

## TASA DE PASTOREO DE *Acartia clausi* GIESBRECHT, 1889 EN LA BAHÍA DE LA PAZ, BAJA CALIFORNIA SUR, MÉXICO

Hernández-Trujillo, S.<sup>1,2</sup>, G. M. Esqueda-Escárcega<sup>1</sup>, J. R. Hernández-Alfonso<sup>1</sup>,  
R. Pacheco-Chávez<sup>1</sup> & G. Aceves-Medina<sup>1,2</sup>

Departamento de Plancton y ecología marina. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas. Av. IPN s/n Col. Playa Palo de Santa Rita. 23096, La Paz, Baja California Sur, México. Tel 01-612-122-5366, 123-0350; Fax 01-612-122-5322. <sup>1</sup>Becario COFAA. <sup>2</sup>Becario EDI. email: strujil@ipn.mx

**RESUMEN.** En enero, abril y junio de 2003 se generaron series de tiempo de las tasas de pastoreo, ingesta y filtración de *Acartia clausi* utilizando el método de balance, en una estación de muestreo en la Bahía de La Paz, México. Asimismo, se determinaron los cambios de la temperatura superficial del mar y de la concentración de la clorofila *a*. Las tasas de filtración tuvieron cambios significativos ( $p < 0.05$ ) diarios en abril, pero no en enero y junio. En el caso de la tasa de pastoreo y la tasa de ingesta, la variación diaria fue significativamente distinta en los tres meses. La comparación mensual de las tasas de filtración, pastoreo e ingesta mostró que las estimaciones de enero y abril fueron significativamente distintas respecto de junio. No se encontró correlación entre la tasa diaria de pastoreo y la temperatura, pero fue negativa entre la temperatura del mar y la concentración de clorofila *a*. El impacto potencial en la producción de clorofila *a* en enero fue el más alto respecto a abril y junio, infiriéndose un efecto estacional entre la abundancia de la especie y la producción de clorofila *a*.

**Palabras clave:** Pastoreo, zooplancton, tasa de filtración.

### Grazing rate of *Acartia clausi* Giesbrecht, 1889 in Bahía de La Paz, Baja California Sur, México

**ABSTRACT.** In January, April and June of 2003, through the balance method time series for grazing, ingestion, and filtration rates of *Acartia clausi* were generated in a sampling station in the Bay of La Paz, Mexico. Changes in the sea surface temperature and concentration of chlorophyll *a* were also determined. Day to day filtration rates had significant changes in April ( $p < 0.05$ ), but not in January and June. The grazing and ingestion rates showed significant day to day changes during January, April and June. Monthly comparison showed that January and April rates were significantly different from the June rates. No correlation between daily grazing rate and sea surface temperature was found, and the relationship between chlorophyll *a* concentration and sea temperature was negative and significant. Potential impact of grazing on chlorophyll *a* production was higher in January compared to other months suggesting seasonal effect in the abundance of *A. clausi* due to chlorophyll *a* production.

**Keywords:** Grazing, zooplankton, filtration rate.

Hernández-Trujillo, S., G. M. Esqueda-Escárcega, J. R. Hernández-Alfonso, R. Pacheco-Chávez & G. Aceves-Medina. 2010. Tasa de pastoreo de *Acartia clausi* Giesbrecht, 1889 en la Bahía de La Paz, Baja California Sur, México. *CICIMAR Océánides*, 25(1): 25-37.

### INTRODUCCIÓN

Una de las vías por las cuales la biomasa y la energía pasan por niveles tróficos sucesivos es la alimentación, por lo que su cuantificación es un factor clave en el estudio de las interacciones tróficas. En el caso del zooplancton marino este tipo de análisis puede hacerse mediante distintos métodos (Båmstedt *et al.*, 2000; Mauchline, 1998).

El consumo de fitoplancton por el zooplancton es conocido como pastoreo o herbivoría y es considerado la vía principal de transferencia de energía a otros niveles tróficos (Conover & Huntley, 1980). Por tal razón al zooplancton se le reconoce un importante efecto en el consumo de la producción primaria en los ecosistemas marinos. En los estudios de alimentación la tasa de filtración o secuestro de partículas del agua, la tasa de ingesta, la ración diaria y el coeficiente de consumo o tasa de pastoreo son los indicadores

mas útiles para estudiar el impacto trófico del zooplancton en el fitoplancton (García-Pámanes *et al.*, 1991; Båmstedt *et al.*, 2000).

Las variaciones en los indicadores de pastoreo de una población pueden ser originadas por el estadio de vida del organismo, el sexo, la concentración y composición química del alimento, etc., los que influyen de modo diferencial en los distintos hábitat (García-Pámanes *et al.*, 1991). Por esta razón la estimación de la tasa de pastoreo para un área particular debe hacerse *in situ* (Wang & Conover, 1986), sin extrapolar información a diferentes ambientes, ya que cada uno tiene sus características ecológicas particulares (Turner *et al.*, 1998).

La mayoría de los estudios de ecología alimenticia del zooplancton marino se han efectuado principalmente en hábitats templados y sólo algunos en ambientes tropicales (Turner *et al.*, 1998). Actualmente se reconoce que el pastoreo por parte del zooplancton es una importante fuente de mortalidad del fitoplancton en los ambientes marinos, lacustres y estuáricos (Berk *et al.*, 1977; Landry & Hassett, 1982; Gallegos, 1989; Jeppesen *et al.*, 1996), al igual que del componente microbiano (Calbet *et al.*, 2006).

En la Bahía de La Paz, *A. clausi* Giesbrecht, 1889 es una especie de frecuente aparición y en ocasiones, por su elevada abundancia es codominante en la comunidad de copépodos (Nava-Torales, 2006). Es una especie cosmopolita de aguas templadas y subtropicales que se encuentra principalmente en la superficie y en aguas costeras someras o en bahías y casi nunca en aguas oceánicas. *A. clausi* es un copépodo de hábitos alimentarios principalmente herbívoros; su dieta puede

incluir diatomeas (Gaudy, 1974; Band-Schmidt *et al.*, 2008), coccolitofóridos, dinoflagelados (Frangópulos *et al.*, 2000; Band-Schmidt *et al.*, 2008), pero también protistas ciliados (Tiselius, 1989).

Debido a que las interacciones entre copépodos herbívoros y fitoplancton influyen la coexistencia de distintas especies en el ecosistema, los efectos de esas interacciones pueden tener una consecuencia trófica en cascada. En el caso de los copépodos el estudio de esas interacciones ha permitido inferir que estos crustáceos tienen un papel central en la estructura de las comunidades planctónicas pelágicas (Calbet, 2001) y al ser uno de

los principales vínculos en la red trófica se hace necesario estimar el impacto que tienen en la producción primaria y en la transferencia de energía a los consumidores secundarios.

Aunque existe un alto número de contribuciones sobre la importancia del mesozooplancton por su función como consumidor de fitoplancton, sólo el 26% de estos estudios han sido efectuado por medio de incubaciones (Calbet, 2001); el restante 74% se ha efectuado con el método de contenido intestinal. Esta carencia de conocimiento se extiende a aguas marinas mexicanas ya que, de acuerdo a García-Pámanes y Lara-Lara (2003), este tipo de estudios es prácticamente nulo en México debido a que sólo se han estimado tasas de pastoreo y de filtración de macrozooplancton (Lara-Lara & Matus-Hernández, 1997) y de los copépodos *Calanus pacificus*, *Acartia tonsa* (García-Pámanes *et al.*, 1991) y *Acartia californiensis* (Badillo-Padilla, 1996).

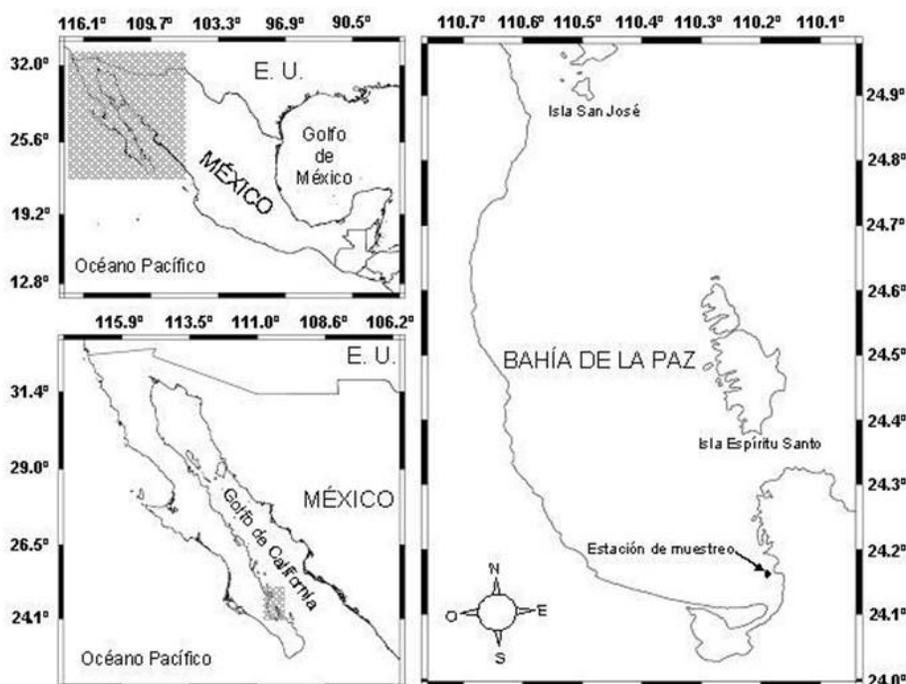
Más allá de la carencia de estudios en México, existe el problema de determinar el papel trófico del mesozooplancton y su influencia relativa en la dinámica de las tramas tróficas tropicales y subtropicales, pues se ha inferido a partir de la información disponible, que lleva a cabo un importante secuestro de producción primaria, lo cual tiene que ser demostrado cuantitativamente.

En este trabajo investigamos los cambios de la concentración de clorofila *a* y de la temperatura superficial del mar y su probable efecto en las tasas de filtración, ingesta y pastoreo de *Acartia clausi*.

## MATERIAL Y MÉTODOS

Bahía de La Paz se localiza en la parte sur-occidental del Golfo de California (Fig. 1). La temperatura superficial mínima del mar es de 20 °C en invierno-primavera y la máxima 31 °C en verano (Espinoza & Rodríguez, 1987). La temperatura del aire es en promedio de 8 °C en invierno y 37 °C en verano; el clima es seco con una precipitación menor a 200 mm anuales con máximos en septiembre (Cruz-Ayala, 1996). Los vientos predominantes de invierno son del noroeste (2 - 3 m s<sup>-1</sup>), con rachas de hasta 10 m s<sup>-1</sup>, mientras que en verano los vientos tienen una componente sur con intensidades medias de 2-3 m s<sup>-1</sup> (Robles-Gil-Mestre, 1998).

El régimen de mareas es mixto semidiurno con las mareas más bajas de febrero a abril



**Figura 1.** Localización de la estación de muestreo, 24° 14' N y 110° 19' W, en Bahía de La Paz, Baja California Sur, México.

**Figure 1.** Sampling station at 24° 14' N and 110° 19' W, in Bahía de La Paz, Baja California Sur, Mexico.

y las más altas entre julio y septiembre (Obeso-Nieblas *et al.*, 1993). En la zona sur de la bahía, la clorofila *a* tiene un patrón estacional inverso a la temperatura y a la transparencia del agua. Las menores concentraciones de clorofila *a* integrada ocurren en los meses más cálidos ( $0.1 \text{ mg m}^{-3}$ ) mientras que los máximos ocurren durante la época fría ( $1.1 \text{ mg m}^{-3}$ ) y parecen estar asociados con procesos de eutrofización en verano y procesos de mezcla de la columna de agua en invierno (Martínez-López *et al.*, 2001)

En una estación de muestreo localizada en la Bahía de La Paz (24° 14' N y 110° 19' W) con 15 m de profundidad, se efectuaron arrastres superficiales de zooplancton diariamente del 22 al 30 enero, del 21 al 30 de abril, y del 21 al 28 de junio de 2003. Se registró la temperatura superficial del mar (TSM) con un CTD y se obtuvieron muestras de agua para las incubaciones y el análisis de clorofila *a*.

Las muestras de agua fueron recolectadas con una botella Niskin de 1.7 L para la posterior determinación en el laboratorio de la concentración superficial de clorofila *a* ( $\text{mg m}^{-3}$ ) de acuerdo a Jeffrey y Humphrey (1975).

El agua de cada una de las botellas experimentales y tres réplicas fue filtrada a través de filtros de fibra de vidrio Whatman GF/F con diámetro promedio de poro de  $0.7 \mu\text{m}$ .

Con el propósito de conocer las condiciones imperantes en el año de estudio con respecto a una serie de datos más amplia, además de los datos de TSM obtenidos *in situ*, se construyó la serie histórica de TSM de 1988 a 2004 de la Bahía de La Paz con información obtenida del sitio web de la Physical Sciences Division, Earth System Research Laboratory, NOAA, Boulder, Colorado (<http://www.esrl.noaa.gov/psd/>). Para calcular anomalías, se utilizaron promedios móviles de acuerdo a Makridakis y Wheelwright (1978), que fueron calculados de la siguiente manera:

$$Z_{ij} = X_{ij} - Y_j \quad (1)$$

donde  $Z_{ij}$  es la anomalía del mes *j* en el año *i*,  $X_{ij}$  es el valor de la variable en el mes *j* del año *i*, y  $Y_j$  es el valor promedio del mes *j*.

Para la recolecta de zooplancton se efectuaron diariamente arrastres horizontales superficiales con una red cilindro-cónica de 0.60 m de diámetro y una luz de malla de  $333 \mu\text{m}$ .

Las muestras obtenidas fueron transferidas a un contenedor isotérmico para ser transportadas al laboratorio; ahí, grupos de 60 hembras adultas de *A. clausi*, activas y de apariencia saludable, fueron transferidas a tres botellas de incubación de 1000 ml con su respectiva réplica. Cada botella de incubación fue llenada con agua de mar obtenida en la estación de muestreo, filtrada con una malla de 80  $\mu\text{m}$  con la finalidad de retirar los depredadores zooplanctónicos y competidores de alimento, pero manteniendo el fitoplancton del medio natural. Las botellas control fueron llenadas solo con agua de mar siguiendo el mismo procedimiento. La determinación de clorofila *a* se llevó a cabo en las botellas experimentales y en las de control antes de iniciar las incubaciones. Las botellas se colocaron en un contenedor con agua a la misma temperatura del lugar de recolecta empleando un termostato digital ( $\pm 0.1^\circ\text{C}$ ) para mantenerla entre 21-22°C en enero, entre 22 y 23°C en abril y entre 20 y 23°C en junio. En todos los casos, la incubación duró 24 horas en completa oscuridad y agitando suavemente las botellas a intervalos de 2 horas para evitar la sedimentación del fitoplancton.

Una vez concluido el tiempo de incubación, los copépodos se obtuvieron filtrando el agua con una malla de 200  $\mu\text{m}$  para proceder a una determinación post-incubación de la concentración de clorofila *a* en el agua de las botellas experimentales y de control. La tasa de pastoreo sobre el fitoplancton fue estimada considerando un crecimiento cero del fitoplancton. Los cálculos se realizaron utilizando la concentración de clorofila *a* en lugar de número de células, con el modelo de Marín *et al.* (1986):

$$g = \ln(\text{Chl}_a/\text{Chl}_i) (1/t) \quad (2)$$

donde *g* es la tasa de pastoreo (cantidad de clorofila *a* consumida  $\cdot\text{d}^{-1}$ ),  $\text{Chl}_i$  es la concentración de clorofila *a* al inicio del experimento y  $\text{Chl}_a$  es la concentración al final, *t* es el tiempo de incubación ( $\text{d}^{-1}$ ). La tasa de filtración se calculó de acuerdo a Omori e Ikeda (1984):

$$F = V(g/n) \quad (3)$$

donde *F* es la tasa de filtración ( $\text{ml}\cdot\text{copepo}^{-1}\cdot\text{d}^{-1}$ ), *V* es el volumen de agua de mar en la botella (ml) y *n* es el número de copépodos por botella. La tasa de ingestión individual (cantidad de clorofila *a* consumida  $\cdot\text{copépodo}^{-1}\cdot\text{d}^{-1}$ )

se calculó de acuerdo a Båmstedt *et al.* (2000):

$$I = (C_o - C_f)/(n \times t) \quad (4)$$

donde  $C_o$  es la concentración inicial de clorofila *a* y  $C_f$  es la concentración final ( $\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$ ). El porcentaje de impacto de consumo de los copépodos con respecto a la concentración de clorofila se calculó de acuerdo a Bode (2003):

$$\% \text{Impacto} = 100(g/\text{Chl}_a) \quad (5)$$

donde *g* es la tasa de pastoreo y  $\text{Chl}_a$  es la cantidad de clorofila integrada en la columna de agua observada en cada fecha de muestreo.

Con objeto de probar si existía un efecto sobre el pastoreo de *A. clausi* derivado de la temperatura superficial del mar y de la concentración de clorofila *a*, se aplicó un análisis de varianza unidireccional a los resultados empleando un nivel de significancia de 0.05. Así mismo, se aplicó esta prueba a los resultados día a día de las tasas de filtración, pastoreo e ingesta. Se llevó a cabo *a posteriori* una prueba de Bonferroni (STATGRAPHICS Plus for Windows 2.0) para probar si las diferencias encontradas entre los grupos de muestras cumplían con la mínima diferencia significativa (Sokal & Rohlf, 1995).

La forma más común de describir la tasa de alimentación en herbívoros planctónicos es a través de modelos no lineales (Wroblewski & O'Brien, 1976; Steele, 1976; Mullin *et al.*, 1975) y dado que se ha demostrado que las distintas tasas vitales siguen una relación alométrica (Ikeda, 1970; Peters, 1994), los datos de pastoreo fueron analizados en función de la temperatura superficial del mar y de la concentración de clorofila *a* mediante el modelo  $g = a (\text{Variable})^b$ , donde *a* y *b* son constantes, con un intervalo de confianza de 95%. Para medir la relación entre las tasas de pastoreo, de filtración y de ingesta con la temperatura superficial y la concentración de clorofila *a*, se llevó a cabo un análisis de correlación de rangos de Spearman ( $r_{s,0.05}$ ).

## RESULTADOS

Las tasas diarias de filtración (*F*) de *A. clausi* (longitud patrón promedio = 930  $\mu\text{m}$ ) estimadas en enero, fluctuaron entre 2.64 y 8.34  $\text{ml ind}^{-1}\text{d}^{-1}$  con un promedio de 6.68 ( $\pm 1.1$ ); en abril estuvieron entre 0.4 y 8.03  $\text{ml ind}^{-1}\text{d}^{-1}$  con una media de 4.1  $\text{ml ind}^{-1}\text{d}^{-1}$  ( $\pm 1.9$ ); en junio

oscilaron entre 13.79 ml ind<sup>-1</sup>d<sup>-1</sup> y 16.86 ml ind<sup>-1</sup>d<sup>-1</sup>, promediando 15.32 ml ind<sup>-1</sup>d<sup>-1</sup> ( $\pm 0.4$ ). La tasa de pastoreo (g) en enero fue estimada entre 0.75 y 1.27 d<sup>-1</sup> con promedio de 1.05 ( $\pm 0.1$ ), en abril estuvo entre 1.09 y 1.56 d<sup>-1</sup>, promediando 1.36 d<sup>-1</sup> ( $\pm 0.1$ ); en junio osciló entre 0.46 y 0.69 d<sup>-1</sup> con promedio de 0.52 d<sup>-1</sup> ( $\pm 0.1$ ). La tasa de ingesta (I) fue estimada en enero entre 0.018 y 0.028 mg Cl a consumida ind<sup>-1</sup> d<sup>-1</sup>, promediando 0.02 mg Cl a consumida ind<sup>-1</sup> d<sup>-1</sup> ( $\pm 0.002$ ); en abril osciló entre 0.011 y 0.015 mg Cl a consumida ind<sup>-1</sup> d<sup>-1</sup> con un promedio de 0.014 mg Cl a consumida ind<sup>-1</sup> d<sup>-1</sup> ( $\pm 0.0009$ ). En junio, la ingesta estuvo entre 0.01 y 0.02 mg Cl a consumida ind<sup>-1</sup> d<sup>-1</sup>, promediando 0.017 mg Cl a consumida ind<sup>-1</sup> d<sup>-1</sup> ( $\pm 0.002$ ) (Tabla 1).

El análisis estadístico de éstos datos mostró que las tasas de filtración presentaron cambios diarios significativos en abril ( $p < 0.05$ ), pero no en enero y junio ( $p > 0.05$ ); en el caso de la tasa de pastoreo y la tasa de ingesta, la variación diaria fue significativa ( $p < 0.05$ ) en los tres meses.

Asimismo, los resultados del ANDEVA entre los meses de experimentación mostraron que las estimaciones de las tasas de filtra-

**Tabla 1.** Temperatura superficial del mar (TSM, °C), concentración de clorofila a (Chl a mg·m<sup>-3</sup>), promedio de la tasa de filtración de agua (F, ml ind<sup>-1</sup> d<sup>-1</sup>), de ingesta (I, mg m<sup>-3</sup> Clorofila a cons·ind<sup>-1</sup> d<sup>-1</sup>) y de pastoreo (g, consumo d<sup>-1</sup>) en la Bahía de La Paz, B.C.S. en enero, abril y junio de 2003.

**Table 1.** Variation of SST (TSM, °C), concentration of Chlorophyll a (Chl a mg·m<sup>-3</sup>), average of clearance rate (F, ml ind<sup>-1</sup> d<sup>-1</sup>), ingestion rate (I, Chlorophyll a cons·ind<sup>-1</sup> d<sup>-1</sup>), and grazing rate (g, consumption d<sup>-1</sup>) in Bahía de La Paz, B.C.S., in January, April, and June 2003.

Fecha	TSM	Chl a mg m <sup>-3</sup>	F	I	g
23/01	22.0	0.6	2.6	0.03	1.3
25/01	21.3	0.9	8.5	0.02	1.2
27/01	21.8	0.9	8.3	0.02	0.9
29/01	21.6	0.7	6.5	0.02	1.2
30/01	21.8	0.9	7.4	0.02	0.8
22/04	22.8	1.0	6.4	0.01	1.1
24/04	22.3	1.2	8.03	0.01	1.3
26/04	22.8	0.7	0.4	0.02	1.5
28/04	22.9	0.6	1.4	0.01	1.6
21/06	20.5	4.1	13.8	0.01	0.5
23/06	21.0	4.5	16.4	0.02	0.5
25/06	21.0	3.2	16.9	0.02	0.7
27/06	22.0	2.4	14.3	0.01	0.5

ción, pastoreo e ingesta en enero y abril fueron significativamente distintos respecto de junio (Bonferroni  $p < 0.05$ ).

En la estación de muestreo las mediciones in situ de la TSM mostraron que en enero fluctuó diariamente entre 21 y 22 °C, con un promedio de 21.7 °C ( $\pm 0.26$ ); en abril osciló entre 22.4 y 22.8 °C, promediando 22.6 °C ( $\pm 0.22$ ) y en junio entre 20.5 y 23.2 °C con un promedio de 21.4 ( $\pm 1.02$ ). El análisis estadístico de éstos resultados mostró que la TSM presentó cambios diarios significativos en cada uno de los meses de experimentación ( $p < 0.05$ ). La comparación entre meses de la TSM mostró diferencias significativas entre enero y abril con respecto a junio (Bonferroni  $p < 0.05$ ).

La concentración superficial de clorofila a en enero fluctuó entre 0.7 y 1.03 mg Cl a m<sup>-3</sup> con un promedio de 0.9 mg Cl a m<sup>-3</sup> ( $\pm 0.21$ ), en abril varió de 0.24 a 1.15 mg Cl a m<sup>-3</sup>, promediando 0.8 mg Cl a m<sup>-3</sup> ( $\pm 0.25$ ) y en junio osciló entre 2.05 y 4.67 mg Cl a m<sup>-3</sup> con un promedio de 3.7 mg Cl a m<sup>-3</sup> ( $\pm 1.02$ ) (Tabla 1).

El análisis estadístico de la variación diaria mostró diferencias significativas en enero y abril ( $p < 0.05$ ) pero no en junio ( $p > 0.05$ ). El ANDEVA entre meses de la concentración de clorofila a mostró diferencias entre enero y abril con junio (Bonferroni  $p < 0.05$ ). La concentración de clorofila a estuvo negativamente correlacionada con la tasa de pastoreo en enero y con la de ingesta en los tres meses ( $p > 0.05$ ) y con la tasa de filtración en junio ( $p > 0.5$ ) (Tabla 2).

La variación de la TSM entre 1988 y 2004 en la Bahía de La Paz fue mayor de julio a octubre (27-29°C; Tabla 3), reduciéndose después hasta llegar al mínimo entre enero y marzo (20-22°C); el análisis de las anomalías indicó que en ese lapso el 51% de los meses tuvo temperatura menor al promedio. En 2003 el 75% de los meses presentaron anomalías negativas, entre los que se encuentran abril (-0.28°C) y junio (-0.34°C). Este factor ambiental no estuvo correlacionado con el pastoreo, ni con la ingesta ni con la tasa de filtración ( $p > 0.05$ ) (Tabla 2).

El análisis de correlación entre la tasa de pastoreo y la temperatura superficial no fue significativa ( $r = 0.24$ ,  $R^2 = 0.05$ ,  $p > 0.05$ ); en el caso de la concentración de clorofila a con la temperatura del agua la relación fue inversa y

significativa ( $r = -0.69$ ,  $R^2 = 0.45$ ,  $p < 0.05$ ); el pastoreo se dio con mayor intensidad en bajas concentraciones del pigmento ( $0.5-1.5 \text{ mg m}^{-3}$ ) y se redujo drásticamente en concentraciones mayores a  $2 \text{ mg m}^{-3}$  (Fig. 2), lo que puede describirse significativamente ( $p < 0.05$ ) mediante el modelo de regresión de Harris  $y = 1/(-61.2 + 62.2 * [\text{Chla}]^{0.009})$  ( $r = 0.90$ ,  $R^2 = 0.81$ ).

El porcentaje de la producción potencial de clorofila *a* consumida por *A. clausi* fue de más de 223% en enero y disminuyó significativamente en abril un 38% y en junio en 81%.

### DISCUSIÓN

Las condiciones ambientales en enero, abril y junio contribuyeron a que las estimaciones de la tasa de filtración tuvieran diferencias diarias significativas en abril, pero no en enero y junio; en este último mes se registraron la máxima concentración de clorofila *a*, la menor temperatura superficial del mar, intensidad de viento de hasta  $2 \text{ m s}^{-1}$  y una probable mayor disponibilidad de nutrientes ocasionada por la mezcla de agua en el sitio de muestreo. En el caso de la tasa de pastoreo, estas condiciones también marcaron diferencias significativas en el proceso de alimentación de *A. clausi* en todos los meses de experimentación.

Las estimaciones de la tasa de filtración obtenidas en este estudio se mantuvieron dentro de los intervalos calculados para la especie en otras regiones y con el mismo tipo de alimento, así como con los obtenidos para otras especies del género. Puede observarse que las tasas de filtración de *A. clausi* son similares a las de *A. lilljeborgii* y *A. californiensis* pero no alcanzan el valor máximo del intervalo estimado para *A. tonsa*. Otros métodos experimentales como los de  $^{14}\text{C}$  y Coulter Counter que usan monocultivos algales y alimento natural, han permitido obtener tasas de filtración similares o superiores a las calculadas en este trabajo, dependiendo de la especie de copépodo y del tipo de células utilizadas (Tabla 4).

Aunque no se cuenta con datos de la composición de fitoplancton en los días de experimentación, es probable que las células presentes tuvieran características de tamaño y/o calidad nutricional distintas en cada mes, ya que los trabajos previos sobre la comunidad fitoplanctónica en la Bahía de La Paz dan cuenta de la dominancia de más de 70% de diatomeas en primavera-verano (Signoret & Santo-

Tabla 2. Temperatura superficial del mar y anomalías ( $^{\circ}\text{C}$ ) en la Bahía de La Paz, B.C.S., México (1988-2003).  
Table 2. Sea surface temperature and anomalies ( $^{\circ}\text{C}$ ) in Bahía de La Paz, B.C.S., Mexico (1988-2003).

AÑO	ENE	FEB	MAR	ABR	MAY	JUN	JUL	AGO	SEP	OCT	NOV	DIC
1988				27.3 (4.3)	27.3 (2.8)	26.8 (1)	26.3 (-1.4)	26.1 (-3.1)	26.1 (-3.4)	26.3 (-2.1)	26.3 (0.6)	26.2 (2.5)
1989	20 (-1.1)	20.4 (-0.5)	21.5 (-0.2)	24.2 (1.2)	24.8 (0.4)	25.5 (-0.3)	26.1 (-1.6)	28 (-1.2)	28.3 (-1.1)	27.3 (-1.1)	26.4 (0.6)	23.5 (-0.2)
1990	20 (-1.1)	19.4 (-1.5)	21.1 (-0.6)	23.7 (0.7)	25.9 (1.4)	26.4 (0.6)	29 (1.3)	29.4 (0.2)	29.3 (-0.1)	28.5 (0.1)	26 (0.2)	24.5 (0.8)
1991	21 (-0.1)	20.9 (0)	21.6 (-0.1)	22.4 (-0.6)	23.1 (-1.4)	24.8 (-1.1)	29.6 (1.9)	30 (0.8)	29.5 (0)	28.2 (-0.2)	25.7 (0.4)	25 (0.3)
1992	21.5 (0.4)	22.7 (1.8)	22.9 (1.2)	23.6 (0.6)	24.6 (0.1)	25.5 (-0.3)	30 (2.3)	30.2 (1)	30.6 (1.2)	29 (0.6)	26.5 (0.8)	24 (0.3)
1993	23 (1.9)	22.7 (1.8)	23.1 (1.4)	23.3 (0.3)	24.2 (-0.3)	26 (0.2)	31.1 (3.4)	31.7 (2.5)	31 (1.6)	30.4 (2)	25.5 (-0.3)	24 (0.3)
1994	22 (0.9)	21.8 (0.9)	20 (-1.7)	22.8 (-0.2)	24 (-0.5)	26 (0.2)	27 (-0.7)	28.3 (-0.9)	29 (-0.4)	28 (-0.4)	25.5 (-0.3)	23.2 (-0.5)
1995	22.8 (1.7)	22.4 (1.5)	21.7 (0)	22.7 (-0.3)	23.9 (-0.5)	25.6 (-0.2)	25.1 (-2.6)	27.5 (-1.7)	29.6 (0.2)	29 (0.6)	27 (1.2)	24.5 (0.8)
1996	23.8 (2.6)	23 (2.1)	23.5 (1.8)	22.5 (-0.5)	23.9 (-0.6)	25.2 (-0.6)	27.8 (0.1)	29.1 (-0.1)	29.3 (-0.1)	28.6 (0.2)	25.7 (-0.1)	21.2 (-2.5)
1997	21.3 (0.2)	21.3 (0.4)	20.3 (-1.4)	23.1 (0.1)	25.8 (1.3)	29.4 (3.6)	30.4 (2.7)	31.5 (2.3)	31.8 (4.1)	28.1 (-1.3)	24.4 (-3.3)	22 (-1.7)
1998	18.9 (-2.2)	19.5 (-1.4)	24.5 (2.8)	22.5 (-0.5)	26 (1.5)	28.5 (2.7)	29 (1.3)	29 (-0.2)	32 (2.6)	31 (2.6)	27.5 (1.7)	24.6 (0.9)
1999	20.5 (-0.6)	20 (-0.9)	22.5 (0.8)	23 (0)	25 (0.5)	23 (-2.8)	27 (-0.7)	29 (-0.2)	29 (-0.4)	28 (-0.4)	25 (-0.8)	23 (-0.7)
2000	20.2 (-0.9)	18.5 (-2.4)	22 (0.3)	21 (-2)	23 (-1.5)	25.7 (-0.1)	30 (2.3)	29 (-0.2)	29.4 (0)	28 (-0.4)	23 (-2.8)	22.8 (-0.9)
2001	20.5 (-0.6)	22.5 (1.6)	23 (1.3)	24 (1)	23.3 (-1.2)	26.5 (0.7)	27 (-0.7)	30 (0.8)	28.8 (-0.6)	28.5 (0.1)	27 (1.2)	23 (-0.7)
2002	20 (-1.1)	18 (-2.9)	18.5 (-3.2)	21.6 (-1.4)	24.7 (0.2)	23.9 (-1.9)	22.7 (-5)	29 (-0.2)	30.3 (0.9)	26.5 (-1.9)	25.5 (-0.3)	24.2 (0.5)
2003	21.7 (0.6)	21 (0.1)	21 (-0.7)	22.7 (-0.3)	24 (0.5)	25.5 (-0.3)	25 (-2.7)	29.8 (0.6)	27 (-2.4)	27.7 (-0.7)	24 (-1.8)	23.6 (-0.1)

**Tabla 3.** Correlación de rangos de Spearman ( $r_s=0.05$ ) de la tasa de pastoreo (g), tasa de filtración (F) y tasa de ingesta (I) de *Acartia clausi* con la temperatura superficial del mar y la concentración de clorofila a. Se indica correlación significativa ( $p<0.05$ )

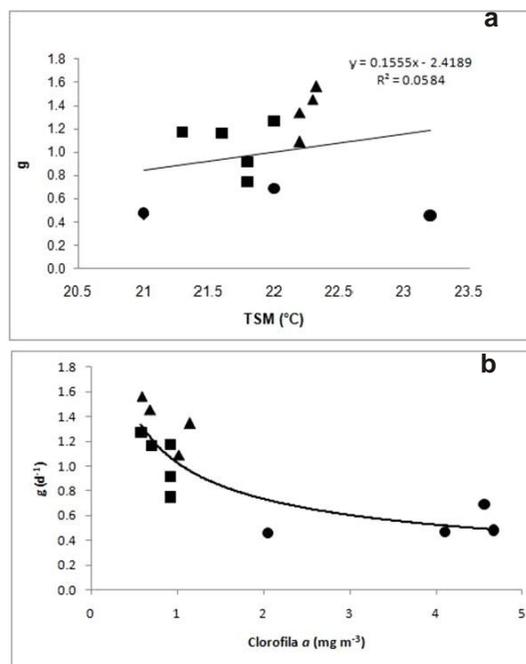
**Table 3.** Spearman's rank correlations ( $r_s=0.05$ ) of grazing rate (g), clearance rate (F), and ingestion rate (I) by *Acartia clausi* with sea surface temperature and Chlorophyll a concentration. Marked correlations are significant ( $p<0.05$ )

Mes/año	TSM	Clorofila a
Enero 2003	g, $r_s, 0.05=$ 0.05	g, $r_s, 0.05=$ -0.60
	F, $r_s, 0.05=$ -0.66	F, $r_s, 0.05=$ 0.89
	I, $r_s, 0.05=$ 0.21	I, $r_s, 0.05=$ -0.44
Abril 2003	g, $r_s, 0.05=$ 0.94	g, $r_s, 0.05=$ -0.80
	F, $r_s, 0.05=$ -0.73	F, $r_s, 0.05=$ 0.80
	I, $r_s, 0.05=$ 0.73	I, $r_s, 0.05=$ -0.60
Junio 2003	g, $r_s, 0.05=$ -0.31	g, $r_s, 0.05=$ 0.80
	F, $r_s, 0.05=$ 0.21	F, $r_s, 0.05=$ -0.20
	I, $r_s, 0.05=$ -0.10	I, $r_s, 0.05=$ -0.40

yo, 1980; Villalejo-Fuerte *et al.*, 2005) y la co-dominancia de los dinoflagelados.

Los florecimientos algales, sean nocivos o no, pueden ser causa de una baja tasa de pastoreo. En Bahía de La Paz se han registrado con regularidad en los últimos años crecimientos masivos de fitoplancton (Gárate-Lizárraga *et al.*, 2006); entre febrero y junio de 2002 el ciliado *Myrionecta rubra* estuvo en grandes densidades, en tanto que en el otoño *Cochlodinium polykrioides* (Gárate-Lizárraga *et al.*, 2004, 2006), *Prorocentrum minimum* (longitud 16-22  $\mu\text{m}$ ) y *Gonyaulax polygramma* (Gárate-Lizárraga *et al.*, 2006) fueron los causantes de los florecimientos. En abril y junio de 2003, Gárate-Lizárraga *et al.* (2005) encontraron florecimientos de *Gymnodinium catenatum* y en junio de 2003, López-Cortés *et al.* (2006) reportaron uno de *Chaetoceros debilis*.

Tomando en cuenta lo anterior, una posible explicación de la baja tasa de pastoreo en concentraciones altas de clorofila a en el mes de junio puede deberse parcialmente al escenario ambiental propuesto por López-Cortés *et al.* (2006): Inicia con la resuspensión de nutrientes en la zona de estudio por efecto de vientos constantes del sur, seguida de un crecimiento masivo de fitoplancton que ocasiona un desajuste entre la producción primaria y el pastoreo; aunado a lo anterior, la materia orgánica producida, al hundirse por debajo de la capa de compensación, produce reducción de oxígeno disuelto en la columna de agua y en el fondo que fuerzan el movimiento del zooplancton a capas superficiales más oxigenadas.



**Figura 2.** Relación de: a) tasa de pastoreo vs. temperatura superficial del mar y b) tasa de pastoreo vs. concentración de clorofila a. Enero ( ▽ ), abril ( ○ ), junio ( ■ ).

**Figure 2.** Relationship of a) grazing rate vs. sea surface temperature, and b) grazing rate vs. Chlorophyll a concentration. January ( ▽ ), April ( ○ ), June ( ■ ).

Lo anterior tendría varias consecuencias, ya que durante un florecimiento masivo en el que los herbívoros se encuentran en un medio saturado de diatomeas, dinoflagelados o ciliados, la disminución de la tasa de pastoreo se reduciría por la imposibilidad de igualar o superar la tasa de consumo a la tasa de crecimiento, como ha sido demostrado para *Calanus pacificus* (Frost, 1972); otra sería la incapacidad del zooplancton de permanecer en aguas anóxicas, derivadas de la oxidación de la materia orgánica a lo largo de la columna de agua (López-Cortés *et al.*, 2006). Una más, sería la activación de defensa química del fitoplancton con la acción de pastoreo cuando la célula es ingerida o triturada (Wolfe & Steinke, 1996; Wolfe *et al.*, 1996), convirtiendo el dimeilsulfoniopropionato a dimetil sulfato (Wolfe *et al.*, 1997), o cuando los dinoflagelados (*Alexandrium minutum*) producen toxinas paralizantes a consecuencia del pastoreo (Selander *et al.*, 2006). En ambos casos, el resultado es el envenenamiento de los copépodos, por lo que éstos tienden a consumir células con bajo contenido de toxinas (Teengarden, 1999).

**Tabla 4.** Tasas de filtración de *Acartia clausi*.**Table 4.** *Acartia clausi* clearance rates

Método	ml-ind <sup>-1</sup> ·d <sup>-1</sup>	Tipo de alimento	Especie	Referencia
Coulter Counter	0.135			
Clorofila a	0.15		<i>A. clausi</i>	Hargis, 1977
<sup>14</sup> C	0.11			
Incubación	27.7-52.5	Ciliados	<i>A. clausi</i>	Tiselius, 1989
<sup>14</sup> C	3-53	Natural	<i>A. tonsa</i>	García Pámanes <i>et al.</i> , 1991
<sup>14</sup> C	1.1-4.5	Natural	<i>A. californiensis</i>	Badillo-Padilla, 1996.
Clorofila a	0.1-8.5	Natural	Macrozooplancton	Lara-Lara & Matus-Hernández, 1997
Clorofila a	0.1-2.4	Células+ cianobacterias	<i>A. liljeborgii</i>	Turner <i>et al.</i> , 1998
Coulter Counter	Invierno 0.28 Primavera 0.44 Otoño 0.28	Natural	<i>A. clausi</i>	Pagano <i>et al.</i> , 2003
Incubaciones	13.9	Natural	<i>A. clausi</i>	Katechakis <i>et al.</i> , 2004
Clorofila a	2.6-8.5 (E) 0.4-8.0 (A) 13.7-16.8 (J)	Natural	<i>A. clausi</i>	Este trabajo

De acuerdo con Palomares-García (1996), Aceves-Medina *et al.* (2007) y Nava-Torales (2006), *A. clausi* es una de las especies en la comunidad de copépodos cuya abundancia relativa fluctúa entre 1 y 89%, lo que sugiere variaciones en el consumo de fitoplancton. Los resultados de este trabajo muestran que en enero el impacto potencial en la producción de clorofila *a* fue el más alto (223%) y que se redujo a 138 y 43% en abril y junio, respectivamente. Estos valores coinciden con la abundancia de la especie, ya que en enero promedió 3144 org·100 m<sup>-3</sup> (Aceves-Medina *et al.*, 2007), en abril disminuyó a 2145 org·100 m<sup>-3</sup> (Nava-Torales, 2006) y en junio 1630 org·100 m<sup>-3</sup> (Hernández-Trujillo, no publicado). En consecuencia, se puede inferir que, dependiendo del nivel de abundancia de la especie, ésta es capaz de consumir hasta la totalidad de la producción del fitoplancton, siempre y cuando este reúna características de calidad (Gulati & Demott, 1997; Cowles *et al.*, 1998;), tamaño (Parsons *et al.*, 1967; Hansen *et al.*, 1997; De Troch *et al.*, 2006) y sabor (Vanderploeg & Scavia, 1967; Van Alstyne, 1986; Teegarden, 1999), entre otras, que lo hagan elegible para el consumo por el copépodo.

De acuerdo a lo anterior, observamos que cuando en el medio la abundancia de los copépodos es mayor y la disponibilidad de cloro-

fila *a* es baja, la tasa de pastoreo es mayor porque hay más consumidores y que, cuando *A. clausi* disminuye su densidad y la clorofila *a* aumenta, la tasa de pastoreo de la especie se reduce por efecto de un menor número de copépodos y una mayor disponibilidad de clorofila *a*. Esta relación es, aparentemente, un mecanismo de regulación poblacional estacional que ha sido encontrada para otros calanoides (Dam & Peterson 1991) y para *Acartia tonsa* (Thompson *et al.*, 1994, Zaballa & Gaudy, 1996) pues al cambiar las condiciones ambientales (temperatura, disponibilidad de alimento, iluminación, etc.), también lo hacen las poblaciones de fitoplancton (Signoret & Santoyo, 1980; Martínez-López *et al.*, 2001) y por ende la producción primaria (Reyes-Salinas *et al.*, 2003; Cervantes-Duarte *et al.*, 2005).

Los cambios estacionales en el pastoreo de copépodos calanoides han sido estudiados en pocas ocasiones (Mauchline, 1998) por lo que es necesario abundar en este tema en las

poblaciones dominantes de copépodos pelágicos.

En un contexto temporal más amplio, la TSM de la Bahía de La Paz (1988-2004) muestra en su serie histórica que en 2003 hubo anomalías positivas en enero y negativas en abril y junio, por lo que se infiere que en estos dos últimos meses la zona de estudio estuvo dominada por agua con temperatura menor

al promedio histórico entre 0.1 y 5.0 °C. Estudios oceanográficos previos muestran que, en la región donde se ubica la estación de muestreo, durante junio se registran las concentraciones más altas de nitritos, nitratos y fosfatos (Reyes-Salinas, 1999; Aguirre-Bahena, 2001), además de que la intensidad del viento en enero, abril y junio de 2003 fue en promedio 2.9, 2.0 y 2.5 m·s<sup>-1</sup>, respectivamente (<http://www.cibnor.gob.mx/meteo/ecibmet.html>) con dirección predominante hacia el norte en enero y abril y hacia el sur en junio (Aguirre-Bahena, 2007).

Estudios más recientes en la Bahía de La Paz indican que junio está sistemáticamente afectado por vientos intensos (Gárate-Lizárraga *et al.*, 2009), lo que explica que las anomalías térmicas detectadas en ese mes son producto de la mezcla de la columna de agua y que la turbulencia promueve condiciones ambientales que pueden derivar en el escenario ambiental propuesto por López-Cortés *et al.* (2006).

Se ha demostrado que entre los factores que afectan el pastoreo, la temperatura ejerce una fuerte influencia en la actividad metabólica del zooplancton, tanto en ambientes tropicales como boreales, por lo que el crecimiento y la tasa de desarrollo dependen fundamentalmente de esta variable (McLaren, 1963; Ikeda, 1970). En este contexto podemos resumir que en este caso, al no obtener relaciones significativas con la temperatura, es necesario construir una serie temporal de mayor amplitud para analizar la relación de la tasa de pastoreo con el alimento disponible y los factores ambientales que determinan la magnitud de la variación del pastoreo y su impacto en las poblaciones de fitoplancton en la Bahía y Ensenada de La Paz.

#### AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen el apoyo técnico de Javier Cruz, Arturo Nava y Alejandro Zárate, así como del personal de apoyo del CÍCIMAR en las embarcaciones y en el laboratorio. Esta contribución forma parte del proyecto IPN-CGPI 20020377.

#### REFERENCIAS

Aceves-Medina, G., G.M. Esqueda-Escárcega, R. Pacheco-Chávez, A. Zárate-Villafra, J.R. Hernández-Alfonso & S. Hernández-Trujillo. 2007. Cambios diarios en la composición y abundancia de

copépodos planctónicos al sur de la Bahía de La Paz (Octubre de 2002). *Hidrobiológica*, 17(2): 185-188.

Aguirre-Bahena, F. 2001. *Dinámica de los componentes de la materia orgánica particulada suspendida y otras variables hidrológicas en la Ensenada-Bahía de La Paz, Baja California Sur, México*. Tesis de Maestría en Ciencias. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas del Instituto Politécnico Nacional, La Paz, B.C.S., 175 p.

Aguirre-Bahena, F. 2007. *Cambios temporales en los componentes y los flujos de la materia en hundimiento en cuenca Alfonso, Bahía de La Paz, durante el periodo 2002-2005*. Tesis de Doctorado. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas del Instituto Politécnico Nacional, La Paz, B.C.S. 134 p.

Badillo-Padilla, M. M. 1996. *Variación de la tasa de pastoreo de *Acartia californiensis* Trinast (Copepoda: Calanoida) en el estero de Punta Banda, Baja California, México*. Tesis de Maestría. FCM-IIO-UABC. 90 p.

Båmstedt, U., D. J. Gifford, X. Irigoien, A. Atkinson, & M. Roman. 2000. Feeding. 297-399, En: Harris R. P., P. H. Wiebe, J. Lenz, H. R. Skjoldal & M. Huntley (eds.), *ICES Zooplankton Methodology Manual*. Academic Press, London. <https://doi.org/10.1016/B978-012327645-2/50009-8>

Band-Schmidt, C. J., R. Pacheco-Chávez & S. Hernández-Trujillo. 2008. Influence of phytoplankton diets on the ingestion rate and egg production of *Acartia clausi* and *A. lilljeborgii* (Copepoda: Calanoida) from Bahía de La Paz, Gulf of California. *Hidrobiológica*, 18 (1 Suplemento): 133-140.

Berk, S.G., D. C. Brownlee, D. R. Heinle, H. J. Kling & R. R. Colwell. 1977. Ciliates as a food source for marine planktonic copepods. *Microbial Ecology*, 4: 27-40. <https://doi.org/10.1007/BF02010427>

Bode, A., M.T. Alvarez-Ossorio, S. Barquero, J. Lorenzo, A. Louro & M. Varela. 2003. Seasonal variations in upwelling and in the grazing impact of copepods on phytoplankton off A Coruña (Galicia, NW Spain). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 297: 85-105. [https://doi.org/10.1016/S0022-0981\(03\)00370-8](https://doi.org/10.1016/S0022-0981(03)00370-8)

- Calbet, A., D. Atienza, E. Broglio, M. Alcaraz & D. Vaqué. 2006. Trophic Ecology of *Calanoides acutus* in Gerlache Strait and Bellingshausen sea waters (Antarctica, December 2002). *Polar Biology*, 29(6): 510-518.  
<https://doi.org/10.1007/s00300-005-0082-5>
- Cervantes-Duarte, R., G. Verdugo & J. E. Valdéz. 2005. Modelo estacional de producción primaria estimada mediante fluorescencia natural en una región costera del Golfo de California, México. *Hidrobiológica*, 15(1): 79-87.
- Conover, R. J. & M. E. Huntley. 1980. General rules of grazing in pelagic ecosystems. 461-484, En: Falkowsky P.G. (ed.) *Primary Productivity*. Plenum Press, New York.  
[https://doi.org/10.1007/978-1-4684-3890-1\\_25](https://doi.org/10.1007/978-1-4684-3890-1_25)
- Cowles, T. J., R. J. Olson & S. W. Chisholm. 1988. Food selection by copepods: discrimination on the basis of food quality. *Marine Biology*, 100(1): 41-49.  
<https://doi.org/10.1007/BF00392953>
- Cruz-Ayala, M. B. 1996. *Variación espacio-temporal de la fitoflora y su abundancia relativa en la Bahía de La Paz, B.C.S. México*. Tesis de Maestría. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas del Instituto Politécnico Nacional. La Paz, BCS. México, 100 p.
- Dam, H.G. & W.T. Peterson. 1991. *In situ* feeding behavior of the copepod *Temora longicornis* effects on seasonal changes in chlorophyll size fractions and female size. *Marine Ecology Progress Series*, 171: 113-123.  
<https://doi.org/10.3354/meps071113>
- De Troch, M., V. Chepurnov, H. Gheerardyn, A. Vanreusel & E. Olafsson. 2006. Is diatom size selection by harpacticoid copepods related to grazer body size? *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 332: 1-11.  
<https://doi.org/10.1016/j.jembe.2005.10.017>
- Espinoza, J. & H. Rodríguez. 1987. Seasonal phenology and reciprocal transplantation of *Sargassum sinicola* Setchell et Gardner in the southern Gulf of California. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 110: 183-195.  
[https://doi.org/10.1016/0022-0981\(87\)90027-X](https://doi.org/10.1016/0022-0981(87)90027-X)
- Frangópulos, M.C., C. Guisande, I. Maneiro, I. Riveiro & J. Franco. 2000. Short-term and long-term effects of the toxic dinoflagellate *Alexandrium minutum* on the copepod *Acartia clausi*. *Marine Ecology Progress Series*, 203: 161-169.  
<https://doi.org/10.3354/meps203161>
- Frost, B. W. 1972. Effects of size and concentration of food particles on the feeding behavior of the marine planktonic copepod *Calanus pacificus*. *Limnology and Oceanography*, 17(6): 805-816.  
<https://doi.org/10.4319/lo.1972.17.6.0805>
- Gallegos, Ch. 1989. Microzooplankton grazing on phytoplankton in the Rhode River, Maryland; nonlinear feeding kinetics. *Marine Ecology Progress Series*, 57: 23-33.  
<https://doi.org/10.3354/meps057023>
- Gárate-Lizárraga, I., J. J. Bustillos-Guzmán, K. Releer, M. Muñetón-Gómez, B. Luckas & A. Tripp-Quezada. 2004. Blooms of *Cochlodinium polykrikoides* (Gymnodiniaceae) in the Gulf of California, México. *Revista de Biología Tropical*, 52(1): 51-58.
- Gárate-Lizárraga, I., J.J. Bustillos-Guzmán, K. Releer, M. Muñetón-Gómez, B. Luckas & A. Tripp-Quezada. 2005. Paralytic shellfish toxins in the chocolate clam (*Megapitaria squalida*) in La Paz, Bay, Gulf of California (2001-2003). 280, En: Resúmenes XXV Congreso de Ciencias del Mar y XI Congreso Latinoamericano sobre Ciencias del Mar (COLACMAR), Viña del Mar, Chile.
- Gárate-Lizárraga, I., M. Muñetón-Gómez & V. Maldonado-López. 2006. Florecimiento del dinoflagelado *Gonyaulax polygramma* frente a la Isla Espíritu Santo, Golfo de California, México. *Revista de Investigaciones Marinas*, 27(1): 31-39.
- Gárate-Lizárraga, I., C.J. Band-Schmidt, F. Aguirre Bahena & T. Grayeb del Alamo. 2009. A multi-species microalgae bloom in Bahía de La Paz, Gulf of California, Mexico (June 2008). *CICIMAR Oceanides*, 24(1): 15-29.  
<https://doi.org/10.37543/oceanides.v24i1.50>
- García-Pámanes, J., J.R. Lara-Lara & G. Gaxiola-Castro. 1991. Daily zooplankton filtration rates off Baja California. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 32: 503-510.  
[https://doi.org/10.1016/0272-7714\(91\)90037-C](https://doi.org/10.1016/0272-7714(91)90037-C)
- García-Pámanes, J. & R. Lara-Lara. 2003. El pastoreo por el zooplancton marino en México. 253-270, En: Barreiro-Güemes, M. T., M. E. Meave del Castillo, M. Signoret-Poillon & M. G. Figueroa-Torres (eds.) *Planctología Mexicana*, Sociedad Mexicana de Planctología, A.C. México.

- Gaudy, R. 1974. Feeding four species of pelagic copepods under experimental conditions. *Marine Biology*, 25(2): 125-141. <https://doi.org/10.1007/BF00389261>
- Gulati, R. & W. Demott. 1997. The role of food quality for zooplankton: remarks on the state-of-the-art, perspectives and priorities. *Freshwater Biology*, 38(3): 753-768. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.1997.00275.x>
- Hargis, J. R. 1977. Comparison of techniques for the measurement of zooplankton filtration rates. *Limnology and Oceanography*, 22: 942-945. <https://doi.org/10.4319/lo.1977.22.5.0942>
- Hansen, P. J., P. K. Bjørnsen & B. W. Hansen. 1997. Zooplankton grazing and growth: Scaling within the 2-2,000  $\mu\text{m}$  body size range. *Limnology and Oceanography*, 42(4): 687-704. <https://doi.org/10.4319/lo.1997.42.4.0687>
- Ikeda, T. 1970. Relationship between respiration rate and body size in marine plankton animals as a function of the temperature of habitat. *Bulletin of the Faculty of Fisheries Hokkaido University*, 21(2): 91-112.
- Jeffrey, S. W. & G. F. Humphrey. 1975. New spectrophotometric equation for determining chlorophyll's *a*, *b*, *c*1 and *c*2 in algal phytoplankton and higher plants. *Comparative Biochemistry and Physiology Psfansen*, 167: 191-194. [https://doi.org/10.1016/S0015-3796\(17\)30778-3](https://doi.org/10.1016/S0015-3796(17)30778-3)
- Jeppesen, E., M. S<sup>en</sup>ndergaard, J. P. Jensen, E. Mortensen & O. Sortjær. 1996. Fish-induced changes in zooplankton grazing on phytoplankton and bacterioplankton:  $\epsilon$  long-term in shallow hypertrophic Lake S<sup>en</sup>-bigaard. *Journal of Plankton Research*, 18(9): 1605-1625. <https://doi.org/10.1093/plankt/18.9.1605>
- Katechakis, A., H. Stibor, U. Sommer & T. Hansen. 2004. Feeding selectivities and food niche separation of *Acartia clausi*, *Penilia avirostris* (Crustacea) and *Dolium denticulatum* (Thaliacea) in Blanes Bay (Catalan Sea, NW Mediterranean). *Journal of Plankton Research*, 26: 589-603. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbh062>
- Landry, M. R. & R. P. Hassett. 1982. Estimating the grazing impact of marine micro-zooplankton. *Marine Biology*, 67: 283-288. <https://doi.org/10.1007/BF00397668>
- Lara-Lara, J. R. & E. Matus-Hernández. 1997. Tasas diarias de pastoreo del macrozooplancton en la costa de Baja California. *Ciencias Marinas*, 23(1): 71-81. <https://doi.org/10.7773/cm.v23i1.778>
- López-Cortés, D. J., J. J. Bustillos-Guzmán & I. Gárate-Lizárraga. 2006. Unusual mortality of krill in Bahía de La Paz, Gulf of California. *Pacific Science*, 60(2): 235-242. <https://doi.org/10.1353/psc.2006.0010>
- Makridakis, S. & C. Wheelwright. 1978. *Forecasting Methods and Application*. Wiley, New York, 717 p.
- Marín, V., M.E. Huntley & B. Frost. 1986. Measuring feeding rates of pelagic herbivores: analysis of experimental design and methods. *Marine Biology*, 93: 49-58. <https://doi.org/10.1007/BF00428654>
- Martínez-López, A., R. Cervantes-Duarte, A. Reyes-Salinas & J. E. Valdez-Holguín. 2001. Cambio estacional de clorofila *a* en la Bahía de La Paz, B.C.S., México. *Hidrobiológica*, 11(1): 45-52.
- Mauchline, J. 1998. *The biology of calanoid copepods*. Academic Press, Londres, 707 p.
- McLaren, I. A. 1963. Effects of temperature on growth of zooplankton and the adaptive value of vertical migrations. *Journal of Fisheries Research Board Canada*, 20: 685-727. <https://doi.org/10.1139/f63-046>
- Mullin, M., E. F. Stewart & F. J. Fuglister. 1975. Ingestion by planktonic grazers as a function of concentration of food. *Limnology and Oceanography*, 20(2): 259-262. <https://doi.org/10.4319/lo.1975.20.2.0259>
- Nava-Torales, A. 2006. *Depredación selectiva de Centropages furcatus (COPEPODA: CALANOIDA) en Bahía de La Paz, B.C.S., México*. Tesis de Maestría. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas del Instituto Politécnico Nacional. La Paz, B.C.S., México. 59 p.
- Obeso-Nieblas, M., A. R. Jiménez-Illescas & S. Troyo-Diéguez. 1993. Modelación de la marea en la Bahía de La Paz, B.C.S. *Investigaciones Marinas CICIMAR*, 18(1): 13-22.
- Omori, M. & T. Ikeda. 1984. *Methods in Marine Zooplankton Ecology*. Krieger Publishing Co., Malabar, Florida. 332 p.
- Palomares-García, R. 1996. Estructura especial y la variación estacional de los copépodos en la Ensenada de La Paz. *Oceanides*, 11(1): 29-43.

- Pagano, M., E. Kouassi, L. Saint-Jean, R. Arfi & M. Bouvy. 2003. Feeding of *Acartia clausi* and *Pseudodiaptomus hessei* (Copepoda: Calanoida) on natural particles in a tropical lagoon (Ebrié, Côte d'Ivoire). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 56: 433-445.  
[https://doi.org/10.1016/S0272-7714\(02\)00193-2](https://doi.org/10.1016/S0272-7714(02)00193-2)
- Parsons, T. R., R. J. Lebrasseur, J. D. Fulton. 1967. Some observations on the dependence of zooplankton grazing on the cell size and concentration of phytoplankton blooms. *Journal of Oceanography Society Japan*, 23(1): 10-17.  
<https://doi.org/10.5928/kaiyou1942.23.10>
- Peters, F. 1994. Prediction of planktonic protistan grazing rates. *Limnology and Oceanography*, 39(1): 195-206.  
<https://doi.org/10.4319/lo.1994.39.1.0195>
- Reyes-Salinas A. 1999. *Factores que controlan la productividad primaria en la Bahía de La Paz, B.C.S.* Tesis de Maestría en Ciencias. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas del Instituto Politécnico Nacional, B.C.S., México, 150 p.
- Reyes-Salinas, A., R. Cervantes-Duarte, R. Morales-Pérez & J. E. Valdéz-Holguín. 2003. Variabilidad estacional de la productividad primaria y su relación con la estratificación vertical en la Bahía de La Paz, B.C.S. *Hidrobiológica*, 13(2): 103-110.
- Robles-Gil-Mestre, S. 1998. *El clima de la ciudad de La Paz*. Tesis de Maestría. Universidad Nacional Autónoma de México. 233 p.
- Selander, E., P. Thor, G. Toth & H. Pavia. 2006. Copepods induce paralytic shellfish toxin production in marine dinoflagellates. *Proceedings of the Royal Society B*, 27(1594): 1673-1680.  
<https://doi.org/10.1098/rspb.2006.3502>
- Signoret, M. & H. Santoyo. 1980. Aspectos ecológicos del plancton de la Bahía de La Paz, Baja California. *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología. UNAM*, 7: 217-247.
- Sokal, R. R. & F. J. Rohlf 1995. *Biometry: the principles and practice of statistics in biological research*. 3rd Ed. W. H. Freeman & Co. New York. 887 p.
- Steele, J. 1976. *The structure of marine ecosystems*. Harvard University Press, Cambridge, MA. 128 p.
- Teegarden, G. J. 1999. Copepod grazing selection and particle discrimination on the basis of PSP toxin content. *Marine Ecology Progress Series*, 181: 163-176.  
<https://doi.org/10.3354/meps181163>
- Thompson, A. M., E. G. Durbin & A. G. Durbin. 1994. Seasonal changes in maximum ingestion rate of *Acartia tonsa* in Narragansett Bay, Rhode Island, USA. *Marine Ecology Progress Series*, 108: 91-105.  
<https://doi.org/10.3354/meps108091>
- Tiselius, P. 1989. Contribution of aloricate ciliates to the diet of *Acartia clausi* and *Centropages hamatus* in coastal waters. *Marine Ecology Progress Series*, 56: 49-56.  
<https://doi.org/10.3354/meps056049>
- Turner, J. T., R. R. Hopcroft, J. A. Lincoln, C. S. Huestis, P. A. Tester & J. C. Roff. 1998. Zooplankton feeding ecology: grazing by marine copepods and cladocerans upon phytoplankton and cyanobacteria from Kingston Harbour, Jamaica. *Marine Ecology*, 19(3): 195-208.  
<https://doi.org/10.1111/j.1439-0485.1998.tb00462.x>
- Van Alstyne, K. L. 1986. Effects of phytoplankton taste and smell on feeding behavior of the copepod *Centropages hamatus*. *Marine Ecology Progress Series* 34: 187-190.  
<https://doi.org/10.3354/meps034187>
- Vanderploeg, H. & D. Scavia. 1967. Calculation and use of selectivity coefficients of feeding: zooplankton grazing. *Ecological Modelling*, 7:135-149.  
[https://doi.org/10.1016/0304-3800\(79\)90004-8](https://doi.org/10.1016/0304-3800(79)90004-8)
- Villalejo-Fuerte, M., M. Muñetón-Gómez, I. Gárate-Lizárraga, F. García-Domínguez. 2005. Gut content, phytoplankton abundance and reproductive season in the black oyster (*Hyotissa hyotis*, Linné, 1758) at Isla Espíritu Santo, Gulf of California. *Journal of Shellfish Research*, 24(1): 185-190.  
[https://doi.org/10.2983/0730-8000\(2005\)24\[185:GCPAAR\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.2983/0730-8000(2005)24[185:GCPAAR]2.0.CO;2)
- Wang, R. & R.J. Conover. 1986. Dynamics of the pigment in the copepod *Temora longicornis* and the determination of in situ grazing rates. *Limnology and Oceanography*, 31:867-877.  
<https://doi.org/10.4319/lo.1986.31.4.0867>

- Wolfe, G. V. & M. Steinke. 1996. Grazing-activated production of dimethyl sulfide (DMS) by two clones of *Emiliania huxleyi*. *Limnology and Oceanography*, 41(6): 1151-1160.  
<https://doi.org/10.4319/lo.1996.41.6.1151>
- Wolfe, G. V., M. Steinke & G. O. Kirst. 1997. Grazing-activated chemical defense in a unicellular marine algae. *Nature*, 387: 894-897. <https://doi.org/10.1038/43168>
- Wroblewski, J.S. & J.J. O'Brien. 1976. A spatial model of phytoplankton patchiness. *Marine Biology*, 35:161-175.  
<https://doi.org/10.1007/BF00390938>
- Zaballa, J. & R. Gaudy. 1996. Seasonal variations in the zooplankton and in the population structure of *Acartia tonsa* in a very eutrophic area: La Habana Bay (Cuba). *Journal of Plankton Research*, 18(7): 1123-1135.  
<https://doi.org/10.1093/plankt/18.7.1123>

Copyright (c) 2010 Hernández-Trujillo, S., G. M. Esqueda-Escárcega, J. R. Hernández-Alfonso, R. Pacheco-Chávez & G. Aceves-Medina.



Este texto está protegido por una licencia [Creative Commons 4.0](https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/).

Usted es libre para Compartir —copiar y redistribuir el material en cualquier medio o formato— y Adaptar el documento —remezclar, transformar y crear a partir del material— para cualquier propósito, incluso para fines comerciales, siempre que cumpla la condición de:

Atribución: Usted debe dar crédito a la obra original de manera adecuada, proporcionar un enlace a la licencia, e indicar si se han realizado cambios. Puede hacerlo en cualquier forma razonable, pero no de forma tal que sugiera que tiene el apoyo del licenciante o lo recibe por el uso que hace de la obra.

[Resumen de licencia](#) - [Texto completo de la licencia](#)