

Research Article

Pastoreo del microzooplancton en la Ensenada de la Paz, B.C.S., México

Gabriela María Esqueda-Escárcega¹, Sergio Hernández-Trujillo¹, Gerardo Aceves-Medina¹
Sonia Futema-Jiménez¹ & José Reyes Hernández-Alfonso¹

¹Departamento de Plancton, Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas
Instituto Politécnico Nacional, Av. IPN s/n, Col. Playa Palo de Santa Rita
23096 La Paz, B.C.S. México

RESUMEN. Se analizó el crecimiento de fitoplancton y la tasa de pastoreo del microzooplancton *in situ*, en una estación fija de muestreo de octubre de 2007 a agosto de 2008, en la Ensenada de La Paz, México, utilizando el método de dilución. La tasa aparente de crecimiento de fitoplancton fue mayor en diciembre con 1,33 d⁻¹ y menor en octubre con 0,35 d⁻¹. La tasa de pastoreo fue máxima en abril con 0,86 d⁻¹ y mínima en febrero y agosto con 0,38 d⁻¹. La presión de pastoreo, medida como el porcentaje de la producción potencial removida (%PPR) fluctuó entre 28 y 76%. La relación entre crecimiento de fitoplancton y la tasa de pastoreo indica que la producción de clorofila-*a* es consumida aproximadamente en un 50%, implicando otros procesos causantes de mortalidad del fitoplancton, como la tasa de sedimentación y pastoreo por mesozooplancton. El hallazgo de pastoreo moderado en otoño y un evidente crecimiento, y consumo en el invierno son características que requieren de monitoreo en escalas temporales y espaciales de mayor envergadura.

Palabras clave: pastoreo, método de dilución, microzooplancton, Ensenada de La Paz, México.

Microzooplankton grazing rate in Ensenada of La Paz, B.C.S., Mexico

ABSTRACT. Phytoplankton growth and microzooplankton grazing rates *in situ*, were studied in a fixed sampling station from October 2007 to August 2008, at the Ensenada de La Paz, Mexico, using the dilution method. The apparent growth rate of phytoplankton was higher in December (1.33 d⁻¹) and lower in October (0.35 d⁻¹). The grazing rate was highest in April (0.86 d⁻¹) and minimum in February and August (0.38 d⁻¹). Grazing pressure, measured as the percentage of potential production removed (% PPR) varied between 28 and 76%. The relationship between phytoplankton growth and grazing rate indicates that chlorophyll-*a* production is consumed by approximately 50%, involving other processes that cause mortality of phytoplankton, as sedimentation rate and mesozooplankton grazing. The finding of moderate grazing in autumn and a clear growth and consumption in the winter are features that require monitoring in larger temporal and spatial scales.

Keywords: grazing, dilution method, microzooplankton, Ensenada de La Paz, Mexico.

Corresponding author: Gabriela M. Esqueda-Escárcega (gesqueda@ipn.mx)

INTRODUCCIÓN

El zooplancton marino está constituido por una amplia variedad de formas y tamaños, por lo que ha sido clasificado de acuerdo a su posición sistemática, composición bioquímica, tiempo de vida y tamaño (Lenz, 2000). Por su tamaño, Sieburth *et al.* (1978) lo clasificaron en siete categorías, desde el femto-plancton hasta el megaplancton; en este intervalo se encuentra el microzooplancton (microheterótrofos) cuyo ámbito de tamaño se encuentra entre las 20 y las 200µm. Estos microorganismos se encuentran en todos los mares del mundo; a partir de la década de

los 1980's se reconoció la relevancia que tienen en el ambiente pelágico (Miller, 2004) por consumir la mayoría de la producción primaria marina (Calbet & Landry, 2004), ser el principal eslabón de la red trófica y ser pieza fundamental de ciclos biogeoquímicos (Calbet, 2008).

Para determinar los mecanismos de alimentación y la tasa a la que se consumen las partículas alimenticias se conocen dos técnicas: la técnica de marcado fluorescente bacteriano (FLB, fluorescently labeled bacteria) de Sherr *et al.* (1987) y la técnica de series de dilución de Landry & Hassett (1982), ésta última es la utilizada en este trabajo.

Entre los roles funcionales, el microzooplancton es el principal consumidor de bacterias y fitoplancton en ambientes marinos y dulceacuícolas (Bamstedt *et al.*, 2000), pero aún es una incógnita comprender los procesos que regulan la biomasa del fitoplancton y su tasa de crecimiento (Strom, 2002) en los ambientes costeros y oceánicos, ya que se ha observado que pueden tener una muy alta variabilidad que puede deberse a la composición de la comunidad microzooplanctónica (Calbet & Saiz, 2005; Calbet, 2008).

El método de dilución ha sido ampliamente aplicado para estimar tanto la tasa de crecimiento del fitoplancton como la tasa de pastoreo, mediante la incubación de una serie de muestras de agua diluida con agua de mar filtrada, para reducir de forma secuencial el pastoreo de microzooplancton sobre el fitoplancton (Calbet & Landry, 2004). La tasa de pastoreo de microzooplancton se calcula mediante la pendiente (g) de la relación entre la tasa neta de crecimiento del fitoplancton y la fracción de agua sin filtrar. La tasa de crecimiento específico del fitoplancton (k) es estimado a partir de la tasa de crecimiento neto.

La Ensenada de La Paz es una laguna costera perteneciente a la Bahía de La Paz, y donde estudios previos de zooplancton (Palomares-García & Gómez-Gutiérrez, 1996; González-Navarro & Saldierna-Martínez, 1997; Lavaniegos-Espejo & González-Navarro, 1999; Aceves-Medina *et al.*, 2007) indican que los copépodos son el grupo dominante, de gran variabilidad de abundancia y con distribución espacial asociada a ciclos anuales (Palomares-García & Gómez-Gutiérrez, 1996) y eventos El Niño (Lavaniegos-Espejo & González-Navarro, 1999). Sin embargo, no existe información para la zona de estudios tróficos sobre la tasa de pastoreo del microzooplancton o del macrozooplancton, por lo que tomando en consideración los antecedentes sobre la variación del plancton en la Bahía y Ensenada de La Paz, se estableció la hipótesis de que la tasa de pastoreo del microzooplancton dependerá de los cambios temporales de la biomasa de fitoplancton, establecida como la concentración de clorofila-*a*, y en consecuencia del impacto del pastoreo en las comunidades de fitoplancton.

AREA DE ESTUDIO

La Ensenada de La Paz se localiza en la parte suroccidental del Golfo de California (Fig. 1) con profundidad promedio de 6 m. Los vientos soplan del Noroeste de noviembre a mayo y el resto del año los vientos dominantes son del sudoeste y sudeste (Aguirre-Bahena, 2001). La Ensenada está separada

de la Bahía de La Paz por una barrera arenosa de aproximadamente 11 km de longitud y ambas se comunican por medio de un canal de 4 km de largo por 1,5 km de ancho.

La Ensenada y la Bahía se conectan a través de dos canales paralelos de 0,6 km de ancho total por 4 km de largo con profundidad media de 7 m (Obeso-Nieblas *et al.* 1993). Las corrientes inducidas por mareas muertas alcanzan valores de 2 cm s⁻¹ y por mareas vivas de 4 cm s⁻¹ y más, aunque se han registrado de más de 65 cm s⁻¹ (Sandoval & Gómez-Valdéz, 1997). La mínima temperatura superficial del mar es de 20°C en invierno-primavera y la máxima de 31°C en verano (Espinoza & Rodríguez, 1987). Lechuga *et al.* (1986) encontraron una máxima concentración de clorofila-*a* en los meses de enero y febrero (2,8 mg m⁻³) y para el resto de los meses valores de 1,0 a 1,5 mg m⁻³. Villalejo-Fuerte *et al.* (2005) y Gárate-Lizárraga *et al.* (2006) encontraron que la estructura de la comunidad fitoplanctónica, en general, está caracterizada principalmente por diatomeas (*Cylindrotheca closterium*, *Rhizosolenia debaryana*, *Chaetoceros debilis*), dinoflagelados (*Gonyaulax* sp., *Scropsiella trochoidea*, *Noctiluca scintillans*), silicoflagelados (*Octatis pulchra*, *Dictyocha fibula*), cianobacterias (*Trichodesmium erythraeum*) y nanoplancton (*sensu lato*).

MATERIAL Y METODOS

El estudio se realizó en una estación fija localizada en 24°08'N, 110°20'W (Fig. 1) y los muestreos se efectuaron en octubre y diciembre de 2007, febrero, abril, junio y agosto de 2008, entre las 7,00 y 8,00 h AM; en cada ocasión, consecutivamente por cinco días, se repitieron protocolos idénticos de muestreo y experimentación, obteniendo así un total de 30 días de observaciones que abarcaron las cuatro épocas del año.

Las variables medidas *in situ* fueron la temperatura superficial del mar y salinidad, con un CTD SeaBird 19. El agua para la medición de nutrientes, concentración de clorofila-*a*, recolección del microzooplancton y la identificación de fitoplancton, fue recolectada con una botella Niskin de 5 L a 0,5 m de profundidad. Las muestras de agua de mar para la medición de nutrientes fue pasada por filtros de fibra de vidrio de 0,7 µm de apertura de poro (Whatman GF/F) y se almacenaron en botellas de plástico de 500 mL en el ultracon-gelador a -50°C hasta su análisis. La determinación de nitritos (NO₂⁻) nitratos (NO₃⁻) y fosfato (PO₄⁻³) fue de acuerdo a la técnica espectrofotométrica estándar (Strickland & Parsons, 1972). Además, se recolectó 20 L de agua

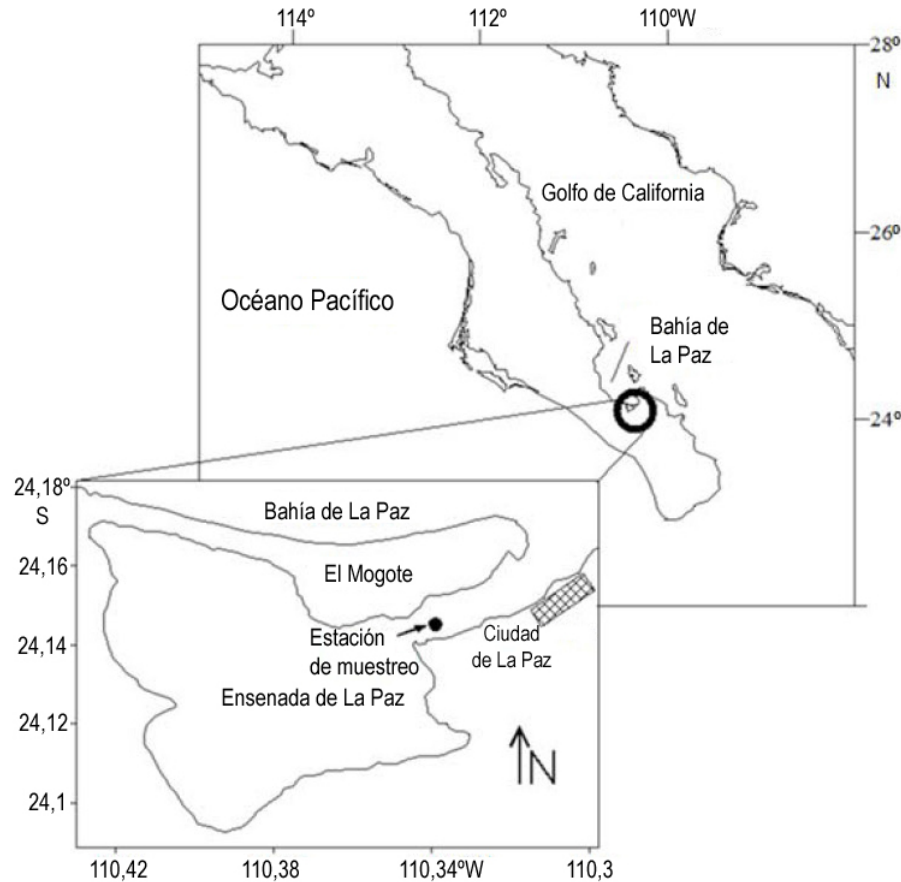


Figura 1. Localización de la estación de muestreo en la Ensenada de La Paz, B.C.S., México.

con botellas Niskin y se transfirieron a botellas de plástico de 4 L y almacenada en contenedores térmicos, en oscuridad, hasta su traslado al laboratorio. En el laboratorio, una parte del agua obtenida se pasó a través de un tamiz de 200 μm para separar el microzooplancton del resto de la muestra. La otra parte del agua recolectada se filtró a través de un filtro de fibra de vidrio Whatman GF/F con poro de 0,7 μm . Una vez obtenidas estas dos fracciones, se rellenaron frascos de plástico transparente de 4 L de capacidad con 0, 15, 30, 45, 60, 75, 99 y 100% de agua de mar filtrada sin añadir nutrientes, completándose el volumen de los frascos con el agua con microzooplancton filtrada con el tamiz de 200 μm ; para dilución se prepararon tres réplicas. Este procedimiento se realizó para crear un gradiente de abundancia de microzooplancton.

Antes de iniciar la incubación se determinó la concentración de clorofila-*a* (mg m^{-3}) de acuerdo a la técnica de Jeffrey & Humphrey (1975). Los frascos de los tratamientos experimentales y sus tres réplicas se incubaron sin agregar nutrientes por 24 h; los frascos se sujetaron a una estructura metálica atada a una boya a 1 m de profundidad. Posterior a la

incubación se determinó nuevamente la concentración de clorofila-*a* en todos los tratamientos para medir el cambio de la concentración del pigmento para lo cual se usó la siguiente fórmula (Landry & Hassett, 1982):

$$P_t = P_o \cdot e^{(k-g)t} = (1/t)[\ln(P_t/P_o)] = k-g$$

Donde P_o y P_t son la concentración de clorofila-*a* al inicio y final del experimento, respectivamente. k es la tasa de crecimiento del fitoplancton (d^{-1}), g es la tasa de mortalidad del fitoplancton debido al pastoreo (d^{-1}), $(1/t)[\ln(P_t/P_o)]/t$ es la tasa aparente de crecimiento de fitoplancton, que es graficado como una función del factor de dilución y t es el tiempo de incubación en horas. La ordenada al origen de la relación es la tasa real de crecimiento de fitoplancton (k) en ausencia de pastoreadores consumidores y la pendiente con valor negativo de la línea es la tasa de pastoreo (g).

Para calcular la producción potencial (P_p) y la producción actual (P_a) del fitoplancton y el porcentaje potencial de la producción de clorofila-*a* removida por los consumidores se empleó la ecuación de Gifford (1988):

$$\% \text{ PPR} = P_p - P_a/P_p$$

Donde P_p es la producción potencial calculada como $P_p = (P_0 e^{kt}) - P_0$, k y g son las tasas de crecimiento y pastoreo de microzooplancton, respectivamente y t el tiempo de incubación en días. $P_a = (P_0 e^{(k-g)t}) - P_0$.

Con objeto de probar si existe un efecto sobre el pastoreo del microzooplancton 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 efectuó *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).

Para estimar la composición y abundancia del fitoplancton, se tomaron 250 mL de agua de mar, que fueron fijados con lugol y después de 24 h se les adicionó formol al 4% para preservar la muestra. La cuantificación del fitoplancton se hizo mediante cámaras de sedimentación de 5 mL usando un microscopio invertido (Hasle, 1978). La identificación del fitoplancton se efectuó con base en claves de identificación (Cupp, 1943).

El análisis de la relación entre la tasa de pastoreo y la tasa de crecimiento de fitoplancton fue hecho mediante la regresión tipo II de Bartlett para probar la homogeneidad de la varianza ($\alpha = 0.05$).

RESULTADOS

Los resultados de los experimentos de dilución para estimar el pastoreo del microzooplancton en la Ensenada de La Paz (Fig. 2), indican que la tasa aparente de crecimiento de fitoplancton varió de 0,35 en octubre a 1,33 d^{-1} en diciembre. Los datos indicaron que existieron diferencias significativas entre meses ($P < 0,05$) (Tabla 1).

La tasa de pastoreo del microzooplancton varió de 0,38 a 0,86 d^{-1} . El mayor coeficiente de pastoreo fue estimado en abril de 2008 y menores en agosto y febrero de 2008 (Figs. 2a-2c). Entre meses se determinaron diferencias significativas en las tasas de pastoreo ($P < 0,05$).

La producción potencial promedio de clorofila-*a* consumida más alta por día fue estimada para agosto (76,7%) y la menor en octubre (28,4%); el análisis estadístico mostró diferencia significativa entre días ($P < 0.05$), pero no entre meses ($P > 0,05$) (Fig. 3).

Empleando los resultados de todos los experimentos, se estimó en $0,78 \pm 0,26 d^{-1}$ la tasa promedio de crecimiento aparente de fitoplancton y en $0,56 \pm 0,19 d^{-1}$ la tasa promedio de pastoreo. La relación entre el crecimiento de fitoplancton y la tasa de pastoreo de microzooplancton, estimada por medio del modelo II de regresión de Bartlett, tuvo una pendiente de 0,498, indicando que, para todas las épocas muestreadas, prácticamente la mitad de la producción de clorofila-*a* es consumida por el microzooplancton. En un modelo $X=Y$ en la mayoría de los experimentos de dilución, hubo un incremento y acumulación de clorofila-*a* (Fig. 4), y sólo en algunos pocos experimentos la relación productor/consumidor parece estar en equilibrio.

El resultado del análisis de fitoplancton mostró que el número de taxa fluctuó entre 6 y 26, siendo los dominantes los nanoflagelados de abril a agosto y las diatomeas de diciembre a febrero (Fig. 6).

Respecto a las variables ambientales medidas, la temperatura superficial del mar (TSM) fluctuó estacionalmente con valores altos en agosto ($27,9 \pm 0,20^\circ\text{C}$) y bajos en febrero ($18,8 \pm 0,45^\circ\text{C}$) (Tabla 1). La salinidad fluctuó entre 35,6 a 37,0 ups en todo el lapso del estudio, sin patrón estacional claro, pero con un aumento en el periodo de verano ($P < 0,05$). La concentración de clorofila-*a* tampoco tuvo un patrón estacional claro de variación; fue mayor en junio ($1,7 \pm 0,2 \text{ mg m}^{-3}$) y menor en agosto ($0,37 \pm 0,23 \text{ mg m}^{-3}$). Se obtuvieron diferencias significativas entre los meses considerados y el análisis *post-hoc* mostró que los puntos medios de la clorofila-*a* fueron significativamente mayores en octubre y junio (Bonferroni $P < 0,05$). La concentración ambiental de NO_2^- fue medida en cuatro de los seis meses de estudio, detectándose diferencia significativa ($P < 0,05$) especialmente en abril (Bonferroni, $P < 0,05$). NO_3^- tuvo una amplia variación entre días y entre meses, y las diferencias significativas se observaron en octubre y diciembre (Bonferroni, $P < 0,05$). PO_4^{3-} mostró diferencias significativas en octubre, diciembre y febrero respecto a los meses restantes (Bonferroni $P < 0,05$; Tabla 1).

DISCUSION

De la serie temporal de TSM y de la concentración de clorofila-*a* puede verse el cambio estacional; en el caso de la salinidad, sólo se observó aumento en verano y sin cambios significativos en el resto del año.

La composición de la comunidad de fitoplancton mostró que las diatomeas fueron las más diversas,

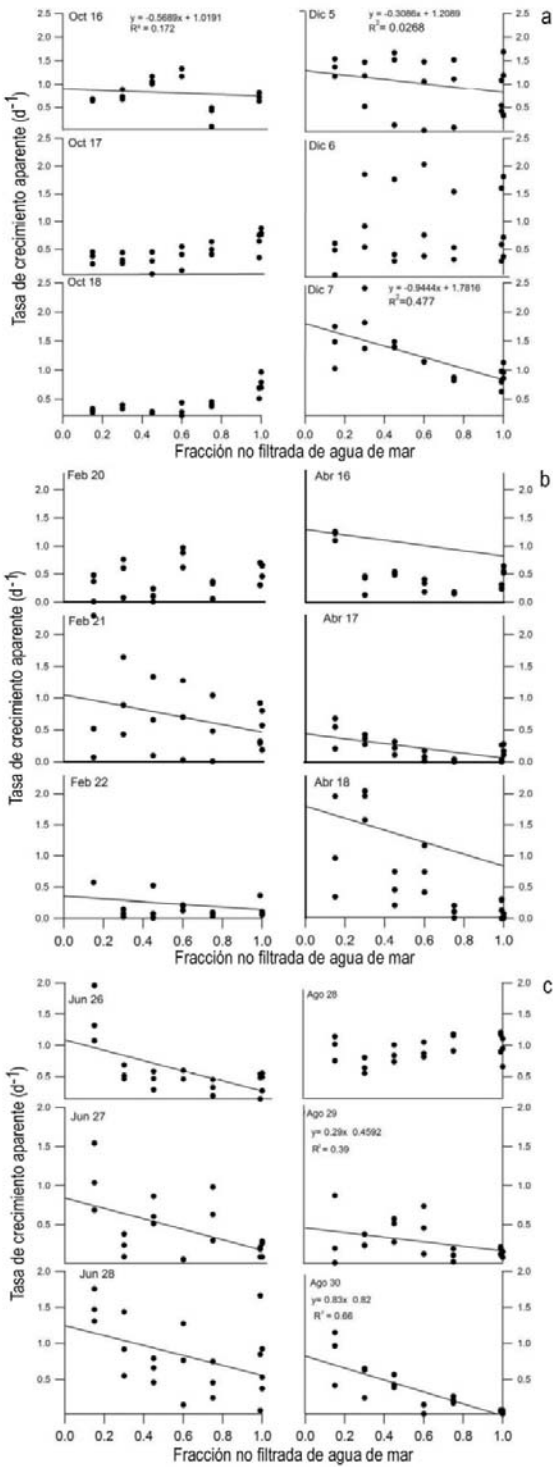


Figura 2. Relación entre el crecimiento aparente de fitoplancton y la fracción de agua no filtrada. a) Octubre y diciembre de 2007, b) febrero y abril de 2008, c) junio y agosto de 2008. La línea continua es la regresión por mínimos cuadrados.

Tabla 1. Condiciones *in situ* y resultados de las incubaciones en Ensenada de La Paz, México ($\bar{x} \pm \sigma$).

Fecha	Temperatura °C	Salinidad ups	Clorofila- <i>a</i> mg m ⁻³	Tasa de crecimiento k d ⁻¹	Tasa de pastoreo g d ⁻¹	% PPR Producción potencial consumida	Nutrientes µg-at L ⁻¹ (0 m)			
							NO ₂ ⁻	NO ₃ ⁻	PO ₄ ⁻³	
Octubre	26,8 ± 0,55	35,66 ± 0,57	1,63 ± 0,06	0,358 ± 0,57	0,46 ± 0,37	28,42 ± 23,29	0,04 ± 0,05	5,12 ± 1,90	0,67 ± 0,11	
Diciembre	22,8 ± 0,10	36 ± 1	1,30 ± 0,16	1,33 ± 0,39	0,53 ± 0,35	43,42 ± 33,79	0,05 ± 0,0	3,79 ± 1,54	0,77 ± 0,02	
Febrero	18,8 ± 0,45	35,66 ± 0,57	0,77 ± 0,52	0,57 ± 0,40	0,38 ± 0,19	70,82 ± 53,13	0,05 ± 0,01	1,53 ± 0,98	0,77 ± 0,13	
Abril	22,77 ± 0,42	36 ± 1	1,25 ± 0,50	0,96 ± 0,60	0,86 ± 0,67	62,31 ± 24,31	0,01 ± 0	1,80 ± 0,92	0,57 ± 0,07	
Junio	24,8 ± 0,10	37 ± 0	1,7 ± 0,20	1,05 ± 0,21	0,73 ± 0,09	42,98 ± 6,23		2,33 ± 2,66	0,44 ± 0,12	
Agosto	27,9 ± 0,20	36,67 ± 0,58	0,37 ± 0,23	0,44 ± 0,39	0,38 ± 0,42	76,73 ± 81,19		2,66 ± 1,26	0,58 ± 0,11	

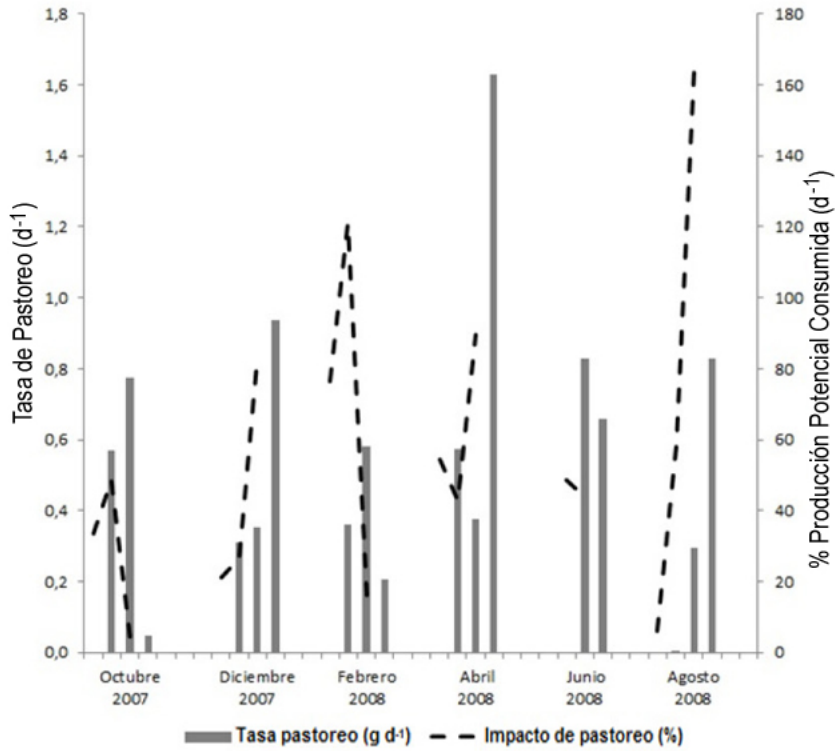


Figura 3. Cambio mensual de la tasa de pastoreo y porcentaje de la producción potencial diaria en el sitio de estudio.

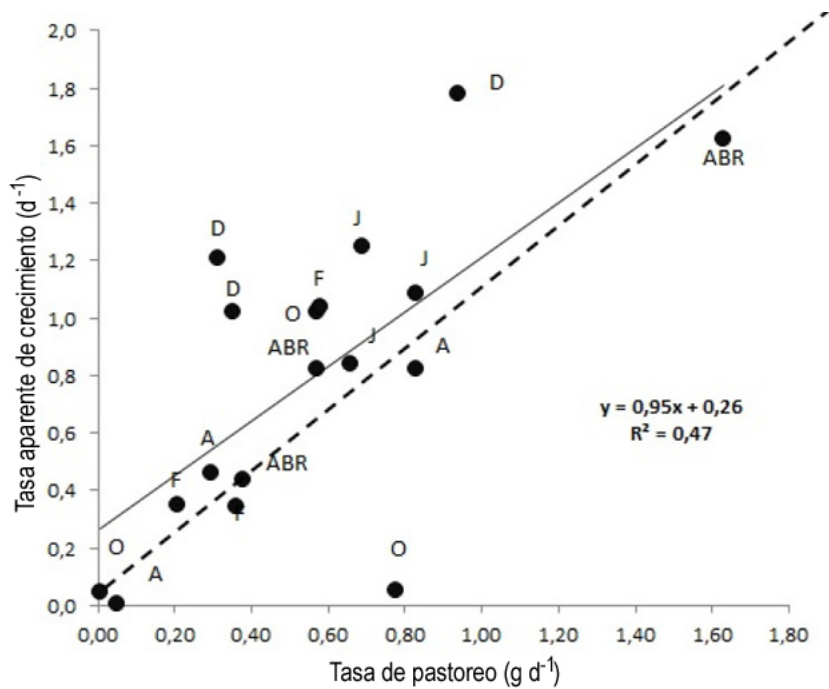


Figura 4. Relación entre la tasa de pastoreo y la tasa de crecimiento de fitoplancton para todos los experimentos efectuados en 2007-2008. Cada punto denota el promedio diario del experimento de dilución y sus réplicas. La línea punteada representa la proporción 1:1 entre g y k . La línea continua es el modelo de regresión tipo II de Bartlett para todos los datos (O: octubre, D: diciembre, F: febrero, APR: abril, J: junio, A: agosto).

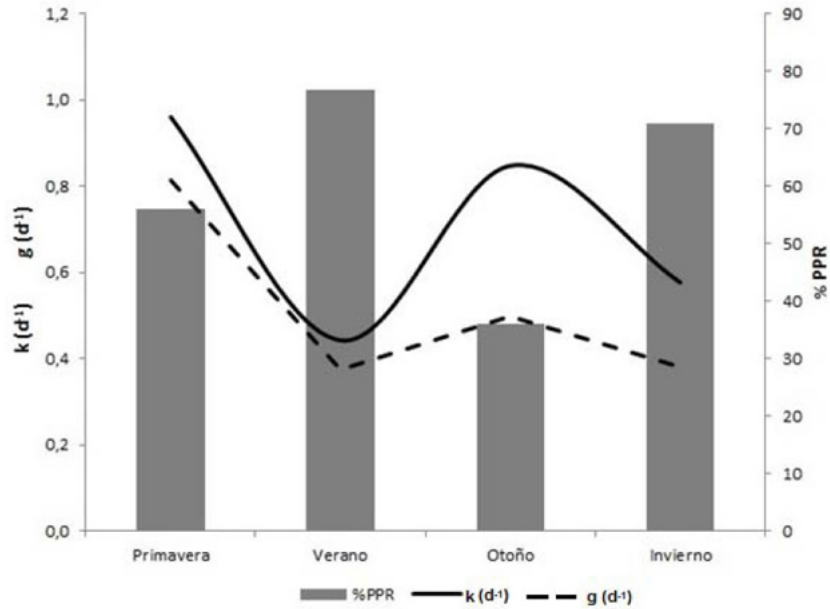


Figura 5. Patrón estacional sugerido de la tasa de crecimiento de fitoplancton (d^{-1}), tasa de pastoreo de microzooplancton ($g d^{-1}$) y porcentaje de la producción potencial removida (% PPR) (d^{-1}) en Ensenada de La Paz, México.

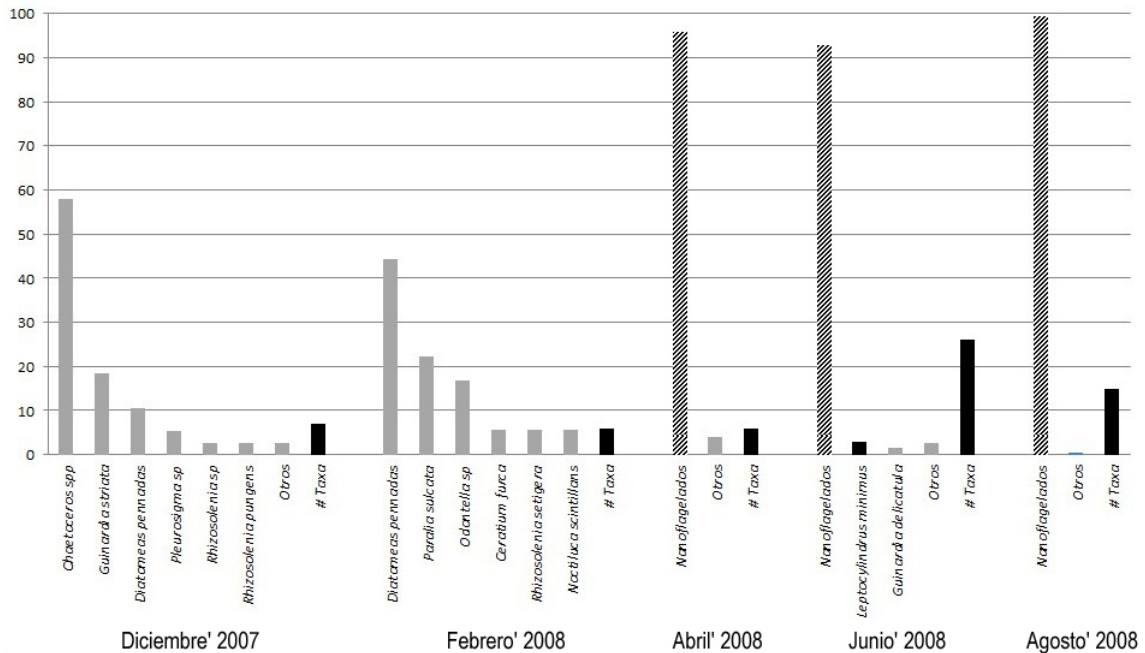


Figura 6. Abundancia relativa de fitoplancton en Ensenada de La Paz, México.

pero en términos de abundancia relativa los nanoflagelados predominaron constituyendo el 95% de la abundancia estimada en el periodo de estudio. Este hallazgo coincide con lo señalado por Muciño (2010) quien en un estudio efectuado en un sitio cercano al lugar de muestreo (5 km al norte, aproximadamente), encontró que el nanofitoplancton dominó a lo largo del año (50-90% abundancia relativa), lo que indica

la persistencia de estos organismos en la zona de estudio y su potencial disponibilidad para el microzooplancton.

La comparación entre meses de las tasas de crecimiento y pastoreo mostró que son estadísticamente distintas ($P < 0,05$) e indica que el fitoplancton experimentó cambios asociados a las variables medidas a lo largo del año, particularmente

en otoño y verano. En otoño los nitratos estuvieron en concentraciones altas, así como la concentración de clorofila-*a*; en verano los fosfatos redujeron su concentración un 42% respecto al otoño, mientras que para nitratos la disminución fue de aproximadamente 50%, y para la clorofila-*a* de 20%. Lo anterior sugiere que la disponibilidad de nitratos tendría más influencia sobre la abundancia de fitoplancton que el pastoreo de microzooplancton.

La tasa de pastoreo tuvo un patrón de variación negativamente correlacionado con la temperatura superficial del mar (TSM). Aunque esta relación no fue estadísticamente significativa, los datos sugieren que la tasa de pastoreo puede estar más influenciada por la concentración de clorofila-*a* que por la TSM, aunque se ha demostrado que la temperatura tiene una fuerte influencia en la actividad metabólica del zooplancton, por lo que la tasa de crecimiento y desarrollo dependen inicialmente de esta variable (McLaren 1963, Ikeda, 1970, Irigoien *et al.*, 1996).

La tasa de pastoreo del microzooplancton tuvo un alto impacto en abril ($0,86 \text{ d}^{-1}$), cuando la TSM y la clorofila-*a* estuvieron en ascenso, y las concentraciones de NO_2 y PO_4 en descenso. La TSM probablemente aceleró el metabolismo de los organismos generando la necesidad de un mayor consumo de alimento para su mantención (Ikeda, 1970, Irigoien *et al.*, 1996), por lo que el pastoreo pudo ser más intenso. En junio el valor promedio más alto de clorofila-*a* ($1,7 \text{ mg m}^{-3}$) coincidió con la tasa de pastoreo promedio más alto ($0,73 \text{ d}^{-1}$) pero en los otros meses, la clorofila-*a* y el pastoreo fluctuaron sin un patrón definido.

Al comparar estacionalmente la variación de las tasas de pastoreo y crecimiento de fitoplancton, se detectaron cambios en la producción y consumo de clorofila-*a* que, en teoría, deberían correlacionarse con los cambios de temperatura del mar, pero que en este caso no fue así, ya que las tasas promedio de pastoreo y crecimiento de fitoplancton más altas se estimaron en abril (primavera) con $0,86 \text{ d}^{-1}$ y diciembre (otoño) con $1,33 \text{ d}^{-1}$, respectivamente, coincidiendo con la TSM de alrededor de $22\text{-}23^\circ\text{C}$, a diferencia de lo encontrado por García-Pámanes & Lara-Lara (2001) en el Golfo de California, quienes incubaron a 20°C y registraron la mayor tasa en verano.

El análisis para describir la relación entre la tasa de crecimiento aparente de fitoplancton y pastoreo indicó una relación moderadamente fuerte entre ambas (Fig. 4). Esta relación sugiere que el microzooplancton dispone de alimento suficiente, especialmente en el verano, a pesar que el crecimiento del fitoplancton se reduce sustancialmente, lo que indica que puede tener como fuente alimenticia

alterna al bacterioplancton (Gast, 1985; Bernard & Rassoulzadegan, 1990), nanofitoplancton (Gallegos, 1989, Henjes *et al.*, 2007), el propio microzooplancton (Strom & Strom, 1996, Irigoien *et al.*, 2005) y detritos (Kibirige *et al.*, 2002). Estudios previos en la zona de estudio han registrado baja concentración de clorofila-*a* durante el verano (Martínez-López *et al.*, 2001). En este caso, el predominio de los nanoflagelados (99,6%) y la escasa contribución de diatomeas y dinoflagelados a la abundancia fitoplanctónica (0,4%) en el verano, puede ser una causa de la mínima concentración de clorofila-*a* encontrada, ocasionando que el microzooplancton reduzca el pastoreo, ya que los nanoflagelados no son consumidos y producirían sólo una fracción de la clorofila-*a* disponible y el resto de las diatomeas presentes produciría otra fracción; sobre ésta última estaría alimentándose el microzooplancton para realizar sus procesos metabólicos.

En este sentido, Nava-Torales (2006) encontró que el cambio estacional del microzooplancton en la Bahía de La Paz fue más evidente por la variación de abundancia de nauplios de copépodos y del ciliado mixotrófico *Myrionecta* sp., que por los cambios en la estructura de la comunidad. Pues aunque estuvo dominada por esos dos componentes, en distintas épocas del año se encontraron también tintínidos, rotíferos, silicoflagelados, radiolarios y foraminíferos.

El mayor %PPR promedio se presentó en verano ($76\% \text{ d}^{-1}$), cuando la concentración de clorofila-*a* fue menor y la TSM máxima. En esta misma época cuando las tasas de pastoreo y crecimiento de fitoplancton también se reducen en un ambiente donde la temperatura superficial del mar se incrementa, y los nitratos y fosfatos están en niveles relativamente altos, similares a otoño y primavera.

Debido a que la estimación del impacto promedio del pastoreo sobre el fitoplancton estuvo entre 28 y $76\% \text{ d}^{-1}$, los datos apoyan el argumento que el microzooplancton tiene un efecto de control sobre las poblaciones de fitoplancton (Quevedo & Anadón, 2001) y puede verse afectado dependiendo de los grupos dominantes de la comunidad fitoplanctónica y de la época del año.

De acuerdo a Muciño (2010), el %PPR en una comunidad dominada por *Trichodesmium erythraeum*, *Prorocentrum rhathymum* y *Paralia sulcata* puede estar entre 55-70% y cuando la composición de la comunidad cambia a un conjunto dominado por *Thalassionema frauenfeldii*, *Gymnodinium catenatum* y *Trichodesmium erythraeum*, el %PPR puede variar de 35 a 80%. Esto sugiere que el impacto del microzooplancton en la remoción de la producción potencial en Ensenada de La Paz puede deberse a

cambios estacionales en la comunidad fitoplanctónica; el análisis de los datos indicó que en este caso el %PPR tuvo un amplio margen de variación por época del año y que la composición de la comunidad influyó en la tasa de pastoreo al ser ésta la máxima en una comunidad constituida por 26 taxa, a pesar de estar dominada por nanoflagelados (93%).

El %PPR por el microzooplancton en Ensenada de La Paz tuvo variaciones importantes que son comparativamente inferiores a las estimadas en latitudes septentrionales, meridionales, subtropicales y tropicales (Tabla 2). Es significativo que el %PPR reportado en la literatura es muy variable, inclusive para la misma zona de estudio, lo que puede explicarse en principio por que el método de diluciones no distingue entre los constituyentes del microzooplancton (ciliados, dinoflagelados, foraminíferos, nauplios de copépodos, larvas meroplánctónicas y pequeños metazoarios) y lo considera un grupo homogéneo; esto explicaría porque se obtienen similares impactos de microzooplancton en ecosistemas contrastantes (Calbet 2008). Una alternativa para abordar este problema es efectuar diluciones con microzooplancton de diferente talla para identificar así el nivel trófico por el cual el carbono ingresa a la red trófica (Calbet, 2008; Calbet & Landry, 2004).

En este contexto se observó que, en el sitio de estudio, el consumo de fitoplancton no fue tan intenso como el obtenido en otros ambientes marinos costeros y oceánicos (Tabla 2), particularmente en el Golfo de California (García-Pámanes & Lara-Lara, 2001) donde, dependiendo de la época del año, el %PPR es aproximadamente 50% mayor. La tasa de crecimiento de fitoplancton fue sustancialmente más alta en otoño que en cualquiera otra época, y aunque no se correlacionó con la temperatura, puede estar reflejando la dinámica ambiental de las aguas superficiales y un cierto nivel de enriquecimiento en nutrientes.

En la zona de estudio, durante el invierno, los vientos predominantes son del noroeste ($2-3 \text{ m s}^{-1}$), con rachas de hasta 10 m s^{-1} , mientras que en verano los vientos tienen una componente sur con intensidades medias de $2-3 \text{ m s}^{-1}$ (Robles-Gil-Mestre, 1998). Esto favorece la existencia de aguas homogenizadas y ricas en nutrientes, que aumentan el potencial de crecimiento de fitoplancton. En este estudio, durante el verano la velocidad del viento fue $1,1 \text{ m s}^{-1}$, que seguramente redujo la homogenización de la columna de agua así como la liberación de nutrientes de los sedimentos, coincidente con las concentraciones relativamente bajas de nutrientes en verano.

Las investigaciones realizadas en esta área (Cervantes, 1982; Cervantes-Duarte & Guerrero-Godínez, 1988; Jiménez-Quiroz, 1991; Reyes-Salinas, 1999; Aguirre-Bahena, 2002; Avilés-Agúndez, 2004; Suárez-Altamirano, 2005; Villegas-Aguilera, 2009; Hernández-Sandoval, 2010), indican en distintos periodos del ciclo anual, un reducido nivel de variación de nitritos ($<0,05 \mu\text{g-at L}^{-1}$), hasta tres máximos de nitratos (febrero, junio y diciembre) y una amplia variación de fosfatos ($0,5-3,5 \mu\text{g-at L}^{-1}$). En este contexto, las concentraciones de los nutrientes medidos en este estudio fueron menores a los reportados por la literatura en casi todos los meses (2-100% de diferencia). Esto indica que la reducida disponibilidad de nutrientes puede asociarse a que, en el canal que comunica la Ensenada con la Bahía de La Paz, el balance de masa de los nutrientes es mayoritariamente positivo en distintas condiciones de marea (Aguirre-Bahena, 2001). Es decir, existe un proceso de exportación generalizado de nutrientes de la ensenada a la bahía que, sumado a las velocidades de las corrientes de marea de entre $0,17$ y $0,73 \text{ m s}^{-1}$ (marea muerta y marea viva, respectivamente), explicaría las bajas concentraciones de nutrientes encontradas.

La relación entre la tasa de crecimiento de fitoplancton y de pastoreo, en Ensenada de La Paz, tiende a un cierto equilibrio entre productores y consumidores; aunque se observan diferencias estacionales en el consumo que se explican en 47% por la concentración de clorofila-*a*. Sin embargo, esta remoción estacional de clorofila-*a* indica un impacto que va de menor a mayor (Tabla 1, Fig. 3), lo que implicaría otros procesos causantes de mortalidad de fitoplancton, como la tasa de sedimentación y pastoreo por mesozooplancton.

Dado que la zona tiene escasas referencias sobre el tema, los datos presentados contribuyen a caracterizar el ciclo estacional del crecimiento de fitoplancton y su consumo por el microzooplancton, siendo una de ellas la identificación temporal de un máximo en primavera y un mínimo en verano (Fig. 5), contrastando con el crecimiento de fitoplancton en otoño y un pastoreo moderado, para dar paso a una mayor reducción de ambas tasas en el invierno.

Sin embargo, el área de estudio es parte de una zona más amplia conectada a la región sur del Golfo de California, donde la magnitud del pastoreo del microzooplancton es desconocida. Por lo tanto, es necesario avanzar en una mejor caracterización del ciclo producción-consumo, donde tiene que valorarse

Tabla 2. Comparativo del porcentaje de la producción potencial removida (%PPR) por microzooplancton en otros ambientes marinos usando la técnica de diluciones.

Lugar	Época	%PPR	Autor
Golfo de Alaska	Primavera (inicio)	61	Strom <i>et al.</i> (2007)
	Primavera (fin)	90	
	Verano	80	
Golfo de Nápoles	Primavera	40-67	Modigh & Franzé (2009)
	Verano	40-95	
	Otoño	478	
	Invierno	111-185	
Estuario de Gironde	Primavera	25-77	Sautour <i>et al.</i> (2000)
Islas Azores	Primavera	7-67	Quevedo & Anadón (2001)
	Verano	17-92	
Halifax Harbor	Primavera	21-38	Gifford (1988)
Costa de Washington	Otoño	6-24	Landry & Hasset (1982)
Bahía Hiroshima	Anual	19-29	Kamiyama (1994)
Rhode River	Verano	88-104	Gallegos (1989)
	Otoño	99	
Golfo de California	Primavera	~89	García-Pámanes & Lara-Lara (2001)
	Verano	>106	
	Otoño	~100	
Golfo de Alaska	Primavera (inicio)	61	Strom <i>et al.</i> (2007)
	Primavera (fin)	90	
	Verano	80	
Golfo de Nápoles	Primavera	40-67	Modigh & Franzé (2009)
	Verano	40-95	
	Otoño	478	
	Invierno	111-185	
Estuario de Gironde	Primavera	25-77	Sautour <i>et al.</i> (2000)
Islas Azores	Primavera	7-67	Quevedo & Anadón (2001)
	Verano	17-92	
Halifax Harbor	Primavera	21-38	Gifford (1988)
Costa de Washington	Otoño	6-24	Landry & Hasset (1982)
Bahía Hiroshima	Anual	19-29	Kamiyama (1994)
Rhode River	Verano	88-104	Gallegos (1989)
	Otoño	99	
Golfo de California	Primavera	~89	García-Pámanes & Lara-Lara (2001)
	Verano	>106	
	Otoño	~100	
Ensenada de La Paz	Primavera	23	Este trabajo
	Verano	56	
	Otoño	18	
	Invierno	3	

la relación funcional con la estructura de la comunidad de fitoplancton y del microzooplancton, entre otros factores biológicos y ambientales.

Este trabajo significa la primera aproximación hacia la comprensión de la dinámica trófica del

microzooplancton en Ensenada de La Paz, pero es necesario ampliar la escala espacial de observaciones para construir una línea base, sobre la que se pueda comparar la influencia ambiental en los productores y consumidores primarios.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen al IPN por el apoyo financiero a los proyectos “Estimación de la producción secundaria del zooplancton en la bahía y Ensenada de La Paz, B.C.S.” (SIP 20070221 y 20080006), al CICIMAR por el uso de su infraestructura y al personal de apoyo que participó en los muestreos. A.R. Pacheco-Chávez por su participación en el trabajo de laboratorio y gabinete. Al CONACyT por el apoyo complementario al proyecto (AC-2006-52126) y a los evaluadores anónimos que contribuyeron a mejorar este artículo. Todos los autores son becarios de la COFAA-IPN. SHT y GAM son becarios EDI-IPN y del Sistema Nacional de Investigadores.

REFERENCIAS

- Aceves-Medina, G., G.M. Esqueda-Escárcega, R. Pacheco-Chávez, A. Zárate-Villafranco, J.R. Hernández-Alonso & S. Hernández-Trujillo. 2007. Cambios diarios en la composición y abundancia de copépodos planctónicos al sur de Bahía de La Paz (Octubre 2002). *Hidrobiológica*, 17(2): 185-188.
- Aguirre-Bahena, F. 2002. Dinámica de los componentes de la materia particulada suspendida y otras variables hidrológicas en la Ensenada-Bahía de La Paz, Baja California Sur, México. Tesis de Maestría en Manejo de Recursos Marinos. IPN-CICIMAR, La Paz, B.C.S., 12: 147 pp.
- Avilés-Agúndez, G. 2004. Productividad primaria estimada por fluorescencia natural durante otoño-invierno en La Bahía de La Paz, B.C.S. México, Tesis de Maestría en Manejo de Recursos Marinos. IPN-CICIMAR, La Paz, B.C.S., 69 pp.
- Bamstedt, D., D.J. Gifford, X. Irigoien, A. Atkinson & M. Roman. 2000. Feeding. In: R.P. Harris, P.H. Wiebe, J. Lenz, H.R. Skjoldal & M. Huntley (eds.). ICES zooplankton methodology manual. Academic Press, London, pp. 297-399.
- Bernard, C. & F. Rassoulzadegan. 1990. Bacteria and microfagellates as a major food source for marine ciliates: possible implications for the microzooplankton. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 64: 147-155
- Calbet, A. 2008. The trophic roles of microzooplankton in marine systems. *ICES Jour. Mar. Sci.*, 65: 325-331.
- Calbet, A. & M.R. Landry. 2004. Phytoplankton growth, microzooplankton grazing, and carbon cycling in marine Systems. *Limnol. Oceanogr.*, 49(1): 2004, 51-57.
- Calbet, A. & E. Saiz. 2005. The ciliate-copepod link in marine ecosystems. *Aquat. Microb. Ecol.*, 38: 157-167.
- Cervantes, D.R. 1982. Distribución de nutrientes en la Ensenada de La Paz, B.C.S., durante el periodo primavera-verano de 1981. Tesis de Licenciatura en Biología Marina. IPN-CICIMAR, La Paz, Baja California Sur, 119 pp.
- Cervantes-Duarte, R. & R. Guerrero-Godínez. 1988. Variación espacio-temporal de nutrientes de La Ensenada de La Paz, B.C.S., México. *An. Inst. Cienc. Mar Limnol., Univ. Nac. Autón. México*, 15(2): 129-142.
- Cupp, E.E. 1943. Marine plankton diatoms of the west of north America. *Bull. Scripps. Inst. Oceanogr. Tech. Ser.*, 5(1): 1-238.
- Espinoza, L. & H. Rodríguez. 1987. Seasonal phenology and reciprocal transplantation of *Sargassum sinicola* Setchell et Gardner in the southern gulf of California. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 110: 183-195.
- Gallegos, Ch. 1989. Microzooplankton grazing on phytoplankton in the Rhode river, Maryland; nonlinear feeding kinetics. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 57: 23-33.
- Gárate-Lizárraga, I., M.S. Muñetón-Gómez & V. Maldonado-López. 2006. Florecimiento del dinoflagelado *Gonyaulax polygramma* frente a Isla Espíritu Santo, golfo de California, México. *Rev. Invest. Mar.*, 27: 31-39.
- García-Pámanes, J. & J.R. Lara-Lara. 2001. Pastoreo por el microzooplancton en el golfo de California. *Cienc. Mar.*, 27(1): 73-90.
- Gast, V. 1985. Bacteria as food source for microzooplankton in the Schlei Fjord and Baltic Sea with special reference to ciliates. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 22: 107-120.
- Gifford, D.J. 1988. Impact of grazing by microzooplankton in the northwest arm of Halifax Harbour, Nova Scotia. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 47: 249-258.
- González-Navarro, N.E. & R. Saldierna-Martínez. 1997. Zooplancton de la bahía de La Paz, B.C.S. (1990-1991). In: R.J. Urbán & M. Ramírez (eds.). La bahía de La Paz, Investigación y conservación. UABCS-CICIMAR-SCRIPPS, 43-58.
- Hasle, G.R. 1978. The inverted-microscope method. In: A. Sournia (ed.). *Phytoplankton manual*. United Nations Educational, Scientific and Cultural Organization, Paris, 337 pp.
- Henjes, J., P. Assmy, Ch. Klaas, P. Verity & V. Smetacek. 2007. Response of microzooplankton (protists and small copepods) to an iron-induced

- phytoplankton bloom in the Southern Ocean (EisenEx). *Deep-Sea Res.*, (1)54: 363-384.
- Hernández-Sandoval, F.E. 2010. Efecto de la proporción N:P en el crecimiento y toxicidad de *Gymnodinium catenatum* de Bahía de La Paz y Bahía de Mazatlán. Tesis de Doctorado en Ciencias. IPN-CICIMAR, La Paz, B.C.S., 16: 112 pp.
- Ikedo, T. 1970. Relationship between respiration rate and body size in marine plankton animals as a function of the temperature of habitat. *Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ.*, 21(2): 91-112.
- Irigoin, X., J. Castel & S. Gasparini. 1996. Clearance rate as predictor of food limitation situations. Application to two estuarine copepods: *Acartia bifilosa* and *Eurytemora affinis*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 131: 159-163.
- Irigoin, X., K.J. Flynn & P. Harris. 2005. Phytoplankton blooms: a 'loophole' in microzooplankton grazing impact? *J. Plankton Res.*, 27: 313-321.
- Jeffrey, S.W. & G.F. Humphrey. 1975. New spectrophotometric equation for determining chlorophyll's a, b, c1 and c2 in algal phytoplankton and higher plants. *Comp. Biochem. Physiol. Pfsansen*, 167: 191-194.
- Jimenez-Quiroz, M.C. 1991. Contribución al conocimiento de los productores primarios de la Ensenada de La Paz, análisis de la comunidad de manglar. Tesis de Maestría en Ciencias Marinas. IPN-CICIMAR, La Paz, B.C.S., 12: 223 pp.
- Kamiyama, T. 1994. The impact of grazing by microzooplankton in northern Hiroshima Bay, the Seto Inland Sea, Japan. *Mar. Biol.*, 119: 77-88.
- Kibirige, I., R. Perissinotto & C. Nozais. 2002. Alternative food sources of zooplankton in a temporarily open estuary: evidence from $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$. *J. Plankton Res.*, 24: 1089-1095.
- Lavaniegos-Espejo, B.E. & E. González-Navarro. 1999. Grupos principales del zooplancton durante El Niño 1992-93 en el canal de San Lorenzo, golfo de California. *Rev. Biol. Trop.*, 47(1): 129-140.
- Landry, M.R. & R.P. Hassett 1982. Estimating the grazing impact of marine microzooplankton. *Mar. Biol.*, 67: 283-288.
- Lechuga-Dèveze, C., J. García-Pámanes & J. Bustillos-Guzmán. 1986. Condiciones ecológicas de una laguna costera de la costa oeste del Golfo de California. *Turbiedad y clorofila-a*. *Cienc. Mar.*, 12(1): 19-31.
- Lenz, J. 2000. Introduction. In: R.P. Harris, P.H. Wiebe, J. Lenz, H.R. Skjoldal & M. Huntley (eds.). *ICES zooplankton methodology manual*. Academic Press, London, pp. 1-32.
- 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.
- McLaren, I.A. 1963. Effects of temperature on growth of zooplankton and the adaptive value of vertical migrations. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 20: 685-727.
- Miller, C.B. 2004. *Biological oceanography*. Blackwell Publishing, Malden, 402 pp.
- Modigh, M. & G. Franzé. 2009. Changes in phytoplankton and microzooplankton populations during grazing experiments at a Mediterranean coastal site. *J. Plankton Res.*, 31(8): 853-864.
- Muciño, M.R.E. 2010. Variación estacional de la comunidad fitoplanctónica en granjas atuneras en la Bahía de La Paz, Baja California Sur. M.Sc. Thesis. CICIMAR-IPN. La Paz, B.C.S., 12: 106 pp.
- Nava-Torales, A. 2006. Depredación selectiva de *Centropages furcatus* (Copepoda: Calanoida) en Bahía de La Paz, B.C.S., México. Tesis de Maestría. IPN-CICIMAR, La Paz, B.C.S., 59 pp.
- Obeso-Nieblas, M., A.R. Jiménez-Illescas & S. Troyo-Diéguez. 1993. Modelación de la marea en la Bahía de La Paz, B.C.S. *Invest. Mar. CICIMAR*, 18(1): 13-22.
- Palomares-García, R. & J. Gomez-Gutiérrez. 1996. Copepod community structure at Bahía Magdalena, Mexico during El Niño 1983-1984. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, 43: 583-595.
- Quevedo, M. & R. Anadón. 2001. Protist control of phytoplankton growth in the subtropical north-east Atlantic. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 221: 29-38.
- Reyes-Salinas, A. 1999. Factores que controlan la productividad primaria en La Bahía de La Paz, B.C.S. Tesis de Maestría en Manejo de Recursos Marinos. IPN-CICIMAR, La Paz, B.C.S., 11: 122 pp.
- Robles-Gil-Mestre, S. 1998. El clima de la ciudad de La Paz. Tesis de Maestría, Universidad Nacional Autónoma de México, México D.F., 233 pp.
- Sandoval, M. & J. Gómez-Valdéz. 1997. Tides and tidal in Ensenada de La Paz, Baja California Sur, Mexico. *Geofis. Int.*, 36(1): 37-47.
- Sautour, B., L.F. Artigas, D. Delmas, A. Herbland & P. Laborde. 2000. Grazing impact of micro- and mesozooplankton during a spring situation in coastal waters off the Gironde estuary. *J. Plankton Res.* 22(3): 531-552.
- Sherr, B.F., E.B. Sherr & R.D. Fallon. 1987. Use of nanodispersed, fluorescently labeled bacteria to estimate in situ protozoan bacterivory. *Appl. Environ. Microbiol.*, 53: 958-965.

- Sieburth, J. McN., V. Smetacek & J. Lenz. 1978. Pelagic ecosystem structure heterotrophic compartments of the plankton and their relationship to plankton size fractions. *Limnol. Oceanogr.*, 23: 1256-1263.
- Sokal, R.R. & F.J. Rohlf. 1995. *Biometry: the principles and practice of statistics in biological research*. W.H. Freeman, New York, 887 pp.
- Strickland, D.H. & T.R. Parsons. 1972. A practical handbook of seawater analysis. *Bull. Fish. Res. Bd. Can.*, 167: 311 pp.
- Strom, S. 2002. Novel interactions between phytoplankton and microzooplankton: their influence on the coupling between growth and grazing rates in the sea, *Hydrobiologia*, 408: 41-54.
- Strom, S.L. & Strom M.W. 1996. Microplankton growth, grazing, and community composition in the northern Gulf of Mexico. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 130: 229-240.
- Strom, S.L., E.L. Macri & M.B. Olson. 2007. Microzooplankton grazing in the coastal gulf of Alaska: variations in top-down control of phytoplankton. *Limnol. Oceanogr.*, 52(4): 1480-1494.
- Suarez-Altamirano, J.M. 2005. Flujos de material suspendido y disuelto entre el estero "El Conchalito" y la laguna Ensenada de la Paz, B.C.S., Mexico. Tesis De Maestría en Ciencias en Manejo de Recursos Marinos. IPN-CICIMAR, La Paz, B.C.S., 15: 98 pp.
- Villalejo-Fuerte, M., M.S. 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. *J. Shelf. Res.*, 24: 185-190.
- Villegas-Aguilera, M.M. 2009. Fitoplancton silíceo de la zona eufótica, como señal de la productividad primaria en Cuenca Alfonso, Golfo de California. Tesis de Maestría en Ciencias en Manejo de Recursos Marinos. IPN-CICIMAR, La Paz, B.C.S., 14: 95 pp.

Received: 26 October 2011; Accepted: 14 June 2013