

PASTOREO POR EL MICROZOOPLANCTON EN EL GOLFO DE CALIFORNIA

MICROZOOPLANKTON GRAZING IN THE GULF OF CALIFORNIA

J. García-Pámanes^{1, 2}

J.R. Lara-Lara¹

¹ Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada
Km 107 carretera Tijuana-Ensenada
Apartado postal 2732
Ensenada, C.P. 22800, Baja California, México

² Departamento de Biología Marina
Universidad Autónoma de Baja California Sur
Km 5.5 carretera al Sur
Apartado postal 19-B
La Paz, C.P. 23080, Baja California Sur, México
E-mail: jgarciap@uabcs.mx

Recibido en marzo de 2000; aceptado en septiembre de 2000

RESUMEN

Se determinaron las tasas de pastoreo por el microzooplancton (organismos < 200 μm) en nueve estaciones localizadas en la región central del Golfo de California y una en el umbral de la cuenca de Guaymas durante primavera, verano y otoño de 1995, utilizando la técnica de dilución. El microzooplancton estuvo dominado por los protozoarios, siendo los dinoflagelados el grupo más importante; los géneros más frecuentes fueron *Amphidinium*, *Oxytoxum*, *Gyrodinium* y *Peridinium*. Los ciliados fueron el segundo grupo en importancia y los géneros más comunes fueron *Mesodinium*, *Strombidium* y *Strombilidium*. Las tasas promedio de crecimiento del fitoplancton fueron 1.58, 1.64 y 1.82 d^{-1} para primavera, verano y otoño, respectivamente. Las tasas promedio de pastoreo fueron 1.25, 1.93 y 1.84 d^{-1} para primavera, verano y otoño, respectivamente. No se encontraron diferencias estadísticamente significativas entre las tasas de pastoreo de las estaciones del año ($P > 0.05$). Se estimó que el microzooplancton puede llegar a consumir alrededor de 89%, 106% y 100% de la producción primaria potencial diaria durante primavera, verano y otoño, respectivamente. Nuestros resultados sugieren que en la cuenca de Guaymas existen dos estaciones en el año: primavera, cuando una fracción relativamente pequeña del nanofitoplancton no alcanza a ser removida y posiblemente se exporte al fondo del océano; y verano/otoño, cuando la totalidad de la biomasa del nanofitoplancton es consumida en el sistema pelágico.

Palabras clave: Golfo de California, microzooplancton, pastoreo.

ABSTRACT

Microzooplankton (organisms < 200 μm) grazing rates were determined using the dilution technique at nine stations in the central region of the Gulf of California and one in the sill of the Guaymas Basin, during spring, summer, and autumn 1995. The microzooplankton was numerically dominated by protozoa, the most important being the dinoflagellates; the most frequent genera were *Amphidinium*, *Oxytoxum*, *Gyrodinium*, and *Peridinium*. Ciliates were the second most important group and the most abundant genera were *Mesodinium*, *Strombidium*, and *Strombolidium*. Mean phytoplankton growth rates were 1.58, 1.64, and 1.82 d^{-1} during spring, summer, and autumn, respectively. Mean grazing rates were 1.25, 1.93, and 1.84 d^{-1} during spring, summer, and autumn, respectively. There were no significant differences in grazing rates among seasons ($P > 0.05$). Based on the grazing rates we estimated that the microzooplankton can consume about 89%, 106%, and 100% of the potential primary production during spring, summer, and autumn, respectively. Our results suggest that in Guaymas Basin there are two seasons in the year: spring, when a small fraction of the nanophytoplankton is not removed and may be exported to the bottom of the ocean; and summer/autumn, when nanophytoplankton biomass is totally consumed in the pelagic system.

Key words: Gulf of California, microzooplankton, grazing.

INTRODUCCIÓN

El Golfo de California ha sido definido por varios autores como un ecosistema altamente productivo (Zeitzschel, 1969; Gaxiola-Castro y Álvarez-Borrego, 1986; Valdez-Holguín y Lara-Lara, 1987; Gaxiola-Castro *et al.*, 1995), pero se desconocen muchos de los procesos biológicos que intervienen en la transferencia de materia de un nivel trófico a otro. La región central del golfo está fuertemente influenciada por procesos hidrográficos que continuamente transportan nutrientes a la zona eufótica (Álvarez-Borrego *et al.*, 1978; Álvarez-Borrego y Lara-Lara, 1991); éstos inciden sobre los florecimientos fitoplanctónicos y la producción primaria, así como en la transferencia del material particulado hacia el fondo marino (T. Baumgartner *et al.*, datos no publicados).

Uno de los principales procesos de pérdida o mortalidad del fitoplancton es el pastoreo por el zooplancton. Recientemente, se ha reportado la necesidad de estimar por separado las tasas de pastoreo, al menos en

INTRODUCTION

The Gulf of California has been defined by several authors as a highly productive ecosystem (Zeitzschel, 1969; Gaxiola-Castro and Álvarez-Borrego, 1986; Valdez-Holguín and Lara-Lara, 1987; Gaxiola-Castro *et al.*, 1995); however, many of the biological processes that occur in the transfer of material from one trophic level to another are not known. The central gulf is strongly influenced by hydrographic processes that continually transport nutrients to the euphotic zone (Álvarez-Borrego *et al.*, 1978; Álvarez-Borrego and Lara-Lara, 1991), affecting the phytoplankton blooms, primary production and the transfer of particulate matter to the sea floor (T. Baumgartner *et al.*, unpublished data).

Zooplankton grazing plays an important role in the loss or mortality of phytoplankton. It has recently been reported that the grazing rates of the two large fractions, i.e. macrozooplankton (organisms > 200 μm) and microzooplankton (organisms < 200 μm), should be estimated separately, since both fractions

dos grandes fracciones, i.e. macrozooplancton (organismos $> 200 \mu\text{m}$) y microzooplancton (organismos $< 200 \mu\text{m}$), ya que ambas fracciones, en general, se alimentan de tamaños específicos dentro de las poblaciones del fitoplancton (Landry y Hassett, 1982). Tanto en aguas costeras como oceánicas, recientemente se han reportado tasas de pastoreo por el microzooplancton del mismo orden de magnitud o mayores que las del macrozooplancton (Gifford, 1988; Paranjape, 1990; Roman *et al.*, 1995; Tamigneaux *et al.*, 1997). En este trabajo, por primera vez, se reportan estimaciones de las tasas de pastoreo por el microzooplancton en el Golfo de California.

El propósito del estudio es el conocer las variaciones estacionales de las tasas de pastoreo por el microzooplancton y estimar el porcentaje de la producción primaria que se consume estacionalmente.

ÁREA DE ESTUDIO

El Golfo de California es un mar semi-cerrado, de aproximadamente 1000 km de longitud y 150 km de ancho en promedio. Sus áreas geográficas se determinaron con base en sus características hidrográficas y fitogeográficas. Según esta última, se han distinguido cuatro regiones: (1) la región al sur de 25°N ; (2) la región central, desde 25°N hasta 27°N ; (3) la región norte, entre 27°N y las grandes islas; y (4) la región interior, al norte de las islas Ángel de la Guarda y Tiburón (Round, 1967) (fig. 1).

La circulación en el Golfo de California está influenciada por la fuerza y dirección de los vientos dominantes, que de noviembre a mayo proceden del noroeste; éstos suelen ser muy intensos en invierno y primavera, dando lugar a surgencias a lo largo de la costa oriental. La circulación del agua es de norte a sur durante estos meses (Roden y Groves, 1959;

generally feed on specific sizes within the phytoplankton populations (Landry and Hassett, 1982). Microzooplankton grazing rates have been reported, for both coastal and oceanic waters, that are of the same order of magnitude or greater than those of the macrozooplankton (Gifford, 1988; Paranjape, 1990; Roman *et al.*, 1995; Tamigneaux *et al.*, 1997). In this study, estimates are presented, for the first time, of the microzooplankton grazing rates in the Gulf of California.

This study aims to determine the seasonal variations of the microzooplankton grazing rates and to estimate the percentage of primary production that is consumed seasonally.

STUDY AREA

The Gulf of California is a semienclosed sea. It is approximately 1000 km long and has an average width of 150 km. Its geographic areas are determined based on hydrographic and phytogeographic characteristics. Based on the latter, four regions have been defined: (1) the southern region, south of 25°N ; (2) the central region, from 25°N to 27°N ; (3) the northern region, between 27°N and the large islands; and (4) the inner region, north of Ángel de la Guarda and Tiburón islands (Round, 1967) (fig. 1).

The circulation in the Gulf of California is influenced by the force and direction of the dominant winds. From November to May the winds are northwesterly and tend to be very strong, causing upwelling along the eastern coast in winter and spring; the circulation of the water is from north to south during these months (Roden and Groves, 1959; Badan-Dangon *et al.*, 1985). A different wind pattern prevails in summer and autumn; the winds are southeasterly and, generally, less intense, thus causing only moderate upwelling along the west coast (van Andel, 1964).

Badan-Dangon *et al.*, 1985). Durante verano y otoño el patrón de vientos se invierte, y los vientos del sureste, generalmente de menor intensidad, provocan surgencias moderadas a lo largo del margen oeste del golfo (van Andel, 1964).

MATERIALES Y MÉTODOS

Se efectuaron tres campañas oceanográficas a la región central del Golfo de California durante 1995: en primavera, del 22 de marzo al 7 de abril; en verano, del 22 de agosto al 5 de septiembre; y en otoño, del 21 de noviembre al 7 de diciembre. Se cubrió una red de nueve estaciones, más dos estaciones fuera de ella: una en el umbral de la cuenca de Guaymas (U), durante mareas vivas y muertas, y la otra (D) localizada entre las estaciones de la costa de Sonora y el centro del golfo (fig. 1). En cada una de las estaciones se hicieron perfiles de la temperatura y salinidad, con un CTD (Sea Bird), y de la fluorescencia natural del fitoplancton e intensidad de la luz, con un PNF-300 (Biospherical Instruments, Inc.).

Se tomaron muestras de agua a cinco profundidades: 100%, 36%, 10% y 1% de la luz incidente en la superficie, y a 100 m; las profundidades correspondientes a cada uno de los porcentajes de luz se calcularon a partir de la intensidad luminosa medida con el PNF-300. Las muestras se utilizaron para hacer mediciones de nutrientes y clorofila, determinar la taxonomía del fitoplancton y del microzooplancton, así como para realizar experimentos de producción primaria y pastoreo por el microzooplancton (<200 μm).

La biomasa del fitoplancton ($\text{g C m}^{-2} \text{d}^{-1}$) se estimó a partir de mediciones del contenido de clorofila *a*, para lo cual se filtró al menos 1 L de agua de mar en filtros GF/F. La extracción se hizo siguiendo las recomendaciones de Venrick y Hayward (1984). Los filtros conteniendo la muestra se pusieron en tubos de

MATERIALS AND METHODS

Three oceanographic cruises were conducted in the central region of the Gulf of California during 1995: in spring, from 22 March to 7 April; in summer, from 22 August to 5 September; and in autumn, from 21 November to 7 December. A grid of nine stations was covered, in addition to two other stations: one in the sill of the Guaymas Basin (U), during spring and neap tides, and the other (D) located between the stations on the coast of Sonora and the central gulf (fig. 1). At each station, profiles were made of temperature and salinity, with a CTD (Sea Bird), and of the phytoplankton's natural fluorescence and light intensity, with a PNF-300 (Biospherical Instruments, Inc.).

Water samples were taken at five depths: 100%, 36%, 10% and 1% of incident irradiance at the surface, and at 100 m; the depths corresponding to each irradiance percentage were calculated from the light intensity measured with the PNF-300. The samples were used to measure nutrients and chlorophyll, to determine the taxonomy of the phytoplankton and microzooplankton, and to conduct experiments on primary production and grazing by microzooplankton (<200 μm).

Phytoplankton biomass ($\text{g C m}^{-2} \text{d}^{-1}$) was estimated by measuring chlorophyll *a* content. At least 1 L of seawater was passed through GF/F filters and the extraction was done according to Venrick and Hayward (1984). The filters containing the sample were placed in centrifuge tubes with 10 mL of acetone (90%), for 24 hours in a cool and dark place. The fluorescence of the samples was determined using a Turner, model 111, fluorometer, calibrated with pure and phaeopigment-free chlorophyll *a*, following the technique described by Yentsch and Menzel (1963) and Holm-Hansen *et al.* (1965). To transform the chlorophyll *a* values into carbon values, the

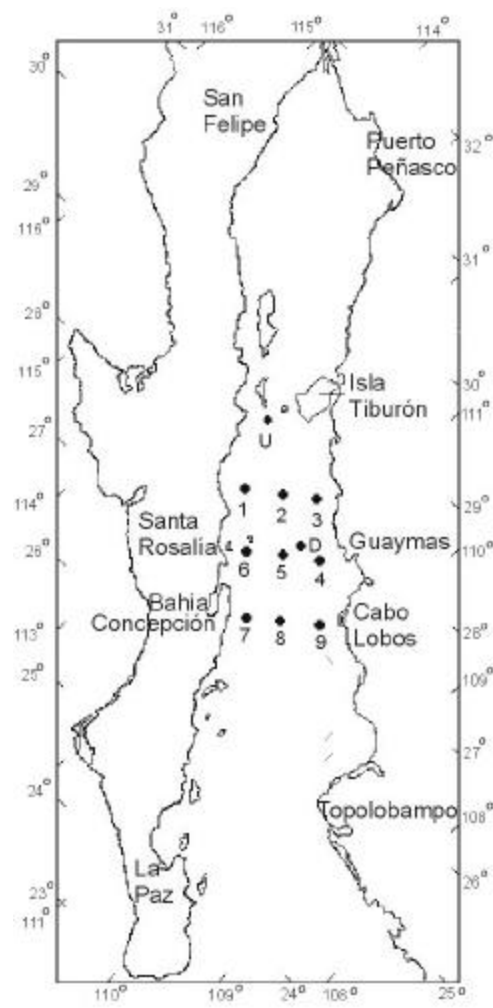


Figura 1. Área de estudio y localización de las estaciones de muestreo.
Figure 1. Study area and location of the sampling sites.

centrífuga con 10 mL de acetona al 90%, por 24 horas en un lugar fresco y oscuro. La fluorescencia de las muestras fue determinada utilizando un fluorímetro Turner, modelo 111, calibrado con clorofila *a* pura y libre de feopigmentos, siguiendo la técnica de Yentsch y Menzel (1963) y Holm-Hansen *et al.* (1965). Para transformar los valores de clorofila *a* en

equation proposed by Zeitzschel (1970) for the Gulf of California was used.

To determine the abundance and taxonomy of the phytoplankton and microzooplankton, 125 mL of seawater was collected in dark polyethylene bottles and preserved with lugol/acetate. Counting and identification were done using an inverted Zeiss phase contrast

valores de carbono se utilizó la ecuación propuesta por Zeitzschel (1970) para el Golfo de California.

Para la determinación de la abundancia y taxonomía del fitoplancton y del microzooplancton, se recolectaron 125 mL de agua de mar en botellas de polietileno oscuras y se preservaron con lugol/acetato. Los conteos e identificación se realizaron con un microscopio invertido Zeiss con óptica de contraste de fase, sedimentando volúmenes entre 25 y 50 mL.

Para estimar las tasas de crecimiento del fitoplancton y de pastoreo por el microzooplancton se utilizó el método de dilución propuesto por Landry y Hassett (1982), incorporando las sugerencias de Evans y Paranjape (1992). Para cada experimento se utilizó agua recolectada de cinco profundidades (100%, 36%, 10% y 1% de la luz incidente en la superficie, y 100 m) con botellas Niskin de 5 L. De cada profundidad se tamizó 1.5 L a través de una malla Nitex de 200 μm y se guardaron en un recipiente opaco de polietileno de 20 L. Se recolectó agua superficial para obtener el agua de dilución que se pasó por un sistema de filtración en línea con cartuchos de nylon (*submicronic filter cartridges*, DOE, Cole Palmer, E-06479-16 y E-06479-20) de doble membrana. El primer filtro tenía la membrana externa de 1.2 μm y la interna de 0.45 μm . El segundo filtro tenía la membrana externa de 0.45 μm y la interna de 0.2 μm , y se almacenó en un recipiente opaco de polietileno de 60 L. El agua de mar filtrada utilizada para desarrollar los experimentos de pastoreo se diluyó por factores de 0%, 30%, 60%, 80%, 90% y 95%. Las diluciones se pusieron en frascos de plástico transparente de 1 L. La dilución de 100% (sólo agua de mar filtrada) se conservó como control. No se agregaron nutrientes a las muestras. Se incubó por 24 horas a la temperatura ambiente del laboratorio del barco ($\sim 20^\circ\text{C}$), en un incubador de plexiglás transparente bajo iluminación artificial (luz de

microscope, sedimenting volumes between 25 and 50 mL.

To estimate phytoplankton growth rates and microzooplankton grazing rates, the dilution method proposed by Landry and Hassett (1982) was used, incorporating the suggestions of Evans and Paranjape (1992). Seawater collected in 5-L Niskin bottles from five depths (100%, 36%, 10% and 1% of incident light at the surface, and 100 m) was used in each experiment; 1.5 L from each depth was filtered through a 200- μm Nitex mesh and stored in a 20-L opaque polyethylene container. Surface water was collected to obtain the dilution water that was passed through a double-membrane system of submicronic filter cartridges (DOE, Cole Palmer, E-06479-16 and E-06479-20). The first filter had an external membrane of 1.2 μm and an internal one of 0.45 μm . The second filter had an external membrane of 0.45 μm and an internal one of 0.2 μm , and was stored in a 60-L opaque polyethylene container. The filtered seawater used to conduct the grazing experiments was diluted by 0%, 30%, 60%, 80%, 90% and 95%. The dilutions were placed in 1-L clear plastic bottles. The 100% dilution (only filtered seawater) was used as control. Nutrients were not added to the samples. Incubations were done on board for 24 hours at room temperature ($\sim 20^\circ\text{C}$), in a transparent plexiglass incubator with artificial light (daylight 25 W), simulating the light:dark period (spring, 12:12; summer, 12:12; and autumn, 10:14).

On each cruise, experiments were carried out in duplicate at stations U and D to estimate the variability of the microzooplankton grazing rates. Only the results of the significant experiments ($P < 0.05$) were taken into account. The null hypothesis (H_0) was tested: $g = 0$, where g is the grazing rate.

To calculate the potential production (P_p), actual production (P_a) of the phytoplankton and percentage of potential primary production

día 25W), simulando el periodo luz:oscuridad (primavera, 12:12; verano, 12:12; y otoño, 10:14).

En cada crucero, en las estaciones U y D del área de estudio se realizaron experimentos por duplicado para estimar la variabilidad de las tasas de pastoreo por el microzooplancton. Sólo se consideraron los resultados de los experimentos significativos ($P < 0.05$). Se probó la hipótesis nula (H_0): $g = 0$, donde g indica la tasa de pastoreo.

Para calcular la producción potencial (P_p), la producción actual (P_a) del fitoplancton y el porcentaje de la producción primaria potencial removido (% PPR) por el microzooplancton, se utilizaron las ecuaciones de Gifford (1988):

$$P_p = (P_0 e^k) - P_0 \quad (1)$$

$$P_a = (P_0 e^{k-g}) - P_0 \quad (2)$$

$$\% \text{ PPR} = (P_p - P_a) / P_p \quad (3)$$

donde P_0 es la biomasa del fitoplancton al tiempo cero, y k (tasa de crecimiento del fitoplancton) y g son los valores obtenidos de las líneas de regresión según el método de dilución. Para probar si existían diferencias en las tasas de pastoreo con las estaciones del año, se utilizaron las pruebas estadísticas no paramétricas de Mann-Whitney y Kruskal-Wallis (Siegel, 1979).

RESULTADOS

Condiciones oceanográficas

Durante primavera, la temperatura promedio superficial fue relativamente baja (19.2°C), la profundidad promedio de la zona eufótica fue somera (34 m), la concentración promedio (0 a 100 m) de la clorofila a (85.9 mg Cl a m^{-2})

removed (% PPR) by microzooplankton, Gifford's (1988) equations were used:

$$P_p = (P_0 e^k) - P_0 \quad (1)$$

$$P_a = (P_0 e^{k-g}) - P_0 \quad (2)$$

$$\% \text{ PPR} = (P_p - P_a) / P_p \quad (3)$$

where P_0 is the phytoplankton biomass at time zero, and k (phytoplankton growth rate) and g are the values obtained from the regression lines according to the dilution method. To determine if there were differences between the grazing rates and seasons, the non-parametric statistical tests of Mann-Whitney and Kruskal-Wallis were used (Siegel, 1979).

RESULTS

Oceanographic conditions

In spring, mean surface temperature was relatively low (19.2°C), the average depth of the euphotic zone was shallow (34 m), the mean concentration (0 to 100 m) of chlorophyll a (85.9 mg Chl a m^{-2}) and mean primary production (5 to 70 m) (2.19 g C $m^{-2} d^{-1}$) were high, and the nutrients were moderately high (1.4 μ M) (table 1). In summer, mean surface temperature rose to 30.4°C and the average depth of the euphotic zone increased to 56 m, but the mean chlorophyll a concentration decreased to 41.8 mg Chl a m^{-2} , mean primary production decreased to 0.88 g C $m^{-2} d^{-1}$ and the nutrients decreased to 1.1 μ M. In autumn, mean surface temperature decreased (20.8°C) relative to summer, but was slightly higher than that recorded in spring, and the depth of the euphotic zone (42 m) also decreased to values in-between those of spring and summer; mean chlorophyll a remained stable

Tabla 1. Valores promedio de las variables medidas durante primavera, verano y otoño de 1995: profundidad de muestreo, profundidad de la capa de mezcla y de la zona eufótica, temperatura superficial, salinidad superficial, clorofila *a* integrada, producción primaria (PP) integrada y nutrientes en la columna de agua. CV = coeficiente de variación (desviación estándar/media × 100); ± = error estándar (S/√n); () = intervalo.

Table 1. Mean values of the variables measured in spring, summer and autumn 1995: sampling depth, depth of the mixed layer and euphotic zone, surface temperature, surface salinity, integrated chlorophyll *a*, integrated primary production (PP), and nutrients in the water column. CV = variation coefficient (standard deviation/mean × 100); ± = standard error (S/√n); () = range.

Año	Profundidad muestreo (m)	Profundidad zona eufótica (m)	Temp. superficial (°C)	Salinidad superficial (‰)	Clorofila 0-100 m (mg Cl a m ⁻²)	PP 0-70 m (g C m ⁻² d ⁻¹)	PO ₄ 0-100 m (μM)	NO ₂ 0-100 m (μM)
1995								
Primavera	0-300	n = 17 34 ± 3 (13-48) CV = 32%	n = 17 19.2 ± 0.3 (17.8-21.8) CV = 6%	n = 17 35.2 ± 0.0 (35.1-35.2) CV = 0.17%	n = 11 85.9 ± 19.5 (9.3-216.7) CV = 80%	n = 10 2.19 ± 0.38 (0.6-4.1) CV = 52%	n = 94 1.4 ± 0.5 (0.7-2.6) CV = 36%	n = 94 0.2 ± 0.1 (0.0-0.7) CV = 79%
Verano	0-300	n = 11 56 ± 3 (42-66) CV = 17%	n = 16 30.4 ± 0.1 (29.2-30.9) CV = 1.4%	n = 16 35.2 ± 0.0 (35.0-35.3) CV = 0.2%	n = 9 41.8 ± 7.2 (18.8-78.9) CV = 55%	n = 9 0.88 ± 0.7 (0.5-1.2) CV = 25%	n = 64 1.1 ± 0.1 (0.4-2.4) CV = 57%	n = 64 0.1 ± 0.3 (0.0-1.1) CV = 180%
Otoño	0-300	n = 19 42 ± 2 (25-50) CV = 21%	n = 21 20.8 ± 0.2 (19.5-23.1) CV = 4%	n = 21 35.2 ± 0.0 (35.1-35.4) CV = 0.17%	n = 6 36.9 ± 6.6 (15.6-59.2) CV = 44%	n = 4 1.00 ± 0.05 (0.8-1.7) CV = 25%		

y la producción primaria promedio (5 a 70 m) ($2.19 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) fueron altas, y los nutrientes fueron moderadamente altos ($1.4 \text{ } \mu\text{M}$) (tabla 1). Para verano, la temperatura promedio superficial se elevó a 30.4°C , aumentó la profundidad promedio de la zona eufótica a 56 m y disminuyeron la concentración promedio de clorofila *a* a $41.8 \text{ mg Chl } a \text{ m}^{-2}$, la productividad primaria promedio a $0.88 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ y los nutrientes a $1.1 \text{ } \mu\text{M}$. En otoño, la temperatura superficial promedio disminuyó (20.8°C) con relación al verano, pero fue un poco más elevada que la observada durante primavera, y también disminuyó la profundidad de la zona eufótica (42 m) a valores intermedios a los observados durante primavera y verano. La clorofila *a* promedio se mantuvo estable ($36.9 \text{ mg Chl } a \text{ m}^{-2}$) y la producción primaria promedio fue de $1.23 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$, valor intermedio al observado durante primavera y verano. La salinidad se mantuvo estable durante todo el año.

Abundancia y composición del fitoplancton

La abundancia del fitoplancton fue diferente en el umbral y en la estación de deriva. En la estación U las diatomeas siempre fueron dominantes, mientras que en la estación de deriva sólo lo fueron durante primavera y otoño, siendo los flagelados dominantes durante el verano. La composición de las diatomeas varió estacionalmente en ambas localidades, presentándose la mayor diversidad en la estación del umbral. Los géneros *Thalassiosira*, *Chaetoceros*, *Rhizosolenia* y *Hemiaulus* fueron los más frecuentes durante el periodo de estudio. Durante verano, la estación U presentó la mayor abundancia, predominando *Lauderia anulata*, *Chaetoceros decipiens* y *Thalassiosira* sp., con 197,948; 82,128 y 77,916 células L^{-1} , respectivamente. La abundancia de flagelados y diatomeas fue inversa en las dos regiones de muestreo.

($36.9 \text{ mg Chl } a \text{ m}^{-2}$) and mean primary production was $1.23 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$, a value in-between that obtained in spring and summer. Salinity remained stable throughout the year.

Phytoplankton abundance and composition

Phytoplankton abundance was different at stations U and D. In the former, the diatoms were always dominant, whereas in the latter, they were only dominant in spring and autumn and the flagellates predominated in summer. The composition of the diatoms varied seasonally at both sites, with greater diversity at station U. The most frequent genera during the study period were *Thalassiosira*, *Chaetoceros*, *Rhizosolenia* and *Hemiaulus*. During summer, station U presented the greatest abundance, predominating *Lauderia anulata*, *Chaetoceros decipiens* and *Thalassiosira* sp., with 197,948; 82,128 and 77,916 cells L^{-1} , respectively. The abundance of flagellates and diatoms was inverse at the two stations.

Structure of the microzooplankton community

The microzooplankton community was dominated by the protozoa. The dominant group were the dinoflagellates, with densities ranging from 6,318 to 82,968 cells L^{-1} at station U; they more abundant at station D only in autumn. The most frequent genera were *Amphidinium*, *Oxytoxum*, *Gyrodinium* and *Peridinium*, although the most numerically important species was *Exuviella vaginula*, with 31,588 and 64,017 cells L^{-1} at stations D and U, respectively, in spring. The ciliates were the second most important group and the most frequent genera were *Mesodinium*, *Strombidium* and *Strombilidium*; the latter two were the most abundant, with values of 12,635 and 16,847 cells L^{-1} , both recorded in spring at station U.

Tabla 2. Resultados de los experimentos de dilución realizados en la región central del Golfo de California durante 1995. Tasa de crecimiento del fitoplancton (k); duplicaciones del fitoplancton, $k/\ln 2$; producción potencial del fitoplancton, $P_p = (P_0 e^{kt}) - P_0$; producción actual del fitoplancton, $P_a = (P_0 e^{k-t}) - P_0$; porcentaje de clorofila a inicial producida, P_p/P_0 ; tasa de pastoreo (g); porcentaje de la clorofila a inicial removida, $(P_p - P_a)/P_0$; porcentaje de la producción potencial removida, $(P_p - P_a)/P_p$. \bar{X} = promedio; \pm = error estándar (S/\sqrt{n}); ns = no significativo.

Table 2. Results of the dilution experiments conducted in the central Gulf of California during 1995. Phytoplankton growth rate (k); phytoplankton duplications, $k/\ln 2$; potential phytoplankton production, $P_p = (P_0 e^{kt}) - P_0$; real phytoplankton production, $P_a = (P_0 e^{k-t}) - P_0$; percentage of initial chlorophyll a produced, P_p/P_0 ; grazing rate (g); percentage of initial chlorophyll a removed, $(P_p - P_a)/P_0$; percentage of potential production removed, $(P_p - P_a)/P_p$. \bar{X} = mean; \pm = standard error (S/\sqrt{n}); ns = not significant.

Fecha (d/m/año)	Estación	r^2	k (d ⁻¹)	Doblesces del fito. (d ⁻¹)	Prod. potencial del fito. (mg C m ⁻³ d ⁻¹)	Prod. real del fito. (mg C m ⁻³ d ⁻¹)	% Cla inicial producida (d ⁻¹)	g (d ⁻¹)	% Cla inicial removida (d ⁻¹)	% prod. potencial removida (d ⁻¹)
28/03/95	Deriva	0.0	-0.2 ns					0.1 ns		
02/04/95	Umbral	0.6	1.6	2.3	55.7	5.6	386	1.25	346	90
02/04/95	Umbral	0.2	1.1 ns					0.7 ns		
30/08/95	Umbral	0.8	1.5	2.1	113.2	-11.3	344	1.9	378	110
30/08/95	Umbral	0.6	1.5	2.2	122.2	-9	371	1.9	399	107
01/09/95	Deriva	0.9	1.9	2.7	99.2	-2.1	562	2	574	102
\bar{X}			1.6 ± 0.1	2.3 ± 0.2	111.5 ± 6.7	-7.5 ± 2.8	426 ± 69	1.9 ± 0.05	450 ± 62	106 ± 2
01/12/95	Deriva	0.2	1.1 ns					1.3 ns		
06/12/95	Umbral	0.8	1.8	2.6	78	-0.3	517	1.84	519	100
06/12/95	Umbral	0.1	-0.4 ns					0.86 ns		

Estructura de la comunidad del microzooplancton

La comunidad del microzooplancton estuvo dominada por los protozoarios, siendo el grupo dominante el de los dinoflagelados, con densidades que variaron entre 6,318 y 82,968 cél L⁻¹, ambos valores en el umbral; solamente durante otoño fueron más abundantes en la estación de deriva. Los géneros que se presentaron con mayor frecuencia fueron *Amphidinium*, *Oxytoxum*, *Gyrodinium* y *Peridinium*, aunque la especie de mayor importancia numérica fue *Exuviela vaginulla*, con 31,588 y 64,017 cél L⁻¹ en las estaciones D y U, respectivamente, durante la primavera. Los ciliados fueron el segundo grupo más frecuente, y los géneros más comunes fueron *Mesodinium*, *Strombidium* y *Strombilidium*; los dos últimos fueron los más abundantes, con 12,635 y 16,847 cél L⁻¹, ambos durante la primavera en la estación del umbral.

Pastoreo por microzooplancton

Durante primavera, la tasa promedio de crecimiento del fitoplancton fue de 1.58 d⁻¹ y la tasa promedio de pastoreo de 1.25 d⁻¹. El microzooplancton consumió ~89% de la producción primaria diaria. En verano, los valores promedio de las tasas de pastoreo y de crecimiento fueron 1.93 ± 0.08 y 1.64 ± 0.22 d⁻¹, respectivamente. Utilizando estos valores promedio, encontramos que el microzooplancton consumió más del 106% de la producción primaria diaria. Durante otoño, las tasas de pastoreo y crecimiento fueron 1.84 y 1.82 d⁻¹, respectivamente, evidenciando que el microzooplancton consumió alrededor del 100% de la producción primaria diaria (tabla 2).

Las tasas de pastoreo y crecimiento en las estaciones estudiadas no mostraron diferencias significativas ($P > 0.05$). Con los resultados de todos los experimentos se calculó una

Microzooplankton grazing

In spring, mean phytoplankton growth rate was 1.58 d⁻¹ and mean grazing rate, 1.25 d⁻¹; microzooplankton consumed about 89% of the daily primary production. In summer, mean grazing and growth rates were 1.93 ± 0.08 and 1.64 ± 0.22 d⁻¹, respectively, indicating that microzooplankton consumed more than 106% of the daily primary production. In autumn, the grazing and growth rates were 1.84 and 1.82 d⁻¹, respectively, indicating that microzooplankton consumed around 100% of the daily primary production (table 2).

The grazing and growth rates at the sampling stations did not present significant differences ($P > 0.05$). With the results of all the experiments, we calculated a phytoplankton growth rate and mean microzooplankton grazing rate for the whole year of 1.67 ± 0.18 and 1.78 ± 0.30 d⁻¹, respectively.

DISCUSSION

Two seasons are evident in the Gulf of California: one cold and another warm. Time series of the images from the CZCS sensor aboard the Nimbus 7 satellite show a clear seasonal variation of the concentration of pigments in the gulf, with maximum concentrations from November to May (winter) and minimum from June to October (summer) (Santamaría-del-Ángel and Álvarez-Borrego, 1994; Thunell *et al.*, 1994). This is reflected in our results (table 1), since maximum values of chlorophyll concentration were recorded in spring, which corresponds to the end of the cold period, whereas in the warm period (summer and autumn), chlorophyll concentration decreased to nearly half that recorded in spring, although the summer and autumn concentrations were similar. This seasonality and pattern of variation were also observed for primary production (table 1), except that it was

tasa de crecimiento del fitoplancton y del pastoreo por el microzooplancton promedio para todo el año de 1.67 ± 0.18 y $1.78 \pm 0.30 \text{ d}^{-1}$, respectivamente.

DISCUSIÓN

En el Golfo de California claramente se diferencian dos estaciones: una fría y otra cálida. Series de tiempo de las imágenes del sensor CZCS a bordo del satélite Nimbus 7 muestran una variación estacional muy clara de la concentración de pigmentos en el golfo, con concentraciones máximas entre noviembre y mayo (invierno) y mínimas entre junio y octubre (verano) (Santamaría-del-Ángel y Álvarez-Borrego, 1994; Thunell *et al.*, 1994). Esta situación se refleja en nuestros resultados (tabla 1), ya que los valores máximos de la concentración de clorofila fueron en primavera, que corresponde al final del periodo frío, mientras que durante el periodo cálido (verano y otoño) la concentración de clorofila disminuyó casi a la mitad de la que había en primavera, siendo muy parecidas las concentraciones del verano y otoño. Esta misma estacionalidad y patrón de variación lo observamos también en la producción primaria (tabla 1), sólo que ésta fue más baja en verano que en otoño. Durante verano, debido al relajamiento de los vientos (van Andel, 1964) y conforme se calientan las aguas superficiales, aumenta la estabilidad de la columna de agua y se establece una termoclina bien marcada, aproximadamente a 50 m. Como resultado de esta estratificación en la capa superficial de agua hay un agotamiento de nutrientes (Thunell *et al.*, 1993) que se refleja en una menor producción primaria; sin embargo, la diferencia de la biomasa del fitoplancton entre verano y otoño no es tan marcada debido a que durante el verano la profundidad de la zona eufótica es mayor que durante otoño, por lo que los valores tienden a

lower in summer than in autumn. In summer, due to the relaxation of the winds (van Andel, 1964) and the warming of the surface waters, the stability of the water column increases and a well-defined thermocline is established, at approximately 50 m. As a result of this stratification of the surface layer, there is a decrease in nutrients (Thunell *et al.*, 1993) that is reflected in lower primary production; however, the difference in phytoplankton biomass between summer and autumn is not as pronounced because the depth of the euphotic zone in summer is greater than in autumn, so the values tend to be similar (table 1) (Álvarez-Borrego and Lara-Lara, 1991).

In general, phytoplankton abundance and composition were found to be similar to that previously reported for the study area (Round, 1967; Zeitzschel, 1970; Gilmartin and Revelante, 1978; Valero-Gamboa, 1981).

The results of the experiments conducted on 28 March, 2 April, 1 December and 6 December (table 2) were not used because the slopes were not significantly different to zero ($P > 0.05$). A possible explanation for the fact that in spring the grazing rates at station D were not significantly different to zero is the low concentration of nanophytoplankton; however, this does not occur in autumn, when the abundance of microflagellates was the highest of the year. In this last case, our way of preparing the experiments may have affected the outcome, since even though this technique is not considered to be very manipulative, it has been found that the initial rate of microzooplankton mortality may be altered by the dilution (Gallegos, 1989), which can lead to the underestimation of the grazing rates.

The comparison of the grazing and growth rate values for the three seasons shows that they are not statistically different ($P > 0.05$); this indicates that grazing and growth of the

ser similares (tabla 1) (Álvarez-Borrego y Lara-Lara, 1991).

En general, la abundancia y composición del fitoplancton se encontraron dentro de lo reportado con anterioridad para el área de estudio (Round, 1967; Zeitzschel, 1970; Gilmartin y Revelante, 1978; Valero-Gamboa, 1981).

Los resultados de los experimentos de los días 28 de marzo, 2 de abril, 1 de diciembre y 6 de diciembre (tabla 2) no se utilizaron porque las pendientes no fueron significativamente diferentes de cero ($P > 0.05$). Una posible explicación al hecho de que durante la primavera las tasas de pastoreo en la estación D no fueron significativamente diferentes de cero es la baja concentración del nanofitoplancton, pero no sucede lo mismo durante el otoño, cuando la abundancia de microflagelados fue la más alta del año. En este último caso, puede haber sucedido que nuestra forma de preparar los experimentos influyera, ya que a pesar de que esta técnica es considerada poco manipulativa, existen evidencias de que la tasa inicial de mortalidad del microzooplancton puede ser alterada por el protocolo de la dilución (Gallegos, 1989), lo cual puede ocasionar que las tasas de pastoreo puedan ser subestimadas.

Si comparamos los valores, tanto de las tasas de pastoreo como de crecimiento de las tres estaciones del año, encontramos que estadísticamente no hay diferencias entre ellas ($P > 0.05$); esto sugiere que tanto el pastoreo como el crecimiento del fitoplancton se mantienen casi constantes durante todo el año, por lo que podemos suponer que es válido obtener un valor promedio único para todo el año.

La gran mayoría de los trabajos sobre la composición del fitoplancton por clases de tamaños que se han efectuado en la región central del golfo han sido durante primavera y otoño, y coinciden en que la fracción dominante durante primavera es la del nanofitoplancton y que durante otoño, a pesar de que el microfitoplancton es el dominante, el

phytoplankton remain almost constant throughout the year. Therefore, it can be assumed that it is possible to obtain an average value for the whole year.

Most studies on the composition of phytoplankton per size classes in the central gulf have been carried out in spring and autumn, and coincide in that during spring, the dominant fraction is the nanophytoplankton and during autumn, even though the microphytoplankton fraction predominates, nanophytoplankton occur in moderately high proportions (33–47%). The latter represents the biggest contribution to both the biomass and productivity of the gulf (Gilmartin and Revelante, 1978; Lara-Lara *et al.*, 1984; Valdez-Holguín and Lara-Lara, 1987; Lara-Lara and Valdez-Holguín, 1988; Millán-Núñez and Gaxiola-Castro, 1989; Gárate-Lizárraga *et al.*, 1990; Lara-Lara *et al.*, 1993).

Contrary to that expected, the highest phytoplankton growth rate occurred in autumn, coinciding with an almost 10°C decrease in temperature and a slight increase in the concentration of nutrients, which should have favoured the development of phytoplankton but was not reflected in the increase in biomass (table 1). The lowest phytoplankton growth rate was found in spring (table 2), when the concentration of nutrients was high, the temperatures are the lowest of the year and phytoplankton biomass the highest. It can therefore be assumed that enough food is available for the microzooplankton throughout the year and particularly in spring, when the environmental conditions are suitable for rapid growth of the phytoplankton and the nanophytoplankton predominate.

In general, the impact of zooplankton grazing is greatest in summer, when the phytoplankton biomass has accumulated in spring and the high temperatures accelerate the metabolism of the organisms, which require a greater amount of food for their sustenance

nanofitoplancton se mantiene en proporciones moderadamente altas (33–47%). Este último es el que representa la mayor contribución tanto a la biomasa como a la productividad del golfo (Gilmartin y Revelante, 1978; Lara-Lara *et al.*, 1984; Valdez-Holguín y Lara-Lara, 1987; Lara-Lara y Valdez-Holguín, 1988; Millán-Núñez y Gaxiola-Castro, 1989; Gárate-Lizárraga *et al.*, 1990; Lara-Lara *et al.*, 1993).

Contrario a lo esperado, se encontró que la tasa más alta de crecimiento del fitoplancton (tabla 2) ocurrió durante el otoño, coincidiendo con la disminución de cerca de 10°C en la temperatura y un leve aumento en la concentración de nutrientes, lo cual debería favorecer el desarrollo del fitoplancton pero no se vio reflejado en un aumento de la biomasa (tabla 1). La tasa más baja de crecimiento del fitoplancton ocurrió durante la primavera (tabla 2), cuando la concentración de nutrientes fue alta y las temperaturas son las más bajas del año y la biomasa del fitoplancton es la más alta del año. Esto nos hace suponer que el microzooplancton dispone de alimento suficiente durante todo el año, especialmente durante primavera cuando las condiciones ambientales permiten un rápido crecimiento del fitoplancton y el nanofitoplancton es el dominante.

En general, el mayor impacto por el pastoreo zooplanctónico se presenta durante verano, cuando la biomasa del fitoplancton se ha acumulado en primavera y las altas temperaturas prevalecientes aceleran el metabolismo de los organismos, los cuales requieren de una mayor cantidad de alimento para su sostenimiento (Vidal, 1980; Ross, 1982a, b). En contraste, el menor impacto ocurrió durante la primavera, cuando tanto la biomasa del fitoplancton como la producción primaria fueron las mayores del año (tablas 1, 2) debido a los grandes florecimientos que ocurren durante esta época (Valero-Gamboa, 1981; Cortés-Lara, 1985).

La cantidad de la producción primaria diaria que puede llegar a consumir el

(Vidal, 1980; Ross, 1982a, b). The lowest impact was recorded in spring, when both phytoplankton biomass and primary production were the highest (tables 1, 2) due to the large blooms that occur during this season (Valero-Gamboa, 1981; Cortés-Lara, 1985).

The amount of daily primary production that can be consumed by microzooplankton in the gulf was quite high (table 2), ranging from ~89% in spring to ~106% in summer, with a mean value of ~100% in autumn. These results are in good agreement with estimates obtained for coastal and oceanic waters of other temperate regions (Gifford, 1988; Paranjape, 1990; Roman *et al.*, 1995; Tamigneaux *et al.*, 1997). The technique to determine microzooplankton grazing was designed to estimate grazing by a particular fraction of the zooplankton (<200 µm) in the absence of its predators and some possible competitors (Gifford, 1988); therefore, the grazing rates obtained only represent the potential impact of microzooplankton and not total rates.

The relationship between phytoplankton growth rates and microzooplankton grazing rates allows us to observe the behaviour of the phytoplankton population subjected to grazing (Burkill *et al.*, 1987; McManus and Ederington-Cantrell, 1992). When the grazing rates were lower than the growth rates there was an increase and accumulation of chlorophyll biomass (fig. 2). This can only be clearly appreciated in spring; in autumn the producer/consumer relationship tends to be in a state of equilibrium.

Thunell *et al.* (1993, 1994) installed sediment traps at 500 m depth in the Guaymas and del Carmen basins. They found that from May to October there is a low flux of biogenic silica to the bottom of the ocean, followed by a rapid increase in November, with high fluxes until April. Although these results describe the behaviour of the macrophytoplankton, the fact that this type of behaviour coincides with our

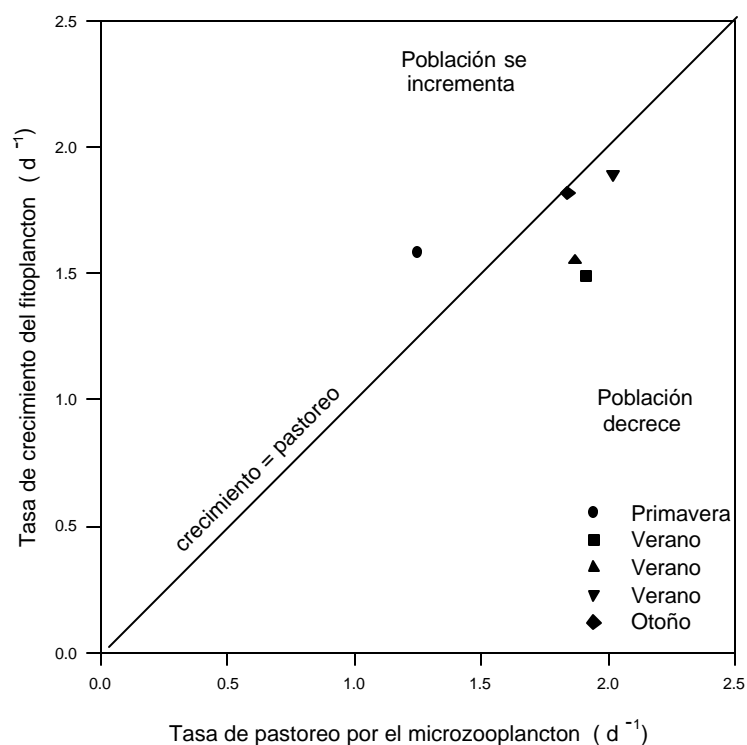


Figura 2. Relación entre las tasas de crecimiento del fitoplancton y las tasas de pastoreo por el microzooplancton. La línea recta indica la relación 1:1 cuando las tasas de pastoreo son iguales a las tasas de crecimiento.

Figure 2. Relationship between phytoplankton growth rates and microzooplankton grazing rates. The straight line indicates the 1:1 relation when the grazing rates are equal to the growth rates.

microzooplancton en el golfo fue bastante elevada (tabla 2), variando desde ~89% en primavera hasta ~106% en verano, con un valor intermedio en el otoño de ~100%. Estos resultados concuerdan bien con estimaciones realizadas en otras regiones templadas, tanto en aguas costeras como oceánicas (Gifford, 1988; Paranjape, 1990; Roman *et al.*, 1995; Tamigneaux *et al.*, 1997). La técnica para determinar el pastoreo por el microzooplancton fue diseñada para estimar el pastoreo por una fracción particular del zooplancton (<200 μm) en ausencia de sus predadores y algunos de sus posibles competidores (Gifford, 1988); por

results indicates that in Guaymas Basin there are two seasons in the year: (1) spring, when a relatively small fraction of nanophytoplankton is not removed and may be exported to the bottom of the ocean; and (2) summer/autumn, when nanophytoplankton biomass is totally consumed in the pelagic system.

Our results should be taken as a first approximation to understand the trophic dynamics of the microzooplankton in the central region of the Gulf of California. Further studies on grazing during the different seasons are necessary and, if possible, time series should be included to determine the

tanto, las tasas de pastoreo obtenidas representan sólo el impacto potencial del microzooplancton y no tasas totales.

La relación entre la tasa de crecimiento del fitoplancton y la tasa de pastoreo por el microzooplancton nos permite observar el comportamiento de la población fitoplanctónica sometida a la presión del pastoreo (Burkill *et al.*, 1987; McManus y Ederington-Cantrell, 1992). Cuando las tasas de pastoreo fueron menores que las tasas de crecimiento hubo un incremento y acumulación en la biomasa de clorofila (fig. 2). Este hecho sólo se aprecia con claridad durante primavera, mientras que en otoño la relación productores/consumidores tiende al estado de equilibrio.

Thunell *et al.* (1993, 1994) instalaron trampas de sedimentos a 500 m de profundidad en las cuencas de Guaymas y del Carmen, y encontraron que de mayo a octubre existe un bajo flujo de sílice biogénico hacia el fondo del océano, seguido de un rápido incremento durante noviembre, manteniéndose flujos elevados hasta abril. Aunque estos resultados describen el comportamiento del macrofitoplancton, el hecho de que este tipo de comportamiento concuerde con nuestros resultados sugiere que en la cuenca de Guaymas existen dos estaciones en el año: (1) primavera, en donde una fracción relativamente pequeña del nanofitoplancton no alcanza a ser removida y posiblemente se exporte al fondo del océano; y (2) verano/otoño, donde la totalidad de la biomasa del nanofitoplancton es consumida en el sistema pelágico.

Nuestros resultados deben ser tomados como una primera aproximación a entender la dinámica trófica del microzooplancton de la región central del Golfo de California. Es necesario continuar realizando estimaciones del pastoreo durante las diferentes épocas del año y, de ser posible, incluir algunas series de tiempo para conocer la variabilidad a alta frecuencia para avanzar en el entendimiento sobre

high-frequency variation, in order to obtain more information of the role played by microzooplankton as grazers in the study area.

ACKNOWLEDGEMENTS

We thank José Eduardo Valdez-Holguín for providing the chlorophyll data, Bertha Lavaniegos and Delia Hungar for their help during the grazing experiments, and the captains and crews of the R/Vs *Francisco de Ulloa* (CICESE) and *El Puma* (UNAM) for their collaboration. The comments and suggestions of Saúl Álvarez-Borrego, David A. Siqueiros-Beltrones and an anonymous reviewer are greatly appreciated. The first author received a scholarship from CONACYT during his stay at CICESE. The second author received support from CONACYT for project T9201-1111.

English translation by Christine Harris.

el papel que juega el microzooplancton como pastoreador en la región de estudio.

AGRADECIMIENTOS

A José Eduardo Valdez-Holguín quien amablemente facilitó los datos de clorofila. A Bertha Lavaniegos y Delia Hungar por su colaboración durante los experimentos de pastoreo. A los capitanes y las tripulaciones de B/O *Francisco de Ulloa*, del CICESE, y del B/O *El Puma*, de la UNAM, por su colaboración. Asimismo, se agradecen las sugerencias y comentarios de Saúl Álvarez-Borrego, David A. Siqueiros-Beltrones y uno de los revisores anónimos. El primer autor tuvo una beca de CONACYT durante su estancia en CICESE. El segundo autor recibió apoyo del CONACYT, para la realización del proyecto T9201-1111.

REFERENCIAS

- Álvarez-Borrego, S. and Lara-Lara, J.R. (1991). The physical environment and primary productivity of the Gulf of California. In: J.P. Dauphin and B. Simoneit (eds.), *The Gulf and Peninsular Provinces of the Californias*. Am. Assoc. Petroleum Geologists, Mem. 47, pp. 555–567.
- Álvarez-Borrego, S., Rivera, J.A., Gaxiola-Castro, G., Acosta-Ruiz, M.J. y Schwartzlose, R.A. (1978). Nutrientes en el Golfo de California. *Ciencias Marinas*, 5: 53–71.
- Badan-Dangon, A., Koblinsky, C.J. and Baumgartner, T. (1985). Spring and summer in the Gulf of California: Observations of surface thermal patterns. *Oceanol. Acta*, 8(1): 13–22.
- Burkill, P.H., Montoura, R.F.C., Llewellyn, C.A. and Owens, N.J.P. (1987). Microzooplankton grazing and selectivity of phytoplankton in coastal waters. *Mar. Biol.*, 93: 581–590.
- Cortés-Lara, M.C. (1985). Contribución al conocimiento del fitoplancton del Golfo de California (mayo 1982): Expedición Cortés I, B/O *El Puma*. Tesis profesional, Universidad Autónoma de Guadalajara, México, 100 pp.
- Evans, G.T. and Paranjape, M.A. (1992). Precision of estimates of phytoplankton growth and microzooplankton grazing when the functional response of grazers may be nonlinear. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 80: 285–290.
- Gallegos, C.L. (1989). Microzooplankton grazing on phytoplankton in the Rhode River, Maryland: Nonlinear feeding kinetics. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 57: 23–33.
- Gárate-Lizárraga, I., Siqueiros-Beltrones, D.A. y Lechuga-Deveze, C.H. (1990). Estructura de las asociaciones microfitorplanctónicas de la región central del Golfo de California en el otoño de 1986. *Ciencias Marinas*, 16(3): 131–153.
- Gaxiola-Castro, G. y Álvarez-Borrego, S. (1986). Productividad primaria del Pacífico mexicano. *Ciencias Marinas*, 12(3): 26–33.
- Gaxiola-Castro, G., García-Córdova, J., Valdez-Holguín, J.E. and Botello-Ruvalcaba, M. (1995). Spatial distribution of chlorophyll *a* and primary productivity in relation to winter physical structure in the Gulf of California. *Continental Shelf Res.*, 15(9): 1043–1059.
- 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.
- Gilmartin, M. and Revelante, N. (1978). The phytoplankton characteristics of the barrier inland lagoons of the Gulf of California. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, 7(1): 29–47.
- Holm-Hansen, O., Lorenzen, C.J., Holmes, R.W. and Strickland, D.H. (1965). Fluorimetric determination of chlorophyll. *J. Cons. Int. Explor. Mer*, 30: 3–15.
- Landry, J.R. and Hassett, R.P. (1982). Estimating the grazing impact of marine microzooplankton. *Mar. Biol.*, 67: 283–288.
- Lara-Lara, J.R. y Valdez-Holguín, J.E. (1988). Biomasa y productividad primaria del Golfo de California por fracción de tamaños durante primavera de 1984. *Ciencias Marinas*, 14(1): 1–14.
- Lara-Lara, J.R., Valdez-Holguín, J.E. and Jiménez-Pérez, L.C. (1984). Plankton studies in the Gulf of California during the 1982–1983 El Niño. *Trop. Ocean Atmos. Newslett.*, 28: 16–17.
- Lara-Lara, J.R., Millán-Núñez, R., Lara-Osorio, J.L. y Bazán-Guzmán, C. (1993). Productividad y biomasa del fitoplancton por clases de tamaños, en la parte central del Golfo de California durante primavera, 1985. *Ciencias Marinas*, 19(2): 137–154.
- McManus, G.B. and Ederington-Cantrell, M.C. (1992). Phytoplankton pigments and growth rates, and microzooplankton grazing in a large temperate estuary. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 87: 77–85.
- Millán-Núñez, E. and Gaxiola-Castro, G. (1989). Spatial variability of phytoplankton in the Gulf of California during the El Niño 1983. *Nova Hedwigia*, 49: 113–119.
- Paranjape, M.A. (1990). Microzooplankton herbivory on the Grand Bank (Newfoundland, Canada): A seasonal study. *Mar. Biol.*, 107: 321–328.
- Roden, I.R. and Groves, G.W. (1959). Recent oceanographic investigations in the Gulf of California. *J. Mar. Res.*, 18: 10–35.
- Roman, M.R., Caron, D.A., Kremer, P., Lessard, E.J., Madin, L.P., Malone, T.C., Napp, J.M., Peele, E.R. and Youngbluth, M.J. (1995). Spatial

- and temporal changes in the partitioning of organic carbon in the plankton community of the Sargasso Sea off Bermuda. *Deep-Sea Res.*, I, 42(6): 973–992.
- Ross, R.M. (1982a). Energetics of *Euphausia pacifica*. I. Effects of body carbon and nitrogen and temperature on measured and predicted production. *Mar. Biol.*, 68: 1–13.
- Ross, R.M. (1982b). Energetics of *Euphausia pacifica*. II. Complete carbon and nitrogen budgets at 8° and 12°C throughout the life span. *Mar. Biol.*, 68: 15–23.
- Round, F.E. (1967). The phytoplankton of the Gulf of California. Part I. Its composition, distribution and contribution to the sediments. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 1: 76–97.
- Santamaría-del-Ángel, E. and Álvarez-Borrego, S. (1994). Gulf of California biogeographic regions based on coastal zone color scanner imagery. *J. Geophys. Res.*, 99(C4): 7411–7421.
- Siegel, S. (1979). *Estadística No Paramétrica*. Editorial Trillas, S.A., México.
- Tamigneaux, E., Mingelbier, M., Klein, B. and Legendre, L. (1997). Grazing by protists and seasonal changes in the size structure of protozooplankton and phytoplankton in a temperate nearshore environment (western Gulf of St. Lawrence, Canada). *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 146: 231–247.
- Thunell, R.C., Pride, C., Tappa, E. and Muller-Karger, F. (1993). Varve formation in the Gulf of California: Insights from time series sediment trap sampling and remote sensing. *Quaternary Sci. Rev.*, 12: 451–464.
- Thunell, R.C., Pride, C., Tappa, E. and Muller-Karger, F. (1994). Biogenic silica fluxes and accumulation rates in the Gulf of California. *Geology*, 22: 303–306.
- Valdez-Holguín, J.E. y Lara-Lara, J.R. (1987). Productividad primaria en el Golfo de California: Efectos del evento El Niño 1982–1983. *Ciencias Marinas*, 13(2): 34–50.
- Valero-Gamboa, M. (1981). Diatomeas del Golfo de California, abundancia y distribución. Tesis de licenciatura, Universidad Nacional Autónoma de México, 50 pp.
- Van Andel, T.H. (1964). Recent marine sediments of the Gulf of California. In: T.H. van Andel and G.G. Shor Jr. (eds.), *Marine Geology of the Gulf of California: A Symposium*. Am. Assoc. Petroleum Geologists, Mem. 3, pp. 216–310.
- Venrick, E.L. and Hayward, T.L. (1984). Determining chlorophyll on the 1984 CalCOFI surveys. *CalCOFI Rep.*, 25: 74–79.
- Vidal, J. (1980). Physioecology of zooplankton. I. Effects of phytoplankton concentration, temperature, and body size on the growth rate of *Calanus pacificus* and *Pseudocalanus* sp. *Mar. Biol.*, 56: 111–134.
- Yentsch, C.S. and Menzel, D. (1963). A method for the determination of phytoplankton chlorophyll and phaeophytin by fluorescence. *Deep-Sea Res.*, 10: 221–231.
- Zeitzschel, B. (1969). Primary productivity in the Gulf of California. *Mar. Biol.*, 3: 201–207.
- Zeitzschel, B. (1970). The quality, composition and distribution of suspended particulate matter in the Gulf of California. *Mar. Biol.*, 7: 305–318.