

Pastoreo por el microzooplancton en Bahía Concepción, Golfo de California, México

Grazing by microzooplankton in Concepción Bay, Gulf of California, Mexico

Alexandra Margarita Noriega Cañar
y José Ricardo Palomares García

Departamento de Plancton y Ecología Marina. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas IPN.
PO. Box 592. C.P. 23000. La Paz, Baja California Sur, México. Autor para correspondencia: rpalomar@ipn.mx

Noriega Cañar A. M. y J. R. Palomares García. 2008. Pastoreo por el microzooplancton en Bahía Concepción, Golfo de California, México. *Hidrobiológica* 18(1 Suplemento): 141-151.

RESUMEN

El pastoreo del microzooplancton (< 200 μ m) sobre el fitoplancton, juega un papel importante en la trofodinámica del sistema pelágico. Para determinar la relevancia de este proceso en Bahía Concepción, se utilizaron la clorofila-*a* estimada por cromatografía líquida de alta resolución (HPLC) y la microscopía, para determinar las tasas de crecimiento del fitoplancton y pastoreo por el microzooplancton obtenidas con la técnica de dilución. El crecimiento del fitoplancton y pastoreo por el microzooplancton fue evaluado en la región media de la bahía. Las tasas de crecimiento del fitoplancton (μ) de nano y microfitoplancton por microscopía en las distintas estaciones del año fueron respectivamente: 1.04 y 1.06 d^{-1} (primavera); 1.02 y 1.04 (verano); 1.01 y 1.03 (otoño); 1.05 y 1.00 d^{-1} (invierno). En tanto que el consumo del microzooplancton (g) de nano y microfitoplancton fue respectivamente de: 1.06 y 1.12 d^{-1} en primavera; 1.02 d^{-1} y 1.07 d^{-1} en verano; 1.03 d^{-1} y 1.10 d^{-1} en otoño, y 1.14 d^{-1} y 1.02 d^{-1} para invierno. Las tasas de crecimiento (μ) y pastoreo (g) de la clorofila-*a* (Chl-*a*) evaluadas mediante HPLC fueron, respectivamente: 2.47 y 1.33 d^{-1} (primavera), 1.31 y 1.00 d^{-1} (verano), 2.55 y 1.89 d^{-1} (otoño), y 0.29 y 0.05 d^{-1} (invierno). En el análisis al microscopio no se observó una preferencia clara por clase de tamaño para el consumo de producción primaria potencial removida (PPPr). Entre las estimaciones de las tasas de crecimiento del fitoplancton (μ) y pastoreo por el microzooplancton (g) con microscopía y HPLC, la PPPr fue muy similar (98.0% para nanofitoplancton, 97.2% para microfitoplancton y 99.7% para HPLC). Estos resultados, pueden ser asociados con la dominancia de la fracción del nanofitoplancton a lo largo del año.

Palabras claves: Microzooplancton, pastoreo, clorofila *a*, HPLC, Bahía Concepción.

ABSTRACT

Microzooplankton (< 200 μ m) grazing over phytoplankton, play an important role in the trophodynamic of pelagic system. In order to determine the relevance of this process in Concepción Bay, we used estimations of chlorophyll-*a* of high-performance liquid chromatography (HPLC) and microscopy to estimate growth and grazing rates obtained with the dilution technique. Phytoplankton growth and microzooplankton grazing was evaluated in the middle region of bay. Seasonal rates of growth (μ) of nanno and microphytoplankton, determined by microscopy were, respectively: 1.04 y 1.06 d^{-1} (spring), 1.02 y 1.04 d^{-1} (summer), 1.01 y 1.03 d^{-1} (autumn), 1.05 y 1.00 d^{-1} (winter). The grazing by microzooplankton (g) of nano and microfitoplancton were respectively: 1.06 and 1.12 d^{-1} (Spring); 1.02 d^{-1} and 1.07 d^{-1} (Summer); 1.03 d^{-1} and 1.10 d^{-1} (Autumn); 1.14 d^{-1} and 1.02 d^{-1} (Winter). The estimations of μ and g of chlorophyll-*a* (Chl-*a*) performed through HPLC were, respectively: 2.47 y 1.33 d^{-1} (Spring), 1.31 y 1.00 d^{-1} (Summer), 2.55 y 1.89 d^{-1} (Autumn), y 0.29 y 0.05 d^{-1}

(Winter). We do not observe a clear preference by size class for the consumption of the potential primary production removed (PPPr), according to the microscopy analysis. Between the assessments of the phytoplankton growth (μ) and microzooplankton grazing (g) by microscope and HPLC, the PPPr were very similar (98.0% for nanophytoplankton, 97.2% for microphytoplankton, and 99.7% for HPLC). These results may be associated with the dominance of nanophytoplankton fraction along the year.

Key words: Microzooplankton, grazing, chlorophyll *a*, HPLC, Concepcion Bay.

INTRODUCCIÓN

El microzooplancton es una comunidad taxonómica diversa del plancton integrada por organismos $< 200 \mu\text{m}$ (Dussart, 1965) como protozoos, etapas larvales y nauplios de metazoa, con estrategias nutricionales diferentes (e. g. mixotrofia, heterotrofia) que contribuyen a la pérdida por pastoreo en el ecosistema pelágico (Landry & Calbet, 2004).

El microzooplancton es considerado un componente fundamental de la red microbiana (Odate & Imai, 2003; Calbet & Landry, 2004; Böttjer & Morales, 2005), y la presión de pastoreo que ejerce sobre el fitoplancton puede fluctuar en un amplio intervalo, que va desde un 40 hasta un 70% de la producción primaria (Riley, 1956). De acuerdo con algunos experimentos, ciertos componentes del microzooplancton podrían consumir entre un 20 y 100% de la producción primaria (Heinbokel & Beers, 1979; Capriulo & Carpenter, 1983; Cospér & Stepien, 1984). Otros señalan una remoción $>80\%$ de la producción diaria (Gallegos, 1989; Dagg, 1995; Lehrter *et al.*, 1999; Irigoien *et al.*, 2005).

Por su distribución y abundancia, el microzooplancton en aguas templadas y tropicales representa una proporción significativa del total de la comunidad zooplanctónica en todas las estaciones del año (Beers & Stewart, 1971; Taguchi, 1976; Takahashi & Hoskins, 1978; Revelante & Gilmartin, 1983; Paranjape *et al.*, 1985). El microzooplancton tiende a ser dominante sobre los consumidores secundarios (mesozooplancton) en aguas oligotróficas y eutróficas (Sherr & Sherr, 1994), y su impacto sobre el fitoplancton en latitudes altas es similar al observado en latitudes bajas (Paranjape, 1987).

El objetivo del trabajo fue estimar las tasas de crecimiento del fitoplancton (μ) y pastoreo (g) por el microzooplancton, utilizando el método de dilución de agua de mar (Landry & Hassett, 1982) y la técnica de HPLC (high performance liquid chromatography). Ambas herramientas han sido aplicadas durante los últimos años en diversos ambientes (Paranjape, 1987; Gifford, 1988; Strom & Welschmeyer, 1991; Burkhill *et al.*, 1987; García-Pámanes & Lara-Lara 2001). La primera, aporta conocimiento a detalle de los grupos del fitoplancton y de las abundancias celulares, a partir de lo cual se estiman simultáneamente las tasas de crecimiento y pastoreo. En la segunda, las tasas son estimadas con base en la biomasa del fitoplancton (CI-*a*). Las bondades de

la técnica de dilución han sido contempladas ampliamente en los trabajos de Landry y Hassett (1982); Gifford (1988) y Gallegos (1989). En México existen pocos estudios sobre estimaciones de las tasas de crecimiento y pastoreo con el método de dilución y ninguno contempla la evaluación por dos técnicas diferentes (García-Pámanes & Lara-Lara, 2001; Palomares *et al.*, 2006). Por tanto, el presente estudio es el primero que intenta comparar dos técnicas diferentes (microscopía y HPLC), basadas en el método de dilución, con objeto de contribuir al conocimiento de los procesos biológicos que regulan el ecosistema.

MATERIALES Y METODOS

Área de estudio. Bahía Concepción ha sido una de las bahías más estudiadas en el Golfo de California ($26^{\circ}33' - 26^{\circ}53' \text{ N}$; $111^{\circ}42' - 112^{\circ}56' \text{ O}$). Tiene 45 Km de largo por 10 Km de ancho en su parte más ancha y una profundidad máxima de 30 m en el canal central (Ramírez-Guillén, 1983). El patrón estacional de vientos es NO durante otoño e invierno y SE durante primavera y verano. La variabilidad de la irradiación solar genera cambios importantes en la estructura de la columna de agua. Durante el período frío, los vientos fuertes del NO producen la mezcla de las aguas y cuando disminuyen en la primavera, se inicia el período de transición asociado con la entrada de aguas ricas en nutrientes que vienen desde el Golfo de California, lo que estimula el crecimiento del fitoplancton (López-Cortés *et al.*, 2003a). En el verano, hay un cambio en los vientos hacia el SE, disminuye la turbulencia en la columna de agua, y se incrementa la temperatura del aire, produciéndose una fuerte termoclina (Reyes-Salinas, 1994). En el otoño, un corto período de transición completa el ciclo, los vientos del NO impulsan la entrada del agua desde el Golfo de California hacia el interior de la bahía, enfriando y mezclando la columna de agua (López-Cortés *et al.*, 1991; Lechuga-Devéze & Morquecho-Escamilla, 1998).

Protocolo de muestreo. La campaña experimental se realizó en la región media de Bahía Concepción, México, entre los $26^{\circ} 33'$ y $26^{\circ} 53' \text{ N}$ y los $111^{\circ} 42'$ y $112^{\circ} 56' \text{ O}$, de marzo del 2001 a marzo del 2002. Se ubicaron cuatro temporadas de estudio; primavera (2 - 3 de mayo del 2001), verano (25 - 26 de julio del 2001), otoño (16 - 17 de noviembre del 2001) e invierno (6 - 7 de marzo del 2002). Se tomaron muestras de agua de mar para determinar clorofila-*a*,

nutrimentos disueltos, salinidad y temperatura a profundidades estándar (superficie, 5, 10, 15, 20 y 25 m). La temperatura del agua fue registrada con un termómetro Khalsico ($\pm 0.1^\circ\text{C}$) y la salinidad y los nutrimentos se estimaron con métodos estándar (Strickland & Parsons, 1972). La transparencia se midió con un disco de Secchi.

Todos los frascos utilizados en los experimentos fueron lavados con una solución de ácido clorhídrico al 10% y enjuagados con abundante agua destilada. Para cada experimento se recolectó agua de superficie y a 10 m de profundidad, mediante una botella Niskin de 8 L de capacidad. La mitad de esta agua fue pasada a través de filtros Whatman GF/F de $0.7\ \mu\text{m}$, con el fin de obtener agua libre de partículas para utilizarse como diluyente en las distintas series de dilución. El agua restante fue cuidadosamente filtrada a través de una malla nitex de $200\ \mu\text{m}$. Las series de dilución se realizaron combinando ambas porciones de agua marina (agua filtrada por la malla de $200\ \mu\text{m}$ para excluir al mesozooplankton, con agua libre de partículas), en frascos de policarbonato de 2.8 L, en proporciones de: 1.0 (100% agua de mar filtrada por la malla de $200\ \mu\text{m}$), 0.5 (50%), 0.2 (20%), 0.1 (10%) y 0.05 (5%). Se utilizaron tres replicas por dilución. El 100% de dilución (solo agua filtrada por el filtro Whatman GF/F) se utilizó como control para evaluar la contaminación por bacterias que pudiera afectar las diluciones (Li & Dickie, 1985). Se pusieron tres replicas adicionales por cada dilución, para determinar la concentración inicial de fitoplancton y la cantidad inicial de clorofila-*a*. Todos los frascos fueron incubados *in situ* por un lapso de 24 h, cerca del sitio de recolecta, sin adicionar nutrimentos, después de ese tiempo todos los frascos fueron transportados al laboratorio y filtrados por duplicado en filtros GF/F para evaluar la concentración de clorofila. Los filtros fueron mantenidos en nitrógeno líquido hasta su análisis con HPLC.

Adicionalmente se fijaron 500 ml de cada réplica de dilución con lugol al 2%, para determinar la composición y densidad del fitoplancton.

Análisis de la Cl-a. Para este análisis se utilizó la técnica de HPLC (cromatografía líquida de alta resolución), siguiendo el procedimiento estándar según el método de Vidussi et al. (1996). El pigmento se identificó a través de tiempos de retención y características espectrales y se cuantificó con el factor de respuesta (Mantoura & Repeta, 1997) obtenido de los estándares comerciales de pigmentos (Agencia Internacional para determinaciones de 14C, Dinamarca).

Análisis al microscopio. Una submuestra de 10 ml fue tomada de la muestra madre (500 ml), para llenar de manera homogénea una cámara de sedimentación del mismo volumen y se tapó sin dejar burbuja. El tiempo de sedimentación del material celular fue de 24 h. Para la cuantificación, se realizaron dos transectos, leyendo el fondo de la cámara de sedimentación, en sentido horizontal y vertical y cubriendo el campo visual con la reglilla del ocular. El barrido de toda el área de superficie del fondo, consistió en

contar el fitoplancton raro que no había sido observado en los dos transectos (Utermöhl, 1958). Las claves taxonómicas para la identificación del fitoplancton fueron: Hustedt (1930), Schiller (1930, 1937), Cupp (1943), Brunel (1962), Taylor (1976), Dodge (1982), Yamaji (1984), Dodge (1985), Hasle y Syvertsen (1985), Sournia (1986), Balech (1988), Licea et al. (1995), Moreno et al. (1996), Tomas (1997), Therriault-Bérard et al. (1999), Faust y Gullede (2002).

Tasas de crecimiento del fitoplancton (μ) y pastoreo (g) por el microzooplankton.

Las tasas de crecimiento del fitoplancton (μ) y pastoreo (g) por el microzooplankton del análisis al microscopio y Cl-a de HPLC, se estimaron considerando el crecimiento exponencial del fitoplancton (Landry & Hassett, 1982). El método de dilución asume que la presión de pastoreo se reduce en función de la dilución de los depredadores, por lo que el fitoplancton crecerá a una tasa constante en cada tratamiento. Esta velocidad de crecimiento será una función lineal de la densidad de consumidores. Por tanto el cambio en la densidad del fitoplancton, P , en un tiempo, t , es:

$$P_t = P_0 e^{(k-g)t} \quad \text{o} \quad (1/t) \ln [P_t/P_0] = k-g$$

Donde, k es la tasa instantánea de crecimiento del fitoplancton (d^{-1}) y g es la tasa instantánea de mortalidad del fitoplancton debido al pastoreo (d^{-1}) en 24 h. El término $\ln [P_t/P_0]/t$ es la tasa aparente de crecimiento del fitoplancton. El crecimiento aparente del fitoplancton es graficado en función del factor de dilución y el punto de intersección con el eje y de la regresión lineal es la verdadera tasa de crecimiento del fitoplancton teórica (k), en ausencia de consumidores y la pendiente negativa es el coeficiente de pastoreo (g). Ambos parámetros fueron calculados, utilizando un ajuste por mínimos cuadrados para la regresión lineal simple. El coeficiente de regresión (r) fue determinado como parte del planteamiento teórico. El valor de μ significa la tasa de crecimiento del fitoplancton después del procedimiento y es utilizada para calcular la tasa de duplicación del fitoplancton ($\mu/\ln 2$). Los porcentajes de producción primaria potencial consumida o removida estacionalmente (% PPPr) se estimaron según Gifford (1988) y el crecimiento por temperatura se calculó con base en la ecuación de Eppley (1972), la cual utiliza el valor de la temperatura en los niveles de profundidad del estudio, y el antilogaritmo de la fórmula es obtenido en la hoja de cálculo de Microsoft Excel. Este cálculo se realizó para estimar el crecimiento teórico máximo en función de la temperatura.

Para conocer si, había diferencias significativas entre las tasas de crecimiento (μ), pastoreo (g) y los porcentajes de producción primaria potencial removida (PPPr), estimados por ambos métodos (microscopía y Cl-a de HPLC) durante las temporadas de estudio, se realizó una prueba estadística de "t", utilizando el programa Statistica versión 6.0.

RESULTADOS

Condiciones hidrográficas. Los registros de temperatura, salinidad, oxígeno disuelto, nitratos, nitritos, fosfatos y silicatos mostrados en la Tabla 1 corresponden a los valores promedio de tres niveles de profundidad (0, 5 y 10 m).

En el área de estudio se generan cuatro períodos diferentes. Un período más frío cuando prevaleció una columna de agua bien mezclada (enero, febrero, marzo y diciembre del 2001, enero, febrero y marzo del 2002); dos períodos de transición (abril-mediados de mayo y octubre-noviembre) y un período cálido con estratificación fuerte de la columna de agua (fines de mayo, junio, julio y agosto).

Durante el período de mezcla en la columna de agua, los nitratos y fosfatos mostraron concentraciones más bajas ($< 1 \mu\text{Mol L}^{-1}$), en tanto que en abril-mayo (primer período de transición) los nutrientes se incrementaron y fue más acentuado durante el período estratificado. Los nitratos y fosfatos aumentaron significativamente con la profundidad, el incremento máximo se localizó en los 10 y 15 m durante los períodos de transición y cerca del fondo en la condición estratificada. Los silicatos se encontraron en un patrón similar, con valores más bajos en condiciones de mezcla ($< 25 \mu\text{Mol L}^{-1}$) y más altos cercano al fondo ($100 \mu\text{Mol L}^{-1}$), durante la estratificación y el segundo período de transición (octubre-noviembre).

El oxígeno disuelto fue similar en toda la columna de agua durante el período de mezcla; sin embargo, cuando la termoclina estuvo bien desarrollada, durante el período de estratificación, los valores fueron más bajos en el fondo ($< 1 \text{ ml O}_2 \text{ L}^{-1}$). El oxígeno disuelto en la superficie varió entre 4 a 6 $\text{ml O}_2 \text{ L}^{-1}$ durante el año, con valores más bajos en verano y más altos en invierno. La salinidad varió desde 34.2 a 35.9 en la superficie y de 34.1 a 35.8

debajo de 15 m, encontrándose los valores más altos durante la estratificación.

Composición del microplancton. Un total de 76 y 99 especies de diatomeas y dinoflagelados respectivamente, fueron identificadas durante las temporadas de estudio. Los nanoflagelados fueron dominantes en la fracción de tamaño $< 20 \mu\text{m}$. Las diatomeas y dinoflagelados fueron los grupos importantes en la fracción de tamaño $> 20 \mu\text{m}$, con una gran variedad de taxa, siendo los géneros más comunes en diatomeas; *Actinoptychus*, *Chaetoceros*, *Guinardia*, *Haslea*, *Pleurosigma/Gyrosigma*, *Nitzschia*, *Pseudo-Nitzschia*, *Rhizosolenia*, *Skeletonema*, *Synedra*, *Thalassionema* y *Thalassiosira*, y en los dinoflagelados: *Alexandrium*, *Amphidinium*, *Ceratium*, *Dinophysis*, *Gymnodinium*, *Gyrodinium*, *Gonyaulax*, *Heterocapsa*, *Oxyphysis*, *Oxytoxum*, *Podolampas*, *Prorocentrum*, *Protoperdinium* y *Torodinium*. Otros grupos importantes con taxa conocidas fueron cianofitas (*Oscillatoria* y *Trichodesmium*), silicoflagelados (*Dictyocha* y *Distephanus*) y flagelados del microfitoplancton (*Eutreptiella*). La abundancia porcentual por fracciones de tamaño se muestra gráficamente en la Figura 1.

Tasas de crecimiento del fitoplancton (μ) y pastoreo (g) según el análisis al microscopio. Durante las temporadas de estudio, las tasas de crecimiento promedio del fitoplancton indicaron valores similares a los de las tasas de pastoreo promedio por el microzooplancton en las dos fracciones de tamaño (nano y microfitoplancton) (Fig. 2). Las tasas de crecimiento del nanofitoplancton (μ) variaron desde 1.01 a 1.05 d^{-1} y las tasas de pastoreo (g) de 1.02 - 1.14 d^{-1} . Las tasas de duplicación promedio de la fracción fueron de 1.42 - 1.47 d^{-1} y los porcentajes de producción primaria potencial promedio removida (PPP_r) fueron de 96.7% - 99.6%. En el microfitoplancton, las tasas de crecimiento promedio comprendieron de 1.00 - 1.06 d^{-1} y las tasas de pastoreo pro-

Tabla 1. Condiciones hidrográficas en Bahía Concepción, Golfo de California, México. T: Temperatura, S: Salinidad, OD: Oxígeno Disuelto, NO³: Nitratos, NO²: Nitritos, PO⁴: Fosfatos, SiO³: Silicatos, SD: Sin Dato, \pm : error estándar (S/raíz cuadrada n).

Temporadas	T (°C)	S	OD (ml L ⁻¹)	NO ₃ ($\mu\text{Mol L}^{-1}$)	NO ₂ ($\mu\text{Mol L}^{-1}$)	PO ₄ ($\mu\text{Mol L}^{-1}$)	SiO ₃ ($\mu\text{Mol L}^{-1}$)
Primavera 2-3 May./01	21.9 \pm 0.10	35.3 \pm 0.00	5.2 \pm 0.03	0.7 \pm 0.18	SD	0.2 \pm 0.00	22.5 \pm 2.08
Verano 25-26 Jul./01	29.8 \pm 0.07	34.8 \pm 0.04	4.6 \pm 0.03	1.9 \pm 0.27	SD	0.4 \pm 0.05	10.2 \pm 0.46
Otoño 16-17 Nov./01	26.6 \pm 0.00	34.4 \pm 0.05	3.8 \pm 0.02	0.4 \pm 0.28	SD	0.6 \pm 0.01	13.3 \pm 0.77
Invierno 6-7 Mar./02	17.4 \pm 0.00	36.3 \pm 0.54	5.0 \pm 0.006	0.1 \pm 0.03	0.04 \pm 0.01	0.1 \pm 0.01	9.5 \pm 0.26

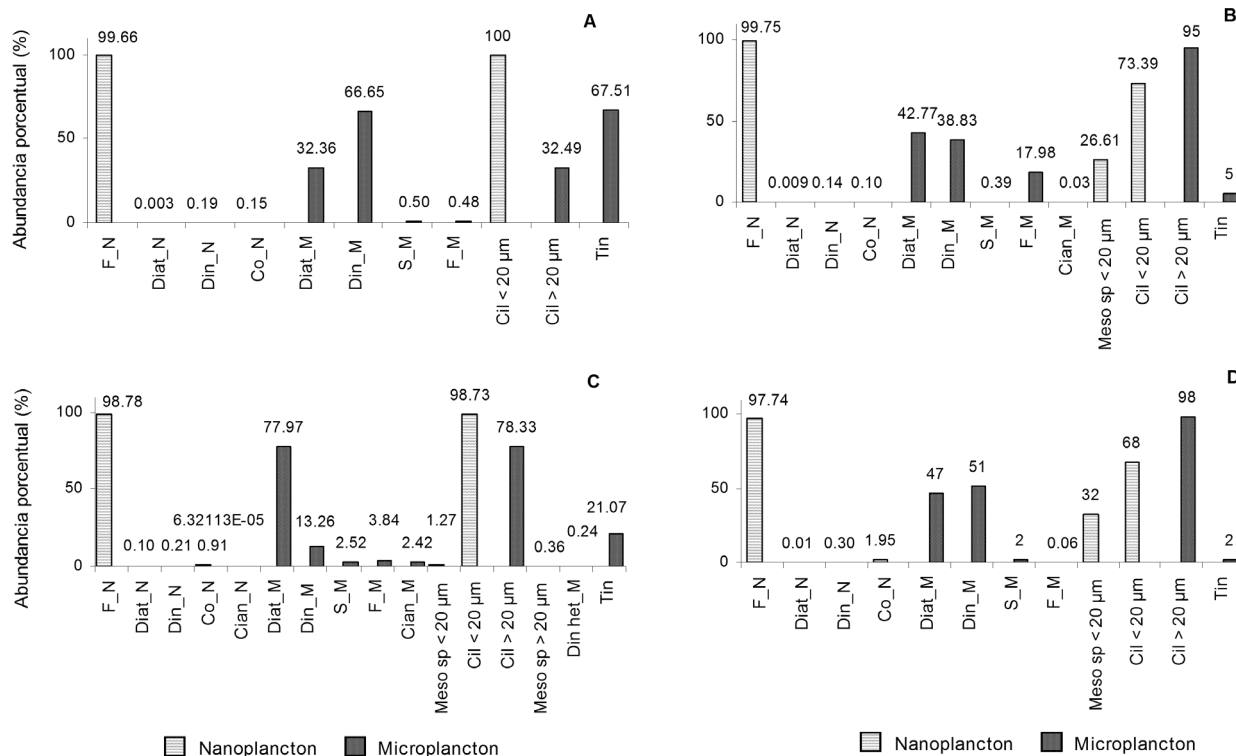


Figura 1. Abundancia porcentual del nanoplankton y microplankton durante (A) primavera, (B) verano, (C) otoño y (D) invierno en Bahía Concepción. F_N: Flagelados Nano, Diat_N: Diatomeas Nano, Din_N: Dinoflagelados Nano, Co_N: Cocolitofíridos Nano, Diat_M: Diatomeas Micro, Din_M: Dinoflagelados Micro, S_M: Silicoflagelados Micro, F_M: Flagelados Micro, Cian_M: Cianofitas Micro, Meso sp. (<20 µm): *Mesodinium* sp. Nano, Meso sp. >20 µm: *Mesodinium* sp. Micro, Cil <20 µm: Ciliados Nano, Cil >20 µm: Ciliados Micro, Din het_M: Dinoflagelados heterotróficos Micro, Tin: Tintinnidos.

medio de 1.02 - 1.12 d⁻¹. Las tasas de duplicación promedio fueron de 1.4 - 1.5 d⁻¹ y los porcentajes de producción primaria potencial promedio removida fueron desde 96.8% a 97.7% (Tabla 2).

Tasas de crecimiento del fitoplancton (µ) y pastoreo (g) según el análisis de HPLC. Las tasas de crecimiento (µ) y pastoreo (g) promedio durante el período de estudio fueron notables. Los valores estimados fueron desde 0.29 hasta 2.55 d⁻¹ en el crecimiento del fitoplancton, y de 0.05 - 1.89 d⁻¹ en el pastoreo por el microzooplancton (Fig. 3). Las tasas de duplicación promedio del fitoplancton fueron de 0.42 - 3.68 d⁻¹ y los porcentajes de PPPr de 99.2% a 99.9% (Tabla 3). No se observaron diferencias estadísticas significativas entre las tasas de crecimiento estimadas por conteo celular y las estimadas con base a la concentración de clorofila ($t = 1.42, p = 0.25$), y tampoco se registraron diferencias entre las tasas de pastoreo (g) estimadas por ambos métodos ($t = -0.46, p = 0.07$).

Tasas de crecimiento por temperatura. Las tasas de crecimiento fueron estimadas a partir de valores de temperatura de la columna de agua de 0 a 10 m. En las temporadas de estudio, las estimaciones fluctuaron desde 2.56 hasta 5.65 d⁻¹. Para las tasas de crecimiento por temperatura, no se probó si había diferencias significativas en las tasas de crecimiento del fitoplancton y pastoreo por el microzooplancton, dado que

es sólo una estimación teórica, que se hace en función de la temperatura (Tabla 4).

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

Aunque los valores obtenidos de crecimiento y consumo realizadas por medio de conteo celular al microscopio y por estimación de los cambios en la concentración de clorofila-a, utilizando la cromatografía líquida de alta resolución (HPLC), mostraron resultados con tendencias diferentes, no fueron significativas estadísticamente ($\alpha = 0.05$). El principal hallazgo de este trabajo fue determinar que el microzooplancton consume una parte substancial de la producción fitoplanctónica (>95% de la producción primaria potencial) en Bahía Concepción. Otro punto de convergencia entre ambos métodos fue la confirmación de las diatomeas y dinoflagelados, como los grupos que aportan la mayor parte de la biomasa del microfitoplancton, lo cual coincide con lo registrado por otros autores, que han utilizado tanto el conteo de células como el análisis de pigmentos con diferentes escalas temporales (Martínez-López & Gárate-Lizárraga, 1994, 1997; López-Cortés *et al.*, 2003b).

De acuerdo con el análisis al microscopio, el crecimiento del fitoplancton por fracción de tamaño no presentó grandes

Tabla 2. Tasas de crecimiento instantánea (μ) y pastoreo (g) de nanofitoplancton y microfitoplancton por análisis al microscopio (AM) en las cuatro temporadas de estudio en Bahía Concepción, Golfo de California, México. Tasa de duplicación (TD), % PPR (porcentaje de producción primaria potencial removida).

Temporadas	AM Nanofito (2- < 20 μ m)			AM Microfita (> 20-200 μ m)				
	μ (d^{-1})	g (d^{-1})	TD (d^{-1})	%PPR (d^{-1})	μ (d^{-1})	g (d^{-1})	TD (d^{-1})	% PPR (d^{-1})
Primavera	1.04	1.06	1.46	97.9	1.06	1.12	1.5	97.7
Verano	1.02	1.02	1.42	97.7	1.04	1.07	1.47	96.8
Otoño	1.01	1.03	1.42	99.6	1.03	1.10	1.42	97.2
Invierno	1.05	1.14	1.47	96.7	1.00	1.02	1.4	97.2

variaciones estacionales. De hecho, el análisis al microscopio mostró que las tasas de crecimiento del fitoplancton para ambas fracciones de tamaño (< 20 μ m y > 20 μ m) y el pastoreo por el microzooplancton mantuvieron un estado estable.

Esto podría tener relación con el predominio de la fracción nanofitoplanctónica (< 20 μ m), que caracteriza a la comunidad fitoplanctónica de la región central del Golfo de California e interior de Bahía Concepción y que contribuye con el mayor

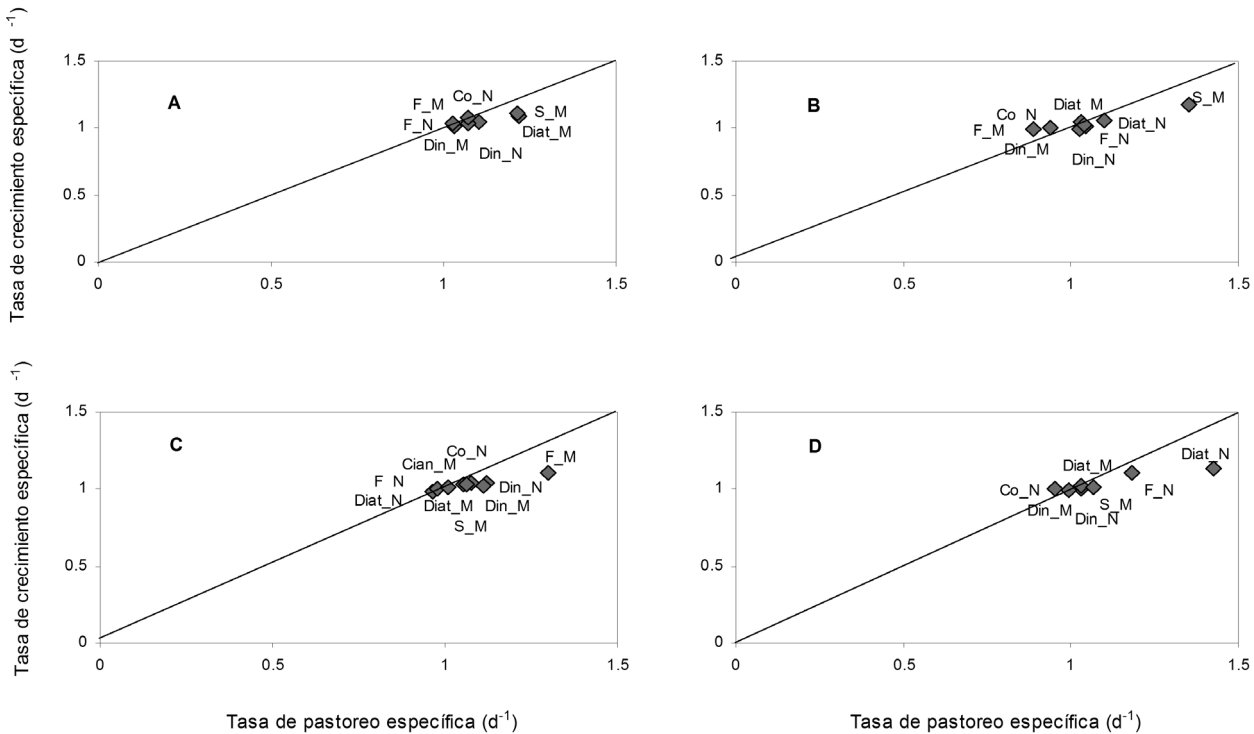


Figura 2. Tasas de crecimiento y pastoreo por análisis al microscopio de los experimentos de dilución durante (A) primavera, (B) verano, (C) otoño y (D) invierno en Bahía Concepción. F_N: Flagelados Nano, Diat_N: Diatomeas Nano, Din_N: Dinoflagelados Nano, Co_N: Cocolitofóridos Nano, Diat_M: Diatomeas Micro, Din_M: Dinoflagelados Micro, S_M: Silicoflagelados Micro, F_M: Flagelados Micro, Cian_M: Cianofitas Micro. La línea en el gráfico representa el estado estable, donde crecimiento = pastoreo.

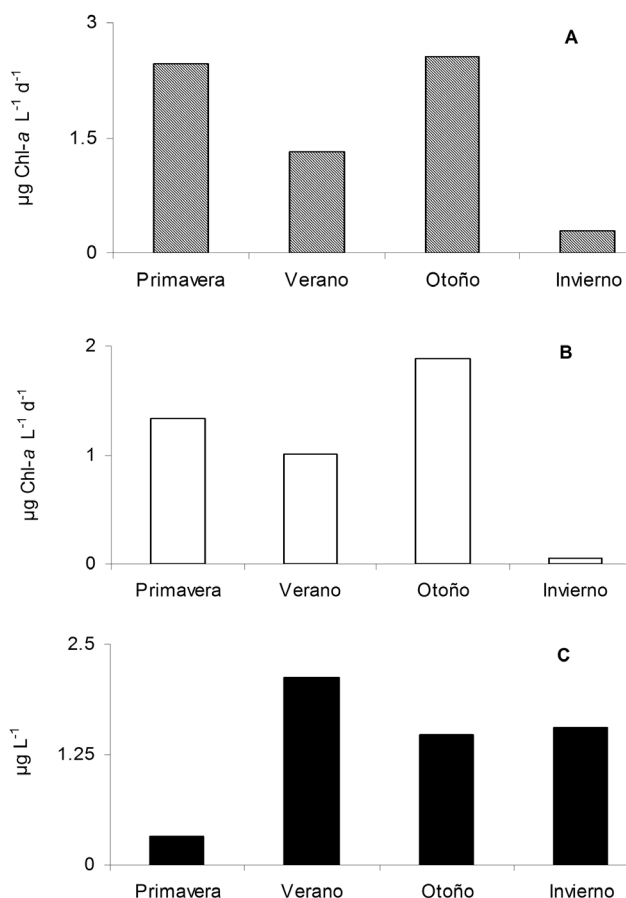


Figura 3. Variación estacional de tasas de crecimiento (A) y pastoreo (B) por Cl-a mediante análisis de HPLC y biomasa inicial de Cl-a (C) en Bahía Concepción.

porcentaje de la biomasa y la producción primaria (Gilmartin & Revelante, 1978; Lara-Lara & Valdez-Olguín, 1988; Lara-Lara *et al.*, 1993; Martínez-López y Gárate-Lizárraga, 1994).

Diversos estudios han demostrado que la fracción < 20 μm , es el tipo de alimento idóneo para la mayoría de los componentes del microzooplancton (Paranjape, 1987; Strom & Welschmeyer, 1991; Putland, 2000). Esto explicaría las altas tasas de consumo registradas para esta fracción (< 20 μm). Sin embargo, en el caso del microfitoplancton también se observaron altas tasas de consumo en las cuatro temporadas del año. De acuerdo con Strom *et al.* (2001), el protozooplancton juega un papel relevante en el control de los florecimientos fitoplanctónicos en aguas costeras, debido a que diversas especies de ciliados oligótricos y tintinnidos pueden alimentarse de diatomeas y dinoflagelados a una tasa elevada cuando estas presas tienen un tamaño entre 10 - 30 μm . A este respecto nuestros resultados indican que los tintinnidos y dinoflagelados heterótrofos fueron abundantes, sobre todo aquellas especies pertenecientes a los géneros *Gyrodinium* y *Protoperidinium*, quienes pueden consumir grandes cantidades de fitoplancton y aún exhibir cierta predilección por diatomeas grandes, que forman cadenas (Hansen & Calado, 1999).

El análisis con HPLC mostró una variación estacional con crecimientos máximos durante la primavera y el otoño, aunque el promedio anualizado (1.65 d^{-1}), fue muy cercano al obtenido por García-Pámanes y Lara-Lara (2001), quienes determinaron un crecimiento promedio anual de 1.6 d^{-1} para la parte central del Golfo de California. Palomares *et al.* (2006) encontraron que las mayores concentraciones de clorofila *a* en Bahía Concepción se

Tabla 3. Tasas de crecimiento (μ) y pastoreo (g) en función de la clorofila ($\mu\text{g Cl-a L}^{-1} \text{ d}^{-1}$), en las cuatro temporadas de estudio en Bahía Concepción, Golfo de California, México. Bo = biomasa inicial ($\mu\text{g Cl-a L}^{-1}$), TD = tasa de duplicación (d^{-1}), %PPPr = porcentaje de producción primaria potencial removida.

Temporadas	Cl-a HPLC		Bo	TD	% PPPr
	μ	g			
Primavera	2.47	1.33	0.32	3.56	99.8
Verano	1.31	1.00	2.12	1.89	99.9
Otoño	2.55	1.89	1.48	3.68	99.9
Invierno	0.29	0.05	1.56	0.42	99.2

Tabla 4. Tasas de crecimiento (d⁻¹) por temperatura en las cuatro temporadas de estudio en Bahía Concepción, Golfo de California, México. Entre paréntesis se indican las T (°C), correspondientes a la profundidad y temporada de estudio, y las tasas de crecimiento promedio (\pm error estándar).

Profundidad (m)	Primavera	Verano	Otoño	Invierno
0	3.47 (22.2)	5.65 (29.9)	4.58 (26.6)	2.56 (17.4)
5	3.38 (21.8)	5.61 (29.8)	4.58 (26.6)	2.56 (17.4)
10	3.38 (21.8)	5.54 (29.6)	4.58 (26.6)	2.56 (17.4)
Promedio	3.41 \pm 0.024	5.6 \pm 0.026	4.58 \pm 3.24E ⁻⁰³	2.56 \pm 1.62E ⁻⁰⁸

presentan durante los períodos de transición y son el resultado de las elevadas tasas de crecimiento, durante la transición primavera-verano y durante el otoño. Este mismo patrón ha sido observado por diferentes autores, quienes atribuyen este crecimiento acelerado a la entrada de nutrientes y cambios en la estructura de la columna de agua (Lechuga-Devéze & Morquecho-Escamilla, 1998; López-Cortés *et al.*, 2003a).

En términos generales algunas de las estimaciones de crecimiento del fitoplancton realizadas en este trabajo se ubican cerca y por debajo del crecimiento máximo teórico en función de la temperatura (Eppley, 1972; Tabla 3 y 4). Esto es, en relación con el análisis basado en los cambios de la Cl-a, la menor tasa de crecimiento se registró durante el invierno, cuando la temperatura era más baja y prevalecía la condición de mezcla de la columna de agua. No obstante, la mayor tasa de crecimiento, no se presentó en el verano sino en la primavera y el otoño. Esto implica que durante el verano, existen otros factores como una columna de agua estratificada y baja disponibilidad de nutrientes que podrían estar limitando el crecimiento del fitoplancton (Palomares *et al.*, 2006).

Recientemente, se ha revalorado la importancia del microzooplancton como consumidor del fitoplancton, debido a que tanto para ambientes oligotróficos como eutróficos, se ha comprobado que la presión de pastoreo ejercida por éste, es regularmente superior a la ejercida por el mesozooplancton (Sherr & Sherr, 1992; Odate & Imai, 2003; Calbet & Landry, 2004; Böttjer & Morales, 2005). Esto se debe en gran medida, a su alta tasa de duplicación, comparable a la exhibida por el fitoplancton, lo que le permite responder rápidamente a los incrementos en la biomasa del fitoplancton y bajo ciertas condiciones hace posible que la producción en exceso del fitoplancton sea controlada por el pastoreo (Frost, 1993).

De esta forma, con el análisis al microscopio resultó que durante la mayor parte del año las tasas de crecimiento y pastoreo tendieron a estar en equilibrio. En cambio en el análisis por

HPLC, las variaciones entre las tasas de pastoreo y crecimiento del fitoplancton (en términos de la cantidad de Cl-a), tendieron a ser mayores cuando la tasa de crecimiento era alta. Entonces durante la primavera, cuando el diferencial entre ambas tasas (g: μ) fue mayor, se presentó una acumulación de biomasa, en correspondencia con una menor tasa relativa de pastoreo. Así, durante el resto del año existió un mejor acoplamiento entre el crecimiento y el pastoreo.

La presión ejercida por el pastoreo ha sido estudiada en diversos ambientes, donde se reporta que un 60 a 75% de la producción primaria puede ser consumida (Landry & Calbet, 2004). En este trabajo, los porcentajes de producción primaria potencial removida (PPPr) fueron elevados, (96.7% - 99.6% PPPr nano- y 96.8% - 97.7% PPPr microfitoplancton), pero se ubican en un intervalo muy similar a los registrados por otros autores que informan sobre porcentajes cercanos al 100% PPPr (García-Pámanes & Lara-Lara, 2001; Gifford, 1988) e incluso superiores como Strom y Strom (1996) en el Golfo de México (38 - 209%) y Lessard y Murrell (1998) en el Mar de los Sargazos (84 - 512%).

Finalmente considerando que el microzooplancton se alimenta de pico-, nano- y ultraplankton (Revelante & Gilmartin, 1983; Paranjape, 1988 en Jyothibabu *et al.*, 2003; Beers & Stewart, 1967; Parsons & LeBrasseur, 1970; Berk *et al.*, 1977) y que las formas herbívoras consumen principalmente nano- y microfitoplancton (Beers & Stewart, 1971; Beers *et al.*, 1975,1980; Heinbokel, 1978a, b; Smetaček, 1981; Stoecker *et al.*, 1981), el microzooplancton actúa como intermediario trófico, sirviendo de enlace entre la producción generada por el fitoplancton y los niveles tróficos más altos. En Bahía Concepción el pastoreo por el microzooplancton, actúa como un relevante factor regulador de la comunidad fitoplanctónica a lo largo del año, siendo la producción y el pastoreo los procesos que generan las complejas formas de transferencia o utilidad de los flujos de energía para el ecosistema (Calbet & Landry, 2004; Leising *et al.*, 2005a).

AGRADECIMIENTOS

La primera autora expresa su reconocimiento a la Dra. Aída Martínez López por la asesoría en taxonomía y especialmente al Dr. Alfonso Esquivel Herrera por las debidas observaciones en la corrección del manuscrito. El autor JRPG es becario de la Comisión de Operación y Fomento Actividades Académicas (COFAA) y Estímulo al Desempeño en Investigación (EDI).

REFERENCIAS

- BALECH, E. 1988. *Los dinoflagelados del Atlántico Sudoccidental*. Museo Argentino de Ciencias Naturales "R. Rivadavia" e Instituto Nacional de Investigación de las Ciencias Naturales de Buenos Aires. Ministerio de Agricultura Pesca y Alimentación. Secretaría General Técnica. 311 p.
- BEERS, J. R. & G. L. STEWART. 1967. Micro-zooplankton in the euphotic zone at five locations across the California Current. *Journal of Fisheries Research* 24: 2053-2068.
- BEERS, J. R. & G. L. STEWART. 1971. Micro-zooplankton in the plankton communities of the upper waters of the eastern tropical Pacific. *Deep-Sea Research* 18: 861-883.
- BEERS, J. R., F. M. H. REID & G. L. STEWART. 1975. Microplankton of the North Pacific Central Gyre. Population structure and abundance, June 1973. *Internationale Revue der Gesamte Hydrobiologie* 60: 607-638.
- BEERS, J. R., F. M. H. REID & G. L. STEWART. 1980. Microplankton population structure in southern California nearshore waters in late spring. *Marine Biology* 60: 607-683.
- BERK, S. G., D. C. BROWNLEE, D. R. HEINLE, H. J. KLING & R. R. COLWELL. 1977. Ciliates as a food source for marine planktonic copepods. *Microbial Ecology* 4: 27-40.
- BÖTTJER, D. & C. E. MORALES. 2005. Microzooplankton grazing in a coastal embayment of Concepción, Chile (36°S) during non-upwelling conditions. *Journal of Plankton Research* 27: 383-391.
- BRUNEL, J. 1962. *Le Phytoplancton de la Baie des Chaleurs Province de Québec*. 1962. Contributions du Ministère de La Chasse et des pêcheries No. 91. 365 p.
- BURKHILL, P. H., R. F. C. MANTOURA, C. A. LLEWELLYN & N. J. P. OWENS. 1987. Microzooplankton grazing and selectivity of phytoplankton in coastal waters. *Marine Biology* 93: 581-590.
- CALBET, A. & M. R. LANDRY. 2004. Phytoplankton growth, microzooplankton grazing and carbon cycling in marine systems. *Limnology and Oceanography* 49: 51-57.
- CAPRIULO, G. M. & E. J. CARPENTER. 1983. Abundance, species composition and feeding impact of tintinnid microzooplankton in central Long Island Sound. *Marine Ecology Progress Series* 10: 277-288.
- COSPER, E. & J. C. STEPIEN. 1984. Phytoplankton-zooplankton coupling in the outer continental shelf and slope waters of the mid-Atlantic Bight, June 1979. *Estuarine Coastal Shelf Science* 18: 145-155.
- CUPP, E. E. 1943. Marine Plankton diatoms of the west coast of North America. *Bulletin Scripps Institute Oceanography* 5: 1-237.
- DAGG, M. J. 1995. Copepod grazing and the fate of phytoplankton in the northern Gulf of Mexico. *Continental Shelf Research* 15: 1303-1317.
- DODGE, D. J. 1982. *Marine Dinoflagellates of the British Isles*. Her Majesty's Stationery Office, London. 303 p.
- DODGE, D. J. 1985. *Atlas of Dinoflagellates. A scanning Electron Microscope*. Blackwell Scientific Publications Palo Alto. Farrand Press, London. 119 p.
- DUSSART, B. M. 1965. Les différentes catégories de plancton. *Hydrobiologia* 26: 72-74.
- Eppley, R. W. 1972. Temperature and phytoplankton growth in the sea. *Fisheries Bulletin* 70: 1063-1085.
- FAUST, M. A. & R. A. GULLEDGE. 2002. *Identifying harmful marine dinoflagellates*. Department of Systematic Biology-Botany, National Museum of Natural History Washington, DC. 144 p.
- FROST, B. W. 1993. A modelling study of processes regulating plankton standing stock and production in the open subarctic Pacific Ocean. *Progress Oceanography* 32: 17-56.
- GALLEGOS, C. L. 1989. Microzooplankton grazing on phytoplankton in the Rhode River, Maryland: Nonlinear feeding kinetics. *Marine Ecology Progress Series* 57: 23-33.
- GARCÍA-PÁMANES, J. & J. R. LARA-LARA. 2001. Pastoreo por el microzooplankton en el Golfo de California. *Ciencias Marinas* 27(1): 73-90.
- GIFFORD, D. J. 1988. Impact of grazing by micro-zooplankton in the northwest arm of Halifax Harbour, Nova Scotia. *Marine Ecology Progress Series* 47: 249-258.
- GILMARTIN, M. & N. REVELANTE. 1978. The phytoplankton characteristics of the barrier inland lagoons of the Gulf of California. *Estuarine Coastal Marine Science* 7: 29-47.
- HANSEN, P. J. & A. J. CALADO. 1999. Phagotrophic mechanism and prey selection in free-living Dinoflagellates. *Journal of Eukaryota Microbiology* 46: 382-389.
- HASLE, G. R. & E. E. SYVERTSEN. 1985. *A Guide to Marine Planktonic Diatoms*. International Phytoplankton Course, 1 - 21 July 1985, Stazione Zoologica, Naples, Italia. 41 p.
- HEINBOKEL, J. F. 1978A. Studies on the functional role of tintinnids in the Southern California Bight. I. Grazing and growth rates in laboratory cultures. *Marine Biology* 47: 177-189.
- HEINBOKEL, J. F. 1978B. Studies on the functional role of tintinnids in the Southern California Bight. II. Grazing rates of field populations. *Marine Biology* 47: 191-197.

- HEINBOKEL, J. F. & J. R. BEERS, 1979. Studies on the functional role of tintinnids in the Southern California Bight. III. Grazing impact of natural assemblages. *Marine Biology* 52: 23-32.
- HUSTEDT, F. 1930. Die Kierselalgen Deutschland Österreich und der Schweiz. *In: "Dr. L. Rabenhorst's Kryptogamen-Flora von Deutschland Österreich und der Schweiz"* 7(1): 1-920.
- IRIGOIEN, X., K. J. FLYN & R. P. HARRIS. 2005. Phytoplankton blooms: a 'loophole' in microzooplankton grazing impact. *Journal of Plankton Research* 27: 313-321.
- JYOTHIBABU, R., N. V. MADHU, P. A. MAHESWARAN, K. K. C. NAIR, P. VENUGOPAL & T. BALASUBRAMANIAN. 2003. Dominance of dinoflagellates in microzooplankton community in the oceanic regions of the Bay of Bengal and the Andaman Sea. *Research Communications. Current Science* 84(9): 1247-1253.
- LANDRY, M. R. & A. CALBET. 2004. Microzooplankton production in the oceans. *Journal of Marine Science* 61: 501-507.
- LANDRY, M. R. & R. P. HASSETT. 1982. Estimating the grazing impact of marine micro-zooplankton. *Marine Biology* 67: 283-288.
- LARA-LARA, J. R. & J. E. VALDEZ-OLGUÍN. 1988. Biomasa y productividad primaria del Golfo de California por fracción de tamaños durante primavera de 1984. *Ciencias Marinas* 14: 1-14.
- LARA-LARA, J. R., R. MILLÁN-NÚÑEZ., J. L. LARA-OSORIO & C. BAZÁN-GUZMÁN. 1993. Productividad y biomasa del fitoplancton por clases de tamaño en la parte central del Golfo de California durante primavera de 1985. *Ciencias Marinas* 19: 137-154.
- LECHUGA-DEVÉZE, C. H. & M. L. MORQUECHO-ESCAMILLA. 1998. Early spring potentially harmful phytoplankton in Bahía Concepción, Gulf of California. *Bulletin Marine Science* 63: 503-512.
- LEHRTER, J. C., J. R. PENNOCK & G. B. McMANUS. 1999. Microzooplankton grazing and nitrogen excretion across a surface estuarine-coastal interface. *Estuaries* 22(1): 113-125.
- LEISING, A., R. HORNER., J. J. PIERSON., J. R. POSTEL & C. HALSBAND-LENK. 2005A. The balance between microzooplankton grazing and phytoplankton growth in a highly productive estuarine fjord. *Progress Oceanography* 67: 366-383.
- LESSARD, E. J. & M. C. MURRELL. 1998. Microzooplankton herbivory and phytoplankton growth in the northwestern Sargasso Sea. *Aquatic Microbial Ecology* 16: 173-188.
- LICEA, S., J. L. MORENO, H. SANTOYO & G. FIGUEROA. 1995. Dinoflageladas del Golfo de California. Universidad Autónoma de Baja California Sur, SEP-FOMES, PROMARCO. México. 165 p.
- LI, W. K. W. & P. M. DICKIE. 1985. Growth of bacteria in seawater filtered through 0.2 µm Nucleopore membranes: implications for dilution experiments. *Marine Ecology Progress Series* 26: 245-252.
- LÓPEZ-CORTÉS, D. J., C. H. LECHUGA-DEVÉZE & J. J. BUSTILLOS-GUZMÁN. 1991. Influencia hidrográfica en la distribución de la materia orgánica particulada en la zona central del Golfo de California (otoño de 1987). *Revista Latinoamericana de Microbiología* 33: 305-312.
- LÓPEZ-CORTÉS, D. J., I. GÁRATE-LIZÁRRAGA, J. J. BUSTILLOS-GUZMÁN, R. ALONSO-RODRÍGUEZ & I. MURILLO-MURILLO. 2003A. Variabilidad del estado trófico y la biomasa del fitoplancton de Bahía Concepción, Golfo de California (1977-1999). *Hidrobiológica* 13: 195-206.
- LÓPEZ-CORTÉS, D. J., J. J. BUSTILLOS-GUZMÁN, I. GÁRATE-LIZÁRRAGA, F. E. HERNÁNDEZ-SANDOVAL & I. MURILLO-MURILLO. 2003B. Phytoplankton biomasses and hydrographic conditions during El Niño 1997-1998 in Bahía Concepción, Gulf of California, México. *Geofísica International* 42: 495-504.
- MANTOURA, R. F. C. & D. J. REPETA. 1997. Calibration methods for HPLC. *In: Jeffrey, S. W; Mantoura, R. F. C; Wright, S. W. (Eds.) Phytoplankton pigments in oceanography: Guidelines for Modern Methods. SCOR-UNESCO, Paris. pp. 407-428.*
- MARTÍNEZ-LÓPEZ, A. & I. GÁRATE-LIZÁRRAGA. 1994. Cantidad y calidad de la materia orgánica particulada en Bahía Concepción en la temporada de reproducción de la almeja catarina *Argopecten circularis* (Sowerby, 1835). *Ciencias Marinas* 20: 301-320.
- Martínez-López, A. & I. Gárate-Lizarraga. 1997. Variación diurna de la materia orgánica particulada en una laguna costera del Golfo de California. *Revista de Biología Tropical* 45: 1310-1317.
- Moreno, J. L., S. Licea & H. Santoyo. 1996. Diatomeas del Golfo de California. Universidad Autónoma de Baja California Sur, SEP-FOMES, PROMARCO. México. 272 p.
- Odate, T. & K. Imai. 2003. Seasonal variation in chlorophyll-specific growth and microzooplankton grazing of phytoplankton in Japanese coastal water. *Journal of Plankton Research* 25 (12): 1497-1505.
- Palomares-García, R., J. J. Bustillos-Guzmán & D. López-Cortés. 2006. Pigment-specific rates of phytoplankton growth and microzooplankton grazing in a subtropical lagoon. *Journal of Plankton Research* 28 (12): 1217-1232.
- Paranjape, M. A., R. J. Conover, G. C. Harding & N. J. Prowse. 1985. Micro- and macrozooplankton on the Nova Scotian Shelf in the prespring bloom period: a comparison of their resource utilization. *Journal Fisheries Aquatic Science* 42: 1484-1492.
- Paranjape, M. A. 1987. Grazing by microzooplankton in the eastern Canadian arctic in summer 1983. *Marine Ecology Progress Series* 40: 239-246.
- Parsons, T. R. & R. J. LeBrasseur. 1970. The availability of food to different trophic levels in the marine food chain. *In: J. H. Steele (Ed.). Marine foods chains. Oliver & Boyd, Edinburgh. pp. 325-343.*
- Putland, J. N. 2000. Microzooplankton herbivory and bacterivory in Newfoundland coastal waters during spring, summer and winter. *Journal of Plankton Research* 22: 253-277.

- Ramírez-Guillén, P. A. 1983. Sistemática, ecología y biogeografía de los crustáceos anomuros de Bahía Concepción, B.C.S. Tesis profesional, UANL 78 p.
- Revelante, N. & M. Gilmartin. 1983. Microzooplankton distribution in the northern Adriatic Sea with emphasis on the relative abundance of ciliated Protozoans. *Oceanológica Acta* 6: 407-415.
- Reyes-Salinas, A. 1994. Relación entre estructura hidrográfica y la abundancia, distribución y origen de diferentes expresiones de biomasa del seston orgánico en Bahía Concepción, Golfo de California. Tesis. UNAM. Campus Ixtacala. 53 p.
- Riley, G. A. 1956. Oceanography of Long Island Sound, 1952-1954. IX. Production and utilization of organic matter. *Bulletin Bingham Oceanography* 15: 324-341.
- Schiller, J. 1930. Cocolithineae. Kryptogamen-Flora von Deutschland, Osterreich und der Schweiz, Akademische Verlagsgesellschaft, Leipzig, 10: 89-273.
- Schiller, J. 1937. Dinoflagellatae (Peridineae) in monographischer Behandlung. 2.Teil, Lieferung 4. In Dr. L. Rabenhorst's Kryptogamen-Flora von Deutschland, Österreich und der Schweiz" Akademische Verlagsgesellschaft, Leipzig. 589 p.
- Sherr, E. B. & B. F. Sherr. 1992. Trophic roles of pelagic protists: phagotrophic flagellates as herbivores. *Archives für Hydrobiologie* 37: 165-172.
- Sherr, E. B. & B. F. Sherr. 1994. Bacterivory and herbivory: key roles of phagotrophic protists in pelagic food webs. Controls of the microbial loop: biotic factors. *Microbial Ecology* 28: 223-235.
- Smets, V. 1981. The annual cycle of the protozooplankton in Kiel Bight. *Marine Biology* 63: 1-11.
- Sournia, A. 1986. Atlas Du Phytoplankton Marine, Volume I. Introduction, Cyanophycées, Dictyochophycées, Dinophycées et Raphidophycées. Muséum National d'Historie-Naturelle et Centre National de la Recherche Scientifique. Éditions Du Centre National de la Recherche Scientifique 15, quai Anatole France 75700, Paris. 215 p.
- Stoecker, D. K., R. R. L. Guillard & R. M. Kavee. 1981. Selective predation by *Favella ehrenbergii* (Tintinnina) on and among dinoflagellates. *Biology Bulletin Marine Biology Laboratory* 160: 136-145.
- Strickland, J. D. H. & T. R. Parsons. 1972. A practical handbook of seawater analysis. *Bulletin of the Fisheries Research Board of Canada*, 167 p.
- Strom, S. L. & M. W. Strom. 1996. Microplankton growth, grazing and community structure in the northern gulf of Mexico. *Marine Ecology Progress Series* 130: 229-240.
- Strom, S. L. & N. A. Welschmeyer. 1991. Pigment-specific rates of phytoplankton growth and microzooplankton grazing in the open subarctic Pacific Ocean. *Limnology and Oceanography* 36: 50-63.
- Strom, S. L., M. A. Brainard, J. L. Holmes & M. B. Olson. 2001. Phytoplankton blooms are strongly impacted by microzooplankton grazing in coastal North Pacific Waters. *Marine Biology* 138: 355-368.
- Taylor, F. J. R. 1976. Dinoflagellates from the International Indian Ocean Expedition. A report on material collected by the R. V. "Anton Bruun" 1963-1964. *Bibliotheca Botany* 132: 1-234, Pl. 1-46.
- Taguchi, S. 1976. Microzooplankton and seston in Akkeshi Bay, Japan. *Hydrobiologia* 50: 195-204.
- Takahashi, M. & K. D. Hoskins. 1978. Winter conditions of marine plankton populations in Saanich Inlet, B. C., Canada. II. Microzooplankton. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 32: 27-37.
- Therriault-Bérard, L., M. Poulin & L. Bossé. 1999. Guide d'identification du phytoplankton marin de l'estuaire et du golfe du Saint-Laurent incluant également ceratins protozoaires. *Publication Spéciale Canadienne des Sciences Halieutiques et Aquatiques*. 387 p.
- Tomas, C. R. (Ed.) 1997. Identifying Marine Phytoplankton. Academic Press. 858 p.
- Utermöhl, H. 1958. Zur Vervollkommnung der quantitativen Phytoplankton-Methodik. *Mitteilungen der Internationalen Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie* 9: 1-38.
- VIDUSSI, F., H. CLAUSTRE, J. J. BUSTILLOS-GUZMÁN, C. CAILLEAU & J. C. MARTY. 1996. Determination of chlorophylls and carotenoids of marine phytoplankton: separation of chlorophyll a from divinyl-chlorophyll a and zeaxanthin from lutein. *Journal of Plankton Research* 18: 2377-2382.
- YAMAJI, I. 1984. Illustrations of the Marine Plankton of Japan. Hoikusha Pub. Co. Ltd. Japan. 573 p.

Recibido: 8 de enero de 2007

Aceptado: 21 de febrero de 2008

