



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA  
DE MÉXICO**

---

---

**FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA**

**ABUNDANCIA DE COPÉPODOS (CRUSTACEA:  
CALANOIDA, CYCLOPOIDA) Y SU RELACIÓN CON  
LA DINÁMICA OCEANOGRÁFICA EN LA BAHÍA DE  
LA PAZ, GOLFO DE CALIFORNIA**

**T E S I S**

**QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:**

**B I Ó L O G O**

**P R E S E N T A :**

**Franco Antonio Rocha Díaz**

**DIRECTOR DE TESIS:  
Dr. Erik Coria Monter**



Los Reyes Iztacala, Tlalnepantla, Estado de México, 2018



Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



**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.

**Presidente:** Dr. Diego de Jesús Chaparro Herrera

**Vocal:** Dr. Luis Alberto Oseguera Pérez

**Secretario:** Dr. Erik Coria Monter

**Suplente:** Dra. María Adela Monreal Gómez

**Suplente:** Dra. Rocío Fernández

*"Nuestra lealtad debe ser para las especies y el planeta. Nuestra obligación de sobrevivir no es solo para nosotros mismos sino también para ese cosmos, antiguo y vasto, del cual derivamos".*

*- Carl Sagan.*

## Dedicatorias

Este trabajo de tesis está dedicado a mis padres, la Sgto. 1/o A.M.G. Sonia Díaz Frías y el Cap. 2/o A.M.G. Ignacio Rocha Linares. Padres, les agradezco desde lo más profundo de mi corazón todo lo que han hecho por mí; por criarme, cuidarme, educarme, financiarme y darme el amor y disciplina necesarios para poder llegar hasta donde estoy ahora. Ustedes son mi pilar y mi motor de avance, espero estén orgullosos de mí tanto como siempre lo he estado de ustedes. Mi camino que recorreré es incierto, pero en cada paso que dé, ustedes estarán siempre ahí, porque los quiero. Gracias por partirse el alma día a día para que en casa nunca nos faltara nada, gracias por quitarse los lujos para darme a mi hermana y a mí lo que nos hacía falta. ¡Los amo!

También le dedico este trabajo a la próxima C.D. Carolina Castillo Baltazar. Caro, no sé qué hice en mi vida pasada, pero haber tenido la fortuna de conocer a una mujer como tú hace 9 años fue algo sencillamente maravilloso. Gracias por ser mi compañera de viaje, es para mí un gusto y un honor que seas tú y solo tú. Espero tener la dicha de tenerte a mi lado mucho tiempo más, y si no lo fuera así, que se plasme en mí una sonrisa al recordar la inmensa felicidad que nuestra relación me provocó. No lo olvides, este camino forjado es de los dos, yo también estoy para ti, con mi vida.

Por último (pero no menos importante), le dedico este trabajo a mis amigos que conocí durante la carrera en la FES Iztacala. Amigas, amigos, gracias por todo el tiempo que compartimos durante esta grandiosa aventura. Gracias por sus enseñanzas, risas, tristezas, enojos, prácticas de campo y por sus valiosas amistades. Sin el apoyo de ustedes y su cobijo, yo no sería hoy quien soy.

Una dedicatoria muy especial a Alma Castillo Baltazar, una mujer que me ha demostrado que tiene una fuerza de voluntad tremenda antes cualquier adversidad. Tú has sido una gran fuente de inspiración para mí. ¡Tu lucha es mi lucha!

## Agradecimientos

El muestreo y obtención de los datos provienen de la campaña DIPAL-III realizada a bordo del buque oceanográfico "El Puma" de la UNAM. El financiamiento para el tiempo de barco para realización de esta campaña fue cubierto por la Universidad Nacional Autónoma de México.

Mi más sincero agradecimiento a la Dra. María Adela Monreal Gómez y al Dr. David Alberto Salas de León por el acceso a los datos hidrográficos y las muestras de zooplancton; así como por brindarme un espacio en sus laboratorios.

A Sergio Castillo Sandoval por el apoyo en la realización de algunos análisis en el laboratorio.

Al Dr. Erik Coria Monter, por sus enseñanzas, por su paciencia y por cobijarme durante mi estancia en el Instituto de Ciencias del Mar y Limnología. Doctor, le agradezco todo el tiempo que invirtió en mí, su dedicación hacia mi bienestar y aprendizaje es algo que nunca voy a olvidar; así como nuestra lucha para que pudiera ingresar al posgrado. Todo logro académico obtenido y por obtener será gracias a usted.

A la Dra. Elizabeth J. Durán Campos, por sus enseñanzas y dedicación hacia mi aprendizaje durante mi estancia en el Instituto. Doctora, usted fue para mí como mi tutora de tesis; al igual que el Dr. Erik, usted siempre estuvo ahí para apoyarme en todo momento, tanto en la teoría como en la experimentación. Espero seguir trabajando con usted durante mucho tiempo más.

Al equipo de Doctores y estudiantes de los laboratorios de Oceanografía Física y Procesos Oceánicos del ICML. Gracias a todos ustedes por brindarme un espacio de trabajo adecuado para mi crecimiento académico, así como su simpatía y amistad.

Mi más grande agradecimiento a la Dra. Rocío Fernández, al Dr. Diego de Jesús Chaparro Herrera y al Dr. Luis Alberto Oseguera Pérez por sus guías y enseñanzas durante la realización de este trabajo de tesis.

Por último, un agradecimiento eterno a la Facultad de Estudios Superiores Iztacala de la UNAM, espacio que me brindó la mejor educación que pude recibir de este país. Prometo defenderla y retribuirle un poco de lo que ella y todo su personal han hecho por mí.

<b>Contenido</b>	
Dedicatorias.....	3
Agradecimientos.....	4
Resumen .....	6
Abstract .....	7
Introducción .....	8
Marco teórico.....	9
Tamaño .....	10
Tagmosis.....	10
Ojo nauplius .....	11
Reproducción y ciclo de vida .....	11
Clases de talla.....	12
Distribución vertical y horizontal .....	14
Procesos hidrodinámicos que regulan la distribución en el océano .....	14
Antecedentes.....	15
Objetivos.....	19
Hipótesis.....	19
Área de estudio .....	19
Materiales y métodos .....	21
Hidrografía .....	21
Biología (muestreo de zooplancton) .....	22
Laboratorio .....	22
Imágenes satelitales .....	23
Análisis estadístico.....	23
Resultados.....	24
Masas de agua.....	24
Distribución horizontal de temperatura (°C), salinidad y densidad (kg/m <sup>3</sup> ) .....	25
Patrón de corrientes geostróficas .....	29
Zooplancton .....	31
Análisis estadístico.....	34
Discusión .....	36
Conclusiones .....	40
Referencias .....	41

## Resumen

El presente trabajo evalúa el papel del forzamiento físico en la distribución de copépodos (Crustacea: Calanoida, Cyclopoida) en la Bahía de La Paz, Golfo de California, durante el verano de 2009. Información hidrográfica de alta resolución y muestras de zooplancton fueron colectadas a bordo del B/O El Puma de la UNAM. Los resultados mostraron la presencia de un vórtice ciclónico de mesoescala con un diámetro de ~30 km y velocidades que alcanzaron  $50 \text{ cm s}^{-1}$ . La abundancia de copépodos mostró diferencias para cada grupo. La abundancia de calanoides fue de 95 a  $1,019 \text{ ind } 100 \text{ m}^{-3}$ , los cyclopoides de 208 a  $1,082 \text{ ind } 100 \text{ m}^{-3}$ , mientras que la abundancia de copepoditos varió de 420 a  $11,800 \text{ ind } 100 \text{ m}^{-3}$ . Su distribución horizontal mostró patrones de variabilidad en el campo del vórtice. Los calanoides mostraron abundancias relativamente elevadas en las estaciones próximas al centro del vórtice, los cyclopoides presentaron abundancias máximas en las estaciones de la periferia, mientras que los copepoditos mostraron una abundancia máxima en las estaciones cercanas al Golfo de California. Un análisis de correspondencia canónica mostró la dependencia de los copépodos con las variables ambientales. Los resultados mostraron una clara relación de los grupos de copépodos analizados con la presencia del vórtice ciclónico y sus efectos sobre las características hidrográficas; posiblemente, como resultado de diversos procesos adicionales, como las interacciones intra e interespecíficas, la dinámica poblacional y los hábitos de alimentación de cada grupo.

Palabras clave: vórtices, copépodos, Bahía de La Paz, Golfo de California

## Abstract

Based on in situ observations, we assessed the effects of physical forcing on copepod groups in the Bay of La Paz, Gulf of California, during summer 2009. We collected high-resolution hydrographic records for conductivity, temperature and depth and performed oblique zooplankton hauls during a multidisciplinary research cruise. The results showed the presence of a mesoscale cyclonic eddy with a diameter of ~30 km and velocities reaching  $50 \text{ cm s}^{-1}$ . Copepod abundances showed differences for each group. Calanoid abundances ranged from 95 to 1,019 ind  $100 \text{ m}^{-3}$ , cyclopoids ranged from 208 to 1,082 ind  $100 \text{ m}^{-3}$  and abundance of all copepodite stages ranged from 420 to 11,800 ind  $100 \text{ m}^{-3}$ . Their horizontal distributions showed interesting patterns of variability into the eddy field. The calanoids showed high relative abundances at stations close to the center of the eddy. The cyclopoids had maximum abundances at peripheral stations, while all copepodite stages had maximum abundances at stations close to Boca Grande. A canonical correspondence analysis showed dependence with environmental variables. We found that copepod groups showed a clear dependence with the presence of the cyclonic eddy through and its effects on hydrographic conditions; possibly, as result of several additional processes, such as ecological interactions, population dynamics as well as feeding habits were also impacted.

Keywords: copepods, mesoscale cyclonic eddy, Bay of La Paz, Gulf of California.

## Introducción

Los copépodos constituyen la subclase más numerosa de crustáceos marinos, con más de 5000 especies descritas. Son generalmente planctónicos y representan un eslabón fundamental en la cadena trófica marina y en el proceso de transferencia de carbono en la columna de agua, conocido como bomba biológica o bomba de Carbono (Lalli y Parsons, 2006).

En el océano, los copépodos están representados principalmente por tres órdenes: Calanoida, Cyclopoida y Harpacticoida. Su clasificación está basada fundamentalmente por su anatomía externa. El cuerpo está usualmente integrado por tres regiones: la cabeza o céfalo, con seis segmentos fusionados; el tórax, con nueve segmentos; y el abdomen, este último desprovisto de apéndices. La cabeza y el tórax constituyen la parte anterior denominada cefalotórax o cefalosoma, en cuya superficie ventral se encuentran cinco pares de apéndices torácicos. En la región anterior de la cabeza puede haber lentes oculares dorsales y ventrales, una cresta y un rostro (Boltovskoy, 1999).

A pesar de que los copépodos han desarrollado diversas estrategias de movimiento en la columna de agua, numerosos estudios señalan el hecho de que la distribución, composición y abundancia de estos organismos en el océano depende, en gran medida, de la presencia de diversos procesos hidrodinámicos que se presentan en la columna de agua en diferentes escalas espacio-temporales y que se vinculan a su vez, con el transporte de energía y el abastecimiento de nutrimentos tales como ondas internas, frentes, surgencias y vórtices (Mann y Lazier, 2006). El estudio de la distribución de los copépodos y su relación con lo anterior resulta importante para conocer e identificar patrones espacio-temporales, lo que permitirá detectar zonas y épocas ricas en plancton y, en consecuencia, inferir estrategias para un mejor aprovechamiento de los recursos marinos.

Diversos estudios han analizado el patrón de circulación dentro de la Bahía de La Paz y a la fecha se ha tratado de integrar la información del ambiente físico y las respuestas biológicas dentro de la misma. Monreal-Gómez et al. (2001), analizaron la circulación baroclínica en la bahía, la cual fue dominada por la presencia de un vórtice ciclónico con influencia en los primeros 150 m de profundidad. Entre los estudios sobre el efecto del vórtice en la distribución de organismos planctónicos, destaca el de Sánchez-Velasco et al. (2006), quienes reportaron que la presencia del vórtice ciclónico conecta al Golfo de California con la bahía y origina que organismos que se distribuyen sobre la región sur del golfo, se encuentren en el interior de la bahía y viceversa. Recientemente se ha observado una distribución diferencial del fitoplancton asociada al vórtice ciclónico de la Bahía de La Paz, de manera que el centro estuvo dominado por dinoflagelados, mientras que la periferia

estuvo dominada por diatomeas, lo cual fue asociado con diferentes procesos que incluyen: 1) el bombeo de nutrientes por parte del vórtice que fertiliza la zona eufótica 2) el sistema natatorio por parte de algunos dinoflagelados, en contraste con la poca o nula movilidad de las diatomeas y 3) el pastoreo por parte de algunos dinoflagelados (Coria-Monter et al., 2014). También, se ha observado que la presencia de este vórtice ciclónico retiene una composición marcadamente diferente de los grupos funcionales del zooplancton, desde el centro a su periferia, lo que muestra un patrón de cambios progresivos relacionados con diversos mecanismos que incluyen: 1) los hábitos alimentarios de cada grupo, el zooplancton herbívoro responde a la elevada abundancia de dinoflagelados, mientras que el omnívoro a la gran abundancia de diatomeas y 2) los mecanismos de movilidad por parte del zooplancton asegura su migración hacia regiones con alimento abundante (Durán-Campos et al., 2015).

## Marco teórico

Los copépodos (Reino Animalia, Phylum Arthropoda, Subphylum Crustacea, Clase Hexanauplia, Subclase Copepoda) son pequeños crustáceos que conforman, en gran medida, el zooplancton de los océanos del planeta, con alrededor de 11,500 especies descritas (Medellín y Navas, 2010). Dos de los órdenes que destacan dentro de la subclase Copepoda, por su abundancia, son los Calanoides y Cyclopoides.

Su morfología es variable, debido a las diversas modificaciones de las especies y sus hábitos, como algunas parásitas y otras que no lo son, lo cual hace de su clasificación taxonómica una tarea compleja. Pese a ello, estos organismos presentan características propias del grupo (Barrientos y Abelló, 2004).

Entre los caracteres considerados como diagnosis, destaca el esclerito intercoxal, el cual une dos apéndices natatorios y permite que se desplacen de manera sincrónica. También presentan un cefalosoma armado e integrado a la región anterior del tronco (en los maxilípedos). Sus antenas son unirrámeas multisegmentadas, rondando entre los 8 y 27 segmentos. Además, las hembras presentan sacos ovígeros que son perfectamente apreciables y útiles para su identificación taxonómica entre formas parasitarias de las que no lo son (Boxshall y Jaume, 2000).

## Tamaño

Los copépodos son organismos de talla pequeña que oscilan entre los 0.2 y 5mm (algunas incluso alcanzan los 28 mm). Sin embargo, se han documentado algunas especies parásitas de hasta 25 cm de longitud (Barrientos y Abelló, 2004).

## Tagmosis

Los copépodos tienen un cuerpo dividido en prosoma (cefalosoma), urosoma y telson, división típica en los crustáceos. La división del cuerpo y su notoriedad varía dependiendo el orden del organismo, pero usualmente recae en el somito torácico que deriva en el cuarto y quinto par de apéndices. Esto indica que los somitos del primero al quinto son torácicos y los demás abdominales (cantidad restante de somitos abdominales varía dependiendo el orden) (Miracle, 2015).

En el cefalosoma se hallan cinco somitos cefálicos. Éstos portan, del primero al quinto, de un par de anténulas, antenas, mandíbulas, maxílulas y maxilas (en algunos órdenes hay un sexto: el maxilípodo). En conjunto, también es conocido como cefalotórax. La fusión de los tegmitos de los somitos forma el escudo cefálico, el cual simula un rostro en su región anterior (Figura 1) (Barrientos y Abelló, 2004).

Las anténulas son unirrámeas multisegmentadas, mismas que varían entre los 8 y 27 segmentos, siendo el orden Calanoida los que presentan el mayor número de segmentos (Figura 1) (Fernández, 2015).

Los somitos consiguientes (del segundo al quinto o sexto) se denominan somitos pedígeros. Cada uno de ellos tiene un par de apéndices natatorios birrámeos especializados para la locomoción en la columna de agua. Cada somito cuenta con un tergito dorsal, dos pleuras laterales y un esternito ventral. Estos apéndices no se presentan en el orden Calanoida (Gymnoplea) (Fernández, 2015).

El último somito pedígero se le denomina somito genital, el cual contiene los orificios genitales, ocultos por un opérculo genital del cual se genera el sexto par de patas, mismo par que está muy modificado para llevar a cabo funciones reproductivas (Figura 1) (Barrientos y Abelló, 2004).

El telson representa el último segmento, el cual posee una o dos ramas caudales, mismas que portan en su zona media el opérculo anal. La diferenciación en una o dos ramas caudales es un punto de partida para la clasificación taxonómica de los individuos (Walter y Boxshall, 2014).

## Ojo nauplius

El ojo nauplius o naupliar es una característica diacrítica del orden Cyclopoida, éste está compuesto de tres ocelos yuxtapuestos. Tienen una función crítica para la depredación y para cortejos. En algunas especies el ojo naupliar puede volverse muy complejo, sobre todo porque éste puede tener una superficie reflectante y una profusión de los lentes (Figura 1) (Barrientos y Abelló, 2004 y Miracle, 2015).

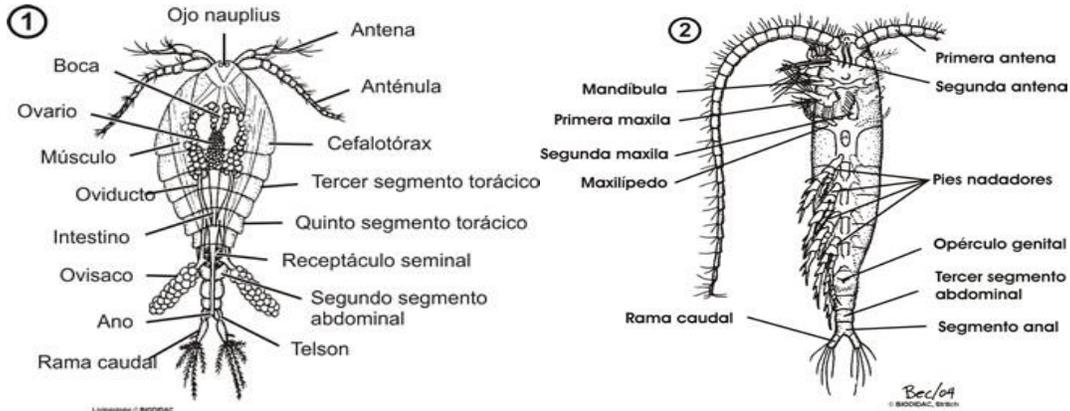


Figura 1. 1) Morfología dorsal de un Cyclopoideo y 2) morfología ventral de un Calanoideo. Figura obtenida de BIODIDAC.

## Reproducción y ciclo de vida

Los copépodos son unisexuales. No se presenta cópula, pero si hay apareamiento por espermatóforo que el macho coloca en la hembra a través de un rápido contacto en los poros genitales. El desarrollo ontogenético es anamórfico (Barrientos y Abelló, 2004).

El ciclo de vida de los copépodos consta de la fase naupliar, copepodito y adulto. El estadio naupliar está conformado de 6 estadios en los cuales su cuerpo es ovalado y sin segmentos, además de tener solo 3 pares de apéndices. La diferenciación entre los 6 estadios naupliar depende del desarrollo de los apéndices y la formación de “muñuelos” que derivarán en los maxilípedos, maxilas y maxílulas. La fase copepodito posee cinco estadios en los que el organismo tiene el cuerpo segmentado y ya presenta una forma similar a la del adulto, por lo cual se presta a una fácil confusión entre ambos. Pese a ello, los copepoditos aún no desarrollan algunos apéndices, somitos y el telson; por lo cual es el punto de partida para la diferenciación entre ambas fases. La fase copepodito I presenta tres pares de apéndices; copepodito II cuatro pares; copepodito III cinco pares, 1 somito urosomal y telson poco desarrollado; copepodito IV dos somitos urosomales y copepodito V tres somitos urosomales, además de ramas de los apéndices poco desarrolladas.

La fase adulta desarrolla el cuarto somito urosomal y las ramas de los apéndices están completamente desarrolladas (Figura 2) (Koga, 1979; Barrientos y Abelló, 2004).

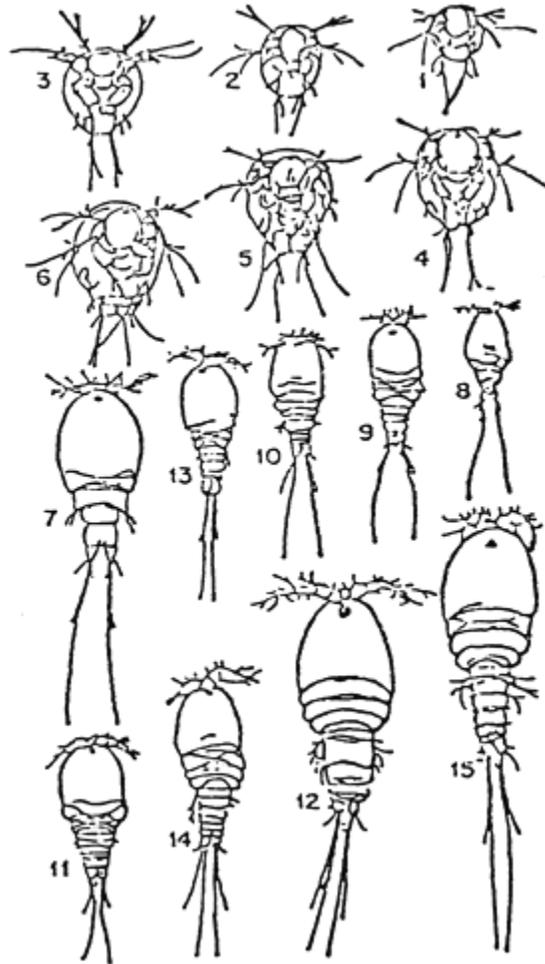


Figura 2. Ciclo de vida de los copépodos. Se representan los estadios de nauplio (1 al 6), copepodito (7 al 11), adulto hembra (12), copepodito macho (13 y 14) y adulto macho (15). Figura obtenida de Koga (1979).

### Clases de talla

A lo largo del tiempo se han propuesto diversas clasificaciones para el zooplancton de acuerdo con diversos criterios. Uno de ellos es por su grupo funcional, especificado para las diferentes clases de tallas. Le Quéré et al. (2005) sugirió una clasificación del plancton marino con respecto a su tamaño y biomasa (Tabla 1). A partir de esta clasificación, la cual es una de las más recientes, el zooplancton marino de interés pertenece al meso-zooplancton.

Tabla 1. Biomasa y tamaños de los grupos funcionales del plancton de acuerdo con la clasificación propuesta por Le Quéré et al. (2005).

<b>Clases de talla</b>	<b>Biomasa (PgC)</b>	<b>Nombre GFP</b>	<b>Tamaño (µm)</b>
<i>Bacteria</i>			
Pico	0.35	Pico-heterótrofos	0.3-1.0
<i>Fitoplancton</i>			
Pico	0.28	Pico-autótrofos	0.7-2.0
		Fitoplancton fijador de N <sub>2</sub>	0.5-2.0
Nano	0.39	Fitoplancton calcificador	5-10
		Fitoplancton productor de DMS	5
		Fitoplancton mezclador	2-200
Micro	0.11	Fitoplancton silicificador	20-200
<i>Zooplancton</i>			
Proto	0.16	Proto-zooplancton	5-200
Meso	0.10	Meso-zooplancton	200-2000
Macro	Desconocido	Macro-zooplancton	>2000

### Distribución vertical y horizontal

A pesar de ser organismos pertenecientes al plancton, los copépodos son capaces de desplazarse por la columna de agua en movimientos verticales en respuesta a diversos factores tales como el gradiente de luz y la disponibilidad de alimento; dichos desplazamientos pueden ser desde unos pocos centímetros hasta varios cientos de metros en unas cuantas horas. También son capaces de hacer pequeños desplazamientos horizontales, de aguas con poca concentración de nutrientes a aguas con mayor concentración (Fernández, 2015).

### Procesos hidrodinámicos que regulan la distribución en el océano

Los copépodos están presentes en todos los océanos, debido a la advección por parte de las corrientes, que los transportan a diferentes zonas del mundo; pueden estar presentes tanto en aguas cálidas, templadas o frías; en aguas profundas y aguas someras, también en zonas costeras y zonas oceánicas.

No obstante que los copépodos han desarrollado diversas estrategias de movilidad, su distribución en el océano se encuentra vinculada a diferentes procesos hidrodinámicos que se presentan a diferentes escalas de espacio y tiempo, los cuales se vinculan con el abastecimiento de nutrientes en la columna de agua, tales como ondas internas, frentes, surgencias y vórtices (Mann y Lazier, 2006). Todos estos procesos físicos han sido asignados en escalas espacio-temporales, lo cual se fundamenta en enfoques teóricos y observaciones directas, categorizando en tres principales: microescala, mesoescala y macroescala (Tabla 2).

Tabla 2. Asignación por escalas a procesos físicos que ocurren en los océanos (McGillicuddy, 2016).

<b>Proceso</b>	<b>Escala espacio/temporal</b>	<b>Ejemplo</b>
Microescala	< 10 km/minutos-horas	Ondas internas
Mesoescala	10-100 km/días-meses	Vórtices
Macroescala	> 100 km/años	Corrientes

Los vórtices se pueden definir como un flujo turbulento en rotación cuya circulación varía de acuerdo con el hemisferio donde se presenten y generalmente se dividen tres: ciclónicos, anticiclónicos y mode-water (media-agua) (McGillicuddy et al., 2007). En el primero, la circulación es contraria al sentido de las manecillas del reloj; mientras que, en los anticiclónicos, la circulación es a favor de las manecillas del reloj. Lo anterior toma esos sentidos si se considera que el vórtice se encuentre en el hemisferio norte (De la Lanza, 2001). Su tamaño depende de diversos factores entre los que destacan la latitud a la que se genera, la estratificación de la columna de agua, así como a la topografía del fondo (Cruz-Gómez et al., 2008).

En el hemisferio norte, los vórtices anticiclónicos tienen la cualidad de capturar partículas en el centro y hundirlas a zonas profundas o subsuperficiales, lo que genera una baja productividad en la zona de influencia del giro. Por el contrario, un giro ciclónico captura partículas, sedimentos y nutrientes de aguas subsuperficiales y las eleva a la superficie, lo cual genera una fertilización del agua superficial, provocando una alta productividad en la zona (Salas de León y Monreal-Gómez, 2005) (Figura 3).

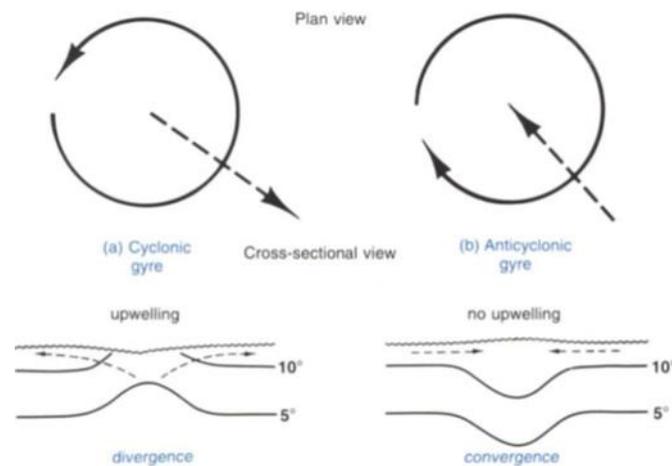


Figura 3. Sección vertical de: a) un giro ciclónico y b) un giro anticiclónico en el hemisferio Norte. Las flechas indican la advección de masas de agua (Lalli y Parsons, 2006).

## Antecedentes

El estudio de los vórtices, ya sea ciclónicos o anticiclónicos, y su efecto en la biología ha recibido especial atención en las últimas décadas y cada vez es más frecuente encontrar en la literatura estudios transdisciplinarios al respecto en diferentes regiones del mundo. Por ejemplo, en una extensa revisión publicada recientemente

por McGillicuddy (2016), se destaca la importancia de los fenómenos en mesoescala, que debido a que son altamente energéticos, promueven la circulación de las masas de agua. Mencionó que estas características de mesoescala son efímeras, debido al constante intercambio de masa de agua, las cuales afectan no solo organismos planctónicos, sino que también a los parámetros físicos, químicos y biológicos. Debido a ello, recalca la importancia de estudiar estas variables desde un punto de vista transdisciplinario, en un esfuerzo por elucidar los efectos del calentamiento global en los ecosistemas marinos.

Dentro de los estudios sobre el papel de los vórtices en la composición, distribución y abundancia del zooplancton destacan el de Eden et al. (2009), quienes publicaron un estudio realizado con muestreos durante los veranos de 2004 y 2005, en el cual siguieron el desarrollo de un vórtice ciclónico y uno anticiclónico de media-agua (mode-water) en el Mar de los Sargazos, Atlántico norte. Realizaron nueve muestreos por cada estación de año que incluyó las zonas de los vórtices, en diferentes profundidades desde la superficie hasta 700 m. Sus resultados mostraron que las mayores abundancias se localizaron desde los 150 m de profundidad hacia la superficie, y del centro del vórtice ciclónico hacia su periferia. También, documentaron una correspondencia entre la abundancia de copépodos con las máximas concentraciones de clorofila-*a*, sugiriendo la migración de los copépodos en intervalos de día-noche hacia las zonas de mayor concentración de clorofila-*a* provocada por el efecto de los vórtices. En un intervalo de uno a dos meses, se encontró que la abundancia de zooplancton decrecía en el vórtice ciclónico e incrementaba en el de media-agua.

De acuerdo con Bakun (2006), la relevancia de enfocar los estudios de Ecología a niveles menores que la macroescala es fundamental. Esto debido al descubrimiento de la gran importancia de frentes y giros sobre la productividad presente en la zona del fenómeno. Discute sobre una estrecha relación Física-Biología; lo cual se ve reflejado en el aumento de poblaciones de peces de aguas templadas de importante valor comercial, como el atún. Menciona la gran atracción que tienen las larvas de peces sobre organismos en suspensión, una clara referencia al plancton. Todo lo anterior se traduce en un ecosistema a nivel mesoescala con una alta productividad y constantes actos de predación entre los participantes de los diferentes niveles tróficos presentes en los fenómenos físicos como los frentes y los vórtices.

En las zonas costeras y oceánicas del centro-sur de Chile (Concepción), Morales et al. (2010), documentaron zonas con elevada concentración de mesozooplancton asociadas a la presencia de vórtices, región con gran cantidad de energía cinética. Para obtener sus resultados, analizaron datos de satélite en la región costera y oceánica, obteniendo información sobre temperatura superficial y clorofila-*a*; además de muestras de zooplancton colectadas durante algunos cruceros y

determinaron que la mayor concentración de zooplancton se encuentra en las zonas costeras. Además, concluyeron que la temperatura y la concentración de clorofila-a son factores determinantes en la distribución de los copépodos y el zooplancton en general.

En un completo estudio realizado en el Mar de los Sargazos con muestreos durante 2004 y 2005, Goldthwait y Steinberg (2008) analizaron el mesozooplancton de diversos vórtices ciclónicos y anticiclónicos de la región. Primero, identificaron los vórtices presentes en la región y su sentido de rotación. Posteriormente, utilizando redes múltiples de apertura-cierre, colectaron organismos en las zonas de los vórtices vinculadas con florecimientos de fitoplancton. En términos de biomasa zooplanctónica, localizaron picos en la periferia de los vórtices ciclónicos y en el centro de los vórtices de media-agua (mode-water), ambos a una profundidad no mayor a 150 m; además, las mayores cantidades de clorofila-a se localizaron en las mismas zonas de los vórtices. Por otra parte, en términos de estacionalidad, el verano fue la época más productiva y con una estrecha relación con el pellet fecal.

Yebra et al. (2004) realizaron un estudio en aguas del sur de las Islas Canarias, con énfasis en las especies de copépodos calanoideos *Scolecithrix danae* y *Scottocalanus sp.*, junto con la biomasa general obtenida de las muestras pertenecientes a vórtices ciclónicos y anticiclónicos. Al igual que en estudios anteriores, encontraron que la biomasa zooplanctónica responde a las mayores concentraciones de clorofila-a. Lo más destacado de la investigación fue que determinó un patrón de distribución de ambas especies en diferentes zonas de los vórtices: *S. danae* tuvo mayor presencia en la periferia de los vórtices anticiclónicos, mientras que *Scottocalanus sp.* fue predominante en el centro del vórtice.

La influencia de un vórtice ciclónico confinado en la composición y distribución del fitoplancton de la Bahía de La Paz fue abordada por Coria-Monter et al. (2014). Sus resultados mostraron una distribución diferencial del fitoplancton en el área de influencia del giro de manera tal que, los dinoflagelados fueron predominantes en el centro, mientras que las diatomeas en la periferia. Por otro lado, propusieron un modelo conceptual del ciclo de vida de los vórtices al interior de la bahía, tomando como referencia imágenes del satélite MODIS, las cuales mostraron las diferencias en la clorofila en la capa superficial de la bahía. Por último, compararon el efecto de este vórtice ciclónico con aquellos presentes en el océano abierto y concluyen que, aparentemente, el comportamiento es similar.

Recientemente, Coria-Monter et al. (2017) realizaron otro estudio referente a la concentración de clorofila-a y al bombeo de nutrientes impulsado por el viento en la Bahía de La Paz durante la época de primavera. En este trabajo se discutió la gran influencia de los patrones de circulación de masas de agua y el viento, los

cuales crean afloramientos debido a un bombeo de Ekman. Debido a lo anterior, las concentraciones de clorofila-a presentaron valores máximos en una profundidad promedio de 12 m, además de ubicarse en la zona central del patrón de circulación ciclónica. Concluyeron que el constante estrés del viento promueve un patrón de circulación ciclónico que a su vez genera un bombeo de nutrimentos hacia la capa eufótica, provocando una fertilización de la capa superficial. También, documentaron picos máximos de clorofila-a secundarios, obtenidos en zonas alejadas de la circulación ciclónica, como resultado de la interacción de las corrientes con la topografía de la cuenca.

La abundancia de larvas de peces y la biomasa zooplanctónica en la Bahía de La Paz, fueron evaluadas por Sánchez-Velasco et al. (2004), con muestras colectadas en dos diferentes cruceros de investigación entre julio de 1997 y agosto de 1988. Sus resultados mostraron la presencia de un vórtice ciclónico al interior de la bahía, el cual genera elevadas abundancias de larvas de peces. También, determinaron que las estaciones costeras mostraron las más altas abundancias y número de especies de larvas, directamente proporcional a la biomasa zooplanctónica y a la baja profundidad de las muestras colectadas (menor a 50 m de profundidad).

Sánchez-Velasco et al. (2006), reportaron que la presencia de un vórtice ciclónico conecta a la Bahía de La Paz con el Golfo de California y origina que organismos que normalmente se distribuyen sobre la región sur del golfo, se encuentren al interior de la bahía y viceversa, lo que muestra una advección importante derivada de la presencia del vórtice.

Durán-Campos et al. (2015) realizaron un estudio en la Bahía de La Paz, donde analizaron muestras de zooplancton para determinar su composición, abundancia y distribución y su relación con la hidrografía, particularmente con la presencia de un vórtice ciclónico de mesoescala. A través de un análisis de similitud de Bray-Curtis, lograron delimitar tres regiones a lo largo de la bahía: 1) la cuenca Alfonso, donde se ubica el centro del vórtice ciclónico; 2) Boca Grande, ubicada al noreste de la bahía y en la periferia del giro; y 3) la región completamente fuera de la bahía. Con base en sus resultados concluyen que, por efecto del vórtice ciclónico presente en la bahía, se crearon condiciones particulares en la columna de agua que modificaron los parámetros físicos, químicos, biológicos. Combinando los resultados obtenidos y los estudios realizados sobre las condiciones formadas por el vórtice, se determinó que las condiciones biológicas asociadas al vórtice son significativamente diferentes a las zonas circundantes. Además, la biomasa de zooplancton fue mayor en el centro del vórtice ciclónico que en la periferia; aunque valores similares a la biomasa del centro del vórtice se obtuvieron en la zona ubicada fuera de la bahía. En cuanto a los hábitos alimentarios del zooplancton colectado por zonas, se obtuvo una

predominancia de herbívoros en el centro del giro, omnívoros en la zona periférica al vórtice y carnívoros en la zona ubicada fuera de la bahía.

## Objetivos

General:

- Determinar la abundancia de copépodos calanoideos y cyclopoideos y su relación con la dinámica oceanográfica en la Bahía de La Paz, Golfo de California.

Particulares:

- Determinar la estructura hidrográfica de la columna de agua.
- Determinar la distribución horizontal de temperatura, salinidad y densidad.
- Determinar el patrón de corrientes.
- Determinar la biomasa de los organismos colectados y su relación con la dinámica oceanográfica.
- Determinar el efecto del ambiente físico sobre la distribución de los copépodos.

## Hipótesis

La composición, abundancia y distribución de los copépodos estará influenciada por la estructura hidrográfica de la columna de agua de la Bahía de La Paz durante el verano de 2009, en particular con la presencia de un gradiente térmico asociado a un vórtice ciclónico de mesoescala.

## Área de estudio

La Bahía de La Paz, ubicada en el estado de Baja California Sur, se localiza, aproximadamente, entre los 24.15° y 24.97° de latitud Norte y 110.30° y 110.75° de longitud Oeste, con un área cercana a los 4500 km<sup>2</sup> (Figura 4a) (Jiménez et al., 1997).

La bahía se comunica con el Golfo de California a través de dos bocas: Boca Grande (localizada entre Isla Roca Partida y San José) y el Canal de San Lorenzo (delimitado por la Isla Espíritu Santo) (Gama, 2016). La profundidad máxima es de 420 m, la cual se localiza en la porción central de la bahía, en la denominada Cuenca Alfonso. Una característica muy importante, es la presencia de un umbral batimétrico que se localiza a lo largo de Boca Grande, el cual aísla parcialmente a

la bahía del golfo e inhibe el intercambio de masas de agua entre ambos ambientes. La profundidad de dicho umbral es de 250 m (Figura 4b) (Monreal-Gómez et al., 2001).

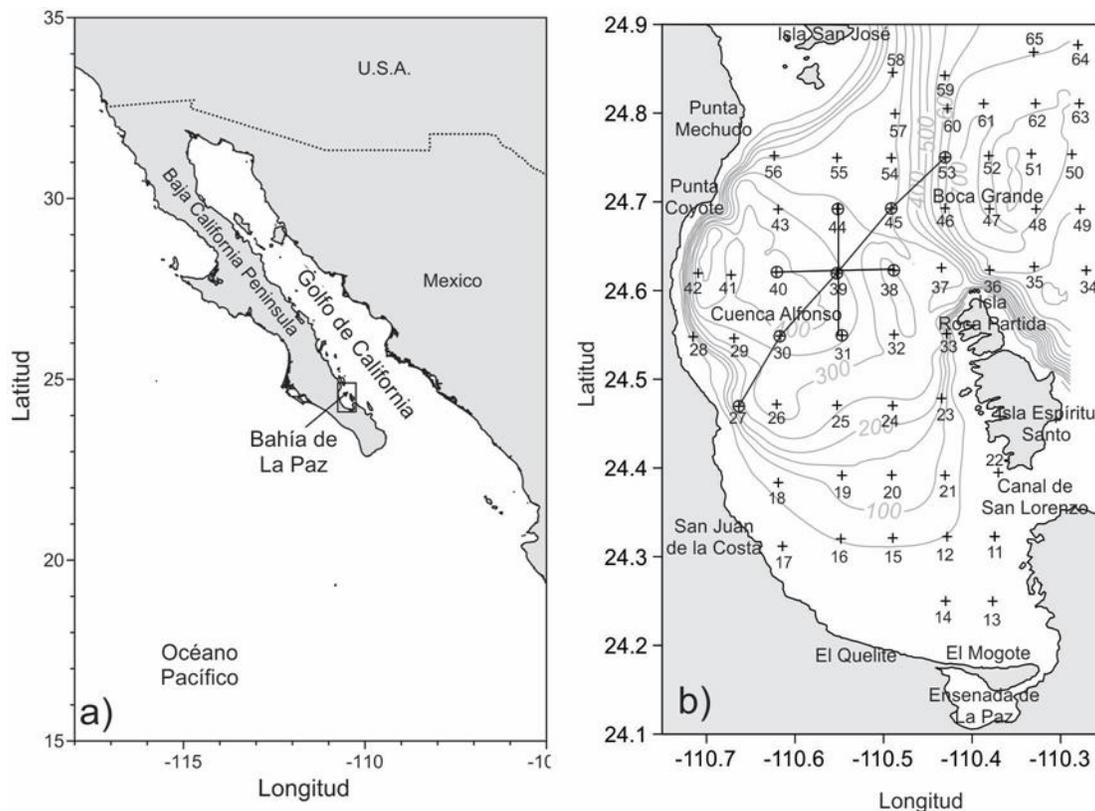


Figura 4. Localización geográfica de: a) Bahía de La Paz y b) Estaciones de muestreo. “+” representa las estaciones hidrográficas, “o” representa las estaciones con colecta de zooplancton mediante redes bongo. Las líneas grises representan la batimetría en m.

La bahía presenta precipitaciones durante el verano, promedio anual de 180mm año<sup>-1</sup> con una evaporación de 300mm año<sup>-1</sup>. La descarga de ríos hacia la bahía es prácticamente inexistente, lo que se traduce en un aumento en la salinidad superficial (Mojica-Ramírez, 2008).

Existen dos patrones de vientos predominantes en la bahía, localmente llamados “Coromuel” y “Coyas”. Coromuel se caracteriza por presentarse con altas intensidades en primavera y verano, mientras de Coyas se da en otoño e invierno con altas intensidades (Monreal-Gómez et al., 2001).

De igual forma, la bahía está sujeta a fenómenos estacionales como tormentas tropicales en verano y efectos de norte en invierno, mientras que en primavera y otoño las calmas son frecuentes (Mojica-Ramírez, 2008).

La bahía presenta una humedad media del 50% durante todo el año, generando un clima semidesértico (Jiménez et al., 1997). Por otro lado, durante el año las lluvias son escasas, sobre todo en primavera e invierno, mientras que las mayores precipitaciones se presentan entre julio y octubre, con una estrecha relación con los fenómenos meteorológicos anteriormente descritos (Obeso-Nieblas, 2003).

Por efecto constante de los vientos del norte, el flujo costero circula en forma ciclónica por la zona de El Mogote, generando refluo constante en el Canal de San Lorenzo e Isla Roca Partida, lo que a su vez produce dos zonas de divergencia, al oeste de la Isla Espíritu Santo y al sur del Canal de San Lorenzo. (Obeso-Nieblas et al., 2002).

El patrón de circulación al interior de la bahía está dominado por la presencia de un vórtice ciclónico de mesoescala localizado en la región profunda (Cuenca Alfonso). Dicho vórtice representa el principal mecanismo de fertilización de la zona eufótica y ha sido relacionado con la advección de organismos planctónicos, lo que origina una distribución diferencial desde el centro a la periferia, tanto de fitoplancton como de zooplancton (Coria-Monter et al., 2014; Durán-Campos et al., 2015).

## Materiales y métodos

### Hidrografía

Información de alta resolución fue obtenida durante el crucero de investigación "DIPAL-III" a bordo del Buque Oceanográfico (B/O) "El Puma" de la Universidad Nacional Autónoma de México en el verano (agosto) de 2009, en un total de 55 estaciones que abarcaron tanto el interior de la bahía como la conexión con el Golfo de California (Figura 4b). Con ayuda de un CTD (conductivity, temperature and depth, por sus siglas en inglés) marca Seabird, modelo 19 Plus equipado con un fluorómetro ECO-Wet Labs, se obtuvieron mediciones de temperatura, conductividad, presión y fluorescencia de clorofila-*a*. Las mediciones se realizaron casi hasta el fondo (5 m) manteniendo la posición en cada estación. La precisión de la toma de datos fue de 0.005 °C, 0.0005 S/m en conductividad y de 0.001 mg/m<sup>3</sup> en clorofila-*a*. El equipo fue bajado a una velocidad de 1 m/s adquiriendo datos a 24 Hz.

Los datos adquiridos fueron procesados inicialmente con el software del fabricante (SBE Data Processing v 7.26.7) promediándolos a cada metro de profundidad. Posteriormente los valores finales fueron obtenidos de acuerdo a la Thermodynamic Equation of Seawater- 2010 (TEOS-10) (IOC et al., 2010). La concentración de clorofila-*a* (mg/m<sup>3</sup>) fue obtenida a partir del archivo nominal de calibración del fabricante del fluorómetro.

Para determinar la distribución de las masas de agua presentes durante el periodo de estudio, se realizó un diagrama T-S. Para determinar el patrón de circulación de la bahía durante el periodo de muestreo, se realizó el cálculo de las corrientes geostólicas, relativas al fondo, mediante análisis estándar (Pond y Picard, 1986). El patrón obtenido se comparó con la distribución horizontal de temperatura, salinidad y densidad a diferentes profundidades, mismos que fueron realizados con ayuda del software Surfer v13.

### Biología (muestreo de zooplancton)

Inmediatamente después de la adquisición de datos del CTD, se realizaron muestreos de zooplancton por medio de arrastres oblicuos, colectados con redes Bongo con una apertura de malla de 333  $\mu\text{m}$  y 505  $\mu\text{m}$  en un total de nueve estaciones que cubrieron la parte más profunda de la bahía y Boca Grande (Figura 4b). El volumen de agua filtrado durante los arrastres fue medido con ayuda de un flujómetro General Oceanics, previamente calibrado. La profundidad de arrastre fue de 200 m hacia la superficie y desde lo más cercano al fondo (5 m) hasta la superficie en las estaciones menos profundas. Las muestras obtenidas se fijaron a bordo con formaldehído al 4% en agua de mar, neutralizado con borato de sodio durante 24 horas; posteriormente se trasvasaron a alcohol etílico al 70% para su preservación final (Vives et al., 2007; Durán-Campos et al., 2015). Cabe mencionar que, a pesar de que existe el riesgo de pérdida de estructuras de los organismos por fijación con formaldehído, ésta se realizó para evitar la descomposición de las muestras durante la duración de la campaña oceanográfica y su posterior análisis (McCauley, 1984; Vives et al., 2007).

### Laboratorio

En el laboratorio, se realizó una fragmentación de las muestras utilizando un separador tipo Folsom hasta alcanzar 1/32 de la muestra original (Mojica-Ramírez, 2008). Posteriormente, se observaron las muestras en un microscopio estereoscópico marca Zeiss, donde se identificaron a los organismos (a nivel de grupo) con ayuda de claves especializadas (Boltovskoy, 1999) y se separaron los organismos de acuerdo con los diferentes grupos de estudio (calanoideos, cyclopoideos y todos los estadios de copepoditos).

Una vez separados los organismos de interés, se realizó el análisis de la biomasa de cada grupo. La técnica consistió en la extracción del alcohol de las muestras mediante succión manual a través de filtros de nitrocelulosa (Millipore) de 0.45  $\mu\text{m}$  previamente pesados y contenidos en cajas Petri. Una vez hecha la filtración del alcohol, los filtros con los organismos contenidos fueron pesados con ayuda de una balanza analítica marca Sartorius modelo Entris (precisión 0.0001 g) para obtener la biomasa a través del peso húmedo. Posteriormente, las muestras fueron sujetas a secado con un horno marca Bluem, a 58°C para obtener el peso seco de los

organismos. El cálculo final de la biomasa (expresada en  $\text{mg/m}^3$ ) se realizó con la fórmula descrita en Durán-Campos et al. (2015), tomando en cuenta el volumen de agua filtrado, registrado por los flujómetros colocados en la boca de cada red.

### Imágenes satelitales

Con el objetivo de conocer las condiciones de la columna de agua durante el crucero de investigación y establecer un criterio de comparación con las observaciones in-situ, se obtuvo la imagen satelital de temperatura superficial del mar y clorofila-a del 17 de agosto de 2009. Las imágenes fueron obtenidas del espectrorradiómetro de imágenes de resolución moderada (MODIS, por sus siglas en inglés). Ambas imágenes con una resolución espacial de 3.5 km, fueron procesadas con el nivel 1 y 2 con el software Seadas v7.4 y algoritmos estándar.

### Análisis estadístico

Para este estudio, el análisis estadístico incluyó un diagrama de ordenación a través de un Análisis de Correspondencia Canónica (CCA por sus siglas en inglés), con base en la abundancia de los organismos y su distribución en las diferentes estaciones, contra las diferentes variables ambientales registradas. El CCA es un método estadístico que está diseñado para acoplarse a estudios de abundancias de especies por medio de matrices de datos, donde éstas se combinan con las variables ambientales para determinar si existe una relación entre la variable ambiental sobre la distribución de un organismo (Jongman et al., 1995; Legendre y Legendre, 1998). El diagrama de ordenación fue realizado mediante el programa estadístico CANOCO v4.5. El análisis fue realizado mediante dos matrices de datos: 1) con la abundancia de los organismos calanoideos, cyclopoideos y copepoditos obtenida para cada una de las estaciones muestreadas y 2) los parámetros ambientales registrados tales como salinidad, temperatura, densidad, y clorofila-a; también se consideraron la concentración de nutrimentos (silicatos, nitritos, nitratos, fosfatos) así como la abundancia de diatomeas, silicoflagelados y dinoflagelados reportadas por Coria-Monter et al (2014).

## Resultados

### Masas de agua

Con base en la clasificación de masas de agua propuesta por Torres-Orozco (1993), el diagrama T-S durante el periodo de estudio, mostró la presencia de cuatro masas de agua: Agua del Golfo de California (AGC), Agua Ecuatorial Superficial (AES), Agua Subtropical Subsuperficial (AStSs) y el Agua Intermedia del Pacífico (AIP) (Figura 5). Las características termohalinas de cada masa de agua se resumen en la Tabla 3.

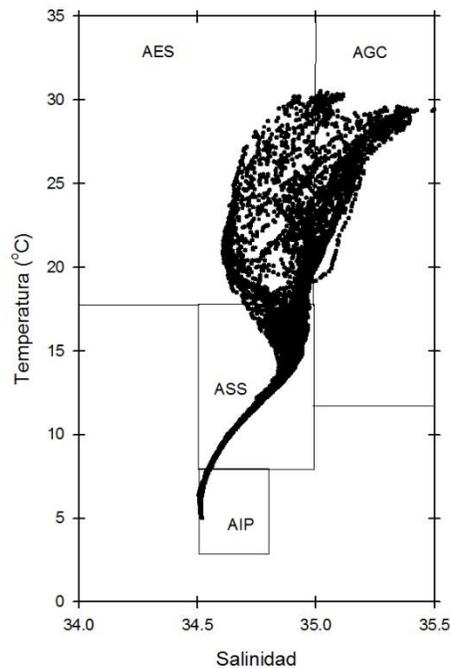


Figura 5. Diagrama T-S. Las características termo-halinas para cada masa de agua y sus abreviaturas se resumen en la Tabla 3.

Tabla 3. Características termo-halinas de las masas de agua de acuerdo con la clasificación propuesta por Torres-Orozco (1993).

<b>Masa de agua</b>	<b>Abreviación</b>	<b>Salinidad</b>	<b>Temperatura (°C)</b>
Agua del Golfo de California	AGC	> 34.9	> 12
Agua Ecuatorial Superficial	AES	< 34.9	> 18
Agua Subtropical Subsuperficial	AStSs	34.5 < S < 35	9 < T < 18
Agua Intermedia del Pacífico	AIP	34.5 < S < 34.8	4 < T < 9

#### Distribución horizontal de temperatura (°C), salinidad y densidad (kg/m<sup>3</sup>)

La distribución horizontal de los parámetros hidrográficos en superficie (2 m de profundidad) mostró una temperatura constante de 29.4°C a lo largo de las estaciones de muestreo (Figura 6a). La distribución de la salinidad mostró la presencia de un domo halino, localizado en la porción central de la bahía, el cual alcanza un valor de 35.43 (Figura 6b). En cuanto a la densidad, se observó comportamiento similar respecto de la temperatura; sin embargo, se observaron ligeras variaciones en la región de Boca Grande, donde se localiza el umbral batimétrico (Figura 6c).

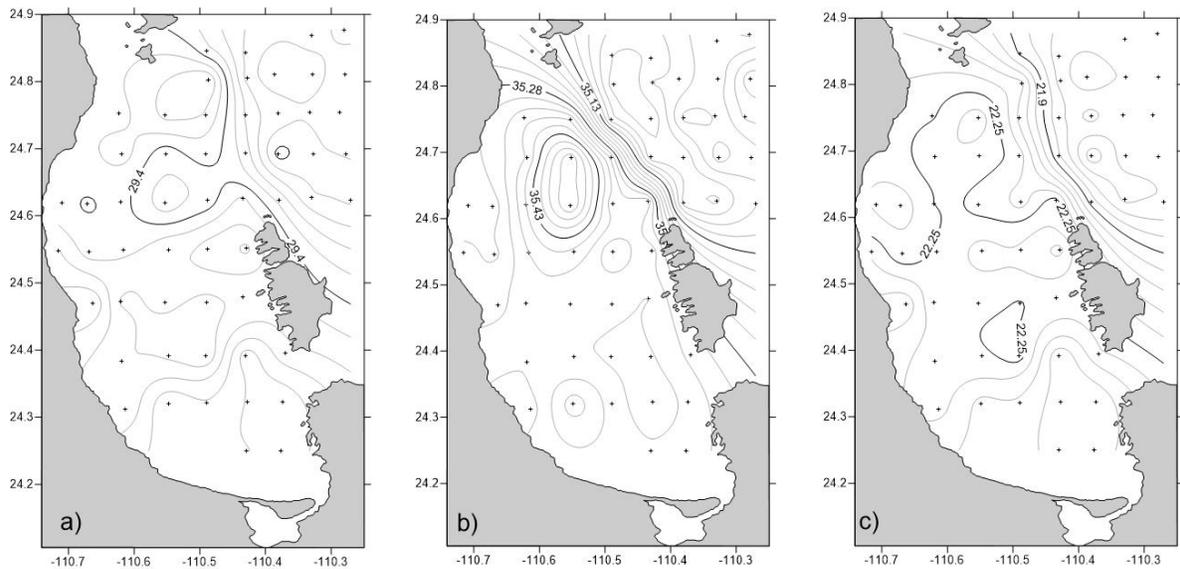


Figura 6. Mapas de distribución horizontal en superficie (2 m de profundidad) de: a) temperatura ( $^{\circ}\text{C}$ ), b) salinidad y c) densidad ( $\text{kg}/\text{m}^3$ ).

A 10 m de profundidad, se observó que, en la porción central, la temperatura disminuyó unas décimas de grados con respecto a la superficie, con un valor de  $28.8^{\circ}\text{C}$  (Figura 7a); estas mínimas variaciones observaron igualmente para la salinidad (Figura 7b) y densidad (Figura 7c).

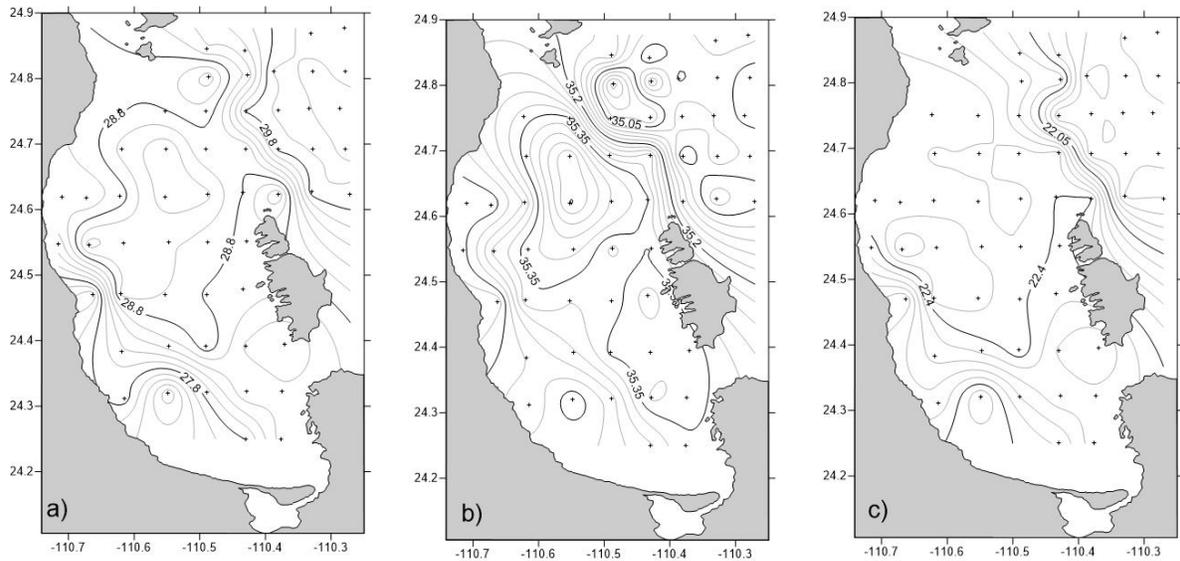


Figura 7. Mapas de distribución horizontal a 10 m de profundidad de: a) temperatura ( $^{\circ}\text{C}$ ), b) salinidad y c) densidad ( $\text{kg}/\text{m}^3$ ).

A partir de los 20 m de profundidad se observó la formación de un domo frío en la porción central de la bahía, alcanzando una temperatura de 25.6 °C (Figura 8a). Dicho domo se extiende a lo largo de la Cuenca Alfonso, apreciándose por las diferencias de temperatura. A esta profundidad las variaciones de salinidad son mínimas si se comparan con las dos profundidades anteriores (Figura 8b). La densidad también presentó una variación en coincidencia con la distribución de temperatura, siendo más denso en el centro del domo (23.2 kg/m<sup>3</sup>) que en su periferia (Figura 8c).

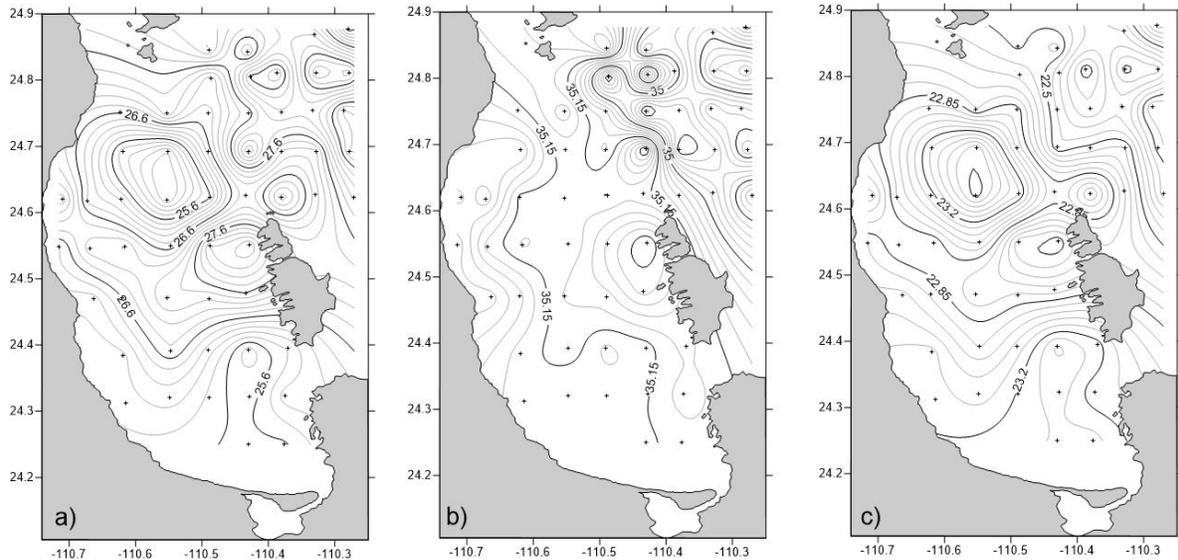


Figura 8. Mapas de distribución horizontal a 20 m de profundidad de: a) temperatura (°C), b) salinidad y c) densidad (kg/m<sup>3</sup>).

A 50 m de profundidad, la distribución de temperatura mostró, de manera más clara, la formación de un domo frío con una diferencia de 1°C respecto a su periferia (Figura 9a). La salinidad no presentó variaciones importantes (Figura 9b), mientras que la densidad evidencia un aumento en la misma conforme aumenta la profundidad, además de presentar los mayores valores de densidad en el centro de la bahía, con 23.2 kg/m<sup>3</sup> (Figura 9c).

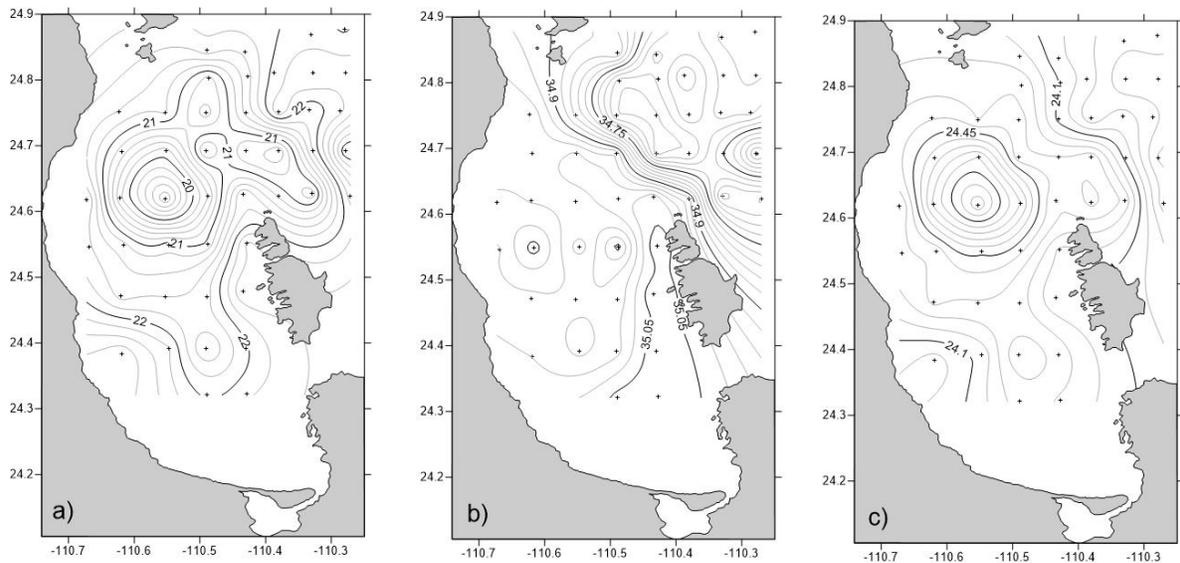


Figura 9. Mapas de distribución horizontal a 50 m de profundidad de: a) temperatura ( $^{\circ}\text{C}$ ), b) salinidad y c) densidad ( $\text{kg}/\text{m}^3$ ).

A 100 m de profundidad, se observó el descenso de temperatura en la porción central de la bahía hasta alcanzar  $17.6^{\circ}\text{C}$  (Figura 10a). La distribución de salinidad fue uniforme, dado por el uso de los mismos intervalos de contorno para los mapas, con el fin de que sean comparables entre todos ellos (Figura 10b). A esta profundidad, la densidad aumentó con respecto al mapa anterior y aún fue visible la presencia del domo (Figura 10c).

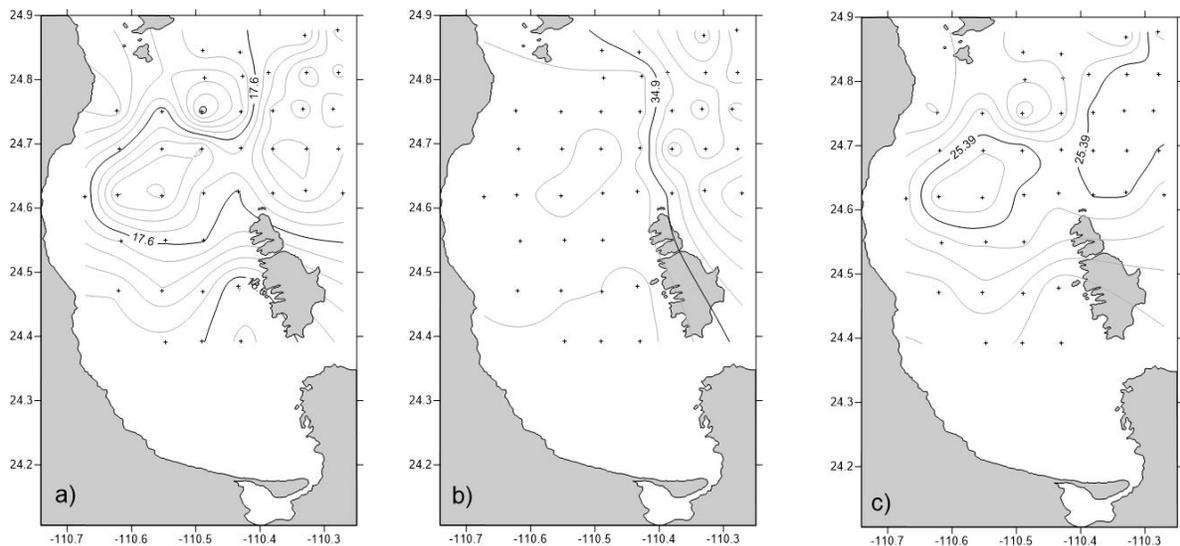


Figura 10. Mapas de distribución horizontal a 100 m de profundidad de: a) temperatura ( $^{\circ}\text{C}$ ), b) salinidad y c) densidad ( $\text{kg}/\text{m}^3$ ).

Por último, a 200 m de profundidad no fue posible utilizar el mismo intervalo de contorno de los mapas anteriores, por lo que fue necesario ajustarlo para que las diferencias con respecto al mapa anterior fueran apreciables. En general, el domo aún fue visible; sin embargo, la influencia de éste se ve marcadamente mermada con respecto a los mapas de profundidades menores a 100 m (Figura 11a-c).

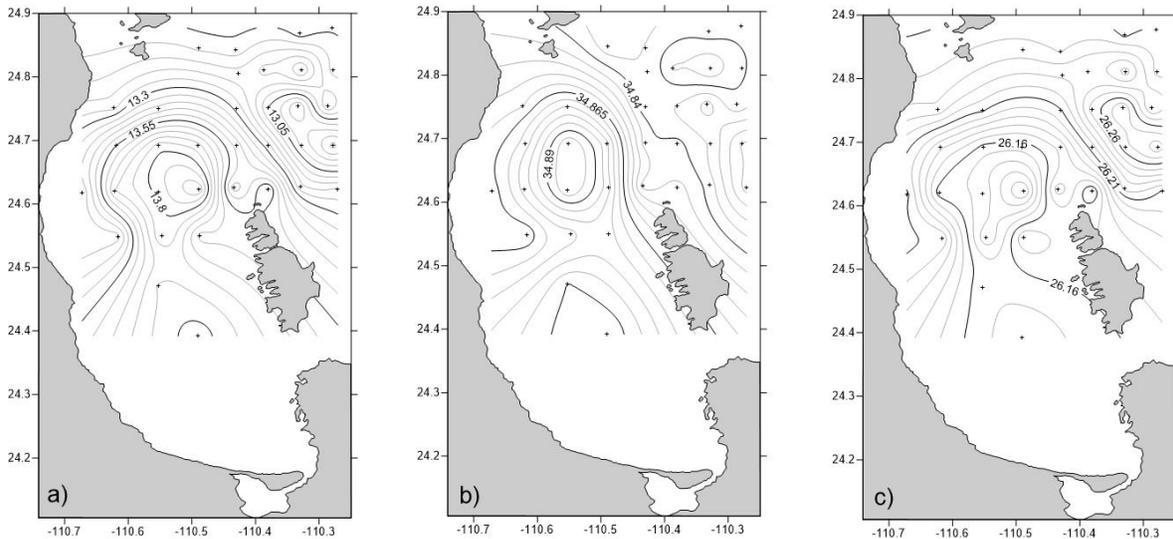


Figura 11. Mapas de distribución horizontal a 200 m de profundidad de: a) temperatura ( $^{\circ}\text{C}$ ), b) salinidad y c) densidad ( $\text{kg}/\text{m}^3$ ).

### Patrón de corrientes geostróficas

El patrón de corrientes geostróficas obtenido a partir de los datos de CTD, mostró la presencia de un vórtice ciclónico (sentido en contra de las manecillas del reloj) desde la superficie (2 m de profundidad) y 20 m (Figura 12). Dicho vórtice presentó un diámetro aproximado de 30 km con una velocidad de hasta 50 cm/s.

Se observó, además, un flujo de entrada proveniente del Golfo de California. Estas corrientes tuvieron una interacción constante con la costa, encontrando un flujo de salida de la bahía por la parte norte de la Isla Roca Partida y alcanzando velocidades durante todo el ciclo de 50 cm/s (Figura 12).

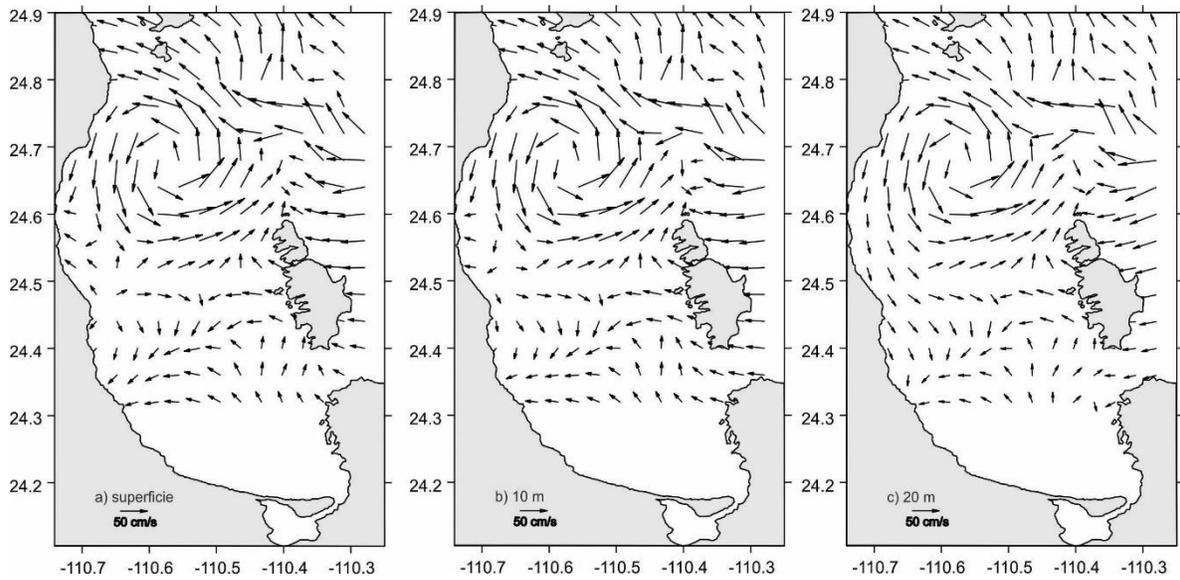


Figura 12. Mapas de corrientes (cm/s) de la Bahía de La Paz en a) 2 m, b) 10 m y c) 20 m.

El patrón de corrientes a partir de los 50 m y hasta los 200 m de profundidad disminuyó a 10 cm/s y el vórtice tendió a desaparecer; manteniéndose constantes las zonas de entrada y salida de las corrientes (Figura 13).

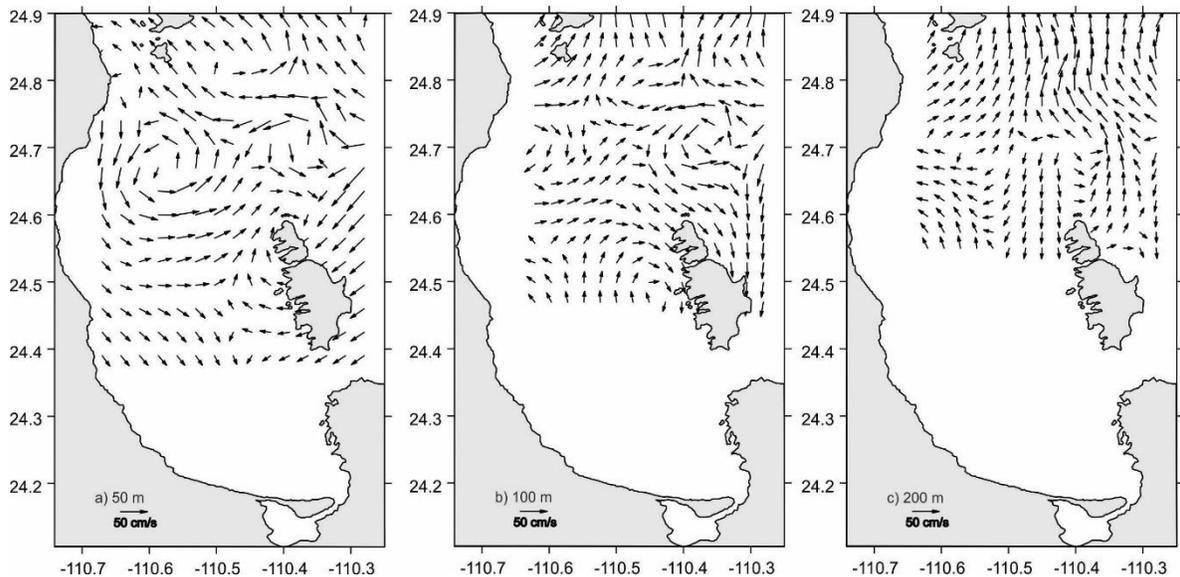


Figura 13. Mapas de corrientes (cm/s) de la Bahía de La Paz a a) 50 m, b) 100 m y c) 200 m.

La imagen satelital de clorofila-a (indicador de biomasa fitopláncica) durante el periodo del muestreo (17 de agosto de 2009) mostró una elevada concentración en la región cercana a la costa y en la región correspondiente a la periferia del giro ciclónico. También, se observaron concentraciones elevadas en la región de la Boca Grande (Figura 14).

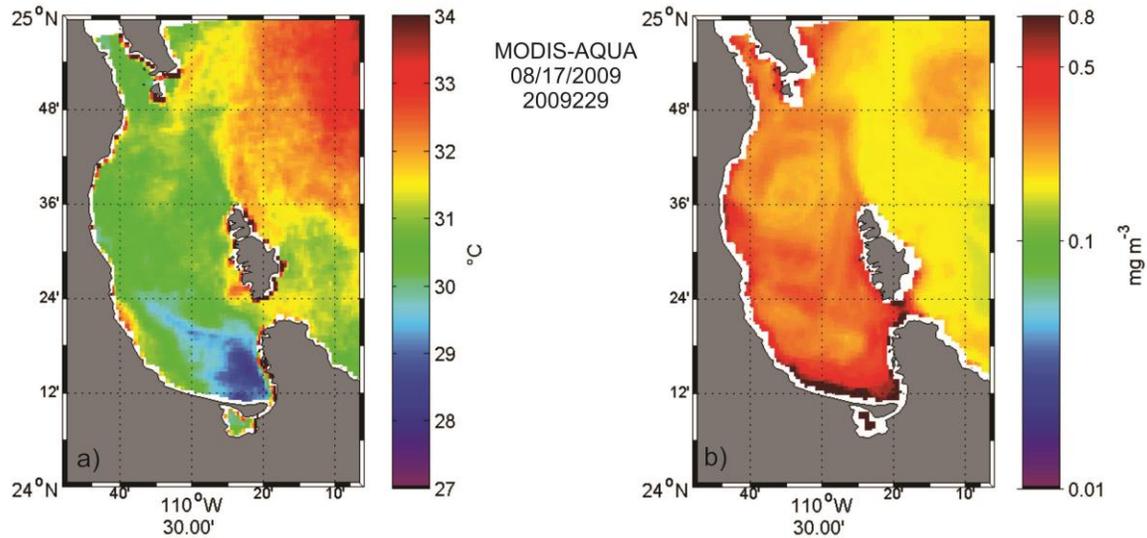


Figura 14. Imagen satelital de a) temperatura superficial ( $^{\circ}\text{C}$ ) y b) clorofila-a ( $\text{mg}/\text{m}^3$ ) obtenida durante el crucero de investigación, destaca la presencia del giro ciclónico en la bahía y una alta concentración de clorofila-a en la zona sur del área de estudio ( $24.75^{\circ}\text{N}$ ,  $110.4^{\circ}\text{W}$ ).

### Zooplankton

De acuerdo con las muestras de zooplankton colectadas, se determinaron las abundancias de copépodos calanoideos, cyclopoideos y copepoditos expresadas en individuos por  $100 \text{ m}^3$ . La abundancia de calanoideos se observó en un intervalo de entre 95 y  $1019 \text{ ind}/100 \text{ m}^3$ , los cyclopoideos de entre 208 y  $1082 \text{ ind}/100 \text{ m}^3$  mientras que los copepoditos oscilaron entre 420 y  $11800 \text{ ind}/100 \text{ m}^3$  (Tabla 4).

Tabla 4. Abundancia y biomasa de cada grupo en la Bahía de La Paz.

Estación	Longitud	Latitud	Abundancia (ind/100 m <sup>3</sup> )			Biomasa (mg/m <sup>3</sup> )		
			Calanoida	Cyclopoida	Copepoditos	Calanoida	Cyclopoida	Copepoditos
27	-110.66	24.47	95	208	420	23.8	25.0	28.2
30	-110.62	24.55	424	306	3308	21.0	20.2	33.8
31	-110.55	24.55	299	588	1250	16.1	21.4	16.5
38	-110.49	24.62	139	581	4503	22.3	39.9	68.1
39	-110.55	24.62	475	359	2687	13.7	15.6	20.4
40	-110.62	24.62	480	632	6367	7.2	8.8	20.4
44	-110.55	24.69	285	310	3761	11.2	11.1	19.6
45	-110.49	24.69	740	1082	11800	7.1	10.9	20.3
53	-110.43	24.75	1019	568	3450	16.0	13.0	15.9

La distribución horizontal de cada grupo mostró que los calanoideos presentaron su mayor abundancia en una estación ubicada sobre el umbral, en Boca Grande (estación 53); sin embargo, abundancias relativamente elevadas fueron observadas en el centro del vórtice (Figura 15a). Los cyclopoideos presentaron sus mayores abundancias en las estaciones de la periferia del vórtice (Figura 15b), mientras que los copepoditos presentaron homogeneidad en sus abundancias y distribuciones por todas las estaciones muestreadas sin influencia del vórtice ni del umbral batimétrico (Figura 15c). Debido a las grandes diferencias de individuos entre calanoideos y cyclopoideos con respecto a los copepoditos, fue necesario modificar la escala de los últimos para poder apreciar las diferencias reales en abundancias entre los tres grupos muestreados.

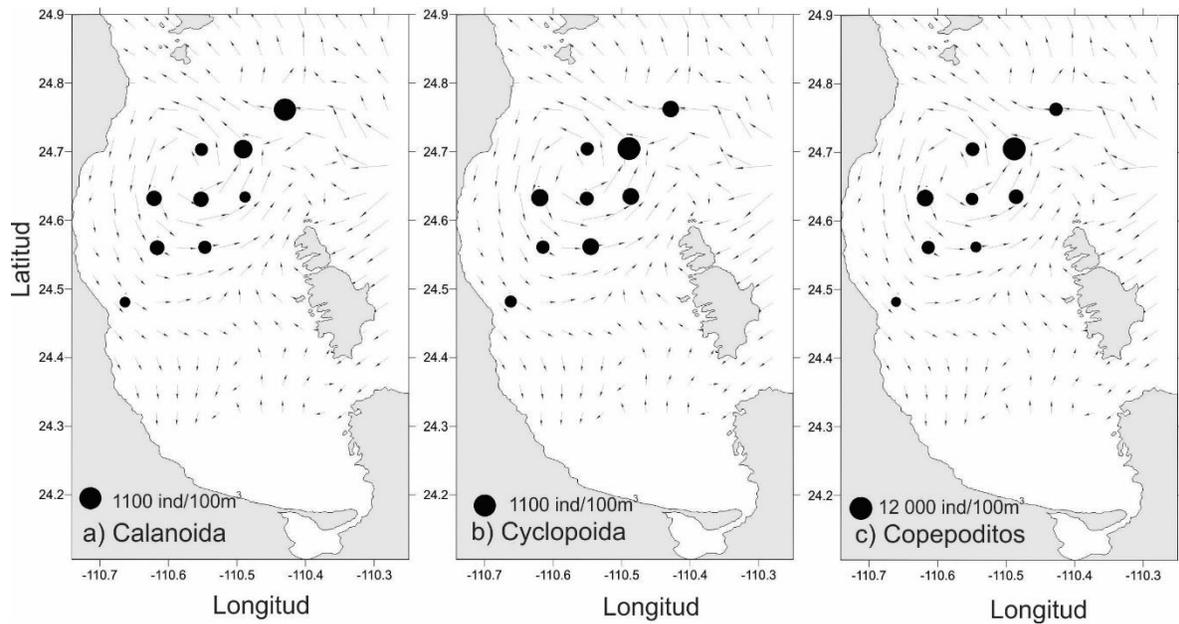


Figura 15. Mapas de abundancias de a) calanoideos, b) cyclopoideos y c) copepoditos expresados en individuos/100m<sup>3</sup>. Note el cambio de escala.

Por otro lado, la biomasa de los diferentes grupos analizados coincidió a las abundancias obtenidas. Las escalas utilizadas en este mapa fueron dadas por los máximos obtenidos en el peso húmedo de los calanoideos y cyclopoideos, siendo reajustada en el mapa de los copepoditos al presentar pesos superiores a los dos grupos anteriormente mencionados. Los calanoideos presentaron su mayor biomasa en las estaciones del área de influencia del vórtice ciclónico, en particular en aquellas próximas al centro (Figura 16a). Los cyclopoideos presentaron la máxima biomasa en las estaciones localizadas sobre la periferia del vórtice (Figura 16b), mientras que los copepoditos presentaron homogeneidad en la biomasa de las estaciones muestreadas (Figura 16c).

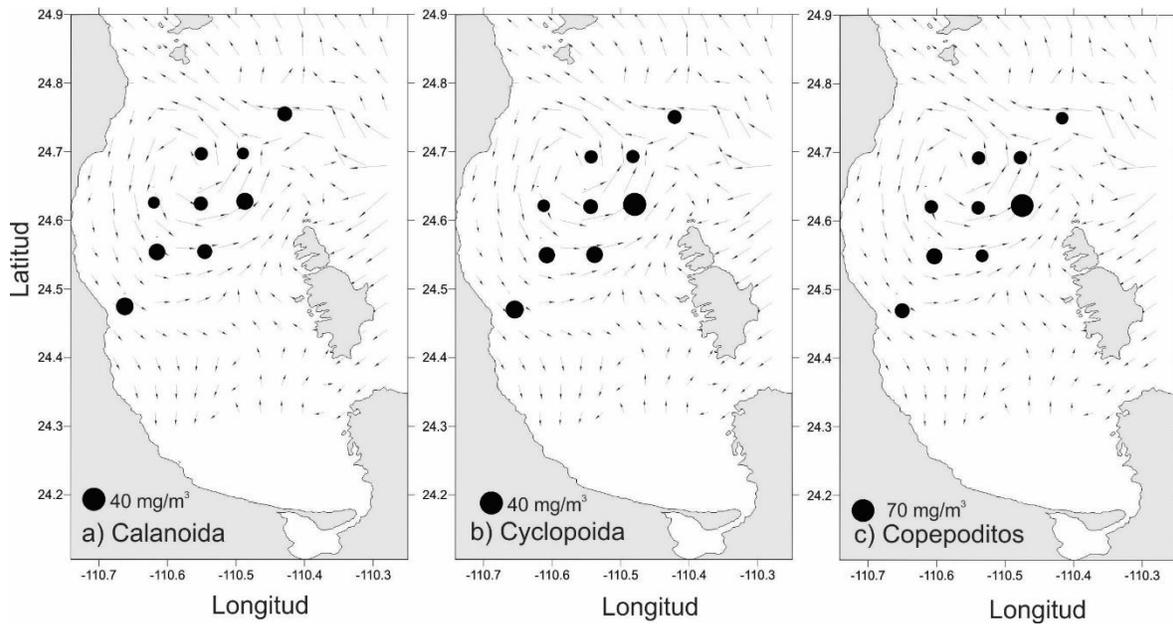


Figura 16. Mapas de la distribución horizontal de la biomasa ( $\text{mg}/\text{m}^3$ ) de a) calanoideos, b) cyclopoideos y c) copepoditos. Note el cambio de escala.

### Análisis estadístico

Para el análisis del conjunto de datos obtenidos durante las fases de campo (campaña oceanográfica) y laboratorio, se empleó un diagrama de ordenación para relacionar la distribución de los copépodos calanoideos, cyclopoideos y copepoditos con los factores ambientales; entre los que se encuentra la temperatura, salinidad, densidad, fosfatos, silicatos, nitritos, nitratos; así como la abundancia de dinoflagelados, silicoflagelados y diatomeas reportada por Coria-Monter et al. (2014) (Figura 17).

El diagrama mostró la respuesta de los copépodos calanoideos a la temperatura y a la concentración de nitritos. Los calanoideos se vieron influenciados por las concentraciones de fosfatos, así como la presencia de silicoflagelados y diatomeas. Los copepoditos mostraron afinidad con un espectro más amplio de los factores ambientales de la bahía (Figura 17).

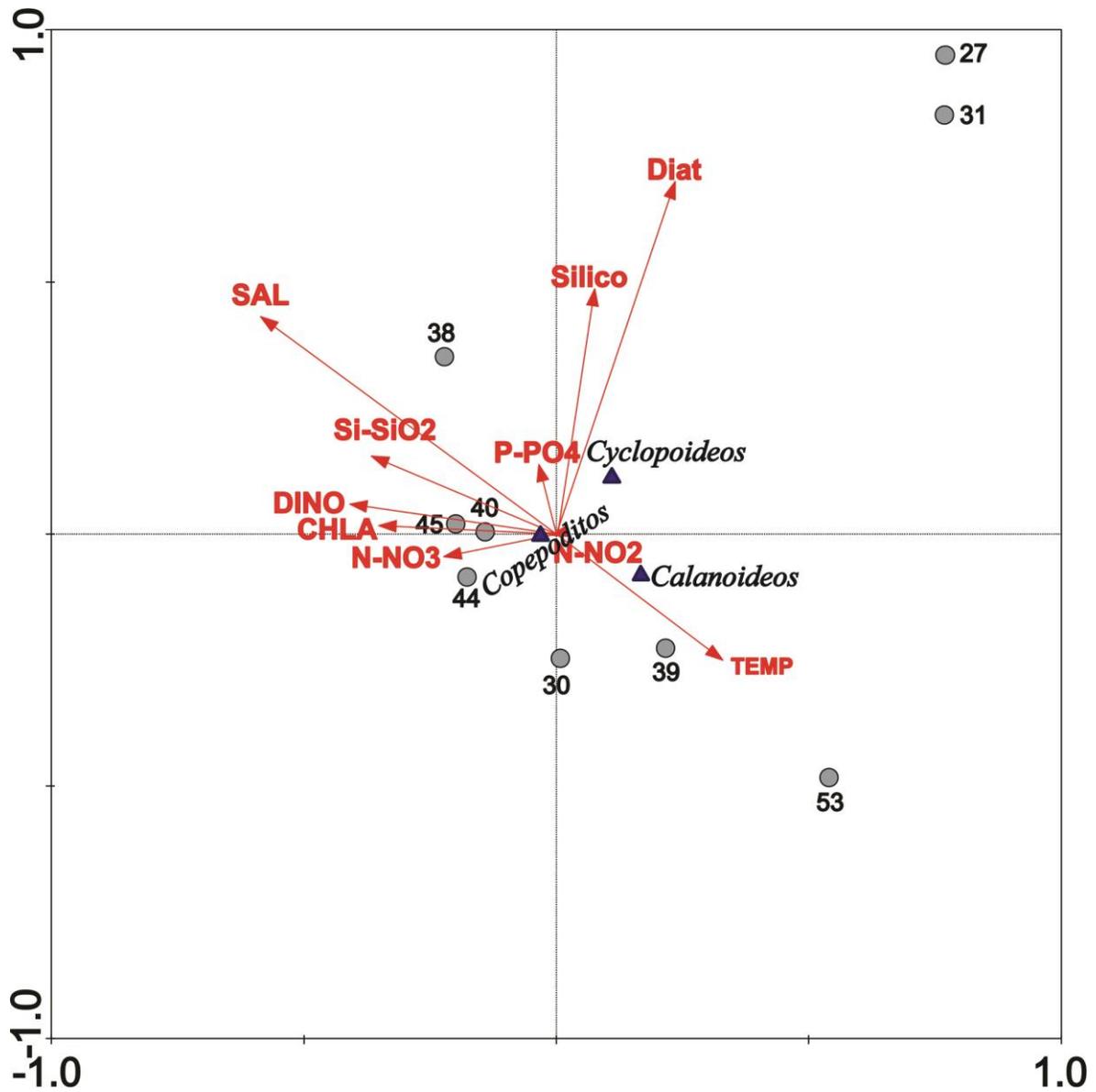


Figura 17. Diagrama de ordenación que muestra la relación de distribución de los grupos del zooplancton analizado (triángulos en color azul) con los parámetros ambientales obtenidos (flechas en color rojo). Los puntos grises representan las estaciones de muestreo.

## Discusión

Las variaciones de temperatura, salinidad y densidad en relación con la presencia de vórtices, ya sea ciclónicos o anticiclónicos, ha cobrado interés y ha sido evaluada en diferentes regiones, tanto en el Golfo de México como el Pacífico mexicano. Por ejemplo, Araico-González (2012), evaluó las condiciones de temperatura, salinidad y densidad durante el verano de 2008 en el Golfo de Tehuantepec, en un intervalo de profundidad no mayor a 300 m; sus resultados mostraron que a los 50 m de profundidad se presentan gradientes intensos y existe una variabilidad vertical importante; también, mostró que existe una relación directa entre las variables hidrográficas y la presencia de procesos hidrodinámicos, particularmente vórtices.

En el sur del Golfo de México, particularmente en la Bahía de Campeche, Ramírez-Cruz (2005), reportó valores de temperatura, salinidad y densidad con diferencias importantes entre la superficie y 200 m de profundidad como resultado de la presencia de un vórtice ciclónico de la región. La temperatura en superficie osciló alrededor de 26°C alcanzando 16°C a 200 m de profundidad. La salinidad también presentó un descenso generalizado directamente proporcional al aumento en la profundidad en la columna de agua, con máximo en superficie de 22 y mínimo de 20 a 200 m de profundidad. La densidad se comportó de forma inversa, ya que mostró un aumento conforme aumentaba la profundidad, con un mínimo de 16 kg/m<sup>3</sup> en superficie y un máximo a 200 m de profundidad de 26 kg/m<sup>3</sup>. En comparación con lo reportado en este trabajo, las tendencias en la distribución de los parámetros hidrográficos, con la presencia de un domo frío son similares en el Golfo de México y en el Golfo de California, mostrándose una disminución en los valores de temperatura y salinidad al aumentar la profundidad, además de un aumento en la densidad al aumentar la profundidad.

Cruz-Hernández et al., (2018) determinaron la distribución vertical de la temperatura dentro de un domo frío en el Golfo de California, del cual reportaron temperaturas superficiales de 28°C, llegando a los 22°C a los 50 m de profundidad y hasta ≈150 m de profundidad, donde la temperatura fue de 14 °C. Estos datos coinciden con los reportados en este estudio, sobre todo con los datos superficiales, donde las variaciones fueron menores a 1°C. Por otro lado, reportaron una salinidad entre 35 y 35.6, donde el máximo se presentó en la capa superficial y el mínimo a poco más de 150 m de profundidad; mientras que en este trabajo se documentaron salinidades mínimas de 35.43 en la zona superficial y 34.89 a 200 m de profundidad, por lo que las salinidades de ambas investigaciones fueron muy similares.

Sánchez-Velasco et al., (2006) reportaron en la Bahía de La Paz datos de temperatura y salinidad en diferentes estaciones hidrográficas y periodos estacionales; sus resultados mostraron que desde la superficie y hasta 70 m de

profundidad, presentan gradientes importantes y cambios en las propiedades termohalinas de la columna de agua. Por debajo de los 70 m, el agua se vuelve más densa derivada de la disminución en la temperatura y el aumento de su salinidad. De nueva cuenta, y en comparación con lo reportado en este trabajo, se observa una influencia importante en la profundidad con respecto a los valores arrojados de temperatura y salinidad.

Se ha observado que en el vórtice ciclónico presente en la Bahía de La Paz se forma un domo donde la temperatura es más fría en el centro que en su periferia. Coria-Monter (2015) reportó una temperatura superficial de 29.2 °C, la cual disminuye progresivamente hasta los 17 °C a 100 m de profundidad; dichas temperaturas coinciden con lo reportado en los resultados de este trabajo. En el caso de la salinidad de la bahía con énfasis en el domo frío, se observó que la variación de salinidad a diferentes profundidades (2 a 200 m) era mínima, coincidiendo con las variaciones de salinidad reportadas por Coria-Monter (2015). Por otro lado, la densidad presente en el domo fue mayor en su centro con respecto a su periferia, siendo un resultado similar al reportado por Coria-Monter (2015). Por todo lo anterior, es que los parámetros fisicoquímicos presentes en la Bahía de La Paz son muy particulares, ya que representa un ambiente típico de mar abierto donde se localizan grandes vórtices.

Otra variable física considerada fueron las velocidades geostróficas presentes en la bahía. Sánchez-Velasco et al., (2006) reportaron las variaciones en la velocidad geostrófica y su efecto en la distribución del ictioplancton en la Bahía de La Paz en diferentes épocas del año. Mencionaron que existen marcadas diferencias en la velocidad de acuerdo con la época del año, además resaltan la capa de los 50 m de profundidad, en donde se presentan gradientes importantes en temperatura y salinidad. Las variaciones en la abundancia y distribución de larvas de peces se vieron claramente influenciados por las velocidades geostróficas, mismas que modificaron la composición de los organismos, tanto en la horizontal como en la vertical, lo cual propició que las larvas buscaran su alimento en distintas regiones. Sus resultados coinciden con lo reportado en este estudio, con una evidente influencia de las velocidades geostróficas sobre la abundancia y distribución de los copépodos, los cuales respondieron a factores físicos y biológicos; estos últimos discutidos más adelante.

Coria-Monter (2015) reportó, a partir de las velocidades geostróficas en la Bahía de La Paz obtenidas a finales de verano de 2008 en la campaña oceanográfica DIPAL-II, la presencia de un vórtice dipolo consistente en uno anticiclónico y uno ciclónico, este último con velocidades de 50 cm/s desde la superficie hasta 30 m de profundidad, asociado a la presencia de un domo frío y denso. En comparación, la velocidad geostrófica reportada en este estudio es similar. Además, en los primeros

50 m de la columna de agua, el vórtice ha sido reportado en diferentes épocas del año, por lo cual se puede asumir como cuasi-permanente.

El análisis de muestras de zooplancton en el laboratorio implica la aplicación de diversas técnicas, con el objetivo de obtener información confiable de su abundancia en términos de individuos por metro cuadrado ( $\text{ind}/\text{m}^3$ ) así como su biomasa, lo cual se ve marcado por la talla del organismo y la cantidad de organismos colectados. Estudios especializados demuestran que existen diversas formas de expresar los resultados. Por ejemplo, algunos estudios han acoplado las unidades de medida para biomasa en  $\text{mg}/\text{m}^3$  con el objetivo de que bajos valores en peso del mesozooplacton fueran representativos (Beckmann et al., 1987; Goldhwait y Steinberg, 2008). Con base en lo anterior, las unidades utilizadas en este estudio para expresar los valores de biomasa fueron de  $\text{mg}/\text{m}^3$ , acoplándose a cantidades bajas en peso, dándole un panorama más lógico a los datos.

A partir del conteo directo al microscopio se obtuvieron las abundancias de copépodos calanoideos, cyclopoideos y copepoditos para cada estación, mismas que fueron expresadas en individuos por metro cúbico ( $\text{ind}/\text{m}^3$ ); posteriormente, se obtuvieron los valores de biomasa, en peso húmedo y expresados en  $\text{mg}/\text{m}^3$ . La obtención de estos datos permitió interpretar la abundancia de los diferentes grupos de organismos respecto a la estación de muestreo. Yang et al., (2017) registraron con las mismas unidades las abundancias de especies de zooplancton colectado en aguas del Pacífico Occidental, región que está fuertemente influenciada por la presencia de dos vórtices, un ciclónico y un anticiclónico.

Se ha documentado que el zooplancton aprovecha los vórtices, particularmente los ciclónicos, para poder llevar a cabo de manera más eficaz sus procesos alimentarios, al resuspender material de aguas subsuperficiales a las zonas superficiales (Coria-Monter, 2015). Se han hecho numerosos estudios donde la distribución de biomasa zoopláctónica se ve fuertemente influenciada por los efectos de estas estructuras, mencionando que las mayores biomásas se encontraron en el centro (Goldhwait y Steinberg, 2008; Coria-Monter, 2015; Durán-Campos et al., 2015).

Como se mencionó anteriormente, un factor determinante en la abundancia y distribución de los copépodos en este estudio fue la distribución del alimento en las diferentes zonas del giro de la bahía. Los calanoideos son de hábitos herbívoros, mientras que los cyclopoideos son, generalmente, de hábitos carnívoros mientras que los copepoditos son omnívoros (Turner, 1986; Durán-Campos et al., 2015). En la Bahía de La Paz se ha logrado registrar la distribución del zooplancton a lo largo del vórtice ciclónico de Cuenca Alfonso, marcando de forma clara la preferencia de los herbívoros en la zona central y de carnívoros en la periferia (Durán-Campos et

al., 2015). Por lo anterior, y tomando en cuenta las distribuciones de los copépodos a lo largo del vórtice ciclónico en este estudio, se observó que los calanoideos (herbívoros) fueron predominantes en el centro del vórtice y los cyclopoideos (carnívoros) en la periferia.

En contraste, la estación 53 presentó una elevada abundancia y biomasa de calanoideos, los cuales no eran esperados que se mostraran en tales dimensiones durante el estudio. Una posible explicación sobre este hallazgo es un estudio en el Golfo de California por Salas-Monreal et al., (2012), en el cual reportaron la presencia de biovolúmenes elevados próximo a un umbral batimétrico, derivado del ascenso de agua por la velocidad de las corrientes, similar a una surgencia topográfica. Con base en lo anterior, la presencia del umbral batimétrico sobre la Boca Grande fertilizó la zona, elevando la cantidad de biomasa fitoplanctónica en la región; lo que a su vez explica que en la estación 53 se observaran abundancias importantes de copépodos calanoideos herbívoros. Dicho patrón fue corroborado mediante las imágenes de satélite, las cuales mostraron concentraciones elevadas de clorofila-a en la región del umbral batimétrico, lo cual representa una posible zona de alimentación para este grupo de organismos.

Los diagramas de ordenación con fundamento en el Análisis de Correspondencia Canónica (CCA por sus siglas en inglés) son una herramienta estadística muy útil para poder expresar la influencia factores abióticos sobre la abundancia y distribución de organismos (Jongman et al., 1995; Legendre y Legendre, 1998); método usado por Lin et al., (2011) para explicar la abundancia y distribución de copépodos calanoideos en el río Pearl, incluyendo factores abióticos fundamentales como temperatura, salinidad y nutrimentos. Con base en ese estudio, se realizó el análisis de correspondencia canónica para relacionar los diferentes grupos de copépodos y su relación con las variables ambientales de las diferentes estaciones de muestreo, encontrando una estrecha relación de los calanoideos con concentraciones elevadas de nitritos y con temperaturas bajas (estaciones 39 y 53). Por otro lado, los cyclopoideos respondieron a la presencia de fitoplancton como silicoflagelados y diatomeas, además de concentraciones de fosfatos. La respuesta de los copépodos a concentraciones de algunos nutrimentos como nitritos y fosfatos coincide con White et al., (2006), los cuales reportaron una respuesta del zooplancton a concentraciones de silicatos y fósforos. Por otro lado, las características omnívoras propias del estadio de copepodito derivaron en que los organismos no respondieran a algún factor ambiental en particular, coincidente con Durán-Campos et al., (2015), los cuales señalan que su distribución solo responderá a factores alimentarios, ingiriendo cualquier otro organismo que logre pasar su aparato bucal.

## Conclusiones

Con base en los resultados obtenidos se puede concluir lo siguiente:

- Durante el verano de 2009, el patrón de circulación en la Bahía de La Paz estuvo dominado por la presencia de un vórtice ciclónico de mesoescala ( $\approx$  30 km de diámetro) el cual alcanzó velocidades de hasta 50 cm/s.
- La estructura del vórtice se observó desde la superficie hasta los 50 m de profundidad, por lo cual puede ser considerado como subsuperficial.
- La composición, abundancia y distribución de los organismos analizados mostró una dependencia en el campo del vórtice, derivado de los cambios hidrográficos en temperatura y densidad.
- Los copépodos calanoideos fueron relativamente abundantes en las estaciones próximas al centro del vórtice; sin embargo, se observó una abundancia máxima en la zona del umbral batimétrico debido a los procesos de acumulación que ocurren en esa región, lo cual asegura el alimento requerido para este grupo de organismos.
- Los copépodos cyclopoideos fueron más abundantes en las estaciones de la periferia del vórtice.
- De la misma manera, los copepoditos fueron abundantes en las estaciones cercanas a la periferia del giro.
- El análisis estadístico corroboró los patrones de distribución observados y evidenció la dependencia de los organismos con ciertas variables ambientales. La temperatura y la concentración de nitritos fueron las variables que más relación presentaron con la abundancia de los copépodos calanoideos, mientras que los cyclopoideos mostraron una relación con la concentración de fosfatos, así como con la abundancia de diatomeas y silicoflagelados. Los copepoditos mostraron relación con un espectro más amplio de variables ambientales, posiblemente por sus diversos hábitos alimentarios en esta etapa de su ciclo de vida
- Los resultados mostrados sugieren una fuerte relación del ambiente físico con la distribución de los copépodos en la Bahía de La Paz, lo que sugiere que la presencia del vórtice ciclónico es la estructura física dominante.

## Referencias

- Araico-González, C.I. (2012). *Hidrografía y circulación geostrófica del Golfo de Tehuantepec en condiciones de verano (tesis de licenciatura)*. Universidad del Mar. Oaxaca. 78 p.
- Bakun, A. (2006). Fronts and eddies as key structures in the habitat of marine fish larvae: opportunity, adaptive response and competitive advantage. *Sci. Mar.* (70S2): 105-122.
- Barrientos, J., Abelló, P. (2004). *Curso práctico de entomología*. Bellaterra. Universidad Autónoma de Barcelona. Barcelona. 303-331 pp.
- Beckmann, W., Auras, A., Hemleben, Ch. (1987). Cyclonic cold-core eddy in the Eastern North Atlantic. III. Zooplankton. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 39: 165-173.
- Boltovskoy, D. (1999). *South Atlantic Zooplankton*. Publicaciones especiales del INIDEP. Mar de Plata. 1076 p.
- Boxshall, G., Jaume, D. (2000). Making waves: the repeated colonization of fresh water by copepod crustaceans. *Adv. Ecol. Res.* 31: 61-79.
- Coria-Monter, E., Monreal-Gómez, M.A., Salas-de-León, D.A., 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: 6258-6268, doi:10.1002/2014jc009916.
- Coria-Monter, E. (2015). *Composición y abundancia del fitoplancton y su relación con los vórtices ciclónico y anticiclónico en la Bahía de La Paz (tesis de doctorado)*. Universidad Autónoma Metropolitana Xochimilco. CDMX. 136 p.
- Coria-Monter, E., Monreal-Gómez, M.A., Salas-de-León, D.A., 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.
- Cruz-Gómez, R.C., Monreal-Gómez, M.A., Bulgakov, S.N. (2008). Efectos de los vórtices en sistemas acuáticos y su relación con la química, biología y geología. *Interciencia* 33 (10): 741-746.
- Cruz-Hernández, J., Sánchez-Velasco, L., Godínez, V.M., Beier, E., Palomares-García, J.R., Barton, E.D., Santamaría-del-Ángel, E. (2018). Vertical distribution of calanoid copepods in a mature cyclonic eddy in the Gulf of California. *Crustaceana* 91(1): 63-84.

De la Lanza, G. (2001). *Características físico-químicas de los mares de México*. 6a ed. Plaza y Valdés. CDMX. 149 p.

Durán-Campos, E. J., Salas de León, D.A., Monreal-Gómez, M.A., 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.

Eden, B., Steinberg, D., Goldthwait, S., McGillicuddy Jr, D. (2009). Zooplankton community structure in a cyclonic and mode-water eddy in the Sargasso Sea. *Deep-Sea Res I* (56): 1757-1776.

Fernández, M. (2015). *Orden Calanoidea*. *Ide@-Sea*. Sociedad Entomológica Aragonesa. 89: 1-27 pp.

Gama, C. (2016). *Conformación de un modelo batimétrico de alta resolución de la Bahía de La Paz (tesis de licenciatura)*. Universidad Nacional Autónoma de México. Ciudad de México. 45 p.

Goldthwait, S., Steinberg, D. (2008). Elevated biomass of mesozooplankton and enhanced fecal pellet flux in cyclonic and mode-waters eddies in the Sargasso Sea. *Deep-Sea Res. Part II* (55): 1360-1377.

IOC, SCOR, IAPSO. (2010). The international thermodynamic equation of seawater-2010. Calculation and use of thermodynamic properties. Intergovernmental Oceanographic Commission, Manual and guides No. 56. UNESCO, 196 pp.

Jiménez, A., Obeso, M., Salas-de-León, D.A. (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 p.

Jongman, R.H.G., Ter Braak, C.J.F., Van Tongeren, O.F.R. (1995). *Data analysis in community and landscape ecology*. Cambridge University Press. Cambridge. 299 p.

Koga, I. (1979). Culture methods of the marine Copepods. *Bull. Japan. Soc. Sci. Fish.* 17(21): 32-52.

Lalli, C., Parsons T.R. (2006). *Biological Oceanography, an introduction*. The Open University. USA. 337 p.

Le Quéré, C., Harrison, S.P., Prentice, I.C., Buitenhuis, E.T., Aumont, O., Bopp, L., Claustre, H., Cotrim-Da-Cunha, L., Geider, R., Giraud, X., Klaas, C., Kohfeld, K.E., Legendre, L., Manizza, M., Platt, T., Rivkin, R.B., Sathyendranath, S., Uitz, J., Watson, A.J., Wolf-Gladrow, D. (2005). Ecosystem dynamics base on plankton

functional types for global ocean biogeochemistry models. *Glob. Change Biol.* (11): 2016-2040.

Legendre, P., Legendre, L. (1998). *Developments in environmental modelling 20*. Numerical Ecology. 2nd Ed. Quebec. 853 p.

Lin, D., X.Q. Li, H.D. Fang H.D., Y.H. Dong, Z.X. Huang, J.H. Chen (2011). Calanoid copepods assemblages in Pearl River Estuary of China in summer: relationships between species distribution and environmental variables. *Estuar. Coast Shelf Sci.* 93: 259-267.

Mann, K., Lazier, J. (2006). *Dynamics of marine ecosystems, biological-physical interactions in the oceans*. Blackwell Scientific Publications. 466 p.

McCauley, E. (1984). *The estimation of abundance and biomass of zooplankton in samples*. J. A. Downing and F. H. Rigler (eds.). A manual on methods for the assessment of secondary productivity in fresh waters. 2nd edition. Blackwell, Oxford, UK. 228-265 pp.

McGillicuddy Jr., D.J., Anderson, L.A., Bates, N.R., Bibby, T., Buesseler, K.O., Carlson, C., Davis, C.S., Ewart, C., Falkowski, P., Goldthwait, S.A., Hansell, D.A., Jenkins, W.J., Johnson, R., Kosnyrev, V., Ledwell, J.R., Li, Q.P., Siegel, D.A., Steinberg, D.K. (2007). Eddy/Wind interactions stimulate extraordinary mid-ocean plankton blooms. *Science* 316: 1021-1026.

McGillicuddy, D.J. (2016). Mechanisms of Physical-Biological-Biogeochemical Interaction at the Oceanic Mesoscale. *Ann. Rev. Mar. Sci.* 8:125-159.

Medellín, J., Navas, G. (2010). Listado taxonómico de Copépodos (Arthropoda: Crustacea) del mar caribe colombiano. *Boletín de Investigación Marina y Costera* 39(2): 265-306.

Miracle, M. (2015). Orden Cyclopoida. *Revista Ide@-Sea*. Sociedad Entomológica Aragonesa 95: 1-19.

Mojica-Ramírez, E. (2008). *Estructura del zooplancton de la Bahía de La Paz, Baja California Sur y su relación con la hidrografía durante el verano del 2004 (tesis de maestría)*. Universidad Nacional Autónoma de México. Ciudad de México. 74 p.

Monreal-Gómez, M.A., Molina, A., Salas-de-León, D.A. (2001). Water masses and cyclonic circulation in Bay of La Paz, Gulf of California, during June 1998. *J. Mar. Syst.* (30): 305-315.

Morales, C., Loreto, M., Hormazabal, S., Correa, M., Nuñez, S., Hidalgo, P. (2010). Mesoscale structure of copepod assemblages in the coastal transition zone and oceanic Waters off central-southern Chile. *Progr. Oceanogr.* 84 (3-4): 158-173.

Obeso-Nieblas, M., Gaviño, J., Jiménez, A., Shirasago, B. (2002). Simulación numérica de la circulación por marea y viento del norte y sur en la Bahía de La Paz, B.C.S. *Oceánides* 17(1): 1-12.

Obeso-Nieblas, M. (2003). *Variabilidad espacio-temporal de las condiciones oceanográficas de la Bahía de La Paz, BCS, México (tesis de doctorado)*. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas. IPN. La Paz. 337 p.

Pond, S., Pickard, G.L. (1986). *Introductory dynamical oceanography*. Pergamon Press Ltd. Oxford, 321 p.

Ramírez-Cruz (2015). *Distribución de la biomasa zooplanctónica en la región del Cañón de Campeche en fin de temporada de nortes (tesis de licenciatura)*. Universidad Nacional Autónoma de México. CDMX. 81 p.

Salas de León, D.A., Monreal-Gómez, M.A. (2005). Procesos físicos que influyen en la productividad biológica de los mares mexicanos. *Ciencia* 56(4): 49-59.

Salas-Monreal, D., Salas-de-León, D.A., Monreal-Gómez, M.A., Riverón-Enzástiga, M.L. Mojica-Ramírez, E. (2012). Hydraulic jump in the Gulf of California. *OJMS* (2):141-149.

Sánchez-Velasco, L., Jiménez, S., Shirasago, B., Obeso, M. (2004). Distribution and abundance of fish larvae in Bahía de La Paz (Gulf of California) and their relation to hydrographic variability during summer (1997-1998). *Deep-Sea Res. II* (51): 723-737.

Sánchez-Velasco, L., Beier, E., Ávalos-García, C., Lavín, M.F. (2006). Larval fish assemblages and geostrophic circulation in Bahía de La Paz and the surrounding region of the Gulf of California. *J. Plank. Res.* 28 (11): 1081-1098.

Torres-Orozco, E. (1993). *Análisis volumétrico de las masas de agua del Golfo de California (tesis de Maestría)*. CICESE. Ensenada B.C., México. 57 p.

Turner, J. (1986). Zooplankton Feeding Ecology: Contents of Fecal Pellets of the Cyclopoid Copepods *Oncaea venusta*, *Corycaeus amazonicus*, *Oithona plumifera*, and *O. simplex* from the Northern Gulf of Mexico. *Mar. Ecol.* 7(4): 289-302 p.

Vives, F., Shmeleva, A. A., Museo Nacional de Ciencias Naturales (Spain), & Consejo Superior de Investigaciones Científicas (Spain). (2007). *Crustacea*,

*Copépodos marinos*. 6ª Ed. Museo Nacional de Ciencias Naturales. Madrid. 1146 p.

Walter, T., Boxshall, G. (2014). *World of Copepods database*. Consultado el 22 de diciembre de 2017 en: <http://www.marinespecies.org>

White, S., M. Rakhesh, V.S. Sarma, B. Rajanna y A.V. Raman (2006). Discriminating zooplankton assemblages through multivariate methods: a case for a tropical polluted harbour and Bar-built estuary. *Chem. Ecol.* 22(3): 225-237.

Yang, G., Li, C., Wang, Y., Wang, X., Dai, L., Tao, Z., Ji, P. (2017). Spatial variation of the zooplankton community in the western tropical Pacific Ocean during the summer of 2014. *Cont. Shelf Res.* 135: 14-22.

Yebra, L., Hernández, S., Almeida, C., Bécognée, P., Rodríguez, J. (2004). The effect of upwelling filaments and island-induced eddies on indices of feeding, respiration and growth in copepods. *Progr. Oceanogr.* (62): 151-169.