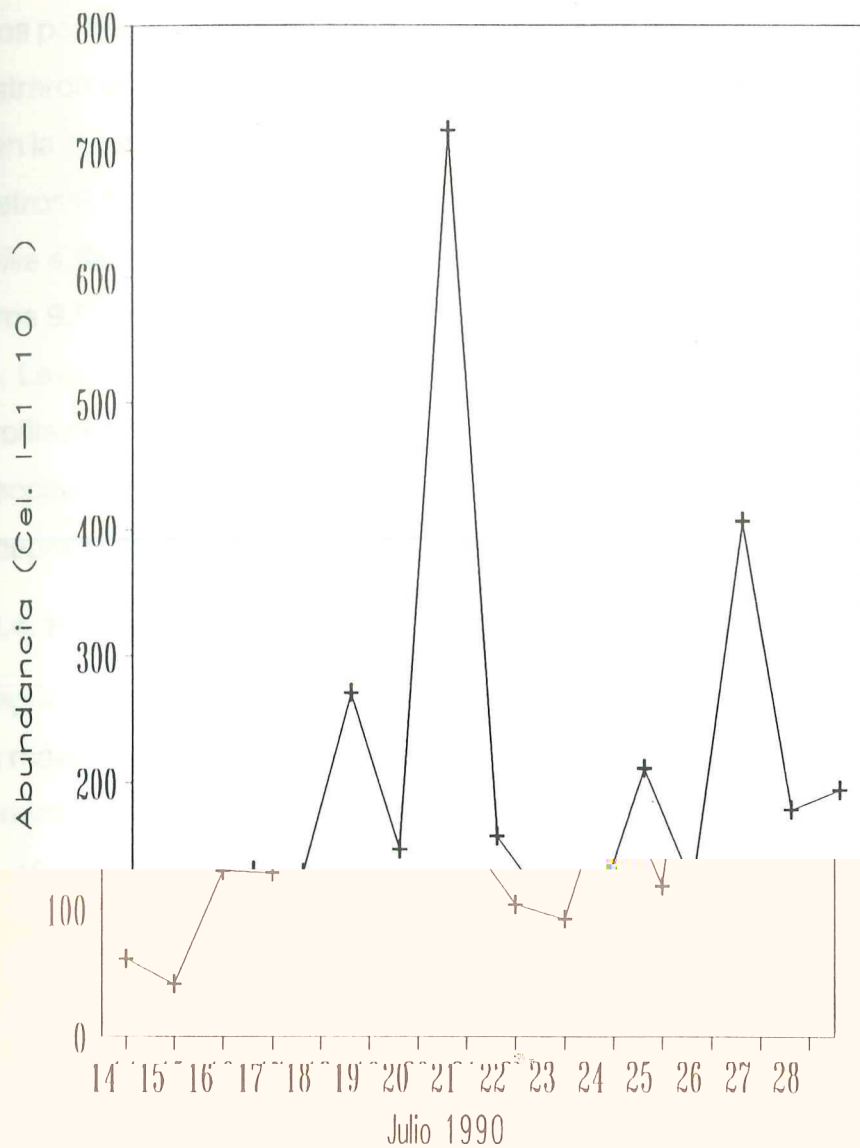


Figura 4. Abundancia del fitoplanctón en la superficie durante el período de muestreo.

III.3. Clorofila a.

Los perfiles de clorofila a mostraron una gran variabilidad. Los valores máximos se registraron entre los primeros 10 metros, la concentración promedio de la clorofila a total en la superficie fue de 11.98 mg m^{-3} (C.V. = 40), a 10 metros 10.71 (C.V. = 45), a 20 metros 6.53 (C.V. = 79) y a 30 metros 4.69 (C.V. = 95) (Fig. 5). El promedio de

en los perfiles de productividad fitoplanctónica en la columna de agua, los valores máximos se encontraron entre los primeros 20 metros de profundidad, con un promedio de $19.4 \text{ mg C m}^{-3} \text{ h}^{-1}$ (C.V. = 100) (Fig. 6).

Los promedios durante los quince días fueron de $1.75 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ (C.V. = 82) para la productividad primaria total y de $1.52 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ (C.V. = 55) para la fracción <20 μm . Los organismos del nanofitoplancton contribuyeron desde un 30% hasta un 99% de la productividad primaria total de la columna de agua, con excepción de tres días, la contribución siempre fue mayor del 75% (Fig. 10).

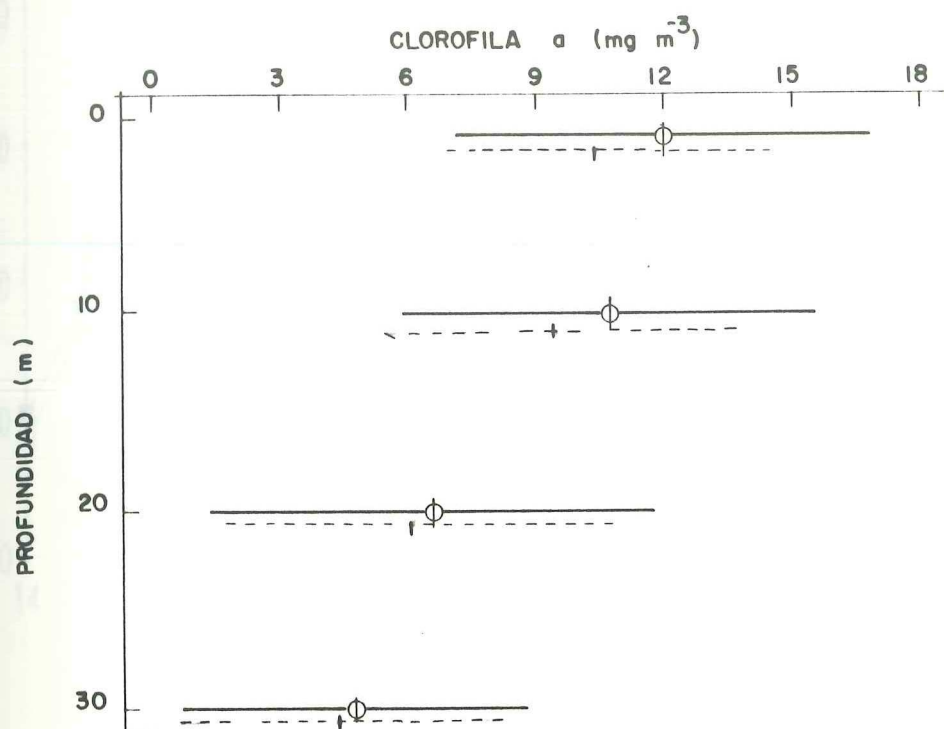


Figura 5.

Figura 5. Promedio y desviación estándar de la concentración de clorofila a total (Φ) y < 20 u m (+).

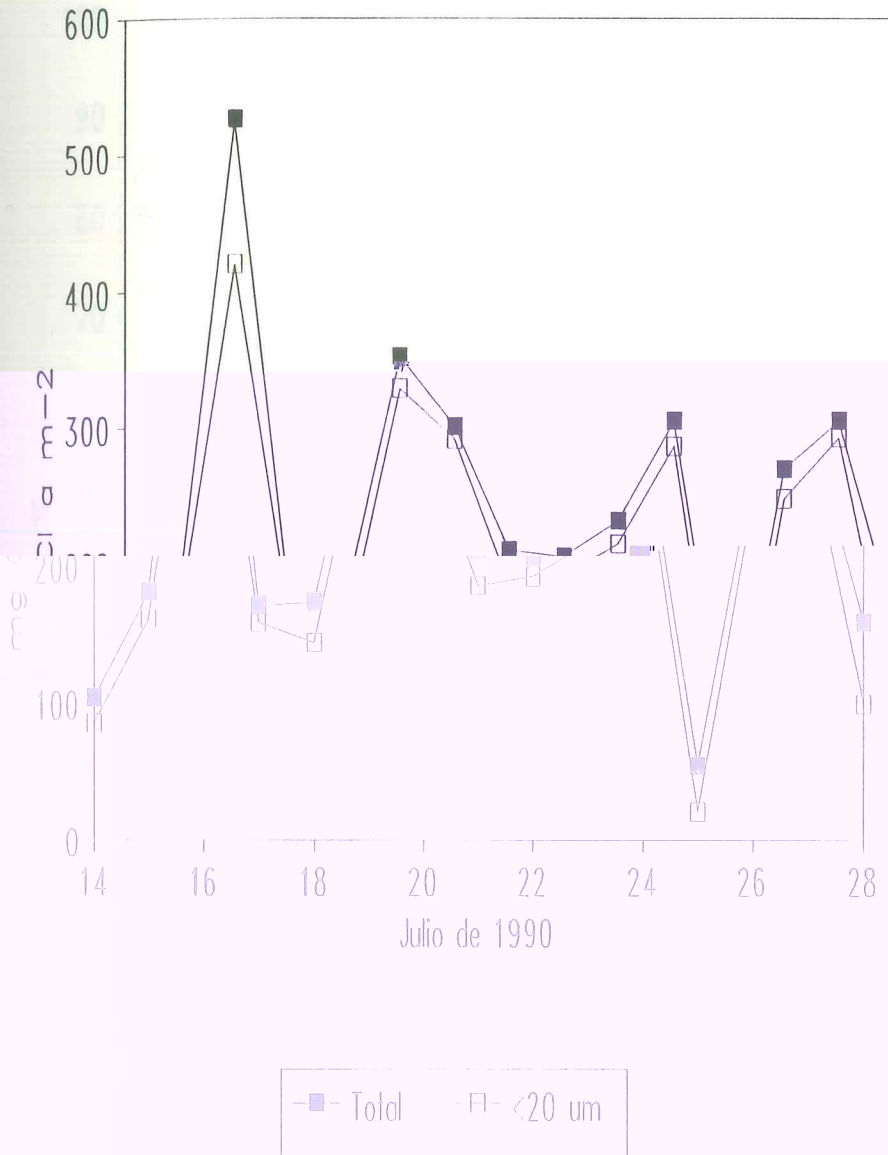


Figura 6. Concentración integrada de clorofila *a*, durante el período de muestro.

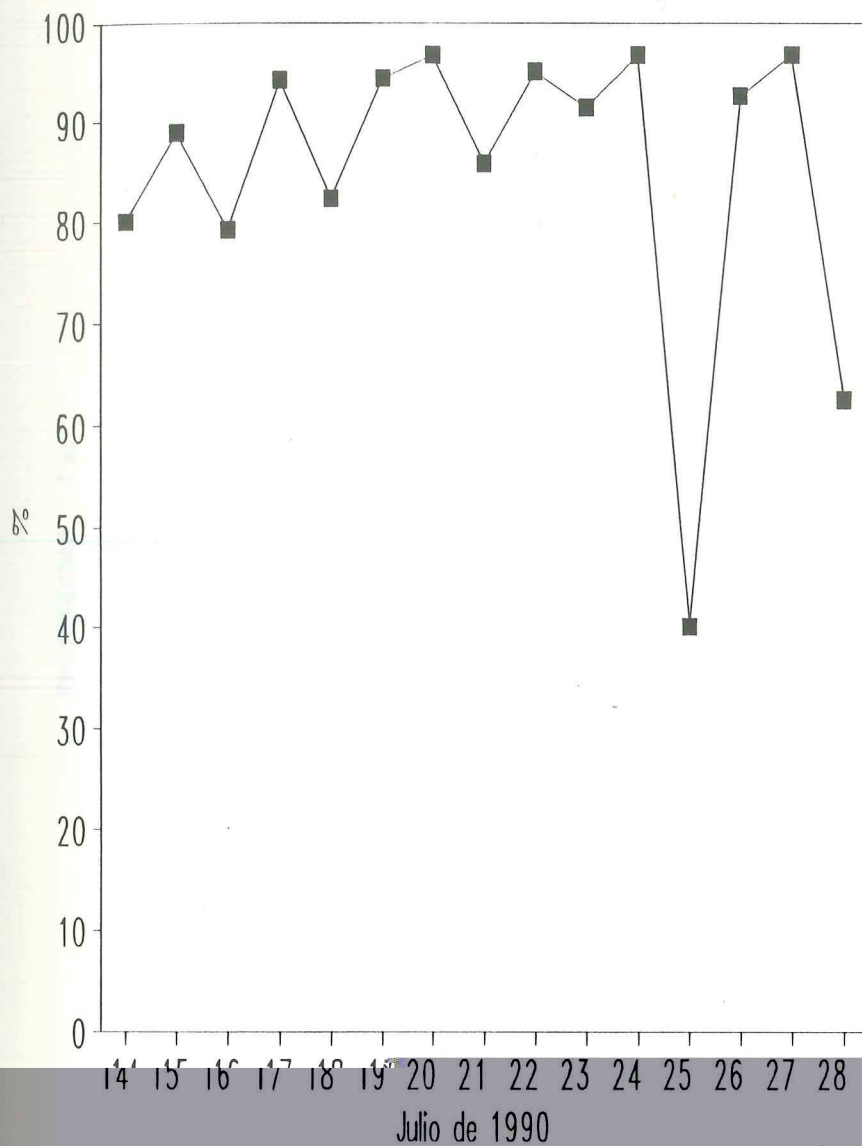


Figura 7. Porcentaje de contribución del nanofitoplacton (<20 um) a la clorofila a integrada total.

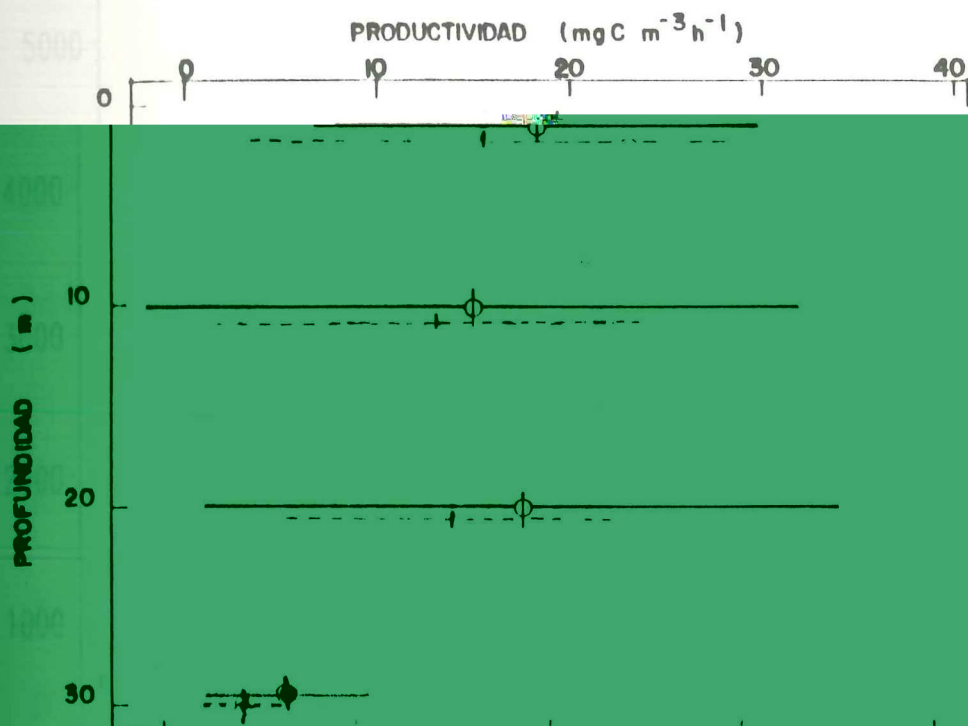


Figura 5. Promedio y desviación estándar de la productividad primaria total (○) y < 20 μm (+).

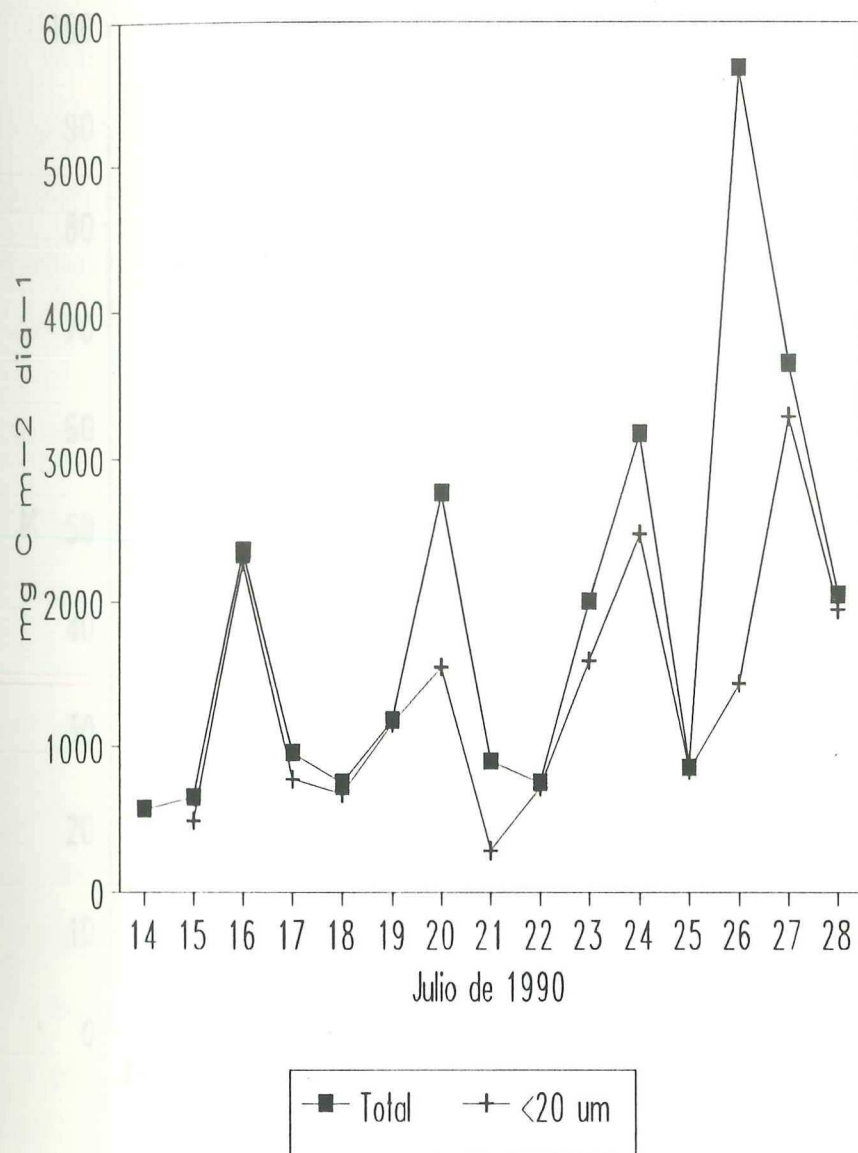


Figura 9. Productividad primaria integrada durante el período de muestreo.

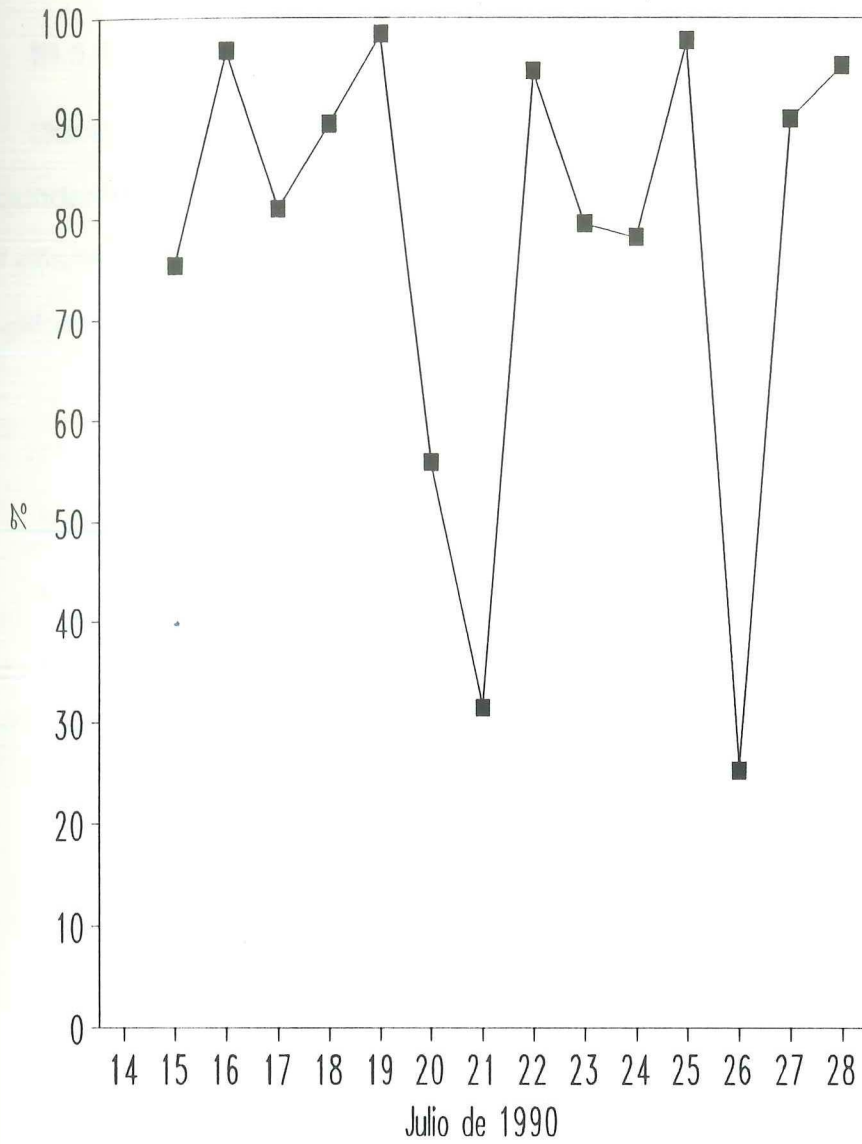


Figura 10. Porcentaje de contribución del nanofitoplancton (<20 µm) a la productividad primaria integrada total.

III.5.2. Macrozooplancton.

La abundancia de organismos durante la época de muestreo presentó un máximo (5000 org. l⁻¹) el 19 de julio, con abundancias menores al inicio y al final del mismo (Fig. 12). El número osciló entre valores de 500 a 5000 organismos por metro cúbico. Los herbívoros, considerando copépodos y eufausidos, fueron los más abundantes en comparación con los carnívoros y otros grupos (huevos de peces).

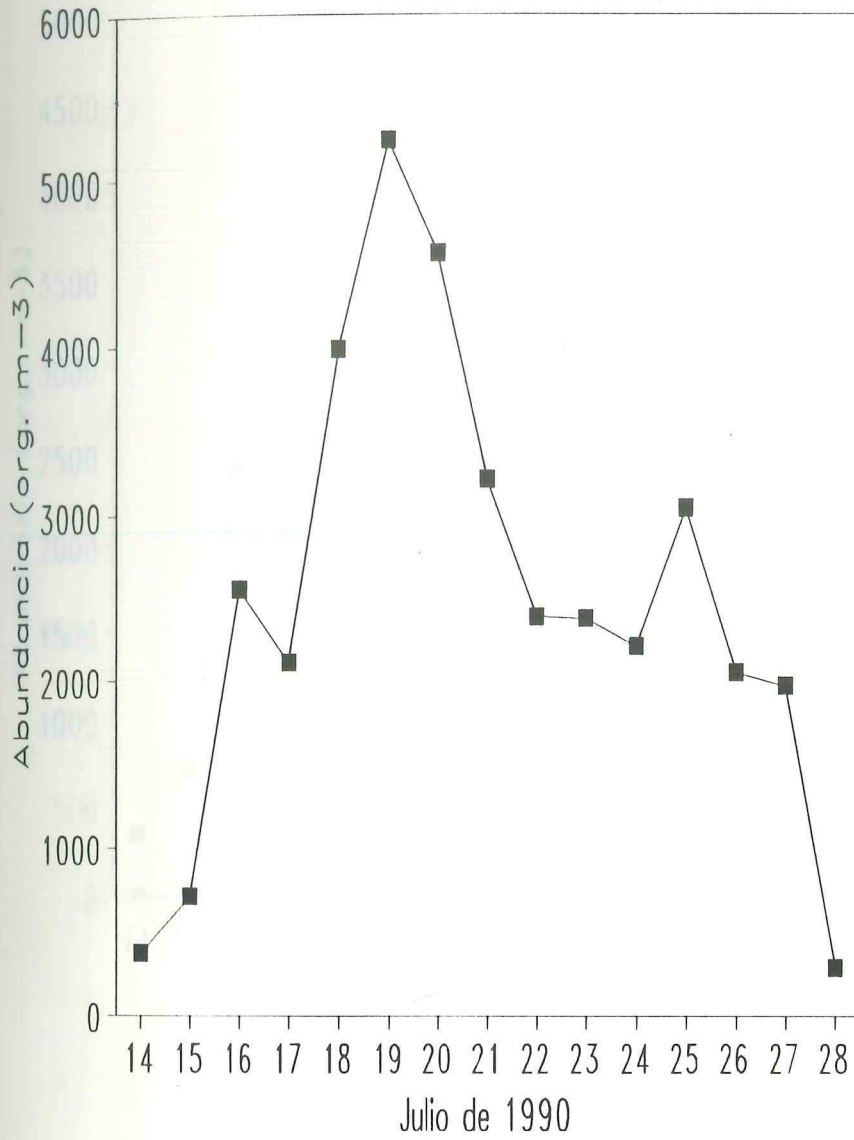


Figura 12. Abundancia del macrozooplancton durante el período de muestreo.

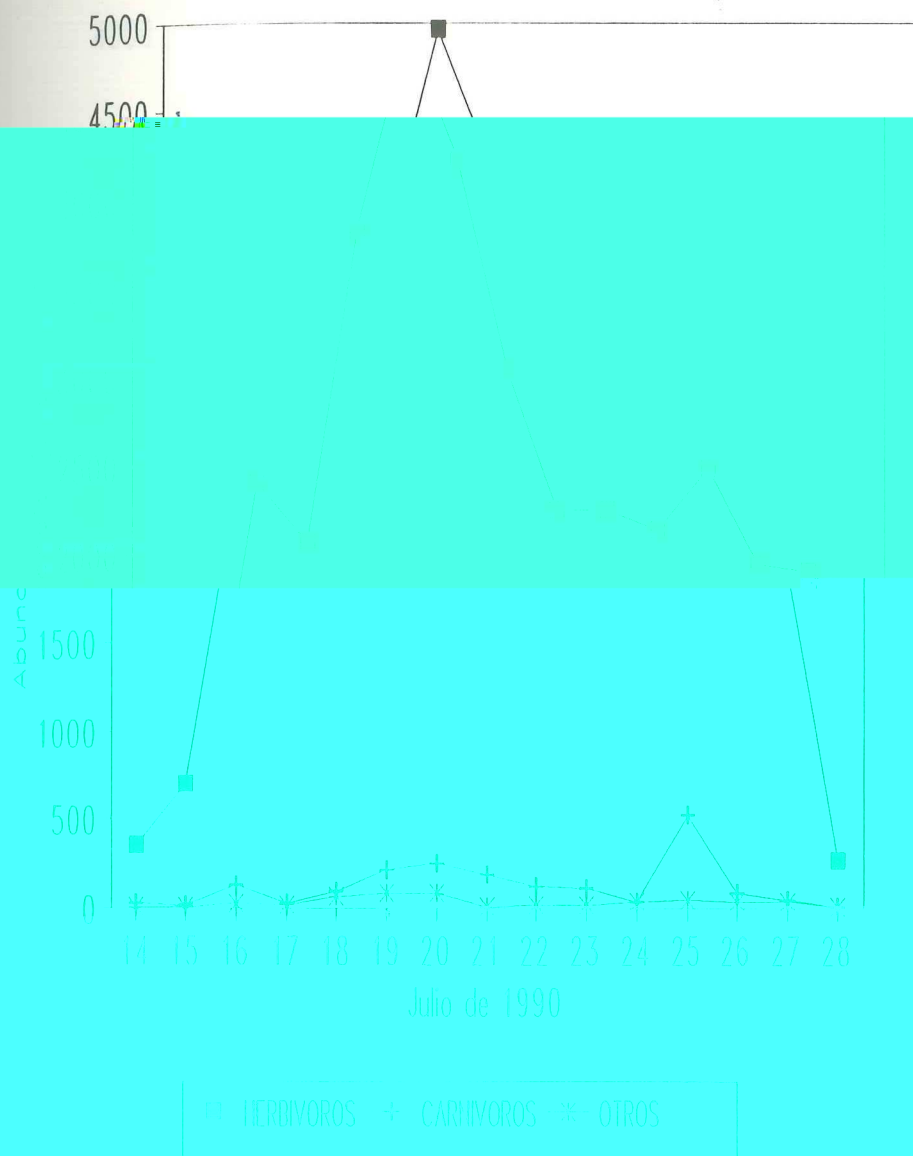


Figura 13. Abundancia de los grupos tróficos de las poblaciones de zooplancton.

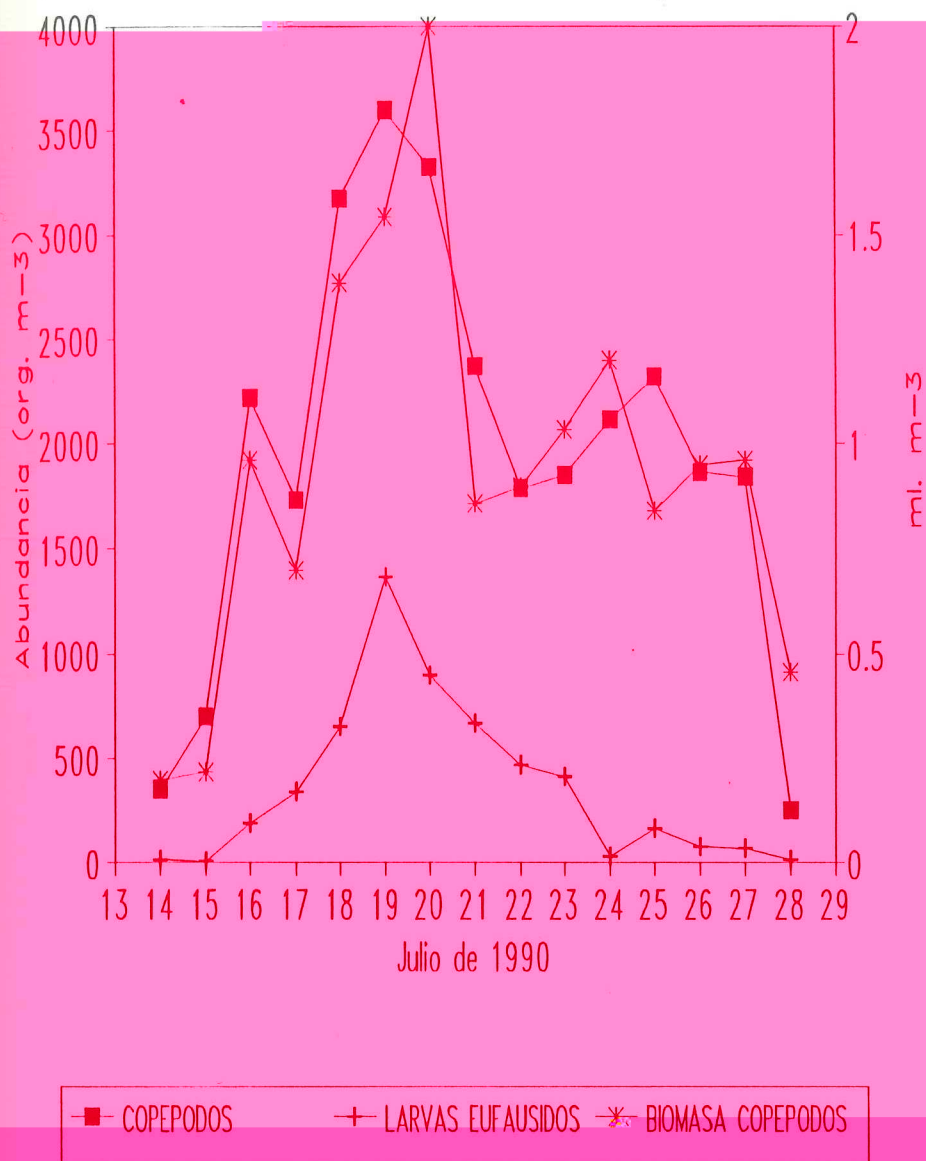


Figura 14. Abundancia y biomasa de los herbívoros de las poblaciones del zooplancton.

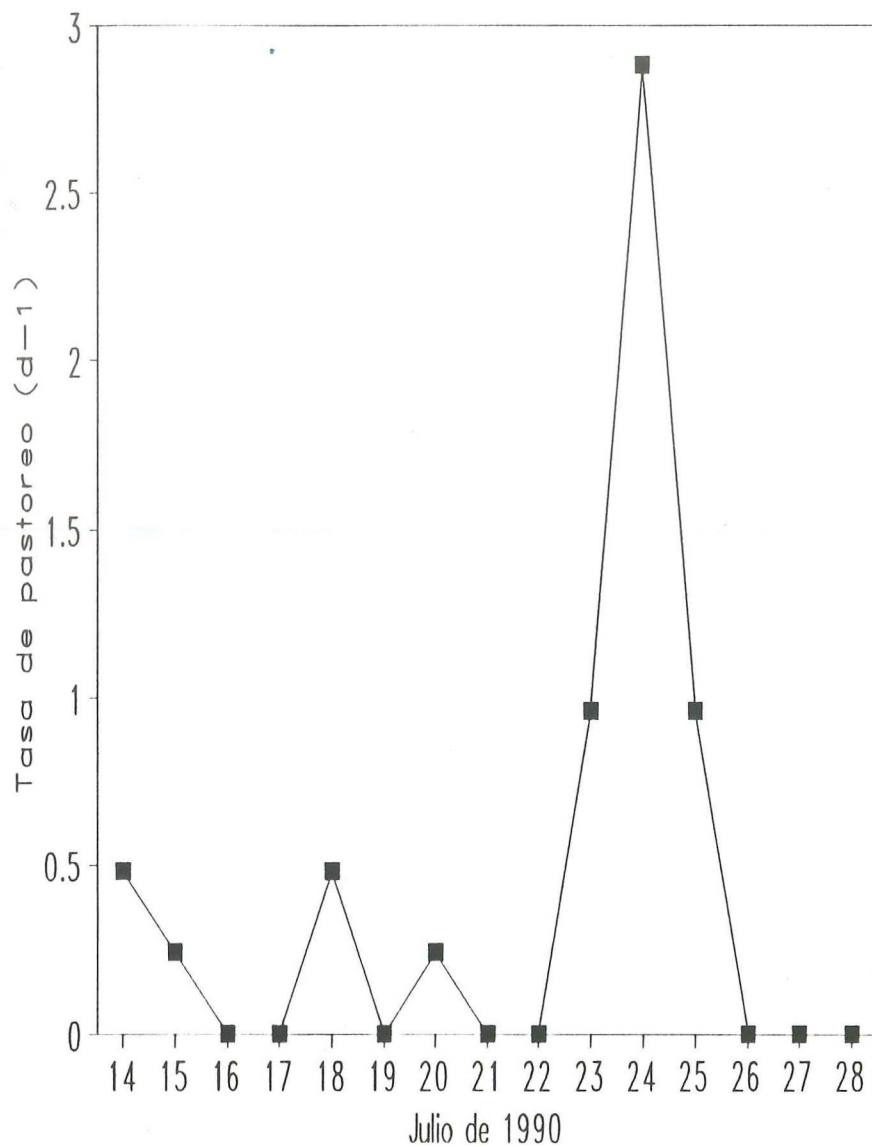


Figura 15. Tasas de pastoreo del microzooplancton.

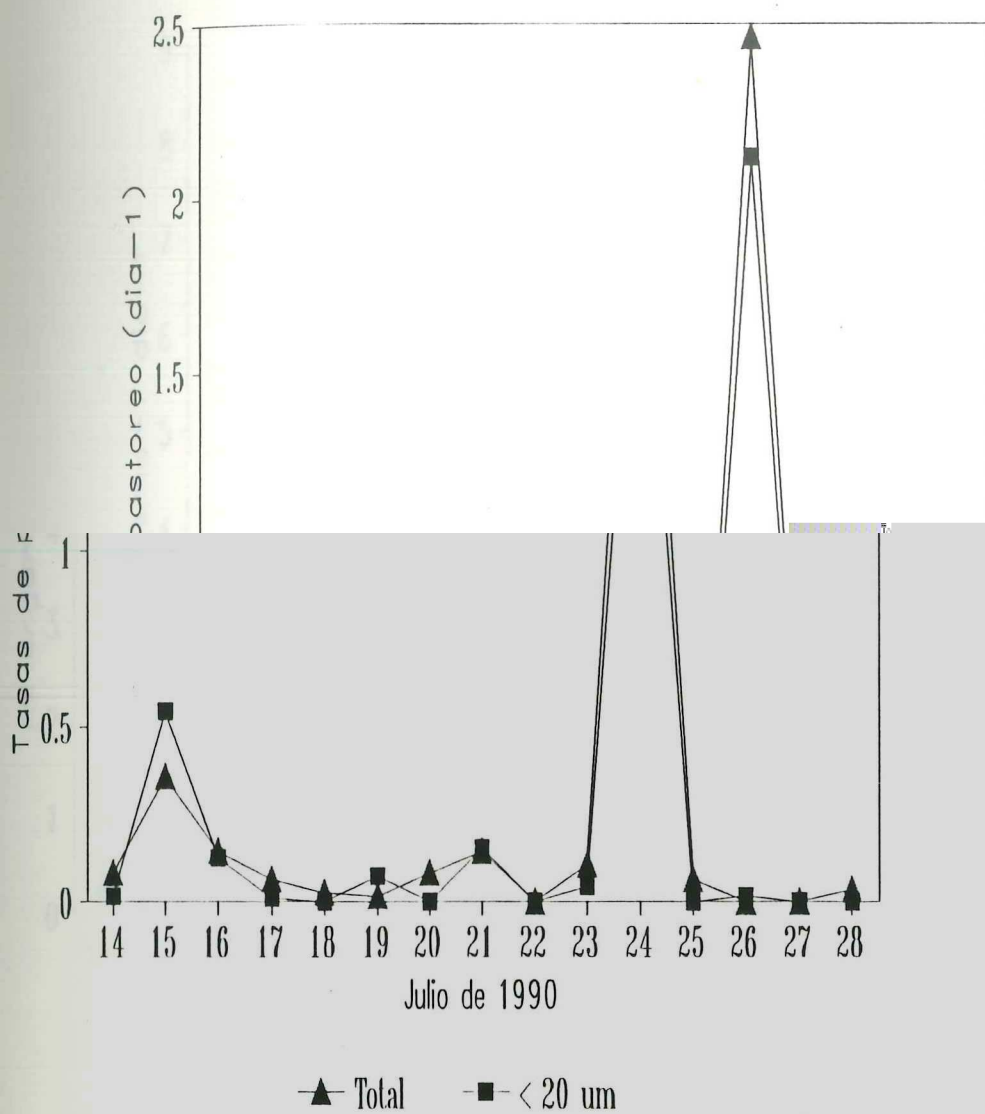


Figura 16. Tasas de pastoreo del macrozooplancton.

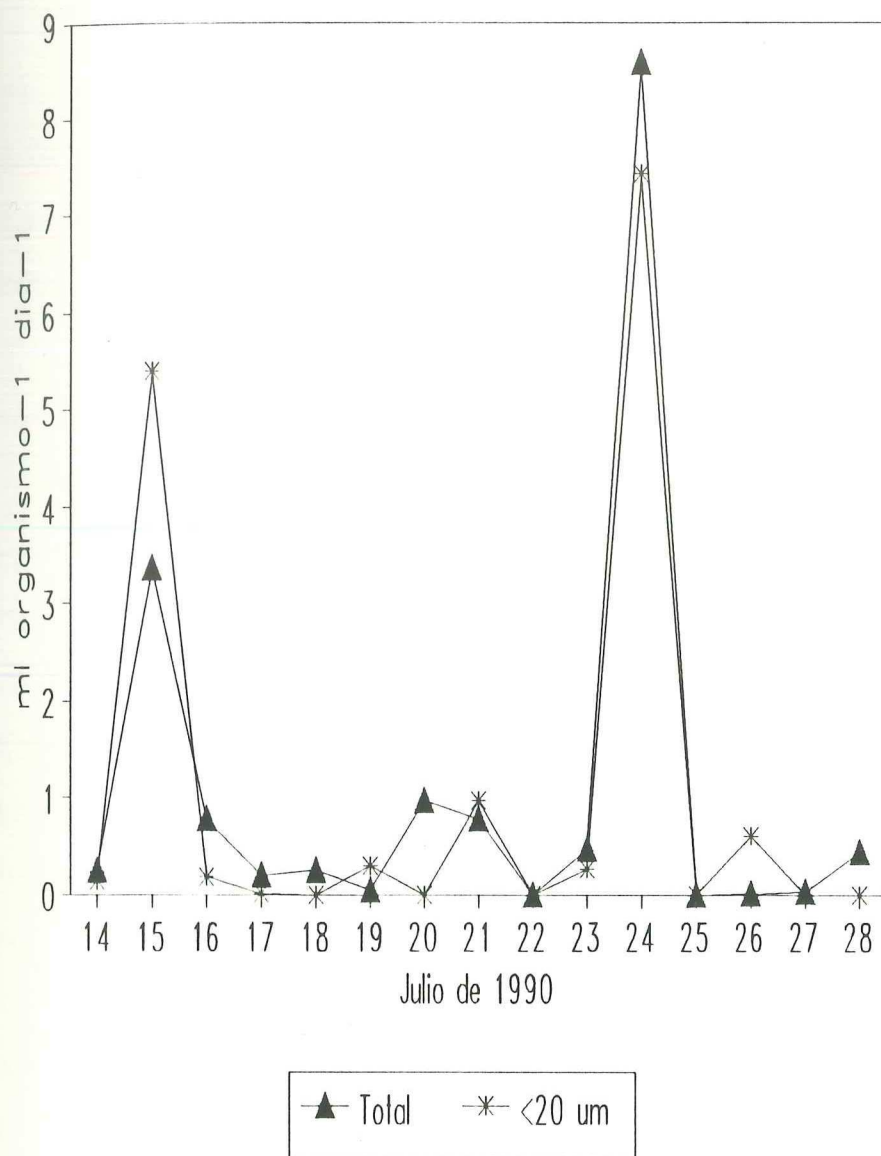


Figura 17. Tasas de filtración del macrozooplancton.

Tabla II. Consumo del macrozooplancton herbívoro.

DIA	g(dia ⁻¹)	%PRODUCTIVIDAD CONSUMIDA
14	0.08	15
15	0.35	57
16	0.14	25
17	0.06	11
18	0.02	4
19	0.01	2
20	0.08	15
21	0.14	25
22	*	0
23	0.1	18
24	2.46	178
25	0.06	11
26	*	0
27	*	0
28	0.03	6

Torres-Moye y Alvarez-Borrego, 1987; Dam *et al.*, 1991). Las máximas concentraciones de clorofila *a* en la columna de agua se presentaron entre los primeros 20 metros superficiales, sin embargo, estas concentraciones no decayeron completamente a profundidades mayores. Esto sugiere que las poblaciones estuvieron formadas por organismos con eficiente actividad fotosintética a bajas irradiancias. La concentración de clorofila *a* integrada presentó oscilaciones entre valores altos y bajos, durante el período de estudio. Esta tendencia posiblemente indica una regulación debida a los nutrientes o a la depredación. Por la actividad del pastoreo los nutrientes pueden ser regenerados directamente (excreciones) o bien mediado por la actividad microbiana. Moegenburg y Vanni (1991) han reportado que los nutrientes regenerados provocan cambios fuertes en la biomasa del fitoplancton

en ambientes con muy poca riqueza, condición que favorece el crecimiento de nuestro estudio.

Unada a esta posibilidad, se han detectado en el área cercana a la localidad estudiada, valores altos de nitratos, nitritos y materia orgánica (Arce-Duarte, 1984; Rivas-Lozano, 1985; Castro-Longoria, 1986) lo cual favorecería el crecimiento del fitoplancton.

Además de los valores altos de clorofila *a*, el número de células presentes fue del orden de millones por litro, dominando los organismos catalogados como nanoplancton ($<20\mu\text{m}$). La importancia del nanoplancton como productores primarios ha sido ampliamente documentada, debido a sus altas tasas de división, asimilación y eficiencia fotosintética (Malone, 1981). Eppley y Weiler (1979) encontraron que en algunas zonas contaminadas o eutróficas, dominaba el

(Beers *et al.*, 1975). En el presente caso consideramos que existían las condiciones de eutrofización resultado directo de la influencia de la zona costera o que el fitoplancton estaba en un estado de sucesión avanzado.

La presencia de células altamente eficientes a bajas irradiancias se refleja en las altas razones de asimilación las cuales, promediaron $2.38 \text{ mg C mg Cl a h}^{-1}$ (C.V. = 139). Durante la serie generada, el comportamiento de las tasas de productividad primaria fueron similares a lo observado en las concentraciones de clorofila *a*, por lo que podemos considerar que los factores que generaron los pulsos de productividad alta fueron los aportes de nutrientes, ya que los valores de irradiancia durante las horas de incubación fueron poco variables (C.V. = 10).

Las poblaciones de micropastoreadores en el área de estudio, estuvieron constituidas principalmente por los ciliados. La abundancia de estos organismos, reportada para varias regiones del océano, ha sido muy variable desde cientos a millones de organismos por litro (Beers y Stewart, 1969; Capriulo y Carpenter, 1980; Verity, 1986; Andersen y Sørensen, 1986; Burkill *et al.* 1987; Paranjape, 1987). En el presente estudio, la abundancia del microzooplancton en la superficie, se encontró en el límite inferior de lo reportado para algunas regiones del océano Pacífico. Sin embargo, consideramos que son más abundantes que lo estimado en nuestras muestras superficiales, ya que anteriormente se ha reportado que constituyen una fracción importante del alimento para las larvas de peces que dominan el ictioplancton de la Baía de Todos Santos (Castro-Longoria, 1986). Esto se puede considerar como un indicador de la abundancia de los ciliados en el área de estudio. En general, las tasas de pastoreo resultaron comparables a las obtenidas en otras regiones del mundo, aunque el valor de 2.88 d^{-1} fue el valor más alto registrado (Tabla III).

Tabla III. Comparación de tasas de pastoreo del microzooplancton obtenidas con el método de dilución.

FUENTE	CLOROFILA a mg Cl a m ⁻³	MICROZOO- PLANCTON org l ⁻¹	TASAS DE PASTOREO (d ⁻¹)	% BIOMASA INICIAL	% DE LA PRODUC. CLOROFILA
--------	--	--	--	-------------------------	---------------------------------

Debido a que la comunidad fitoplanctónica estuvo formada casi en su totalidad por células $\leq 2 \mu\text{m}$, consideramos que los microconsumidores tenían suficiente alimento disponible, ya que se ha encontrado que nuphar

durante el período de estudio su densidad fue menor de 50 org. m^{-3} , estos valores son similares a los detectados en julio de 1986 por Jimenez-Pérez (1989) para el zooplancton de la Bahía de Todos Santos.

El dominio de estadios de copépodos sugieren que, semanas previas a nuestro período de muestreo hubieron condiciones alimenticias optimas para que los adultos se reprodujeran, ya que se ha encontrado que la tasa de producción de huevos tiene una relación directa con el alimento ingerido (Smith, 1990; Peterson *et al.*, 1991).

Los factores que controlan la alimentación de los copepodos son múltiples (Ónagnay, 1988). Sin embargo, durante el período de nuestros experimentos, suponemos que la alimentación practicamente estuvo restringida por la accesibilidad del alimento, ya que aunque abundante, estuvo dominado por células $\leq 2 \mu\text{m}$, talla

que experimentamos como una que restringió las posibilidades de alimentación por tamaño de alimento para el copepodo studied. Por tal motivo, como vimos la correspondencia entre la disponibilidad de un ítem de la disponibilidad del alimento (Quilley *et al.*, 1989). Por consiguiente, el tipo y tamaño físico de los organismos que la distribución de tallas del zooplancton es un buen indicador de la disponibilidad del alimento. En experimentos con *Acartia tonsa* se ha demostrado que las copépodos tienen tiempos de ingesta particularmente cortos (Auerbach y Shumway, 1984), más tarde de

El análisis de la serie de tiempo de la temperatura del agua en el lago de San Andrés-Páramo *et al.* (1991), no de gran estabilidad durante toda la serie; sin embargo, los datos de verano también presentaron una gran variabilidad de 10°C a 20°C, lo que nos hace pensar que la temperatura del agua en el lago de San Andrés-Páramo puede ser muy variable durante el verano. En consecuencia, el tipo de pastoreo que se presentó en la zona de estudio puede haber sido de tipo *grazing* o *grazing* con *grazing* (Korboe *et al.*, 1990). En consecuencia, el tipo de pastoreo que se presentó en la zona de estudio puede haber sido de tipo *grazing* o *grazing* con *grazing* (Korboe *et al.*, 1990). En consecuencia, el tipo de pastoreo que se presentó en la zona de estudio puede haber sido de tipo *grazing* o *grazing* con *grazing* (Korboe *et al.*, 1990). En consecuencia, el tipo de pastoreo que se presentó en la zona de estudio puede haber sido de tipo *grazing* o *grazing* con *grazing* (Korboe *et al.*, 1990).

Jackson (1980), Weisse (1989), Cushing (1989) y Korboe *et al.*, (1990) han mostrado evidencias que en zonas en donde se establece una estratificación predomina notablemente el ciclo microbiano, esto concuerda con las condiciones que se presentaron en nuestra localidad de estudio.

Nielsen y Richardson (1989) encontraron que cuando la actividad de pastoreo de los herbívoros (micro y macro) es mínima, el carbono producido por la productividad primaria pasa directamente al sistema bentónico o es exportada a otras regiones. Estas pudieron ser las posibles rutas en las que se transfirió la energía que los pastoreadores no utilizaron, hacia otros niveles tróficos.

Castro-Longoria (1986) encontró que la bahía es una zona importante de alimentación para larvas de peces, sin embargo durante su estudio el fitoplancton estuvo formado principalmente por diatomáceas siendo la trama trófica clásica la que dominó. Bajo las condiciones presentes durante la presente investigación suponemos que el alimento disponible para éstos consumidores fue menor; teniendo un impacto negativo en el éxito del reclutamiento de éstos organismos. Por otra parte

los organismos del bentos serían los favorecidos con altos aportes de materia orgánica que se sedimenta, favorecida por la combinación de cambios en la densidad

V. CONCLUSIONES.

Las condiciones bióticas y abióticas prevalecientes en la localidad estudiada fueron notablemente diferentes a lo que múltiples estudios han registrado como característicos. Principalmente se detectó un cambio en las rutas de transferencia de energía de los productores primarios hacia niveles superiores. Se propone que los organismos del bentos fueron quienes tuvieron más alimento disponible durante la época de estudio.

El desvío de la energía hacia el bentos posiblemente tendrá un impacto negativo en las poblaciones de peces de importancia económica de la zona, ya que el alimento disponible a nivel de larvas disminuyó considerablemente, esto debe tomarse con reserva al considerarse completamente la bahía, ya que únicamente estudiamos una localidad. Recomendamos que en otro estudio semejante se debería contar con un panorama más amplio de las condiciones ambientales y del recurso (concentración de clorofila *a*, estructura de las comunidades estudiadas) para tener una visión más integral de los procesos tróficos de la región.

En aspectos metodológicos es importante señalar la necesidad de hacer más experimentos que provean de hechos que sustenten las premisas que se consideran válidas en los modelos que explican la actividad de pastoreo, tales como las tasas de crecimiento del fitoplancton.

- Azam F., F. Fenchel, J.G. Field, J.S. Gray, L.A. Meyer-Reil'y F. Thingstad. 1983. The ecological role of water column microbes in the sea. Mar.Ecol.Prog.Ser. 10:257-263.
- Banse K. 1982. Mass-scaled rates of respiration and intrinsic growth in very small invertebrates. Mar. Ecol. Prog. Ser. 9: 281- 297.
- Barthel K.G. 1988. Feeding of three *Calanus* species on different phytoplankton assemblages in the Greenland Sea. Meeresforsch 32: 92-106.
- Bautista B., V. Rodriguez y F. Jimenez. 1988. Short-term feeding rates of *Acartia grani* in natural conditions: diurnal variation. J. Plank. Res. 10: 907-920.
- Beers J.R., G.L. Stewart. 1969. Microzooplankton and its abundance relative to the larger zooplankton and other seston components. Mar. Biol. 4: 182-189.
- Beers J.R., F.M.H. Reid, G.L. Stewart. 1975. Microplankton of the North Pacific Central

- Capriulo G.M. y E.J. Carpenter. 1980. Grazing by 35 to 202 μ m microzooplankton in Long Island Sound. Mar.Biol.56: 319-326.
- Capriulo G.M. 1982. Feeding of field collected tintinnid microzooplankton on natural food. Mar.Biol. 71: 73-86.
- Castro-Longoria R. 1986. Ecología alimenticia de los estadíos larvales de tres especies de peces dominantes en el ictioplancton de la Bahía de Todos Santos B.C. México: *Engraulis mordax*, *Genyonemus lineatus* e *Hypsoblennius spp.* Tesis Maestria CICESE. Ensenada B.C. México. 89 p.
- Castro-Longoria E. y M. G. Hammann. 1989. Biomasa y composición general de la comunidad de zooplancton en la Bahía de Todos Santos, B.C. México, durante el evento de El Niño 1982-1983. Ciencias Marinas, 15(4): 1-20.
- Chervin M.B., T.C. Malone y P.J. Neale. 1981. Interactions between suspended organic matter and copepod grazing in the Plume of the Hudson River. Est. Coast. Shelf Sci. 13: 169-183.
- Cho B.C., F y Azam. 1988. Major role of bacteria in biogeochemical fluxes in the oceans interior. Nature 332(31): 441-443.
- Conover J.R. 1956. Oceanography of Long Island Sound, 1952-1954, VI Biology of *Acartia clausi* and *A. tonsa*. Bull. Bingham Oceanogr. College 15: 156-233.
- Conover R.J. y M.E. Huntley. 1984. General rules of grazing in pelagic ecosystems En: N.J.R. Fasham. 1984. Flows of energy and materials in marine ecosystems theory and practice. Plenum Press. 461-485.

- Contreras, R.I. 1973. Influencia termohalina de las aguas del Estero de Punta Banda en la Bahía de Todos Santos, B.C. Tesis Profesional. Escuela Superior de Ciencias Marinas, UABC, 72p.
- Cowles T.J., R.J. Olson y S.W. Chisholm. 1988. Food selection by copepods: discrimination on the basis of food quality. *Mar. Biol.* 100: 41-49.
- Cox J.L., L.R. Haury y J.J. Simpson. 1982. Spatial patterns of grazing-related parameters in California coastal surface waters July 1979. *J. Mar. Res.* 40: 1127-1153.
- Cox J.L., S. Willimason y L. Harding. 1983. Consequences of distributional Heterogeneity of *Calanus pacificus* grazing. *Bull. of Mar. Sci.* 33: 213-266.
- Cushing D.H. 1989. A difference in structure between ecosystems in strongly stratified waters and in those that are only weakly stratified. *J. Plank. Res.* 11:1-13.
- Dagg M.J., J. Vidal, T.E. Whitledge, R.L. Iverson y J.J. Goering. 1982. The feeding respiration and excretion of zooplankton in the Bering sea during a spring bloom. 29: 45-63.
- Dam H.G., W.T. Peterson y A. Okubo. 1991. A simple mathematical analysis of the limitations to inferring feeding behavior of zooplankton from gut content. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 69:41-45.
- Daro M.H. 1988. Migratory and grazing behavior of copepods and vertical distribution of phytoplankton. *Bull. Mar. Sci.* 43:710-729.
- DeMott W.R. 1989. Optimal foraging theory as a predictor of chemically mediated food selection by suspension feeding copepods. *Limnol. Oceanogr.* 34:140-154.

- Donaghay P.L. 1988. Role of temporal scales of acclimation, food quality and trophic dominance in controlling the evolution of copepod feeding behaviour. Bull.Mar.Sci. 43: 469-485.
- Drits A.V. 1985. Food ingestion rate of *Calanus australis* as a function of food concentration under natural conditions. Oceanology. 23: 116.
- Durbin A.G., E.G. Durbin y E. Wlodarczyk. 1990. Diel feeding behavior in the marine copepod *Acartia tonsa* in relation to food availability. Mar. Ecol. Prog. Ser. 68: 23-45.
- Ennlev R.W. y C.S. Weiler. 1979. The dominance of nanoplankton as an indicator of

- García-Pámanes J.G., J.R. Lara-Lara y G. Gaxiola-Castro. 1991. Daily zooplankton filtration rates off Baja California. *Est.Coast. Shelf Sci.* 32: 503-510.
- Gauld D.T. 1951. The grazing rate of planktonic copepods. *J. Mar. Biol. Assoc.* 29: 695-706.
- Gaxiola Castro G. 1984. Productividad primaria y algunos parámetros de la relación fotosíntesis-luz en el fitoplancton marino. Tesis Maestria CICESE.
- Gifford B.J. 1988. Impact of grazing by microzooplankton in the northwest Arm of Halifax Harbour Nova Scotia. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 47: 249-258.
- Glaus P.K. 1976. Enhancement of algal growth and productivity bu grazing zooplankton. *Science* 192:1332-1334.
- Gliwicz M.Z. 1986. Predation and the evolution of vertical migration in zooplankton. *Nature.* 320: 746-748.
- Goldman J.C. D.A. Caron y M.R. Dennett. 1987. Nutrient cycling in a microflagellate food chain: IV Phytoplankton-microflagellate interactions *Mar. Ecol. Prog.Ser.* 38:75-87.
- Griffiths F.B., J. Caperon. 1979. Description and use of an improved method for determinig estuarine zooplankton grazing rates on phytoplankton. *Mar. Biol.* 54:301-309.
- Griffith P.C., D.J. Douglas y S.C. Wainright. 1990. Metabolic activity of size-fractionated microbial plankton in estuarine, nearshore and continental shelf waters of Georgia. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 59: 263-270.

Huntley M. 1981. Nonselective, nonsaturated feeding by three calanoid copepod species in the Labrador sea. *Limnol. Oceanogr.* 26(5):831-842.

Huntley M. 1982. Yellow water in La Jolla Bay California July 1980. II Supression of zooplankton grazing. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 63:81-91.

Ikeda T. 1977. Feeding rates of planktonic copepods from a tropical sea. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 29:263-277.

Ishii H. 1990. In situ feeding rhythms of herbivorous copepods and the effect of starvation. *Mar. Biol.* 105:91-98.

Jackson G.A. 1980. Phytoplankton growth and zooplankton grazing in oligotrophic oceans. *Nature* 284: 439-441.

Jimenez-Pérez L.C. 1989. Variación temporal del zooplancton de la Bahía de Todos Santos B.C. México. *Ciencias Marinas.* 15:81-96.

Jonsson P.R. 1986. Particle size selection, feeding rates and growth dynamics of marine planktonic oligotrichous ciliates (Ciliophora: Oligotrichina). *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 33:265-277.

Jumars P.A., D.L. Penry, J.A. Baross, M.J. Perry y B.W. Frost. 1989. Closing the microbial loop: dissolved carbon pathway to heterotrophic bacteria from incomplete ingestion digestion and absorption in animals. *Deep Sea Res.* 36:483-495.

Kerfoot De Mottt 1984 I En: *Trophic interactions within aquatic ecosystems. AAAs Selected Symposium.* Westview Press Inc. Colorado.

Kiorboe T., F. Mohlenberg and K. Hamburger. 1985. Bioenergetics of the planktonic copepod *Acartia tonsa* : relation between feeding egg production and respiration, and composition of specific trophic action. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 26:65-74.

- Kiorboe T. y P.T. Tiselius. 1987. Gut clearance and pigment destruction in a herbivorous copepod *Acartia tonsa* and the determination of *in situ* grazing rates. J. Plank. Res. 9(3): 525-534.
- Kiorboe T., H. Kaas, B. Dreuse, F. Mohlenberg, P. Tiselius y G. AErlebjerg. 1990. The structure of the pelagic food web in relation to water column structure in the Skagerak. Mar. Ecol. Prog. Ser. 59:19-32.
- Kleppel G.S., D. Frazel, R.E. Pieper y D.V. Holliday. 1982. Natural diets of zooplankton off southern California. Mar. Ecol. Prog. Ser. 49:231-241.
- Landry M.R. y R.P. Hassett. 1982. Estimating the grazing impact of marine micro-zooplankton. Mar. Biol. 67:283-288.
- Landry .R., L.W. Haas y V.L. Fagerness. 1984. Dynamics of microbial plankton communities: experiments in Kaneohe Bay Hawaii. Mar. Ecol. Prog. Ser. 16:127-133.
- Lara-Lara J.R. y S. Alvarez-Borrego. 1980. Variability and tidal exchange of ecological properties in a coastal lagoon. Est. Coast. Shelf Sci. 11: 613-637.
- Litaker W., C.S. Duke, B.E. Kenney y J. Raus. 1988. Diel chl *a* and phaeopigment cycles in a shallow tidal estuary: potential role of microzooplankton grazing. Mar. Ecol. Prog. Ser. 47:259-270.
- Mackas D. y R. Bohrer. 1976. Fluorescence analysis of zooplankton gut contents and an investigation of diel feeding patterns. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 25: 77-85.
- Malone T.C. 1971. The relative importance of nanoplankton and net plankton as a primary producers in the California Current system. Fish. Bull. 69(4): 799-820.

Moloney C.L. y J.G. Field. 1989. General allometric equations for rates of nutrient uptake, ingestion and respiration in plankton organism. *Limnol. Oceanogr.* 34:1290-1299.

Mourelatos S. y G. Lacroix. 1990. *In situ* filtering rates of cladocera effect of body length, temperature and food concentration. *Limnol. Oceanogr.* 25:1101-1111.

Nielsen T.G. y K. Richardson. 1989. Food chain structure of the north sea plankton communities: seasonal variations of the role of the microbial loop. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 56: 57-87.

Paffenhofer G.A. 1988. Food web structure in a coastal marine system. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 44: 205-214.

Peterson B.J. 1982. Food web structure in a coastal marine system. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 44: 205-214.

Peterson B.J., J.L. Cloern, G. Harding y R.J. Pierce. 1988. Microbial and macroalgal communities on the Nova Scotia shelf: the role of the microbial loop. A comparison of their potential resource utilization. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 45:1081-1091.

Peterson B.J. 1987. Grazing by macroplankton in the eastern Canadian waters. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 44: 215-224.

Peterson B.J. 1988. Macroplankton grazing on the coastal zone of the Laurentian, Canadian coastal shelf. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 44: 215-224.

Peterson B.J., J.L. Cloern, G. Harding. 1988. Microbial and macroalgal communities on the Nova Scotia shelf: the role of the microbial loop. A comparison of their potential resource utilization. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 45:1081-1091.

Peterson W.T., P. Tiselius y T. Kiorboe. 1991. Copepod egg production, moulting and growth rates and secondary production in the Skagerrak in August 1988. *J. Plank. Res.* 13: 131-154.

Platt T., W.G. Harrison, M.R. Lewis, W.K.W. Li, S. Satyendranath, R.E. Smith y A.F. Vezina. 1989. Biological production of the oceans. The case for a consensus. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 52:77-88.

Poulet S.A. 1983. Factors controlling utilization of non algal diets by particle-grazing copepods. A review. *Oceanol. Acta.* 6:221-234.

Prézelin B.b., R.R. Bidigare, H.A. Matlick, M. Putty B. Ver Hoven. 1987. Diurnal patterns of size-fractionated primary productivity across a coastal front. *Mar. Biol.* 96: 563-574.

Radach J., B. Berg, B. Heinemann y M. Kause. 1984. On the relation of primary production to grazing during the Fladen ground experiment 1976. En: M.J.R. Fasham (Ed.). *Flows of energy and materials in marine ecosystems. Theory and practice.* Plenum Press.

Rassoulzadegan F. y R.W. Sheldon. 1986. Predatory-prey interactions of nanozooplankton and bacteria in an oligotrophic marine environment. *Limnol. Oceanogr.* 3(5):1010-1021.

Raymont J.E.G. 1980. Factors limiting primary production: grazing. En: Raymont J.E.G. *Plankton and productivity in the oceans.* 2nd Ed. Pergamon Press. Great Britain.

Revelante N. y M. Gilmartin 1983. Microzooplankton distribution in the northern Adriatic sea with emphasis on the relative abundance of ciliated protozoa.

Rivas-Lozano A.M. 1985. Distribución y abundancia de fitoplancton en la Bahía de Todos Santos (Primavera, 1983) B.C., México. Tesis profesional. Escuela Superior de Ciencias Marinas. Universidad Autónoma de Baja California. Ensenada B.C., México. 49 p.

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.

Runge J., M.D. Ohman. 1982. Size fractionation of phytoplankton as an estimate of food available to herbivores. Limnol. Oceanogr. 27: 570-576.

Sheldon R.W., P.Nival y F. Rassoulzadegan. 1986. An experimental investigation of a flagellate-ciliate-copepod food chain with some observations relevant to the linear biomass hypothesis. Limnol. Oceanogr. 31:184-188.

Smith R.C., R.R. Bidigare, B.B. Prézelin, K.S. Baker y J.M. Brooks. 1987. Optical characterization of primary productivity across a coastal front. Mar. Biol. 96:575-591.

Smith S.L. 1990. Egg production y feeding by copepods prior to the spring bloom of phytoplankton in Fram Strait Greenland Sea. Mar. Biol. 106: 59-69.

Strickland J.D.H. y T.R. Parsons. 1972. A practical handbook of seawater analysis. In: Fish. Res. Board Can. Biol. 167.

Strickland J.D.H. y T.R. Parsons. 1972. A practical handbook of seawater analysis.

- Torres-Moye G. y S. Alvarez-Borrego. 1987. Effects of the 1984 El Nino on the summer phytoplankton of a Baja California upwelling zone. J. Geophysical Res. 92:14383-14386.
- Utermohl H. 1958. Zur Vervollkommung der quantitative phytoplankton Methodik. Int. Verein theur. Angew Limno. 9: 1-38.
- Uye S. y K. Takamatsu. 1990. Feeding interactions between planktonic copepods and red-tide flagellates from Japanese Coastal waters. Mar. Ecol. Prog. Ser. 59 97-107.
- Valdez-Holguín J.E. y J.R. Lara-Lara. 1987. Productividad primaria en el Golfo de California, efectos del evento El Nino 1982-1983. Ciencias Marinas 13: 34-50.
- Van Etten JL, D.E. Burbank, D. K. Johnson y R.H. Menns. 1983. Virus infection of culturable *Chlorella* like algae and developmet of a plaque assay. Science 219: 994-996.
- Verity P.G. 1986. Grazing phototrophic nanoplankton by microzooplankton in Narragansett Bay. Mar.Ecol.Prog.Ser. 29: 105-115.
- Walsh J.J. 1976. Herbivory as a factor in patterns of nutrient utilization in the sea. Limnol. Oceanogr. 21: 1-13.
- Walsh J.J. y T.E. Whittedge. 1977. Further transition states of the Baja California upwelling ecosystem. Limnol. Oceanogr. 22: 264-280.
- Weise T. 1989. The microbial loop in the Red sea: dynamics of pelagic bacteria and heterotrophic nanoflagellates. Mar. Ecol. Prog. Ser. 55: 241-250.
- Williams P. J. Le B. 1981. Incorporation of microheterotrophic processes into the classical paradigm of the planktonic food web. Kieler Meeresforsch Sonderh 5: 1-28.

Yentsch C.S. y D.W. Menzel. 1963. A method for the determination of phytoplankton, chlorophyll and phaeophytin by fluorescence. Deep Sea Res. 10: 221-231.

ANEXO I

Valores de irradiancia del 14 al 28 de julio de 1990.

DIAS	IRRADIANCIA watts $\text{m}^{-2} \text{d}^{-1}$	IRRADIANCIA DURANTE INCUBACIONES watts $\text{m}^{-2} \text{h}^{-1}$
14	757.30	214.42
15	590.63	206.17
16	782.54	215.71
17	1025.35	337.32
18	1030.36	312.90
19	1019.07	241.83
20	894.15	217.60
21	872.29	186.96
22	914.41	256.43
23	847.44	228.04
24	814.98	177.93
25	936.66	221.89

[illegible]

ANEXO III

Abundancia de los grupos zooplanctónicos durante el tiempo de muestreo (org. m⁻³)

	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27
Total	375	712	2547	2108	3975	5244	4553	3218	2384	2375	2208	3049	2052	1973
Acartia	336	690	2180	1689	3134	3572	3274	2329	1761	1829	2081	2284	1857	1825
Corycaeus	3	1	27	3	22	18	34	31	13	10	11	22	6	14
Calanus	4	4	7	33	18	8	22	8	15	9	19	15	0	0
eufausidos	8	1	185	325	649	1361	897	661	463	406	25	162	79	65
larv. crust	18	11	80	22	46	126	191	152	97	98	29	453	58	0
quetognatos	0	0	65	2	38	52	49	31	16	5	4	66	19	38
medusas	1	0	0	4	3	31	4	1	2	2	2	3	0	1
estomatopodos	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
isopodo	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
anfibodo	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
pteropodos	0	0	0	0	0	0	0	4	3	1	2	16	1	4
lar. mol.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
lar. pez	0	0	0	0	0	4	5	1	0	0	1	1	1	0
poliqueto	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
nuevos peces	4	5	24	15	62	71	78	0	14	14	34	28	31	24