

DAILY ZOOPLANKTON GRAZING RATES OFF THE COAST OF BAJA CALIFORNIA

TASAS DIARIAS DE PASTOREO DEL MACROZOOPLANKTON EN LA COSTA DE BAJA CALIFORNIA

J. Rubén Lara-Lara
M. Eugenia Matus-Hernández

División de Oceanología
Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada
Apartado postal 2732
Ensenada, Baja California, México

Recibido en mayo de 1995; aceptado en noviembre de 1996

ABSTRACT

During the summer of 1990, a 15-day (14 to 28 July) time series was generated to measure the daily grazing rates of macrozooplankton ($>200 \mu\text{m}$), studying the changes in the chlorophyll *a* concentration at a station on the coast of Baja California, Mexico. The water column showed stable hydrographic conditions. Copepods and euphasiids were the most abundant organisms within the macrozooplankton populations. In general, grazing (0 to 2.5 d^{-1}) and filtration (0 to $8.8 \text{ ml org}^{-1} \text{ d}^{-1}$) rates were of the same order of magnitude as values previously reported. Overall phytoplankton consumption by the macrozooplankton was about 25%. Grazing and filtration rates showed great variability from day to day ($>100\%$). It would, therefore, be advisable to generate time series studies of at least 7 to 10 days, in order to arrive at a better understanding of the zooplankton pressure on the phytoplankton populations.

Key words: macrozooplankton, grazing rates, filtration rates, time series, Bahía de Todos Santos.

RESUMEN

Durante el verano de 1990, se generó una serie de tiempo de 15 días (14 al 28 de julio) de tasas diarias de pastoreo, por el método del cambio en la concentración de clorofila *a*, para la fracción del macrozooplankton ($>200 \mu\text{m}$) en una estación en la costa de Baja California, México. La columna de agua presentó condiciones hidrográficas estables. Los copépodos y eufáusidos fueron las poblaciones más abundantes dentro del zooplankton. En general, las tasas de pastoreo (0 a 2.5 d^{-1}) y filtración (0 a $8.8 \text{ ml org}^{-1} \text{ d}^{-1}$) fueron del mismo orden de magnitud que las reportadas previamente. El macrozooplankton consumió alrededor del 25% del fitoplancton disponible. Las tasas de filtración y pastoreo presentaron una gran variabilidad de día a día ($>100\%$). Es, por tanto, recomendable la realización de series de tiempo de al menos 7 a 10 días, para tener una mejor comprensión de la presión de los consumidores sobre las poblaciones del fitoplancton.

Palabras clave: macrozooplankton, tasas de pastoreo, tasas de filtración, series de tiempo, Bahía de Todos Santos.

INTRODUCTION

Phytoplankton consumption by zooplankton, known as grazing or herbivorous feeding,

INTRODUCCIÓN

El consumo de fitoplancton por el zooplankton, denominado pastoreo o herbivoría, es

is one of the main causes of mortality of phytoplankton, just as cell sedimentation in the euphotic zone (Raymont, 1980), virus inflicted diseases (Suttle *et al.*, 1990), etc.; however, the first of those mentioned is considered the most significant in the regulation of phytoplankton populations. From a different perspective, grazing is the primary way of energy transfer to other trophic levels (Conover and Huntley, 1984), in addition to zooplankton excretions, which provide nutrients for phytoplankton to be utilized in the photosynthesis process (Glaus, 1976; Goldman *et al.*, 1987).

As a rule, ecosystem energy transfer routes have been conceived as a chain or trophic web, and their implementation has been used as a descriptive tool in setting up the concept of trophic model connections within marine ecosystems. Nevertheless, in order for these models to more closely reflect reality, it is necessary to have a better knowledge of transfer rates among the different trophic levels, in addition to the knowledge of biomass.

In coastal areas, such processes as advection, migration patterns, feeding periodicity, upwelling conditions and distance away from the coast (Walsh, 1976; Walsh and Whitledge, 1977; Boyd *et al.*, 1980; Dagg *et al.*, 1982; Boyd and Smith, 1983; Cox *et al.*, 1983) are all important factors to be considered when dealing with these ecosystems. Consequently, due to multiple factors, both biological and physical with high temporal variability that may affect the grazing process, it is necessary to set up time series of observation for a few days, at least so as to be able to better understand the relationships between the environment and the feeding activity of herbivorous organisms.

With the exception of the studies of García-Pámanes *et al.* (1991) and M.E. Matus-Hernández, J.R. Lara-Lara and C. Bazán-Guzmán (in preparation), about grazing processes in Mexican coastal waters, there are no investigations in this discipline. Therefore, the main objective of this research was to estimate the macrozooplankton variability grazing rates through a time series at Bahía de Todos Santos, BC, Mexico.

una de las causas de mortalidad del fitoplancton, al igual que el hundimiento de las células de la zona eufótica (Raymont, 1980), enfermedades causadas por virus (Suttle *et al.*, 1990), etc.; sin embargo, es la primera la que se ha considerado de mayor significancia en la regulación de las poblaciones fitoplanctónicas. Desde otra perspectiva, el pastoreo constituye la vía primordial de transferencia de energía a otros niveles tróficos (Conover y Huntley, 1984); además, las excreciones del zooplankton proveen indirectamente de nutrientes al fitoplancton para el proceso fotosintético (Glaus, 1976; Goldman *et al.*, 1987).

En general, las rutas para la transferencia de energía a través de un ecosistema han sido esquematizadas como una cadena o trama trófica y su implementación como una herramienta descriptiva ha sido importante para establecer el modelo conceptual de las relaciones tróficas del ecosistema marino. Sin embargo, para que estos modelos sean más realistas se deben conocer, además de las biomásas, las tasas de transferencia de materia entre los diferentes niveles tróficos.

En áreas costeras, procesos tales como advección, patrones de migración, periodicidad alimentaria, eventos de surgencia y distancia de la costa (Walsh, 1976; Walsh and Whitledge, 1977; Boyd *et al.*, 1980; Dagg *et al.*, 1982; Boyd y Smith, 1983; Cox *et al.*, 1983) son factores importantes a considerar en estos ecosistemas. En consecuencia, debido a los múltiples factores tanto biológicos como físicos con alta variabilidad temporal que pueden afectar el proceso de pastoreo, es necesario generar series de tiempo en escalas al menos de varios días, de tal forma que podamos entender mejor las relaciones entre el medio y la actividad alimentaria de los organismos herbívoros.

Asimismo, con excepción de los estudios de García-Pámanes *et al.* (1991) y M.E. Matus-Hernández, J.R. Lara-Lara y C. Bazán-Guzmán (en preparación), sobre el proceso de pastoreo en aguas costeras mexicanas, no existen investigaciones en esta disciplina. Por lo tanto, el objetivo principal de este estudio fue estimar la variabilidad de las tasas de pastoreo del macrozooplankton a través de una serie de tiempo en la Bahía de Todos Santos, BC, México.

AREA OF STUDY

Bahía de Todos Santos, Baja California, is an open bay, with strong oceanic influence (fig. 1). Seawater temperature variations in this area are closely related to the California Current, in addition to other events, such as upwelling (Walsh *et al.*, 1974) or surface heating and the mixing of shallow areas (Grijalva-Chon *et al.*, 1985). Upwelling events are strongly associated with northwest winds, which typically occur during spring and summer (Pavía and Reyes, 1983). Salinity variations are minimal (33.4 to 33.7‰) throughout the year (Contreras, 1973).

MATERIALS AND METHODS

Daily samplings were carried out from July 14 through July 28, 1990 at Punta Morro in Bahía de Todos Santos, Baja California (fig. 1). Samples were taken at four different depths (1, 10, 20 and 30 m), using 5-liter capacity Niskin bottles.

Temperature was measured with reversing thermometers. Phytoplankton abundances were determined by the Utermöhl (1958) method. Chlorophyll *a* concentration was measured by filtering 100 ml of seawater through 0.45- μ m pore size membrane filters, following the method of Yentsch and Menzel (1963).

Macrozooplankton populations were obtained through two daily vertical hauls from 30 m depth, with a 0.45-m diameter, 333- μ m mesh net. One of the hauls was placed in 4% formaldehyde neutralized with sodium borate, and the other was sent to the laboratory and placed under complete darkness in order to separate organisms for the feeding experiments.

In the laboratory, animals were acclimatized during 2 h by putting them in filtered (0.7- μ m pore size) seawater. Afterwards, selection was made in accordance with the vitality observed, and an average of 30 organisms were added to each 250-ml carbonate incubation bottle. The incubation bottles contained integrated seawater from the four depths, which served as nourishment to the organisms. Experiments were made in two different groups, one of them containing organisms fed with total phytoplankton and the

ÁREA DE ESTUDIO

La Bahía de Todos Santos, Baja California, es una bahía abierta de régimen templado, con fuerte influencia oceánica (fig. 1). La variación de la temperatura del mar en esta zona tiene una estrecha relación con la temperatura de la Corriente de California, además del efecto de eventos locales, tales como surgencias (Walsh *et al.*, 1974) o calentamiento superficial y la mezcla de zonas someras (Grijalva-Chon *et al.*, 1985). Los eventos de surgencia están fuertemente asociados con los vientos del noroeste, los cuales ocurren típicamente en primavera y verano (Pavía y Reyes, 1983). Las variaciones de la salinidad son mínimas (33.4 a 33.7‰) a través del año (Contreras, 1973).

MATERIALES Y MÉTODOS

Del 14 al 28 de julio de 1990, se efectuaron muestreos diarios en una localidad frente a Punta Morro en la Bahía de Todos Santos, Baja California (fig. 1). Se tomaron muestras a cuatro profundidades (1, 10, 20 y 30 m), con botellas Niskin de 5 litros de capacidad.

La temperatura se midió mediante termómetros reversibles. La abundancia de los principales grupos taxonómicos del fitoplancton se determinó siguiendo el método de Utermöhl (1958). La concentración de clorofila *a* se determinó mediante el método fluorimétrico de Yentsch y Menzel (1963); se filtraron 100 ml de agua de mar, usando filtros de membrana de 0.45 μ m de poro.

Las poblaciones del macrozooplancton (>200 μ m) se obtuvieron mediante dos lances verticales diarios desde 30 m, con una red de 0.45 m de diámetro y una luz de malla de 333 μ m. Los organismos recolectados en uno de los lances se fijaron inmediatamente con formaldehído al 4% neutralizado con borato de sodio y los del otro se trasladaron al laboratorio en agua de mar en completa oscuridad, para separar los organismos para los experimentos de pastoreo.

En el laboratorio, los animales se aclimataron durante 2 h en agua de mar filtrada mediante filtros de 0.7 μ m de poro. Después, se seleccionaron según la vitalidad observada y,

other one fed with fractionated phytoplankton by means of a 20- μm mesh. Bottles were placed, under complete darkness, at a constant 18°C temperature inside a grazing chamber with a 2-3 rpm rotation. Chlorophyll *a* levels were measured at the beginning and at the end (24 h later) of each experiment.

Grazing rates were determined in accordance with Marin *et al.* (1986):

(1) $g = \ln(\text{Chla}_0/\text{Chla}_t) 1/t$, where g is the grazing rate (t^{-1}), Chla_0 and Chla_t are the chlorophyll *a* concentrations (mg m^{-3}) at the outset and at the end of the experiment, respectively, and t is the time (h^{-1});

(2) $F = Vg/N$, where F is the filtration rate ($\text{ml org}^{-1} \text{t}^{-1}$), V the filtered volume (ml) and N the number of macrozooplankton organisms in the incubation bottle.

RESULTS

Maximum variation of temperature was at 10 m depth. At other depths the variation was minimal during our sampling (fig. 2). The average surface temperature was 22.6°C. The phytoplankton community was dominated (>75%) by nanoplankton cells, although a sparse number of diatoms and dinoflagellates could be found.

Macrozooplankton abundance had a maximum of 5,300 org m^{-3} , with minima at the start and at the end of the sampling (fig. 3). Omnivorous organisms, including copepods and euphausiids, were more abundant in comparison with carnivorous organisms. Within the omnivorous populations the copepods were the most abundant, not only in number but also in biomass, and they registered from 68 to 98% of the total zooplankton population.

Grazing rates presented a great variability from day to day, with values ranging from non-detectable to 2.5 d^{-1} , with an average of 0.25 d^{-1} (fig. 4). Likewise, filtration rates fluctuated from day to day, with values ranging from zero to 8.8 $\text{ml org}^{-1} \text{d}^{-1}$, with an average of 1.07 $\text{ml org}^{-1} \text{d}^{-1}$ (fig. 5). There were no significant differences between the organisms fed with the unfractionated phytoplankton and those fed with phytoplankton less than 20- μm size.

mediante un gotero, se agregaron en promedio 30 organismos a cada botella de incubación (botellas de policarbonato de 250 ml), que contenían agua de mar con fitoplancton integrado de las cuatro profundidades, el cual sirvió como alimento. Los experimentos se realizaron en dos grupos, uno con los organismos alimentados con el fitoplancton total y el otro con el fitoplancton separado por una malla de 20 μm . Las botellas de incubación se colocaron en completa oscuridad a temperatura constante (18°C), en una cámara de pastoreo con rotación de 2-3 rpm. Se determinó la concentración de clorofila *a* al inicio y al final (24 h después) de cada experimento. En cada experimento se incluyeron dos muestras testigos conteniendo solo fitoplancton para corregir por efectos de luz en los pigmentos y por crecimiento.

Las tasas de pastoreo y filtración se determinaron de acuerdo con Marin *et al.* (1986):

(1) $g = \ln(\text{Cla}_0/\text{Cla}_t) 1/t$, donde g es la tasa de pastoreo (t^{-1}), Cla_0 y Cla_t son las concentraciones de clorofila *a* (mg m^{-3}) al inicio y al final del experimento, respectivamente, y t es el tiempo de incubación (h^{-1});

(2) $F = Vg/N$, donde F es la tasa de filtración ($\text{ml org}^{-1} \text{t}^{-1}$), V el volumen filtrado (ml) y N el número de organismos del macrozooplankton en la botella de incubación.

RESULTADOS

La máxima variación de la temperatura fue a los 10 m de profundidad; en las otras profundidades la variación fue mínima durante el muestreo (fig. 2). El promedio de la temperatura superficial fue de 22.6°C. La comunidad fitoplanctónica estuvo dominada (>75%) por células del nanoplankton (<20 μm) y excepcionalmente se encontraron algunas diatomeas y dinoflagelados.

La abundancia de los organismos del macrozooplankton presentó un máximo de 5,300 org m^{-3} , con abundancias menores al inicio y al final del muestreo (fig. 3). Los omnívoros, considerando copépodos y euphausiidos, fueron los más abundantes en comparación con los carnívoros. Dentro de las poblaciones de

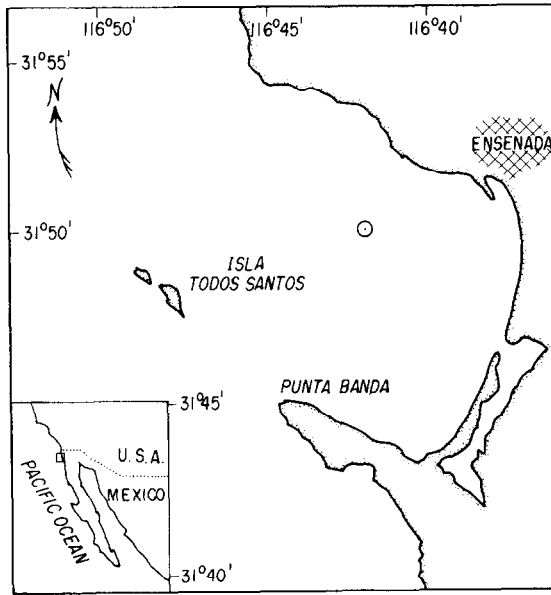


Figure 1. Location of the sampling station (⊙) in Bahía de Todos Santos, Baja California, Mexico.
Figura 1. Localización de la estación de muestreo (⊙) en la Bahía de Todos Santos, Baja California, México.

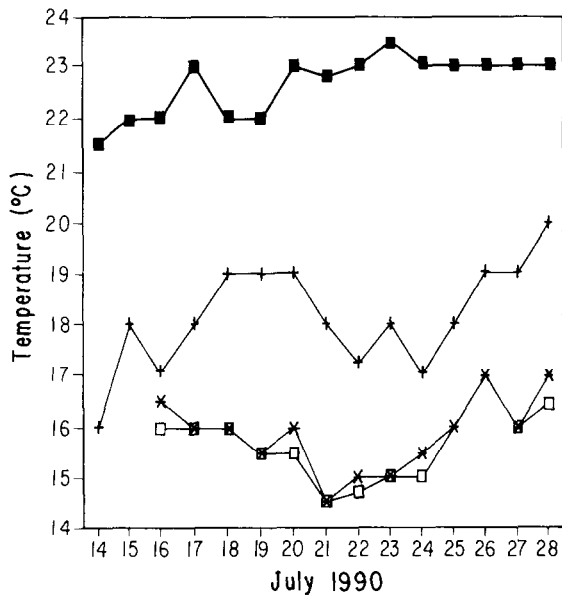


Figure 2. Temperature (°C) distribution in Bahía de Todos Santos, BC, Mexico, at the surface (■), 10 m (+), 20 m (*) and 30 m (□) depth.
Figura 2. Variación de la temperatura (°C) del agua en la Bahía de Todos Santos, BC, México, en la superficie (■), 10 m (+), 20 m (*) y 30 m (□).

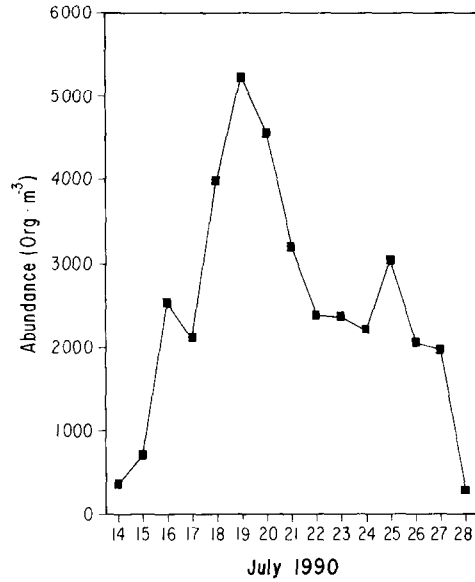


Figure 3. Macrozooplankton abundance (org m^{-3}) in Bahía de Todos Santos, BC, Mexico.
Figura 3. Abundancia (org m^{-3}) del macrozooplankton en la Bahía de Todos Santos, BC, México.

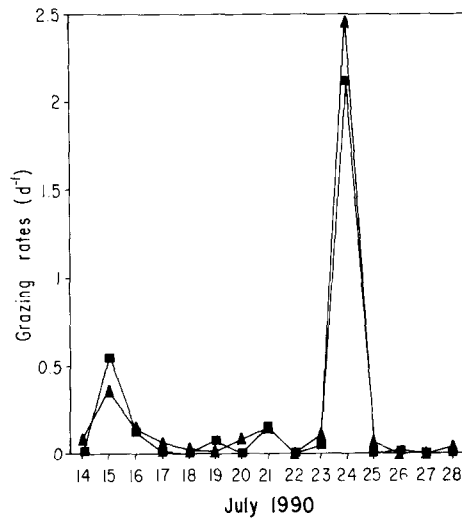


Figure 4. Day to day variability of the macrozooplankton grazing rates (d^{-1}). Organisms fed with total phytoplankton (\blacktriangle) and with phytoplankton less than $20\text{-}\mu\text{m}$ size (\blacksquare).
Figura 4. Variabilidad de día a día de las tasas de pastoreo (d^{-1}) del macrozooplankton. Organismos alimentados con fitoplancton total (\blacktriangle) y con fitoplancton menor de $20\ \mu\text{m}$ (\blacksquare).

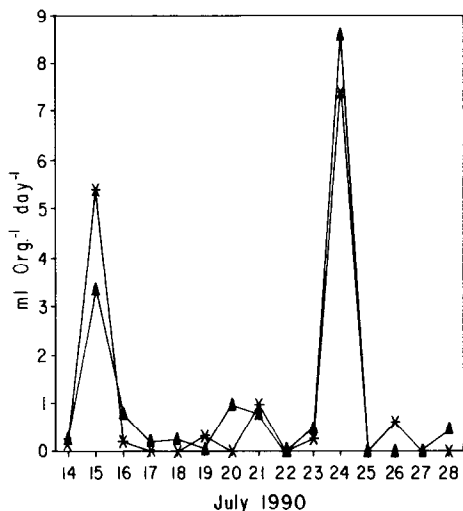


Figure 5. Day to day variability of the macrozooplankton filtration rates ($\text{ml org}^{-1} \text{d}^{-1}$). Organisms fed with total phytoplankton (\blacktriangle) and with phytoplankton less than $20\text{-}\mu\text{m}$ size (*).

Figura 5. Variabilidad de día a día de las tasas de filtración ($\text{ml org}^{-1} \text{d}^{-1}$) del macrozooplankton. Organismos alimentados con fitoplancton total (\blacktriangle) y con fitoplancton menor de $20 \mu\text{m}$ (*).

The percentage of the potential production of chlorophyll *a* consumed by the zooplankton varied between zero and 178%, with an average of 25% (table 1).

DISCUSSION

During our research, the environmental conditions remained quite stable for the most part. Seawater temperature reached values up to 4°C above those normally reported for this season (Contreras, 1973; Cabrera-Muro, 1974; Grijalva-Chon *et al.*, 1985). Values found for phytoplankton cell abundances, as well as for chlorophyll *a* concentrations were comparable to those values in other coastal temperate zones (Lara-Lara *et al.*, 1980; Prézelin *et al.*, 1987; Smith *et al.*, 1987; Torres-Moye and Álvarez-Borrego, 1987).

Within the macrozooplankton, omnivorous species (copepods and euphausiids) were the most abundant. Carnivorous populations showed low abundance during this period.

In general, the filtration rates for the macrozooplankton were comparable to values reported for other regions (table 2). The average

omnivorous, los copépodos constituyeron la mayor parte, tanto en número como en biomasa, registrando del 68 al 98% del total del zooplankton.

Las tasas de pastoreo presentaron una gran variabilidad de día a día, con valores desde no detectables hasta 2.5 d^{-1} , con un promedio de 0.25 d^{-1} (fig. 4). Asimismo, las tasas de filtración fluctuaron de día a día, con valores desde cero hasta $8.8 \text{ ml org}^{-1} \text{ d}^{-1}$, con un promedio de $1.07 \text{ ml org}^{-1} \text{ d}^{-1}$ (fig. 5). No hubo diferencias significativas (al 95% nivel de confianza) entre los experimentos de organismos alimentados con el fitoplancton total y los alimentados con el fitoplancton menor a $20 \mu\text{m}$.

El porcentaje de la producción potencial de clorofila *a* consumido por el zooplankton osciló entre valores desde cero hasta 178%, con un promedio del 25% (tabla 1).

DISCUSIÓN

Durante nuestro estudio, las condiciones ambientales fueron bastante estables. La temperatura superficial del agua alcanzó valores hasta 4°C arriba de los valores reportados

Table 1. Day to day variability of the percentage of the potential production of chlorophyll *a* consumed by the macrozooplankton.

Tabla 1. Variabilidad de día a día del porcentaje de la producción potencial de clorofila *a* consumido por el macrozooplancton.

Day	g (day ⁻¹)	Productivity grazed (%)
14	0.08	15
15	0.35	57
16	0.14	25
17	0.06	11
18	0.02	4
19	0.01	2
20	0.08	15
21	0.14	25
22	-	0
23	0.10	18
24	2.46	178
25	0.06	11
26	-	0
27	-	0
28	0.03	6

Table 2. Comparison of the copepod filtration rates.

Tabla 2. Comparación de los valores de las tasas de filtración para poblaciones de copépodos.

Source	Method	Filtration rates ml cop ⁻¹ day ⁻¹	Type of food
Conover (1956)	Particle counter	8-25	<i>Skeletonema costatum</i>
Anraku (1964)	Particle counter	1-105	<i>Thalassiosira fluviatilis</i>
Fiedler (1982)	Radioactive carbon	1-2	Natural food
García-Pámanes (1989)	Radioactive carbon	3-217	Natural food
This study	Chlorophyll <i>a</i>	0.1-8.5	Natural food

grazing rates for the macrozooplankton (0.25 d⁻¹) were about half those recorded by M.E. Matus-Hernández, J.R. Lara-Lara and C. Bazán-Guzmán (in preparation) for microzooplankton (0.42 d⁻¹). This points to the great need we have to in the future always include both fractions of the zooplankton. In accordance with our results and those of Matus-Hernández *et al.* (in preparation), during our sampling only about 25% of the phytoplankton consumption was done by the

generalmente para esta temporada (Contreras, 1973; Cabrera-Muro, 1974; Grijalva-Chon *et al.*, 1985). Los valores de abundancia de células de fitoplancton y las concentraciones de clorofila *a* fueron comparables a los valores de otras regiones costeras en aguas templadas (Lara-Lara *et al.*, 1980; Prézelin *et al.*, 1987; Smith *et al.*, 1987; Torres-Moye y Álvarez-Borrego, 1987).

Dentro del macrozooplancton, los omnívoros (copépodos y eufáusidos) fueron los grupos

macrozooplankton fraction. Accordingly, these results also point to the existence of a trophic web for the flow of carbon between producers and consumers, which is much different from that traditionally suggested for these populations (Conover and Huntley, 1984).

Another important result during our research was that both the filtration and grazing rates showed great variability (>100%) from day to day. Matus-Hernández *et al.* (in preparation) also found great variability (~100%) in grazing rates for microzooplankton populations for the same station during the same time series. García-Pámanes *et al.* (1991) studied the zooplankton filtration rates at a nearby station characterized by great mixing events, and they also found significant day to day variability in the zooplankton grazing rates.

These results show that, in spite of the environmental conditions in the region (water column stable or mixed), other physiological factors influence in great part the feeding activities of both macro and microzooplankton populations at different time scales from hours to days. Consequently, if we wish to have representative values of the grazing or filtration rates of coastal zooplankton, it is advisable to conduct research studies for at least a few days (7-10 days). Otherwise, we will have low certainty as to what the real representative values are.

The percentage of the average potential production of chlorophyll *a* consumed by macrozooplankton (25%) was also around half of the value (43%) found for microzooplankton populations by Matus-Hernández *et al.* (in preparation). This indicates that during this period, the greatest impact on phytoplankton depletion was caused by microconsumer populations.

In essence, the conclusions arrived at in our research are that, due to the significant day to day variability in zooplankton grazing rates in coastal ecosystems, it is necessary to set time series studies on a scale of at least 7 to 10 days and that, due to the great variability in the zooplankton fractions contribution, research should include, wherever possible, both macro and microconsumer fractions, in order to arrive at a better understanding of the effects

más abundantes. Las poblaciones de carnívoros presentaron bajas abundancias durante este periodo.

En general, las tasas de filtración del macrozooplankton durante nuestro estudio fueron comparables a los valores reportados para otras regiones (tabla 2). Las tasas de pastoreo promedio para el macrozooplankton (0.25 d^{-1}) fueron alrededor de la mitad de las registradas por M.E. Matus-Hernández, J.R. Lara-Lara y C. Bazán-Guzmán (en preparación) para el microzooplankton (0.42 d^{-1}). Esto sugiere la gran necesidad de incluir siempre en los estudios de pastoreo a ambas fracciones del zooplankton, ya que tradicionalmente se ha estudiado sólo a las poblaciones del macrozooplankton. De acuerdo con nuestros resultados y con los de Matus-Hernández *et al.* (en preparación), durante este muestreo sólo alrededor del 25% del consumo del fitoplancton se realizó por la fracción del macrozooplankton; el resto fue consumido por el microzooplankton. Esto también implica una cadena trófica para el flujo del carbono de productores a consumidores, diferente a la sugerida tradicionalmente (Conover y Huntley, 1984).

Otro resultado sobresaliente de nuestra investigación fue que tanto las tasas de filtración como las de pastoreo presentaron una gran variabilidad (>100%) de día a día. Matus-Hernández *et al.* (en preparación) también registraron gran variabilidad (~100%) en las tasas de pastoreo para las poblaciones del microzooplankton para la misma estación en la misma época. García-Pámanes *et al.* (1991) estudiaron las tasas de filtración del zooplankton en una estación cercana a la nuestra, pero caracterizada por intensos eventos de mezcla; sus resultados mostraron también una variabilidad significativa de día a día de las tasas de pastoreo del zooplankton. Sin embargo, la variabilidad fue mucho mayor durante sus investigaciones, posiblemente debido a la intensa mezcla en el área de estudio.

Esto muestra que, a pesar de las condiciones ambientales en la región (columna de agua estable o mezclada), otros factores fisiológicos tienen mayor influencia sobre las actividades alimentarias de las poblaciones de ambos macrozooplankton y microzooplankton

of the grazing process on the phytoplankton populations.

REFERENCES

- Anraku, M. (1964). Influence of the Cape Cod Canal on the hydrography and on the copepods of Buzzards Bay and Cape Cod Bay, Massachusetts. II. Respiration and feeding. *Limnol. Oceanogr.*, 9: 195-206.
- Boyd, C.M. and Smith, C.L. (1983). Plankton, upwelling and coastally trapped waves off Peru. *Deep-Sea Res.*, 30: 723-742.
- Boyd, C.M., Smith, S.L. and Cowles, T.J. (1980). Grazing patterns of copepods in the upwelling system off Peru. *Limnol. Oceanogr.*, 25: 583-596.
- Cabrera-Muro, H.R. (1974). Distribución de temperatura en la Bahía de Todos Santos (junio-octubre 1971). *Ciencias Marinas*, 1(1): 66-77.
- Conover, R.J. (1956). Oceanography of Long Island Sound, 1952-1954. VI. Biology of *Acartia clausi* and *A. tonsa*. *Bull. Bingham Oceanography College*, 15: 156-233.
- Conover, R.J. and Huntley, M.E. (1984). General rules of grazing in pelagic ecosystems. In: N.J.R. Fasham (ed.), *Flows of Energy and Materials in Marine Ecosystems Theory and Practice*. Plenum Press, pp. 461-485.
- Contreras, R.I. (1973). Influencia termohalina de las aguas del Estero de Punta Banda en la Bahía de Todos Santos, BC. Tesis de licenciatura, Escuela Superior de Ciencias Marinas, Universidad Autónoma de Baja California, Ensenada, BC, México, 72 pp.
- Cox, J.L., Williamson, S. and Harding, L. (1983). Consequences of distributional heterogeneity of *Calanus pacificus* grazing. *Bull. Mar. Sci.*, 33: 213-266.
- Dagg, M.J., Vidal, J., Whitley, T.E., Iverson, R.L. and Goering, J.J. (1982). The feeding, respiration and excretion of zooplankton in the Bering Sea during a spring bloom. *Mar. Biol.*, 29: 45-63.
- Fiedler, P.C. (1982). Zooplankton avoidance and reduced grazing responses to *Gymnodinium splendens* (Dinophyceae). *Limnol. Oceanogr.*, 27: 961-965.
- en escalas de tiempo de horas a días. Entonces, si deseamos tener valores representativos de las tasas de pastoreo o filtración del zooplankton en ecosistemas costeros, es recomendable que los estudios tengan una duración de al menos algunos días (7-10 días). De otra manera, con estudios puntuales en el tiempo, se tendrá muy baja certeza de la representatividad de estos valores.
- El porcentaje de la producción potencial promedio de clorofila *a* consumido por el macrozooplankton (25%) fue también alrededor de la mitad del valor registrado (43%) para las poblaciones del microzooplankton por Matus-Hernández *et al.* (en preparación). Esto indica que en este periodo el mayor impacto en las poblaciones del fitoplancton fue debido a las poblaciones de los microconsumidores.
- Las conclusiones de nuestra investigación son que, debido a la gran variabilidad de día a día en las tasas de pastoreo del zooplankton en ecosistemas costeros, se requiere generar series de tiempo al menos en la escala de frecuencias de días y que, debido a la gran variabilidad en la contribución por fracciones del zooplankton, los estudios deben incluir, de ser posible, ambas fracciones (macro y micro) de consumidores, para tener una mejor comprensión de los efectos del proceso de pastoreo en las poblaciones del fitoplancton.

García-Pámanes, J. (1989). Variación día a día de la tasa de pastoreo zooplanktónico frente a Baja California, México. Tesis de maestría, CICESE, Ensenada, BC, México, 76 pp.

García-Pámanes, J., Lara-Lara, J.R. and Gaxiola-Castro, G. (1991). Daily zooplankton filtration rates off Baja California. *Est. Coast. Shelf Sci.*, 32: 503-510.

Glaus, P.K. (1976). Enhancement of algal growth and productivity by grazing zooplankton. *Science*, 192: 1332-1334.

Goldman, J.C., Caron, D.A. and Dennett, M.R. (1987). Nutrient cycling in a microflagellate food chain. IV. Phytoplankton-microflagellate interactions. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 38: 75-87.

- Grijalva-Chon, J.M., Castro-Longoria, R.C. y Hammann, M.G. (1985). Temperatura y visibilidad en la Bahía de Todos Santos, BC, México, octubre de 1982 a septiembre de 1983. *Ciencias Marinas*, 11(1): 39-48.
- Lara-Lara, J.R., Álvarez-Borrego, S. and Small, L.F. (1980). Variability and tidal exchange of ecological properties in a coastal lagoon. *Est. Coast. Shelf Sci.*, 11: 613-637.
- Marin, V., Huntley, M.E. and Frost, B. (1986). Measuring feeding rates of pelagic herbivores: analysis of experimental design and methods. *Mar. Biol.*, 93: 49-58.
- Pavía, E. y Reyes, S. (1983). Variaciones espaciales y estacionales del viento superficial en la Bahía de Todos Santos, BC. *Ciencias Marinas*, 9(1): 151-167.
- Prézelin, B.B., Bidigare, R.R., Matlick, H.A., Putt, M. and Ver Hoven, B. (1987). Diurnal patterns of size fractionated primary productivity across a coastal front. *Mar. Biol.*, 96: 563-574.
- Raymont, J.E.G. (1980). *Plankton and Productivity in the Oceans*. 2nd ed. Vol. 1. Pergamon Press, Oxford, 489 pp.
- Smith, R.C., Bidigare, R.R., Prézelin, B.B., Baker, K.S. and Brooks, J.M. (1987). Optical characterization of primary productivity across a coastal front. *Mar. Biol.*, 96: 575-591.
- Suttle, C.A., Chan, A.M. and Cottrell, M.T. (1990). Infection of phytoplankton by viruses and reduction of primary productivity. *Nature*, 347: 467-469.
- Torres-Moye, G. and Álvarez-Borrego, S. (1987). Effects of the 1984 El Niño on the summer phytoplankton of a Baja California upwelling zone. *J. Geophys. Res.*, 92: 14383-14386.
- Utermöhl, H. (1958). Zur vervollkommnung der quantitative phytoplankton methodik. *Int. Verein Theor. Angew. Limnol.*, 9: 1-38.
- Walsh, J.J. (1976). Herbivory as a factor in patterns of nutrient utilization in the sea. *Limnol. Oceanogr.*, 21: 1-13.
- Walsh, J.J. and Whitledge, T.E. (1977). Further transition states of the Baja California upwelling ecosystem. *Limnol. Oceanogr.*, 22: 264-280.
- Walsh, J.J., Kelley, J.C., Whitledge, T.E., MacIsaac, J.J. and Huntsman, S.A. (1974). Spin-up of the Baja California upwelling ecosystem. *Limnol. Oceanogr.*, 19: 533-572.
- Yentsch, C.S. and Menzel, D.W. (1963). A method for the determination of phytoplankton, chlorophyll and phaeophytin by fluorescence. *Deep-Sea Res.*, 10: 221-231.