



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA**

**Distribución de *Centropages furcatus* (Dana, 1849) en el giro
ciclónico de la bahía de La Paz, B.C.S.**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO ACADÉMICO DE:
DOCTORA EN CIENCIAS
(Biología Marina)

PRESENTA:
ERIKA MOJICA RAMÍREZ

TUTORA PRINCIPAL:
Doctora María Adela Monreal Gómez
(Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM)

COMITÉ TUTOR:
Doctor Raúl Aguirre Gómez
(Instituto de Geografía, UNAM)
Doctora Ligia Lucina Pérez Cruz
(Instituto de Geofísica, UNAM)
Doctor Samuel Enrique Gómez Noguera
(Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM)
Doctor Sergio Hernández Trujillo
(Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, IPN)

MÉXICO, CD. MX., NOVIEMBRE, 2023



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.



**Distribución de *Centropages furcatus* (Dana, 1849) en el giro
ciclónico de la bahía de La Paz, B.C.S.**

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE:
DOCTORA EN CIENCIAS
(Biología Marina)

PRESENTA:
Erika Mojica Ramírez

TUTORA PRINCIPAL:
Doctora María Adela Monreal Gómez
(Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM)

COMITÉ TUTOR:
Doctor Raúl Aguirre Gómez
(Instituto de Geografía, UNAM)
Doctora. Ligia Lucina Pérez Cruz
(Instituto de Geofísica, UNAM)
Doctor Samuel Enrique Gómez Noguera
(Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM)
Doctor Sergio Hernández Trujillo
(Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, IPN)

MÉXICO, CD. MX., NOVIEMBRE, 2023

AGRADECIMIENTOS

A la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), al Instituto de Ciencias del Mar y Limnología (ICML), UNAM, por el financiamiento del proyecto institucional No. 145 y el tiempo de barco de la campaña oceanográfica PALEO-XII.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por el apoyo financiero (Beca Doctoral 240832). Así como al Posgrado de Ciencias del Mar y Limnología (PCML), UNAM y a su personal administrativo.

A la Dra. María Adela Monreal Gómez por su dirección, apoyo y sobre todo por la enorme paciencia que me tuvo al permitirme experimentar en la realización de esta tesis doctoral y las dos anteriores.

Al Dr. Raúl Aguirre Gómez por sus comentarios, que fueron los más difíciles de responder, y observaciones durante el desarrollo de esta tesis.

A la Dra. Ligia L. Pérez Cruz por los cruceros que me permitió asistir, a sus comentarios; observaciones en toda esta tesis y sobre todo por su amistad a lo largo de los años.

El Dr. Sergio Hernández Trujillo por introducirme en el amplio mundo de los copépodos desde cero, por su tiempo extra que me dedico con cuanta duda me surgía, sus observaciones y comentarios para el artículo y la tesis.

El Dr. Samuel E. Gómez Noguera por aceptar ser parte del jurado en la etapa final del doctorado, por hacerme comentarios sobre los copépodos que yo desconocía, sus observaciones en el tema de tesis y su amabilidad en este proceso.

El Dr. David Salas de León por su asesoramiento externo y la confianza que me brindo desde mi tesis de licenciatura hasta esta de doctorado.

Al M. en C. Sergio Castillo-Sandoval por el apoyo en la determinación de nutrientes.

Al Dr. Pablo Hernández Alcántara y al M. en C. Margarito Álvarez-Rubio su asesoría y apoyo en la estadística aplicada en esta tesis.

Al M. en C. Jorge Castro-Sánchez por la mejora de todas las figuras que se presentan en esta tesis.

A la tripulación del B/O "EL PUMA" porque gracias a su apoyo y colaboración en las maniobras para la obtención de las muestras, se obtuvo esta tesis.

A la Dra. Leticia Mojica Ramírez por su incondicional apoyo en mis "proyectos", además de su asesoramiento psicoemocional.

A José Edgar Tapia García por su apoyo y asesoramiento psicoemocional, además de su amistad.

A todos mis compañeros y amigos de los laboratorios de "Procesos Oceanográficos" y "Oceanografía física". En especial a Laura Martin, Ivette Alatríste, Mónica Minjares, Gabriel Arriola, gracias por tantos momentos especiales y demasiadas risas!!

**"EL MAR, UNA VEZ QUE EJERCE SU HECHIZO,
MANTIENE A UNO EN SU RED DE MARAVILLAS PARA SIEMPRE."
JACQUES COUSTEAU**

DEDICATORIA

Le dedico este trabajo principalmente a mi **MADRE**, porque a pesar de las adversidades de salud que hemos tenido que afrontar juntas en los últimos años, hemos podido salir avante juntas.

A mi amada hermana **LETY**, por siempre confiar en mí, por apoyarme y refrendarme cada que podía que esto es lo que me encanta y que más vale terminar un poco tarde, pero terminar lo que empecé, con la suficiente alegría con la que comencé este camino.

También quiero dedicársela a mis dos ángeles, mi **Papá** y **Mamá Leonchi**, porque siempre me han estado cuidando y guiando como siempre.

RESUMEN

En la bahía de La Paz, al suroeste del golfo de California se analizó la distribución diferencial por estadios de desarrollo de *Centropages furcatus* (Dana, 1849), y su relación con la hidrografía, la velocidad geostrofica, los nutrientes y la clorofila-*a*. en junio de 2004 Los resultados de la hidrografía y la velocidad geostrofica relativa al fondo mostraron la presencia de un núcleo frío en cuenca Alfonso, característico de un giro ciclónico; el intercambio de agua en Boca Grande entre la bahía y el golfo mostró un flujo hacia la bahía en la zona norte y un flujo de salida en la zona sur cerca de las islas. Un frente termohalino se observó próximo a Boca Grande. La distribución de nutrientes mostró dos máximos, asociados al giro ciclónico en Cuenca Alfonso y al frente termohalino cerca de Boca Grande. La nutriclina coincidió a 20 m de profundidad con la termoclina, haloclina y picnoclina. La distribución de la concentración de clorofila-*a* integrada verticalmente a 20 m de profundidad mostró su máximo en el centro del giro y en la región del frente, evidenciando que ambas estructuras hidrográficas favorecen la productividad biológica debido al flujo de nutrientes hacia la capa eufótica en el giro y a la acumulación de nutrientes en el frente termohalino. La distribución de los diferentes estadios de copepoditos de *C. furcatus* mostraron que la variación espacial de la especie estuvo influenciada por ambas estructuras hidrográficas generando dos patrones de distribución. En la región del giro ciclónico se observó una distribución diferencial por etapas de desarrollo; con mayor densidad poblacional de copepodito-I en su centro, como consecuencia de la alta concentración de clorofila-*a* debido al enriquecimiento de nutrientes hacia la capa eufótica, y como un resultado del bombeo de Ekman. Los otros estadios copepoditos fueron principalmente influenciados la temperatura, salinidad y velocidad de la corriente. La densidad poblacional de copepoditos en la región del frente termohalino fue mayor que en el interior del giro ciclónico, debido a que el frente actúa como un spot reproductivo de la especie manteniendo una densidad poblacional sostenida para los adultos de la bahía y del golfo de California. La proporción hembras:machos fue de 2:1 y 4:1 en el frente y en el giro ciclónico, respectivamente. El presente estudio permite una visión integrada de la biología y ecología de *C. furcatus* con las variables fisicoquímicas, que podrían ayudar a un mejor desarrollo de proyectos de acuicultura en la bahía.

ABSTRACT

In the bay of La Paz, southwestern Gulf of California, the differential distribution by development stages of *Centropages furcatus* (Dana, 1849) was analyzed for June 2004 and its relationship with hydrography, geostrophic velocity, nutrients and chlorophyll-*a*. The results of the hydrography and the geostrophic velocity relative to the bottom showed the presence of a cold core in the Alfonso basin, characteristic of a cyclonic gyre; in Boca Grande the water exchange between the bay and the gulf showed a flow towards the bay in the north zone and an outflow in the south zone near the islands. A thermohaline front was observed close to Boca Grande. Nutrient distribution showed two maxima, associated with the cyclonic gyre in Cuenca Alfonso and the thermohaline front near Boca Grande. The nutricline coincided at 20 m depth with the thermocline, halocline and pycnocline. The distribution of the vertically integrated chlorophyll-*a* concentration at 20 m depth showed its maximum in the center of the gyre and in the region of the front, evidencing that both hydrographic structures favor biological productivity due to the flow of nutrients towards the euphotic layer in the gyre and nutrient accumulation at the thermohaline front. The distribution of the different stages of *C. furcatus* copepodites showed that the spatial variation of the specie was influenced by both hydrographic structures generating two different distributions in population density. In the region of the cyclonic gyre, a differential distribution by development stages was observed; with higher population density of copepodite-I at the center, because of the high concentration of chlorophyll-*a* due to nutrient enrichment towards the euphotic layer, as a result of Ekman pumping. The other copepodite stages were mainly influenced by temperature, salinity and current speed. In the region of the thermohaline front, the population density of copepodites was higher than inside the cyclonic gyre, because the front acts as a reproductive spot for the specie that maintains a sustained population density for adults in the bay and the Gulf of California. The female:male ratio was 2:1 and 4:1 at the front and in the cyclonic gyre, respectively. The present study allows an integrated vision of the biology and ecology of *Centropages furcatus* with the physicochemical variables, which could help a better development of aquaculture projects in the bay.

Índice	
RESUMEN	
ABSTRACT	
CAPÍTULO I: INTRODUCCIÓN.	1
Hipótesis.	5
Objetivo general.	5
Objetivos particulares.	5
1.1 Área de estudio.	6
1.2 Antecedentes.	9
1.2.1 <i>Centropages furcatus</i>	11
CAPÍTULO II: METODOLOGÍA.	13
2.1 Parámetros ambientales.	13
2.2 Velocidad geostrofica.	14
2.3 Nutrientes.	16
2.4 Datos Biológicos.	
2.4.1 Clorofila-a.	16
2.4.2 Zooplancton.	17
2.5 Análisis estadístico.	19
CAPÍTULO III: RESULTADOS	
3.1 Perfiles de temperatura, salinidad y densidad.	20
3.2 Distribución de temperatura, salinidad, densidad.	25
3.2.1 Distribución vertical de temperatura, salinidad y densidad.....	25
3.2.2 Distribución horizontal de temperatura, salinidad y densidad a la profundidad de la termoclina.	26
3.3 Velocidad geostrofica.	28
3.3.1 Patrones de circulación geostrofica.	28
3.3.2 Velocidad geostrofica a través de Boca Grande.	30
3.4 Distribución de nutrientes.	31
3.5 Perfiles de clorofila-a.	36
3.6 Clorofila-a integrada verticalmente.	38
3.7 Estadios copepoditos de <i>Centropages furcatus</i>	40
3.7.1 Abundancia de copepoditos de <i>Centropages furcatus</i>	40

3.7.2 Distribución de los diferentes estadios de copepoditos de <i>Centropages furcatus</i> .	40
.....	40
3.7.2.1 Interior de la bahía.	41
3.7.2.2 Frente termohalino.	42
3.8 Análisis estadístico.	45
CAPÍTULO IV: DISCUSIÓN.	51
CONCLUSIONES.	58
REFERENCIAS.	60
ANEXO I. ARTICULO. Influence of a cyclonic gyre and a thermohaline front on the population structure of <i>Centropages furcatus</i> in Bay of La Paz, Gulf of California.	69

Índice de Figuras

CAPITULO I

Figura 1. Localización y batimetría (m) de la bahía de La Paz.6

Figura 2. Regionalización de la bahía de la Paz de acuerdo con la distribución vertical de clorofila-a según a) Saavedra-Rojas (2003) y b) Mojica-Ramírez (2008).8

CAPITULO II

Figura 3. Estaciones de muestreo: registros con CTD (+), PNF-300 (o) y colección de muestras de zooplancton (▣). En los transectos AB, CD y EF se analiza la distribución de los parámetros ambientales.13

Figura 4. Topografía de la isoterma de 15° C, localización de los transectos y estaciones de muestreo realizadas para la recolección e identificación de los diversos estadios de copepoditos de *Centropages furcatus* b) morfología de copépodo y c) morfología de estadio copepodito I-V, hembra y macho (incisos b y c, tomados Mauchline, 1998)18

CAPITULO III

Figura 5. Perfiles de temperatura (°C; línea gruesa), salinidad (línea delgada) y densidad (kg m^{-3} ; línea punteada), en las 15 estaciones donde se obtuvieron las muestras de zooplancton.21

Figura 6. Distribución vertical de a) temperatura (°C) (IC de 0.5 °C), b) salinidad (IC de 0.05 ups), c) densidad (kg m^{-3}) (IC de 0.1 kg m^{-3}) en el transecto de E-F.25

Figura 7. Distribución horizontal a 20 m de profundidad de a) Temperatura (°C) (IC de 0.5 °C), b) salinidad (IC de 0.025 ups) y c) densidad (kg m^{-3}) (IC de 0.1 kg m^{-3}).26

Figura 8. Distribución horizontal de a) temperatura ($^{\circ}\text{C}$) y b) salinidad (ups) y c) densidad (kg m^{-3}), a 20 m de profundidad. La línea oscura perpendicular a las isolíneas muestra la posición del frente termohalino. En la parte inferior se muestra el valor de los parámetros a lo largo de la línea oscura.	28
Figura 9. Patrón de circulación geostrofica relativa al fondo, a) 3, b) 5, c) 10, d) 15, e) 20, f) 30, g) 50, y h) 75 m de profundidad. Las isolíneas representan la topografía de los 15°C	30
Figura 10. Velocidad geostrofica a través del transecto CD en Boca Grande.	31
Figura 11. Distribución horizontal de nutrientes (μM) a 5m de profundidad. a) nitratos, b) fosfatos (SRP), y c) silicatos (SRSi).	33
Figura 12. Distribución horizontal de nutrientes (μM) a 10 m de profundidad. a) nitratos, b) fosfatos (SRP), y c) silicatos (SRSi).	33
Figura 13. Distribución horizontal de nutrientes (μM) a 20 m de profundidad. a) nitratos, b) fosfatos (SRP), y c) silicatos (SRSi).	34
Figura 14. Distribución horizontal de nutrientes (μM) a 50 m de profundidad. a) nitratos, b) fosfatos (SRP), y c) silicatos (SRSi).	34
Figura 15. Perfiles verticales de clorofila-a (mg m^{-3} , línea continua) irradiancia ($\ln \text{PAR}$, línea punteada) y temperatura ($^{\circ}\text{C}$, línea gruesa) en las estaciones 27, 28, 29, 30, 31, 36 y 48.	37
Figura 16. Distribución de a) clorofila-a integrada verticalmente en la capa superior de los 20 m. Distribución de densidad de los estadios b) C-I, c) C-II, d) C-III, e) C-IV, f) C-V, g) hembra y h) machos de <i>Centropages furcatus</i> ($\text{Ind } 100 \text{ m}^{-3}$) sobrepuesta a la distribución de temperatura a 20 m de profundidad.	43

Figura 16. Continuación. Distribución de i) abundancia total de copepoditos. Distribución de la abundancia relativa (%) de los estadios j) C-I, k) C-II, l) C-III, m) C-IV, n) C-V, ñ) hembra y o) machos de *Centropages furcatus* sobrepuesta a la batimetría de la bahía.....44

Figura 17. Análisis de Conglomerado Jerárquico de la densidad poblacional de los diferentes estadios de *Centropages furcatus*.47

Figura 18. Análisis de Componentes Principales.48

Figura 19. Análisis de discriminante que confirma la formación de cuatro grupos de las estaciones.50

Índice de tablas

Tabla 1. Densidad de copepoditos de cada estadio (Ind 100 m⁻³) de *Centropages furcatus*.40

Tabla 2a Matriz de cargas factoriales del PCA.49

Tabla 2b Matriz de eigenvectores o valores propios del PCA.49

CAPÍTULO I: INTRODUCCIÓN

El zooplancton se encuentra junto con el fitoplancton en la base de la pirámide de la producción biológica del ecosistema marino y ambos sostienen la red trófica pelágica. El zooplancton ocupa una posición clave en la red alimentaria como el transmisor de la energía orgánica producida por las algas unicelulares, mediante la fotosíntesis, a los niveles tróficos superiores como las poblaciones de peces pelágicos explotables por el hombre (Harris *et al.*, 2000).

La alimentación del zooplancton determina, en gran medida, el tamaño y la composición del flujo vertical de partículas hacia el fondo del mar y contribuye con la remoción del CO₂ antropogénico de la atmósfera mediante la sedimentación de compuestos orgánicos e inorgánicos de carbón (Harris *et al.*, 2000).

La importancia de conocer la estructura trófica de la comunidad del zooplancton, recientemente ha sido reconocida, debido a que presentan variaciones en sus hábitos alimenticios que pueden afectar la función del ecosistema y los ciclos biogeoquímicos (Kozak *et al.*, 2020).

La distribución, abundancia y dispersión del zooplancton están controlados por una combinación de factores ambientales. como la disponibilidad de alimento, la composición del fitoplancton, dinámicas reproductivas, tolerancias fisiológicas, comportamiento de las larvas. salinidad, temperatura, densidad del agua y, en general, el régimen hidro-meteorológico (Boltovskoy, 1981).

Los diferentes estadios del ciclo de vida de los organismos que componen el zooplancton se distribuyen verticalmente a diferentes profundidades (migración ontogénica). Este patrón, además de otras estrategias fisiológicas que les permite adaptarse a los procesos físicos que ocurren en la zona epipelágica, es adoptado por todos los grupos planctónicos para minimizar el riesgo de ser depredados (Sammarco y Heron, 1994; Harris *et al.*, 2000; Gómez-Ponce y Gracia, 2003, Irigoien *et al.*, 2004).

El zooplancton está conformado por diversos grupos de organismos, entre los que destacan los copépodos por su preponderante abundancia en la comunidad. Son

crustáceos de la clase Copepoda pertenecientes al subphylum Crustacea (Walter y Boxshall, 2023). En este grupo se pueden encontrar organismos herbívoros, carnívoros, detritívoros u omnívoros. Los herbívoros dominan en número y biomasa por lo que se le considera un eslabón importante entre los productores primarios (fitoplancton) y los secundarios (Davis, 1984).

Los copépodos del género *Centropages* (Calanoida: Centropagidae) habitan en la mayoría de los océanos. Su cuerpo consta de *prosoma* (cefalosoma y metasoma) y *urosoma* (somita que lleva la quinta pata, somita genital, y varios segmentos posteriores). El cefalosoma está constituido por apéndices pareados (anténulas, antenas, labrum, labio, mandíbulas, maxílulas, maxilas, y maxilípedos) cuya función es la detección, obtención y manipulación del alimento; el macho utiliza las anténulas para sujetar a la hembra durante el apareamiento; las patas natatorias son usadas para el movimiento. El urosoma está formado por el somita que lleva la quinta pata, el somita genital y varios segmentos posteriores (Steidinger y Walker, 1984; Mauchline, 1998) (Fig. 4b).

El ciclo de vida de los copépodos está conformado por seis estados nauplio (NI-NVI) y cinco estadios copepoditos (CI-CV) y un sexto estadio como adulto (Fig. 4c). Este género, *Centropages*, puede ejercer control sobre la dinámica poblacional de otros copépodos, así como afectar la abundancia de huevos y larvas de peces debido a que no es estrictamente herbívoro y su régimen alimenticio está más orientado a la omnivoría e inclusive a la carnivoría (Conover y Corner, 1968; Gaudy y Thibault-Botha, 2007, Hernández-Trujillo *et al.*, 2008)

En el océano existen rasgos importantes de la circulación que influyen en la distribución de nutrientes, clorofila-a y oxígeno disuelto, los cuales a su vez influyen la abundancia y distribución del plancton. Los procesos de mezcla, y rasgos como frentes y giros, entre otros, afectan la producción primaria en la capa eufótica. En especial se ha observado que los giros ciclónicos, o giros fríos favorecen la fertilización de las aguas en la capa superior del océano (Salas de León *et al.*, 2004; Machain-Castillo *et al.*, 2008). Estos giros producen un bombeo acarreado aguas subsuperficiales ricas en nutrientes hacia la capa superficial. Por lo general, el agua del centro presenta mayor concentración de nutrientes y puede llegar a ser tres veces

más rica en producción primaria que las áreas adyacentes; sin este mecanismo los giros serían extremadamente improductivos (Libes, 1992; Basterretxea, 1994; Hernández-León *et al.*, 2001; Coria-Monter *et al.*, 2017). Como resultado de las condiciones contrastantes entre el centro de un giro ciclónico y sus aguas circundantes, se presentan diferentes comunidades del zooplancton a lo largo de este. Frecuentemente los giros pueden encerrar y transportar masas de agua y organismos planctónicos que se agrupan en forma de parches (Merino y Monreal-Gómez, 2004, Coria-Monter *et al.*, 2014; Durán-Campos *et al.*, 2015).

En la actualidad, el estudio de la dinámica de los giros se ha encaminado a analizar la relación de la distribución de la biomasa de organismos planctónicos con dichos giros. La distribución de la temperatura o de la densidad del agua, son un indicador del tipo de giro; en un ciclónico donde hay divergencia de agua en la capa superficial se produce en el centro un afloramiento de agua de capas subsuperficiales, por lo tanto, la termoclina y picnoclina tienen un levantamiento. Lo anterior muestra que la temperatura es menor en el centro de éste que en su periferia. Por lo tanto, la densidad del agua tiene un comportamiento inverso, es decir, es más densa el agua del centro que la de la periferia. Mientras que en un anticiclónico en la capa superficial existe convergencia de agua hacia el centro hundiendo la termoclina y la picnoclina; lo que se refleja en temperatura mayor en el centro respecto a la periferia contrario a lo que se muestra en la densidad, siendo la distribución de la densidad del agua un indicador del sentido de rotación de los giros (McGillicuddy, 2016). El tipo de giro influye sobre la distribución de los organismos planctónicos; en un ciclónico, la biomasa de zooplancton está dominada por organismos herbívoros, mientras que en los anticiclónicos los carnívoros dominan la biomasa zooplanctónica, y los organismos omnívoros están presentes en ambos giros (Duran-Campos *et al.*, 2015).

Las diferencias en la variación horizontal de temperatura, salinidad y fluorescencia se han asociado con estructuras de mesoescala como giros. Estos afectan tanto la distribución de las poblaciones de zooplancton, como la tasa de crecimiento de organismos particularmente de tallas pequeñas (Yebra *et al.*, 2009).

La mayor concentración de zooplancton se ha observado en el centro de los giros ciclónicos debido a que hay mayor concentración de nutrientes en el centro del

giro asociado a la elevación de la nutriclina que motiva el incremento del fitoplancton. En las costas de Hawái, los grupos dominantes del zooplancton en un giro ciclónico fueron los copépodos calanoides, malacostracos, anfípodos hyperidos, gasterópodos, larvas de bivalvos y quetognatos debido probablemente a la presencia de parches de alimento y/o a los factores físicos como las corrientes oceánicas (Lobel y Robinson, 1988)

La circulación en la bahía de La Paz está dominada por un giro ciclónico en las proximidades de Boca Grande, en la zona de Cuenca Alfonso (Monreal-Gómez *et al.*, 2001). Este rasgo de la circulación ha sido identificado a finales de primavera (Monreal-Gómez *et al.*, 2001), durante el verano (Obeso-Nieblas *et al.*, 2002, Mojica-Ramírez, 2008; Coria-Monter *et al.*, 2014), y a finales de invierno (García Mirafuentes, 2010; Rocha-Díaz *et al.*, 2022), por lo que se considera como un rasgo casi permanente (Coria-Monter *et al.*, 2017). En el otoño se presenta una estructura dipolo (ciclón-anticiclón) en Boca Grande (Salinas-González *et al.*, 2003; Durán-Campos *et al.*, 2019). En el centro del giro ciclónico se ha registrado que se concentran los nutrientes y consecuentemente alta biomasa de algas, diatomeas, dinoflagelados y prasinofitas (Saavedra-Rojas, 2003; McGillicuddy *et al.*, 2007; Mojica-Ramírez, 2008; Coria-Monter *et al.*, 2019; Duran-Campos *et al.*, 2019). Tomando en cuenta lo anterior, el propósito de este estudio es analizar la distribución y la abundancia de los estadios copepoditos y adultos del copépodo calanoide *Centropages furcatus* en la bahía de La Paz y su relación con el giro ciclónico, en verano de 2004.

Hipótesis:

La abundancia de *Centropages furcatus* en un giro ciclónico tiene una distribución concéntrica por estadios, con mayor abundancia de copepoditos-I en el centro del giro y adultos en la periferia, lo cual es una consecuencia de la alta concentración de producción primaria en el centro del giro provocado por el afloramiento de agua con alta concentración de nutrientes hacia la capa superficial.

Objetivo general:

Demostrar que el giro en la bahía de La Paz determina la distribución de la abundancia de los diferentes estadios de desarrollo copepodito-I en el centro y adultos en la periferia de *Centropages furcatus*

Objetivos particulares:

- Obtener la distribución y abundancia de copepoditos de *Centropages furcatus* en sus diferentes estadios de desarrollo.
- Determinar la concentración de clorofila-a y de nutrientes (fosfatos, nitratos y silicatos) en la bahía.
- Analizar la distribución de la abundancia de los estadios de desarrollo de *Centropages furcatus* en función de la temperatura, salinidad, densidad, concentración de clorofila-a nutrientes, y la magnitud de las corrientes geostróficas.

1.1 Área de estudio

La bahía de la Paz está localizada en la región próxima a la boca del golfo de California, tiene una extensión de 90 km de largo, en su parte más ancha tiene 50 km, y su profundidad máxima es de 420 m en Cuenca Alfonso ubicada en la parte norte de la bahía (Fig. 1). En esta cuenca la capa de agua profunda está relativamente aislada de los procesos que tienen lugar en el golfo de California debido al umbral topográfico que se presenta en Boca Grande. La bahía se comunica con el golfo a través de Boca Grande al norte, entre la Isla Partida y Punta Mechudo, y al sur por el Canal de San Lorenzo. En la bahía se tiene un régimen de lluvias de verano, con promedios de precipitación de 180 mm año^{-1} y evaporación de 215 mm año^{-1} , por lo que la evaporación excede a la precipitación (Obeso-Nieblas *et al.*, 2002). Debido a que no existen descargas importantes de ríos, la salinidad superficial aumenta notablemente en la Bahía de La Paz (Monreal-Gómez *et al.*, 2001).

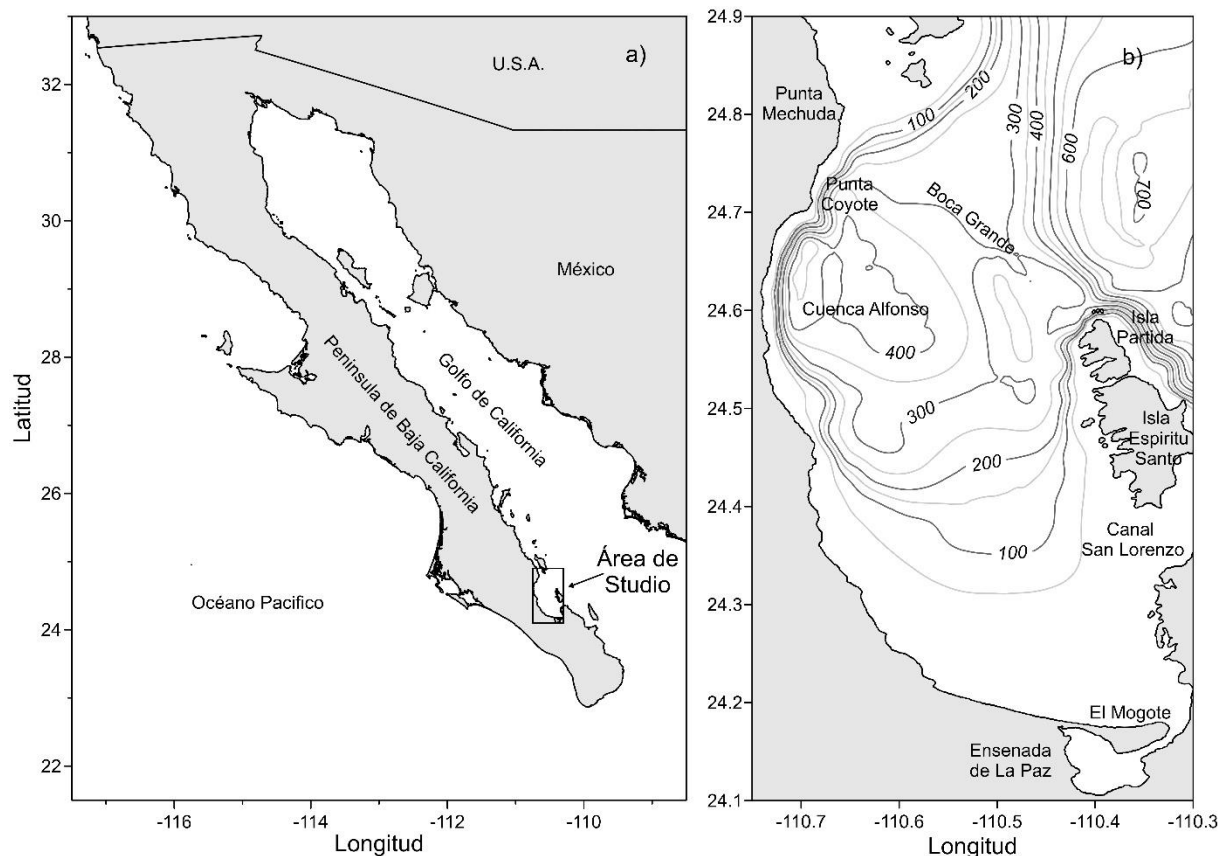


Figura 1. Localización y batimetría (m) de la bahía de La Paz.

En la bahía existe una fuerte estacionalidad la cual se refleja en los vientos que son más intensos en invierno que en verano. Los vientos soplan del sureste durante

primavera y verano, mientras que en otoño e invierno estos soplan del noroeste (Monreal-Gómez *et al.*, 2001). Se han observado vientos del oeste en verano (Coria-Monter *et al.*, 2017). En verano se presentan tormentas tropicales, y en invierno existen tormentas del norte (Salinas-González *et al.*, 2003). Las calmas son frecuentes durante primavera y verano (Obeso-Nieblas *et al.*, 2002).

La circulación que se presenta en la bahía de La Paz ha sido descrita por varios autores los cuales observaron un giro ciclónico a finales de primavera (Monreal-Gómez *et al.*, 2001), a finales de invierno; (García Mirafuentes, 2010), y durante el verano (Mojica-Ramírez; 2008, Obeso-Nieblas *et al.*; 2002; Coria-Monter *et al.*, 2014). Además, se ha descrito la presencia de un giro anticiclónico de origen termohalino, durante el otoño en la parte central de la bahía presentando una capa de mezcla de 50 m de espesor de profundidad debido al incremento del viento (Salinas-González *et al.*, 2003), así como una estructura dipolo (ciclónica-anticiclónica) en Boca Grande (Durán-Campos *et al.*, 2019).

La regionalización de la bahía, de acuerdo con la profundidad del máximo de clorofila-*a* con respecto a la profundidad de la capa de la termoclina, se observa diferente en invierno y verano. En invierno se presentan tres regiones (Fig. 2a) la zona de máximo superficial, la de máximo asociado a la capa de la termoclina, y la tercera donde el máximo de clorofila está asociado a la capa de mezcla. En esta época la máxima concentración de clorofila coincide con el centro del giro ciclónico y bajas concentraciones coinciden con un giro anticiclónico (Saavedra-Rojas, 2003), mientras que en verano sólo se observan dos regiones (Fig. 2b) donde se presenta el máximo superficial, y donde el máximo de clorofila está asociado a la termoclina debido a la estratificación de la columna de agua en el verano (Mojica-Ramírez, 2008).

Otro de los rasgos que refleja la estacionalidad es la profundidad de la termoclina. Durante el verano se presenta una termoclina somera con estratificación continua desde la superficie hasta 20 m de profundidad. La termoclina es más profunda durante el invierno, con una capa de mezcla de 60 m de espesor (Molina-Cruz *et al.*, 2002). La incidencia de los intensos vientos fríos del noroeste en esta época contribuye a la mezcla de la columna de agua incrementando el flujo de nutrientes

hacia la zona eufótica produciendo un aumento en la biomasa del fitoplancton (Martínez-López *et al.*, 2001).

La concentración de nitratos y de fosfatos es alta durante el verano (1 a 25 μM , y 1 a 4 μM , respectivamente). La nutriclina se encontró entre los 15 y 35 m (Mojica-Ramírez, 2008) en verano, y para finales del invierno los nitratos presentaron una menor concentración (1 a 10 μM) al igual que los fosfatos (0.6 a 2.2 μM), y la nutriclina se localizó entre los 40 y 70 m de profundidad (Saavedra-Rojas, 2003).

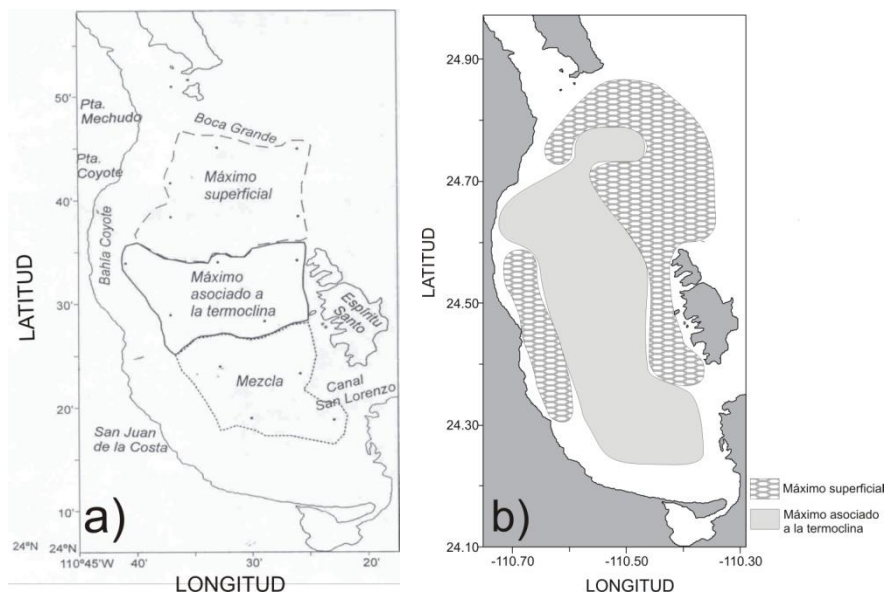


Figura 2. Regionalización de la bahía de la Paz de acuerdo con la distribución vertical de clorofila-a Según a) Saavedra-Rojas (2003) y b) Mojica-Ramírez (2008).

1.2 Antecedentes

En la bahía de La Paz, Jiménez-Illescas *et al.* (1997) reportaron la presencia de un giro ciclónico al sur de la bahía generado por la acción de vientos provenientes del norte; Monreal-Gómez *et al.* (2001) describieron el giro ciclónico a finales de primavera en el área de Boca Grande generado por el intercambio de agua con el golfo de California; Obeso-Nieblas *et al.* (2002) describieron la posición del giro ciclónico a la altura del Mogote; Obeso-Nieblas *et al.* (2007) observaron la elevación de isotermas tipo domo, que es más evidente durante julio, y que prevalece durante octubre y desaparece en febrero en la parte profunda de la bahía; Saavedra-Rojas, (2003) localizó el giro ciclónico durante el invierno en el área de Boca Grande; Salinas-González *et al.* (2003) encontraron el giro ciclónico en el noroeste de la bahía durante el otoño acompañado de un giro anticiclónico.

Durán-Campos *et al.* (2019) describieron un dipolo ciclón-anticiclón en la bahía de La Paz en el otoño de 2008. Este fue originado por la interacción de los vientos del sur, la topografía de la bahía, y por el intercambio de agua de la bahía de La Paz con el Golfo de California en el área de Boca Grande, así como también por otro movimiento de rotación diferente que transfiere energía para que se forme el dipolo ciclón-anticiclón.

Sánchez-Mejía *et al.* (2020) encontraron también un dipolo en la bahía de La Paz en el verano de 2017, el cual afectó la distribución del fitoplancton debido al bombeo de Ekman. Estos autores reportaron que el giro se generó por la advección horizontal, así como por la interacción de los vientos.

En el invierno de 2006, Rocha-Díaz *et al.* (2021) reportaron la presencia de un giro ciclónico de 30 km de diámetro en la bahía de La Paz. De acuerdo al incremento de la pigmentación de clorofila-a, ellos determinaron que el giro en otoño es un giro maduro.

Coria-Monter *et al.* (2014 y 2017) observaron que la generación del giro ciclónico es debido a la interacción con los vientos del sur, así como por los rasgos en la batimetría de Boca Grande, como es el umbral. Estos mecanismos restringen la entrada y salida de agua de la bahía, así como también la posición del giro ciclónico.

En estudios previos, como el de Molinero y Nival (2004) el objetivo fue analizar el papel que juegan las corrientes superficiales en la distribución espacial de los copépodos en el mar de Liguria, sus resultados mostraron que el copépodo *Centropages typicus* se distribuyó al suroeste de un giro ciclónico. En el noroeste del Mar Mediterráneo, se presentó un giro anticiclónico, con baja salinidad y densidad del agua de mar en el centro de un giro, que coincidieron con alta concentración de clorofila-*a*, alta biomasa y mayor abundancia de copépodos herbívoros, principalmente *Centropages typicus*, *Euchirella rostrata* y *Pleuromamma gracilis* (Pinca y Dallot, 1997).

En la costa de Baja California Sur, se observó que la abundancia y distribución de *Calanus pacificus* está determinada por las variaciones en la temperatura superficial del mar (Hernández-Trujillo, 1995), con 27 °C como límite para garantizar su supervivencia (Hernández-Trujillo *et al.*, 2001). En el Golfo de California, cuando se introducen aguas cálidas, *C. pacificus* se hunden hasta la capa de los 200 a 300 m de profundidad como respuesta al cambio en la temperatura del agua (Hernández-Trujillo y Esquivel-Herrera, 1997).

En la bahía de La Paz existen diferencias estacionales en la dominancia de grupos del zooplancton. Durante primavera el zooplancton está compuesto principalmente por copépodos (Signoret y Santoyo, 1980), cladóceros, doloideos y apendicularios (Lavaniegos y López-Cortés, 1997). En el verano la comunidad se compone principalmente de cladóceros, copépodos, sifonóforos, quetognatos y larvas de otros crustáceos (Mojica-Ramírez, 2008). En el otoño existe una disminución de los copépodos (Signoret y Santoyo, 1980), y durante el invierno se presenta una comunidad diversa de zooplancton herbívoro y carnívoro (Lavaniegos y López-Cortés, 1997).

En su estudio, Rocha-Díaz *et al.* (2021) observaron que la abundancia máxima de todos los estadios copepoditos ocurrió a finales del invierno de 2006, seguida por los adultos de copépodos calanoides y ciclopoideos. Estos autores también observaron que en la región de Boca Grande se presentó una alta concentración de clorofila-*a* y la máxima abundancia de copépodos, además de un alto gradiente térmico.

En la región sur de la bahía de La Paz se tiene un registro de 45 especies de copépodos siendo las más abundantes *C. furcatus*, *Undinula vulgaris*, *Labidocera acuta* (Aceves-Medina *et al.*, 2007). *Centropages furcatus* es habitante común de aguas costeras de regiones subtropicales y tropicales del Océano Pacífico (Palomares *et al.*, 1998), por lo que su importancia en la bahía es relevante (Nava, 2006; Hernández-Trujillo *et al.*, 2008)

1.2.1. *Centropages furcatus*

El copépodo calanoide *Centropages furcatus* es abundante en aguas costeras de regiones subtropicales como la bahía de La Paz (Brand-Schmidt *et al.*, 2009). Esta especie es de hábitos omnívoros (Tiselius, 1989) y es considerada un componente importante de la comunidad planctónica que puede 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; Davis, 1987; Turner, 1987; Sell *et al.*, 2001).

El copépodo *C. furcatus* es la segunda especie más abundante durante el verano en la bahía de La Paz, con hembras de mayor tamaño. La concentración de clorofila-a es alta durante esa época, por lo que se obtienen las condiciones favorables para la herbivoría, y una alta tasa de producción de huevos de copépodos. Durante el otoño, cuando se da un aumento en la temperatura superficial, las hembras de *C. furcatus* presentan un menor tamaño. Estas se alimentan principalmente de fitoplancton, y microzooplancton en esta época, y la producción de huevos es menor (Hernández-Trujillo *et al.*, 2008).

Nava (2006) observó que *Centropages furcatus* presentó una elevada tasa de fecundación desde octubre de 2003 hasta agosto de 2004, así como una mayor ingesta de organismos ciliados (tintínidos) durante el invierno y menor durante el verano en la parte sur de la bahía de La Paz. Su dieta estuvo compuesta por ciliados, nauplios de copépodos y diatomeas, por lo que puede ser considerado como depredador potencial de estas poblaciones principalmente (Nava, 2006).

Al comparar la dieta de las hembras de *C. furcatus* con su producción de huevos en la bahía de La Paz, Brand-Schmidt *et al.* (2009) obtuvieron una mayor tasa de producción de huevos cuando la dieta estuvo basada en dinoflagelados pues estos tienen un mayor valor nutricional de carbono y nitrógeno que se ve reflejada en una mayor producción de huevos y biomasa. Al alimentar las hembras con diatomeas, estas solo obtuvieron el alimento suficiente para sobrevivir y la producción de huevos fue menor (Brand-Schmidt *et al.*, 2009).

CAPÍTULO II. METODOLOGÍA

Los datos hidrográficos y las muestras de zooplancton (Fig. 3) se obtuvieron durante la campaña oceanográfica Paleo XII (14 al 18 de junio de 2004) en la bahía de La Paz, a bordo del B/O El PUMA de la Universidad Nacional Autónoma de México.

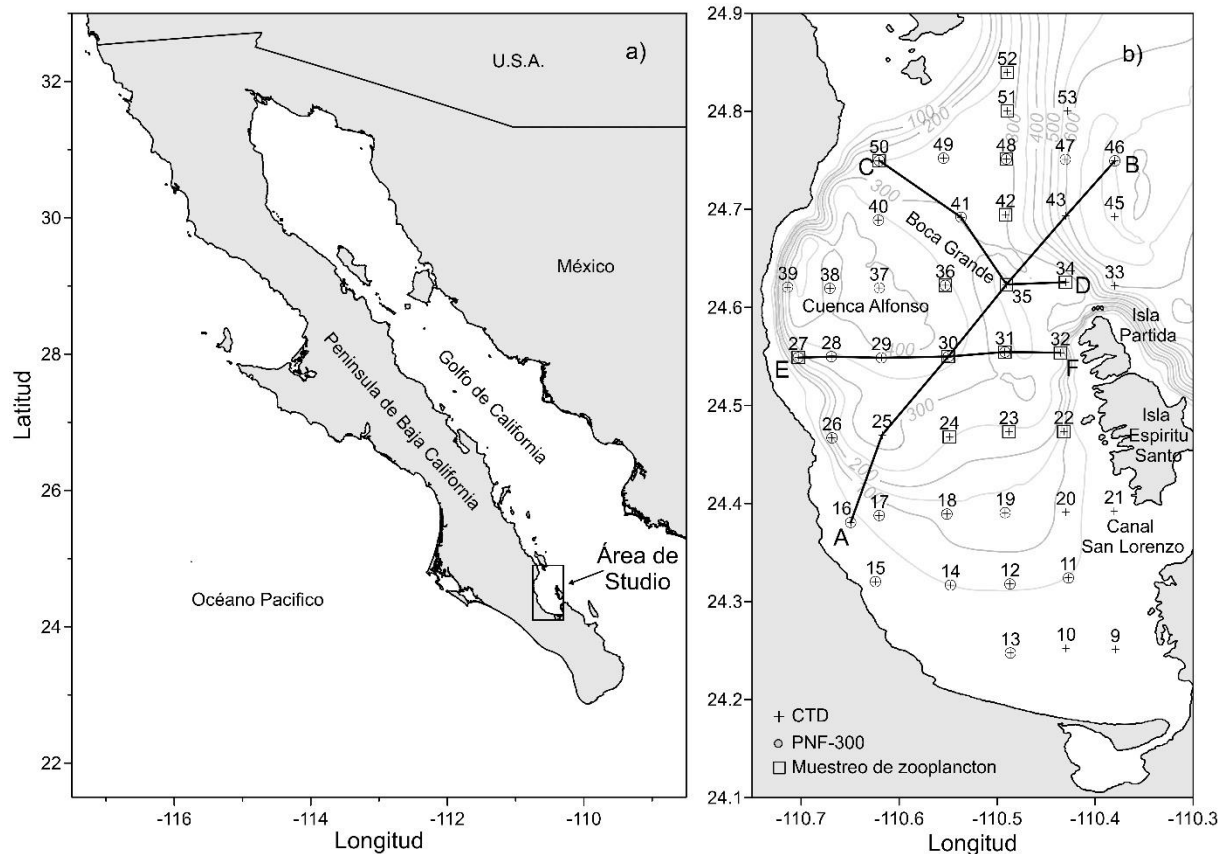


Figura 3. Estaciones de muestreo: registros con CTD (+), PNF-300 (o) y colección de muestras de zooplancton (□). En los transectos AB, CD y EF se analiza la distribución de los parámetros ambientales.

2.1 Parámetros ambientales

Se obtuvieron datos con un CTD Neil Brown Mark III en 44 estaciones hidrográficas donde se registraron temperatura, conductividad y presión (Fig. 3b); con lo cual se calculó la salinidad y densidad del agua de mar, con el fin de identificar los procesos físicos que ocurren en la bahía. Se realizaron los perfiles y secciones verticales de dichos parámetros para identificar las clinas. Además, los datos de CTD se utilizaron para determinar la velocidad geostrofica y con ello, confirmar la presencia, posición y extensión del giro ciclónico.

2.2 Velocidad geostrófica

Las velocidades geostróficas resultan del balance entre la fuerza de gradiente de presión y la fuerza de Coriolis en la horizontal. Mientras que, en la vertical, se aplica la aproximación hidrostática, estas fuerzas se expresan como (e.g. Pond y Pickard, 1995).

En la dirección x (positiva hacia el este):

$$vf = \frac{1}{\rho} \frac{\partial P}{\partial x} \quad (1)$$

En la dirección y (positiva hacia el norte):

$$-uf = \frac{1}{\rho} \frac{\partial P}{\partial y} \quad (2)$$

En la vertical dirección z (positiva hacia arriba):

$$g = -\frac{1}{\rho} \frac{\partial P}{\partial z} \quad (3)$$

Donde g es la gravedad, $f = 2\Omega \sin\phi$ es el parámetro de Coriolis (s^{-1}), el cual depende de la velocidad angular de la tierra Ω y de la latitud ϕ , u, v son las componentes de la velocidad horizontal. P es la presión ($N\ m^{-2}$ o bien $kg\ m^{-1}\ s^{-2}$), ρ es la densidad del agua de mar ($kg\ m^{-3}$), x y y expresan distancia (m). De acuerdo a lo anterior las componentes de la velocidad geostrófica en el sistema de unidades MKS se expresarán como: (e.g. $v = \frac{1}{\rho f} \frac{\partial P}{\partial x}$; $v = \frac{1}{kg\ m^{-3} s^{-1}} \frac{kg\ m^{-1} s^{-2}}{m} = m s^{-1}$).

Finalmente, la forma práctica para obtener la velocidad geostrófica entre dos estaciones hidrográficas A y B, y entre los niveles 1 y 2 de profundidad, se expresa en función de la diferencia de las anomalías geopotenciales ($\Delta\Phi$) en ambas estaciones:

$$(v_1 - v_2) = \frac{1}{Lf} [\Delta\Phi_B - \Delta\Phi_A] \quad (4)$$

donde L es la distancia entre el par de estaciones hidrográficas, f es el Parámetro de Coriolis y $\Delta\Phi$ es la anomalía geopotencial, en el sistema MKS, estos tienen unidades de m, s^{-1} y m^2s^{-2} respectivamente.

La anomalía geopotencial $\Delta\Phi$ depende de la anomalía de volumen específico, es decir:

$$\Delta\Phi = \int_{P_1}^{P_2} \delta dP \quad (5)$$

La ecuación de la velocidad geostrófica suele escribirse usando unidades mezcladas, la distancia (L) entre estaciones expresada en m , la anomalía de volumen específico (δ) en cm^3g^{-1} , la presión (P) en $dbar$, y $(v_1 - v_2)$ en $m s^{-1}$; debido a que $1 m^3kg^{-1} = 10^3 cm^3g^{-1}$ y que $1 Pa = 10^{-4} dbar$ se llega a la ecuación (6), donde ΔD es la anomalía de distancia geopotencial y se expresa en $m \text{ din}$ con la siguiente equivalencia ($1m \text{ din} = 10 Jkg^{-1}$).

$$(v_1 - v_2) = \frac{10}{Lf} [\Delta D_B - \Delta D_A] \quad (6)$$

La anomalía de volumen específico δ se calcula en función de la presión, temperatura y salinidad, obtenidas a partir de los datos de CTD, a diferentes profundidades en cada estación hidrográfica.

2.3 Nutrientes

La determinación de nutrientes se realizó utilizando una roseta de General Oceanics equipada con botellas Niskin con el fin de obtener muestras de agua a diferentes profundidades. Las muestras de agua fueron almacenadas en botellas de polipropileno después de filtrarlas con membranas de nitrocelulosa de 0.22 μm (Millipore TM tipo HA) y congeladas para analizarlas con un autoanalizador de flujo-segmentado continuo Skalar San-Plus usando el método estándar para nutrientes desarrollado por Grasshoff *et al* (1999). Además, se utilizó el circuito recomendado por Kirkwood (1994). El nivel de error para los nutrientes fue: nitrato 0.1 μM , Si reactivo soluble 0.1 μM y fósforo soluble reactivo 0.04 μM .

2.4 Datos biológicos

2.4.1 Clorofila-a

Se analizaron los datos obtenidos con el perfilador de fluorescencia natural (PNF-300 de Biospherical) con el fin de estimar la concentración de clorofila-a a partir de la fluorescencia natural.

El perfilador de fluorescencia natural está diseñado para medir la radiación fotosintética activa (PAR) y calcular la fluorescencia natural del fitoplancton que es estimulada por la luz del sol. Este perfilador contiene una serie de programas integrados con los cuales se calculó la concentración de clorofila-a (Kiefer *et al.*, 1989). La relación entre clorofila-a y la fluorescencia natural se calculó de acuerdo con Chamberlin *et al.* (1990):

$$Chl = \frac{F_f}{E_0(PAR) * \phi_f * \sigma_a_c(PAR)} \quad (7)$$

Donde

Chl : concentración de clorofila (mg m^{-3})

F_f : fluorescencia natural ($\text{Einst m}^{-3} \text{s}^{-1}$)

$\sigma_a_c(PAR)$: coeficiente de absorción específico por parte del fitoplancton ($\text{m}^2 \text{mg}^{-1}$)

Φ_f Rendimiento cuántico de fluorescencia natural (Einst emitido/Einst absorbido)

$E_o(PAR)$: irradiancia escalar (Einst $m^{-2} s^{-1}$)

La clorofila-a integrada verticalmente en la capa superior de 20 m se calculó a partir de los datos del perfil de clorofila-a ($mg m^{-3}$), de acuerdo con la siguiente ecuación (Estrada *et al.*, 1993).

$$Chl_{int} = \sum_{i=1}^{n-1} (Chl_{i+1} + Chl_i)(Z_{i+1} - Z_i)/2 \quad (8)$$

Donde Z es la profundidad (m), i es el nivel al cual se considera tanto la profundidad como el valor de Chl y $n=20$ ya que se utilizan los valores a cada metro de profundidad. La clorofila integrada se expresa en $mg m^{-2}$.

2.4.2 Zooplancton

Para analizar la distribución de *Centropages furcatus* en todos sus diferentes estadios se eligieron 15 estaciones distribuidas en 4 transectos que cruzan el centro del giro ciclónico (Fig. 4a), realizadas durante la campaña PALEO-XII. Las muestras se obtuvieron mediante arrastres oblicuos utilizando red tipo bongo con diámetro de 60 cm y luz de malla de 333 y 505 μm . La profundidad de arrastre fue hasta 200 m o hasta cerca del fondo según la batimetría de la estación. En las bocas de las redes se colocó un contador de flujo General Oceanics para determinar el volumen de agua filtrada. La velocidad promedio del buque fue de 1 $m s^{-1}$ (dos nudos) durante el muestreo de zooplancton, y el tiempo de arrastre fue de 15 min. No obstante que el tamaño promedio del C-I es de 0.3 a 0.4 mm (300 - 400 μm), se utilizó la red de 333 μm debido a la gran cantidad de materia orgánica en la bahía que saturó parcialmente la red y permitió la captura de los copepoditos C-I. Las muestras de ambas redes se utilizaron para identificar y contabilizar los diferentes estadios de copepodito de *Centropages furcatus* de acuerdo a Palomares *et al.* (1998) que considera el desarrollo morfológico corporal (C-I al C-VI) (Dussart y Defaye, 2001).

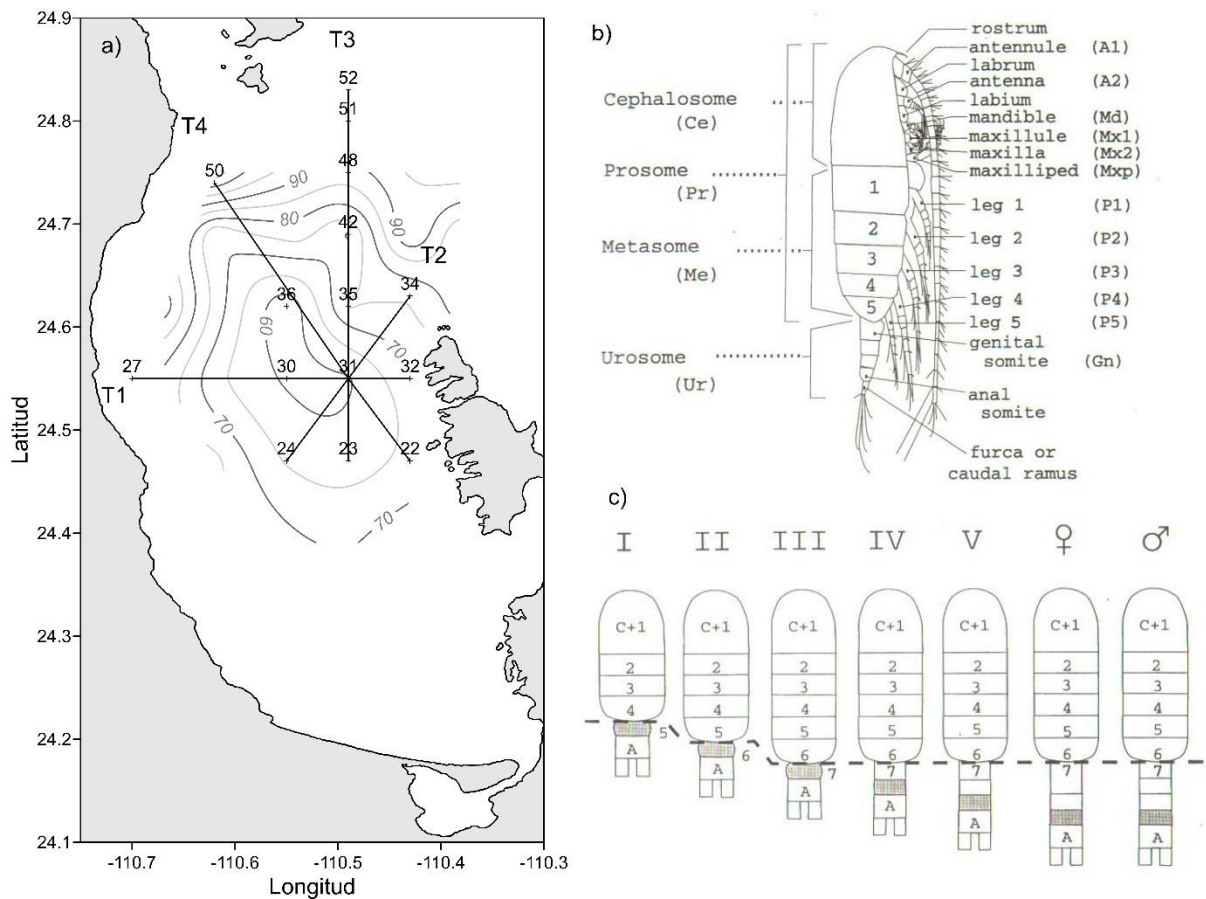


Figura 4. a) Topografía de la isoterma de 15° C, localización de los transectos y estaciones de muestreo realizadas para la recolección e identificación de los diversos estadios de copepoditos de *Centropages furcatus*, b) morfología de copépodo y c) morfología de estadio copepodito I-V, hembra y macho (incisos b y c, tomados de Mauchline, 1998)

Las muestras recolectadas se fijaron y se neutralizaron durante 24 h, en una solución de formaldehído al 4 % en agua de mar y borato de sodio; después se trasvasaron a alcohol etílico al 70 % para preservarlas (Santhanam *et al.*, 2019).

Se identificaron los estadios de los copepoditos con ayuda del manual de planctología de Dussart y Defaye (2001), y el estadio adulto de acuerdo con el catálogo de Palomares *et al* (1998). Además, se obtuvo la densidad poblacional de cada estadio la cual se normalizó y estandarizó a 100 m³ de volumen filtrado, con estos valores se calculó la abundancia relativa (AR) de cada estadio de acuerdo a Odum (1972) y se obtuvo la relación macho hembra (M:H).

2.5 Análisis estadístico

Se llevó a cabo un análisis de conglomerado jerárquico de estaciones relacionadas con la densidad poblacional de los diferentes estadios de copepoditos con el fin de agrupar las estaciones. Para complementar el estudio se realizó un análisis de componentes principales (PCA) de donde se obtuvo la relación entre las variables fisicoquímicas y la densidad poblacional de copepoditos desde C-I a C-V, y las hembras y machos del estadio C-VI (adultos). Las variables utilizadas en el análisis estadístico fueron temperatura, salinidad, magnitud de la corriente geostrófica, nitratos, fosfatos y silicatos a la profundidad de la termoclina (20 m). Además, se analizó la clorofila-a integrada verticalmente en la capa superior de los 20 m, la cual es un indicador de la producción primaria y del suministro de energía a los niveles tróficos superiores (Frolov *et al.*, 2012). Se eligieron los parámetros ambientales a 20 m de profundidad, donde se encontró la termoclina ya que es ahí donde dichas variables describen mejor la hidrodinámica de la bahía.

Además, se efectuó un análisis discriminante con el fin de analizar la influencia de las variables fisicoquímicas sobre la densidad poblacional de los copepoditos.

CAPÍTULO III: RESULTADOS

3.1 Perfiles de temperatura, salinidad y densidad

Los perfiles de temperatura, salinidad y densidad relativa (σ_t) en las estaciones 22, 23 y 24, la capa de la termoclina, haloclina y picnoclina se encuentran someros entre los 10-15 m de profundidad (Fig. 5).

Las clinas se encuentran entre los 5 y 10 m de profundidad en las estaciones 27 y 28 que se localizan cerca de la costa oeste de la bahía, en tanto que las clinas de las estaciones 29, 30 y 31 se localizan en la superficie hasta los 10 m de profundidad. Las clinas de la estación 32 se encuentran entre los 10 y 20 m de profundidad (Fig. 5).

La estación 34 que se localiza después del umbral de la bahía presenta las clinas a los 10 m de profundidad. Las clinas se encuentran entre los 5 y los 15 m de profundidad en la estación 35 que se localiza sobre el umbral. En la estación 36, que está dentro de la bahía, pero cercana al umbral, las clinas se presentan entre los 8 a 10 m de profundidad (Fig. 5).

Las estaciones 42 y 45 se ubican fuera de la bahía, después del umbral. La capa de la termoclina, haloclina y picnoclina en estas estaciones presenta una mayor profundidad ubicándose entre los 10 y 40 m (Fig.5).

Las clinas de la estación 48 que se ubica entre la Isla San José e Isla Partida, se presentan entre los 20 y 30 m de profundidad. En la estación 50 que se ubica en la parte norte de la bahía y cercana a la costa, se localizan las clinas de temperatura, salinidad y densidad desde la superficie hasta los 50 m (Fig. 5).

Las estaciones 51 y 52, que se localizan en el golfo de California, presentan las clinas entre los 20 m y hasta una profundidad de 40 m (Fig. 5).

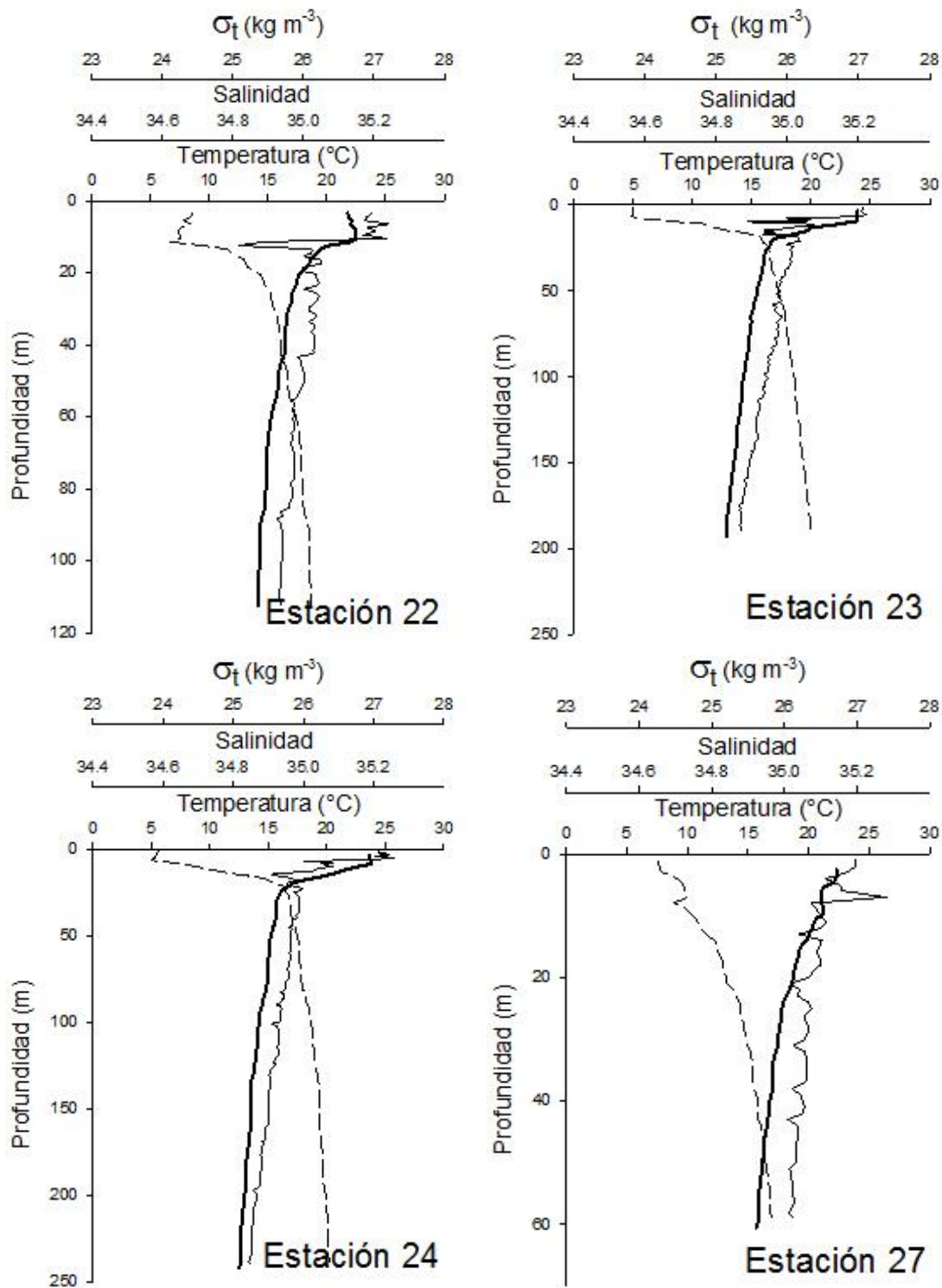


Figura 5. Perfiles de temperatura ($^{\circ}\text{C}$; línea gruesa), salinidad (línea delgada) y densidad (kg m^{-3} ; línea punteada), en las 15 estaciones donde se obtuvieron las muestras de zooplancton.

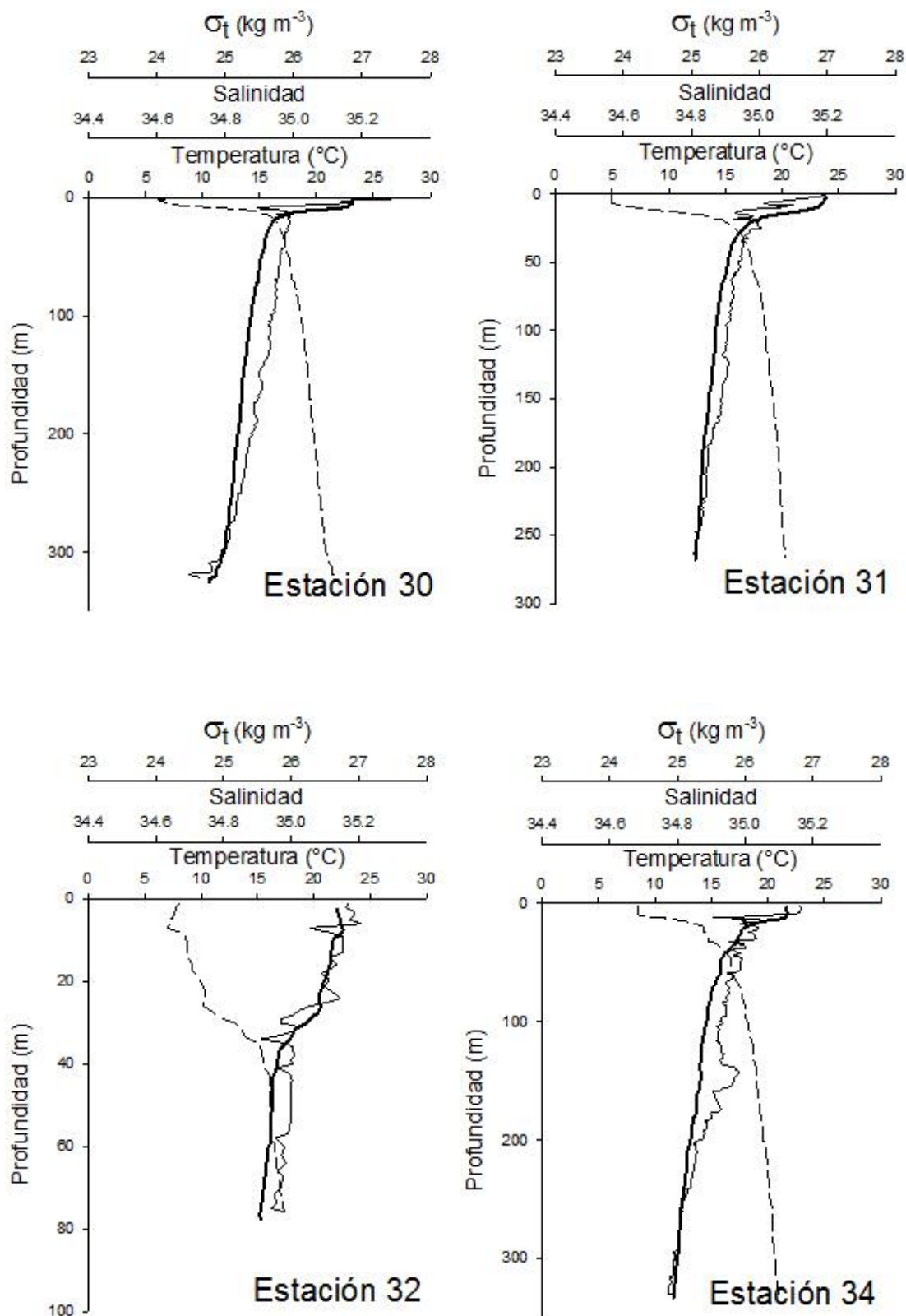


Figura 5. (continuación)

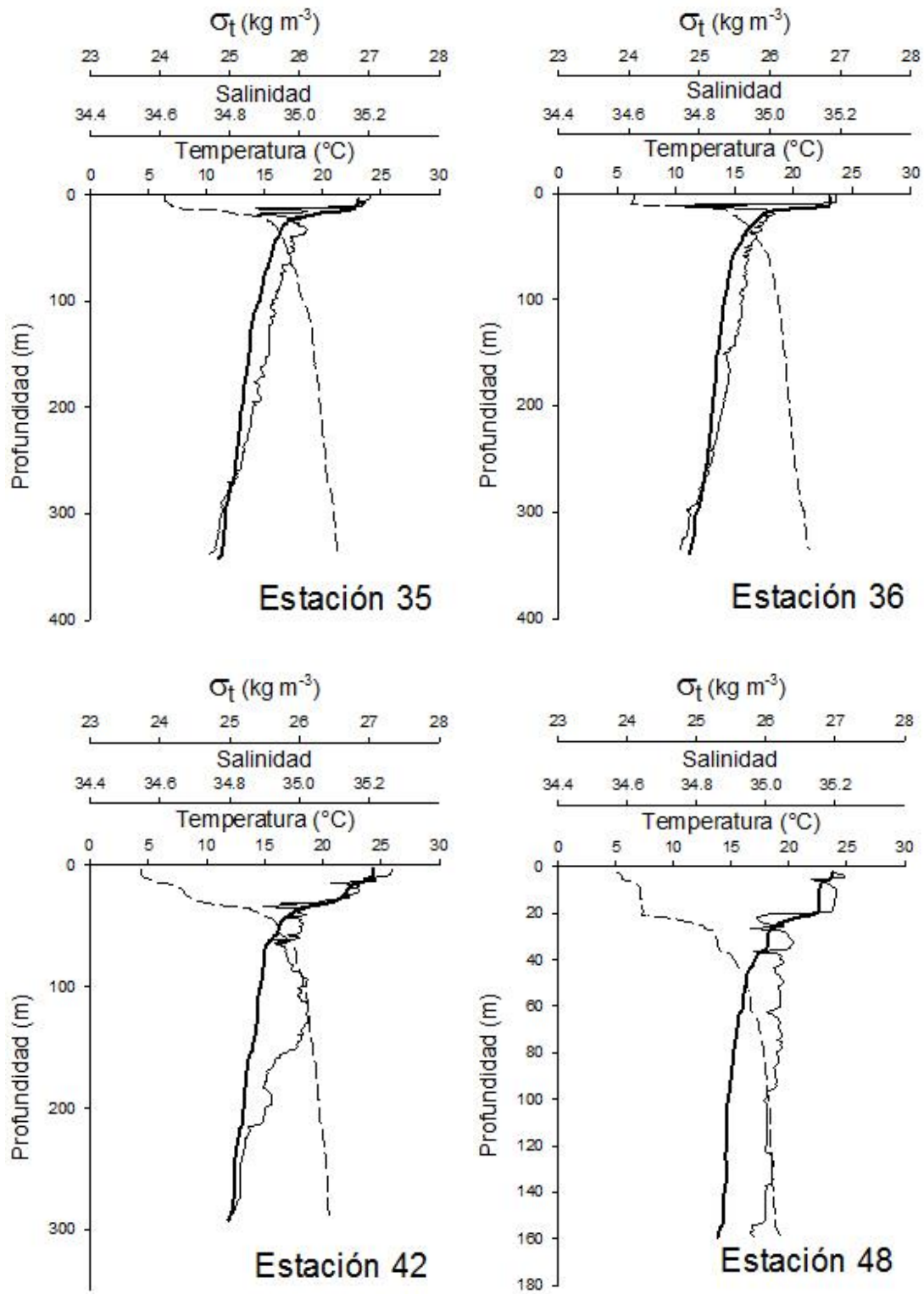


Figura 5. (continuación)

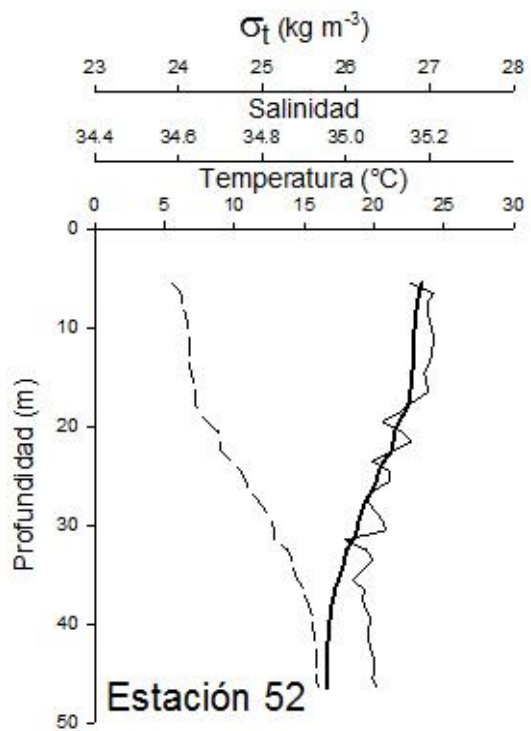
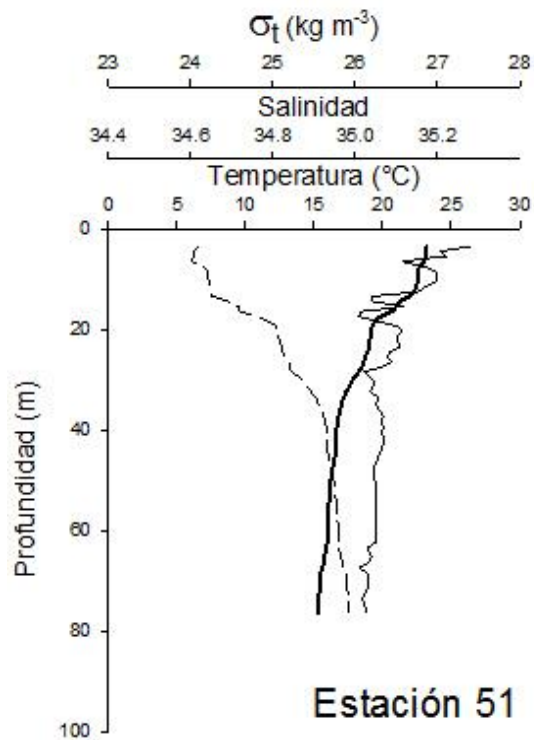
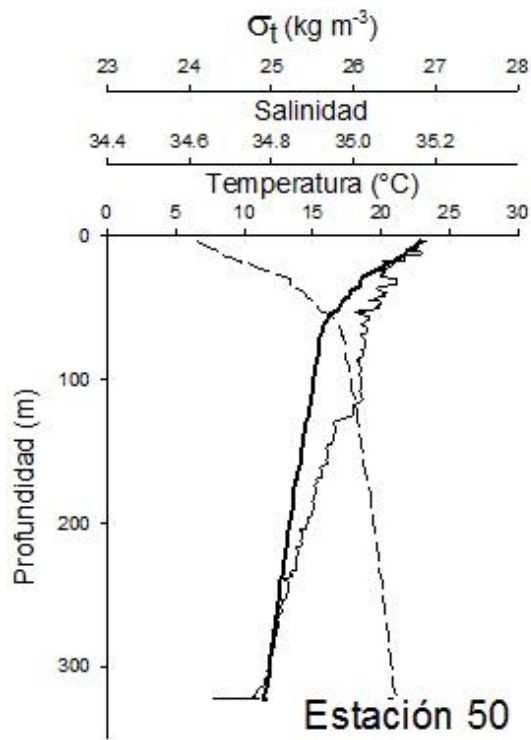


Figura 5. (continuación)

3.2 Distribución de temperatura, salinidad y densidad

3.2.1 Distribución vertical de temperatura, salinidad y densidad

En la distribución vertical de la temperatura, salinidad y densidad, a lo largo del transecto E-F, en la capa superior de 60 m se detectó un domo centrado en la estación 30. La temperatura varió de 23.5 a 15.0 °C en dicha capa, el gradiente vertical más intenso se encontró entre la isoterma de 22.0 y 17.0 °C, que define la capa de la termoclina la cual se encuentra más somera en la estación 30, a ambos lados de ésta la termoclina se encuentra más profunda (Fig. 6a). La salinidad disminuye con la profundidad, varía de 35.25 a 34.95 ups en la capa superior, la isohalina de 35.0 ups muestra muy claramente el domo (Fig. 6b). La densidad en la capa superior de 60 m varió de 23.9 a 25.9 kg m⁻³, la distribución en la sección vertical muestra una distribución muy similar a esa de la temperatura lo que indica que la densidad está dominada por la temperatura, por lo que la picnoclina se encuentra a la misma profundidad de la termoclina (Fig. 6c). En promedio las clinas se encuentran a 20 m de profundidad.

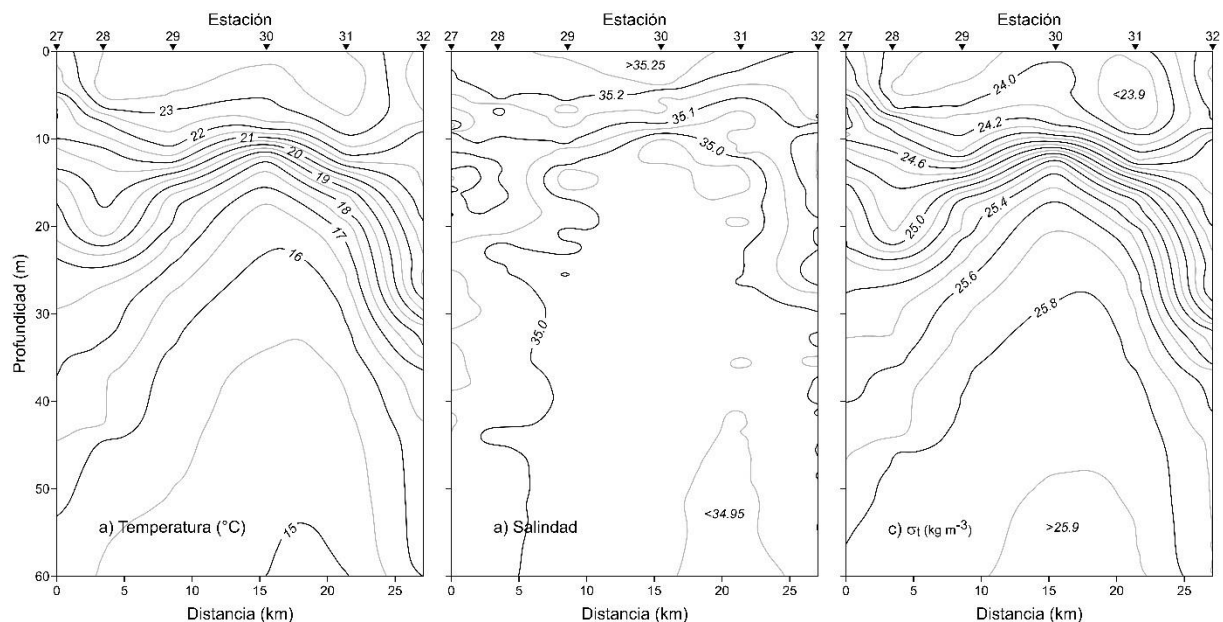


Figura 6. Distribución vertical de a) temperatura (°C) (IC de 0.5 °C), b) salinidad (IC de 0.05 ups), c) densidad (kg m⁻³) (IC de 0.1 kg m⁻³) en el transecto de E-F.

A lo largo del transecto E-F, que cruza la bahía de oeste a este, se observa un levantamiento de las clinas en la estación 30 las cuales forman un domo, característico de la presencia de un giro ciclónico (Fig. 6).

3.2.2 Distribución horizontal de temperatura, salinidad y densidad a la profundidad de la termoclina

La distribución horizontal de temperatura a 20 m de profundidad muestra un núcleo frío en el centro de la bahía con temperatura de 16.5 °C, la cual se incrementó hacia el exterior hasta los 19.0 °C en la costa oeste y 20.0 °C en la costa este frente a las islas Roca Partida y Espíritu Santo, mientras que en Boca Grande la temperatura llegó a 22.0 °C (Fig. 7a). La salinidad presentó un núcleo de 34.90 ups en el centro de la bahía y se incrementó hacia la periferia, alcanzando los 35.07 ups en la zona costera y en Boca Grande el máximo de salinidad fue de 35.17 ups (Fig. 7b). La densidad mostró un máximo de 25.60 kg m⁻³ en el centro de la bahía, mientras que en la costa oeste se observó una densidad de 25.00 kg m⁻³, frente a las islas la densidad fue de 24.70 kg m⁻³ en Boca Grande se observó el mínimo de 24.30 kg m⁻³ (Fig. 7c).

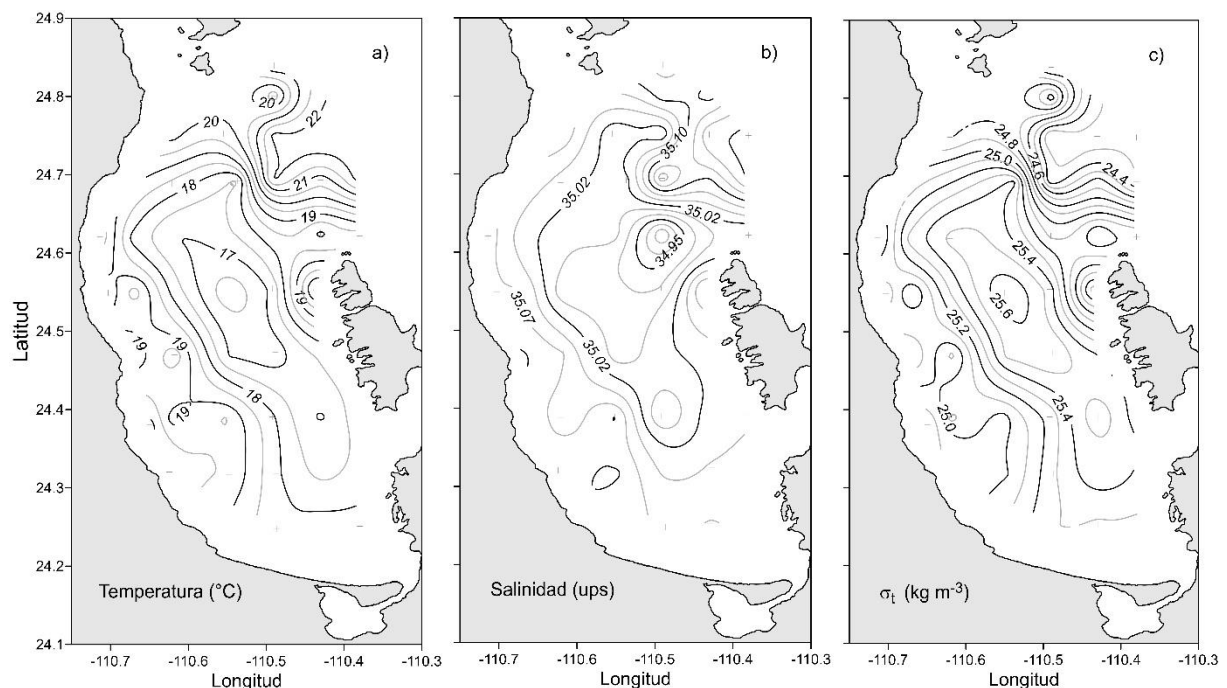


Figura 7. Distribución horizontal a 20 m de profundidad de a) Temperatura (°C) (IC de 0.5 °C), b) salinidad (IC de 0.025 ups) y c) densidad (kg m⁻³) (IC de 0.1 kg m⁻³).

Al analizar la temperatura, salinidad y densidad registradas a 20 m de profundidad para identificar el giro ciclónico que se presentó en la bahía, se observó que las isolíneas en el área de Boca Grande presentaron una distancia menor entre ellas, lo cual indica la presencia de un gradiente importante asociado a un frente termohalino. De acuerdo con lo anterior se calculó el gradiente térmico en esta área, obteniendo un gradiente de $0.49\text{ }^{\circ}\text{C km}^{-1}$ (Fig. 8a), de 0.014 ups km^{-1} de salinidad (Fig. 8b) y de $0.12\text{ kg m}^{-3}\text{ km}^{-1}$ de densidad (Fig. 8c).

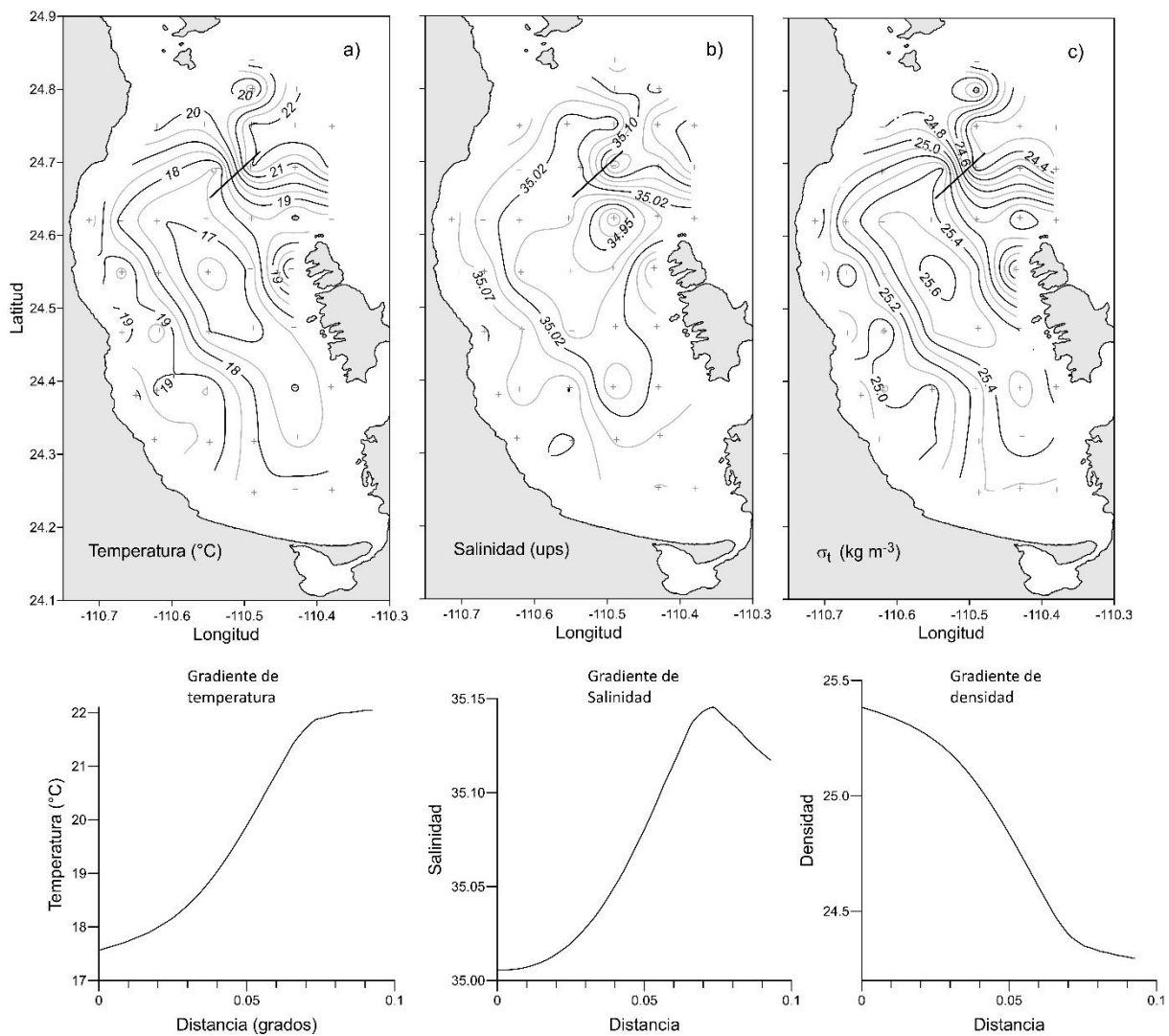


Figura 8. Distribución horizontal de a) temperatura ($^{\circ}\text{C}$) y b) salinidad (ups) y c) densidad (kg m^{-3}), a 20 m de profundidad. La línea oscura perpendicular a las isolíneas muestra la posición del frente termohalino. En la parte inferior se muestra el valor de los parámetros a lo largo de la línea oscura.

3.3. Velocidad geostrofica

3.3.1 Patrones de circulación geostrofica

La velocidad geostrofica relativa al fondo se calculó utilizando los datos hidrográficos obtenidos con CTD, la cual permite describir el patrón de circulación geostrofica a diferentes profundidades. En el caso de la superficie (3 m), en la porción norte de Boca Grande se observa la entrada de agua proveniente del golfo de California y la salida de agua en el sur de Boca Grande, cerca de Isla Partida. La

circulación presenta una velocidad máxima de 0.80 m s^{-1} y se muestra la presencia de un giro ciclónico que abarca la mayor parte de la bahía con centro en (24.6, -110.53) de donde la velocidad se incrementa hacia la periferia (Fig. 9a).

El patrón de circulación es muy similar en la capa superficial por encima de la termoclina, así como la rapidez de la corriente (Figs. 9 a-d), debido a que los parámetros hidrográficos son muy uniformes en dicha capa. En 20 m de profundidad la velocidad disminuyó con respecto a esa de la capa superior, a esta profundidad la velocidad máxima que se presentó es de 0.60 m s^{-1} en el área de Boca Grande, como en la capa superior, la circulación continuó mostrando un patrón ciclónico (Fig. 9c), a partir de los 20 m la velocidad geostrofica disminuyó considerablemente. Cerca de Punta Mechudo, en la parte norte de la bahía, la máxima velocidad fue 0.52 m s^{-1} para la profundidad de 30 m. En esta profundidad se observó con mayor resolución la circulación ciclónica localizada en Cuenca Alfonso (Fig. 9f). A 50 m de profundidad, la circulación presentó una velocidad máxima de 0.50 m s^{-1} , en Boca Grande, en su porción sur se observó la salida de agua de la bahía hacia el golfo de California por el área frente a la Isla Partida. El centro de la circulación ciclónica se encontró con un pequeño desplazamiento hacia el sur (Fig. 9g). Las velocidades que se presentaron a 75 m de profundidad son de máximo 0.28 m s^{-1} en la boca (Fig. 9h), por lo que es notoria la disminución de la velocidad geostrofica con la profundidad, a partir de la termoclina. Aunado al patrón de circulación a diferentes profundidades se muestra la topografía de la isoterma de los $15 \text{ }^{\circ}\text{C}$ (profundidad a la cual se encontró la temperatura de $15 \text{ }^{\circ}\text{C}$). Dicha topografía tiene una forma de domo, en el centro del giro ciclónico los $15 \text{ }^{\circ}\text{C}$ se encuentran a 60 m de profundidad, la cual se incrementa hacia la periferia del giro hasta alcanzar la máxima profundidad (90 m) en la Boca Grande.

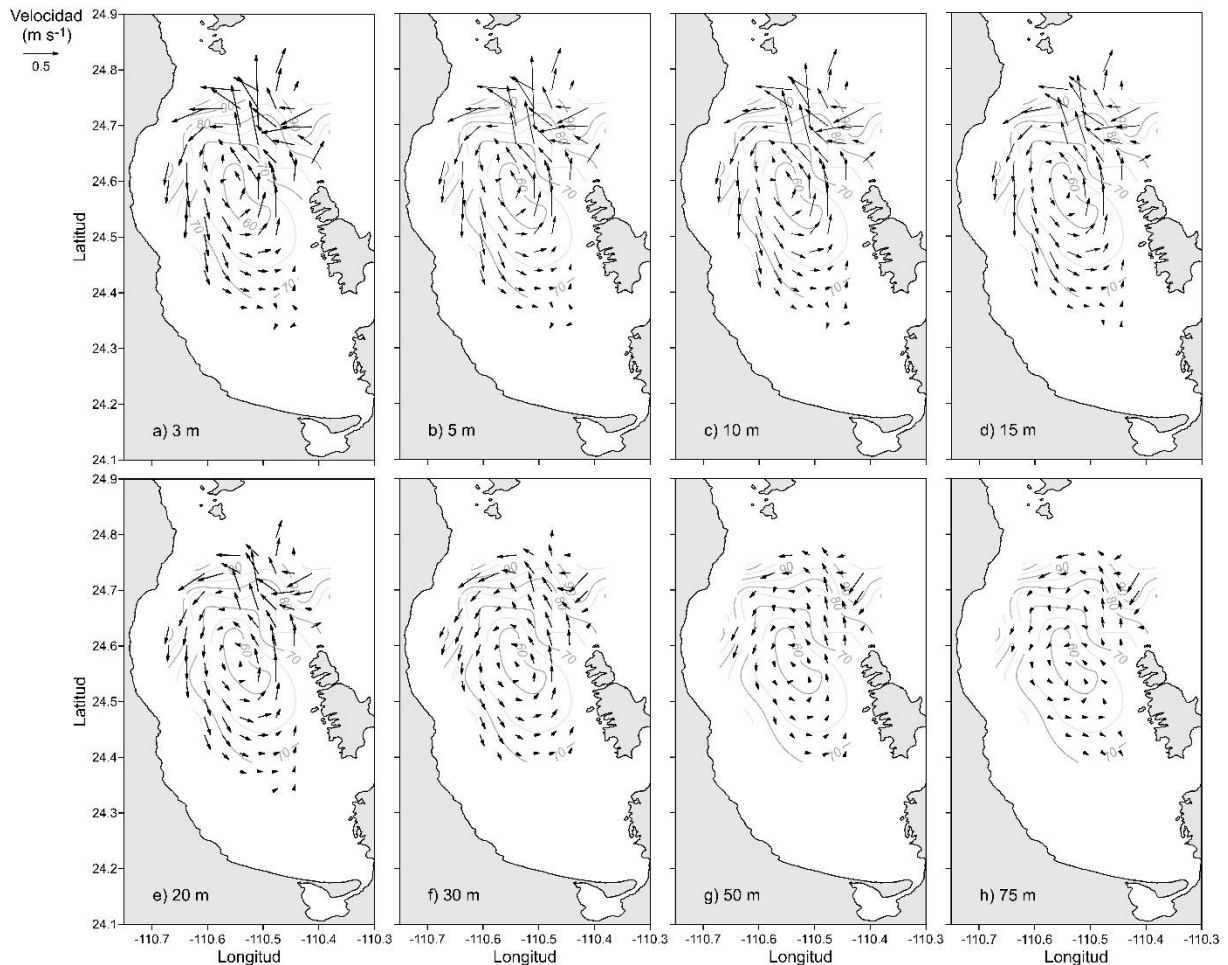


Figura 9. Patrón de circulación geostrófica relativa al fondo, a) 3, b) 5, c) 10, d) 15, e) 20, f) 30, g) 50, y h) 75 m de profundidad. Las isolíneas representan la topografía de los 15 °C.

3.3.2 Velocidad geostrófica a través de Boca Grande

La circulación geostrófica que se presentó en Boca Grande, a través del transecto C-D (de Punta Mechudo a Isla Partida), evidencia la entrada y salida de agua en la porción noroeste y sureste del transecto, respectivamente (Fig. 10). En superficie el agua entra a la bahía desde la región próxima a Punta Mechudo con una velocidad de 60 cm s^{-1} , hasta cerca de la estación 35 la cual muestra una marcada disminución con la profundidad, no solo en magnitud de la velocidad sino también en el área que cubre el flujo de entrada. Mientras que en la porción sureste del transecto el agua sale con menor velocidad (30 cm s^{-1}) y muy uniforme con la profundidad, en cuyo caso el área de flujo de salida se va haciendo cada vez más ancha. La isotaca de 0 cm s^{-1} representa el límite entre el flujo de entrada y de salida a la bahía.

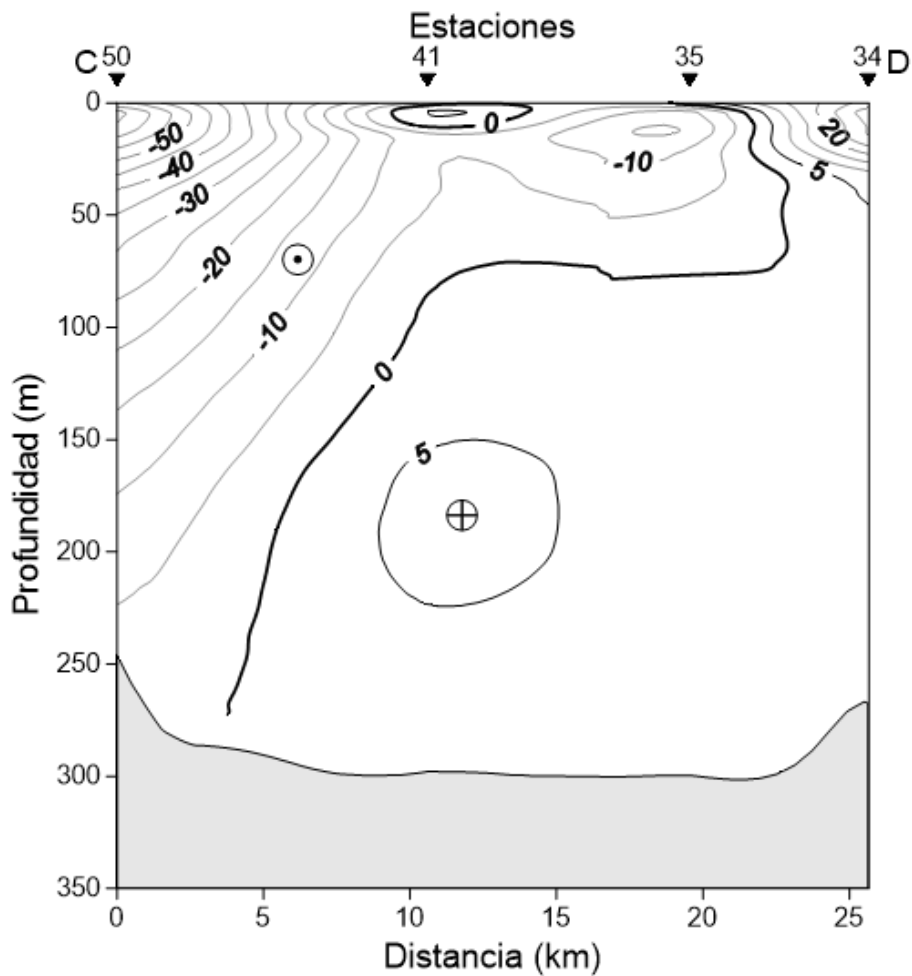


Figura 10. Velocidad geostrófica a través del transecto CD en Boca Grande.

3.4 Distribución de nutrientes

La distribución de la concentración de los principales nutrientes en la capa superficial (5 m) muestra que los nitratos presentan dos núcleos de mayor concentración, el primero cercano a la costa oeste con valores de 0.5 a 3.5 μM y el segundo en el área de Boca Grande con valores de 1.0 a 2.0 μM . Los fosfatos (SRP) presentaron valores más altos en tres núcleos. El primero en Boca Grande con valores de 1.3 μM ; el segundo en la parte central de la bahía con valores de 1.4 μM ; el tercero en la parte sur de la bahía con valores de 1.2 μM . Los silicatos (SRSi) se concentraron en el área de Boca Grande (parte norte de la bahía) con valores de 8 a 16 μM (Fig. 11)

La mayor concentración de nitratos a 10 m se localizó en la parte central de la bahía con valores de 2 a 7 μM y frente a isla Espíritu Santo con valores de 2 a 4 μM . La

mayor concentración de los fosfatos, se localizó en la parte central con valores de 0.4 a 0.8 μM . La mayor concentración de nitratos y fosfatos se localizó en la estación 30, que corresponde al centro del giro ciclónico. Los silicatos se presentaron su mayor concentración en la zona costera de la parte sur de la bahía con valores de 7 a 16 μM y en el área de Boca Grande formando un núcleo con valores de 5 a 9 μM (Fig. 12).

En lo que respecta a los 20 m de profundidad, los valores de la concentración de nitratos fueron de 4 a 16 μM y su distribución presentó la forma de la isolínea de temperatura de 20° C. Los fosfatos presentaron dos núcleos de mayor concentración. El primero se localizó en el área de Boca Grande con valores de 0.8 a 1.2 μM . El segundo núcleo presentó valores de 0.8 a 1.8 μM localizado en el área de Cuenca Alonso, mientras que en la parte sur de la bahía se observó una franja con valores de 0.4 a 1.2 μM . Para los silicatos se obtuvieron dos núcleos, el primero en el área de Boca Grande con valores de 8 a 14 μM . El segundo núcleo se localizó frente a la isla Espíritu Santo con valores de 14 a 18 μM . En esta profundidad, los tres nutrientes, presentaron valores más altos en su concentración comparando con las profundidades de 5 y 10 m (Fig. 13).

La mayor concentración de nitratos y fosfatos se presenta frente a las islas Partida y Espíritu Santo, a 50 m de profundidad, mientras que las menores concentraciones se observaron en la costa oeste de la bahía. En el área de Boca Grande, la concentración de nitratos fue de 12 a 19 μM , mientras que los fosfatos presentaron valores de 2.2 a 3.8 μM . Los silicatos presentaron un núcleo sobre Cuenca Alfonso con valores de 24 a 28 μM y en el área de Boca Grande su concentración fue de 18 a 23 μM . La distribución de los tres nutrientes en Boca Grande presentó una forma de acúmulo que asemeja una zona de frente, que puede deberse al flujo de entrada y salida de agua de la bahía hacia el golfo (Fig. 14).

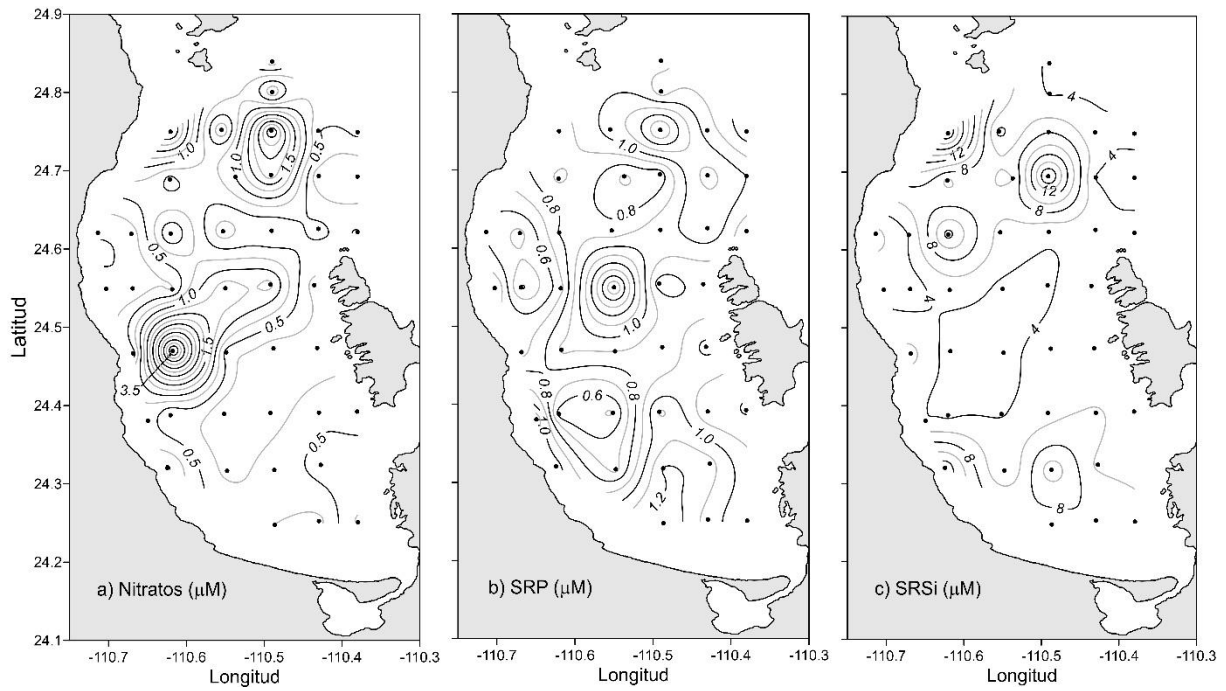


Figura 11. Distribución horizontal de nutrientes (μM) a 5m de profundidad. a) nitratos, b) fosfatos (SRP), y c) silicatos (SRSi).

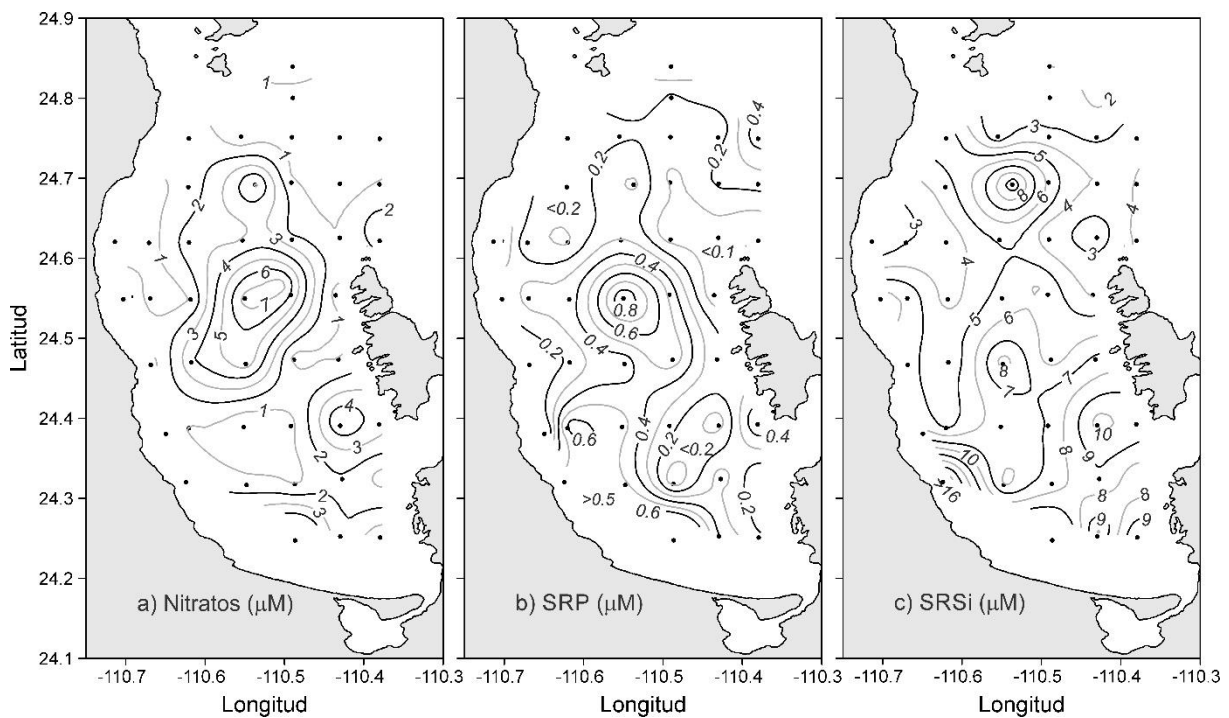


Figura 12. Distribución horizontal de nutrientes (μM) a 10 m de profundidad. a) nitratos, b) fosfatos (SRP), y c) silicatos (SRSi).

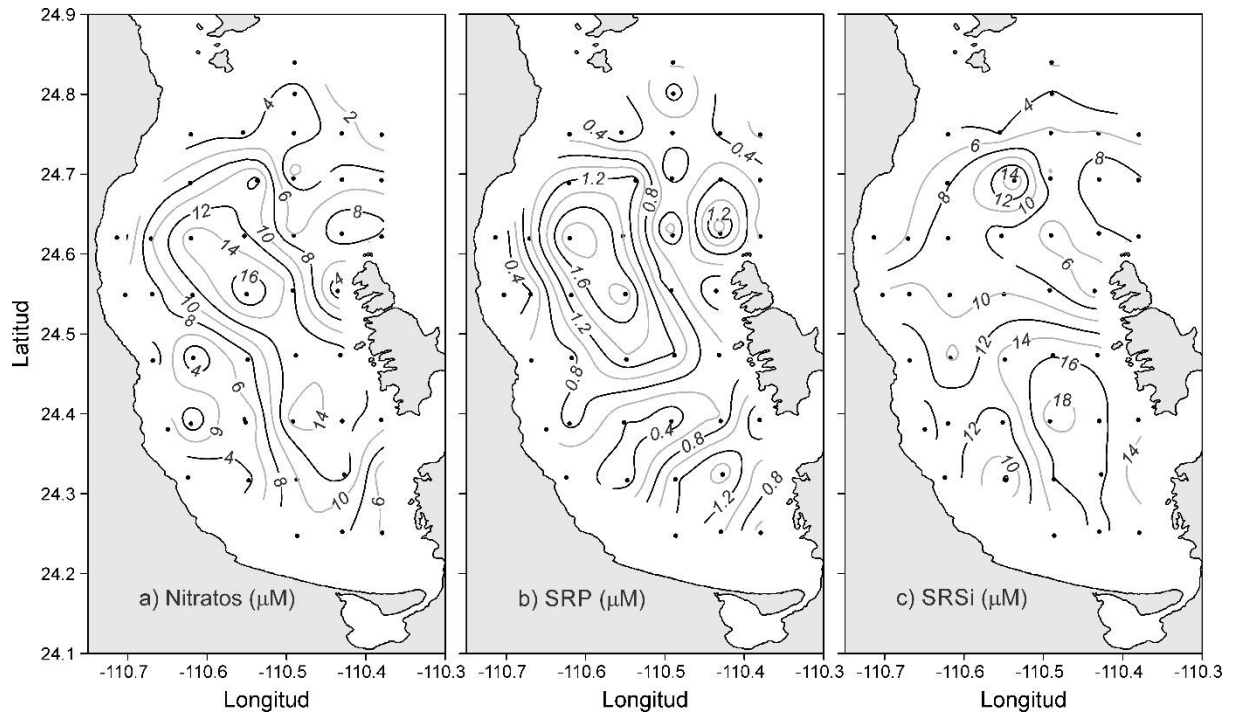


Figura 13. Distribución horizontal de nutrientes (μM) a 20 m de profundidad. a) nitratos, b) fosfatos (SRP), y c) silicatos (SRSi).

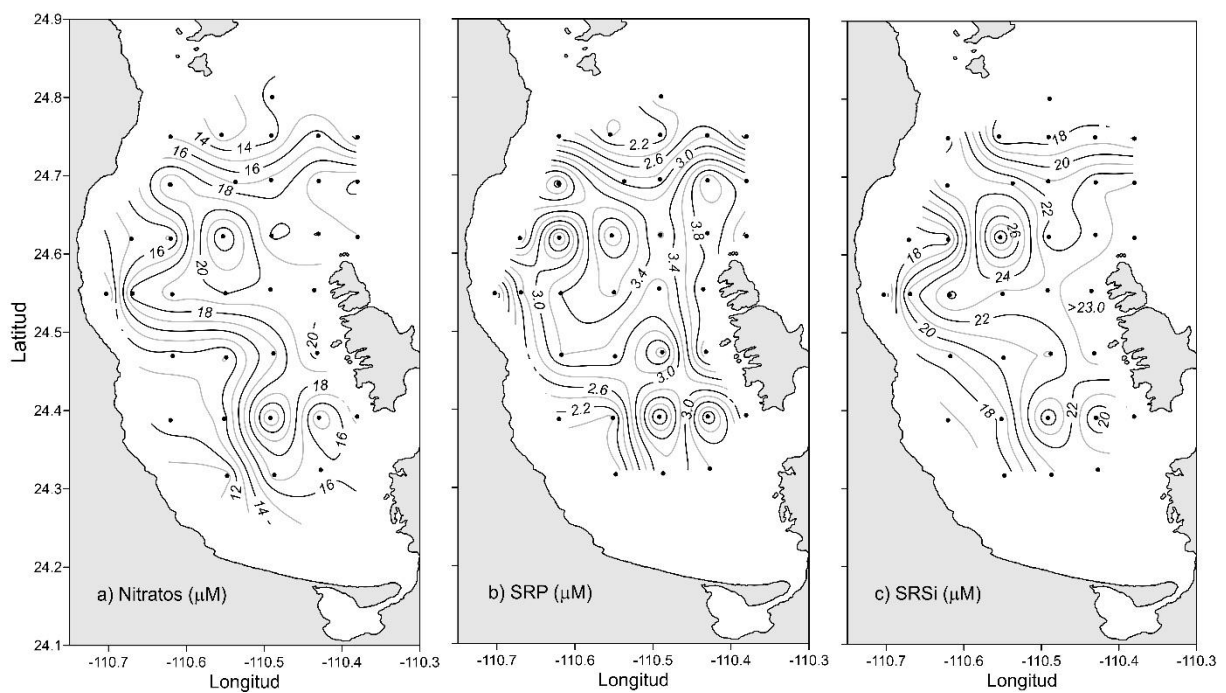


Figura 14. Distribución horizontal de nutrientes (μM) a 50 m de profundidad. a) nitratos, b) fosfatos (SRP), y c) silicatos (SRSi).

Al hacer el análisis de la distribución de los nutrientes en las diferentes profundidades se observó que, la concentración de nitratos y fosfatos a los 5 m de profundidad es mayor en comparación a los 10 m de profundidad. A 20 m de profundidad aumentan sus concentraciones, y su distribución coincide con la forma del giro ciclónico que se observó con la isolínea de 20° C. La concentración de los silicatos, aumenta con la profundidad, pero su distribución no mostró la forma del giro ciclónico a los 20 m de profundidad.

En la profundidad de 50 m se presentó la mayor concentración de los nutrientes. Su distribución muestra dos áreas donde se localizan concentraciones elevadas. La primera se ubica al interior de la bahía en Cuenca Alfonso. La segunda área es en Boca Grande, donde se presenta la concentración de nutrientes en forma de filamento, coincidiendo con el flujo de entrada - salida de agua de la bahía y Golfo de California.

3.5 Perfiles de clorofila-a

Los valores de la concentración de clorofila-a oscilaron entre 0.05 a 2.53 mg m⁻³ presentándose las mayores concentraciones entre los 12 y 20 m de profundidad, las cuales coinciden con la profundidad donde se presenta la capa de la termoclina y la mayor concentración de nutrientes.

La estación 27 se encuentra cercana a la costa oeste de la bahía. En esta estación se encontró el máximo de clorofila-a a los 5 m de profundidad, a una temperatura de 21° C. En las estaciones 28, 29, 30 y 31 se registró el valor máximo de clorofila (0.8 a 2.5 mg m⁻³) con temperatura de 19 a 20 °C, a profundidad de entre 15 y 20 m.

La estación 36, que se localiza al norte de la estación 30 en el interior de la bahía, presentó su máximo de clorofila a los 15 m de profundidad con máxima concentración de clorofila de 1.3 mg m⁻³ a 19 °C de temperatura. La estación 48, se localiza en el frente termohalino de Boca Grande. Esta estación, presentó el máximo de clorofila (0.8 mg m⁻³) a 20 m de profundidad con temperatura de 21 °C (Fig. 15).

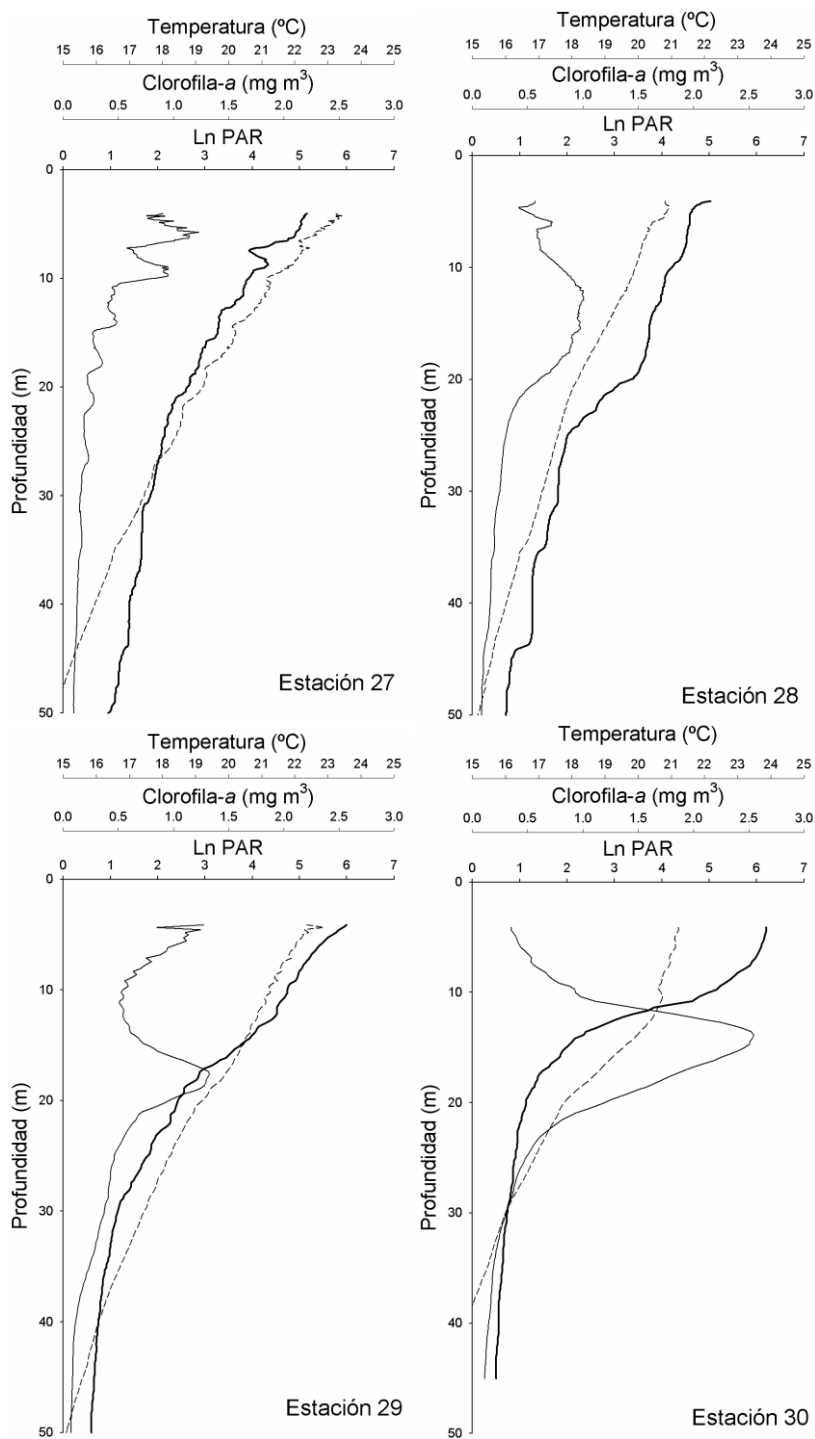


Figura 15. Perfiles verticales de clorofila-a (mg m^{-3} , línea continua) irradiancia (Ln PAR , línea punteada) y temperatura ($^{\circ}\text{C}$, línea gruesa) en las estaciones 27, 28, 29, 30, 31, 36 y 48.

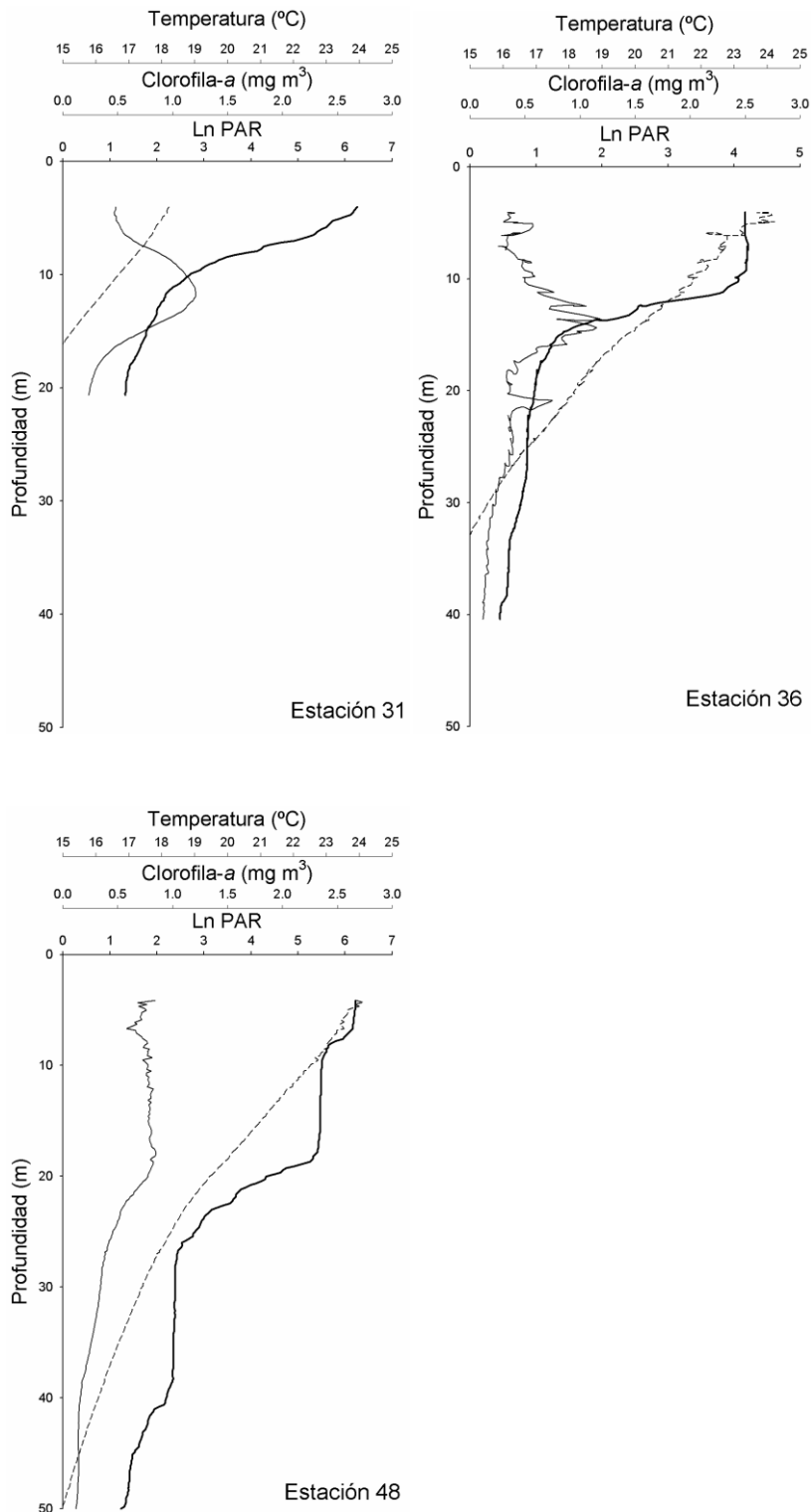


Figura 15. Continuación.

3.6 Clorofila-a integrada verticalmente

La distribución de la clorofila-a integrada verticalmente hasta los 20 m de profundidad, mostró dos núcleos de mayor concentración; uno en la parte central de la bahía con una concentración de 24 mg m⁻² que coincidió con el centro del giro ciclónico; el

segundo núcleo se localizó en el área de Boca Grande, con una concentración de clorofila-*a* de 21 mg m⁻², asociado al umbral y al frente termohalino (Fig. 16a).

3.7 Estadios copepoditos de *Centropages furcatus*

3.7.1 Abundancia de copepoditos de *Centropages furcatus*

Los copepoditos se registraron en prácticamente todas las estaciones, siendo los copepoditos I quienes presentaron las mayores abundancias, en particular en el transecto 3 con una disminución hacia el centro de la bahía. Los machos y hembras, se presentaron en la mayor parte de las estaciones, con abundancias máximas en las estaciones 42 y 48 (tabla 1).

Tabla 1. Densidad de copepoditos de cada estadio (Ind 100 m⁻³) de *Centropages furcatus*.

Estación	C-I	C-II	C-III	C-IV	C-V	Hembra	Macho	Total
22	123	72	-	527	353	300	225	1600
23	747	-	-	122	489	272	191	1821
24	284	41	162	284	365	406	81	1623
27	1333	148	198	346	691	543	-	3259
30	2818	230	58	460	345	173	-	4084
31	1471	10	2	173	101	130	27	1914
32	161	80	40	281	281	-	-	843
34	974	59	59	177	207	207	89	1772
35	160	2	30	98	88	94	23	495
36	931	147	98	686	441	490	49	2842
42	462	-	2498	782	746	13154	284	17926
48	738	92	923	2585	2169	739	831	8077
50	1463	266	89	133	133	44	-	2128
51	4740	85	423	381	762	296	212	6899
52	3239	785	1129	982	933	442	147	7657
Total	19644	2017	5709	8017	8104	17290	2159	62940

3.7.2 Distribución de los diferentes estadios de copepoditos de *Centropages furcatus*

Los copepoditos se distribuyeron en dos áreas diferentes. La primera es el giro ciclónico en el interior de la bahía; la segunda es el área de Boca Grande y en el golfo de California donde, además, se localiza el frente termohalino.

3.7.2.1 Interior de la bahía

Copepodito I (C-I). Este estadio presentó los máximos valores de densidad poblacional (2818 Ind 100 m⁻³) (Fig. 16b). La mayor abundancia de este estadio se localizó en la parte central del giro con 7.5 y 14.3% de abundancia relativa (AR) (Fig. 16j), disminuyendo hacia la costa de las islas, y aumentando en la costa oeste.

Copepodito II (C-II). La mayor densidad poblacional (266 Ind 100 m⁻³) (Fig. 16c) se encontró en la estación noroeste de la bahía con 13.2% de AR (Fig. 16k). La mayor densidad se registró en el centro del giro, disminuyendo después del centro del giro, para aumentar de nuevo frente a las islas.

Copepodito III (C-III). Su densidad poblacional es menor con respecto al estadio anterior (máx. 197 Ind 100 m⁻³, 5.7% de AR) (Fig. 16d, 16i). Este estadio se distribuyó principalmente en la orilla del giro ciclónico y en la costa oeste de la bahía. Su población aumentó frente a las islas, localizándose principalmente frente a Isla Partida (Fig. 16d).

Copepodito IV (C-IV). La densidad poblacional máxima fue de 686 Ind 100 m⁻³ (Fig. 16e) con 8.6 % AR (Fig. 16m). Su distribución es igual a la de los C-III. Se presentaron valores altos en dos estaciones (36 y 22) que coinciden con los límites del giro ciclónico. Se observó una disminución de la población de los C-III fuera del centro del giro, y un aumento frente a las islas, principalmente frente a Isla Espíritu Santo.

Copepodito V (C-V). El máximo de la densidad poblacional fue de 691 Ind 100 m⁻³ (Fig. 16f). En cuanto a su distribución, este estadio presentó la mayor abundancia en la costa oeste (estación 27), con 8.5% AR (Fig. 16n), y disminuyó hacia el centro del giro ciclónico, volviendo a incrementarse frente a las islas.

C-VI. ADULTOS (Hembras, Machos). Entre los adultos, en el interior de la bahía se observó una proporción de sexos hembras:machos de 4:1.

Las hembras tuvieron una densidad poblacional de 543 Ind 100 m⁻³ (Fig. 16g), con 10% AR (Fig. 16ñ), distribuyéndose principalmente en la costa oeste de la bahía y en la periferia del giro, con ausencia de estas frente a la Isla Partida.

La densidad poblacional de los machos fue de 225 Ind 100 m⁻³ (Fig. 16h) que corresponde a 10.4% de AR (Fig. 16o), y su distribución se localizó principalmente en las orillas del giro ciclónico. No se registraron machos en el centro del giro ni frente a la costa oeste de la bahía.

3.7.2.2 Frente termohalino

Es en esta área donde todos los estadios copepoditos presentaron la mayor densidad poblacional. La mayor población correspondió a los C-I con 4740 Ind 100 m⁻³, y C-IV con 2585 Ind 100 m⁻³.

C-I. La distribución que presenta este estadio se restringe a la estación más al norte, estación 51. En esta área se observaron valores altos de abundancia, con incrementos hacia el sur (4740 Ind 100 m⁻³ (Fig. 16b), con el 24.1% de AR (Fig. 16j)), y disminuciones en el área del frente termohalino.

C-II. La mayor densidad poblacional (785 Ind 100 m⁻³) (Fig. 16c) se observó en la estación 52, la más norteña del golfo de California, que corresponde al 38.9 de AR (fig. 16k) con valores menores hasta su ausencia en el área del frente termohalino.

C-III. Se presentaron valores altos de densidad poblacional (1129 Ind 100 m⁻³) (Fig. 16d) en la estación 52, en el golfo de California que es el 32.6% de AR (Fig. 16l). La densidad disminuye y vuelve a aumentar en la estación 48, y disminuye de nuevo en el frente termohalino.

C-IV. Se presentaron valores altos de densidad al norte, disminuyendo en la estación 51, y aumentando hasta 2585 Ind 100 m⁻³ (Fig. 16e) en la estación 48 con 32.2% de AR (Fig. 16m), y disminuyendo en el frente termohalino.

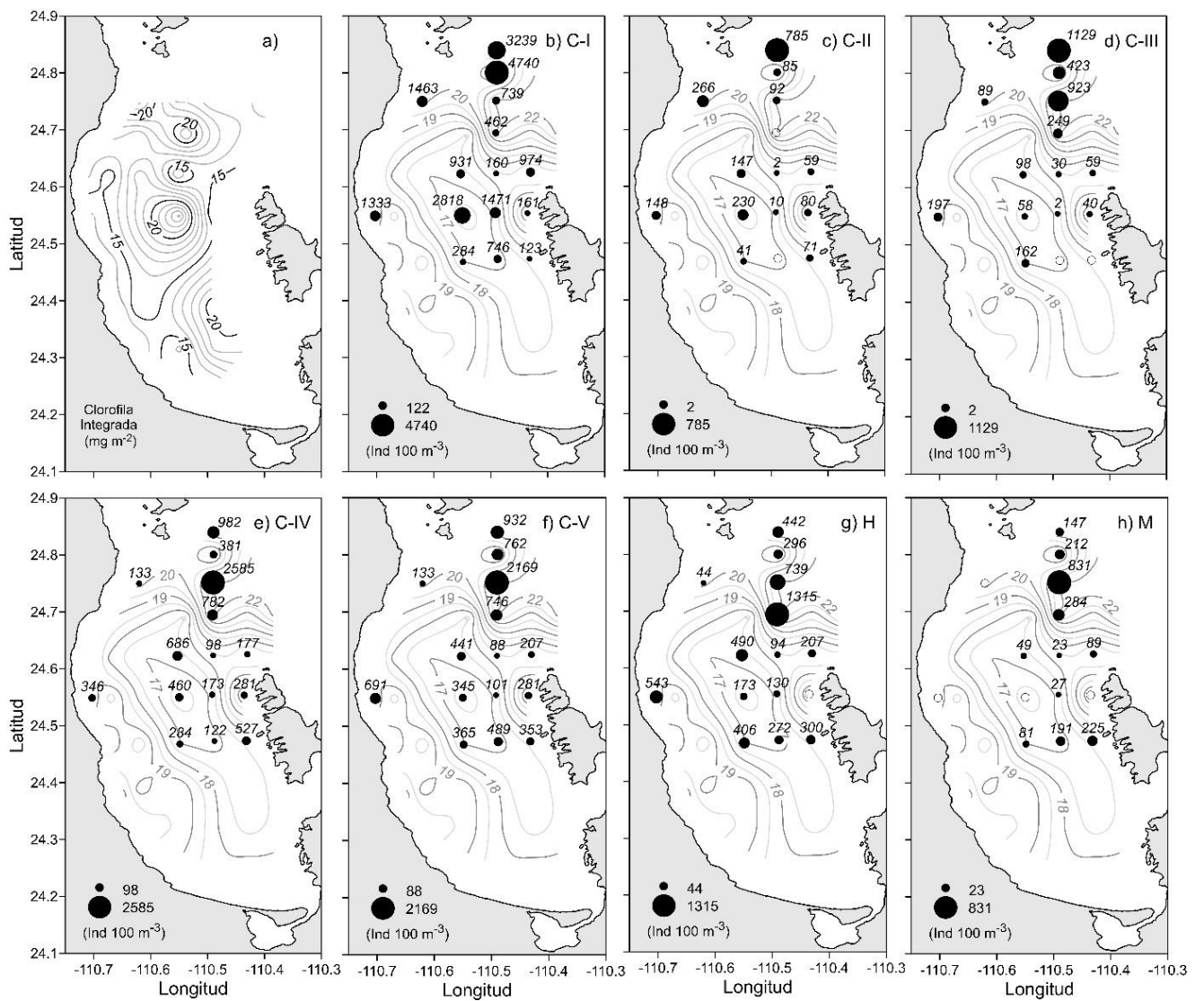


Figura 16. Distribución de a) clorofila integrada verticalmente en la capa superior de los 20 m. Distribución de densidad de los estadios b) C-I, c) C-II, d) C-III, e) C-IV, f) C-V, g) hembra y h) machos de *Centropages furcatus* (Ind 100 m⁻³) sobrepuesta a la distribución de temperatura a 20 m de profundidad.

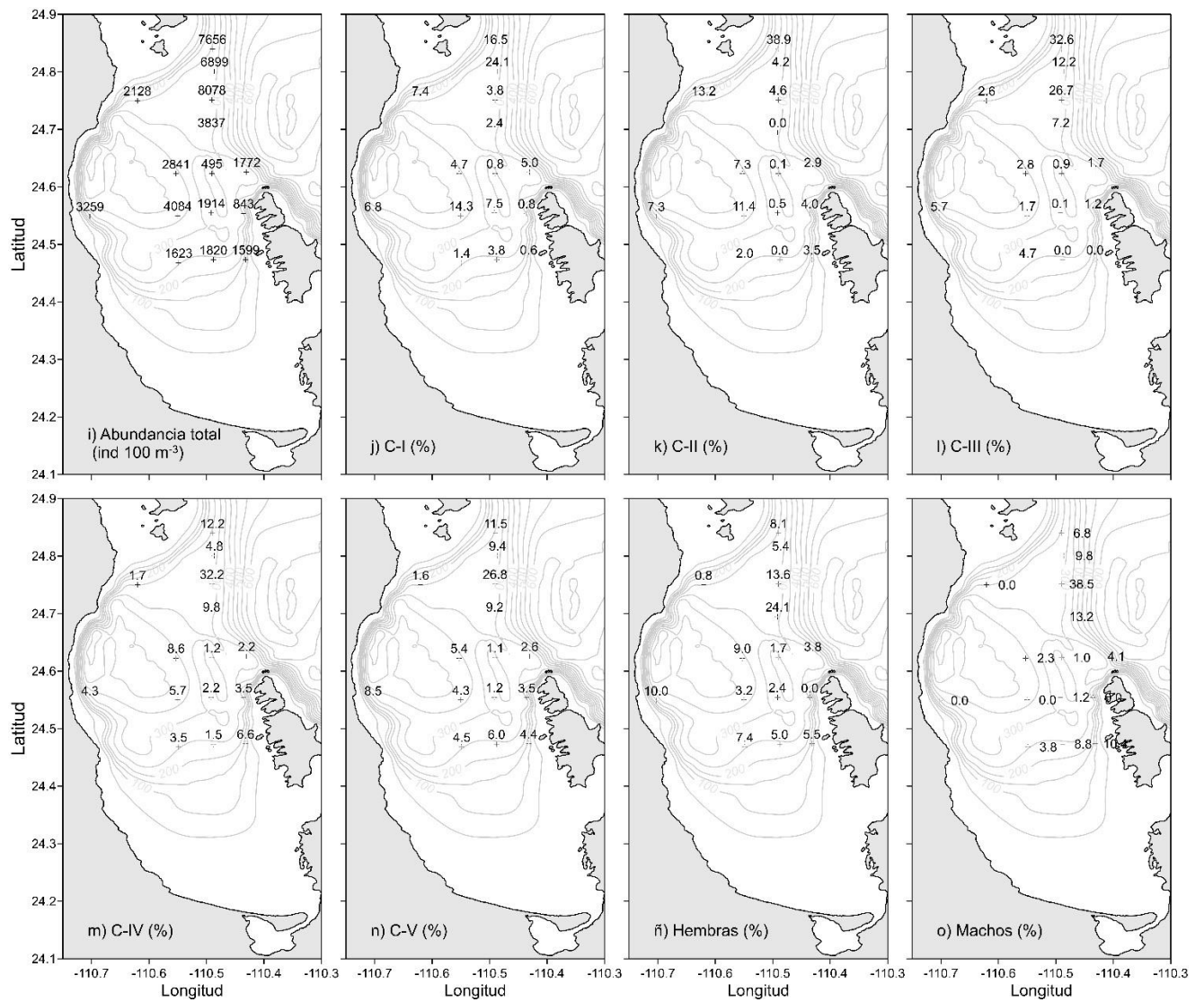


Figura 16. Continuación. Distribución de i) abundancia total de copepoditos. Distribución de la abundancia relativa (%) de los estadios j) C-I, k) C-II, l) C-III, m) C-IV, n) C-V, ñ) hembra y o) machos de *Centropages furcatus* superpuesta a la batimetría de la bahía

C-V. Al norte se presentaron valores altos de sus densidades. Estos disminuyeron en la estación 48, y aumentaron de nuevo hasta presentar los valores máximos (2169 Ind 100 m⁻³) (Fig. 16f) y 26.8% de AR (Fig. 16n), mientras que disminuyeron en el frente termohalino.

C-VI. *ADULTOS (Hembras, Machos)*. Ambos sexos estuvieron presentes en todas las estaciones del frente termohalino. La proporción hembra:macho fue de 2:1, que es menor respecto a la que se presentó en el giro ciclónico.

La distribución de hembras adultas (C-VI) es diferente a la que presentan los copepoditos de C-1 a C-V. La mayor densidad poblacional de las hembras se localizó justo en el frente termohalino con 1315 Ind 100 m⁻³ (Fig. 16g), con 24.1% de AR (Fig. 16ñ). Su densidad disminuye hacia el norte (estaciones 48 y 51) incrementándose nuevamente en la estación 52.

A diferencia del giro ciclónico, los machos, se presentaron en todas las estaciones del frente termohalino. En la estación 48 se presentó su mayor densidad con 831 Ind 100 m⁻³ (Fig. 16h), con el 38.5% de AR (Fig. 16o), la cual disminuye en la estación 42 (Fig. 16h).

3.8 Análisis estadístico

El análisis de conglomerado jerárquico (Fig. 17) mostró cuatro grupos de estaciones con relación a la densidad poblacional de los diferentes estadios. El primer grupo lo integran las estaciones 30, 51 y 52. La estación 30 se localiza en el centro del giro ciclónico y las estaciones 51 y 52 se localizan en el área del frente termohalino. Los C-I fueron los de mayor densidad en estas estaciones, con valores mayores a 2800 Ind 100 m⁻³. La densidad de hembras es mayor que la de los machos. En las estaciones 51 y 52 además de C-I, el C-V presenta la mayor densidad con valor a 760 Ind 100 m⁻³.

El segundo grupo, conformado solo por la estación 48, que se localiza en el frente termohalino, se presenta la mayor densidad de C-IV y C-V.

El tercer grupo incluye a las estaciones 23, 27, 31, 34, 36 y 50, localizadas al interior de la bahía, en las cuales se presentan las densidades mayores de C-I; menores densidades de C-II y C-III. En estas estaciones aumenta la densidad poblacional de C-IV, C-V y hembras adultas.

En el cuarto grupo se encuentran las estaciones 22, 24, 32, 35 y 42. Estas se ubican en el interior de la bahía, y solo la estación 42 está en el frente termohalino. Estas se agruparon por presentar la mayor densidad poblacional de los estadios C-IV y C-V

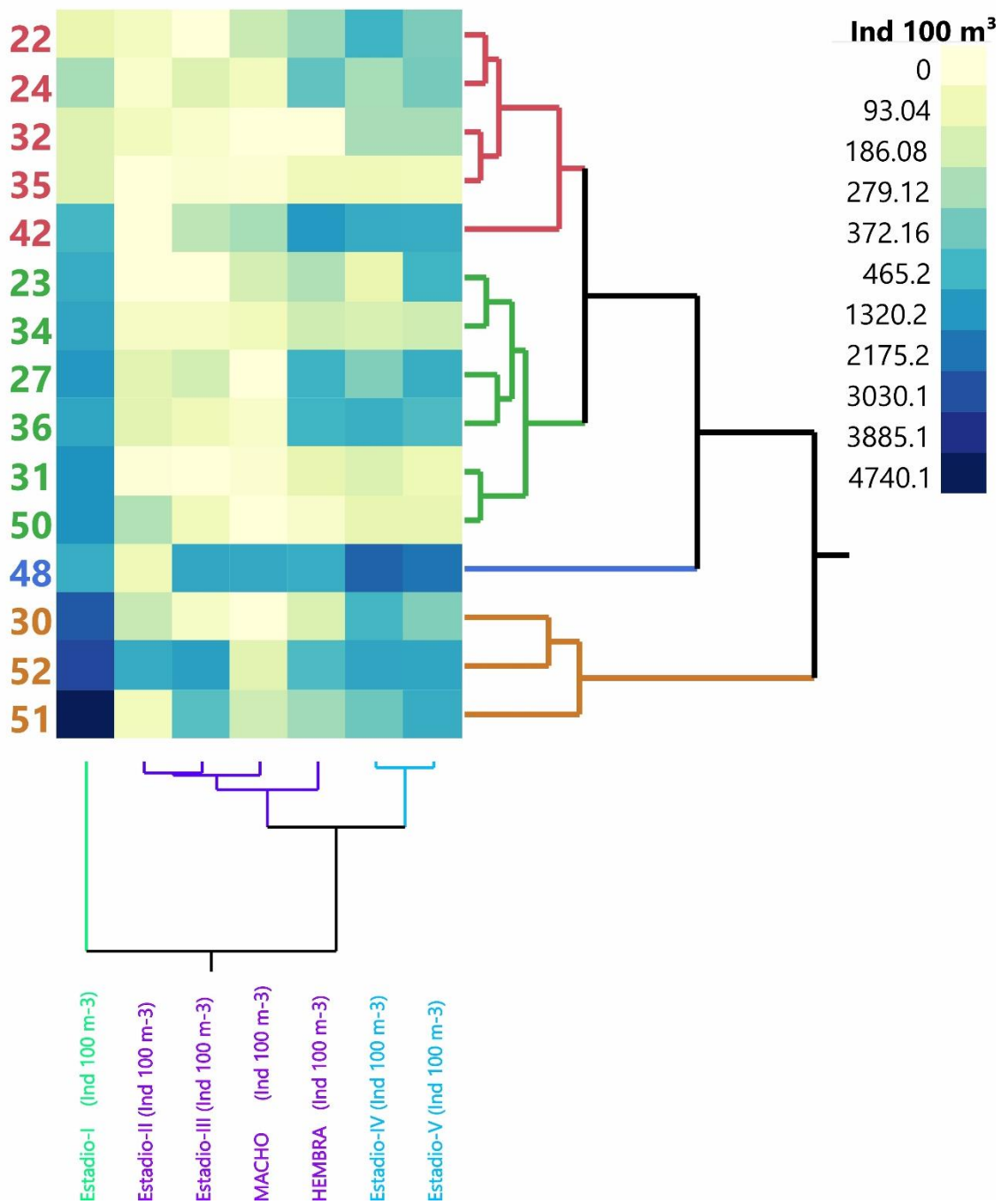


Figura 17. Análisis de Conglomerado Jerárquico de la densidad poblacional de los diferentes estadios de *Centropages furcatus*.

De acuerdo con los resultados del análisis de componente principales (PCA), dos componentes explicaron la mayor varianza. El componente principal 1 (PC₁) se define como la hidrodinámica y nutrientes debido a que los nitratos, fosfatos y silicatos presentaron las cargas negativas más altas. La salinidad, temperatura y la magnitud de la velocidad geostrofica tuvieron las cargas positivas más altas. La PC₁ explica el

59.2 % de la varianza. La segunda componente (PC_2) se definió por la clorofila-a integrada que presentó la carga positiva más alta, seguida por los fosfatos (Tabla 2a). La dirección y posición de las variables se indican con los valores de los eigenvectores o vectores propios (Tabla 2b). La PC_2 explica el 20.9 % de la varianza. Ambas componentes explican el 80 % de la varianza total.

El PCA, de acuerdo con estos dos componentes, nos muestra que la densidad de C-I está relacionada con la clorofila-a integrada que depende indirectamente de los nutrientes, mientras que la densidad poblacional del resto de los estadios se asocia principalmente con la salinidad, temperatura y velocidad geostrofica (Fig. 18).

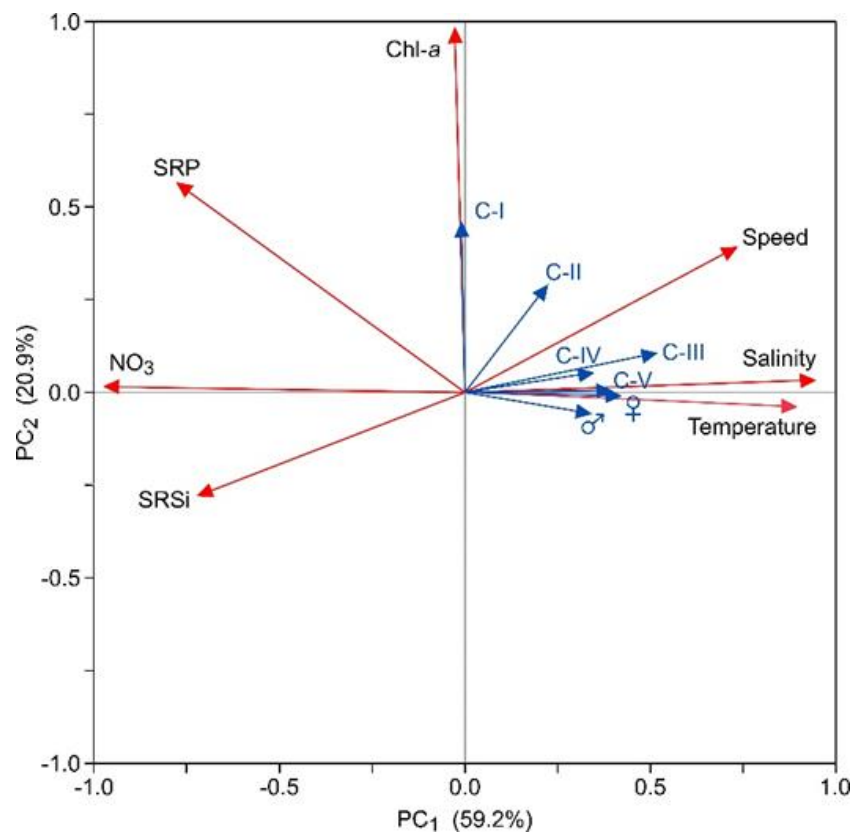


Figura 18. Análisis de Componentes Principales

Tabla 2a Matriz de cargas factoriales del PCA

Factor Loadings	PC1	PC2	PC3	PC4	PC5	PC6	PC7
Temperatura (°C)	0.88313	-0.03905	-0.04187	0.38699	0.23552	-0.09467	-0.05112
Salinidad (psu)	0.92684	0.03311	0.08196	0.19691	-0.17901	0.20642	0.14044
Chl-a Integrada (mg m ⁻²)	-0.02758	0.96362	-0.00478	0.10686	-0.16733	-0.17673	-0.00156
Fosfatos (μM)	-0.76253	0.55406	-0.03484	0.11110	0.13650	0.27246	-0.07167
Silicatos (μM)	-0.70349	-0.27299	0.60903	0.21513	-0.09815	-0.02718	-0.05486
Nitratos (μM)	-0.95486	0.01496	-0.01550	0.10526	0.15256	-0.07475	0.21871
Velocidad geostrofica (cm s ⁻¹)	0.71727	0.38354	0.48510	-0.25756	0.18683	0.00652	0.04256

Tabla 2b Matriz de eigenvectores o valores propios del PCA

Eigenvectors	PC1	PC2	PC3	PC4	PC5	PC6	PC7
Temperatura (°C)	0.43391	-0.03232	-0.05334	0.66762	0.52408	-0.23419	-0.18059
Salinidad (psu)	0.45539	0.02740	0.10441	0.33970	-0.39832	0.51064	0.49614
Chl-a Integrada (mg m ⁻²)	-0.01355	0.79749	-0.00609	0.18436	-0.37234	-0.43718	-0.00553
Fosfatos (μM)	-0.37466	0.45854	-0.04439	0.19167	0.30375	0.67402	-0.25318
Silicatos (μM)	-0.34565	-0.22593	0.77586	0.37114	-0.21841	-0.06725	-0.19380
Nitratos (μM)	-0.46916	0.01238	-0.01975	0.18159	0.33947	-0.18491	0.77262
Velocidad geostrofica (cm s ⁻¹)	0.35242	0.31742	0.61798	-0.44434	0.41574	0.01613	0.15034

El análisis discriminante mostró la formación de cuatro grupos (Fig. 19), con el 95% de confianza. Los grupos se vincularon con los parámetros fisicoquímicos y predice a los grupos encontrados en el análisis de conglomerados.

La distribución del primer grupo, integrado por las estaciones 22, 24, 27, 32, 35 y 42, describió la periferia del giro ciclónico. El segundo grupo, integrado por las estaciones 23, 31, 34, 36 y 50 cubrió un área alrededor del centro del giro ciclónico. Se observó un traslape entre el primer y segundo grupo con las estaciones 27 y 31. El tercer grupo, conformado solo por la estación 48 que se ubica en el frente termohalino, se distinguió por contar con las más altas densidades de los estadios C-IV y C-V. Finalmente el cuarto grupo, formado por las estaciones 30, 51 y 52 presentaron los valores de densidad poblacional de C-I más altos (Fig. 19)

Los análisis estadísticos indicaron que las variables fisicoquímicas influyen en la distribución de los diferentes estadios de desarrollo, y por lo tanto, en su desarrollo ontológico. Así mismo se apoya la hipótesis, de que existe una distribución radial de los estadios copepoditos alrededor del giro ciclónico.

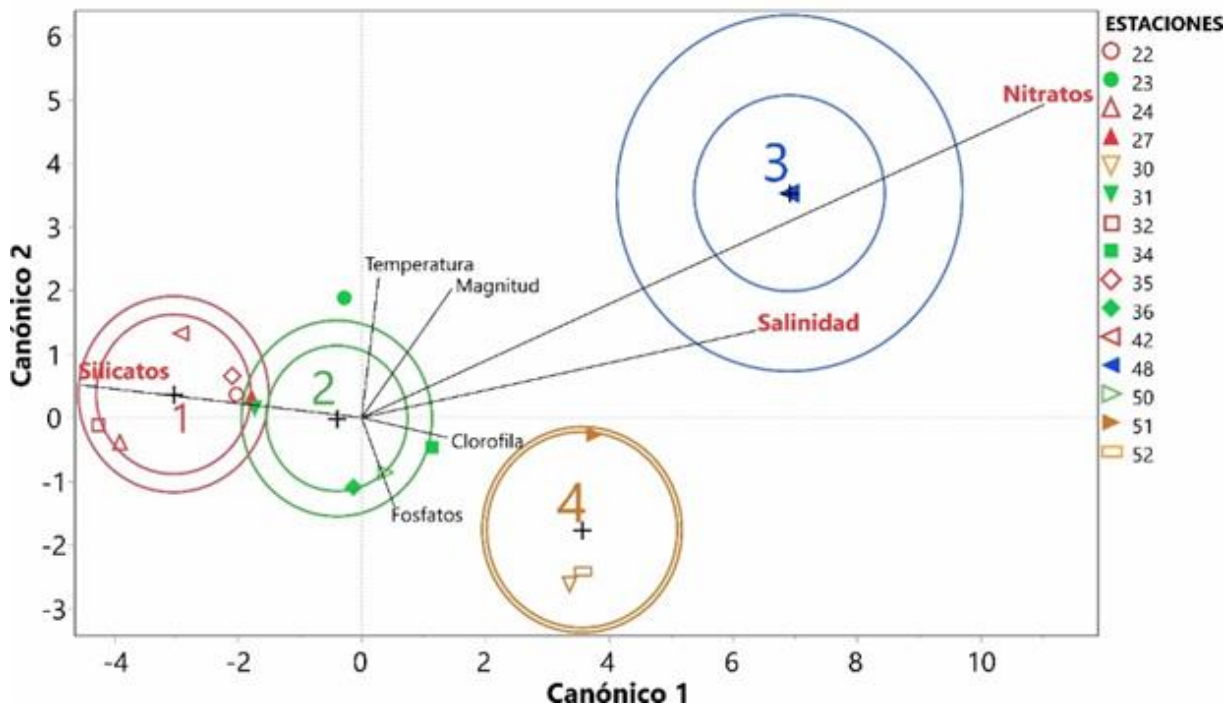


Figura 19. Análisis de discriminante que confirma la formación de cuatro grupos de las estaciones.

CAPÍTULO IV: DISCUSIÓN

La circulación en la bahía está dominada por un giro ciclónico semipermanente, lo que se corrobora con la velocidad geostrofica presentada en este estudio, que coincide con lo reportado por varios autores (Jiménez-Illescas *et al.*, 1997; Monreal-Gómez *et al.*, 2001; Saavedra-Rojas, 2003; Coria-Monter *et al.*, 2017; Rocha-Díaz *et al.* 2021). La ubicación del giro se presentó a una profundidad entre 15 y hasta 50 m de profundidad, con temperatura de entre 15 y 23 °C en la Cuenca Alfonso, y con la forma de las isolíneas de temperatura, salinidad y densidad de domo que es característico de un giro ciclónico, como lo reportado por Rocha-Díaz *et al.* (2021).

La velocidad geostrofica en la vertical obtenida en el transecto CD, nos muestra la entrada y salida de agua de la bahía en el área de Boca Grande, con lo que se puede inferir que en esta área se da el intercambio de agua con el golfo de California, donde se obtuvieron los valores máximos en la velocidad con dirección de la corriente hacia el interior de la bahía por la parte norte de Boca Grande y el flujo de salida de agua por Isla Partida generando la circulación ciclónica que coincide con lo reportado por Coria-Monter *et al.* (2017, 2020), Durán-Campos *et al.* (2019) y Rocha-Díaz *et al.* (2022).

Además de corroborar la existencia de un giro ciclónico, en este estudio se muestra la presencia de un frente termohalino en el área de Boca Grande, generado por el afloramiento del agua ocasionado por el cambio abrupto de profundidad, coincidiendo con lo reportado por Durán-Campos *et al.* (2019) quien lo asoció a la presencia de un dipolo ciclón-anticiclón.

Este flujo de agua hacia la bahía, coincide con lo mencionado por Álvarez-Borrego (2012) y Marinone (2003) quienes reportaron un flujo en verano con dirección desde el golfo de California hacia el Pacífico en el lado occidental de la boca del golfo en las capas superficiales y subsuperficiales, mientras que el flujo en dirección inversa ocurre como flujo compensatorio por la salida de agua del golfo que se da por debajo de la capa superficial a una profundidad mayor en el centro y lado oriental de la boca del golfo.

Los gradientes de temperatura, salinidad y densidad en el área de Boca Grande mostraron la presencia del frente termohalino. Los valores de los gradientes de temperatura y densidad concuerdan con los reportados por Fedorov (1986), mientras que el gradiente de salinidad es un orden de magnitud menor a lo mencionado por dicho autor. Sin embargo, en un frente termohalino estudiado en el Mar de China se ha reportado un gradiente superficial de salinidad de $0.0025 \text{ ppm km}^{-1}$ y de $0.001 \text{ ppm km}^{-1}$ a 50 m de profundidad (Chu y Guihua, 2003).

Además de la presencia del umbral en Boca Grande, agua rica en nutrientes provenientes del alto golfo penetran en la bahía debido a la dirección de la corriente (Lavín y Marinone 2003, Bustos-Serrano y Castro-Valdez 2006). Esta genera dos máximos en la concentración de clorofila, el primero en el centro de la bahía por debajo de los 50 m de profundidad y el segundo en el umbral de Boca Grande debido al frente termohalino. Esta distribución de clorofila-*a*, coincide con Durán-Campos *et al.* (2019) y Coria-Monter *et al.* (2017), quienes reportaron dos zonas con alta concentración de clorofila. La primera en la zona del frente donde se presentó la mayor abundancia del fitoplancton, altos valores de clorofila-*a*, la segunda en el centro de la bahía de La Paz, que coincide con el centro del giro ciclónico presentando alta concentración de grupos de fitoplancton y clorofila-*a*, que se asocian con agua rica en nutrientes producto de la circulación ciclónica.

Aunado a la distribución en la concentración de clorofila-*a*, se presentaron concentraciones altas de nutrientes en el giro ciclónico. Estas altas concentraciones se deben a que el golfo de California es considerado un gran depósito de evaporitas, el cual, mediante el intercambio de agua del golfo hacia la bahía en área de Boca Grande, introduce agua con alta concentración de nutrientes los cuales se presentan por debajo de los 50 m de profundidad como lo reportan Álvarez-Borrego y Chee-Barragan (1976).

La alta concentración de fosfatos y de nitratos que se presentaron a los 50 m de profundidad dentro de la bahía es debida a las actividades mineras que se llevan a cabo en el poblado de San Juan de la Costa, en la costa oeste de la bahía y que

son transportados por el bombeo de agua que genera el giro ciclónico en la bahía como lo reporta Coria-Monter *et al.* (2017).

En la presente investigación se registraron varias cohortes de *C. furcatus* (i.e., no hay una distribución y densidad poblacional uniforme de todos los diferentes estadios). La duración del desarrollo completo en otras especies de copépodos calanoides, por ejemplo *Pseudodiaptomus euryhalinus*, pueden llevar a cabo todo su desarrollo hasta en once días. El tiempo en que se completa el desarrollo de los copépodos calanoides depende de las condiciones ambientales, cantidad y calidad de alimento como lo reporta Puello-Cruz *et al.* (2009).

En la distribución de los estadios de desarrollo de *Centropages furcatus* se distribuyen en dos áreas con características poblacionales distintas. La primera comprende el giro ciclónico, donde la temperatura de 15 °C es óptima para el desarrollo del estadio C-I (Carlotti *et al.* 2007). Esta temperatura se presentó a 20 m de profundidad, la cual aunada a una mayor concentración de clorofila-a generan las condiciones idóneas para la reproducción de la especie y la supervivencia de los C-I.

La segunda corresponde a Boca Grande con la mayor abundancia de todos los estadios, debido probablemente a que los adultos provienen del Golfo de California y se introducen a la bahía a través de Boca Grande. Así mismo, el rasgo topográfico (umbral) puede producir un afloramiento de nutrientes a las capas superficiales aunado a que, la temperatura en esta área favorece el desarrollo de estos organismos. Lo anterior concuerda con lo reportado por Trasviña-Castro *et al.* (2003), quienes reportaron una retención en el monte “El Bajo de Espíritu Santo “ (EBES) similar a la registrada en este estudio. En el monte EBES se tiene una alta diversidad de especies de larvas de peces y zooplancton debido al choque de la corriente de refluo de la bahía en uno de los flancos del monte perturbando las isotermas e isohalinas generando un frente termohalino en esa área (Trasviña-Castro *et al.*, 2003).

De acuerdo con Smith y Lane (1985) y Haslband-Lenk *et al.* (2002), la temperatura ideal para el desarrollo de *Centropages sp.* en los primeros estadios copepodito es de 10 a 20 °C. En el presente estudio se observó que la temperatura de la bahía osciló entre 15 y 25 °C, a una profundidad de 20 m, favoreciendo el desarrollo completo de *C. furcatus*, lo que concuerda con Ianora (1998) al reportar,

mediante experimentos en laboratorio, que el intervalo de 15 a 30 °C es la temperatura óptima para el desove de huevos y posterior eclosión de nauplios de *C. typicus*, con una combinación de alimento que consta de dinoflagelados y ciliados.

La dieta del género *Centropages* cambia de acuerdo con la etapa de desarrollo. Gaudy y Thibault-Botha (2007) reportaron que los primeros estadios copepodito de este género se alimentan de fitoplancton (diatomeas, dinoflagelados, prasinofitas) y otros protistas, y que posteriormente cambian sus hábitos de alimentación a la omnivoría y canibalismo. Acorde a este régimen de alimentación, en este estudio, la mayor densidad poblacional del estadio C-I se concentró principalmente en el centro del giro, ya que en ese lugar encuentra los requerimientos necesarios para su alimentación como lo son las diatomeas, dinoflagelados y prasinofitas, cuya abundancia es consecuencia del bombeo de nutrientes que se genera por la presencia del giro. Así mismo, *C. furcatus* encuentra las mejores condiciones para llevar a cabo su desarrollo y supervivencia bajo esas condiciones (Saavedra-Rojas 2003, McGillicuddy *et al.* 2007, Mojica-Ramírez 2008, Coria-Monter *et al.* 2014)

Por otro lado, Coria-Monter *et al.* (2014) encontraron que el centro del giro ciclónico estaba dominado por dinoflagelados y en el margen del giro dominaban las diatomeas. Con esta caracterización del fitoplancton, se refuerza el hecho de que la mayor densidad poblacional de C-I se encuentra en el centro del giro y la densidad de los estadios posteriores aumentan y se distribuyen hacia la periferia del giro.

Esta distribución relacionada con la presencia de un giro ciclónico para el género *Centropages*, también se ha observado en el mar de Liguria donde la mayor abundancia de *C. typicus* se presenta tanto al suroeste del giro, como en el centro de éste (Molinero y Nival 2004). Pinca y Dallot (1997) relacionan la distribución de los organismos con alta concentración de fitoplancton y una mayor abundancia de copépodos con la zona de divergencia de los giros que se presentan en el mar Mediterráneo.

El desarrollo de los estadios C-IV y C-V depende más de la cantidad que de la calidad del alimento de acuerdo a Ianora y Buttino (1990). Es en estos estadios que duran más tiempo antes de que sus gónadas maduren y muden a su etapa adulta. En

estos estadios se desarrolla la omnivoría, como se ha demostrado en los estudios de laboratorio de Hernández-Trujillo *et al.* (2008), quienes reportaron que, con el cambio de alimentación, aseguran la viabilidad de los huevos al momento del desove. Por lo que, el cambio de alimentación y la mayor disponibilidad de alimento, produce la distribución de densidad poblacional cuasi homogénea de C-IV y C-V observada en esta investigación.

Las zonas dentro de la bahía que coinciden con el centro del giro presentaron los mayores valores de densidad de C-I, y en la proximidad del centro la mayor densidad poblacional de adultos, pues es en esta área donde encuentran la concentración requerida tanto de dinoflagelados como de diatomeas necesarios para una alimentación y reproducción de calidad (Brand-Schmidt *et al.* 2009). También debido a que la dieta del género *Centropages* está dominada por fitoplancton y otros protistas, es en la zona del centro del giro donde se presentan las condiciones favorables para la herbivoría que llevan a cabo en los primeros estadios y que posteriormente cambia su alimentación a omnivoría y canibalismo (Gaudy y Thibault-Botha 2007).

La diferencia en la densidad de hembras y machos adultos en el área del giro se debe a que los machos tienen un desarrollo más rápido con respecto al de las hembras, debido a que estas últimas presentan cambios fisiológicos durante la muda de C-V al adulto tal como ha sido observado para *C. typicus* (Ivanora, 1998; Carlotti *et al.*, 2007). De igual manera, Hernández-Trujillo *et al.* (2008) observaron que las hembras de *C. furcatus* tienen las condiciones favorables de alimentación para su reproducción en la bahía durante el verano, por lo que su densidad poblacional es mayor en esta época con respecto a la de los machos.

La distribución y densidad poblacional de los estadios en la segunda área que corresponde al frente termohalino indica que es una región donde *C. furcatus* puede obtener los requerimientos de alimentación y temperatura necesarios para su desarrollo ontogénico, además de ser un sitio idóneo para su reproducción

El estadio que presenta el mayor número de individuos en el área del frente termohalino es el C-I, seguido por C-IV, C-V, C-III, las hembras, los machos y C-II. El

frente térmico actúa como barrera, por lo que los diferentes estadios de *C. furcatus*, que probablemente provienen del golfo de California, son retenidos y posteriormente introducidos al área de Isla San José a través del intercambio de agua con el golfo, coincidiendo con lo reportado por Obeso-Nieblas *et al.* (2007) y Coria-Monter *et al.* (2014, 2017), quienes describen cómo se da el flujo de aguas subsuperficiales del golfo de California hacia el interior de la bahía, la cual coincide con la velocidad geostrofica que se describe en esta investigación.

La retención de los organismos que se observó en el frente termohalino, coincide con lo reportado por Durán-Campos *et al.* (2019) quienes observaron que el frente termohalino originado por el dipolo de la bahía, es sitio típico de enriquecimiento de fitoplancton que promueve la fertilización por nutrientes de capas subsuperficiales a superficiales generando la exportación de partículas y organismos hacia áreas adyacentes al frente termohalino. También Trasviña-Castro *et al.* (2003) encontraron que la diversidad de especies de larvas y zooplancton en el monte "El Bajo de Espíritu Santo" (EBES) del golfo de California es generado por la perturbación de las isotermas e isohalinas que generan un frente termohalino. En este aspecto, la presencia del frente, proporciona a los diferentes estadios de *C. furcatus* el que puedan encontrar la alimentación y temperatura necesarios para su desarrollo ontogénico, siendo este un sitio idóneo para su reproducción.

La diferencia de proporción entre machos y hembras en ambas áreas, giro ciclónico y frente térmico, se debe a que las hembras de *Centropages* requieren de una alimentación específica. Ésta la encuentran principalmente en la proximidad al centro del giro donde se tiene mayor concentración de dinoflagelados. De acuerdo con Van Someren Gréve *et al.* (2017), el comportamiento de las hembras es el de seleccionar y optimizar su alimentación por lo cual se dice son parejas "pasivas", mientras que los machos buscan cubrir sus necesidades alimentarias y la búsqueda de pareja simultáneamente, en otras palabras, los machos presentaron la mayor densidad poblacional en el frente termohalino debido a que las condiciones son óptimas para alimentarse, encontrar pareja y reproducirse. En contraste con el área del giro ciclónico donde la turbulencia generada por el Bombeo de Ekman favorece a que la concentración de fitoplancton sea mayor en el centro del giro, provoca que los machos no atrapen el alimento necesario de manera eficiente. Al reducir su

alimentación los machos, se enfocan en la reproducción y su supervivencia se ve afectada ya que dependerá de la energía almacenada anteriormente, lo que trae como consecuencia, que la proporción de sexos machos/hembras sea menor en el giro ciclónico.

Además de las condiciones óptimas para su alimentación, cada estadio requiere de condiciones ambientales específicas. La temperatura afecta de manera distinta el desarrollo de cada estadio, aunque de manera general, *Centropages* requiere de un rango de temperatura óptimo de 10 a 20 °C para que se lleve a cabo completamente su desarrollo. Así, la temperatura y la salinidad son las principales variables ambientales que delimitan la distribución de las etapas de desarrollo de *C. furcatus* (Smith y Lane 1985, Ianora 1998, Haslband-Lenk *et al.* 2002, Carlotti *et al.* 2007) como se corroboró con el PCA en este estudio. Es importante mencionar que durante este estudio hubo muy pocos C-II probablemente debido a que no hubo condiciones adecuadas anteriormente para su supervivencia. Según el ciclo de vida, el estadio nauplio recién eclosiona a C-I durante la época de verano (Hernández-Trujillo *et al.* 2008). Tanto en C-I como en C-II y C-III se presenta el cambio en los hábitos de alimentación de herbivoría a omnivoría (Carlotti *et al.* 2007), y como consecuencia se tiene la menor supervivencia de estos, mientras que C-IV y C-V se están preparando para la reproducción y la producción de huevos que se dará cuando las concentraciones de clorofila-a sean bajas (Hernández-Trujillo *et al.* 2008).

Los resultados de los análisis estadísticos corroboran que la distribución de los estadios copepodito de *C. furcatus* presentan una distribución concéntrica en relación a la presencia del giro ciclónico. Los C-I se concentran en el centro del giro ciclónico y los estadios subsecuentes se distribuyen en forma de franjas conforme se alejan del centro. También se confirma que la concentración de clorofila-a principalmente, junto con la temperatura, son las variables que limitan la distribución y densidad poblacional de todos los estadios copepodito de *C. furcatus* en la bahía de La Paz.

CONCLUSIONES

Se ratifica:

La presencia de un giro ciclónico en la parte central de la bahía, a una profundidad entre 15 y 50 m de profundidad, cuyo centro se localiza en la Cuenca Alfonso, frente a la isla Partida en verano de 2004.

La presencia de un frente termohalino correlacionado con la temperatura, con velocidad geostrofica máxima de 0.60 m s^{-1} en el área de Boca Grande en la proximidad de Punta Mechudo, donde se da la entrada de agua proveniente de la corriente del golfo de California.

La mayor concentración de nutrientes (nitratos, fosfatos y silicatos) se presentan a 20 m de profundidad, se distribuyen de forma concéntrica presentando una forma de domo coincidiendo con la forma del giro ciclónico.

La mayor concentración de clorofila-a se presenta entre 12 y 20 m de profundidad. La distribución presentó dos núcleos, el primer núcleo coincide con el centro del giro ciclónico y el segundo núcleo se presentó en el frente termohalino.

Se observaron dos áreas de mayor densidad de *Centropages furcatus* a finales de primavera de 2004 en la bahía de La Paz, una en el giro ciclónico en Cuenca Alfonso y la otra en el frente termohalino localizado en Boca Grande.

Los diferentes estadios de copepoditos presentaron una distribución diferencial en el giro ciclónico en la bahía de La Paz, con mayor concentración de C-I en el centro, donde se presentó baja temperatura y la máxima concentración de nitratos, fosfatos y clorofila-a. Conforme avanza su desarrollo, los copepoditos se distribuyen de forma radial hacia la periferia.

El área del frente es un spot reproductivo de la especie que mantiene una densidad poblacional sostenida para los adultos, y tiene como resultado una menor proporción de hembras:machos 2:1. La disminución progresiva de la densidad poblacional en el

interior de la bahía esta influenciada por la baja temperatura, la velocidad del giro y la mortalidad natural, lo que genera una mayor proporción de hembras:machos 4:1.

REFERENCIAS

- Aceves-Medina, G., G. M. Esqueda-Escárcega, R. Pacheco-Chávez, A. Zarate-Villafranco, J. R. Hernández-Alonso y S. Hernández-Trujillo. 2007. Cambios diarios en la composición y abundancia de copépodos planctónicos al sur de la Bahía de La Paz (octubre 2002). *Hidrobiológica* 17(2): 185-188. http://www.scielo.org.mx/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0188-88972007000200011&lng=es&tlng=es&nrm=iso
- Álvarez-Borrego, S. 2012. Producción fitoplanctónica nueva como herramienta para estimar el componente vertical del intercambio de agua entre el Golfo de California y el Pacífico. *Ciencias Marinas* 38(1A): 89-99. https://www.scielo.org.mx/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0185-38802012000100007
- Álvarez-Borrego S. y A. Chee-Barragán. 1976. Distribución superficial de fosfatos y silicatos en Bahía San Quintín, B.C. *Ciencias Marinas* 3(1): 51-61. <https://doi.org/10.7773/cm.v3i1.293>
- Basterretxa, G. 1994. *Influencia de las estructuras oceanográficas mesoscales sobre la producción primaria en la región Canaria*. PhD Thesis, Universidad de Las Palmas de Gran Canaria, 113 pp.
- Boltovskoy, D. 1981. *Atlas del zooplancton del Atlántico sudoccidental y métodos de trabajo con el zooplancton*. INIDEP. Mar de Plata, Argentina. 936 pp.
- Brand-Schmidt, C. J., R. Pacheco-Chávez, L. Carreón-Palau, J. A. del Ángel-Rodríguez y S. Hernández-Trujillo. 2009. Effect of diatom and dinoflagellate diets on egg production and ingestion rate of *Centropages furcatus* (Copépoda: Calanoida) from a subtropical bay (Bahía de La Paz, Gulf of California). *CICIMAR Oceanides* 24 (2): 71-83. <http://repositoriodigital.ipn.mx/handle/123456789/13293>
- Bustos-Serrano, H. y R. Castro-Valdez. 2006. Flux of nutrients in the Gulf of California: Geostrophic approach. *Marine Chemistry* 99(1-4): 210-219. <https://doi.org/10.1016/j.marchem.2005.09.012>
- Carlotti, F., D. y C. Halsband-Lenk. 2007. Development and grow rates of *Centropages typicus*. *Prog. Oceanogr.* 72(2-3): 164-194. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2007.01.011>

- Chamberlin W. S., C. R. Booth, D. A. Kieffer, J. H. Morrow y R. C. Murphy. 1990. Evidence for a simple relationship between natural fluorescence, photosynthesis and chlorophyll in the sea. *Deep-Sea Res.*, 37(6) 951-973. [https://doi.org/10.1016/0198-0149\(90\)90105-5](https://doi.org/10.1016/0198-0149(90)90105-5)
- Chu, P. C. y W. Guihua. 2003. Seasonal Variability of Thermohaline Front in the Central South China Sea. *J. Oceanogr.* 59: 65-78. <https://doi.org/10.1023/A:1022868407012>
- Conover, R. J. y E. D. S. Corner. 1968. Respiration and nitrogen excretion by some marine zooplankton in relation to their life cycles. *J. Mar. Biolog. Assoc. U.K.* 48(1): 49-75. DOI: <https://doi.org/10.1017/S0025315400032410>
- Coria-Monter E, M.A. Monreal-Gómez, D.A. Salas-de-León, J. Aldeco-Ramírez, M. Merino-Ibarra. 2014. Differential distribution of diatoms and dinoflagellates in a cyclonic eddy confined in the Bay of La Paz, Gulf of California, *J. Geophys. Res. Oceans.* 119(9): 6258-6268. <https://doi.org/10.1002/2014JC009916>
- Coria-Monter E, Monreal-Gómez MA, Salas de León DA, Durán-Campos E, Merino-Ibarra M. 2017. Wind driven nutrient and subsurface chlorophyll-a enhancement in the Bay of La Paz, Gulf of California. *Estuar Coast Shelf Sci.* 196:290-300. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2017.07.010>
- Coria-Monter, E., M.A. Monreal-Gómez, D.A. Salas de León and E. Durán-Campos. 2019. Bio-optical characterization of the waters of the Bay of La Paz, southern Gulf of California, during late spring 2004. *Revista Biología Marina y Oceanografía* 54(3): 343-349. DOI: <https://doi.org/10.22370/rbmo.2019.54.3.2031>
- Davis, C. Ch. 1984. Planktonic copepoda (including Monstrilloida) En: K. A. Steidinger y L. M. Walker (eds) *Marine plankton life cycles strategies*. C.R.C. Press Florida. Boca Ratón. pp: 67-71.
- Davis, C. S. 1987. Components of the zooplankton production cycle in the temperature ocean. *J. Mar. Res.* 45: 947-983.
- Durán-Campos E, D. A. Salas-de-León, M. A. Monreal-Gómez, J. Aldeco-Ramírez, E. Coria-Monter. 2015. Differential zooplankton aggregation due to relative vorticity in a semi-enclosed bay. *Estuar Coast Shelf Sci.* 164:10-18. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2015.06.030>
- Durán-Campos E, M. A. Monreal-Gómez, D. A. Salas-de-León, E. Coria-Monter. 2019. Impact of a dipole on the phytoplankton community in a semi-enclosed basin of

- the southern Gulf of California, México. *Oceanologia*. 61(3):331-340.
<https://doi.org/10.1016/j.oceano.2019.01.004>
- Dussart, B. H. y D. Defaye. 2001. *Introduction to the copepoda*. Backhuys Publishers. Leiden, the Netherlands. Belgica. 344 pp.
- Estrada, M., C. Marrasé, M. Latasa, E. Berdalet, M. Delgado, T. Riera. 1993. Variability of deep chlorophyll maximum characteristics in the Northwestern Mediterranean. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 92:289-300.
<https://www.jstor.org/stable/24832534>
- Fedorov, K. N. 1986. *The Physical Nature and Structure of Oceanic Fronts*. Springer New York, NY. 333 pp.
- Frolov, S., J. P. Ryan, F. P. Chavez. 2012. Predicting euphotic-depth-integrated chlorophyll-a from discrete-depth and satellite-observable chlorophyll-a off central California. *J. Geophys. Res.* 117, C05042. doi:10.1029/2011JC007322.
- García Mirafuentes, S. 2010. Análisis de las características del giro ciclónico de la Bahía de La Paz. Tesis Maestría. Posgrado de Ciencias del Mar y Limnología. UNAM. 86 p.
- Gaudy, R. y D. Thibault-Botha. 2007. Metabolism of *Centropages* species in the Mediterranean Sea and the North Atlantic Ocean. *Prog. Oceanogr.* 72: 151-163.
<https://doi.org/10.1016/j.pocean.2007.01.005>
- Gómez-Ponce, M. A. y A. Gracia. 2003. Distribution and abundance of larvae and adults of *Solenocera* (Decapoda, Solenoceridae) in the southwestern Gulf of Mexico. *Crustaceana* 76(6): 681-698.
<https://doi.org/10.1163/156854003322381504>
- Grasshoff K, K. Kremling, M. Ehrhardt. 1999. *Methods of Seawater Analysis*. 3rd ed. Weinheim: Wiley-VCH Verlag GmbH. Germany: 600 p.
DOI:10.1002/9783527613984
- Harris, R. P.; P. H. Wiebe; J. Lenz, H. R. Skjoldal y M. Huntley. 2000. *ICES Zooplankton Methodology Manual*. Academic Press, San Diego EUA. 684 pp.
- Halsband-Lenk, C., H. J. Hirche y F. Carlotti. 2002. Temperature impact on reproduction and development of congener copepod populations. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 271: 121-153. [https://doi.org/10.1016/S0022-0981\(02\)00025-4](https://doi.org/10.1016/S0022-0981(02)00025-4)
- Hernández-León, S., C. Almeida; M. Gómez, S. Torres, I. Montero y A. Portillo-Hahnefeld. 2001. Zooplankton biomass and indices of feeding and metabolism

- in island-generated eddies around Gran Canaria. *J. Mar. Syst.* 30: 51-66.
[https://doi.org/10.1016/S0924-7963\(01\)00037-9](https://doi.org/10.1016/S0924-7963(01)00037-9)
- Hernández-Trujillo, S. 1995. Cambios interanuales en la comunidad de copépodos de la costa occidental de Baja California Sur, Mexico (julio 1987 y julio 1988) *Hidrobiológica* 5(1-2): 127-134.
<https://hidrobiologica.izt.uam.mx/index.php/revHidro/article/view/588>
- Hernández-Trujillo, S. y A. Esquivel-Herrera. 1997. Asociaciones interespecíficas de copépodos en la costa oeste de Baja California Sur, México. *Hidrobiológica* 7: 65-74. <https://www.redalyc.org/pdf/578/57870109.pdf>
- Hernández-Trujillo, S., F. Gómez Ochoa y G. Verdugo Días. 2001. Dinámica del plancton en la región sur de la Corriente de California. *Rev. Biol. Trop.* 49(1): 15-30.
https://www.scielo.sa.cr/scielo.php?pid=S0034-77442001000100003&script=sci_arttext&tIng=en
- Hernández-Trujillo, S., A. Zarate-Villafranco, R. Pacheco-Chávez, G. Esqueda-Escárcega, J.R. Hernández-Alfonso y G. Aceves-Medina. 2008. Variación estacional de la producción de huevos del copépodo calanoideo *Centropages furcatus* (Dana, 1852) en la Bahía de La Paz, México. *Hidrobiológica* 18(1): 61-67.
https://www.scielo.org.mx/scielo.php?pid=S0188-88972008000400010&script=sci_arttext
- Ianora, A. 1998. Copepod life story traits in subtemperate regions. *J. Mar. Syst.* 15: 337-349. [https://doi.org/10.1016/S0924-7963\(97\)00085-7](https://doi.org/10.1016/S0924-7963(97)00085-7)
- Ianora, A and I. Buttino. 1990. Seasonal cycles in population abundance and egg production rates in the planktonic copepods *Centropages typicus* and *Acartia clausi*. *J. Plankton Res.* 12(3): 473-481. <https://doi.org/10.1093/plankt/12.3.473>
- Irigoién, X., D. V. P. Conway y R. P. Harris. 2004. Flexible diel vertical migration behavior of zooplankton in the Irish Sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 27: 85-97.
<https://www.int-res.com/articles/meps2004/267/m267p085.pdf>
- Jiménez-Illescas, A. R., M. Obeso-Nieblas, D. A. Salas de León. 1997. Oceanografía física de la Bahía de La Paz, B.C.S. 31-41. En: Urban R.J. y M. Ramírez R. (eds) 1997. *La Bahía de La Paz, Investigaciones y conservación*. Universidad Autónoma de Baja California Sur, Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, Scripps Institution of Oceanography, La Paz, B.C.S. 345 pp.
- Kiefer, D. A., W. S. Chamberlin y C. R. Booth. 1989. Natural fluorescence of chlorophyll a: Relationship to photosynthesis and chlorophyll concentration in the western

- South Pacific gyre. *Limnol. Oceanogr.* 34(5): 868 – 881.
<https://doi.org/10.4319/lo.1989.34.5.0868>
- Kirkwood, D. S. 1994. SanPlus Segmented Flow Analyzer and its Applications Seawater Analysis. Skalar. Amsterdam, Netherlands. 51 p.
- Kozac, E. R., C. Franco-Gordo, E. Godínez-Domínguez, E. Suárez-Morales y I. Ambriz-Arreola. 2020. Seasonal variability of stable isotope values and niche size in tropical calanoid copepods and zooplankton size fractions. *Mar. Biol.* 167, 37. <https://doi.org/10.1007/s00227-020-3653-7>
- Lavaniegos, B. E. y D. López-Cortés. 1997. Fatty acid composition and community structure of plankton from the San Lorenzo Channel, Gulf of California. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 45: 845-854. <https://doi.org/10.1006/ecss.1997.0245>
- Lavín, M. F. y S. G. Marinone. 2003. An overview of the physical oceanography of the Gulf of California. En *Nonlinear Processes in Geophysical Fluid Dynamics* [Eds. O. Velasco, J. Sheimbaum, J.J. Ochoa] Kluwer Academia Publishers, Dordrecht, The Netherland pp 173-204.
- Libes, M. 1992. *An introduction to marine biogeochemistry*. John Wiley y Sons, Inc. New York. 734 pp.
- Lobel, P. S. y A. R. Robinson, 1988. Larval fishes and zooplankton in a cyclonic eddy in Hawaiian waters. *J. Plankton Res.* 10(6): 1209-1223.
<https://doi.org/10.1093/plankt/10.6.1209>
- Machain-Castillo, M. L.; M. A. Monreal-Gómez, E. Arellano-Torres; M. Merino-Ibarra; G. Gonzalez-Chavez. 2008. Recent planktonic foraminiferal distribution patterns and their relation to hydrographic conditions of the Gulf of Tehuantepec, Mexican Pacific. *Mar. Micropaleontol.* 66:103-119.
<https://doi.org/10.1016/j.marmicro.2007.08.003>
- Mauchline, J. 1998. *The biology of Calanoid Copepods*. Academic Press, San Diego EUA. 707 pp.
- Martínez-López, A., R. Cervántes-Duarte, A. Reyes-Salinas y J. E. Valdez-Holguín. 2001. Cambio estacional de clorofila *a* en la Bahía de La Paz, B.C.S., México. *Hidrobiológica* 11(1): 45-52.
https://www.scielo.org.mx/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0188-88972001000100004

- Marinone, S. G. 2003. A three-dimensional model of the mean and seasonal circulation of the Gulf of California. *J. Geophys. Res.* 108, 3325, doi:10.1029/2002JC001720, C10.
- McGillicuddy, Jr. D., L. A. Anderson, N. R. Bates, T. Bibby, K. O. Buesseler, C. A. Carlson, C. S. Davis, C. Ewart, P. G. Falkowski, S. A. Goldthwait, D. A. Hansell, W. J. Jenkis, R. Johnson, V. K. Kosnyrev, J. R. Ledwell, Q. P. Li, D. A. Siegel and D. K. Steinberg. 2007. Eddy/Wind interactions stimulate extraordinary mid-ocean plankton blooms. *Science* 316: 1021-1026. DOI: 10.1126/science.1136256
- McGillicuddy Jr DJ. 2016. Mechanisms of physical-biologicalbiogeochemical interaction at the oceanic mesoscale. *Annu Rev Mar Sci.* 8:125–159. doi.org/10.1146/annurev-marine-010814-015606
- Merino, M. y M. A. Monreal-Gómez. 2004. Ocean currents and their impact on marine life. En Marine Ecology, [Eds. Carlos M. Duarte, and Antonio Lot], en *Encyclopedia of Life Support Systems (EOLSS)*, Developed under the Auspices of the UNESCO, Eolss Publishers, Oxford, UK.
- Mojica Ramírez, E. 2008. *Estructura del zooplancton de la Bahía de La Paz, B.C.S. y su relación con la hidrografía durante el verano del 2004*. Tesis Maestría. Posgrado de Ciencias del Mar y Limnología. UNAM. 74 p.
- Molina-Cruz, A., L. Pérez-Cruz y M.A. Monreal-Gómez, 2002. Laminated sediments in Bay of La Paz, Gulf of California: a depositional cycle regulated by pluvial flux. *Sedimentology*, 49(6): 1401-1410. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3091.2002.00505.x>
- Molinero, J. C. y Nival, P. 2004. Distribution spatiale du copépode *Centropages typicus* en mer Ligure (Méditerranée du Nord.Ouest). Rôle des courants superficiels estimés par altimétrie (Topex-Poseidon). *C. R. Biol.* 12(327): 1103-1111. <https://doi.org/10.1016/j.crv.2004.09.004>
- Monreal-Gómez, M. A., A. Molina-Cruz y D. A. Salas-de-León. 2001. Water masses and cyclonic circulation in Bay of La Paz, Gulf of California, during June 1998. *J. Mar. Syst.* 30: 305-315. [https://doi.org/10.1016/S0924-7963\(01\)00064-1](https://doi.org/10.1016/S0924-7963(01)00064-1)
- Nava, T.A. 2006. *Depredación selectiva de Centropages furcatus (Copepoda:Calanoida) en Bahía de La Paz, B.C.S., México*. Tesis de Maestría. CICIMAR-IPN, La Paz, B.C.S. Mexico, 59 p.

- Obeso-Nieblas, M., B. Shirasago G.; J.H. Gaviño R.; H. Obeso-Huerta; E.L. Pérez-Lezama y A.R. Jiménez-Illescas. 2007. Hidrografía en la Boca Norte de la Bahía de La Paz, Baja California Sur, México. *Cienc. Mar.* 33(3): 281-291. https://www.scielo.org.mx/scielo.php?pid=S0185-38802007000300005&script=sci_arttext
- Obeso-Nieblas, M., J.H. Gaviño R., A.R. Jiménez I. y B. Shirasago G. 2002. Simulación numérica de la circulación por marea y viento del noroeste y sur en la Bahía de La Paz, B.C.S. *Oceanides* 17(1): 1-12.
- Odum, E. P. 1972. *Ecología. Tercera edición*. Nueva editorial Interamericana S.A de C.V. México. 639 p.
- Palomares, R. E.; E. Suarez-Morales, S. Hernández-Trujillo. 1998. *Catálogo de los copépodos (crustacea) pelágicos del Pacífico Mexicano*. El Colegio de la Frontera Sur. La Paz, Baja California. 352 pp.
- Pinca, S. y S. Dallot. 1997. Zooplankton community structure in the Western Mediterranean Sea related to mesoscale hydrodynamics. *Hydrobiologia* 1-3(356): 127-142. DOI:10.1023/A:1003151609682
- Pond, S. y G. L. Pickard. 1995. *Introductory Dynamical Oceanography*. 2nd ed. Oxford: Butterworth-Heinemann. 329 p.
- Puello-Cruz, A. C., S. Mezo-Villalobos, B. González-Rodríguez, D. Voltolina. 2009. Culture of the calanoid copepod *Pseudodiaptomus euryhalinus* (Johnson 1939) with different microalgal diets. *Aquaculture* 290 (3-4): 317-319. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2009.02.016>
- Rocha-Díaz F. A., M. A. Monreal-Gómez, E. Coria-Monter, D. A. Salas-de-León, E. Durán-Campos. 2022. Seasonal variability in copepod biomass in a cyclonic eddy in the Bay of La Paz, southern Gulf of California, Mexico. *Cienc. Mar.* 48:e3167. <https://doi.org/10.7773/cm.y2022.3167>
- Rocha-Díaz, F. A., M. A. Monreal-Gómez, E. Coria-Monter, D. A. Salas-de-León, E. Durán-Campos y M. Merino-Ibarra. 2021. Copepod abundance distribution in relation to a cyclonic eddy in a coastal environment in the southern Gulf of California. *Cont. Shelf Res.* 222: 104436 <https://doi.org/10.1016/j.csr.2021.104436>
- Saavedra Rojas, N. C. 2003. *Estructura hidrográfica, nutrientes y pigmentos fotosintéticos de la Bahía de La Paz, Golfo de California, en febrero y noviembre del 2000*. Tesis Maestría. Facultad de Ciencias. UNAM. 79 p.

- Salas-de-Leon, D. A.; M. A. Monreal-Gómez; M. Signoret y J. Aldeco. 2004. Anticyclonic-cyclonic eddies and their impact on near-surface chlorophyll stocks and oxygen supersaturation over the Campeche Canyon, Gulf of Mexico. *J. Geophys. Res.* 109,C05012, doi:10.1029/2002JC001614
- Salinas-González, F., O. Zaytse y V. Makarov. 2003. Formation of the thermohaline structure of water in the Bahía de La Paz from summer to autumn. *Cienc. Mar.* 29(1): 51-65. https://www.scielo.org.mx/scielo.php?pid=S0185-38802003000100006&script=sci_arttext
- Sammarco P. W. y M. L. Heron. 1994. *The Bio-Physics of Marine Larval Dispersal*. Washington D.C. American Geophysical Union 352 pp.
- Sánchez-Mejía JM, M. A. Monreal-Gómez, E. Durán-Campos, D. A. Salas de León, E. Coria-Monter, M. G Contreras-Simuta, M. Merino-Ibarra. 2020. Impact of a Mesoscale Cyclonic Eddy on the Phytoplankton Biomass of Bay of La Paz in the Southern Gulf of California. *Pac Sci.* 74(4):331–344. <https://doi.org/10.2984/74.4.2>
- Santhanam P, P. Pachiappan, A. Begum. 2019. A method of collection, preservation and identification of marine zooplankton. En: Santhanam, P., A. Begum, P. Pachiappan. (Eds.), *Basic and Applied Zooplankton Biology*. Springer Nature Singapore Pte Ltd, Singapore, p. 442
- Sell, A. F., D. Van Keuren y L. P. Madin. 2001. Predation by omnivorous copepods on early developmental stages of *Calanus finmarchicus* and *Pseudocalanus spp.* *Limnol. Oceanogr.* 46: 953-959. <https://doi.org/10.4319/lo.2001.46.4.0953>
- Signoret, M. y H. Santoyo. 1980. Aspectos ecológicos del plankton de la Bahía de La Paz. *Anales Centro Ciencias del Mar y Limnología*. UNAM 7(2): 217-248.
- Smith, S. L., P. V. Z. Lane. 1985. Laboratory studies of the marine copepod *Centropages typicus*: egg production and development rates. *Mar. Biol.* 85: 153-162. <https://link.springer.com/article/10.1007/BF00397434>
- Steidinger, K. A. y L. M. Walker. 1984. *Marine plankton life cycles strategies*. CRC Press. Florida EUA.
- 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. <https://www.int-res.com/articles/meps/56/m056p049.pdf>
- Trasviña-Castro, A., G. Gutierrez de Velasco, A. Valle-Levinson, R. González-Armas, A. Muhlia y M. A. Cosío. 2003. Hydrographic observations of the flow in the

- vicinity of a shallow seamount top in the Gulf of California. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 57: 149-162. [https://doi.org/10.1016/S0272-7714\(02\)00338-4](https://doi.org/10.1016/S0272-7714(02)00338-4)
- Turner, J. T., P. A. Tester y W. F. Hettle. 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. <https://link.springer.com/article/10.1007/BF00428208>
- 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.
- Van Someren Gréve H, R. Almeda, N. Lindegren, T. KiØrboe. 2017. Gender-specific feeding rates in planktonic copepods with different feeding behavior. *J. Plankton Res.* 39(4): 631-644. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbx033>
- Walter, T. C. y G. Boxshall. (2023). World of Copepods Database. *Centropages furcatus* (Dana, 1849). Accessed through: World Register of Marine Species at: <https://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=104495> on 2023-04-26
- Yebra, L; R. P., R. P. Harris, E. J. H. Head, I. Yashayaev, L. R. Harris, A. G. Hirst. 2009. Mesoscale physical variability affects zooplankton production in the Labrador Sea. *Deep-Sea Res. I: Oceanogr. Res. Pap.* 56(5):703-715. <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2008.11.008>

ANEXO I. ARTICULO. Influence of a cyclonic gyre and a thermohaline front on the population structure of *Centropages furcatus* in Bay of La Paz, Gulf of California.

Ciencias Marinas (2023), 49:e3370
<https://doi.org/10.7773/cm.v2023.3370>

Research Article/Artículo de Investigación



Online ISSN: 2395-9053

Influence of a cyclonic gyre and a thermohaline front on the population structure of *Centropages furcatus* in Bay of La Paz, Gulf of California

Influencia de un giro ciclónico y un frente termohalino en la estructura poblacional de *Centropages furcatus* en la bahía de La Paz, golfo de California

Erika Mojica-Ramírez^{1*}, María Adela Monreal-Gómez², Sergio Hernández-Trujillo³, David Alberto Salas-de León²

¹ Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México, 04510 Mexico City, Mexico.

² Unidad Académica de Ecología y Biodiversidad Acuática, Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México, 04510 Mexico City, Mexico.

³ Instituto Politécnico Nacional-Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, 23096 La Paz, Baja California Sur, Mexico.

* Corresponding author. E-mail: erikamojica@hotmail.com

ABSTRACT. The population structure of *Centropages furcatus* associated with hydrographic structures in late spring 2004 was analyzed. The distribution of the different copepodite stages of *C. furcatus* was analyzed from zooplankton samples obtained with a bongo net. The hydrography and geostrophic velocity in Bay of La Paz relative to the bottom depth revealed the presence of a cyclonic gyre in the Alfonso basin area and a thermohaline front near Boca Grande. The distribution of vertically integrated chlorophyll *a* concentration showed maximum values at the center of the gyre and in the region of the front, making evident that both hydrographic structures stimulated biological productivity because of the flux of nutrients into the euphotic layer in the gyre and the nutrient accumulation in the thermohaline front. The results showed that the spatial variation of *C. furcatus* was influenced by both hydrographic structures. The differential distribution of the copepodite stages was noticeable in the cyclonic gyre, with the highest density for the first copepodite stages at the center of the gyre because of the high chlorophyll *a* concentration due to the nutrient enrichment in the euphotic layer, as a result of Ekman pumping. Copepod density was higher in the thermohaline front than inside the cyclonic gyre because the front serves as a reproductive spot for the species, maintaining a stable adult population density inside the bay and in the Gulf of California.

Key words: copepodites, *Centropages furcatus*, community structure, thermohaline front, Bay of La Paz.

RESUMEN. Se analizó la estructura poblacional de *Centropages furcatus* asociada a estructuras hidrográficas a finales de la primavera de 2004. La distribución de los diferentes estadios de copepoditos de *C. furcatus* fue analizada a partir de las muestras de zooplancton obtenidas con una red bongo. En la bahía de La Paz, la hidrografía y la velocidad geostrofica relativa al fondo revelaron la presencia de un giro ciclónico en la cuenca Alfonso y un frente termohalino cerca de Boca Grande. La distribución de la concentración de clorofila *a* integrada verticalmente mostró valores máximos en el centro del giro y en la región del frente, lo que evidenció que ambas estructuras hidrográficas favorecen la productividad biológica debido al flujo de nutrientes hacia la capa eufótica en el giro y a la acumulación de nutrientes en el frente termohalino. Los resultados mostraron que la variación espacial de *C. furcatus* estuvo influenciada por ambas estructuras hidrográficas. En el giro ciclónico se observó una distribución diferencial por etapa de desarrollo, con mayor densidad poblacional de los primeros estadios de copepoditos en el centro del giro, como consecuencia de la alta concentración de clorofila *a* por el enriquecimiento de nutrientes en la capa eufótica, debido al bombeo de Ekman. La densidad poblacional de copépodos fue mayor en el frente termohalino que en el interior del giro ciclónico, debido a que el frente actúa como una zona reproductiva de la especie que mantiene una densidad poblacional estable para los adultos de la bahía y del golfo de California.

Palabras clave: copepoditos, *Centropages furcatus*, estructura de la comunidad, frente termohalino, bahía de La Paz.

Screened via Similarity Check powered by iThenticate

Received 01 August 2022, accepted 14 April 2023, published 12 October 2023

Open Access



©Erika Mojica-Ramírez, María Adela Monreal-Gómez, Sergio Hernández-Trujillo, David Alberto Salas-de León.

This is an Open Access article distributed under the terms of the [Creative Commons Attribution 4.0 International License \(CC BY 4.0\)](https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/), which allows you to share and adapt the work, as long as you give appropriate credit to the original author(s) and the source, provide a link to the Creative Commons license, and indicate if changes were made. Figures, tables, and other elements in the article are included in the article's CC BY 4.0 license, unless otherwise indicated. You must seek permission from the copyright holder for use of material not covered by this license. The journal title is protected by copyrights owned by Universidad Autónoma de Baja California, and the journal title and logo are not subject to this license.

INTRODUCTION

Cyclonic gyres and oceanic fronts are recognized as structures that favor biological productivity (Hales et al. 2009, Vidya and Kumar 2013, Mahadevan 2016). In Bay of La Paz, Gulf of California, Mexico (Fig. 1a), the circulation is dominated by a cyclonic gyre that has been observed in late spring (Monreal-Gómez et al. 2001), summer (Sánchez-Velasco et al. 2006, Coria-Monter et al. 2014), and at the end of winter (García-Mirafuentes 2010); therefore, it is considered a semi-permanent gyre (Coria-Monter et al. 2014). Wind stress plays an important role in the formation of the gyre and, via Ekman pumping, promotes nutrient enrichment towards the surface layer (Coria-Monter et al. 2017); thus, the euphotic layer is fertilized and, consequently, phytoplankton biomass increases, which promotes the increase of zooplankton due to the high concentration of food (Durán-Campos et al. 2015).

In Bay of La Paz, 24 taxonomic groups have been reported, and copepods are the second most abundant group (Mojica-Ramírez 2008). The genus *Centropages* belongs to the order Calanoida, family Centropagidae, and inhabits most oceans (Mauchline 1998). Their diet depends on the stage of their life cycle, which consists of egg, 6 nauplius stages, and 6 copepodite stages; the sixth copepodite stage corresponds to the adult stage where females and males

INTRODUCCIÓN

Los giros ciclónicos y los frentes oceánicos han sido reconocidos como estructuras que favorecen la productividad biológica (Hales et al. 2009, Vidya y Kumar 2013, Mahadevan 2016). En la bahía de La Paz, golfo de California, México (Fig. 1a), la circulación está dominada por un giro ciclónico que se ha observado a finales de primavera (Monreal-Gómez et al. 2001), en verano (Sánchez-Velasco et al. 2006, Coria-Monter et al. 2014) y a finales de invierno (García-Mirafuentes 2010), por lo que se ha considerado como un giro semipermanente (Coria-Monter et al. 2014). El esfuerzo del viento juega un papel importante en la formación del giro y, vía el bombeo de Ekman, promueve el enriquecimiento de nutrientes hacia la capa superficial (Coria-Monter et al. 2017); así, se fertiliza la capa eufótica y, consecuentemente, incrementa la biomasa fitoplanctónica, lo que propicia el incremento del zooplancton debido a la alta concentración de alimento (Durán-Campos et al. 2015).

En la bahía de La Paz, se han reportado 24 grupos taxonómicos, y los copépodos son el segundo grupo más abundante (Mojica-Ramírez 2008). El género *Centropages* pertenece al orden Calanoida, familia Centropagidae, y habita en la mayoría de los océanos (Mauchline 1998). Su alimentación depende de la etapa de su ciclo de vida, el cual consta de

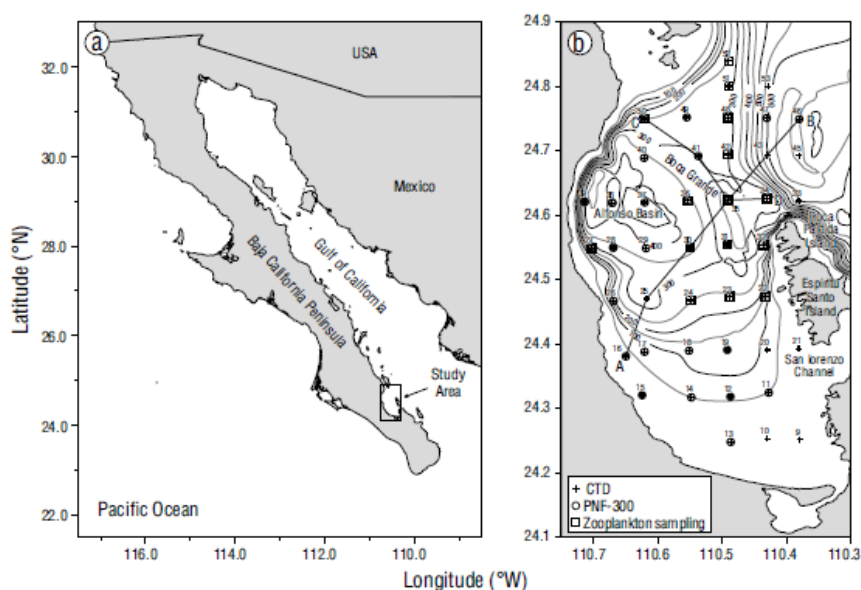


Figure 1. Bathymetry (isolines, m) in Bay of La Paz, CTD cast hydrographic stations (+), PNF-300 stations for determining chlorophyll *a* (o), and zooplankton sampling sites (□). The dark solid lines show transects A–B and C–D.

Figura 1. Batimetría (isolíneas, m) de la bahía de La Paz, estaciones hidrográficas para los registros de CTD (+), estaciones PNF-300 para la determinación de clorofila *a* (o) y sitios de muestreo de zooplancton (□). Las líneas sólidas oscuras muestran los transectos A–B y C–D.



can be differentiated (Mauchline 1998). Regarding its diet, during the first copepodite stages, it feeds mainly on phytoplankton and other protists, whereas in the following stages, its feeding regime is more omnivorous and even carnivorous (Conover and Corner 1968, Gaudy and Thibault-Botha 2007). Specifically, *Centropages furcatus* has the ability to change its diet depending on the quality and quantity of food available; when the concentration of phytoplankton is low, it modifies its habit to carnivorous, but it is considered to be mainly omnivorous (Hernández-Trujillo et al. 2008, López-Ibarra 2008). During the reproductive stage, given the nutritional requirement, *C. furcatus* shows herbivorous preferences (Ianora 1998, Calbet et al. 2007). The different stages take advantage of physical phenomena and traits to avoid being predated and to have better access to food, to guarantee developmental success until the adult stage (Halsband-Lenk et al. 2002).

Copepod abundance has been linked to physical structures, such as cold or cyclonic gyres in the Sargasso Sea (Eden et al. 2009) and the Arctic Ocean (Llinás et al. 2009). The influence of these physical features on the distribution of zooplankton has been reported for different regions, for example, the influence of oceanic fronts on the Gulf Stream (Anderson and Robinson 2001) and the influence of cyclonic geostrophic circulation (Sánchez-Velasco et al. 2006) and other cyclonic structures in Bay of La Paz, where a differential distribution between herbivores, carnivores, and omnivores has been reported (Durán-Campos et al. 2015). In a cyclonic gyre in the Gulf of California, the vertical distribution of copepods has been related to temperature and chlorophyll *a* concentrations, and 3 important habitats have been demonstrated as a function of depth: one in the surface mixed layer, dominated by *Subeucalamus subtemuis*, whose abundances decreased towards the center of the gyre; another in the thermocline, dominated by *Nannocalanus minor* and *Temora discaudata*; and the third below the thermocline, where most of the species recorded in the thermocline dominated, but with lower abundance (Cruz-Hernández et al. 2018). In the northeastern Pacific, when the average water temperature increases, subtropical copepods are more abundant and distributed at higher latitudes, whereas when the average water temperature decreases, an overlap of polar and subtropical species occurs and the diversity of copepods increases (Batten and Walne 2011). In other regions, such as the Mediterranean Sea, the presence of copepods that produce resting eggs in shallow areas is regulated by temperature variations and food availability (Halsband-Lenk et al. 2004).

In Bay of La Paz, the most studied calanoid copepods have been *Calanus* sp. (Aceves-Medina et al. 2007) and *Acartia* sp. (Lavaniegos et al. 2012), due to their high abundance in the coastal area during the spring–summer season. Most studies reported the presence of *C. furcatus*, an oceanic and coastal species that is very abundant in summer and winter and dominant in the planktonic community, because it

huevo, 6 estadios de nauplio y 6 estadios de copepodito; el sexto estadio de copepodito corresponde al estadio adulto donde se pueden diferenciar hembras y machos (Mauchline 1998). En cuanto a su dieta, durante los primeros estadios de copepodito, se alimenta principalmente de fitoplancton y de otros protistas, mientras que en los siguientes estadios, su régimen alimenticio es más omnívoro e incluso carnívoro (Conover y Corner 1968, Gaudy y Thibault-Botha 2007). Específicamente, *Centropages furcatus* tiene la capacidad de cambiar su alimentación dependiendo de la calidad y la cantidad de alimento disponible; cuando la concentración de fitoplancton es baja, modifica su hábito a carnívoro, pero se le considera principalmente omnívoro (Hernández-Trujillo et al. 2008, López-Ibarra 2008). Durante la etapa de reproducción, dado el requerimiento nutricional, *C. furcatus* tiene una preferencia herbívora (Ianora 1998, Calbet et al. 2007). Los distintos estadios aprovechan fenómenos y rasgos físicos para evitar ser depredados y tener mejor acceso al alimento, para garantizar éxito en el desarrollo hasta el estadio adulto (Halsband-Lenk et al. 2002).

La abundancia de copépodos se ha relacionado con estructuras físicas, como los giros fríos o ciclónicos en el mar de los Sargazos (Eden et al. 2009) y en el océano Ártico (Llinás et al. 2009). La influencia de estos rasgos físicos sobre la distribución del zooplancton se ha reportado para diferentes regiones, por ejemplo, la influencia de los frentes oceánicos en la corriente del Golfo (Anderson y Robinson 2001) y la influencia de la circulación geostrofica ciclónica (Sánchez-Velasco et al. 2006) y otras estructuras ciclónicas en la bahía de La Paz, donde se ha reportado una distribución diferencial entre herbívoros, carnívoros y omnívoros (Durán-Campos et al. 2015). En un giro ciclónico en el golfo de California, la distribución vertical de copépodos se ha relacionado con la temperatura y la concentración de clorofila *a*, y se han demostrado 3 importantes hábitats en función de la profundidad: uno en la capa de mezcla superficial, dominado por *Subeucalamus subtemuis*, cuyas abundancias disminuyeron hacia el centro del giro; otro en la termoclina, dominado por *Nannocalanus minor* y *Temora discaudata*; y el tercero por debajo de la termoclina, donde dominaron la mayoría de las especies registradas en la termoclina, pero con menor abundancia (Cruz-Hernández et al. 2018). En el Pacífico nororiental, al incrementar la temperatura media del agua, los copépodos subtropicales son más abundantes y se distribuyen a mayores latitudes, mientras que al disminuir la temperatura media del agua, ocurre un traslape de especies polares y subtropicales e incrementa la diversidad de copépodos (Batten y Walne 2011). En otras regiones, como el mar Mediterráneo, la presencia de copépodos que producen huevos de lento desarrollo (resting eggs) en las zonas someras está regulada por las variaciones de temperatura y la disponibilidad de alimento (Halsband-Lenk et al. 2004).

En la bahía de La Paz, los copépodos calanoideos más estudiados han sido *Calanus* sp. (Aceves-Medina et al. 2007) y *Acartia* sp. (Lavaniegos et al. 2012), debido a su

is well adapted to produce eggs even in unfavorable food conditions (Palomares-García et al. 2003, Hernández-Trujillo et al. 2008, Hernández-Trujillo and Esqueda-Escárcega 2016). To the south of the bay, the abundance of eggs and adults of *C. furcatus* is related to the concentration of chlorophyll *a*, which is associated with the food source (Aceves-Medina et al. 2007, Hernández-Trujillo et al. 2008). However, studies on the distribution of the different stages of copepodites in the Bay of La Paz are scarce, so the objective of this study was to estimate the influence of a cyclonic gyre and a thermohaline front on the distribution of the population density of the different life stages of *C. furcatus* in said bay.

MATERIALS AND METHODS

The hydrographic data and zooplankton samples were obtained during the PALEO-XII research campaign, carried out from 14 to 18 June 2004 in Bay of La Paz, Mexico (Fig. 1b), aboard the R/V *El Puma* of the National Autonomous University of Mexico. Using a Neil Brown CTD to record conductivity, temperature, and depth, 44 hydrographic stations were sampled (Fig. 1b). Likewise, in order to determine the concentration of chlorophyll *a*, fluorescence was measured at 26 stations using a PNF-300 natural fluorescence profiler. Salinity and density were calculated according to Fofonoff and Millard (1983). With the hydrographic data, the geostrophic velocity relative to the bottom was calculated according to Pond and Pickard (1995) to determine the circulation pattern. This geostrophic circulation, although it is an approximation of the velocity (since it does not consider the forcing due to the rotational wind stress), generates a qualitative pattern of the circulation (Sánchez-Velasco et al. 2006). According to the vertical distribution of density, the horizontal distribution of temperature, salinity, and the geostrophic circulation pattern at the depth of the pycnocline were analyzed.

Using a General Oceanics rosette equipped with Niskin bottles, Mojica-Ramírez (2008) obtained water samples from different depths in Bay of La Paz to determine nutrients. In a subsequent study, Coria-Monter et al. (2017) showed the horizontal distribution of nutrients. After being filtered through a nitrocellulose membrane, samples were stored in polypropylene bottles and frozen until they were analyzed with a Skalar San-plus continuous segmented flow autoanalyzer following the method developed by Grasshoff et al. (1999) and using a circuit recommended by Kirkwood (1994). The error level was 0.10 μM for nitrate, 0.10 μM for soluble reactive silicate, and 0.04 μM for reactive phosphorus (Coria-Monter et al. 2017). Chlorophyll *a* was calculated from fluorescence data according to Kiefer et al. (1989), and vertically integrated chlorophyll *a* was obtained for the upper 20 m layer.

Zooplankton samples were collected at 15 sites by oblique trawls from 200 m depth to the surface, or from near the bottom at stations shallower than 200 m (Fig. 1b). The trawls were carried out for 15 minutes at a speed of 1 $\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$ using

alta abundancia en la zona costera durante la época de primavera-verano. En la mayoría de los estudios se reportó la presencia de *C. furcatus*, especie oceánica y costera muy abundante en verano e invierno y dominante en la comunidad planctónica, debido a que está bien adaptada para producir huevos aún en condiciones no favorables de alimento (Palomares-García et al. 2003, Hernández-Trujillo et al. 2008, Hernández-Trujillo y Esqueda-Escárcega 2016). Al sur de la bahía, la abundancia de huevos y adultos de *C. furcatus* está relacionada con la concentración de clorofila *a*, la cual se asocia a la fuente alimentaria (Aceves-Medina et al. 2007, Hernández-Trujillo et al. 2008). Sin embargo, los estudios sobre la distribución de los diferentes estadios de copepoditos en la bahía de La Paz son escasos, por lo que el objetivo de esta investigación consistió en estimar la influencia de un giro ciclónico y de un frente termohalino en la distribución de la densidad poblacional de los diferentes estadios de vida de *C. furcatus* en dicha bahía.

MATERIALES Y MÉTODOS

Los datos hidrográficos y las muestras de zooplankton fueron obtenidos durante la campaña oceanográfica PALEO-XII, realizada del 14 al 18 de junio de 2004 en la bahía de La Paz, México (Fig. 1b), a bordo del B/O *El Puma* de la Universidad Nacional Autónoma de México. Se muestrearon 44 estaciones hidrográficas (Fig. 1b) usando un CTD Neil Brown, para registrar conductividad, temperatura y profundidad. Asimismo, con el fin de determinar la concentración de clorofila *a*, se midió la fluorescencia natural PNF-300. La salinidad y la densidad fueron calculadas de acuerdo con Fofonoff y Millard (1983). Con los datos hidrográficos, se calculó la velocidad geostrofica relativa al fondo según Pond y Pickard (1995), para determinar el patrón de circulación. Esta circulación geostrofica, no obstante que es una aproximación de la velocidad (ya que no considera el forzamiento debido al rotacional del esfuerzo del viento), genera un patrón cualitativo de la circulación (Sánchez-Velasco et al. 2006). De acuerdo con la distribución vertical de la densidad, se analizó la distribución horizontal de la temperatura, la salinidad y el patrón de circulación geostrofica a la profundidad de la pycnoclina.

Mediante una roseta de General Oceanics equipada con botellas Niskin, Mojica-Ramírez (2008) obtuvo muestras de agua de diferentes profundidades en la bahía de La Paz para determinar los nutrientes. En un estudio posterior, Coria-Monter et al. (2017) mostraron la distribución horizontal de los nutrientes. Las muestras fueron guardadas en frascos de polipropileno después de ser filtradas a través de una membrana de nitrocelulosa, y fueron congeladas hasta su análisis con un autoanizador de flujo segmentado continuo Skalar San-plus siguiendo el método desarrollado por Grasshoff et al. (1999) y usando un circuito recomendado por Kirkwood (1994). El nivel de error fue de 0.10 μM para

a 60-cm diameter Bongo-type net with a mesh size of 333.0 and 505.0 μm . A General Oceanics flowmeter was placed at the mouth of each net, which made it possible to calculate the volume of water filtered in each trawl and, thus, obtain the density of organisms, which was normalized to the number of individuals per hundred cubic meters ($\text{ind}\cdot 100\text{ m}^{-3}$). Although the copepodites in stage C-I measure 0.3 to 0.4 mm, the 333.0 μm net was used due to the large amount of organic matter in the bay, which partially saturated the net and enabled the capture of the copepodites in stage C-I. From the samples of both nets, the different stages of *C. furcatus* (Dana, 1849) were identified and counted (Palomares et al. 1998) according to the morphological development of the body (stages C-I to C-VI) (Dussart and Defaye 2001). The female:male ratio was obtained according to Smith (1999).

To obtain the association between the different copepodite stages of *C. furcatus* and the physicochemical parameters, a principal component analysis (PCA) was performed. For this, we considered the population density of copepodites in stages C-I to C-V and of females and males in stage C-VI, and the temperature, salinity, magnitude of the geostrophic current, nitrates, phosphates, silicates, and vertically integrated chlorophyll *a*, at the depth of the thermocline, where these environmental variables describe the hydrodynamics of Bay of La Paz.

RESULTS

In Bay of La Paz, the density of the water depends mainly on the temperature, so the thermocline and the pycnocline appear at the same depth with very similar shapes. Along the A-B transect, which runs from the southwest to the northeast of the bay, the pycnocline was found above 30 m depth (Fig. 2a), which evidenced the uplift of the isopycnets. The pycnocline was bell-shaped, with the dome close to station 30. At the ends of the vertical section of this transect, the pycnocline was notably found between 20 and 30 m depth, whereas at station 30, the central part of the dome, it was found between 10 and 15 m depth; this hydrographic structure is characteristic of a cyclonic gyre. Figure 2b shows the geostrophic velocity through transect C-D in Boca Grande, and it evidenced the entry and exit of water in the northwest portion and the southeast portion of the transect, respectively. The water entered with a geostrophic velocity of $\sim 50\text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$, which decreased markedly with depth, whereas in the southeastern portion of the transect, the water exited with lower velocity, which was very uniform with depth (Fig. 2b). The temperature at 20 m depth increased from the center of the bay (16.5 °C) towards the coastal area (19.5 °C) and towards the Boca Grande region, where it reached 22.0 °C. The cold core located at 24.55°N and 110.55°W is typical of a cyclonic gyre (McGillicuddy 2016). Another hydrographic feature observed during this study was the temperature gradient ($0.95\text{ }^{\circ}\text{C}\cdot\text{km}^{-1}$) near Boca Grande (Fig. 3a). Salinity at 20 m depth showed a distribution similar to that

nitrate, 0.10 μM para silicato reactivo soluble y 0.04 μM para fósforo reactivo (Coria-Monter et al. 2017). La clorofila *a* se calculó a partir de los datos de fluorescencia de acuerdo con Kiefer et al. (1989), y la clorofila *a* integrada verticalmente se obtuvo para la capa superior de 20 m.

Las muestras de zooplancton fueron recolectadas en 15 sitios mediante arrastres oblicuos desde los 200 m de profundidad hasta la superficie, o desde cerca del fondo en las estaciones más someras que 200 m (Fig. 1b). Los arrastres se realizaron durante 15 minutos a una velocidad de $1\text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ mediante red tipo Bongo de 60 cm de diámetro con luz de malla de 333.0 y 505.0 μm . En la boca de cada red se colocó un flujómetro General Oceanics, lo que permitió calcular el volumen de agua filtrado en cada arrastre y, así, obtener la densidad de organismos, la cual se normalizó a número de individuos por cien metros cúbicos ($\text{ind}\cdot 100\text{ m}^{-3}$). No obstante que los copepoditos en estadio C-I miden de 0.3 a 0.4 mm, se utilizó la red de 333.0 μm debido a la gran cantidad de materia orgánica en la bahía, que saturó parcialmente la red y permitió la captura de los copepoditos en estadio C-I. De las muestras de ambas redes, se identificaron y contabilizaron los diferentes estadios de *C. furcatus* (Dana, 1849) (Palomares et al. 1998) de acuerdo con el desarrollo morfológico corporal (estadios C-I al C-VI) (Dussart y Defaye 2001). La relación hembra:macho fue obtenida de acuerdo con Smith (1999).

Con el fin de obtener la relación entre los diferentes estadios de copepoditos de *C. furcatus* y los parámetros fisicoquímicos, se realizó un análisis de componentes principales. Para ello, se consideró la densidad poblacional de copepoditos en los estadios de C-I a C-V y las hembras y los machos en el estadio C-VI, así como la temperatura, la salinidad, la magnitud de la corriente geostrófica, los nitratos, los fosfatos, los silicatos y la clorofila *a* integrada verticalmente, a la profundidad de la termoclina, donde estas variables ambientales describen la hidrodinámica de la bahía de La Paz.

RESULTADOS

En la bahía de La Paz, la densidad del agua depende principalmente de la temperatura, por lo que la termoclina y la picnoclina se presentan a la misma profundidad con formas muy similares. A lo largo del transecto A-B, que va del suroeste al noreste de la bahía, la picnoclina se encontró por encima de los 30 m de profundidad (Fig. 2a), lo que evidenció el levantamiento de las isopícnas. La picnoclina se presentó en forma de campana, con el domo próximo a la estación 30. En los extremos de la sección vertical de este transecto, la picnoclina se encontró notablemente entre 20 y 30 m de profundidad, mientras que en la estación 30, parte central del domo, esta se encontró entre 10 y 15 m de profundidad; tal estructura hidrográfica es característica de un giro ciclónico. La Figura 2b muestra la velocidad geostrófica a través del transecto C-D en Boca Grande, y en ella se

of temperature, with a range of values from 34.90 to 35.18 and a low salinity core (34.90) close to the cold core, and the maximum salinity was observed in Boca Grande, where the largest gradient occurred (0.29 km^{-1}) (Fig. 3b). With both gradients, a thermohaline front was identified in the Boca Grande region (Fig. 3a, b). The geostrophic current pattern confirmed a clear cyclonic circulation with geostrophic velocities of $\sim 50 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$ near Boca Grande (Fig. 3c).

Regarding nutrients at 20 m depth, the distribution of nitrates with a range of 4.0 to $16.0 \mu\text{M}$ showed the highest concentration in the Alfonso basin area (Fig. 3d). Phosphates were observed in a range of 0.4 to $1.8 \mu\text{M}$ (Fig. 3e), with 3 nuclei; the one with the highest concentration was located in the Alfonso basin and the other 2, with lower concentrations, in Boca Grande and in the southern region of Bay of La Paz. Silicates ranged from 4.0 to $18.0 \mu\text{M}$, with the highest concentrations in the southern part of the bay and a core of $14.0 \mu\text{M}$ at Boca Grande (Fig. 3f).

Vertically integrated chlorophyll *a* distribution up to 20 m depth showed 2 nuclei of high concentration. One of the nuclei was located in the central part of the bay at a concentration of $24 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-2}$, which coincided with the center of the cyclonic gyre. The other nucleus was located in the Boca Grande area at a concentration of $21 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-2}$ and was associated with the sill and the thermohaline front (Fig. 4a).

Regarding the distribution of the population density of the different copepodite stages of *C. furcatus*, 2 areas with

evidenció la entrada y salida de agua en la porción noroeste y la porción sureste del transecto, respectivamente. El agua entró con velocidad geostrofica de $\sim 50 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$, la cual disminuyó marcadamente con la profundidad, mientras que en la porción sureste del transecto, el agua salió con menor velocidad, la cual fue muy uniforme con la profundidad (Fig. 2b). La temperatura a 20 m de profundidad incrementó del centro de la bahía ($16.5 \text{ }^\circ\text{C}$) hacia la zona costera ($19.5 \text{ }^\circ\text{C}$) y hacia la región de Boca Grande, donde alcanzó los $22.0 \text{ }^\circ\text{C}$. El núcleo frío localizado a 24.55°N y 110.55°W es típico de un giro ciclónico (McGillicuddy 2016). Otro rasgo hidrográfico presente durante este estudio fue el gradiente de temperatura ($0.95 \text{ }^\circ\text{C} \cdot \text{km}^{-1}$) cercano a Boca Grande (Fig. 3a). La salinidad a 20 m de profundidad presentó una distribución similar a la de la temperatura, con rango de valores de 34.90 a 35.18 y un núcleo de baja salinidad (34.90) próximo al núcleo frío, y la salinidad máxima se observó en Boca Grande, donde se presentó el mayor gradiente (0.29 km^{-1}) (Fig. 3b). Por medio de ambos gradientes, se identificó un frente termohalino en la región de Boca Grande (Fig. 3a, b). El patrón de corrientes geostroficas confirmó una clara circulación ciclónica con velocidades geostroficas de $\sim 50 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$ cerca de Boca Grande (Fig. 3c).

En cuanto a los nutrientes a 20 m de profundidad, la distribución de los nitratos con rango de 4.0 a $16.0 \mu\text{M}$ presentó mayor concentración en el área de cuenca Alfonso (Fig. 3d). Los fosfatos se observaron en un rango de 0.4 a

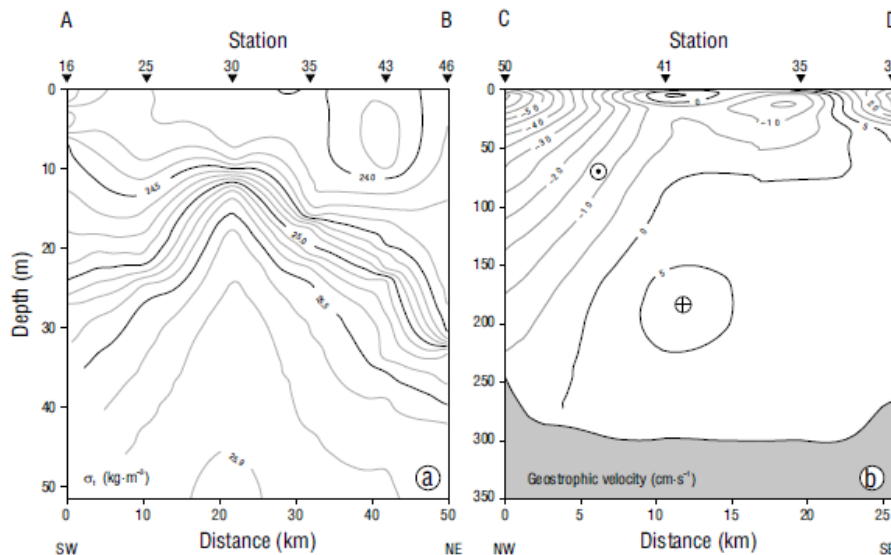


Figure 2. (a) Vertical section of density (σ) in the upper 50-m layer along transect A-B. (b) Geostrophic velocity across transect C-D.

Figura 2. (a) Sección vertical de la densidad (σ) en la capa superior de 50 m a lo largo del transecto A-B. (b) Velocidad geostrofica a través del transecto C-D.

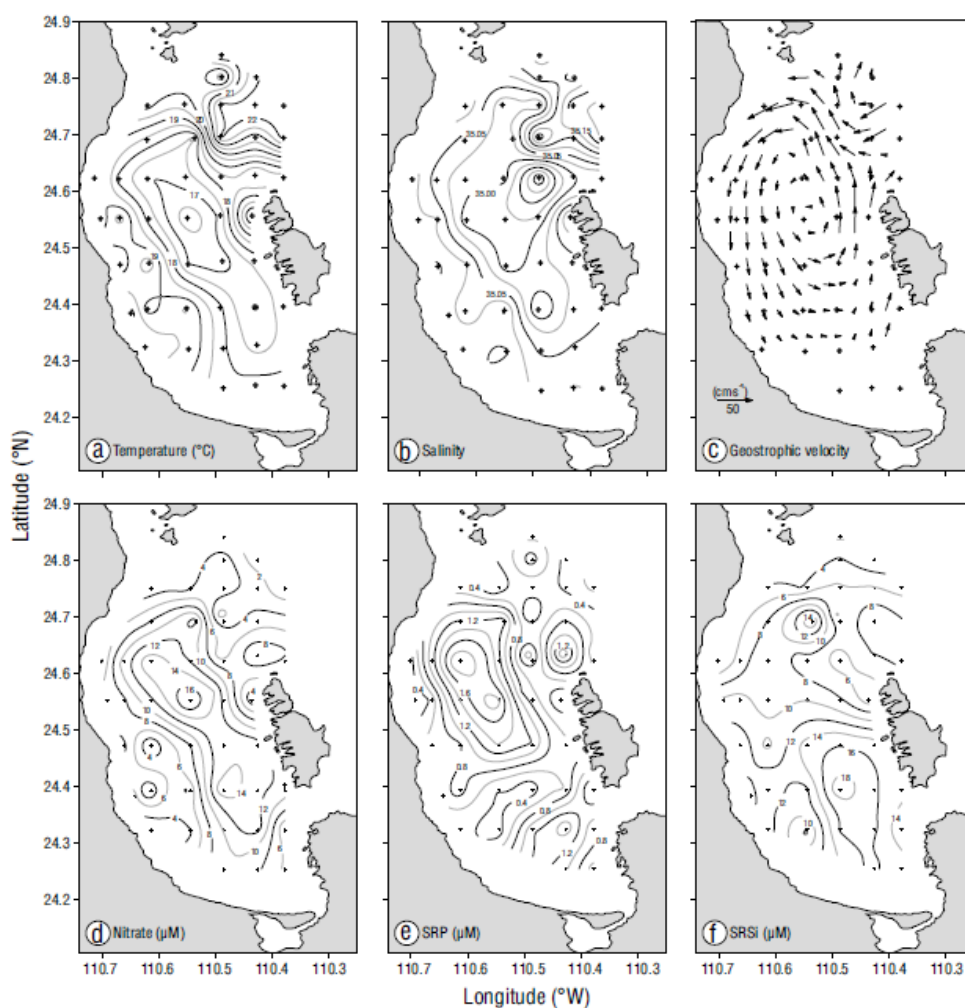


Figure 3. Horizontal distribution at 20-m depth: (a) temperature ($^{\circ}\text{C}$), (b) salinity, (c) geostrophic velocity ($\text{cm}\cdot\text{s}^{-1}$) relative to the bottom, (d) nitrate (μM), (e) soluble reactive phosphorus (SRP, μM), (f) soluble reactive silicate (SRSi, μM). The 3 bottom panels were taken from Coria-Monter et al. (2017).

Figura 3. Distribución horizontal a 20 m de profundidad: (a) temperatura ($^{\circ}\text{C}$), (b) salinidad, (c) velocidad geostrófica ($\text{cm}\cdot\text{s}^{-1}$) relativa al fondo, (d) nitrato (μM), (e) fósforo reactivo soluble (SRP, μM), (f) silicato reactivo soluble (SRSi, μM). Los 3 paneles inferiores fueron tomados de Coria-Monter et al. (2017).

different population characteristics were distinguished. The first was located inside the bay and coincided with the presence of the cyclonic gyre, and the second coincided with the thermohaline front.

In the Alfonso basin, stage C-I of copepodites showed the highest population density at the center of the cyclonic gyre, where low temperatures, low salinities, maximum concentrations of nitrates and phosphates, and high concentrations of

1.8 μM (Fig. 3e), con 3 núcleos, de los cuales el de mayor concentración se localizó en cuenca Alfonso y los otros 2, de menor concentración, en Boca Grande y en la región sur de la bahía de La Paz. Los silicatos presentaron un rango de 4.0 a 18.0 μM , con las concentraciones más altas en la parte sur de la bahía y un núcleo de 14.0 μM en Boca Grande (Fig. 3f).

La distribución de clorofila *a* integrada verticalmente hasta los 20 m de profundidad mostró 2 núcleos de alta

chlorophyll *a* were recorded. From this region onwards, population density decreased towards the periphery of the gyre and increased again in the coastal zone (Fig. 4b). The C-II development stage showed a marked decrease in population density with respect to the C-I stage, although its distribution was similar, with a higher population density at the center of the gyre and a decrease towards the periphery (Fig. 4c). The highest density of copepodites in stage C-III was located in the station near the western coast of Bay of La Paz and in the southernmost station, with a tendency to decrease towards the center of the cyclonic gyre; in the southern region off Espiritu Santo Island, no organisms were recorded (Fig. 4d). Stage C-IV showed a higher population density at the center of the cyclonic gyre with respect to the southern area of the bay (Fig. 4e). As for the C-V stage, its density was high at the center of the gyre, decreased towards the periphery, and tended to increase off the coast and at southern stations in the bay (Fig. 4f). In the case of stage C-VI, stage in which the ontogenetic development of organisms has ended, differences in density were observed between females and males. Females and males followed the same distribution pattern as that of stages C-III to C-V (Fig. 4g), but their population density was lower (Fig. 4h), with a ratio of females to males of 4:1 for the Alfonso basin.

Regarding the region of the thermohaline front, the population density of copepodite stages C-I to C-VI was higher than in the area of the cyclonic gyre. The C-I stage distribution indicated higher densities at stations located to the north, close to the Gulf of California, and a density decrease towards the thermohaline front (Fig. 4b). The density of copepodites in stage C-II showed a marked decrease, and their distribution coincided with that of copepodites in stage C-I, with the highest density in the station located to the north (Fig. 4c). For stage C-III, 2 points with greater density were recorded, the first close to the front and the second in the northernmost station (Fig. 4d). The highest density of copepodites in stage C-IV occurred close to the front and decreased northward and southward (Fig. 4e). The C-V stage had its highest density at a single station near the front, and the density decreased towards the south and north (Fig. 4f). Females showed the highest density at the front, which decreased towards the north (Fig. 4g). Males (Fig. 4h) showed the same density distribution as the C-IV stage. The ratio of females to males was 2:1 and lower than that observed in the gyre area.

According to the results of the PCA and the factor loading matrix, nitrates, phosphates, and silicates showed the highest negative loadings on axis 1. Salinity, temperature, and magnitude of the geostrophic current showed the highest positive loading. On axis 2, integrated chlorophyll *a* showed the highest positive loading, followed by phosphates (Table 1a). The eigenvectors indicate the loading and geometric projection (Table 1b).

The first component (PC₁) explained 59.2% of the variance, whereas the second component (PC₂) explained 20.9% (Fig. 5), so the first 2 principal components explained 80.0%

concentración. Uno de los núcleos se localizó en la parte central de la bahía a una concentración de 24 mg·m⁻², que coincidió con el centro del giro ciclónico. El otro núcleo se localizó en el área de Boca Grande a una concentración de 21 mg·m⁻², y fue asociado al umbral y al frente termohalino (Fig. 4a).

En cuanto a la distribución de la densidad poblacional de los diferentes estadios de copepoditos de *C. furcatus*, se distinguieron 2 áreas con características poblacionales distintas. La primera se ubicó en el interior de la bahía y coincidió con la presencia del giro ciclónico, y la segunda se correspondió con el frente termohalino.

En la cuenca Alfonso, el estadio C-I de copepoditos presentó la mayor densidad poblacional en el centro del giro ciclónico, donde se registraron bajas temperaturas, bajas salinidades, máximas concentraciones de nitratos y fosfatos, y alta concentración de clorofila *a*. A partir de esta región, la densidad poblacional disminuyó hacia la periferia del giro y aumentó nuevamente en la zona costera (Fig. 4b). El estadio de desarrollo C-II presentó una notoria disminución en la densidad poblacional con respecto al estadio C-I, aunque su distribución fue similar, con mayor densidad poblacional en el centro del giro y disminución hacia la periferia (Fig. 4c). La mayor densidad de copepoditos en estadio C-III se localizó en la estación cercana a la costa oeste de la bahía de La Paz y en la estación más sureña, con una tendencia a disminuir hacia el centro del giro ciclónico, y en la región sur frente a isla Espiritu Santo, no se registraron organismos (Fig. 4d). El estadio C-IV presentó mayor densidad poblacional en el centro del giro ciclónico con respecto a la zona sur de la bahía (Fig. 4e). En cuanto al estadio C-V, su densidad fue alta en el centro del giro, disminuyó hacia la periferia y tendió a aumentar frente a la costa y en las estaciones al sur de la bahía (Fig. 4f). En el caso del estadio C-VI, que es la etapa en la que el desarrollo ontogenético de los organismos ha terminado, se observaron diferencias en la densidad entre hembras y machos. Las hembras y los machos siguieron el mismo patrón de distribución que aquel de los estadios C-III a C-V (Fig. 4g), pero su densidad poblacional fue menor (Fig. 4h), con una proporción de hembras a machos de 4:1 para la cuenca Alfonso.

En lo que respecta a la región del frente termohalino, la densidad poblacional de los estadios de copepodito de C-I a C-VI fue mayor que en el área del giro ciclónico. La distribución del estadio C-I indicó mayores densidades en las estaciones ubicadas al norte, próximas al golfo de California, y una disminución en la densidad hacia el frente termohalino (Fig. 4b). La densidad de copepoditos en estadio C-II presentó una notoria disminución, y su distribución coincidió con la de copepoditos en estadio C-I, con la mayor densidad en la estación ubicada al norte (Fig. 4c). Para el estadio C-III, se registraron 2 puntos con mayor densidad, el primero próximo al frente y el segundo en la estación más norteña (Fig. 4d). La mayor densidad de copepoditos en estadio C-IV se encontró cercana al frente y disminuyó

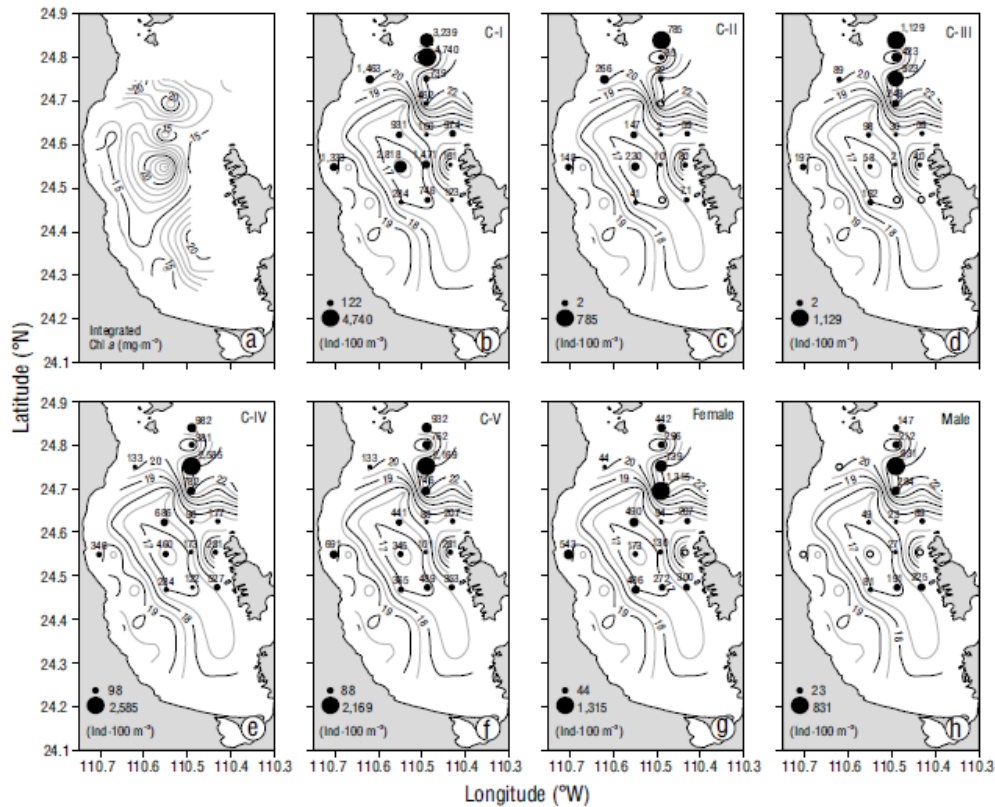


Figure 4. (a) Horizontal distribution of integrated chlorophyll *a* ($\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$) at 20-m depth. Horizontal distribution of temperature ($^{\circ}\text{C}$, isolines) at 20-m depth and density distribution for the different copepodite stages of *Centropages furcatus* ($\text{ind}\cdot 100\text{ m}^{-3}$): (b) C-I, (c) C-II, (d) C-III, (e) C-IV, (f) C-V, (g) female, (h) male. Diameter of the circles is proportional to the population density value.

Figura 4. Distribución horizontal de la clorofila *a* integrada ($\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$) a 20 m de profundidad. Distribución horizontal de temperatura ($^{\circ}\text{C}$, isolíneas) a 20 m de profundidad y distribución de densidad de los diferentes estadios de copepodito de *Centropages furcatus* ($\text{ind}\cdot 100\text{ m}^{-3}$): (b) C-I, (c) C-II, (d) C-III, (e) C-IV, (f) C-V, (g) hembra y (h) macho. El diámetro del círculo es proporcional al valor de la densidad poblacional.

of the total variance. Stage C-I was associated with integrated chlorophyll *a*, which indirectly depends on nutrients (phosphates, nitrates, and silicates). The rest of the stages were associated with salinity, temperature, and current speed. According to the PCA, the most effective variables for PC_1 were salinity, temperature, current speed, nitrates, phosphates, and silicates; on the other hand, integrated chlorophyll *a* defined PC_2 . Therefore, PC_1 can be identified as the hydrodynamics and nutrients and PC_2 as the integrated chlorophyll *a* (Fig. 5).

DISCUSSION

In addition to corroborating the existence of a cyclonic gyre, this study shows the presence of a thermohaline front

hacia el norte y sur de este (Fig. 4e). El estadio C-V presentó su mayor densidad en una sola estación cercana al frente, y la densidad disminuyó hacia el sur y al norte (Fig. 4f). Las hembras presentaron la mayor densidad sobre el frente, la cual disminuyó hacia el norte (Fig. 4g). En cuanto a los machos (Fig. 4h), estos presentaron la misma distribución de densidad que el estadio C-IV. La proporción de hembras a machos fue de 2:1, y fue menor que la que se observó en el área del giro ciclónico.

De acuerdo con los resultados del análisis de componentes principales y la matriz de cargas factoriales, los nitratos, los fosfatos y los silicatos presentaron las cargas negativas más altas sobre el eje 1. La salinidad, la temperatura y la magnitud de la corriente geostrofica presentaron las más altas cargas positivas. Sobre el eje 2, la clorofila *a* integrada presentó la

in the Boca Grande area that coincided with that reported by Durán-Campos et al. (2019), who associated it with the presence of a cyclone-anticyclone dipole.

The results of this study showed that the entry of water from the Gulf of California with maximum velocity values in the northern part of Boca Grande and the outflow of water near the Islands Espíritu Santo and Roca Partida produced the cyclonic circulation, which coincides with what was reported by Coria-Monter et al. (2017), Durán-Campos et al. (2019), Coria-Monter et al. (2020), and Rocha-Díaz et al. (2022). Monreal-Gómez et al. (2001) reported that the cyclonic gyre in the Boca Grande area is produced, in part, by the exchange of water masses with the Gulf of California. It is in this area where the exchange between both basins develops and occurs. In the sill area in Boca Grande, the thermohaline front is produced by the upwelling of water caused by the abrupt change in depth. In addition to the presence of the sill

más alta carga positiva, seguida de los fosfatos (Tabla 1a). Los vectores propios indican la carga y la proyección geométrica (Tabla 1b).

El primer componente (PC_1) explicó el 59.2% de la varianza, mientras que el segundo componente (PC_2) explicó el 20.9% de esta (Fig. 5), por lo que los primeros 2 componentes principales explicaron el 80.0% de la varianza total. El estadio C-I se asoció a la clorofila *a* integrada, la cual depende indirectamente de los nutrientes (fosfatos, nitratos y silicatos). El resto de los estadios estuvieron asociados a la salinidad, la temperatura y la rapidez de la corriente. De acuerdo con el análisis de componentes principales, las variables más efectivas para el PC_1 fueron salinidad, temperatura, rapidez de la corriente, nitratos, fosfatos y silicatos, mientras que la clorofila *a* integrada definió el PC_2 . Por tanto, se puede identificar al PC_1 como la hidrodinámica y los nutrientes, y al PC_2 como la clorofila *a* integrada (Fig. 5).

Table 1. Factor loadings (a) and eigenvectors (b) obtained from the principal component analysis of the copepodite stages in relation to physicochemical variables and integrated chlorophyll *a*.
Tabla 1. Factores (a) de carga y vectores propios (b) obtenidos del análisis de componentes principales de los estadios de copepodito en relación con variables fisicoquímicas y clorofila *a* integrada.

a							
	Factor loadings						
	PC_1	PC_2	PC_3	PC_4	PC_5	PC_6	PC_7
Temperature ($^{\circ}C$)	0.88313	-0.03905	-0.04187	0.38699	0.23552	-0.09467	-0.05112
Salinity	0.92684	0.03311	0.08196	0.19691	-0.17901	0.20642	0.14044
Integrated chlorophyll <i>a</i> ($mg \cdot m^{-2}$)	-0.02758	0.96362	-0.00478	0.10686	-0.16733	-0.17673	-0.00156
SRP (μM)	-0.76253	0.55406	-0.03484	0.11110	0.13650	0.27246	-0.07167
SRSi (μM)	-0.70349	-0.27299	0.60903	0.21513	-0.09815	-0.02718	-0.05486
Nitrate (μM)	-0.95486	0.01496	-0.01550	0.10526	0.15256	-0.07475	0.21871
Geostrophic current speed ($cm \cdot s^{-1}$)	0.71727	0.38354	0.48510	-0.25756	0.18683	0.00652	0.04256
b							
	Eigenvectors						
	PC_1	PC_2	PC_3	PC_4	PC_5	PC_6	PC_7
Temperature ($^{\circ}C$)	0.43391	-0.03232	-0.05334	0.66762	0.52408	-0.23419	-0.18059
Salinity	0.45539	0.02740	0.10441	0.33970	-0.39832	0.51064	0.49614
Integrated chlorophyll <i>a</i> ($mg \cdot m^{-2}$)	-0.01355	0.79749	-0.00609	0.18436	-0.37234	-0.43718	-0.00553
SRP (μM)	-0.37466	0.45854	-0.04439	0.19167	0.30375	0.67402	-0.25318
SRSi (μM)	-0.34565	-0.22593	0.77586	0.37114	-0.21841	-0.06725	-0.19380
Nitrate (μM)	-0.46916	0.01238	-0.01975	0.18159	0.33947	-0.18491	0.77262
Geostrophic current speed ($cm \cdot s^{-1}$)	0.35242	0.31742	0.61798	-0.44434	0.41574	0.01613	0.15034

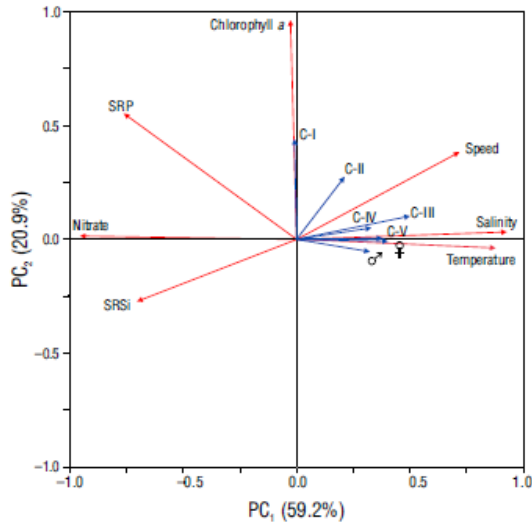


Figure 5. The first 2 components of a principal component analysis showing the relationship between the copepodite stages (C-I to C-V, female, and male; blue arrows) and environmental variables (nitrate, vertically integrated chlorophyll *a*, geostrophic current speed, temperature, salinity [red arrows]). Soluble reactive phosphorus, SRP; soluble reactive silicate, SRSi.

Figura 5. Los 2 primeros componentes de un análisis de componentes principales que muestra la relación entre los estadios de copepoditos (C-I a C-V, hembra y macho; flechas azules) y las variables ambientales (Nitratos, clorofila *a* integrada verticalmente, rapidez de la corriente geostrofica, temperatura y salinidad [flechas rojas]). Fósforo reactivo soluble, SRP; silicato reactivo soluble, SRSi.

in Boca Grande, nutrient-rich water from the upper gulf penetrates into the bay due to the direction of the current (Lavin and Marinone 2003, Bustos-Serrano and Castro-Valdez 2006). This produces 2 maxima of chlorophyll concentration, the first at the center of the bay below 50 m depth and the second at the sill of Boca Grande due to the thermohaline front (Coria-Monter et al. 2017, Durán-Campos et al. 2019).

The distribution of the different development stages of *C. furcatus* showed 2 areas. The first of these was located in the cyclonic gyre, where the temperature of 15 °C is optimal for the development of the C-I stage (Carlotti et al. 2007); this temperature occurred at 20 m depth and, together with a high concentration of chlorophyll *a*, produced the ideal conditions for the reproduction of the species and the survival of the copepodites in stage C-I. The second area corresponds to Boca Grande, with the highest population density of copepodites in all stages, probably because the adults come from the Gulf of California and are introduced into the bay through Boca Grande. Likewise, the topographic feature (sill) can produce an upwelling of nutrients to the surface layers that, combined

DISCUSIÓN

Además de corroborar la existencia de un giro ciclónico, en este estudio se muestra la presencia de un frente termohalino en el área de Boca Grande que coincidió con aquel reportado por Durán-Campos et al. (2019), quienes lo asociaron a la presencia de un dipolo ciclón-anticiclón.

Los resultados de este estudio mostraron que la entrada de agua del golfo de California con valores máximos de velocidad en la parte norte de Boca Grande y el flujo de salida de agua próxima a las islas Espíritu Santo y Roca Partida generaron la circulación ciclónica, lo cual coincide con lo reportado por Coria-Monter et al. (2017), Durán-Campos et al. (2019), Coria-Monter et al. (2020) y Rocha-Díaz et al. (2022). Monreal-Gómez et al. (2001) reportaron que el giro ciclónico en el área de Boca Grande es generado, en parte, por el intercambio de masas de agua con el golfo de California. Es en esta área donde se desarrolla y se presenta el intercambio entre ambas cuencas. En la zona del umbral en Boca Grande se genera el frente termohalino debido al afloramiento de agua ocasionado por el cambio abrupto de profundidad. Además de la presencia del umbral en Boca Grande, agua rica en nutrientes provenientes del alto golfo penetra en la bahía debido a la dirección de la corriente (Lavin y Marinone 2003, Bustos-Serrano y Castro-Valdez 2006). Esta genera 2 máximos en la concentración de clorofila, el primero en el centro de la bahía por debajo de los 50 m de profundidad y el segundo en el umbral de Boca Grande debido al frente termohalino (Coria-Monter et al. 2017, Durán-Campos et al. 2019).

En cuanto a la distribución de los diferentes estadios de desarrollo de *C. furcatus*, se distinguieron 2 áreas. La primera de estas se ubicó en el giro ciclónico, donde la temperatura de 15 °C es óptima para el desarrollo del estadio C-I (Carlotti et al. 2007); esta temperatura se presentó a 20 m de profundidad y, aunado a una alta concentración de clorofila *a*, generó las condiciones idóneas para la reproducción de la especie y la supervivencia de los copepoditos en estadio C-I. La segunda área corresponde a Boca Grande, con la mayor densidad poblacional de copepoditos en todos los estadios, probablemente debido a que los adultos provienen del golfo de California y se introducen a la bahía a través de Boca Grande. Asimismo, el rasgo topográfico (umbral) puede producir un afloramiento de nutrientes a las capas superficiales que, aunado a la temperatura en esta área, favorece el desarrollo de *C. furcatus*; esto concuerda con Trasviña-Castro et al. (2003), quienes reportaron una retención similar a la registrada en este estudio para el monte submarino El Bajo Espíritu Santo, donde observaron una alta diversidad de especies de larvas de peces y zooplancton debido al choque de la corriente de reflujo de la bahía de La Paz en uno de los flancos del monte que perturbó las isotermas e isohalinas y generó un frente termohalino en esa área.

La distribución de los diferentes estadios de *C. furcatus* marca 2 áreas con características poblacionales distintas.

with the temperature in this area, favors the development of *C. furcatus*; this coincides with Trasviña-Castro et al. (2003), who reported a retention similar to that recorded in this study for the El Bajo Espíritu Santo Seamount, where they observed a high diversity of species of fish larvae and zooplankton due to the shock of the ebb current of the Bay of La Paz on one of the flanks of the mountain that disturbed the isotherms and isohalines and produced a thermohaline front in that area.

The distribution of the different stages of *C. furcatus* marks 2 areas with different population characteristics. In the first, which corresponds to the cyclonic gyre in the Alfonso basin, a marked concentric distribution of the different stages of copepodites was observed due to the influence of the gyre. The C-I stage was concentrated mainly at the center of the gyre, since food sources such as diatoms, dinoflagellates, and prasinophytes concentrate there; their abundance is a consequence of the pumping of nutrients and the conditions that are suitable for their development (Saavedra-Rojas 2003, McGillicuddy et al. 2007, Mojica-Ramírez 2008, Coria-Monter et al. 2014). The distribution associated with the presence of a cyclonic gyre for the genus *Centropages* has also been observed in the Ligurian Sea, where the highest abundance of *Centropages typicus* occurred both to the southwest and at the center of a gyre (Molinero and Nival 2004). Pinca and Dallot (1997) associated the distribution of organisms with a high concentration of phytoplankton and the high abundance of copepods with the divergence zone of the gyres that occur in the Mediterranean Sea. The areas within the bay that coincided with the center of the gyre showed the highest density values of copepodites in stage C-I, and in the proximity of the center, the highest population density of adults was observed because the concentrations of both dinoflagellates and diatoms required for quality feeding and reproduction are found in this area (Brand-Schmidt et al. 2009). Because the diet of the genus *Centropages* is dominated by phytoplankton and other protists, the central zone of the gyre shows favorable conditions for the herbivorous diet in the first stages, which later changes to omnivorous and cannibalistic (Gaudy and Thibault-Botha 2007).

The second area, which corresponds to the thermohaline front, according to the distribution and population density of the stages, is a region where the species can obtain the food and temperature required for its ontogenetic development and an ideal site for reproduction. This coincides with what was reported by Durán-Campos et al. (2019), who described the front in Bay of La Paz as the area where phytoplankton fertilization is promoted due to the transport of nutrients from subsurface layers to surface layers. The difference in proportion between females and males is due to the fact that females of the genus *Centropages* require a specific diet and find it mainly in the proximity of the gyre center, where the concentration of dinoflagellates is high. According to van Someren-Gréve et al. (2017), female behavior is to optimize their diet, so they are "passive" partners, whereas males seek

En la primera, que se corresponde con el giro ciclónico en cuenca Alfonso, se observó una marcada distribución concéntrica de los diferentes estadios de copepoditos debido a la influencia del giro. El estadio C-I se concentró principalmente en el centro del giro, ya que en ese lugar se concentran fuentes de alimento como diatomeas, dinoflagelados y prasinofitas, cuya abundancia es consecuencia del bombeo de nutrientes, y las condiciones son adecuadas para llevar a cabo su desarrollo (Saavedra-Rojas 2003, McGillicuddy et al. 2007, Mojica-Ramírez 2008, Coria-Monter et al. 2014). La distribución relacionada con la presencia de un giro ciclónico para el género *Centropages* también se ha observado en el mar de Liguria, donde la mayor abundancia de *Centropages typicus* se presentó tanto al suroeste como en el centro de un giro (Molinero y Nival 2004). Pinca y Dallot (1997) relacionaron la distribución de los organismos con una alta concentración de fitoplancton y la alta abundancia de copépodos con la zona de divergencia de los giros que se presentan en el mar Mediterráneo. Las zonas dentro de la bahía que coincidieron con el centro del giro presentaron los mayores valores de densidad de copepoditos en estadio C-I, y en la proximidad del centro, se presentó la mayor densidad poblacional de adultos, pues es en esta área donde encuentran las concentraciones tanto de dinoflagelados como de diatomeas requeridas para una alimentación y reproducción de calidad (Brand-Schmidt et al. 2009). Debido a que la dieta del género *Centropages* está dominada por fitoplancton y otros protistas, es en la zona del centro del giro donde se presentan las condiciones favorables para la dieta herbívora en los primeros estadios, la cual posteriormente cambia a omnívora y caníbal (Gaudy y Thibault-Botha 2007).

La segunda área, que se corresponde con el frente termohalino, de acuerdo con la distribución y la densidad poblacional de los estadios, es una región donde la especie puede obtener los requerimientos de alimentación y temperatura necesarios para su desarrollo ontogénico, así como un sitio idóneo para su reproducción. Esto coincide con lo reportado por Durán-Campos et al. (2019), quienes describieron al frente en la bahía de La Paz como la zona donde se promueve la fertilización del fitoplancton debido al transporte de nutrientes de capas subsuperficiales a capas superficiales. La diferencia de proporción entre hembras y machos se debe a que las hembras del género *Centropages* requieren una alimentación específica y la encuentran principalmente en la proximidad al centro del giro, donde la concentración de dinoflagelados es alta. De acuerdo con van Someren-Gréve et al. (2017), las hembras optimizan su alimentación, por lo que son parejas "pasivas", mientras que los machos buscan cubrir sus necesidades alimentarias y reproductivas simultáneamente. Estos requerimientos de los machos, aunado a la barrera que genera el frente, favorecen una mayor densidad de éstos en esta área, en contraste con el giro ciclónico en donde la turbulencia generada por el bombeo de Ekman provoca que los machos no atrapen el alimento de manera eficiente y su supervivencia se vea afectada.

to cover their food and reproductive needs simultaneously. These male requirements, together with the barrier created by the front, favor their greater density in this area, in contrast to the cyclonic gyre where the turbulence created by the Ekman pump causes males to catch food inefficiently and affects their survival.

In addition to optimal conditions for feeding, each stage requires specific environmental conditions. Temperature affects each stage differently; in general, *Centropages* requires an optimal temperature range of 10 to 20 °C to fully develop, so temperature is the main environmental variable, apart from salinity, that delimits the distribution of the developmental stages of *C. furcatus* (Smith and Lane 1985, Ianora 1998, Haslband-Lenk et al. 2002, Carlotti et al. 2007), which was corroborated with the PCA. It is important to mention that during this study there were very few copepodites in stage C-II, probably because conditions were inadequate for their survival. According to the life cycle of *C. furcatus*, during the summer season, the nauplius stage molts into C-I (Hernández-Trujillo et al. 2008); in this stage and in stages C-II and C-III feeding habits change from herbivore to omnivore (Carlotti et al. 2007) and, as a consequence, these show the lowest survival, whereas the stages C-IV and C-V prepare for reproduction and egg production that will occur when chlorophyll *a* concentrations are low (Hernández-Trujillo et al. 2008).

The distribution of the different stages of copepodites showed 2 groups, the first mainly in the inner bay, associated with the cyclonic structure, and the second in the Boca Grande area, at the northern limit of the bay, associated with the thermohaline front, which is the ideal site with appropriate characteristics for the development and survival of *C. furcatus* in Bay of La Paz.

The results of this study showed, at the end of spring 2004, in the Bay of La Paz, 2 areas of higher density of *C. furcatus*, one in the cyclonic gyre in the Alfonso basin and the other in the thermohaline front located in the Boca Grande area. The density of the different stages of *C. furcatus* both inside the bay, where a cyclonic gyre was observed, and in Boca Grande, where a thermohaline front occurred, is correlated with temperature. The different stages of copepodites showed a differential distribution in the cyclonic gyre in Bay of La Paz, with the highest concentration of C-I at the center, where low temperature and the maximum concentration of nitrates, phosphates, and chlorophyll *a* occurred; as their development progressed, they were distributed radially towards the periphery. The difference in population density was caused by the presence of different cohorts during this study. Therefore, we can conclude that the area of the front is a reproductive zone for the species that maintains a sustained population density for adults and results in a lower ratio of females to males (2:1). Inside the bay, the progressive decrease in population density is influenced by low temperature, the speed of the gyre, and natural mortality, which produced a greater ratio of females to males (4:1).

Además de las condiciones óptimas para su alimentación, cada estadio requiere de condiciones ambientales específicas. La temperatura afecta de manera distinta en cada estadio; de manera general, *Centropages* requiere de un rango de temperatura óptimo de 10 a 20 °C para que lleve a cabo completamente su desarrollo, por lo que la temperatura es la principal variable ambiental, a parte de la salinidad, que delimita la distribución de las etapas de desarrollo de *C. furcatus* (Smith y Lane 1985, Ianora 1998, Haslband-Lenk et al. 2002, Carlotti et al. 2007), como se corroboró con el análisis de componentes principales. Es importante mencionar que durante este estudio hubo muy pocos copepoditos en estadio C-II, probablemente debido a que no hubo condiciones adecuadas para su supervivencia. Según el ciclo de vida de *C. furcatus*, durante la época de verano, el estadio nauplio recién eclosiona a C-I (Hernández-Trujillo et al. 2008); tanto en este estadio como en los estadios C-II y C-III se presenta el cambio en su hábito alimenticio de herbívoro a omnívoro (Carlotti et al. 2007) y, como consecuencia, se tiene la menor supervivencia de estos, mientras que los estadios C-IV y C-V se preparan para la reproducción y la producción de huevos que se dará cuando las concentraciones de clorofila *a* sean bajas (Hernández-Trujillo et al. 2008).

En la distribución de los diferentes estadios de copepoditos se observaron 2 grupos, el primero principalmente en el interior de la bahía, asociado a la estructura ciclónica, y el segundo en el área de Boca Grande, en el límite norte de la bahía, asociado al frente termohalino, que es el sitio ideal con las características adecuadas para el desarrollo y la supervivencia de *C. furcatus* en la bahía de La Paz.

De los resultados de este estudio, a finales de la primavera de 2004, en la bahía de La Paz se observaron 2 áreas de mayor densidad de *C. furcatus*, una en el giro ciclónico en cuenca Alfonso y la otra en el frente termohalino localizado en el área de Boca Grande. La densidad de los diferentes estadios de *C. furcatus* tanto en el interior de la bahía, donde se observó un giro ciclónico, como en Boca Grande, donde se presentó un frente termohalino, está correlacionada con la temperatura. Los diferentes estadios de copepoditos presentaron una distribución diferencial en el giro ciclónico en la bahía de La Paz, con mayor concentración de C-I en el centro, donde se presentó baja temperatura y la máxima concentración de nitratos, fosfatos y clorofila *a*; conforme avanzó su desarrollo, se distribuyeron de forma radial hacia la periferia. La diferencia de densidad poblacional se debió a que se presentaron diferentes cohortes durante la realización de este estudio. Por tanto, podemos concluir que el área del frente es una zona reproductiva de la especie que mantiene una densidad poblacional sostenida para los adultos y tiene como resultado una menor proporción de hembras a machos (2:1). En el interior de la bahía la disminución progresiva de la densidad poblacional esta influenciada por la baja temperatura, la velocidad del giro y la mortalidad natural, lo que generó una mayor proporción de hembras a machos (4:1).

ACKNOWLEDGMENTS

The research was funded by institutional projects (144-145) of the Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, National Autonomous University of Mexico (UNAM). Ship time for the PALEO-XII research cruise aboard the R/V *El Puma* was funded by UNAM. EMR benefited from a scholarship from the Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT, Mexico) during his PhD studies. We thank the participants in the cruise and the crew of the R/V *El Puma*. We thank Sergio Castillo-Sandoval for his support in determining nutrients in the laboratory, Margarito Álvarez-Rubio for his support in statistics, and Jorge Castro-Sánchez for improving the figures. We thank the journal *Estuarine, Coastal and Shelf Science* for allowing the use of Figure 3d, e, f.

English translation by Claudia Michel-Villalobos.

REFERENCES

- Aceves-Medina G, Esqueda-Escárcega GM, Pacheco-Chávez R, Zárate-Villafranco A, Hernández-Alonso JR, Hernández-Trujillo S. 2007. Cambios diarios en la composición y abundancia de copépodos planctónicos al sur de la Bahía de La Paz (Octubre 2002) = Daily changes on the composition and abundance of planktonic copepods in southern Bahía de La Paz, México (October 2002). *Hydrobiológica*. 17(2):185-188. <https://hidrobiologica.izt.uam.mx/index.php/revHidro/article/view/990>.
- Anderson LA, Robinson AR. 2001. Physical and biological modeling in the Gulf Stream region. Part II. Physical and biological processes. *Deep-Sea Res Pt I*. 48(5):1139-1168. [https://doi.org/10.1016/S0967-0637\(00\)00092-3](https://doi.org/10.1016/S0967-0637(00)00092-3)
- Batten SD, Walne AW. 2011. Variability in northwards extension of warm water copepods in the NE Pacific. *J Plankton Res*. 33(11):1643-1653. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbr065>
- Brand-Schmidt CJ, Pacheco-Chávez R, Carreón-Palau L, del Ángel-Rodríguez JA, Hernández-Trujillo S. 2009. Effect of diatom and dinoflagellate diets on egg production and ingestion rate of *Centropages furcatus* (Copepoda:Calanoida) from a subtropical bay (Bahía de La Paz, Gulf of California). *CICIMAR Oceanides*. 24(2):71-83; accessed 08 mar 2023. <http://repositoriodigital.ipn.mx/handle/123456789/13293>
- Bustos-Serrano H, Castro-Valdez R. 2006. Flux of nutrients in the Gulf of California: Geostrophic approach. *Mar Chem*. 99(1-4):210-219. <https://doi.org/10.1016/j.marchem.2005.09.012>
- Calbet A, Carlotto F, Gaudy R. 2007. The feeding ecology of the copepod *Centropages typicus* (Köyer). *Prog Oceanogr*. 72(2-3):137-150. <https://doi.org/10.1016/j.pcean.2007.01.003>
- Carlotto F, Bonnet D, Halsband-Lenk C. 2007. Development and growth rates of *Centropages typicus*. *Prog Oceanogr*. 72(2-3):164-194. <https://doi.org/10.1016/j.pcean.2007.01.011>
- Conover RJ, Corner EDS. 1968. Respiration and nitrogen excretion by some marine zooplankton in relation to their life cycles. *J Mar Biol Assoc UK*. 48(1):49-75. <https://doi.org/10.1017/S0025315400032410>
- Coria-Monter E, Monreal-Gómez MA, Salas-de-León DA, Aldeco-Ramírez J, Merino-Ibarra M. 2014. Differential distribution of diatoms and dinoflagellates in a cyclonic eddy confined in the Bay of La Paz, Gulf of California. *J Geophys Res: Oceans*. 119(9):6258-6268. <https://doi.org/10.1002/2014JC009916>
- Coria-Monter E, Monreal-Gómez MA, Salas de León DA, Durán-Campos E. 2020. Zooplankton abundance during summer in the Bay of La Paz (southwestern Gulf of California, Mexico). *Lat Am J Aquat Res*. 48(5):794-805. <http://doi.org/10.3856/vol48-issue5-fulltext-2515>
- Coria-Monter E, Monreal-Gómez MA, Salas de León DA, Durán-Campos E, Merino-Ibarra M. 2017. Wind driven nutrient and subsurface chlorophyll-*a* enhancement in the Bay of La Paz, Gulf of California. *Estuar Coast Shelf Sci*. 196:290-300. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2017.07.010>
- Cruz-Hernández J, Sánchez-Velasco L, Godínez VM, Beier E, Palomares-García R, Barton ED, Santamaria-del-Ángel E. 2018. Vertical distribution of calanoid copepods in a mature cyclonic eddy in the Gulf of California. *Crustaceana*. 91(1):63-84. <https://doi.org/10.1163/15685403-00003751>
- Durán-Campos E, Monreal-Gómez MA, Salas-de-León DA, Coria-Monter E. 2019. Impact of a dipole on the phytoplankton community in a semi-enclosed basin of the southern Gulf of California, Mexico. *Oceanologia*. 61(3):331-340. <https://doi.org/10.1016/j.oceano.2019.01.004>
- Durán-Campos E, Salas-de-León DA, Monreal-Gómez MA, Aldeco-Ramírez J, Coria-Monter E. 2015. Differential zooplankton aggregation due to relative vorticity in a semi-enclosed bay. *Estuar Coast Shelf Sci*. 164:10-18. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2015.06.030>
- Dussart BH, Defaye D. 2001. Introduction to the copepoda. In: Dumont HJF (ed.), *Guides to the identification of the microinvertebrates of the continental waters of the world*. Vol. 16, 2nd ed. Leiden (Netherlands): Backhuys Publishers. 344 p.
- Eden BR, Steinberg DK, Goldthwait SA, McGillicuddy DJ Jr. 2009. Zooplankton community structure in a cyclonic and mode-water eddy in the Sargasso Sea. *Deep-Sea Res Pt I*. 56(10):1757-1776. <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2009.05.005>
- Fofonoff NP, Millard RC. 1983. Algorithms for computation of fundamental properties of seawater, UNESCO Technical



- Papers in Marine Sciences. Paris (France): UNESCO. 53 p. Paper No.: 44.
<https://doi.org/10.25607/OBP-1450>
- García-Mirafuentes S. 2010. Análisis de las características del giro ciclónico de la Bahía de La Paz [MSc thesis]. [Mexico City (Mexico)]: Universidad Nacional Autónoma de México. 86 p.
- Gaudy R, Thibault-Botha D. 2007. Metabolism of *Centropages* species in the Mediterranean Sea and the North Atlantic Ocean. *Prog Oceanogr.* 72(2-3):151-163.
<https://doi.org/10.1016/j.pocean.2007.01.005>
- Grasshoff K, Kremling K, Ehrhardt M. 1999. *Methods of Seawater Analysis*. 3rd ed. Weinheim (Germany): Wiley-VCH Verlag GmbH. 600 p.
<https://doi.org/10.1002/9783527613984>
- Hales B, Hebert D, Marra J. 2009. Turbulent supply of nutrients to phytoplankton at the New England shelf break front. *J Geophys Res.* 114(C5):C05010.
<https://doi.org/10.1029/2008JC005011>
- Halsband-Lenk C, Carlotti F, Greve W. 2004. Life-history strategies of calanoid congeners under two different climate regimes: a comparison. *ICES J Mar Sci.* 61(4):709-720.
<https://doi.org/10.1016/j.icesjms.2004.03.020>
- Halsband-Lenk C, Hirche HJ, Carlotti F. 2002. Temperature impact on reproduction and development of congener copepod populations. *J Exp Mar Biol Ecol.* 271(2):121-153.
[https://doi.org/10.1016/S0022-0981\(02\)00025-4](https://doi.org/10.1016/S0022-0981(02)00025-4)
- Hernández-Trujillo S, Esqueda Escárcega GM. 2016. Tasa de producción de huevos de copépodos del Pacífico central mexicano = Copepod egg production rate in pelagic copepods in the Mexican Central Pacific. *CICIMAR Oceanides.* 31(1):1-6.
<http://doi.org/10.37543/oceanides.v31i1.154>
- Hernández-Trujillo S, Zárate-Villafranco A, Pacheco-Chávez R, Esqueda-Escárcega G, Hernández-Alfonso JR, Aceves-Medina G. 2008. Variación estacional de la producción de huevos del copépodo calanóideo *Centropages furcatus* (Dana, 1852) en la Bahía de La Paz, México = Seasonal variability of egg production rates of calanoid copepod *Centropages furcatus* (Dana, 1852) in Bahía de La Paz, Mexico. *Hidrobiológica.* 18(supl. 1):61-67; accessed 15 mar 2023. http://www.scielo.org.mx/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0188-88972008000400010&lng=es&nrm=iso
- Ianora A. 1998. Copepod life history traits in subtemperate regions. *J Mar Syst.* 15(1-4):337-349.
[https://doi.org/10.1016/S0924-7963\(97\)00085-7](https://doi.org/10.1016/S0924-7963(97)00085-7)
- Kiefer DA, Chamberlin WS Booth CR. 1989. Natural fluorescence of chlorophyll-*a*: Relationship to photosynthesis and chlorophyll concentration in the western South Pacific gyre. *Limnol Oceanogr.* 34(5):868-881.
<https://doi.org/10.4319/lo.1989.34.5.0868>
- Kirkwood DS. 1994. *SanPlus Segmented Flow Analyzer and its Applications Seawater Analysis*. Amsterdam (Netherlands): Skalar. 51 p.
- Lavaniegos BE, Heckel G, Ladrón de Guevara P. 2012. Seasonal variability of copepods and cladocerans in Bahía de los Ángeles (Gulf of California) and importance of *Acartia clausi* as food for whale sharks = Variabilidad estacional de copépodos y cladóceros de bahía de los Ángeles (golfo de California) e importancia de *Acartia clausi* como alimento del tiburón ballena. *Cienc Mar.* 38(1A):11-30.
<https://doi.org/10.7773/cm.v38i1A.2017>
- Lavin MF, Marinone SG. 2003. An overview of the physical oceanography of the Gulf of California. In: Velasco Fuentes OU, Sheimbaum J, Ochoa J (eds.), *Nonlinear Processes in Geophysical Fluid Dynamics*. Netherlands: Springer. 376 p.
https://doi.org/10.1007/978-94-010-0074-1_11
- Llinás L, Pickart RS, Mathis JT, Smith SL. 2009. Zooplankton inside an Arctic Ocean cold-core eddy: Probable origin and fate. *Deep-Sea Res Pt II.* 56(17):1290-1304.
<https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2008.10.020>
- López-Ibarra GA. 2008. Estructura trófica de los copépodos pelágicos en el Océano Pacífico Oriental Tropical [dissertation]. [La Paz (BCS)]: CICIMAR-IPN; accessed 06 mar 2023. 92 p.
<http://repositoriodigital.ipn.mx/handle/123456789/14274>
- Mahadevan A. 2016. The impact of submesoscale physics on primary productivity of plankton. *Annu Rev Mar Sci.* 8:161-184.
<http://doi.org/10.1146/annurev-marine-010814-015912>
- Mauchline J. 1998. *The biology of Calanoid Copepods*. 1st ed. San Diego (California, USA): Academic Press. 710 p.
- McGillicuddy DJ, Anderson LA, Bates NR, Bibby T, Buesseler KO, Carlson CA, Davis CS, Ewart C, Falkowski PG, Goldthwait SA, et al. 2007. Eddy/wind interactions stimulate extraordinary mid-ocean plankton blooms. *Science.* 316(5827):1021-1026.
<https://doi.org/10.1126/science.1136256>
- McGillicuddy DJ Jr. 2016. Mechanisms of physical-biological-biogeochemical interaction at the oceanic mesoscale. *Ann Rev Mar Sci.* 8:125-159.
<https://doi.org/10.1146/annurev-marine-010814-015606>
- Mojica-Ramírez E. 2008. Estructura del zooplancton de la Bahía de La Paz, B.C.S. y su relación con la hidrografía durante el verano del 2004 [MSc thesis]. [Mexico City (Mexico)]: Universidad Nacional Autónoma de México. 74 p.
- Moliner JC, Nival P. 2004. Spatial distribution of the copepod *Centropages typicus* in Ligurian Sea (NW Mediterranean). Role of surface currents estimated by Topex-Poseidon altimetry. *C R Biol.* 327(12):1103-1111.
<https://doi.org/10.1016/j.crv.2004.09.004>
- Monreal-Gómez MA, Molina-Cruz A, Salas-de-León DA. 2001. Water masses and cyclonic circulation in Bay of La Paz, Gulf of California, during June 1998. *J Mar Syst.* 30(3-4):305-315.
[https://doi.org/10.1016/S0924-7963\(01\)00064-1](https://doi.org/10.1016/S0924-7963(01)00064-1)
- Palomares RE, Suarez-Morales E, Hernández-Trujillo S. 1998. Catálogo de los copépodos (crustacea) pelágicos del Pacífico Mexicano. La Paz (Baja California): El Colegio de la Frontera Sur. 352 p.
- Palomares-García RA, Martínez-López A, de Silva-Dávila R. 2003. Winter egg production for four calanoid copepod species in Bahía de La Paz, México. In: Hendrickx ME (ed.), *Contributions to the Study of the Pacific Crustaceans 2*. Mexico: Universidad Nacional Autónoma de México. 303 p.
- Pinca S, Dallot S. 1997. Zooplankton community structure in the Western Mediterranean sea related to mesoscale hydrodynamics. *Hydrobiologia.* 356(1-3):127-142.
<https://doi.org/10.1023/A:1003151609682>
- Pond S, Pickard GL. 1995. *Introductory Dynamical Oceanography*. 2nd ed. Oxford: Butterworth-Heinemann. 329 p.
- Rocha-Díaz FA, Monreal-Gómez MA, Coria-Monter E, Salas-de-León DA, Durán-Campos E. 2022. Seasonal variability in copepod biomass in a cyclonic eddy in the Bay of La Paz, southern Gulf of California, Mexico = Variabilidad estacional de la biomasa de copépodos en un vórtice ciclónico en la bahía de la Paz, sur del golfo de California, México. *Cienc Mar.* 48:e3167.
<https://doi.org/10.7773/cm.y2022.3167>
- Saavedra-Rojas NC. 2003. Estructura hidrográfica, nutrientes y pigmentos fotosintéticos de la Bahía de La Paz, Golfo de California, en febrero y noviembre del 2000 [MSc thesis]. [Mexico City (Mexico)]: Universidad Nacional Autónoma de México. 79 p.
- Sánchez-Velasco L, Beier E, Avalos-García C, Lavin MF. 2006. Larval fish assemblages and geostrophic circulation in Bahía de La Paz and the surrounding southwestern region of the Gulf of California. *J Plankton Res.* 28(2):1081-1098.
<https://doi.org/10.1093/plankt/fbl040>



- Smith RJ. 1999. Statistics of sexual size dimorphism. *J Hum Evol.* 36(4):423-458.
<https://doi.org/10.1006/jhev.1998.0281>
- Smith SL, Lane PVZ. 1985. Laboratory studies of the marine copepod *Centropages typicus*: egg production and development rates. *Mar Biol.* 85:153-162.
<https://doi.org/10.1007/BF00397434>
- Trasviña-Castro A, Gutierrez de Velasco G, Valle-Levinson A, González-Armas R, Muhlia A, Cosío MA. 2003. Hydrographic observations of the flow in the vicinity of a shallow seamount top in the Gulf of California. *Estuar Coast Shelf Sci.* 57(1-2):149-162.
[https://doi.org/10.1016/S0272-7714\(02\)00338-4](https://doi.org/10.1016/S0272-7714(02)00338-4)
- Van Someren-Gréve H, Almeda R, Lindegren M, Kiørboe T. 2017. Gender-specific feeding rates in planktonic copepods with different feeding behavior. *J Plankton Res.* 39(4):631-644.
<https://doi.org/10.1093/plankt/fbx033>
- Vidya PJ, Kumar SP. 2013. Role of mesoscale eddies on the variability of biogenic flux in the northern and central Bay of Bengal. *J Geophys Res: Oceans.* 118(10):5760-5771.
<https://doi.org/10.1002/JGRC.20423>