



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

**Efectos de Procesos Hidrodinámicos en la
Distribución de Organismos Zooplanctónicos
en el Golfo de California**

TESIS

**QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE:
MAESTRO EN CIENCIAS**

**PRESENTA:
ANTONIO GIL ZURITA**

TUTOR PRINCIPAL:

DAVID ALBERTO SALAS DE LEÓN
INSTITUTO DE CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA

COMITÉ TUTOR:

DR. ERIK CORIA MONTER
INSTITUTO DE CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA
DRA. MARÍA ADELA MONREAL GÓMEZ
INSTITUTO DE CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA

DR. JAVIER ALDECO RAMÍREZ
INSTITUTO DE CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA
DR. SERGIO HERNÁNDEZ TRUJILLO

**CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS DEL INSTITUTO
POLITÉCNICO NACIONAL**

MÉXICO, CD. MX., OCTUBRE, 2023



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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



Efectos de Procesos Hidrodinámicos en la Distribución de Organismos Zooplanctónicos en el Golfo de California

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE:
MAESTRO EN CIENCIAS

PRESENTA:
ANTONIO GIL ZURITA

TUTOR PRINCIPAL:

DAVID ALBERTO SALAS DE LEÓN
INSTITUTO DE CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA

COMITÉ TUTOR:

DR. ERIK CORIA MONTER
INSTITUTO DE CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA
DRA. MARÍA ADELA MONREAL GÓMEZ
INSTITUTO DE CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA
DR. JAVIER ALDECO RAMÍREZ
INSTITUTO DE CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA
DR. SERGIO HERNÁNDEZ TRUJILLO
CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS DEL INSTITUTO
POLITÉCNICO NACIONAL

MÉXICO, CD. MX., OCTUBRE, 2023

AGRADECIMIENTOS

Al Instituto de Ciencias del Mar y Limnología de la UNAM

Al Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología, por la oportunidad de realizar los estudios de Maestría y por permitirme presentar esta tesis y la defensa de esta.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACY) por el apoyo recibido mediante la beca con número de registro 128526.

A mi Tutor principal:

Dr. David A. Salas de León. Quien, debido a su gran apoyo incondicional y su confianza en mi persona, permitió la realización de este trabajo. Gracias Dr.

A los integrantes del Jurado de mi Examen de Grado:

Dra. Adela Monreal Gómez, por su apoyo incondicional.

Dr. Erik Coria Monter, por sus atinados comentarios.

Dr. Javier Aldeco Ramírez. Por su apoyo y amistad de tantos años

Dr. Sergio Hernández Trujillo. Amigo de toda la vida, y que, con su ejemplo, apoyo e inspiración me ha motivado a seguir siempre adelante. Gracias, hermano.

Se agradece al Plan de gestión de datos del grupo de procesamiento de biología oceánica del Centro de vuelos espaciales Goddard de la NASA. (NASA Goddard Space Flight Center Ocean Biology Processing Group Data Management Plan) y al Centro de Archivo Activo Distribuido de Biología Oceánica de la NASA (NASA Ocean Biology Distributed Active Archive Center (OB.DAAC)) por proporcionar las imágenes satelitales y el programa informático SEADAS.

A mis nietas Ale y Xime, hijos Eli, Roberto, Karen, yerno Norberto y esposa Juana, para que vean que, si se lo proponen y reciben el apoyo de la familia y amigos, pueden lograr lo que se propongan.

¿Y qué puedo decir de mi madre, padre (QEPD) y hermanos? Solo gracias.

Un especial agradecimiento a la secretaria de Marina, en el que, durante mi trabajo en la misma, me brindo la oportunidad de participar en el crucero de colecta de los datos usados en este trabajo, así como para colaborar en la determinación de los grupos del zooplancton colectados durante el mismo.

CONTENIDO

RESUMEN	1
ABSTRACT	1
CAPITULO I. INTRODUCCIÓN	2
CAPITULO II. ZONA DE ESTUDIO	4
CAPITULO III. ANTECEDENTES	9
CAPITULO IV. MATERIALES Y MÉTODOS	14
4.1 Obtención de muestras	14
4.2 Análisis de datos	17
CAPITULO V. RESULTADOS	19
5.1 Características ambientales	19
5.2 Distribución y abundancia de organismos del zooplancton	23
5.3 Análisis retrospectivo de Temperatura y clorofila-a superficial de las imágenes Satelitales	30
CAPITULO VI. DISCUSIÓN	37
CAPITULO VII. CONCLUSIONES	41
REFERENCIAS	43
ANEXO I. Perfiles verticales de temperatura (° C--), salinidad, densidad relativa o σ_t (kg m⁻³--), oxígeno disuelto (mg L⁻¹--) y fósforo inorgánico (μg L⁻¹--). b) Histograma de distribución de la profundidad a la cual se encuentra la termoclina, c) Diagramas acumulativos de temperatura (°C), salinidad, densidad relativa o σ_t (kg m⁻³), oxígeno disuelto (mg L⁻¹) y fósforo inorgánico (μg L⁻¹).	55
ANEXO II Distribución horizontal de: a) temperatura (oC) a 2, 10, 20, 30, 50, 75, 100 y 150 m de profundidad, b) salinidad a 2, 10, 20, 30, 50, 75, 100 y 150 m de profundidad, c) densidad relativa (σ_t) (kg m⁻³) a 2, 10, 20, 30, 50, 75, 100 y 150 m de profundidad, d) oxígeno disuelto (mg L⁻¹) a 2, 10, 20, 30, 50, 75, 100 y 150 m de profundidad, y e) fósforo inorgánico (μg L⁻¹) a 2, 10, 20, 30, 50, 75, 100 y 150 m de profundidad.	67

ANEXO III Abundancia de organismos del zooplancton identificados por grupos y algunos indicadores ecológicos. Las unidades de pesos seco y húmedo son mg 100 m³, y propiedades de la comunidad de organismos.	77
ANEXO IV Distribución y abundancia de los 35 grupos del zooplancton identificados en este estudio.	83
ANEXO V Promedios de temperatura (°C) superficial, y de clorofila-a (mg m⁻³) de imágenes satelitales por años de todo el periodo estudiado.	93
ANEXO VI Artículo: Vorticity and mixing induced by the barotropic M₂ tidal current and zooplankton biomass distribution in the Gulf of California	99
ANEXO VII Artículo: Latitudinal and archipelago effect on the composition, distribution, and abundance of zooplanktonic organisms in the Gulf of California	110

RESUMEN

En esta tesis se propuso la hipótesis de que la distribución y abundancia de los organismos zooplanctónicos en el Golfo de California están influenciadas por los procesos hidrodinámicos. Por lo que, el objetivo general fue determinar la influencia que tienen los diversos procesos hidrodinámicos en la distribución y abundancia de dichos organismos. Debido a que no hay campañas oceanográficas que cubra todo el Golfo de California en tiempos recientes, se utilizaron datos históricos de una campaña oceanográfica de distribución y abundancia de zooplancton que abarcó todo el golfo. De los resultados obtenidos se concluye que la biomasa de los organismos del zooplancton, expresada en peso seco sigue las estructuras físicas, especialmente las corrientes superficiales. La abundancia de la biomasa de zooplancton sigue el patrón de corrientes ciclónico, anticiclónico y a los flujos generados por conservación de vorticidad. En los giros ciclónicos las mayores abundancias de zooplancton se encuentran en el centro de los giros mientras que en los giros anticiclónicos las mayores abundancias se presentan en la periferia. El archipiélago influye favorablemente en la abundancia de la biomasa y en el número de organismos, pero no afecta la diversidad. La riqueza de las especies fue de 53. La dominancia de grupos de zooplancton en términos de las mayores abundancias relativas se encuentra representada por Copépoda, Chaetognata y Euphasiacea. De los datos extraídos de las imágenes de satélite muestran para todo el Golfo de California un aumento en la temperatura en el periodo 2002-2022 y una disminución en la concentración de la clorofila-a en el mismo periodo.

ABSTRACT

In this thesis, the hypothesis was raised that hydrodynamic processes influence the distribution and abundance of zooplanktonic organisms in the Gulf of California. Therefore, the general objective was to determine the influence of the various hydrodynamic processes on the distribution and abundance of these organisms. Since no recent oceanographic surveys have covered the entire Gulf of California, historical data from an oceanographic survey of zooplankton distribution and abundance covering the entire Gulf were used. From the results obtained, it is concluded that the biomass in dry weight of zooplanktonic organisms follows the physical structures, especially currents. The abundance of zooplankton biomass responds to the pattern of cyclonic and anticyclonic currents and the flows generated by the conservation of vorticity. In cyclonic gyres, the highest abundances of zooplankton are found in the center of the gyres, and in anticyclonic gyres, the highest abundances occur at the periphery. The archipelago favorably influences the abundance of biomass and the number of organisms but does not affect diversity. The species richness value was 53. The dominance of zooplankton groups in terms of the highest relative abundances is represented by Copepoda, and Chaetognata Euphasiacea. Data extracted from satellite imagery show for the entire Gulf of California an increase in temperature over the period 2002-2022 and a decrease in chlorophyll-a concentration over the same period.

CAPITULO I

INTRODUCCIÓN

La distribución, composición y abundancia del plancton en el océano está determinada por varios factores, los más importantes son los que responden a las características biológicas de los organismos; así como, a los ambientales. Dentro de los aspectos biológicos esta la respuesta a la huida de los depredadores, la caza para la alimentación y las migraciones verticales diarias, entre otros. Dentro de los aspectos ambientales más importantes están los procesos advectivos y la mezcla turbulenta, inducidos por las corrientes, las ondas, las olas y el viento (Currie y Roff, 2006). Los procesos de transporte y mezcla contribuyen de manera significativa, directa e indirectamente en la distribución, composición y abundancia del plancton (Genin, 2004).

Actualmente hay un creciente interés por comprender cómo se acopla el plancton con los procesos físicos. Sin embargo, aún existen dudas sobre cómo se acopla todo el proceso biológico con la parte ambiental, pero se tiene la certeza de que la mezcla turbulenta es uno de los factores físicos que regula dichas interacciones (Genin, 2004). La mezcla turbulenta en el océano es inducida de diferentes maneras; los vientos producen arrastre de agua superficial y debido a la viscosidad turbulenta se genera turbulencia; las olas generadas por el viento, cuando rompen, inducen turbulencia; las mareas al interactuar con la costa producen mezcla (Salas de León *et al.*, 2011) y las ondas internas mueven vertical y horizontalmente al plancton (Coria Monter *et al.*, 2019; Bakun, 1996). Este último mecanismo juega un papel importante en la mezcla de las aguas del Golfo de California, en especial en la zona del archipiélago (Souza, 1991).

La mezcla en el océano, cuando es suficientemente intensa, enriquece las aguas superficiales con nutrientes, e influencia la distribución, abundancia y la tasa de crecimiento del plancton (Quiroz Martínez *et al.*, 2023). Las zonas de surgencias y los giros de mesoescala son pruebas de esto (Bakun, 1996; Mann y Lazier, 2006). En la base de la trama trófica, el fitoplancton transforma la energía del Sol, los nutrientes y el CO₂ en biomasa fitoplanctónica. El fitoplancton interactúa con el zooplancton herbívoro, el

zooplancton herbívoro se alimenta del fitoplancton y este a su vez es consumido por el zooplancton carnívoro y omnívoro. Las corrientes marinas y la turbulencia modulan la eficiencia de la transferencia de energía de una componente a la otra (Bakun, 1996; Mann y Lazier, 2006), por lo que regiones de mayor turbulencia tendrán una distribución y abundancia diferente de aquellas menos turbulentas (Mann y Lazier, 2006).

El Golfo de California es una región idónea para estudiar el efecto de las condiciones hidrodinámicas en especial la turbulencia sobre la distribución y abundancia latitudinal y longitudinalmente porque es un mar marginal, orientado casi de norte a sur.

En esta tesis se propuso la hipótesis de que la distribución y abundancia de los organismos zooplanctónicos están influenciadas por la mezcla turbulenta en la región de las islas. Por lo que, el objetivo general fue el determinar el efecto de los diferentes procesos hidrodinámicos en la distribución y abundancia de los organismos zooplanctónicos en el Golfo de California. Para lo anterior se utilizaron datos históricos de distribución y abundancia de zooplancton en todo el golfo.

CAPITULO II

ZONA DE ESTUDIO

El Golfo de California está localizado en el este del Océano Pacífico; es un mar marginal orientado casi de norte a sur con una inclinación de 32° hacia el oeste con respecto al polo norte (Fig. 2.1), es angosto (150-250 km) y largo (1100 km) con dos cuencas principales, el alto y el bajo Golfo de California, separadas por el archipiélago formado por las islas Ángel de la Guarda, Tiburón, San Esteban y San Lorenzo. Los umbrales de San Esteban y Salsipuedes y el Canal de Ballenas; con profundidades de 1600 m, separan estas dos regiones. El archipiélago se caracteriza por tener una batimetría compleja en la cual la onda de marea se incrementa considerablemente en su viaje de sur a norte y produce intensos procesos turbulentos (Salas-de-León *et al.*, 2003).

El alto golfo está constituido por una plataforma continental ancha con una profundidad máxima de 200 m y la cuenca Wagner con una profundidad máxima de aproximadamente 300 m. La parte sur del golfo está conformada por las cuencas Tiburón, Guaymas, Carmen, Farallón y Pescadero, con profundidades que van de 2000 a 3200 m. De acuerdo con Torres-Orozco (1993), las masas de agua del Golfo de California se componen de Agua Profunda del Pacífico (APP), que se encuentra desde el fondo hasta los 1200 m de profundidad, tiene una temperatura característica por debajo de los 4 °C y salinidades que van de 34.56 a 34.75. De los 500 m hasta los 1200 m de profundidad se encuentra el Agua Intermedia del Pacífico (AIP), cuyas temperaturas van de los 4 °C hasta los 9 °C y salinidades entre los 34.50 y 34.60. Por arriba de los 500 m y hasta los 150 m, se encuentra el Agua Subsuperficial Subtropical (ASsSt) con temperaturas entre 9 °C y 18 °C y salinidades entre 34.50 y 35.00. Por arriba de los 150 m se encuentran el Agua Superficial Ecuatorial (ASE) y el Agua del Golfo de California (AGC). El ASE tiene salinidades entre 34.00 y 35.00 y temperaturas superiores o iguales a 18 °C, mientras que el AGC tiene salinidades superiores a 35.00 y temperaturas mayores a 12 °C. En la boca del golfo se ha detectado Agua de la Corriente de California (ACC) que tiene salinidades mayores a 35.00 y temperaturas entre 12 y 18 °C.

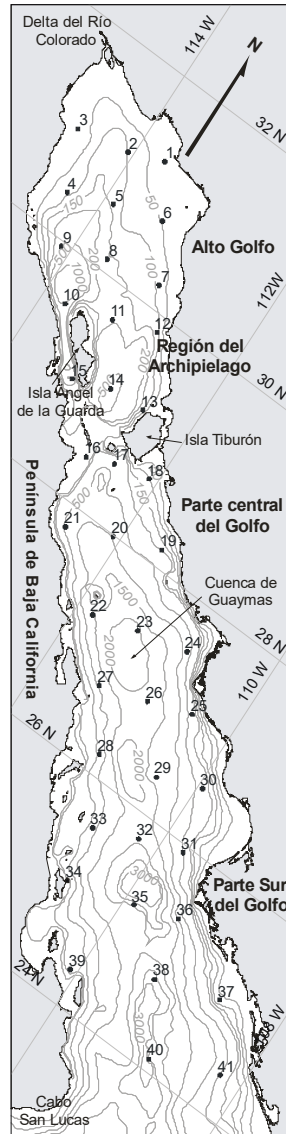


Fig. 2.1 Ubicación del Golfo de California, estaciones de muestreo y batimetría (m).

Salas-de-León *et al.* (2003) establecen que la circulación en el Golfo de California, en invierno, es anticiclónica, mientras que en verano es ciclónica. Varios estudios sobre mareas y circulación residual en el golfo (Salas-de-León *et al.*, 2003; Marinone, 2000; Carbajal, 1993; Argote *et al.*, 1998) establecen la importancia de la componente de marea M_2 en la circulación residual y le otorgan más del 70% de la variabilidad de la circulación residual, que es la que transporta los organismos planctónicos (Salas-de-León *et al.*, 1998). Las mareas en el alto golfo alcanzan los 10 m durante mareas vivas, con corrientes de aproximadamente 3 m s^{-1} . Diversos autores (Argote *et al.*, 1995; Carbajal, 1993; Roden y

Groves, 1959; Filloux, 1973) muestran una intensa disipación de la marea por fricción con el fondo y turbulencia. Carbajal (1993) encuentra que la mayor disipación de la onda de marea se presenta en el área del delta del Río Colorado y en la región del archipiélago. Las mareas en el Golfo de California también juegan un papel importante en otros fenómenos físicos; forman ondas internas, frentes y mezcla. Imágenes de satélite muestran grupos bien definidos de trenes de ondas internas cerca de los umbrales en la región del archipiélago debido a la intensa corriente por marea (Fu y Holt, 1984). Por otro lado, la mezcla turbulenta inducida por la marea y las corrientes al interactuar con los umbrales produce pérdida de energía y con ello una intensa disipación de energía. Argote *et al.* (1995) calculan una tasa de disipación de energía de 0.3 W m^{-2} en el umbral del Canal Salsipuedes y valores de 0.1 W m^{-2} en el Canal de Ballenas. Carbajal (1993) estima que la disipación de energía en un ciclo de la componente de marea M_2 produce un incremento de temperatura de $0.001 \text{ }^\circ\text{C}$ en el delta del río Colorado y una pérdida de energía de 750×10^9 Joules en la región de las islas. Esta interacción con el fondo induce fuertes ajustes de las corrientes que se transforman vía vorticidad, en movimientos verticales, los cuales llevan agua fría del fondo hacia la superficie. Las regiones de agua fría superficial del área del archipiélago son el resultado de la interacción de las corrientes de marea con la compleja topografía de la zona (Paden *et al.*, 1993; Salas-de-León *et al.*, 2003).

El Golfo de California, por su orientación está sometido a un patrón de vientos que cambia estacionalmente. Durante el invierno los vientos van de norte a sur y en el verano de sur a norte, esto resulta en un patrón de vientos polarizados (Badan-Dangon *et al.*, 1985). Las corrientes inducidas por los vientos sobre el golfo y la batimetría producen una circulación intensa y variable (Monreal-Gómez *et al.*, 1991; Carbajal, 1993; Marinone, 1998; Martínez y Allen, 2004; Marinone, 2003) e inducen la formación de zonas de surgencias costeras, las cuales cambian de una costa del golfo a otra; en invierno están en la costa este del golfo y en verano en la costa oeste (Badan-Dangon *et al.*, 1985).

En el alto golfo y en la región de las islas, las mareas juegan el papel más importante en la producción de las corrientes residuales (Marinone, 2003). Salas-de-León *et al.* (2003) encontraron una fuerte interacción no lineal de las mareas con la topografía del fondo en el alto golfo y en el archipiélago lo cual atribuyen al torque o vorticidad que se forma por rectificación de las corrientes con el fondo; esto debido a que cuando la presión

hidrostática en el fondo del océano varía a lo largo de las isobatas, la columna de agua tiene que ajustar sus velocidades dando origen a una vorticidad o torque que genera movimientos verticales (Salas-de-León *et al.*, 2003). Es costumbre dividir ese torque en dos componentes (Sarkisyan e Ivanov, 1971); la primera componente es el torque total que ocurriría si el fluido fuera completamente homogéneo y la segunda representa el ajuste del torque debido a las variaciones de densidad dentro del fluido a través de la dependencia hidrostática de la presión de la densidad del fluido. A esta segunda componente se le llama “efecto conjunto de la baroclinicidad y del relieve del fondo” o JEBAR por sus siglas en inglés (Joint Effect of Baroclinicity and Relief) (Ester y Polvani, 2004; Mertz y Wright, 1992). La primera componente del torque en el Golfo de California fue mostrada por Salas-de-León *et al.* (2003). La segunda componente se asocia, por lo general, al rotacional del esfuerzo del viento; sin embargo, la componente de marea M_2 en el alto Golfo de California y en la región de las islas ha mostrado ser un mecanismo de forzamiento más importantes para JEBAR que el rotacional del esfuerzo del viento (Salas-de-León *et al.*, 2003). Esto implicaría la existencia de regiones marcadamente diferentes entre la región del archipiélago y el resto del golfo.

Sánchez-Velasco *et al.* (2002) de un análisis de componentes principales de biomasa zooplanctónica, temperatura superficial y del parámetro de estratificación (ϕ) observan dos regiones, una en las vecindades de las grandes islas y otra en la parte central del golfo. López-Martínez *et al.* (2000) dividen el Golfo de California en tres regiones hidrológicas (o hidrográficas): 1) la región norte, comprendida entre la boca del Río Colorado y la Isla Tiburón; esta región se caracteriza por ser una zona somera con profundidad promedio de 200 m y amplios intervalos de variación de temperatura, salinidad y marea; 2) la región central, localizada entre la Isla Tiburón y Topolobampo, esta región es una zona profunda con fuertes variaciones en la salinidad y, por último 3) la región sur comprendida entre Topolobampo y Cabo Corrientes que tiene profundidades mayores a 3000 m, esta zona tiene comunicación directa con el Océano Pacífico, sus características termohalinas y de marea están determinadas por las características del agua del Pacífico. Por su parte Lluch-Cota y Arias-Aréchiga (2000) al analizar la variabilidad espaciotemporal fotosintética en el golfo, proponen una regionalización en cuatro zonas: 1) alto golfo, 2) parte central, 3) parte sur y 4) parte oeste de la región de las islas.

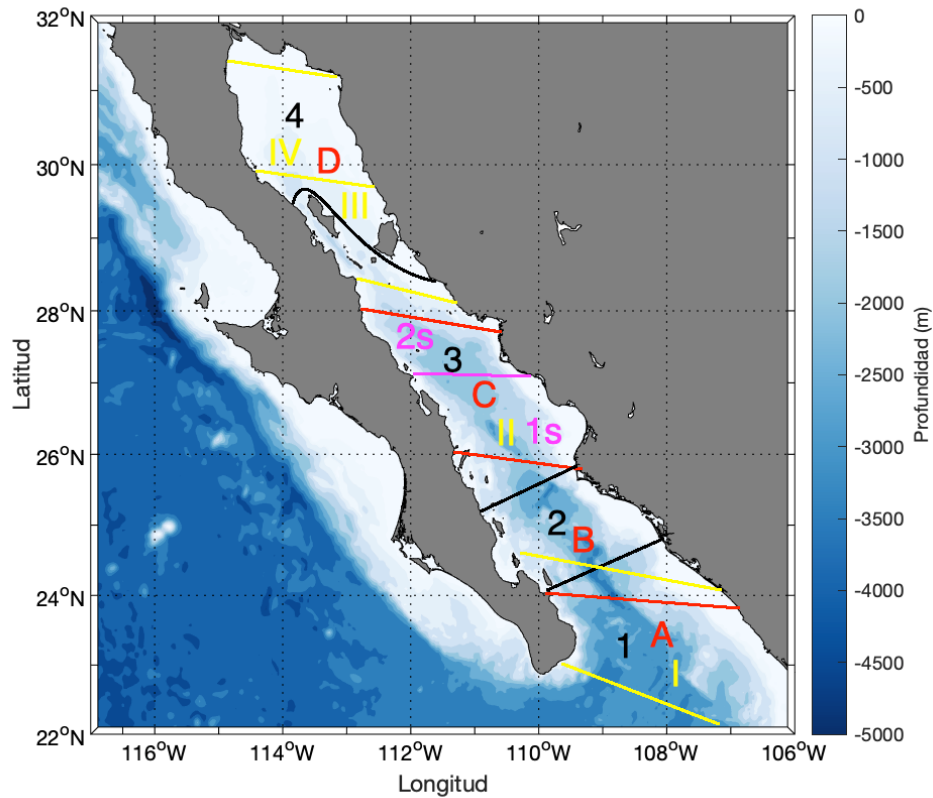


Fig. 2.2 Regionalización del Golfo de California propuesta por Coria Monter y Durán Campos (Tomado de Salas de León *et al.*, 2021).

Coria Monter y Durán Campos (Salas de León *et al.*, 2021) (Fig. 2.2) reportan una: “Regionalización del Golfo de California propuesta con base en la distribución de especies fitoplanctónicas y sus tasas de producción. Líneas rojas y letras A-D corresponde a la primera clasificación propuesta por Gilbert y Allen (1943). Las líneas negras y números 1-4 corresponden a la clasificación propuesta por Round (1967). Las líneas amarillas y números romanos I-IV corresponde a la clasificación propuesta por Hidalgo González y Álvarez Borrego (2001) para la época de invierno, mientras la línea en color magenta, y 1s-2s corresponde a la clasificación para la época de verano”

El efecto JEBAR que se observa en las islas y canales del archipiélago es un forzamiento que tiende a modular la distribución y abundancia del zooplancton en la región de las islas, dando como resultado una alteración en la distribución latitudinal de zooplancton en el Golfo de California (Salas-de-León *et al.*, 2003).

CAPITULO III

ANTECEDENTES

Anualmente se observan variaciones estacionales en la productividad del plancton en el Golfo de California. Estas variaciones están en parte relacionadas con el monzón americano y los vientos polarizados que inducen los cambios en las condiciones superficiales del océano. Se ha postulado que una lengua de agua de salinidad relativamente alta fluye hacia el sur a través del Canal de Ballenas y Salsipuedes; esta agua se mezcla con agua de más baja salinidad del golfo central y crea un frente que promueve la formación de un parche de mesozooplancton (López-Cortés *et al.*, 1992). La mezcla local es capaz de reforzar la productividad a escalas espaciotemporales muy diferentes. Las fuertes mareas en la región de las islas producen una intensa mezcla (Souza, 1991) e inyecta aguas relativamente frías y ricas en nutrientes en la zona eufótica. Parte de esta agua es transportada por las intensas corrientes y filamentos a lo largo del golfo (Gaxiola-Castro *et al.*, 1999).

Hernández-Trujillo (1989) reporta que el alto Golfo de California se caracteriza por la abundancia de especies de afinidad nerítica, como el quetognato *Sagitta euneritica* y los copépodos *Acartia clausi* y *Labidocera trispinosa*. La presencia de los quetognatos *S. decipiens* y *S. minima* sobre todo en la región de las grandes islas, indica mezcla vertical de la columna de agua (Gaxiola-Castro *et al.*, 1999). Las especies de copépodos más abundantes y frecuentes son *Calanus pacificus* y *Rhincalanus nasutus*. El quetognato *S. euneritica* fue la especie más abundante, pero únicamente en el alto golfo y en algunas localidades de la costa continental. La diversidad específica de los copépodos aumenta de norte a sur. En general, la diversidad es mayor en la costa peninsular que en la del continente. Los valores máximos de diversidad de los quetognatos se presentaron en la zona costera situada entre Laguna Yavaros y laguna de Agiabampo, su patrón de distribución coincidió, en términos generales, con el de los copépodos.

Con respecto a los quetognatos Alvaríño (1963; 1969) analiza cruceros de febrero y abril de 1956 en el golfo y encuentra que, en ese último mes, las especies más abundantes fueron *S. enflata*, *S. minima*, *S. euneritica* y *S. decipiens*. Hernández-Trujillo (1989)

identifica cuatro comunidades de quetognatos en sentido latitudinal, encontrando grupos adicionales en localidades aisladas. Los copépodos sólo muestran una comunidad extensa en la parte central del área muestreada y grupos más pequeños relativamente aislados.

Sánchez-Velasco *et al.* (2002) registraron bajas temperaturas superficiales (SST) y altos valores de zooplancton en la región del archipiélago; estos autores postulan que la mezcla turbulenta inducida por la marea es el principal mecanismo de enriquecimiento de zooplancton alrededor de la isla Ángel de la Guardia y que podría contribuir significativamente a generar las condiciones favorables para inducir el desove de las especies del zooplancton. Las larvas de *Sardinops caeruleus* tienden a concentrarse cerca de la zona más fría del golfo, es decir alrededor de las islas Ángel de la Guardia y Tiburón (Sanchez-Velasco *et al.*, 2000). Un resultado similar en la distribución de huevos de anchoveta norteña (*Engraulis mordax*) fue reportado por Green-Ruiz e Hinojosa-Corona (1997). Por otro lado, la distribución vertical de los eufáusidos (*Nyctiphanes simplex*) hace pensar en la existencia de una celda de circulación de ascenso-descenso o giro vertical de circulación, en la zona cercana a las islas, como lo mostraron Salas de León *et al.* (2003) para la zona de las islas y los canales mediante un análisis de vorticidad inducida por la componente de marea M_2 . De igual manera, se han reportado altas abundancias de metanauplii y hembras ovigeras de *Nyctiphanes difficilis* en el Canal Salsipuedes (Lavaniegos, 1996), coincidiendo con la región de alta vorticidad. La distribución de la diversidad de zooplancton muestra una zona de convergencia entre isla del Carmen y Guaymas (Brinton *et al.*, 1986). Lavaniengos-Espejo y Lara-Lara (1990) muestran que las variaciones estacionales en la biomasa zooplanctónica son más importantes que las variaciones interanuales.

Esquivel-Herrera *et al.* (2000) reportan valores de volumen desplazado por biomasa zooplanctónica entre 100 y 500 cm³ por 1000 m⁻³; siendo la composición en las regiones con mayor biomasa dominada por los copépodos *Calanus pacificus* y *Rhincalanus nasutus*, por los eufáusidos *Nyctiphanes simplex* y *Nematoscelis difficilis*, los quetognatos *Sagitta inflata* y *Sagitta minima* y los taliáceos *Thalia democratica*, *Dolilum gegenbauri*, los larváceos *Oikopleura dioica*, *Dtegosoma magnum* y *Megalocercus huxleyi*. Las mayores abundancias de los sifonóforos corresponden a *Muggiaea atlantica* y su distribución coincide con las áreas de mayor densidad zooplanctónica (Esquivel-Herrera, 2000).

Sanchez-Velasco *et al.* (2004) de un estudio de la distribución y abundancia de larvas de peces durante El Niño 1997-1998 y La Niña 1998-1999, encuentran que la biomasa zooplanctónica más baja y el menor número de larvas son registrados durante El Niño cuando las especies de afinidad subtropical dominaban. Estos autores reportan dos zonas de afinidad; un grupo que llaman oceánico y que se encuentra al sur de las islas Ángel de la Guarda y Tiburón, dominado fuertemente por *Benthoosema panamense*, *Engraulis mordax* y larvas de *Vinciguerria lucetia*, *Triphoturus mexicanus*, *Sardinops caeruleus* y *Scomber japonicus*. La segunda región localizada en las vecindades de las islas más grandes fue dominada por *B. panamense* y *E. mordax*.

Sordia-Cermeño y Sánchez-Velasco (2004) estudia los grupos de zooplancton en la parte central del golfo, con especial interés en los crustáceos y encuentra que éstos representan más del 90% de la abundancia numérica del zooplancton. Los crustáceos dominantes fueron copépodos (62%), cladóceros (22%) y eufáusidos (5%). Estos autores reportan dos regiones de importancia, la primera ubicada en la zona central del golfo con abundancias medias de 23415 organismos por 1000 m⁻³, dominada por copépodos (60%), cladóceros (21%) y quetognatos (6%) y una segunda región ubicada al sur de las islas con una densidad media de 6718 organismos por 1000 m⁻³, en donde dominaron los copépodos (69%), cladóceros (8%) y los eufáusidos (6%).

Diversos estudios muestran el efecto de El Niño en la distribución y abundancia del zooplancton en el Golfo de California y recientemente se ha estudiado el efecto de los pulsos de calor conocido como Blob en el zooplancton (García-Fernández *et al.*, 2023; Ruvalcaba-Aroche *et al.*, 2022; Chávez-Sánchez *et al.*, 2022; Durán Campos *et al.*, 2022; Martínez-Soler *et al.*, 2021; Beltrán-Castro *et al.*, 2020). García-Fernández *et al.* (2023) investigaron la respuesta interanual de la estructura y abundancia de la comunidad de eufáusidos durante el período de transición frío-caliente (junio) de seis años (2013-2019, excepto 2015) en el centro del Golfo de California a eventos de El Niño y los pulsos de calor (Blob), sus resultados muestran que las especies neríticas subtropicales numéricamente dominantes *Nyctiphanes simplex* y *Nematoscelis difficilis* oceánicas templadas disminuyen significativamente en abundancia en respuesta al calentamiento prolongado que ocurrió durante 2014–2016 y que las especies de eufáusidos tropicales podrían aumentar en abundancia relativa durante este período. Estos autores mencionan

también, que el Blob modifica la distribución biogeográfica latitudinal de los eufáusidos. Durán Campos *et al.* (2022) estudiaron el impacto del Blob 2014 y 2019 en la temperatura de la superficie del mar y los niveles de clorofila-a del Golfo de California mediante un estudio basado en datos satelitales y observan que el efecto se manifiesta básicamente en la parte sur del golfo. Por otra parte, Quiroz-Martínez *et al.* (2023) estudian la distribución latitudinal de organismos del zooplancton y muestra el efecto de las islas, lo que puede ser factor que amortigüe los impactos de El Niño y el Blob sobre la distribución y abundancia del zooplancton ya que los procesos que se presentan en esa región son producto de las mareas, un efecto gravitacional en el cual no intervienen los eventos termodinámicos del océano y la atmósfera, como lo menciona Salas-de-León *et al.* (2003).

Avalos-García *et al.* (2003) al analizar larvas de peces, encuentra tres grupos o regiones, uno localizado en las proximidades de las islas Ángel de la Guarda y Tiburón dominado por *Engraulis mordax* en otoño y *Opisthonema* spp. en verano, este grupo lo asocian a las bajas temperatura y la mezcla por marea. Reportan un grupo oceánico en la parte central del golfo dominado por especies mesopelágicas como *Benthoosema panamense*, *Vinciguerria lucetia* y *Triphoturus mexicanus*. Un grupo nerítico en la plataforma continental este en verano, que incluye especies mesopelágicas (*Benthoosema panamense*), especies costeras demersales (*Eucinostomus dowii*, *Diapterus peruvianus*, *Etropus crossotus* y *Lythrynus dalli*) y especies epipelágicas (*Auxis* spp.).

González-Armas *et al.* (2002) estudian el efecto que tiene el monte submarino llamado “El Bajo Espíritu Santo” sobre la distribución y abundancia del macrozooplancton. Sus resultados muestran un frente termohalino inducido por la interacción de aguas de la Bahía de La Paz con aguas del Golfo de California. Estos autores reportan altas abundancias de zooplancton y en especial de copépodos y llegan a la conclusión de que el cambio abrupto de la profundidad en el bajo juega un papel importante en la producción del ecosistema pelágico.

Lavaniegos-Espejo *et al.* (1990) reportan valores de 60 mg m⁻³ de biomasa zooplanctónica en peso seco en el este del golfo y valores entre 11.2 y 39.2 mg m⁻³ en la parte central del golfo. Jiménez-Pérez y Lara-Lara (1988) reportan máximos de biomasa zooplanctónica en la parte este de la zona central del golfo, siendo los copépodos y los

cladóceros las taxas más abundantes; así mismo, reportan que los copépodos y chaetognatos se incrementa de norte a sur.

Farfán y Álvarez-Borrego (1992) estudian la distribución de la biomasa del zooplancton en el alto golfo y observan que los valores más altos (154 mg m^{-3}) se encontraron siempre en torno a la isla Montague en el delta del río Colorado y, reportaron que la biomasa se incrementa del este hacia el oeste y al noroeste y que el grupo de los copépodos calanoides fue el más abundantes, tanto en número como en biomasa. Por otro lado, observan que el patrón de distribución de las altas concentraciones de biomasa sigue la batimetría. El alto golfo tiene una comunidad nerítica abundante, con especies como *Sagitta euneritica*, *Acartia clausi* y *Labidocera trispinosa*. *S. minima* y *S. decipiens* son indicadores de mezcla vertical en la columna de agua, sobre todo en la región del archipiélago y la costa este del golfo. El aumento de la diversidad de especies del norte al sur y de este hacia el oeste refleja las condiciones de mezcla de la columna de agua en el alto golfo y el Canal de Ballenas (Hernández-Trujillo y Esquivel-Herrera, 1989), mientras que, la fluctuación espacial y temporal de la biomasa del zooplancton en el alto golfo, aumenta del este hacia el oeste siguiendo las líneas de flujo de igual vorticidad. Por otro lado, el cambio hacia el oeste de la biomasa del zooplancton refleja el transporte de masa neto vía la vorticidad inducida por la componente de marea M_2 (Salas-de-León *et al.*, 2003).

CAPITULO IV

MÉTODOS Y MATERIALES

4.1 Obtención de muestras

Las muestras se obtuvieron durante el crucero oceanográfico DGO-MM-78-01 efectuado por la Dirección General de Oceanografía de la Secretaría de Marina de México, del 28 de marzo al 9 de abril de 1978, a bordo del B/O “Mariano Matamoros” de la Secretaría de Marina – Armada de México. Durante la campaña se efectuaron 41 estaciones (Fig. 4.1) en las cuales se midió la temperatura usando termómetros reversibles y se colectaron muestras de agua para medir la salinidad, el oxígeno disuelto y el fósforo inorgánico. La salinidad se determinó por titulación, el oxígeno disuelto mediante el método MicroWinkler y el fósforo inorgánico mediante el método de Murphy y Raley modificado (Anónimo, 1982). La densidad se calculó de la salinidad, la temperatura y la profundidad, usando los polinomios propuestos por la UNESCO (Fofonoff y Millard, 1983).

En cada estación se capturaron organismos del zooplancton usando un sistema de redes Bongo modificado para que tuvieran idénticas características las dos redes empleadas y sirvieran como réplicas del muestreo. Ambas tenían una abertura de malla de 212 micrómetros, un diámetro de boca de 0.61 m, una longitud o manga de 2.5 m y en la parte final llevaban un copo con un diámetro de 0.11 m de largo. En la boca de cada una de las redes se colocó un flujómetro previamente calibrado. Se utilizó un depresor de 90 kg sujeto al cable oceanográfico por debajo de las redes para mantener el sistema estable a la profundidad deseada. La profundidad de muestreo varió según la profundidad en la localidad de muestreo. La profundidad máxima de muestreo fue de 100 m y hasta casi el fondo cuando la profundidad era menor. Los organismos capturados fueron fijados con formol al 4% neutralizado con una solución saturada de borato de sodio y conservados en alcohol. La determinación cualitativa de los organismos a nivel de grandes grupos se efectuó en alícuotas obtenidas con un fraccionador Folsom de dos vías. El peso seco se determinó por el secado en una de las alícuotas de zooplancton, en una mufla a 30 °C por

24 horas. Los valores obtenidos de las alícuotas se extrapolaron a 100 m³. Los organismos se identificaron a nivel de grandes grupos.



Fig. 4.1 Ubicación de las estaciones de muestreo y batimetría (m), mostrando además los puntos (A-E) que se anexaron para la toma de datos de las imágenes satelitales.

Los datos analizados en este estudio (marzo - abril de 1978) corresponden a una etapa de transición entre El Niño (condición cálida) y La Niña (Fig. 4.2) (condición fría), del Océano Pacífico, por lo que pueden considerarse como “condiciones normales”.

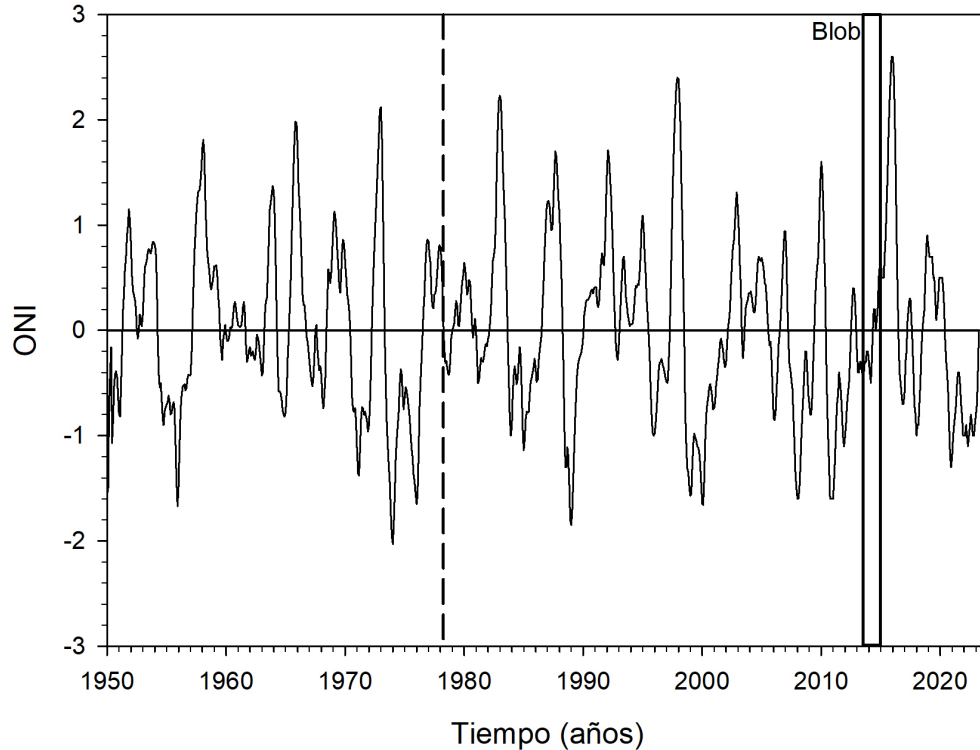


Fig. 4.2 Índice Oceánico del Niño (ONI - Oceanic Niño Index por sus siglas en inglés). La línea cortada indica la fecha de la campaña oceanográfica, una época de transición entre un evento de Niño a Niña, una condición normal. Se muestra también, la época en la que ocurrió el Blob, o condición de alto calentamiento del Océano Pacífico, solo como referencia.

La información analizada, si bien puede considerarse como histórica, tiene la ventaja de que fue obtenida de una campaña oceanográfica que abarcó todo el golfo de una forma sinóptica. Campañas que tenga cobertura similar son sumamente escasas o inexistentes.

Para complementar el estudio se obtuvieron series de temperatura y clorofila-a superficial, a partir de 1082 imágenes del satélite MODIS Terra con una resolución de 1 km tomadas en el atardecer, una aproximadamente cada 7 días, del 1 de enero del 2002 al 16 de agosto del 2022. Usando el programa SeaDAS se extrajeron los valores de la temperatura superficial en grados Kelvin (transformándose posteriormente a grados centígrados) y concentración de clorofila-a (mg m^{-3}) superficial para las coordenadas de cada estación más cinco puntos, dos en el extremo norte del Golfo y tres en la entrada de este (identificados en el presente trabajo como estaciones A-B y C-E respectivamente, mostradas en la Figura 4.1) esto con la finalidad de cubrir por completo el área de estudio.

4.2 Análisis de datos

Los resultados de las mediciones de temperatura, salinidad, oxígeno disuelto, fósforo inorgánico, biomasa zooplanctónica y grupos se graficaron mediante perfiles verticales en el caso de las variables ambientales y en planos horizontales para todos los datos. A los datos se les aplicó un análisis de conglomerados (cluster) para agrupar estaciones con base en la similitud entre las características del zooplancton existentes en cada estación. El análisis fue efectuado con el programa PRIMER 6 (Plymouth Routines in Multivariate Ecological Research), desarrollado en el Plymouth Marine Laboratory de Plymouth, Gran Bretaña. A los datos correspondientes a las muestras de organismos (individuos por m^{-3}) se les obtuvo la raíz cuadrada para disminuir el peso de las taxas dominantes en el análisis.

Para diferenciar las comunidades de zooplancton se aplicó un análisis de conglomerados jerárquicos (Hierarchical agglomerative clustering) basado en una matriz de similitud de índices de Bray-Curtis y para obtener la separación de los grupos y el diagrama de conglomerados (dendrograma) se aplicó el método de agrupaciones completas (complete linkage).

Para conocer la diversidad de organismos se calcularon el índice de riqueza, de Pielou (J') y de Fisher (alfa) (Legendre y Legendre, 1998). La riqueza nos dice el número de especies que tiene un sistema, el índice de Pielou (J') es una medida de la diversidad que existe en una comunidad, y el índice alfa de Fisher establece una relación entre el número de especies y el número de individuos de la especie.

La similitud estadística entre las estaciones se efectuó mediante una prueba de permutaciones de similaridad (ANOSIM). La prueba ANOSIM de una vía en sentido único se usó para revelar las diferencias entre las composiciones regionales del zooplancton. La prueba de ANOSIM es un procedimiento de análisis multivariado aleatorio análogo a la prueba ANOVA. Los resultados estadísticos (R), toman un valor de 0 si no hay diferencia significativa entre la estructura de las comunidades zooplanctónicas atribuible a un factor dado y 1 si se encuentran diferencias significativas entre las comunidades zooplanctónicas atribuibles a algún factor (Clarke y Gorley, 2006). El factor establecido fue la distribución latitudinal. Por otro lado, se aplicó una prueba ANOSIM cruzada bidireccional para medir

las diferencias entre los grupos en el tiempo (día, noche, el crepúsculo). La prueba ANOSIM cruzada bidireccional se aplica para encontrar diferencias temporales entre grupos cuando se tienen muestras sin repeticiones (Clarke y Gorley, 2006), como fue el caso de los muestreos en este trabajo, en el cual la toma de muestras en una estación ocurrió sólo una vez en un día (día, noche, crepúsculo o amanecer). Para cada taxa, por separado, se aplicó la prueba ANOVA de Fisher para revelar las posibles diferencias en su distribución regional. A continuación, se compararon los resultados obtenidos con la distribución de temperatura, salinidad, densidad, oxígeno disuelto y el fósforo inorgánico y, con patrones hidrodinámicos, estos últimos obtenidos de estudios publicados por otros autores.

Finalmente, a los datos obtenidos de las imágenes de satélite, se le sometió a un control de calidad que incluía los niveles de calidad propios del Grupo de Procesamiento de Biología Oceánica (Grupo de Procesamiento de Biología Oceánica, OBPG por sus siglas en inglés, de la NASA <https://search.earthdata.nasa.gov/search>), y la cobertura de nubes. Se obtuvieron 1051 imágenes que corresponde a igual número de días, con lo que se obtuvieron 33718 registros de temperatura y 26185 de clorofila-a, con los que se determinaron los promedios generales para cada año para todo el Golfo de California; posteriormente se tomaron solo los datos que correspondían del 15 de marzo al 15 de abril de cada año del periodo 2002-2022 y con esta información se elaboraron las gráficas de los promedios por año y por estación para la temperatura y clorofila superficial, y se crearon los mapas de distribución de estos parámetros utilizando el algoritmo de interpolación TIN, del paquete QGIS versión 3.3.

CAPITULO V

RESULTADOS

5.1 Características ambientales

De los perfiles de temperatura se observa en las estaciones 1, 4, 5, 6, 7, 8, 11, 13, 15, 19, 21, 25, 29, 33, 35, 38, 39 y 41 (Anexo I) la existencia de una capa de mezcla que va desde los 5 m hasta los 80 m de profundidad, en estas estaciones la temperatura disminuye de 22° C a 17° C en aproximadamente 50 m, excepto en las estaciones más someras en donde el fondo se encuentra a menor profundidad. En promedio, la termoclina se presenta a los 24 m de profundidad coincidiendo con los 15 °C. En las estaciones 9, 10, 14, 22, 23, 24, 26, 27, 31, 34, 36, 37 y 40 no se observó la presencia de una termoclina por lo cual no se presentan sus perfiles verticales. El histograma de la distribución de la profundidad de la termoclina (Anexo I), muestra que la termoclina se presenta con mayor frecuencia a los 20 m, así como, el histograma de la temperatura, la termoclina (Anexo I) presenta una distribución que va de 10 °C a 22°C con un máximo en 18 °C que es el mayor número de veces de ocurrencia de esta temperatura en la parte media de la termoclina, otros máximos relativos se pueden ver en 11 °C y 12 °C.

La distribución vertical de la salinidad (Anexo I) presenta un intervalo de 34.6 a 35.9 con un cambio significativo (haloclina) entre los 5 y 20 m de profundidad coincidiendo en esto con la posición de la termoclina; por debajo de esta profundidad la distribución de salinidad es muy homogénea. La densidad relativa o σ_t (Fig. 5.1) tiene un mínimo de 24.25 kg m⁻³ y un máximo de 26.55 kg m⁻³ con una picnoclina entre los 10 y 20 m de profundidad, gobernada principalmente por la temperatura. El oxígeno disuelto (Anexo I), presenta valores mínimos a partir de los 70 m de profundidad, no se observó una oxiclina bien definida. El fósforo inorgánico (Anexo I), muestra una mayor dispersión en la superficie que en el fondo.

Las diferencias verticales de la temperatura ($\Delta T/\Delta Z = 12^\circ\text{C}/200\text{m}$) de 0.06 °C m⁻¹ son mucho mayores que las de la salinidad ($\Delta S/\Delta Z = 1.3/200\text{m}$) que son de 0.0065 m⁻¹ y que las de la

densidad relativa o σ_t ($\Delta\sigma_t/\Delta Z = 2.5 \text{ kg m}^{-3}/200 \text{ m}$) con 0.0115 kg m^{-4} , por lo que, en la vertical, la temperatura es el factor conservativo que más podría afectar la distribución y abundancia de los organismos planctónicos, lamentablemente no efectuaron muestreos con redes estratificadas para corroborar esta hipótesis.

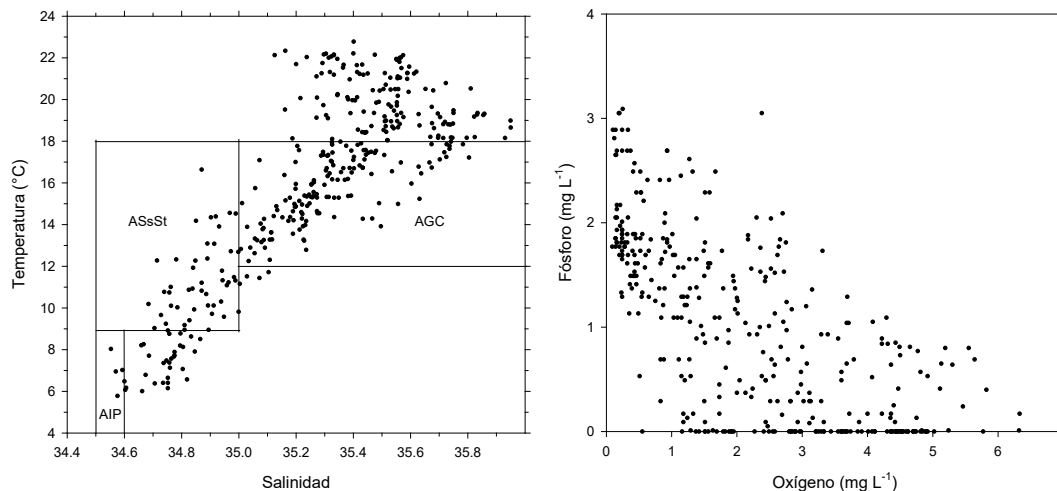
El cambio vertical del oxígeno ($\Delta O_2/\Delta Z = 6.1 \text{ mg L}^{-1}/200 \text{ m}$) fue de $0.0305 \text{ mg L}^{-1} \text{ m}^{-1}$, esta variable es considerada junto con el fósforo inorgánico un factor limitante en la distribución y abundancia de los seres vivos en el océano. La distribución vertical del fósforo inorgánico presenta valores que van de cero en la superficie hasta $3.2 \mu\text{g L}^{-1}$ en la profundidad máxima de muestreo, la variación vertical o componente vertical del gradiente de fósforo inorgánico ($\Delta P/\Delta Z = 3.2 \mu\text{g L}^{-1}/200 \text{ m}$) fue de $0.016 \mu\text{g L}^{-1} \text{ m}^{-1}$, este parámetro, igual que en el caso del oxígeno disuelto es considerado un factor limitante directamente en la distribución y abundancia del fitoplancton, junto con el nitrógeno, e indirectamente en la distribución y abundancia del zooplancton.

Los perfiles acumulativos de temperatura, salinidad, densidad relativa (σ_t), oxígeno disuelto y fósforo inorgánico (Anexo I), resumen las características de la distribución vertical de estos parámetros y a la vez su distribución vertical está condicionada por la estructura horizontal. Es importante hacer notar la distribución en bandas norte - sur en casi todos los casos. La temperatura presenta una variación de $6 \text{ }^\circ\text{C}$ en la superficie y de $4 \text{ }^\circ\text{C}$ a 200 m de profundidad, esto es una disminución de $2 \text{ }^\circ\text{C}$ en la distribución vertical. La salinidad se mantiene aproximadamente constante, mientras que la densidad relativa tiene una diferencia entre su valor máximo y el mínimo de 1.5 kg m^{-3} en la superficie y de 0.5 kg m^{-3} a 200 m . El oxígeno presenta un intervalo de variación que va de 5 mg L^{-1} en la superficie a 2 mg L^{-1} a 200 m . El fósforo inorgánico en la superficie tiene un intervalo de variación de $1 \mu\text{g L}^{-1}$ y a 200 m de profundidad el intervalo de dispersión es de $1.5 \mu\text{g L}^{-1}$.

El diagrama T-S (Fig. 5.1) muestra la presencia de Agua del Golfo de California (AGC), entre las temperaturas de $12 \text{ }^\circ\text{C}$ y $18 \text{ }^\circ\text{C}$ y salinidades entre 35 y 36. Esta masa de agua se encuentra en la parte superficial del Golfo de California, sobre los 150 m de profundidad. El agua subsuperficial subtropical (ASsSt) que también se encuentra

normalmente hasta los 150 m de profundidad en el Golfo de California, se observa en el diagrama T-S entre las salinidades 34.5 y 35 y las temperaturas 9 a 18 °C. Entre los 34.5 y 34.6 de salinidad y los 4 y 8.5 °C de temperatura se alcanza a distinguir el Agua Intermedia del Pacífico (AIP) que normalmente se distribuye entre los 500 y 1200 m de profundidad y que aparece en el diagrama debido a que en algunas estaciones se realizaron calas profundas.

La distribución de fósforo como función del oxígeno disuelto (Fig. 5.1) muestra una relación inversa con una mayor concentración de fósforo cuando se tiene menor oxígeno, esto es debido a los procesos de oxidación de la materia orgánica. La distribución de oxígeno disuelto como función de la temperatura se dibujó de forma similar al diagrama T - S solo por convención. La solubilidad del oxígeno depende de la temperatura del agua, a menor temperatura se tiene una mayor solubilidad de oxígeno en el agua de mar, una relación inversa a la que tiene el fósforo en donde a mayor temperatura se presenta una mayor cantidad de fósforo inorgánico.



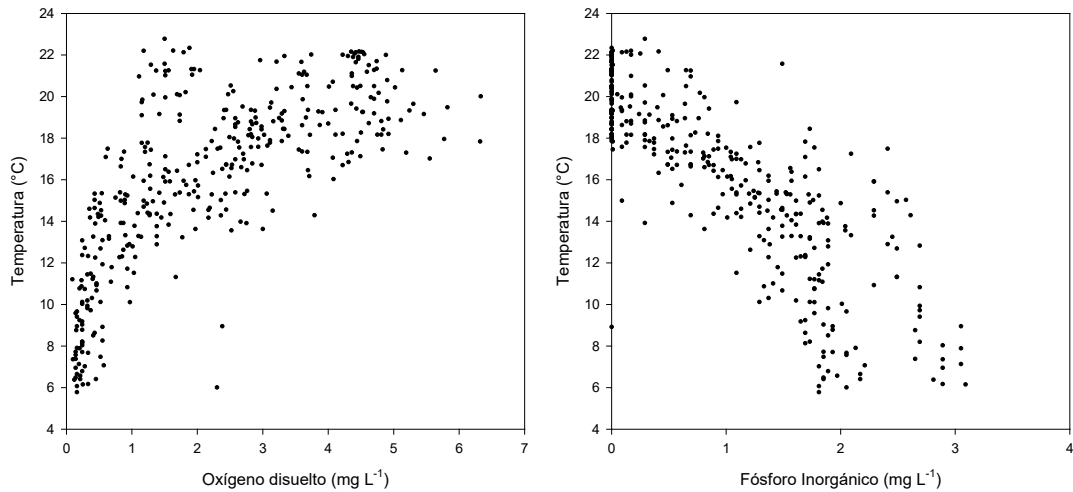


Fig. 5.1 Diagramas T-S, P-O₂, T-O₂ y T-P

La distribución horizontal de la temperatura (ANEXO II a) muestra valores más elevados en el alto golfo y más bajos en la región de las islas. La salinidad (ANEXO II b) se presenta relativamente uniforme en la parte central del golfo, con un marcado gradiente al norte de las islas entre 2 y 50 m de profundidad, por debajo de esta profundidad, la salinidad vuelve a ser relativamente homogénea. La densidad relativa (ANEXO II c) presenta una distribución muy similar a la de la temperatura, excepto a 10 m de profundidad en el alto golfo en donde se presenta en forma relativamente homogénea.

La distribución horizontal de oxígeno disuelto (ANEXO II d), presenta bandas de valores iguales de norte a sur y mayor cantidad de oxígeno disuelto del lado de la costa de la península de Baja California. La parte central del golfo tiene mayor cantidad de oxígeno disuelto que el alto golfo y la zona sur. Por debajo de los 75 m de profundidad la región del archipiélago muestra valores más altos de oxígeno que en la parte centro y sur.

El fósforo inorgánico (ANEXO II e) muestra valores más altos en la parte central del golfo, es notable el que de los 2 a los 30 m de profundidad se tienen las mayores concentraciones de fósforo inorgánico en la costa de Sonora – parte este del golfo – coincidiendo con la cuenca de Guaymas; a 50 m de profundidad este patrón se cambia teniendo los valores altos del lado de la costa de la península, esto es en la parte oeste del golfo. A 100 m de profundidad el máximo de fósforo inorgánico se presenta en la parte

central del golfo, mientras que entre 100 y 150 m se tiene una distribución de fósforo similar a la que se observa en la superficie.

5.2 Distribución y abundancia de organismos del zooplancton

Se identificaron 35 grupos del zooplancton en total (Anexo III). El valor más alto de abundancia relativa, expresada como porcentaje del total de organismos correspondió a los Copépoda con 79.96% en promedio (Anexo III), alcanzando su valor más alto en la estación 13, con 94.78% y el menor en la estación 39, con 56.38%. Chaetognata ocupó el segundo lugar con 6.08% en promedio del total de organismos, su máximo se observó en la estación 39 con 22% del total y, su mínimo en la estación 37 con 0.14%. El tercer lugar correspondió a Euphasiacea, con un promedio de 2.61%, la estación 37 presentó el máximo con 21.36%, mientras que en siete estaciones no se encontraron organismos. Como cuarto grupo en importancia se encontró a Copelada con 2.55% en promedio y 13.08% como máximo en la estación 33, el mínimo fue en las estaciones 39 y 40. Brachiopoda, Cephalopoda, Ctenophora y Sipunculida registraron las cifras mínimas en promedio con valores inferiores a 0.01%. Peces presentaron un porcentaje en promedio, de 0.14% para huevos; con un máximo de 3.46% en la estación 33 y ausencia en 20 estaciones; mientras que, para las larvas, el promedio fue de 0.09%, con 1.15% como máximo en la estación 30 y ausencia de organismos en seis estaciones. Para los grupos restantes, el promedio en porcentaje osciló entre 0.01% y 2.07%.

La distribución de la biomasa en peso seco (Anexo III) muestra que los valores máximos de biomasa se encuentran en las primeras 23 estaciones las cuales están en el alto golfo y en la parte media del golfo. La mayor biomasa se encontró en las estaciones tres, cuatro, siete y nueve y en una franja delimitada por las islas Ángel de la Guarda, Tiburón y sus alrededores. De la parte media del golfo hacia el sur, la densidad fue mucho menor, especialmente en las estaciones 38, 39 y 40, que corresponden a la entrada del golfo.

La distribución de la diversidad [Shanon $H'(\ln)$] (Fig. 5.2) fue mayor en el alto golfo, en la parte central del golfo a en el sur la distribución es muy homogénea de la misma forma que el índice de equidad de Pielou (J'). La distribución del número total de

grupos fue muy homogénea, mientras que el número total de individuos fue máximo en la zona del archipiélago y en la parte central del alto Golfo de California.

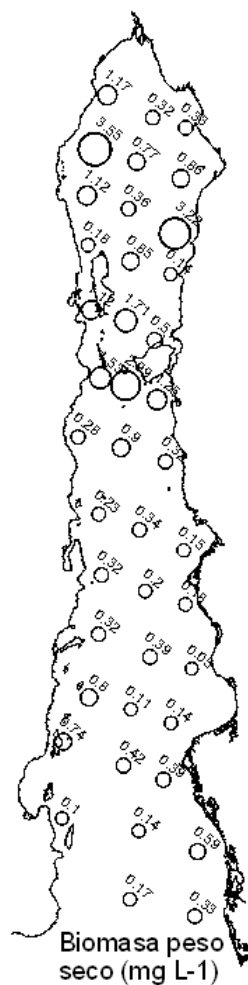
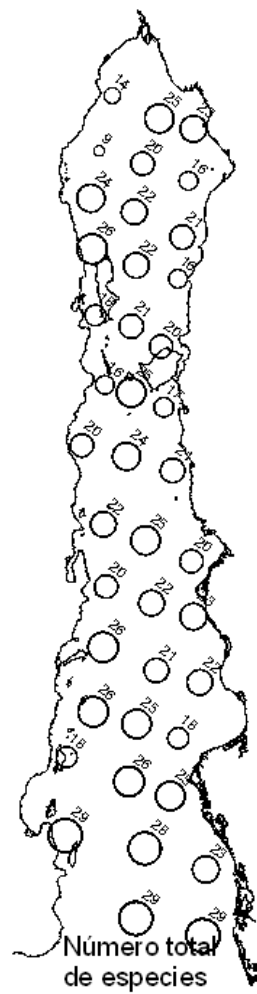
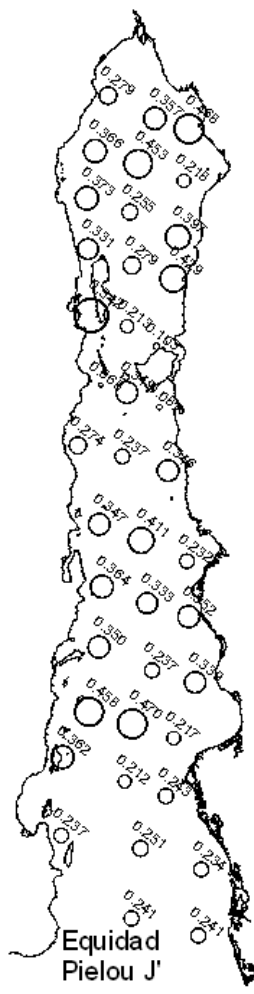
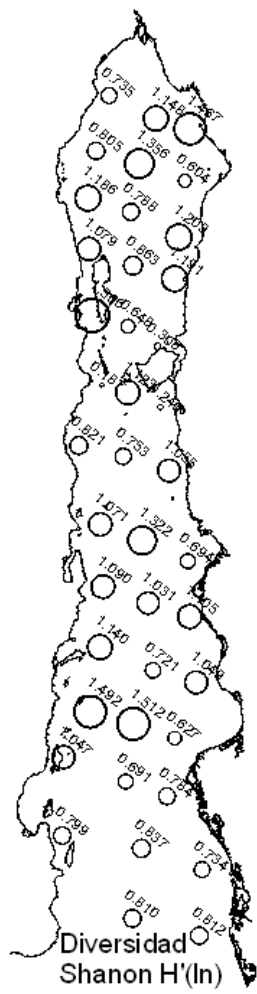


Fig. 5.2 Distribución horizontal de la biomasa de organismos del zooplancton, en peso seco (mg L⁻¹).



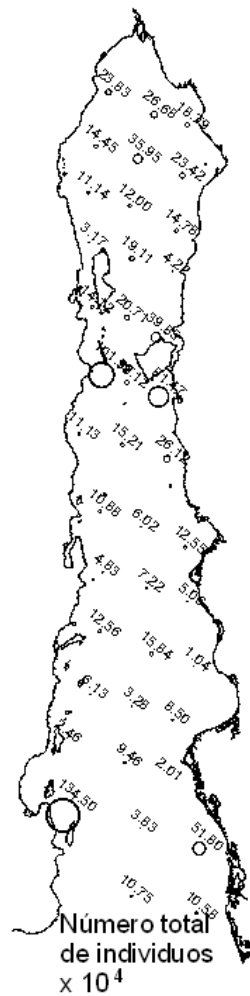


Fig. 5.3 Distribución horizontal de la diversidad [Shanon $H'(\ln)$], equidad [Pielou (J')], número total de especies y número total de individuos ($\times 10^4$).

La distribución de la biomasa de zooplancton en peso seco en función de la hora de captura de organismos (Fig. 5.4a), presenta un máximo absoluto a las 8 AM y un mínimo a las 2 AM, mientras que la distribución de los grupos como función de la hora de muestreo (Fig. 5.14b), no muestra ninguna tendencia clara.

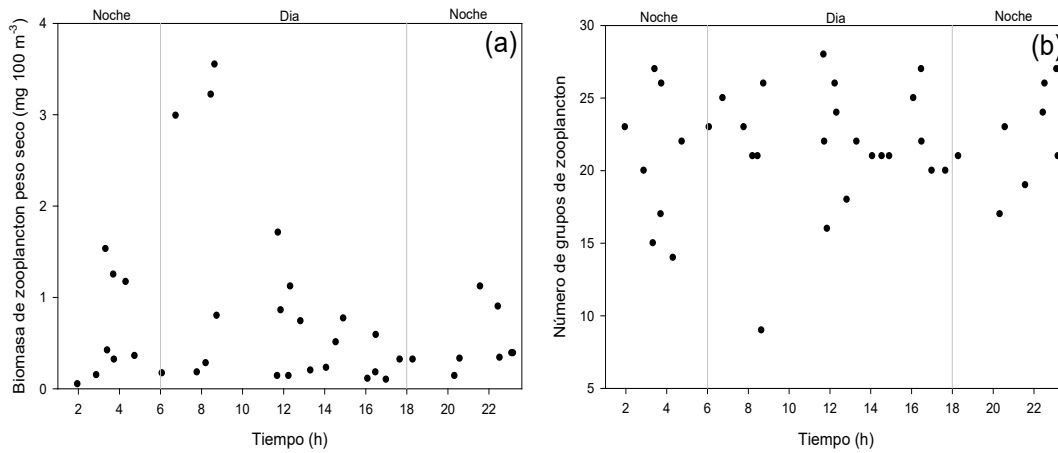


Fig. 5.4 Distribución de a) biomasa en peso seco ($\text{mg } 100 \text{ m}^{-3}$) en función de la hora de captura y b) distribución de los grupos como función de la hora de muestreo.

El análisis de conglomerados se efectuó sobre la biomasa en peso seco de los organismos, transformando los datos mediante su raíz cuadrada para suavizar el efecto de valores muy grandes o pequeños. Posteriormente se estandarizaron y se obtuvo la matriz de similitud entre estaciones mediante el método de Bray-Curtis. Los resultados muestran 12 grupos (Fig. 5.5), cinco de ellos son importantes y coinciden con regiones específicas del golfo, mientras que los grupos restantes se presentan en forma fraccionada y son pequeños. Los grupos importantes están formados por las siguientes estaciones: grupo uno, 9, 8 y 11 que se encuentran en la región centro-sur del alto golfo, el grupo dos está formado por las estaciones 16 y 18, al cual se le puede añadir el grupo tres formado por las estaciones 17 y 19, estos dos grupos están uno junto al otro en el dendrograma y cubren la zona del archipiélago. El grupo cuatro está formado por las estaciones 14, 15, 20, 21, 22, 23, 24 y 25; este grupo tiene las estaciones 14 y 15 separadas, estas estaciones se encuentran en la parte norte de las islas, mientras que el resto de las estaciones está en la parte sur de las islas. Finalmente, el grupo cinco que está formado por las estaciones 33, 35, 36, 37, 41, y 42 se ubica en la parte sur del golfo.

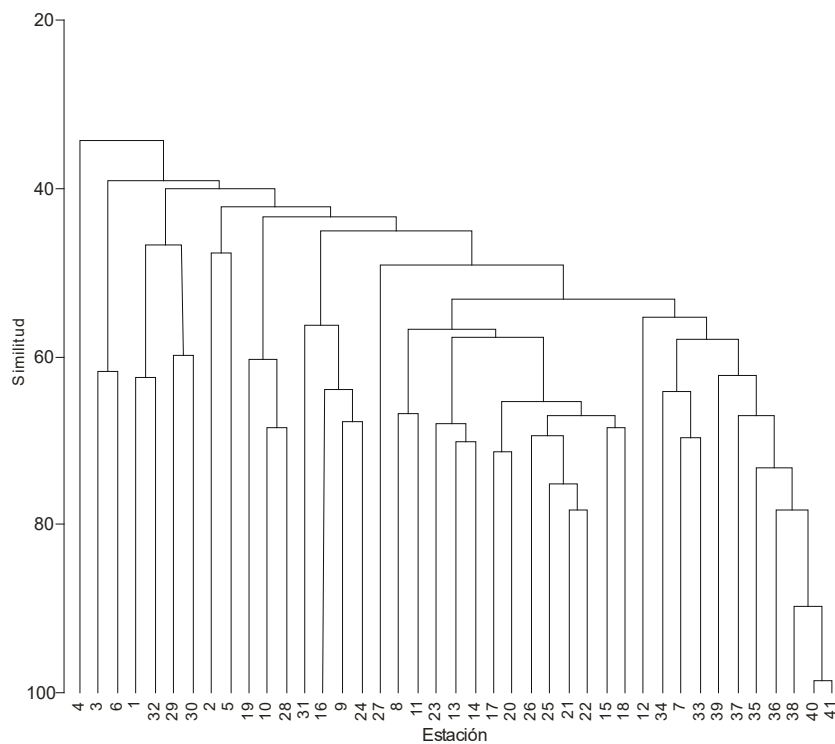


Fig. 5.5 Análisis de conglomerados.

La biomasa en peso seco muestra una distribución condicionada por la estructura ciclónica y anticiclónica del Golfo de California (Fig. 5.6). En el alto golfo los valores máximos se encuentran en la parte central de los giros ciclónicos, mientras que en los giros anticiclónicos se encuentran en la periferia, se puede ver también el efecto de las islas que tienden a favorecer valores altos de biomasa de zooplancton. Es interesante comparar los resultados del agrupamiento de estaciones con los resultados de Salas-de-León *et al.* (2003), quienes describen el efecto de la tensión de marea en el Golfo de California. Estos autores reconocen cinco regiones que se forman por conservación de vorticidad debido al paso de las corrientes de marea por regiones de batimetría abrupta, la primera es la parte norte-oeste del alto golfo, la segunda la parte centro-sur del alto golfo, la tercera es

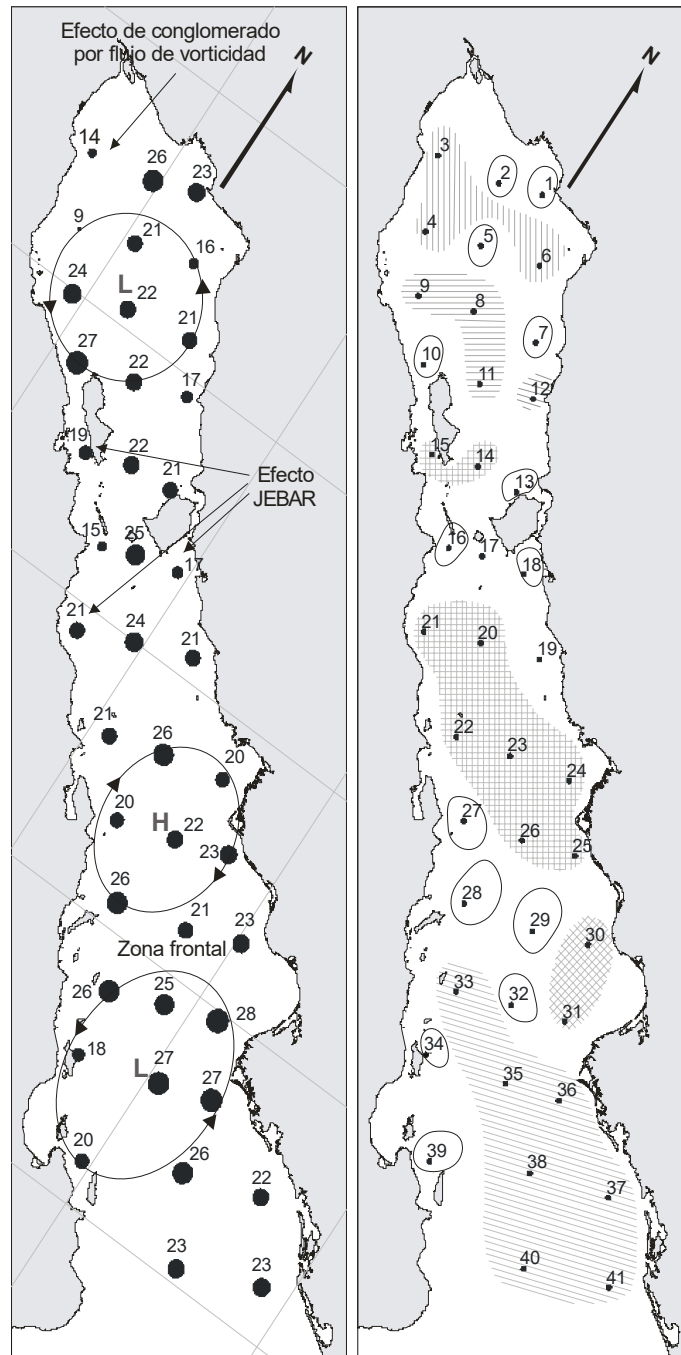


Fig. 5.6 Efectos de acumulación y dispersión de biomasa de zooplancton debido a giros ciclónicos, anticiclónicos, flujo de vorticidad y JEBAR en el archipiélago. Los números en la figura de la izquierda corresponden al número de grupos del zooplancton encontrados y en la figura de la derecha las zonas achuradas corresponden a las estaciones agrupadas de acuerdo con el dendrograma.

la zona del archipiélago, la cuarta es la región centro-norte de la zona centro y la cuenca de Guaymas y la quinta región es la parte sur del golfo. Es importante hacer notar que el resultado del agrupamiento de estaciones realizado con base a la biomasa en peso seco de los organismos del zooplancton corresponde a las regiones mencionadas por Salas-de-León *et al.* (2003). De igual forma la biomasa en peso seco se distribuye siguiendo el patrón de corrientes mencionado por Salas-de-León *et al.* (2003) y Ripa y Marinone (1989), estos autores describen los giros ciclónicos, anticiclónicos. En los giros ciclónicos la biomasa se concentra en la parte central de los giros mientras que en los anticiclónicos se distribuye en su periferia, lo anterior respondiendo al efecto de la divergencia/convergencia de los giros ciclónicos-anticiclónicos y de Coriolis. Por otro lado, la región del archipiélago también se destaca por sus altas abundancias y esto es resultado del efecto JEBAR.

5.3 Análisis retrospectivo de Temperatura y clorofila-a superficial de las imágenes Satelitales

La temperatura superficial, de todo el Golfo de California, para cada año del periodo 2002-2022, muestra una tendencia a incrementarse (Fig. 5.7), se observa un mayor aumento de 2014 a 2016 que corresponde a un *El Niño* intenso; en tanto que la concentración de clorofila-*a* superficial presenta una tendencia a disminuir a lo largo de todo el periodo. Del 15 de marzo a 15 de abril para cada año del 2002-2022, para todo el Golfo de California (Fig. 5.8), se observa que la temperatura y la clorofila-*a* superficiales presentan un comportamiento similar que cuando se analiza el año completo, es decir, el promedio de la temperatura tiene a aumentar y el de la clorofila-*a* a disminuir. Por otro lado, los valores de temperatura son menores y el de la concentración de la clorofila-*a* superficial son mayores de marzo a abril que en los promedios de los años completos y se observa durante *El Niño* 2015-2016 un aumento considerable de la temperatura.

Los valores promedio de temperatura y promedio de clorofila-*a* por estación, de todos los periodos que van del 15 marzo al 15 abril de los años 2002–2022 (Fig. 6-3) tienen patrones de variación inversos, mientras la temperatura aumenta conforme se acerca a la entrada al golfo, la clorofila-*a* disminuye, con una caída brusca en la región oriental entre las grandes islas. No obstante que los periodos de muestreo de la campaña oceanográfica en

la cual se capturaron los organismos de zooplancton y la información satelital son diferentes, se graficaron juntos solo con objetivos de comparación cualitativa. Es importante mencionar que la asociación no es robusta, pues se están comparando condiciones ambientales relativamente actuales con una variable biológica históricas; esta comparación solo sería válida cuantitativamente si se tuvieras datos de distribución y abundancia de zooplancton capturados al mismo tiempo con los que comparar la información de los sensores remotos; sin embargo, como los valores de temperatura y clorofila-a son promedios de 22 años, éstos puede ser considerados como condiciones base del golfo. Se puede observar (Fig. 5.9) del peso seco del zooplancton determinado en el periodo 28 de marzo a 9 de abril 1978, que su comportamiento aparentemente sigue el de la clorofila con un retraso de una estación al sur. En donde los valores mayores se encuentran en la parte norte del golfo y en la región de las grandes islas, en tanto que de la zona sur hacia la entrada al golfo se encuentran los valores más bajos.

Las figuras 5.10 y 5.11 muestran el promedio de temperatura y clorofila superficial, por estación en el periodo de 15 de marzo al 15 de abril de cada año, observándose que en el año 2018 la temperatura tiene un comportamiento extremo en la estación 12, que corresponde a la zona norte de la Isla Tiburón, en tanto que para la clorofila se presentaron años con valores extremos por arriba de los 6 mg m⁻³ en la zona de las grandes islas (estaciones 8 a 15 y 17 a 20). Resalta el caso del año 2003 en la estación 5 (norte del golfo) y del 2002 donde se reporta una concentración de 32.012 mg m⁻³.

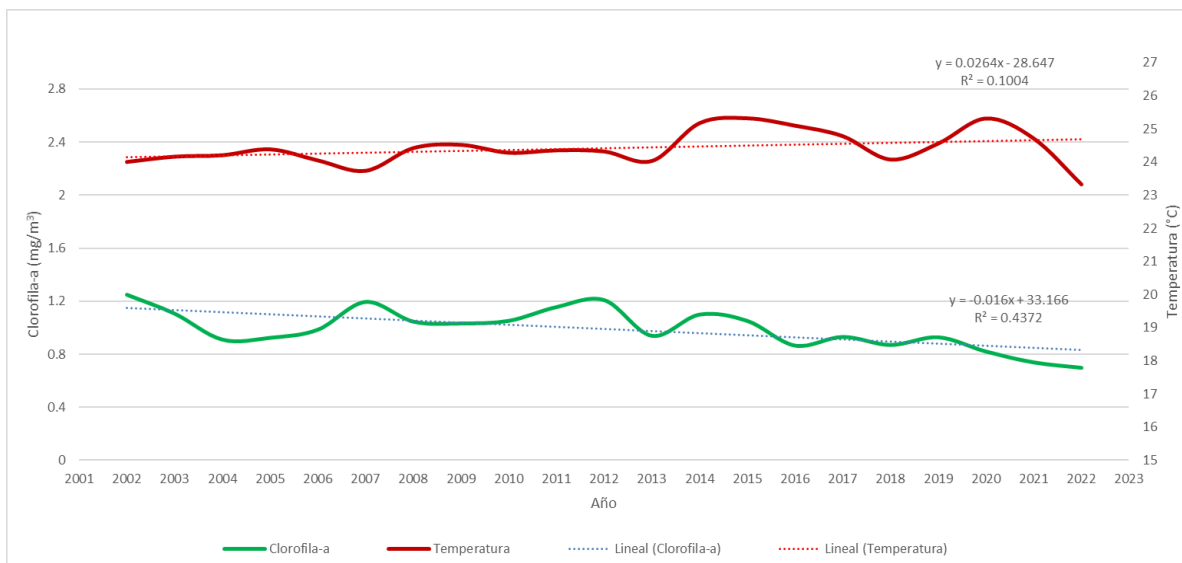


Fig. 5.7 Promedio 2002- 2022 de Temperatura (°C) y promedio de Clorofila-a (mg m⁻³) superficial, del Golfo de California.

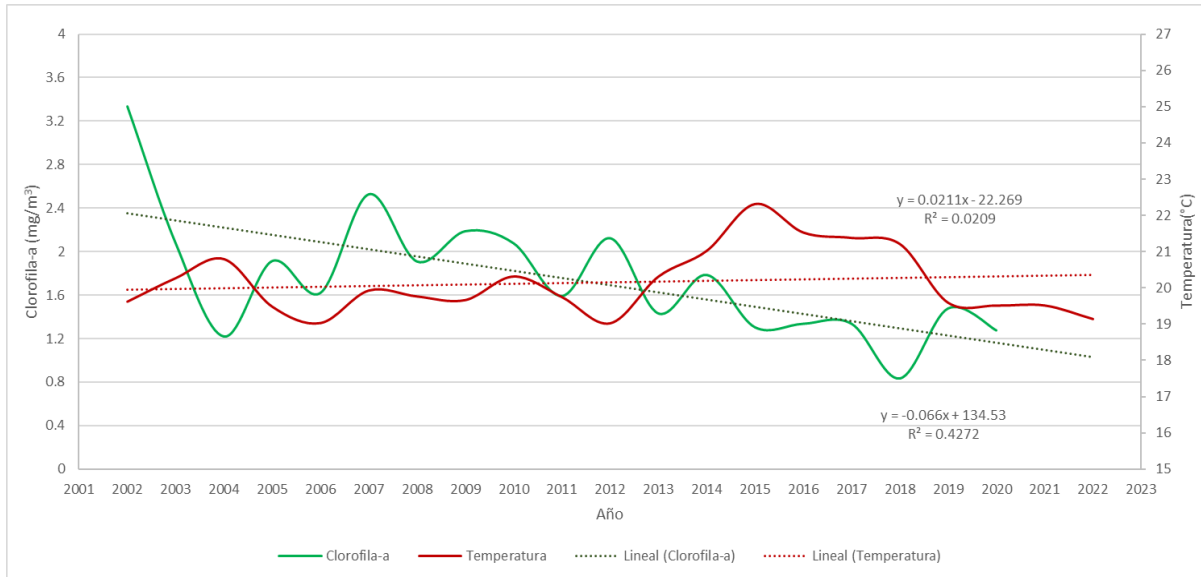


Fig. 5.8 Promedio de Temperatura (°C) y promedio de Clorofila-a (mg m⁻³) superficial, del 15 de marzo a 15 de abril de los años 2002-2022, para todo el Golfo de California.

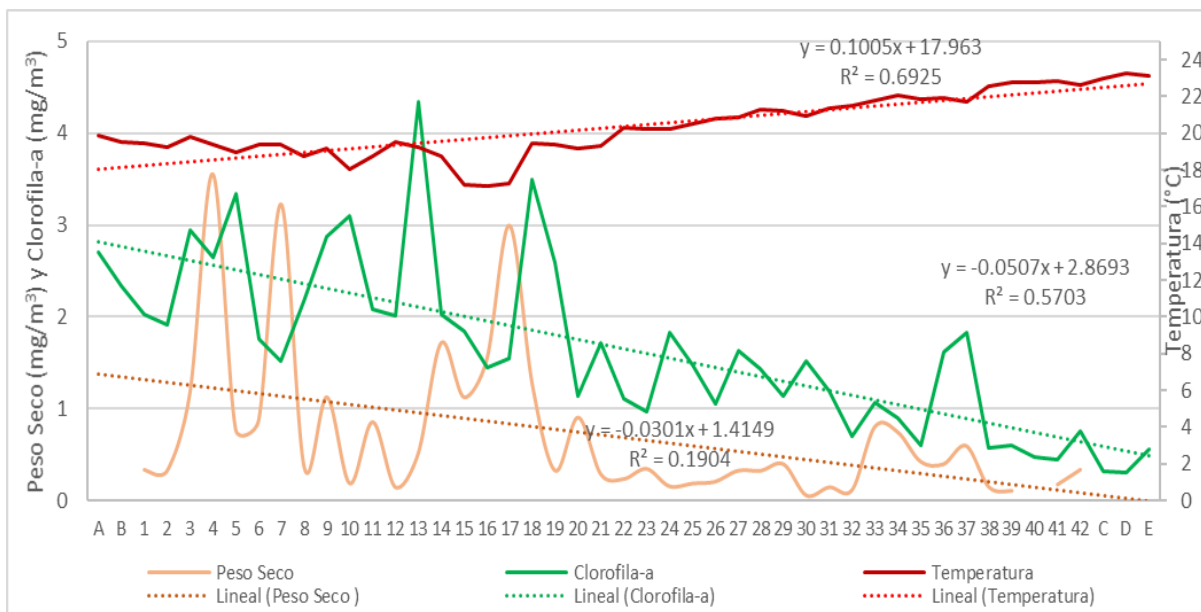


Fig. 5.9 Peso seco de zooplancton (mg m⁻³) determinado en el periodo 28 de marzo a 9 de abril de 1978. Promedio de temperatura (°C) y promedio de Clorofila-a (mg m⁻³) por estación de todos los periodos del 15 marzo al 15 abril de los años 2002 - 2022.

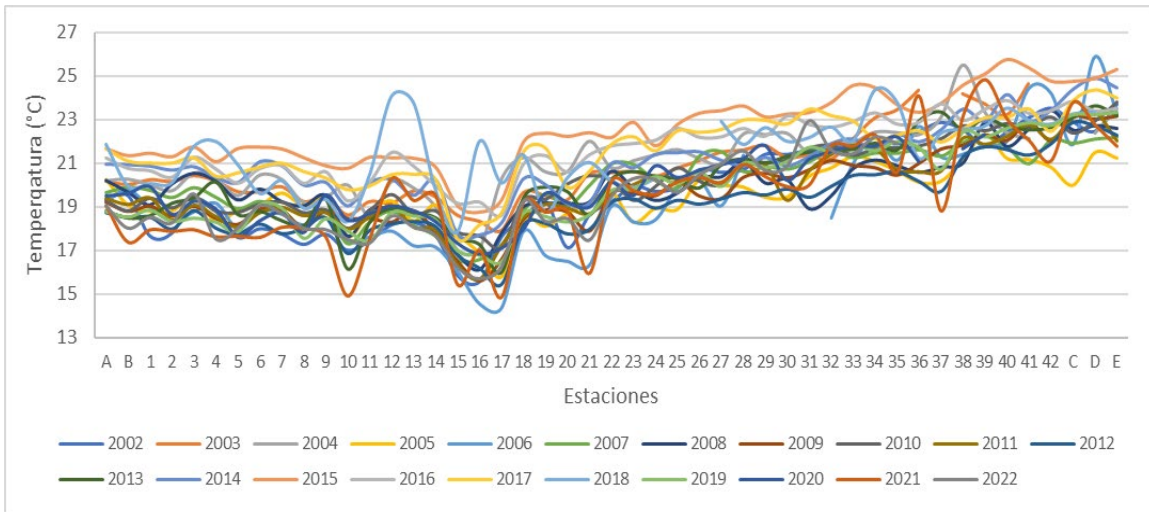


Fig. 5.10 Promedio de temperatura (°C) superficial, por estación en el periodo del 15 de marzo al 15 de abril de cada año.

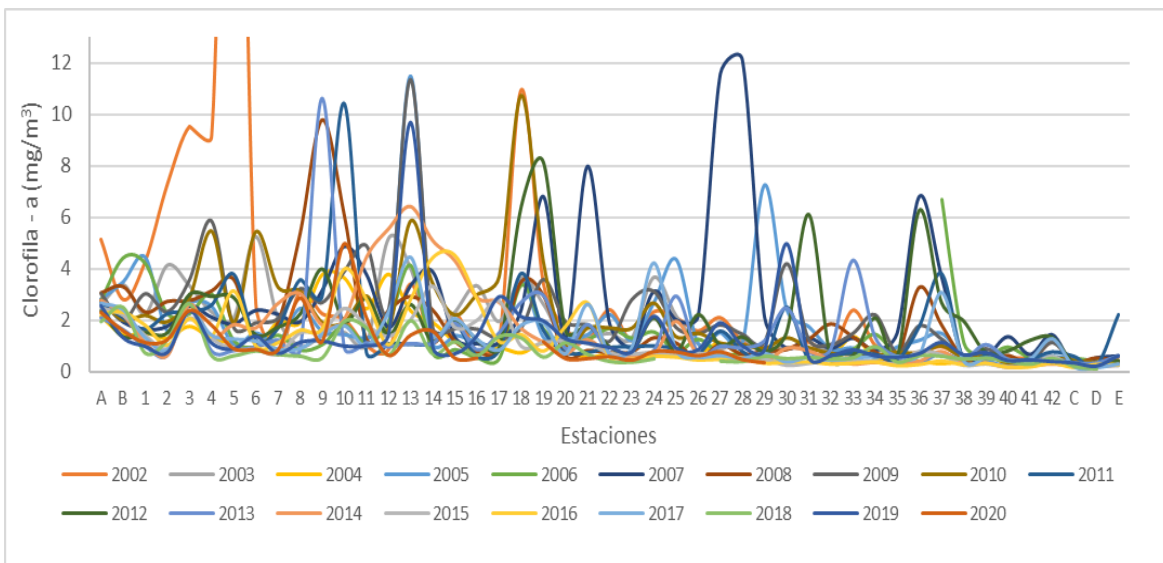


Fig. 5.11 Promedio de clorofila - a (mg m^{-3}) superficial, por estación en el periodo del 15 de marzo al 15 de abril de cada año.

En tanto que en las figuras 5.12 y 5.13 se muestra la distribución de la temperatura y clorofila en diagramas de caja para el periodo de 15 de marzo al 15 de abril de cada año observándose, que la distribución de temperaturas en las estaciones del golfo tiende a aumentar conforme pasa el tiempo, teniendo un máximo en el 2015 año previo a *El Niño* fuerte y presenta pocos valores atípicos. En tanto que para el caso de la clorofila-a se nota

una disminución de la concentración conforme pasa el tiempo, teniendo el mínimo en el año 2016; existiendo una mayor cantidad de valores atípicos en los primeros años.

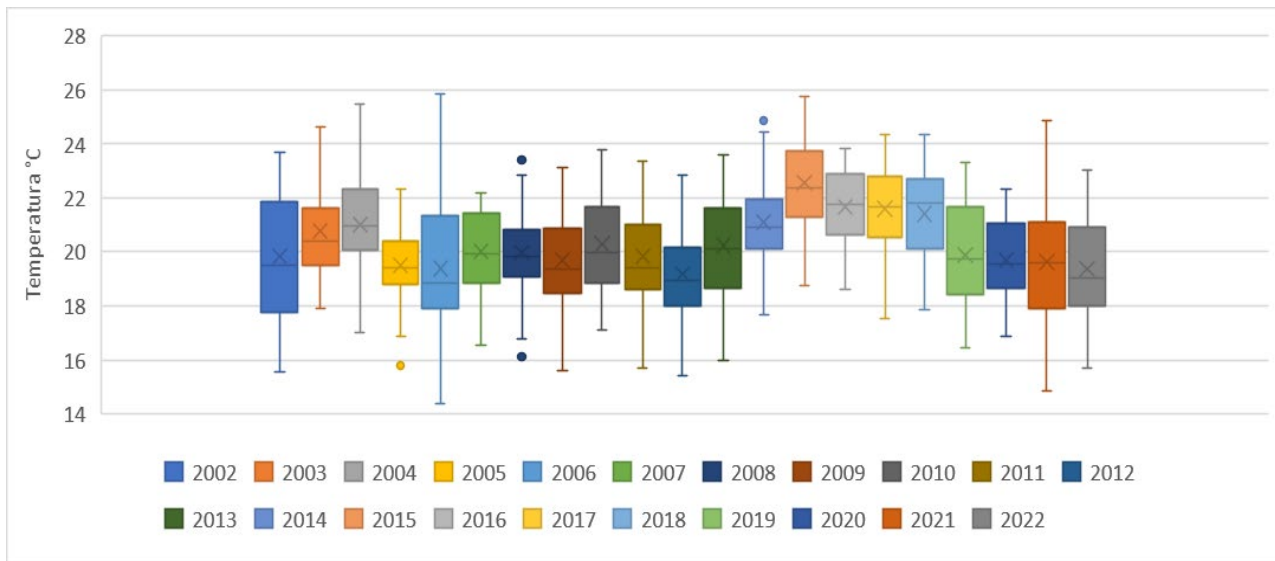


Fig. 5.12 Diagrama de caja de la distribución de la Temperatura (°C) superficial, para todas las estaciones en el periodo del 15 de marzo al 15 de abril de cada año.

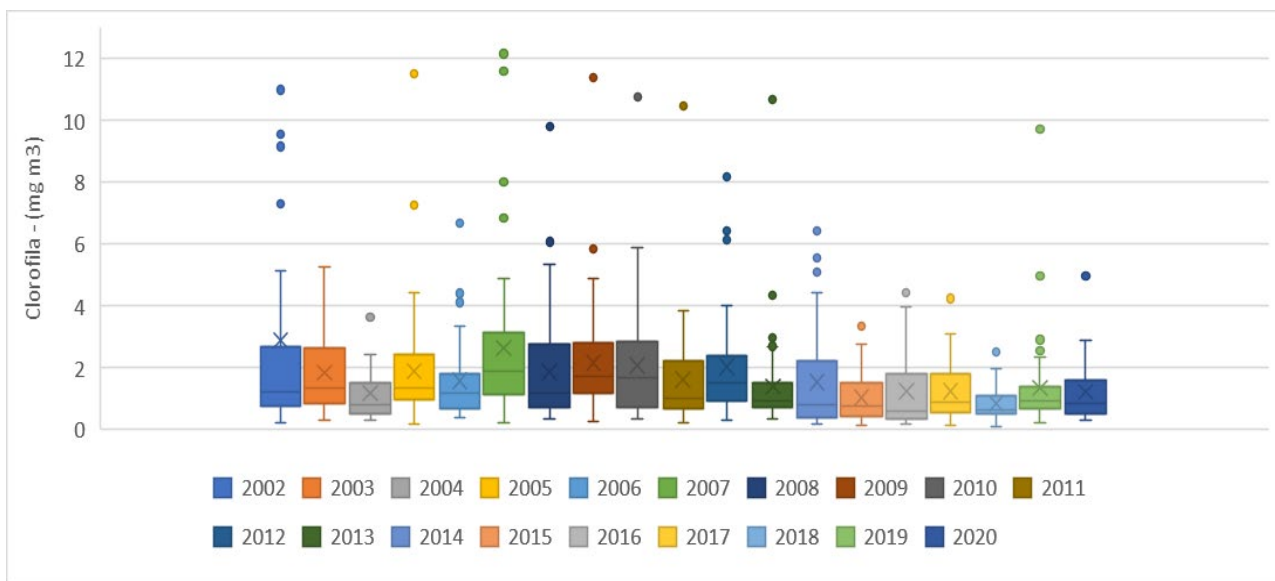


Fig. 5.13 Diagrama de caja de la distribución de clorofila-a (mg m⁻³) superficial, para todas las estaciones en el periodo del 15 de marzo al 15 de abril de cada año.

El resultado del procesamiento de las distribuciones espaciales obtenidas de los datos del satélite se muestra en el ANEXO V. Del promedio de temperatura superficial (Fig. 5A.1), se observa un gradiente de temperatura que va de máximos en el sur a mínimos en el norte y que las menores temperatura promedio de todo el periodo 2002-2022, se encuentran en la región entre las grandes islas. En tanto que el promedio de clorofila-a superficial (Fig. 5A.1) presenta un comportamiento inverso, donde los mínimos se localizan en la entrada al golfo y los máximos al norte notándose dos franjas de mayor concentración, la primera en la costa de la península que comienza en la estación 27 al norte de la Isla Carmen, con un máximo en la parte central norte en las estaciones 3 y A, en tanto que la segunda con mayores concentraciones, ubicada a lo largo de la costa continental que inicia en la estación 37 a la altura de la isla San José, destacando la zona norte de la isla Tiburón (estación 13).

Para el periodo del 15 marzo al 15 abril, de todos los años del 2002 al 2022 (Fig. 5A.2), en el promedio de temperatura se nota un aumento de la temperatura de la entrada al golfo hasta el sur de las grandes islas y en medio de ellas se encuentra una zona de bajas temperaturas para continuar hacia el norte aumentando. Cabe hacer notar la importante diferencia de temperaturas entre esta figura y la anterior. En cuanto a la clorofila-a superficial (Fig. 5A.2), se observa un importante aumento de la concentración que presenta dos franjas, una a cada lado de la costa del golfo encontrándose la que tiene mayor extensión en la parte de la costa continental, aumentando de sur a norte hasta llegar a isla Tiburón y en el centro del norte del golfo (estación 5).

Al observar el promedio de temperatura para el periodo del 15 de marzo al 15 de abril del año 2003 (Fig. 5A.3), se nota que la extensión que cubren las máximas temperaturas es menor, en tanto que las temperaturas menores abarcan una mayor extensión en la parte central y el sur de las grandes islas, en tanto que en la figura 5A.3B, se observa que la clorofila-a superficial muestra una franja de mayor concentración desde la estación 30 hacia el norte, con máximos arriba de las grandes islas, aunque también se localiza un máximo de concentración en la estación 16 al sur de la isla San Lorenzo.

Para el mismo periodo del 15 de marzo al 15 de abril, pero del año 20015 (año de inicio de *El Niño* fuerte (Fig. 5A.4), el promedio de temperatura y clorofila-a superficial, se observa además de un incremento de la temperatura en toda el área de estudio, un avance

en la extensión de las temperaturas mayores que ahora llegan hasta la estación 21, con una superficie de agua cálida hasta el sur de isla Tiburón, que mantiene temperaturas bajas en el medio de las grandes islas. Se observa la existencia de una fuerte disminución en la concentración de clorofila-a con respecto al 2003, y una disminución en la extensión de esta; concentrándose en el medio de las grandes islas y al norte del golfo.

En el periodo del 15 de marzo al 15 de abril del 2016 (año de continuación de *El Niño*, (Fig. 5A.5), el promedio de temperatura muestra un descenso, aunque las temperaturas más altas se observan del lado de la costa continental hasta la estación 13 por arriba de Isla Tiburón, mientras que las temperaturas más bajas se siguen presentando en medio de las grandes Islas. La clorofila superficial, tiene las mayores concentraciones del lado de la costa de la península, en los alrededores del sur de la Isla Ángel de la Guarda, presentándose también una concentración alta en la estación 5 y del lado de la costa continental.

CAPITULO VI

DISCUSIÓN

La distribución de la temperatura, salinidad, densidad relativa o σ_t , oxígeno disuelto y fósforo inorgánico reproducen las características generales de la circulación en el Golfo de California. Las masas de agua, sus características y ubicación coinciden con lo reportado por otros autores (Álvarez-Borrego y Schwartzlose, 1979; Álvarez-Sánchez *et al.*, 1978; Bray, 1988a; Bray, 1988b; Torres Orozco, 1993). Cabe mencionar que Jiménez-Illescas (1996) muestra, por primera vez, la entrada del agua de la Corriente de California en el golfo a partir de imágenes de satélite, y que las imágenes de este trabajo coinciden con lo reportado por ese autor. En el análisis de masa de agua de este estudio, diagrama T-S, se puede identificar la presencia del agua de la Corriente de California.

La distribución de oxígeno disuelto y fósforo inorgánico reproducen en términos generales los resultados de Warsh *et al.* (1973). Una condición interesante es que el diagrama temperatura – oxígeno disuelto muestra una distribución diferente de lo que se esperaría, pues a menor temperatura se espera una mayor cantidad de oxígeno disuelto, en este caso se observa que a mayor temperatura se tiene mayor concentración de oxígeno disuelto, esto puede deberse a que la mayoría de los datos de oxígeno disuelto se tomaron cerca de la superficie del mar donde la temperatura es mayor, por otro lado el efecto de la mezcla por el viento y el oleaje puede contribuir a una mayor cantidad de oxígeno. Este resultado puede ser importante en el marco de las posibles consecuencias del calentamiento global en la disminución del oxígeno disuelto en el interior del océano y una expansión en el área y el volumen de las zonas de mínimo oxígeno (Song *et al.*, 2019), lo que puede conducir a cambios significativos en la biogeoquímica del golfo en la capa de mezcla y en consecuencia en los ciclos y en la distribución y abundancia de organismos del zooplancton (Stramma *et al.*, 2008). Por otro lado, Salas de León *et al.* (2003) muestran que el efecto de las mareas puede ser importante como un mecanismo de mezcla vertical, lo que disminuiría la temperatura superficial en torno a las islas, este proceso es independiente del calentamiento global que se viene observando.

El fósforo se encuentra en el agua de mar casi en su totalidad como fósforo inorgánico, en iones ortofosfato ($PO_4H_2^-$ y $PO_4H_2^{2-}$), la concentración de este nutriente es mayor a mayor profundidad donde se distribuye naturalmente entre cero y $20 \mu\text{g L}^{-1}$, en aguas profundas puede llegar a $40 \mu\text{g L}^{-1}$ debido a la producción de nutrientes por descomposición bacteriana de la materia orgánica.

Las concentraciones relativas de nitratos y fósforo en el océano permanecen constantes, la razón N:P es normalmente 7:1 en peso y 15:1 en iones, esta estrecha relación indica que los iones de estos nutrientes son absorbidos por el fitoplancton y el zooplancton. En el caso del fósforo una mayor cantidad de fósforo por lo general resulta en una mayor cantidad de fitoplancton; por lo que, aunque el fósforo es un constituyente menor, es de gran importancia para el plancton.

La distribución de los giros y el flujo este-oeste del alto golfo reportados por Salas de León *et al.* (2003) y Thunell *et al.* (1996) explican adecuadamente la distribución de la biomasa del zooplancton. Es interesante hacer notar que el archipiélago influye favorablemente en la concentración de clorofila-a superficial y en la abundancia de la biomasa y en el número de organismos, pero no afecta la diversidad, este último resultado es uno de los esperados debido al efecto JEBAR, mediante el cual un proceso barotrópico como es el caso de las corrientes por marea en el golfo, se traduce en un proceso baroclinico al chocar las corrientes barotrópicas inducidas por las mareas, con las islas del archipiélago, estas corrientes promueven la productividad biológica por el flujo ascendente de agua que lleva nutrientes a la zona eufórica (Inda-Díaz *et al.* 2014).

Gilliy *et al.* (2022) mencionan que el Golfo de California ha sido impactado por una serie de eventos *El Niño* (1997-1998, 2009-2010, 2015-2016, este último también se muestra en este trabajo por las imágenes satelitales correspondientes, caracterizados por un aumento de la temperatura de la capa subsuperficial lo que lleva a una disminución de la productividad, lo que en este trabajo se presenta por medio de la disminución de la concentración de clorofila-a obtenida por imágenes satelitales de diferentes años. García-Fernández *et al.* (2023) estudian la respuesta interanual de la abundancia de la comunidad de eufáusidos durante el período de calentamiento anómalo (2014-2016) en el Golfo de California y observan que la abundancia total fue reducida durante 2013, que las especies tropicales aumentaron su abundancia relativa durante *El Niño* 2015-2016, y que la

abundancia de especies de eufáusidos en el golfo se recuperó en al menos tres años, estos resultados implican que durante eventos de *El Niño* las especies tropicales se ven favorecidas. Durante el muestreo de este estudio no se presentaron condiciones de temperatura alta y la distribución y abundancia estuvo básicamente influenciada por las corrientes y el archipiélago.

La abundancia de la biomasa de zooplancton responde al patrón de corrientes ciclónico, anticiclónico y a los flujos generados por conservación de vorticidad en el Golfo de California (Salas de León *et al.*, 1998). En un giro ciclónico las mayores abundancias de fitoplancton se encuentran en la periferia del giro, pero las mayores abundancias de zooplancton se ubican en la parte central (Rocha-Díaz *et al.* 2022; Rocha-Díaz *et al.*, 2021; Contreras-Catala *et al.* 2015; Apango-Figueroa *et al.* 2015; Salas de León *et al.*, 2004; Duran-Campos *et al.* 2019; Mann y Lazier, 1998), en un giro anticiclónico las mayores abundancias de fitoplancton se presentan en la parte central y el zooplancton en la periferia (Salas de León *et al.*, 2004). Lo anterior se debe a que el fitoplancton responde a un balance entre las corrientes, la turbulencia, los nutrientes, y la fuerza de Coriolis, en tanto que el zooplancton que depende menos de los nutrientes, es gobernado básicamente por las corrientes, la turbulencia, y la distribución del fitoplancton en el caso de los herbívoros y omnívoros, del zooplancton herbívoro en el caso de los carnívoros y la fuerza de Coriolis en todos los organismos del zooplancton, pero estos organismos tienen capacidades de natación mayores que las del fitoplancton, por lo que pueden oponer cierta resistencia a los flujos geostroáficos inducidos por los giros, sin embargo presentan una distribución radial en la mayoría de los giros (Rocha-Díaz *et al.*, 2021; Duran Campos *et al.* 2015). Por último, es importante hacer notar que los resultados de la distribución de la biomasa en peso seco de los organismos del zooplancton siguen las estructuras físicas, especialmente las corrientes.

Garces-Rodríguez *et al.* (2023) de un estudio de distribución de larvas de peces en la entrada del Golfo de California en septiembre de 2016, encuentran que el transporte de partículas inertes y organismos de zooplancton a mesoescala a lo largo del eje transversal en la entrada del golfo es débil. Esto coincide con lo reportado por Quiroz-Martínez *et al.* (2023) quienes de un estudio de la distribución latitudinal de organismos del zooplancton observan que la frontera sur del golfo, la conexión con el Océano Pacífico es una frontera “suave”. En este estudio de la distribución horizontal de la diversidad [Shanon $H'(ln)$],

equidad [Pielou (J')], número total de especies y número total de individuos ($\times 10^4$), al igual que con lo reportado por Garces-Rodríguez *et al.* (2023) y Quiroz-Martínez *et al.* (2023), no se observan diferencias significativas que muestren el efecto de la frontera del golfo con el Océano Pacífico.

En cuanto a la distribución y abundancia en general del zooplancton Jeronimo (2011) reporta para el Golfo de California en marzo del año 2005 y marzo del 2006, como grupos dominantes a los Copépoda, Chaetognata y Euphasiacea que coincide con lo observado en marzo-abril de 1978, aunque en comparación, las proporciones observadas en 2005 disminuyen fuertemente y son similares en 2006.

El promedio de concentración de clorofila-a para todo el periodo 2002-2022 y para el periodo marzo-abril de cada año, derivado de las imágenes de satélite, muestra una tendencia a la baja, y aunque Escalante et al (2013) mencionan que la señal anual es la componente mayor en la variación de la temperatura superficial del mar, la clorofila y la productividad primaria, para el Golfo de California principalmente en las regiones centro y boca del mismo; esta señal no se alcanza a percibir mediante los análisis realizados para este trabajo a las imágenes satelitales empleadas y que pudiera explicar la baja observada.

El determinar si existe realmente una tendencia a la baja en la concentración de clorofila-a en el Golfo de California y su posible relación con el calentamiento global, pudieran ayudar a explicar en última instancia, fenómenos como los que autores como Gilly et al (2022) mencionan sobre que las “tendencias climáticas probablemente han alterado las redes tróficas en todo el Golfo de California”

.....

CAPITULO VII

CONCLUSIONES

Los resultados encontrados en este estudio se obtuvieron con datos de una campaña oceanográfica realizada el 28 de marzo al 9 de abril de 1978; sin embargo, hasta donde se sabe, no se ha efectuado otra campaña oceanográfica en el Golfo de California que cubra todo el golfo; además de que son escasos los estudios en el que se empleen imágenes satelitales que abarque todo el Golfo de California por un periodo de más de cinco años. La mayoría de las campañas realizadas se enfocan en regiones específicas de corto alcance territorial. Por lo que, esta campaña oceanográfica de 1978 tiene una importancia especial para estudiar el golfo en su conjunto. No obstante, las limitaciones de equipo, los datos obtenidos fueron de alta calidad y para su época representaron un avance significativo en el estudio del Golfo de California.

La biomasa en peso seco de los organismos del zooplancton sigue las estructuras físicas, especialmente las corrientes.

La abundancia de la biomasa de zooplancton responde al patrón de corrientes ciclónico, anticiclónico y a los flujos generados por conservación de vorticidad para el Golfo de California.

En los giros ciclónicos las mayores abundancias de zooplancton se encuentran en el centro de los giros y en los giros anticiclónicos en la periferia.

El archipiélago influye favorablemente en la abundancia de la biomasa y en el número de organismos, pero no afecta la diversidad. El valor de la riqueza de las especies fue de 53.

Se encontró que en el periodo 2002-2022 en el Golfo de California hubo aumento en la temperatura y una disminución en la concentración de la clorofila-a. Por su importancia se torna necesario verificar si efectivamente está ocurriendo este fenómeno y de ser así, cuantificar sus alcances y magnitud.

Por los datos de los sensores remotos, se encontró que en el periodo 2002-2022 en el Golfo de California hubo un aumento en la temperatura y una disminución en la concentración de la clorofila-a; debido a su importancia, se torna necesario verificar si

efectivamente están ocurriendo estos fenómenos y en particular para la clorofila-a, determinar si esta disminución es parte de un ciclo mayor aún no determinado, o si es un evento único en el tiempo; y de ser así, cuantificar sus alcances y magnitud, por las posibles consecuencias que esto conllevaría para el Golfo de California. Pero independientemente de esto, el uso de esta tecnología puede ser de gran utilidad para la reconstrucción de condiciones ambientales que contribuirían en el caso del zooplancton a comprender mejor los patrones de distribución y estructuras de este en grandes extensiones territoriales, así como en el transcurso del tiempo.

REFERENCIAS

- Álvarez-Borrego, S. y R. Schwartzlose (1979). Water masses of the Gulf of California. *Ciencias Marinas*, 6, 43-63.
- Álvarez-Sánchez, L.G., M.R. Stevenson y B. Wyatt (1978). Circulación y masas de agua en la región de la boca del Golfo de California en la primavera de 1970. *Ciencias Marinas*, 5, 57-69.
- Alvariño, A. (1969) Zoogeografía del Mar de Cortés: Quetognatos, Sifonóforos y Medusas. *Anales del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México* 40, Serie Ciencias del Mar y Limnología, (1):11-54.
- Alvariño, A. (1963) Quetognatos epiplantónicos del Mar de Cortés. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural*, 24:97-203.
- Anónimo (1982) Chemical methods for use in marine environmental monitoring. Reporte técnico 12, IOC-UNESCO, Paris, 56 p.
- Apango-Figueroa E, Sánchez-Velasco L, Lavín MF, Godínez VM, Barton ED (2015) Larval fish habitats in a mesoscale dipole eddy in the gulf of California. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, Vol. 103, P. 1-12, <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2015.05.005>.
- Argote, M.L., A. Amador, M.F. Lavín, J.R. Hunter (1995). Tidal dissipation and stratification in the Gulf of California. *Journal of Geophysical Research* 100, 16103-16118.
- Avalos-García, C., L. Sánchez-Velasco, B. Bernardo (2003). Larval fish assemblages in the Gulf of California and their relation to hydrographic variability (Autumn 1997-Summer 1998). *Bulletin of Marine Science*, 72(1), 63-76.

- Badan-Dangon, A., C.J. Koblinsky, T. Baumgartner (1985). Spring and summer in the Gulf of California: Observations in the Gulf of California. *Oceanologica Acta*, 8, 13-22.
- Bakun, A. (1996). *Patterns in the ocean. Ocean processes and marine population dynamics*. California Sea Grant and CIBN, 350 p.
- Beltrán-Castro JR, Hernández-Trujillo S, Gómez-Gutiérrez J, Trasviña-Castro A, González-Rodríguez E, Aburto-Oropeza O (2020) Copepod species assemblage and carbon biomass during two anomalous warm periods of distinct origin during 2014–2015 in the southern Gulf of California. *Continental Shelf Research*, Vol 207, <https://doi.org/10.1016/j.csr.2020.104215>.
- Bray N.A. (1988a). Thermoaline circulation in the Gulf of California. *Journal of Physical Oceanography*, 93, 4993-5020.
- Bray N.A. (1988b). Water mass formation in the Gulf of California. *Journal of Geophysical Research*, 93, 9223-9240.
- Carbajal, N. (1993). *Modelling of the circulation in the Gulf of California*. Tesis de Doctorado, Universidad de Hamburgo, Alemania, 186 p.
- Contreras-Catala F, Sánchez-Velasco L, Beier E, Godínez VM (2015). Effects of a mesoscale eddy on the distribution of mesopelagic fish larvae in the Gulf of California. *Revista de biología marina y oceanografía*, 50(3), 575-582. <https://dx.doi.org/10.4067/S0718-19572015000400014>
- Chávez-Sánchez T, Piñón-Gimate A, Casas-Valdez M (2022) Normal, The Blob, and El Niño conditions: Effects on macroalgal blooms in a subtropical zone of the Gulf of California. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, Vol 268, <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2022.107787>.

- Clark, K.R., R.N. Gorley (2006). *PRIMER v6: User Manual/Tutorial*, PRIMER-E Ltd. London. 190 p.
- Coria-Monter, E., Salas de León, D.A., Monreal-Gómez, M.A. and Durán-Campos, E., 2019. Internal waves in the Bay of La Paz, southern Gulf of California, Mexico. *Vie et Milieu-Life and Environment*, 69(2-3), pp.115-122.
- Currie, W., J.C. Roff (2006). Plankton are not passive tracers: Plankton in a turbulent environment. *Journal of Geophysical Research*, 111, C05S07, doi:10.1029/2005JC002967.
- Durán-Campos E, Monreal-Gómez MA, Salas de León DA, Coria-Monter E (2019) Zooplankton functional groups in a dipole eddy in a coastal region of the southern Gulf of California. *Regional Studies in Marine Science*, Vol 28, <https://doi.org/10.1016/j.rsma.2019.100588>.
- Duran-Campos E, Salas-de-León DA, Monreal-Gómez MA, Aldeco-Ramírez J, Coria-Monter E (2015) Differential zooplankton aggregation due to relative vorticity in a semi-enclosed bay. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, Vol 164, 10-18. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2015.06.030>.
- Durán-Campos et al. (2022). Durán-Campos E, Coria-Monter E, Monreal-Gómez M, Salas-De-León D. Impact of "the Blob" 2014 and 2019 in the sea surface temperature and chlorophyll-a levels of the Gulf of California: a satellite-based study. *Lat. Am. J. Aquat. Res.* 2022;50(3): 479-491. Available from: doi:10.3856/vol50-issue3-fulltext-2910 [Accessed 30 Aug. 2023].
- Escalante, F., 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.

Esquivel-Herrera, A., G.M. Esqueda-Escárcega, S. Hernández-Trujillo (2000). Variación de los volúmenes zooplanctónicos en el centro de actividad biológica del Golfo de California. En: *BAC Centros de Actividad Biológica del Pacífico mexicano*, D. Lluch-Belda, J. Elourduy-Garay, S.E. Lluch-Cota y G. Ponce-Díaz Ed., CIB, CICIMAR y CONACYT, La Paz, BCS, 265-275.

Esquivel-Herrera, A. (2000). Comunidad de sifonóforos (Cnidaria) en el centro de actividad biológica del Golfo de California. En: *BAC Centros de Actividad Biológica del Pacífico mexicano*, D. Lluch-Belda, J. Elourduy-Garay, S.E. Lluch-Cota y G. Ponce-Díaz Ed., CIB, CICIMAR y CONACYT, La Paz, BCS, 276-300.

Farfan C., S. Alvarez-Borrego (1992). Zooplankton biomass of the northernmost Gulf of California. *Ciencias Marinas*, 18, 17-36.

Filloux, J.H. (1973). Tidal patterns and energy balance in the Gulf of California. *Nature*, 243, 217-221.

Fofonoff NP, Millard Jr RC (1983). *Algorithms for computation of fundamental properties of seawater*. UNESCO Technical Paper Marine Sciences, 44: 53 pp.

Fu, L.L., B. Holt (1984). Internal waves in the Gulf of California: Observations from spaceborne radar. *Journal of Geophysical Research*, 89, 2053-2060.

García-Fernández F, Gómez-Gutiérrez J, De Silva-Dávila R, Hakspiel-Segura C, Ambriz-Arreola I, Martínez-López A, Sánchez-Uvera AR, Hernández-Rivas ME, Robinson CJ (2023) Interannual response of euphausiid community abundance during the anomalous warming period (2014–2016) in the Gulf of California. *Progress in Oceanography*, Vol. 212, <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2023.102994>.

Garcés-Rodríguez Y., Sánchez-Velasco L., Parés-Sierra A., Jiménez-Rosenberg S.P.A., Tenorio-Fernández L., Montes-Aréchiga J., Godínez V.M., (2023) Distribution and

transport of Fish larvae at the entrance of the Gulf of California (September, 2016). *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, Volume 193, <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2022.103957>.

García-Fernández F, Gómez-Gutiérrez J, De Silva-Dávila R, Hakspiel-Segura C, Ambriz-Arreola I, Martínez-López A., Sánchez-Uvera AR, Hernández-Rivas ME, Robinson CJ (2023) Interannual response of euphausiid community abundance during the anomalous warming period (2014–2016) in the Gulf of California. *Progress in Oceanography*, Vol. 212, <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2023.102994>.

Gaxiola-Castro, G., S. Alvarez-Borrego, M.F. Lavín, S. Najera-Martinez (1999). Spatial variability of the photosynthetic parameters and biomass of the Gulf of California phytoplankton. *Journal of Plankton Research*, 21, 231-245.

Genin, A. (2004). Bio-physical coupling in the formation of zooplankton and fish aggregations over abrupt topographies, *Journal of Marine Systems*, 50, 3-20.

Gilbert, J.Y., Allen, W.E. 1943. The phytoplankton of the Gulf of California obtained by the E.W. Scripps in 1939 and 1940. *J. Mar. Res.* 5(2):89-110.

Gilly, W., Markaida, U., Daniel, P., Frawley, T., Robinson, C., Gómez-Gutiérrez, J., Rosenzweig, L. (2022). Long-term hydrographic changes in the Gulf of California and ecological impacts: A crack in the World's Aquarium? *Progress in Oceanography*, 206. doi:10.1016/j.pocean.2022.102857

Green-Ruiz, Y.A., A. Hinojosa-Corona (1997). Study of the spawning area of the northern anchova in the Gulf of California from 1990 to 1994, using satellite images of sea surface temperatures. *Journal of Plankton Research*, 19, 957-968.

Gonzalez-Armas, R., R. Palomares-Garcia, R. De Silva-Dávila (2002). Copepod and macrozooplankton distribution associated to El Bajo Espiritu Santo Seamount. En M.

- Hendrickx (Ed.). *Contributions to the Study of East Pacific Crustaceans*, Vol. 1. Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM, Mazatlán, 183-193.
- Hernández-Trujillo, S. (1989) Los copépodos y quetognatos del Golfo de California en la primavera de 1985. *Investigaciones Marinas CICIMAR*, Vol. 4, Núm. 2, 151-164.
- Hernández-Trujillo, S., A. Esquivel-Herrera (1989). Copepodos and chaetognaths in the Gulf of California, Spring 1985. *Investigaciones Marinas CICIMAR*, 4, 151-164.
- Hidalgo González, R.M., Álvarez Borrego, S. 2001. Chlorophyll profiles and the water column structure in the Gulf of California. *Oceanol. Acta* 24: 19–28.
- Inda-Díaz EA, Sánchez-Velasco L, Lavín MF (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*, Vol. 94, Issue 7, Pages 1517 – 153014. DOI 10.1017/S002531541400023.
- Jerónimo Balcazar, J., 2011. Variación interanual de las larvas de peces pelágicos menores en el Golfo de California, y su relación con el zooplancton y el ambiente durante marzo de 2005 y 2006. Maestría en Manejo de Recursos Marinos Thesis, Instituto Politécnico Nacional. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas., La Paz, B.C.S., México, 80 h. <http://www.repositoriodigital.ipn.mx/handle/123456789/15453>
- Jiménez Illescas AR (1996) *Análisis de procesos barotrópicos y baroclinicos de la Bahía de La Paz B.C.S.* Tesis de Doctorado, Doctorado en Ciencias del Mar (Oceanografía Física) Universidad Nacional Autónoma de México, 1996 Colegio de Ciencias y Humanidades, Unidad académica de los Ciclos Profesional y de Posgrado, México D.F., 1996, 192 p.

- Jimenez-Perez, L.C.; J.R. Lara-Lara (1988). Zooplankton biomass and copepod community structure in the Gulf of California during the 1982-1983 El Niño event. *Rep. CalCOFI*, Vol. 29, 122-128.
- Kendall, V.J. y R.L. Haedrich (2006). Species richness in Atlantic deep-sea fishes assessed in terms of the mid-domain effect and Rapoport's rule. *Deep-Sea Research I*. 53: 506-515.
- Koleff, P. y K.J. Gaston (2001). Latitudinal gradients in diversity: real patterns and random models. *Ecography*. 24:341-351.
- Lavaniegos-Espejel, B.E., J.R. Lara-Lara (1990). Zooplankton of the Gulf of California after the 1982-1983 El Niño event. Biomass distribution and abundance. *Pacific Science*, 44(3):297-310.
- Lavaniegos, B.E. (1996). Vertical distribution of euphausiid life stages in waters adjacent to Baja California. *Fishery Bulletin*, 94, 300-312.
- Lees, D. C., C. Kremen y L. Andriamampianina (1999). A null model for species richness gradients: bounded range overlap of butterflies and other rainforest endemics in Madagascar. *Biological Journal of the Linnean Society*. 67: 529-584.
- Legendre y Legendre (1998) Numerical Ecology. Elsevier Science B.V., Amsterdam, The Netherlands, 853 p.
- Lluch-Cota, S.E., J.P. Arias-Aréchiga (2000). Sobre la importancia de considerar la existencia de centros de actividad biológica para la regionalización del océano: El caso del Golfo de California. En: *BAC Centros de Actividad Biológica del Pacífico mexicano*, D. Lluch-Belda, J. Elourduy-Garay, S.E. Lluch-Cota y G. Ponce-Díaz Ed., CIB, CICIMAR y CONACYT, La Paz, BCS, 255-264.

- Lopez-Cortes, D., Ch. Lechuga-Deveze, J. Bustillos-Guzman (1992). Relationship of mesozooplankton and nanophytoplankton with temperature and salinity in Great Islands zone, Gulf of California. *Indian Journal of Marine Sciences*, 21, 17-20.
- López-Martínez, J., M.O. Nevárez-Martínez, A. Leyva-Contreras, O. Sánchez (2000). Análisis de tres variables oceanográficas en la región de Guaymas, Sonora, México. En: *BAC Centros de Actividad Biológica del Pacífico mexicano*, D. Lluch-Belda, J. Elourduy-Garay, S.E. Lluch-Cota y G. Ponce-Díaz Ed., CIB, CICIMAR y CONACYT, La Paz, BCS, 229-254.
- Martinez, J.A., J.S. Allen (2004). A modeling study of coastal-traped wave propagation in the Gulf of California. Part I: Response to remote forcing. *Journal of Physical Oceanography*, 34, 1313-1331.
- Mann, K.H., J.R.N. Lazier (2006). *Dynamics of marine ecosystems: Biological-physical interactions in the ocean*. Blackwell Scientific Publications, Boston, 512 p.
- 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), np.
- Marinone, S.G. (2000). Tidal currents in the Gulf of California: Intercomparisons among two and three dimensional models with observations. *Ciencias Marinas*, 26, 275-301.
- Marinone, S.G. (1998). Effects of the topography stress on the tide and wind induced residual currents in the Gulf of California. *Journal of Geophysical Research*, 103, 18437-18446.
- Mertz, G., D.G. Wright (1992). Interpretations of the JEBAR term. *Journal of Physical Oceanography*, 22, 301-313.

- 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>.
- Monreal-Gómez, M.A., D.A. Salas-de-León, M.E. Fernández-Barajas (1991). Simulación numérica de la circulación baroclinica en el Golfo de California. *GEOS*, 11, 43.
- Paden, C.A., C.D. Winant, M.R. Abbott (1993). Tidal and atmospheric forcing of the upper ocean in the Gulf of California: 2. Surface heat flux. *Journal of Geophysical Research*, 98, 20091-20103.
- Pineda, J. (1993). Boundary effects on the vertical ranges of deep-sea benthic species. *Deep-Sea Research Part I* 40, 2179-2192.
- Pineda, J. y H Caswell (1998). Bathymetric species-diversity patterns and boundary constraints on vertical range distributions. *Deep-Sea Research Part II* 45, 83-101.
- Quiroz-Martínez B., D.A. Salas-de-León, A. Gil-Zurita, M.A. Monreal-Gómez, E. Coria-Monter, E. Durán-Campos (2023) Latitudinal and archipelago effect on the composition, distribution, and abundance of zooplanktonic organisms in the Gulf of California. *Oceanologia*, 65(2): 371-385. <https://doi.org/10.1016/j.oceano.2022.11.001>.
- Ripa, P., S.G. Marinone (1989). Seasonal variability of Temperature, Salinity, Velocity, Vorticity and Sea level in the central Gulf of California, as inferred from historical data. *Quarterly Journal of the Royal Meteorological Society*, 115, 887-913.
- Rocha-Díaz, F.A., Monreal-Gómez, M.A., Coria-Monter, E., Salas-de-León, D.A., Durán-Campos, E. (2022). Seasonal variability in copepod biomass in a cyclonic eddy in the

Bay of La Paz, southern Gulf of California, Mexico. *Ciencias Marinas*, 48(1).
<https://doi.org/10.7773/cm.y2022.3167>

Rocha-Díaz FA, Monreal-Gómez MA, Coria-Monter E, Salas-de-León DA, Durán-Campos E, Merino-Ibarra M (2021) Copepod abundance distribution in relation to a cyclonic eddy in a coastal environment in the southern Gulf of California. *Continental Shelf Research*, Vol 222, <https://doi.org/10.1016/j.csr.2021.104436>.

Roden, G.L., G.W. Groves (1995). Recent oceanographic investigations in the Gulf of California. *Journal of Marine Research*, 18, 10-35.

Round, F.E. 1967. The phytoplankton of the Gulf of California. Part 1. Its composition, distribution and contribution to the sediments. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 1(1):76-97.

Ruvalcaba-Aroche ED, Sánchez-Velasco L, Beier E, Barton ED, Godínez VM, Gómez-Gutiérrez J, Martínez-Rincón MO (2022) Ommastrephid squid paralarvae potential nursery habitat in the tropical-subtropical convergence off Mexico, *Progress in Oceanography*, Vol. 202, <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2022.102762>.

Salas de León, D.A., M.A. Monreal Gómez, V.K. Contreras Tereza, E. Coria Monter, E. Dyran Campos, R. Monreal Jiménez, M. Romero Robles (2021) Informe Técnico 2021 Proyecto PAPIIT “*Análisis de las interacciones entre aguas continentales y marinas en el Golfo de California bajo el enfoque de la fuente al mar como base para su gestión sustentable*”. PAPIIT – UNAM, Cd Mx, 47 p.

Salas-de-León, D.A., M.A. Díaz Flores, M.A. Monreal-Gómez (2004). Circulation and vorticity in the Southern Gulf of México. En: W. Schroeder (Ed.), *Hans Ertel memorial book*, German Commission on history of Geophysics and Cosmical Physics. 229-243.

- Salas-de-León D.A., N. Carbajal-Pérez, M.A. Monreal-Gómez (2003). Residual circulation and tidal stress in the Gulf of California. *Journal of Geophysical Research*, 108(C10), 15-1 – 15-12.
- Salas-de-León, D.A., M.A. Monreal Gómez, L. Sanvicente Añorve, C. Flores Coto (1998). Long term currents influence on the zooplanktonic organisms distribution in the bay of Campeche, Mex. *Oceanologica Acta*, 21(1):87-93.
- Sanchez-Velasco, L; C. Avalos-Garcia, M. Renteria-Cano, B. Shirasago (2004). Fish larvae abundance and distribution in the central Gulf of California during strong environmental changes (1997-1998 El Nino and 1998-1999 La Nina). *Deep Sea Research Part II, Topical Studies in Oceanography*, Vol. 51, núm. 6-9, pp. 711-722.
- Sanchez-Velasco, L., J.E. Valdez-Holguin, B. Shirasago, M.A. Cisneros-Mata, A. Zarate (2002). Changes in the spawning environment of sardinop caeruleus in the Gulf of California during El Niño 1997-1998. *Estuarine, Coastal and Shelf Sciences*, 54, 207-217.
- Sanchez-Velasco, L., B. Shirasago, M.A. Cisneros-Mata, C. Avalos-Garcia (2000). Spatial distribution of small pelagic fish larvae in the Gulf of California and its relation to the El Niño 1997-1998. *Journal of Plankton Research*, 22, 1611-1681.
- Siordia-Cermeño, P., L. Sánchez-Velasco (2004). Spatial distribution of crustaceans of zooplankton in the Gulf of California (March 1998). En M. Hendrickx (Ed.). *Contribuciones al Estudio de los Crustáceos del Pacífico Este*. Vol. 3 Universidad Nacional Autónoma de México, Mazatlán, 117-125.
- Stevens, G.C. (1992). The elevational gradient in altitudinal range: an extension of Rapoport's latitudinal rule to altitude. *The American Naturalist*. 140: 893-911.

Stramma, L., Johnson, G. C., Sprintall, J., et al., 2008. Expanding Oxygen-Minimum Zones in the Tropical Oceans. *Science*, 320(5876): 655–658. <https://doi.org/10.1126/science.1153847>

Song, H., Wignall, P.B., Song, H. et al. Seawater Temperature and Dissolved Oxygen over the Past 500 Million Years. *J. Earth Sci.*, 30, 236–243 (2019). <https://doi-org.pbidi.unam.mx:2443/10.1007/s12583-018-1002-2>

Souza, A. (1991). *Mixing in the Midriff Island region of the Gulf of California*, Mexico. Magister in Scientia Thesis, University of Wales, Wales, UK, 39 pp.

Thunell, R., C. Pride, P. Ziveri, F. Muller-Karger, C. Sancetta, D. Murray (1996). Plankton response to physical forcing in the Gulf of California. *Journal of Plankton Research*, 18, 2017-2026.

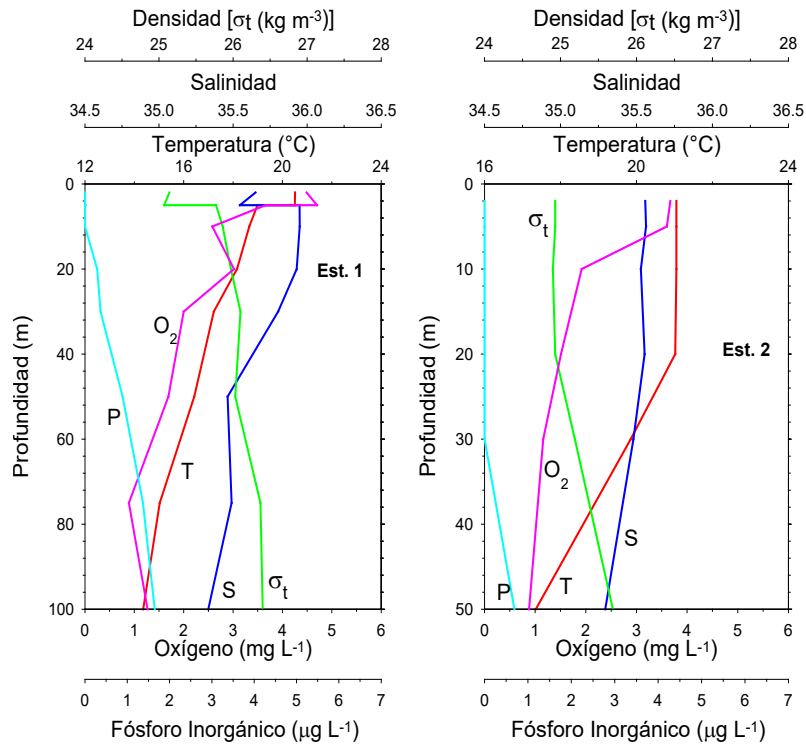
Torres-Orozco, E. (1993). *Análisis volumétrico de las masas de agua del Golfo de California*. Tesis de Maestría, CICESE, Ensenada, Baja California, 80 pp.

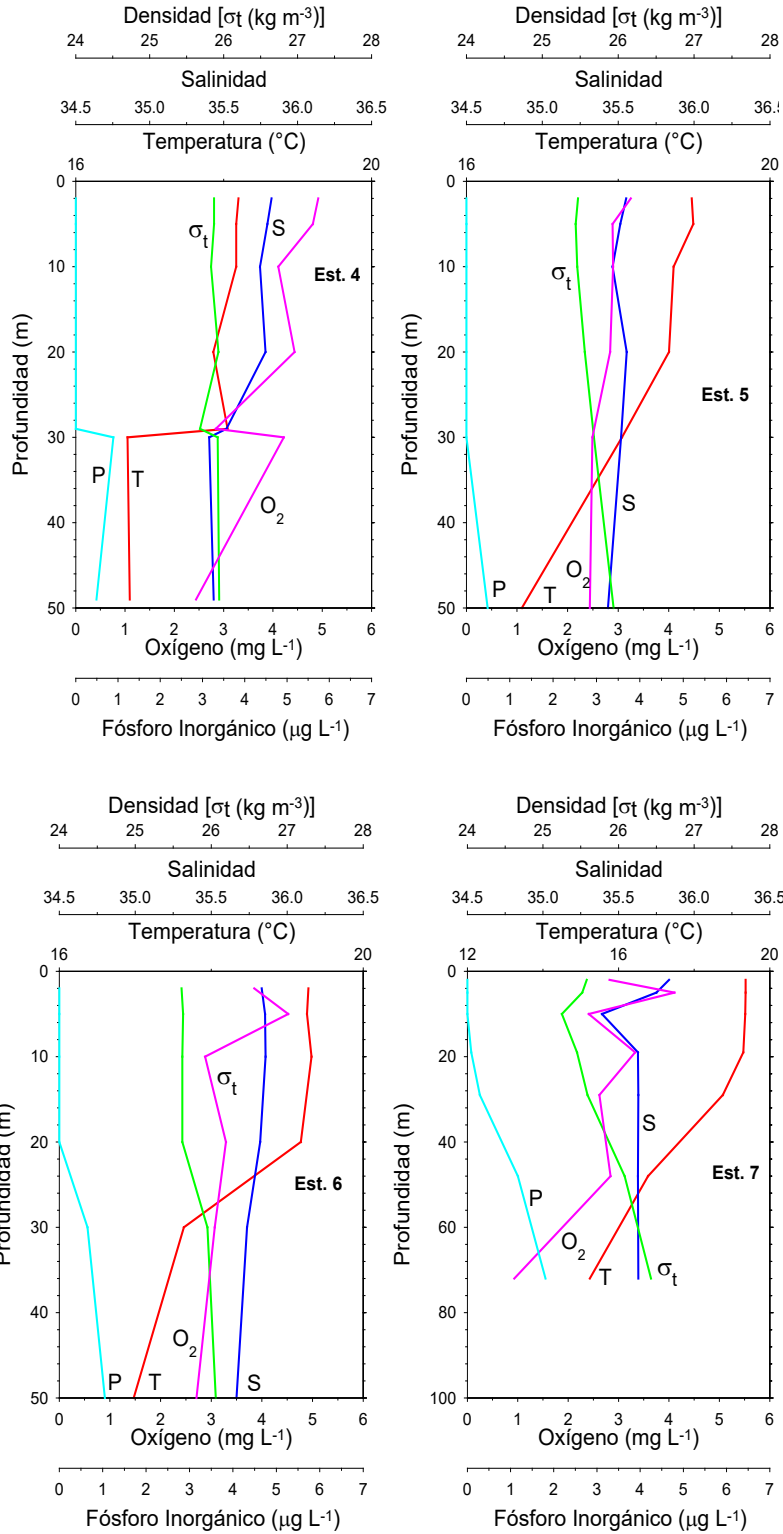
Warsh, C.E., K.L. Warsh y R.C. Staley (1973). Nutrients and water masses at the mouth of the Gulf of California. *Deep-Sea Research*, 20, 561-570.

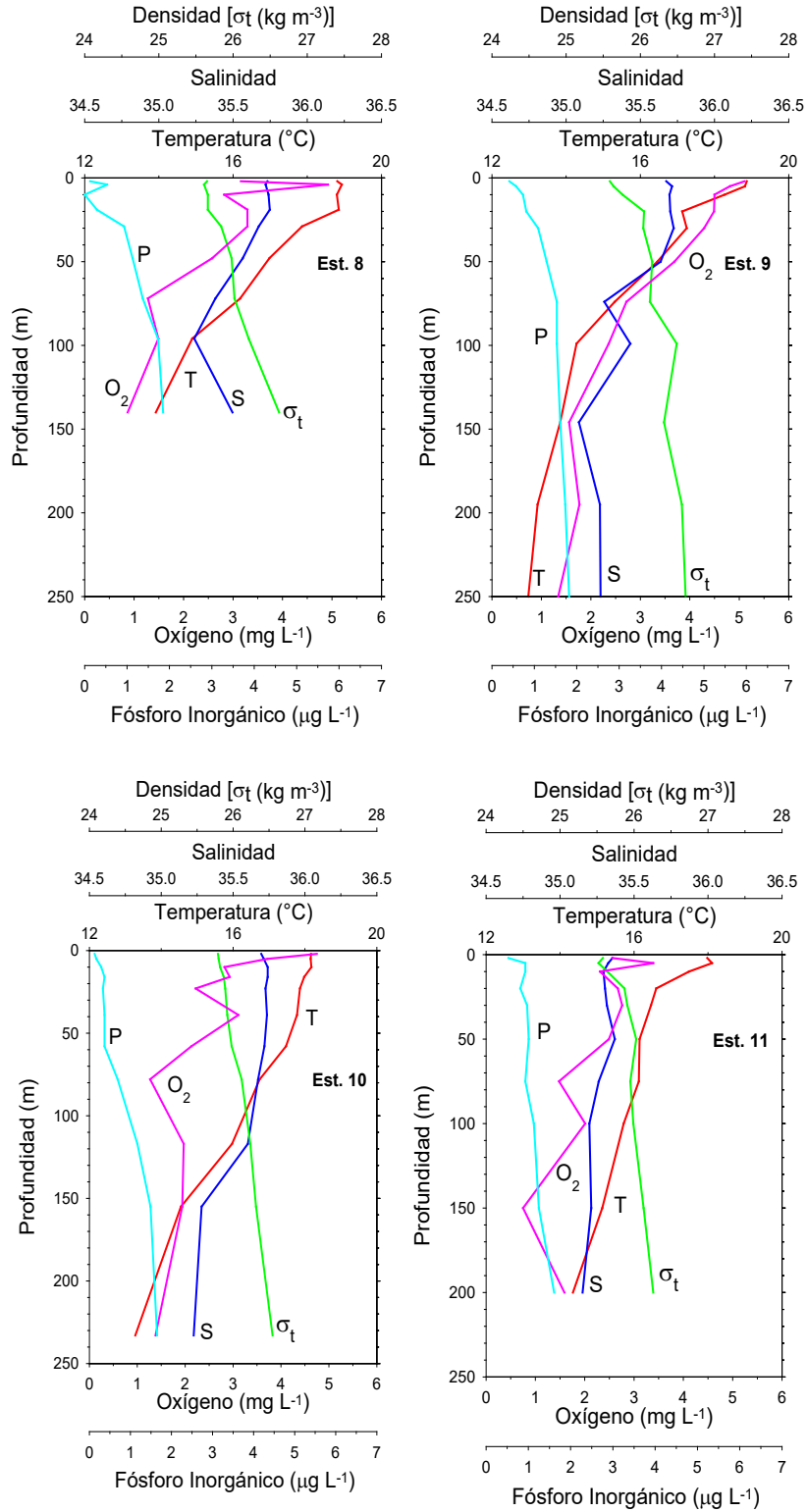
Zapata, F.A., K.J. Gaston y S.L. Chown. 2003. Mid-domain models of species richness gradients: assumptions, methods and evidence. *Journal of Animal Ecology*. 72: 77-690.

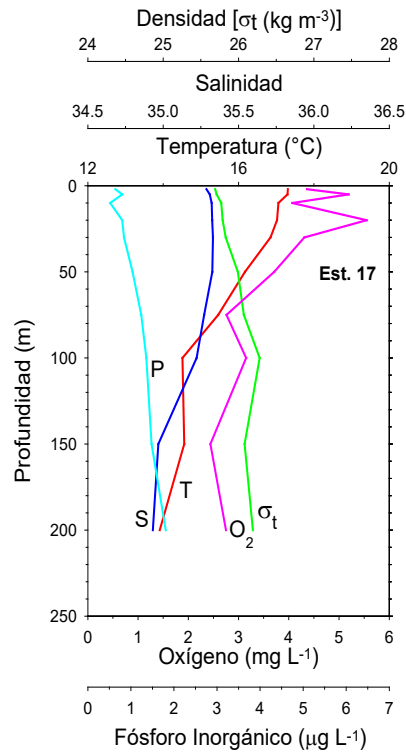
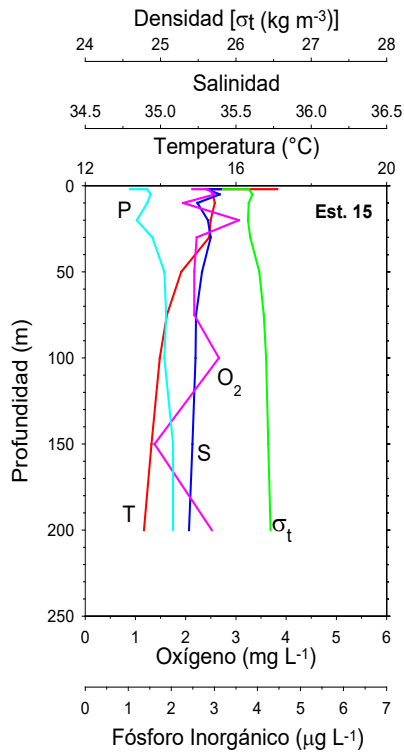
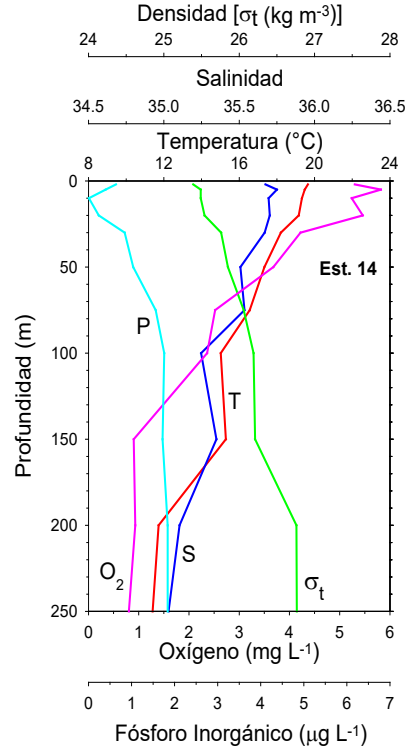
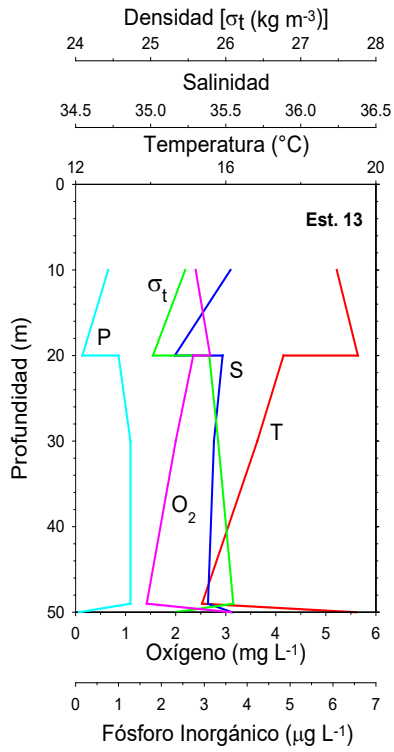
Anexo I

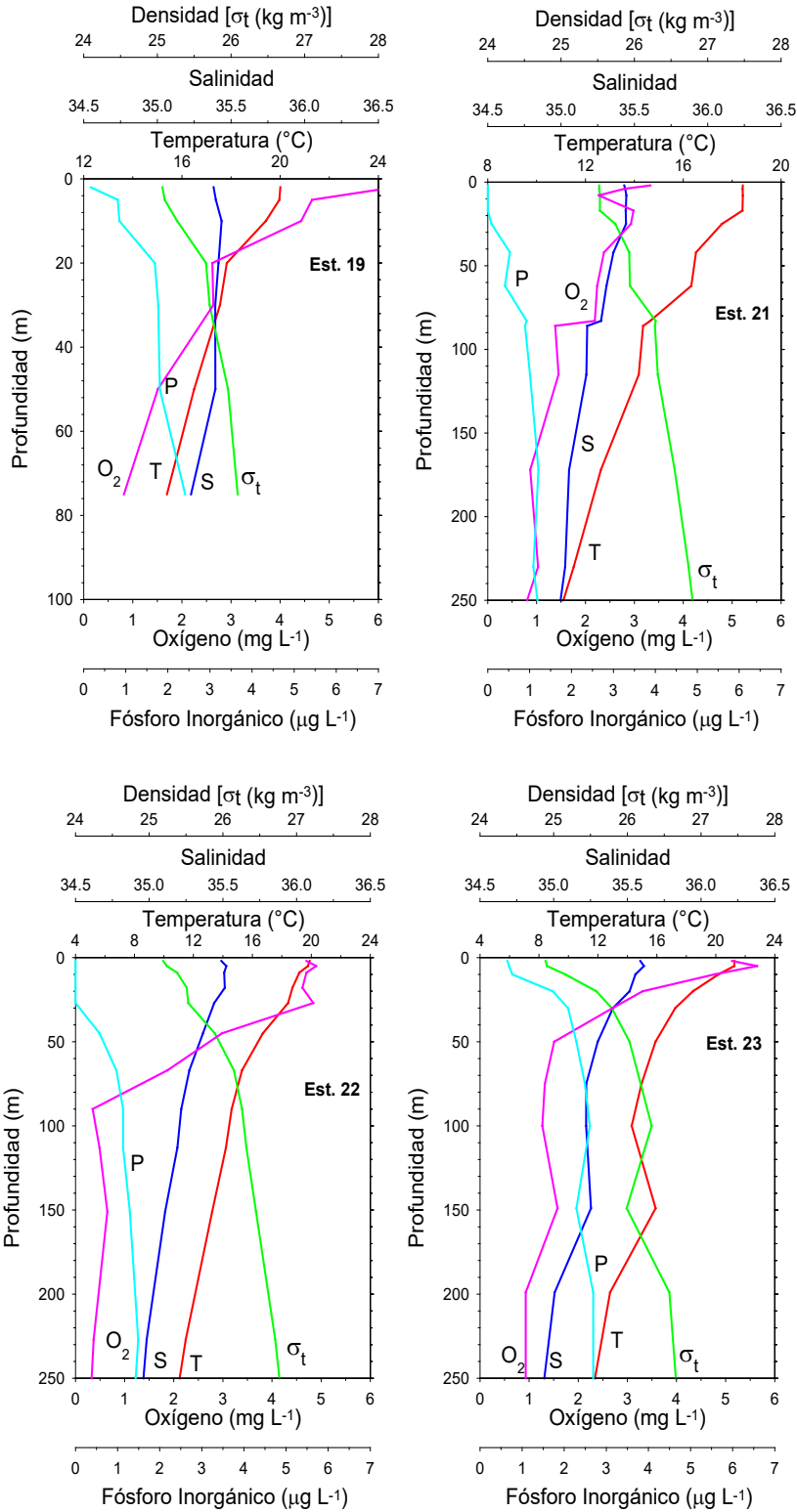
a) Perfiles verticales de temperatura ($^{\circ}\text{C}$), salinidad, densidad relativa o σ_t (kg m^{-3}), oxígeno disuelto (mg L^{-1}) y fósforo inorgánico ($\mu\text{g L}^{-1}$). b) Histograma de distribución de la profundidad a la cual se encuentra la termoclina, c) Diagramas acumulativos de temperatura ($^{\circ}\text{C}$), salinidad, densidad relativa o σ_t (kg m^{-3}), oxígeno disuelto (mg L^{-1}) y fósforo inorgánico ($\mu\text{g L}^{-1}$).

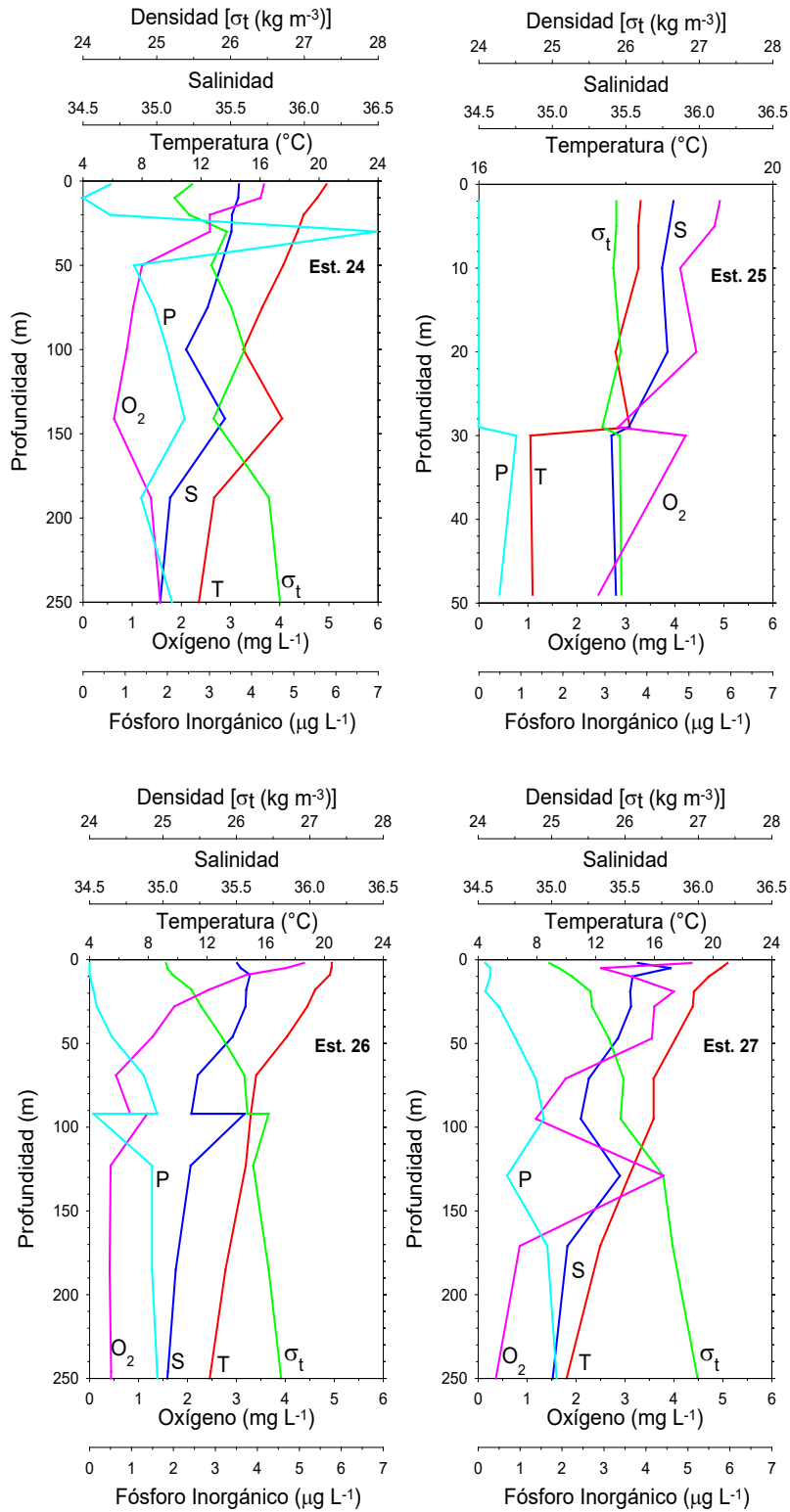


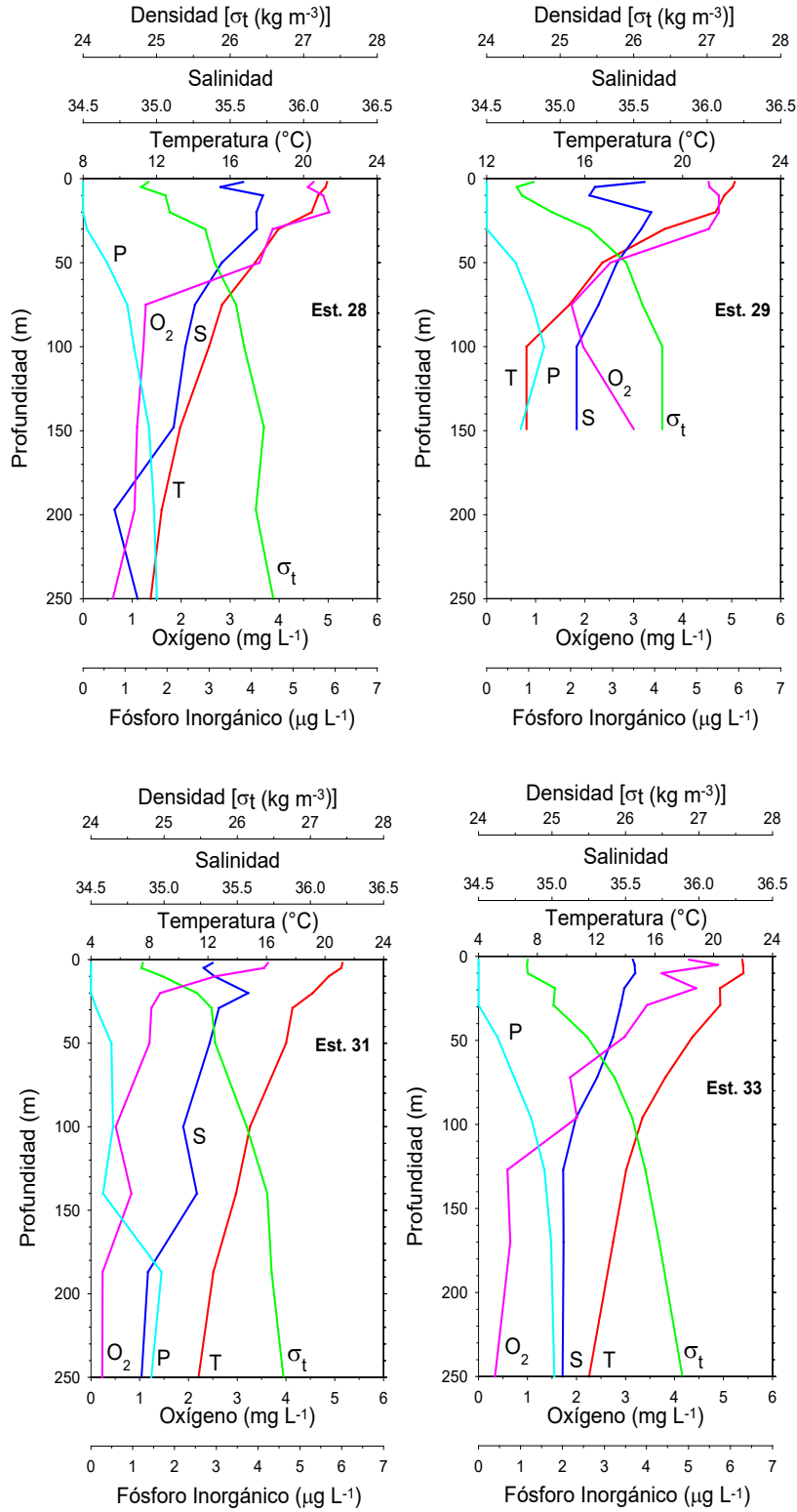


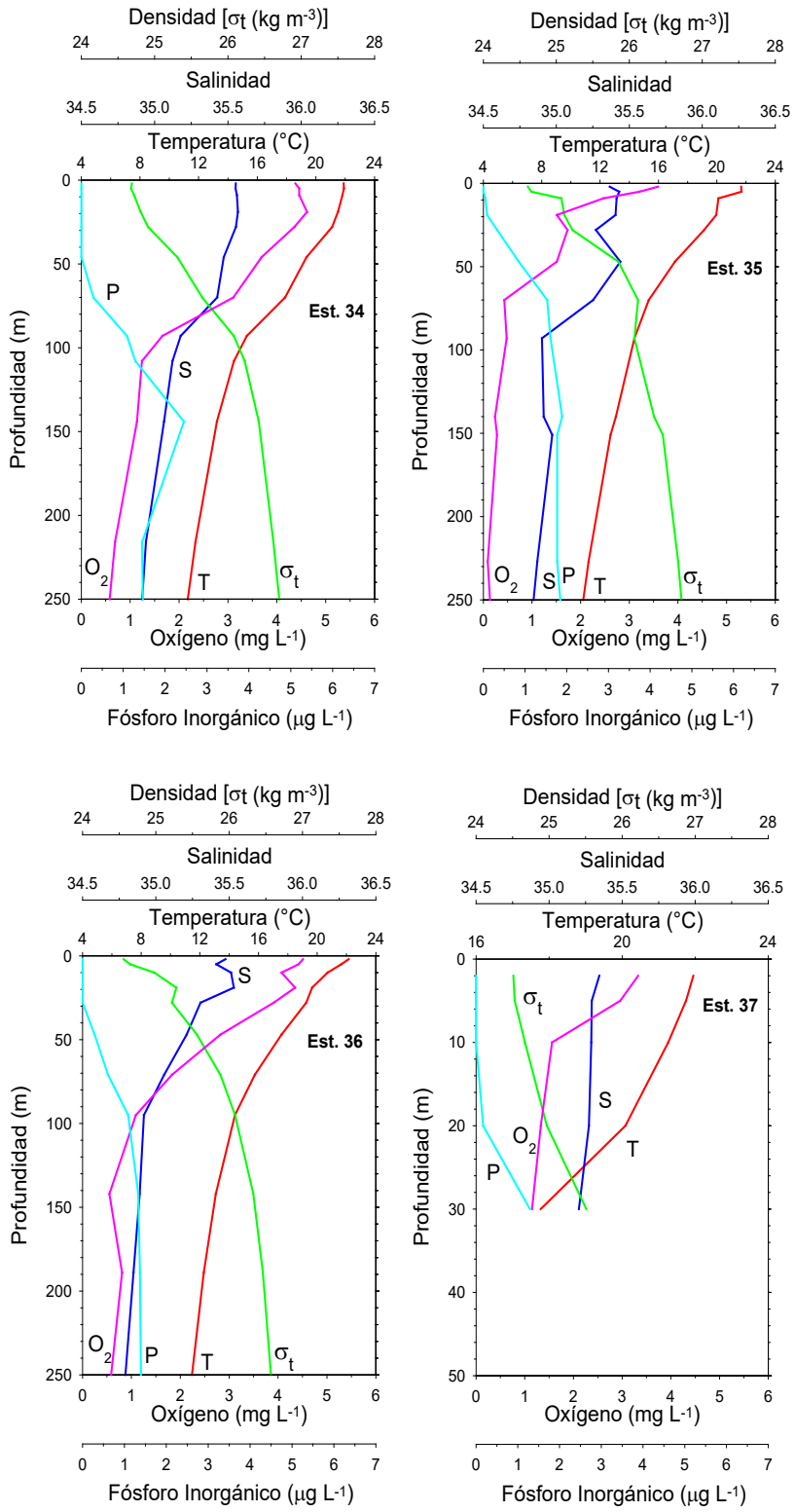












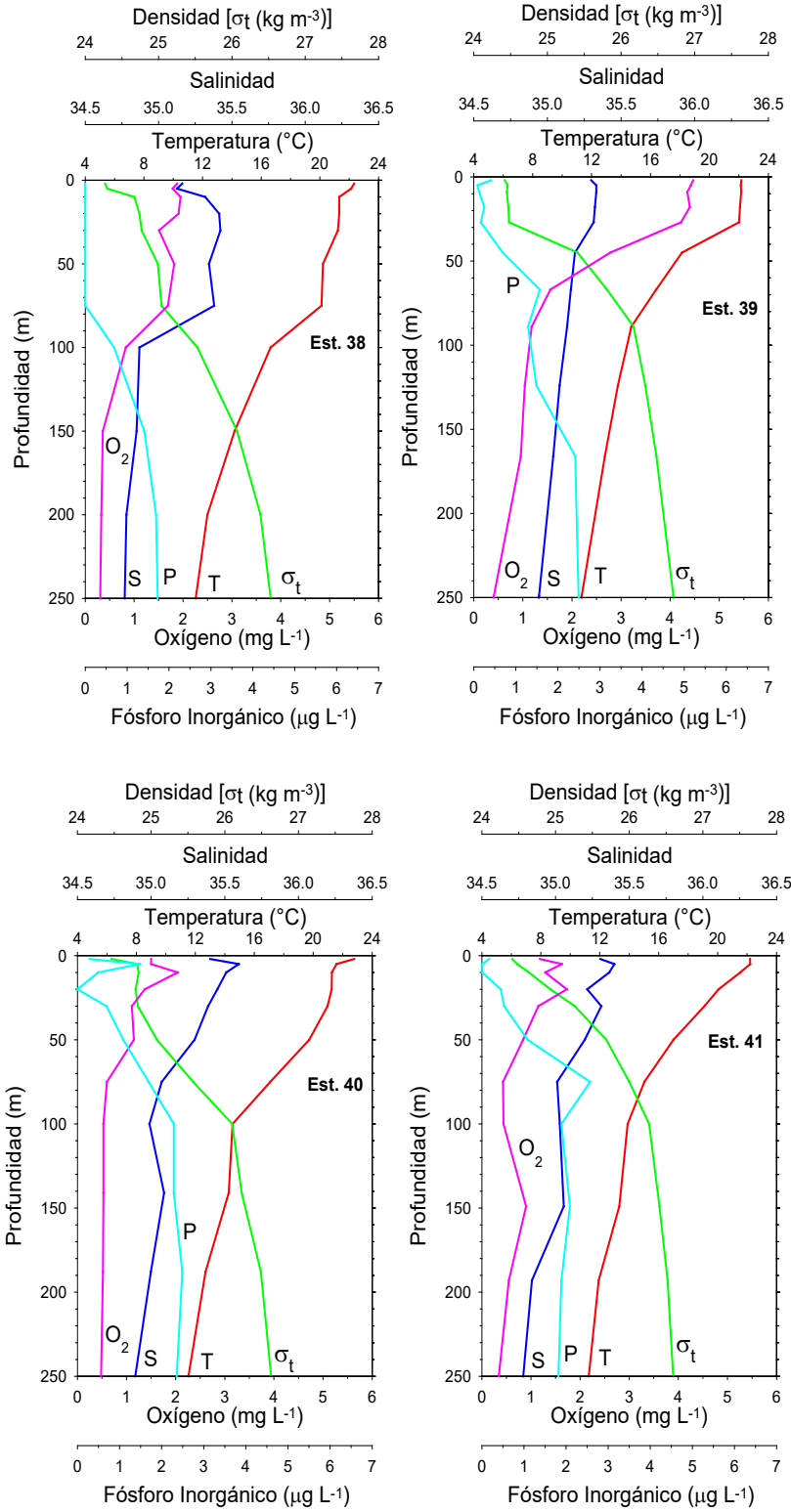
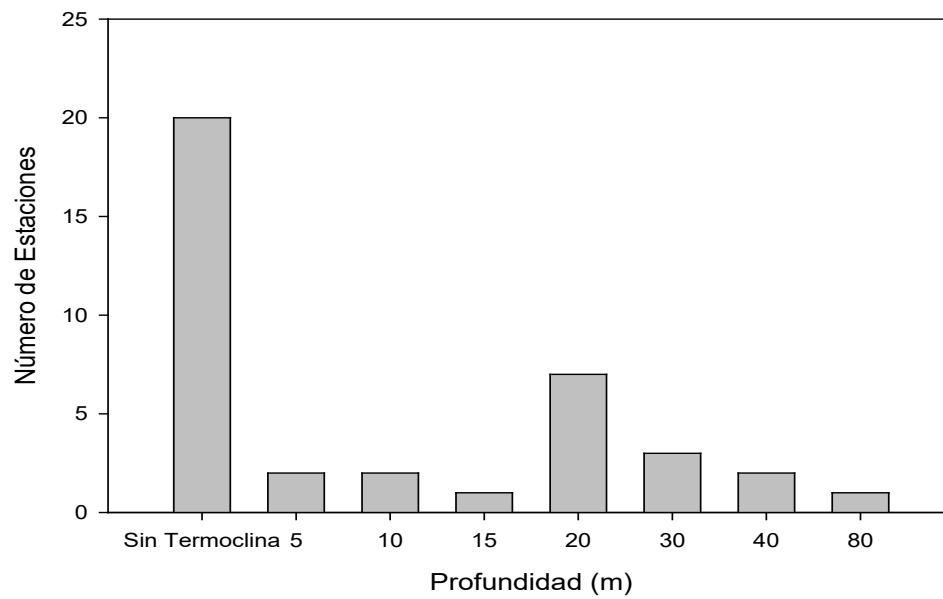
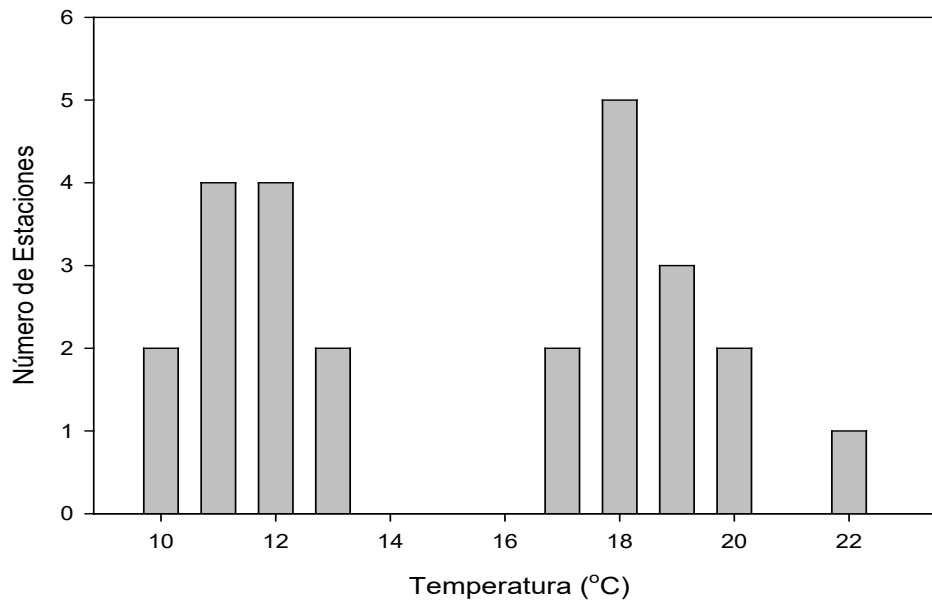


Fig. 5.1 Continuación

b) Histograma de distribución de la profundidad a la cual se encuentra la termoclina, e histograma de distribución de la temperatura en la termoclina.

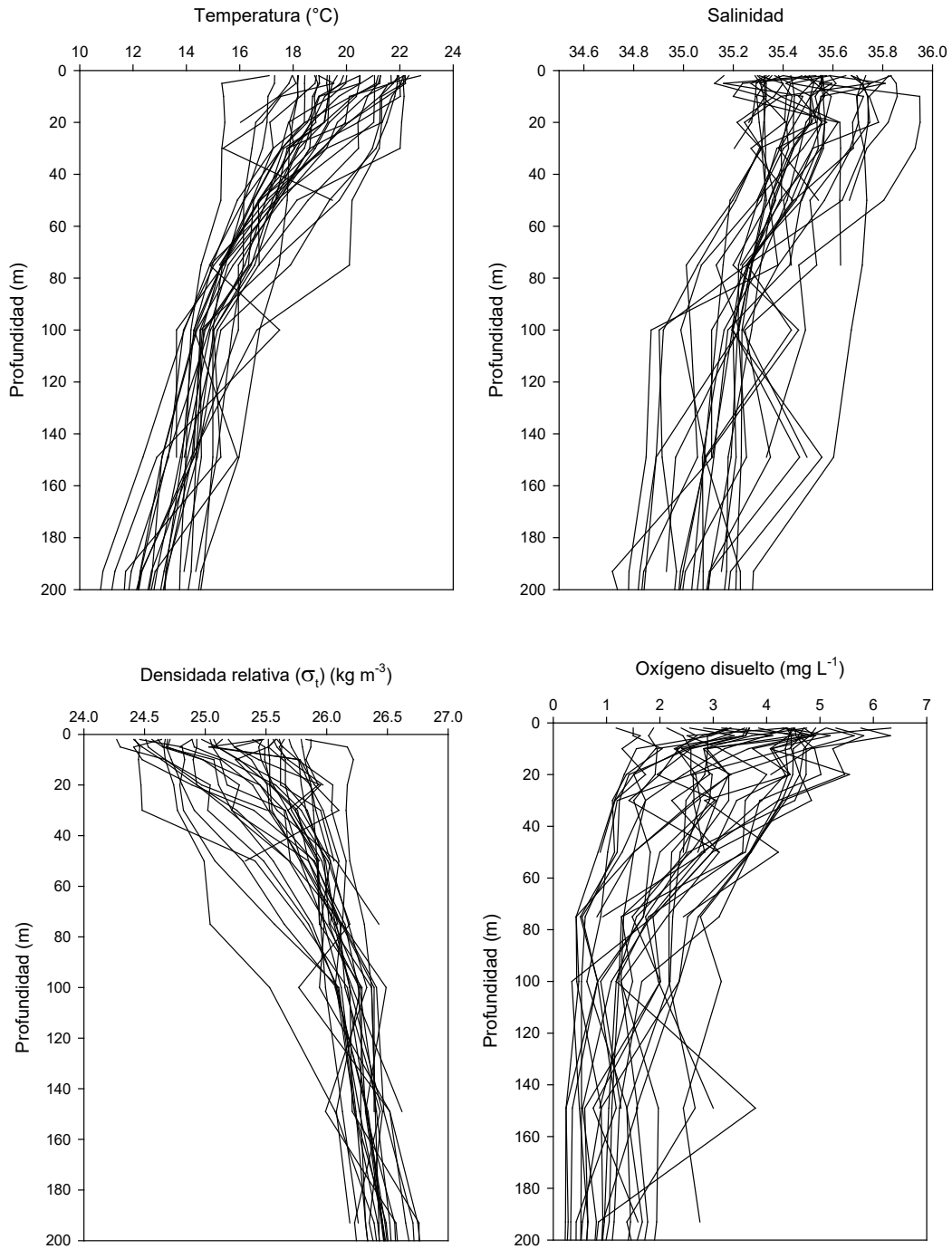


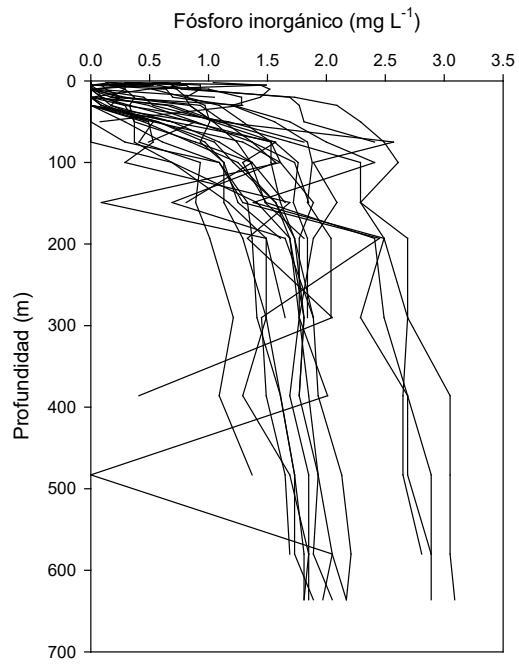
Histograma de distribución de la profundidad a la cual se encuentra la termoclina.



Histograma de distribución de la temperatura en la termoclina.

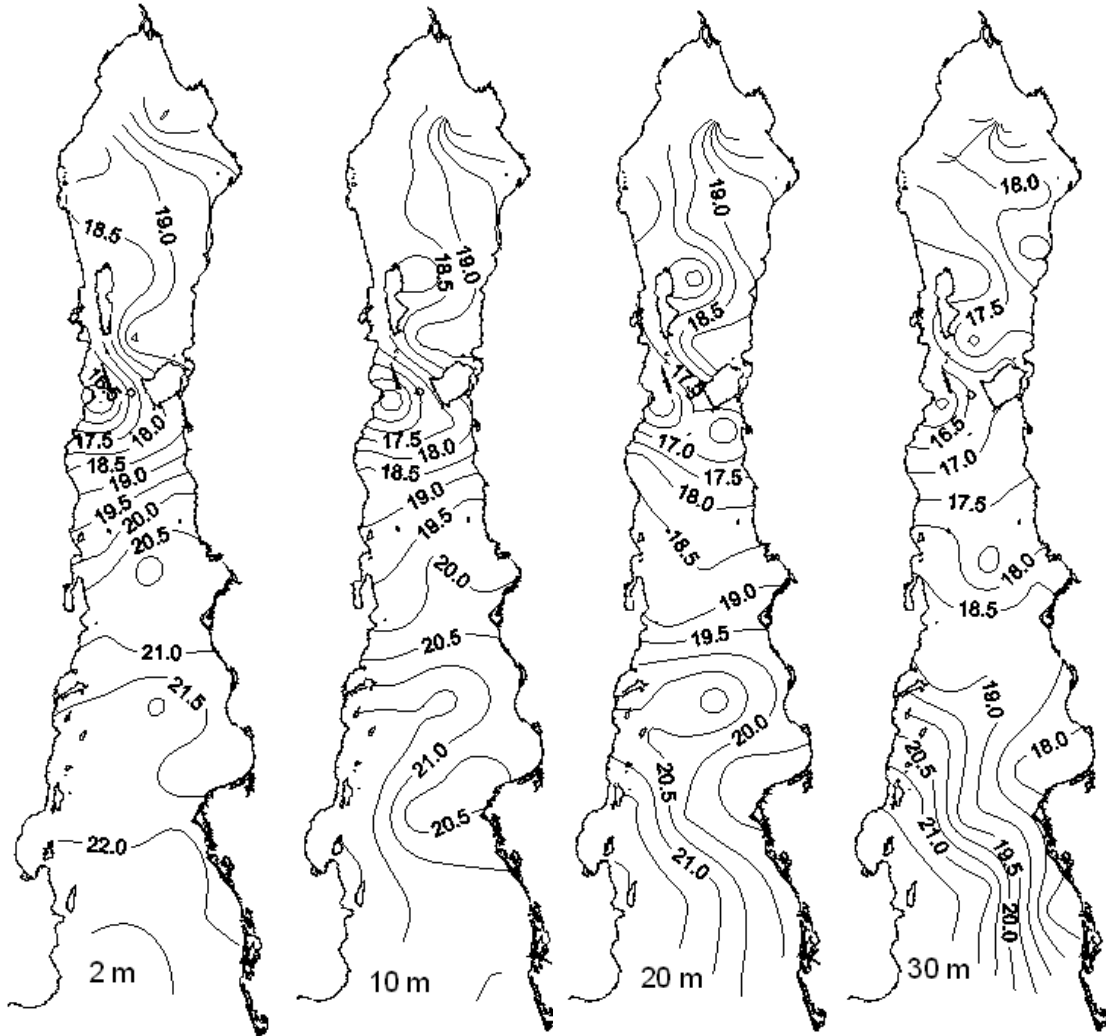
c) Diagramas acumulativos de temperatura ($^{\circ}\text{C}$), salinidad, densidad relativa o σ_t (kg m^{-3}), oxígeno disuelto (mg L^{-1}) y fósforo inorgánico ($\mu\text{g L}^{-1}$).



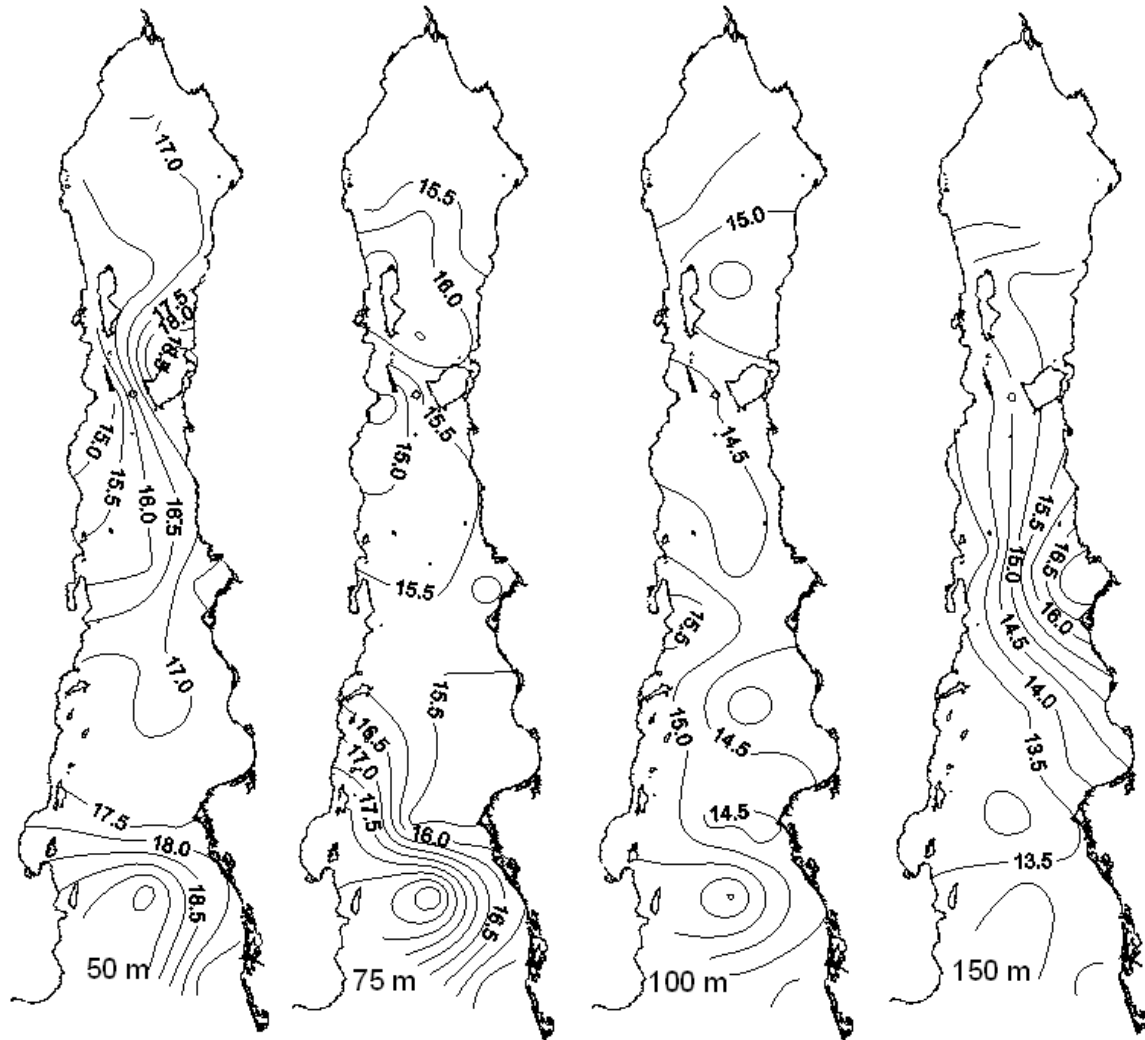


ANEXO II

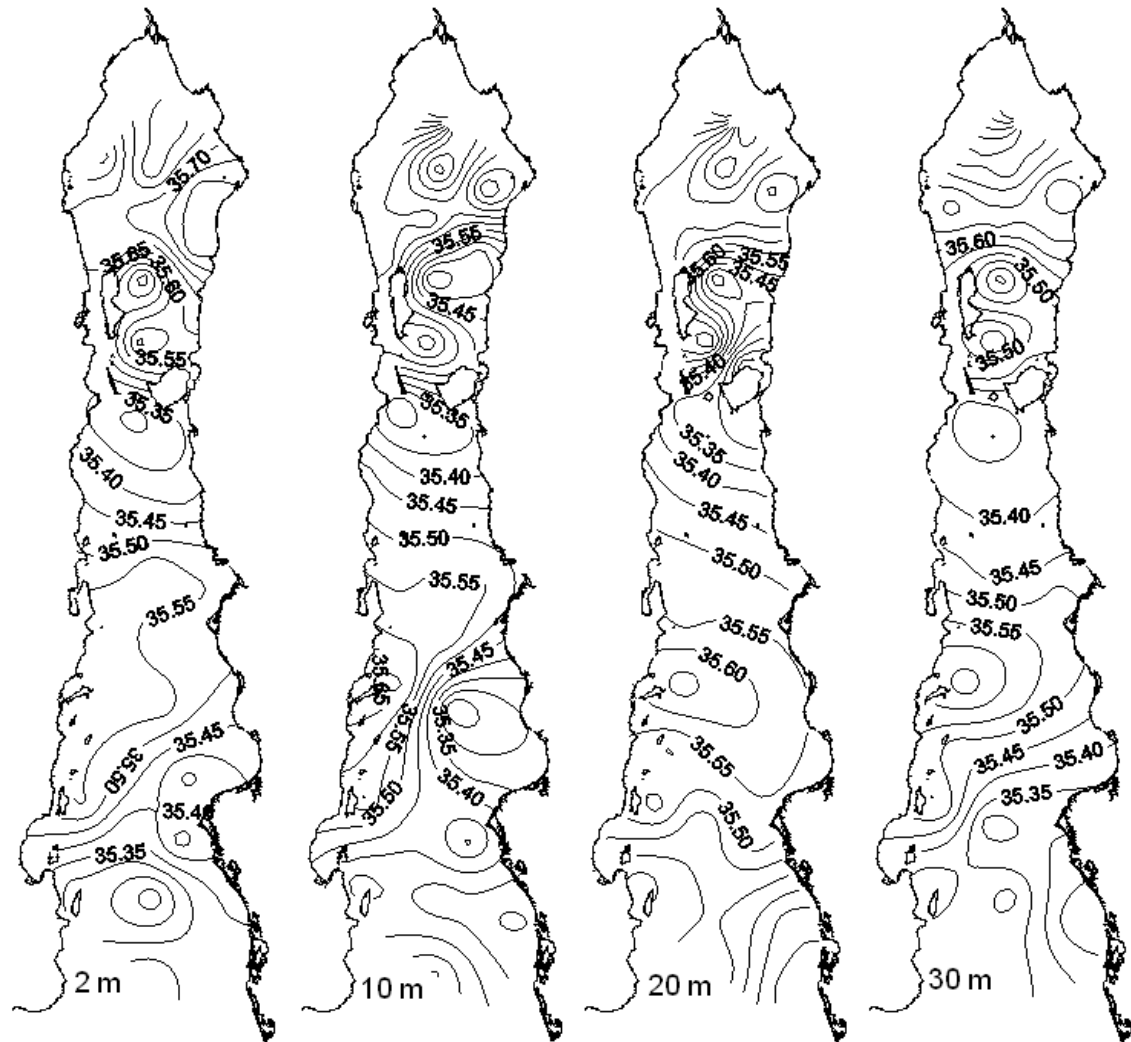
Distribución horizontal de: a) temperatura ($^{\circ}\text{C}$) a 2, 10, 20, 30, 50, 75, 100 y 150 m de profundidad, b) salinidad a 2, 10, 20, 30, 50, 75, 100 y 150 m de profundidad, c) densidad relativa (σ_t) (kg m^{-3}) a 2, 10, 20, 30, 50, 75, 100 y 150 m de profundidad, d) oxígeno disuelto (mg L^{-1}) a 2, 10, 20, 30, 50, 75, 100 y 150 m de profundidad, y e) fósforo inorgánico ($\mu\text{g L}^{-1}$) a 2, 10, 20, 30, 50, 75, 100 y 150 m de profundidad.



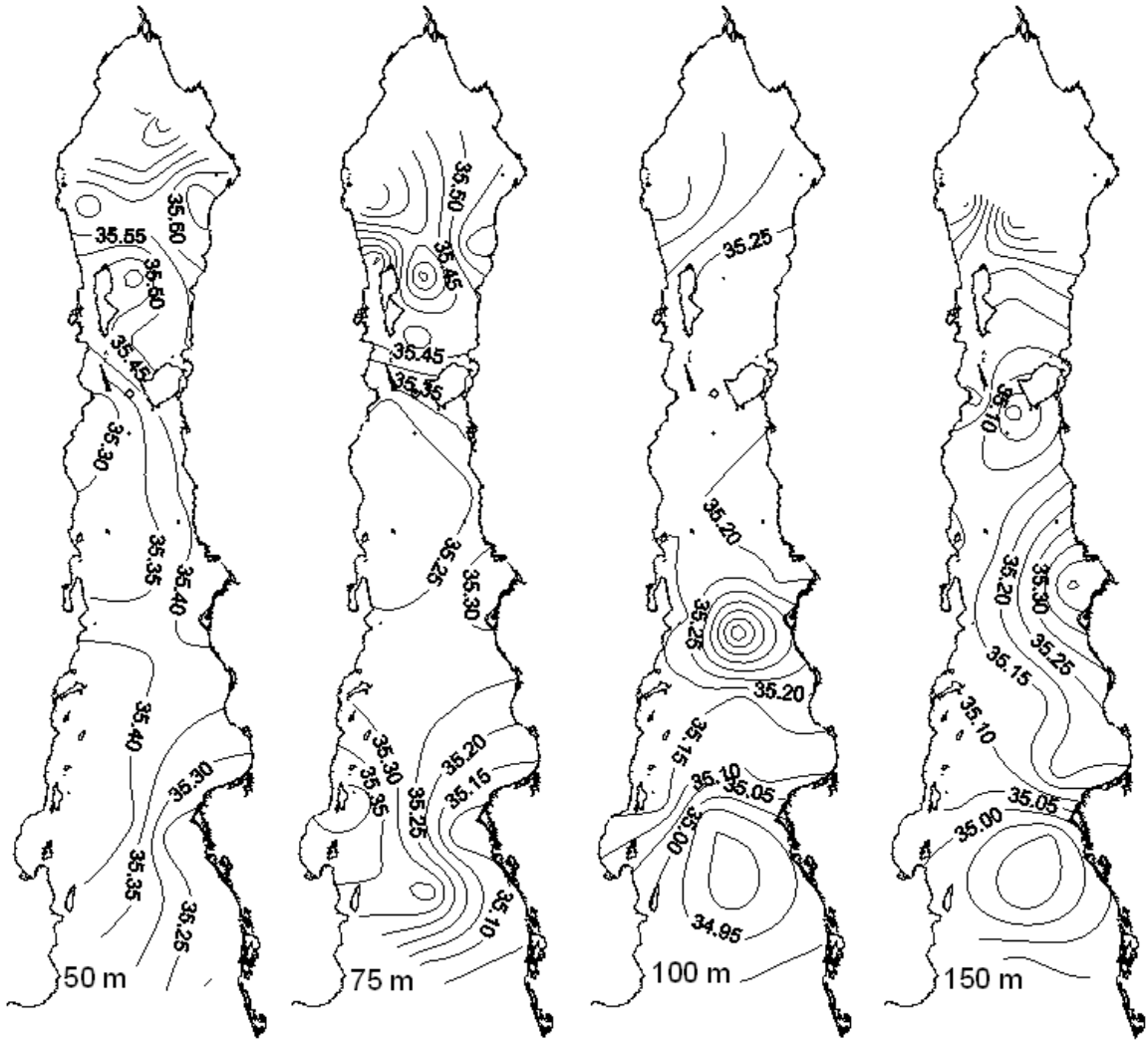
a) Distribución horizontal de la temperatura ($^{\circ}\text{C}$) a 2, 10, 20, 30, 50, 75, 100 y 150 m de profundidad.



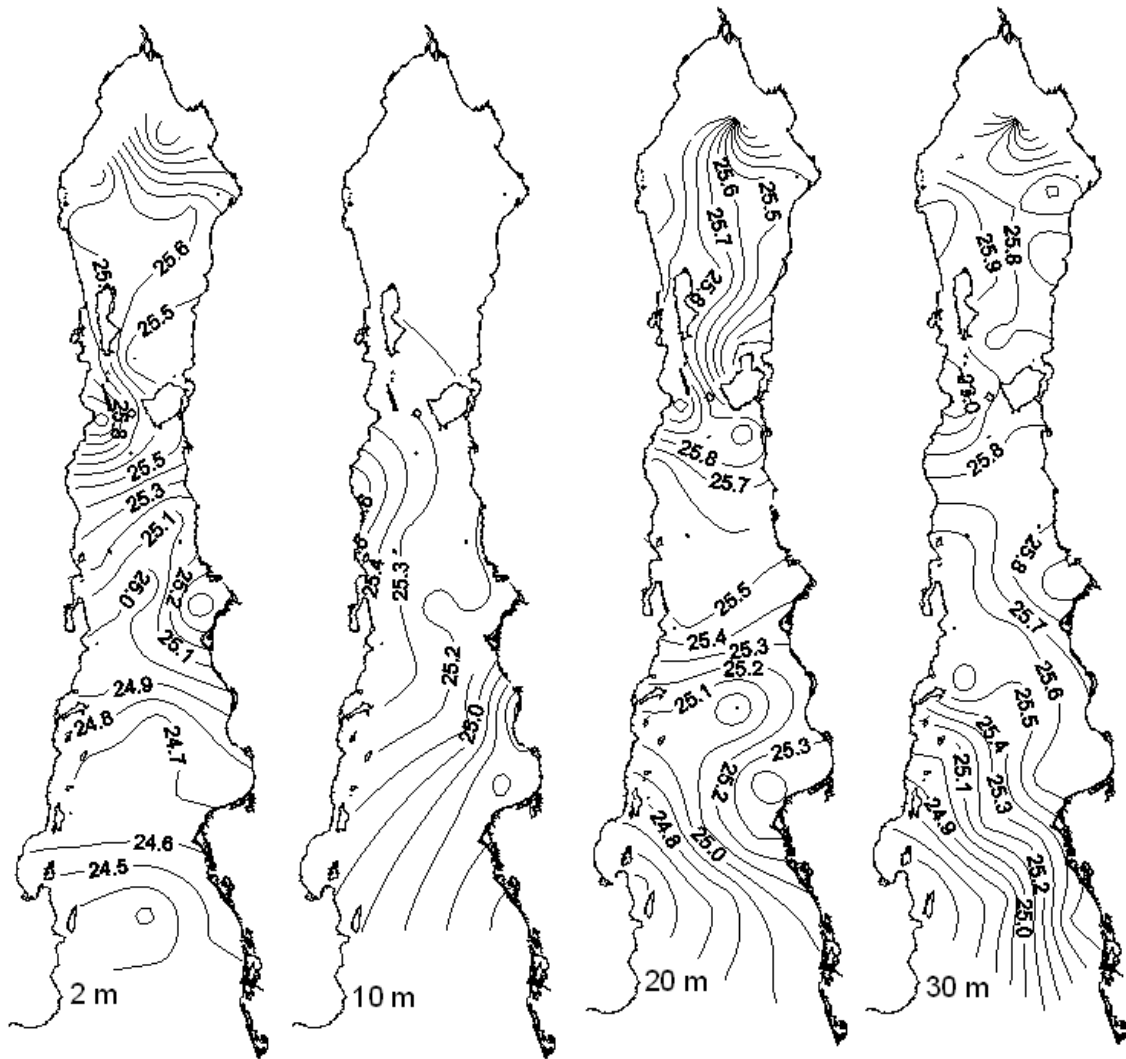
a) Continuación.



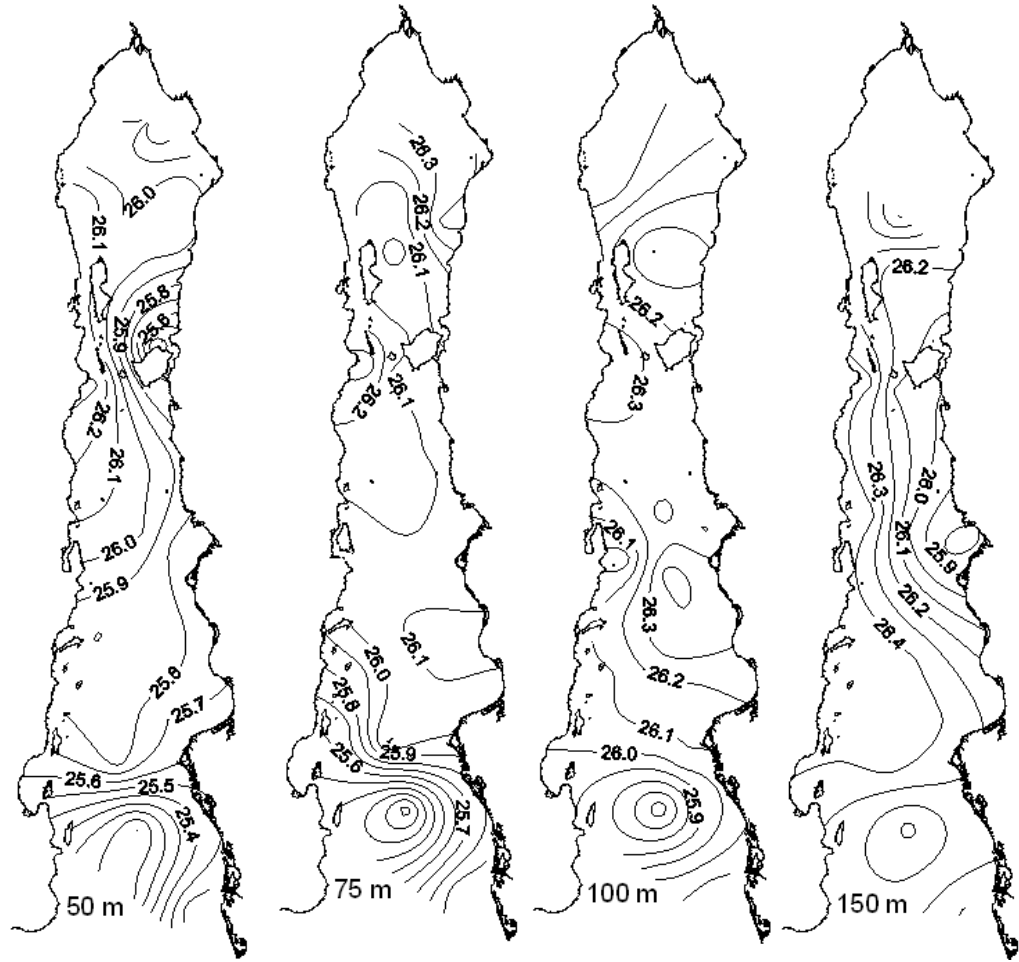
b) Distribución horizontal de la salinidad a 2, 10, 20, 30, 50, 75, 100 y 150 m de profundidad.



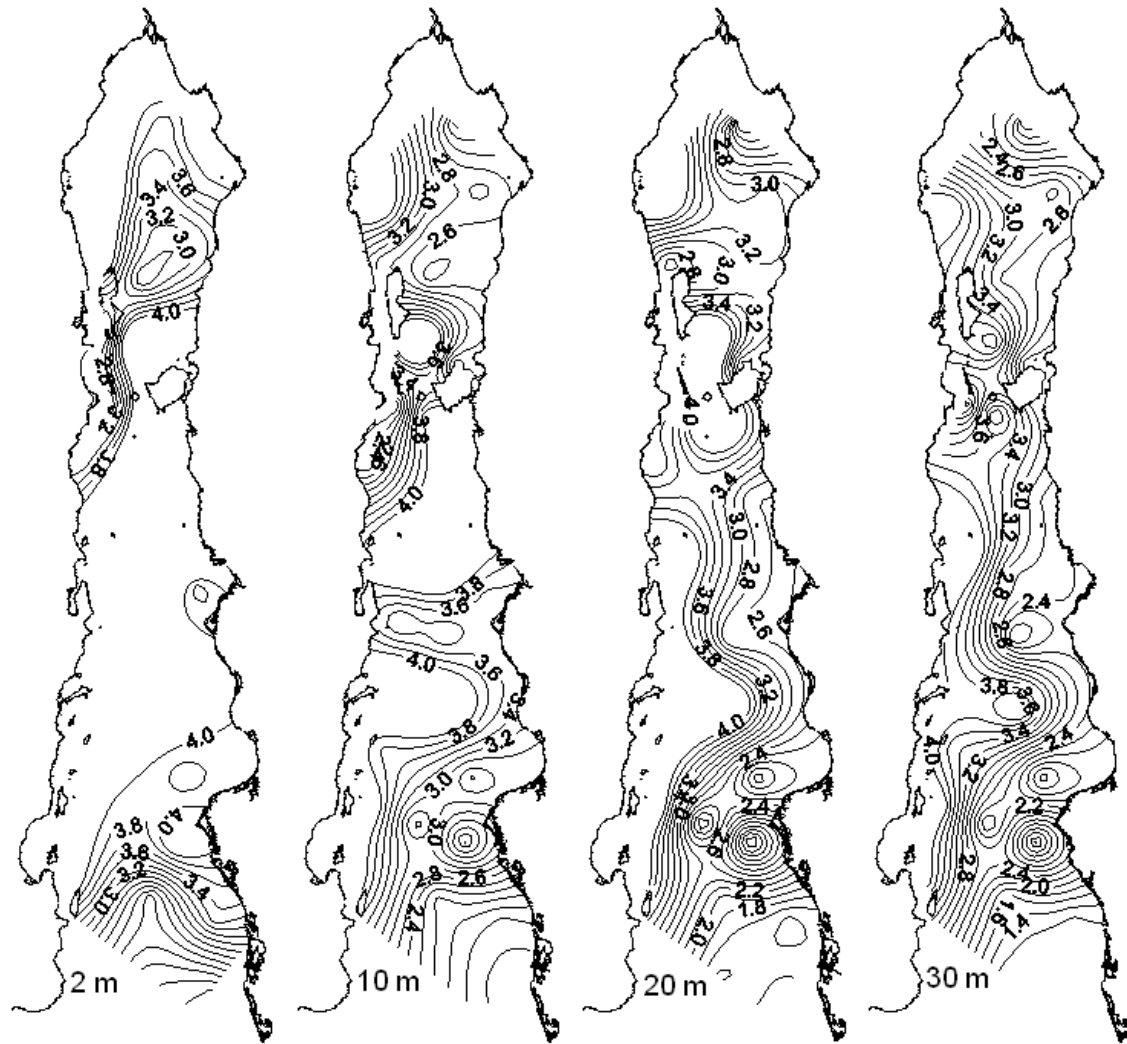
b) Continuación.



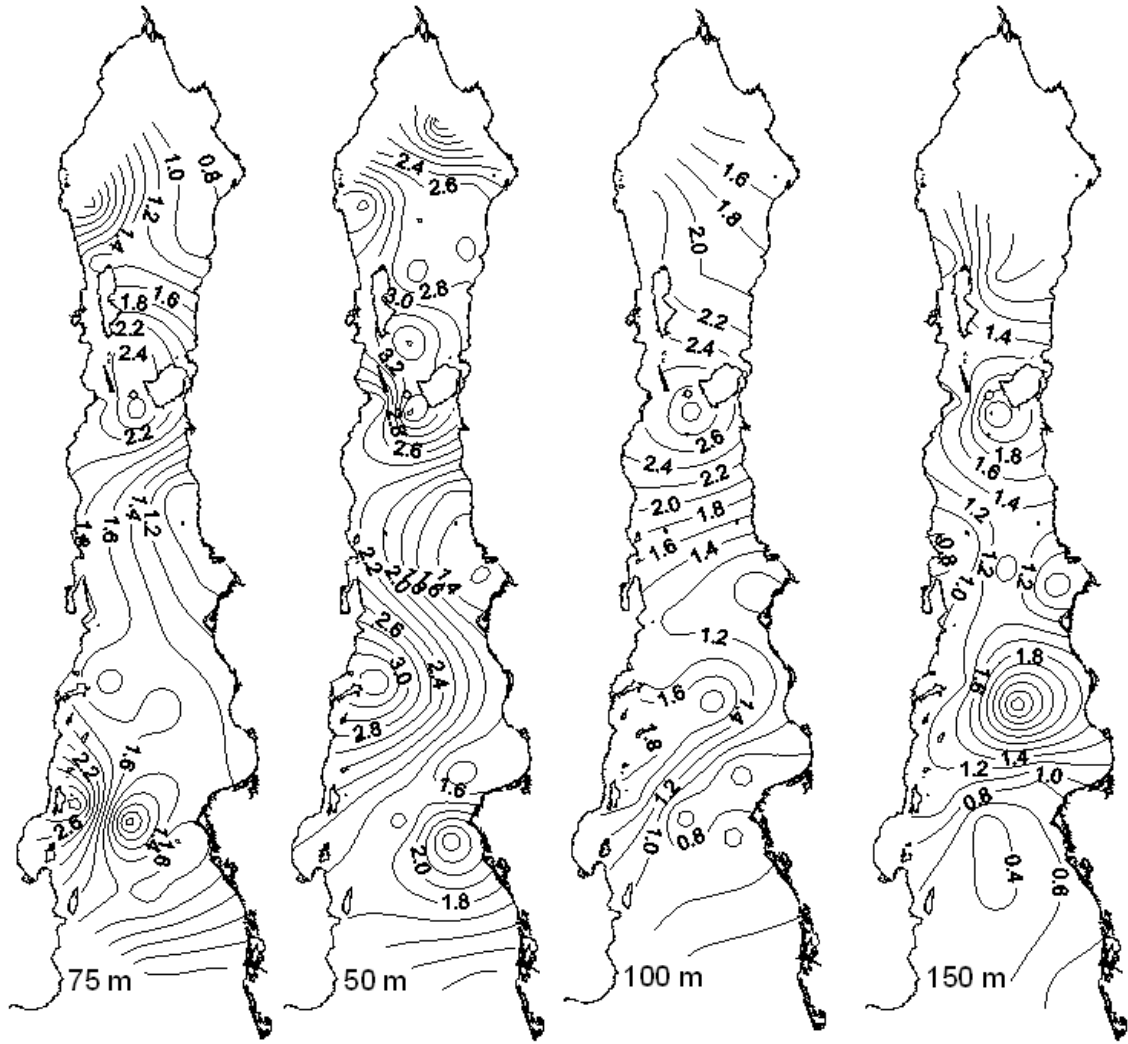
c) Distribución horizontal de la densidad relativa (σ_t) (kg m^{-3}) a 2, 10, 20, 30, 50, 75, 100 y 150 m de profundidad.



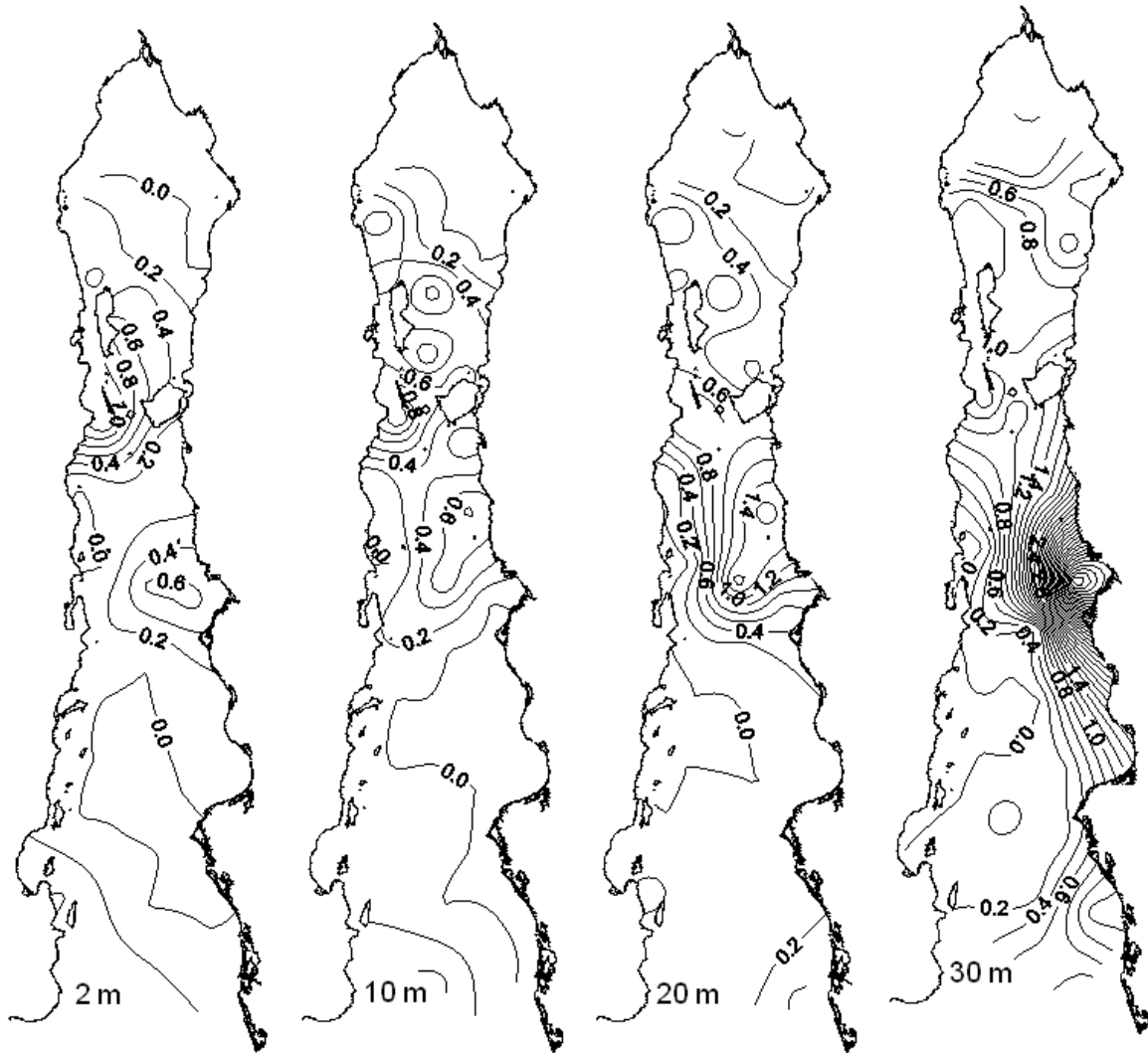
c) Continuación.



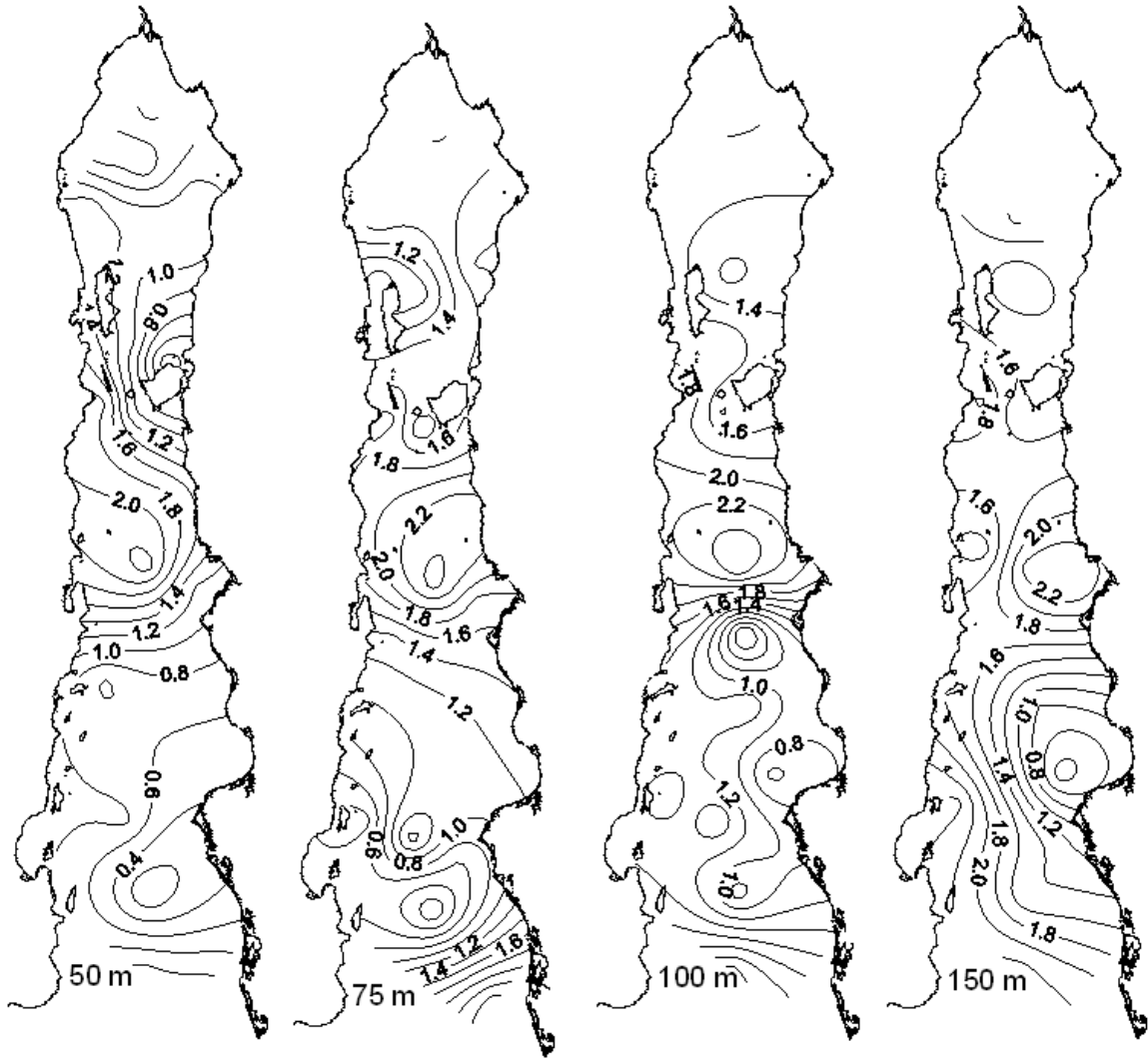
d) Distribución horizontal de oxígeno disuelto (mg L^{-1}) a 2, 10, 20, 30, 50, 75, 100 y 150 m de profundidad.



d) Continuación.



e) Distribución horizontal de fósforo inorgánico ($\mu\text{g L}^{-1}$) a 2, 10, 20, 30, 50, 75, 100 y 150 m de profundidad.



e) Continuación

ANEXO III

Abundancia de organismos del zooplancton identificados por grupos y algunos indicadores ecológicos. Las unidades de pesos seco y húmedo son mg 100 m³, y propiedades de la comunidad de organismos.

Estación	Longitud	Latitud	Peso Húmedo	Peso Seco	copépoda × 10 ⁴	Chaetognata × 10 ³	Euphasiacea × 10 ³	Nauplii × 10 ³	Copelata × 10 ³
1	-113.69	31.24	4.40	0.33	11.865	7.276	16.382	0.000	10.277
2	-114.05	31.10	5.05	0.32	19.766	7.150	1.394	10.438	8.603
3	-114.60	30.98	3.83	1.17	18.583	18.171	0.092	0.000	0.200
4	-114.35	30.43	21.20	3.55	11.524	11.362	4.261	0.406	8.927
5	-113.89	30.60	9.34	0.77	22.756	27.713	1.031	3.217	28.002
6	-113.39	30.76	2.71	0.86	20.481	4.460	3.539	0.000	7.524
7	-113.07	30.24	6.10	3.22	10.304	4.054	7.538	0.184	2.620
8	-113.64	30.14	1.91	0.36	9.979	7.632	0.057	0.000	3.910
9	-114.10	29.97	2.36	1.12	8.244	7.705	0.506	0.787	1.650
10	-113.75	29.54	1.27	0.18	2.472	1.514	0.400	0.246	1.420
11	-113.27	29.69	5.43	0.85	15.515	8.249	0.002	0.000	3.216
12	-112.83	29.86	1.81	0.14	2.849	2.555	0.000	6.036	1.065
13	-112.52	29.17	2.29	0.51	37.823	1.730	5.840	0.582	4.726
14	-112.90	29.14	10.34	1.71	18.130	4.737	0.561	4.650	2.432
15	-113.28	29.00	14.93	1.12	8.571	5.604	6.564	10.644	9.020
16	-112.74	28.47	33.97	1.53	99.061	2.457	0.021	0.000	8.152
17	-112.46	28.58	9.41	2.99	13.949	9.882	1.548	15.821	5.203
18	-112.09	28.67	13.87	1.25	78.311	1.446	6.186	0.000	3.560
19	-111.59	28.18	3.33	0.32	18.061	8.468	0.000	47.713	3.242
20	-112.08	28.00	2.89	0.90	12.772	2.851	2.946	1.166	2.139
21	-112.53	27.80	2.74	0.28	9.269	3.464	0.005	1.399	0.633
22	-111.82	27.27	3.15	0.23	8.522	4.231	2.349	1.957	3.403
23	-111.36	27.41	2.05	0.34	4.172	2.192	2.387	5.750	1.549
24	-110.83	27.54	1.08	0.15	10.923	3.903	0.000	0.000	0.252
25	-110.44	27.08	2.65	0.18	3.798	4.762	0.345	0.248	0.636
26	-110.89	26.91	1.96	0.20	5.698	3.365	0.895	1.628	1.661
27	-111.38	26.75	4.09	0.32	3.391	8.479	0.752	0.000	0.623
28	-111.00	26.22	2.80	0.32	9.500	8.439	1.860	1.773	1.647
29	-110.40	26.37	1.68	0.39	13.656	3.960	0.000	0.000	2.904
30	-109.95	26.56	0.76	0.05	0.793	0.889	0.179	0.097	0.183
31	-109.76	25.94	0.49	0.14	6.812	0.836	14.635	0.000	0.014
32	-110.21	25.78	1.18	0.11	2.049	3.689	0.410	2.576	0.576
33	-110.66	25.60	1.65	0.80	3.712	6.659	1.171	0.287	8.025
34	-110.58	25.04	1.20	0.74	1.767	4.103	0.025	0.000	0.455
35	-109.89	25.24	2.99	0.42	8.175	1.682	1.165	0.211	4.498
36	-109.44	25.39	1.47	0.39	1.709	0.439	0.562	0.035	0.587
37	-108.65	25.00	3.29	0.59	38.603	0.723	110.224	0.109	14.544
38	-109.31	24.78	1.13	0.14	3.183	1.866	0.524	0.064	1.432
39	-110.07	24.36	0.33	0.10	106.033	10.790	186.653	1.232	44.914
40	-108.92	24.12	2.08	0.17	8.281	1.084	17.461	0.067	3.331
41	-108.23	24.42	4.02	0.33	8.095	1.130	17.911	0.057	3.205

Continuación

Estación	Foraminífera × 10 ³	Polychaeta × 10 ³	Decápoda × 10 ³	Lamellibranchiata × 10 ³	Thaliacea × 10 ³	Ostracoda × 10 ²	Gasteropoda × 10 ²	Pteropoda × 10 ²
1	0.152	0.739	5.301	8.691	0.000	3.259	51.276	0.000
2	0.317	20.022	2.223	0.411	0.380	2.847	6.642	4.745
3	0.250	0.350	0.918	31.286	0.033	0.000	6.174	0.000
4	2.840	0.203	0.406	0.000	0.000	8.115	0.000	0.000
5	4.041	2.887	11.258	1.113	42.890	0.000	2.474	17.736
6	0.345	1.007	0.000	0.863	0.245	0.432	2.446	9.207
7	0.506	0.827	0.414	1.195	17.196	0.919	19.303	46.420
8	0.213	0.611	0.683	1.564	1.649	9.243	0.569	9.954
9	4.883	1.012	0.601	1.594	3.244	5.062	5.625	14.853
10	0.387	0.306	0.170	0.241	0.336	3.404	1.409	2.219
11	5.752	2.311	6.055	0.757	0.155	7.188	1.135	7.610
12	0.000	0.703	1.942	0.000	0.486	1.232	0.145	1.232
13	0.194	2.532	0.684	1.114	0.034	0.083	5.063	11.475
14	1.664	0.427	0.043	1.280	0.128	5.119	8.112	67.826
15	4.146	0.616	0.509	2.913	0.000	14.006	11.765	85.714
16	7.542	2.039	2.039	1.019	0.000	6.115	0.000	14.272
17	11.045	2.047	0.427	0.512	0.085	4.265	6.397	0.860
18	6.229	0.111	1.335	1.780	0.000	5.562	16.685	1.112
19	1.493	2.026	13.011	0.725	0.085	5.759	2.559	0.427
20	9.581	0.192	0.044	0.371	0.090	3.202	4.868	4.355
21	3.132	1.155	0.000	2.499	0.025	3.332	12.994	4.366
22	2.334	1.762	0.422	1.340	0.753	9.786	10.991	4.519
23	0.769	0.861	1.074	0.172	0.000	6.656	12.165	7.347
24	2.689	1.553	1.098	0.786	0.155	17.088	10.098	4.952
25	0.354	1.768	0.133	1.056	0.000	6.895	11.580	4.420
26	0.119	2.340	0.097	0.917	0.032	12.942	6.255	1.834
27	0.513	1.393	0.074	0.000	0.000	9.709	5.499	2.750
28	0.538	2.613	0.174	2.486	0.238	27.709	37.843	2.375
29	0.546	5.631	0.992	2.112	0.282	7.039	10.911	3.696
30	0.005	0.037	0.322	0.000	0.009	2.387	0.000	1.809
31	0.082	0.082	0.000	0.329	0.000	3.770	0.343	1.714
32	0.559	1.144	0.000	0.000	0.044	7.335	5.414	1.572
33	0.482	0.976	0.138	0.896	0.299	7.118	7.922	4.018
34	0.209	0.762	0.062	0.147	0.099	2.088	3.071	0.737
35	0.042	0.225	0.236	0.202	0.119	14.994	5.138	2.611
36	0.004	0.139	0.157	0.043	0.004	2.868	0.521	1.434
37	0.168	0.040	0.139	0.198	0.020	0.297	7.430	1.585
38	0.077	0.352	0.143	0.112	0.060	5.357	2.370	1.465
39	0.464	1.945	2.275	1.409	0.516	78.591	35.374	23.049
40	0.061	0.191	0.127	0.101	0.039	4.045	2.651	1.318
41	0.067	0.198	0.110	0.096	0.037	3.344	2.559	1.148

Continuación

Estación	Cladócera × 10 ²	Siphonophora × 10 ²	Echinodermata × 10 ²	Radiolaria × 10 ²	Mysidacea × 10 ²	Pisces (huevos) × 10 ²	Hydrozoa × 10 ²	Tomariae × 10 ²
1	0.000	3.259	3.259	11.081	107.550	7.605	1.521	0.000
2	1.579	32.893	3.477	9.489	0.000	0.000	7.310	65.476
3	0.000	0.334	0.000	0.000	0.063	0.000	0.000	0.000
4	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
5	0.000	43.302	0.000	0.416	0.000	2.474	14.846	0.000
6	0.000	2.590	0.000	0.000	97.109	0.719	0.000	0.000
7	0.000	30.334	0.000	0.000	0.000	0.000	0.460	0.000
8	0.995	15.499	0.284	1.138	0.000	0.284	0.289	0.000
9	24.187	12.375	0.187	4.500	0.000	0.000	0.375	0.000
10	1.585	2.348	6.574	0.763	0.117	0.000	0.000	0.611
11	0.000	0.758	71.898	4.164	0.000	0.000	0.000	0.075
12	0.290	4.493	0.000	0.000	0.000	1.087	0.000	0.000
13	0.000	1.183	5.146	1.689	0.000	0.506	0.336	0.000
14	5.546	5.119	5.119	0.427	0.000	0.000	0.853	0.000
15	3.922	0.560	25.210	12.325	0.000	0.000	0.009	0.000
16	2.030	0.000	8.157	24.460	0.000	0.000	0.000	0.000
17	14.073	0.863	6.397	12.367	0.000	1.279	0.017	0.000
18	7.787	2.225	2.225	71.191	0.000	0.000	0.000	0.000
19	2.346	0.213	17.063	3.626	0.000	0.427	0.000	0.000
20	32.024	1.665	1.281	0.769	0.000	0.000	0.002	0.000
21	34.429	1.000	3.332	2.332	0.000	0.000	0.337	0.000
22	8.732	3.463	9.034	1.656	0.000	0.000	0.602	0.000
23	2.181	0.574	1.492	2.640	0.000	0.115	1.262	0.000
24	7.767	3.010	6.991	6.894	0.000	0.388	0.000	0.000
25	3.271	1.326	2.652	0.265	0.000	0.000	0.354	0.000
26	1.618	3.019	4.099	5.284	0.000	0.324	0.971	0.000
27	1.100	1.466	0.000	0.000	1.283	0.550	1.466	0.000
28	4.592	9.659	0.475	1.583	6.175	16.150	0.000	0.000
29	2.640	10.561	5.279	2.112	8.799	0.000	0.000	0.000
30	0.741	0.093	0.000	0.556	0.209	0.139	0.000	0.000
31	0.343	0.274	0.000	0.000	1.714	0.000	0.000	0.000
32	6.549	3.145	0.000	0.699	3.406	0.349	0.700	0.000
33	0.574	3.792	0.000	0.230	0.000	21.240	0.118	0.000
34	0.491	1.724	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
35	0.168	9.345	0.168	0.253	0.000	0.421	10.050	0.000
36	0.174	3.780	0.043	0.348	0.000	0.130	0.130	0.174
37	0.396	14.663	0.297	0.000	0.000	30.712	0.000	0.000
38	0.270	4.355	0.058	0.212	0.000	0.154	2.357	0.077
39	2.561	87.055	1.441	3.521	0.000	52.181	39.156	1.281
40	0.215	5.516	0.092	0.169	0.000	4.873	1.874	0.061
41	0.214	5.018	0.084	0.134	0.000	4.996	1.487	0.049

Continuación

Estación	Tintinnidae × 10 ²	Sergestidae × 10 ²	Heteropoda × 10	Isopoda × 10	Bryozoa × 10	Cirripedia × 10	Brachiopoda × 10	Apipada × 10	Pisces (larvas) × 10
1	3.259	0.000	0.000	23.900	0.000	0.000	4.345	34.764	29.468
2	46.178	0.319	0.000	0.000	0.000	6.301	0.000	0.000	0.074
3	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	45.052
4	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
5	0.000	10.719	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	12.565
6	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	10.071
7	0.000	0.007	27.576	4.596	0.000	0.000	0.000	13.788	0.072
8	0.000	0.284	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	4.266	0.622
9	0.000	0.223	9.375	0.000	0.000	0.000	5.625	1.875	0.059
10	0.001	0.000	0.000	0.000	2.930	1.884	0.000	0.014	0.014
11	0.004	1.512	0.000	0.000	0.000	0.044	0.000	0.044	0.044
12	0.000	0.000	7.971	0.000	0.000	0.000	0.000	2.174	1.110
13	0.000	0.843	0.000	0.000	0.000	18.552	0.000	0.000	0.000
14	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	4.266	0.000	0.000	4.266
15	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	11.204	0.000
16	0.000	0.000	0.000	7.644	0.000	0.000	20.303	0.000	0.000
17	0.000	0.000	17.058	17.058	8.529	0.000	0.000	4.298	0.200
18	0.000	0.000	0.000	0.000	22.247	0.000	0.000	0.000	0.174
19	0.000	0.000	10.665	10.665	0.000	0.000	0.000	29.861	0.000
20	0.000	0.000	7.686	0.000	0.000	0.000	0.000	3.843	3.362
21	0.000	0.003	0.000	0.000	3.332	0.000	0.000	0.000	1.111
22	0.000	0.000	0.000	1.506	7.528	0.000	0.000	0.000	3.035
23	0.459	0.115	0.000	0.000	0.000	9.181	0.000	12.624	1.704
24	0.000	0.000	2.913	0.000	0.000	0.000	7.767	0.000	4.733
25	0.000	0.188	0.000	0.000	17.680	0.000	0.000	6.243	0.939
26	0.000	0.000	0.000	0.000	8.632	7.545	0.000	36.664	0.000
27	0.000	0.011	0.000	5.499	0.000	0.000	0.000	7.361	0.143
28	0.663	0.000	0.000	0.000	11.084	0.247	0.000	1.583	0.000
29	1.174	0.880	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	12.346
30	1.221	0.000	0.232	0.000	0.463	0.014	0.000	0.000	0.000
31	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	5.484	2.056	0.064
32	0.437	0.000	0.055	0.000	0.000	0.000	0.000	19.212	2.729
33	0.000	0.004	25.258	19.518	3.444	0.000	0.000	24.146	5.812
34	0.000	0.000	1.728	8.599	0.000	0.000	0.000	13.532	0.115
35	0.000	0.000	0.105	0.000	2.527	0.000	0.000	13.504	0.526
36	0.000	0.000	4.345	2.172	1.303	0.000	0.000	0.883	2.770
37	0.000	0.000	23.777	0.000	0.991	4.954	0.000	0.000	0.991
38	0.000	0.000	2.493	3.661	1.156	0.000	0.000	7.726	1.385
39	0.000	0.000	70.828	16.006	20.808	8.003	0.000	57.823	24.010
40	0.000	0.000	5.444	1.839	1.073	0.766	0.000	4.456	1.240
41	0.000	0.000	5.297	1.969	0.887	0.790	0.000	4.338	1.027

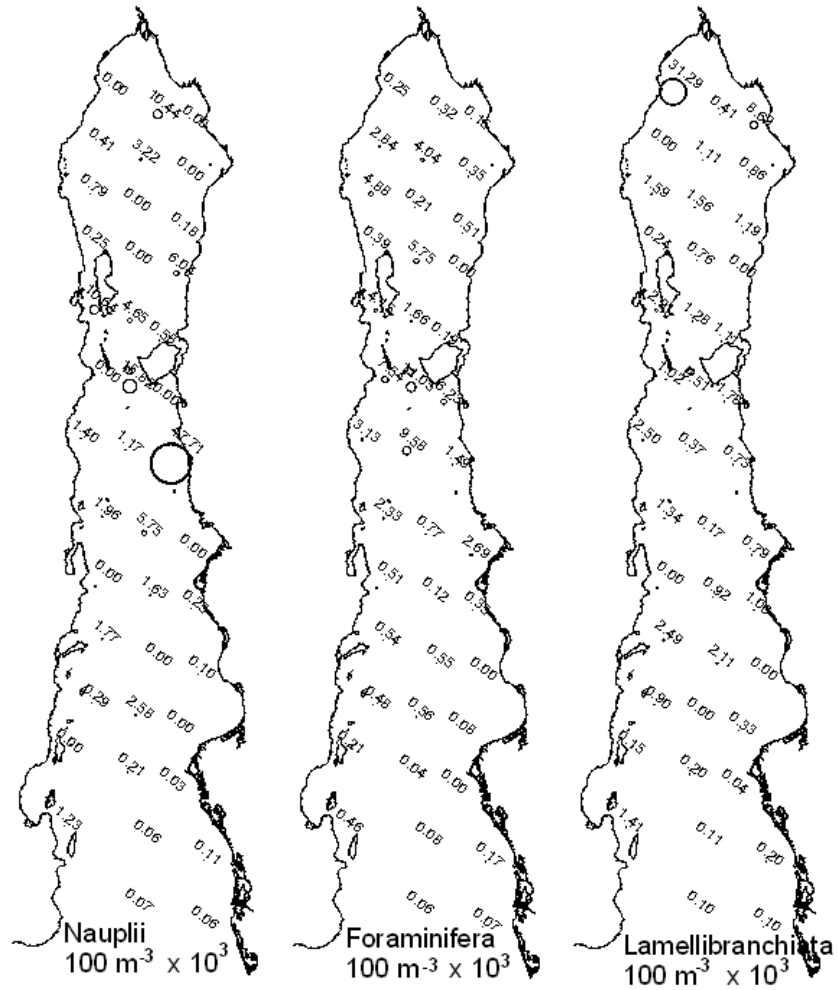
Continuación

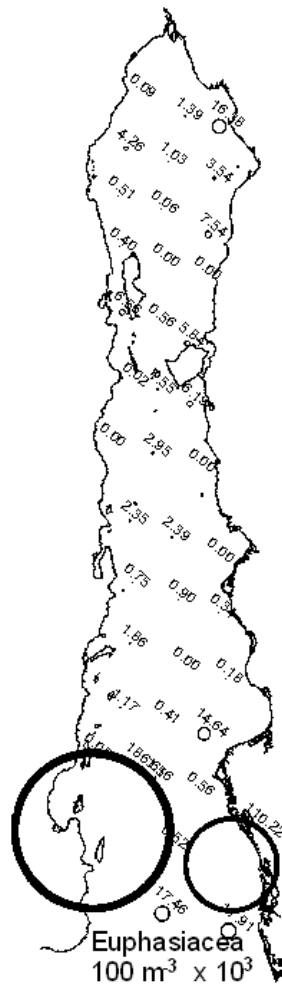
Estación	Cumacea × 10	Stomatopoda × 10	Indeterminados × 10	Ctenophora	Cephalopoda	Sipunculida
1	10.864	21.863	0.000	0.000	0.000	0.000
2	0.000	3.188	25.280	0.000	0.741	0.000
3	0.000	3.963	0.000	0.000	0.000	0.000
4	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
5	0.000	37.309	4.156	41.562	0.000	0.000
6	0.000	2.877	0.000	0.000	0.000	0.000
7	0.000	0.215	0.000	0.000	0.000	0.000
8	0.000	0.178	0.000	0.000	0.000	0.000
9	0.000	0.000	0.000	56.249	0.000	0.000
10	0.000	0.083	0.000	0.000	0.000	21.458
11	0.000	0.266	0.000	0.000	0.000	0.000
12	0.000	0.000	1.449	0.000	0.000	0.000
13	0.000	0.000	57.397	0.000	0.000	0.000
14	0.000	0.000	12.864	0.667	0.000	0.000
15	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
16	0.000	0.000	0.000	1.194	0.000	0.000
17	0.000	0.000	0.000	2.332	0.000	0.000
18	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
19	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	42.658
20	0.000	0.020	0.000	0.200	0.200	0.000
21	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
22	0.000	0.000	0.000	0.000	0.470	0.000
23	0.000	0.018	3.443	0.000	2.152	0.000
24	0.000	0.000	0.000	0.000	1.365	0.000
25	0.000	0.055	0.000	0.000	0.552	0.000
26	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
27	0.000	0.000	0.000	36.660	0.000	0.000
28	0.049	0.000	0.000	1.979	0.000	17.813
29	0.027	0.000	0.000	1.925	0.000	0.000
30	0.014	0.000	0.000	4.779	0.000	0.000
31	0.000	0.000	0.000	0.428	0.000	0.000
32	14.845	0.014	0.000	0.000	1.364	0.000
33	0.000	0.072	0.000	0.000	11.481	0.000
34	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
35	0.000	0.869	7.581	1.053	2.632	0.000
36	0.000	0.000	0.869	0.000	0.000	0.000
37	0.000	0.062	2.972	0.000	1.238	0.000
38	0.000	0.199	2.120	0.241	0.602	0.000
39	0.000	3.401	40.016	4.002	12.005	0.000
40	0.000	0.168	2.145	0.192	0.670	0.000
41	0.000	0.135	1.811	0.152	0.577	0.000

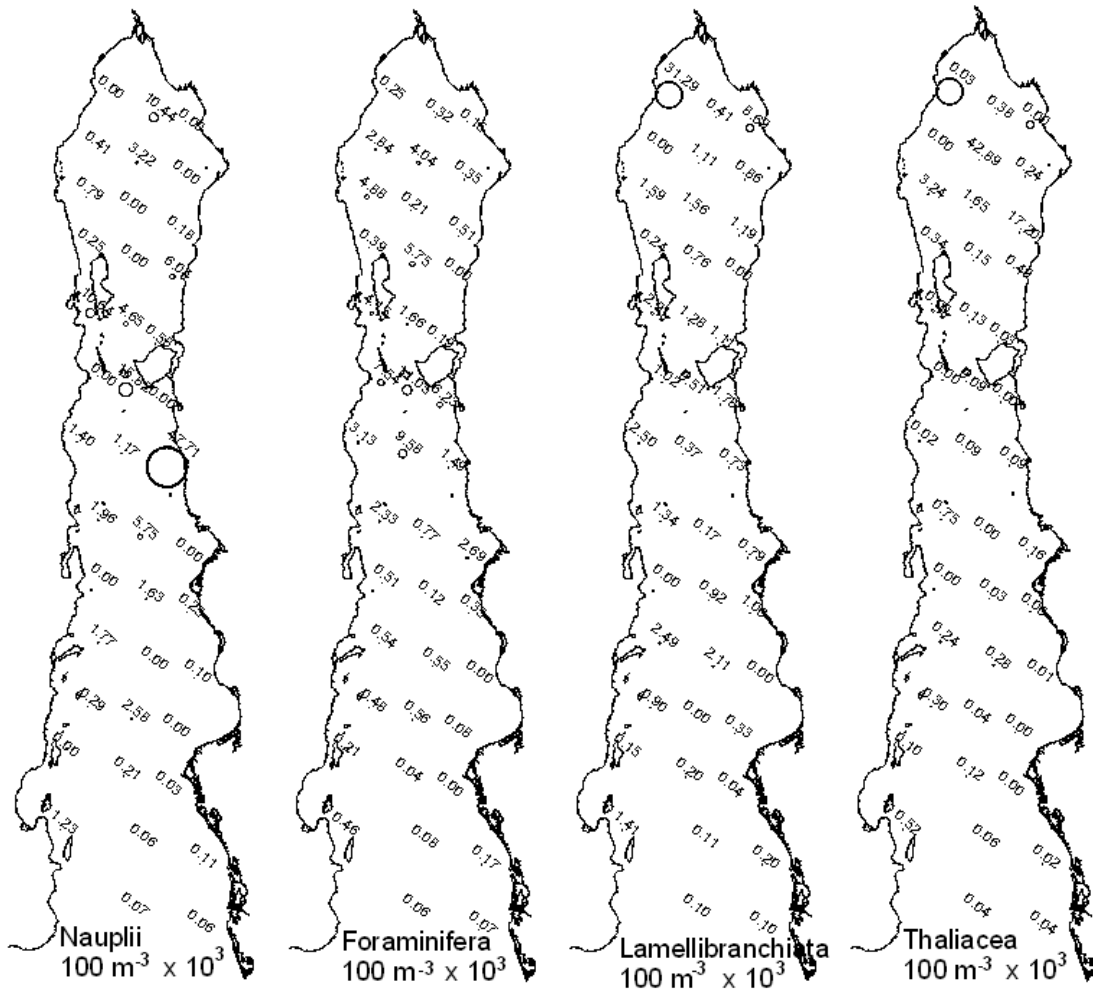
Estación	Número Total de Grupos	Número Total de Individuos $\times 10^4$	Riqueza	Pielou (J')	Fisher (alfa)
1	23	18.793	1.812	0.468	2.009
2	25	26.679	1.921	0.357	2.130
3	14	23.828	1.050	0.279	1.143
4	9	14.445	0.673	0.366	0.739
5	20	35.945	1.485	0.453	1.625
6	16	23.417	1.213	0.218	1.324
7	21	14.778	1.680	0.397	1.861
8	22	12.002	1.796	0.255	2.000
9	24	11.139	1.979	0.373	2.217
10	26	3.171	2.412	0.331	2.783
11	22	19.109	1.727	0.279	1.911
12	16	4.224	1.408	0.429	1.568
13	20	39.848	1.473	0.103	1.610
14	21	20.712	1.634	0.213	1.802
15	18	14.119	1.434	0.542	1.579
16	16	101.967	1.084	0.068	1.170
17	25	19.119	1.974	0.349	2.198
18	17	81.466	1.176	0.087	1.271
19	21	26.117	1.603	0.346	1.764
20	24	15.207	1.928	0.237	2.149
21	20	11.126	1.635	0.274	1.814
22	22	10.877	1.811	0.347	2.019
23	25	6.021	2.181	0.411	2.475
24	20	12.554	1.618	0.232	1.793
25	23	5.063	2.031	0.352	2.300
26	22	7.219	1.877	0.333	2.107
27	20	4.829	1.762	0.364	1.980
28	26	12.564	2.129	0.350	2.392
29	21	15.842	1.670	0.237	1.849
30	22	1.038	2.271	0.339	2.660
31	18	8.499	1.498	0.217	1.660
32	25	3.282	2.308	0.470	2.653
33	26	6.135	2.268	0.458	2.580
34	18	2.458	1.682	0.362	1.901
35	26	9.463	2.182	0.212	2.463
36	25	2.014	2.422	0.243	2.817
37	23	51.804	1.672	0.234	1.832
38	28	3.829	2.559	0.251	2.957
39	29	134.497	1.984	0.237	2.175
40	29	10.751	2.417	0.241	2.742
41	29	10.582	2.420	0.241	2.746

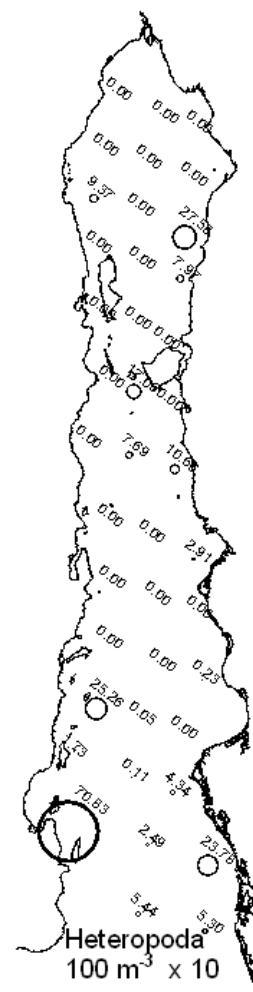
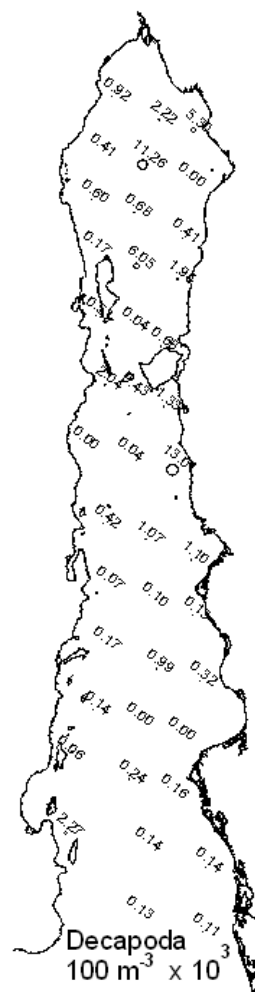
ANEXO IV

Distribución y abundancia de los 35 grupos del zooplancton identificados en este estudio.









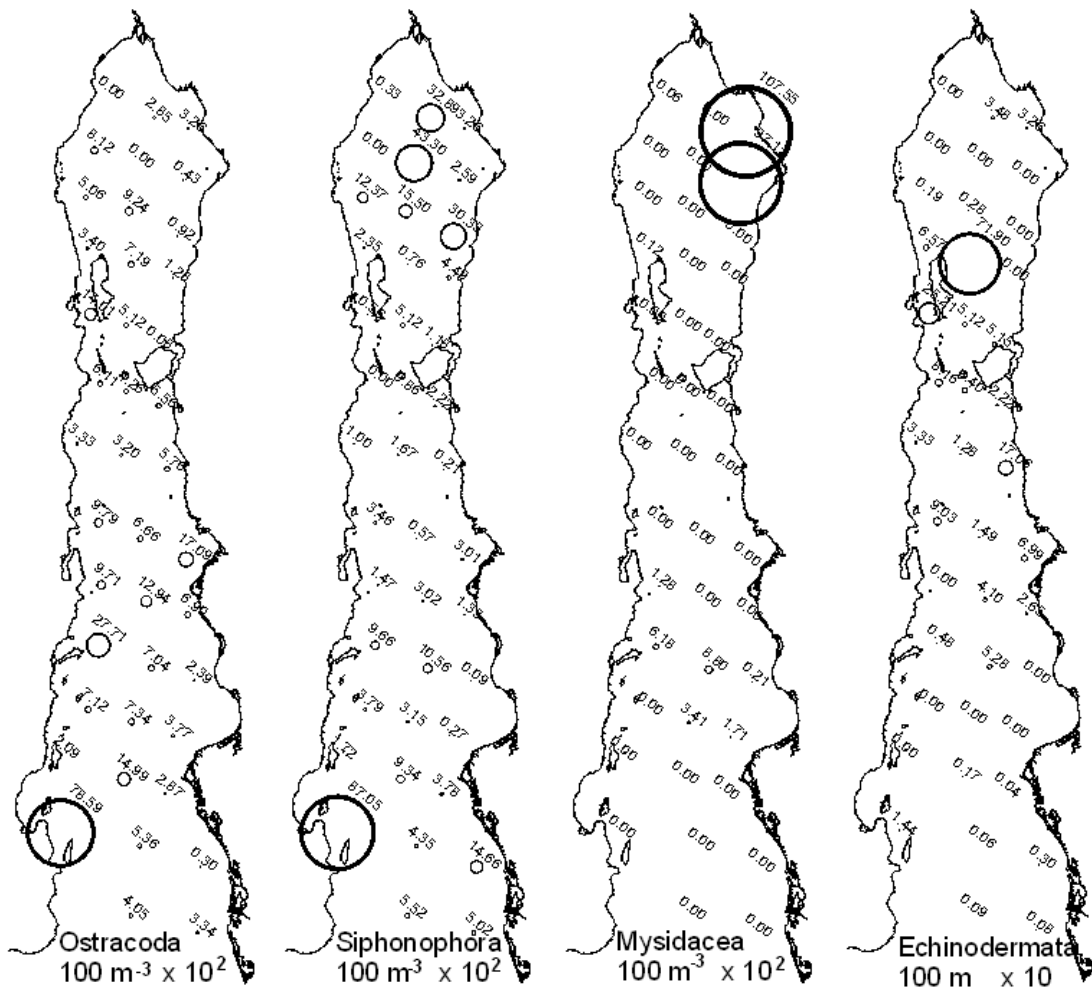
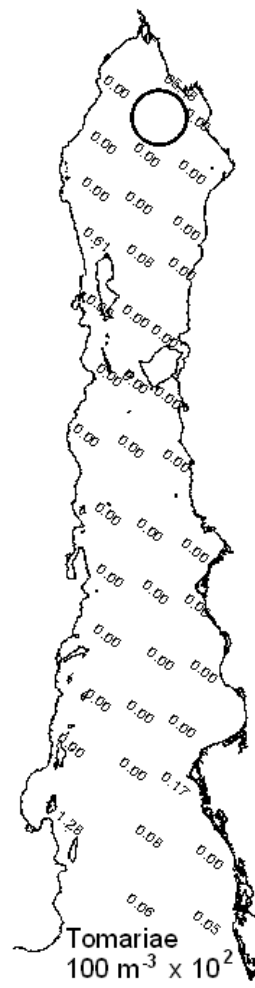
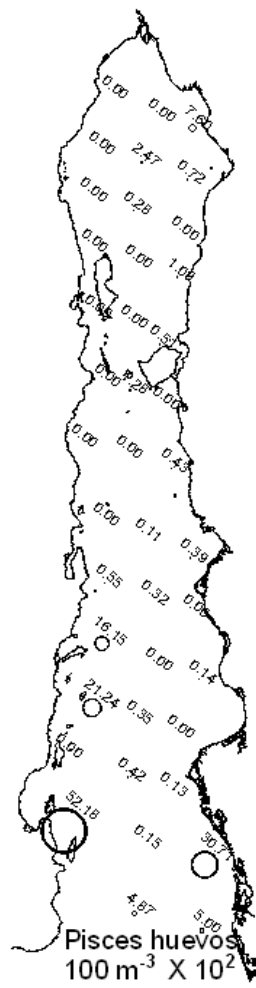
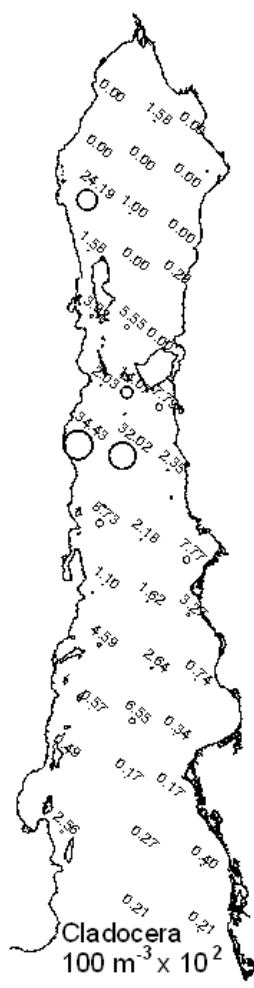
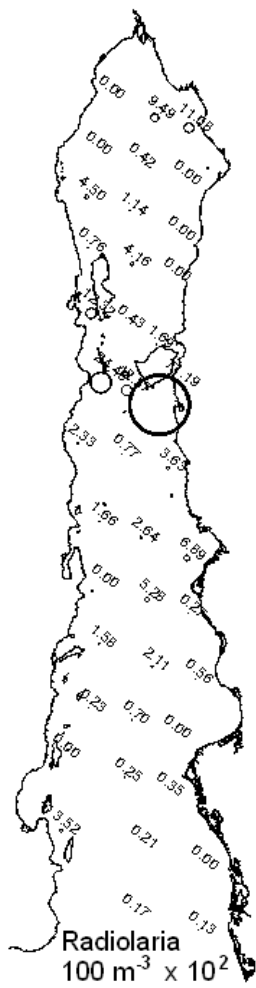
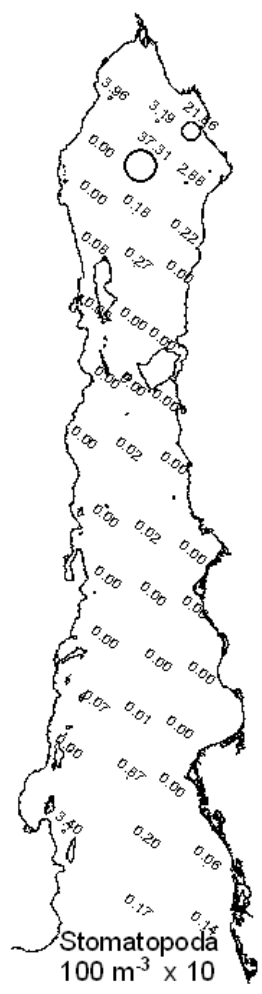
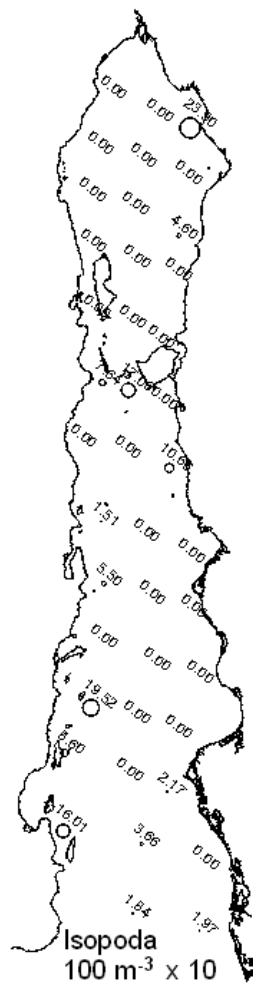
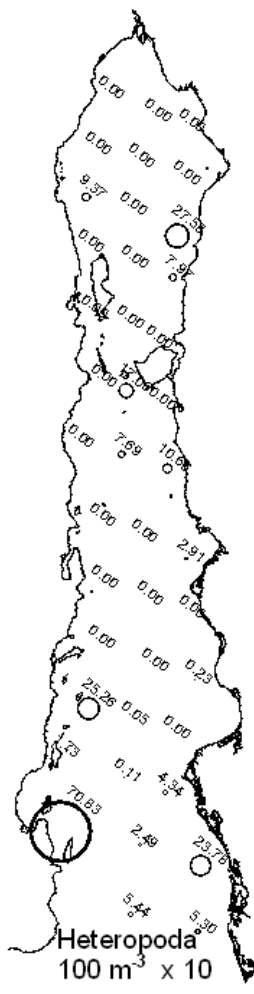
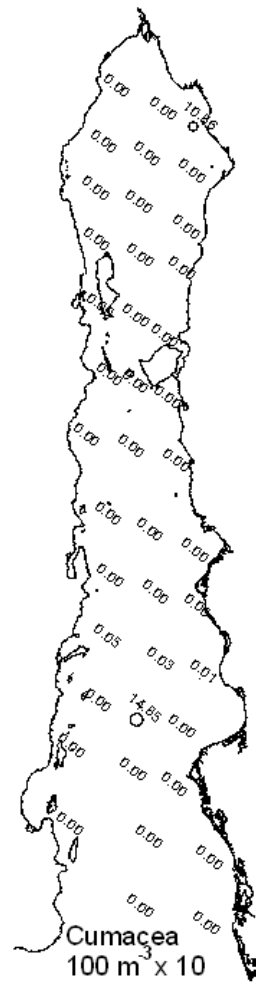
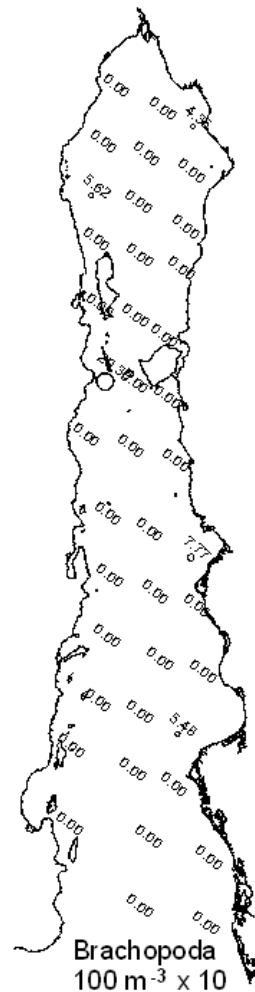
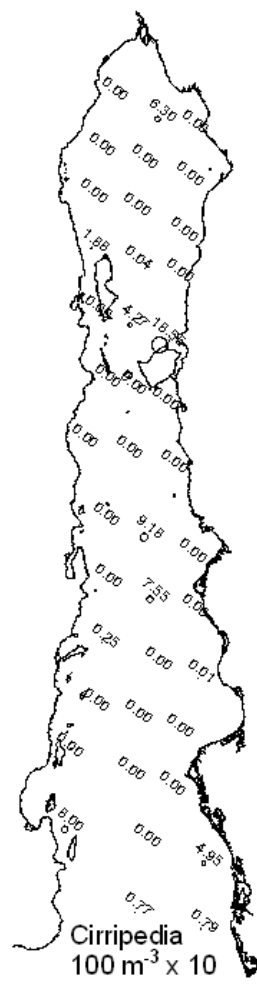
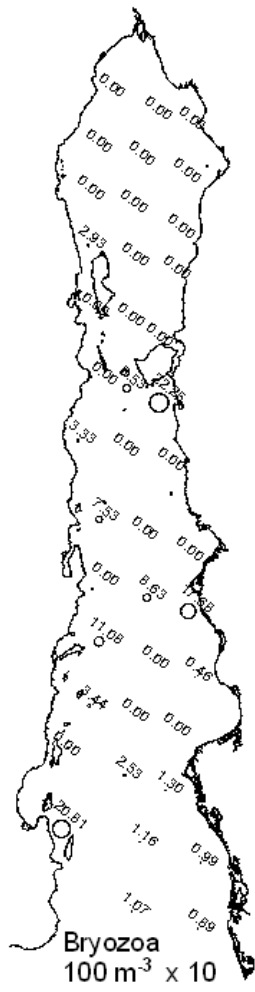


Fig. 5.11 Continuación.







ANEXO V

Promedios de temperatura ($^{\circ}\text{C}$) superficial, y de clorofila-a (mg m^{-3}) de imágenes satelitales por años de todo el periodo estudiado.

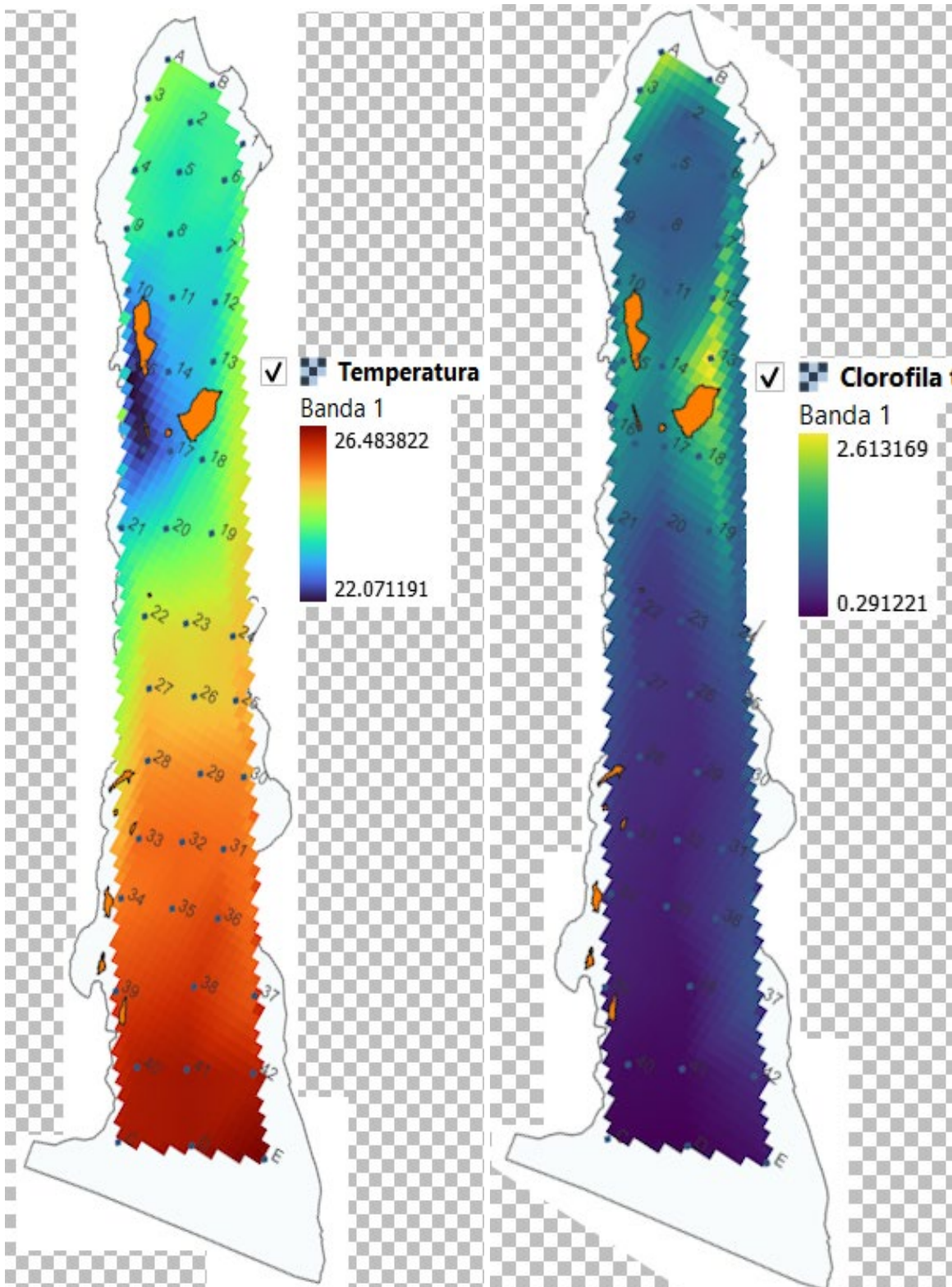


Fig. 5A.1 Promedio de temperatura ($^{\circ}\text{C}$) superficial, y promedio de clorofila-a (mg m^{-3}) de todo el periodo 2002-2022.

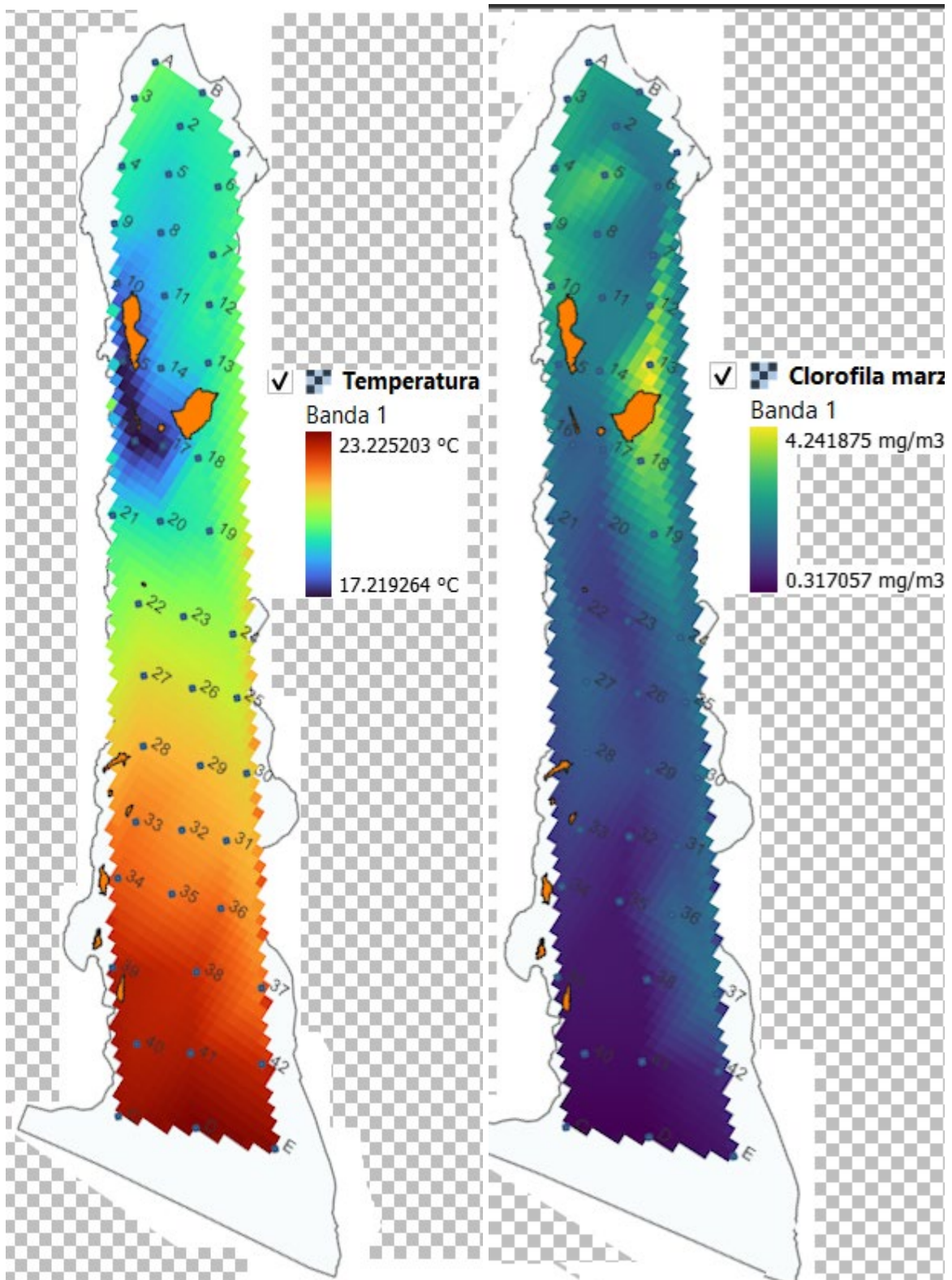


Fig. 5A.2 Promedio de temperatura (°C) y promedio de clorofila-a (mg m⁻³) superficial, del periodo 15 marzo-15 abril, de todos los años del 2002 al 2022.

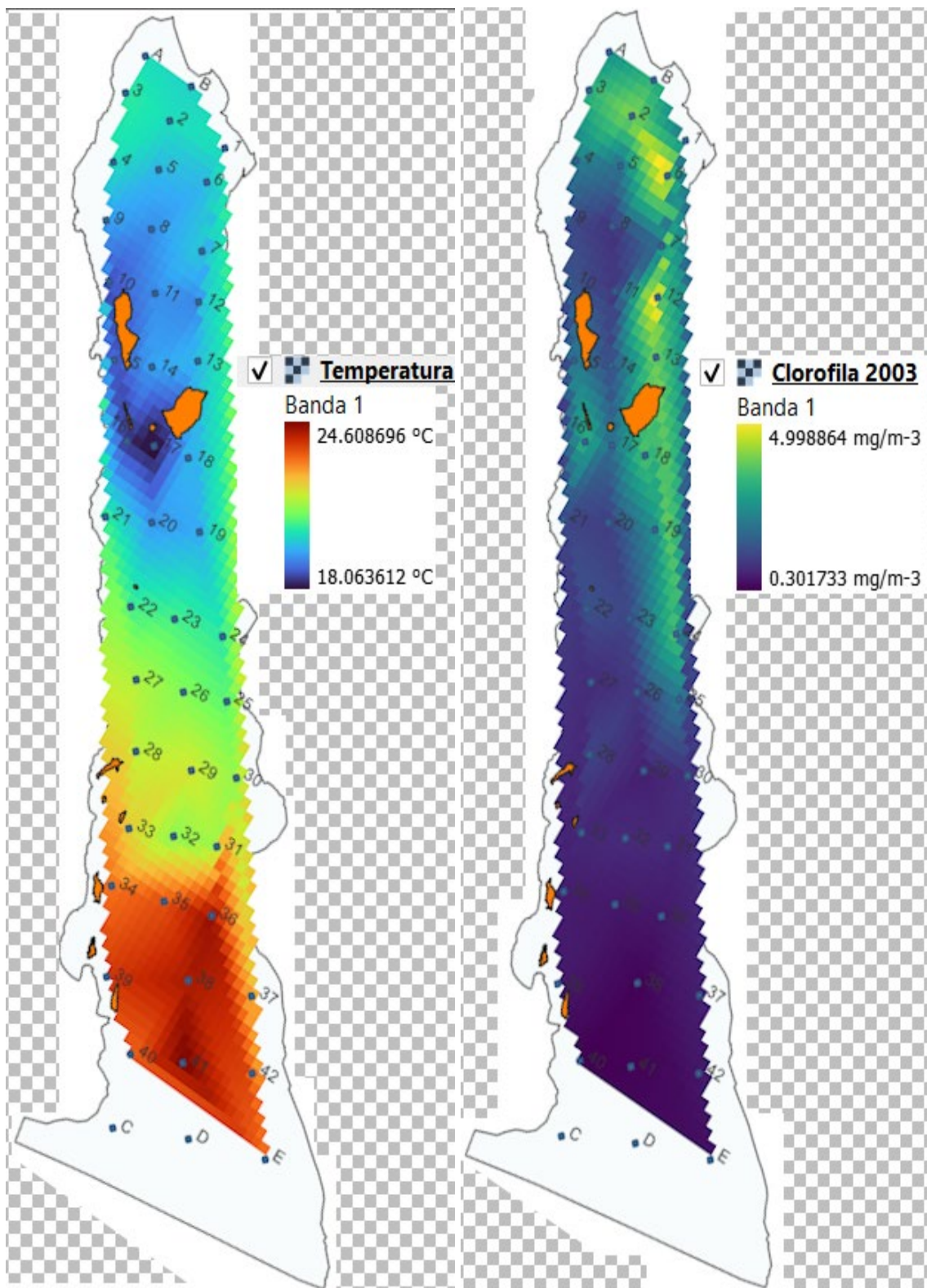


Fig. 5A.3 Promedio de temperatura ($^{\circ}\text{C}$) y promedio de clorofila-a (mg m^{-3}) superficial, del periodo 15 marzo - 15 abril, del año 2003.

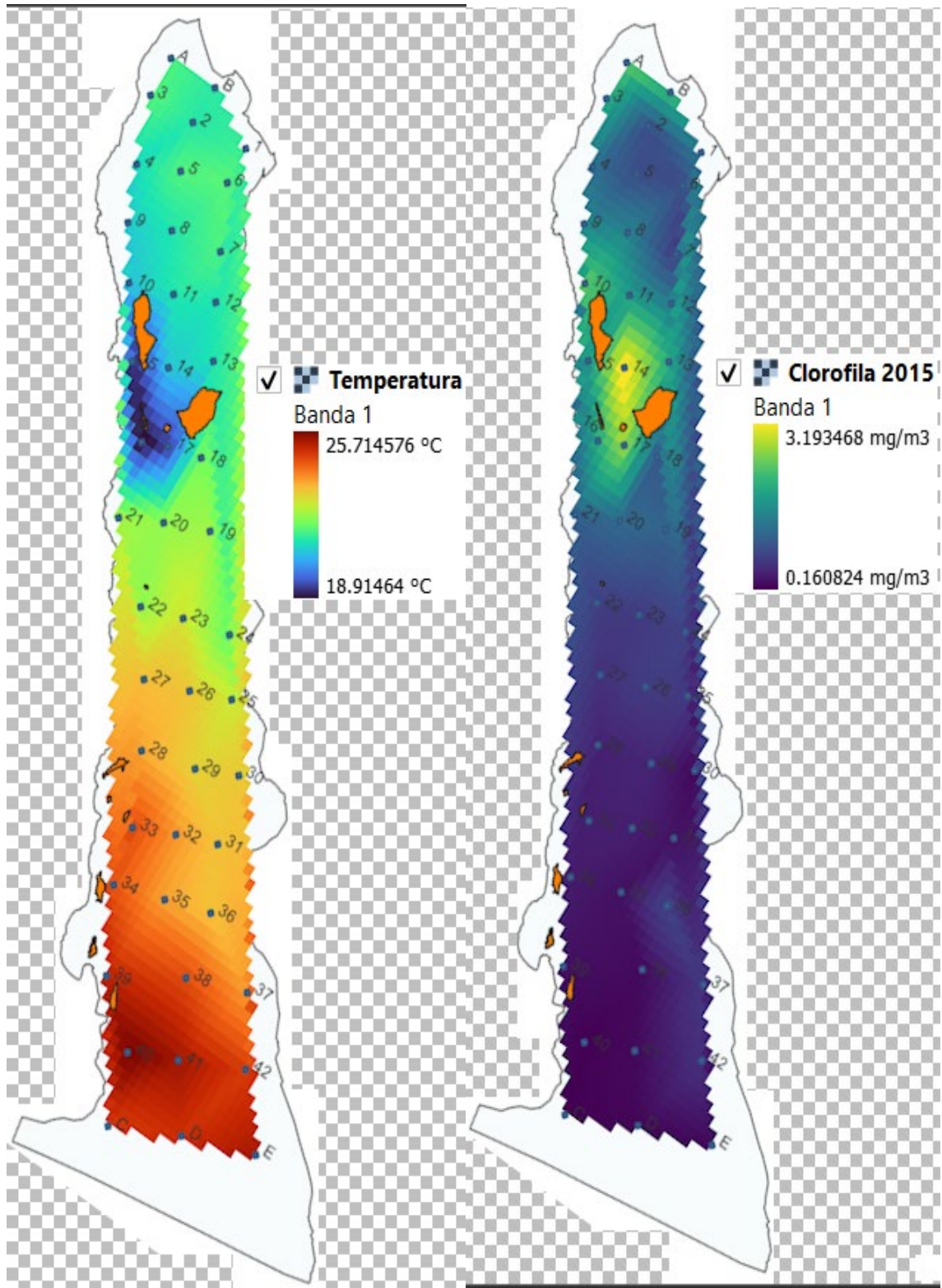


Fig. 5A.4 Promedio de temperatura ($^{\circ}\text{C}$) y promedio de clorofila-a (mg m^{-3}) superficial, del periodo 15 de marzo al 15 de abril del año 2015.

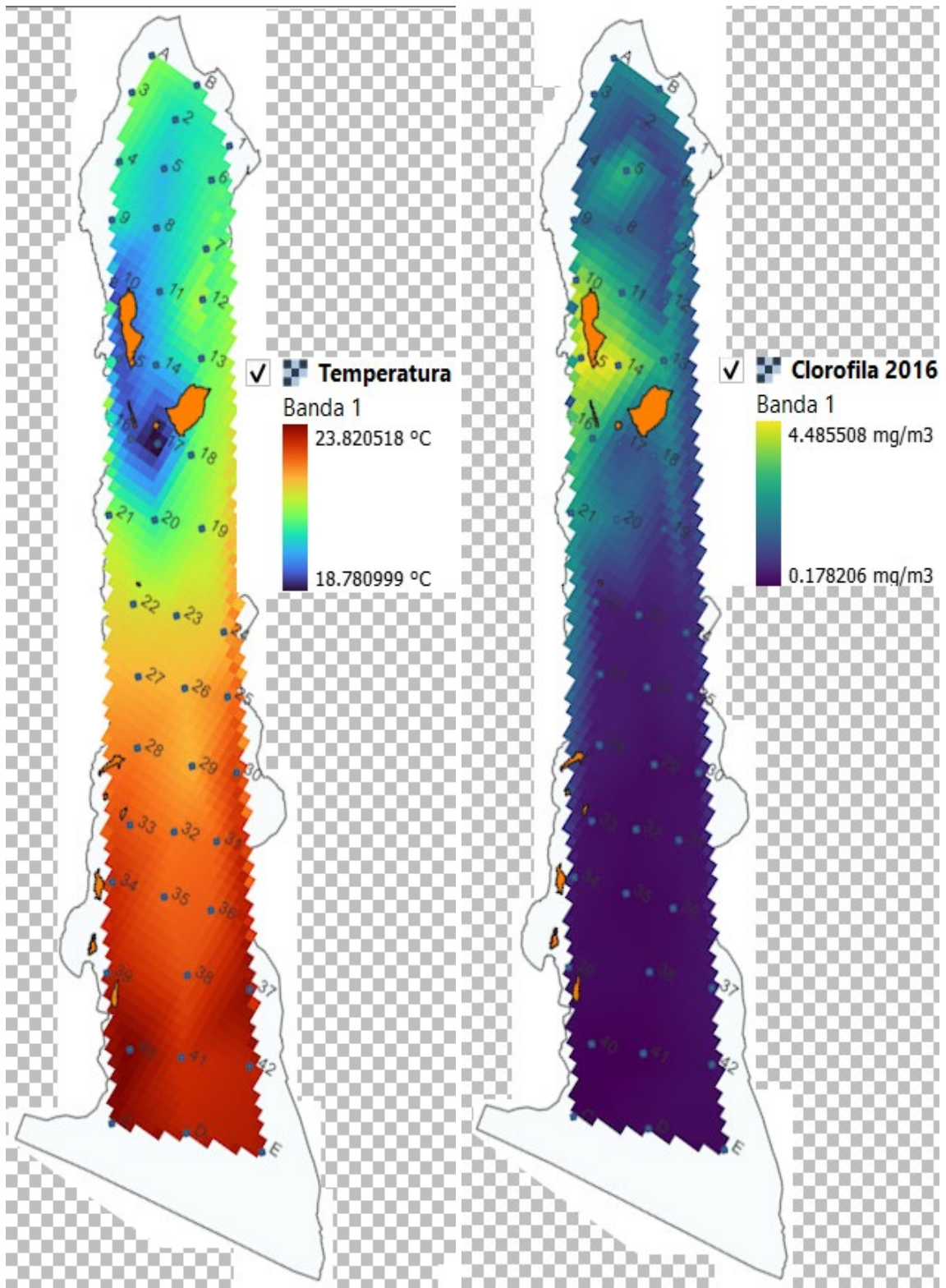


Fig. 5A.5 Promedio de temperatura ($^{\circ}\text{C}$) y promedio de clorofila-a (mg m^{-3}) superficial, del periodo 15 de marzo al 15 de abril del año 2016.

ANEXO VI

Artículo: Vorticity and mixing induced by the barotropic M₂ tidal current and zooplankton biomass distribution in the Gulf of California



Vorticity and mixing induced by the barotropic M_2 tidal current and zooplankton biomass distribution in the Gulf of California

David Alberto Salas-de-León ^{a,*}, Noel Carbajal ^{b,1}, Maria Adela Monreal-Gómez ^a, Antonio Gil-Zurita ^c

^a Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México, Apdo. Postal 70–305, 04510 México, D.F., México

^b Instituto Potosino de Investigación Científica y Tecnológica, Camino a la Presa S/N, Apdo. Postal 3–74 Tangamanga, San Luis Potosí, SLP, México

^c Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México, Apdo. Postal 70–305, 04510 México, D.F., México

ARTICLE INFO

Article history:

Received 2 August 2010

Received in revised form 9 March 2011

Accepted 18 May 2011

Available online 30 May 2011

Keywords:

Vorticity

Mixing process

M_2 tide

Zooplankton

Gulf of California

ABSTRACT

Vertical mixing and biological processes in the Gulf of California were analyzed using calculated relative vorticity fields induced by the barotropic M_2 tide and zooplankton biomass distribution. M_2 tidal currents contribute significantly to the general circulation observed in the upper gulf. The results revealed zones with high vertical and horizontal values of relative vorticity in regions where temperature anomalies and water exchange take place. The horizontal component of the vorticity vector is considerable in areas of the upper gulf, where high vertical shear of the velocity was estimated. Patterns of the horizontal component of the vorticity, the Simpson–Hunter criterion and the chlorophyll concentration showed similarities. The interaction of tidal flow with the complex bathymetry is the main source of vorticity and mixing in the gulf. The vertical component of the relative vorticity reaches positive values in regions where cyclonic circulation has been reported. A total of 35 groups of zooplankton were identified in the gulf; Copepoda, Chaetognatha, and Euphausiacea were the three major groups. High zooplankton biomasses in the archipelago region of the gulf were associated with topographic effect, which induces strong shear velocities, creating vertical mixing and increasing the supply of nutrients to the surface layers, which in turn induces high chlorophyll concentration or phytoplankton and thereby supports the zooplankton biomass. The zooplankton biomass was closely related to high values of the horizontal component of relative vorticity.

© 2011 Elsevier B.V. All rights reserved.

1. Introduction

Zooplankton is part of the marine food web and plays an important role in marine ecosystems. Traditionally, physical and biological processes in the ocean have been addressed in separate studies. Thus, relatively few studies have looked for a connection between biological findings and vorticity features of the ocean. In recent years, research has been conducted that considers the distribution and abundance of zooplankton in the context of the physical dynamics of the ocean. Understanding the zooplankton response to physical forcing in an ecosystem context is a challenge that must be faced in order to forecast the responses of the marine ecosystem to global change (Wiafe et al., 2008). Eddies can play an important role in energy transport in the ocean; they can also contribute significantly to the horizontal heterogeneity of phytoplankton and zooplankton distribution and to the transport of dissolved matter such as nutrients between coastal and deep areas (Kirillin et al., 2008). Eddies are also

responsible for increasing the supply of nutrients in the surface layers of the ocean (Frajka-Williams et al., 2009), which in turn influences the plankton distribution. Most zooplankton species are advected, and zooplankton in a vortex tend to be prevalent in the closed eddy region. The observed aggregation of many species appears to be linked to their ability to remain at specific depths combined with advection by horizontally convergent flows in the eddy (Allen et al., 2001). Once phytoplankton and zooplankton anomalies develop locally due to forcing by vertical velocity, they are horizontally advected away from the upwelling or downwelling (Viúdez and Claret, 2009).

Water circulation in the ocean or in marginal seas is induced fundamentally by wind, density gradients, and tides. Wind and density-induced circulation normally exhibits a seasonal pattern; it changes in intensity and direction during an annual cycle. Moreover, the seasonal circulation often reverses in ocean regions and in marginal seas. In contrast, tidal currents are always present in all parts of the ocean. Without interruption they perform mechanical work on the many marine ecosystems of the world. Therefore, in regions where tidal currents are intense, biological processes are strongly affected by tide-induced dynamic processes such as vorticity and mixing. In the upper Gulf of California, tides are very intense (Carbajal, 1993) and primary productivity is high (Farfán and Alvarez-Borrego, 1992). For this reason, we investigated the dominant M_2 tidal currents

* Corresponding author. Tel.: +52 55 56 22 58 27; fax: +52 55 56 16 07 48.

E-mail addresses: dsalas@servidor.unam.mx (D.A. Salas-de-León), noelc@ipicyt.edu.mx (N. Carbajal), monreal@cmarl.unam.mx (M.A. Monreal-Gómez).

¹ Tel.: +52 444 833 5409; fax: +52 444 833 5412.

and the connection between vorticity, mixing, chlorophyll, and zooplankton biomass in the Gulf of California.

2. Materials and methods

2.1. Study area

The Gulf of California is a marginal sea of the Pacific Ocean (Fig. 1). It is a narrow (150–250 km) and elongated (1100 km) basin with an archipelago formed by Ángel de la Guarda, Tiburón, San Esteban, and San Lorenzo Islands. The archipelago exhibits complex bathymetry. The San Esteban and Salsipuedes sills topographically separate the gulf into two major regions. Strong topographic gradients characterize the sills of San Esteban and Salsipuedes and the Ballenas Channel, where depths of about 1600 m occur. The upper gulf is a shallow continental shelf with a maximum depth of 200 m. In the southern gulf, maximum depths ranging from 2000 to 3200 m occur along a series of basins.

The combination of resonance and convergence effects produces spectacular manifestations of tides (Carbajal and Backhaus, 1998). In the Colorado River Delta, the tidal range at spring tide is on the order of 10 m, with currents reaching values of about 3 m s^{-1} in the narrow channels. The semidiurnal M_2 tide is amplified about five times from the southern open boundary to the northernmost part of the Gulf of California (Morales-Pérez and Gutiérrez-de-Velasco, 1989). In addition, strong dissipation of tidal energy takes place (Hendershott and Speranza, 1971). Argote et al. (1995) calculated a dissipation rate of 0.3 W m^{-2} for the Salsipuedes Sill and 0.1 W m^{-2} for the Ballenas Channel. Carbajal (1993) estimated strong dissipation rates in the Colorado River Delta and in the archipelago region. He showed that

the cycle-averaged dissipation of tidal energy in the Colorado River Delta would increase the water temperature by about $0.001 \text{ }^\circ\text{C}$. Tides in the Gulf of California also produce other physical phenomena, such as internal waves and fronts. High values of kinetic energy and the strong seasonal tendency for stratification are appropriate conditions for the generation of internal waves (Filonov and Lavín, 2003). Satellite imagery reveals well-defined groups of internal waves near the sills in the archipelago region. The energy dissipation through generation of internal waves represents about 10% of the total tidal energy at spring tides (Fu and Holt, 1984). Filonov and Lavín (2003) estimated that the baroclinic tidal amplitude is only 25% lower than the barotropic one in the upper layers of the upper gulf, while at deeper levels the barotropic tidal current amplitude is dominant. Carbajal (1993) estimated a dissipation of energy by bottom friction of $3.97 \times 10^9 \text{ J s}^{-1}$ in a fortnightly cycle. Thermal fronts in the upper gulf associated with tidal currents also have been investigated in several studies (Argote et al., 1985; Simpson et al., 1994). An empirical orthogonal functions analysis of satellite images of sea surface temperature (SST) (Paden et al., 1993) showed the connection between cold-water patches and strong tidal mixing, especially during spring tides.

Monsoon-type conditions in the northwest part of Mexico influence the wind circulation in the Gulf of California. Winds over the gulf and the complex bathymetry produce an intense and variable circulation (Marinone, 1998, 2003; Martínez and Allen, 2004; Monreal-Gómez et al., 1991). The vorticity field in the central gulf seems to be season independent (Ripa and Marinone, 1989); instead, this field is attributed to a transfer of tidal vorticity to the mean field through a bottom frictional torque (Quiros et al., 1992). Salas-de-León et al. (2003) described this frictional torque via a three-dimensional

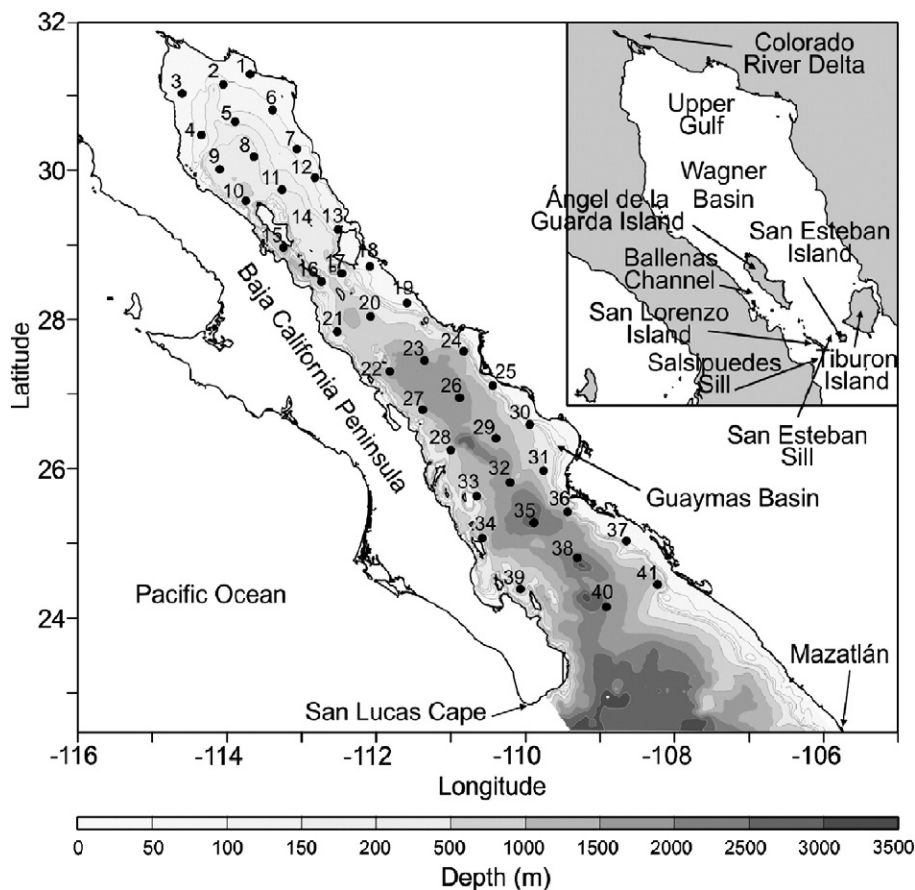


Fig. 1. Location, bathymetry (m), and zooplankton sampling stations in the Gulf of California. Upper right panel: Upper gulf showing the principal features of the archipelago region.

distribution of the tidal stress. Grivel-Villegas et al. (1992) showed that the M_2 tidal currents represent more than 75% of the total variance of the currents in the upper gulf. Filonov and Lavín (2003) found that semidiurnal currents are one order of magnitude larger than the diurnal signal in the entire water column in the Ballenas Channel. In the upper gulf and in the archipelago region, the mixing processes produce a large energy transfer from tidal waves to turbulent energy and to heat produced by dissipation of internal friction (Carbajal, 1993; Simpson et al., 1994). Tides strongly contribute to the production of residual currents (Marinone, 2003). Salas-de-León et al. (2003) reported a strong non-linear interaction of the tidal wave with the bottom topography in the upper gulf and in the archipelago.

Zooplankton species diversity increases from north to south and from the eastern to the western coasts of the gulf (Hernández-Trujillo and Esquivel-Herrera, 1989). Copepods, euphausiids, and amphipods are usually the dominant crustaceans, and cladocerans and mysids become relatively conspicuous in the shallower part of the neritic zone (Brinton et al., 1986). The upper gulf has an abundant neritic community, with species such as the chaetognath *Sagitta euneritica* and the copepods *Acartia clausi* and *Labidocera trispinosa*. In addition, species indicative of vertical mixing of the water column include the chaetognaths *Sagitta minima* and *Sagitta decipiens*, especially in the archipelago region and the eastern gulf (Hernández-Trujillo and Esquivel-Herrera, 1989). Spatial and temporal fluctuation of zooplankton biomass in the upper gulf increases westward and northwestward; Farfán and Alvarez-Borrego (1992) suggest that bathymetry is partially responsible for this pattern.

Distinct seasonal increases in phytoplankton productivity occur annually in the Gulf of California, and they are related at least in part to the monsoon-like wind-driven changes that occur in the upper ocean. The evolution in the phytoplankton assemblages in the Gulf of California is attributed to the wind-driven destabilization of surface waters (Thunell et al., 1996). Badan-Dangon et al. (1985) postulated that a tongue of relatively high salinity water flows southwards through the Ballenas and Salsipuedes Channels from the northernmost part. This water meets a water mass of lower salinity from the central gulf to create a front that promotes a patch of nanophytoplankton and mesozooplankton (López-Cortés et al., 1992).

Sánchez-Velasco et al. (2002) recorded low SST values and high levels of zooplankton in the region of the archipelago. They postulated that enrichment through tidal mixing around Ángel de la Guardia Island might generate favorable conditions for spawning of zooplankton species. *Sardinops caeruleus* larvae tend to concentrate close to the coldest area of the gulf (i.e., around Ángel de la Guardia and Tiburón Islands) (Sánchez-Velasco et al., 2000). Green-Ruiz and Hinojosa-Corona (1997) reported a similar pattern for the distribution of Northern anchovy (*Engraulis mordax*) eggs. In addition, Lavaniegos (1996) found abundant metanauplii and ovigerous females of *Nematoscelis difficilis* in the upper layers of Salsipuedes Channel.

The aforementioned studies illustrate that strong tidal currents, mixing, internal tides, and frontal zones in the Gulf of California are processes that can promote biological productivity and control the distribution and abundance of living resources. The deep-ocean mixing group (IAPSO/SCOR WG121) stated in its proposal to SCOR that “barotropic tidal flow over variable topography is now believed to be a major source of mixing in the world ocean.” Several mechanisms for mixing exist in the ocean, including wind-induced mixing, breaking of internal waves, and tidal flow over irregular topography. The last mechanism seems to play an important role in mixing processes in the northern areas and in the archipelago regions of the Gulf of California. To explain these water exchange processes and their effects on biological processes and the distribution of zooplankton biomass, we analyzed the horizontal and vertical components of the relative vorticity induced by the M_2 tide and their relationship to the distribution of zooplankton biomass.

2.2. Model

We applied the three-dimensional shelf ocean model (HAMSOM) to calculate the M_2 tidal barotropic currents (Backhaus, 1985; Carbajal, 1993) in the Gulf of California. The computational grid has a horizontal resolution of $3' \times 3'$ at 12 levels (10, 20, 30, 50, 100, 200, 300, 500, 1000, 1500, 2000, and 3176 m) in the vertical. The zonal resolution varies from 5122 m at the southern open boundary to 4725 m at the northernmost point of the grid (Carbajal, 1993; Salas-de-León et al., 2003).

The energy associated with the direct gravitational forcing of tides in the Gulf of California represents only 1% of the total energy (Carbajal, 1993). Thus, the tidal currents were calculated as a co-oscillation with the Pacific Ocean. The simulation of tidal currents started from rest. The forcing mechanism was incorporated through perturbation of the sea surface elevation at the southern open boundary as $\zeta = \zeta_0 \cos(\sigma t - \phi)$, where ζ_0 is amplitude, ϕ is phase, and σ is angular frequency of the simulated M_2 tide. The kinematic boundary condition at the sea surface ($z = \zeta(x, y, t)$) was:

$$w_\zeta = \frac{\partial \zeta}{\partial t} + u_\zeta \frac{\partial \zeta}{\partial x} + v_\zeta \frac{\partial \zeta}{\partial y}$$

where w_ζ is the vertical velocity and u_ζ and v_ζ are the velocities in x (east) and y (north) directions, respectively.

Similarly, at the sea bottom ($z = -H(x, y)$) the boundary condition was:

$$w_{-H} = -u_{-H} \frac{\partial H}{\partial x} - v_{-H} \frac{\partial H}{\partial y}$$

The boundary condition for the velocity at the southern open boundary was a null normal gradient of the normal velocity component:

$$\frac{\partial v_n}{\partial n} = 0$$

where v_n is the component of the velocity vector normal to the open boundary, and n refers to the direction normal to the open boundary. The closed boundary conditions were null normal velocity component, and free-sleep.

Results of calculations for the M_2 tide in the Gulf of California agree quite well with observed data (Salas-de-León et al., 2003). Further, we used the simulated M_2 tidal barotropic currents to calculate the relative vorticity vector. The relative vorticity is defined as $\omega = \nabla \times \mathbf{v}$, where $\mathbf{v} = (u, v, w)$ is the velocity vector and (u, v, w) are the components of the velocity in the x (east), y (north), and z (vertical) directions. Analysis of the horizontal and vertical components of the relative vorticity at different levels allows us to explain the mixing processes that occur in the study area.

On the other hand, the tidal mixing can be estimated by using the Simpson-Hunter parameter (Simpson and Hunter, 1974) that is expressed by $\text{Log}_{10}(h/U^3)$, where h and U are the thickness and amplitude of the tidal velocity at each layer, respectively.

In order to establish the relationship between the relative vorticity horizontal component and the zooplankton biomass, the $\text{Log}_{10}(|\omega_h|)$ vs. $\text{Log}_{10}(Dv)$ were plotted.

2.3. Zooplankton and chlorophyll

An oceanographic cruise was conducted from March 28 to April 9, 1978, in the Gulf of California. Zooplankton samples were collected at 41 locations (Fig. 1) using oblique tows of 60 cm diameter bongo samplers equipped with 202 μm mesh nets (Gil-Zurita, 1981). At stations deeper than 100 m the sampling was conducted from 95 m to the surface, whereas at stations shallower than 100 m the sampling was conducted

from 32 m to the surface. Tows lasted for 5 min at a speed of two knots ($\sim 1 \text{ m s}^{-1}$). The total filtered volume during towing was measured by pre-calibrated flow meters placed in the mouth of each net. Samples were preserved in borax-buffered 4% formaldehyde seawater solution. Zooplankton biomass was estimated by displacement volume (Kramer et al., 1972) and it was normalized to 100 m^3 of filtered water (Dv). The main zooplankton groups were determined from subsamples prepared with a Folsom splitter. Zooplankton data are considered to be historical because they were obtained in 1978. They were recorded for the entire gulf in a synoptic way and are representative of the zooplankton biomass conditions of the entire gulf in 1978. Such data are unusual

because most research cruises in the gulf focus on specific areas and do not cover the entire gulf.

Cluster analysis was performed to explore similarities between stations and biomass and taxa. The analysis was performed using the PRIMER 6 (Plymouth Routines in Multivariate Ecological Research) program developed at the Plymouth Marine Laboratory. Standing stocks (individuals per 100 m^3) were double square root-transformed to decrease the weight of dominant taxa. Hierarchical agglomerative clustering was applied using the Bray-Curtis Index to differentiate the zooplankton communities. The complete linkage method was used to obtain strong separations of the groupings.

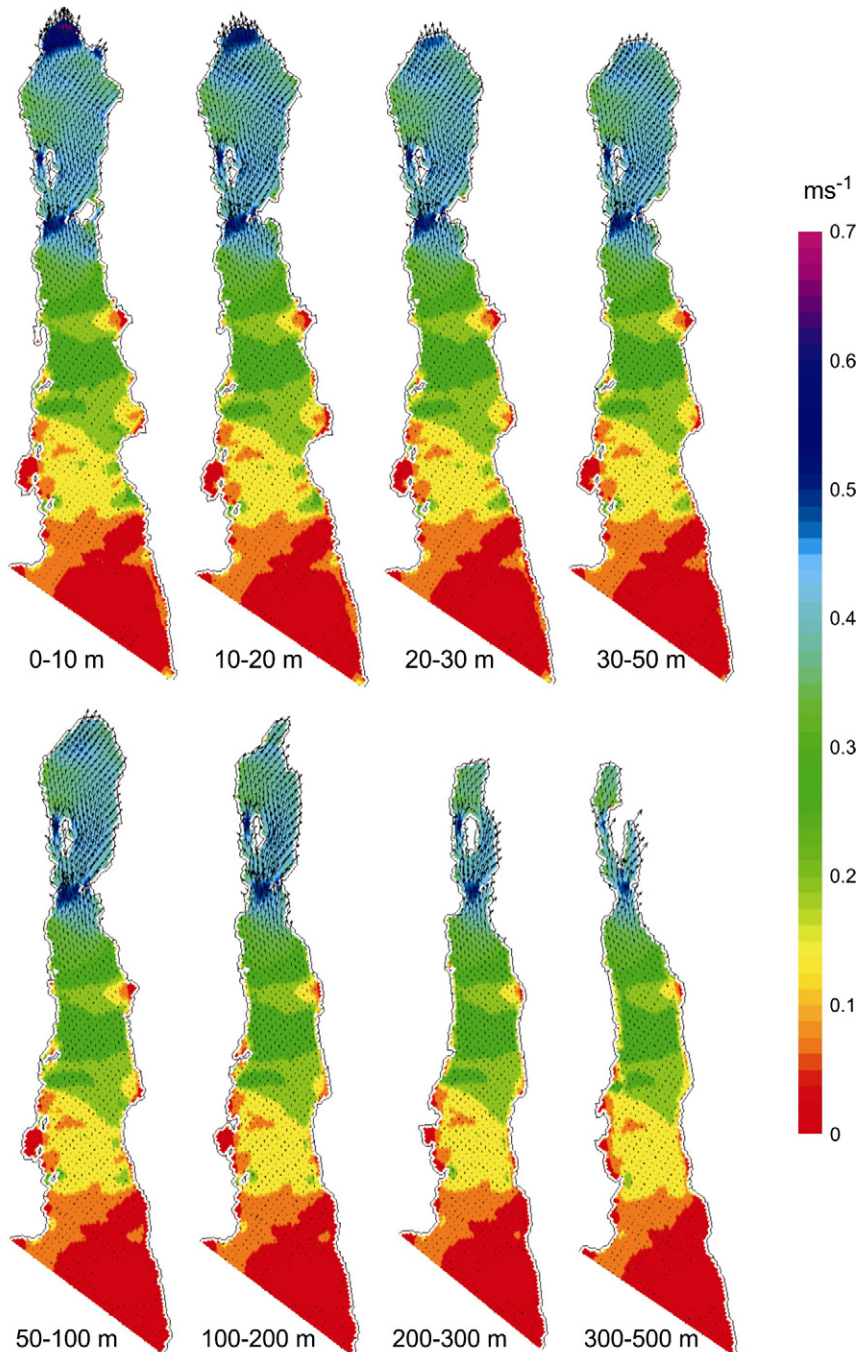


Fig. 2. M_2 tidal currents (ms^{-1}) during flood at the maximum tidal flow in the top eight upper layers. Different colors indicate the magnitude of the horizontal component of the velocity.

Similarities among stations were statistically tested using the analysis of similarity (ANOSIM) permutation test. A one-way ANOSIM was conducted to reveal differences among the regional zooplankton compositions at the sampling stations. The two-way crossed ANOSIM (Clarke and Warwick, 1994) analysis covers the case of a set of samples without replication, in which one factor (in this case the station) occurs only once within each block, in this case day, night or dusk. Finally, stations were grouped according to their similarities.

The chlorophyll concentration was analyzed using satellite color images from NASA (http://oceancolor.gsfc.nasa.gov/cgi/13?ctg=Standard&sen=S&prd=CHL_chlor_a&per=8D&date=3Dec2009&res=9km&num=24, accessed February 24, 2011), and compared with the horizontal relative vorticity and biomass zooplankton distribution.

3. Results

3.1. Currents and vorticity

The M_2 tidal currents exhibited a dominant along-gulf direction at the time of maximum northward (flood) and southward (ebb) flows. Fig. 2 shows the northward current at the time of maximum tidal flow in the upper gulf. The largest amplitudes and variability of tidal currents occurred in the Colorado River Delta and in the archipelago area, particularly in the Ballenas Channel and over the Salsipuedes Sill. Large vertical variations of tidal currents were observed in these areas. Note that the intensity of the M_2 tidal currents in the 300–500 m layer is large over the Salsipuedes Sill and in the Ballenas Channel. This is an indication of the bottom frictional torque induced by the interaction

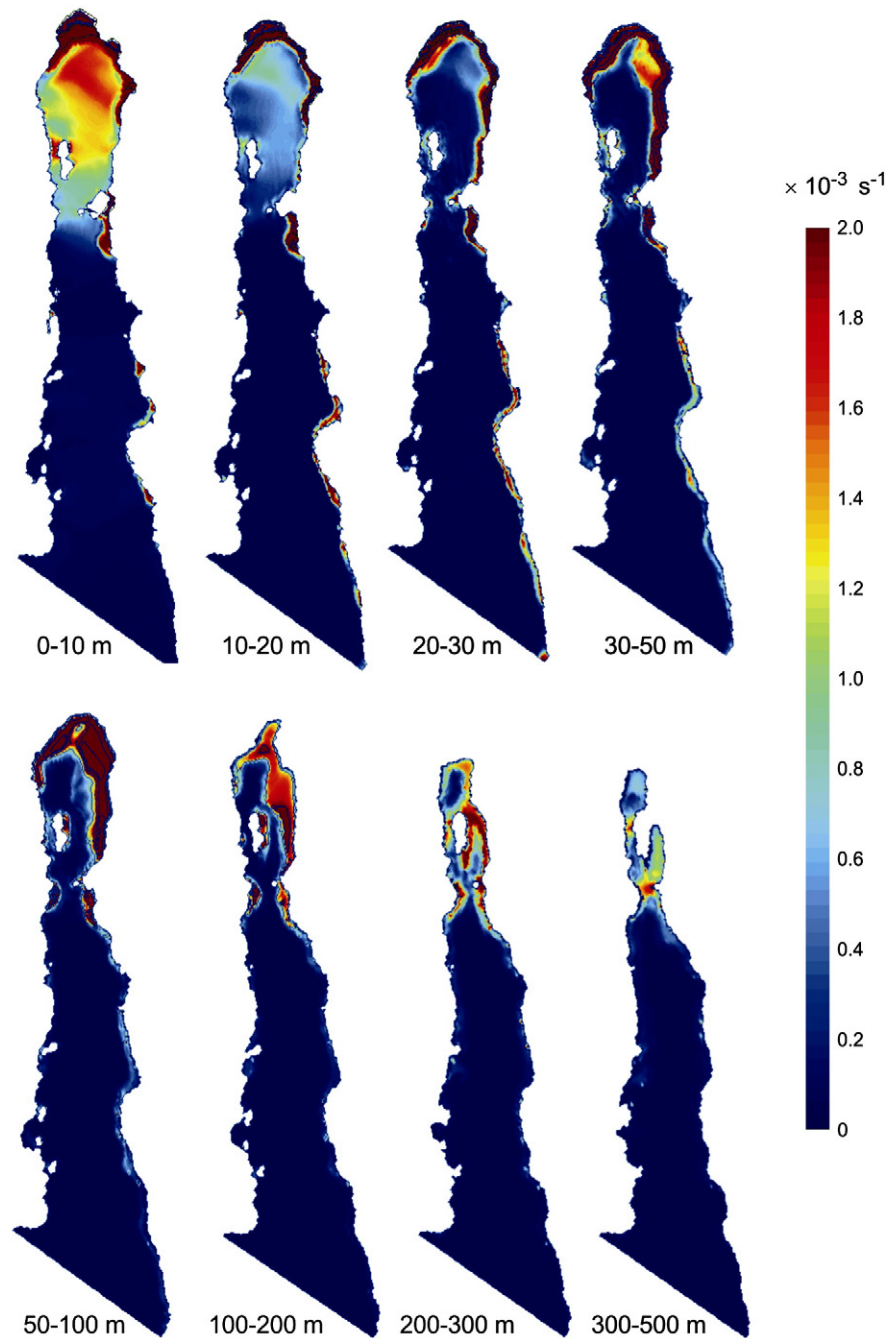


Fig. 3. Magnitude of the horizontal component of the M_2 tide-induced relative vorticity (s^{-1}) at the maximum tidal flow in the top eight upper layers.

of the currents with the topography. The tidal stress tensor for the Gulf of California (Salas-de-León et al., 2003), which results from a strong interaction among semi-diurnal tidal currents and topography, generates relative vorticity.

To explain vertical mixing processes, we calculated the magnitude of the horizontal component of the relative vorticity vector as $|\omega_h| = \sqrt{(\partial w / \partial y - \partial v / \partial z)^2 + (\partial u / \partial z - \partial w / \partial x)^2}$.

In Fig. 3, $|\omega_h|$ is depicted for the top eight upper layers at the time of maximum tidal flow in the upper Gulf (i.e., during flood). Values of the horizontal vorticity component on the order of $2 \times 10^{-3} \text{ s}^{-1}$ were found in the northernmost part of the gulf where the tidal flow interacts strongly with the topography. The generation of the horizontal component of the vorticity coincides with a thermal front observed in that area by Argote et al. (1985). High $|\omega_h|$ values were also found in the Ballenas Channel and the Salsipuedes Sill. In the Ballenas Channel, relatively high values of $|\omega_h|$ were reached in the 200–300 m and 300–500 m layers. In general, vorticity was strongly generated by the M_2 tide (flows of $u, v \approx 0.7 \text{ m s}^{-1}$ and $w \approx 10^{-4} \text{ m s}^{-1}$) in the archipelago region at depths ranging from 200 to 500 m. The calculations indicated that $(\partial u / \partial z, \partial v / \partial z) \gg (\partial w / \partial y, \partial w / \partial x)$, which indicates that ω_h is a good measure of the vertical variations of u and v and in general of the vertical gradients of circulation and vertical mixing. The patterns of $|\omega_h|$ in the archipelago region indicate the presence of vertical mixing, a process which leads to a decrease of

the SST. This fact has been documented for the Gulf of California, where cold temperature anomalies in the sea surface are observed in satellite imagery (Paden et al., 1993; Salas-de-León et al., 2003). These cold areas enhanced the biological activity (Gaxiola-Castro et al., 1999). High vorticity values in the archipelago coincide quite well with regions of temperature anomalies in the upper layers, strong tidal stress (Salas-de-León et al., 2003), and strong tidal and residual currents. The M_2 tide in the gulf acts as an energy source, and it is an important factor in mixing processes (Carbajal, 1993; Simpson et al., 1994; Souza, 1991). The patterns of the horizontal component of the relative vorticity in our barotropic calculation suggest vertical mixing. This process of vertical mixing is closely connected with primary productivity and fisheries production (Marra, 1978).

In Fig. 4, the vertical component of the relative vorticity ω_v ($= \partial v / \partial x - \partial u / \partial y$) is displayed for the top three upper layers where positive values correspond to a cyclonic circulation (counter-clockwise) and negative values to an anti-cyclonic circulation (clockwise). The tidal flow induces cyclonic circulation in the Ballenas Channel and over the Salsipuedes Sill. At the northern side of Ángel de la Guarda Island, a region of positive ω_v exists. This cyclonic circulation agrees with hydrographic observations (Badan-Dangon et al., 1985; Farfán and Alvarez-Borrego, 1992; Gaxiola-Castro et al., 2002; Ripa and Marinone, 1989). Although this cyclonic circulation appears in the baroclinic calculations of Carbajal (1993), we show here that the barotropic generation of vorticity by the tidal flow also

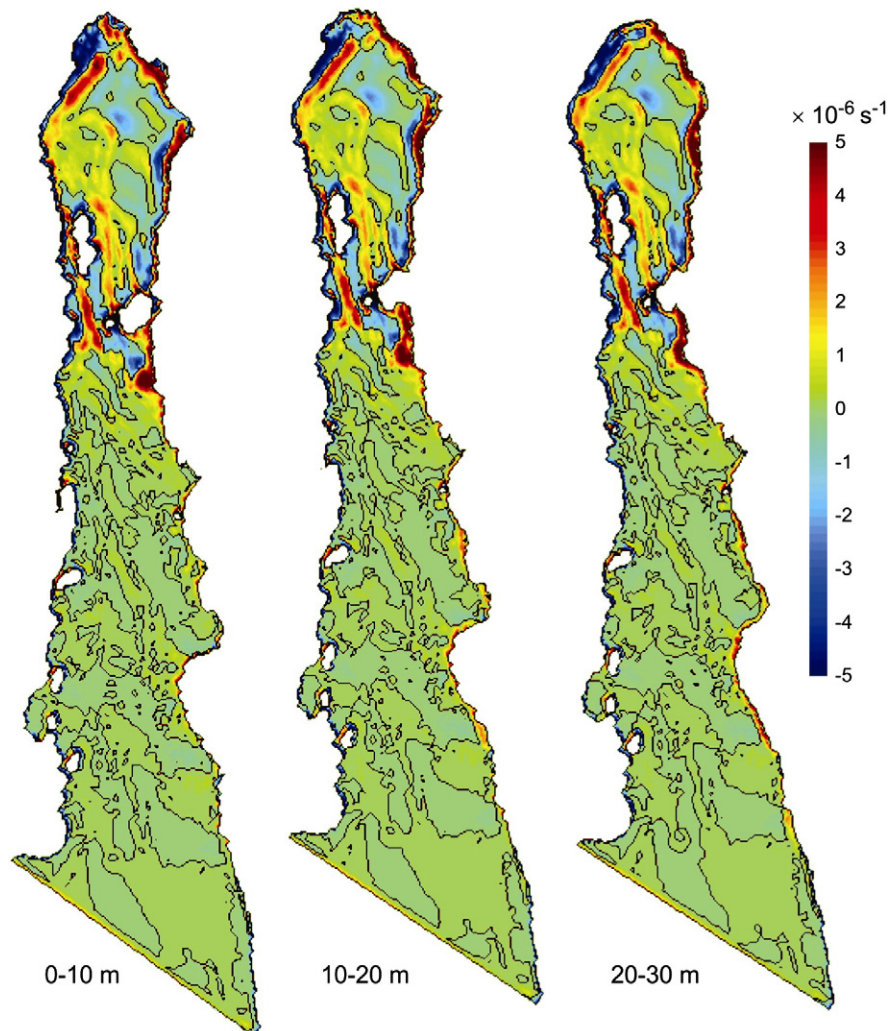


Fig. 4. Vertical component of the relative vorticity vector (s^{-1}) induced by the M_2 tide at the time of maximum tidal flow in the upper Gulf in the top three layers.

contributes significantly to the generation of this eddy. To the east of Ángel de la Guarda Island, cyclonic circulation is also induced. Over the Salsipuedes Sill, strong production of positive vorticity occurs. This strip of positive vorticity suggests that vorticity is advected by residual currents (Salas-de-León et al., 2003). In the Colorado River Delta, two regions of positive (cyclonic) and negative (anti-cyclonic) vorticity are observed. The presence of this pattern agrees with eddies found in estimations of residual currents (Salas-de-León et al., 2003). In the southern part of the Gulf of California, the vorticity values are very small; a region with positive vorticity occurs only at the southern side of Tiburón Island. Finally, when ocean boundary currents encounter significant changes in depth the flow bifurcates, one branch moves away from the boundary and the other one follows the topographic contours (Cenedese et al., 2005). This bifurcation occurs in the archipelago region, and it may explain the advection of vorticity and the ω_v calculated distribution.

3.2. Zooplankton biomass distribution and relative abundance

A total of 35 groups of zooplankton were identified, and the Copepoda, Chaetognatha, and Euphausiacea were the three major groups found in the gulf (Table 1); their mean relative percent abundances were 75.96, 6.08, and 2.61%, respectively. Thus, copepods constituted the dominant group. The analysis of the relative abundance of organisms at each station revealed that copepods reached a maximum (94.78%) at station 13, which is located near Tiburon Island, and a minimum (56.38%) at station 39, which is near the mouth of the Gulf of California (Table 2). Chaetognaths constituted the second major group with a mean percentage of 6.08% of the total organisms in the gulf. Relative abundance of

chaetognaths at each station ranged from a maximum of 22% at station 39 to a minimum of 0.14% at station 37. Euphausiids represented 2.61% of the total organisms collected during the survey. The maximum relative abundance of euphausiids (21.36%) occurred at station 37; no organisms were present at seven stations.

The cluster analysis took into account the biomass of zooplankton as well as the number of taxa present. The initial data were double square root transformed to smooth the effect of highest and lowest values. Then, they were standardized and a similarity matrix was obtained among stations using the Bray-Curtis method. Twelve groups were identified, and five of them coincide with specific regions of the gulf. These regions are the archipelago or midriff island region, the upper gulf, the cyclonic and anti-cyclonic eddy areas, and a frontal zone between both. The remaining seven groups are presented in fractional form and are small. The five major groups are formed by the following stations:

- 1) Stations 9, 8, and 11, which are located at the center-south region of the upper gulf.
- 2) Stations 16 and 18; which are located at the southern part of the archipelago, near the coast.
- 3) Stations 17 and 19, which are close together in the cluster diagram and cover the archipelago or midriff island region.
- 4) Stations 14, 15, 20, 21, 22, 23, 24, 25, and 26. This group includes stations 14 and 15, which are geographically separated from the others. They are located in the northern archipelago, whereas the others are located in the southern archipelago.
- 5) Stations 33, 35, 36, 37, 40, and 41, which are located in the southern gulf.

The satellite image of chlorophyll presents a similar pattern to that of horizontal relative vorticity. The chlorophyll increased northward, the highest values were observed off east coast and in the archipelago region (Fig. 5a).

Zooplankton biomass (displacement volume; D_v) distribution (Fig. 5b) shows that the highest values occur around the archipelago region, mostly close to Ángel de la Guarda and Tiburon Islands. The biomass decreases from the central gulf towards the mouth, with minimum values at stations 38, 39, and 40. The presence of the highest zooplankton biomass next the archipelago or midriff island region illustrates that the island effect supports high zooplankton biomass due to tidal mixing in the sill region.

It is interesting to compare the biomass distribution data to the vorticity data (Fig. 5b). This analysis identifies five regions that are formed by vorticity conservation due to the interaction of the M_2 tidal currents with the sill bathymetry. The first one is located in the northwest part of the upper gulf, the second in the center-south part of the upper gulf, the third in the archipelago or midriff island region, the fourth in the north-center region of the central gulf and the Guaymas Basin, and the fifth in the southern part of the gulf. It is important to notice that the result of the cluster of stations carried out taking into account only the zooplankton biomass corresponds to the current pattern showed by Ripa and Marinone (1989), and Salas-de-León et al. (2003). These authors describe the cyclonic and anti-cyclonic eddies in the gulf. In the cyclonic eddy, the zooplankton biomass is concentrated on the periphery of the eddy, whereas in the anti-cyclonic eddy it is distributed in the central part of the eddy; this pattern corresponds to the Coriolis effect in the northern hemisphere. The archipelago or midriff island region also plays an important role in maintaining high abundances of zooplankton biomass.

Simpon and Hunter (1974) tidal mixing parameter has been widely used to detect tidal fronts and mixing (Mavor and Bisagni, 2001). Succinctly, they found differences in standing crop of phytoplankton between the stratified and mixed regions due to the availability of nutrients in the two regimes. The concentration of chlorophyll was consistently larger in the well mixed zones. We

Table 1
Zooplankton groups and mean relative abundance (%).

Zooplankton groups	Mean relative abundance (%)
Copepoda	75.9673
Chaetognatha	6.0873
Euphausiacea	2.6139
Nauplii	2.0798
Copelata	2.5502
Foraminifera	1.1378
Polychaeta	1.3612
Decapoda	1.1100
Lamellibranchiata	1.0707
Thaliacea	0.9815
Ostracoda	0.8215
Gasteropoda	0.9007
Pteropoda	0.7017
Cladocera	0.4724
Siphonophora	0.4827
Echinodermata	0.3156
Radiolaria	0.2044
Mysidacea	0.3110
Amphipoda	0.1671
Pisces (eggs)	0.1468
Hydrozoa	0.1271
Tornariae	0.0705
Tintinnidae	0.0515
Pisces (Larvae)	0.0993
Heteropoda	0.0378
Isopoda	0.0434
Bryozoa	0.0244
Cirripedia	0.1410
Sergestidae	0.0266
Brachiopoda	0.0071
Cumacea	0.0200
Stomatopoda	0.0117
Ctenophora	0.0034
Cephalopoda	0.0039
Sipunculida	0.0005
Unidentified	0.0371

Table 2
Zooplankton biomass (ml per 100 m³) and relative abundance (%).

Station	Longitude (°W)	Latitude (°N)	Displacement volume (ml per 100 m ³)	Copepoda (%)	Chaetognatha (%)	Euphausiacea (%)
1	113.69	31.24	38.00	63.14	3.87	8.72
2	114.05	31.10	62.80	74.02	2.68	0.52
3	114.60	30.98	82.90	77.97	7.62	0.04
4	114.35	30.43	–	–	–	–
5	113.89	30.60	92.30	63.30	7.71	0.29
6	113.39	30.76	24.70	87.46	1.90	1.51
7	113.07	30.24	66.10	69.73	2.74	5.10
8	113.64	30.14	20.90	83.15	6.36	0.05
9	114.10	29.97	24.60	73.99	6.92	0.45
10	113.75	29.54	16.10	77.55	4.75	1.25
11	113.27	29.69	53.20	81.19	4.31	–
12	112.83	29.86	17.40	67.43	6.05	–
13	112.52	29.17	24.10	94.78	0.43	1.46
14	112.90	29.14	100.40	87.48	2.29	0.27
15	113.28	29.00	163.30	60.68	3.97	4.65
16	112.74	28.47	359.50	97.16	0.24	–
17	112.46	28.58	95.30	72.96	5.17	0.81
18	112.09	28.67	154.70	96.13	0.18	0.76
19	111.59	28.18	33.30	69.15	3.24	–
20	112.08	28.00	26.00	83.99	1.87	1.94
21	112.53	27.80	23.90	83.31	3.11	–
22	111.82	27.27	34.80	78.35	3.89	2.16
23	111.36	27.41	19.70	69.25	3.64	3.96
24	110.83	27.54	11.10	87.01	3.11	–
25	110.44	27.08	31.80	74.21	9.31	0.67
26	110.89	26.91	19.00	78.92	4.66	1.24
27	111.38	26.75	83.70	70.22	17.56	1.56
28	111.00	26.22	37.40	75.61	6.72	1.48
29	110.40	26.37	17.90	86.21	2.50	–
30	109.95	26.56	28.10	70.51	8.35	1.68
31	109.76	25.94	5.10	80.15	0.98	17.22
32	110.21	25.78	12.10	62.42	11.24	1.25
33	110.66	25.60	17.90	60.50	10.85	1.91
34	110.58	25.04	12.70	71.88	16.69	0.10
35	109.89	25.24	30.00	86.48	1.74	1.21
36	109.44	25.39	15.20	84.89	2.18	2.79
37	108.65	25.00	35.90	74.43	0.14	21.36
38	109.31	24.78	12.50	64.71	19.66	0.47
39	110.07	24.36	3.60	56.38	22.00	9.03
40	108.92	24.12	19.9	68.98	16.15	1.31
41	108.23	24.42	40.90	69.21	4.93	7.00

carried out an estimation of the Simpson-Hunter parameter for the Gulf of California (Fig. 5c). Our parameter distribution was fairly similar to that estimated by Argote et al. (1995). However there are small differences near the southern open boundary of the gulf.

On the other hand, although the scales and units are different, the calculated patterns of the horizontal component of the vorticity and the Simpson-Hunter parameter distribution show similarities.

The zooplankton biomass was associated with tidal mixing, showing a potential relationship with horizontal relative vorticity: $Dv = 2.4|\omega_h|^{0.24}$, clearly, as the vorticity values increase, the biomass becomes larger. In Fig. 6 the dashed lines indicate the 95% confidence level, two points were placed out of these lines, one corresponds to the station near the archipelago, where the zooplankton biomass has the highest value, and the other one is located at the southern gulf with the lowest value. The correlation coefficient between the Log_{10} zooplankton biomass and magnitude of horizontal relative vorticity was ~ 0.6 , which was statistically significant.

4. Discussion

In recent years, generalized biological-physical models have been designed to explain the distribution of zooplankton in the ocean. These models allow for an arbitrary number of nutrients, phytoplankton, and zooplankton variables with reconfigurable linkages

among them to be efficiently altered to simulate changing ocean conditions (Haley et al., 2006; Stegert et al., 2009).

Vorticity plays an important role in the biological processes that occur in the Gulf of California. Most investigations of ocean vorticity consider only the vertical vorticity component. However, our results show that the horizontal vorticity component is three orders of magnitude higher than the vertical component and corresponds to an increase of vertical mixing. In general, vorticity is high in the northern Gulf of California. In the sill region the vertical shear is strong, which induces high vorticity. In these areas, the flow resulting from the interaction of vorticity with shallow areas is sufficiently strong and persistent enough to allow an increase of nutrients and an enhancement of phytoplankton and zooplankton abundance (Zavala-Sansón and Provenzale, 2009). The variance in zooplankton biomass in the upper gulf has been commonly associated with the bathymetry (Farfán and Alvarez-Borrego, 1992), the relationship among vorticity and enhancement of zooplankton biomass was demonstrated in Fig. 6. In the northernmost part of the gulf, the dominant forcing mechanism is the M_2 tide, and the generation of vorticity is closely related to topographic gradients. In the archipelago, zooplankton biomass increases westward in agreement with the calculated high values of the horizontal and vertical components of vorticity. The westward shift of the zooplankton biomass reflects the role played by vorticity induced by the M_2 tide. The upper gulf has an abundant neritic community, with species such as the chaetognath *S.*

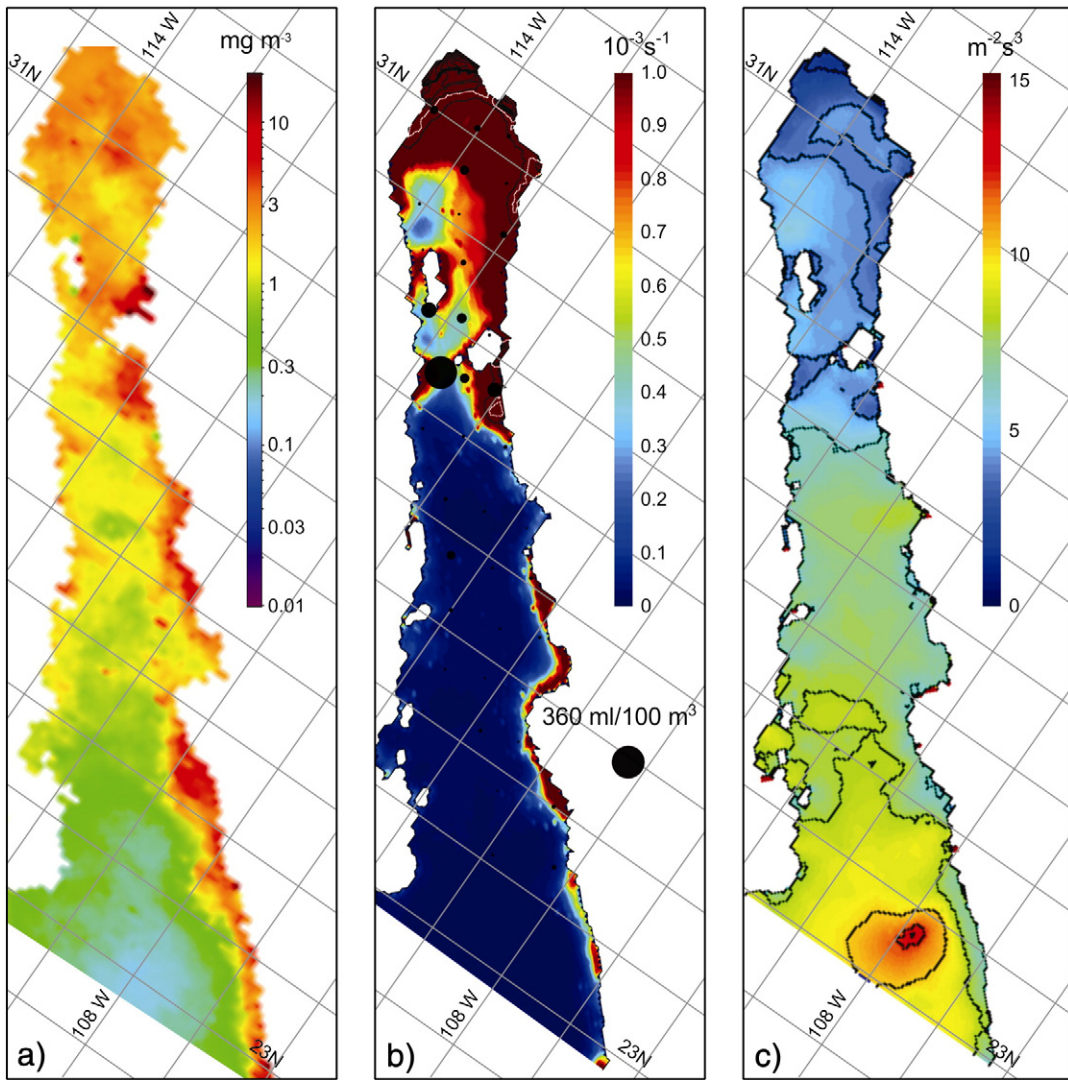


Fig. 5. a) SeaWiFS Chlorophyll concentration (mg m^{-3}), b) Zooplankton biomass displacement volume ($\text{ml}/100 \text{ m}^3$) distribution (circles), and horizontal component of the relative vorticity (s^{-1}) in the surface layer in the Gulf of California, c) Simpson-Hunter parameter.

euneritica and the copepods *A. clausi* and *L. trispinosa*. The chaetognaths *S. minima* and *S. decipiens* are indicators of vertical mixing in the water column. Species diversity increases from the east to the

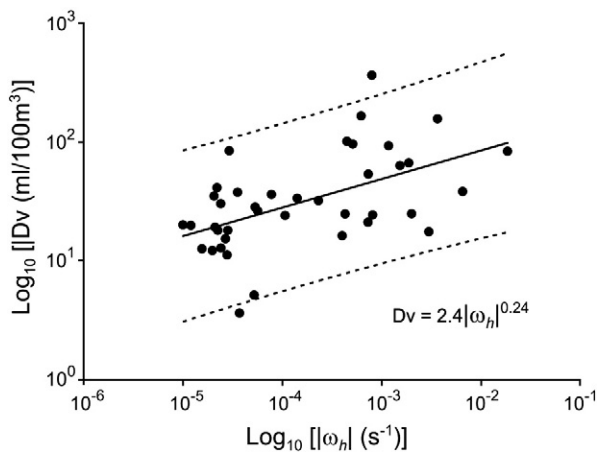


Fig. 6. Relationship between magnitude of horizontal relative vorticity and zooplankton biomass expressed in displacement volume.

west coast (Hernández-Trujillo and Esquivel-Herrera, 1989). This increase is in agreement with the calculated horizontal component of the vorticity and, therefore, with the mixing conditions of the water column in the northeastern upper gulf, in the Ballenas Channel, and over the Salsipuedes Sill.

Although the observed distribution of the phytoplankton in the upper Gulf of California is attributed to the wind-driven destabilization of surface waters (Thunell et al., 1996), our calculations suggest that the M_2 tide-induced vorticity is capable of enhancing productivity locally at different time scales. Enhanced phytoplankton production is associated with the elevated nutrient concentrations, in the Gulf of California such elevated nutrient concentration has been historically associated to Ekman upwelling and tidal mixing (Álvarez-Borrego and Lara-Lara, 1991). Tidal mixing in the gulf is one of the main mechanisms for pumping nutrients to the euphotic layer (Álvarez-Borrego and Lara-Lara, 1991), increasing the chlorophyll concentration or phytoplankton which in turns favor the zooplankton biomass. In the upper layer, vertical mixing from tidal vorticity dynamics can also induce significant vertical upwelling, as we shown in this paper, that in turns produce an elevate nutrient concentration, enhancing phytoplankton production. In this regard a synergy is created in the enhanced phytoplankton production process when Ekman upwelling and tidal vorticity are in phase. While when they are out of phase themselves inhibited.

The calculated high values of the horizontal (Fig. 3) and vertical (Fig. 4) components of the vorticity coincide with the reported zones of strong mixing and horizontal eddies. Entrainment induced by vertical shear of tidal currents generates mixing in the archipelago region (Souza, 1991). This process injects relatively cool, nutrient-rich waters into the euphotic zone. Part of this water is transported throughout the upper gulf (Gaxiola-Castro et al., 1999). Phytoplankton studies have shown that the Ballenas Channel and the Salsipuedes Sill in the archipelago region are dynamic zones that provide the necessary nutrients for phytoplankton growth. Sánchez-Velasco et al. (2002) reported low SST values and high abundance of plankton in the archipelago region. They postulated that enrichment via tidal mixing occurs around Ángel de la Guarda Island and might help generate conditions favorable for spawning of zooplankton species. This premise also agrees with our calculation of the horizontal and vertical components of the vorticity. Comparison of all of these biological findings with features of the calculated M_2 relative vorticity field reveals systematic agreement. Thus, primary productivity in the northern part of the Gulf of California is strongly correlated to the mixing phenomena explained by the vorticity dynamics.

We have calculated the relative vorticity induced by the M_2 tide in the Gulf of California. To explain how vertical mixing processes and gyre circulation in the upper gulf are correlated with primary productivity, we calculated independently the horizontal and vertical components of the vorticity vector. We found high values of the horizontal component of vorticity in the Ballenas Channel, around Ángel de la Guarda Island, and in the Colorado River Delta. This result agrees with other reports of regions where vertical mixing is important. Chlorophyll distribution coincides very well with the vorticity distribution showing a direct connection between the mixture by tides and primary production, which later influence zooplankton biomass (St. John et al., 1992).

The analysis of the zooplankton biomass distribution yielded good agreement with calculated magnitudes of the vertical and horizontal components of relative vorticity. The calculated pattern of the vertical component of the relative vorticity agrees well with reported cyclonic and anti-cyclonic circulation patterns for the study area. M_2 tidal currents play an important role in the general circulation of the upper Gulf of California.

The potential impacts of climate changes on zooplankton has been linked to potential changes in ocean currents, such climate-driven changes on ocean currents have been widely described by general circulation ocean model and corresponds to a year-to-year response to the changing atmosphere forcing in a global warming scenario. Tides are mainly the result of the gravitational pull of the Sun and Moon, and are independent of the global climate changes locally induced in the Earth by for example the greenhouse gas effects. Thus, vorticity induced by tidal currents could be a mechanism of stabilization of abundance of zooplankton biomass distribution owing their capacity of mixing and vertical energy transfer, resulting in a more stable position of currents, fronts and vortex in the Gulf of California.

To some extent, all above mentioned studies on mixing and zooplankton biomass can be explained by the generation of vorticity through the interaction among bottom topography and strong tidal currents. To provide evidence of this important fact, we show the distribution of three important parameters which are indicators of mixing and primary productivity; chlorophyll in the Gulf of California, the horizontal component of the vorticity and the Simpson-Hunter parameter. It is worth mentioning how well their horizontal distribution agrees. Additionally, we describe clearly the association among the horizontal component of the vorticity and zooplankton biomass. We also propose a potential relationship among zooplankton biomass and the horizontal component of relative vorticity. Another important result is that the calculated pattern of the vertical component of the relative vorticity agrees well with reported cyclonic

and anti-cyclonic circulation patterns for the study area. M_2 tidal currents play an important role in the general circulation of the upper Gulf of California.

Finally, the primary productivity and zooplankton biomass distribution in the northern part of the Gulf of California is strongly connected to the mixing phenomena explained by the vorticity dynamics.

Acknowledgements

This research was partially supported by the ICML of the UNAM and by the CONACYT project 36895-T. We thank J. Castro for his help in improving the figures. The comments of two anonymous reviewers improved the content of this manuscript.

References

- Allen, S.E., Vindeirinho, C., Thomson, R.E., Foreman, M.G.G., Mackas, D.L., 2001. Physical and biological processes over a submarine canyon during an upwelling event. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 58, 671–684.
- Álvarez-Borrego, S., Lara-Lara, J.R., 1991. The physical environment and primary productivity of the Gulf of California. In: Dauphin, J.P., Simoneit, B. (Eds.), *The Gulf and Peninsular Provinces of the Californias: Mem. Am. Assoc. Petrol. Geol., Tulsa*, vol. 47, pp. 555–567.
- Argote, M.L., Amador, A., Morales, C., 1985. Variación estacional de la estratificación en la región norte del Golfo de California. In: Urrutia-Fucugauchi, J., Valdés-Galicia, J.F. (Eds.), *Memorias de la Reunión Anual 1985 de la Unión Geofísica Mexicana*, pp. 334–338. México City, Mexico.
- Argote, M.L., Amador, A., Lavín, M.F., Hunter, J.R., 1995. Tidal dissipation and stratification in the Gulf of California. *J. Geophys. Res.* 100, 16103–16118.
- Backhaus, J.O., 1985. A three-dimensional model for the simulation of shelf sea dynamics. *Deutsche Hydrographische Zeitschrift* 38, 165–186.
- Badan-Dangon, A., Koblinsky, C., Baumgartner, T., 1985. Surface thermal patterns in the Gulf of California. *Oceanol. Acta.* 8, 13–22.
- Brinton, E., Fleminger, A., Siegel-Causey, D., 1986. The temperature and tropical plankton biotas of the Gulf of California. *CalCOFI Rep. Vol. XXVII*.
- Carbajal, N., 1993. Modelling of the circulation in the Gulf of California. Ph.D. Thesis, University of Hamburg, Germany. 186 pp.
- Carbajal, N., Backhaus, J.O., 1998. Simulation of tides, residual flow and energy budget in the Gulf of California. *Oceanol. Acta.* 21, 429–446.
- Cenedese, A., Vigarier, C., Visconti-di-Modrone, E., 2005. Effects of a topographic gradient on coastal current dynamics. *J. Geophys. Res.* 110. doi:10.1029/2004JC002632.
- Clarke, K.R., Warwick, R.M., 1994. Changes in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation. Plymouth Marine Laboratory. Natural Environment Research Council, Plymouth.
- Farfán, C., Álvarez-Borrego, S., 1992. Zooplankton biomass of the northernmost Gulf of California. *Cienc. Mar.* 18, 17–36.
- Filonov, A.E., Lavín, M.F., 2003. Internal tides in the northern Gulf of California. *J. Geophys. Res.* 108. doi:10.1029/2002JC001460.
- Frajka-Williams, E., Rhines, P.B., Eriksen, C.C., 2009. Physical controls and mesoscale variability in the Labrador Sea spring phytoplankton bloom observed by Seaglider. *Deep-Sea Res. I.* 56, 2144–2161.
- Fu, L.L., Holt, B., 1984. Internal waves in the Gulf of California: observations from spaceborne radar. *J. Geophys. Res.* 89, 2053–2060.
- Gaxiola-Castro, G., Álvarez-Borrego, S., Lavín, M.F., Zirino, A., Nájera-Martínez, S., 1999. Spatial variability of the photosynthetic parameters and biomass of the Gulf of California phytoplankton. *J. Plankton Res.* 21 (2), 231–245.
- Gaxiola-Castro, G., Álvarez-Borrego, S., Nájera-Martínez, S., Zirino, A.R., 2002. Internal waves effect on the Gulf of California phytoplankton. *Cienc. Mar.* 28, 297–309.
- Gil-Zurita, A., 1981. Contribución al conocimiento del zooplancton del Golfo de California, México, Secretaría de Marina, INV. OCEAN/B-81-03. 38 pp.
- Green-Ruiz, Y.A., Hinojosa-Corona, A., 1997. Study of the spawning area of the Northern anchovy in the Gulf of California from 1990 to 1994, using satellite images of sea surface temperatures. *J. Plankton Res.* 19 (8), 957–968.
- Grivel-Villegas, J.F., Winant, C.D., Bray, N.A., Gutiérrez, G., Christensen Jr., N., Grivel, F., Aguilar, P., Vázquez, M., Patiño, R., 1992. Corrientes observadas, de marea y residual en el Golfo de California (Reporte de datos). : Datos Geofísicos Serie A, Oceanografía, vol. 9. Instituto de Geofísica de la UNAM, Mexico City.
- Haley, P.J., Robinson, A.R., Lermusiaux, P.F., Leslie, W.G., Liang, X., Tian, R., Logutov, O., Moreno, P., Evangelinos, C., Patrikalakis, N., 2006. Advances in adaptive, interdisciplinary, multi-scale, distributed, web-based, ocean prediction. *EOS Trans. Am. Geophys. Union* 87, 36.
- Hendershott, M.C., Speranza, A., 1971. Co-oscillating tides in long narrow bays: the Taylor problem revisited. *Deep-Sea Res.* 18, 959–980.
- Hernández-Trujillo, S., Esquivel-Herrera, A., 1989. Copepodos and chaetognaths in the Gulf of California, Spring 1985. *Investig. Mar. CICIMAR* 4, 151–164.
- Kirillin, G., Engelhardt, C., Golosov, S., 2008. A mesoscale vortex in a small stratified lake. *Environ. Fluid Mech.* 8, 349–366.
- Kramer, D., Kalin, M.J., Stevens, E.G., Thrailkill, J.R., Zweifel, J.R., 1972. Collecting and processing data on fish eggs and larvae in the California Current. *NOAA Tech. Rep. NMFS Circ.*, vol. 370, pp. 1–38.

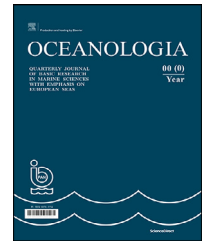
- Lavaniegos, B.E., 1996. Vertical distribution of euphausiid life stages in waters adjacent to Baja California. *Fish. Bull.* 94, 300–312.
- López-Cortés, D., Lechuga-Devéze, Ch., Bustillos-Guzmán, J., 1992. Relationship of mesozooplankton and nanophytoplankton with temperature and salinity in Great Islands zone, Gulf of California. *Indian J. Mar. Sci.* 21, 17–20.
- Marinone, S.G., 1998. Effects of the topographic stress on the tide and wind induced residual currents in the Gulf of California. *J. Geophys. Res.* 103, 18437–18446.
- Marinone, S.G., 2003. A three-dimensional model of the mean and seasonal circulation of the Gulf of California. *J. Geophys. Res.* 108, 1–27.
- Marra, J., 1978. Phytoplankton photosynthetic response to vertical movement in the mixed layer. *Mar. Biol.* 46, 203–208.
- Martínez, J.A., Allen, J.S., 2004. A modeling study of coastal-trapped wave propagation in the Gulf of California. Part I: Response to remote forcing. *J. Phys. Oceanogr.* 34, 1313–1331.
- Mavor, T.P., Bisagni, J.J., 2001. Seasonal variability of sea surface temperature fronts on Georges Bank. *Deep-Sea Res. II* 48, 215–244.
- Monreal-Gómez, M.A., Salas-de-León, D.A., Fernández-Barajas, M.E., 1991. Simulación numérica de la circulación baroclinica en el Golfo de California. *GEOS* 11, 43.
- Morales-Pérez, R.A., Gutiérrez-de-Velasco, G., 1989. Mareas en el Golfo de California. *Geofis. Int.* 28, 25–46.
- Paden, C.A., Winant, C.D., Abbott, M.R., 1993. Tidal and atmospheric forcing of the upper ocean in the Gulf of California: 2. Surface heat flux. *J. Geophys. Res.* 98, 20091–20103.
- Quiros, G., Badan-Dangon, A., Ripa, P., 1992. M_2 currents and residual flow in the Gulf of California. *Netherlands. J. Sea Res.* 28, 251–259.
- Ripa, P., Marinone, S.G., 1989. Seasonal variability of temperature, salinity, velocity, vorticity and sea level in the central Gulf of California, as inferred from historical data. *Q. J. R. Meteorol. Soc.* 115, 887–913.
- 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. *J. Geophys. Res.* 108. doi:10.1029/2002JC001621.
- Sánchez-Velasco, L., Shirasago, B., Cisneros-Mata, M.A., Avalos-García, C., 2000. Spatial distribution of small pelagic fish larvae in the Gulf of California and its relation to the El Niño 1997–1998. *J. Plankton Res.* 22, 1611–1681.
- Sánchez-Velasco, L., Valdez-Holguín, J.E., Shirasago, B., Cisneros-Mata, M.A., Zarate, A., 2002. Changes in the spawning environment of *Sardinops caeruleus* in the Gulf of California during El Niño 1997–1998. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 54 (2), 207–217.
- Simpson, J.H., Hunter, J.R., 1974. Fronts in the Irish Sea. *Nature* 250, 404–406.
- Simpson, J.H., Souza, A.J., Lavín, M.F., 1994. Tidal mixing in the Gulf of California. In: Beven, K.J., Chatwin, P.C., Millbank, J.H. (Eds.), *Mixing and Transport in the Environment*. John Wiley, New York, pp. 169–182.
- Souza, A. J.G., 1991. Mixing in the Midriff Island region of the Gulf of California, Mexico. M.Sc. Thesis, University College of North Wales. 41 pp.
- St. John, M.A., Harrison, P.J., Parson, T.R., 1992. Tidal wake-mixing: localized effects on primary production and zooplankton distribution in the Strait of Georgia, British Columbia. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 164, 261–274.
- Stegert, C., Moll, A., Kreuz, M., 2009. Validation of the three-dimensional ECHOAM model in the German Bight for 2004 including population dynamics of *Pseudocalanus elongatus*. *J. Sea Res.* 62, 1–15.
- Thunell, R., Pride, C., Ziveri, P., Muller-Karger, F., Sancetta, C., Murray, D., 1996. Plankton response to physical forcing in the Gulf of California. *J. Plankton Res.* 18 (11), 2017–2026.
- Viúdez, A., Claret, M., 2009. Numerical simulations of submesoscale balanced vertical velocity forcing unsteady nutrient-phytoplankton-zooplankton distributions. *J. Geophys. Res.* 114. doi:10.1029/2008JC005172.
- Wiñe, G., Yaqub, H.B., Mensah, M.A., Frid, C.L.J., 2008. Impact of climate change on long-term zooplankton biomass in the upwelling region of the Gulf of Guinea. *ICES J. Mar. Sci.* 65 (3), 318–324.
- Zavala-Sansón, L., Provenzale, A., 2009. The effects of abrupt topography on plankton dynamics. *Theor. Popul. Biol.* 76 (4), 258–267.

ANEXO VII

Artículo: Latitudinal and archipelago effect on the composition, distribution, and abundance of zooplanktonic organisms in the Gulf of California

Available online at www.sciencedirect.com

ScienceDirect

journal homepage: www.journals.elsevier.com/oceanologia

ORIGINAL RESEARCH ARTICLE

Latitudinal and archipelago effect on the composition, distribution, and abundance of zooplanktonic organisms in the Gulf of California

Benjamín Quiroz-Martínez^{a,*}, David Alberto Salas-de-León^a,
Antonio Gil-Zurita^b, María Adela Monreal-Gómez^a, Erik Coria-Monter^a,
Elizabeth Durán-Campos^c

^aEcology and Aquatic Biodiversity Unit, Institute of Marine Sciences and Limnology, National Autonomous University of Mexico (UNAM), Mexico City, Mexico

^bDoctoral Program in Environmental Sciences, Institute of Basic Sciences and Engineering, the Autonomous University of the State of Hidalgo, Pachuca, Hidalgo, Mexico

^cMazatlán Academic Unit, Institute of Marine Sciences and Limnology, National Autonomous University of Mexico (UNAM), Mazatlán, Sinaloa, Mexico

Received 8 December 2021; accepted 15 November 2022

Available online 25 November 2022

KEYWORDS

Zooplankton;
Taxon richness;
Latitudinal
distribution;
Geometric
constraints;
Gulf of California

Abstract The upper Gulf of California is one of the most energetic regions owing to its tidal range and strong tidal currents, making the upper gulf and the archipelago zone highly turbulent regions; the abundance of zooplankton should be associated with mixing phenomena. We aimed to determine the latitudinal distribution of zooplanktonic organisms in this region and the influence of the islands on their distribution and abundance using historical data. Distribution of abundance followed the current patterns, the archipelago influences abundance favorably but does not affect diversity. Latitudinal zooplankton richness had a quasi-parabolic shape. A decrease in richness was observed at 27.5°N, in the archipelago region, with maximum richness at 26.5°N and 28.5°N. The distribution of latitudinal ranges is consistent with geometric constraints models; taxa with wide ranges are in the central area, while those with narrow

* Corresponding author at: Ecology and Aquatic Biodiversity Unit, Institute of Marine Sciences and Limnology, National Autonomous University of Mexico (UNAM), Mexico City 04510, Mexico.

E-mail address: bquirozm@cmarl.unam.mx (B. Quiroz-Martínez).

Peer review under the responsibility of the Institute of Oceanology of the Polish Academy of Sciences.



<https://doi.org/10.1016/j.oceano.2022.11.001>

0078-3234/© 2022 Institute of Oceanology of the Polish Academy of Sciences. Production and hosting by Elsevier B.V. This is an open access article under the CC BY-NC-ND license (<http://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/>).

ranges are near the boundaries and the Upper Gulf. Zooplankton responds in some way to the existence of the southern boundary as shown by the decrease of richness in this region. At the whole scale of the Gulf, the distribution of richness followed geometric constraints model, while at smaller scales, distribution and abundance are conditioned by the hydrodynamics of the Gulf. We compared zooplankton spatial distribution with Sea Level Anomaly, Sea Surface Temperature, and Chlorophyll-*a* concentrations from Copernicus to establish relationships between these factors. We performed Cluster and Redundancy Analysis to characterize similarities between stations in terms of biomass and taxon composition and to assess the importance of environmental variables on the distribution of zooplankton.

© 2022 Institute of Oceanology of the Polish Academy of Sciences. Production and hosting by Elsevier B.V. This is an open access article under the CC BY-NC-ND license (<http://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/>).

1. Introduction

The study of geographical gradients and patterns of species richness distribution has traditionally captured ecologists' and biogeographers' attention because of their importance in understanding ecological processes (Colwell et al., 2004). This interest (at regional and global scales) has given rise to different hypotheses to explain the latitudinal variations in species richness (Brayard et al., 2005; Gray, 2001; Hernández-Alcántara et al., 2013; Rodríguez and Gorla, 2004).

In nature, parabolic latitudinal trends in richness in a large variety of taxonomic groups and habitats have been observed. The number of species peaks at the center of the studied region and the resulting diversity patterns can be commonly described as unimodal (Hillebrand, 2004; Lees et al., 1999; Willig and Lyons, 1998). However, it has been proposed that these distributions of diversity may also be generated by stochastic processes in the absence of environmental gradients and even in the absence of biological and evolutionary processes (Colwell and Hurlt, 1994) implying that a random arrangement of species distribution could theoretically, within a bounded domain, produce a peak of diversity in the center of the domain, similar to those observed in nature (Colwell et al., 2005, 2004; Colwell and Hurlt, 1994; Colwell and Lees, 2000; Currie and Kerr, 2008; Jetz and Rahbek, 2001). This accumulation of distributional ranges in the central zone of the domain is the result of the "Mid-Domain Effect" (MDE). The MDE is associated with a null model that solely considers the geometry of spatial gradients and species' ranges excluding any assumptions of environmental, biological, or historical causes. It then predicts that, when the species distributional ranges are randomly arranged within a constrained domain, more ranges will overlap in the middle of the domain producing a unimodal curve (Colwell and Lees, 2000).

Zooplankton represents a key component of marine pelagic ecosystems, as it is a major link between primary producers and upper trophic level consumers. Zooplankton occupies a key position in the pelagic food web as primary consumers and low-level predators. It transfers the energy produced by phytoplankton to higher trophic levels, including high-commercial-value fish stocks (Richardson, 2008). Also, zooplankton contributes to the removal of atmospheric CO₂ through the sedimentation of inorganic and organic carbon compounds in their faecal pellets

(Brierley, 2017). Zooplankton ecology studies have progressively become crucial to understanding and predicting the impact of current (climate-driven) changes in the oceans. Zooplankton can become highly abundant in the Gulf of California and this abundance constitutes an important source of food for other zooplankton organisms such as fish larvae and predatory zooplankters (Brinton et al., 1986; Esquivel-Herrera et al., 2000; Lluch-Cota et al., 2007). In this region, the influence of different environmental variables on zooplankton groups has been previously reported, showing that zooplankton population dynamics and their response depends on the presence of physical structures with different scales that exert a significant influence over the euphausiids (Ambriz-Arreola et al., 2017), the mesopelagic fish larvae (Contreras-Catala et al., 2016), the epipelagic copepods (Beltrán-Castro et al., 2020; Palomares-García et al., 2013), and gelatinous zooplankton (Silveyra-Bustamante et al., 2020). In the Gulf of California, high zooplankton biomass, mostly represented by Copepoda, Chaetognatha, and Euphausiacea, has been associated with cold-water masses, where dense chlorophyll-*a* (Chl-*a*) patches also support high zooplankton biomass (Salas-de-León et al., 2011).

The distribution of zooplankton in the ocean is closely related to a complex array of factors, including hydrodynamic processes at different scales (e.g., internal waves, eddies), water column depth, trophic status (i.e., productivity) of a particular region, and, mainly, the water temperature regime, which, in turn, determines the biological cycles, growth and metabolism rates of zooplankton. In this study, the general objective was to determine the latitudinal distribution of zooplanktonic organisms in the Gulf of California, in terms of abundance and taxon richness, and the relative influence of the islands in the distribution of richness and abundance using historical data on zooplankton distribution in the entire gulf. We hypothesize that the distribution of the zooplanktonic organisms in the Gulf of California might be influenced by the turbulent processes in the island region. We characterized the latitudinal distribution of richness of zooplanktonic taxa and studied the expected overlapping of ranges towards the center of the study area to assess whether this pattern of richness is consistent with the mid-domain effect (MDE) predictions. In addition, we performed multivariate analysis (Cluster and Redundancy Analysis) to characterize similarities between sampling stations in terms of biomass and taxon composi-

tion and to assess the influence of environmental variables on these similarities.

1.1. Study area

The Gulf of California is a narrow (about 200 km) elongated (1,100 km) marginal sea of the north-eastern Pacific Ocean (23°42'–31°48'N; 107°39'–114°54'W) with an open boundary with the Pacific Ocean in its southern end, that strongly influences the climatic and oceanographic features of this region (Figure 1). An archipelago, which includes the Ángel de la Guarda, Tiburón, San Esteban, and San Lorenzo islands, is characterized by having a complex bathymetry in which the tidal wave increases considerably and produces intense turbulent processes (Salas-de-León et al., 2003). The surface circulation in the entire Gulf generates a net surface outflow through the archipelago, which is compensated by a permanent inflow on the western coasts, near the bottom (Lavín et al., 1997). The sills of San Esteban and Salsipuedes and the Canal de Ballenas; with depths of 1600 m, divide the Gulf into two main oceanographic regions: the shallow Upper Gulf and the deeper Lower Gulf (Salas-de-León et al., 2011). The upper gulf is made up of a wide continental shelf with a maximum depth of 200 m and the Wagner basin with a maximum depth of approximately 300 m. The southern part of the gulf is made up of the Tiburón, Guaymas, Carmen, Farallón and Pescadero basins, with depths ranging from 2000 to 3200 m. In the Gulf of California, there are six water masses (Monreal-Jiménez et al., 2021). Pacific Deep Water (PDW), which is found from the bottom to 1200 m depth, has a characteristic temperature below 4°C and salinities greater than 34.50. From 500 m to 1200 m deep is the Pacific Intermediate Water (PIW), whose temperatures range from 4 to 9°C and salinities between 34.50 and 34.80. Above 500 m and up to 150 m, there is Subtropical Subsurface Water (StSsW) with temperatures between 9 and 18°C and salinities between 34.50 and 34.90. The upper 150 m layer is occupied by the Tropical Surface Water (TSW) and the Gulf of California Water (GCW). The TSW has salinities below 34.90 and temperatures higher than or equal to 18°C, while the GCW has salinities greater than 34.90 and temperatures greater than 12°C. In the southern region, close to the mouth of the gulf, the California Current Water (CCW) has been detected with salinities higher than 34.50 and temperatures between 12 and 18°C.

2. Material and methods

2.1. Zooplankton historical data

To achieve the objectives of this study, we used a set of historical zooplankton data obtained at 41 sampling stations (Figure 1), during an oceanographic cruise conducted from March 28 to April 9, 1978 (Gil-Zurita, 1981). The oceanographic cruise DGO-MM-78-01 was conducted along the entire gulf, and oblique zooplankton hauls (day and nighttime) were conducted using bongo nets (60 cm diameter in mouth and a 202 µm mesh size) for 5 min at ~2 knots, configured with mechanical flowmeters placed in the mouth of each net. Although this method to collect organisms does

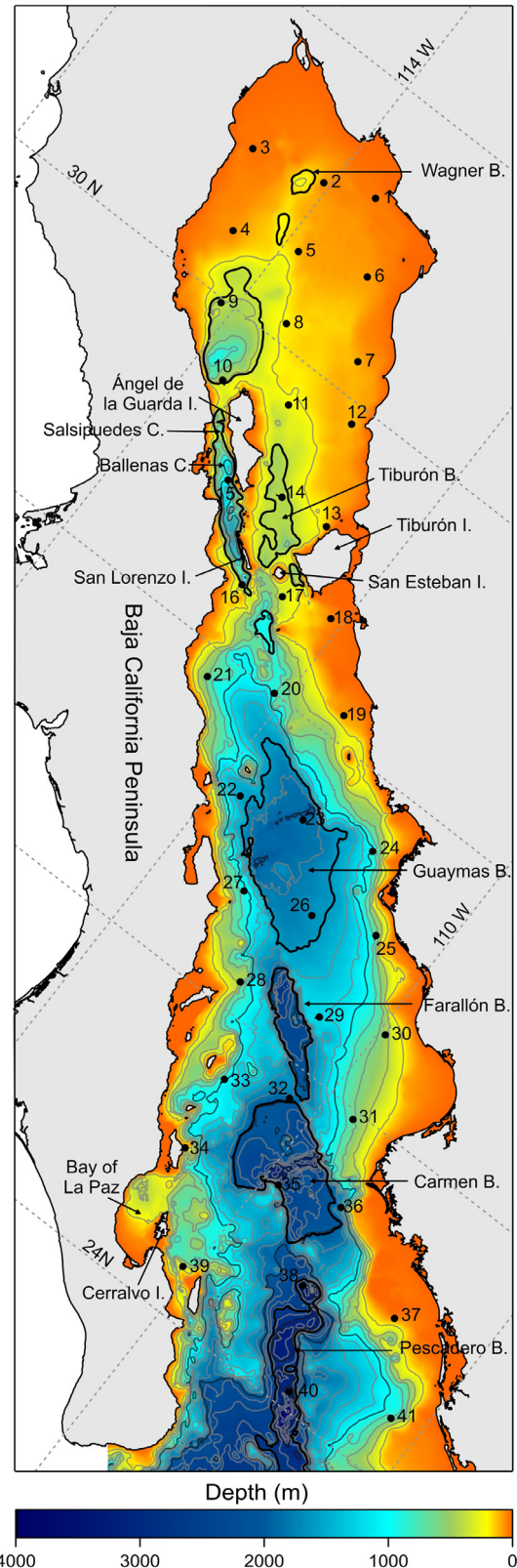


Figure 1 Gulf of California: bathymetry with a contour interval of 200 m, and zooplankton sampling stations (+).

not allow an assessment of zooplankton diel vertical migrations since it collects organisms obliquely throughout the water column, its use is widespread worldwide since it is dependable, capable, and accessible, providing a good representativity of all zooplankton taxa (Sameoto et al., 2000). At locations deeper than 100 m the zooplankton sampling was conducted from 95 m to the surface, while at locations shallower than 100 m the sampling was from 32 m to the surface. Samples were preserved in borax-buffered 4% formaldehyde seawater solution. The main zooplankton groups were determined from subsamples prepared with a Folsom splitter and following standard procedures and keys (Trégouboff and Rose, 1957). Zooplankton biomass was estimated by displacement volume method using a vacuum of 250 mm Hg (33 kPa = 0.33 atm) (Beers, 1976), and finally standardized to 100 m³ of filtered water (Kramer et al., 1972). Direct volumetric techniques for estimating zooplankton biomass gained relevance since the 1970s and can be divided into 1) those that involve the decantation of suspended zooplankton organisms in a liquid medium that is allowed to settle by gravity and then the space occupied by the settled material is taken as a measure of the volume, and 2) those techniques that involve a displacement, in which the space occupied by the plankton is measured in terms of the equivalent volume of liquid that they displace (Postel et al. 2000), as in our case. Following standard specifications, organisms with a size greater than 3 mm were excluded from the samples – rinsed prior – to avoid bias in the biomass calculation; these organisms were large gelatinous zooplankton (e.g., jellyfish) and juvenile fishes. The zooplankton carbon biomass (C) was calculated from the wet weight (WW), according to Wiebe (1988), following the equation $\text{LOG}(\text{WW}) = -1.537 + 0.852 \text{ LOG}(\text{C})$; with WW (g m⁻³) and C (mg m⁻³). Thus, the zooplankton biomass was reported in (mg C m⁻³).

2.2. Sea Level Anomaly, geostrophic velocity, Sea Surface Temperature, and Chlorophyll-*a*

To establish a comparison between the zooplankton distribution and the Sea Level Anomaly (SLA), surface geostrophic circulation pattern, Sea Surface Temperature (SST), and the Chl-*a* concentrations in the Gulf of California, we obtained the monthly climatology data (2003–2021), with a spatial resolution of 0.25 × 0.25° for the SLA and geostrophic velocities from Copernicus Marine Environment Monitoring Service (CMEMS, 2002), and a resolution of four km for the SST and Chl-*a* data from the MODIS-Aqua database (<https://oceancolor.gsfc.nasa.gov/l3/>) for April, the month in which the oceanographic cruise was conducted. These databases were used to analyze their relationship to zooplankton distribution.

2.3. Data analysis

Because Diversity is a pivotal parameter to describe any ecosystem, in this study we calculated the Shannon-Weaver index (H'), using the expression:

$$H' = - \sum_{i=1}^n (p_i \ln p_i)$$

where H' is the Diversity index, p_i is the proportion of each group in the sample, and $\ln p_i$ is the natural logarithm of this proportion (Ortiz-Burgos, 2016). According to Magurran (2004), H' is one of the most successful indexes to compare habitats and obtain a quantitative estimation of biological variability.

In addition, to describe the latitudinal distribution of diversity in the zooplankton community, a presence/absence matrix was constructed, and the latitudinal ranges of each zooplankton group were calculated. Assuming that ranges are continuous between latitudinal sampling points, the latitudinal range (L_r) was calculated as the maximum latitude of occurrence (m_x) minus the minimum latitude of occurrence (m_n) (Pineda, 1993):

$$L_r = m_x - m_n$$

It was also assumed that taxa within this range will have a latitudinal center of the distribution. This latitude, however, is seldom known and was estimated as the latitudinal midpoint of occurrence (M_l), defined as:

$$M_l = \frac{1}{2} (m_x + m_n)$$

M_l might be related to an “optimal latitude”, with a peak in taxon richness.

To compare the latitudinal distributions of zooplankton groups in the Gulf of California, the frequency of the latitudinal ranges, and the position of latitudinal midpoints of taxa at each zone were calculated. Richness was calculated as the sum of all taxa at each latitude point. A dispersion plot of latitudinal range (L_r) versus the mean latitude of occurrence (M_l) for each taxon was built, as a schematic representation of the geometric constraints model. This model considers that the ranges of distribution of the taxa are limited to occur within a domain in which significant gradients in richness are identified. The pyramidal distribution shows the effect of the proximity of the boundaries on the latitudinal ranges. The relationship between the latitude range size and the range midpoint and the assessment of the overlapping of the range towards the center of the latitudinal domain was done using a Monte Carlo simulation with the program Mid-Domain Null (McCain, 2004).

The latitudinal variations of the observed taxon numbers were compared to the simulated curves of richness produced from the empirical midpoint ranges sizes within a bounded domain, using the analytical stochastic models of Colwell and Hurtt (1994). The simulated distribution of richness was estimated using Monte Carlo simulations sampled without replacement (a randomization procedure). The empirical range sizes and midpoints of the zooplankton taxa were imported into the RangeModel (Colwell, 2006) and these were used to generate 50000 simulations for each taxon using the random placement of empirical range sizes. Simulation results were then used to create 95% confidence simulation prediction curves (McCain, 2004). The empirical richness data were then compared with the simulation prediction curves to assess the accuracy of the null-model predictions.

In addition, we performed a cluster analysis to characterize similarities between stations in terms of biomass and taxon composition. Before the analyses, we log-transformed

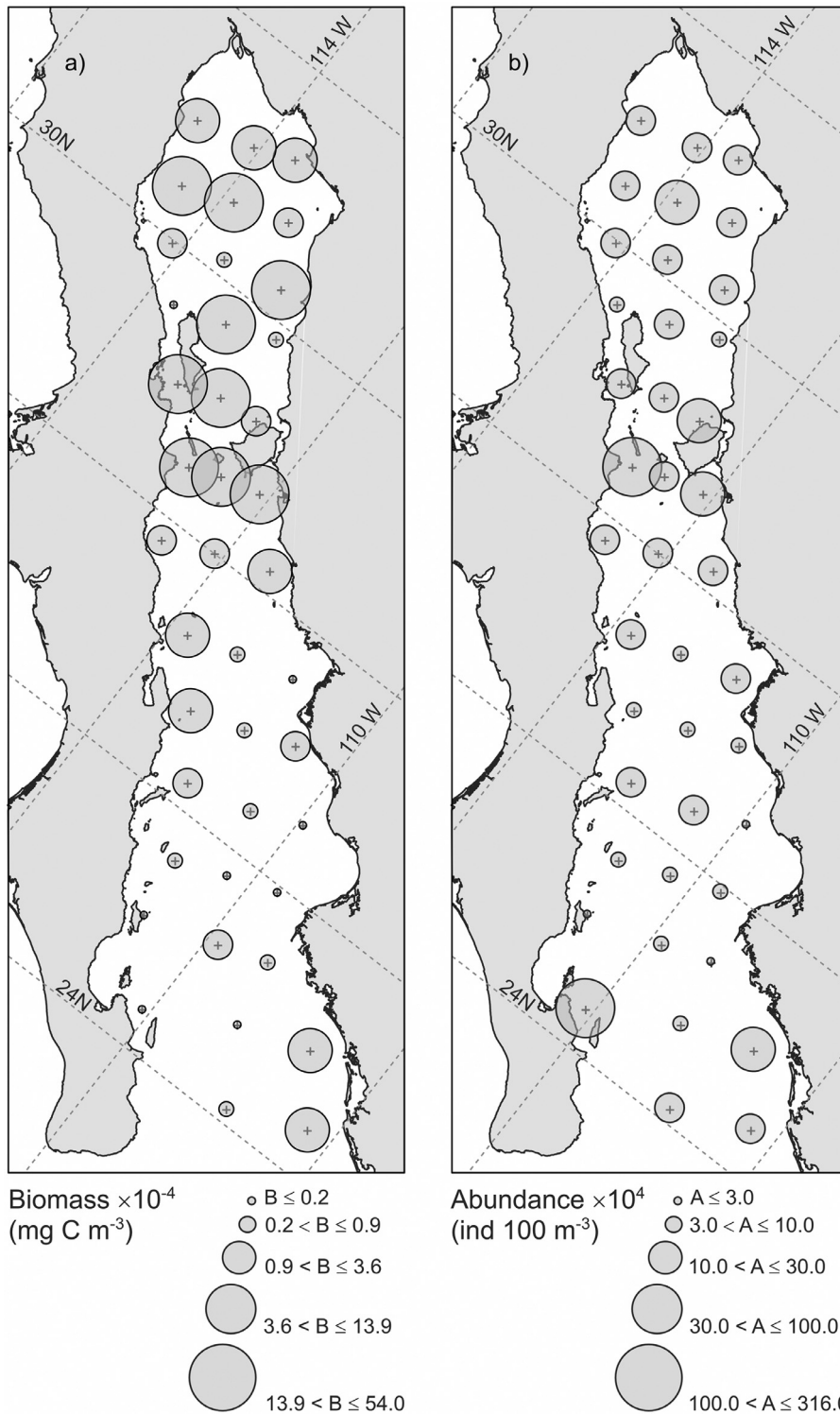


Figure 2 Spatial distribution of a) zooplankton carbon biomass ($\times 10^{-4} \text{ mg C m}^{-3}$), and b) total abundance ($\times 10^4 \text{ ind } 100 \text{ m}^{-3}$) of zooplanktonic organisms in the Gulf of California, in April. Plotted in logarithmic scale.

biomass values to reduce the influence of the most abundant species. We performed Ward’s hierarchical cluster analysis of the Chord distance matrix. Ward’s algorithm is based on minimizing variances in hierarchically identified assemblages and performs well with aggregated data. The optimal number of clusters was determined using the av-

erage silhouette width and the diagnostic group criteria as suggested by [Borcard et al. \(2018\)](#).

Redundancy analysis (RDA) was performed to establish the relationships between community similarity and environmental variables (Latitude, SLA, SST, and Chl-*a* content). Before the RDA analysis, forward selection proce-

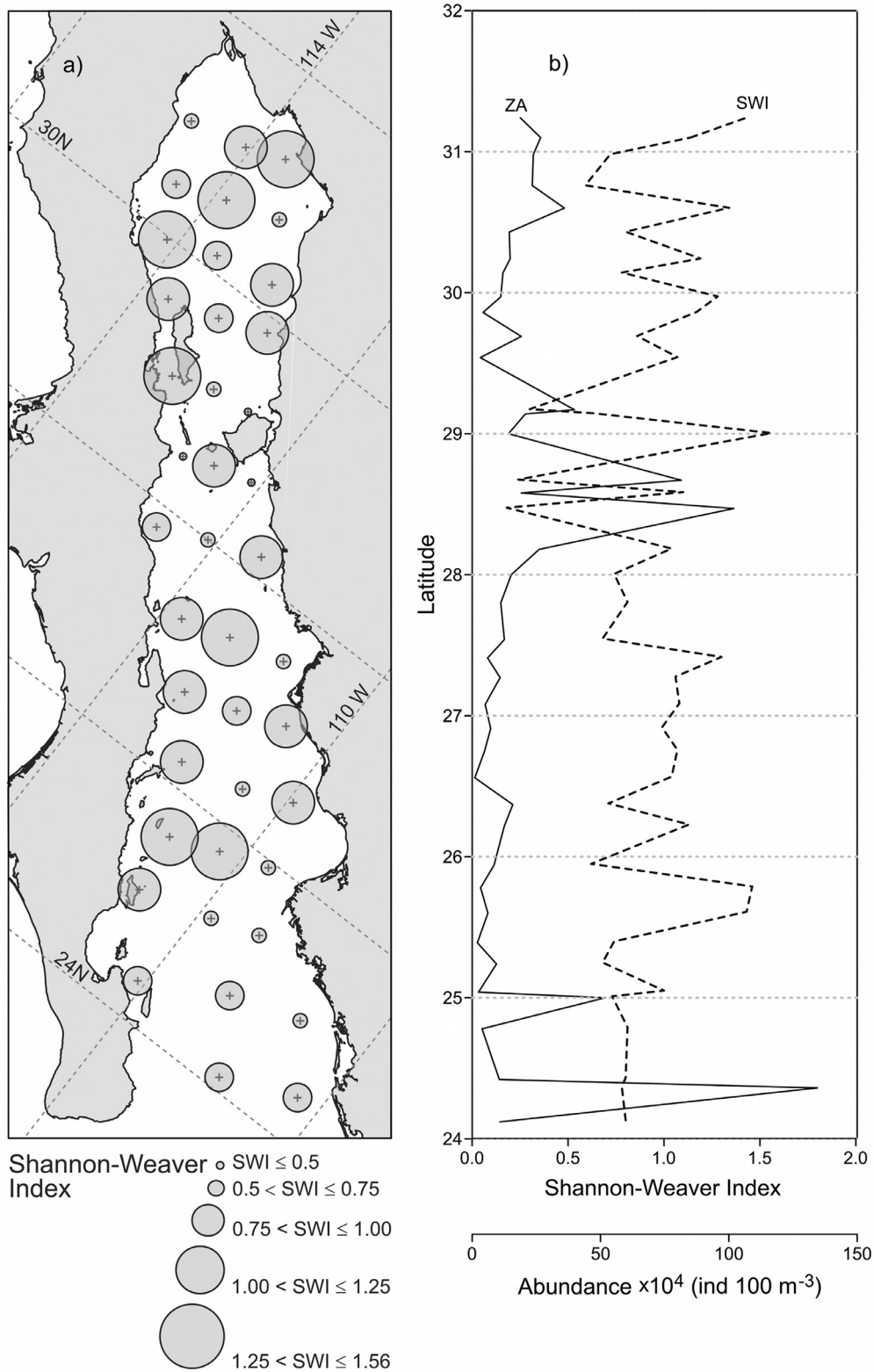


Figure 3 a) Spatial distribution of Shannon-Weaver Index, and b) latitudinal distribution of the total abundance of zooplanktonic organisms (ZA: black line), and Shannon-Weaver Index (SWI: dotted line), in the Gulf of California in April.

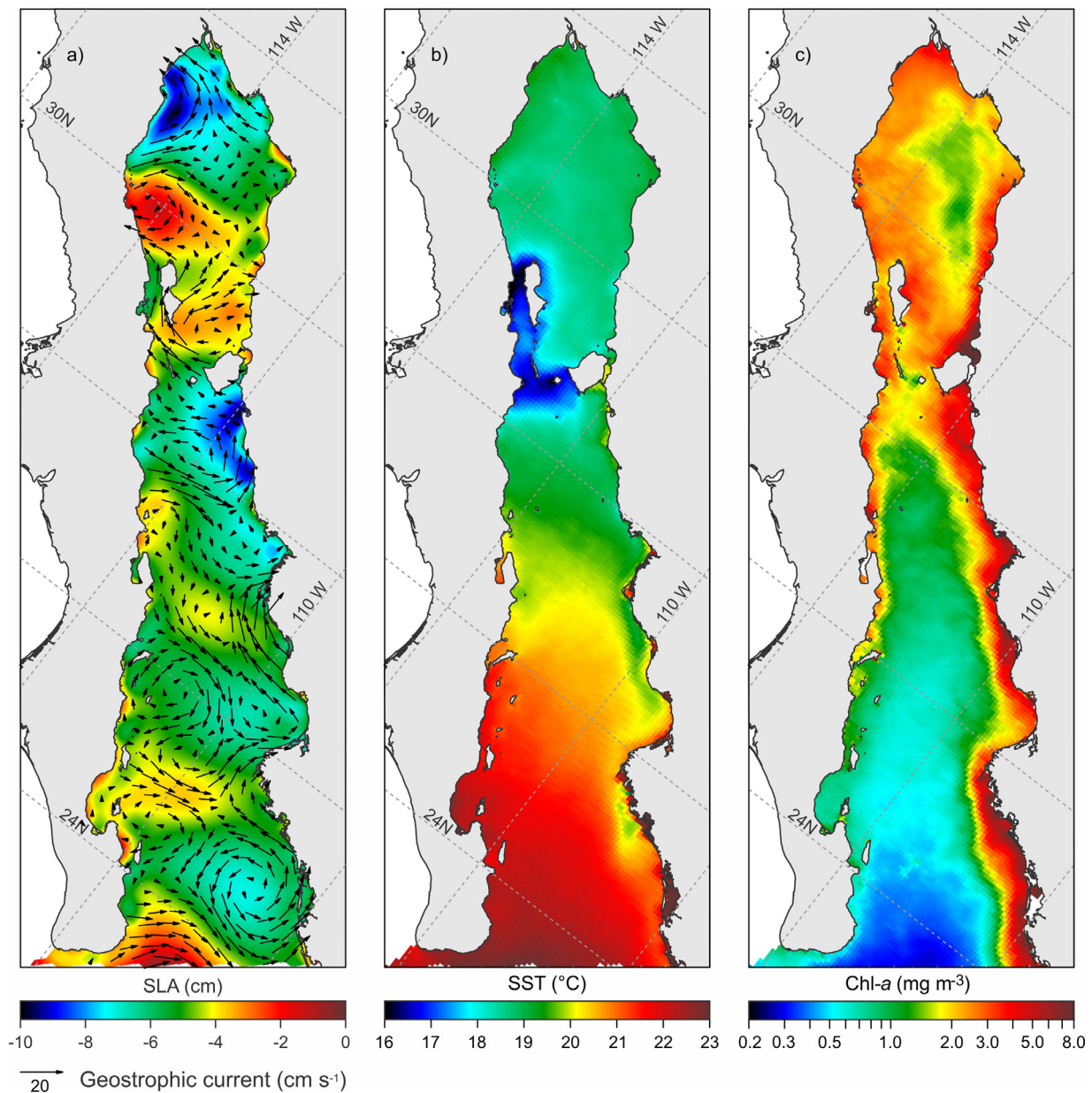


Figure 4 Spatial distribution of monthly climatological averages of a) Sea Level Anomaly (cm), and geostrophic current (cm s^{-1}), b) Sea Surface Temperature ($^{\circ}\text{C}$), and c) Chlorophyll-*a* (mg m^{-3}), during April, in the Gulf of California.

dures (Blanchet et al., 2008) were conducted to select the most significant environmental variables. All nonsignificant ($p > 0.05$) variables were eliminated from further analyses.

3. Results

3.1. Distribution and abundance of zooplanktonic organisms

A total of 35 groups of zooplankton were identified in this study. The distribution of the total number of taxa was heterogeneous across the Gulf, with values ranging from nine taxa (Station 4) to 29 taxa (Stations 39, 40, 41). The highest value of relative abundance, expressed as a percentage of the total organisms, corresponded to copepods with 79.96%

on average, reaching its highest value in station 13, with 94.78%, and the lowest in station 39, with 56.38%. Chaetognaths ranked second with an average of 6.08% of the total organisms, its maximum was observed in station 39 with 22% of the total Chaetognaths and its minimum in station 37 with 0.14%. The third group corresponded to the Euphausiacea, with an average of 2.61%, station 37 presented the maximum with 21.36%, while in seven stations no organisms were found. As the fourth most important group, the Copelata was found with an average of 2.55% and a maximum of 13.08% in station 33, the minimum was in stations 39 and 40. Brachiopoda, Cephalopoda, Ctenophora, and Sipunculida registered the lowest values, on average, with less than 0.01%. Pisces had an average percentage of 0.14% for eggs; with a maximum of 3.46% in station 33 but were absent in 20 stations; while for the larvae, the average was 0.09%,

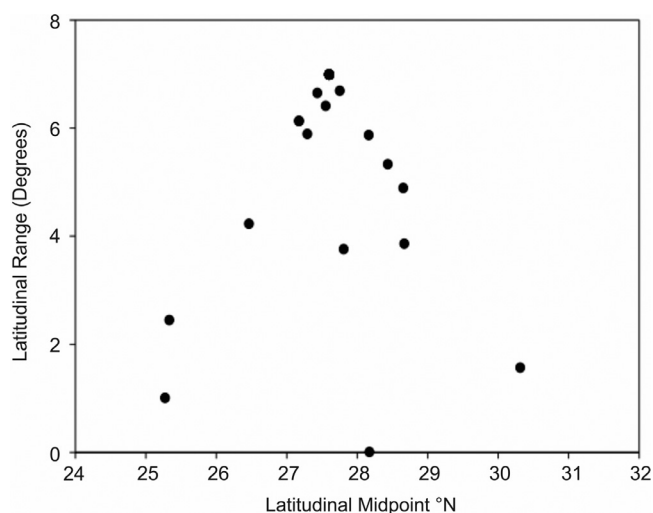


Figure 5 Scatter diagram: Relationship between latitudinal ranges (L_r) and latitudinal mid-points of occurrence (M_l).

with a maximum of 1.15% in station 30 and absence of organisms in six stations. For the remaining groups, the averages in percentage ranged between 0.01% and 2.07% (Supplementary Table 1). We found four peaks of zooplankton abundance across the study area located between 24 and 25°N (between Cerralvo Island and Bay of La Paz) and 28 and 30°N in the archipelago region and the central part of the Gulf of California (Figures 2 and 3; Supplementary Table 1).

The values of H' obtained in this study ranged from 0.18 to 1.56 with an interesting distribution pattern showing progressive changes from south to north (Figure 2b). For example, very marked changes were observed between the stations in the southern portion, in connection with the Pacific Ocean, concerning the stations in the upper Gulf. Low values (<1.0) were observed in the southern stations, while high values (>1.43) were observed in the northern portion. The highest H' value (1.56) was observed in the region of the islands, particularly in the channel between them. From this figure it is interesting that there are regions with greater diversity, for example, at 25°N relatively high values (1.43) were observed, and the 29°N region stands out with the highest diversity value. This variability, from the southern region to the upper gulf coincides, with pioneer studies (e.g., Gilbert and Allen, 1943) which, based on in-situ observations, documented that the southern portion of the Gulf is less diverse than the upper Gulf.

3.2. Sea Level Anomaly, geostrophic velocity, Sea Surface Temperature, and Chlorophyll-*a*

SLA data for April showed negative values in the Gulf of California with an extreme value of -10 cm in the upper gulf and on the mainland coast in the southern archipelago. Values close to zero were observed at parallel 30°N and on the western coast near the mouth of the gulf. The geostrophic circulation pattern associated with the SLA in the upper Gulf of California showed a cyclonic circulation with a velocity around 20 cm s^{-1} , and an anticyclonic vortex to the south. On the peninsular coast, the currents were stronger than

on the mainland coast. In the inter-island region, an anti-cyclonic eddy was observed to the south of which different cyclonic structures were detected. Two anticyclone-cyclone dipoles were observed in the region near the mouth of the gulf (Figure 4a).

During April, the SST ranged between 16 and 23°C with lower values in the archipelago region; in the Salsipuedes Channel, from there it increased towards the upper gulf until reaching 19.5°C. The SST increased southwards up to 23°C in the mouth, and relatively low values were shown along the east coast, from the archipelago to the mouth (Figure 4b). The surface distribution of Chl-*a* presented high values in the archipelago region (5.0 mg m^{-3}), to the north of which a patch of $\sim 1.5 \text{ mg m}^{-3}$ was observed. To the south of the archipelago, Chl-*a* decreased, reaching its lowest value in the mouth. However, the maximum value (8.0 mg m^{-3}) was observed on the mainland coast (Figure 4c).

3.3. Latitudinal distribution of zooplankton organisms

From the zooplankton data obtained from the identification and analysis of the samples, the mean latitude of occurrence M_l and the latitudinal range L_r of each taxon were calculated. Subsequently, a scatter diagram was elaborated for the set of sampling stations: on the abscissa axis the mean latitude of occurrence M_l and on the ordinate axis the frequency interval of distribution occurrence of the zooplankton taxa L_r (Figure 5).

The latitudinal range of distribution (L_r) as a function of the mean latitude of occurrence (M_l) (Figure 5), shows a pyramidal distribution with a higher concentration of points between 27 and 29 degrees of latitude. It is also observed that the distribution of taxa tends to cluster in a triangular shape with a greater number of points in the central part. A quasi-symmetrical distribution, with approximately seven points on each side of the vertex of the triangle (Figure 5). This indicates that of the majority the zooplankton taxa are distributed in latitudinally middle zones and that the mid-points of distribution are grouped between 27 and 29°N. In this case, in the Gulf of California and for the defined domain, zooplankton taxa with wide distribution intervals and with latitudinally high distribution midpoints predominate, as shown by the scatter diagram (Figure 5).

The latitudinal distribution of taxon richness (Figure 6) shows a maximum richness of around 26.5° and 28.5°N, between these two peaks richness decreases; it also decreases as latitude increases and in the area near the mouth of the gulf. These peaks of richness are not located in the centre of the domain (27.5°), as would be expected, but are somewhat skewed towards the areas surrounding the archipelago.

The L_r and M_l data of the zooplankton studied were imported into the RangeModel program that was used to make 50000 simulations considering the empirical M_l data. These simulations were used to make prediction curves of the probability of occurrence of L_r with a 95% confidence level. The empirical data of L_r were then compared with the results generated by the model (Figure 6) to evaluate the consistency of the predictions of the null model. The envelope of the probability distribution of diversity shows an increase

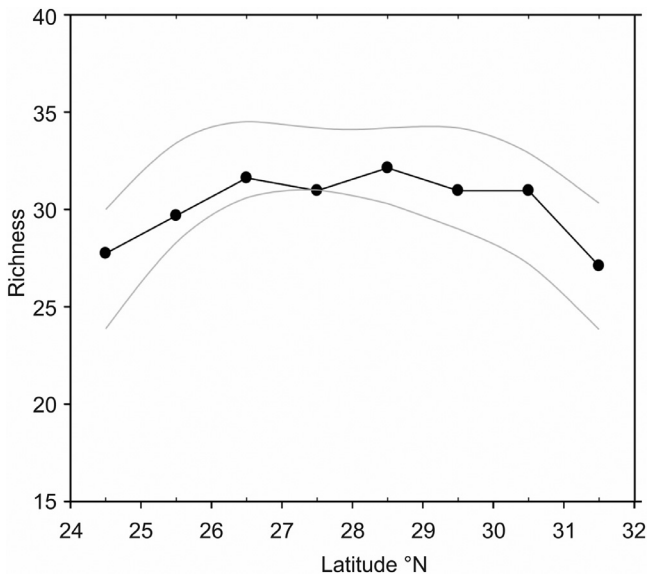


Figure 6 Observed richness of zooplankton (dots) and simulated latitudinal distribution (grey lines) with 95% confidence level limits.

in richness at 27° and 29° and a decrease between these latitudes, as well as the decreases at high latitudes and in the mouth of the gulf. Figure 6 shows that the observed values lie within the envelope of the probability curves of occurrence of zooplankton organisms generated by the models, which indicates that the latitudinal distribution models are consistent with the empirical latitudinal distribution of zooplankton richness for the Gulf of California.

Cluster analysis allowed the characterization of three distinct regions in the Gulf of California based on similarities between stations in terms of zooplanktonic biomass and taxon composition (Figure 7). We found a group of sampling stations (1, 2, 3, 5, and 6 in red) corresponding to the Upper Gulf region (1), followed by stations 10, 11, 15, 16, 18, 20, 21, 22, 23, 24, 25, 26, 28, 29 and 32 (in green) corresponding to the Archipelago and the Central Region of the Gulf of California (3) and stations 33 through 41 representing the Southern region (in blue).

In addition, redundancy analysis (RDA) showed that the first axis explained 44.59% of the total variation, and the second axis explained 29.67%. The first two axes together explained 74.26% of the total variation (Figure 8). Latitude, Chl-*a*, SST, and SLA were the variables that best explained the spatial distribution of Zooplankton in the Gulf of California.

4. Discussion

The present study attempts to describe mesoscale trends in taxon richness of zooplankton groups and examine spatial changes in the composition and distribution of these groups in the Gulf of California. For this, historical data on the distribution of zooplankton was analysed and a total of 35 different groups of zooplankton were reported throughout the Gulf. Due to the high diversity of organisms that comprise marine zooplankton, studies focused on the taxonomic char-

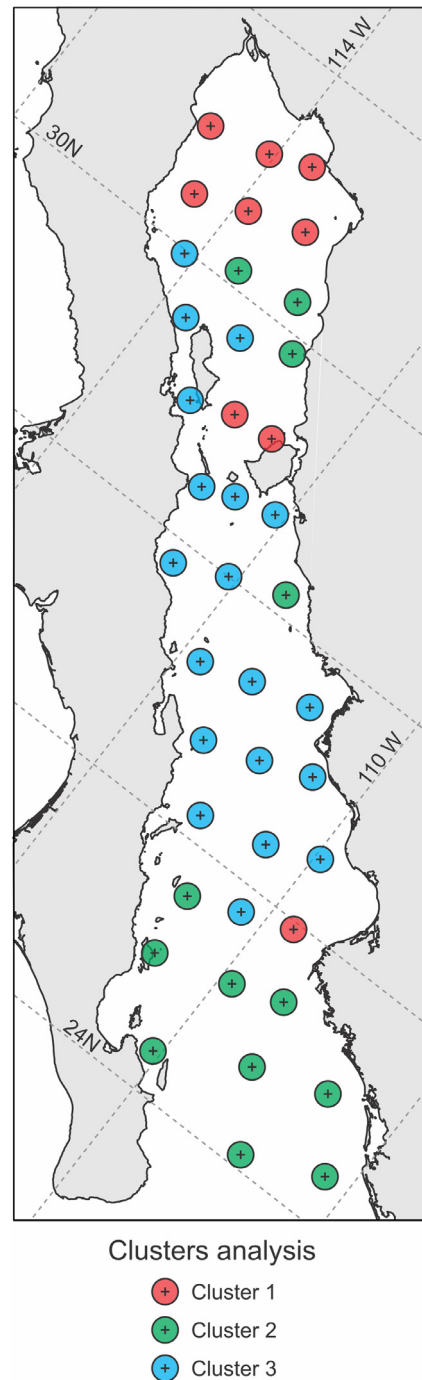


Figure 7 Cluster analysis based on Chord distance and Ward’s clustering method.

acterization of diverse groups in the Gulf of California, including aspects of their distribution, have appeared since the beginning of the 20th century. The earliest studies highlight those of Bigelow (quoted by Brinton et al., 1986), who described the first species of jellyfish and siphonophores from the southern Gulf. Subsequently, different works contributed to the description of other groups, including radiolarians and foraminiferans (Bandy, 1961; Bradshaw, 1959), chaetognaths and siphonophores (Alvarino, 1971), and crustaceans, such as euphausiids, amphipods, and copepods

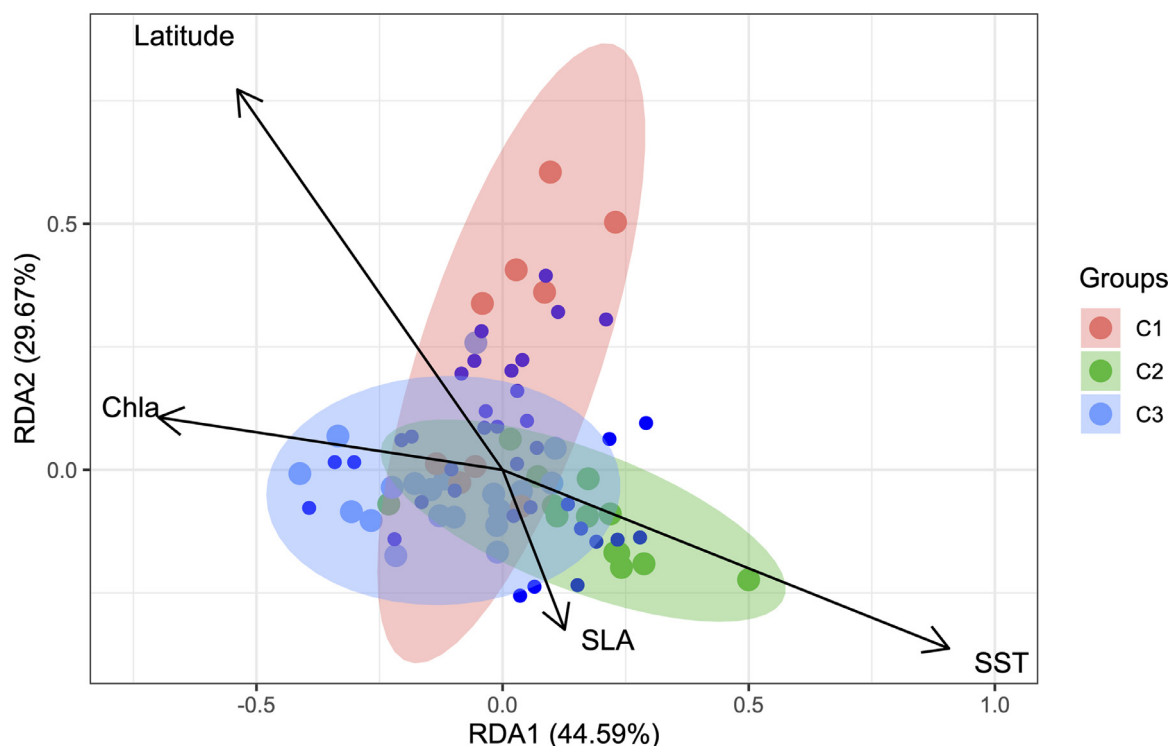


Figure 8 Redundancy analysis (RDA) ordination plot showing the relationships between stations based on Zooplankton composition and environmental variables (Latitude, Sea Level Anomaly (SLA), Sea Surface Temperature (SST), and Chlorophyll-*a* (Chl-*a*) concentration).

(Fleminger, 1975; Manrique, 1978), the last recognized as the most conspicuous group inside Gulf.

The results presented in this study showed that copepods dominated numerically, in the stations located in the upper Gulf (see supplementary Table 1). Copepods are probably the most numerous microorganisms on Earth, inhabiting a wide variety of environments (both coastal and oceanic) and represent the most direct link between phytoplankton and the organisms situated in the higher trophic levels (Mauchline et al., 1998). Three main characteristics have made copepods such successful organisms in the pelagic ecosystem, 1) their torpedo-like shape that gives them a displacement advantage, 2) their sensory antennae system that allows them to recognize potential prey, and 3) the body contraction system that allows them to move in the water column at a speed that other groups do not present (Kjørboe, 2011). In the last decade, different studies of this group of organisms have shown their importance inside the Gulf. Indeed, Palomares-García et al. (2013) described the vertical distribution of epipelagic copepods in the central and northern Gulf in two different seasons, summer and winter, documenting more than 50 species (both Calanoida and Cyclopoida) with clear seasonal changes in their abundance and composition closely related to the vertical distribution of temperature. Cruz-Hernández et al. (2018) analysed the vertical distribution of Calanoid copepods in the southern Gulf showing three main habitats, one located in the surface mixed layer where the abundance is relatively high (up to 9000 ind 100 m⁻³), a second habitat located in the thermocline depth with the highest abundance (>17,000 ind 100 m⁻³), and another habitat below the ther-

mocline characterized by low abundances (<3200 ind 100 m⁻³). Beltran-Castro et al. (2020) documented 49 copepod species at Cabo Pulmo National Park (southern Gulf of California) between January 2014 and December 2015 showing that their abundance was significantly higher during the cold season compared to the warm season (June–October). More recently, Rocha-Díaz et al. (2021) analysed the relationship between the presence of a mature cyclonic eddy and the abundance of copepods (adult calanoids, adult cyclopoids, and all copepodite stages) inside the Bay of La Paz, in the southern Gulf, showing that the influence of the cyclonic structure on the organisms was to form a “copepod belt shape” around the eddy because of different mechanisms including favorable temperatures and food (phytoplankton) availability.

Euphausiids was another group observed with relatively high abundances (see Table 1 in supplementary material). Studies on this group of organisms have previously drawn attention due to the role that they play in the transfer of carbon and energy throughout the food web, and because they are the food of organisms situated in the higher trophic levels, such as whale sharks. Up to twelve euphausiid species have been reported in the northern and southern regions of the Gulf in the winter and summer seasons, whose vertical distribution depends mainly on abiotic (i.e. temperature, oxygen) and biotic factors (i.e. the abundance of copepods and pigments) (Ambriz-Arreola et al., 2017); the authors noticed that the euphausiid-copepod relationships (predator/prey) could be determinant of daily and seasonal vertical migration patterns, while Färber-Lorda et al. (2010) argue that their horizontal distribution patterns are related

with surface circulation patterns, the presence of eddies and by the hydrographic regime. Recently, in the southern Gulf, high abundances of euphausiids have been related to an increased frequency of occurrence of whale sharks and to the modification of their feeding behavior patterns which are of ecological importance inside the Gulf (Whitehead et al., 2020).

We hypothesised that the Mid-Domain Effect operating at mesoscale levels could explain the latitudinal patterns of taxon richness encountered in the Gulf of California. The latitudinal distribution of zooplankton richness had a quasi-parabolic behavior. Two peaks of richness were observed, with a decrease in richness between 27° and 28°N. For the distribution of the taxon richness over the entire study area, the peak of maximum richness was located at 26.5°N and 28.5°N, almost following the simulated behavior of richness. At 28°N a decrease in richness is observed, which could be attributed to the effect of turbulence induced by the archipelago that generates a pseudo boundary. Salas-de-León et al. (2003), showed from a study of the vorticity balance in the Gulf of California, that in the area surrounding the islands there are currents that carry water from the surface zone (~100 m) to deeper regions, inducing the concentration of planktonic organisms in the subsurface layer. A dominance of zooplankton groups with wide latitudinal ranges was detected which were concentrated in the centre of the distribution triangle, while those with short ranges were located near the borders of the domain, the upper gulf. This is due to the assumption that changes in environmental conditions are abrupt at the boundaries, the southern boundary of the gulf is considered a soft boundary since it has continuity with the Pacific Ocean. However, our results show that zooplankton organisms respond to the existence of the southern boundary as taxon richness declines towards the southern Gulf of California. The ranges of distribution and the midpoints of occurrence are usually related to the tolerance of the taxa to the environmental conditions of the region, in this case, the dominance of zooplankton groups that can extend their range of distribution throughout the entire gulf shows that they can tolerate the variations of environmental factors associated to latitude. Prediction curves at 95% confidence showed acceptable adjustments to the observed data. This seems to support that the predictions based only on geometric constraints can explain the patterns of diversity observed in the Gulf of California.

However, geometric constraints are expected to affect the distribution of species with wide ranges more than those of species with small ranges (Colwell et al., 2004; Colwell and Hurtt, 1994; Lees et al., 1999; Pineda and Caswell, 1998). Species with small intervals can be distributed practically in any position within the domain, while those with large intervals are grouped close to the centre of the domain. Mid-domain models are better predictive tools for species with wide ranges of distribution. Species with small ranges are not likely to exhibit peaks of species richness, consistent with the predictions of the mid-domain effect (Colwell et al., 2004).

Our results show that the latitudinal distribution model can be used as a tool in the study of the description of non-random patterns in nature. By excluding all the factors that can determine the extent and location of the distri-

butional ranges, the null model tests whether the diversity patterns can be the result of random processes (Kendall and Haedrich, 2006). In this study, the model provides a measure of the extent to which these processes determine the latitudinal distribution of zooplankton in the Gulf of California. Results show a parabolic behavior with a maximum observed in the centre of the domain, so taxa have ranges wider than half the considered domain. However, the deviations (if only minimal) from the random predictions mean that other processes should be considered to explain the richness patterns.

The Gulf of California is a very dynamic sea with tidal currents, seasonal winds upwelling systems, and high solar radiation; this determines the strong dynamics attributed to mesoscale processes, such as surface circulation induced by wind, gyres, and filaments that develop high productivity levels, nutrient concentrations, and dispersion. The gulf exhibits upwelling processes on the mainland coast with strong north-westerly winds that cause winter-spring conditions and an increase in phytoplankton biomass from December to May.

Transport and vertical mixing processes contribute significantly to plankton distribution, composition, and abundance, and turbulent mixing is recognized as the main physical factor that regulates it (Currie and Roff, 2006; Genin, 2004). Turbulent mixing in the ocean is induced by different mechanisms; waves generated by the wind, when they break, induce turbulence; tides interacting with the coast produce mixing and the internal waves move plankton vertically and horizontally (Bakun, 1997). This last mechanism plays a significant role in the mixing of the waters of the Gulf of California, especially in the archipelago area (Souza, 1991).

Mixing in the ocean, when intense enough, enriches surface waters with nutrients and influences the distribution, abundance, and growth rate of plankton. Upwelling zones and mesoscale eddies are examples of these phenomena (Bakun, 1997; Mann and Lazier, 1991). Marine currents and turbulence modulate energy transfer efficiency from one trophic level to the next (Bakun, 1997; Mann and Lazier, 1991), so regions with strong turbulence will have a different distribution and abundance than less turbulent environments.

In the upper gulf and the island region, tides play a key role in the production of residual currents (Marinone, 2003). Salas-de-León et al. (2003) found a strong non-linear interaction of the tides with the bottom topography in the upper gulf and in the archipelago, which they attribute to the torque or vorticity that is formed by the rectification of the currents due to bottom topography; when hydrostatic pressure at the bottom of the ocean varies along isobaths, the water column has to adjust its speeds, giving rise to vorticity which in turn generates vertical movements (Salas-de-León et al., 2003). Torque is usually divided into two components (Sarkisyan and Ivanov, 1971); the first component is the total torque that would occur if the fluids were completely homogeneous and the second represents the vorticity adjustment to density variations within the fluid through hydrostatic pressure dependence of the fluid density. This second component is called the Joint Effect of Baroclinicity and Relief or JEBAR (Esler and Polvani, 2004; Mertz and Wright, 1992). The first component of torque in the Gulf of

California was demonstrated by Salas-de-León et al. (2003). The second component is generally associated with the rotational force of the wind, but in the upper Gulf of California and the archipelago region, the M_2 tidal component is a more important forcing mechanism for JEBAR than the rotational wind stress (Salas-de-León et al., 2003). This would imply the existence of markedly different regions between the archipelago region and the rest of the Gulf of California. The JEBAR effect observed in the islands and channels of the archipelago is a forcing that tends to modulate the distribution and abundance of zooplankton in the region of the islands, resulting in an alteration in the latitudinal distribution of zooplankton in the Gulf of California.

The upper Gulf of California is one of the most energetic regions due to the tidal range (8 m) and the intense tidal currents of 1 m s^{-1} (Carbajal and Backhaus, 1998). Souza et al. (2004), Souza (1991), and Salas-de-León et al. (2003) found that the upper gulf and the archipelago zone are regions of high turbulence, induced in both regions by the M_2 tide. Tidal mixing in the gulf is one of the main mechanisms for pumping nutrients towards the euphotic layer (Álvarez-Borrego and Lara-Lara, 1991), increasing the concentration of Chl-*a* or phytoplankton, which in turn favors the increase in zooplankton biomass (Salas-de-León et al., 2011). Thus, the abundance of zooplankton in the northern part and the archipelago of the Gulf of California is strongly correlated with mixing phenomena. The potential impacts of climate change on zooplankton have been related to potential changes in ocean currents, such climate-driven changes in ocean currents have been widely described by ocean general circulation models and correspond to an annual response to forcings in the atmosphere in a scenario of global change. The tidal force due to the moon and sun is independent of global climate changes induced locally on Earth, for example by the effects of greenhouse gases. Thus, the mixing induced by tidal currents could be a mechanism for stabilizing the distribution of the abundance and richness of zooplankton in the gulf (Salas-de-León et al., 2011), being, in turn, a key factor in the resilience of the Gulf of California.

The high environmental heterogeneity and the complex oceanographic dynamics of the Gulf can promote spatial changes in the size of the distribution ranges of the zooplankton species. Studies that relate the distribution of zooplankton to oceanographic factors, and circulation processes within the Gulf are scarce, however, it has been proposed that water movements could affect the dispersion potential of the species (Marinone et al., 2008; Salas-de-León et al., 2011). This could alter the fit between observed richness and the model predictions. The circulation and thermohaline structures have effects on the dispersal processes of taxa at a variety of spatial and temporal scales (Carson and Hentschel, 2006). The archipelago plays a significant role in circulation patterns. The strong tidal currents produce tidal mixing fronts, which disrupt the water flow between the upper and lower Gulf regions and modify the limits and distribution ranges.

Studies in biogeography and macroecology have dramatically increased since climate and biodiversity databases became more accessible. Access to these databases makes it possible to combine information on the presence or absence of taxa with detailed information on environmental condi-

tions to predict biological responses on large spatiotemporal scales. Although this approximation represents a great advance, a large part of the oceans and seas do not have sufficient in situ data to conduct these analyses. An alternative is to use climatic data from reanalysis as close to the environmental conditions that existed in the time and space in which the collections of organisms were made, and in this way, it is possible to have an approximation of what the functional relationship between the organisms and the environmental and biological conditions in a biogeographical or macroecological context was like.

In winter and spring, the dominant north-westerly winds generate upwelling along the eastern coast of the gulf (López-Sandoval et al., 2009) with greater intensity in the central region (Roden, 1964); this phenomenon promotes higher mean values of Chl-*a* and primary production (PP) values in the central Gulf than in the entrance. High concentration zones of Chl-*a* were found in the archipelago region and the mainland coast. This is associated with physical dynamics of tide mixing, seasonal winds upwelling systems, and stratification causing high Chl-*a* concentrations during the winter-spring months. The presence of the highest zooplankton biomass next to the archipelago or midriff island region illustrates the island's effects in supporting high zooplankton biomass due to tidal mixing in the sill region.

Finally, Sánchez-Velasco et al. (2002) from an analysis of the main components of zooplankton biomass, surface temperature and the stratification parameter (ϕ) characterized two regions, one in the vicinity of the large islands and the other in the central part of the gulf. López-Martínez et al. (2000) divided the Gulf of California into three hydrological regions: 1) the northern region, between the mouth of the Colorado River and Isla Tiburón; This region is characterized by being a shallow zone with an average depth of 200 m and wide ranges of variation in temperature, salinity, and tide; 2) the central region, located between Isla Tiburón and the Carmen Basin, which is a deep zone with strong variations in salinity and, finally 3) the southern region, south of the Carmen Basin, which has depths greater than 3000 m, this area has direct communication with the Pacific Ocean, the thermohaline and tidal characteristics of this region are determined by those of the Pacific water. On the other hand, Lluch-Cota and Arias-Aréchiga (2000) analysing the photosynthetic spatiotemporal variability in the gulf, proposed a regionalization in four zones: 1) upper gulf, 2) central part, 3) southern part and 4) western part of the archipelago region. Multivariate analysis used in our study characterised three distinct regions like those proposed by López-Martínez et al. (2000). However, these analyses could not discriminate between the Central and Archipelago regions statistically. These differences could be attributed to the dominant wind circulation patterns in the region during the sampling period (March–April) the prevailing winds blow from the northwest to the southeast promoting the mixing of the surface layers in the Gulf of California and homogenizing the horizontal distribution of zooplankton organisms. Redundancy analysis showed that Chl-*a* plays a significant role in the central region of the Gulf. The north-westerly winds produce surface forcing of the sea on the mainland coast of the Gulf of California that goes to the south through the winter to spring months. These oceanographic conditions contribute to the

development of optimal feeding and breeding and provide refuge areas for nektonic species. The presence of mixing processes in the subsurface promotes phytoplankton and zooplankton fertilization. The variability can be explained by three main fertility systems that occur in the Gulf of California, (upwelling, tidal mixing, and water exchange with the Pacific Ocean) that are observed in different areas of the Gulf. The southern part of the Gulf seems to be directly influenced by changes in SST that are related to the exchange of water masses with the Pacific Ocean.

5. Conclusions

The upper Gulf of California is one of the most energetic regions due to the tidal range and the intense tidal currents that favor the abundance of zooplankton in the northern part and the archipelago of the Gulf of California. By using climatological/satellite data, we improved our knowledge of zooplankton in this very dynamic region as an approximation of what the functional relationship between the organisms and the environmental and biological conditions in a biogeographical or macroecological context was like. Furthermore, we described a parabolic pattern of latitudinal distribution of zooplankton taxon richness as predicted by the mid-domain effect. At the whole scale of the Gulf, the distribution of taxon richness followed the geometric constraints model, while at smaller scales, the distribution and abundance of zooplankton are conditioned by the hydrodynamic characteristics of the Gulf. Finally, cluster analysis using Ward's clustering method showed three distinct regions in the Gulf (Upper, Middle, and Lower Gulf) while Redundancy analysis showed that taxonomic composition and the spatial distribution of abundance were determined by latitude, Chl-*a*, SST, and marginally by SLA.

Authors' contributions

The authors contributed equally to this study.

Financial support

This study was partially supported by the Institute of Marine Sciences and Limnology, National Autonomous University of Mexico (UNAM), Grants # 144, 145, 342, 627 and 628 by the DGAPA-PAPIIT-UNAM project #IG100421 "Análisis de las interacciones entre aguas continentales y marinas en el Golfo de California bajo el enfoque de la fuente al mar como base para su gestión sustentable".

Availability of data and material

The datasets generated during this study are available from the corresponding author on request

Declaration of competing interest

The authors declare that they have no conflict of interests.

Acknowledgments

We are grateful to Jorge Castro for improving the figures. We also thank E.C. Foster-Velazquez for SLA and geostrophic velocities data acquisition from CMEMS. We are grateful to the two anonymous reviewers whose comments and suggestions greatly improved our manuscript.

Supplementary materials

Supplementary material associated with this article can be found, in the online version, at <https://doi.org/10.1016/j.oceano.2022.11.001>.

References

- Álvarez-Borrego, S., Lara-Lara, J.R. 1991. The physical environment and primary productivity on the Gulf of California. In: Dauphin, J.P., Simoneit, B. (eds.), *The Gulf and Peninsular Province of the Californias*. AAPG Bull., Tulsa, 555–567.
- Alvaríño, A., 1971. Siphonophores of the Pacific with a review of the world distribution. *Bull. Scripps Inst. Oceanogr.* 16, 432 pp.
- Ambriz-Arreola, I., Gómez-Gutiérrez, J., Franco-Gordo, M., del 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 Res. Pt. I Oceanogr. Res. Pap.* 123, 75–89. <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2017.03.008>
- Bakun, A., 1997. Patterns in the ocean: ocean processes and marine population dynamics. *Oceanogr. Lit. Rev.* 44, 530.
- Bandy, O.L., 1961. Distribution of Foraminifera, Radiolaria, and diatoms in sediments of the Gulf of California. *Micropaleontology* 7 (1), 1–26.
- Beers, J.R., 1976. Determination of zooplankton biomass. In: Steedman, H.F. (Ed.), *Zooplankton fixation and preservation*. Unesco Press, Paris, 35–84.
- Beltrán-Castro, J.R., Hernández-Trujillo, S., Gómez-Gutiérrez, J., Traviña-Castro, A., González-Rodríguez, E., Aburto-Oropeza, O., 2020. Copepod species assemblage and carbon biomass during two anomalous warm periods of distinct origin during 2014–2015 in the southern Gulf of California. *Cont. Shelf Res.* 207, 104215. <https://doi.org/10.1016/j.csr.2020.104215>
- Blanchet, F.G., Legendre, P., Borcard, D., 2008. Forward selection of explanatory variables. *Ecology* 89, 2623–2632. <https://doi.org/10.1890/07-0986.1>
- Borcard, D., Gillet, F., Legendre, P., 2018. *Numerical ecology with R. Use R!*.
- Brayard, A., Escarguel, G., Bucher, H., 2005. Latitudinal gradient of taxonomic richness: combined outcome of temperature and geographic mid-domains effects? *J. Zoolog. Syst. Evol. Res.* 43, 3. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0469.2005.00311.x>.
- Brierley, A.S., 2017. Plankton. *Curr. Biol.* 27 (11), R478–R483. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2017.02.045>
- Bradshaw, J.S., 1959. Ecology of living planktonic Foraminifera in the north and equatorial Pacific Ocean. *Cushing Found. Foram. Res., Contrib.* 10, 25–64.
- Brinton, E., Fleminger, A., Causey, D., 1986. The temperate and tropical planktonic biotas of the Gulf of California. *CalCOFI Rep* 27, 228–266.
- Carson, H., Hentschel, B., 2006. Estimating the dispersal potential of polychaete species in the Southern California Bight: Implications for designing marine reserves. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 316, 105–113. <https://doi.org/10.3354/meps316105>

- Carbajal, N., Backhaus, J.O., 1998. Simulation of tides, residual flow and energy budget in the Gulf of California. *Oceanol. Acta* 21, 429–446. [https://doi.org/10.1016/S0399-1784\(98\)80028-5](https://doi.org/10.1016/S0399-1784(98)80028-5)
- CEMS, 2022. Global Ocean Gridded L4 Sea Surface Heights and Derived Variables Reprocessed (1993-Ongoing). https://resources.marine.copernicus.eu/product-detail/SEALEVEL_GLO_PHY_L4_MY_008_047/INFORMATION, <https://doi.org/10.48670/moi-00148>
- Colwell, R.K., 2006. RangeModel A Monte Carlo simulation tool for assessing geometric constraints on species richness. Version 5. User's Guide and application published at: <http://viceroy.eeb.uconn.edu/rangemodel>.
- Colwell, R.K., Hurtt, G.C., 1994. Nonbiological gradients in species richness and a spurious Rapoport effect. *Am. Nat.* 144, 570–595. <https://doi.org/10.1086/285695>
- Colwell, R.K., Lees, D.C., 2000. The mid-domain effect: geometric constraints on the geography of species richness. *Trends Ecol. Evol.* 15, 70–76. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(99\)01767-X](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(99)01767-X)
- Colwell, R.K., Rahbek, C., Gotelli, N.J., 2005. The mid-domain effect: there's a baby in the bathwater. *Am. Nat.* 166, E149–E154.
- Colwell, R.K., Rahbek, C., Gotelli, N.J., 2004. The mid-domain effect and species richness patterns: what have we learned so far? *Am. Nat.* 163, 1–23.
- Contreras-Catala, F., Sánchez-Velasco, L., Beier, E., Godínez, V.M., Barton, E.D., Santamaría-del-Angel, E., 2016. Effects of Geostrophic Kinetic Energy on the Distribution of Mesopelagic Fish Larvae in the Southern Gulf of California in Summer/Fall Stratified Seasons. *PLoS One* 11, e0164900. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0164900>
- 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/10.1163/15685403-0000375>.
- Currie, D.J., Kerr, J.T., 2008. Tests of the Mid-Domain Hypothesis: A Review of the Evidence. *Ecol. Monogr.* 78, 3–18.
- Currie, W.J.S., Roff, J.C., 2006. Plankton are not passive tracers: Plankton in a turbulent environment. *J. Geophys. Res. Ocean.* 111. <https://doi.org/10.1029/2005JC002967>
- Esquivel-Herrera, A., Esqueda-Escárcega, G.M., Hernández, S., 2000. Variaciones de los volúmenes zooplanctónicos en el centro de actividad biológica del Golfo de California. In: Lluch-Belda, D., Elorduy-Garay, J., Lluch-Cota, S.E., Ponce-Díaz, G. (Eds.), BAC: Centros de Actividad Biológica Del Pacífico Mexicano. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C. BCS, La Paz, 265–275.
- Ester, J.G., Polvani, L., 2004. Kelvin-Helmholtz Instability of Potential Vorticity Layers: A Route to Mixing. *J. Atmos. Sci.* 61, 1392–1405.
- Färber-Lorda, J., Trasviña, A., Cortés-Verdín, P., 2010. Summer distribution of euphausiids in the entrance of the Sea of Cortés in relation to hydrography. *Deep Sea Res. Pt. II* 57, 631–641. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2009.10.012>
- Fleminger, A., 1975. Geographical distribution and morphological divergence in American coastal-zone planktonic copepods of the genus *Labidocera*. *Estuar. Res.* 1, 392–419.
- Genin, A., 2004. Bio-physical coupling in the formation of zooplankton and fish aggregations over abrupt topographies. *J. Marine Syst.* 50, 3–20. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2003.10.008>
- Gil-Zurita, A., 1981. Contribución al conocimiento del zooplankton del Golfo de California, México. Secretaría de Marina, INV. OCEAN/B-81-03.
- Gilbert, J.Y., Allen, W.E., 1943. The phytoplankton of the Gulf of California obtained by the “E.W. Scripps” in 1939 and 1940. *J. Mar. Res.* 5 (2), 89–110.
- Gray, J.S., 2001. Marine diversity: the paradigms in the patterns of species richness examined. *Sci. Mar.* 65, 41–56.
- Hernández-Alcántara, P., Salas-de-León, D.A., Solís-Weiss, V., Monreal-Gómez, M.A., 2013. Geographical patterns in species richness of the benthic polychaetes in the continental shelf of the Gulf of California, Mexican Pacific. *Helgol. Mar. Res.* 67, 579–589. <https://doi.org/10.1007/s10152-013-0345-4>
- Hillebrand, H., 2004. On the Generality of the Latitudinal Diversity Gradient. *Am. Nat.* 163. <https://doi.org/10.1086/381004>
- Jetz, W., Rahbek, C., 2001. Geometric constraints explain much of the species richness pattern in African birds. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 98, 5661–5666. <https://doi.org/10.1073/pnas.0911009998>
- Kendall, V.J., Haedrich, R.L., 2006. Species richness in Atlantic deep-sea fishes assessed in terms of the mid-domain effect and Rapoport's Rule. *Deep Sea Res. Pt. I* 53, 506–515.
- Kjørboe, T., 2011. What makes pelagic copepods so successful? *J. Plankton Res.* 33 (5), 677–685. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbq159>
- Kramer, D., Kalin, M.J., Stevens, E.G., Thrailkill, J.R., Zweifel, J.R., 1972. Collecting and processing data on fish eggs and larvae in the California Current. NOAA Tech. Rep. NMFS Circ. 370 pp.
- Lavín, M.F., Beier, E., Badan, A., 1997. Estructura hidrográfica y circulación del Golfo de California: Escalas estacional e interanual. In: Lavín, M.F. (Ed.), *Contribuciones a La Oceanografía Física En México. Unión Geofísica Mexicana*, 141–171.
- Lees, D.C., Kremen, C., Andriamampianina, L., 1999. A null model for species richness gradients: bounded range overlap of butterflies and other rainforest endemics in Madagascar. *Biol. J. Linn. Soc.* 67, 529–584.
- Lluch-Cota, S.E., Aragón-Noriega, E.A., Arreguín-Sánchez, F., Auriolos-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.F., 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., 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. *Prog. Oceanogr.* 73, 1–26. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2007.01.013>
- Lluch-Cota, S.E., Arias-Aréchiga, J.P., 2000. Sobre la importancia de considerar la existencia de centros de actividad biológica para la regionalización del océano: El caso del Golfo de California. In: Lluch-Belda, D., Elorduy-Garay, J., Lluch-Cota, S.E., Ponce-Díaz, G. (Eds.), BAC Centros de Actividad Biológica Del Pacífico Mexicano. CIB, CICIMAR y CONACYT. La Paz, BCS, 255–264.
- López-Martínez, J., Nevárez-Martínez, M.O., Leyva-Contreras, A., Sánchez, O., 2000. Análisis de tres variables oceanográficas en la región de Guaymas, Sonora, México. In: Lluch-Belda, D., Elorduy-Garay, J., Lluch-Cota, S.E., Ponce-Díaz, G.L.-C. (Eds.), BAC Centros de Actividad Biológica Del Pacífico Mexicano. La Paz, BCS, 229–254.
- López-Sandoval, D.C., Lara-Lara, J.R., Lavín, M.F., Álvarez-Borrego, S., Gaxiola-Castro, G., 2009. Primary productivity in the eastern tropical Pacific off Cabo Corrientes. *Mexico. Ciencias Mar.* 35 (2), 169–182.
- Magurran, A., 2004. *Measuring biological diversity*. Blackwell, Oxford, 256 pp.
- Mann, K.H., Lazier, J.R.N., 1991. *Dynamics of Marine Ecosystems*. In: *Biological-Physical Interactions in the Oceans*. Blackwell Publishing, Boston, USA, 466 pp.
- Manrique, F.A., 1978. Seasonal variation of zooplankton in the Gulf of California. In: *Proc. Symp. In Warm Water Zooplankton*, Dona Paula, Goa, India, 14–19 Oct. 1976. UNESCO/NIO Spec. Publ., 242–249.

- Marinone, S.G., 2003. A three-dimensional model of the mean and seasonal circulation of the Gulf of California. *J. Geophys. Res.* 108. <https://doi.org/10.1029/2002JC001720>
- Marinone, S.G., Ulloa, M.J., Parés-Sierra, A., Lavín, M.F., Cudney-Bueno, R., 2008. Connectivity in the northern Gulf of California from particle tracking in a three-dimensional numerical model. *J. Marine Syst.* 71, 149–158. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2007.06.005>
- Mauchline, J., Blaxter, J.H.S., Southward, A.J., Tyler, P.A., 1998. *The biology of calanoid copepods*. Academic Press, San Diego.
- McCain, C.M., 2004. The mid-domain effect applied to elevational gradients: species richness of small mammals in Costa Rica. *J. Biogeogr.* 31, 19–31.
- Mertz, G., Wright, D.G., 1992. Interpretations of the JEBAR Term. *J. Phys. Oceanogr.* 22, 301–305.
- Monreal-Jiménez, R., Salas-de-León, D.A., Monreal-Gómez, M.A., Carbajal, N., Contreras-Tereza, V.K., 2021. Estimation of the electric current density in the Gulf of California induced by the M2 tidal current. *Cont. Shelf Res.* 214, 104335. <https://doi.org/10.1016/j.csr.2020.104335>
- Ortiz-Burgos, S., 2016. Shannon-Weaver Diversity Index. In: Kennish, M.J. (Ed.), *Encyclopedia of estuaries*. Encyclopedia of Earth sciences series. Springer, Dordrecht.
- Palomares-García, R.J., Gómez-Gutiérrez, J., Robinson, C.J., 2013. Winter and summer vertical distribution of epipelagic copepods in the Gulf of California. *J. Plankton Res.* 35, 1009–1026. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbt052>
- Pineda, J., 1993. Boundary effects on the vertical ranges of deep-sea benthic species. *Deep Sea Res. Pt. I* 40, 2179–2192.
- Pineda, J., Caswell, H., 1998. Bathymetric species-diversity patterns and boundary constraints on vertical range distributions. *Deep Sea Res. Pt. II* 45, 83–101.
- Postel, L., Fock, H., Hagen, W., 2000. Biomass and abundance. In: Harris, R., Wiebe, P., Lenz, J., Skjoldal, H.R., Huntley, M. (Eds.), *ICES Zooplankton Methodology Manual*. Academic Press, 55–81. <https://doi.org/10.1016/B978-012327645-2/50004-9>
- Richardson, A.J., 2008. In hot water: zooplankton and climate change. *ICES J. Mar. Sci.* 65, 279–295. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsn028>
- Rocha-Díaz, F., Monreal-Gómez, M.A., Coria-Monter, E., Salas de León, D., Durán-Campos, E., Merino-Ibarra, M., 2021. Copepod abundance distribution in relation to a cyclonic eddy in a coastal environment in the southern Gulf of California. *Cont. Shelf Res.* 222, 104436. <https://doi.org/10.1016/j.csr.2021.104436>
- Roden, G.I., 2000. Oceanographic aspects of the Gulf of California. In: Van Andel, T.H., Shor, G.G. (Eds.), *Marine Geology in the Gulf of California*. AAPG Memoir 3, 30–58. <https://doi.org/10.1306/M3359C2>
- Rodriguero, M.S., Gorla, D.E., 2004. Latitudinal gradient in species richness of the New World Triatominae (Reduviidae). *Glob. Ecol. Biogeogr.* 13, 75–84. <https://doi.org/10.1111/j.1466-882X.2004.00071.x>
- Salas-de-León, D.A., Carbajal-Pérez, N., Monreal-Gómez, M.A., Barrientos-McGregor, G., 2003. Residual circulation and tidal stress in the Gulf of California. *J. Geophys. Res.* 108. <https://doi.org/10.1029/2002JC001621>
- Salas-de-León, D.A., Carbajal, 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. *J. Sea Res.* 66, 143–153. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2011.05.011>
- Sameoto, D., Wiebe, P., Runge, J., Postel, L., Dunn, J., Miller, C., Coombs, S., 2000. Collecting zooplankton. In: Harris, R.P., Wiebe, P.H., Lenz, J., Skjoldal, H.R., Huntley, M. (Eds.), *ICES Zooplankton Methodology Manual*. Academic Press, 55–78.
- Sánchez-Velasco, L., Valdez-Holguín, J.E., Shirasago, B., Cisneros-Mata, M.A., Zarate, A., 2002. Changes in the Spawning Environment of *Sardinops caeruleus* in the Gulf of California during El Niño 1997–1998. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 54, 207–217. <https://doi.org/10.1006/ecss.2001.0840>
- Sarkisyan, A.S., Ivanov, V.F., 1971. Joint effect of baroclinicity and bottom relief as an important factor in the dynamics of the sea current. *Investiya Acad. Sci. USSR, Atmos. Ocean Sci.* 1, 173–188.
- Silveyra-Bustamante, A.A., Gómez-Gutiérrez, J., González-Rodríguez, E., Sánchez, C., Schiariti, A., Mendoza-Becerril, M.A., 2020. Seasonal variability of gelatinous zooplankton during an anomalously warm year at Cabo Pulmo National Park, Mexico. *Lat. Am. J. Aquat. Res.* 48 (5), 779–793. <https://doi.org/10.3856/vol48-issue5-fulltext-2441>
- Souza, A.J.G., 1991. *Mixing in the Midriff Island region of the Gulf of California*. University College of North Wales, Mexico.
- Souza, A.J., Alvarez, L.G., Dickey, T., 2004. Tidally induced turbulence and suspended sediment. *Geophys. Res. Lett.* 31, L20309. <https://doi.org/10.1029/2004GL021186>
- Trégouboff, G., Rose, M., 1957. *Manuel de planctonologie Méditerranéenne*. Centre National de la Recherche Scientifique, Paris.
- Whitehead, D.W., Jakes-Cota, U., Pancaldi, F., Galván-Magaña, F., González-Armas, R., 2020. The influence of zooplankton communities on the feeding behavior of whale shark in Bahía de La Paz, Gulf of California. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 91, e913054. <https://doi.org/10.22201/ib.20078706e.2020.91.3054>
- Wiebe, P., 1988. Functional regression equations for zooplankton displacement volume, wet weight, dry weight, and carbon: a correction. *Fish. Bull.* 86, 833–835.
- Willig, M.R., Lyons, S.K., 1998. An Analytical Model of Latitudinal Gradients of Species Richness with an Empirical Test for Marsupials and Bats in the New World. *Oikos* 81, 93–98. <https://doi.org/10.2307/3546471>