



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

**CONTRASTE DE LA DISTRIBUCIÓN VERTICAL Y ABUNDANCIA
DEL ZOOPLANCTÓN DURANTE MAREAS VIVAS Y MUERTAS EN
EL SUR DE LAS GRANDES ISLAS, GOLFO DE CALIFORNIA**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
MAESTRO EN CIENCIAS
(BIOLOGÍA MARINA)

PRESENTA:
ERICK ROBLEDO JÁUREGUI

TUTORES PRINCIPALES:

DR. CARLOS JORGE ROBINSON MENDOZA
INSTITUTO DE CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA, UNAM
DR. JAIME GÓMEZ GUTIÉRREZ
CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS, IPN

COMITÉ TUTOR:

DR. DAVID ALBERTO SALAS DE LEÓN
INSTITUTO DE CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA, UNAM
DR. ERIK CORIA MONTER
INSTITUTO DE CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA, UNAM
DR. RAÚL AGUIRRE GÓMEZ
INSTITUTO DE GEOGRAFÍA, UNAM

CIUDAD UNIVERSITARIA, CD. MX, JUNIO, 2021



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.



**CONTRASTE DE LA DISTRIBUCIÓN VERTICAL Y ABUNDANCIA
DEL ZOOPLANCTON DURANTE MAREAS VIVAS Y MUERTAS EN
EL SUR DE LAS GRANDES ISLAS, GOLFO DE CALIFORNIA**

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE:
MAESTRO(A) EN CIENCIAS
(BIOLOGÍA MARINA)

PRESENTA:
ERICK ROBLEDO JÁUREGUI

TUTORES PRINCIPALES:
DR. CARLOS JORGE ROBINSON MENDOZA
INSTITUTO DE CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA, UNAM
DR JAIME GÓMEZ GUTIÉRREZ
CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS, IPN

COMITÉ TUTOR:
DR. DAVID ALBERTO SALAS DE LEÓN
INSTITUTO DE CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA, UNAM
DR. ERIK CORIA MONTER
INSTITUTO DE CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA, UNAM
DR. RAÚL AGUIRRE GÓMEZ
INSTITUTO DE GEOGRAFÍA, UNAM

CIUDAD UNIVERSITARIA, CD. MX, JUNIO, 2021

Dedicatoria

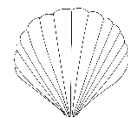
A mis padres Ana Lilia y Ricardo.

A mis hermanos Liliana y Ricardo.

A mi familia y amigos

“Las suaves olas que mecían el barco, también le serenaban el corazón (...).”

-Yukio Mishima



Agradecimientos

Extiendo mi agradecimiento a la Universidad Nacional Autónoma de México y al Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología por permitirme realizar mis estudios de posgrado y mantener mi interés por la ciencia. Al Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, por el uso de sus laboratorios durante la elaboración de este trabajo. A mis directores de tesis Dr. Carlos J. Robinson Mendoza (ICML-UNAM) y Dr. Jaime Gómez Gutiérrez (CICIMAR-IPN) por su apoyo académico durante la realización de la presente tesis de maestría y darme oportunidad de participar en cinco cruceros oceanográficos en el Golfo de California a bordo del B/O "El Puma". Asimismo, les agradezco por su incondicional apoyo en la revisión, crítica y discusión del manuscrito de tesis. Agradezco especialmente a los miembros del comité tutorial Dr. David Alberto Salas de León, Dr. Erik Coria Monter (ICML-UNAM) y Dr. Raúl Aguirre Gómez (IG-UNAM) por los valiosos comentarios realizados para concluir la presente investigación.

Agradezco la colaboración del capitán del B/O "El Puma", Capitán Pascual Barajas Flores, a la tripulación, investigadores, estudiantes y miembros del Laboratorio de Ecología de Pesquerías (ICML-UNAM) que participaron en la campaña oceanográfica CAPEGOLCA XV realizada en junio 2019 por su invaluable ayuda en el registro de datos hidrográficos y muestras biológicas. Agradezco particularmente a M.C. Arturo Sánchez-Uvera, M.C Adalberto Guadalupe Tamayo Corona y M.C. Franklin García Fernández por su asesoría, ayuda en la programación y operación de la red Hydro-Bios en el campo. También particularmente agradezco al Biol. Jesús Othón Martínez por su apoyo en el laboratorio, en el campo con el ADCP y la ecosonda. A la Dra. Laura Sánchez Velasco (CICIMAR-IPN) quien hizo el préstamo de la red multinivel Hydrobios para realizar los muestreos verticales estratificados de zooplancton usados en la presente investigación.

Agradezco ampliamente el trabajo de M. en C. Arturo Sánchez Uvera y Biol. Ángel Antonio Silveyra Bustamante (CICIMAR-IPN) por el apoyo en el análisis y cuantificación de los grandes grupos taxonómicos del zooplancton de las muestras de zooplancton y su apoyo en el muestreo, logística y estimación de su abundancia estandarizada. Agradezco a la Dra. Aída Martínez López y al Dr. Cristian Haskpiel Segura (CICIMAR) por el análisis y cálculos de la concentración de clorofila-a medidas de muestras de agua tomadas *in situ* y Dr. Cristian Haskpiel Segura por su asesoría en el cálculo de la frecuencia de flotabilidad Brunt-Väisälä en los ciclos circadianos. Agradezco el apoyo otorgado por el proyecto CONACyT 2019-152850 y el ICML-UNAM en colaboración con el personal de CICIMAR-IPN por la estancia de investigación realizada en el CICIMAR, La Paz, BCS durante febrero-marzo 2020. Así como al Dr. Jaime Gómez Gutiérrez por las facilidades otorgadas durante la estancia académica en el CICIMAR-IPN en marzo 2020 para el análisis de datos e integración del primer borrador de tesis.

Agradezco profundamente a CONACYT por la beca nacional (CVU 1010248) que me brindó para realizar mis estudios de maestría en el ICML-UNAM. El crucero a bordo del B/O “El Puma” durante junio 2019 fue financiado por la Universidad Nacional Autónoma de México bajo los proyectos PAPIIT-UNAM (No. IN200610), CONACYT (Ciencia Básica CB-2016-01-284201) Efecto del calentamiento del mar y la disminución de la clorofila detectados por satélite en la biomasa y abundancia del zooplancton en el Golfo de California, CB-2019-152850 “Estudio del ecosistema pelágico de la zona de las Grandes Islas del Golfo de California durante el periodo de máxima producción de clorofila” y el Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, Instituto Politécnico Nacional por medio de los proyectos anuales institucionales (SIP-IPN 20195039, 20200696 y 20210725).

Contenido

Lista de figuras	i
Lista de tablas.....	iv
Glosario	vi
Resumen.....	1
Abstract	2
Introducción	3
Hipótesis.....	6
Área de estudio.....	8
Materiales y métodos	11
Datos hidrográficos.....	11
Distribución y abundancia vertical de zooplancton	13
Procesamiento estadístico de los datos	14
Resultados	19
Temperatura y concentración de clorofila-a superficial satelital	19
Estructura de la columna de agua a lo largo del transecto	21
Estructura de la columna de agua durante el ciclo circadiano	24
Estructura de la comunidad del Zooplancton.....	27
Análisis de agrupamiento de dos vías del transecto	31
Procedimiento Permutacional de Multi-Respuesta (MRPP) del transecto	33
Análisis del ciclo circadiano	39
Análisis de agrupamiento de dos vías	39
Procedimiento Permutacional de Multi-Respuesta (MRPP) y análisis ISA	41
NMDS ciclo circadiano.....	43
Discusión	48
Conclusiones	56
Literatura citada	57
Anexos.....	66

Lista de figuras

- Figura 1.** A) Área de estudio delimitando la región del Canal de San Esteban localizado al sur de las Grandes Islas en el Golfo de California, México en junio 2019. B) Ubicación de las 18 estaciones donde se realizaron registros con CTD en los dos transectos sureños denominados circuito (marea muerta 9-10 jun vs. viva 16-17 jun), el transecto (marea muerta 11-12 jun vs. viva 17-18 jun) (círculos negros) y el sitio del ciclo circadiano (marea muerta 12-13 jun vs. viva 18-19 jun) (estrella). Las estaciones mostradas en el rectángulo muestran el transecto donde adicionalmente se realizaron cinco lances verticales con la red estratificada Hydro-Bios. C) Altura de la marea obtenida mediante el programa Tides para el período de muestreo (9–19 junio 2019): línea azul indica muestras obtenidas durante el periodo de mareas muertas (9-13 junio) y rojo durante muestras obtenidas mareas vivas (16-19 junio). SE = San Esteban, T=Transecto, C = Ciclo circadiano. 10
- Figura 2.** Imágenes satelitales de la temperatura superficial del mar promedio semanal (°C) obtenida durante: A) 26 may–1 jun (transición marea muerta a viva), B) 2–9 jun (transición marea viva a muerta), C) 10–17 jun 2019 (mareas muertas) y D) 18–25 jun, 2019 (mareas vivas). 19
- Figura 3.** Imágenes satelitales de clorofila-a promedio semanal durante mareas muertas durante: A) 2–9 jun (transición marea viva a muerta), B) 10–17 jun 2019 (mareas muertas) y C) 18–25 jun 2019 (mareas vivas)..... 20
- Figura 4.** A,B) Variación de la altura del nivel del mar calculada con programa Tides mostrando las horas del día durante el muestreo en cada estación oceanográfica. Distribución vertical de las variables ambientales registradas durante el transecto longitudinal cerca de la Isla San Esteban durante marea muerta (11 jun) y marea viva (16 jun, 2019). C, D) Temperatura (°C), E, F) concentración de clorofila-a inferida a partir de la fluorescencia (mg Chl-a m⁻³), G, H) salinidad (g kg⁻¹), I, J) concentración de oxígeno disuelto (mg O₂ L⁻¹) y K, L) densidad (kg m⁻³) registrado durante mareas muertas (A,C,E,F,I,K) y mareas vivas (B,D,FG,J,L). Sobrepuesto en la distribución vertical de la temperatura está la abundancia total del zooplancton (ind /1000 m³) (todos los grupos taxonómicos integrados). 23
- Figura 5.** A,B) Variación circadiana de la altura del nivel del mar calculada con programa Tides mostrando las horas del día durante el muestreo en cada estación oceanográfica. Variación circadiana de la distribución vertical de las cinco variables ambientales registradas durante marea muerta (12-13 jun, 2019) y marea viva (18-19 jun, 2019) en el sur de Isla San Esteban, Golfo de California: C, D) Temperatura (°C), E, F) concentración de clorofila-a inferida a partir de la fluorescencia (mg Chl-a m⁻³), G, H) salinidad (g Kg⁻¹), I, J) concentración de oxígeno disuelto (mg O₂ L⁻¹) y K, L) densidad (kg m⁻³). Las líneas

punteadas indican las clinas de cada variable ambiental. La distribución vertical de la abundancia total del zooplancton (todos los grupos taxonómicos sumados) está sobrepuesto en los perfiles de temperatura (C, D).....26

Figura 6. Variación circadiana de la distribución vertical de la frecuencia de flotabilidad (Brunt-Väisälä) registradas durante: A) marea muerta (12-13 jun 2019) y B) marea viva (18-19 jun 2019) en el sur de Isla San Esteban, Golfo de California, México.27

Figura 7. Abundancia estandarizada promedio de los grupos taxonómicos del zooplancton por los estratos verticales en el transecto localizado al sur de Isla San Esteban durante A) marea muerta, B) marea viva y durante el ciclo circadiano realizado durante C) marea muerta y D) marea viva.29

Figura 8. Análisis de agrupamiento de dos vías de las muestras de zooplancton y micronecton obtenidas con red estratificada a lo largo del transecto San Esteban recolectado durante mareas muertas y vivas durante junio 2019. Grupos de estaciones relacionadas con su estrato (A-D). Grandes grupos taxonómicos del zooplancton (G1-G2), principalmente micronecton (G3). Líneas continuas indican el punto de corte de grupo que separan las unidades de muestreo.32

Figura 9. Escalamiento no métrico Multidimensional de la comunidad de zooplancton y micronecton identificado a grandes grupos taxonómicos en función de las 18 variables ambientales a lo largo del transecto realizado durante mareas muertas y vivas durante junio 2019 en la región sur de las Grandes Islas. A) Ordenación de las estaciones de muestreo y B) Ordenación de los grupos del zooplancton en el transecto. Lista zooplancton: 1) *Phasiphaea pacifica*, 2) *Maryprocessa pippinae*, 3) Mictophidae, 4) Euphausiidae, 5) *Nyctiphanes simplex*, 6) *Nematoscelis difficilis*, 7) Copepoda, 8) Euphausiidae, 9) Mysida, 10) Amphipoda, 11) Isopoda, 12) Cirripedia, 13) Cladocera, 14) Ostracoda, 15) Decapoda, 16) Stomatopoda, 17) Gasteropoda, 18) Heteropoda, 19) Pteropoda, 20) Bivalva, 21) Annelida, 22) Larvas de Equinodermos, 23) Chaetognatha, 24) Ctenophora, 25) Medusa, 26) Siphonophora, 27) Thaliacea, 28) Foraminifera, 29) Radiolaria, 30) Hidrozoa, 31) Briozoa, 32) Appendiculata, 33) Huevos de peces, y 34) Larvas de peces. Lista variables: Pfd = profundidad, O = concentración de oxígeno disuelto, F = fluorescencia, T = temperatura, S = salinidad, POx = Profundidad de la oxiclina, PHa = Profundidad haloclina, Pte= profundidad termoclina, Ha = Haloclina.38

Figura 10. Análisis de agrupamiento de dos vías de la abundancia de zooplancton y micronecton identificado a grandes grupos taxonómicos registrados durante el ciclo circadiano de mareas muertas y mareas vivas en junio 2019. Grupos de estaciones relacionadas con su estrato (G1-G3). Grandes grupos de zooplancton (Z1-Z2),

micronecton (Z3). Líneas continuas indican el punto de corte entre las unidades de muestreo.....40

Figura 11. Escalamiento no métrico Multidimensional de la comunidad de zooplancton y micronecton identificado a grandes grupos taxonómicos en función de las 18 variables ambientales durante el ciclo circadiano durante mareas muertas y mareas vivas en junio 2019 en el Canal de San Esteban. A) Ordenación de las estaciones de muestreo y B) Ordenación de los grupos del zooplancton y micronecton durante el ciclo circadiano. Lista NMDS del ciclo de zooplancton: 1) *Phasiphaea pacifica*, 2) *Maryprocessa pippinae*, 3) Mictophidae, 4) Euphausiidae, 5) *Nyctiphanes simplex*, 6) *Nematoscelis difficilis*, 7) Copepoda, 8) Euphausiidae, 9) Mysida, 10) Amphipoda, 11) Isopoda, 12) Cirripedia, 13) Cladocera, 14) Ostracoda, 15) Decapoda, 16) Stomatopoda, 17) Gasteropoda, 18) Heteropoda, 19) Pteropoda, 20) Bivalva, 21) Annelida, 22) Larvas de Equinodermos, 23) Chaetognatha, 24) Ctenophora, 25) Medusa, 26) Siphonophora, 27) Thaliacea, 28) Foraminifera, 29) Radiolaria, 30) Hidrozoa, 31) Briozoa, 32) Appendiculata, 33) Huevos de peces, y 34) Larvas de peces. Lista variables D = Densidad; F = Fluorescencia; O = concentración de Oxígeno disuelto; T = temperatura y POx = Profundidad oxiclina.47

Lista de tablas

Tabla 1. Características termohalinas de las masas de agua presentes en el Golfo de California (información obtenida de Portela et al., 2016).	9
Tabla 2. Cronología de los muestreos hidrográficos (CTD) y biológicos (muestreos verticales con red Hydro-Bios) realizados durante junio 2019 en la región del Canal de San Esteban localizado al sur de las Grandes Islas del Golfo de California, México.	11
Tabla 3. Lista de 19 variables ambientales y 2 variables categóricas registradas durante el crucero de junio 2019 en la región de las Grandes Islas. La frecuencia de flotabilidad Brünt-Väisälä no fue incluida en el ordenamiento.	15
Tabla 4. Abundancia promedio y desviación estándar (DE) de los grupos taxonómicos del zooplancton recolectados en los estratos verticales (red de 505 µm) a lo largo del transecto y durante el ciclo circadiano de mareas muertas y mareas vivas durante junio 2019	30
Tabla 5. Procedimiento Permutacional de Multi-Respuesta comparando la abundancia de zooplancton y micronecton identificado a grandes grupos a lo largo del transecto en el Canal de San Esteban en función del estado de la marea muerta (12-13 jun 2019) y marea viva (18-19 jun 2019) y entre los cuatro grupos de unidades de muestreo del Análisis de agrupamiento de dos vías (Fig. 8).	33
Tabla 6. Análisis Indicador de grupos taxonómicos de zooplancton y micronecton identificados a grandes grupos taxonómicos recolectados en el transecto de la región sur de la Isla San Esteban muestreada durante marea muerta (12-13 jun 2019) y marea viva (18-19 jun 2019) y comparando los grupos del análisis de agrupamiento.	34
Tabla 7. Resultados de Escalamiento no métrico multidimensional (NMDS) para los grupos taxonómicos a grandes grupos de todas las estaciones mostrando el coeficiente de determinación (r^2) y la correlación Pearson y Kendall (r) para las asociaciones ambientales registrados durante mareas vivas y mareas muertas en junio 2019 en el transecto del canal de San Esteban en el Archipiélago de las Grandes Islas, Golfo de California.....	36
Tabla 8. Procedimiento Permutacional de Multi-Respuesta (MRPP) de la comparación de la estructura de la comunidad y abundancia de zooplancton y micronecton recolectado durante el ciclo circadiano contrastando tres hipótesis: marea muerta (12-13 jun 2019) vs. marea viva (18-19 jun 2019); día vs. noche y comparando entre los grupos de unidades de muestreo del resultado del análisis de ordenamiento de dos vías del ciclo circadiano.	41
Tabla 9. Análisis Indicador de Especies de la abundancia de zooplancton y micronecton identificado a grandes grupos taxonómicos durante los ciclos circadianos de marea	

muerta (12-13 jun 2019) y marea viva (18-19 jun 2019) en el canal de San Esteban, Archipiélago de las Grandes Islas, Golfo de California.42

Tabla 10. NMDS de la abundancia de zooplancton y micronecton identificado a grandes grupos taxonómicos registrados durante los ciclos circadianos en mareas vivas y mareas muertas en el Canal de San Esteban durante junio 2019.45

Glosario

Abundancia: Número de organismos por unidad de superficie o volumen.

Advección: En oceanografía es el proceso por el cual las propiedades de un fluido son transportadas horizontal (corrientes) o verticalmente (surgencia o convergencia).

Análisis de agrupamiento: Técnica de ordenamiento que busca agrupar elementos (o variables) tratando de lograr la máxima homogeneidad en cada grupo y la mayor diferencia entre los grupos.

Baroclina: En la dinámica de fluidos, la baroclinidad (también conocida como Baroclina) de un fluido estratificado es una medida de cuán desalineado está el gradiente de presión con respecto al gradiente de densidad de un fluido.

Barotropía: en un fluido es una característica por la cual las líneas de presión constantes (isobara) coinciden con las de densidad constantes (isopicna). Ello permite una relación en la que la presión solo depende de la densidad, no de otros campos; esto es $P=P(\rho)$.

Capa de mezcla: Estrato de la columna de agua del océano donde se presenta una turbulencia activa que homogeniza algunas variables hidrográficas y cuya profundidad varía geográficamente por la irradiancia, forzamiento de viento, aportes de agua dulce entre otros procesos que la influyen. La turbulencia es generada por vientos, enfriamiento, o procesos como la evaporación, o la formación de hielo marino que incrementa la salinidad.

Clorofila-a: Pigmento fotosintético que refleja la luz verde y absorbe la mayor parte de la energía de las longitudes de onda de la luz azul-violeta y rojo-anaranjado, compuesto esencial como donador de electrones en el proceso de la fotosíntesis.

Comunidad: Conjunto de especies que habitan en un ecosistema también conocido como biota.

Corrientes de marea: Corrientes periódicas con ciclo diario que son producidas por la atracción lunar y en menor grado, por la del Sol. Son corrientes que afectan toda la columna de agua, hasta las zonas más profundas del océano, pero son más evidentes en zonas costeras.

CTD: Abreviación en inglés de "Conductivity, Temperature and Depth". Instrumento oceanográfico que permite medir la temperatura, conductividad y presión en la columna de agua. Con esta información se puede inferir la salinidad, la profundidad y la densidad del agua en la columna de agua.

Ensamblaje: Subconjunto taxonómico de una comunidad o biota.

Equinoccio: Momento del año (durante marzo y septiembre) en que el Sol forma un eje perpendicular con el ecuador y en que la duración del día es igual a la de la noche en toda la Tierra. Esto es causado porque el eje de rotación está inclinado 23.5° con respecto a su órbita que causa la estacionalidad opuesta en ambos hemisferios. Si existe una alineación de la Luna con la Tierra y el Sol, las mareas serán aún más intensas y con el máximo rango de mareas ya que el agua será dos veces más atraída por estos dos cuerpos celestes.

El escalamiento multidimensional (EMD) (MDS por sus siglas en inglés Non-Metric Multidimensional scaling) se refiere al conjunto de técnicas estadísticas utilizadas habitualmente en ecología para la visualización y exploración de datos.

Estratificación: Estructura vertical de la columna de agua con varias capas debido a las diferencias de densidad, es la condición opuesta a mezcla.

Estructura de la comunidad: Composición de especies (riqueza) y abundancia (diversidad) de especies que habitan en un ecosistema.

Frecuencia de flotabilidad Brunt–Väisälä (N): Medida de la estabilidad de un fluido a los desplazamientos verticales como los causados por la convección. Más precisamente, es la frecuencia a la que oscilará una parcela desplazada verticalmente dentro de un entorno estáticamente estable.

Frente: Pronunciado gradiente horizontal de variables ambientales conservativas del agua como la temperatura, salinidad y densidad.

Frente de marea: Gradiente horizontal de densidad en regiones cercanas a la costa causados por la mezcla turbulenta generada por las corrientes de marea en regiones poco profundas.

Frontogénesis: proceso oceanográfico de formación de una zona con pronunciado gradiente termo-halino en la superficie del océano que da como resultado la formación de frentes marinos.

Gradiente: Operador matemático diferencial, que al ser aplicado a un campo escalar produce un vector con dirección de máxima variación.

Haloclina: Región de la columna de agua donde la salinidad tiene el mayor gradiente en función de la profundidad.

Marea: Variación periódica de ascenso y descenso del nivel del mar debido al movimiento relativo y a la atracción gravitacional de la Luna y el Sol.

Marea alta (pleamar): Nivel máximo de altura del nivel del mar que alcanza una marea creciente. El ascenso del nivel de agua se debe a las fuerzas de marea periódicas y a los efectos locales de las condiciones meteorológicas, hidrológicas y oceanográficas.

Marea baja (bajamar): Nivel mínimo de altura del nivel del mar alcanzado por una marea menguante o vaciante en un día cualquiera. El descenso del nivel de agua se debe a las fuerzas de marea periódicas y a los efectos locales de las condiciones meteorológicas, hidrológicas y oceanográficas.

Mareas vivas (sicigia): Cuando la posición de los tres astros, Sol, Luna y Tierra se encuentran sobre una misma línea se suman las fuerzas de atracción de la luna y el sol, por lo que se producen las mareas pleamares de mayor magnitud y en consecuencia las bajamares son más bajas que las promedio.

Mareas muertas (cuadratura): Cuando las posiciones de la Luna, la Tierra y el Sol forman un ángulo recto (de 90 grados). En este caso, los efectos de la atracción gravitatoria lunar y solar se contrarrestan, y la marea alta es de menor altura que durante mareas vivas.

Masa de Agua: Cuerpos de agua cuyas propiedades conservativas de temperatura y salinidad son de origen común que tienen rangos distintivos en relación con otras masas de agua de distinto origen.

Mezcla: Proceso turbulento que homogeniza las propiedades fisicoquímicas de la columna de agua causado por el forzamiento del viento que causa turbulencia.

Mesoescala: Procesos que se producen en escalas de pocos días y meses en una escala espacial de decenas a centenas de kilómetros.

Migración vertical: Patrón de desplazamiento que realizan a diario u ontogenético la mayor parte de los organismos pelágicos del plancton y necton que viven en la zona pelágica del océano motivado en respuesta a la búsqueda de presas, evasión de depredadores, ahorro energético y particionamiento de hábitat para disminuir la competencia.

Oxiclina: Capa de la columna de agua en la que existe el gradiente máximo de la concentración de oxígeno disuelto en el agua en función de la profundidad.

Picnoclina: Capa en la columna de agua en la que existe el gradiente máximo de la densidad de agua marina agua en función de la profundidad.

Plancton: Palabra de origen griego que significa “errante”, son organismos principalmente microscópicos que viven movidos por las corrientes que pueden ser marinos o de agua dulce.

Productividad: Tasa de biomasa sintetizada por unidad de tiempo por unidad de área o volumen en un ecosistema.

Rango de marea: Diferencia en el nivel del mar entre la marea más alta (pleamar) y la marea más baja (bajamar) en un ciclo de marea.

Ritmo circadiano: Oscilación temporal de cualquier variable biológica en un ciclo de 24 horas que es en función a la rotación del planeta Tierra.

Solsticio: Momento del año en que el Sol (durante diciembre y junio), en su movimiento aparente, pasa por uno de los puntos de la eclíptica más alejados del ecuador y en el que se da la máxima diferencia de duración entre el día y la noche. Esto es causado por que el eje de rotación esta inclinado 23.5° con respecto a su órbita que causa la estacionalidad opuesta en ambos hemisferios. Durante del solsticio de verano (el día más largo del año) y el solsticio de invierno (el día más corto), las mareas se debilitan. De hecho, la Tierra está inclinada hacia el Sol, la atracción ejercida se vuelve mucho más débil y los coeficientes de marea disminuyen.

Taxón: Unidad taxonómica, nombrada o no; es decir, población o conjunto de poblaciones de organismos a los que generalmente se supone filogenéticamente relacionados y con caracteres comunes que diferencian la unidad (género, familias, orden, etc.) de otras unidades semejantes (ICZN, 1999).

Termoclina: Capa donde se encuentra el máximo gradiente vertical de la temperatura en la columna de agua.

Umbral: Es un cambio abrupto de la pendiente de la profundidad del fondo marino.

Zona eufótica: Capa de la columna de agua hasta la cual penetra la luz del sol donde se realiza la fotosíntesis, base de la producción primaria en los ecosistemas acuáticos.

Zooplancton: Comunidad de organismos animales heterotróficos que nadan libremente a lo largo de la columna de agua pero que en su conjunto derivan horizontalmente en la dirección de las corrientes.

Resumen

El Archipiélago de las Grandes Islas es la región con menor temperatura y más productiva en el Golfo de California debido a surgencias generadas por cambios abruptos en la batimetría y rápidas corrientes de marea que mezclan la columna de agua y advectan nutrientes subsuperficiales a la zona eufótica. La presente investigación compara la composición, abundancia y distribución vertical del zooplancton, identificando a grandes grupos en función de las condiciones hidrográficas (temperatura, salinidad, concentración de clorofila-a y concentración de oxígeno disuelto) durante mareas vivas y muertas en junio de 2019 en la región sur del Archipiélago. Junio es el periodo de transición de la época fría-cálida en el Golfo de California. Se realizaron registros hidrográficos y muestreos de zooplancton en un transecto a lo ancho del Canal de San Esteban y dos ciclos circadianos durante mareas vivas y muertas en el Canal de San Esteban. Todas las variables mostraron cortos periodos de mezcla en consecuencia al movimiento hacia el sur de agua del norte y estratificación de la columna de agua por agua proveniente del sur. Las mayores abundancias de zooplancton se observaron durante los periodos de estratificación del ciclo circadiano de mareas muertas y durante los periodos de mezcla durante mareas vivas. El análisis de agrupamiento de dos vías demostró grupos de zooplancton distintos entre el ciclo circadiano de mareas muertas y vivas. Las isolíneas de todas las variables hidrográficas fueron más someras en el oeste que en el este del transecto debido al distinto régimen de flujo de corriente entre la costa oeste y este. La pendiente de las isolíneas fue más pronunciada durante mareas muertas que durante mareas vivas. Las mayores abundancias de zooplancton estuvieron en la parte oeste del transecto que fue más fría durante mareas vivas y en todo el transecto durante mareas muertas. Se concluye que la variación ambiental entre mareas vivas y mareas muertas consecutivas causó pocos cambios en la abundancia y estructura de la comunidad identificada a grandes grupos del zooplancton debido a que las escalas de tiempo son considerablemente menores que la longevidad de los organismos zooplanctónicos (se esperan mayores cambios en la comunidad a escala estacional) y porque el estudio se realizó cerca del solsticio de verano (21 Jun 2019) cuando se esperan los valores más bajos de los rangos de marea.

Palabras Clave: Grupos taxonómicos, estructura de la comunidad, corrientes de marea, frente de marea, mareas vivas, mareas muertas, migración vertical, ciclo circadiano.

Abstract

The Midriff Archipelago Region (MAR) is the coolest and the most productive region in the Gulf of California due to upwellings generated by abrupt changes in seafloor bathymetry and tidal currents that mix the water column and upwell subsurface nutrients into the euphotic zone. The composition, abundance and vertical distribution of zooplankton identified in large taxonomic groups was investigated in function of hydrographic conditions of temperature, salinity, chlorophyll-*a* concentration and dissolved oxygen concentration during neap and spring tides in June 2019 in the southern region of the MAR. June is the transition of the cold-warm seasons in the Gulf of California. A cross-shelf transect was sampled along San Esteban Channel and two circadian cycles during neap and spring tides were done in the San Esteban Channel. All variables showed short periods of mixing because of the sea water moving southward from the north and stratification of the water column caused by seawater moving northward from the south. The highest zooplankton abundances were observed during periods of stratification of the circadian neap tidal cycle and during mixed column water conditions during periods of spring tides. A two-ways cluster analysis showed distinct zooplankton taxonomic groups between the circadian neap and spring tide cycles. The isolines of all the hydrographic variables in the transect were shallower in the west than in the east coast due to the different sea current flow patterns between west and east coasts. The slope of the isolines were more pronounced during neap tides than spring tides. Zooplankton abundances were higher during the colder western part of the transect during spring tides and along the entire transect during the neap tides. The conclusion is that environmental variation between consecutive neap and spring tides caused almost undetectable changes in the abundance and structure community at large zooplankton taxonomic groups of because those time scales are considerably smaller than the life-span of most of the zooplankton organisms (that would be expected to have larger changes in a seasonal scale) and because the study was conducted near the summer solstice (June 21, 2019) when lower values of tidal ranges are expected.

Key words: Taxonomic groups, community structure, tidal currents, tidal front, spring tides, neap tides, vertical migration, circadian cycle.

Introducción

El Golfo de California es un mar semicerrado rodeado por la península de Baja California y la parte continental del noroeste de México. Esta es una región subtropical y tropical con elevada biodiversidad y con regiones de moderada a alta productividad biológica, resultantes de la combinación de diversos procesos oceanográficos de surgencias, remolinos, frentes y mezcla por la interacción de las corrientes de mareas con la particular batimetría del golfo (Lluch-Cota et al., 2007; Mercado-Santana et al., 2017). La circulación superficial en el Golfo de California es causada por el forzamiento de Océano Pacífico, el forzamiento de los vientos en la superficie del mar, procesos de meso escala (remolinos y frentes marinos) y flujos de calor debido a la alta evaporación y baja precipitación anual (Ripa, 1997; Lavín, 2002; Álvarez-Borrogo, 2002; Marinone, 2003, 2012; Salas-de-León et al., 2011). Las corrientes de marea en Golfo de California son producidas por la co-oscilación con las mareas del Océano Pacífico, así que las diferencias de las mareas en el interior del Golfo de California se deben a las variaciones batimétricas en la entrada del Golfo de California y a la atracción gravitacional de la Luna y secundariamente del Sol (Ripa y Velázquez, 1993; Marinone y Lavín, 1997; Lavín y Marinone, 2003). El rango de mareas en la región de las Grandes Islas y el Alto Golfo es de aproximadamente 3 m con una periodicidad semidiurna lo que causa intensas corrientes de mareas con velocidades de hasta 1 m s^{-1} (Simpson et al., 1994; Paden et al., 1991). La región entre las Islas Tiburón y San Lorenzo ha recibido particular atención debido a sus elevadas velocidades de las corrientes ($\sim 0.6 \text{ m s}^{-1}$ cuando sube la marea y -0.8 m s^{-1} cuando baja la marea) y alta energía cinética evidenciadas en la formación de grupos de ondas internas propagándose por varios cientos de kilómetros (Velázquez-Muñoz y Filonov, 2021). Las corrientes de marea interactúan con la batimetría abrupta generando intensa mezcla vertical mediante disipación de energía cinética turbulenta en los umbrales (Argote et al., 1995; López et al., 2006).

La región de las Grandes Islas es la región con menor temperatura y mayor concentración superficial de clorofila-a promedio en el Golfo de California durante todo el año (Wilkinson, 2009; López et al., 2006; Escalante et al., 2013; Mercado-Santana et al., 2017; Garcés-Rodríguez et al., 2021). La fenología de la variación estacional de la temperatura y la concentración de la producción primaria incluye una larga temporada fría (dic-may), una corta temporada cálida (jul-oct) con dos breves periodos de transición fría-cálida (junio) y transición fría-cálida (noviembre) (Hidalgo-González y Álvarez-Borrogo, 2001, 2004). La elevada biomasa de fitoplancton es promovida por intensas corrientes de marea que generan eventos de surgencias en el Canal de Ballenas y el Canal de Salsipuedes (López et al., 2006). Esto promueve altas biomásas de la comunidad del zooplancton asociadas con un efecto de

umbral batimétrico, que induce fuertes velocidades de cizallamiento, creando una intensa mezcla vertical por surgencias (Salas-de-León et al., 2011).

Los frentes oceánicos son estrechas zonas de transición entre masas de agua de diferentes propiedades físicas, químicas y/o biológicas a través de pronunciados gradientes horizontales que ocurren a una gran variedad de escalas de tiempo y espacio (Argote et al., 1995; López et al., 2006; McWilliams, 2017). Badan-Dangon et al. (1985) fueron pioneros en observar mediante imágenes satelitales los patrones de distribución de las aguas frías del Canal de Ballenas durante primavera y verano y sus frentes térmicos asociados. Argote et al. (1995) combinaron observaciones oceanográficas *in situ* y modelación numérica para evaluar la disipación de la marea semidiurna (M_2) y su relación con aspectos de la estratificación del parámetro de Simpson en la región de las Grades Islas. Ellos concluyeron que la posición de las zonas frontales estuvo controlada principalmente por la mezcla mareal durante el verano y modificada por el forzamiento del viento durante el invierno cuando los flujos de calor fueron bajos o negativos. Al sur de la región de las Grandes Islas existe un frente termo-halino semipermanente causado por el cambio abrupto de la batimetría en el Umbral de San Esteban, que ha sido estudiado con relación a la distribución vertical y abundancia de las asociaciones de larvas de peces (Danell et al., 2009; Inda-Díaz et al., 2010; Márquez-Artavia, 2014; Garcés-Rodríguez et al., 2021). La posición y orientación del frente de mareas varía estacionalmente la región de las Grandes Islas en función del forzamiento del viento, dinámica en los patrones de circulación, estratificación y mezcla vertical frecuentemente evidenciado cambios marcados en el color del agua, líneas con espuma, zonas de aguas turbulentas, acumulaciones de objetos flotantes, y alta actividad biológica como la acumulación de fitoplancton y zooplancton. Los frentes más intensos en esta región ($> 0.08 \text{ }^\circ\text{C km}^{-1}$) se originaron en la convergencia entre las aguas frías de la mezcla vertical continua en los umbrales y cuencas y las aguas cálidas del sur del Golfo de California con una orientación casi longitudinal durante verano (junio–agosto) a casi transversal en invierno (diciembre–abril) (Márquez-Artavia, 2014; Garcés-Rodríguez et al., 2021). La frontogénesis está asociada a dos procesos: 1) la mezcla vertical diferencial que resulta en la pérdida de estratificación a un lado del frente, haciendo que la diferencia de gradientes verticales de densidad se manifiesten en gradientes horizontales como ocurre en los frentes de marea y 2) la advección diferencial por convergencia o cortantes en el flujo horizontal asociados con la generación de diferentes procesos turbulentos y el movimiento del agua será a través de las isotermas o isopicnas (Hoskins y Bretherton, 1972). El frente al sur de las Grandes Islas es resultado de un pronunciado forzamiento interno de marea con alta energía cinética en la cuenca de la Isla Tiburón que se origina sobre el umbral de San

Esteban que modula la distribución y abundancia vertical de las asociaciones de larvas de peces (Ruvalcaba-Aroche et al., 2019; Garcés-Rodríguez et al., 2021). Peguero-Icaza et al. (2011) investigaron las rutas de conectividad de larvas de peces en la región de las Grandes Islas indicando que existe un transporte desde esta región hacia el norte de GC durante el verano y desde esta zona la región de las Grandes Islas durante el invierno acorde a los principales patrones de flujos de la región. La distribución de las larvas de peces se ha investigado en relación con frentes oceánicos dado que funcionan como un límite en la distribución de especies al sur y norte del Golfo de California y ondas internas en la región de las Grandes Islas (Danell et al., 2009; Inda-Díaz et al., 2010; Márquez-Artavia, 2014; Ruvalcaba-Aroche et al., 2016, 2019; Garcés-Rodríguez et al., 2021). Sin embargo, la distribución vertical y abundancia del resto de la estructura de la comunidad del zooplancton aún no ha sido investigada. Además, estas comparaciones se han realizado principalmente entre estaciones del año; pero no han sido contrastadas bajo condiciones de mareas vivas y mareas muertas cuando existen condiciones contrastantes en la velocidad de las corrientes y bombeo de nutrientes en la capa eufótica.

El ciclo de marea en el Golfo de California es mixto con dominancia diurna. Sin embargo, en la región norte y sur de las Grandes Islas la marea es mixto semidiurna (Filloux, 1973). La amplitud de la componente semidiurna (M_2) se incrementa del sur (boca del golfo) al norte (alto golfo), con una región de anfidromía virtual en el centro del golfo (Marinone, 2003; Lavín y Marinone, 2003). El amplio rango de marea y las corrientes residuales de marea promueven la mezcla de la columna de agua que favorece la productividad del fitoplancton. La mezcla vertical es causada por el forzamiento del viento, la fricción de las corrientes con el fondo, los gradientes de densidad en la columna de agua y el paso de las ondas internas (Álvarez-Borrego y Lara-Lara, 1991; Lavín y Marinone, 2003; Filonov y Lavín, 2003; Marinone y Lavín, 2003, Ruvalcaba-Aroche et al., 2019).

Marinone (2012) en todo el Golfo de California y Garcés-Rodríguez et al. (2021) particularmente en la región de las Grandes Islas demostraron con un modelo de circulación de corrientes superficiales (HAMSOM y ROMS) que en junio el flujo de la corriente es hacia el norte en el lado este y hacia el sur en el lado oeste de la región de Canales de las Grandes Islas. Este patrón de corrientes sugiere que la abundancia y estructura de la comunidad y abundancia del zooplancton identificado a grandes grupos taxonómicos puede tener diferencias longitudinales. La presente tesis de maestría investiga la influencia de las corrientes de marea durante marea viva y muerta en la estructura de la comunidad, abundancia y distribución vertical del zooplancton y

micronecton identificado a grandes grupos taxonómicos durante un ciclo circadiano y a lo largo de un transecto transversal al sur del Canal San Esteban en la región sur de las Grandes Islas del Golfo de California durante la transición fría-cálida en junio de 2019 de acuerdo con la fenología estacional descrita en estudios previos (Robles-Pacheco y Marinone, 1997; Hidalgo-González y Alvares-Borrego, 2001, 2004). Aunque las mareas vivas y mareas muertas ocurren durante todo el año, los valores más altos de pleamares y mareas vivas ocurren durante los equinoccios (primavera y otoño), mientras que los valores más bajos ocurren durante los solsticios (verano e invierno). Debido a que el presente estudio se realizó durante junio 2019 (el solsticio ocurrió en jun 21 a las 15:54 h) por lo que la intensidad y la amplitud de la marea fue menor al esperado durante periodos de equinoccios. Se esperan menores cambios en la comunidad de zooplancton entre mareas muertas y vivas cercanas al solsticio en junio 2019 a si se hiciera durante época de equinoccio.

Hipótesis

Se espera un contraste de la distribución vertical y abundancia del zooplancton identificado a grandes grupos durante mareas vivas y muertas debido a la mayor mezcla en la columna de agua durante las mareas vivas que durante mareas muertas. Esto promueve mayores concentraciones de clorofila-a (Chl-a) que favorece mayor abundancia y menor variabilidad en la distribución vertical de zooplancton, transportando zooplancton y micronecton del sur de las Grandes Islas (hábitat oceánico) hacia el norte en el lado continental (este) y hacia el sur en el lado peninsular (oeste) previamente conocido para la región (y evidenciado *in situ* por la inclinación de las isoterms). En contraste durante las mareas muertas se espera mayor estratificación en la columna de agua con una distribución vertical y circadiana del zooplancton y micronecton más pronunciada (menos mezcla). De esta forma, se espera una mayor abundancia de zooplancton y una distribución vertical más homogénea durante el periodo de mareas vivas que durante mareas muertas en junio 2019 en la región sur de las Grandes Islas del Golfo de California.

Objetivo general

Comparar las condiciones oceanográficas ocurridas en el ecosistema epipelágico en la región sur de las Grandes Islas del Golfo de California durante junio de 2019 contrastando mareas vivas y muertas que influyen la composición de la estructura de la comunidad, abundancia y distribución vertical del zooplancton y micronecton identificado a grandes grupos taxonómicos en un ciclo circadiano y a lo largo de un transecto perpendicular a la costa localizado en el sur de Isla San Esteban.

Objetivos específicos

1. Contrastar las condiciones de la concentración de clorofila-a (principalmente en la profundidad del pico máximo de concentración de Chl-a), termoclina, haloclina, picnoclina y oxiclina en la columna de agua durante un ciclo circadiano (24 h) y a lo largo de un transecto perpendicular a la costa al sur de Isla San Esteban realizado durante mareas vivas y muertas en junio de 2019.
2. Comparar los cambios en la estructura de la comunidad, abundancia y distribución vertical del zooplancton y micronecton identificado a grandes grupos taxonómicos durante un ciclo circadiano realizado en mareas vivas y otro en mareas muertas en el canal de San Esteban en junio de 2019.
3. Comparar los cambios en la estructura de la comunidad, abundancia y distribución vertical del zooplancton y micronecton identificado a grandes grupos taxonómicos a lo largo de un transecto perpendicular de la costa localizado en el sur del Canal de San Esteban realizado durante mareas vivas y muertas en junio de 2019.
4. Inferir la relación de la abundancia y estructura de la comunidad de zooplancton y micronecton identificado a grandes grupos taxonómicos en función de las condiciones ambientales mediante análisis de ordenamiento estadísticos no paramétricos multivariados.

Área de estudio

El área de estudio comprende la parte sur de la región de las Grandes Islas (**Fig. 1 A**) que incluye tres transectos que atraviesan el Canal de San Lorenzo y la posición donde se realizaron dos ciclos circadianos en mareas vivas y muertas en junio 2019. En este trabajo solo el transecto más al norte fue analizado con relación a las condiciones ambientales debido a que solo en este transecto se obtuvieron muestras estratificadas de zooplancton.

El Golfo de California tiene diversas cuencas y trincheras profundas con profundidades de hasta 3500 m, pero el Alto Golfo es somero (<200 m) y se encuentra separado por umbrales e islas en la zona central del golfo. Al norte se encuentra la región del Archipiélago de las Grandes Islas conformado por las islas Ángel de la Guarda, Tiburón, San Esteban y San Lorenzo. El archipiélago tiene una compleja batimetría, el umbral de San Esteban y los canales de Salsipuedes y Ballenas con profundidades que alcanzan 200 m en esa región (Salas-de-León et al., 2011; Álvarez-Borrego, 2010; Velazquez-Mu. oz y Filonov, 2021). La región de las Grandes Islas tiene elevadas concentraciones de nutrientes durante todo el año principalmente causadas por intensas corrientes de marea que promueven mezcla vertical y surgencias originadas por el umbral de profundidad del fondo marino localizado al sur de las Grandes Islas (Mercado-Santana et al., 2017). Por esta razón, esta región usualmente alberga diversas y abundantes comunidades de zooplancton peces, aves y mamíferos marinos (Brinton et al., 1986; Álvarez-Borrego, 2008, 2010).

Las características hidrográficas del Golfo de California están relacionadas con el patrón de la circulación termohalina regional; así como los procesos oceanográficos de mesoescala y las cinco masas de agua que se encuentran en el golfo (**Tabla 1**) (Portela et al., 2016). Sin embargo, la región de las Grandes Islas ocurre predominantemente las masas de agua del Golfo de California con la presencia estacional de Agua Superficial Tropical (STW) durante la temporada cálida (jul-oct) (Portela et al., 2016). El Agua Intermedia del Pacífico no se encuentra en las grandes islas porque es más somero a 400 m donde se distribuye esta masa de agua profunda (**Tabla 1**). La circulación estacional introduce agua que proviene del Océano Pacífico por la costa este del Golfo de California y vientos predominantemente del noreste durante el periodo frío, favoreciendo eventos de surgencias costeras forzadas por vientos del noroeste (con advección de materia orgánica, nutrientes y metales) y alta la productividad de zooplancton (Álvarez-Borrego y Lara-Lara, 1991; Gaxiola-Castro et al., 1995; Castro et al., 2000; Gómez-Gutiérrez et al., 2012). La costa peninsular del golfo la corriente fluye estacionalmente de este a oeste de noviembre a mayo y hacia el sur de junio a octubre (Martínez-Soler et al., 2021).

El ciclo de la marea en el Archipiélago de las Grandes Islas es semidiurno y el rango de la marea se incrementa latitudinalmente de 36 cm en la boca del golfo a 150 cm en el Alto Golfo de California (Filloux, 1973; Lavín y Marinone, 2003). La región de las Grandes Islas tiene una intensa mezcla vertical asociada con las corrientes de marea en el Canal de Ballenas, Salsipuedes y San Esteban que promueven altas concentraciones de clorofila-a en la capa superficial hasta el sur de Isla San Lorenzo durante todo el año (Badan-Dangon et al., 1991; Salas-de-León et al., 2011; Velazquez-Muñoz y Filonov, 2021). Las corrientes de marea causan pronunciados gradientes horizontales de temperatura, salinidad y concentración de clorofila-a forman un frente de marea al sur de las Grandes Islas donde ocasionalmente se acumula el zooplancton (Danell et al., 2009; Inda-Díaz et al., 2010, 2014; Márquez-Artavia, 2014; Garcés-Rodríguez et al., 2021). Las corrientes marinas en esta región están forzadas por las mareas, dirección y rapidez de viento, configuración de la línea de costa y batimetría en el Golfo de California e incluso la temperatura del agua son algunos de los principales factores que forzan las corrientes de la región. Sin embargo, a partir del rango de mareas se puede inferir de manera cualitativa y comparativa (no absoluta) la velocidad de las corrientes debido a que se espera una relación lineal positiva entre la magnitud del rango de marea y la velocidad de las corrientes de marea. Ésta relación útil para fines comparativos entre corrientes ocurridas durante mareas muertas y marea vivas.

Tabla 1. Características termohalinas de las masas de agua presentes en el Golfo de California (información obtenida de Portela et al., 2016).

Masas de agua	Temperatura (°C)		Salinidad (g kg ⁻¹)		Estrato (m)
	EOS-80	TEOS-10	EOS-80	TEOS-10	
Agua de la Corriente de California	12-18	10-21	<34.5	<34.6	0-150
Agua Superficial Tropical	>18	>25.1	<34.9	<34.6	0-50
Agua del Golfo de California	>12	>12	>34.9	>35.1	0-150
Agua Subsuperficial Subtropical	9-18	9-18	34.5-35.0	34.6-35.1	75-400
Agua Intermedia del Pacífico	4-9	4-9	34.5-34.8	34.6-34.9	400-1000

EOS: International Equation of State (EOS-80)

TEOS: Thermodynamic Equation of Seawater 2010 (TEOS-10)

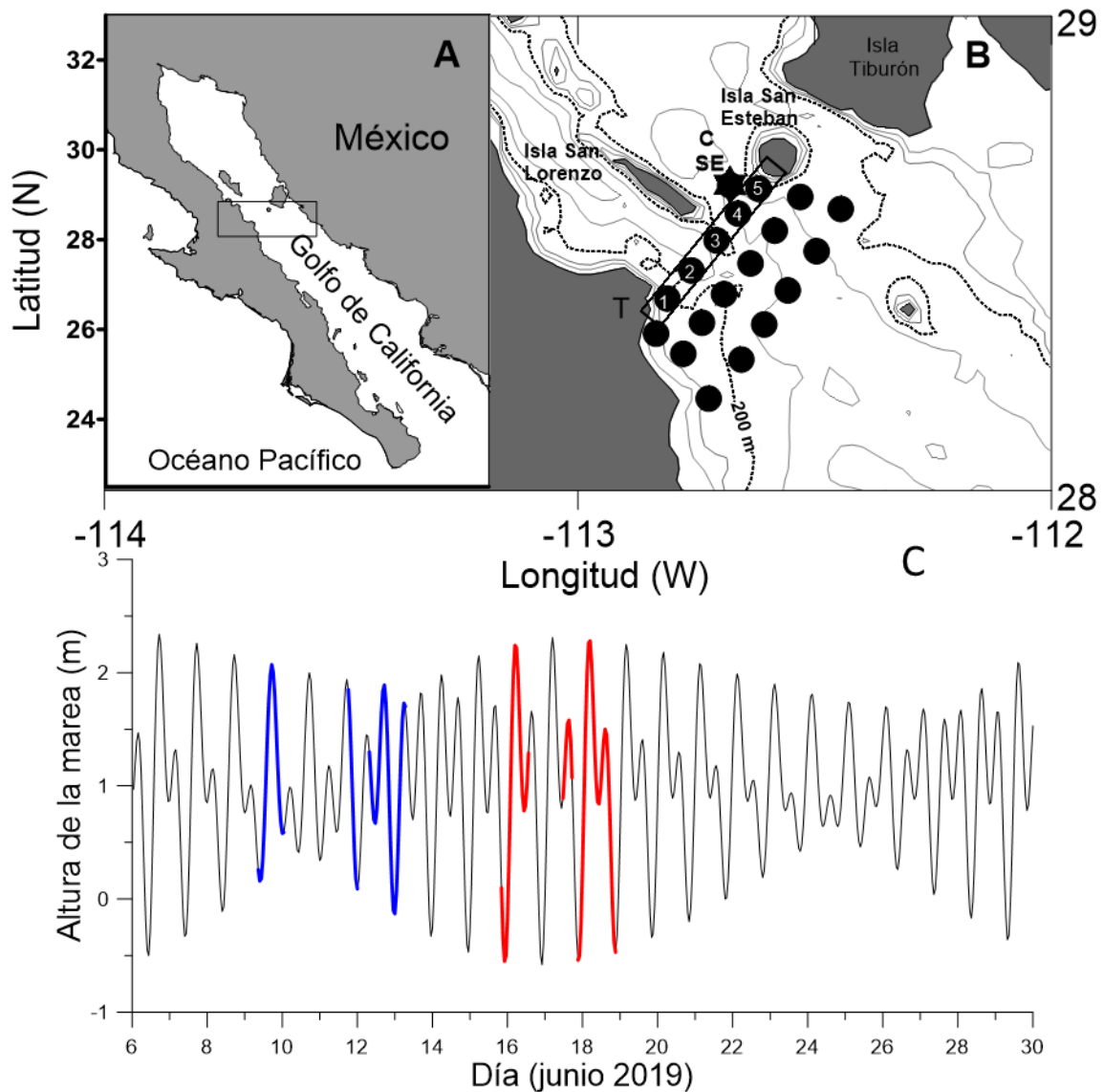


Figura 1. A) Área de estudio delimitando la región del Canal de San Esteban localizado al sur de las Grandes Islas en el Golfo de California, México en junio 2019. B) Ubicación de las 18 estaciones donde se realizaron registros con CTD en los dos transectos sureños denominados circuito (marea muerta 9-10 jun vs. viva 16-17 jun), el transecto (marea muerta 11-12 jun vs. viva 17-18 jun) (círculos negros) y el sitio del ciclo circadiano (marea muerta 12-13 jun vs. viva 18-19 jun) (estrella). Las estaciones mostradas en el rectángulo muestran el transecto donde adicionalmente se realizaron cinco lances verticales con la red estratificada Hydro-Bios. C) Altura de la marea obtenida mediante el programa Tides para el período de muestreo (9–19 junio 2019): línea azul indica muestras obtenidas durante el periodo de mareas muertas (9-13 junio) y rojo durante muestras obtenidas mareas vivas (16-19 junio). SE = San Esteban, T=Transecto, C = Ciclo circadiano.

Materiales y métodos

Datos hidrográficos

Las condiciones oceanográficas y la distribución vertical del zooplancton y micronecton se investigaron a partir del registro de datos y la recolección de muestras estratificadas de zooplancton en el crucero oceanográfico CAPEGOLCA XV realizado a bordo del B/O “El Puma” (UNAM) durante 6–23 de junio de 2019 (**Fig. 1A**). Se obtuvieron 88 perfiles verticales en los tres transectos de las condiciones hidrográficas a lo largo de la columna de agua con un CTD Seabird (SB11) equipado con un fluorómetro (ECO-Wet Labs) para medir la fluorescencia (V) como un *proxy* para estimar la concentración de clorofila-*a* y un oxímetro Seabird SB43 para medir la concentración de oxígeno disuelto (mg L^{-1}) (**Fig. 1A, Tabla 2**). Solo se analizaron las condiciones ambientales del transecto más norteño donde se recolectaron muestras de zooplancton (T mostrado en la **Fig. 1A**) (**Tabla 2**).

Tabla 2. Cronología de los muestreos hidrográficos (CTD) y biológicos (muestreos verticales con red Hydro-Bios) realizados durante junio 2019 en la región del Canal de San Esteban localizado al sur de las Grandes Islas del Golfo de California, México.

Actividades	Marea muerta día (hora) Jun 2019	Marea viva día (hora) Jun 2019	Dif. en No. días	No. de perfiles de CTD	No. muestras estratificadas de zooplancton
Circuito	9 (12 h)–10 (04 h)	16 (07 h)–17 (23 h)	6	26	0
Transectos	11 (23 h)–12 (05 h)	17 (23 h)–18 (04 h)	5	10	50
Ciclo circadiano	12 (14 h)–13 (13 h)	18 (10 h)–19 (09 h)	5	24	120
Total				60	170

Los registros verticales de cada una de las variables se promediaron por capas de 1 m a lo largo de la columna de agua entre superficie y 120 m de profundidad para hacerlos comparativos independientemente de la profundidad del fondo del mar. En la red de estaciones de los tres transectos con seis estaciones en cada uno, se hicieron lances verticales de CTD mostrando en tiempo real los datos entre 5–300 m de profundidad y en zonas más someras a 50 m por arriba de la profundidad del fondo marino. Se realizaron muestreos de zooplancton y micronecton con una red estratificada Hydro-Bios (505 μm de luz de malla) con apertura y cierre accionado automáticamente por sensor de profundidad en el transecto más norteño de los tres transectos y en la estación oceanográfica donde se realizó un ciclo circadiano durante mareas muertas y mareas vivas recolectando zooplancton hasta 120 m de profundidad (**Fig. 1B**).

Se calculó el promedio de las variables ambientales por capas de un metro de acuerdo con las profundidades registradas por el sensor de profundidad integrado en la red estratificada (MultiNet, Hydro-Bios Kiel). Se analizó la distribución vertical espacial a lo largo de transecto y temporal en el caso de los dos ciclos circadianos realizado durante mareas muertas (9–13 junio 2019) y mareas vivas (16–19 junio 2019) de las siguientes variables: temperatura ($^{\circ}\text{C}$), salinidad (g kg^{-1}), densidad (kg m^{-3}), concentración de clorofila-*a* inferida a partir de la fluorescencia (mg m^{-3}) y concentración de oxígeno disuelto (mg L^{-1}).

En cada lance de CTD y fluorómetro adaptado a una roseta de 10 botellas Niskin se registró la profundidad con la máxima concentración de clorofila-*a* inferida mediante fluorescencia, para posteriormente ser comparada con la concentración de clorofila-*a* observada a partir de las muestras de agua tomadas *in situ* con las botellas Niskin a 10 m, en la profundidad del máximo de clorofila y a 30 m por debajo del máximo de la concentración de clorofila-*a*. La concentración de clorofila-*a in situ* fue medida de las muestras colectadas en botellas Niskin de 15 L instaladas en una roseta oceanográfica, se filtró un volumen de agua conocido, generalmente entre 1 a 2 L a través de filtros GF/F de 25 mm de diámetro y 0.7 μm de apertura de poro. La filtración se realizó al vacío a una presión aproximada de un tercio de atmosfera. Los filtros fueron congelados a -80°C en un contenedor de Nitrógeno líquido y transportados a el CICIMAR-IPN en La Paz, BCS donde se analizaron las muestras por espectrofotometría. La concentración de la clorofila-*a in situ* contenidas en los filtros congelados fue extraída en acetona al 90% por 24 h (Strickland y Parsons, 1972, Venrick y Havward, 1984) y posteriormente estos extractos fueron analizados espectrofotométricamente con un fluorómetro marca Turner (modelo 10–AU–005–CE). Los cálculos para la determinación de la concentración de clorofila-*a* se hicieron de acuerdo con las ecuaciones de Jeffrey y Humphrey (1975).

Se calculó la concentración de clorofila-*a* promedio por metro de profundidad registrada a lo largo de la columna de agua de cada perfil integrado de la superficie hasta 100 m de profundidad para poder comparar entre estaciones a lo largo del transecto o temporal a lo largo de los ciclos circadianos. El estrato con el mayor gradiente de los datos promediados a 1 m de profundidad fue analizado para estimar la profundidad de la termoclina, haloclina, picnoclina y la oxiclina.

La velocidad de las corrientes entre mareas vivas y muertas tiene una relación lineal positiva entre el rango de la marea y la rapidez de las corrientes marinas (Bryden et al., 2004). Esto permite inferir de manera indirecta con el rango de marea del programa Tides que durante mareas vivas ocurren corrientes de mareas relativamente más intensas que durante mareas muertas.

La frecuencia de flotabilidad Brunt-Väisälä (N) fue calculada con los datos registrados de densidad de la columna de agua durante los dos ciclos circadianos para inferir la ocurrencia y el periodo de ondas internas a través de la variación en la estabilidad de la columna de agua a lo largo del ciclo circadiano. La frecuencia de flotabilidad fue calculada con la siguiente fórmula en el programa Ocean Data View:

$$N = \sqrt{-\frac{g}{\rho_0} \frac{\delta\rho(z)}{\delta z}}$$

Donde N = frecuencia de flotabilidad Brunt-Väisälä; g = aceleración gravitacional (9,8 m s⁻²); ρ = densidad (kg m⁻³), z = profundidad (m). Los cálculos de densidad se basaron en la ecuación internacional de estado del agua de mar de la atmósfera (IOC et al., 2010).

Imágenes satelitales de temperatura y concentración de clorofila-a superficial

Se obtuvieron imágenes satelitales de la temperatura superficial del mar (±0.25°C precisión, 1 km²/píxel de resolución) y de la concentración superficial de clorofila-a registradas durante el periodo de estudio (8–13 junio mareas muertas y 16–19 junio mareas vivas) (**Fig. 1C**). Las imágenes satelitales de la concentración superficial de clorofila-a registradas se obtuvieron mediante el uso de datos satelitales del sensor MODIS de la NASA (Moderate Resolution Imaging Spectroradiometer, por sus siglas en inglés) a bordo del satélite AQUA de la NASA (<https://modis.gsfc.nasa.gov/about/>).

Distribución y abundancia vertical de zooplancton

Se realizaron muestreos de zooplancton por estratos por medio de lances de red estratificada (MultiNet, Hydro-Bios Kiel, Alemania) que consta de 5 redes de 505 μm de apertura de malla. Las capas de muestreo vertical en cada estación oceanográfica fueron definidas antes de cada lance con el programa de la red, activando la apertura y cierre

automáticamente mediante un sensor de presión integrado. En los lances realizados a lo largo del transecto se definieron acorde con las distintas profundidades del fondo marino de cada estación (estaciones 1 y 2: 200–150, 150–100, 100–60, 60–20, 20–0. Estaciones 3 y 5: 80–60, 60–30, 30–10, 10–0 y estación 4: 120–100, 100–50, 50–30, 30–10, 10–0). Durante los dos ciclos circadianos los muestreos de zooplancton estratificado se hicieron en los siguientes cinco estratos: 100–80, 80–60, 60–40, 40–20, 20–0).

La red usualmente se lanzaba 20-50 m por debajo del estrato más profundo para asegurar activar el sensor de presión de apertura y cierre automático de la red. La red Hydrobios está equipada con dos flujómetros digitales y el programa calcula el promedio del volumen de agua marina filtrado de ambos flujómetros. Las muestras se filtraron con un tamiz de 300 μm de apertura de malla para eliminar el agua marina. El biovolumen del zooplancton se midió mediante el método de volumen desplazado. Posteriormente el zooplancton fue preservado en etanol no desnaturalizado al 96%. Al final del crucero se realizó un cambio total del etanol al 96%.

La comunidad zooplanctónica se contó e identificó en grandes grupos taxonómicos de zooplancton (típicamente a nivel de Orden o Clase) contando toda la muestra (sin alícuota) mediante claves de identificación (<https://www.imas.utas.edu.au/zooplankton/image-key>). Los organismos fueron inicialmente separados como organismos del micronecton (>0.8 cm) y zooplancton (<0.8 cm). El micronecton fue identificado con distintas referencias taxonómicas para decápodos (Hendrickx, 2012a,b) y eufáusidos (Baker et al., 1990). Posteriormente se calculó la abundancia estandarizada cada grupo taxonómico de zooplancton por cada 1000 m³ de agua filtrada (ind /1000 m³) siguiendo los cálculos descritos en Smith y Richardson (1979).

Procesamiento estadístico de los datos

Se construyeron dos matrices de datos para el transecto longitudinal de Canal de San Esteban comparando el transecto realizado durante mareas muertas versus mareas vivas: (1) matriz de abundancia de los grandes grupos taxonómicos de zooplancton y micronecton por estrato de profundidad (46 muestras estratificadas, 34 taxones) y (2) valores promedio de las 18 variables ambientales (5 estaciones de muestreo) realizados en mareas vivas y muertas (**Tabla 3**, La frecuencia de flotabilidad Brünt-Väisälä no fue incluida en el ordenamiento NMDS). Adicionalmente se construyeron otras dos matrices comparando los dos ciclos circadianos realizados en el Canal de San Esteban durante mareas muertas y vivas: (3) matriz de

abundancia de los grandes grupos taxonómicos de zooplancton y micronecton por estrato de profundidad (125 muestras, 34 taxones), (4) valores de las 18 variables ambientales observadas (**Tabla 3**).

Tabla 3. Lista de 19 variables ambientales y 2 variables categóricas registradas durante el crucero de junio 2019 en la región de las Grandes Islas. La frecuencia de flotabilidad Brünt-Väisälä no fue incluida en el ordenamiento.

Sec	Variables ambientales cuantitativas	Sec	
1	Profundidad (m)	12	Máximo de clorofila-a (mg m^{-3})
2	Temperatura ($^{\circ}\text{C}$)	13	Clorofila integrada 0–100 m (mg m^{-3})
3	Concentración de Chl-a calculada a partir de fluorescencia (mg m^{-3})	13	Profundidad con máxima salinidad (m)
4	Salinidad (g kg^{-1})	15	Haloclina ($\frac{\partial S}{\partial z}$) ($\text{g kg}^{-1} \text{m}^{-1}$)
5	Concentración de oxígeno disuelto (mg L^{-1})	16	Profundidad con máxima concentración de oxígeno disuelto (m)
6	Densidad (kg m^{-3})	17	Oxiclina ($\frac{\partial O_2}{\partial z}$) ($\text{mg L}^{-1} \text{m}^{-1}$)
7	Profundidad de la termoclina (m)	18	Profundidad máxima de densidad del agua (m)
8	Gradiente de termoclina ($^{\circ}\text{C}$)	19	Picnoclina ($\frac{\partial \sigma_T}{\partial z}$) ($\text{kg m}^{-3} \text{m}^{-1}$)
9	índice estratificación		Variables categóricas
10	Frecuencia de flotabilidad Brunt-Väisälä (N)	1	Periodo con marea muerta o viva
11	Profundidad máxima de concentración de Chl-a calculada a partir de fluorescencia (m)*	2	Día/noche

La abundancia total de cada grupo taxonómico de zooplancton y micronecton recolectado en cada estrato por estación de muestreo se transformó a $\log_{10}(x+1)$ para linealizar las relaciones y disminuir la variancia de los datos (McCune y Meddford, 2011). En cambio, cada variable ambiental se estandarizó por relativización generalizada (porcentaje) $x|$ para dar un peso similar a cada una de las variables ambientales independientemente del rango de cada variable usando el programa PCORD (ver. 6) (Gómez-Gutiérrez et al., 2005). Todos los cálculos estadísticos exploratorios multivariados se calcularon con el programa PCORD (ver. 6, <https://www.Wildblueberrymedia.net/software>) (McCune y Meddford, 2011).

Se realizó un análisis de agrupamiento de dos vías (CA) para inferir si las abundancias y composición de las asociaciones de grupos taxonómicos del zooplancton

eran distintas entre periodos con mareas muertas vs vivas y durante día vs noche para los dos transectos y los dos ciclos circadianos. Se utilizó el método de distancia de Bray-Curtis y de unión beta flexible (-0.25) para calcular el análisis de agrupamiento de dos vías para los grupos en función de su disimilitud de unidades de muestreo para los diferentes grupos taxonómicos de zooplancton. La distancia de Bray-Curtis es el método de agrupamiento más robusto actualmente disponible por sus características combinatorias, compatibles y conservadoras de espacio en comparación con otros métodos de enlace y medición de distancia (McCune y Meddford, 2011).

Se realizaron dos ordenamientos de Escalamiento No-Métrico Multi-Dimensional (NMDS) para inferir la variabilidad de la abundancia y distribución vertical de los grupos taxonómicos del zooplancton y micronecton identificados a grandes grupos taxonómicos en función de los gradientes de las 18 variables ambientales comparando condiciones bajo la influencia de marea muertas y mareas vivas a través del tiempo durante el ciclo circadiano y en la columna de agua lo largo del transecto. El NMDS es un método de ordenación no paramétrico adecuado para el análisis de comunidades de especies con dominancia desproporcionada en su abundancia dentro del conjunto de especies y que por consecuencia no tienen distribución normal o tienen escalas discontinuas debido a la propiedad comunitaria de que existen algunos grupos abundantes y frecuentes en todas las unidades de muestreo per una gran cantidad de grupos taxonómicos de menor abundancia ausentes en numerosas unidades de muestreo (McCune y Meddford, 2011). Los dos NMDS (uno comparando los dos ciclos circadianos y otro comparando los dos transectos realizados en mareas muertas y mareas vivas) se realizaron con la abundancia de los grupos taxonómicos del zooplancton y micronecton por estrato de muestreo usando la medida de distancia Bray-Curtis (Sørensen) con una configuración de análisis en tres ejes, 250 interacciones, 9999 corridas con los datos reales, 250 corridas con los datos aleatorios usando un criterio de estabilidad de 0.0000001 (McCune y Meddford, 2011). La proporción de la varianza representada por cada eje se calculó con el coeficiente de determinación (R^2) entre la distancia en la ordenación y la distancia en el espacio original (Gómez-Gutiérrez et al., 2005, McCune y Meddford, 2011). La orientación de los ejes derivados del NMDS es arbitraria y, por lo tanto, las ordenaciones se rotaron de modo que el segundo eje correspondiera al eje de máxima variabilidad ambiental que en este caso fue la temperatura de la superficie del mar y los gradientes de concentración de Chl-a. Utilizamos dos variables categóricas (*) para distinguir unidades de muestreo (estrato por estación oceanográfica) y grupos taxonómicos de zooplancton y micronecton para visualizar mejor los gradientes ambientales entre mareas muertas vs vivas y entre día vs noche (**Tabla 3**).

El Procedimiento Permutacional de Respuesta Múltiple (MRPP, por sus siglas en inglés Multi Response Permutation Procedure) se realizó para contrastar las hipótesis nulas de que no existen diferencias significativas en la abundancia y composición taxonómica del zooplancton y micronecton en función de: 1) estado de la marea (muertas vs vivas) para los registros del ciclo circadiano y el transecto, 2) diferencias entre día vs noche durante cada uno de los ciclos circadianos y los transectos, 3) entre grupos de unidades de muestreo inferidas con el análisis de agrupamiento de dos vías previamente mencionado para los ciclos circadianos y los transectos (**Tabla 3**). El MRPP se calculó utilizando la medida de la distancia de Bray-Curtis (Sørensen) con la opción de ponderación $[n/\sum (n)]$ y la transformación de rango de la matriz ambiental de distancia. El MRPP proporciona el estadístico A que es un descriptor de la homogeneidad dentro del grupo de unidades de muestreo en comparación con la expectativa aleatoria. Por lo tanto, el valor más alto posible de A es 1, observado cuando todos los grupos taxonómicos del zooplancton son idénticos dentro de los grupos de estaciones predefinidos por una condición ambiental hipotética. $A = 0$ cuando la heterogeneidad es igual a la expectativa de probabilidad y A tiene un valor negativo cuando existe menos acuerdo dentro de los grupos de estaciones de lo esperado por casualidad (McCune y Meddford, 2011).

El Análisis Indicador de Especies (ISA, por sus siglas en inglés) permite inferir que grupo taxonómico del zooplancton y micronecton tuvo fidelidad o significativamente alta abundancia en las comparaciones, de acuerdo con las mismas hipótesis nulas (H_0) propuestas para el análisis de MRPP realizadas entre periodos con mareas muertas y vivas; así como, día y noche. Es relevante precisar que, comparar la abundancia y estructura de la comunidad de los grupos taxonómicos del zooplancton y micronecton predispone menor resolución que un estudio con la identificación taxonómica de las especies, por lo que cualquier cambio significativo representa un gran cambio a nivel de la comunidad de la biota de la región. Sin embargo, este nivel de resolución taxonómica hace menos probable que algún grupo taxonómico en particular sea indicador de las condiciones contrastantes analizadas en las hipótesis nulas. El método ISA calcula la ocurrencia de un grupo taxonómico de zooplancton y micronecton en un grupo particular de estratos por estación oceanográfica definidas por una hipótesis nula. El método ISA produce valores indicadores para cada grupo taxonómico de zooplancton y micronecton en cada grupo de estaciones y estratos verticales en función de su abundancia y frecuencia de aparición en las unidades de muestreo. El valor del ISA calculado para cada especie se prueba para determinar su importancia estadística utilizando una técnica de aleatorización de Monte Carlo (Dufrene y Legendre, 1997; McCune y Meddford, 2011). El rango de valores del indicador de cero (sin indicación) a 100 (indicación perfecta). La

indicación perfecta significa que la presencia de un grupo taxonómico de zooplancton o micronecton apunta sin error a un grupo de estaciones con condiciones ambientales en particular de cada una de las hipótesis contrastadas. Como la precisión taxonómica del presente estudio fue a grandes grupos taxonómicos, en vez de especies, se espera que esta técnica sea particularmente más sensible para grupos taxonómicos de zooplancton con baja abundancia y/o frecuencia de aparición con relación a grupos taxonómicos altamente diversos y abundantes que están presentes en todas o la mayor parte de las unidades de muestreo por estratos.

Resultados

Temperatura y concentración de clorofila-a superficial satelital

La temperatura superficial del mar durante la transición marea muerta a viva (26 may–1 jun) (**Fig. 2A**) y transición marea muerta a viva (2–9 jun) (**Fig. 2B**) fue menor en la parte oeste (16–20°C) (región del umbral de San Lorenzo y al oeste de la Isla San Lorenzo) que en el lado este cerca de Isla Tiburón (>25°C) (**Fig. 2A, B**). Durante mareas muertas (**Fig. 2C**) y vivas (**Fig. 2D**) se observó el mismo patrón (agua más fría de lado del umbral de San Lorenzo); sin embargo, entre las Islas San Lorenzo y San Esteban se observó que agua con mayor temperatura superficial (>27°C) proveniente del sur estuvo en el norte de la Isla Tiburón cubriendo casi la mitad del canal (**Fig. 2C, D**). La secuencia semanal de las imágenes satelitales de TSM sugieren que en la superficie el agua fría se desplazó de norte a sur a lo largo de la costa de la península de Baja California y agua más cálida proveniente de sur se desplazó hacia el norte en la región éste entre isla San Esteban e Isla Tiburón (**Fig. 2B-D**). El gradiente de temperatura superficial fue más pronunciado en sentido latitudinal durante 26 mayo al 17 junio 2019 (**Fig. 2A-C**) que durante mareas vivas (18-25 jun 2019) donde el frente de marea se orientó de manera diagonal (**Fig. 2D**)

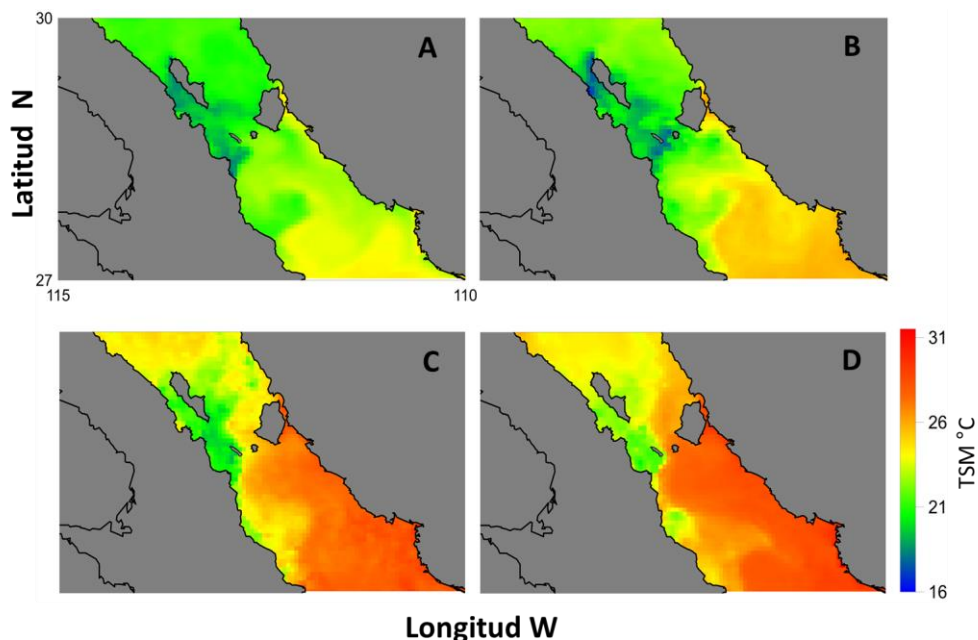


Figura 2. Imágenes satelitales de la temperatura superficial del mar promedio semanal (°C) obtenida durante: A) 26 may–1 jun (transición marea muerta a viva), B) 2–9 jun (transición marea viva a muerta), C) 10–17 jun 2019 (mareas muertas) y D) 18–25 jun, 2019 (mareas vivas).

La imagen satelital semanal de la concentración superficial de la clorofila-a durante 2–9 jun 2019 (transición marea viva a muerta) mostró bajas concentraciones (<1 mg Chl-a m^{-3}) en toda el área de estudio, con moderadas concentraciones al norte de Isla Tiburón y al Sur del Canal de Ballenas (**Fig. 3A**). Durante la semana del 10–17 jun 2019 (mareas muertas) se observó un ligero incremento de la concentración de Chl-a ($4-6$ mg Chl-a m^{-3}) al oeste de la Isla San Lorenzo y al este de la Isla Tiburón, la zona con alta concentración de clorofila-a se movió hacia el norte en la región de la Isla San Lorenzo, al sur de la Isla San Esteban y norte de la Isla Tiburón (**Fig. 3B**). Durante la semana del 18–25 jun 2019 (mareas vivas) ocurrieron altas concentraciones de clorofila-a ($8-16$ mg m^{-3}) a lo largo de gran parte de la costa oeste y en el canal entre Isla Tiburón y la costa de Sonora (**Fig. 3C**). Se infiere que la intensificación de las corrientes de marea en el canal de San Lorenzo, Canal de Ballena y canal entre Isla Tiburón y la costa de Sonora durante mareas vivas mezclan el agua incrementando la concentración de Chl-a en estas regiones por efecto de embudo batimétrico.

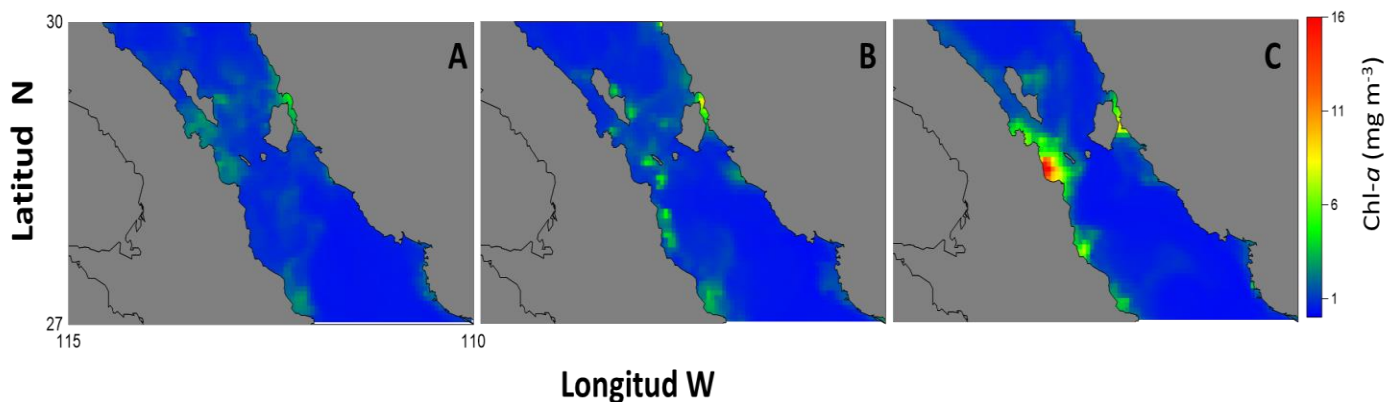


Figura 3. Imágenes satelitales de clorofila-a promedio semanal durante mareas muertas durante: A) 2–9 jun (transición marea viva a muerta), B) 10–17 jun 2019 (mareas muertas) y C) 18–25 jun 2019 (mareas vivas).

Estructura de la columna de agua a lo largo del transecto

Todas las variables mostraron una profundización de las clinas e isolíneas de la costa oeste a la costa este durante marea muerta y marea viva. Esta inclinación en las clinas confirma distinto régimen de flujo de la corriente latitudinal entre la región oeste y este en el Canal de San Esteban (**Fig. 4A-L**). La inclinación de las isolíneas fue más pronunciada durante la marea muerta que durante la marea viva mostrando agua mezclada en la región este del transecto y más estratificada en el lado oeste del transecto (**Fig. 6A,L**). Las mayores abundancias de zooplancton fueron encontradas en la región más fría al oeste del transecto durante la marea viva que en el lado este y a lo largo de todo el transecto durante mareas muertas (**Fig. 4A-L**). Durante mareas muertas la mayor abundancia de organismos del zooplancton y micronecton estuvieron del lado este y en mareas vivas del lado oeste del transecto (**Fig. 4C, D**). El ascenso de las isolíneas en la estación 3 durante mareas muertas y en la estación 8 durante mareas vivas parece indicar la existencia de un límite en el flujo, donde existe una corriente que va hacia el norte (adentro de las figuras) en el lado este del transecto y otra que se mueve hacia el sur por el lado oeste del transecto (hacia afuera de las figuras) (**Fig. 4A-L**).

La isoterma de 20°C estuvo presente entre 10-20 m a lo largo de todo el transecto, pero solo estuvo cerca de la superficie del lado este del transecto durante marea muertas, (**Fig. 4C,D**). La columna de agua estuvo mezclada y más fría durante mareas vivas en la parte oeste del transecto evidenciando un flujo latitudinal diferencial a ambos lados del transecto (**Fig. 4C, D**). Las mayores temperaturas se observaron al lado este del transecto ($> 23^{\circ}\text{C}$), sugiriendo que el agua proviene del sur. Esto fue más pronunciado durante mareas vivas que durante mareas muertas.

El rango de la concentración de clorofila-a inferida a partir de la fluorescencia fue semejante entre mareas muertas y vivas, con un pequeño máximo subsuperficial en el lado oeste del transecto durante mareas muertas y un núcleo más grande cerca de la mitad del transecto durante mareas vivas (**Fig. 4E,F**). En ambos periodos, el lado este tuvo mayores concentraciones de clorofila-a que del lado oeste del transecto (**Fig. 4E,F**).

La salinidad fue $> 35.28 \text{ g kg}^{-1}$ en los primeros 10 m de profundidad a lo largo de la mayor parte del transecto durante mareas muertas (**Fig. 4G**) y cerca de la superficie solamente en la parte este del transecto durante mareas vivas (**Fig. 4H**). La haloclina tuvo una leve inclinación estando a 30 m de profundidad en el lado oeste y a 50 m de profundidad en el lado este del transecto (**Fig. 4G**). Esta inclinación fue más pronunciada durante mareas vivas que durante mareas muertas, alcanzando la superficie en la costa oeste y a 80 m en la costa este (**Fig. 4G,H**).

El rango de la concentración de oxígeno disuelto en transectos realizados durante mareas muertas y vivas fue de 2.2–5.2 mg O₂ L⁻¹. La oxiclina estuvo distribuida entre 10–20 m a lo largo del transecto durante mareas muertas y en la superficie a la mitad del transecto y hasta 30 m de profundidad en el lado este del transecto durante mareas vivas (**Fig. 4I,J**).

La columna de agua estuvo estratificada con la picnoclina localizada cerca de 10 m de profundidad a lo largo de todo el transecto durante mareas muertas (**Fig. 4K**). La columna de agua estuvo mezclada en la parte oeste y estratificada en la parte este del transecto durante las mareas vivas (**Fig. 4L**). La picnoclina estuvo en la superficie a la mitad del transecto y hasta 30 m de profundidad hacia la parte este del transecto durante mareas vivas (**Fig. 4K,L**).

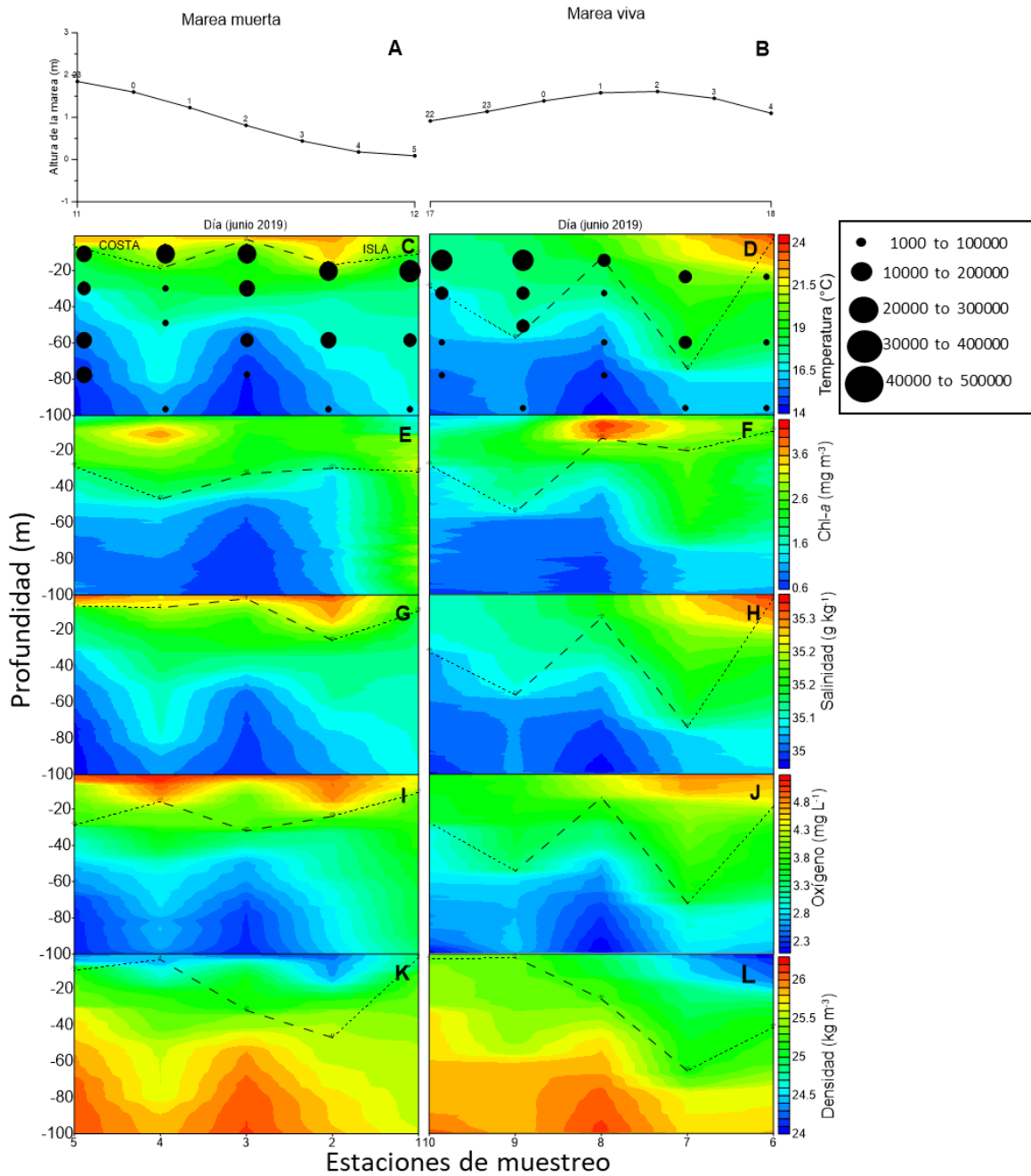


Figura 4. A,B) Variación de la altura del nivel del mar calculada con programa Tides mostrando las horas del día durante el muestreo en cada estación oceanográfica. Distribución vertical de las variables ambientales registradas durante el transecto longitudinal cerca de la Isla San Esteban durante marea muerta (11 jun, 2019). C, D) Temperatura (°C), E, F) concentración de clorofila-a inferida a partir de la fluorescencia (mg Chl-a m⁻³), G, H) salinidad (g kg⁻¹), I, J) concentración de oxígeno disuelto (mg O₂ L⁻¹) y K, L) densidad (kg m⁻³) registrado durante mareas muertas (A,C,E,F,I,K) y mareas vivas (B,D,F,G,J,L). Sobrepuesto en la distribución vertical de la temperatura está la abundancia total del zooplancton (ind /1000 m³) (todos los grupos taxonómicos integrados).

Estructura de la columna de agua durante el ciclo circadiano

Todas las variables ambientales mostraron una pronunciada oscilación vertical de las clinas e isolíneas asociadas temporalmente con la variación semidiurna de la altura de la marea durante el ciclo circadiano. Los cambios de profundidad de las isolíneas variaron de 30-40 m cerca de la superficie y hasta 80-100 m en estratos más profundos de los perfiles (**Fig. 5 C-L**). Las oscilaciones fueron más marcadas durante el periodo con mareas muertas que durante mareas vivas cuando se observó más mezcla en la columna de agua (**Fig. 5C-L**). Todas las variables mostraron cortos periodos de mezcla como consecuencia del movimiento de agua del norte y periodos de estratificación de la columna de agua por el movimiento de agua proveniente del sur del área de estudio (**Fig. 5C-L**). Las mayores abundancias de zooplancton se observaron durante los periodos estratificados de las mareas muertas y durante periodos de mezcla de las mareas vivas (**Fig. 5A-L**).

El rango de la temperatura fue similar durante mareas muertas (12–25.3°C) y mareas vivas (12–26.0°C); ocasionando un cambio ambiental casi imperceptible (de solo 0.7°C) entre ambos ciclos circadianos (**Fig. 5C,D**). El grosor de la capa superficial con temperaturas >24°C fue mayor y una más pronunciada oscilación en la profundidad de agua fría <14°C durante mareas vivas que durante mareas muertas, posiblemente asociadas con corrientes de marea más intensas durante mareas muertas que durante mareas vivas, con base al rango de mareas observadas en mareas muertas y vivas. Durante las mareas muertas las oscilaciones de las isothermas fueron más pronunciadas y simétricas durante el ciclo circadiano y considerablemente más asimétricas durante mareas vivas donde la oscilación observada cerca de las 0 h fue menor que la observada aproximadamente a las 12 pm (**Fig. 5C, D**). La termoclina osciló entre 20 y 80 m de profundidad durante ambos periodos de muestreo circadiano (**Fig. 5C, D**).

La concentración de Chl-a estimada a partir de la fluorescencia tuvo un mayor rango durante mareas muertas (0.4–3.2 mg m⁻³) que durante mareas vivas (0.4–2.4 mg m⁻³) (**Fig. 5E, F**). Dos núcleos con alta concentración de Chl-a (> 2.4 mg m⁻³) fueron observada entre 14–17 h y 1-3 h entre 0-60 m de profundidad durante mareas muertas (**Fig. 5E**). El agua con menor concentración de Chl-a inferida de la fluorescencia (<1 mg m⁻³) estuvo en estratos más cercanos a la superficie (< 30 m) durante mareas muertas que durante mareas vivas que mostró un ascenso asimétrico menos pronunciado durante mareas vivas (**Fig. 5E, F**). Los gradientes en la concentración de Chl-a fueron más pronunciados y oscilaron con mayor rango de profundidad durante las mareas muertas que durante mareas vivas cuando la fluorescencia fue más homogénea asociado con una mayor mezcla en la columna de agua, presumiblemente asociada con corrientes de mareas más intensas y mayor turbulencia (**Fig. 5E, F**).

La salinidad cerca de la superficie durante la mayor parte de ambos ciclos circadianos fue $>35.34 \text{ g Kg}^{-1}$, aunque las isohalinas $>35.34 \text{ g Kg}^{-1}$ fueron menos profundas ($<20 \text{ m}$) durante mareas muertas que durante mareas vivas ($<60 \text{ m}$ de profundidad) (**Fig. 5G, H**). El cambio de la haloclina fue más somero durante mareas muertas ($10\text{--}80 \text{ m}$) que durante mareas vivas ($10\text{--}90 \text{ m}$) (**Fig. 5G, H**). Agua con menor salinidad ($35\text{--}34.86 \text{ g Kg}^{-1}$) estuvo entre $40\text{--}120 \text{ m}$ de profundidad. Agua profunda con menor salinidad (35 g Kg^{-1}) coincidió con los valores de temperatura más bajos incrementando la densidad (**Fig. 5G**). Durante la mayor parte de las mareas vivas estuvo mezclado, excepto entre $11\text{--}15 \text{ h}$, cuando agua con menor salinidad se distribuyó entre $40\text{--}120 \text{ m}$, posiblemente porque agua de la parte subsuperficial fue llevada a la superficie por la marea, por procesos de mezcla (**Fig. 5G**).

La concentración de oxígeno disuelto fue siempre $>1.4 \text{ mg O}_2 \text{ L}^{-1}$ durante ambos ciclos. Sin embargo, durante mareas muertas se encontraron concentraciones de oxígeno disuelto ligeramente mayores cerca de la superficie que durante mareas vivas. Bajas concentraciones de oxígeno disuelto se encontraron en profundidades entre $40\text{--}120 \text{ m}$ durante la marea muerta de aguas provenientes del sur y desaparece esta baja concentración durante periodos con columna de agua bien mezclada durante las mareas vivas. La oxiclina osciló entre 10 y 90 m de profundidad con una periodicidad cercana a semidiurna (**Fig. 5I,J**). Durante mareas vivas la concentración de oxígeno disuelto fue más homogénea que durante mareas muertas, que evidencia un proceso de mezcla en la columna de agua (**Fig. 5 I,J**).

La densidad mostró cambios más pronunciados en la profundidad de la picnoclina durante el periodo de mareas muertas que durante mareas vivas (**Fig. 5 K,L**). La picnoclina varió de profundidad entre $10\text{--}90 \text{ m}$ de profundidad. La picnoclina de 25.6 kg m^{-3} se observó de 25 a 120 m en mareas muertas. Durante mareas vivas la picnoclina estuvo más profunda oscilando entre $80\text{--}120 \text{ m}$ de profundidad (**Fig. 5J**).

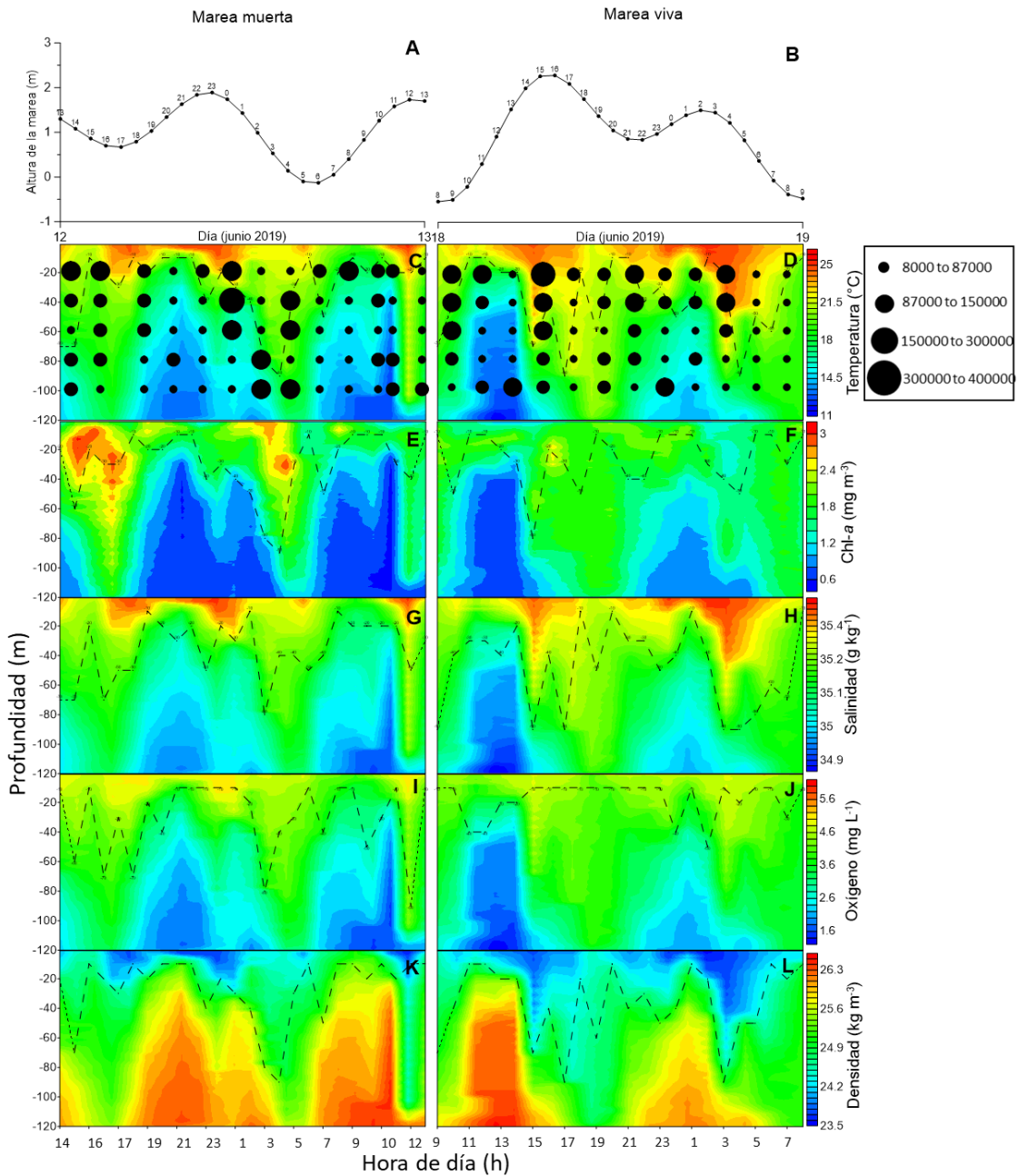


Figura 5. A,B) Variación circadiana de la altura del nivel del mar calculada con programa Tides mostrando las horas del día durante el muestreo en cada estación oceanográfica. Variación circadiana de la distribución vertical de las cinco variables ambientales registradas durante marea muerta (12-13 jun, 2019) y marea viva (18-19 jun, 2019) en el sur de Isla San Esteban, Golfo de California: C, D) Temperatura ($^{\circ}\text{C}$), E, F) concentración de clorofila-a inferida a partir de la fluorescencia (mg Chl-a m^{-3}), G, H) salinidad (g Kg^{-1}), I, J) concentración de oxígeno disuelto ($\text{mg O}_2 \text{ L}^{-1}$) y K, L) densidad (kg m^{-3}). Las líneas punteadas indican las clinas de cada variable ambiental. La distribución vertical de la abundancia total del zooplancton (todos los grupos taxonómicos sumados) está sobrepuesto en los perfiles de temperatura (C, D).

La variación circadiana de la distribución vertical de la frecuencia de flotabilidad (Brunt-Väisälä) en el sur de Isla San Esteban mostró evidencia de mayor estratificación durante el ciclo circadiano de marea muerta (**Fig. 6A**) que durante el ciclo circadiano de marea viva (**Fig. 6B**). La oscilación entre estratos con altos y bajos valores de la frecuencia de flotabilidad confirman el paso de ondas internas de considerable baja velocidad en la estación donde se hicieron los ciclos circadianos y con un periodo semidiurno que explica la alta amplitud de rango de profundidad de las isóneas de todas las variables ambientales mostradas en la **Figura 5A-L**.

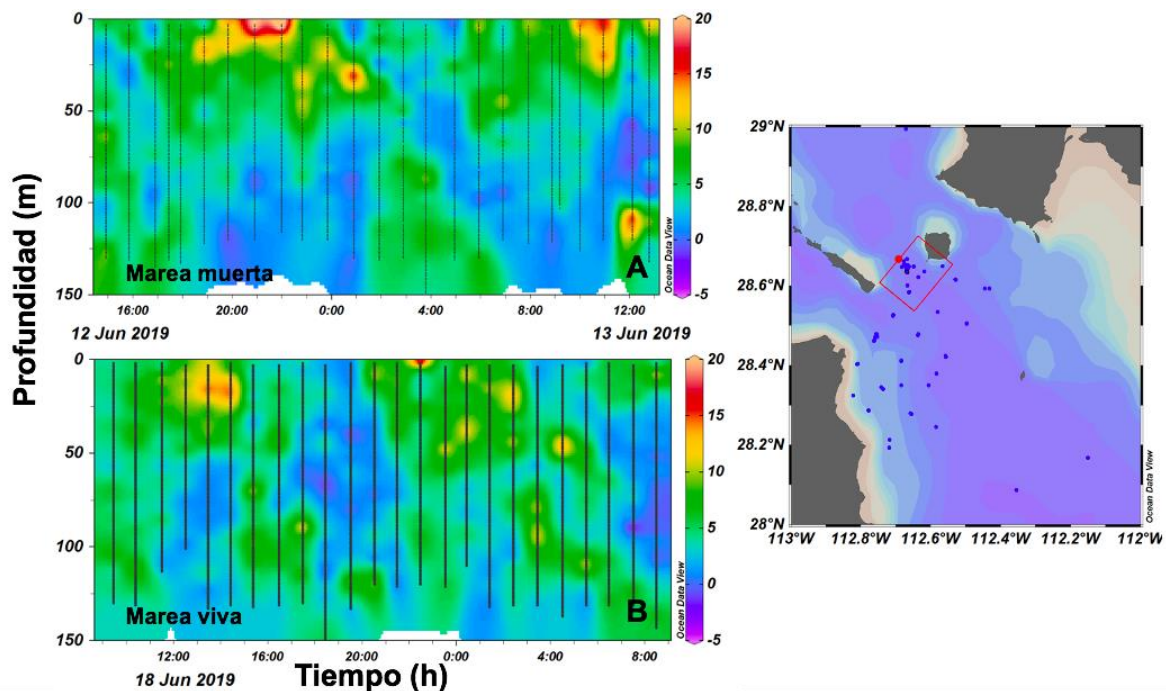


Figura 6. Variación circadiana de la distribución vertical de la frecuencia de flotabilidad (Brunt-Väisälä) registradas durante: A) marea muerta (12-13 jun 2019) y B) marea viva (18-19 jun 2019) en el sur de Isla San Esteban, Golfo de California, México.

Estructura de la comunidad del Zooplancton

Transecto. En los transectos se identificaron 28 grupos taxonómicos del zooplancton a partir de 25 muestras estratificadas (5 estaciones en 5 capas verticales) para cada periodo de marea muerta y viva. Los copépodos fueron numéricamente dominantes en los muestreos de ambos transectos seguido de los Euphausiacea, Quetognatos, larvas de equinodermos y Radiolarios. Los foraminíferos fueron ligeramente más abundantes durante mareas muertas que durante mareas vivas y los radiolarios, quetognatos, larvas

de equinodermos, thaliaceos, sifonóforos y cladóceros fueron notablemente más abundantes durante mareas vivas que durante mareas muertas (**Fig. 7A-B, Tabla 3**). Sin embargo, no se detectaron cambios sustanciales en la estructura de la comunidad entre ambos periodos de marea a lo largo del transecto (**Fig. 7A-B**). Esto es posiblemente debido a que el estudio se realizó cerca del solsticio de verano (21 Jun 2019) cuando se esperan los valores más bajos de los rangos de marea en comparación con periodos de equinoccio cuando ocurren los más amplios rangos de marea.

Ciclo circadiano. Durante los ciclos de marea muerta y viva también se identificaron 28 grupos taxonómicos de zooplancton recolectados en 125 muestras estratificadas (12 estaciones en 5 capas verticales). La abundancia total de todos los grupos taxonómicos fue semejante en magnitud entre la marea muerta (105,100 ind /1000 m³) y la marea viva (109,043 ind /1000 m³). Durante ambos ciclos circadianos realizados en mareas muertas y vivas se observó aproximadamente la misma proporción de abundancia entre grupos taxonómicos de zooplancton numéricamente dominados por los Copépodos, Radiolarios, Quetognatos, Euphausiacea y larvas de equinodermos. Los radiolarios fueron considerablemente más abundantes durante marea vivas que durante mareas muertas y los thaliaceos, ostrácodos y cladóceros fueron ligeramente más abundantes en el periodo de marea vivas que durante el periodo de mareas muertas (**Fig. 7C,D, Tabla 4**).

La comunidad de organismos del micronecton (>0.8 mm LT) incluyó los decápodos meso-pelágicos *Phasiphaea pacifica*, *Maryprocessa pippinae*, adultos de los eufásidos del género *Euphausia* spp., *Nyctiphanes simplex*, *Nematoscelis difficilis* y varias especies de peces mesopelágicos de la familia Mictophidae. El componente micronectónico más abundante fue el eufásido *N. simplex* y su abundancia no cambió sustancialmente entre el periodo de mareas muertas y vivas. *Phasiphaea pacifica*, *Euphausia* spp. y *N. difficilis* fueron más abundantes durante las mareas muertas que durante las mareas vivas. *Phasiphaea pacifica* y *M. pippinae* estuvieron solo presentes durante el ciclo circadiano de mareas muertas y *N. difficilis* solamente fue recolectado durante el ciclo circadiano de mareas vivas. La distribución vertical de cada grupo taxonómico sobrepuesto en el perfil de temperatura registrados a lo largo del transecto longitudinal durante mareas muertas y vivas son mostrados en los **Anexos 1-3** y durante los ciclos circadianos de mareas muertas y vivas son mostrados en los **Anexos 4-6**. Algunos grupos taxonómicos como los foraminíferos y Briozoa fueron con certeza subestimada su abundancia estandarizada por la luz de malla de 505 µm.

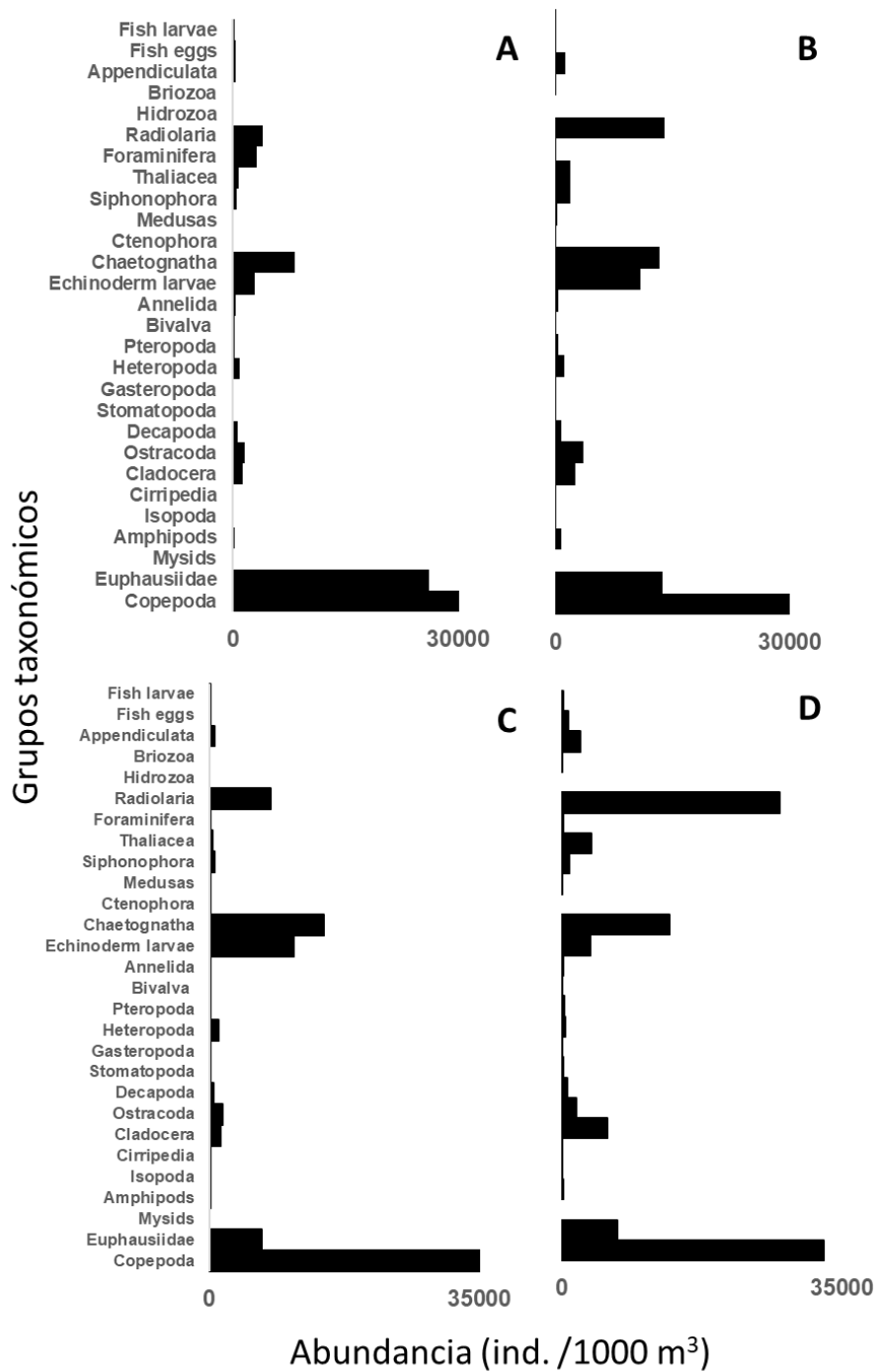


Figura 7. Abundancia estandarizada promedio de los grupos taxonómicos del zooplancton por los estratos verticales en el transecto localizado al sur de Isla San Esteban durante A) marea muerta, B) marea viva y durante el ciclo circadiano realizado durante C) marea muerta y D) marea viva.

Tabla 4. Abundancia promedio y desviación estándar (DE) de los grupos taxonómicos del zooplancton recolectados en los estratos verticales (red de 505 µm) a lo largo del transecto y durante el ciclo circadiano de mareas muertas y mareas vivas durante junio 2019

Clasificación por talla	Clasificación taxonómica	Grupos taxonómicos	Transecto				Ciclo circadiano			
			Marea viva		Marea muerta		Marea viva		Marea muerta	
			Promedio	DE	Promedio	DE	Promedio	DE	Promedio	DE
Micronecton	Decápoda	<i>P. pacifica</i>	3	13.9	68	312.5	0	0	8	47.9
		<i>M. pippinae</i>	35	64.7	26	75.2	0	0	12	67.3
	Euphausiacea (adultos)	<i>Euphausia</i> spp	1323	2835.5	10157	29139.5	1442	3423.9	1787	3908.6
		<i>Nyctiphanes simplex</i>	12414	18618.8	13022	36733.7	5489	10092.1	4980	10890.5
		<i>Nematoscelis difficilis</i>	9	41.7	2950	13528.8	23	144.6	0	0
Zooplancton	Pisces	Mictophidae	11	52.1	0	0	0	0	0	0
	Hexanauplia	Copepoda	97312	149949.7	34388	43779.9	32789	23716.3	49668	49550.5
		Cirripedia	43	208.5	37	140.2	18	60.5	4	31
	Malacostraca	Euphausiidae larvae	13746	17892.5	26128	63255	6954	9860.2	6767	10761.2
		Mysida	0	0	45	208.3	0	0	0	0
		Amphipoda	798	3081.2	236	481.1	145	302.2	150	358.5
		Isopoda	30	72.2	30	138.9	13	62.7	16	59
	Branchiopoda	Cladocera	2619	4741.8	1251	2419.1	5673	12035.3	1547	2844.9
	Oligostraca	Ostracoda	3619	3313.3	1642	1952.9	1853	3350.5	1685	2136.9
		Decapoda	791	1226.2	703	1098.8	707	701.6	608	813.3
	Hoplocarida	Stomatopoda	5	23.2	70	213.5	239	1741.8	15	124
	Mollusca	Gasteropoda	12	43.4	21	39.7	30	92.1	22	74.3
		Heteropoda	1154	2452.8	922	1387.7	461	741.6	1172	1893.8
		Pteropoda	333	519.6	251	456.3	301	491.8	184	346.7
		Bivalva	202	318.1	216	624.6	62	111.9	163	260.9
		Polychaeta	407	739.6	382	582.6	222	301.4	189	442.9
	Echinodermata	Echinoderm larvae	10874	17182	2928	3483.7	3618	4962.2	10971	11441.8
	Pisces	Huevos de peces	43	71.7	321	305.8	812	1498.3	160	269.8
	Pisces	Larvas de peces	77	156.2	220	426	213	307.5	86	192.8
	Protista	Foraminifera	54	212.6	3145	6321	168	565.8	50	169.5
Rhizaria	Radiolaria	14030	25048.6	4040	4718.5	27183	45786.4	7944	11754.2	
Zooplancton gelatinoso	Chaetognatha	Chaetognatha	13369	12037.4	8295	11211.9	13516	12742.3	14824	12178.5
	Ctenophora	Nuda	7	34.8	0	0	0	0	7	39.4
	Cnidaria	Medusas	213	418.2	29	64	55	128.7	140	284.7
		Siphonophora	2000	3667.8	457	794	925	1337.4	727	995.1
	Hidrozoa	0	0	16	69.5	0	0	0	0	
	Briozoa	5	26.1	0	0	2	18.4	0	0	
	Urochordata	Thaliacea	1999	6373.1	845	1115.6	3743	9346.6	482	953.8
	Tunicada	Appendicularia	1283	1399.5	346	425.3	2386	3016.5	735	819
	TOTAL			178819		113187		109044		105100

Análisis de agrupamiento de dos vías del transecto

Estaciones de muestreo. El análisis de agrupamiento de dos vías de la abundancia y composición de los grandes grupos del zooplancton a lo largo del transecto durante marea muerta y viva mostró 4 grupos de muestras estratificadas distintas con un corte de 34% de similitud. El análisis de MRPP mostró diferencias significativas entre los cuatro grupos de muestras de zooplancton ($p < 0.0001$). El grupo A incluyó principalmente muestras estratificadas recolectadas durante el periodo de mareas vivas y el grupo B durante el periodo de mareas muertas. El grupo C tuvo un pequeño grupo de muestras recolectadas durante la mareas muertas y mareas vivas. El grupo D tuvo solo dos estaciones recolectadas exclusivamente durante la marea muerta (**Fig. 8**).

Grandes grupos de zooplancton. El análisis de agrupamiento de dos vías de la abundancia de zooplancton identificado a grandes grupos taxonómicos a lo largo del transecto San Esteban mostró tres grupos a un corte de 20% de similitud. El grupo G1 estuvo compuesto por los 23 taxones más frecuentes y abundantes registrados a lo largo del transecto (Eufáusidos incluyendo varias especies), *N. simplex*, Foraminíferos, Anfípodos, Decápodos, Heterópodos, Pterópodos, Copépodos, Quetognatos, Equinodermos, Radiolarios, Ostrácodos, Apendicularía, Sifonóforos, Cladóceros, Thaliacea, Anélidos, Larvas y huevos de peces, Bivalvos, Gasterópodos y Medusas). El grupo G2 mostró taxones con menor abundancia y frecuencia (*M. pippinae*, Ctenóforos, Isópodos, Briozoarios, *N. difficilis*, Misidáceos, Hidrozoarios y Cirrípedos). El grupo G3 estuvo compuesto por únicamente tres taxones con poca frecuencia y abundancia de zooplancton (Estomatópodos) y los organismos micronectónico *P. pacifica* y peces de la familia Mictophidae (**Fig. 8**).

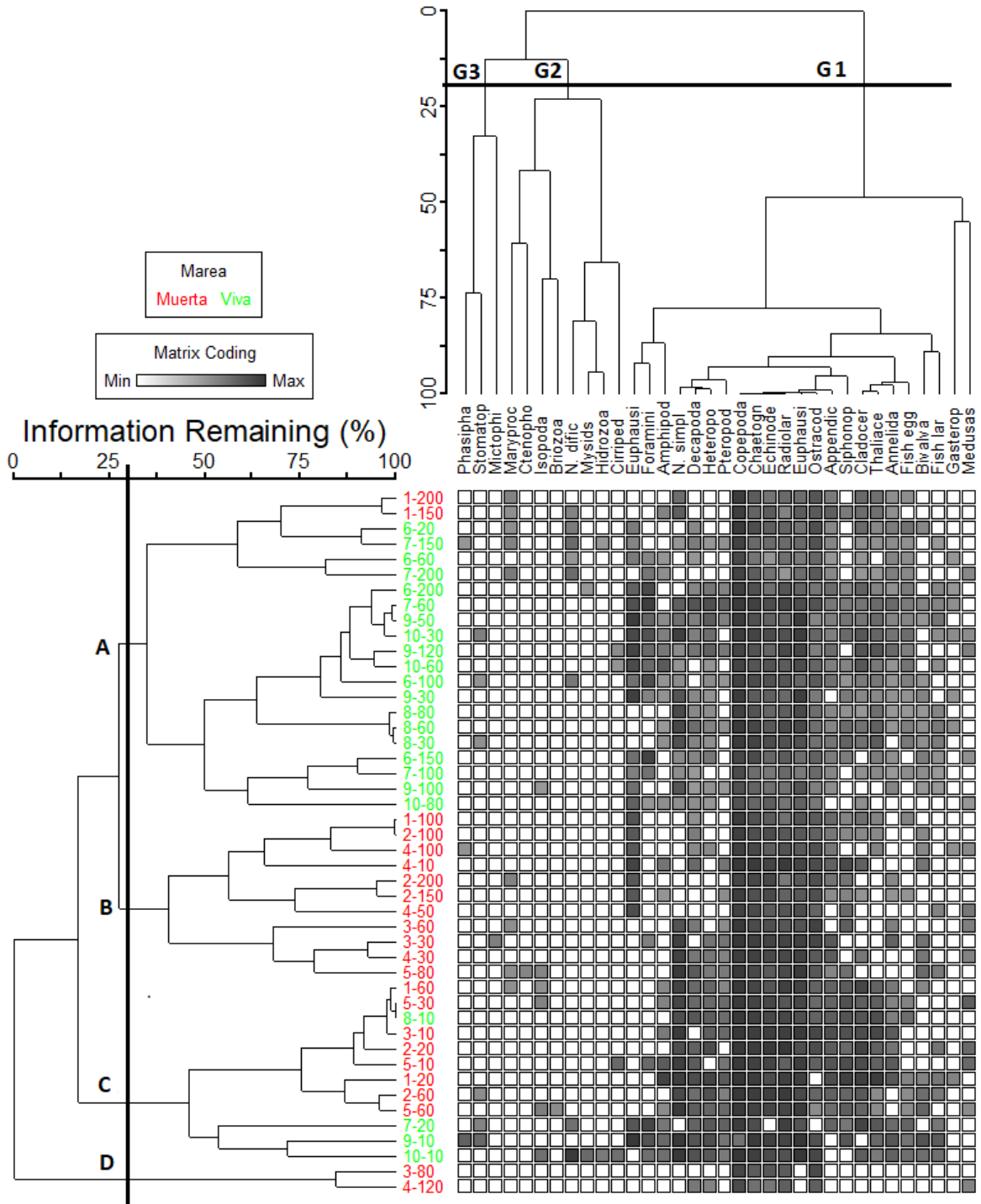


Figura 8. Análisis de agrupamiento de dos vías de las muestras de zooplancton y micronecton obtenidas con red estratificada a lo largo del transecto San Esteban recolectado durante mareas muertas y vivas durante junio 2019. Grupos de estaciones relacionadas con su estrato (A-D). Grandes grupos taxonómicos del zooplancton (G1-G2), principalmente micronecton (G3). Líneas continuas indican el punto de corte de grupo que separan las unidades de muestreo.

Procedimiento Permutacional de Multi-Respuesta (MRPP) del transecto

La estructura de la comunidad y abundancia del zooplancton identificado a grandes grupos taxonómicos y micronecton tuvo diferencias significativas en su abundancia en el transecto durante mareas muertas y vivas (MRPP, $p < 0.001$). El análisis ISA demostró que *N. difficilis* fue la única especie significativamente indicadora de las condiciones ambientales ocurridas durante marea viva. Aunque el análisis MRPP mostró diferencias significativas entre los tres grupos taxonómicos inferidos a partir del análisis de agrupamiento de dos vías; el ISA no mostró ningún grupo taxonómico indicador de alguno de esos tres grupos de estaciones ($p > 0.05$; **Tablas 5, 6**).

Tabla 5. Procedimiento Permutacional de Multi-Respuesta comparando la abundancia de zooplancton y micronecton identificado a grandes grupos a lo largo del transecto en el Canal de San Esteban en función del estado de la marea muerta (12-13 jun 2019) y marea viva (18-19 jun 2019) y entre los cuatro grupos de unidades de muestreo del Análisis de agrupamiento de dos vías (**Fig. 8**).

Comparación de hipótesis	<i>Estadístico-t</i>	A	<i>p</i> -valor
Mareas vivas vs mareas muertas	8.384	0.0564	0.000007
Grupos del Análisis de agrupamiento de dos vías	13.413	0.179	0.000000

Tabla 6. Análisis Indicador de grupos taxonómicos de zooplancton y micronecton identificados a grandes grupos taxonómicos recolectados en el transecto de la región sur de la Isla San Esteban muestreada durante marea muerta (12-13 jun 2019) y marea viva (18-19 jun 2019) y comparando los grupos del análisis de agrupamiento.

	Grandes grupos	Maxgrp	Valor Indicador (IV)	Promedio	Desv. Estándar	Prueba Monte Carlo p - valor
Marea muerta vs viva	<i>P. pacifica</i>	viva	6.3	7.5	3.14	0.7449
	<i>M. pippinae</i>	muerta	17	15.5	4.51	0.4392
	Mictófidos	muerta	4.3	4.3	0.03	1
	<i>N. difficilis</i>	viva	27.3	14.2	4.6	0.0136
	Misidáceos	viva	8.7	5.7	2.93	0.491
	Isópodos	muerta	11.6	11.5	4.39	0.4433
	Cirrípedos	viva	9	8.6	3.87	0.6062
	Estomatópodos	viva	18.4	11.4	4.42	0.109
	Gasterópodos	viva	19.1	14.1	4.75	0.2281
	Ctenofóros	muerta	4.3	4.3	0.03	1
	Medusas	muerta	27	21.5	5.28	0.1118
	Hidrozoa	viva	8.7	5.6	2.98	0.479
	Briozoa	muerta	4.3	4.3	0.03	1
4 grupos del análisis de agrupamiento	<i>P. pacifica</i>	3	4.3	13	12.02	0.9398
	<i>M. pippinae</i>	2	12.3	19.9	11.07	0.717
	Mictófidos	2	9.1	8.8	9.23	0.2872
	<i>N. difficilis</i>	1	15.1	19.2	11.15	0.5527
	Misidáceos	3	6.4	10.8	10.75	0.6375
	Isópodos	3	24.6	17.2	11.29	0.2627
	Cirrípedos	3	12.1	14.6	11.71	0.3378
	Estomatópodos	3	16.9	17.4	11.68	0.3831
	Gasterópodos	1	17.2	19.1	11.01	0.5136
	Ctenofóros	2	9.1	8.8	9.33	0.2843
	Medusas	4	16.7	22.1	11.14	0.7061
	Hidrozoa	3	6.2	11	10.97	0.6366
	Briozoa	3	8.3	8.7	9.13	0.5387

NMDS del transecto en el Canal de San Esteban

El análisis NMDS no mostró una clara distinción en la comunidad del zooplancton y micronecton identificado a grandes grupos taxonómicos de las 46 unidades de muestreo en función de 18 variables ambientales registradas a lo largo del transecto durante mareas muertas y vivas (**Fig. 9**). El eje 2 explicó el 38% de la variabilidad y el eje 3 explicó el 24% de la variabilidad. Ambos ejes acumulan el 62% de la variabilidad total explicada. El eje 2 mostró una mayor relación con el gradiente vertical de la densidad del agua con una asociación negativa con fluorescencia, concentración de oxígeno disuelto, temperatura y salinidad. En el espacio multidimensional de los taxones del zooplancton y micronecton, *M. pippinae* y *Euphausia* spp presentaron una correlación positiva con el gradiente del eje 2. Los Misidáceos, Briozoarios, isópodos, mictófidos y ctenóforos tuvieron una relación negativa con el eje 3 el cual estuvo positivamente relacionado con la diferencia de la concentración de oxígeno disuelto (**Fig. 9, Tabla 7**)

Tabla 7. Resultados de Escalamiento no métrico multidimensional (NMDS) para los grupos taxonómicos a grandes grupos de todas las estaciones mostrando el coeficiente de determinación (r^2) y la correlación Pearson y Kendall (r) para las asociaciones ambientales registrados durante mareas vivas y mareas muertas en junio 2019 en el transecto del canal de San Esteban en el Archipiélago de las Grandes Islas, Golfo de California.

Coeficiente de determinación	NMDS por especies o grupo taxonómico				NMDS de variables ambientales				
	Eje 2 (0.380)		Eje 3 (0.246)		Eje 2 (0.380)		Eje 3 (0.246)		
	r	r^2	r	r^2	r	r^2	r	r^2	
<i>P. pacifica</i>	-0.093	0.009	-0.031	0.001	Profundidad	-0.374	0.14	0.536	0.287
<i>M. pippinae</i>	0.151	0.023	0.325	0.105	Temperatura	0.37	0.137	-0.227	0.052
	0.003	0	-0.296	0.087	Concentración Chl-a calculada de fluorescencia	0.352	0.124		
Mictophidae								-0.257	0.066
Euphausiidae	-0.017	0	0.341	0.117	Salinidad	0.335	0.112	-0.196	0.038
<i>N. simplex</i>	-0.571	0.326	-0.657	0.431	Oxígeno	0.415	0.173	-0.291	0.085
<i>N. difficilis</i>	-0.269	0.073	0.416	0.173	Densidad	-0.365	0.134	0.216	0.047
	-0.344	0.118	-0.395	0.156	Profundidad máxima de la termoclina	0.295	0.087		
Copepoda								0.272	0.074
<i>Euphausia spp</i>	-0.728	0.531	-0.433	0.187	Gradiente termoclina	-0.182	0.033	-0.16	0.026
Mysida	-0.287	0.083	-0.082	0.007	Índice estratificación	-0.306	0.094	0.106	0.011
	-0.587	0.345	0.019	0	Profundidad máxima de la fluorescencia	0.203	0.041	-0.018	0
Amphipoda									
Isopoda	-0.227	0.052	-0.389	0.152	Máximo de clorofila	-0.184	0.034	-0.066	0.004
	-0.343	0.117	-0.028	0.001	Integración clorofila	0.04	0.002	0.363	0.132
Cirripedia									
	-0.668	0.446	0.087	0.008	Profundidad máxima haloclina	0.351	0.123	0.292	0.085
Cladocera									
	0.387	0.15	-0.009	0	Máxima Diferencia de salinidad	-0.085	0.007	-0.183	0.033
Ostracoda									
	-0.441	0.195	-0.483	0.233	Profundidad oxiclina	0.351	0.123	0.292	0.085
Decapoda									
	-0.37	0.137	-0.081	0.007	Máxima Diferencia oxiclina	-0.296	0.088	-0.287	0.082
Stomatopoda									
	-0.182	0.033	0.031	0.001	Profundidad máxima de densidad	-0.017	0	-0.271	0.073
Gasteropoda									
	-0.603	0.364	-0.585	0.343	Máxima Diferencia densidad	0.211	0.044	0.51	0.26
Heteropoda									
Pteropoda	-0.566	0.32	-0.501	0.251					

Coeficiente de determinación	NMDS por especies o grupo taxonómico				NMDS de variables ambientales			
	Eje 2 (0.380)		Eje 3 (0.246)		Eje 2 (0.380)		Eje 3 (0.246)	
	r	r ²	r	r ²	r	r ²	r	r ²
Bivalva	-0.259	0.067	-0.535	0.286				
Polychaeta	-0.612	0.375	0.074	0.006				
Echinoderm larvae	-0.041	0.002	-0.5	0.25				
Chaetognatha	-0.455	0.207	-0.646	0.418				
Ctenophora	0.019	0	-0.292	0.085				
Medusas	0.157	0.025	-0.148	0.022				
Siphonophora	-0.367	0.135	-0.377	0.142				
Thaliacea	-0.722	0.521	0.005	0				
Foraminifera	-0.465	0.216	0.198	0.039				
Radiolaria	-0.376	0.142	-0.676	0.457				
Hidrozoa	-0.251	0.063	0.001	0				
Briozoa	-0.095	0.009	-0.192	0.037				
Appendicularia	-0.42	0.176	-0.042	0.002				
Fish eggs	-0.602	0.362	0.302	0.091				
Fish larvae	-0.438	0.192	-0.272	0.074				

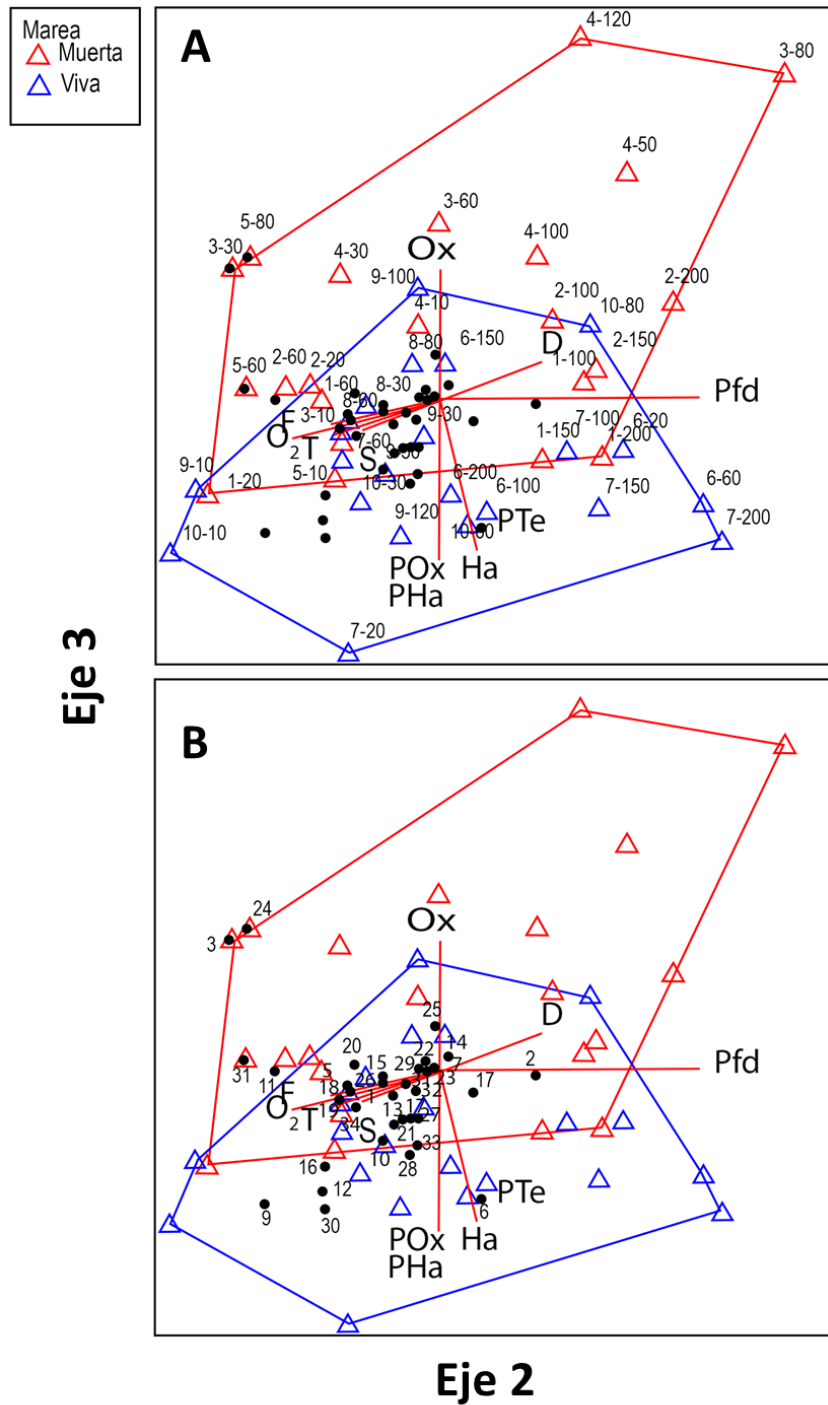


Figura 9. Escalamiento no métrico Multidimensional de la comunidad de zooplancton y micronekton identificado a grandes grupos taxonómicos en función de las 18 variables ambientales a lo largo del transecto realizado durante mareas muertas y vivas durante junio 2019 en la región sur de las Grandes Islas. A) Ordenación de las estaciones de muestreo y B) Ordenación de los grupos del zooplancton en el transecto. Lista zooplancton: 1) *Phasiphaea pacifica*, 2) *Maryprocessa pippinae*, 3) Mictophidae, 4) Euphausiidae, 5) *Nyctiphanes simplex*, 6) *Nematoscelis difficilis*, 7) Copepoda, 8)

Euphausiidae, 9) Mysida, 10) Amphipoda, 11) Isopoda, 12) Cirripedia, 13) Cladocera, 14) Ostracoda, 15) Decapoda, 16) Stomatopoda, 17) Gasteropoda, 18) Heteropoda, 19) Pteropoda, 20) Bivalva, 21) Annelida, 22) Larvas de Equinodermos, 23) Chaetognatha, 24) Ctenophora, 25) Medusa, 26) Siphonophora, 27) Thaliacea, 28) Foraminifera, 29) Radiolaria, 30) Hidrozoa, 31) Briozoa, 32) Appendiculata, 33) Huevos de peces, y 34) Larvas de peces. Lista variables: Pfd = profundidad, O = concentración de oxígeno disuelto, F = fluorescencia, T = temperatura, S = salinidad, POx = Profundidad de la oxiclina, PHa = Profundidad haloclina, Pte= profundidad termoclina, Ha = Haloclina.

Análisis del ciclo circadiano

Análisis de agrupamiento de dos vías

Estaciones de muestreo. El análisis de agrupamiento de dos vías del zooplancton y micronecton recolectado en las unidades de muestreo durante el ciclo circadiano en marea muerta (12-13 jun 2019) y marea viva (18-19 jun 2019) mostró 3 grupos de las 125 muestras de los estratos con un corte del 12% de similitud. El grupo G1 incluyó más estaciones y estratos de muestreos recolectados durante mareas muertas (28 estaciones) que durante mareas vivas (12 estaciones). El grupo G2 tuvo 34 unidades de muestreo recolectadas durante las mareas vivas y 25 durante las mareas muertas. El grupo G3 un número similar de unidades recolectadas durante mareas muertas (12 muestras) y vivas (14 muestras). Sin embargo, éste se dividió en dos subgrupos (G3a y G3b) con un corte de similitud del 37%. El grupo G3a incluyó más muestras de estratos recolectadas durante marea muertas (10 estaciones) que durante marea viva (1). Mientras que el grupo G3b tuvo 13 estaciones recolectadas durante mareas vivas y solo dos durante mareas muertas (**Fig. 10**).

Grandes grupos de zooplancton. El análisis de agrupamiento de dos vías de la comunidad de grandes grupos taxonómicos del zooplancton mostró tres grupos a un corte del 25% de similitud. El grupo de especies de Z1 estuvo compuesto por los 21 taxones de zooplancton y micronecton más frecuentes y abundantes registrados durante el ciclo circadiano (huevos y larvas de peces, Anfípodos, Eufáusidos, *N. simplex*, Decápodos, Heterópodos, Copépodos, Quetognatos, Equinodermos, Radiolarios, Ostrácodos, Sifonóforos, Cladóceros, Apendicularia, Thaliacea, Anélidos, Pterópodos, Medusas, Bivalvos). El grupo Z2 estuvo constituido por taxones con moderada frecuencia de aparición y abundancia (*N. difficilis*, Estomatópodos, Ctenóforos, Briozoarios, Isópodos, Cirripedios, Gasterópodos y Foraminíferos). El grupo Z3 estuvo conformado por los taxones (*Phasiphaea pacifica* y *Maryprocessa pippinae*) recolectados con baja frecuencia y abundancia (**Fig. 10**).

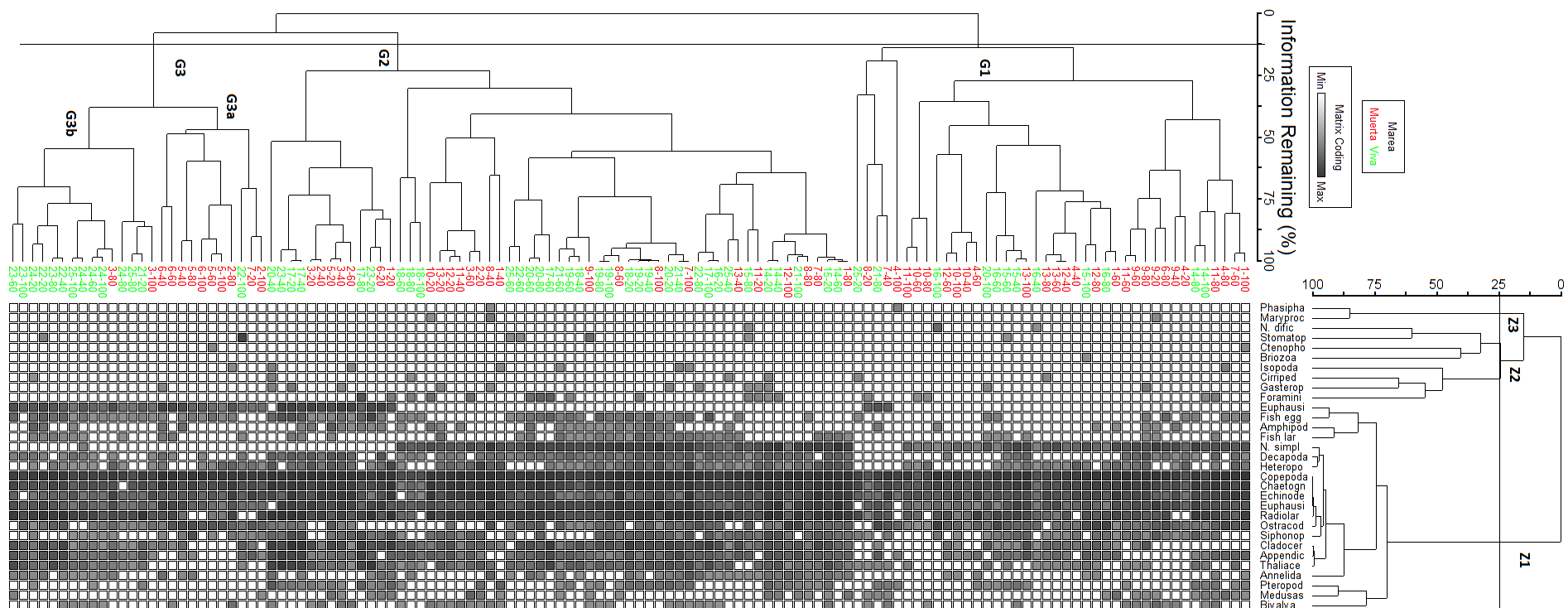


Figura 10. Análisis de agrupamiento de dos vías de la abundancia de zooplancton y micronekton identificado a grandes grupos taxonómicos registrados durante el ciclo circadiano de mareas muertas y mareas vivas en junio 2019. Grupos de estaciones relacionadas con su estrato (G1-G3). Grandes grupos de zooplancton (Z1-Z2), micronekton (Z3). Líneas continuas indican el punto de corte entre las unidades de muestreo.

Procedimiento Permutacional de Multi-Respuesta (MRPP) y análisis ISA

La comparación de la composición taxonómica y abundancia de los grandes grupos taxonómicos del zooplancton y micronecton durante la marea muerta (12-13 jun 2019) y marea viva (18-19 jun 2019), día vs noche y los distintos grupos de unidades de muestreo obtenidos en el análisis de agrupamiento de dos vías mostraron que los grupos tuvieron diferencias significativas en su abundancia a lo largo del ciclo circadiano ($p < 0.05$). El Análisis Indicador de Especies mostró que los cirrípedos, estomatópodos, medusas (marginamente significativas) y larvas de peces fueron significativamente diferente entre marea muerta y viva. Las larvas de peces fue el único grupo taxonómico que mostró diferencias significativas entre día y noche. La abundancia de los demás grupos taxonómicos del zooplancton y micronecton no mostró diferencias significativas entre las unidades de muestreo de análisis de agrupamiento de dos vías (MRPP $p > 0.05$; **Fig. 10, Tablas 8, 9**).

Tabla 8. Procedimiento Permutacional de Multi-Respuesta (MRPP) de la comparación de la estructura de la comunidad y abundancia de zooplancton y micronecton recolectado durante el ciclo circadiano contrastando tres hipótesis: marea muerta (12-13 jun 2019) vs. marea viva (18-19 jun 2019); día vs. noche y comparando entre los grupos de unidades de muestreo del resultado del análisis de ordenamiento de dos vías del ciclo circadiano.

Grupos	Estadístico-t	Estadístico A	p-valor
Marea vs viva	-13.523474	0.03329620	0.000000
Día vs. noche	-8.0112303	0.01975152	0.000005
Tres grupos G1-G3 del análisis de agrupamiento de 2 vías	-36.494801	0.15895632	0.000000

Tabla 9. Análisis Indicador de Especies de la abundancia de zooplancton y micronecton identificado a grandes grupos taxonómicos durante los ciclos circadianos de marea muerta (12-13 jun 2019) y marea viva (18-19 jun 2019) en el canal de San Esteban, Archipiélago de las Grandes Islas, Golfo de California.

Hipótesis	Grandes grupos	Maxgrp	Valor Indicador (IV)	Mean	S. Dev	Prueba Monte Carlo p -value
Marea muerta vs. viva	<i>P. pacifica</i>	muerta	3.1	2	1.17	0.4965
	<i>M. pippinae</i>	muerta	4.6	2.8	1.14	0.2374
	<i>N. difficilis</i>	Viva	5	2.8	1.15	0.1034
	Anfípodos	Viva	17.9	18.8	2.87	0.5400
	Isópodos	Muerta	4.6	5.3	1.8	0.6621
	Cirrípedos	Viva	8.6	4.9	1.69	0.0523
	Estomatópodos	Viva	8.5	4.9	1.71	0.0503
	Gasterópodos	Viva	6.5	7.8	2.1	0.6715
	Bivalvos	Muerta	24.3	20.9	2.93	0.1301
	Ctenóforos	Muerta	3.1	2	1.17	0.498
	Medusas	Muerta	22.1	16.6	2.79	0.0509
	Foraminíferos	Viva	11.3	10.5	2.41	0.2864
	Briozoa	Viva	1.7	1.6	0.07	0.4799
	Larvas de peces	Viva	35.7	22.1	2.95	0.0013
Día vs. noche	<i>P. pacifica</i>	Noche	1.5	2.3	0.98	0.7677
	<i>M. pippinae</i>	día	3.8	2.7	1.42	0.3038
	<i>N. difficilis</i>	Día	3.8	2.7	1.37	0.2969
	Anfípodos	noche	18.5	19	3.05	0.4293
	Isópodos	Noche	8.4	5.4	1.96	0.0642
	Cirrípedos	Día	5.6	5	1.81	0.4281
	Estomatópodos	Noche	4.2	5	1.81	0.4745
	Gasterópodos	Noche	5.9	7.9	2.22	0.8552
	Bivalvos	Día	25.2	21	3.1	0.0915
	Ctenóforos	Noche	1.4	2.2	0.98	0.768
	Medusas	Día	16	16.8	2.99	0.5017
	Foraminíferos	Día	12.5	10.7	2.59	0.2126
	Briozoa	Día	1.2	1.6	0.47	1
	Larvas de peces	Noche	29.1	22.3	3.13	0.0371

Hipótesis	Grandes grupos	Maxgrp	Valor Indicador (IV)	Mean	S. Dev	Prueba Monte Carlo p -value
Tres grupos de Análisis de agrupamiento de especies	<i>P. pacifica</i>	1	1.5	4.1	2.52	0.8528
	<i>M. pippinae</i>	2	2	4.7	2.72	0.9293
	<i>N. difficilis</i>	1	4	4.7	2.76	0.5765
	Anfípodos	2	18.5	14.1	4.3	0.1331
	Isópodos	2	4.7	6.3	3.66	0.5558
	Cirrípedos	2	2.6	6	3.55	0.9576
	Estomatópodos	3	4.5	6	3.62	0.531
	Gasterópodos	2	9.1	8	3.89	0.2406
	Bivalvos	2	13.3	15.3	4.34	0.6385
	Ctenofóros	3	7.2	4.2	2.57	0.1331
	Medusas	1	15.3	13	4.34	0.2287
	Foraminíferos	2	16.5	9.6	4.19	0.0786
	Briozoa	1	2.5	3.2	2.39	0.5309
	Larvas de peces	2	17.9	15.9	4.25	0.2653

NMDS ciclo circadiano

El análisis NMDS para la estructura de la comunidad de zooplancton y micronecton identificada a grandes grupos taxonómicos en los 125 estratos de muestreo durante los dos ciclos circadianos en marea muerta (12-13 jun 2019) y marea viva (18-19 jun 2019) en función de 18 variables ambientales oceanográficas no mostró diferencias significativas entre las comunidades recolectadas durante mareas muertas y vivas (La frecuencia de flotabilidad Brünt-Väisälä no fue incluida en el ordenamiento NMDS). El eje 2 explicó el 32% de la variabilidad observada y mostró una asociación con el gradiente de temperatura, concentración de oxígeno disuelto, profundidad de la oxiclina y la clorofila-a y negativamente con la densidad (**Fig. 11, Tabla 10**). El eje 3 explicó el 30% de la variabilidad observada. Ambos ejes acumularon el 62% de la variabilidad total explicada.

La mayor variabilidad ocurrió a lo largo del eje 2 con una asociación positiva con la temperatura, concentración de oxígeno disuelto (y de manera redundante la profundidad de la oxiclina) y la concentración de la clorofila-*a* inferida a partir de la fluorescencia (**Fig. 11 A, B**). El eje 2 estuvo negativamente asociado a la densidad del agua. El alto grado de sobreposición entre unidades de muestreo de mareas muertas y vivas sugiere diferencias sutiles en la estructura de la comunidad del zooplancton y micronecton propias con los cambios ocurridos con solo cinco días de diferencia (**Fig. 11A**).

Excepto los organismos del micronecton *N. difficilis*, *P. pacifica* y los organismos zooplanctónicos briozoarios y ctenóforos que tuvieron relación positiva con la densidad de la columna de agua, todos los demás grupos taxonómicos mostraron una asociación positiva con la temperatura, concentración de oxígeno disuelto (de manera redundante también la profundidad de la oxiclina) y la concentración de la clorofila-*a* inferida a partir de la fluorescencia (**Fig. 11B**). Es decir, el eje 2 representó la variabilidad vertical a lo largo de la columna de agua; estos últimos, tendieron a ser más abundantes en estratos más superficiales donde estas cuatro variables son mayores y los primeros estuvieron más abundantes en estratos profundos (**Fig. 11B**). Es interesante que los gradientes a lo largo del eje 3 (se asume son los cambios en función de tiempo a lo largo de los ciclos circadianos) fueron sumamente pequeños e imperceptibles (**Fig. 11B**).

Tabla 10. NMDS de la abundancia de zooplancton y micronecton identificado a grandes grupos taxonómicos registrados durante los ciclos circadianos en mareas vivas y mareas muertas en el Canal de San Esteban durante junio 2019.

Coeficiente de determinación por eje	NMDS de grupos taxonómicos				NMDS ambiental				
	Eje 2 (0.321)		Eje 3 (.308)		Eje 2 (0.321)		Eje 3 (.308)		
	r	r ²	r	r ²	r	r ²	r	r ²	
<i>P. pacifica</i>	-0.093	0.009	-0.031	0.001	Profundidad	-0.374	0.14	0.536	0.287
<i>M. pippinae</i>	0.151	0.023	0.325	0.105	Temperatura	0.37	0.137	-0.227	0.052
Mictophidae	0.003	0	-0.296	0.087	Concentración Chl-a calculada de fluorescencia	0.352	0.124	-0.257	0.066
Euphausiidae	-0.017	0	0.341	0.117	Salinidad	0.335	0.112	-0.196	0.038
<i>N. simplex</i>	-0.571	0.326	-0.657	0.431	Oxígeno	0.415	0.173	-0.291	0.085
<i>N. difficilis</i>	-0.269	0.073	0.416	0.173	Densidad	-0.365	0.134	0.216	0.047
Copepoda	-0.344	0.118	-0.395	0.156	Profundidad máxima de termoclina	0.295	0.087	0.272	0.074
<i>Euphausia spp</i>	-0.728	0.531	-0.433	0.187	Gradiente termoclina	-0.182	0.033	-0.16	0.026
Mysida	-0.287	0.083	-0.082	0.007	Índice estratificación	-0.306	0.094	0.106	0.011
Amphipoda	-0.587	0.345	0.019	0	Profundidad fluorescencia	0.203	0.041	-0.018	0
Isopoda	-0.227	0.052	-0.389	0.152	Máximo de clorofila	-0.184	0.034	-0.066	0.004
Cirripedia	-0.343	0.117	-0.028	0.001	Integración clorofila	0.04	0.002	0.363	0.132
Cladocera	-0.668	0.446	0.087	0.008	Profundidad máxima de haloclina	0.351	0.123	0.292	0.085
Ostracoda	0.387	0.15	-0.009	0	Máxima diferencia de salinidad	-0.085	0.007	-0.183	0.033
Decapoda	-0.441	0.195	-0.483	0.233	Profundidad máxima de oxiclina	0.351	0.123	0.292	0.085
Stomatopoda	-0.37	0.137	-0.081	0.007	Máxima diferencia de oxiclina	-0.296	0.088	-0.287	0.082
Gasteropoda	-0.182	0.033	0.031	0.001	Profundidad máxima de densidad	-0.017	0	-0.271	0.073
Heteropoda	-0.603	0.364	-0.585	0.343	Máxima diferencia de densidad	0.211	0.044	0.51	0.26
Pteropoda	-0.566	0.32	-0.501	0.251					
Bivalva	-0.259	0.067	-0.535	0.286					
Polychaeta	-0.612	0.375	0.074	0.006					
Echinoderm larvae	-0.041	0.002	-0.5	0.25					
Chaetognatha	-0.455	0.207	-0.646	0.418					
Ctenophora	0.019	0	-0.292	0.085					
Medusas	0.157	0.025	-0.148	0.022					

Coeficiente de determinación por eje	NMDS de grupos taxonómicos				NMDS ambiental			
	Eje 2 (0.321)		Eje 3 (.308)		Eje 2 (0.321)		Eje 3 (.308)	
	r	r ²	r	r ²	r	r ²	r	r ²
Siphonophora	-0.367	0.135	-0.377	0.142				
Thaliacea	-0.722	0.521	0.005	0				
Foraminifera	-0.465	0.216	0.198	0.039				
Radiolaria	-0.376	0.142	-0.676	0.457				
Hidrozoa	-0.251	0.063	0.001	0				
Briozoa	-0.095	0.009	-0.192	0.037				
Appendicularia	-0.42	0.176	-0.042	0.002				
Fish eggs	-0.602	0.362	0.302	0.091				
Fish larvae	-0.438	0.192	-0.272	0.074				

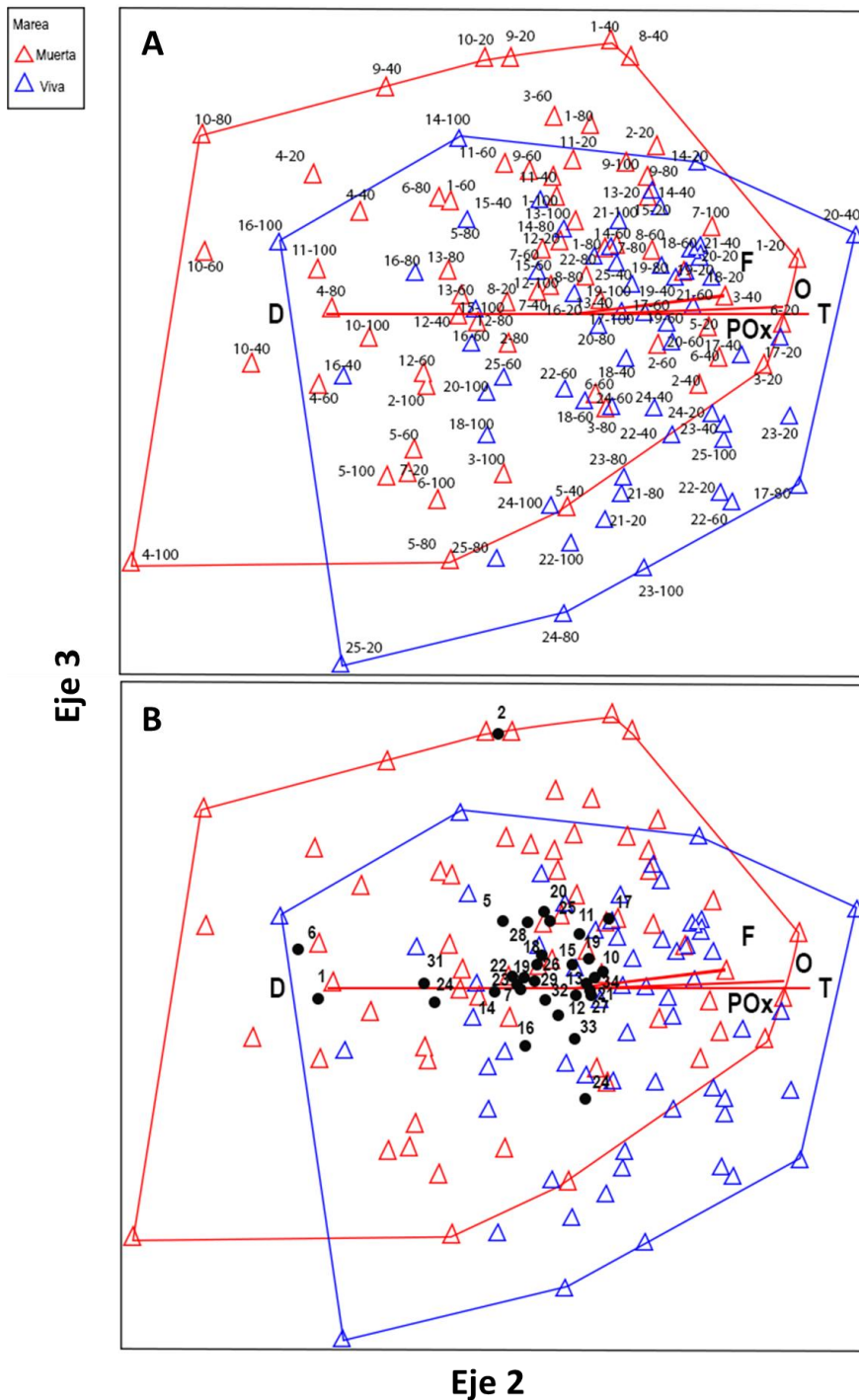


Figura 11. Escalamiento no métrico Multidimensional de la comunidad de zooplancton y micronekton identificado a grandes grupos taxonómicos en función de las 18 variables ambientales durante el ciclo circadiano durante mareas muertas y mareas vivas en junio 2019 en el Canal de San Esteban. A) Ordenación de las estaciones de muestreo y B) Ordenación de los grupos del zooplancton y micronekton durante el ciclo circadiano. Lista NMDS del ciclo de zooplancton: 1) *Phasiphaea pacifica*, 2) *Maryprocessa pippinae*, 3) Mictophidae, 4) Euphausiidae, 5) *Nyctiphanes simplex*, 6) *Nematoscelis difficilis*, 7)

Copepoda, 8) Euphausiidae, 9) Mysida, 10) Amphipoda, 11) Isopoda, 12) Cirripedia, 13) Cladocera, 14) Ostracoda, 15) Decapoda, 16) Stomatopoda, 17) Gasteropoda, 18) Heteropoda, 19) Pteropoda, 20) Bivalva, 21) Annelida, 22) Larvas de Equinodermos, 23) Chaetognatha, 24) Ctenophora, 25) Medusa, 26) Siphonophora, 27) Thaliacea, 28) Foraminifera, 29) Radiolaria, 30) Hidrozoa, 31) Briozoa, 32) Appendiculata, 33) Huevos de peces, y 34) Larvas de peces. Lista variables D = Densidad; F = Fluorescencia; O = concentración de Oxígeno disuelto; T = temperatura y POx = Profundidad oxiclina.

Discusión

La presente investigación demostró diferencias estadísticas significativas en la abundancia y frecuencia de aparición de algunos de los grupos taxonómicos del zooplancton y micronecton durante los ciclos circadianos y a lo largo de los transectos realizados durante mareas muertas y vivas en la región sur de las Grandes Islas. Aunque la hipótesis del presente estudio fue aceptada al detectar diferencias significativas en la abundancia de zooplancton y micronecton entre mareas vivas y muertas, en realidad estos cambios fueron solo detectados en algunos pocos grupos taxonómicos. La mayoría de los grupos numéricamente dominantes no mostraron diferencias en abundancia entre los periodos de marea muertas y vivas debido a que sus ciclos de vida y tasas de reposición poblacional son considerablemente más largos que la frecuencia de muestreo de mareas vivas y muertas realizados con una diferencia entre cinco días para los ciclos circadianos y siete días para los transectos (Haury et al., 1978; Hoover et al., 2006). Es decir, los tiempos de reposición poblacional de la mayoría de los grupos taxonómicos del zooplancton y micronecton son considerablemente más largos que la frecuencia de muestreo circadiano y entre periodos de mareas vivas y muertas realizados en junio 2019, por lo tanto, no se detectaron diferencias sustanciales en la estructura de la comunidad a esta escala de tiempo. Otro factor para explicar estos cambios apenas detectables, aunque posiblemente de menor influencia, es que el muestreo se realizó cerca del solsticio de verano cuando las diferencias en el rango de mareas muertas y vivas fueron mínimas y la duración de día es el más largo del año en el hemisferio norte en comparación a lo que sucede durante periodos de equinoccio cuando la duración del día y noche es aproximadamente igual (Haslett, 2008). En el solsticio de verano (el día más largo del año) y el solsticio de invierno (el día más corto), las mareas se debilitan debido a que la Tierra está inclinada hacia el Sol, la atracción ejercida se vuelve mucho más débil y los coeficientes de marea disminuyen (Haslett, 2008). Un muestreo semejante durante el periodo de equinoccios posiblemente detecte diferencias en condiciones ambientales,

rangos de marea y corrientes de marea más grandes y variables que los detectados durante el solsticio de verano. Durante los equinoccios las migraciones diarias de zooplancton están asociadas a días y noche de aproximadamente igual duración y en el solsticio de verano las noches son de corta duración. Es relevante mencionar que, durante los equinoccios, el Sol ejerce una atracción más fuerte sobre la Tierra que el resto del año, debido a la alineación entre el Sol y el ecuador (Haslett, 2008). En consecuencia, la superficie del agua es fuertemente atraída gravitacionalmente por el Sol, lo que acentúa las mareas conocidas como “grandes mareas”. Si además de eso también existe una alineación de la Luna con la Tierra y el Sol, las mareas serán aún más intensas, generando un máximo rango en su fuerza, ya que el agua será atraída dos veces más por efecto de los dos cuerpos celestes (Haslett, 2008; Vellanoweth et al., 2020).

Las mayores densidades de zooplancton se observaron durante periodos del ciclo circadiano cuando la columna se encontraba mezclada, causando una disminución en la densidad en estratos más profundos. Cuando la columna de agua se estratificaba, presentaba aguas frías de baja concentración de oxígeno en los estratos más profundos. En otras palabras, de la figura 4 se observó que lo que más influyó es en la abundancia del zooplancton y micronecton fueron los pleamares y bajamares de la marea en mareas muertas y vivas. En esta región la variabilidad ambiental está fuertemente influenciada por las corrientes de marea que movilizan el agua en dirección predominantemente latitudinal a lo largo del Canal de Sal Sipuedes y San Esteban, parcialmente debilitado por la presencia de un frente termo-halino débil que varía de orientación a lo largo de año (Marinone, 2003, 2012; Garcés-Rodríguez et al., 2021). Sin embargo, las diferencias de la abundancia en la estructura de la comunidad de zooplancton identificado a grandes grupos, entre mareas muertas y vivas fueron apenas perceptibles en los grupos taxonómicos del zooplancton más abundantes debido seguramente a la baja precisión taxonómica realizada en el presente estudio y a que los periodos contrastados de marea muerta y viva son menores que la tasa de reposición poblacional de la mayoría de las especies del zooplancton con ciclos de vida de varios meses. La variabilidad observada es la integración de una compleja asociación de especies, que en la región puede incluir cerca de 52 especies de copépodos (Palomares-García et al., 2013) y 13 especies de eufáusidos (Ambriz-Arreola et al., 2017), por lo que la abundancia combinada de estos grupos integra toda la variabilidad interespecifica. El cambio ambiental entre las mareas vivas y muertas ocurrió con una diferencia de 5 a 7 días. Este periodo parece ser reducido para detectar diferencias notables en la distribución y abundancia de organismos de los distintos grupos taxonómicos del zooplancton y micronecton cuyos ciclos de vida usualmente son mayores a meses.

La sucesión de la estructura de la comunidad del zooplancton en el sitio de muestreo en junio de 2019 tuvo ligeras diferencias estructurales a grandes grupos taxonómicos del zooplancton y micronecton entre los periodos de mareas muertas y vivas, debido a que ondas internas de baja velocidad con periodicidad semidiurna mostraron oscilaciones verticales de las isolíneas de todas las variables de 20-80 m asociadas a bajamar y pleamar. Ruvalcaba et al. (2019) reportaron que las ondas internas de marea en la cuenca de la isla Tiburón modulan la distribución vertical y abundancia de las larvas de peces durante periodos de estratificación de la columna de agua, así mismo, identificaron que las ondas internas alcanzaron alturas de ~15 m, aunque los eventos de alta frecuencia (con periodo <1 h) desplazan las isoterms más de 25 m en la columna de agua. La periodicidad de la altura de la marea en el área de estudio es semidiurna (aproximadamente cada 12.42 h, es decir, ondas internas semidiurnas) cuyas oscilaciones sugieren que la altura de cambio de las isolíneas observadas durante los ciclos circadianos en junio 2019 obedece al movimiento norte-sur de las corrientes de mareas asociadas a la pleamar y bajamar más que al paso de ondas internas que en teoría tienen más alta frecuencia periódica. La frecuencia de flotabilidad de Brunt-Väisälä calculados para ambos ciclos circadianos proveen evidencia que confirman el paso de ondas internas de marea con periodicidad semidiurna y que durante mareas muertas prevalecieron condiciones de mayor estratificación que durante mareas vivas (**Fig. 4A, B**).

Marinone (2012) utilizó un modelo numérico tridimensional de campos de velocidad Eulerianos para estudiar la conectividad estacional en el Golfo de California. En junio la región de las Grandes Islas tiene un flujo predominantemente hacia el norte alrededor de la Isla Tiburón acorde a la dirección del giro ciclónico que prevalece durante esta época del año en el norte del Golfo de California y un delgado filamento que fluye de este a oeste y posteriormente hacia el sur en el Canal de San Esteban. Los resultados de este modelo muestran que existen flujos de entrada o salida en todo el canal, esto difiere de las condiciones ambientales observadas *in situ* a lo largo del transecto durante mareas muertas y vivas, con agua más cálida probablemente proveniente del sur en el lado este del transecto y agua con menor temperatura cerca de la superficie del lado peninsular probablemente proveniente de la región norte de las Grandes Islas. A lo largo del transecto longitudinal se demostró que existen diferencias ambientales con todas las isolíneas. Éstas fueron más someras y más estratificadas en la parte oeste que la porción este del transecto donde las isolíneas se presentaron en estratos más profundas con una capa más cálida y bien mezclada con una supuesta dirección hacia el norte. El estado de la marea controla la dirección y rapidez de las corrientes de marea superficiales en la región de la Grandes Islas (Marinone, 2012). Durante pleamar la corriente tiene dirección

al norte transportando agua cálida por el lado este del transecto y el agua fría en dirección al sur en la porción oeste del transecto semejante a lo inferido en Garcés-Rodríguez et al. (2021). Aunque las diferencias en las variables ambientales a lo largo de los gradientes longitudinales fueron más pronunciadas durante mareas vivas que durante mareas muertas, en la comunidad del zooplancton identificado a grandes grupos de zooplancton no mostró cambios notables en la abundancia y composición de los grupos taxonómicos a lo largo del transecto entre mareas muertas y vivas. Esto indica que al norte y sur del frente de las grandes islas es un hábitat relativamente homogéneo dentro del nicho ambiental del zooplancton (Garcés-Rodríguez et al., 2021). Las diferencias de la estructura de la comunidad de zooplancton son considerablemente más notables en hábitats costeros con condiciones más contrastantes a ambos lados del frente de marea, donde el gradiente de temperatura puede ser de hasta $2.4\text{ }^{\circ}\text{C km}^{-1}$ (equivalente a $0.0024\text{ }^{\circ}\text{C m}^{-1}$) como ocurre en la comunidad existente dentro de Bahía Magdalena (<20 m de profundidad localizado en la costa occidental de Baja California Sur) y la estrecha plataforma continental donde ocurren eventos de surgencias durante todo el año (Gómez-Gutiérrez y Robinson, 2006; Gómez-Gutiérrez et al., 2007) que en los gradientes latitudinales de temperatura ($>0.08\text{ }^{\circ}\text{C km}^{-1}$; equivalente a $0.00008\text{ }^{\circ}\text{C m}^{-1}$) observados en los frentes de marea de las grandes islas en el Golfo de California (Garcés-Rodríguez et al., 2021).

Mezcla por marea

La batimetría de la región del Archipiélago de las Grandes Islas tiene una estrecha interacción con la dirección y aceleración de las corrientes de marea, particularmente al sur de la Isla Tiburón (Roden, 1958; Argote et al., 1995; Lavín y Marinone, 2003; Salas-de-León et al., 2003, 2011). Se ha observado que las corrientes de marea causan una continua mezcla vertical sobre el umbral de profundidad en la región al sur de las Grandes Islas favoreciendo la elevada productividad biológica del fitoplancton y del zooplancton durante la mayor parte del año (Badan-Dangon et al., 1991; Lavín y Marinone, 2003; Álvarez-Borrego, 2008; Salas-de-León et al., 2011). En el presente estudio se demostró que la variación circadiana de la distribución vertical de la frecuencia de flotabilidad (Brunt-Väisälä) en el sur de Isla San Esteban presentó evidencia de mayor estratificación durante el ciclo circadiano de marea muerta (**Fig. 5A**) que durante el ciclo circadiano de marea viva (**Fig. 5B**), pero con poca influencia para distinguir la estructura de la comunidad de zooplancton y micronecton. De manera general, la

pleamar y baja mar producen concentración y rarefacción de los organismos de zooplancton, modificando la biomasa total. De esta forma, aunque no se observaron diferencias significativas entre periodos de mareas muertas y vivas, si se observaron variaciones de la abundancia de zooplancton y micronecton durante el ciclo de marea.

Ruvalcaba-Aroche (2016) y Ruvalcaba-Aroche et al. (2019) demostraron fluctuaciones en la profundidad de las isotermas de 20 a 80 m en escalas de horas durante un ciclo realizado durante marea muerta y 60 m durante el ciclo realizado en marea viva. Gaxiola-Castro et al. (2002) propusieron que la variabilidad temporal de profundidad de la termoclina es afectada por trenes de ondas internas influenciando por la dinámica en la capa de 30 a 140 m. Todas las variables mostraron el recorrido del frente mareal durante la marea muerta, particularmente entre 9-12 h cuando ocurrió la intrusión de agua más fría del norte que durante horas previas (**Fig. 5C**). En el presente estudio se observaron, mediante el cálculo de la frecuencia de flotabilidad de Brunt-Väisälä, la presencia de ondas internas con periodicidad semidiurna que explican las amplias ondulaciones de las isolíneas de temperatura, salinidad, densidad y concentración de oxígeno disuelto durante ambos ciclos circadianos (**Fig. 5C-L**).

La fluorescencia, como un proxy de la concentración de la clorofila-a, mostró evidencia de condiciones eutróficas durante ambos ciclos de marea con concentraciones de hasta 3.4 mg m⁻³ durante marea muerta y hasta 2.4 mg m⁻³ durante marea viva, congruente con las observaciones previas realizadas en las Grandes Islas (Gaxiola-Castro et al., 2002; Ruvalcaba-Aroche, 2016; Ruvalcaba-Aroche et al., 2019). Durante mareas muertas se observó un núcleo de alta concentración de Chl-a durante 14-16 h y 2-3 h, indicando una alta concentración de nutrientes y durante el periodo de mareas vivas la distribución de la concentración de Chl-a fue más homogénea (2.4 mg m⁻³) que durante mareas muertas.

Zooplancton y procesos oceanográficos físicos

La distribución vertical y cambios en la abundancia de zooplancton, particularmente para la comunidad del ictioplancton, en respuesta al frente de marea, ondas internas y condiciones hidrográficas de la región de las Grandes Islas en el Golfo de California ha sido recientemente investigada (Danell-Jiménez et al., 2009; Inda-Díaz et al., 2010, 2014, Márquez- Artavia, 2014, Ruvalcaba-Aroche et al., 2019; Garcés-Rodríguez et al., 2019). El análisis de los 28 grupos taxonómicos del zooplancton identificado en estratos verticales a

lo largo del transecto y durante el ciclo circadiano realizado en mareas muertas y en mareas vivas no mostró cambios evidentes en la estructura de la comunidad de zooplancton a grandes grupos enfatizando una resiliencia al cambio en esta escala de tiempo < 2 semanas. Sin embargo, se observó como la abundancia de zooplancton disminuyó con la profundidad y los ciclos circadianos no mostraron una clara tendencia de migración vertical diaria concentrándose en su mayoría en los primeros 50 m de profundidad independientemente de la hora del día. Es relevante mencionar que el muestreo se realizó en jun 2019, cerca del solsticio de verano, es decir cuando el Sol está sobre el trópico del Cáncer y la duración del día y noche son iguales, bajo estas condiciones las diferencias de día y noche son máximas comparadas con los equinoccios.

Los copépodos y los adultos del eufúsido *N. simplex* (micronecton) dominaron la abundancia del zooplancton durante ambos periodos mareales en ambos ciclos circadianos. El decápodo *Phasiphaea pacifica* y los eufúsidos *Euphausia* spp. y *N. difficilis* (micronecton) fueron más abundantes durante el periodo de mareas muertas que durante mareas vivas del ciclo circadiano y *N. difficilis* solamente fue recolectado durante el ciclo circadiano de mareas vivas. Actualmente es claro que la mayor parte de la variabilidad de las asociaciones de zooplancton ocurren a escala estacional e interanual en los copépodos (Palomares-García et al., 2013), eufúsidos (Brinton y Townsend, 1980; Lavaniegos et al., 1989; Ambriz-Arreola et al., 2017), moluscos holoplanctónicos (Angulo-Campillo et al., 2011), paralarvas de cefalópodos (De Silva-Dávila et al., 2015), larvas de peces (Aceves-Medina et al., 2003, 2004, 2008; León-Chávez et al., 2010; Avendaño-Ibarra et al., 2013; Sánchez-Velasco et al., 2004, 2014; Urías-Leyva et al., 2018) entre otros. Estos cambios comunitarios son presumiblemente imperceptibles en escalas temporales menores a los ciclos reproductivos, excepto en zonas de frente donde los gradientes termohalinos a ambos lados del frente son notables como la Boca de Bahía Magdalena, BCS (Gómez-Gutiérrez et al., 2007), en bahías someras (Bahía de La Paz) donde las corrientes de marea son rápidas (Aceves-Medina et al., 2008) o en la región del Alto Golfo (Sánchez-Velasco et al., 2014). Esto no ocurre en las Grandes Islas donde la profundidad del fondo marino es mayor (>100 m) y los gradientes termohalinos horizontales son considerablemente menos pronunciados; por lo tanto, el efecto del frente de marea solo es evidente en una delgada capa cerca de la superficie (Danell-Jiménez et al., 2009; Inda-Díaz et al., 2010, 2014, Márquez- Artavia, 2014, Ruvalcaba-Aroche et al., 2014; Garcés-Rodríguez et al., 2021).

Garcés-Rodríguez et al. (2021) menciona que los gradientes de temperatura superficial del mar más pronunciados en las Grandes Islas son de $0.08\text{ }^{\circ}\text{C km}^{-1}$ ($0.00008\text{ }^{\circ}\text{C m}^{-1}$) originados por la convergencia de aguas frías de la continua mezcla vertical en el

umbral de San Lorenzo y San Esteban y el agua cálida de la parte central del Golfo de California. Junio es un periodo de transición entre la temporada fría (dic-may) y cálida (jul-oct). Durante junio la orientación del frente es longitudinal y en febrero transversal, lo cual parece funcionar como una zona de acumulación de zooplancton (Hidalgo-González y Álvarez-Borrego, 2001,2004; Garcés-Rodríguez et al., 2021). Junio es el inicio de la tropicalización estacional del Golfo de California cuando el agua superficial tropical se mueve hacia el norte y con ésta, una gran parte de la fauna tropical (Brinton y Townsend, 1980; Portela et al., 2016). Con el proceso de tropicalización estacional posiblemente ocurren los mayores gradientes latitudinales del frente de mareas al sur de las Grandes Islas, pero aún no ha mostrado sus posibles máximos contrastes en la comunidad de zooplancton. Brinton et al. (1986) reportaron que los copépodos, quetognatos y eufáusidos dominan la comunidad del zooplancton en el Golfo de California. Esto fue corroborado en el presente estudio en la región de las Grandes Islas donde estos grandes grupos taxonómicos tuvieron abundante y amplia distribución durante los ciclos circadianos y a lo largo del transecto en marea murta y viva. La abundancia y diversidad de estos grupos de zooplancton y micronecton fueron poco sensibles a cambios ambientales ocurridas entre mareas muertas y vivas y solo los grupos taxonómicos poco frecuentes y abundantes mostraron algunas diferencias sutiles entre ambos periodos sugiriendo que la comunidad no cambió sustancialmente comparando periodos 5 días de diferencia.

Distribución vertical del zooplancton

El MRPP mostró diferencia significativas en la estructura de la comunidad y abundancia del zooplancton entre día y noche asociado al proceso de migración vertical diaria del zooplancton. Sin embargo, durante los ciclos circadianos el ISA mostró que las larvas de peces fueron el único grupo taxonómico del zooplancton que registró una abundancia significativamente mayor durante la noche que durante el día. El resto de los grupos taxonómicos no mostraron cambios significativos día-noche por la evidente mezcla de especies que incluye cada grupo taxonómico del zooplancton. Los copépodos en el Golfo de California se concentran en el estrato de 50 m independientemente de la hora del día (Palomares-García et al., 2013; Cruz-Hernández et al., 2018). En cambio, los eufáusidos tienen notorias migraciones verticales en el Golfo de California (Lavaniegos, 1996; Tremblay et al., 2010; Ambriz-Arreola et al., 2017). Se ha propuesto que las migraciones verticales de las larvas de peces en el zooplancton, en el Golfo de California, están limitadas por los gradientes verticales de la picnoclina y termoclina (Ruvalcaba-Aroche et

al., 2019). Sin embargo, en las Grandes Islas estos gradientes verticales parecen no ser suficientemente intensos para limitar la distribución de zooplancton al menos arriba y debajo de la termoclina. En el presente estudio se encontró que la mayor abundancia de zooplancton fue causada por ondas internas semidiurnas de baja velocidad. Esto para sus distintos grupos taxonómicos ubicados en estratos cercanos a la superficie, independientemente de la hora del día y los cambios notados entre mareas muertas y vivas. Las ondas internas producen concentración y dispersión de los organismos, a este proceso se le llama advección horizontal por mareas internas. Esto explica como durante los periodos de mayor mezcla en la columna de agua durante ambos ciclos circadianos se detectaron las mayores concentraciones de zooplancton y viceversa durante periodos de estratificación.

La frontogénesis y la evolución temporal del frente termohalino en las Grandes Islas es fuertemente influenciada por el patrón de vientos y la circulación estacional (Márquez-Artavia, 2014). El frente de mareas usualmente se orienta de forma paralela a la línea de costa durante el invierno y longitudinal durante el verano, que presumiblemente genera frentes térmicos que separan el norte y sur de la región sur de las Grandes Islas (Garcés-Rodríguez et al., 2021). El frente de marea localizado en las Grandes Islas es una zona de acumulación de larvas de peces (Márquez-Artavia, 2014; Garcés-Rodríguez et al., 2021).

La presente investigación concluye que el cambio ambiental ocurrido entre marea muerta y viva durante junio 2019 no modificó de manera general la estructura de la comunidad de zooplancton identificado a grandes grupos taxonómicos debido a la baja precisión en la identificación taxonómica a grandes grupos y porque los cambios ambientales entre mareas muertas y vivas ocurrieron a escalas de tiempo considerablemente menores que sus cambios comunitarios a lo largo de su ciclo de vida que causan la sucesión estacional. Esto sugiere una estabilidad de la comunidad de zooplancton a la variabilidad impuesta por condiciones ambientales de marea viva y muerta durante la temporada de transición de la época fría-cálida (junio) en la región sur de las Grandes Islas debido a que las tasas de reposición poblacional y sucesión de las comunidades deben ser más largos que los cambios ocurridos en el ambiente menores a 5 días (**Tabla 2**) como fue contrastado en el presente estudio.

Conclusiones

- 1) Aunque existieron diferencias ambientales detectables a lo largo del transecto entre mareas muertas y mareas vivas durante el solsticio de verano (jun 2019) movilizand o agua hacia el norte por la costa oeste y hacia el sur por la parte este del transecto de las Grandes Islas durante escalas circadianas, no se encontraron notables diferencias en la abundancia total y abundancia relativa de los grupos taxonómicos del zooplancton. Esto fue debido a la baja resolución taxonómica y a que los cambios ambientales entre mareas vivas y muertas ocurrieron en menor escala de tiempo (5 días) que las tasas requeridas de generación poblacional, por lo que no existió tiempo suficiente para mostrar cambios notables en la comunidad entre mareas vivas y mareas muertas.

- 2) A lo largo del transecto existieron notables diferencias ambientales con mayor estratificación en la parte oeste y mayor mezcla en la parte este del transecto que sugiere agua cálida moviéndose hacia el norte por el este y agua fría moviéndose al sur por el oeste. Estos cambios tampoco mostraron grandes diferencias longitudinales en estructura de la comunidad y abundancia a lo largo del transecto de los grandes grupos taxonómicos.

- 3) La variación de la distribución vertical del zooplancton durante el ciclo circadiano fue principalmente forzada por ondas internas con periodicidad semidiurna que modulan la profundidad de las isolíneas de todas las variables ambientales analizadas. Las ondas internas causaron concentración y dispersión de los organismos mediante advección horizontal por mareas internas.

Literatura citada

- Aceves-Medina, G., Jiménez-Rosenberg, S.P.A., Hinojosa-Medina, A., Funes-Rodríguez, R., Saldierna, R.J., Lluch-Belda, D., Smith, P.E., Watson, W. (2003). Fish larvae from the Gulf of California. *Scientia Marina*, 67(1), 1-11. <https://doi.org/10.3989/scimar.2003.67n11>
- Aceves-Medina, G., Jiménez-Rosenberg, S.P.A., Hinojosa-Medina, A., Funes-Rodríguez, R., Saldierna-Martínez, R.J., Smith, P.E. (2004). Fish larvae assemblages in the Gulf of California. *Journal of Fish Biology*, 65(3), 832-847. <https://doi.org/10.1111/j.0022-1112.2004.00490.x>
- Aceves-Medina, G., Saldierna-Martínez, R., Hinojosa-Medina, A., Jiménez-Rosenberg, S. P., Hernández-Rivas, M.E., Morales-Ávila, R. (2008). Vertical structure of larval fish assemblages during diel cycles in summer and winter in the southern part of Bahía de La Paz, México. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 76(4), 889-901. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2007.08.016>
- Álvarez-Borrego, S. (2002). Physical oceanography. En: Case, T.J., Cody, M. L., Ezcurra, E. (Eds.), *Island Biogeography of the Sea of Cortés*, University of Oxford. pp. 41-59.
- Álvarez-Borrego, S. (2008). Oceanografía de la región de las grandes islas. En: Danemann G.D., Ezcurra, E. (Eds.), *Bahía de los Ángeles: recursos naturales y comunidad. Línea base 2007* (1st ed.). Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales. pp. 45-65.
- Álvarez-Borrego, S. (2010). Physical, chemical, and biological oceanography of the Gulf of California. En: Gulf of California biodiversity and conservation; Brusca, R. (ed). ASDM Press and University of Arizona Press, Tucson, OK. pp. 24-48.
- Álvarez-Borrego, S., Lara, J.R. (1991). The physical environment and primary productivity of the Gulf of California. En: Dauphin, J.P., Simoneit, B.R. (Eds.), *The Gulf of California and peninsular province of the Californias*, Memoir (pp. 47, 555–567). *American Association of Petroleum Geologists*, Tulsa, Oklahoma.
- Ambriz-Arreola, I., Gómez-Gutiérrez, J., Franco-Gordo, M.C., Palomares-García, R.J., Sánchez-Velasco, L., Robinson, C.J., Seibel, B.A. (2017) Vertical pelagic habitat of euphausiid species assemblages in the Gulf of California. *Deep Sea Research I*, 123, 75-89. <http://dx.doi.org/10.1016/j.dsr.2017.03.008>

- Argote, M. L., Amador, A., Lavín, M.F., Hunter, J.R. (1995). Tidal dissipation and stratification in the Gulf of California. *Journal of Geophysical Research*, 100(C8), 16103-16118. <https://doi.org/10.1029/95jc01500>
- Avendaño-Ibarra, R., Godínez-Domínguez, E., Aceves-Medina, G., González-Rodríguez, E., Trasviña, A. (2013). Fish larvae response to biophysical changes in the Gulf of California, Mexico (Winter-Summer). *Journal of Marine Biology*, 2013. <https://doi.org/10.1155/2013/176760>.
- Badan-Dangon A., Koblinsky C.J., Baumgartner T. (1985). Spring and summer in the Gulf of California: observations of surface thermal patterns. *Oceanologica Acta*, 8(1),13–22.
- Badan-Dangon, A., Lavín, M.F., Hendershott, M.C. (1991). Underway Doppler current profiles in the Gulf of California. *EOS, Transactions American Geophysical Union*, 72(19), 209-218. <https://doi.org/10.1029/EO072i019p00209-01>.
- Baker, A. de C. Boden, B.P., Brinton, E. (1990). A practical guide to the euphausiids of the world. *Natural History Museum Publications*, London 96pp
- Brinton, E., Townsend, A.W. (1980). Euphausiids in the Gulf of California—the 1957 cruises. *California Cooperative Oceanic Fisheries Investigation Report*, 21, 211-236.
- Brinton, E., Fleminger, A., Siegel, D.C. (1986). *The temperate and tropical plankton biotas of the Gulf of California*. *California Cooperative Oceanic Fisheries Investigation Report*, 28, 228-266.
- Bryden, I., Melville, G.T. (2004). Choosing and evaluating sites for tidal current development. *Proceedings of the Institution of Mechanical Engineers, Part A: Journal of Power and Energy*, 218(8), 567-577. <https://doi.org/10.1243/0957650042584375>
- Castro, R., Mascarenhas, A.S., Durazo, R., Collins, C.A. (2000). Seasonal variation of the temperature and salinity at the entrance to the Gulf of California, México. *Ciencias Marinas*, 26(4), 561– 583. <https://doi.org/10.7773/cm.v26i4.621>
- 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. <https://doi.org/10.1163/15685403-00003751>

- Danell-Jiménez, A., Sánchez-Velasco, L., Lavín, M.F., Marinone, S.G. (2009). Three-dimensional distribution of larval fish assemblages across a surface thermal/chlorophyll front in a semienclosed sea. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 85(3), 487-496. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2009.09.010>
- De Silva-Dávila, R., Franco-Gordo, C., Hochberg, F.G., Godínez-Domínguez, E., Avendaño-Ibarra, R., Gómez-Gutiérrez, J., Robinson, C.J. (2015). Cephalopod paralarval assemblages in the Gulf of California during 2004-2007. *Marine Ecology Progress Series*, 520, 123-141. <https://doi.org/10.3354/meps11074>
- Dufrêne, M., Legendre, P. (1997). Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological monographs*, 67(3), 345-366. [https://doi.org/10.1890/0012-9615\(1997\)067\[0345:SAAI\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9615(1997)067[0345:SAAI]2.0.CO;2)
- Escalante Almazán, F.I., Valdez Holguín, J.E., Álvarez-Borrego, S., Lara-Lara, J. R. (2013). Temporal and spatial variation of sea surface temperature, chlorophyll-a, and primary productivity in the Gulf of California. *Ciencias Marinas*, 39(2), 203-215. <https://doi.org/10.7773/cm.v39i2.2233>
- Filloux, J.H. (1973). Tidal patterns and energy balance in the Gulf of California. *Nature*, 243(5404), 217-221. <https://doi.org/10.1038/243217a0>
- Filonov, A.E., Lavín, M.F. (2003). Internal tides in the northern Gulf of California. *Journal of Geophysical Research*, 108 (C5), 3151. <https://doi.org/10.1029/2002JC001460>
- Garcés-Rodríguez, Y., Sánchez-Velasco, L., Parés-Sierra, A., Jiménez-Rosenberg, S.P.A., Márquez-Artavia, A., Flores-Morales, A.L. (2021). Fish larvae distribution and transport on the thermal fronts in the Midriff Archipelago region, Gulf of California. *Continental Shelf Research*, 218, 104384. <https://doi.org/10.1016/j.csr.2021.104384>
- Gaxiola-Castro G., Álvarez-Borrego, S., Nájera-Martínez S., Zirino, A.R. (2002). Efecto de ondas internas en el fitoplancton del Golfo de California. *Ciencias Marinas*. 28(3). 297-209.
- Gaxiola-Castro, G., García-Córdova, J., Valdez-Holguín, J. E., Botello-Ruvalcaba, M. (1995). Spatial distribution of chlorophyll-a and primary productivity in relation to winter physical structure in the Gulf of California. *Continental Shelf Research*, 15(9), 1043-1059. [https://doi.org/10.1016/0278-4343\(94\)00071-T](https://doi.org/10.1016/0278-4343(94)00071-T)
- Gómez-Gutiérrez, J., Peterson, W.T., Miller, C.B. (2005). Cross-shelf life-stage segregation and community structure of the euphausiids off central Oregon (1970–

1972). *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 52(1-2), 289-315. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2004.09.023>

Gómez-Gutiérrez, J., Martínez-Gómez, S., Robinson, C.J. (2007). Influence of thermo-haline fronts forced by tides on near-surface zooplankton aggregation and community structure in Bahía Magdalena, Mexico. *Marine Ecology Progress Series*, 346, 109-125. <https://doi.org/10.3354/meps07019>

Gómez-Gutiérrez, J., Martínez-Gómez, S., Robinson, C.J. (2012). Seasonal growth, molt, and egg production rates of *Nyctiphanes simplex* (Crustacea: Euphausiacea) juveniles and adults in the Gulf of California. *Marine Ecology Progress Series*, 455, 173-194. <https://doi.org/10.3354/meps09631>

Haslett, S. (2008). *Coastal Systems* (2.a ed.). Routledge.

Haury, L.R., McGowan, J.A., Wiebe, P.H. (1978). Patterns and processes in the time-space scales of plankton distributions. *Spatial Pattern in Plankton Communities*, 3, 277-327. https://doi.org/10.1007/978-1-4899-2195-6_12

Hendrickx, M.E. (2012a). Pandalid shrimp (Crustacea: Decapoda: Caridea: Pandalidae) collected during the TALUD XIV cruise in the Gulf of California, Mexico, and rediscovery of *Plesionika carinirostris* Hendrickx, 1989. *Cahiers de Biologie Marine*, 53(4), 495-504. <https://doi.org/10.21411/CBM.A.D8AD18E3>

Hendrickx, M.E. (2012b). Distribution and abundance of the pelagic processid, *Processa pippinae* Wicksten & Méndez, 1985 (Decapoda, Caridea, Processidae), collected during the TALUD XIV cruise in the Gulf of California, Mexico, and description of a new genus. *Crustaceana*, 85(4-5), 463-472.

<https://doi.org/10.1163/156854012X623773>

Hidalgo-González, R. M., & Álvarez-Borrego, S. (2001). Chlorophyll profiles and the water column structure in the Gulf of California. *Oceanologica acta*, 24(1), 19-28. [https://doi.org/10.1016/s0399-1784\(00\)01126-9](https://doi.org/10.1016/s0399-1784(00)01126-9)

Hidalgo-González, R.M., Álvarez-Borrego, S. (2004). Total and new production in the Gulf of California estimated from ocean color data from the satellite sensor SeaWiFS. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 51(6-9), 739-752. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2004.05.006>

- Hoover, R.S., Hoover, D., Miller, M., Landry, M.R., DeCarlo, E.H., Mackenzie, F.T. (2006). Zooplankton response to storm runoff in a tropical estuary: bottom-up and top-down controls. *Marine Ecology Progress Series*, 318, 187-201. <https://doi.org/10.3354/meps318187>
- Hoskins, B.J., Bretherton, F.B. (1972). Atmospheric frontogenesis models: mathematical formulation and solution. *Journal of Atmospheric Sciences*, 29, 11-37. [https://doi.org/10.1175/1520-0469\(1972\)029<0011:AFMMFA>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1175/1520-0469(1972)029<0011:AFMMFA>2.0.CO;2)
- Inda-Díaz, E.A., Sánchez-Velasco, L., Lavín, M.F. (2010). Three-dimensional distribution of small pelagic fish larvae (*Sardinops sagax* and *Engraulis mordax*) in a tidal-mixing front and surrounding waters (Gulf of California). *Journal of Plankton Research*, 32(9), 1241-1254. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbq051>.
- Inda-Díaz, E.A., Sanchez-Velasco, L., Lavín, M.F. (2014). The effects of a tidal-mixing front on the distribution of larval fish habitats in a semi-enclosed sea during winter. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 94(7), 1517-1530. <https://doi.org/10.1017/S002531541400023X>
- IOC, SCOR, IAPSO. (2010). The International Thermodynamic Equation of Seawater—2010: Calculation and use of thermodynamic properties. Intergovernmental Oceanographic Commission of UNESCO. Manuals and Guides 56, 220 pp. [Available online at http://www.teos-10.org/pubs/TEOS-10_Manual.pdf.]
- Jeffrey, S.W., Humphrey, G.E. (1975). New spectrophotometric equations for determining chlorophylls a, b, and e, in higher plants, algae and natural phytoplankton. *Bioehemie und Physiologie der Pflanzen*, 167, 191-194. [https://doi.org/10.1016/S0015-3796\(17\)30778-3](https://doi.org/10.1016/S0015-3796(17)30778-3)
- Lavaniegos-Espejo, B.E., Lara-Lara, J.R., Brinton, E. (1989). Effects of the 1982-83 El Niño event on the euphausiid populations of the Gulf of California. *California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations Reports*, 30, 73-87.
- Lavín, M. (2002). The physical oceanography of the Gulf of California. Pedro Ripa Memorial Colloquium Nonlinear Processes in *Geophysical Fluid Dynamics*. Ensenada, México.
- Lavín, M.F., Marinone, S.G. (2003). An overview of the physical oceanography of the Gulf of California. En: Velasco-Fuentes, O.U., Sheinbaum J., Ochoa J. (Eds), *Nonlinear*

Processes in Geophysical Fluid Dynamics. Kluwer Academic Publisher, Netherlands. pp. 173-204. https://doi.org/10.1007/978-94-010-0074-1_11

León-Chávez, C.A., Sánchez-Velasco, L., Beier, E., Lavín, M.F., Godínez, V.M., Färber-Lorda, J. (2010). Larval fish assemblages and circulation in the Eastern Tropical Pacific in Autumn and Winter. *Journal of Plankton Research*, 32(4), 397-410. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbp138>

López, M., Candela, J., Argote, M.L. (2006). Why does the Ballenas channel have the coldest SST in the Gulf of California? *Geophysical Research Letters* 33, 1-5. <https://doi.org/10.1029/2006GL025908>

Lluch-Cota, S.E., Aragon-Noriega, E.A., Arreguín-Sánchez, F., Aurióles-Gamboa, D., Bautista-Romero, J.J., Brusca, R.C., Cervantes-Duarte, R., Cortés-Altamirano, R., Del-Monte-Luna, P., Esquivel-Herrera, A., Fernández, G., Hendrickx, M.E., Hernández-Vázquez, S., Herrera-Cervantes, H., Kahru, M. Lavín, M., Lluch-Belda, D., Lluch-Cota, D.B., López-Martínez, J., Marinone, S.G., Nevárez-Martínez, M.O., Ortega-García, S., Palacios-Castro, E., Parés-Sierra, A.I., Ponce-Díaz, G., Ramírez-Rodríguez, M., Salinas-Zavala, C.A., Schwartzlose, R.A., Sierra-Beltrán, A.P. (2007). The Gulf of California: review of ecosystem status and sustainability challenges. *Progress in Oceanography*, 73(1), 1-26. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2007.01.013>

Marinone, S.G. (2003). A three-dimensional model of the mean and seasonal circulation of the Gulf of California. *Journal of Geophysical Research*, 108(C10), 3325, <https://doi.org/10.1029/2002JC001720>

Marinone, S.G. (2012). Seasonal surface connectivity in the Gulf of California. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 100, 133-141. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2012.01.003>

Marinone, S.G., Lavín, M.F. (1997). Mareas y corrientes residuales en el Golfo de California. En: Lavín, M.F. (Ed.). *Contribuciones a la Oceanografía Física en México*, Monografía No. 3. (pp. 113-119). Unión Geofísica Mexicana.

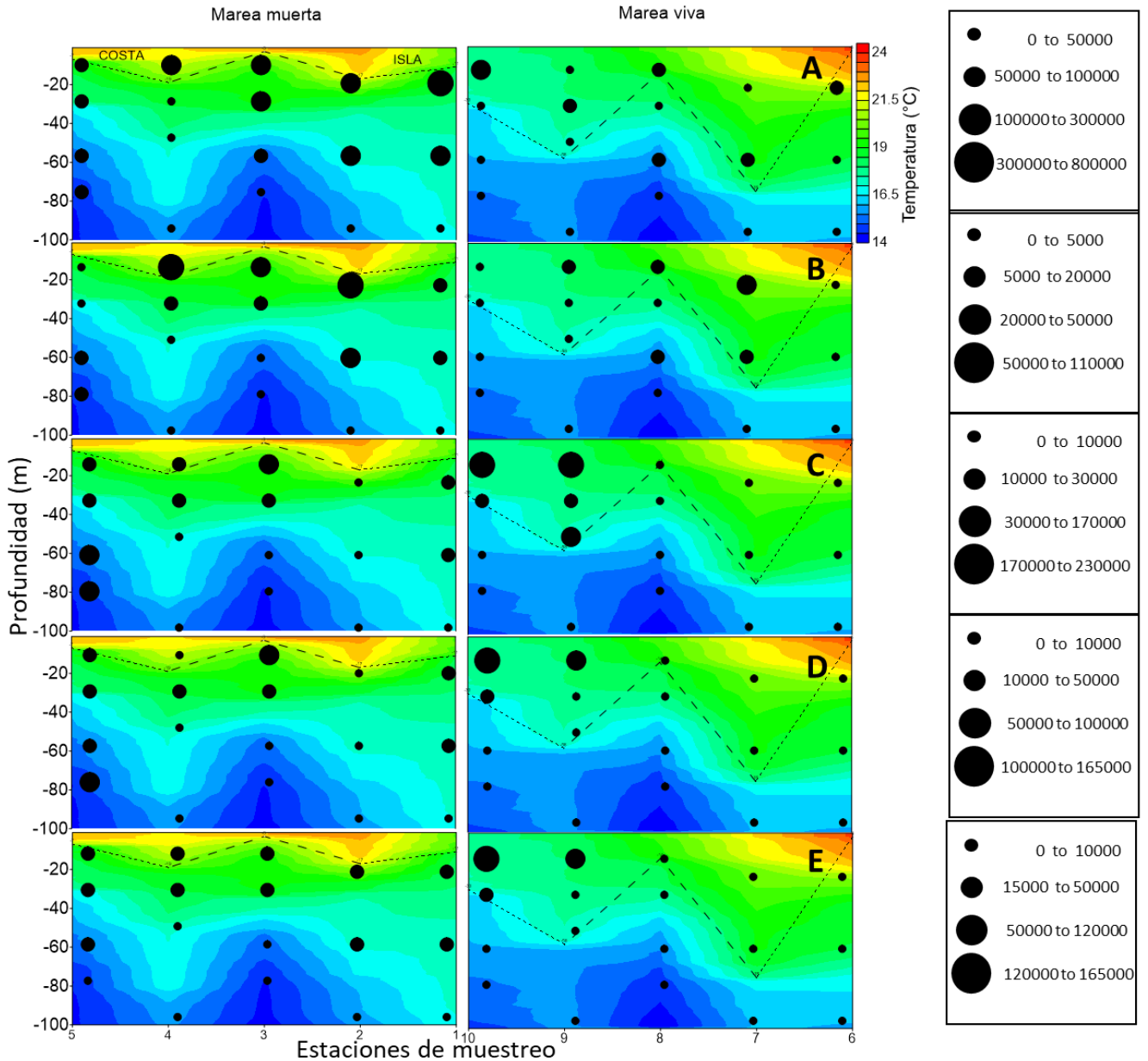
Márquez-Artavia, A. (2014). *Climatología de un frente marea y su relación con las larvas de peces del Golfo de California*. Tesis de Maestría, CICIMAR-IPN, La Paz, BCS, México.

- Martínez-Soler, E., Gómez-Gutiérrez, J., de Silva-Dávila, R., González-Rodríguez, E., Aburto-Oropeza, O. (2021). Cephalopod paralarval species richness, abundance and size structure during the 2014–2017 anomalous warm period in the southern Gulf of California. *Journal of Plankton Research*, 43(2), 224-243. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbab010>
- McCune, B., Mefford, M.J. (2011) PC-ORD. *Multivariate Analysis of Ecological Data*. Version 6.0 MjM Software, Gleneden Beach, Oregon, USA.
- McWilliams J.C. (2017). Submesoscale surface fronts and filaments: secondary circulation, buoyancy flux, and frontogenesis. *Journal of Fluid Mechanics*, 823, 391-432. <https://doi.org/10.1017/jfm.2017.294>
- Mercado-Santana, J. A., Santamaría-del-Ángel, E., González-Silvera, A., Sánchez-Velasco, L., Gracia-Escobar, M. F., Millán-Núñez, R., Torres-Navarrete, C. (2017). Productivity in the Gulf of California large marine ecosystem. *Environmental Development*, 22, 18-29. <https://doi.org/10.1016/j.envdev.2017.01.003>.
- Paden, C.A., Abbott, M.R., Winant, C.D. (1991). Tidal and atmospheric forcing of the upper ocean in the Gulf of California: 1. Sea surface temperature variability. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 96(C10), 18337-18359. <https://doi.org/10.1029/91JC01597>
- Palomares-García, J.R., Gómez-Gutiérrez, J., Robinson, C.J. (2013) Winter and summer vertical distribution of epipelagic copepods in the Gulf of California. *Journal of Plankton Research*, 35(5), 10091026. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbt052>
- Portela, E., Beier, E., Barton, E.D., Castro, R., Godínez, V., Palacios-Hernández, E., Fiedler, P.C., Sánchez-Velasco, L., Trasviña, A. (2016). Water masses and circulation in the Tropical Pacific off Central Mexico and surrounding areas. *Journal of Physical Oceanography*, 46(10), 3069-3081. <https://doi.org/10.1175/jpo-d-16-0068.1>
- Ripa, P., Velázquez, G. (1993). Modelo unidimensional de la marea en el Golfo de California. *Geofísica Internacional*, 32, 41–56.
- Ripa, P. (1997). Towards a physical explanation of the seasonal dynamics and thermodynamics of the Gulf of California. *Journal of Physical Oceanography*, 27, 597–614. [https://doi.org/10.1175/1520-0485\(1997\)027<0597:TAPEOT>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1175/1520-0485(1997)027<0597:TAPEOT>2.0.CO;2)

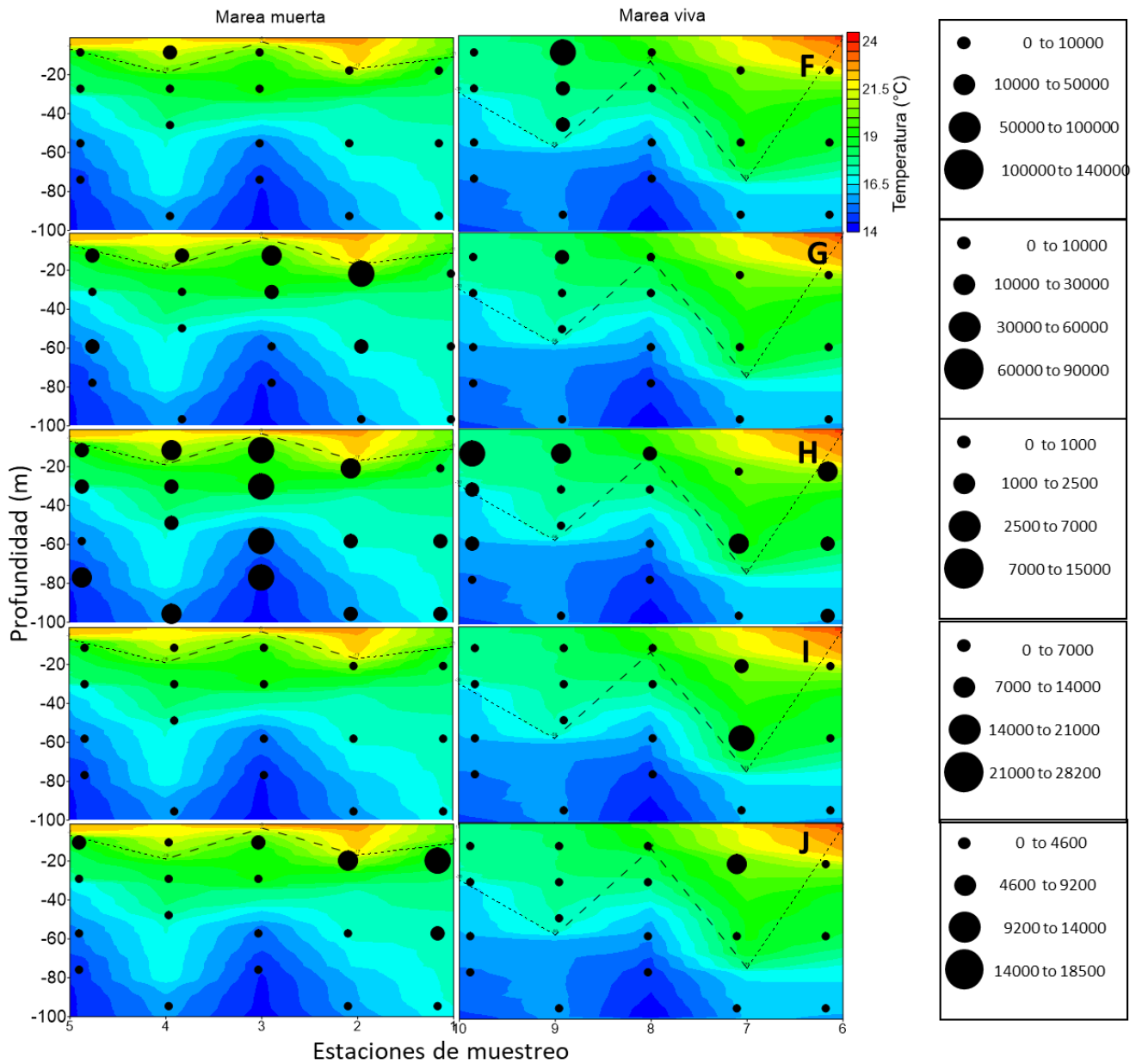
- Robles-Pacheco, J.M., Marinone, S.G. (1987). Seasonal and interannual thermohaline variability in the Guaymas Basin in the Gulf of California. *Continental Shelf Research* 7, 715-733. . [https://doi.org/10.1016/0278-4343\(87\)90013-6](https://doi.org/10.1016/0278-4343(87)90013-6)
- Roden, G.L., Groves, G.W. (1995). Recent oceanographic investigations in the Gulf of California. *Journal of Marine Research*, 18, 10-35.
- Ruvalcaba-Aroche, E. (2016). *Variabilidad del zooplancton inducida por ondas internas de marea en la región de las Grandes Islas. Tesis de Maestría*, CICIMAR-IPN, La Paz, BCS, México.
- Ruvalcaba-Aroche, E.D., Filonov, A., Sánchez-Velasco, L., Ladah, L.B., Cruz-Hernández, J. (2019). Internal tidal waves in Tiburon Basin (Gulf of California, Mexico) modulate fish larvae aggregations. *Continental Shelf Research*, 178, 41-50. <https://doi.org/10.1016/j.csr.2019.03.012>
- Salas-de-León, D.A., Carbajal-Pérez, N., Monreal-Gómez, M.A., Barrientos-MacGregor, G. (2003). Residual circulation and tidal stress in the Gulf of California. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 108(C10). <https://doi.org/10.1029/2002JC001621>
- Salas-de-León, D.A., Carbajal-Pérez, N., Monreal-Gómez, M.A., Gil-Zurita, A. (2011). Vorticity and mixing induced by the barotropic M₂ tidal current and zooplankton biomass distribution in the Gulf of California. *Journal of Sea Research*, 66(2), 143-153. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2011.05.011>
- Sánchez-Velasco, L., Avalos-García, C., Rentería-Cano, M., Shirasago, B. (2004). Fish larvae abundance and distribution in the central Gulf of California during strong environmental changes (1997–1998 El Niño and 1998–1999 La Niña). *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 51(6-9), 711-722. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2004.05.021>
- Sánchez-Velasco, L., Lavín, M. F., Jiménez-Rosenberg, S.P.A., Godínez, V.M. (2014). Preferred larval fish habitat in a frontal zone of the northern Gulf of California during the early cyclonic phase of the seasonal circulation (June 2008). *Journal of Marine Systems*, 129, 368-380. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2013.08.004>
- Simpson, J., Souza, A., Lavin, M. (1994). Tidal mixing in the gulf of California. *Mixing and Transport in the Environment* 169-182.

- Smith, P.E., Richardson, S.L. (1979). Técnicas modelo para prospecciones de huevos y larvas de peces pelágicos. *FAO, Documentos Técnicos de Pesca* No175, FIR/T175, p. 107.
- Strickland, J.D.H., Parsons, T.R. (1972). *A Practical Handbook of Seawater Analysis* (2ª ed.). Fisheries Research Board of Canada., Ottawa, 310 pp.
- Urías-Leyva, H., Aceves-Medina, G., Avendaño-Ibarra, R., Saldierna-Martínez, R. J., Gómez-Gutiérrez, J., Robinson, C.J. (2018). Regionalization in the distribution of larval fish assemblages during winter and autumn in the Gulf of California. *Latin American Journal of Aquatic Research*, 46(1), 20-36. <http://dx.doi.org/10.3856/vol46-issue1-fulltext-4>
- Velazquez-Muñoz, F.A., Filonov, A. (2021). Tidal energy flows between the Midriff Islands in the Gulf of California. *Energies*, 14(3), 621. <https://doi.org/10.3390/en14030621>
- Vellanoweth, R.L., Porcayo-Michelini, A., Guttenberg, R.B., Hayden, W., Ainis, A.F., Hernández-Estrada, R.L. (2020). Spring tides, storm surges, and the destruction of coastal middens: A case study from the upper Gulf of California, México. *The Journal of Island and Coastal Archaeology*, 1–12. <https://doi.org/10.1080/15564894.2020.1782539>
- Ventick, E., Hayward, T. (1984). Determining chlorophyll on the 1984 CALCOFI surveys. *California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations Report*, 25, 74-79.
- Wilkinson, T., Wiken, E., Bezaury Creel, J., Hourigan, T., Agardy, T., Herrmann, H., Janishevski, L., Madden, C., Morgan, L., Padilla, M. (2009). Ecorregiones marinas de América del Norte, *Comisión para la Cooperación Ambiental, Montreal*. 200 pp.

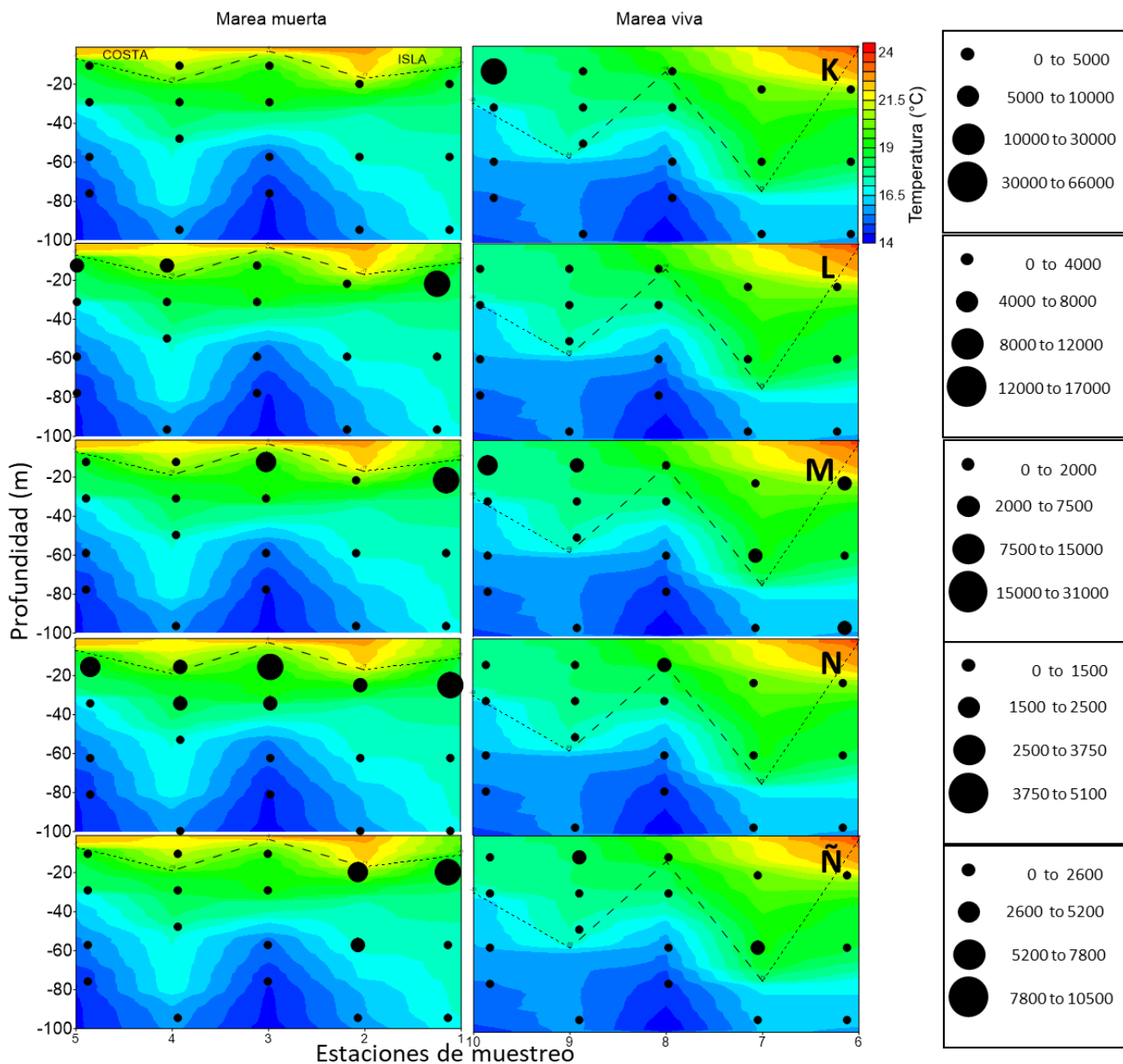
Anexos



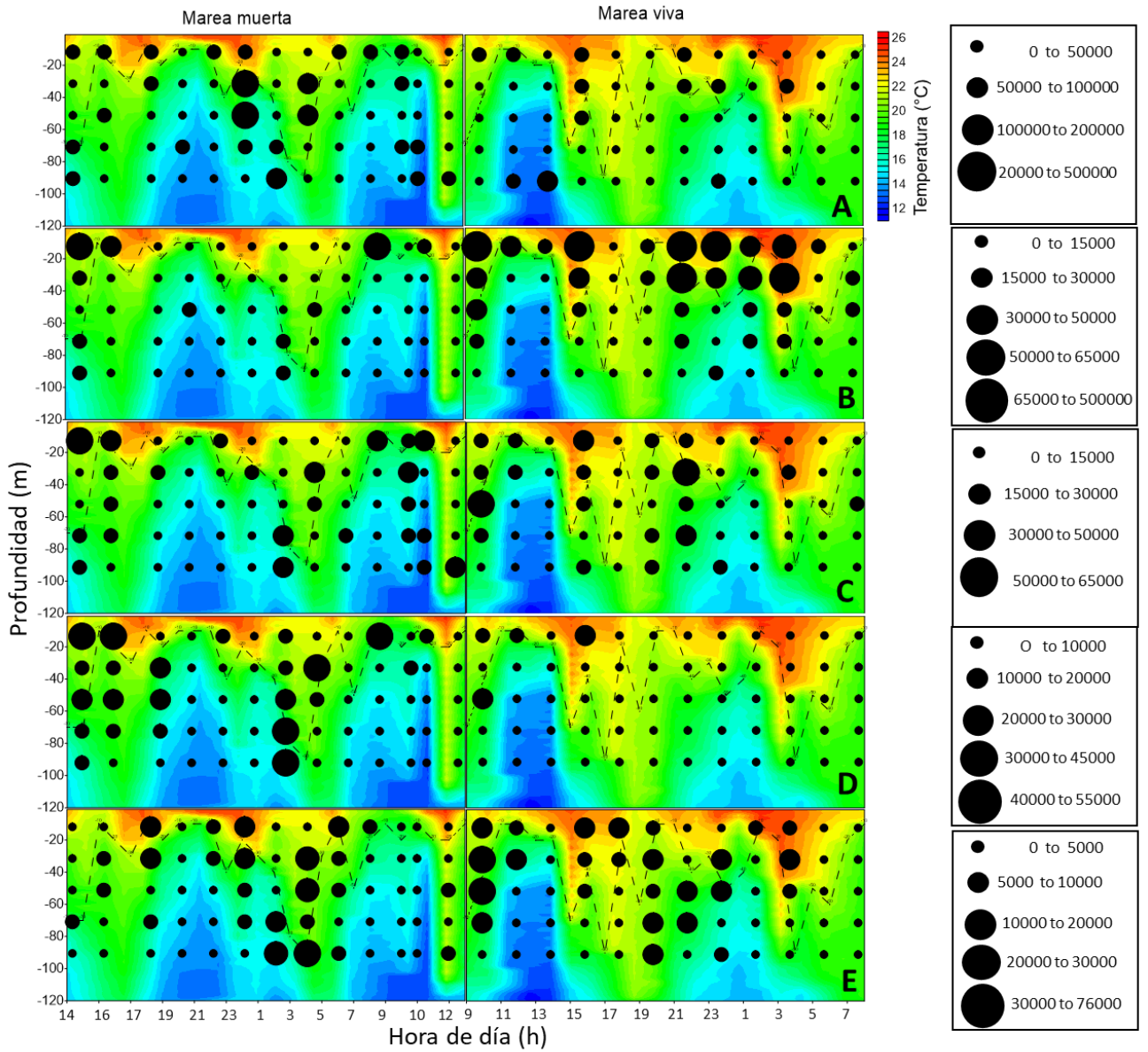
Anexo 1. Variación de la distribución vertical la abundancia de los diferentes grupos taxonómicos sobrepuesto en el perfil de temperatura registrada en el transecto longitudinal al sur de la Isla San Esteban durante marea muerta (11 jun 2019) y marea viva (16 jun 2019). A) Copepoda, B) Radiolaria, C) Euphausiidae D) *N. simplex*, E) Chaetognatha.



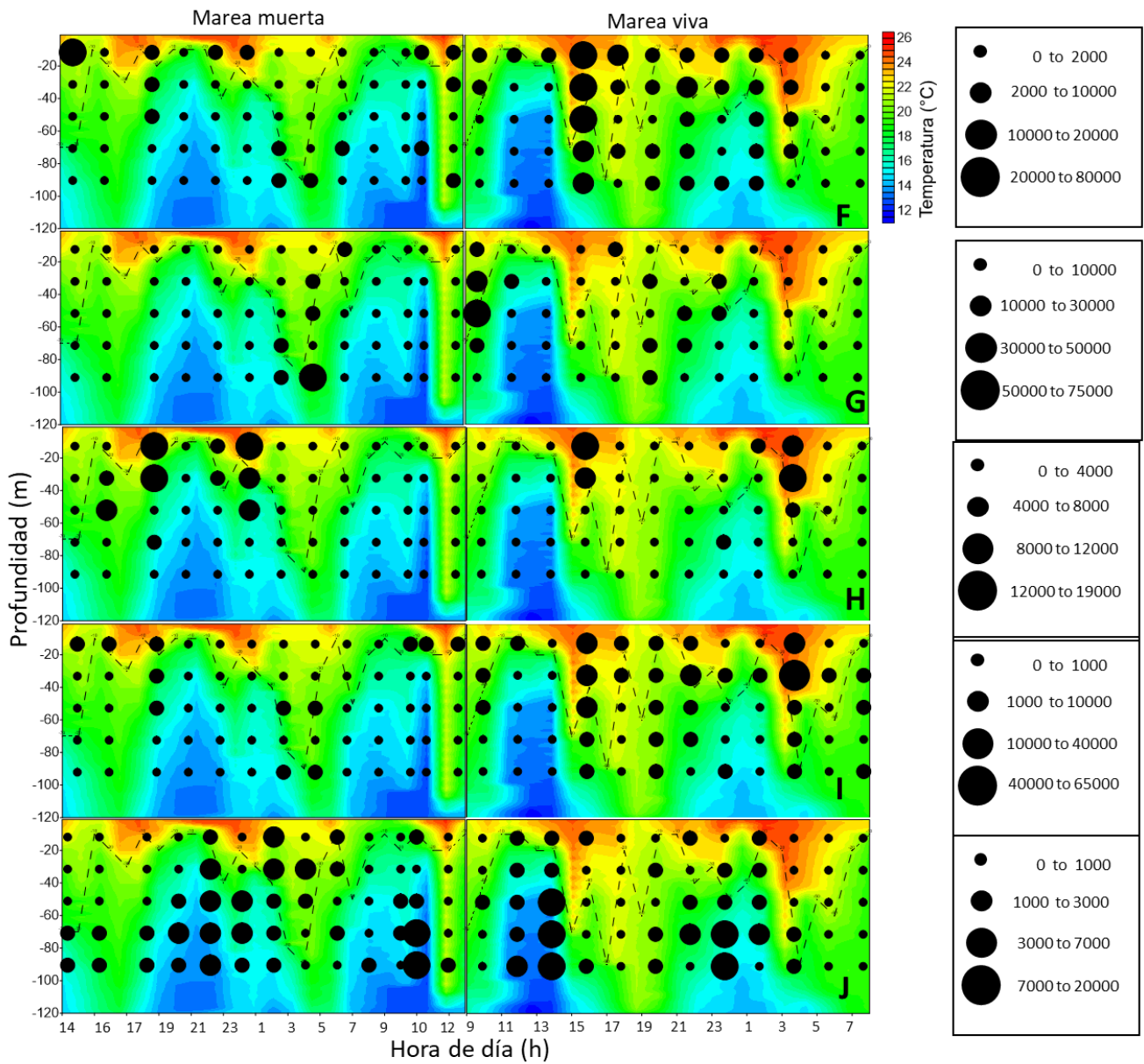
Anexo 2. Variación de la distribución vertical la abundancia de los diferentes grupos taxonómicos sobrepuesto en el perfil de temperatura registrada en el transecto longitudinal al sur de la Isla San Esteban durante marea muerta (11 jun 2019) y marea viva (16 jun 2019). F) Euphausiidae, G) Larva de equinodermo, H) Ostracoda, I) Foraminífera, J) Cladocera.



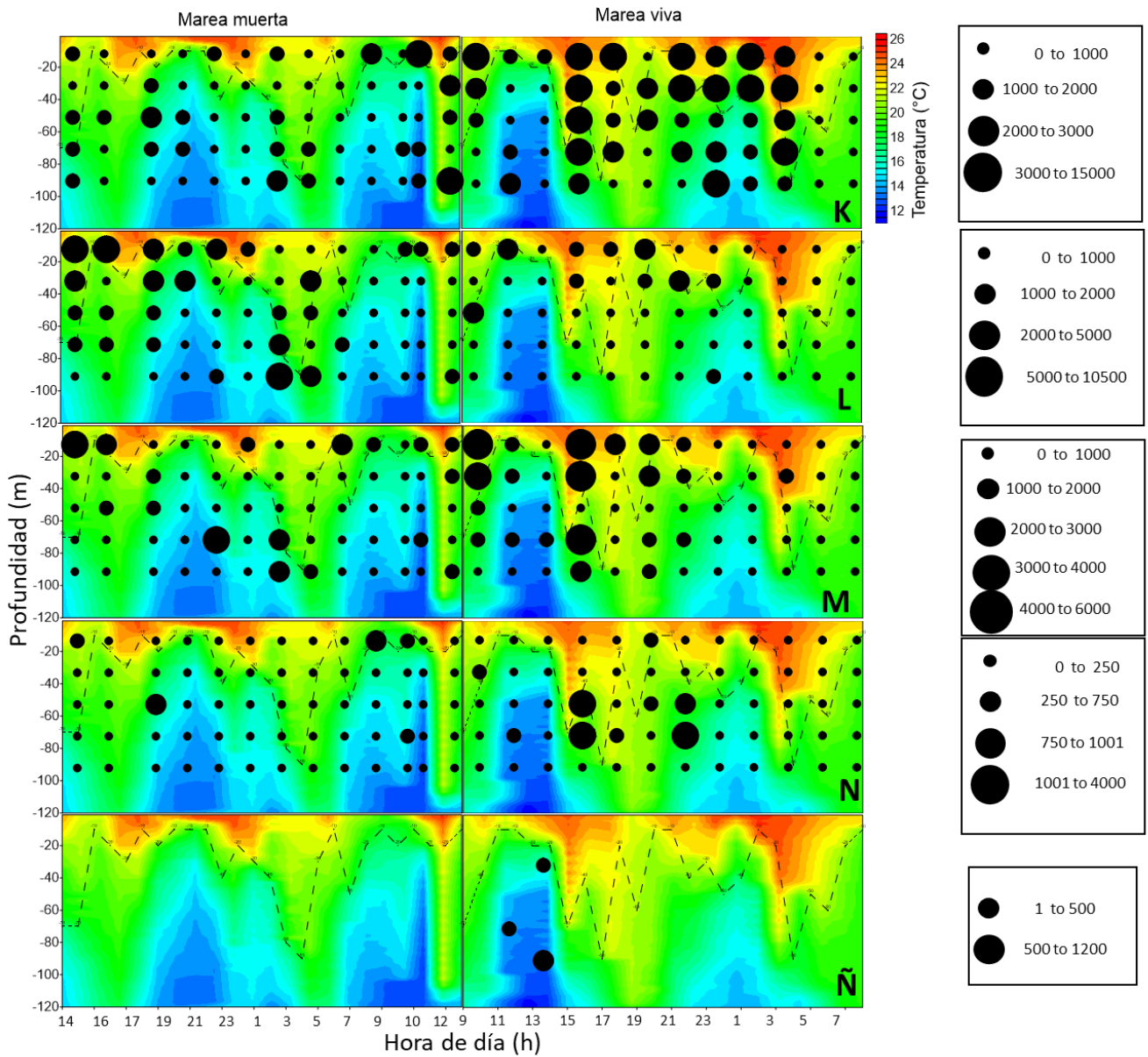
Anexo 3. Variación de la distribución vertical la abundancia de los diferentes grupos taxonómicos sobrepuesto en el perfil de temperatura registrada en el transecto longitudinal al sur de la Isla San Esteban durante marea muerta (11 jun 2019) y marea viva (16 jun 2019). K) *N. difficilis*, L) Siphonophora, M) Thaliacea, N) Appendicularia, Ñ) Heteropoda.



Anexo 4. Variación circadiana de la distribución vertical de la abundancia de los diferentes grupos taxonómicos sobrepuesta en el perfil de la temperatura registrada al sur de Isla San Esteban durante marea muerta (12-13 jun 2019) y viva (18-19 jun 2019). A) Copepoda, B) Radiolaria, C) Chaetognatha, D) Larvas de equinodermos, E) Euphausiidae.



Anexo 5. Variación circadiana de la distribución vertical de la abundancia de los diferentes grupos taxonómicos sobrepuesta en el perfil de la temperatura registrada al sur de Isla San Esteban durante marea muerta (12-13 jun 2019) y viva (18-19 jun 2019). F) Cladocera, G) *N. simplex*, H) Euphausiidae, I) Thaliacea, J) Ostracoda.



Anexo 6. Variación circadiana de la distribución vertical de la abundancia de los diferentes grupos taxonómicos sobrepuesta en el perfil de la temperatura registrada al sur de Isla San Esteban durante marea muerta (12-13 jun 2019) y viva (18-19 jun 2019). K) Appendiculata, L) Heteropoda, M) Siphonophora, N) Foraminifera, Ñ) *N. difficilis*.