



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL
CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS



DEPREDACIÓN SELECTIVA DE *Centropages furcatus* (COPEPODA:CALANOIDA) EN BAHÍA DE LA PAZ, B.C.S., MÉXICO

TESIS

**QUE PARA OBTENER EL GRADO DE
MAESTRO EN CIENCIAS
EN
MANEJO DE RECURSOS MARINOS**

PRESENTA

ARTURO NAVA TORALES

LA PAZ, B.C.S., NOVIEMBRE DE 2006



INSTITUTO POLITECNICO NACIONAL
SECRETARÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO
ACTA DE REVISION DE TESIS

En la Ciudad de La Paz, B.C.S., siendo las 11:00 horas del día 22 del mes de Septiembre del 2006 se reunieron los miembros de la Comisión Revisora de Tesis designada por el Colegio de Profesores de Estudios de Posgrado e Investigación de CICIMAR para examinar la tesis de grado titulada:

"DEPREDACIÓN SELECTIVA DE *Centropages furcatus* (COPEPODA:CALANOIDA)
EN LA BAHÍA DE LA PAZ, BAJA CALIFORNIA SUR, MÉXICO"

Presentada por el alumno:

NAVA Apellido paterno	TORALES materno	ARTURO nombre(s)							
		Con registro: <table border="1" style="display: inline-table;"><tr><td>B</td><td>0</td><td>4</td><td>1</td><td>1</td><td>9</td><td>9</td></tr></table>	B	0	4	1	1	9	9
B	0	4	1	1	9	9			

Aspirante al grado de:

MAESTRO EN CIENCIAS CON ESPECIALIDAD EN MANEJO DE RECURSOS MARINOS

Después de intercambiar opiniones los miembros de la Comisión manifestaron **SU APROBACION DE LA TESIS**, en virtud de que satisface los requisitos señalados por las disposiciones reglamentarias vigentes.

LA COMISION REVISORA

Director de tesis
PRIMER VOCAL

DR. SERGIO HERNÁNDEZ TRUJILLO

PRESIDENTE

DR. JAIME GÓMEZ GUTIÉRREZ

SECRETARIO

MC. ISMAEL GÁRATE LIZÁRRAGA

SEGUNDO VOCAL

MC. GUSTAVO DE LA CRUZ AGÜERO

TERCER VOCAL

DRA. MARTHA JEANNETTE HARO GARAY

EL PRESIDENTE DEL COLEGIO

DR. RAFAEL CERVANTES DUARTE





**INSTITUTO POLITECNICO NACIONAL
SECRETARÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO**

CARTA CESIÓN DE DERECHOS

En la Ciudad de La Paz, B.C.S., el día 27 del mes Octubre del año 2006, el (la) que suscribe ARTURO NAVA TORALES alumno(a) del Programa de MAESTRÍA EN CIENCIAS CON ESPECIALIDAD EN MANEJO DE RECURSOS MARINOS con número de registro B041199 adscrito al CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS manifiesta que es autor (a) intelectual del presente trabajo de tesis, bajo la dirección de: DR. SERGIO HERNÁNDEZ TRUJILLO y cede los derechos del trabajo titulado: "DEPREDACIÓN SELECTIVA DE *Centropages furcatus* (COPEPODA: CALANOIDA) EN LA BAHÍA DE LA PAZ, BAJA CALIFORNIA SUR, MÉXICO"

al Instituto Politécnico Nacional, para su difusión con fines académicos y de investigación.

Los usuarios de la información no deben reproducir el contenido textual, gráficas o datos del trabajo sin el permiso expreso del autor y/o director del trabajo. Este puede ser obtenido escribiendo a la siguiente dirección: arnava@ipn.mx strujil@ipn.mx

Si el permiso se otorga, el usuario deberá dar el agradecimiento correspondiente y citar la fuente del mismo.


ARTURO NAVA TORALES

nombre y firma

DEDICATORIA

A mi esposa

Rosa C. Saldivar Manriquez

A mis amados padres

Arturo Nava Jiménez

Juana Torales Fuentes

A mis hermanos

Ernesto Nava Torales

Luis Eduardo Nava Torales

AGRADECIMIENTOS

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por la beca de manutención otorgada para realizar mis estudios de maestría con número de registro 189599. A los proyectos de investigación institucionales CGPI con número de registro 20050363 y 20060472. Al Programa Institucional de Formación de Investigadores (PIFI) por los estímulos otorgados. A la fundación TELMEX por el equipo y el estímulo económico otorgado.

A mi esposa por su amor y apoyo incondicional y por aguantar mi difícil carácter.

A mi querida familia por su apoyo incondicional en cada uno de los proyectos que eh iniciado y porque siempre me han alentado a concluirlos.

A quienes me apoyaron de manera académica, técnica y logística; Dr. Sergio Hernández Trujillo, Dr. Jaime Gómez Gutierrez, Dra. Martha Haro Garay, M.C. Gustavo de La Cruz Agüero, M.C. Ismael Gárate Lizárraga, M.C. Ricardo Palomares García, Biól. Rocío Pacheco, M.C. José Reyes Alfonso, Dr. Gerardo Aceves Medina, M.C. Alejandro Zárate Villafranco, M.C. Gladis A. López Ibarra y practicamente todos los integrantes del departamento de Plancton y Ecología Marina del CICIMAR.

A mis compañeros y amigos del CICIMAR; Juan Manuel, Mariana Chávez, Pepe Diosdado, Shelley, Gill, Becky, Luis, Nidia, Julio, Eduardo, Rubén y a todos los que en este momento se me olvidaron, gracias por todo.

ÍNDICE

CONTENIDO	PÁGINA
GLOSARIO	VI
RELACIÓN DE TABLAS	VIII
RELACIÓN DE FIGURAS	IX
RESUMEN	XII
ABSTRACT	XIII
1. INTRODUCCIÓN	1
2. ANTECEDENTES	3
3. OBJETIVOS	7
4. MATERIAL Y MÉTODO	8
4.1. Recolección de muestras y registro de variables ambientales	8
4.2. Análisis y estandarización de la abundancia de microplancton y mesozooplancton	9
4.3. Experimentos de depredación y estimación de la tasa de depredación de <i>Centropages furcatus</i>	10
4.4. Estimación de la selectividad (Índice de Pearré) de <i>Centropages furcatus</i> sobre nauplios y tintínidos	12
4.5. Estimación del impacto potencial depredador de <i>Centropages furcatus</i> sobre nauplios y tintínidos	13
4.6. Análisis estadísticos	14
5. RESULTADOS	15
5.1. Temperatura superficial del mar	15
5.2. Composición y abundancia de microplancton en el medio natural	16
5.3. Composición y abundancia de mesozooplancton en el medio	20

natural	
5.4. Tasa de depredación	26
5.5. Experimento de saciedad	28
5.6. Selectividad (Índice de Pearré)	29
5.7. Impacto potencial depredador (IPD)	31
6. DISCUSIÓN	33
7. CONCLUSIONES	43
8. RECOMENDACIONES	44
9. LITERATURA CITADA	45

GLOSARIO

- Ácidos grasos polinsaturados: Son ácidos grasos cuya cadena hidrocarbonada contiene dos o más enlaces dobles (Diccionario Esencial de las Ciencias, 2000).
- Ácidos grasos: Moléculas orgánicas que poseen una cadena hidrocarbonada larga con un grupo carboxilo terminal (Diccionario Esencial de las Ciencias, 2000).
- Depredación selectiva. Habilidad de los animales para ingerir de manera diferencial o evitar algún tipo de alimento (Omori e Ikeda, 1992).
- Depredación: Relación interespecífica que se establece entre dos individuos en la que uno provoca la muerte y devora al otro (Krebs, 1985).
- Fitoplancton: Porción vegetal del plancton; la comunidad de plantas en aguas marinas y dulces que flota libremente en ellas e incluye numerosas especies de algas (Krebs, 1985).
- Holoplancton: Organismos que forman parte de la comunidad planctónica durante todo su ciclo de vida (Omori e Ikeda, 1992).
- Impacto potencial depredador: Es una medida de la probable incidencia que puede tener un depredador(es) sobre una población(es) debido a su acción depredadora (Mullin *et al.* 1975; Uye, 2003).
- Lóriga. Caparazón o coraza transparente que cubre la célula de algunos ciliados (Capriulo *et al.* 1991).
- Marea semidiurna: Aquélla en la que se producen dos pleamares y dos bajamares cada día con una desigualdad relativamente pequeña entre sus alturas (Bidart-Jiménez, 1992).
- Meroplancton: Organismos que pasan solo una parte de su ciclo de vida en la comunidad planctónica (Omori e Ikeda, 1992).
- Microplancton: Comunidad planctónica que incluye organismos cuyo tamaño esta entre 20 y 200 μm (Dussart, 1965; Omori e Ikeda, 1992).
- Nanoplancton: Comunidad planctónica que incluye organismos cuyo tamaño se encuentra entre 2 y 20 μm (Dussart, 1965; Omori e Ikeda, 1992).
- Nauplio de copépodo: Estadio larval de un copépodo, con un par de antenas, antenulas, mandíbulas y cuerpo ovoide. Exhiben usualmente seis estadios naupliares antes de la muda metamórfica a primer copépodito (Hulsemann,

1996).

Plancton: Es una comunidad que incluye plantas y animales acuáticos, los cuales se caracterizan porque su movilidad es insuficiente para contrarrestar la fuerza de las corrientes y vencer el sentido de éstas (Omori e Ikeda, 1992).

Presa: Es el individuo objetivo del depredador el cual puede ser animal o vegetal (Krebs, 1985).

Tasa de aclaración: Volumen de agua a partir del cual las partículas de alimento han sido removidas completamente de él por unidad de tiempo, la cual suele ser una hora o un día (Omori e Ikeda, 1992).

Tasa de depredación: Número de presas comidas por animal por una unidad de tiempo, la cual suele ser una hora o un día. Esta unidad puede ser usada para zooplancton carnívoro, aunque algunas veces se puede usar para pastoreadores, como los depredadores de algas (Omori e Ikeda, 1992).

Ultraplancton: Comunidad planctónica que incluye organismos cuyo tamaño es menor a 2 μm (Dussart, 1965; Omori e Ikeda, 1992).

Zooplancton: Comunidad planctónica conformada por una amplia variedad de seres; incluidos estadios larvarios, juveniles y adultos, de casi todos los taxa de la escala zoológica (Gasca y Suárez-Morales, 1996).

RELACIÓN DE TABLAS

LEYENDA:	PÁGINA:
Tabla 1. Abundancia relativa de los grupos del microplancton (20-200 μm) en el ambiente natural.	18
Tabla 2. Abundancia relativa de los grupos del mesozooplancton (red de 333 μm) en el ambiente natural.	22
Tabla 3. Abundancia relativa de las especies de copépodos en el ambiente natural.	24
Tabla 4. Análisis de variancia (Tipo III) de la tasa de depredación de <i>Centropages furcatus</i> sobre nauplios y tintínidos ($\alpha = 0.05$). S.C. = suma de cuadrados, g.l. = grados de libertad, C.M. = cuadrado medio, R.V. = razón de varianza.	28
Tabla 5. Análisis de variancia (Tipo III) de la selectividad (Índice de Pearné) de <i>Centropages furcatus</i> sobre nauplios y tintínidos ($\alpha = 0.05$). Significado de abreviaturas igual que en tabla 4.	30
Tabla 6. Análisis de variancia (Tipo III) del impacto potencial depredador de <i>Centropages furcatus</i> sobre nauplios y tintínidos ($\alpha = 0.05$). Significado de abreviaturas igual que en tabla 4.	32
Tabla 7. Tasas de depredación ($d = \text{ind}\cdot\text{copépedo}^{-1}\cdot\text{día}^{-1}$) y aclaramiento ($a = \text{ml}\cdot\text{copépedo}^{-1}\cdot\text{día}^{-1}$) de algunas especies de copépodos frente a nauplios de copépedo (n) y ciliados (c).	36

RELACIÓN DE FIGURAS

LEYENDA:	PÁGINA:
Figura 1. <i>Centropages furcatus</i> (Dana, 1849).	5
Figura 2. Localización de la estación de muestreo, 24° 14' de latitud norte y 110° 19' de longitud oeste, en Bahía de La Paz, Baja California Sur, México.	8
Figura 3. Diseño experimental: BE = Botella experimental (1000ml), BE1 = Réplica uno (1000ml), BE2 = Réplica dos (1000ml), CA = Concentración A (20 nauplios + 20 tintinidos·L ⁻¹), CB = Concentración B (30 nauplios + 30 tintinidos·L ⁻¹) y CC = Concentración C (40 nauplios + 40 tintinidos·L ⁻¹).	11
Figura 4. Variación de la temperatura superficial del mar: a) diaria y b) estacional (2003- 2004). Medias de 9 réplicas; barras de error: ± desviación estándar.	15
Figura 5. Variación de la biomasa de microplancton a) diaria, b) estacional; medias de 18 réplicas (otoño) y de 9 réplicas (invierno, primavera y verano), barras de error: ± desviación estándar, c) contra la temperatura superficial del mar.	16
Figura 6. Variación de la abundancia total de microplancton a) diaria, b) estacional; medias de 18 réplicas (otoño) y de 9 réplicas (invierno, primavera y verano), barras de error: ± desviación estándar, c) contra la temperatura superficial del mar.	17
Figura 7. Abundancia de los grupos del microplancton. Medias de 9 muestras; barras de error: ± desviación estándar.	19
Figura 8. Variación de la biomasa de mesozooplancton a) diaria, b) estacional; medias de 18 réplicas (otoño) y de 9 réplicas (invierno, primavera y verano), barras de error: ± desviación estándar, c) contra la temperatura superficial del mar.	20
Figura 9. Variación de la abundancia de mesozooplancton a) diaria, b) estacional; medias de 18 réplicas (otoño) y de 9 réplicas (invierno, primavera y verano), barras de error: ± desviación estándar, c) contra la temperatura superficial del mar.	21
Figura 10.	

Abundancia de las especies de copépodos en; a) octubre de 2003, b) diciembre de 2003, c) febrero de 2004, d) junio de 2004 y e) agosto de 2004. Medias de 9 muestras; barras de error: \pm desviación estándar.

- Figura 10. Abundancia de los grupos del mesozooplancton. Medias de 9 muestras; barras de error: \pm desviación estándar. 23
- Figura 11. Abundancia de las especies de copépodos. Medias de 9 muestras; barras de error: \pm desviación estándar. 25
- Figura 12. Izquierda: tasa de depredación integrada de *Centropages furcatus* sobre nauplios y tintínidos. Medias de 9 replicas, barras de error: \pm desviación estándar. Derecha: tasa de depredación de *Centropages furcatus* en tres concentraciones distintas de nauplios y tintínidos. Medias de 27 replicas, barras de error: \pm desviación estándar. Tintínidos: círculos vacíos, Nauplios de copépodo: círculos llenos. 26
- Figura 13. Temperatura superficial del mar en función de la tasa de depredación de *Centropages furcatus* frente a a) tintínidos y b) nauplios de copépodo. c) Variación estacional de la tasa de depredación. Medias de 162 réplicas (otoño) y de 81 réplicas (invierno, primavera y verano); Barras de error: \pm desviación estándar. 27
- Figura 14. Relación funcional entre la tasa de depredación de *Centropages furcatus* y la concentración de nauplios de copépodo y tintínidos, aproximada mediante función logística. 28
- Figura 15. Variación diaria de la Selectividad (C varía de -1 a +1; un valor negativo indica selección negativa, un valor de cero indica alimentación aleatoria y un valor positivo indica selección positiva; Pearné, 1982) de *Centropages furcatus* sobre nauplios y tintínidos. 29
- Figura 16. Temperatura superficial del mar en función de la selectividad (Pearné, 1982) de *Centropages furcatus* en a) tintínidos y b) nauplios de copépodo, c) variación estacional del impacto potencial depredador de *C. furcatus* sobre tintínidos y 30

nauplios de copépodo; medias de 18 réplicas (otoño) y de 9 réplicas (invierno, primavera y verano), Barras de error: \pm desviación estándar.

- Figura 17. Variación diaria del Impacto Potencial Depredador de *Centropages furcatus* frente a nauplios y tintínidos. 31
- Figura 18. Temperatura superficial en función del impacto potencial depredador de *Centropages furcatus* en a) tintínidos y b) nauplios de copépodo, c) variación estacional del impacto potencial de *Centropages furcatus* sobre tintínidos y nauplios de copépodo; medias de 18 réplicas (otoño) y de 9 réplicas (invierno, primavera y verano), Barras de error: \pm desviación estándar. 32
- Figura 19. Temperatura superficial del mar en función de la abundancia de a) tintínidos, b) nauplios de copépodo y c) *Centropages furcatus*. 33

Resumen. El microzooplancton es un componente muy importante en la dieta de los copépodos calanoideos, que por su tamaño (entre 20 y 200 μm) y sus altas tasas metabólicas puede actuar en conjunto como un depredador tope dentro de las tramas tróficas microbiales, facilitando el reciclaje de carbono y la transferencia de energía hacia los niveles tróficos superiores del ecosistema pelágico. En este trabajo se determinó experimentalmente la tasa de depredación, la selectividad y el Impacto potencial depredador del copépodo calanoideo *Centropages furcatus* sobre dos de los mayores componentes en biomasa del microzooplancton: los tintínidos y los nauplios de copépodo. Éstos fueron recolectados mediante arrastres superficiales con redes de 333 μm y 54 μm de luz de malla, respectivamente. El diseño experimental consistió en colocar hembras adultas de *C. furcatus* mas una mezcla de ambas presas (1:1) en tres concentraciones distintas (20+20, 30+30 y 40+40) manteniendo la temperatura registrada al momento de la recolecta. *C. furcatus* depredó en promedio 5.5 ± 0.35 tintínidos·hembra⁻¹·día⁻¹ y 4.4 ± 0.88 nauplios·hembra⁻¹·día⁻¹. Las tasas de depredación se incrementaron proporcionalmente con la concentración de las presas: 3.8, 5.7 y 7.5 tintínidos·hembra⁻¹·día⁻¹ y 2.9, 4.8 y 6.0 nauplios·hembra⁻¹·día⁻¹, en las concentraciones 20, 30 y 40 presas·L⁻¹, respectivamente. El índice de selectividad fue más alto en tintínidos ($C = 0.20 \pm 0.01$) que en los nauplios de copépodo ($C = 0.16 \pm 0.01$). El impacto potencial depredador también fue más alto en tintínidos (278.21 ± 166.84 presas·hembra⁻¹·día⁻¹·m⁻³) que en los nauplios de copépodo (205.53 ± 119.06 presas·hembra⁻¹·día⁻¹·m⁻³). La depredación, la selectividad y el impacto siempre fueron más altos en tintínidos que en los nauplios de copépodo, posiblemente por su alto valor nutricional y su escasa habilidad para escapar de los depredadores.

Palabras clave: *Centropages furcatus*, Calanoida, depredación selectiva, mesozooplancton, microzooplancton.

Abstract. Microzooplankton is a very important component in the diet of the copepods calanoids and due to their size (between 20 and 200 μm) and high metabolic rates is considered as top predator in the microbial trophic webs, facilitating the carbon recycling and the transference of energy towards the higher trophic levels of the pelagic ecosystem. In this work the rate of predation was determined experimentally, the selectivity and the potential predator impact of copepod calanoid *Centropages furcatus* on biomass of tintinnids and copepods nauplii. Both were collected by means of superficial plankton net with mesh size of 333 μm and 54 μm . The experimental design consisted in sort adult females of *C. furcatus* and placed with a mixture of preys (1:1) at three different concentrations (20+20, 30+30 and 40+40) maintaining the sampling station temperature recorded at the collect time. *C. furcatus* predated 5.5 ± 0.35 tintinnids $\cdot\text{female}^{-1}\cdot\text{day}^{-1}$ and 4.4 ± 0.88 naupliis $\cdot\text{female}^{-1}\cdot\text{day}^{-1}$. The rates of predation were increased proportionally with the increase of the concentration of the preys: 3.8, 5.7 and 7.5 tintinnids $\cdot\text{female}^{-1}\cdot\text{day}^{-1}$ and 2.9, 4.8 and 6.0 nauplios $\cdot\text{female}^{-1}\cdot\text{day}^{-1}$, in concentrations 20, 30 and 40 prey $\cdot\text{L}^{-1}$, respectively. The selectivity index was higher for tintinnids ($C = 0.20 \pm 0.01$) compared to nauplii ($C = 0.16 \pm 0.01$). The potential predator impact was higher for tintinnids (278.21 ± 166.84 prey $\cdot\text{female}^{-1}\cdot\text{day}^{-1}\cdot\text{m}^{-3}$) compared to copepod nauplii (205.53 ± 119.06 prey $\cdot\text{female}^{-1}\cdot\text{day}^{-1}\cdot\text{m}^{-3}$). The predation, the selectivity and the predator impact were consistently higher to tintinnids by which can be due to its high nutritional value and the reduced ability to escape from predators.

Key words: *Centropages furcatus*, Calanoid, selective predation, mesozooplankton, microzooplankton.

1. INTRODUCCIÓN

Los copépodos junto con los insectos son probablemente los metazoarios más abundantes en el planeta (Raymont, 1980) y hasta hace unos veinte años eran considerados los principales procesadores de la materia orgánica fijada fotosintéticamente (Tsuda *et al.* 1989; Bradford-Grieve *et al.* 1998; Calbet & Landry, 1999; Sautor *et al.* 2000). Sin embargo, mediante el análisis de sus estructuras bucales (Anraku & Omori, 1963), de su contenido estomacal (Turner, 1991; Øresland & Ward, 1993) y de lo observado en experimentos de alimentación con diferentes presas (Landry, 1981; Stoecker & Egloff, 1987; Gifford, 1993a; Fessenden & Cowles, 1994; Wiadnyana & Rassoulzadegan, 1989; Conley & Turner, 1985; Paffenhöfer & Knowles, 1980) se ha podido constatar que los copépodos no siempre son los principales procesadores de la materia orgánica fijada fotosintéticamente pues su dieta no se compone exclusivamente de fitoplancton, sino que además pueden consumir microzooplancton. Lo cual ha ampliado la concepción del espectro de hábitos alimentarios de éstos crustáceos y ha modificado el concepto clásico de las redes tróficas marinas: diatomeas-copépodos-peces (Pomeroy, 1974; Azam *et al.* 1983; Cushing, 1989).

El microzooplancton es un grupo inconspicuo, taxonómicamente diverso, constituido por protozoarios y micrometazoarios tanto meroplanctónicos como holoplanctónicos cuyo tamaño oscila entre los 20 y 200 μm (Dussart, 1965) cuya biomasa es usualmente menor que la del mesozooplancton (entre 200 y 2000 μm) y el macrozooplancton (mayores a 2000 μm) por lo que tradicionalmente ha recibido poca atención (Landry & Hassett, 1982). Sin embargo, debido a su pequeño tamaño corporal el microzooplancton posee altas tasas fisiológicas específicas, como respiración, excreción, crecimiento y alimentación (Zeuthen, 1947; Johannes, 1964; Fenchel, 1974; Heinbokel, 1978), que le permiten actuar en conjunto como una comunidad depredadora dentro de las tramas tróficas microbiales (Sherr & Sherr, 2002; Calbet & Landry, 2004) y explotar partículas de tamaño pequeño como el nanoplancton (entre 2 y 20 μm) y el ultraplancton (menores a 2 μm), las cuales no suelen ser utilizadas eficientemente por los grandes consumidores (Beers & Stewart, 1967; Parsons & LeBrasseur, 1970; Berk *et al.* 1977).

El microzooplancton posee el tamaño adecuado para ser ingerido por los

copépodos lo que facilita el enlace entre el circuito microbiano y la red trófica clásica (Sherr *et al.* 1986; Gifford, 1991). Esto ha llevado a plantear teóricamente que el microzooplancton puede ser un componente muy importante en la dieta de copépodos de ecosistemas oligotróficos, donde la producción autotrófica es baja y confinada a células demasiado pequeñas raramente consumidas por los copépodos (Nival & Nival, 1976; Berggreen *et al.* 1988; Dam *et al.* 1995; Calbet & Landry, 1999), originando que frecuentemente se recurra a ésta interacción trófica del microzooplancton para explicar la aparente falta de relación entre las tasas de producción de los copépodos y la abundancia de fitoplancton (Saiz *et al.* 1999; Calbet *et al.* 2002).

La depredación y la disponibilidad de alimento son probablemente los factores biológicos más importantes que influyen la producción del zooplancton en los ecosistemas acuáticos, pues determina hasta que punto un animal puede crecer y producir descendencia viable (Landry, 1978b; Ohman, 1988; Kimmerer, 1991). Su cuantificación es importante si se quiere tener una mejor comprensión del reciclaje de carbono y de la transferencia de energía desde los niveles tróficos más bajos hasta los niveles tróficos más altos del ecosistema pelágico.

Con el propósito de tener un mayor conocimiento de los hábitos alimentarios de los copépodos calanoideos y una mejor comprensión de la estructura y funcionamiento de las tramas tróficas pelágicas, en éste trabajo y por primera vez se estimaron experimentalmente las tasas de depredación, la selectividad y el impacto potencial depredador del copépodo calanoideo *Centropages furcatus* (Fig. 1) sobre dos de los mayores componentes en biomasa de la comunidad microzooplanctónica del ecosistema pelágico; los tintínidos y los nauplios de copépodo (Ito & Taniguchi, 2001; Balkis, 2004). Todos obtenidos de una estación fija ubicada en la Bahía de La Paz, B.C.S., México.

A partir de los resultados de ésta primera estimación experimental de las tasas de depredación, la selectividad (Parré, 1982) y el impacto potencial depredador de *Centropages furcatus* frente a tintínidos y nauplios de copépodo en La Bahía de La Paz, B.C.S., México, se concluyó que éste copépodo depredaría selectivamente e impactaría potencialmente a los tintínidos en mayor medida que a los nauplios de copépodo.

2. ANTECEDENTES

A nivel mundial el número de trabajos relacionados a aspectos de depredación con copépodos calanoideos es muy amplio y variado, sin embargo en México éste muy reducido y se limita únicamente al de Cruz-Hernández (2006), quien estimó experimentalmente el cambio temporal de la tasa de depredación de copépodos del género *Labidocera* sp. alimentados con nauplios de copépodo. De manera que los trabajos de depredación relacionados específicamente con copépodos del género *Centropages* sp. en nuestro país prácticamente son nulos.

Se tiene conocimiento de que los copépodos del género *Centropages* sp. son omnívoros (Tiselius, 1989) y un componente importante de la comunidad planctónica, pues pueden ejercer control en la dinámica de las poblaciones de otras especies de copépodos y de peces, mediante la depredación de sus huevos y sus estadios larvales (Turner *et al.* 1985; Sell *et al.* 2001; Davis, 1987; Turner, 1987).

Por ejemplo, Conley & Turner (1985) alimentaron al copépodo *Centropages hamatus* con fitoplancton y nauplios de copépodo, encontrando que por momentos *C. hamatus* es más herbívoro que carnívoro y que a veces es más carnívoro que herbívoro, además observaron que las tasas de ingestión se incrementaron de manera proporcional a la concentración del alimento y la temperatura.

En otro estudio realizado por Fessenden & Cowles (1994) donde el principal objetivo era determinar la importancia de los ciliados como presas para el copépodo *C. abdominalis* en un sistema frecuentemente dominado por diatomeas, encontraron tasas de aclaramiento mayores sobre ciliados, las cuales fueron superadas sólo en periodos de surgencias, cuando ocurre el florecimiento de diatomeas.

Por su parte, Wiadnyana & Rassoulzadegan (1989) alimentaron con mezclas de diatomeas, dinoflagelados y ciliados a los copépodos calanoideos *Acartia clausi* y *C. typicus*. Al primero de ellos se le ofreció una mezcla equiproporcional de ciliados + dinoflagelados y otra de ciliados + diatomeas, al segundo se le alimento solo con la primera mezcla (ciliados + dinoflagelados). Encontraron que ambos copépodos consumieron en mayor medida a los ciliados

indicando además que éste consumo siempre fue máximo al inicio de todos los experimentos y bastante constante a lo largo de los mismos, lo cual no ocurrió con los dinoflagelados y las diatomeas, pues las tasas de alimentación hacia éstas últimas presas fueron más variables tanto al inicio como a lo largo de los experimentos.

Berk *et al.* (1977) encontraron que el copépodo *Eurytemora affinis* es capaz de ingerir al ciliado *Uronema nigricans* a tasas que van desde los 700 ciliados a los 5700 ciliados·copépodo⁻¹·día⁻¹. Así mismo Stoecker & Sanders (1985) alimentaron a *Acartia tonsa* con el dinoflagelado *Heterocapsa triquetra* y con tintínidos del género *Favella* sp., y encontraron que *A. tonsa* ingiere preferentemente tintínidos a tasas de alrededor de 132 ciliados·copépodo⁻¹·día⁻¹, incluso cuando el dinoflagelado es más abundante que el tintínido, al menos en términos de carbono y nitrógeno.

Hernández-Trujillo & Álvarez-Silva (1999) ofrecieron de forma separada y combinada nauplios de copépodo y tintínidos al copépodo *Corycaeus giesbrechti*, y observaron que en el primer caso *C. giesbrechti* consumió preferentemente tintínidos manteniendo un porcentaje de consumo siempre superior al 30% mientras que el de los nauplios solo fue del 4 al 22%, y aunque en el segundo caso el copépodo disminuyó su consumo sobre ambas presas, éste siempre fue mayor hacia los tintínidos (>27%) y menor hacia los nauplios (<5%).

Calbet & Saiz (2005) encontraron que los ciliados son un componente importante en la dieta de los copépodos e independiente al peso corporal del copépodo y que tal importancia se incrementa proporcionalmente con el grado de oligotrofia del ecosistema. Atkinson (1995) comparó las tasas de aclaramiento; de los copépodos *Oithona* sp., *Metridia gerlachei* y *Calanoides acutus*, de células de tamaño y forma similar móviles (nanoflagelados, dinoflagelados y ciliados) y no móviles (diatomeas), encontrando que los tres consumieron células móviles en mayor grado. Sheldon *et al.* (1986) observaron una preferencia del copépodo *Euterpina acutifrons* por un ciliado oligotrico sobre diatomeas y dinoflagelados.

El único estudio de depredación con *Centropages furcatus* es el de Paffenhöfer & Knowles (1980), quienes alimentaron con nauplios de copépodo y diatomeas a hembras adultas de *C. furcatus*, encontrado por un lado que éste copépodo es omnívoro, aunque con una particular preferencia carnívora con una ingestión diaria del 17.2% y 4.4% de su peso corporal con nauplios y diatomeas,

respectivamente.

En éste presente trabajo se utilizó como depredador a *Centropages furcatus* (Fig. 1), el cual es un copépodo calanoideo con altas tasas de fecundación que habita aguas costeras y neríticas tropicales (Fleminger, 1964; Gómez-Gutiérrez *et al.* 1999). En la Bahía de La Paz es un habitante común y temporalmente abundante (Palomares-García *et al.* 2003). Es omnívoro con una gran tendencia a la carnivoría y un sensible sistema mecanoreceptor (Anraku & Omori, 1963; Paffenhöfer & Knowles, 1980; Conley & Turner, 1985; Turner, 1987; Kleppel, 1993; Slater & Hopcroft, 2005). Es considerado un depredador de comportamiento acechador que alterna periodos de desplazamiento continuo con movimientos de salto y hundimiento, seguidos de inmovilidad. Además, los apéndices que emplea para alimentarse los bate de forma ocasional por lo que crea corrientes relativamente suaves, difíciles de percibir por sus presas habituales (Gauld, 1966).

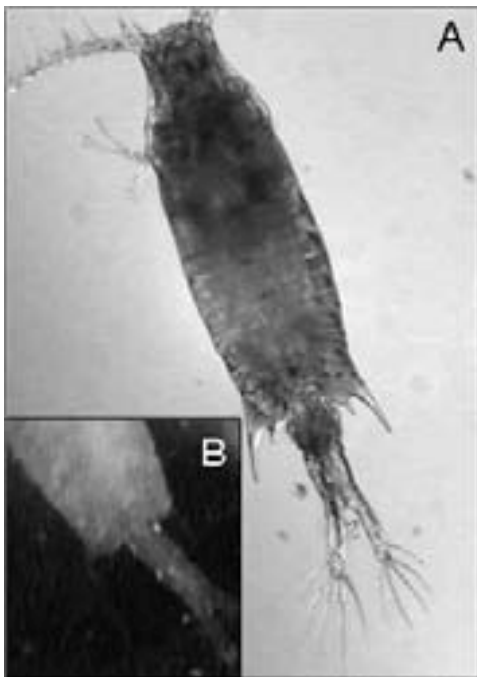


Figura 1. *Centropages furcatus* (Dana, 1849).

Hembra: **A)** vista dorsal, cefalotórax angosto con el borde anterior plano. Ojo ventral fuertemente proyectado y pigmentado. Quinto somita torácico simétrico, proyectado en punta posterolateralmente; con una pequeña espina sobre el borde interno redondeado en la base de las proyecciones. Somita genital proyectado en lóbulos triangulares a cada lado y en un lóbulo ventral redondeado sobre el lado derecho. Somita anal dos veces más largo que el somita precedente. Rama caudal derecha ligeramente más larga y más ancha que la izquierda. Primeras antenas ligeramente más largas que el cuerpo; márgenes anteriores de los segmentos primero, segundo y quinto, proyectados en dientes agudos. Longitud: 1.6-1.7 mm. Macho: **B)** abdomen vista dorsal, características generales del cuerpo y apéndices como las descritas para la hembra, excepto que los segmentos;

decimoquinto y decimosexto de la primera antena son prensiles, con dientes muy pequeños sobre el margen anterior. Longitud: 1.2-1.3mm (Palomares-García *et al.* 1998).

Las presas empleadas en nuestros experimentos de depredación fueron tintínidos de los géneros *Favela* sp. y *Tintinnopsis* sp. (longitudes promedio de

200 μm y 52 μm , respectivamente) ambos con velocidades de natación promedio aproximada de $0.33 \text{ mm}\cdot\text{s}^{-1}$ (Capriulo & Carpenter, 1983; Broglio *et al.* 2001) y nauplios de copépodo de los géneros *Acartia* sp., *Paracalanus* sp. y *Calanus* sp. (longitudes promedio de 171 μm , 183 μm y 373 μm , respectivamente) éstos últimos muestran una amplia variedad en sus patrones de comportamiento y velocidades de natación que van desde $1.50 \text{ mm}\cdot\text{s}^{-1}$ a $14.28 \text{ mm}\cdot\text{s}^{-1}$ (Landry, 1978a; Titelman, 2001; Titelman & Kiorboe, 2003a; Titelman & Kiorboe, 2003b).

Los autores de los trabajos citados anteriormente frecuentemente recurrieron a la movilidad y a la concentración de las presas como los factores que más influyeron en la selección de éstas, lo cual no es extraño si recordamos que los copépodos pueden localizar a sus presas potenciales mediante estímulos mecánicos y a través de señales químicas (Alcaráz *et al.* 1980; Strickler, 1982; Price *et al.* 1983; Paffenhöfer & Van Sant, 1985).

De manera que partiendo de éste marco conceptual se planteó la hipótesis: que debido al sensible mecanismo mecanorreceptor de detección de presas de *C. furcatus*; las tasas de depredación serán más altas frente a las presas con mayor movilidad y que la depredación se incrementara proporcionalmente con la concentración de las mismas.

3. OBJETIVOS

3.1. Objetivo general

Determinar experimentalmente las tasas de depredación y la selectividad del copépodo calanoideo *Centropages furcatus* utilizando tres distintas concentraciones de ciliados tintínidos y nauplios de copépodo, recolectados en una estación ubicada en el sureste de la Bahía de La Paz, B.C.S., México.

3.1.1. Objetivos particulares

1. Determinar si existen diferencias en las tasas de depredación entre las dos presas, entre las tres concentraciones en que éstas fueron suministradas, entre días y entre las distintas épocas del periodo de estudio.
2. Estimar la abundancia de *C. furcatus*, nauplios y tintinidos en la estación de muestreo.
3. Estimar la selectividad de *C. furcatus* sobre nauplios y tintínidos.
4. Estimar el impacto potencial depredador (IPD) de *C. furcatus* sobre los nauplios y los tintínidos durante el periodo de estudio.

4. MATERIAL Y MÉTODO

4.1. Recolección de muestras y registro de variables ambientales

Se obtuvieron muestras y organismos vivos a partir de una sola estación de muestreo, la cual se localiza en las coordenadas $24^{\circ} 14' N$ y $110^{\circ} 19' O$, en las proximidades de Punta Prieta, al sureste de la Bahía de La Paz, Baja California Sur, México, (Fig. 2).

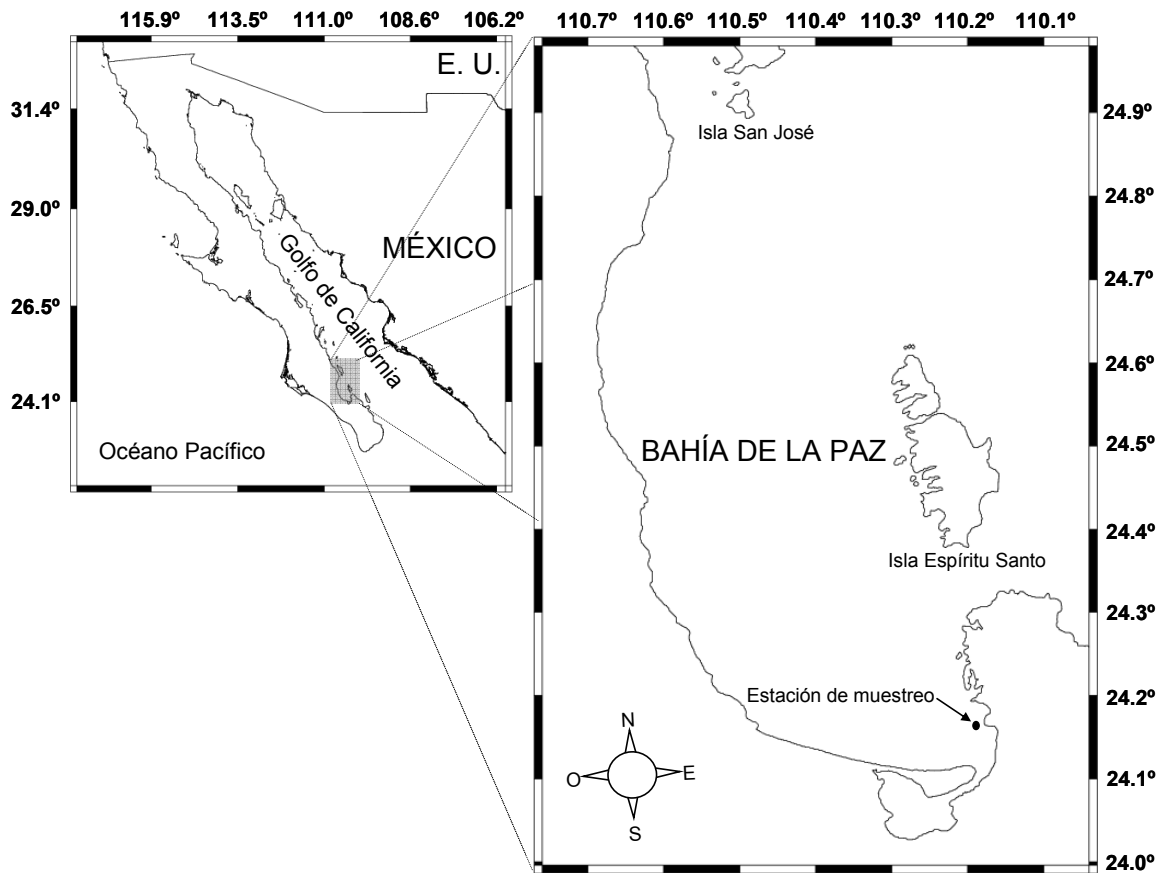


Figura 2. Localización de la estación de muestreo, $24^{\circ} 14'$ de latitud norte y $110^{\circ} 19'$ de longitud oeste, en Bahía de La Paz, Baja California Sur, México.

El clima de la región es de tipo árido o desértico con una temperatura media anual de $23.5^{\circ}C$ (García, 1988), con mínimos de $2-8^{\circ}C$ durante los meses de diciembre y febrero, y máximos de 40 a $43^{\circ}C$ entre los meses de junio y agosto (Espinoza-Ávalos, 1979; Jiménez-Quiroz, 1991). Se presenta una época de sequía prolongada y un régimen de lluvias en verano, la precipitación pluvial total

anual es de 219.7 mm y la evaporación total anual es de 2387.2 mm (Secretaría de Marina, 1979). El aporte de aguas continentales es debido a las descargas residuales de las poblaciones aledañas, principalmente de la ciudad de La Paz y el transporte de sedimento fluvial durante la época de lluvias y huracanes. Los vientos dominantes provienen del noroeste de noviembre a marzo y del suroeste de abril a agosto (Morales & Cabrera-Muro, 1982), con mareas semidiurnas.

Durante nueve días consecutivos en cada uno de los meses de muestreo seleccionados; octubre y diciembre de 2003 y febrero, junio y agosto de 2004, se recolectó entre las 06:30 y 09:00 hrs, mesozooplancton (200-2000 μm) y microplancton (20-200 μm) con redes cónicas estándar de 333 μm (diámetro en la boca de 60 cm y equipada con flujómetro) y 54 μm (diámetro en la boca de 30 cm) de luz de malla, respectivamente.

Ambas redes se arrastraron superficialmente y de forma alternada durante 5 minutos a una velocidad aproximada de 4.5 nudos. La muestra recolectada con el primer arrastre se preservó en formol al 4% neutralizado con borato de sodio siguiendo el procedimiento de Smith & Richardson (1979). Los siguientes tres o hasta cinco arrastres se realizaron para capturar mesozooplancton y microplancton vivo, los cuáles fueron concentrados por separado en contenedores térmicamente aislados y trasladados cuidadosamente al laboratorio. El material preservado se empleó para los análisis de la abundancia y el material vivo se utilizó en los experimentos de depredación.

Adicionalmente de la misma estación de muestreo se recolectaron 20 litros de agua de mar y se filtraron en el laboratorio mediante filtros G/GF Whatman con poro de 0.7 μm . Se midió la temperatura superficial del mar con un termómetro de cubeta.

4.2. Análisis y estandarización de la abundancia de mesozooplancton y microplancton

Se estimó la abundancia de la biomasa zooplanctónica mediante el método de volumen desplazado (Stedman, 1976). La separación, identificación, conteo y estandarización de la abundancia de los grupos planctónicos se llevó a cabo en el Departamento de Plancton y Ecología Marina del Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas del Instituto Politécnico Nacional. Para llevar a cabo el análisis

cuantitativo de las muestras se obtuvo una submuestra, o alícuota, de 15 ml mediante el uso de una pipeta tipo Stempel de 5 ml. Este volumen representó, en promedio, el 25% del total de cada una de las muestras, lo cual se asumió como representativo de la muestra (Díaz, 1976). De ésta submuestra se separaron, identificaron (Smith & Johnson, 1996; Palomares-García *et al.* 1998; Bradford-Grieve, 1999) y contaron a todos los organismos de cada grupo del zooplancton con ayuda del microscopio estereoscópico Carl Zeiss. El material recolectado con la red de 54 µm se contó en una cámara Sidwick-Rafter (1.09 ml) empleando un microscopio invertido Carl Zeiss.

La abundancia se estimó mediante su estandarización a número de organismos por 1 m³, de acuerdo a la siguiente fórmula (Smith & Richardson, 1979):

$$N_i = 1 \left(\frac{Nm}{V_f} \right)$$

donde:

N_i = Es el número de organismos en 1 m³

Nm = Es el número de organismos en la muestra

V_f = Es el volumen de agua filtrado por la red en m³

4.3. Experimentos de depredación y estimación de la tasa de depredación de *Centropages furcatus*

La experimentación se llevó a cabo en el laboratorio del Departamento de Plancton y Ecología Marina del Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas del Instituto Politécnico Nacional. Cada día en el laboratorio se separó del mesozooplancton a 45 hembras adultas vivas de *Centropages furcatus* y se colocaron en cajas de Petri con agua de mar previamente filtrada y se dejaron en aclimatación durante cuatro ó seis horas, mientras tanto y por su frecuencia de aparición constante a lo largo de todo el periodo de estudio, con pipeta Pasteur se separaron del microplancton a 270 nauplios de copépodo vivos pertenecientes a los géneros *Acartia* sp., *Paracalanus* sp. y *Calanus* sp. y a 270 tintínidos vivos de los

géneros *Favela* sp. y *Tintinnopsis* sp.

El diseño experimental consistió en ofrecer ambas presas en tres concentraciones distintas y por triplicado, lo que sumó 9 botellas experimentales de 1000 ml cada una, en las que se colocaron cinco hembras de *C. furcatus*, mas una mezcla (1:1) de nauplios de copépodo y tintínidos en tres concentraciones distintas 40 (20 nauplios de copépodo+ 20 tintinidos), 60 (30 nauplios de copépodo + 30 tintinidos), y 80 (40 nauplios de copépodo + 40 tintinidos) con el agua de mar previamente filtrada (Fig. 3). Se incubaron por 24 horas en oscuridad total y se mantuvieron a una temperatura ($\pm 1^{\circ}\text{C}$) semejante a la registrada en la estación de muestreo al momento de la recolección. Al concluir el tiempo de incubación se procedió a la remoción de depredadores y al conteo de las presas sobrevivientes.

Posteriormente y en un sola ocasión se realizó un experimento para estimar el nivel de saciedad de *Centropages furcatus* en 24 horas para cada una de las presas. A diferencia de los experimentos anteriores, en los que se proporciono una mezcla de ambas presas en tres concentraciones distintas a cinco hembras de *C. furcatus* por botella, en este experimento las presas se proporcionaron por separado en cinco concentraciones distintas (20, 40, 60, 80 y 100 presas $\cdot \text{L}^{-1}$) y por cuadruplicado, a una sola hembra por botella, lo cual representa una disponibilidad superior de presas de cinco veces más que el resto de los experimentos.

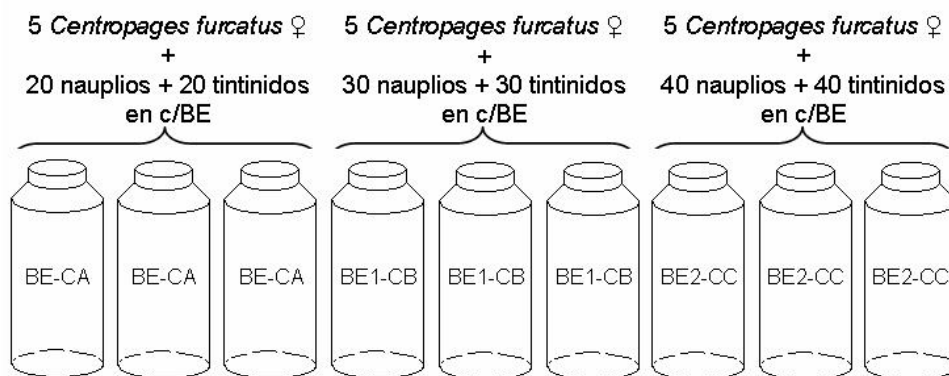


Figura 3. Diseño experimental: BE = Botella experimental (1000ml), BE1 = Replica uno (1000ml), BE2 = Replica dos (1000ml), CA = Concentración A (20 nauplios + 20 tintinidos $\cdot\text{L}^{-1}$), CB = Concentración B (30 nauplios + 30 tintinidos $\cdot\text{L}^{-1}$) y CC = Concentración C (40 nauplios + 40 tintinidos $\cdot\text{L}^{-1}$).

La tasa de depredación; que es el número de presas ingeridas por un depredador en la unidad de tiempo ($\text{presas} \cdot \text{depredador}^{-1} \cdot \text{día}^{-1}$), se calculó a partir del número de presas sobrevivientes al final del experimento, respecto a las introducidas al inicio del experimento, entre el número de depredadores y entre la duración del experimento (Turner *et al.* 1985; Conley & Turner, 1985; Hernández-Trujillo & Álvarez-Silva, 1999), de acuerdo a la siguiente relación:

$$TD = P_o - P_s / d / t$$

donde:

TD = Tasa de depredación

P_o = número de presas originalmente ofrecidas

P_s = número de presas sobrevivientes

d = número de depredadores totales por botella

t = Duración de la incubación (1 día)

4.4. Estimación de la selectividad (Índice de Pearné) de *Centropages furcatus* sobre nauplios y tintínidos.

La selectividad; que es la habilidad de los animales para ingerir de manera diferencial o evitar algún tipo de alimento, se estimó usando una modificación del índice C de Pearné (1982), el cual se basa en un análisis de χ^2 , usando una tabla de contingencia 2 x 2 de la distribución de frecuencia de presas en la dieta *versus* su distribución en el ambiente. Se calcula el índice evaluando primero el estadística de χ^2 para la distribución de frecuencia de una presa (presa A) como:

$$\chi^2 = \frac{\left(\frac{(ad \cdot be - bd \cdot ae) - n}{2} \right)^2}{a \cdot b \cdot d \cdot e} n$$

donde:

ad = Número de individuos de la presa A en la dieta del depredador

be = Número de individuos de otras presas en el ambiente

bd = Número de individuos de otras presas en la dieta del depredador

ae = Número de individuos de la presa A en el ambiente
 a = Número de individuos de la presa A en la dieta del depredador y el ambiente
 b = Número de individuos de otras presas en la dieta del depredador y el ambiente
 d = Número total de individuos de todas las presas en la dieta del depredador
 e = Número total de individuos de todas las presas en el ambiente
 n = Número total de individuos de todas las presas en la dieta del depredador y el ambiente

Entonces se calcula C como:

$$C = \pm \left(\frac{\chi^2}{n} \right)^{1/2}$$

El valor de C varía de -1 a +1; un valor negativo indica selección negativa (el depredador evita consumir esa presa), un valor de cero indica alimentación aleatoria y un valor positivo indica selección positiva (el depredador tiende a consumir esa presa).

4.5. Estimación del impacto potencial depredador de *Centropages furcatus* sobre nauplios y tintínidos.

El impacto potencial depredador (Es una medida de la probable incidencia que puede tener un depredador(es) sobre una población(es) debido a su acción depredadora; % presas consumidas·depredador⁻¹·día⁻¹) de *C. furcatus* sobre los nauplios y tintínidos, se calculó dividiendo su tasa de depredación (TD) entre la abundancia de cada una de éstas presas en el ambiente (APA) y multiplicando ésta razón por la abundancia de *C. furcatus* en el ambiente (Mullin *et al.* 1975; Uye, 2003).

$$IPD = ADA \left(\frac{TD}{APA} \right)$$

ADA = Abundancia del depredador (*C. furcatus*) en el ambiente; ind·m⁻³.

APA = Abundancia de las presas (nauplios de copépodo y tintínidos) en el

ambiente; ind·m⁻³.

TD = Tasa de depredación; presas·depredador⁻¹·día⁻¹

4.6. Análisis estadístico

Se realizó un análisis de varianza multifactorial para detectar si existen diferencias en la tasa de depredación por efecto de: a) el tipo de presa, b) las concentraciones de las presas, c) la variación diaria y d) la estacionalidad.

Adicionalmente se aplicó un análisis de varianza multifactorial para detectar si existen diferencias en la selectividad (Índice de Pearné) y el impacto potencial depredador (IPD) por efecto de: a) el tipo de presa, b) la variación diaria y c) la estacionalidad.

5. RESULTADOS

5.1. Temperatura superficial del mar (TSM)

Durante el periodo de estudio (2003-2004) se registró una temperatura superficial del mar promedio de 25.07°C con un intervalo de variación diario de 1.26°C, siendo junio de 2004 el mes con el intervalo de variación más amplio (3.09°C) y febrero de 2004 el de menor variación (0°C) (Fig. 4a). Estacionalmente se observó un patrón que inició en otoño con una temperatura promedio de 25.68°C que disminuyó gradualmente hasta alcanzar un mínimo de 19°C en invierno, para el mes de junio del 2004 justo al inicio de la primavera la temperatura se incrementó a un valor promedio de 25.22°C y continuó así hasta llegar a un máximo en el verano de 29.78°C (Fig. 4b).

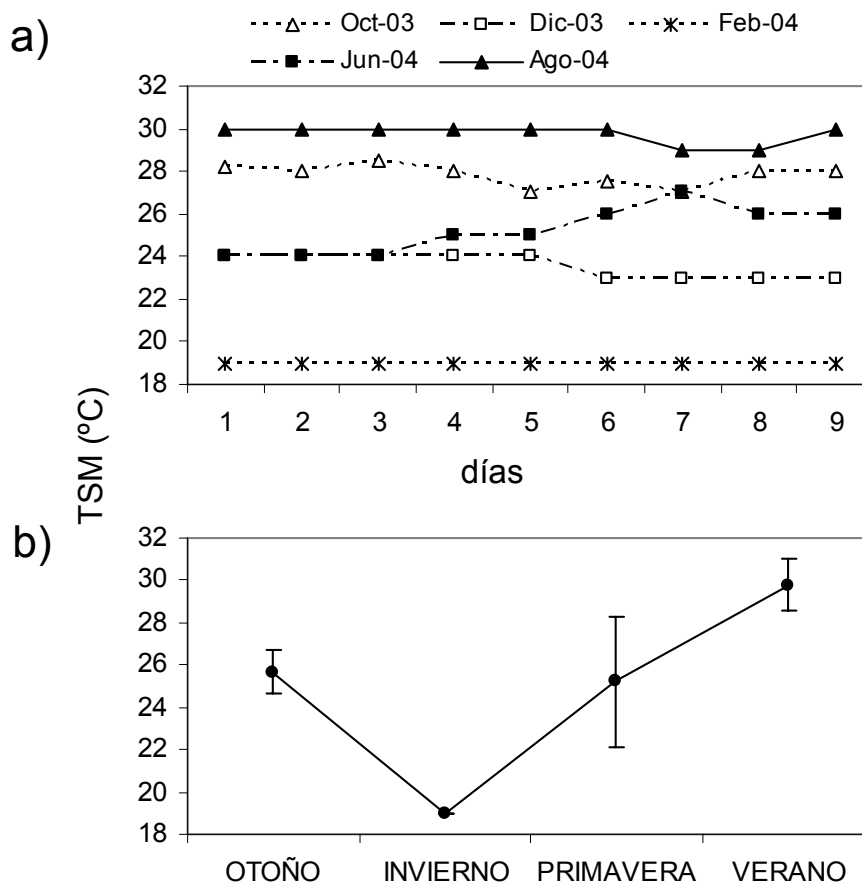


Figura 4. Variación de la temperatura superficial del mar: a) diaria, medias de 9 replicas y b) estacional (2003- 2004), medias de 18 réplicas (otoño) y 9 réplicas (invierno, primavera y verano). Barras de error: \pm desviación estándar.

5.2. Composición y abundancia de microplancton (20-200 μm) en el medio natural

Durante el periodo de estudio se recolectó una biomasa micropláctónica promedio de $164.77 \text{ ml}\cdot\text{m}^{-3}$ (± 210.65). Diciembre del 2003 y febrero del 2004 fueron los más abundantes, particularmente entre los días 6 y 9. Durante estos meses se registraron biomásas promedio de $185.59 \text{ ml}\cdot\text{m}^{-3}$ (± 324.65) y $287.45 \text{ ml}\cdot\text{m}^{-3}$ (± 359.23), respectivamente. En agosto del 2004 se registró una biomasa de $104.11 \text{ ml}\cdot\text{m}^{-3}$ (± 123.91) siendo ésta la más baja del periodo de estudio (Fig. 5a). Se observó un patrón de variación estacional inverso al de la TSM (coeficiente de determinación = 0.39; Fig. 5c) en otoño, invierno y primavera y ligeramente similar en el verano (Fig. 5b).

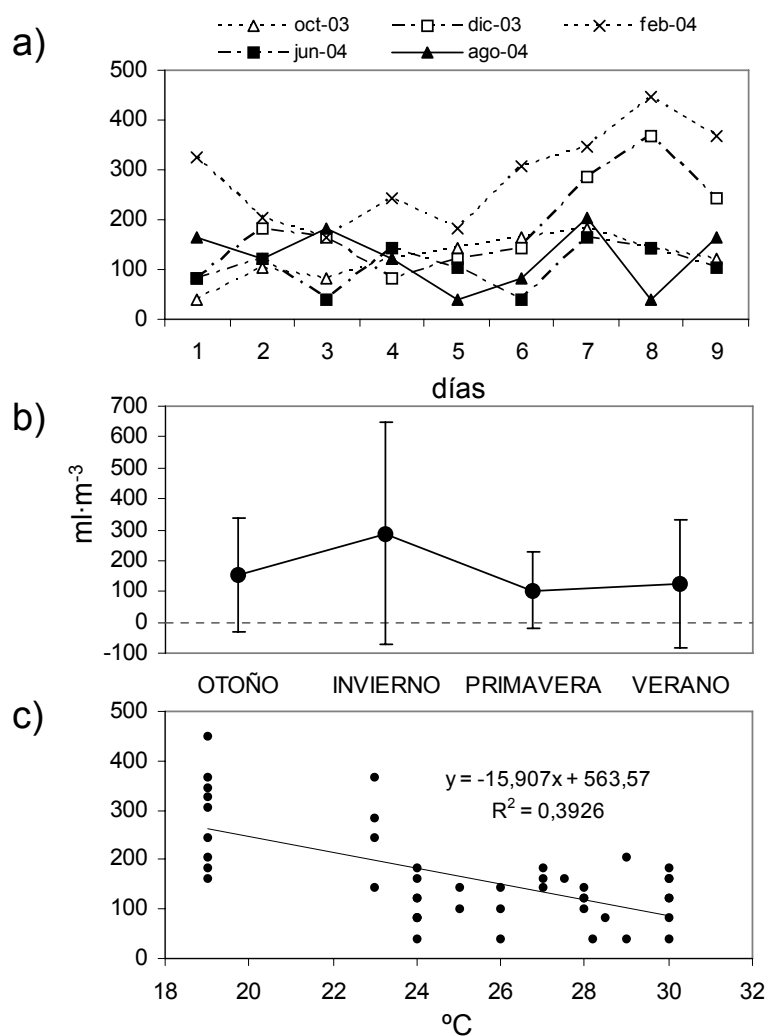


Figura 5. Variación de la biomasa de microplancton a) diaria, b) estacional; medias de 18 réplicas (otoño) y de 9 réplicas (invierno, primavera y verano), barras de error: \pm desviación estándar, c) en función de la temperatura superficial del mar.

Durante todos los meses de estudio se registró una abundancia microplanctónica promedio de $5.8 \times 10^7 \text{ ind}\cdot\text{m}^{-3}$ ($\pm 4.2 \times 10^{73}$). Los meses de mayor y menor abundancia fueron diciembre con $9.6 \times 10^7 \text{ ind}\cdot\text{m}^{-3}$ y agosto con $3.6 \times 10^7 \text{ ind}\cdot\text{m}^{-3}$, respectivamente (Fig. 6a) Estacionalmente se observó un patrón de variación que comenzó con los valores más altos de abundancia en el otoño con $8.2 \times 10^7 \text{ ind}\cdot\text{m}^{-3}$, descendiendo en invierno hasta $4.1 \times 10^7 \text{ ind}\cdot\text{m}^{-3}$, posteriormente en la primavera se incrementó ligeramente a $5.0 \times 10^7 \text{ ind}\cdot\text{m}^{-3}$ y volvió a disminuir en el verano a $3.6 \times 10^7 \text{ ind}\cdot\text{m}^{-3}$ (Fig. 6b). No se observó relación aparente entre la abundancia de microplancton y la TSM (Fig. 6c).

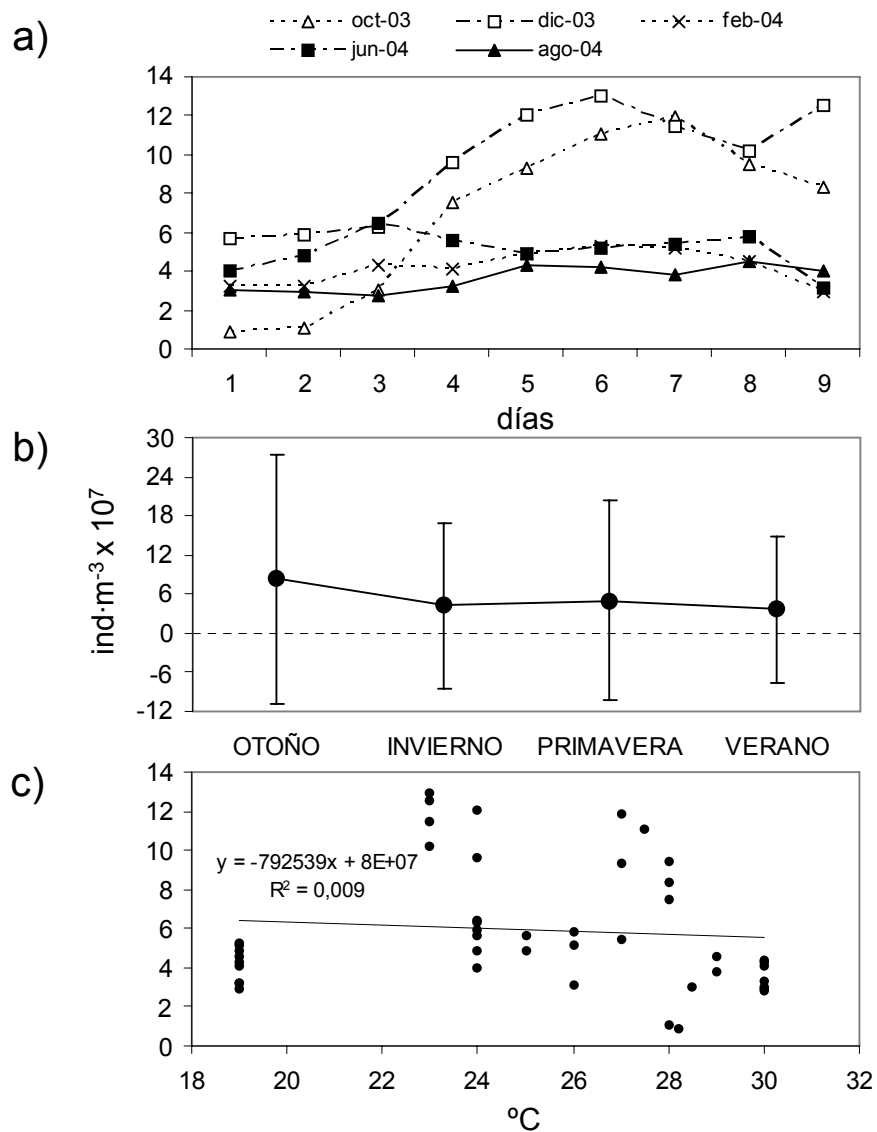


Figura 6. Variación de la abundancia total de microplancton a) diaria, b) estacional; medias de 18 réplicas (otoño) y de 9 réplicas (invierno, primavera y verano), barras de error: \pm desviación estándar, c) en función de la temperatura superficial del mar.

Durante el periodo de estudio se identificaron ocho grupos microplanctónicos (Tabla 1). De los cuales las diatomeas fueron las más abundantes con una densidad media de $3.2 \times 10^7 \text{ ind}\cdot\text{m}^{-3}$ (56.24 %). El segundo lugar en abundancia lo ocupó el grupo de los dinoflagelados con $1.4 \times 10^7 \text{ ind}\cdot\text{m}^{-3}$ (26.02 %), cabe destacar que éste grupo fue muy abundante durante los meses de menor abundancia de las diatomeas (junio y agosto del 2004). En tercer lugar se encuentran los nauplios de copépodo con una abundancia promedio de $5.8 \times 10^6 \text{ ind}\cdot\text{m}^{-3}$ (11.66 %); para éste grupo, diciembre del 2003 fue el mes de menor abundancia pues se registraron valores de $3.5 \times 10^6 \text{ ind}\cdot\text{m}^{-3}$ mientras que junio del 2004 fue el de mayor abundancia con valores de $7.5 \times 10^6 \text{ ind}\cdot\text{m}^{-3}$. En cuarto lugar encontramos a *Myrionecta* sp. (= *Mesodinium* sp.; Gárate-Lizarraga *et al.* 2001, 2006), éste mixotrófico promedió valores de $2.7 \times 10^6 \text{ ind}\cdot\text{m}^{-3}$ (3.39 %) alcanzando las abundancias más altas en el mes de junio del 2004 ($7.5 \times 10^6 \text{ ind}\cdot\text{m}^{-3}$). El quinto lugar corresponde a los tintínidos quienes promediaron solo el 1.92 % de la abundancia relativa total aportando una media de $9.4 \times 10^5 \text{ ind}\cdot\text{m}^{-3}$, siendo febrero ($4.4 \times 10^4 \text{ ind}\cdot\text{m}^{-3}$) y junio ($2.5 \times 10^6 \text{ ind}\cdot\text{m}^{-3}$) los meses de menor y mayor abundancia para éstos ciliados, respectivamente. Los silicoflagelados ocuparon el sexto lugar con 0.40 % de abundancia relativa y una densidad media de $2.7 \times 10^5 \text{ ind}\cdot\text{m}^{-3}$. En seguida se encuentran los radiolarios con una abundancia media de $1.0 \times 10^5 \text{ ind}\cdot\text{m}^{-3}$ (0.22 %). Por último los foraminíferos con una densidad media de $6.2 \times 10^4 \text{ ind}\cdot\text{m}^{-3}$ y una abundancia relativa promedio de 0.16 % (Fig. 7).

Tabla 1. Abundancia relativa de los grupos del microplancton (20-200 μm) en el ambiente natural

Grupo:	Oct-03 (%)	Dic-03 (%)	Feb-04 (%)	Jun-04 (%)	Ago-04 (%)
Diatomeas	87.25	85.45	58,75	26,86	22,90
Dinoflagelados	3.87	3.81	19,95	49,91	52,57
Nauplios	7.92	3.65	15,50	14,95	16,28
<i>Myrionecta</i> sp.	0.05	6.16	4,95	5,67	0,11
Tintínidos	0.50	0.05	0,11	1,59	7,01
Silicoflagelados	0.09	0.46	0,46	0,80	0,19
Radiolarios	0.06	0.05	0,05	0,08	0,84
Foraminíferos	0.27	0.05	0,24	0,13	0,10

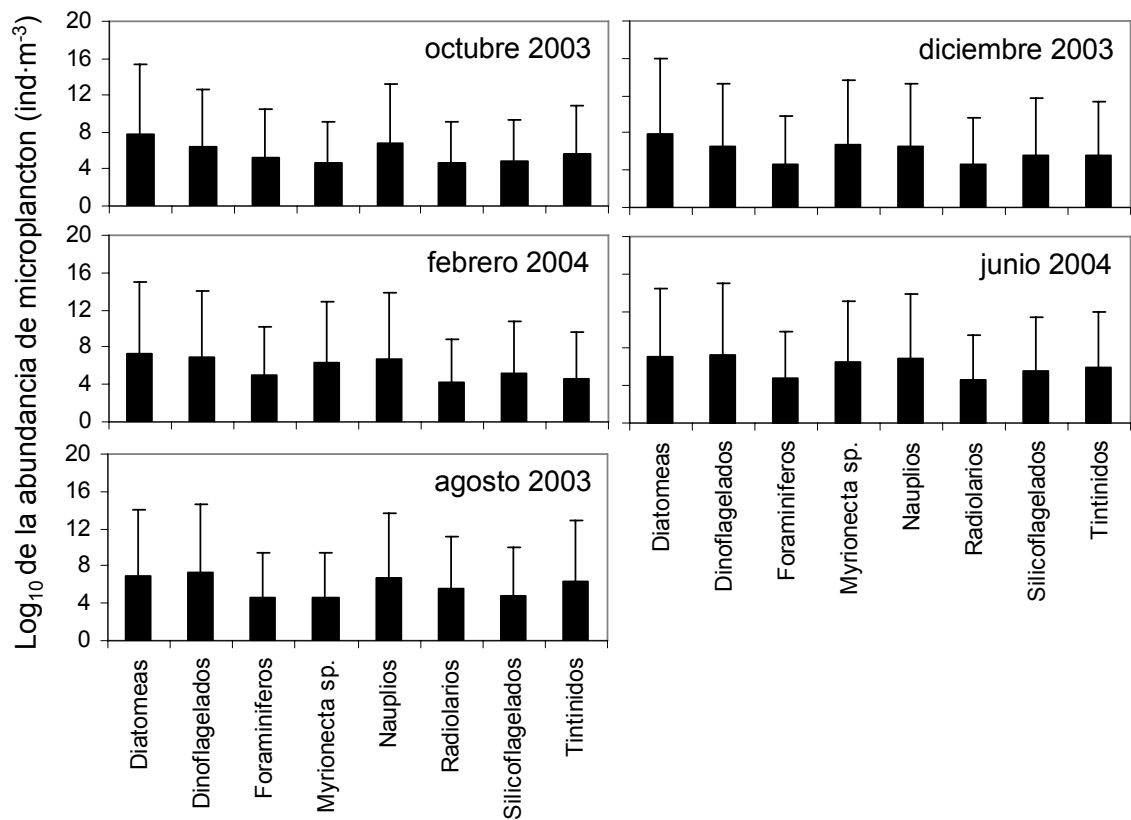


Figura 7. Abundancia de los grupos del microplankton. Medias de 9 muestras; barras de error: \pm desviación estándar.

5.3. Composición y abundancia de mesozooplancton en el medio natural.

El volumen promedio de mesozooplancton fue de $0.47 \text{ ml}\cdot\text{m}^{-3}$ ($\pm 0.66 \text{ ml}\cdot\text{m}^{-3}$) siendo octubre y agosto los meses con mayor ($0.70 \text{ ml}\cdot\text{m}^{-3}$) y menor ($0.31 \text{ ml}\cdot\text{m}^{-3}$) biomasa, respectivamente (Fig. 8a). Aunque se observó un patrón de variación estacional, el cual fue muy similar al de la TSM por lo menos en otoño, invierno y primavera e inverso en el verano (Fig. 8b), no se detectó relación entre la variación estacional de la biomasa de mesozooplancton y la TSM (Fig. 8c).

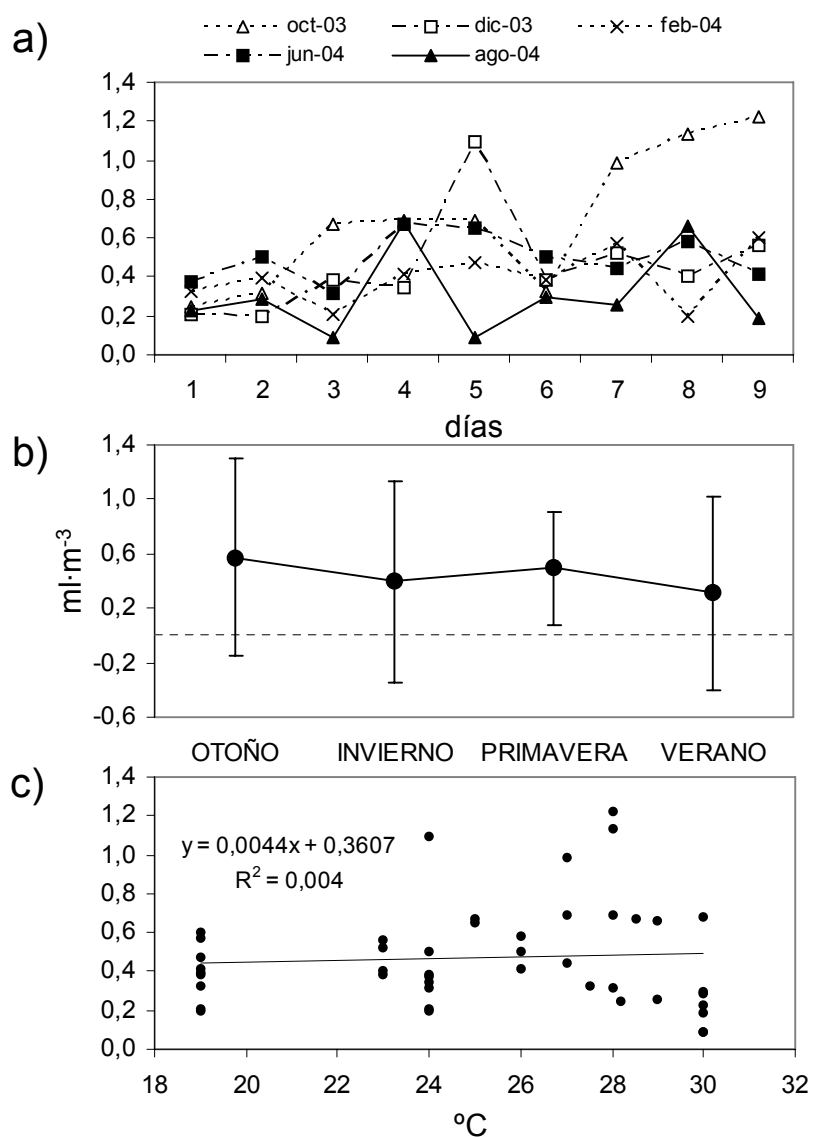


Figura 8. Variación de la biomasa de mesozooplancton a) diaria, b) estacional; medias de 18 réplicas (otoño) y de 9 réplicas (invierno, primavera y verano), barras de error: \pm desviación estándar, c) en función de la temperatura superficial del mar.

Se registró una abundancia diaria promedio de $767.83 \text{ ind}\cdot\text{m}^{-3}$ ($\pm 822.01 \text{ ind}\cdot\text{m}^{-3}$). Los valores más altos se registraron en junio ($1652.40 \text{ ind}\cdot\text{m}^{-3}$) y los más bajos en febrero ($247.31 \text{ ind}\cdot\text{m}^{-3}$) (Fig. 9a). Se observó un patrón de variación estacional similar al de la biomasa mesozooplancónica (Figs. 8b y 9b); así mismo se aprecia una ligera similaridad con la variabilidad estacional de la TSM, por lo menos en otoño, invierno y primavera e inverso en verano. (Fig. 9b). Sin embargo no se detectó una relación aparente entre la abundancia de mesozooplancton y la TSM (Fig. 9c).

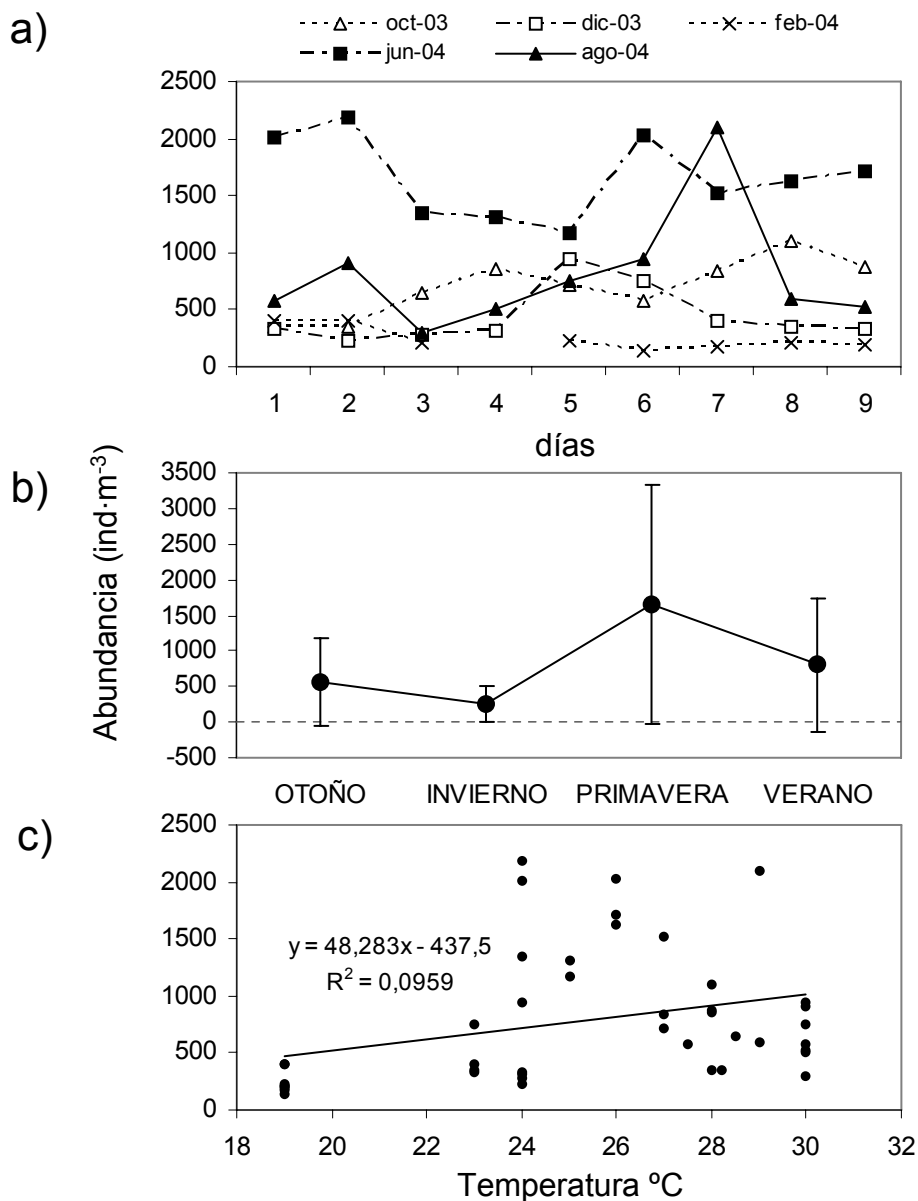


Figura 9. Variación de la abundancia de mesozooplancton a) diaria, b) estacional; medias de 18 réplicas (otoño) y de 9 réplicas (invierno, primavera y verano), barras de error: \pm desviación estándar, c) en función de la temperatura superficial del mar.

Se identificaron 20 grupos mesozooplanktonicos cuya mayoría estuvo presente en la estación de muestreo a lo largo del periodo de estudio (Tabla 2). Los copépodos fueron los más abundantes con una densidad promedio de 369.38 ind·m⁻³, éste grupo alcanzó picos mínimos (157.05 ind·m⁻³) y máximos (993.69 ind·m⁻³) de abundancia en diciembre de 2003 y junio del 2004, respectivamente. En seguida los cladóceros con una densidad media de 350.00 ind·m⁻³, su pico máximo (1283.03 ind·m⁻³) se registró en junio del 2004 coincidiendo con el de los copépodos e incluso superandolos. Los decápodos promediaron una densidad media de 123.03 ind·m⁻³. Los quetognatos ocuparon el cuarto lugar en abundancia con valores promedio de 64.45 ind·m⁻³, de la misma forma que los copépodos y los cladóceros, éste grupo alcanzó su pico máximo (199.81 ind·m⁻³) en el mes de junio. En seguida se encuentran los larváceos con una densidad promedio de 40.74 ind·m⁻³. Los gastrópodos se ubicaron en el sexto lugar con una densidad promedio de 24.31 ind·m⁻³. Los grupos anteriormente descritos aportaron en conjunto el 97.13% de la abundancia relativa total, el 2.87% restante lo aportaron las medusas (5.39 ind·m⁻³), equinodermos (2.59 ind·m⁻³), actinopodos (2.63 ind·m⁻³), taliáceos (1.86 ind·m⁻³), sifonóforos (1.57 ind·m⁻³), pterópodos (1.50 ind·m⁻³), amfípodos (0.83 ind·m⁻³), briozoarios (0.82 ind·m⁻³), poliquetos (0.74 ind·m⁻³), cirripedios (0.72 ind·m⁻³), foraminíferos (0.70 ind·m⁻³), stomatópodos (0.54 ind·m⁻³) y eufaúsidos (0.40 ind·m⁻³) (Tabla 2, Fig. 10).

Tabla 2. Abundancia relativa de los grupos del mesozooplankton (red de 333 µm) en el ambiente natural

GRUPO:	Oct-03 (%)	Dic-03 (%)	Feb-04 (%)	Jun-04 (%)	Ago-04 (%)
Copépodos	27,42	35,70	63,09	34,74	35,80
Cladoceros	23,69	22,40	4,97	34,88	21,04
Decápodos	21,71	22,73	19,94	8,69	18,34
Larváceos	14,60	4,48	2,29	0,74	7,04
Quetognatos	4,83	4,45	2,64	12,10	6,89
Ictioplancton	2,49	2,42	1,70	5,27	2,76
Gastrópodos	1,52	4,79	1,65	1,98	5,88
Medusas	1,10	0,23	0,59	0,68	0,60
Taliáceos	0,68	0,14	0,57	0,07	0,15
Equinodermos	0,63	0,97	0,47	0,05	0,24
Actinopodos	0,46	0,65	0,68	0,18	0,25
Sifonóforos	0,22	0,44	0,22	0,07	0,28
Cirripedios	0,13	0,07	0,26	0,08	0,04
Foraminíferos	0,12	0,21	0,12		
Stomatópodos	0,10		0,03	0,04	0,07
Briozoarios	0,09	0,07			0,17
Pterópodos	0,08	0,07	0,14	0,32	0,10
Poliquetos	0,06	0,10	0,16	0,04	0,20
Amfípodos	0,07	0,08	0,48	0,07	0,10
Eufaúsidos					0,05

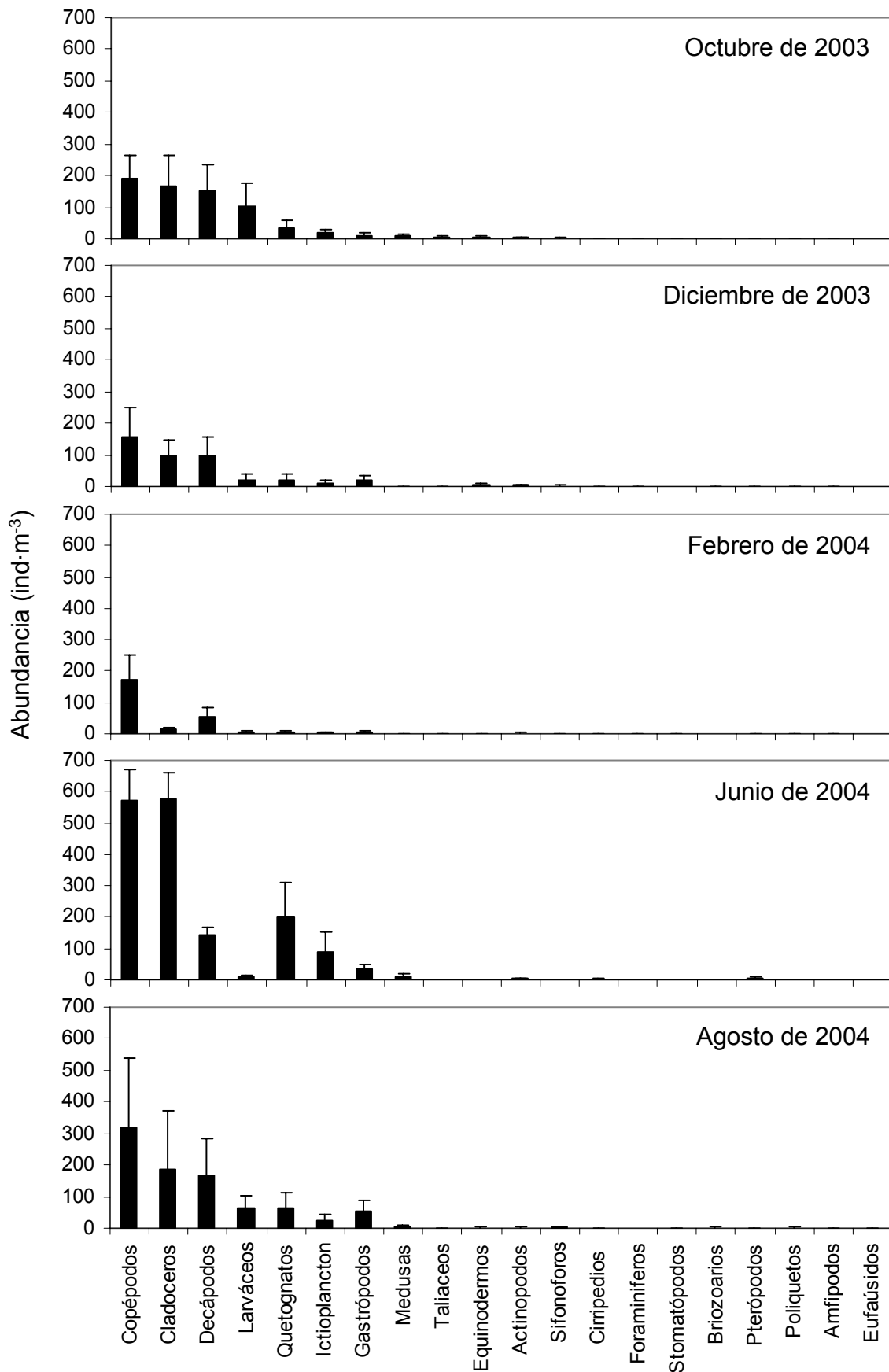


Figura 10. Abundancia de los grupos del mesozooplankton. Medias de 9 muestras; barras de error: \pm desviación estándar.

Dentro del grupo de los copépodos se identificaron 23 géneros de los cuáles 21 se identificaron a nivel de especie (Tabla 3). De entre éstas especies *Acartia clausi* (103.37 ind·m⁻³), *Centropages furcatus* (52.17 ind·m⁻³), *Canthocalanus pauper* (32.31 ind·m⁻³) y *A. lillgeborgii* (27.27 ind·m⁻³) en promedio fueron de los copépodos más abundantes durante el periodo de estudio; es importante señalar que con excepción de junio, cuando *A. clausi* y *A. lillgeborgii* fueron los copépodos más abundantes, la abundancia de *C. furcatus* se mantuvo siempre por encima de la del resto de las otras especies de copépodos (Tabla 3, Fig. 11).

Tabla 3. Abundancia relativa de las especies de copépodos en el ambiente natural

Especie:	Oct-03 (%)	Dic-03 (%)	Feb-04 (%)	Jun-04 (%)	Ago-04 (%)
<i>Acartia clausi</i>	16.21	6.38	4.31	70.27	22.73
<i>Acartia lillgeborgii</i>	7.21	13.12	12.07	19.27	0.14
<i>Acrocalanus gibber</i>	1.76	2.23	12.50	0.13	3.73
<i>Acrocalanus gracilis</i>	0.51	0.40			0.78
<i>Acrocalanus longicornis</i>		0.31	0.13		
<i>Bestiolina sp.</i>	4.50	3.04	2.65	0.11	0.64
<i>Calanus minor</i>	0.67		11.10	0.09	0.51
<i>Candacia discaudata</i>					0.30
<i>Canthocalanus pauper</i>	24.42	21.81	12.56		8.81
<i>Centropages furcatus</i>	25.13	35.55	16.79	2.50	31.90
<i>Copilia mirabilis</i>	0.59	0.30	0.19	0.03	0.36
<i>Corycaeus andrewsi</i>		0.47	0.72	0.15	
<i>Corycaeus affinis</i>		0.21			
<i>Corycaeus catus</i>	1.04	1.76	0.41		0.31
<i>Corycaeus speciosus</i>	0.64	6.00	0.80	2.21	0.17
<i>Corycaeus tipycus</i>				0.07	
<i>Euterpina acutifrons</i>				0.21	
<i>Farranula gibbula</i>					0.08
<i>Labidocera acuta</i>	1.28	0.35	9.90	0.07	5.48
<i>Labidocera detruncata</i>	0.37	0.42	0.24		
<i>Labidocera diandra</i>	0.44	0.39	5.09		0.57
<i>Labidocera johnsoni</i>	0.20	0.25	1.40	0.07	0.52
<i>Labidocera sp.</i>	2.76	1.82		0.06	2.17
<i>Labidocera trispinosa</i>	1.24	0.48	0.34		0.18
<i>Oithona plumifera</i>	1.00	0.95	3.91	0.15	2.86
<i>Oithona nana</i>				0.18	
<i>Paracalanus aculeatus</i>				0.41	
<i>Paracalanus parvus</i>	0.50			2.42	9.49
<i>Pareucalanus sewelli</i>	0.93	0.37	0.26	0.35	1.35
<i>Parvocalanus sp.</i>				0.15	
<i>Temora discaudata</i>	0.39	0.37	1.19	0.50	2.04
<i>Undinula vulgaris</i>	8.22	3.03	3.45	0.58	4.88

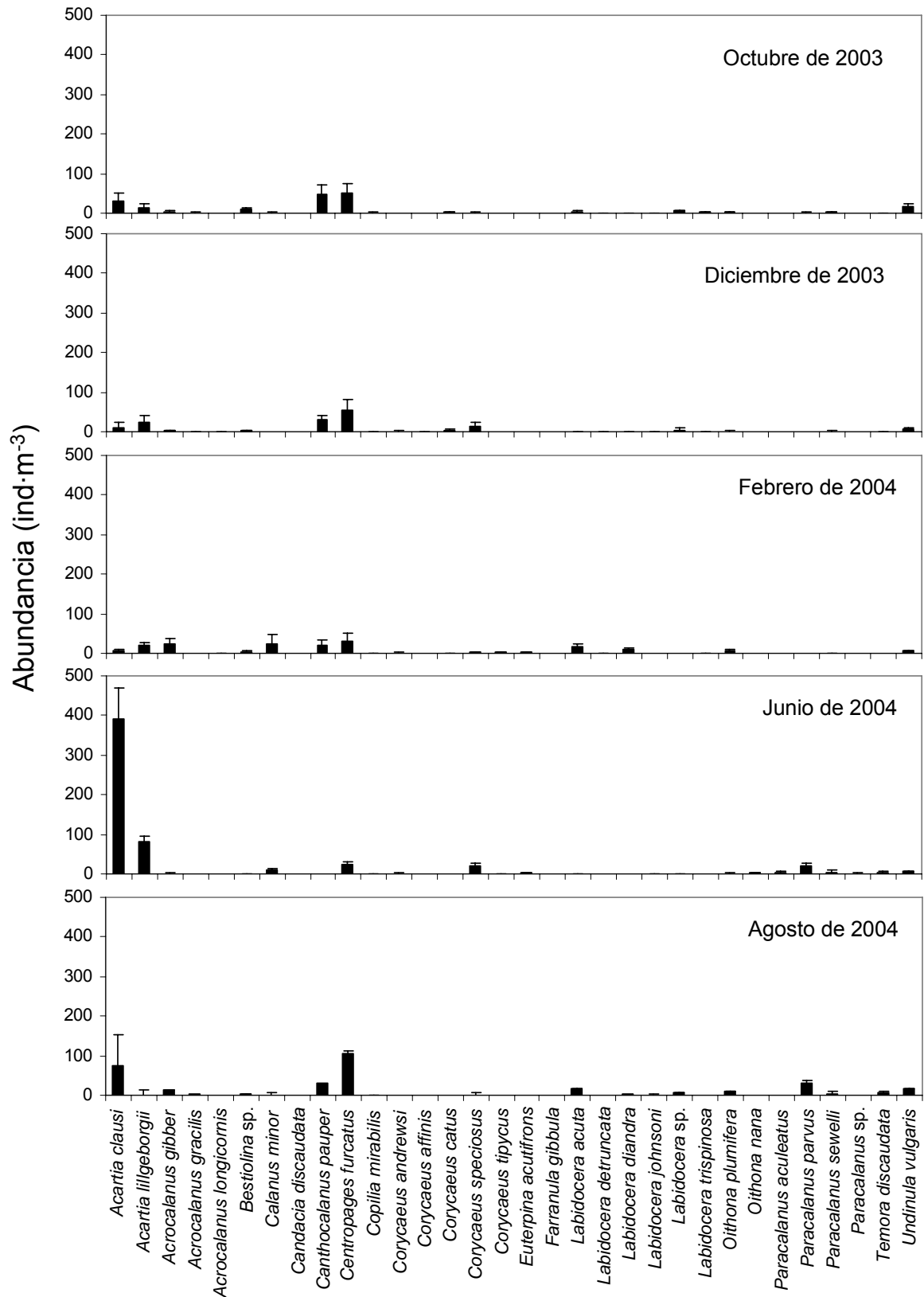


Figura 11. Abundancia de las especies de copépodos. Medias de 9 muestras; barras de error: \pm desviación estándar.

5.4. Tasa de depredación

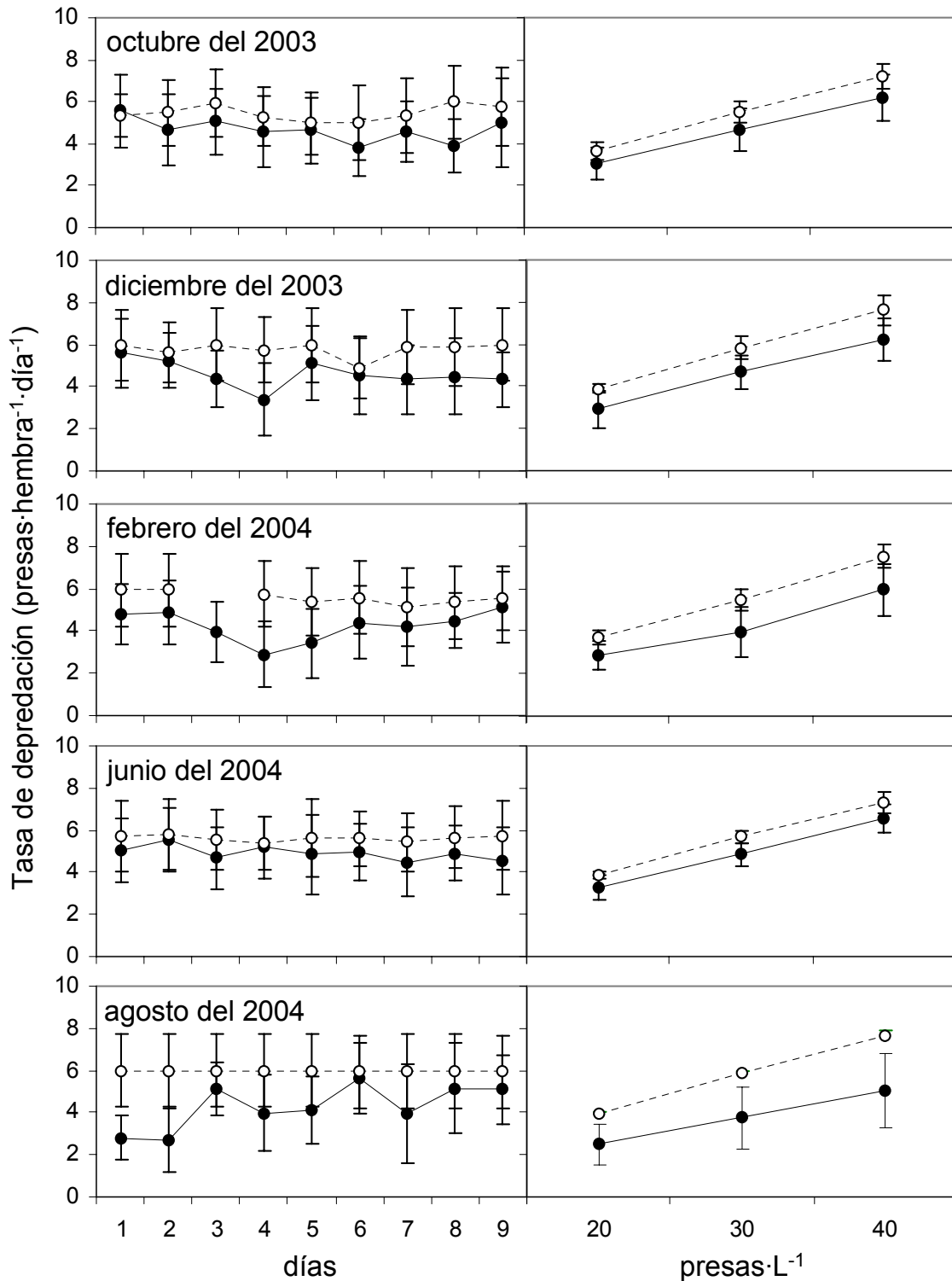


Figura 12. Izquierda: tasa de depredación integrada de *C. furcatus* sobre nauplios y tintínidos. Medias de 9 replicas, barras de error: \pm desviación estándar. Derecha: tasa de depredación de *C. furcatus* en tres concentraciones distintas de nauplios y tintínidos. Medias de 27 replicas, barras de error: \pm desviación estándar. Tintínidos: círculos vacíos, Nauplios de copépodo: círculos llenos.

Durante el periodo de estudio *Centropages furcatus* depredó tintínidos y nauplios de copépodo a tasas promedio integradas de $5.65 \text{ presas} \cdot \text{hembra}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$ (± 0.41) y $4.43 \text{ presas} \cdot \text{hembra}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$ (± 0.95), respectivamente (Fig. 12). Se observó además que las tasa de depredación se incrementaron de manera proporcional a la concentración de las presas; en promedio *C. furcatus* consumió tintínidos a tasas de 3.81, 5.67 y 7.46 $\text{presas} \cdot \text{hembra}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$ y nauplios de copépodo a tasas de 2.92, 4.38 y 6.00 $\text{presas} \cdot \text{hembra}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$, en las concentraciones 20, 30 y 40 $\text{presas} \cdot \text{L}^{-1}$, respectivamente (Fig. 12). Aunque no se observó relación aparente entre las tasas de depredación de ambas presas y la TSM (Fig. 13a y b), estacionalmente la depredación de los nauplios de copépodo mostró un patrón de variación ligeramente similar a la de la TSM en otoño, invierno y primavera e inverso en el verano (Fig. 13c). Estadísticamente se detectaron diferencias significativas ($p < 0.05$) en las tasas de depredación por efecto del tipo de presa, las concentraciones en que éstas fueron suministradas, así como por la variación diaria y la variación mensual (Tabla 4).

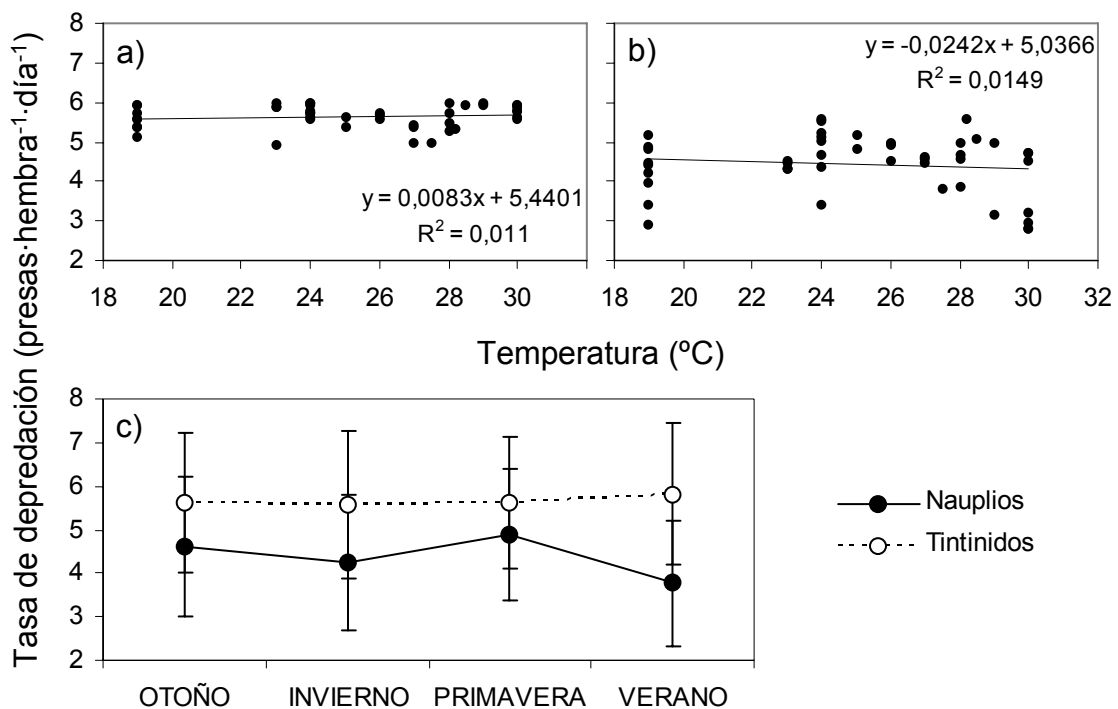


Figura 13. Temperatura superficial del mar en función de la tasa de depredación de *Centropages furcatus* frente a a) tintínidos y b) nauplios de copépodo. c) Variación estacional de la tasa de depredación. Medias de 162 réplicas (otoño) y de 81 réplicas (invierno, primavera y verano); Barras de error: \pm desviación estándar.

Tabla 4. Análisis de variancia (Tipo III) de la tasa de depredación de *Centropages furcatus* sobre nauplios y tintínidos ($\alpha = 0.05$). S.C. = suma de cuadrados, g.l. = grados de libertad, C.M. = cuadrado medio, R.V. = razón de variancia.

Fuente	S.C.	g.l.	C.M.	R.V.	Fcrítico	H ₀ ($\mu_1 = \mu_2 = \mu_3 \dots \mu_K$)	H _A ($\mu_1 \neq \mu_2 \neq \mu_3 \dots \mu_K$)
Presa:	48.93	4	12.23	37.40	2.37	Rechazada	Aceptada
Mes:	41.30	8	5.20	15.90	1.94	Rechazada	Aceptada
Conc.:	19.43	1	192.43	588.27	3.84	Rechazada	Aceptada
Día:	1524.05	2	762.02	2329.56	3.00	Rechazada	Aceptada
Error:	176.64	540	0.33				

5.5. Experimento de saciedad

Durante el desarrollo de éste experimento *Centropages furcatus* depredó tintínidos a una tasa promedio de $53.90 \text{ presas} \cdot \text{hembra}^{-1} \cdot \text{día}^{-1}$, mientras que los nauplios fueron depredados a una tasa promedio de $42.85 \text{ nauplios} \cdot \text{hembra}^{-1} \cdot \text{día}^{-1}$. Cuando *C. furcatus* fue alimentado con los nauplios de copépodo, aparentemente alcanzó su punto de saciedad al llegar a una tasa promedio de $61.25 \text{ presas} \cdot \text{hembra}^{-1} \cdot \text{día}^{-1}$, en cambio cuando fue alimentado con tintínidos no se observó claramente el punto en el que éste copépodo podría alcanzar su nivel de saciedad (Fig. 14).

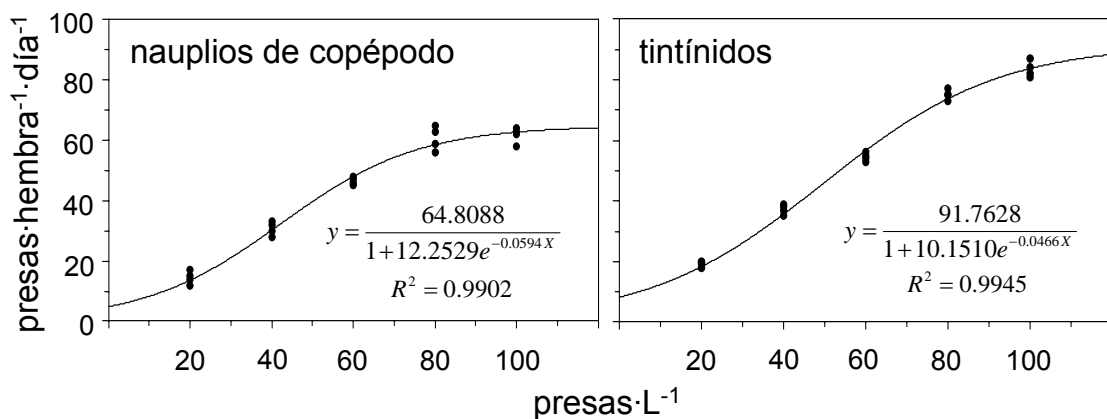


Figura 14. Relación funcional entre la tasa de depredación de *Centropages furcatus* y la concentración de nauplios de copépodo y tintínidos, aproximada mediante función logística.

5.6. Selectividad (Índice de Pearré)

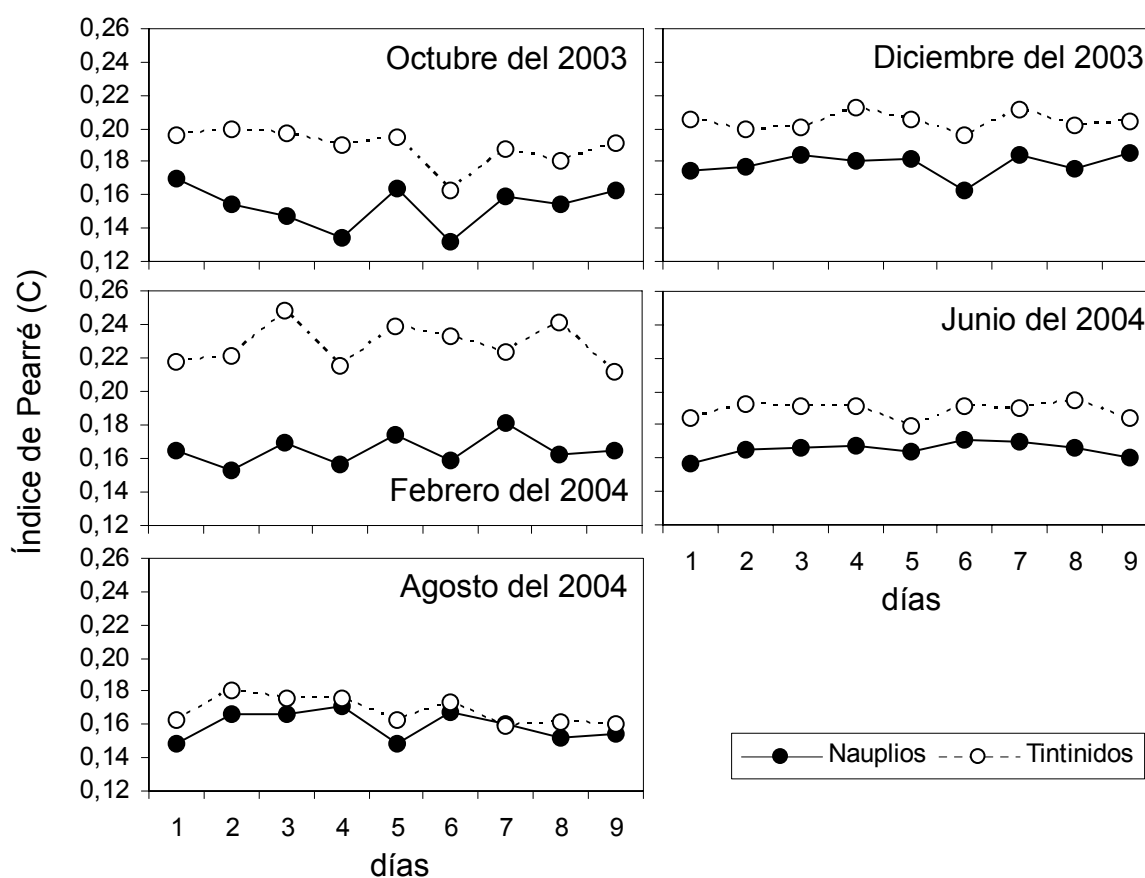


Figura 15. Variación diaria de la Selectividad (C varía de -1 a +1; un valor negativo indica selección negativa, un valor de cero indica alimentación aleatoria y un valor positivo indica selección positiva; Pearré, 1982) de *Centropages furcatus* sobre nauplios y tintínidos.

Durante todos los meses el índice de selectividad fue más alto para los tintínidos ($C = 0.20 \pm 0.01$) que para los nauplios ($C = 0.16 \pm 0.01$) (Fig. 15). Estacionalmente la variación de la selectividad sobre ambas presas mostró un patrón inverso al de la TSM que comenzó con valores intermedios en otoño, incrementándose en invierno hasta llegar a los valores más altos, posteriormente en la primavera el índice disminuyó de nuevo a valores intermedios y continuó disminuyendo hasta llegar al índice de selectividad más bajo en verano (Figura 16c), sin embargo no se detectó relación entre la selectividad y la TSM (Fig. 16a y b). El análisis estadístico detectó diferencias significativas ($p < 0.05$) en la selectividad debido al tipo de presas y a la variación mensual, pero no detectó diferencias significativas ($p < 0.05$) por efecto de la variación diaria (Tabla 5).

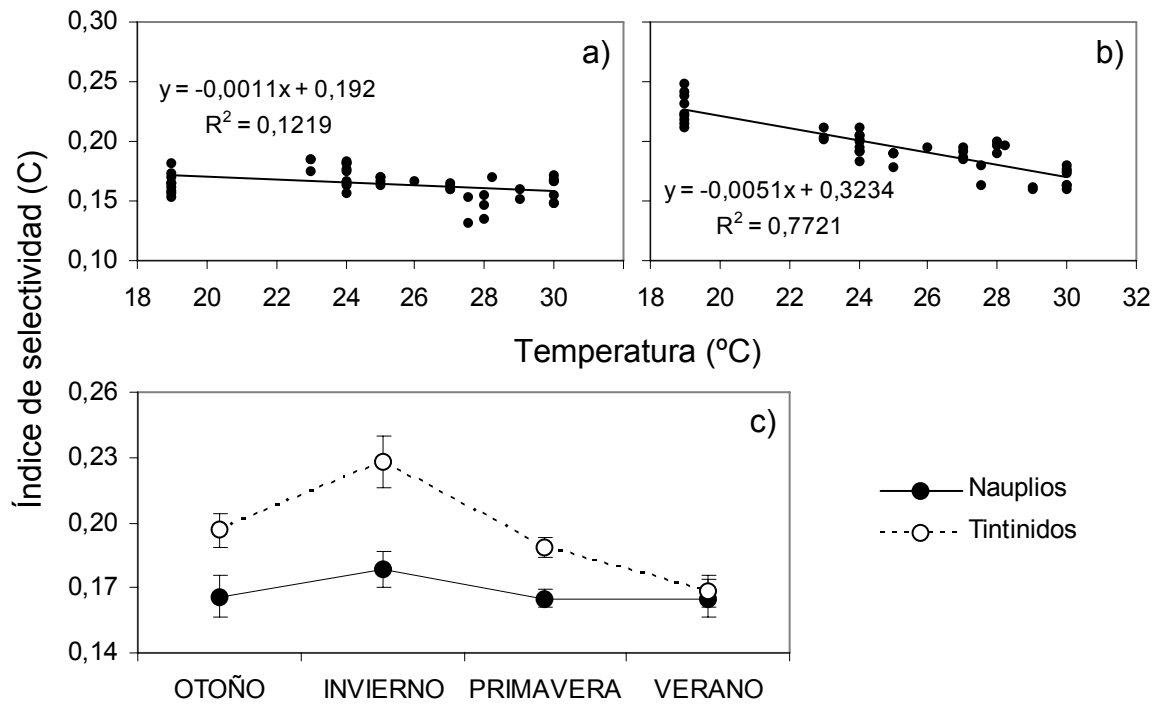


Figura 16. Temperatura superficial del mar en función del índice de selectividad (Parré, 1982) de *C. furcatus* en a) tintínidos y b) nauplios de copépodo, c) variación estacional del impacto potencial depredador de *C. furcatus* sobre tintínidos y nauplios de copépodo; medias de 18 réplicas (otoño) y de 9 réplicas (invierno, primavera y verano), Barras de error: \pm desviación estándar.

Tabla 5. Análisis de variancia (Tipo III) de la selectividad (Índice de Parré) de *Centropages furcatus* sobre nauplios y tintínidos ($\alpha = 0.05$). Significado de abreviaturas igual que en tabla 4.

Fuente	S.C.	g.l.	C.M.	R.V.	Fcrítico	H ₀ ($\mu_1 = \mu_2 = \mu_3 \dots \mu_K$)	H _A ($\mu_1 \neq \mu_2 \neq \mu_3 \dots \mu_K$)
Día:	0.000684484	8	0.0000855605	0.50	2.10	Aceptada	Rechazada
Mes:	0.013484	4	0.003371	19.60	2.53	Rechazada	Aceptada
Presa:	0.021918	1	0.021918	127.46	4.00	Rechazada	Aceptada
Error:	0.0491553	89					

5.7. Impacto Potencial Depredador

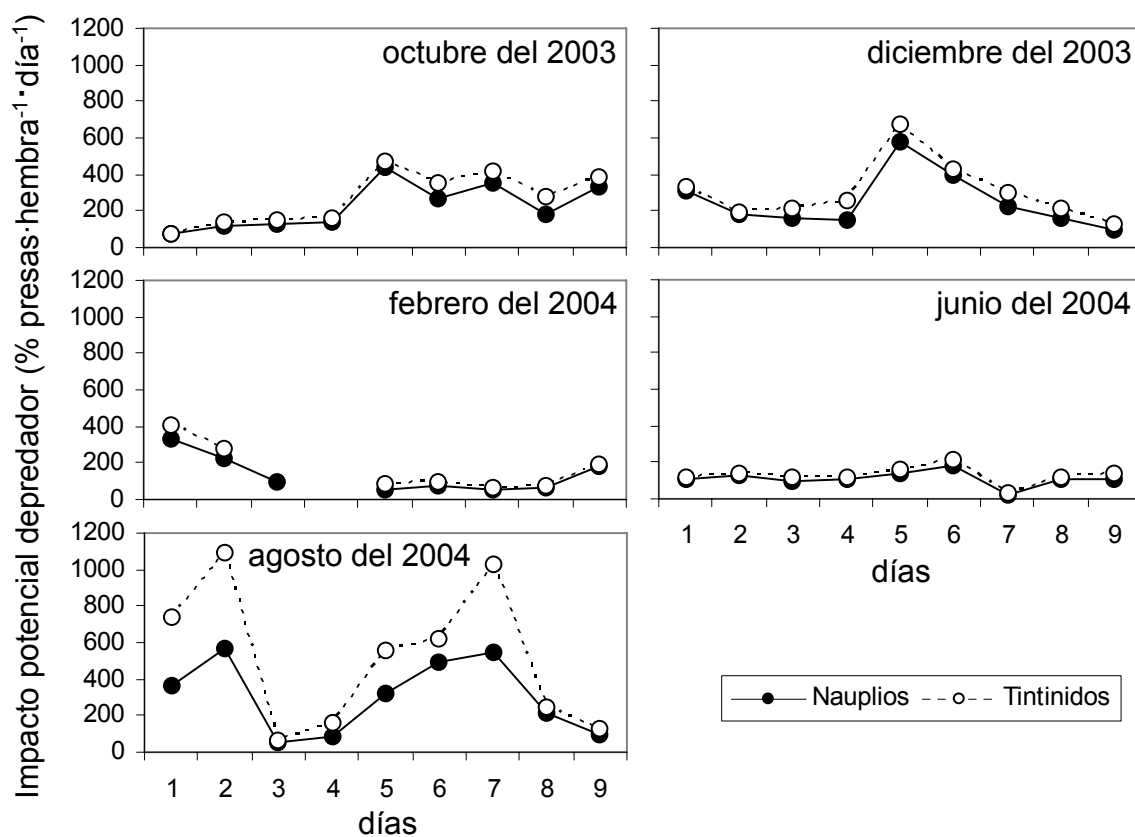


Figura 17. Variación diaria del Impacto Potencial Depredador de *C. furcatus* sobre nauplios y tintínidos.

El impacto potencial depredador de *C. furcatus* estimado durante el periodo de estudio siempre fue ligeramente más alto en los tintínidos; en promedio de $278.21 \text{ presas} \cdot \text{hembra}^{-1} \cdot \text{día}^{-1} \cdot \text{m}^{-3} (\pm 166.84)$, lo que corresponde al 0.1577% de su abundancia en el ambiente natural. Mientras que para los nauplios de copépodo el impacto fue de $205.53 \text{ presas} \cdot \text{hembra}^{-1} (\pm 119.06)$ equivalente al 0.0040% de su abundancia en el ambiente natural (Fig. 17). Estacionalmente se observó que el impacto en cada presa describió un patrón de variación similar entre ellas (Fig. 18c). El análisis estadístico detectó diferencias significativas ($p < 0.05$; tabla 6) en el impacto por efecto de las dos distintas presas y por la variación mensual, pero no detectó diferencias significativas ($p < 0.05$) debido a la variación diaria (Tabla 6).

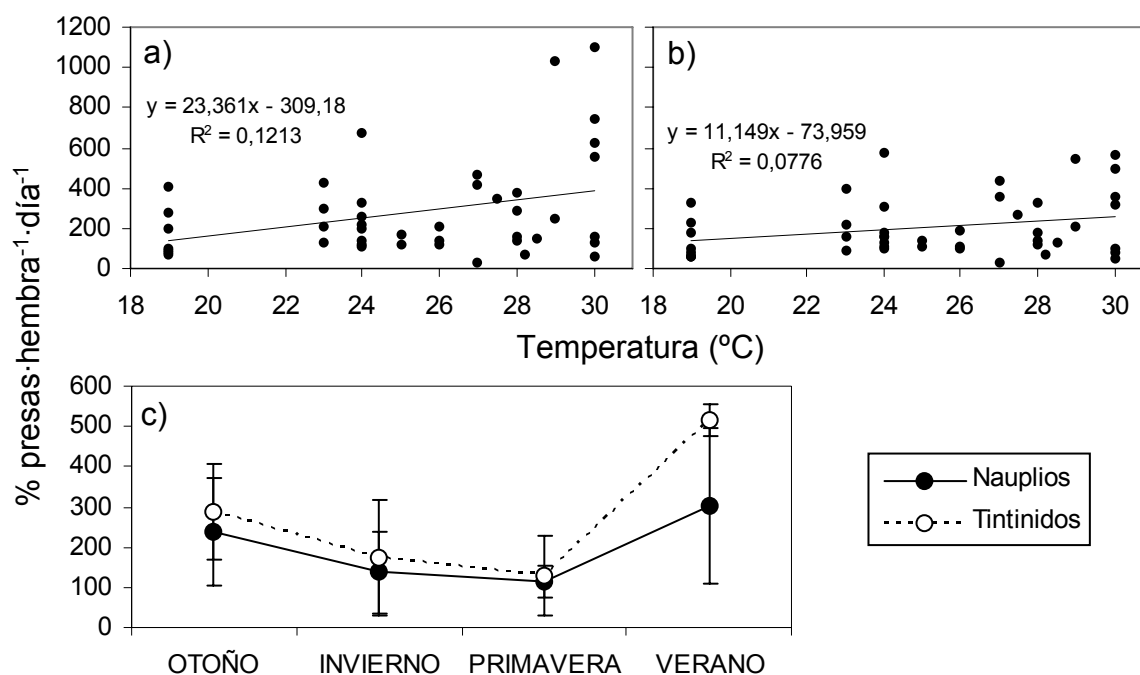


Figura 18. Temperatura superficial del mar en función del impacto potencial depredador de *C. furcatus* en a) tintínidos y b) nauplios de copépodo, c) variación estacional del impacto potencial de *C. furcatus* sobre tintínidos y nauplios de copépodo; medias de 18 réplicas (otoño) y de 9 réplicas (invierno, primavera y verano), barras de error: \pm desviación estándar.

Tabla 6. Análisis de variancia (Tipo III) del impacto potencial depredador de *Centropages furcatus* sobre nauplios y tintínidos ($\alpha = 0.05$). Significado de abreviaturas igual que en tabla 4.

Fuente	S.C.	g.l.	C.M.	R.V.	Fcrítico	$H_0 (\mu_1=\mu_2=\mu_3\ldots\mu_K)$	$H_A (\mu_1\neq\mu_2\neq\mu_3\ldots\mu_K)$
Día:	0.0112746	8	0.000140933	0.94	2.10	Aceptada	Rechazada
Mes:	0.0024331	4	0.000608275	4.07	2.53	Rechazada	Aceptada
Presa:	0.0113582	1	0.0398161	266.42	4.00	Rechazada	Aceptada
Error:	0.0547349	89					

6. DISCUSIÓN

La distribución de la TSM en la Bahía de La Paz; registrada durante este trabajo, mostró la existencia de un patrón de variación estacional que coincide con lo observado en trabajos previos realizados en la Bahía de La Paz, (González-Navarro & Saldierna-Martínez 1997, De Silva-Dávila, 1997; Martínez-López *et al.* 2001 y Cervantes-Duarte *et al.* 2001, 2003), lo que sugiere que nuestra estación de muestreo sea representativa de la variabilidad de la temperatura superficial del mar del resto de la Bahía de La Paz.

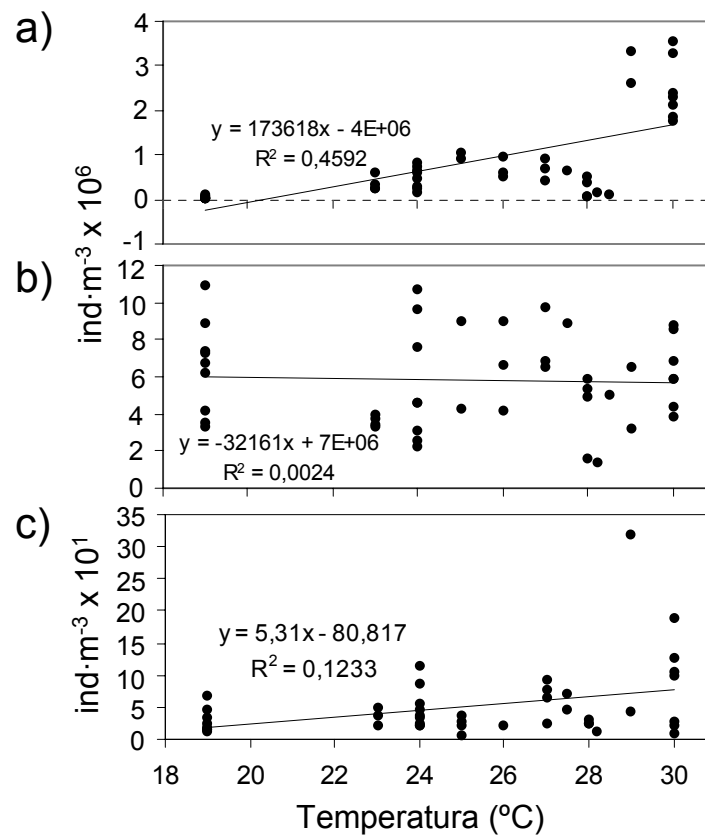


Figura 19. Temperatura superficial del mar en función de la abundancia de a) tintínidos, b) nauplios de copépodo y c) *Centropages furcatus*.

Aunque en términos de abundancia los nauplios de copépodo y los ciliados tintínidos ocuparon el tercero y quinto lugar (por debajo de la abundancia de las diatomeas y los dinoflagelados), éstos siempre estuvieron disponibles en abundancias promedio de 5.8×10^6 nauplios·m⁻³ y 9.4×10^5 tintínidos·m⁻³. No se observó relación aparente entre la abundancia de los nauplios de copépodo y la temperatura superficial del mar (coeficiente de determinación = 0.0024; Fig. 19a y

b), pero la abundancia de tintínidos si se relacionó de manera más estrecha con ésta variable ambiental (coeficiente de determinación = 0.4592; Fig. 19a y b). Lo cual es congruente con Balkis (2004) en cuanto a que éste autor encontró que el número de especies de tintínidos y de individuos esta correlacionada positivamente con el incremento de la temperatura.

Durante el desarrollo de éste trabajo la biomasa y abundancia de mesozooplancton describieron patrones de variación estacional similares entre sí, que iniciaron en otoño con valores intermedios, los cuales disminuyeron en invierno hasta alcanzar el mínimo, en la primavera se incrementaron nuevamente a valores intermedios y continuaron así hasta llegar finalmente a los valores más altos en el verano (Figs. 8b y 9b). Aunque ambos patrones variaron de forma similar al de la temperatura superficial del mar en otoño, invierno y primavera e inversos en el verano, en ninguno de los dos (biomasa y abundancia) se detectó una asociación significativa con el patrón de variación estacional de la temperatura superficial del mar (coeficientes de determinación de 0.004 para la biomasa y de 0.096 para la abundancia; Figs. 8c y 9c, respectivamente).

Ambos patrones de la biomasa y la abundancia ya habían sido observados por Signoret & Santoyo (1979) y González-Navarro & Saldierna-Martínez (1997), ya que ellos también reportaron valores intermedios en otoño, bajos en invierno, intermedios en primavera y altos en verano. Es posible que ésta falta de relación entre la variación de la biomasa y abundancia mesozooplanctónica con la temperatura superficial del mar se debe a que las estimaciones de éstas variables proceden de una sola estación de muestreo, lo cual es interesante pues de cualquier forma se pudo registrar el patrón estacional previamente establecido por éstos autores, indicando con esto que el sitio de muestreo es representativo del resto de la bahía.

Del análisis de la comunidad de los copépodos se pudieron identificar 23 géneros, de los cuales 21 se identificaron a nivel de especie; aproximadamente 23% más que lo que registraron Signoret & Santoyo (1980). Tal como lo reportan Palomares-García *et al.* (2003), *Acartia clausi* (23.64% de la abundancia relativa total) y *A. lillgeborgii* (9.45% de la abundancia relativa total) fueron dos de las especies de copépodos más abundantes durante el periodo de estudio. Aunque *Centropages fucatus* fue el segundo en abundancia (22.25%), es interesante señalar que con excepción de primavera siempre fue el copépodo más

abundante. Halsband-Lenk *et al.* (2002) sugieren que debido a la distribución geográfica y los ciclos de vida de las especies del género *Centropages*, la temperatura es un factor importante que puede afectar positiva o negativamente sus patrones de abundancia regional y estacional. Lo cual es comparable con lo observado en éste trabajo pues aún cuando la abundancia de *C. furcatus* se relacionó débilmente con la temperatura superficial del mar (coeficiente de determinación = 0.12; Fig. 19c), se pudo observar que la variación estacional de *C. furcatus* fluctuó de forma similar al patrón de variación de la temperatura superficial del mar en otoño, invierno y primavera, por lo que es posible que ésta variable ambiental influya de alguna manera en la abundancia de éste copépodo.

La primera estimación experimental de las tasas de depredación, la selectividad (Parré, 1982) y el impacto potencial depredador de *Centropages furcatus* frente a tintínidos y nauplios de copépodo en La Bahía de La Paz, B.C.S., México, mostraron que éste copépodo depredaría selectivamente e impactaría potencialmente a los tintínidos en mayor medida que a los nauplios de copépodo.

Los ciliados (incluidos los tintínidos) son reportados en la literatura como un componente importante (Stoecker & Egloff, 1987; Calbet & Saiz, 2005) y frecuentemente preferido en la dieta de los copépodos *Eurytemora affinis* (Berk *et al.* 1977), *Acartia tonsa* (Stoecker & Sanders, 1985), *Euterpina acutifrons* (Sheldon *et al.* 1986) *Acartia longiremis* (Fessenden & Cowles, 1994), *Acartia clausi* (Wiadnyana y Rassoulzadegan, 1989; Tiselius, 1989), *Eucalanus pileatus* (Verity & Paffenhöfer, 1996), *Corycaeus giesbrechti* (Hernández-Trujillo & Álvarez-Silva, 1999) *Leptodiptomus sicilis* (Bundy *et al.* 2005) y por supuesto del género *Centropages* (Wiadnyana & Rassoulzadegan, 1989; Tiselius, 1989; Fessenden & Cowles, 1994). Nuestros resultados concuerden con lo observado en dichos trabajos en cuanto a la preferencia de *Centropages furcatus* por depredar ciliados tintínidos, a tasas que van desde 4 hasta 15 órdenes de magnitud mayores a las estimadas en el presente estudio (Tabla 7).

Los nauplios de copépodo también se han reportado como un componente importante en la dieta de los copépodos (Titelman, 2001). Paffenhöfer & Knowles (1980) por ejemplo, reportan para *Centropages furcatus* en una concentración de 40 nauplios·L⁻¹, una tasa de depredación 30% más alta que la encontrada en este estudio. Conley & Turner (1985) utilizaron tres concentraciones naupliares (20% más altas que las empleadas en este estudio) para alimentar a *Centropages*

hamatus, y encontraron tasas de depredación hasta en un 93% similares a las encontradas en el presente trabajo. Sell *et al.* (2001) también emplearon tres concentraciones naupliares (sólo 6% más altas que las empleadas en este estudio) para alimentar a *Centropages typicus* encontrando tasas de depredación similares en un 94% a las observadas en el presente estudio (Tabla 7).

Tabla 7. Tasas de depredación ($d = \text{ind} \cdot \text{copépedo}^{-1} \cdot \text{día}^{-1}$) y aclaramiento ($a = \text{ml} \cdot \text{copépedo}^{-1} \cdot \text{día}^{-1}$) de algunas especies de copépodos sobre nauplios (n) y ciliados (c).

Depredador:	Presa:	Tasa:	Fuente:
<i>Centropages furcatus</i>	<i>Pseudodiaptomus coronatus</i> (n)	8.6 (d)	Paffenhöfer y Knowles, 1980
<i>Temora stylifera</i>	<i>Pseudodiaptomus coronatus</i> (n)	4.5 (d)	Paffenhöfer y Knowles, 1980
<i>Centropages hamatus</i>	<i>Acartia clausi</i> y <i>Centropages hamatus</i> (n)	4.06 (d)	Conley y Turner, 1985
<i>Labidocera eastiva</i>	<i>Acartia clausi</i> y <i>Centropages hamatus</i> (n)	15.13	Conley y Turner, 1985
<i>Acartia tonsa</i>	Tintinido <i>Favella</i> (c)	72 (a)	Stoecker y Sanders, 1985
<i>Acartia clausi</i>	<i>Strombidium sulcatum</i> (c)	36.8 (d)	Wiadnyana y Rassoulzadegan, 1989;
<i>Acartia clausi</i>	<i>Strombidium</i> sp. y <i>Mesodinium</i> sp. (c)	40.1 (a)	Tiselius, 1989
<i>Centropages hamatus</i>	<i>Strombidium</i> sp. y <i>Mesodinium</i> sp. (c)	78.7 (a)	Tiselius, 1989
<i>Centropages typicus</i>	<i>Strombidium sulcatum</i> (c)	82.5 (d)	Wiadnyana y Rassoulzadegan, 1989
<i>Centropages abdominalis</i>	<i>Laboea</i> sp. y <i>Tontonia</i> sp. (c)	160.8 (a)	Fessenden y Cowles, 1994
<i>Acartia longiremis</i>	<i>Laboea</i> sp. y <i>Tontonia</i> sp (c)	8.4 (a)	Fessenden y Cowles, 1994
<i>Eucalanus pileatus</i>	<i>Mesodinium</i> sp. (c)	57.6 (a)	Verity y Paffenhöfer, 1996
<i>Corycaeus giesbrechti</i>	<i>Acartia tonsa</i> (n)	10 (d)	Hernández-Trujillo, S. y C., Álvarez-Silva, 1999
<i>Corycaeus giesbrechti</i>	<i>Tintinnopsis</i> sp. (c)	18.2 (d)	Hernández-Trujillo, S. y C., Álvarez-Silva, 1999
<i>Centropages typicus</i>	<i>Temora longicornis</i> y <i>Acartia tonsa</i> (n)	2-36 (d)	Titelman, 2001
<i>Centropages typicus</i>	<i>Calanus finmarchicus</i> (n)	4-8 (d)	Sell <i>et al.</i> 2001
<i>Centropages furcatus</i>	<i>Acartia</i> sp, <i>Canthocalanus</i> sp. <i>Paracalanus</i> sp. (n)	5.46 (d)	En éste trabajo
<i>Centropages furcatus</i>	<i>Favela</i> sp. <i>Tintinnopsis</i> sp. (n)	4.64 (d)	En éste trabajo

Aunque se ha observado a copépodos capturar indistintamente tanto presas móviles como inmóviles, como *Anomalocera ornata* y *Centropages typicus* (Turner *et al.* 1985), se cree que la mayoría de los copépodos calanoideos son altamente selectivos en su alimentación (Vanderploeg *et al.* 1988; Vanderploeg 1994). La selectividad puede jugar un papel fundamental en la estructuración de las comunidades microbiales de los niveles tróficos inferiores (Dam *et al.* 1993; Dam *et al.* 1995; Turner *et al.* 2001; Broglio *et al.* 2004; Calbet & Saiz, 2005) por

medio del efecto conocido como cascadas tróficas afectando su diversidad y su biomasa (Fessenden & Cowles, 1994; Pace *et al.* 1998; Katechakis *et al.* 2002; Sipura *et al.* 2003; Broglio *et al.* 2004).

La selectividad depende en gran medida de las estrategias que los copépodos utilizan para elegir a sus presas, las cuales pueden estar influidas por una gran variedad de características inherentes a las mismas (Kleppel, 1993), como su tamaño (Nival & Nival, 1976; Bartram, 1980; Durbin *et al.* 1983; Paffenhöfer, 1984; Price, 1988), su morfología (Donaghay & Small, 1979; Gifford *et al.* 1981; Price, 1988), su movilidad (Atkinson, 1995; Rollwagen Bollens & Penry, 2003), su abundancia (Landry, 1981; Kjørboe *et al.* 1996; Gismervik & Anderson, 1997), su sabor (Price, 1988), su toxicidad (Huntley *et al.* 1986) y/o su valor nutricional (Poulet & Marsot, 1980; Ambler, 1985) el cual no siempre es el mismo para un depredador pues éste varía en función de sus requerimientos nutricionales, su estadio de desarrollo, el sexo ó la especie (Paffenhöfer & Knowles, 1980).

Por ejemplo; la movilidad de una presa es muy importante para los copépodos pues éstos últimos poseen (principalmente en sus anténulas) estructuras (setas, espinas) sensibles al movimiento (Strickler & Bal, 1973, Friedman, 1980, Gill, 1983, Gill & Crisp, 1985) con las que a través de estímulos mecánicos perciben disturbios en el fluido provocados por el movimiento (Haurly *et al.* 1980; Landry, 1980; Légier-Visser *et al.* 1986; Yen *et al.* 1992) pudiendo así detectar depredadores (Yen & Fields, 1992, Viitasalo *et al.* 1998) y presas potenciales (Kerfoot, 1978; Landry, 1978b; Svensen & Kjørboe, 2000). Experimentalmente se ha comprobado el efecto positivo que puede tener la movilidad en la detección de depredadores (Titelman, 2001; Titelman & Kjørboe, 2003; Broglio *et al.* 2001) y de presas, debido a la emisión de señales hidromecánicas que facilitan su encuentro (Broglio *et al.* 2001; Titelman, 2001; Kerfoot, 1978; Tiselius *et al.* 1997).

Nosotros esperábamos que la movilidad relativamente alta de los nauplios por si sola originaria que *Centropages furcatus* depredara a ésta presa en mayor medida que aquélla de menor movilidad, en este caso los tintínidos. Sin embargo ocurrió todo lo contrario, *Centropages furcatus* depredó a la de menor movilidad. Posiblemente el comportamiento de los tintínidos, los nauplios de copépodo y el propio *C. furcatus* haya sido una de las causas por las que éste copépodo prefirió

depredar ciliados tintínidos en lugar de los nauplios de copépodo.

Los tintínidos nadan a una velocidad promedio de $0.33 \text{ mm}\cdot\text{s}^{-1}$, y en general poseen un patrón de desplazamiento muy simple y una escasa habilidad para detectar y escapar de depredadores (Broglia *et al.* 2001). Es posible que las bajas velocidades de desplazamiento y la escasa habilidad de los tintínidos para escapar de los depredadores este relacionada con la presencia de una lóriga (coraza) que los recubre, ya que ésta puede reducir la captura y la ingesta exitosa por copéodos depredadores (Capriulo *et al.* 1981). Por ejemplo, Stoecker & Sanders (1985) y Turner & Anderson (1984) observaron en botellas sujetas a pastoreo por *Acartia tonsa* y *Acartia hudsonica* la presencia de tintínidos vivos con lórigas dañadas, remplazadas o incluso sin ellas. Lo que sugiere que la lóriga pueda ser una ventaja evolutiva (Capriulo *et al.* 1981) que como en rotíferos de agua dulce les ayude a escapar de los copéodos depredadores (Gilbert & Williamson, 1978; Williamson, 1983).

En este sentido los nauplios de copépodo por ser relativamente más veloces (velocidad de natación promedio de entre $1.50 \text{ mm}\cdot\text{s}^{-1}$ a $14.28 \text{ mm}\cdot\text{s}^{-1}$), con una amplia gama de patrones de desplazamiento y una gran habilidad para detectar y escapar de los depredadores (Titelman, 2001; Titelman & Kiorboe, 2003; Broglia *et al.* 2001) no requerirían de una lóriga.

C. furcatus es un depredador que posee un sensible sistema mecanoreceptor (Anraku & Omori, 1963; Paffenhöfer & Knowles, 1980; Conley & Turner, 1985; Turner, 1987; Kleppel, 1993; Slater & Hopcroft, 2005). Que suele permanecer al acecho batiendo sus apéndices bucales de forma ocasional por lo que crea corrientes relativamente suaves, difíciles de percibir por sus presas habituales (Gauld, 1966). Estas características probablemente permiten que *C. furcatus* detecte sigilosamente nauplios de copépodo y tintínidos de forma muy eficiente, pero como se menciona antes comparativamente los nauplios de copépodo son más eficientes en su capacidad para detectar y escapar del ataque de un depredador que los tintínidos, por lo que es posible que el ataque de *C. furcatus* sea más exitoso sobre tintínidos que sobre nauplios.

Es posible que además del incremento en la tasa de encuentro debido a la movilidad de las presas, exista un proceso de comportamiento innato al reconocimiento de presas durante la alimentación (Donagahy & Small, 1979; Alcaraz *et al.* 1980; Strickler, 1982). Los copéodos también poseen estructuras

quimiorreceptoras en sus partes bucales (Ong, 1969; Friedman & Strickler, 1975; Friedman, 1977) con las que pueden percibir estímulos químicos emitidos por el alimento y por alguna presa cercana a él (Alcaráz *et al.* 1980; Strickler, 1982; Price *et al.* 1983; Paffenhöfer & Van Sant, 1985) lo cual les permite; además de localizar a su presa, recabar información para “decidir” si ingiere o no la presa capturada recientemente. De hecho se ha probado que pueden distinguir entre microcapsulas enriquecidas y no enriquecidas, y entre formas nutricionalmente distintas de una sola especie algal (Cowles *et al.* 1988; Poulet & Marsot, 1980).

Los copépodos aparentemente son incapaces de sintetizar esteroides nuevos (Goad, 1981) como el colesterol, el cual es un precursor de los ecdiesteroides los cuales son esenciales para el proceso de la muda (Fingerman, 1987). Curiosamente los ciliados (incluidos los tintínidos) pueden ser una fuente importante de aminoácidos, proteínas, esteroides y ácidos grasos poliinsaturados (Stoecker & Capuzzo, 1990). Incluso se ha comprobado experimentalmente que el crecimiento de copépodos alimentados con ciliados es hasta en un 32% más rápido (Sheldon *et al.* 1986) y la producción de huevos es más elevada que en copépodos alimentados únicamente con algas (Stoecker & Egloff, 1987).

Los esteroides y los ácidos grasos altamente poliinsaturados (HUFAs) como el ácido eicosapentanoico (EPA) y el ácido docosahexanoico (DHA) son ácidos grasos esenciales en un amplio espectro de procesos biológicos en los invertebrados, como el control del crecimiento en el zooplancton (Jónasdóttir *et al.* 1995; Müller-Navarra, 1995). Los HUFAs actúan en funciones fisiológicas, como en los fenómenos de permeabilidad de las membranas biológicas, formando parte de la estructura de fosfolípidos y glicolípidos que las constituyen. Algunos de sus derivados actúan como hormonas ó mensajeros, que también funcionan como moléculas combustibles interviniendo en procesos de almacenamiento y transporte de moléculas energéticas (Stryer, 1995; Lenhinger, 1984). Los esteroides son indispensables para algunas funciones vitales como el mantenimiento de la arquitectura celular, el funcionamiento de membranas biológicas, el crecimiento y la reproducción (Ederington *et al.* 1995; Crockett, 1998).

Durante el desarrollo de éste trabajo; aún cuando el análisis estadístico detectó diferencias significativas ($p < 0.05$) diarias y mensuales en las tasas de depredación hacia ambas presas (Tabla 4). Se observó que las tasas de

depredación de *Centropages furcatus* frente a tintínidos, se mantuvieron con intervalo de variación diario y mensual muy pequeño, y ligeramente mayor frente a los nauplios de copépodo. Es posible que tales diferencias en la variación de las tasas de depredación entre tintínidos y nauplios de copépodo, son debido a sus patrones de natación y desplazamiento y su respuesta al ataque de los depredadores (Broglia *et al.* 2001; Titelman, 2001; Titelman & Kiorbøe, 2003).

Como ya se mencionó antes el patrón de movilidad de los ciliados tintínidos es relativamente simple y predecible, por lo que emiten una señal hidrodinámica constante fácil de percibir por los depredadores (Broglia *et al.* 2001; Wiadnyana & Rassoulzadegan, 1989), los nauplios de copépodo por el contrario exhiben un patrón de movilidad y desplazamiento más amplio y variable, lo que se traduce en una señal hidrodinámica más errática y difícil de percibir por sus depredadores, además los nauplios son capaces de responder de forma eficaz al ataque de un depredador lo que los hace presas más difíciles de capturar (Titelman, 2001; Titelman & Kiorbøe, 2003).

Wiadnyana & Rassoulzadegan (1989) observaron por ejemplo que al alimentar con ciliados y algas planctónicas a los copépodos *Acartia clausi* y *Centropages typicus*, éstos siempre mantuvieron un consumo constante y poco variable a lo largo de todos sus experimentos cuando fueron alimentados con ciliados. Ellos atribuyeron esa constancia en el consumo a la movilidad relativamente simple y predecible de los ciliados. Nuestros resultados son congruentes con esas observaciones en cuanto a la depredación constante y poco variable de tintínidos por parte de *C. furcatus*.

Estacionalmente las tasas de depredación hacia los tintínidos no mostró ningún patrón de variación, lo cual posiblemente sea un reflejo de la movilidad relativamente simple y predecible de éstos ciliados. Sin embargo según Stoecker & Capuzzo (1990) las tasas de depredación suelen incrementarse de forma proporcional a la abundancia de las presas debido al incremento de las tasas de encuentro. Efectivamente, durante el desarrollo de nuestros experimentos las tasas de depredación sobre ambas presas se incrementaron de manera proporcional a la abundancia de las mismas (Fig. 12), sin embargo las proporciones de presas y depredadores empleadas en éste trabajo siempre se mantuvieron constantes, sin tomar en cuenta sus variaciones diarias y estacionales de abundancia en el ambiente natural, lo cual posiblemente es la

causa de la ausencia de variación estacional en las tasas de depredación de *C. furcatus* sobre tintínidos.

La temperatura es un factor ambiental que afecta una gran variedad de aspectos físicos, químicos y fisiológicos; como la viscosidad, la actividad enzimática, las tasas de reproducción, crecimiento y desarrollo e incluso los patrones de distribución y abundancia de los organismos (Kinne, 1963; Halsband-Lenk *et al.* 2002), así mismo Sell *et al.* (2001) y Conley & Turner (1985) mencionan que las tasas de depredación aumentan conforme se incrementa la temperatura, sin embargo y contrario a lo observado por estos autores en éste trabajo no se encontró una asociación significativa entre las tasas de depredación sobre ambas presas y la temperatura superficial del mar (Figs. 13a y 13b).

Las proporciones de presas empleadas en este trabajo se plantearon como un intento por representar invariablemente condiciones de baja (20 nauplios de copépodo·L⁻¹ + 20 tintínidos·L⁻¹), media (30 nauplios de copépodo·L⁻¹ + 30 tintínidos·L⁻¹) y alta (40 nauplios de copépodo·L⁻¹ + 40 tintínidos·L⁻¹) disponibilidad de presas en el ambiente natural. Es posible que al extrapolar al ambiente natural las tasas de depredación de *Centropages furcatus* sobre nauplios de copépodo y tintínidos, ocurra una subestimación o incluso una sobrestimación, que puede originar una interpretación errónea de lo que ocurre en el ambiente natural.

El experimento de saciedad (Fig. 14) se llevo a cabo precisamente para subsanar en la medida de lo posible el error a la hora de extrapolar al campo las observaciones hechas en el laboratorio. Durante los experimentos de depredación anteriores se introdujeron cinco hembras por botella más una mezcla equiproporcional de ambas presas, en cambio en el experimento de saciedad se colocó una sola hembra por botella y solo un tipo de presa, lo cual se realizó para evitar la competencia entre depredadores y la posible interferencia ocasionada por el tipo de presa. En este sentido las tasas de depredación de *C. furcatus* frente a tintínidos y nauplios de copépodo fueron 48.3% y 47.6% más bajas que las tasas de depredación promedio bajo condiciones saturadas de alimento (experimento de saciedad), respectivamente (Fig. 14).

Durante el experimento de saciedad se observaron dos cosas interesantes: primero que *C. furcatus* mantuvo un consumo de tintínidos más elevado respecto al de los nauplios de copépodo y segundo que *C. furcatus* llegó más rápido a su punto de saciedad cuando fue alimentado con nauplios de copépodo que con los

tintínidos. Con éstos últimos la depredación se prolongo, casi indefinidamente pues con un par de concentraciones más posiblemente se hubiera observado claramente el punto de saciedad de *C.furcatus* frente a éstos ciliados.

Los resultados del experimento de saciedad tambien originaron la búsqueda de otra posible causa a la aparente preferencia de *C. furcatus* por depredar tintínidos en vez de nauplios de copépodo. Los nauplios de copépodo empleados en estudio en promedio aportan $0.29 \mu\text{gC}\cdot\text{ind}^{-1}$ (Landry, 1978a), mientras que los tintínidos sólo $0.01 \mu\text{gC}\cdot\text{ind}^{-1}$ (Capriulo & Carpenter, 1983). Es decir que en términos de biomasa y de aporte calórico se requieren cerca de 24.63 tintínidos para equiparar lo que aporta de manera individual un solo nauplio de copépodo.

Durante éste trabajo, el impacto potencial depredador de *Centropages furcatus* frente a la población de nauplios de copépodo fue apenas del 0.0040%, muy por debajo de lo estimado por Conley & Turner (1985), quienes reportan para *Centropages hamatus* una depredación potencial del 8.23% de la población naupliar, aquí es necesario señalar que durante nuestro estudio la población promedio de *C. furcatus* fue de $52.17 \text{ ind}\cdot\text{m}^{-3}$, mientras que la reportada por éstos autores para *C. hamatus* es de aproximadamente $150 \text{ ind}\cdot\text{m}^{-3}$, los cuales ejercieron su impacto potencial depredador sobre poblaciones naupliares promedio de $5.8 \times 10^6 \text{ ind}\cdot\text{m}^{-3}$ y de aproximadamente $18.8 \times 10^3 \text{ ind}\cdot\text{m}^{-3}$, respectivamente.

Respecto a los tintínidos, en la literatura no existen trabajos específicos en los que se haya estimado el impacto potencial depredador de copépodos del género *Centropages* sp. frente a éstos ciliados, pero se menciona que el impacto potencial depredador que los copépodos pueden inducir en las poblaciones de ciliados puede ser muy variable, desde 0% hasta 200% del “standing stock” consumido por día, lo cual puede ser un reflejo de las peculiaridades de los sistemas estudiados. (Dolan, 1991; Nielsen & Kiorbøe, 1994; Lonsdale *et al.* 2000; Koski *et al.* 2002). En éste trabajo por ejemplo, el impacto que *Centropages furcatus* pudo ejercer sobre los tintínidos varió de 0.0166% a 0.4922% de la población natural de éstos ciliados.

8. CONCLUSIONES

La temperatura superficial del mar mostró un patrón de variación estacional representativo del resto de la Bahía de La Paz.

Sólo la abundancia de tintínidos se asoció de manera significativa ($R^2 = 0.46$) con la temperatura superficial del mar.

Se identificaron 23 géneros de copépodos de los cuáles 21 se identificaron a nivel de especie; 23% más que lo informado para la Bahía de La Paz, B.C.S., México por Signoret y Santoyo (1980).

La tasa de depredación de *Centropages furcatus* siempre fue más elevada en los tintínidos ($5.65 \text{ presas} \cdot \text{hembra}^{-1} \cdot \text{día}^{-1}$) posiblemente por su alto valor nutricional, sus reducidos patrones de movimiento y su escasa habilidad para escapar de los depredadores, en comparación con los nauplios ($4.43 \text{ presas} \cdot \text{hembra}^{-1} \cdot \text{día}^{-1}$) los cuales además de exhibir un patrón más amplio de movimientos, poseen una mayor habilidad y velocidad para escapar de los depredadores.

Aunque se detectaron diferencias significativas ($p < 0.05$) diarias y mensuales en las tasas de depredación hacia ambas presas, no se observó claramente un patrón de variación diario ni estacional bien definido y tampoco se encontró una asociación significativa entre las tasas de depredación de ambas presas y la temperatura superficial del mar.

La selectividad (Índice de Pearné) fue superior en tintínidos respecto a los nauplios de copépodo ($C = 0.20$ y 0.16 , respectivamente) lo cual es consistente con lo observado en las tasas de depredación en éste trabajo y de otras especies de copépodos.

C. furcatus puede impactar potencialmente en mayor medida a los tintínidos consumiendo en promedio 0.1577% de la población natural ($278.21 \text{ presas} \cdot \text{hembra}^{-1} \cdot \text{día}^{-1} \cdot \text{m}^{-3}$), mientras que de la población naupliar de copépodos, solo puede consumir 0.0040% ($205.53 \text{ presas} \cdot \text{hembra}^{-1} \cdot \text{día}^{-1} \cdot \text{m}^{-3}$).

10. RECOMENDACIONES

Debido a la falta de patrones estacionales en la variación de la tasa de depredación, sería ideal realizar muestreos exploratorios antes de iniciar la experimentación, esto con el fin de simular en el laboratorio las proporciones de presas y depredadores disponibles en el ambiente natural.

Reducir al mínimo la variación de la temperatura experimental, mediante un incubador o termostato.

Tradicionalmente se utilizan hembras en los experimentos de alimentación, sería interesante incluir machos para comparar la magnitud de las diferencias en las tasas de depredación debido al sexo.

Sería de gran utilidad la implementación de algún mecanismo que induzca turbulencia dentro de las botellas experimentales, para probar su efecto en las tasas de depredación.

Sería muy útil contar con alguna herramienta (videograbador de alta velocidad) que permita monitorear el comportamiento de los depredadores y presas; por ejemplo la velocidad de desplazamiento, la distancia de detección de presas y depredadores, la velocidad de respuesta al ataque de un depredador, entre otros.

Realizar análisis del contenido nutricional de las presas (proteínas, ácidos grasos, carbono, etc.) y probar su efecto en alguna tasa vital (tasa de crecimiento, tasa de producción de huevos, tasa de eclosión, etc.)

9. LITERATURA CITADA

- Alcaraz, M., G.A. Paffenhöfer & J.R. Strickler. 1980. Catching the algae a first account of visual observations on filter-feeding calanoids, 241-248. In: Kerfoot. W.C. (Ed.) *Evolution and ecology of zooplankton communities*, University Press of New Hampshire. Hanover, New England.
- Ambler, J.W. & B.W. Frost. 1974. The feeding behaviour of a predatory planktonic copepod, *Tortanus discaudatus*. *Limnol. Oceanogr.* 19 (3): 446-451.
- Ambler, J.W., J.E., Cloern & A. Hutchinson. 1985. Seasonal cycles of zooplankton from San Francisco Bay. *Hydrobiologia.* 129:177–197.
- Anraku, M. & M. Omori. 1963. Preliminary survey of the relationship between the feeding habit and the structure of the mouthparts of marine copepods. *Limnol. Oceanogr.* 8: 116-126.
- Atkinson, A. 1995. Omnivory and feeding selectivity in five copepod species during spring in the Bellingshausen Sea, Antarctica. *ICES J. Mar. Sci.* 52: 385-396.
- Azam, F., T. Fenchel, J.G. Field, J.S. Gray, L.A. Meyer-Reil & F. Thingstad. 1983. The ecological role of water-column microbes in the sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 10: 257-63.
- Balkis, N. 2004. Tintinnids (Protozoa: Ciliophora) of the Büyükçekmece Bay in the Sea of Marmara. *Sci. Mar.* 68 (1): 33-44.
- Bartram, W. C. 1980. Experimental development of a model for the feeding of neritic copepods on phytoplankton. *J. Plankton Res.* 3: 25-51.
- Beers, J.R. & G.L. Stewart. 1967. Numerical abundance and euphotic zone at five locations across the California Current. *J. Fish. Res. Bd. Can.* 24: 2053-2068.
- Berggreen, U., B. Hansen & T. Kiørboe. 1988. Food size spectra ingestion and growth of the copepod *Acartia tonsa* during development: implications for determination of copepod production. *Mar. Biol.* 99: 341-352.
- 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. *Microb. Ecol.* 4 (1): 27-40.
- Bidart-Jiménez, C. 1992. *Glosario de mareas y corrientes*. Servicio Hidrográfico

y Oceanográfico de la Armada de Chile, Valparaíso. 59 p.

- Bradford-Grieve, J.M. 1994. The Marine Fauna of New Zealand: Pelagic Calanoid Copepoda: Megacalanidae, Calanidae, Paracalanidae, Mecynoceridae, Eucalanidae, Spinocalanidae, Clausocalanidae. New Zealand Oceanographic Institute Memoir 102, New Zealand. 146 p.
- Bradford-Grieve, J.M. 1999. The Marine Fauna of New Zealand: Pelagic Calanoid Copepoda: Bathypontiidae, Arietellidae, Augaptilidae, Heterorhabdidae, Lucicutiidae, Metridinidae, Phyllopodidae, Centropagidae, Pseudodiaptomidae, Temoridae, Candacidae, Pontellidae, Sulcanidae, Acartiidae, Tortanidae. NIWA Biodiversity Memoir 111, New Zealand. 261 p.
- Bradford-Grieve, J.M., R. Murdoch, M. Oliver & J. Mcleod. 1998. Mesozooplankton biomass, composition, and potential grazing pressure on phytoplankton during austral winter and spring 1993 in the subtropical convergence region near New Zealand. Deep-Sea Res. I. 45: 1709-1737.
- Broglio, E., E. Saiz & A. Calbet. 2004. Trophic impact and prey selection by crustacean zooplankton on the microbial communities of an oligotrophic coastal area (NW Mediterranean Sea). Aquat. Microb. Ecol. 35: 65-78.
- Broglio, E., M. Johansson & P.R. Jonson. 2001. Trophic interaction between copepods and ciliates: effects of prey swimming behavior on predation risk. Mar. Ecol. Prog. Ser. 220: 179–186.
- Broglio, E., S.H. Jonasdottir, A. Calbet, H.H. Jakobsen, & E. Saiz. 2003. Effect of heterotrophic versus autotrophic food on feeding and reproduction of the calanoid copepod *Acartia tonsa*: relationship with prey fatty acid composition. Aquat. Microb. Ecol. 31: 267-278.
- Bundy, M.H., H.A. Vanderploeg, P.J. Lavrentyev & P.A. Kovalcik. 2005. The importance of microzooplankton versus phytoplankton to copepod populations during late winter and early spring in Lake Michigan. Can. J. Fish Aquat. Sci. 62: 2371-2385.
- Calbet, A. & E. Saiz y M. Alcaraz. 2002. Copepod egg production in the NW Mediterranean: effects of winter environmental conditions. Mar Ecol. Progr. Ser. 237: 173-184.
- Calbet, A. & E. Saiz. 2005. The ciliate-copepod link in marine ecosystems. Aquat. Microb. Ecol. 38:157-167.

- Calbet, A. & M.R. Landry. 1999. Mesozooplankton influences on the microbial food web: direct and indirect trophic interactions in the oligotrophic open ocean. Limnol. Oceanogr. 44: 1370-1380.
- Calbet, A. & M.R. Landry. 2004. Phytoplankton growth, microzooplankton grazing and carbon cycling in marine systems, Limnol. Oceanogr. 49: 51-57.
- Capriulo, G.M. & E.J. Carpenter. 1983. Abundance, Species Composition and Feeding Impact of Tintinnid Micro-Zooplankton in Central Long Island Sound. Mar. Ecol. Progr. Ser. 10: 277-288.
- Capriulo, G.M., E.B. Sherr & B.F. Sherr. 1991. Trophic behaviour and related community feeding activities of heterotrophic marine protista, 219-265. In: Reid, P.C., C.M. Turley, P.H. Burkill (Eds.) Protozoa and their role in marine processes. Springer Verlag, Berlin.
- Capriulo, G.M., K. Gold & A. Okubo. 1981. Evolution of the lorica in tintinnids: a possible selective advantage. Ann. Inst. Oceanogr. Paris. 58: 319-324.
- Cervantes-Duarte, R., A. Reyes-Salinas, G. Verdugo-Díaz & E. Valdez. 2003. Efecto de la concentración de clorofila *a* y seston superficial sobre la transparencia del agua de mar en una región costera del Golfo de California, México. Oceánides. 18 (1): 1-11.
- Cervantes-Duarte, R., F. Aguirre-Bahena, A. Reyes-Salinas & J.Valdez. 2001. Caracterización hidrológica de una laguna costera de Baja California Sur, México. Oceánides. 16 (2): 93-105.
- Conley, W.J. & J.T. Turner. 1985. Omnivory by the coastal marine copepods *Centropages hamatus* and *Labidocera aestiva*. Mar. Ecol. Progr. Ser. 21: 113-120.
- Cotonnec, G., B. Christophe, S. Benoit & T. Guy. 2001. Nutritive Value and Selection of Food Particles by Copepods During a Spring Bloom of *Phaeocystis* sp. in the English Channel, as Determined by Pigment and Fatty Acid Analices. J. Plankton Res. 23 (7): 693-703.
- Cowles, T.J., R.J. Olson & S.W. Chisolm. 1988. Food selection by copepods: discrimination on the basis of food quality. Mar. Biol. 100: 41-49.
- Crocket, E. 1988. Cholesterol function in plasma membranes from ectotherms: membrane-specific roles in adaptation to temperature. Am. Zool. 38: 291-304.

- Cruz-Hernández, J. 2006. Cambio temporal de la tasa de depredación de *Labidocera* en la Bahía de La Paz, México. Tesis de maestría, CICIMAR-IPN, La Paz, México. 56 p.
- Cushing, D.H. 1989. A difference in structure between ecosystems in strongly stratified waters and those that are only weakly stratified. J. Plankton Res. 11: 1-13.
- Dam, H. G., C. A. Miller & S. H. Jonasdottir. 1993 The trophic role of mesozooplankton at 47N, 20W during the North Atlantic Bloom Experiment. Deep-Sea Res. II. 2 (40): 197-212.
- Dam, H.G., X. Zhang, M. Butler & M.R. Roman. 1995. Mesozooplankton grazing and metabolism at the equator in the central Pacific: implications for carbon and nitrogen fluxes. Deep-Sea Res. II. 42:735-756.
- Davis, C.S. 1987. Components of the zooplankton production cycle in the temperature ocean. J. Mar. Res. 45: 947-983.
- De Silva-Dávila R., & R. Palomares- García. 1998. Inusual larval growth production of *Nyctiphanes simplex* in Bahía de La Paz, Baja California Sur, México. J. Crustacean Biol. 18(3): 490-498.
- De Silva-Dávila, R. 1997. Abundancia y distribución de los eufaúsidos y producción larvaria de *Nyctiphanes simplex* Hansen, en la Bahía de La Paz, B.C.S., México. Tesis de maestría, CICIMAR-IPN, La Paz, México. 112 p.
- Díaz, J. 1976. Métodos para la determinación del tamaño de la submuestra mínima en estudios zooplanctónicos. Mem. I Reun. Latinoam. Cien. Tecnol. Ocean. México. 2: 84-90.
- Dolan, J.R. 1991. Microplankton ciliates in mesohaline Chesapeake Bay waters: estimates of growth rates and consumption by copepods. Mar. Biol. 111: 303-309.
- Donaghay, P.L. & L.F. Small. 1979. Food selection capabilities of the estuarine copepod *Acartia clausi*. Mar. Biol. 52: 137-146.
- Durbin, E.G., A.G. Durbin, T.J Smayda & P.G. Verity. 1983. Food limitation of productivity by adult *Acartia tonsa* in Narragansett Bay, Rhode Island. Limnol. Oceanogr. 28: 1199-1213.
- Dussart, B.M. 1965. Les différentes catégories de plancton. Hydrobiologia. 26: 72-74.

- Ederington, M.C., G.B. Mc. Manus & H.R. Harvey. 1995. Trophic transfer of fatty acids, sterols, and a triterpenoid alcohol between bacterium, a ciliate, and the copepod *Acartia tonsa*. Limnol. Oceanogr. 4(5): 860-867.
- Espinoza-Ávalos, J. 1979. Resultados preeliminares sobre la distribución superficial de parámetros físicoquímicos en la Ensenada de La Paz, Baja California Sur, durante la primavera de 1976. CalCOFI Rep. 20: 150-161.
- Fenchel, T. 1974. Intrinsic rate of natural increase: the relationship with body size. Oecología (Berl.). 14: 317-326.
- Fessenden, L. & T.J. Cowles. 1994. Copepod predation on phagotrophic ciliates in Oregon coastal waters. Mar. Ecol. Prog. Ser. 107:103-111.
- Fingerman, M. 1987. The endocrine mechanism in crustaceans. J. Crustacean Biol. 7:1-24.
- Fleminger, 1964. *Labidocera jonhsoni* species nov. Pilot Register of Zoology car. No 2A.
- Friedman, M.M. & J.R. Strickler. 1975. Chemoreceptors and feeding in calanoid copepods. Proc. natn. Acad. Sci. USA. 72: 4185-4188.
- Friedman, M.M. 1980. Comparative morphology and functional significance of copepod receptors and oral structures, 185-197. In: Kerfoot, W.C. (Ed.) Evolution and ecology of zooplankton communities. University Press of New England, New Hampshire.
- Friedman, M.M. 1997. Electron microscope studies of the filter-feeding mechanism by calanoid copepods. Ph. D. thesis, The Johns Hopkins Univ., Baltimore. 100p.
- Frost, B.W. 1972. Effects of size and concentration of food particles on the feeding behaviour of the marine planktonic copepod *Calanus Pacificus*. Limnol. Oceanogr. 6: 805-815.
- Gárate-Lizárraga, I., M.L. Hernández-Orozco, C.J. Band-Schmidt & G. Serrano-Casillas. 2001. Red tides along the coasts the Baja California Sur, México (1984-2001). Oceánides. 16 (2): 127-134.
- Gárate-Lizárraga, I., M.S. Muñeton-Gómez & V. Maldonado-López. 2006. Florecimiento del del dinoflagelado *Gonyaulax polygramma* frente a la isla Espiritu Santo, Golfo de California, México. Rev. Invest. Mar. 27 (1): 31-39.
- García, E. 1988. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köpen.

- Instituto de Geografía, Univ. Nal. Autón. Mexico, 219p.
- Gauld, D.T. 1966. The swimming and feeding of planktonic copepods, 313-334. In: H. Barnes (Ed.) Some Contemporary Studies in Marine Science. Allen & Unwin Ltd., London.
- Gifford, D.J. & M.J. Dagg. 1991. The microzooplankton-mesozooplankton link: consumption of planktonic Protozoa by the calanoid copepods *Acartia tonsa* Dana and *Neocalanus plumchrus* Marukawa. Mar. Microb. Food Webs 5: 161-177.
- Gifford, D.J. 1991. The protozoan-metazoan trophic link in pelagic ecosystems. J. Protozool. 38: 81-86.
- Gifford, D.J. 1993. Consumption of protozoa by copepods feeding on natural microplankton assemblages, 723-729. In: Kemp, P.F., B. Sherr, E.B. Sherr, & J.J. Cole (Eds.) Handbook of methods in aquatic microbial ecology. Lewis Publishers, Boca Raton, Florida.
- Gilbert, J.J. & C.E. Williamson. 1978. Predator-prey behaviour and its effects on rotifer survival in associations of *Mesocyclops edax*, *Asplancha girodi*, *Polyarthra vulgaris*, and *Keratella cochlearis*. Oecología. 37: 13-22.
- Gill, C.W. & D.J. Crisp. 1985. Sensitivity of intact and antennule amputated copepods to water disturbance. Mar. Ecol. Prog. Ser. 21: 221-227.
- Gill, C.W. 1983. The swimming responses of planktonic organisms, particularly *Temora longicornis* Müller. Ph D. thesis, University College of North Wales, Bangor.
- Gismervik, I. & T. Andersen. 1997. Prey switching by *Acartia clausi*: experimental evidence and implications of intraguild predation assessed by a model. Mar. Ecol. Prog. Ser. 157:247-259.
- Goad, L.J. 1981. Sterol biosynthesis and metabolism in marine invertebrates. Pure and Appl. Chem. 51: 837-852.
- Gómez-Gutiérrez, J., R. Palomares-García, R. De Silva-Dávila, M. A. Carballido-Carranza & A. Martínez-López. 1999. Copepod daily egg production and growth rates in Bahía Magdalena, México. J. Plankton Res. 21 (12): 2227-2244.
- González-Navarro, E. & R. Saldierna-Martínez. 1997. Zooplankton de La Bahía de La Paz, B.C.S. (1990-1991), 43-57. En: Urbán, R. & M. Ramírez, (Eds.) La Bahía de La Paz. 1997. UABCS-CICIMAR, México. 345 p.

- Halsband-Lenk, C., H. Hans-Jürgen & C. François. 2002. Temperature impact on reproduction and development of congener copepod populations. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 271: 121-153.
- Haury, L.R., D.E. Kenyon & J.R. Brooks. 1980. Experimental evaluation of the avoidance reaction of *Calanus finmarchicus*. J. Plankton Res. 2: 187-202.
- Heinbokel, J.F. 1978. Studies on the functional role of tintinnids in the Southern California Bight. I. Grazing and growth rates in laboratory cultures. Mar. Biol. 47: 177-189.
- Hernández-Becerril, D.U. 2003. Diversidad del fitoplancton marino en México. Un acercamiento actual, 1-18. En: Barreiro-Güemes, M.T., M.E. Meave del Castillo, M. Signoret-Poillon & M. Figueroa-Torres (Eds.) Planctología Mexicana. Sociedad Mexicana de Planctología, A.C., México. 300 p.
- Hernández-Trujillo, S. & C. Álvarez-Silva. 1999. Depredación de *Corycaeus giesbrechti* Dahl 1894 sobre nauplios de *Acartia tonsa* Dana 1852 y *Tintinnopsis* sp. Stein 1867. Oceánides. 13 (2), 14(1): 67-71.
- Hulsemann, K. 1996. Copepoda, 249-295. En: Gasca, R. & E. Suárez-Morales (Eds). Introducción al estudio del Zooplancton marino. El colegio de la Frontera sur (ECOSUR/CONACyT), México. 711 p.
- Huntley, M., P. Sykes, S. Rohan & V. Marin. 1986. Chemical-mediated rejection of dinoflagellate prey by the copepods *Calanus pacificus* and *Paracalanus parvus*: mechanisms, occurrence and significance. Mar. Ecol. Prog. Ser. 28: 105-120.
- Ito, H. & A. Taniguchi. 2001. Standing Crops of Planktonic Ciliates and Copepod Nauplii in the Subarctic North Pacific and the Bering Sea in Summer. J. Oceanogr. 57: 333-339.
- Jiménez-Quiróz, M.C. 1991. Contribución al conocimiento de los productores primarios de la Ensenada de La Paz. Análisis de la comunidad de manglar. Tesis de Maestría, CICIMAR. IPN. 85 p.
- Johannes, R.E. 1964. Phosphorus regeneration and body size in marine animales: micro-zooplankton and nutrient regeneration. Science. N.Y. 146: 923-924.
- Jónasdóttir, S.H. Fields & S. Pantoja. 1995 Copepod egg production in Long Island Sound, USA, as a function of the chemical composition of seston.

Mar. Ecol. Progr. Ser. 52: 137-146.

- Katechakis, A., H. Stibor & U. Sommer. 2002. Changes in the phytoplankton community and microbial food web of Blanes Bay (Catalan Sea, Mediterranean) under prolonged grazing pressure by doliolids (Tunicata), cladocerans or copepods (Crustacea). Mar. Ecol. Progr. Ser. 234: 55-69.
- Kerfoot, W.C. 1978. Combat between predatory copepods and their prey: *Cyclops*, *Epischura* and *Bomina*. Limnol. Oceanogr. 23: 1089-1102.
- Kimmerer, W.J. 1991. Predatory influences on copepod distribution in coastal waters, 161-174. In: Proc. 4th Int. Conf. Copepoda. Bull. Plankton Soc. Jpn. Spec. Vol., Japón. 321 p.
- Kinne, O. 1963. The effects of temperature and salinity on marine and brackish water animals: I. Temperature. Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev. 1: 301-340.
- Kjørboe, T., E. Saiz & M. Viitasalo. 1996. Prey switching behavior in the planktonic copepod *Acartia tonsa*. Mar. Ecol. Progr. Ser. 143: 65-75.
- Klein Breteler, W.C.M., M. Koski & S. Rampen. 2004. Role of essential lipids in copepod nutrition: no evidence of trophic upgrading of food quality by a marine ciliate. Mar. Ecol. Progr. Ser. 274: 199-208.
- Klein Breteler, W.C.M., N. Schogt, M. Baas, S. Schouten & G. Kraay. 1999. Trophic upgrading of food quality by protozoans enhancing copepod growth: role of essential lipids. Mar. Biol. 135:191-198.
- Kleppel, G.S. 1993. On the diets of calanoid copepods. Mar. Ecol. Progr. Ser. 99: 183-195.
- Koski, M., K. Schmidt, J. Engström, Öst. J. M. Viitasalo, S. Jonasdóttir, S. Repka & K. Sivonen. 2002. Calanoid copepods feed and produce eggs in the presence of toxic cyanobacteria *Nodularia spumigena*. Limnol. Oceanogr. 47: 878-885.
- Krebs, C.J. 1985. Ecología: estudio de la distribución y la abundancia. Ed, Harla, México. 753 p.
- Landry, M.R. & R.P. Hassett. 1982. Estimating the Grazing Impact of Marine Micro-zooplankton. Mar. Biol. 67: 283-288.
- Landry, M.R. 1978a. Predatory feeding behaviour of a marine copepod, *Labidocera trispinosa*. Limnol. Oceanogr. 23: 1103-1113.
- Landry, M.R. 1978b. Population dynamics and production of a planktonic

- marine copepod, *Acartia clausi*, in a small temperate lagoon on San Juan Island, Washington. Int. Revue ges. Hydrobiol. 63: 77-119.
- Landry, M.R. 1980. Detection of prey by *Calanus pacificus* implications of the first antennae. Limnol. Oceanogr. 25: 545-549.
- Landry, M.R. 1981. Switching between Herbivory and Carnivory by the planktonic Marine Copepod *Calanus pacificus*. Mar. Biol. 65: 77-82.
- Légier-Visser, M.F., J.G. Mitchell, A. Okubo & J.A. Fuhrman. 1986. Mechanoreception in Calanoid copepods. Mar. Biol. 90: 529-535.
- Lonsdale, D., D.A. Caron, M.R. Dennett & R. Schaffner. 2000. Predation by *Oihona* spp. on protozooplankton in the Ross Sa, antarctica. Deep-Sea Res. II. 47: 3273-3283.
- Malpica-Sánchez, A., T. Castro-barrera & H. Sandoval-Trujillo. 2004. Composición del contenido de ácidos grasos en tres poblaciones mexicanas de *Artemia franciscana* de aguas epicontinentales. Rev. Biol. Trop. Mar. 52 (1): 297-300.
- Martínez-López, A., R. Cervantes-Duarte, A. Reyes-Salinas & J.E. Valdez-Holguin. 2001. Cambio estacional de clorofila a en la Bahía de La Paz, B.C.S., México. Hydrobiol. 11(1):45-52.
- Montagnes, D.J.S., D. H. Lynn, J. C. Roff & W.D. Taylor. 1988. The annual cycle of heterotrophic planktonic ciliates in the waters surrounding the Isles of Shoals, Gulf of Maine: an assessment of their trophic role. Mar. Biol. 99(1): 21-30.
- Morales, R.E. & H. Cabrera-Muro. 1982. aplicación de un modelo numérico unidimensional a la Ensenada de La Paz B.C.S. Ciencias Marinas. 8(2): 69-89.
- Müller-Navarra, D. 1995. Evidence that a highly unsaturated fatty acid limits *Daphnia* growth in nature. Archiv Für Hydrobiologie 132: 297-307.
- Mullin, M.M., E.F. Stewart & F.J. Fuglister. 1975. Ingestion by planktonic grazers as a function of concentration of food. Limnol. Oceanogr. 20:259-262.
- Murillo-Jiménez, J.M. 1987. Algunas características paleoceanográficas y cuerpos de agua inferidos a partir del registro micropaleontológico (Radiolaria) en la Bahía de La Paz, Baja California Sur, México. Tesis Profesional. Depto. Geol. Mar. UABCS. 70p.

- Nielsen, T.G. & T. Kiørboe. 1994. Regulation of zooplankton biomass and production in a temperate, coastal ecosystem. 2. Ciliates. Limnol. Oceanogr. 39: 508-519.
- Nival, P. & S. Nival. 1976. Particle retention efficiencies of a herbivorous copepod, *Acartia clausi* (adult and copepodite stages): effects of grazing. Limnol. Oceanogr. 21(1): 24-38.
- Ohman, M.D. 1988. Behavioral responses of zooplankton to predation. Bull. Mar. Sci. 43: 530-550.
- Omori, M. & T. Ikeda. 1992. Methods in Marine Zooplankton Ecology. Krieger Publishing Company, Florida. 331p.
- Ong, J.E. 1969. The fine structure of the mandibular sensory receptors in the brackish water calanoid copepod *Glabidocera pectinatus* (Brady). Z. Zellforsch. 97: 178 - 195.
- Øresland, V. & P. Ward. 1993. Summer and winter diet of four carnivorous copepod species around South Georgia. Mar. Ecol. Progr. Ser. 98: 73-78.
- Pace, M. L., J.J. Cole & E.J. Carpenter. 1998. Trophic Cascades and compensation: Differential responses of microzooplankton in whole-lake experiments. Ecology. 79:138-152.
- Paffenhöfer, G.A. & K.B. Van Sant. 1985. The feeding response of a marine planktonic copepod to quantity and quality of particles. Mar. Ecol. Progr. Ser. 27: 55-65.
- Paffenhöfer, G.A. & S.C. Knowles. 1980. Omnivorousness in marine planktonic copepods. J. Plankton Res. 2: 355-365.
- Paffenhöfer, G.A. & W.S. Gardner. 1984. Ammonium release by juveniles and adult females of the subtropical marine copepod *Eucalanus pileatus*. J. Plankton Res. 6: 505 - 513.
- Paffenhöfer, G.A. 1984. Food ingestion by the marine planktonic copepod *Paracalanus* in relation to abundance and size distribution of food Mar. Biol. 80: 323-333.
- Palomares-García, R., A. Martínez-López & R. De Silva-Dávila. 2003. Winter egg production rates of four calanoid species in Bahía de La Paz, México, 139-152. In: Hendrickx, M.E. (ed.). Contribution to the Study East Pacific Crustaceans 2 [Contribuciones al Estudio de los Crustáceos

- del Pacífico Este 2]. Instituto de Ciencias del Mar y Limnología. UNAM. 303p.
- Palomares-García, R., E. Suárez-Morales & S. Hernández-Trujillo. 1998. Catálogo de los Copépodos (Crustácea) Pelágicos del Pacífico Mexicano. 1ra. Ed. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas del Instituto Politécnico Nacional (CICIMAR-IPN) y El Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR). 352p.
- Parsons, T.R. & R.J. LeBrasseur. 1970. The availability of food to different trophic levels in the marine food chain, 325-343. In: Steele, J.H. (Ed.) Marine foods chains. Edinburgh: Oliver & Boyd. 480 p.
- Pearre, S. JR. 1982. Estimating prey preference by predators: uses of various indices, and a proposal of another based on χ^2 . Can. J. Fish. Aquat. Sci. 39: 914-923.
- Pomeroy, L.R. 1974. The Oceans' food web, a changing paradigm. BioScience. 24: 499-504.
- Poulet, S.A. & P. Marsot. 1980. Chemosensory feeding and food-gathering by omnivorous marine copepods, 198-218. In: Kerfoot, W. (Ed.) Evolution and ecology of plankton communities. University of New Hampshire, Hanover.
- Price, H.J. 1988. Feeding mechanisms in marine and fresh water zooplankton. Bull. Mar. Sci. 43: 327-343.
- Price, H.J., G.A. Paffenhöfer & J.R. Strickler. 1983. Modes of cell capture in calanoid copepods. Limnol. Oceanogr. 28: 116-123.
- Raymont, J.E.G. 1980. Plankton and productivity in the oceans. Pergamon Press, Oxford. 430p.
- Rollwagen Bollens, G.C., & DL. Penry. 2003. Feeding dynamics of *Acartia* spp. copepods in a large, temperate estuary (San Francisco Bay, CA). Mar. Ecol. Prog. Ser. 257: 139–158.
- Roman, M.R. 1984. Utilization of detritus by the copepod *Acartia tonsa*. Limnol. Oceanogr. 29: 949-959.
- Saiz, E., A. Calbet, X. Irigoien & M. Alcaraz. 1999. Copepod egg production in the western Mediterranean: response to food availability in oligotrophic environments. Mar. Ecol. Progr. Ser. 187: 179-189.
- Sautor, B., F. Artigas, D. Delmas, A. Herbland & P. Laborde. 2000. Grazing

- impact of micro- and mesozooplankton during a spring situation in coastal waters off the Gironde estuary. J. Plankton Res. 22: 531-552.
- Secretaria de Marina. 1979. Estudio geográfico de la región de La Paz, B.C.S. Cap. III., 17-61. En: Sría de Marina, Dir. Gral. De Oceanografía. E.U.M. (Ed.) Estudio geográfico A. Factores físicos, México. 228 p.
- Sell, A.F., D. Van Keuren & L.P. Madin. 2001. Predation by omnivorous copepods on early developmental stages of *Calanus finmarchicus* and *Pseudocalanus* spp. Limnol. Oceanogr. 46: 953-959.
- Sheldon, R.W., P. Nival & F. Rassoulzadegan. 1986. An experimental investigation of a flagellate-ciliate-copepod food chain with some observation relevant to the linear biomass hypothesis. Limnol. Oceanogr. 31: 184-188.
- Sherr, E.B. & B.F. Sherr. 2002. Significance of predation by protists in aquatic microbial food webs. Antonie Leeuwenhoek Int. J. Gen. Mol. Microbiol. 81: 293-308.
- Sherr, E.B., B.F. Sherr & G.A. Paffenhöfer. 1986. Phagotrophic protozoa as food for metazoans: a 'missing' trophic link in marine pelagic food webs? Mar. Microb. Food Webs. 1:61-80.
- Signoret, M. & H. Santoyo. 1980. Aspectos ecológicos del plancton de la Bahía de la Paz, Baja California Sur. An. Inst. Cienc. Mar Limnol. Univ. Nal. Autón. México. 7(2): 217-248.
- Sipura, J., E. Lores & R.A. Snyder. 2003. Effect of copepods on estuarine microbial plankton in short-term microcosms. Aquat. Microb. Ecol. 33: 181-190.
- Slater, L.M. & R.R. Hopcroft. 2005. Development growth and egg production of *Centropages abdominalis* in the eastern subarctic Pacific. J. Plankton Res. 27(1): 71-78.
- Smith, D.L. & K.B. Johnson. 1996. A guide to Marine Coastal Plankton and Marine Invertebrate Larvae, Second Edition. Kendall/Hunt Publishing Comapny, Iowa. 221 p.
- Smith, P.E. & S.L. Richardson. 1979. Técnicas modelo para prospecciones de huevos y larvas de peces pelágicos F.A.O Doc. Tec. Pesca. 175: 1-107.
- Stedman, H.F. (Ed.). 1976. Zooplankton fixation and preservation. Monographs on Oceanographic Methodology, 4, UNESCO Press, 174 p.

- Stoecker, D.K. & D.A. Egloff. 1987. Predation by *Acartia tonsa* Dana on planktonic ciliates and rotifers. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 110: 53-68.
- Stoecker, D.K. & J.M. Capuzzo. 1990: Predation on Protozoa: its importance to zooplankton. J. Plankton Res. 12: 891-908.
- Stoecker, D.K. & N.K. Sanders. 1985. Differential grazing by *Acartia tonsa* on a dinoflagellate and a tintinnid. J. Plankton Res. 7 (1): 85-100.
- Strickler, J.R. & A.K. Bal. 1973. Setae of the 1st. antennae of the copepod *Cyclops scutifer*. their structure and importance. Proc. natn. Acad. Sci. USA. 70: 2656-2659.
- Strickler, J.R. 1982. Calanoid copepods , feeding currents and the role of gravity. Science. 218:158-160.
- Stryer, L. 1995. Biochemistry. W.H. Freeman and Co., New York. 330 p.
- Svenson, C. & T. Kiørboe. 2000. Remote prey detection in *Oithona similis* : hydromechanical versus chemical cues. J. Plankton Res. 22: 1155-1166.
- Tiselius, P. 1989. Contribution of aloricate ciliates to the diet of *Acartia clausi* and *Centropages hamatus* in coastal waters. Mar. Ecol. Progr. Ser. 56: 49-56.
- Tiselius, P., P.R. Jonsson, S. Kaartvedt, E.M. Olsen & T. Jørstad. 1997. Effects of copepod foraging behavior on predation risk: An experimental study of the predatory copepod *Pareuchaeta norvegica* feeding on *Acartia clausi* and *A. tonsa* (Copepoda). Limnol. Oceanogr. 42(1):164–170.
- Titelman, J. & T. Kiørboe. 2003a. Motility of copepod nauplii and implications for food encounter. Mar. Ecol. Progr. Ser. 247: 123-135.
- Titelman, J. & T. Kiørboe. 2003b. Predator avoidance by nauplii. Mar. Ecol. Prog. Ser. 247: 137-149.
- Titelman, J.T. 2001. Swimming and escape behavior of copepod nauplii: implications for predator-prey interactions among copepods. Mar. Ecol. Prog. Ser. 213: 203–213.
- Tsuda, A., K. Furuya & T. Nemoto. 1989. Feeding of micro- and macrozooplankton at the subsurface chlorophyll maximum un the subtropical North Pacific. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 132: 41-52.
- Turner, J.T. & D.M. Anderson. 1984. Zooplankton grazing during dinoflagellate bloom in a Cape Cod embayment, with observations of predation upon tintinnids by copepods, P.S.Z.N.I. Mar. Ecol. 4: 359-374.

- Turner, J.T. 1987. Zooplankton feeding ecology: content of fecal pellets of the copepod *Centropages velificatus* from waters near the mouth of the Mississippi River. Biol. Bull. 173: 377-386.
- Turner, J.T. 1991. Zooplankton feeding ecology: do cooccurring copepods compete for the same food?. Reviews in Aquat. Sci. 5: 101-195.
- Turner, J.T., H. Levinsen & T.G. Nielsen. 2001. Zooplankton feeding ecology: Grazing on phytoplankton and predation on protozoans by copepod and barnacle nauplii in Disko Bay, West Greenland. Mar. Ecol. Progr. Ser. 221, 209-219.
- Turner, J.T., P.A. Tester & W.F. Hettler. 1985. Zooplankton feeding ecology. A laboratory study of predation on fish eggs and larvae by the copepods *Anomalocera ornata* and *Centropages typicus*. Mar. Biol. 90:1-8.
- Uye, S. 2003. Feeding of Zooplankton, 217-232. In: Okaichi, T. (Ed.) Ecological Problems of Red Tide, Chapter 4. TERRAPUB/Kluwer. 271 p.
- Vanderploeg, H.A. 1994. Zooplankton particle selection and feeding mechanisms. In: Wotton, R.C. (Ed.) The biology of particles in aquatic systems. Boca Raton, Florida.
- Vanderploeg, H.D., G.A. Paffenhöffer & J.R. Liebig. 1988. *Diaptomus* vs. net phytoplankton: effects of algal size and morphology on selectivity of a behaviourally flexible, omnivorous copepod. Bull. Mar. Sci. 43: 561-572.
- Verity, P.G. & C. Langdon. 1984. Relationships between lorica volume, carbon, nitrogen, and ATP content of tintinnids in Narragansett Bay. J. Plankton Res. 6 (5): 859-868.
- Verity, P.G. & G.A. Paffenhoefer. 1996. On assessment of prey ingestion by copepods. J. Plankton Res. 18: 1767-1779.
- Viitasalo, M., T. Kiørboe, J. Flinkman, L.W. Pedersen & A.W. Visser, 1998. Predation vulnerability of planktonic copepods: consequences of predator foraging strategies and prey sensory abilities. Mar. Ecol. Progr. Ser. 175: 129-142.
- Villaseñor-Casales, A. 1976. Distribución vertical de temperatura, salinidad y oxígeno disuelto en la Bahía de La paz, B.C.S., durante la primavera de 1976. Mem. CIBCASIO. 2: 49-63.
- Wiadnyana, N.N. & F. Rassoulzadegan. 1989. Selective feeding of *Acartia clausi* and *Centropages typicus* on microzooplankton. Mar. Ecol. Progr.

Ser. 53: 37-45.

Wickham, S.A. 1995. Trophic relations between cyclopoid copepods and ciliates protists: complex interactivos link the microbial and classic foos webs.

Limnol. Oceanogr. 40: 1173-1181.

Williamson, C.E. 1983. Behavioral interactions between a cyclopoid copepod predator and its prey. J. Plankton Res. 5: 701-711.

Yen, J. & D.M. Fields. 1992. Escape responses of *Acartia hudsonica* (Copepoda) nauplii from the flow field of *Temora longicornis* (Copepoda).

Arch. Hydrobiol. Beih Ergebn. Limnol. 36: 123-134.

Yen, J., P.H. Lenz, D.V. Gassie & D.K. Hartline. 1992. Mechanoreception in marine copepods: electrophysiological studies on the first antennae. J. Plankton Res. 14: 459-512.

Zeuthen, E. 1947. Body size and metabolic rate in the animal kingdom, with special regard to the marine micro-fauna. C. r. Trav. Lab. Carlsberg (Sér. Chim.) 26:17-161.