



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



**ESTRUCTURA TRÓFICA DE LOS COPÉPODOS  
PELÁGICOS EN EL OCÉANO PACÍFICO  
ORIENTAL TROPICAL**

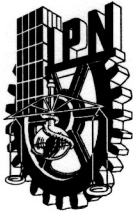
**TESIS**

**QUE PARA OBTENER EL GRADO DE  
DOCTORADO EN CIENCIAS**

**PRESENTA**

**GLADIS ANGÉLICA LÓPEZ IBARRA**

**LA PAZ, B. C. S., MAYO DE 2008**



**INSTITUTO POLITECNICO NACIONAL**  
**SECRETARIA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO**  
**ACTA DE REVISION DE TESIS**

En la Ciudad de La Paz, B.C.S., siendo las 12:00 horas del día 15 del mes de Abril del 2008 se reunieron los miembros de la Comisión Revisora de Tesis designada por el Colegio de Profesores de Estudios de Posgrado e Investigación de CICIMAR para examinar la tesis de grado titulada:

**“ESTRUCTURA TRÓFICA DE LOS COPÉPODOS PELÁGICOS EN  
EL OCÉANO PACÍFICO ORIENTAL TROPICAL”**

Presentada por el alumno:

**LÓPEZ**

Apellido paterno

**IBARRA**

materno

**GLADIS ANGÉLICA**

nombre(s)

Con registro:

B	0	3	1	4	5	5
---	---	---	---	---	---	---

Aspirante al grado de:

**DOCTORADO EN CIENCIAS MARINAS**

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

**LA COMISION REVISORA**

Director de tesis  
PRIMER VOCAL

**DR. SERGIO HERNÁNDEZ TRUJILLO**

PRESIDENTE

**DR. FELIPE GALVÁN MAGAÑA**

SECRETARIO

**DR. JAIME GÓMEZ GUTIÉRREZ**

SEGUNDO VOCAL

**DR. SERGIO AGUÍNIGA GARCÍA**

TERCER VOCAL

**DR. ROBERT JAMES OLSON**

**EL PRESIDENTE DEL COLEGIO**

**DR. RAFAEL CERVANTES DUARTE**



**IPN  
CICIMAR  
DIRECCION**



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

**CARTA CESIÓN DE DERECHOS**

En la Ciudad de La Paz, B.C.S., el día 9 del mes Mayo del año 2008, el (la) que suscribe GLADIS ANGÉLICA LÓPEZ IBARRA alumno(a) del Programa de DOCTORADO EN CIENCIAS MARINAS con número de registro B031455 adscrito al CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS manifiesta que es autor (a) intelectual del presente trabajo de tesis, bajo al dirección de: DR. SERGIO HERNÁNDEZ TRUJILLO y cede los derechos del trabajo titulado: “ESTRUCTURA TRÓFICA DE LOS COPÉPODOS PELÁGICOS EN EL OCÉANO PACÍFICO ORIENTAL TROPICAL” al Instituto Politécnico Nacional, para su difusión con fines académicos y de investigación.

Los usuarios de la información no deben reproducir el contenido textual, gráficas o datos del trabajo sin el permiso expreso del autor y/o director del trabajo. Este puede ser obtenido escribiendo a la siguiente dirección: gibarra@ipn.mx strujil@ipn.mx  
Si el permiso se otorga, el usuario deberá dar el agradecimiento correspondiente y citar la fuente del mismo.

**GLADIS ANGÉLICA LÓPEZ IBARRA**

*nombre y firma*

*Dedicado con todo mi amor a mi hija*

*Ximena*

## **AGRADECIMIENTOS ACADEMICOS**

Agradezco al programa Institucional de formación de investigadores (PIFI) del Instituto Politécnico Nacional y al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por el apoyo económico brindado a través de las becas otorgadas, lo cual permitió culminar totalmente este trabajo.

A los proyectos de investigación: SIP-20030081 “Impacto del ENOS 2002-2003 en la producción secundaria del zooplancton”; SIP-20040722 “Impacto del ENOS 2002-2003 en la producción secundaria del zooplancton”; SIP-20060472 “Variabilidad de la producción del zooplancton en un ecosistema costero en el noroeste de México”.

Al proyecto “Trophic structure and tuna movement in the cold tongue-warm pool pelagic ecosystem of the Equatorial Pacific” (659559), por proporcionar las muestras de zooplancton utilizadas para la realización del presente trabajo de tesis.

A mi director de tesis el Dr. Sergio Hernández Trujillo y al resto del comité revisor Dr. Felipe Galván Magaña, Dr. Sergio Aguñiga García, Dr. Jaime Gómez Gutiérrez, Dr. Robert J. Olson y Dr. Antonio Bode por todos sus comentarios, sugerencias y correcciones, las cuales ayudaron a que este trabajo mejorará y pudiera finalizarse.

Agradezco al Dr. David Harris (Universidad de California, Davis, CA.), Dr. Robert Olson (Comisión Interamericana del Atún, La Jolla, CA.), Dr. Brian Popp (Universidad de Hawaii, Honolulu, Hawaii) y al Dr. Antonio Bode (Instituto Español de Oceanografía, La Coruña, España) por recibirme en sus laboratorios y darme el tiempo necesario para la realización de las estancias que se llevaron a cabo durante el desarrollo del presente trabajo de tesis.

# INDICE

<b>INDICE DE TABLAS</b> .....	<b>iii</b>
<b>INDICE DE FIGURAS</b> .....	<b>iv</b>
<b>GLOSARIO</b> .....	<b>vii</b>
<b>RESUMEN</b> .....	<b>x</b>
<b>ABSTRACT</b> .....	<b>xi</b>
<b>1 INTRODUCCIÓN</b> .....	<b>1</b>
<b>2 OBJETIVOS</b> .....	<b>6</b>
2.1 Objetivo General .....	6
2.2 Objetivos Particulares .....	6
<b>3 ANTECEDENTES</b> .....	<b>7</b>
<b>4 MATERIAL Y METODOS</b> .....	<b>10</b>
4.1 Muestreo .....	10
4.2 Análisis de la estructura de la comunidad de copépodos .....	13
4.3 Análisis de isótopos estables en copépodos.....	13
<b>5 RESULTADOS</b> .....	<b>17</b>
5.1 Composición de la comunidad .....	17
5.2 Análisis de isótopos estables .....	35
<b>6 DISCUSIÓN</b> .....	<b>56</b>
6.1 Composición de la comunidad .....	56
6.2 Estructura trófica de la comunidad.....	63
<b>7 CONCLUSIONES</b> .....	<b>73</b>
<b>8 BIBLIOGRAFÍA</b> .....	<b>75</b>
<b>9 ANEXOS</b> .....	<b>90</b>

## INDICE DE TABLAS

Tabla 1. Listado taxonómico de copépodos pelágicos del Océano Pacífico oriental tropical (Bradford-Grieve, 1994; Palomares-García <i>et al.</i> 1998; Bradford-Grieve, 1999) .....	19
Tabla 2. Especies de copépodos que presentan un mayor aporte a los dos primeros ejes del Análisis Discriminante. En la tabla se agregó información adicional de cada especie (O= Omnívoro, C= Carnívoro, H= Herbívoro, T= Tropical, S= Subtropical y TM= Templado).....	33
Tabla 3. Resumen de los valores de abundancia y de isótopos estables de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ de las especies seleccionadas para el análisis isotópico .....	37
Tabla 4. Posición trófica de las 12 especies de copépodos dominantes, en base al promedio de los valores isotópicos (Posición Trófica 1). La columna Posición Trófica 2, se refiere a la posición trófica registrada en la literatura (O= Omnívoro, C= Carnívoro, H= Herbívoro).....	43
Tabla 5. Tabla comparativa de valores promedio de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ en diferentes grupos zooplanctónicos en distintas regiones del Océano Pacífico.....	71

## INDICE DE FIGURAS

<b>Figura 1. Área de estudio y estaciones de muestreo separadas en seis zonas geográficas. Zona a: costa occidental de la península de Baja California Sur (parte sur de la Corriente de California, Zona b: región costera de México, Zona c: Región oceánica de México, Zona d: Región costera central, Zona e: Región oceánica central, Zona f: Región oceánica ecuatorial. ....</b>	<b>12</b>
Figura 2. Hipótesis de enriquecimiento relativo de la razón isotópica de carbono y nitrógeno con cada sucesivo incremento en el nivel trófico. ....	16
Figura 3. Riqueza de las familias, géneros y especies de copépodos pelágicos registrados en el Océano Pacífico oriental tropical (julio a diciembre/2003). ....	18
Figura 4. Afinidad biogeográfica de las especies de copépodos pelágicos en el Océano Pacífico Oriental Tropical (julio a diciembre/2003). ....	22
Figura 5. Afinidad biogeográfica por zonas de las especies de copépodos pelágicos en el Océano Pacífico oriental tropical (julio a diciembre/2003). ....	23
Figura 6. Abundancia total de copépodos pelágicos registrada en el área de estudio. ....	24
Figura 7. Mapa de la diversidad calculada con el índice de Shannon-Weiner de copépodos pelágicos registrada en la zona de estudio. ....	25
Figura 8. Temperatura del mar a 5 metros de profundidad en la zona de estudio. ...	26
Figura 9. Temperatura superficial del mar durante el verano de 2003 en el Océano Pacífico oriental tropical (°C). ....	27
Figura 10. Concentración de clorofila a durante el otoño de 2003 en el Océano Pacífico oriental tropical (mg/m <sup>3</sup> ). ....	28
Figura 11. Abundancia específica de copépodos pelágicos para cada zona geográfica en el Océano Pacífico oriental tropical. ....	30
Figura 12. Proporción del tipo de alimentación de las especies de copépodos pelágicos registrados en el Océano Pacífico Oriental Tropical. ....	31
Figura 13. Análisis discriminante de la comunidad de copépodos entre zonas geográficas con gradientes de variabilidad definidos en función de su distribución y abundancia (julio a diciembre 2003). ....	32
Figura 14. Abundancia de las 5 especies con mayor influencia en los dos primeros ejes del Análisis de Discriminante, presentes en las 6 zonas geográficas. ....	34



Figura 15. Especies representativas de los dos primeros ejes del Análisis Discriminante, presentes en las 6 zonas geográficas con mayores abundancias en las zonas b, c, d y menores en la zona e. ....	35
Figura 16. Variación de la abundancia en cada zona de las 12 especies de copépodos seleccionadas para el análisis isotópico (Ad= <i>Acartia danae</i> , Cf= <i>Centropages furcatus</i> , Eine= <i>Eucalanus inermis</i> , Ei= <i>Euchaeta indica</i> , Em= <i>E. marina</i> , Lf= <i>Lucicutia flavicornis</i> , Pa= <i>Pleuromamma abdominalis</i> , Pg= <i>P. gracilis</i> , Pr= <i>P. robusta</i> , Ssc= <i>Subeucalanus subcrassus</i> , Sst= <i>S. subtenuis</i> , Td= <i>Temora discaudata</i> ).....	36
Figura 17. Comparación de los valores de isótopos de $\delta^{15}\text{N}$ registrados en las especies de copépodos seleccionadas en las diferentes zonas geográficas en el Océano Pacífico Oriental Tropical (Pa= <i>Pleuromamma abdominalis</i> , Pg= <i>P. gracilis</i> , Pr= <i>P. robusta</i> , Ssc= <i>Subeucalanus subcrassus</i> , Sst= <i>S. subtenuis</i> , Ei= <i>Euchaeta indica</i> , Cf= <i>Centropages furcatus</i> ).....	39
Figura 18. Comparación de los valores de isótopos de $\delta^{13}\text{C}$ registrados en las especies de copépodos seleccionadas en las diferentes zonas geográficas en el Océano Pacífico oriental tropical (Pa= <i>Pleuromamma abdominalis</i> , Pg= <i>P. gracilis</i> , Pr= <i>P. robusta</i> , Ssc= <i>Subeucalanus subcrassus</i> , Sst= <i>S. subtenuis</i> , Ei= <i>Euchaeta indica</i> , Cf= <i>Centropages furcatus</i> ).....	40
Figura 19. Ubicación trófica de las especies dominantes de copépodos pelágicos, en base al promedio de los valores de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ en todas las localidades del área de estudio (Ad= <i>Acartia danae</i> , Cf= <i>Centropages furcatus</i> , Eine= <i>Eucalanus inermis</i> , Ei= <i>Euchaeta indica</i> , Em= <i>E. marina</i> , Lf= <i>Lucicutia flavicornis</i> , Pa= <i>Pleuromamma abdominalis</i> , Pg= <i>P. gracilis</i> , Pr= <i>P. robusta</i> , Ssc= <i>Subeucalanus subcrassus</i> , Sst= <i>S. subtenuis</i> ).....	42
Figura 20. Ubicación trófica relativa de las especies de copépodos pelágicos dominantes en las distintas zonas geográficas (Pa= <i>Pleuromamma abdominalis</i> , Pg= <i>P. gracilis</i> , Pr= <i>P. robusta</i> , Ssc= <i>Subeucalanus subcrassus</i> , Sst= <i>S. subtenuis</i> , Ei= <i>Euchaeta indica</i> ).....	45
Figura 21. Distribución espacial de los valores isotópicos promedio de $\delta^{15}\text{N}$ para todas las especies de copépodos pelágicas seleccionadas.....	47
Figura 22. Distribución espacial de los valores isotópicos de $\delta^{15}\text{N}$ de cada una de las especies dominantes de copépodos pelágicos por localidad de muestreo. ....	48
Figura 23. Distribución espacial de los valores isotópicos promedio de $\delta^{13}\text{C}$ para todas las especies de copépodos pelágicos seleccionadas.....	50
Figura 24. Distribución espacial de los valores isotópicos de $\delta^{13}\text{C}$ para cada una de las especies dominantes de copépodos pelágicos por localidad de muestreo. ....	51

Figura 25. Análisis de varianza de los isótopos de $\delta^{15}\text{N}$ en las diferentes especies de copépodos dominantes, en el Océano Pacífico oriental tropical. ....	52
Figura 26. Análisis de varianza de los isótopos de $\delta^{13}\text{C}$ en las diferentes especies de copépodos dominantes, en el Océano Pacífico oriental tropical. ....	53
Figura 27. Análisis de varianza de los isótopos de $\delta^{15}\text{N}$ en las diferentes zonas geográficas.....	54
Figura 28. Análisis de varianza de los isótopos de $\delta^{13}\text{C}$ en las diferentes zonas geográficas.....	55

## GLOSARIO

**Abundancia:** Número de organismos en un lugar determinado.

**Analizador elemental:** Instrumento automatizado que convierte la muestra en un gas para ser inyectados en el espectrómetro de masas. Contiene un incinerador para la combustión química de la muestra, una trampa química para purificar los gases y el cromatógrafo de gases para separar las especies de gases puros para los análisis.

**Diversidad:** Es una medida regional o local de la variedad de especies en una comunidad que toma en cuenta la abundancia relativa de cada especie. Sin embargo es un concepto difícil de definir debido a que incluye dos componentes: la variedad y la abundancia relativa de las especies. La diversidad puede ser medida registrando solamente el número de las especies, describiendo la abundancia relativa o usando una medida o índice que combine los dos componentes.

**Dominancia:** Condición en las comunidades o estratos vegetales donde una o más especies, por su número, cobertura o tamaño ejerce influencia considerable sobre las demás especies y controla las condiciones de su existencia.

**Enriquecimiento trófico:** Diferencia entre la razón isotópica de un animal y su dieta. Los isótopos más pesados de un elemento se incrementan en abundancia en relación a los isótopos livianos debido a los procesos de discriminación isotópica.

**Epipelágico:** Estrato vertical entre 0 y 200 metros de profundidad en el área oceánica en donde los niveles de luz aun permiten una tasa neta positiva de fotosíntesis. Este término también se utiliza para distinguir a los organismos pelágicos encontrados dentro de esos límites de profundidad durante el día.

**Espectrómetro de masas de razones isotópicas:** Instrumento analítico de gran precisión que se utiliza para medir la razón absoluta entre dos isótopos ( $R$ ) y obtener posteriormente la razón isotópica de una muestra relativa a un estándar ( $\delta$ ). La muestra se introduce como un gas, el cual es bombardeado con electrones para crear iones. Estos iones son acelerados a través de un tubo de vacío y expuestos a un campo magnético que causa que los iones de diferente masa sean desviados a trayectorias ligeramente diferentes. Los detectores (vasos de Faraday) están colocados en cada trayectoria para capturar los iones de masa específica. El valor

resultante es comparado con los valores (R) obtenidos en el gas estándar y posteriormente utilizado para calcular  $\delta$ .

**Estrategias de alimentación:** Conjunto de tácticas con la que un depredador selecciona distintos tipos de presas en el medio ambiente.

**Estructura de la Taxocenosis o Asociación:** Descripción de un segmento del ecosistema. Grupos de especies de una comunidad que responden de manera similar a factores bióticos y abióticos, los cuales influyen en la distribución, abundancia y en las interacciones de las especies.

**Fitoplancton:** Porción vegetal del plancton; la comunidad de plantas en aguas marinas y dulces, que flota libremente en ellas e incluye numerosas especies de algas y diatomeas.

**Fraccionación isotópica:** El enriquecimiento o reducción de un isótopo estable causado por procesos naturales o artificiales.

**Interespecífico:** Entre especies, interacción entre o condiciones descritas para dos o más especies.

**Intraespecífico:** Dentro de una especie, interacción entre individuos conespecíficos o condiciones descritas para una sola especie.

**Isótopo:** Átomos de un mismo elemento en cuyo núcleo contiene el mismo número de protones pero diferente número de neutrones.

**Isótopo estable:** Un isótopo no radiactivo en el cual los neutrones no se degradan espontáneamente para formar un electrón y un protón. Los isótopos estables no tienen riesgo fisiológico.

**Nicho:** Posición estructural de un organismo dentro de un ecosistema, incluyendo su posición trófica, hábitat y su relación con el medio ambiente físico y biótico circundante.

**Nivel trófico:** Literalmente una posición trófica jerárquica en una red de alimentos (desde productores a consumidores). Los organismos son asignados al nivel trófico más alto en el cual están funcionando como consumidores.

**Notación delta ( $\delta$ ):** Es la diferencia en partes por mil (‰) entre la razón absoluta (R) de la muestra de interés y un estándar internacional. Se utiliza porque las diferencias absolutas en R son muy pequeñas y difíciles de detectar. Su definición es:  $\delta =$

$(R_{\text{muestra}}/R_{\text{estándar}} - 1) * 1000$ , la cual proporciona cantidades más grandes (en partes por mil) y fáciles de medir. Con esta formulación, si  $R_{\text{muestra}} < R_{\text{estándar}}$  entonces el valor  $\delta$  es negativo.

**Pee Dee Belemnita (PDB):** Es un fósil de *Belemnita Americana* de la formación geológica Pee Dee del Sur de Carolina, USA. Es utilizado como estándar para expresar la abundancia isotópica de carbono y oxígeno. Su razón isotópica absoluta (R) es 0.011238.

**Producción Primaria:** La producción de las plantas verdes.

**Trófico:** Implica los hábitos de alimentación o relaciones alimenticias de diferentes organismos en una cadena o red de alimentos.

**$\delta^{13}\text{C}$ :** Relación isotópica de  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  expresada en partes por mil sobre un estándar (Pee Dee Belemnite).

**$\delta^{15}\text{N}$ :** Relación isotópica de  $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$  expresada en partes por mil sobre un estándar (Nitrógeno atmosférico).

**Surgencia:** Se refiere al movimiento ascendente de aguas subsuperficiales, más frías y con mayor concentración de nutrientes, que reemplazan a las aguas superficiales en zonas restringidas del océano. Las surgencias más importantes que se presentan en el océano son las surgencias costeras, las cuales son provocadas por vientos hacia el ecuador en los océanos con frontera oriental.

**Taxocenosis:** Parte de la comunidad formada por los representantes de un grupo taxonómico.

**Zooplankton:** Animales que forman parte del plancton; la comunidad de animales de aguas marinas y dulces que flotan a la deriva en el agua y que se mueven pasivamente con las corrientes.

## RESUMEN

Gran parte de la productividad secundaria marina es aportada por los copépodos, estos destacan dentro del zooplancton marino por su diversidad y abundancia, puede llegar a constituir un 80% de la biomasa zooplanctónica. Probablemente el principal papel ecológico de esta comunidad es la transferencia de energía entre los niveles tróficos primarios y los sucesivos en las redes tróficas. En este estudio se analizó la estructura trófica de la comunidad de copépodos pelágicos en el Océano Pacífico oriental tropical. Las muestras de zooplancton fueron obtenidas en dos cruceros oceanográficos de agosto a diciembre de 2003, en los buques oceanográficos de la NOAA David Starr Jordan y MacArthur II. Las muestras fueron colectadas usando una red cónica tipo bongo (333  $\mu$  luz de malla). Se analizaron 96 muestras de zooplancton, identificándose 94 especies de copépodos, pertenecientes a los órdenes *Calanoida*, *Cyclopoida*, *Harpacticoida* y *Poecilostomatoida*. De las 96 especies identificadas, doce fueron las más dominantes por su abundancia y frecuencia de aparición. Se midieron las razones isotópicas de  $\delta^{15}\text{N}$  y  $\delta^{13}\text{C}$  en submuestras de 20-200 organismos de cada especie dominante. Observamos un gradiente latitudinal consistente de los valores isotópicos de  $\delta^{15}\text{N}$  en todas las especies; se encontró un mayor enriquecimiento de los isótopos de  $\delta^{15}\text{N}$  en las muestras tomadas en la región norte del área de estudio. El enriquecimiento de los isótopos de  $\delta^{13}\text{C}$  mostró un gradiente longitudinal, con valores isotópicos más elevados de la costa a la región oceánica. Por otro lado, *Pleuromamma robusta* fue reconocida como la especie con la posición trófica más alta en la comunidad de copépodos, con valores de enriquecimiento de  $\delta^{15}\text{N}$  más altos, incluso más elevados que los reportados para especies de quetognatos.

## ABSTRACT

Most of the secondary productivity in the ocean is supported by copepod communities, these organisms comprise around 80% of total zooplankton biomass. Probably the main ecological role of these communities is to transfer energy from the primary producers to the higher trophic levels in the food web. In this study we analyze the trophic structure of pelagic copepod community in the tropical eastern Pacific Ocean. Zooplankton samples were obtained in two oceanographic cruises from August to December, 2003 onboard the NOAA's David Starr Jordan and MacArthur II oceanographic vessels. Samples were collected by using double oblique tows of a bongo net (333  $\mu$  mesh size). 96 zooplankton samples were analyzed, and 94 copepod species belonging to Calanoida, Cyclopoida, Harpacticoida and Poecilostomatoida Order were identified. From those 96 species, twelve were the most dominant by abundance and frequency of occurrence. Stable isotopes ratios of  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  were measured in subsamples from 20-200 individuals of each dominant species. We recorded a consistent latitudinal gradient in the isotopic values of  $\delta^{15}\text{N}$  among species; higher enrichment of  $\delta^{15}\text{N}$  isotopes was found in samples taken in northern zone of the study area. The enrichment of  $\delta^{13}\text{C}$  isotopes also shows a longitudinal gradient with higher isotopic values from the coast to the open ocean. *Pleuromamma robusta* was recognized as specie with the highest trophic position in the copepod community, with a higher  $\delta^{15}\text{N}$  enrichment value, more than reported for Chaetognaths species.

# 1 INTRODUCCIÓN

Gran parte de la productividad secundaria en el ecosistema pelágico marino es aportada por un grupo de crustáceos planctónicos conocidos como copépodos (subclase Copepoda). Este grupo se destaca dentro del zooplancton marino por su elevada diversidad (aproximadamente 14,000 especies) y por su abundancia en casi cualquier ecosistema marino, ya que puede constituir en algunas regiones hasta el 90% de la biomasa zooplanctónica, aunque es más común que representen porcentajes entre 60 y 80% en regiones oceánicas y neríticas (Palomares-García, 1996; Palomares-García *et al.*, 1998). Precisamente debido a su alta proporción de biomasa en el zooplancton, estos crustáceos planctónicos constituyen un prominente reservorio de biomasa relevante en la transferencia de energía entre los productores primarios y los niveles tróficos superiores. Los copépodos tienen una gran diversidad de formas y de hábitos alimentarios que van de estrictamente herbívoros a omnívoros, carnívoros, parásitos o detritofagos y pueden ocupar uno o varios niveles tróficos a lo largo de su ciclo de vida. Actualmente es reconocido que la gran mayoría de las especies de copépodos son herbívoras u omnívoras, (Kleppel *et al.*, 1988; Palomares-García *et al.*, 1998). La mayoría de las larvas de peces pelágicos menores (depredadores visuales) y juveniles y adultos de algunas especies de peces del micronecton y necton (especies filtradoras) sujetas a explotación pesquera o de significancia ecológica se alimentan de copépodos. Por esta razón, es interesante y útil investigar las preferencias alimenticias de los copépodos, para entender las interacciones entre sus presas y depredadores.

El estudio de las relaciones tróficas en los ecosistemas marinos es un tema recurrente en la ecología y oceanografía biológica. La conceptualización de tramas tróficas generalmente se ha basado en inferencias realizadas a partir de distintas aproximaciones metodológicas que incluyen (1) el análisis de la morfología comparada de los organismos, (2) observaciones de las tasas de alimentación (filtración o depredación), (3) análisis de contenidos estomacales o intestinales y más



recientemente (4) el uso de métodos bioquímicos como isótopos estables, ácidos grasos, proteínas, ADN, entre otros. (Valiela, 1995).

El análisis de contenidos estomacales de las especies ha sido uno de los métodos más antiguos y frecuentemente empleados para inferir las relaciones tróficas en los ecosistemas acuáticos, el cual es un método que se ha utilizado particularmente en organismos de niveles tróficos intermedios y superiores (consumidores secundarios, terciarios y depredadores tope) de las redes alimenticias, cuyo tamaño promedio hacen factible la manipulación de los organismos, siendo los peces posiblemente el grupo taxonómico mejor estudiado en este sentido (Kling *et al.*, 1992). Debido a que en los ecosistemas marinos, el segundo nivel trófico generalmente es ocupado por organismos zooplanctónicos que suelen ser de tamaño reducido (< 1cm), los estudios de alimentación de este tipo (mediante el uso de técnicas de contenidos estomacales) son tediosos y requieren de gran paciencia y habilidad, que los hacen estudios generalmente complicados y relativamente poco frecuentes (Suh *et al.*, 1991; Ritz *et al.*, 1990), lo anterior, ha traído como consecuencia que tradicionalmente por simplificación estos sean agrupados indistintamente como miembros del segundo nivel trófico (herbívoros-omnívoros). El espectro trófico de los copépodos varía desde detritófagos a parásitos altamente especializados, por lo que no es una tarea sencilla comprender su función trófica en los ecosistemas marinos donde estos crustáceos habitan. Tradicionalmente, la típica cadena trófica planctónica simplificada incluye diatomeas o dinoflagelados que son consumidos por organismos del microzooplancton (principalmente protozoarios y nauplios de copépodos) y mesozooplancton (principalmente juveniles y adultos de copépodos), los cuales a su vez, son el alimento de organismos planctófagos, organismos planctónicos carnívoros o cualquier consumidor de nivel trófico superior a los copépodos.

Recientemente se ha evidenciado que las tramas tróficas planctónicas suelen ser considerablemente más complejas y dinámicas, por lo que es necesario profundizar en el estudio con metodologías alternativas y contrastar, mediante análisis

experimentales conceptos previamente asumidos, lo que ha estimulado la implementación de nuevos métodos para entender las interacciones tróficas (Pomeroy y Wiebe, 1988).

En la presente tesis, el análisis de la estructura de las tramas tróficas y los hábitos alimenticios de los copépodos, se realizó mediante la estimación de la concentración de isótopos estables en una región zoogeográfica comparativamente poco estudiada en cuanto a la taxocenosis de copépodos y virtualmente inexplorada a nivel de tramas tróficas. Esta técnica es útil para inferir y definir de manera relativa los distintos niveles tróficos en las tramas tróficas, incluso en los niveles inferiores usualmente más difíciles de discernir, debido a que los isótopos estables proveen una señal nutricional de largo plazo en la dieta de los organismos. Esta característica contrasta con el análisis de contenidos estomacales de los copépodos que proporciona únicamente información de lo que consumieron en el último evento de alimentación, cuyo resultado e interpretación es altamente dependiente de la hora de recolección y tasa de ingestión y digestión. Desde hace algunas décadas se ha utilizado la técnica de isótopos estables de carbono y nitrógeno como marcadores para investigar la dinámica de los nutrientes y la ruta de los flujos de energía en los ecosistemas marinos (Dunton *et al.*, 1989, Saupe *et al.*, 1989; Schell *et al.*, 1989).

El término isótopo, proviene de los sufijos griegos “*iso* = igual” y “*topo* = lugar”, que se refiere a que se localizan en un lugar específico dentro de la tabla periódica de elementos (átomos con núcleo específico). Este aplica a los átomos (estables o inestables) del mismo elemento que contiene el mismo número de protones ( $Z^+$ ) y de electrones ( $e^-$ ) pero distinto número de neutrones ( $N$ ). Debido a que la suma de protones y neutrones ( $Z^+ + N$ ) forman la masa atómica ( $A$ ) del átomo, es posible diferenciar a los isótopos por su masa atómica (Dawson y Brooks, 2001). La composición isotópica de un organismo está determinada principalmente por el valor isotópico del alimento que consume (DeNiro y Epstein, 1981).

Diversos estudios han realizado mediciones isotópicas de  $\delta^{15}\text{N}$  y  $\delta^{13}\text{C}$  para entender la estructura trófica de los ecosistemas marinos, detectando enriquecimiento isotópico significativo con el incremento del nivel trófico (Fry, 1988). Esto es debido a que los isótopos de menor peso atómico ( $^{14}\text{N}$  y  $^{12}\text{C}$ ) son eliminados más eficientemente por los procesos metabólicos de respiración ( $^{12}\text{C}$ ) ó excreción ( $^{14}\text{N}$ ); mientras que los isótopos de mayor peso atómico ( $^{15}\text{N}$  y  $^{13}\text{C}$ ) tienden a ser acumulados con el incremento en los niveles tróficos. Se ha detectado un enriquecimiento de aproximadamente 3-5 ‰ en la proporción isotópica del nitrógeno (DeNiro y Epstein, 1981; Fry, 1988; Minagawa y Wada, 1984; Peterson y Fry, 1987) y de 0-1 ‰ para la proporción isotópica del carbono por nivel trófico (DeNiro y Epstein, 1978). Debido a lo anterior, se ha establecido que de manera general el mayor enriquecimiento de los isótopos estables de nitrógeno son indicadores de la posición trófica de un organismo o grupo de organismos dentro de una red alimentaria debido a que el valor isotópico del depredador y sus presas son fácilmente distinguibles (Minagawa y Wada, 1984; Vander Zanden y Rasmussen, 1999), mientras que el menor enriquecimiento de los isótopos de carbono les permite ser utilizados como indicadores de la fuente original de carbono en la red alimenticia (Peterson y Fry, 1987; Forsberg *et al.*, 1993; Bootsma *et al.*, 1996; Overman y Parrish, 2001).

El Océano Pacífico Oriental Tropical además de representar una de las regiones de gran interés para las pesquerías comerciales (particularmente de pelágicos mayores como atún y picudos), es una región con una gran variabilidad de condiciones oceanográficas. Estas variaciones presentan estacionalidad a lo largo del año, como los procesos de surgencias, la influencia de diferentes corrientes que confluyen a lo largo de las costas mexicanas (Corriente de California y Corriente Costera de Costa Rica) (Lynn y Simpson, 1987; Lavín *et al.*, 1997), y otros de mesoescala como los eventos de El Niño o La Niña que afectan gran parte de la costa occidental del Pacífico, con influencia en la composición específica y productividad del ecosistema dependiendo de su intensidad y duración (Fiedler, 2002 a; Kessler, 2006). Este tipo de condiciones modifican la producción primaria de la región y se refleja a lo largo de niveles tróficos superiores (zooplancton, pelágicos menores y mayores e incluso a

mamíferos marinos). Esto trae consecuencias recurrentes sobre algunos de los recursos pesqueros explotados en distintas regiones.

Se han realizado algunos trabajos en esta región, los principales se han hecho con distintos grupos zooplanctónicos y con copépodos en el Océano Pacífico Oriental Tropical (Brinton, 1979; Chen, 1986; Saltzman y Wishner, 1997 a, b), en la región sur de la Corriente de California (Alvariño, 1965; McGowan, 1967; Brinton, 1973; Fleminger *et al.*, 1974) y también en la costa occidental de Baja California Sur, se han desarrollado distintos estudios relacionados con algún grupo zooplanctónico en particular (Hernández-Trujillo *et al.*, 1992, Hernández-Trujillo, 1999 a,b; Funes-Rodríguez *et al.*, 1998, 2000; Gómez-Gutiérrez *et al.*, 1995). Sin embargo la mayoría de los estudios mencionados anteriormente, solo han analizado biomasas zooplanctónicas, composición de especies en la región y otros sobre patrones de migración vertical.

Por lo anterior, en este trabajo se empleó la técnica de isótopos estables para determinar la estructura trófica de los copépodos en el Océano Pacífico Oriental Tropical y observar si existen diferencias en los tipos de alimentación de estos organismos. Adicionalmente, esta técnica puede detectar diferencias tróficas regionales asociadas con las condiciones oceanográficas de esta región. Estas condiciones oceanográficas locales pueden influir en la cantidad y calidad del alimento disponible para estos organismos influyendo en las concentraciones diferenciales de isótopos estables. Por esta razón, se planteó la hipótesis de que aun dentro de las categorías tróficas preestablecidas (herbívoros, carnívoros u omnívoros) utilizando ésta técnica sería posible encontrar diferencias en la posición trófica de las especies dominantes de copépodos en la estructura de la comunidad.

## **2 OBJETIVOS**

### ***2.1 Objetivo General***

Analizar la estructura trófica de los copépodos pelágicos numéricamente dominantes en el Océano Pacífico Oriental Tropical mediante la técnica de isótopos estables de carbono y nitrógeno.

### ***2.2 Objetivos Particulares***

1. Determinar la estructura de la comunidad de copépodos pelágicos
2. Analizar la concentración de isótopos estables de carbono y nitrógeno en las especies dominantes de copépodos del Océano Pacífico Oriental Tropical.
3. Identificar las diferencias en la posición trófica existentes entre las especies de copépodos dominantes de la comunidad de copépodos.

### 3 ANTECEDENTES

La diversidad de hábitos alimenticios que presentan los organismos de las comunidades zooplanctónicas los hace ser un grupo funcional de interés en el estudio de las redes tróficas en los ambientes acuáticos. Por simplicidad estos organismos generalmente son ubicados en los dos primeros niveles tróficos (consumidores primarios y secundarios); sin embargo, se ha detectado que pueden ocupar distintos niveles tróficos, inclusive en niveles superiores (parásitos). En este sentido se han realizado distintos trabajos relacionados con la ecología trófica y la transferencia de energía que tiene el zooplancton hacia los niveles tróficos superiores. No obstante, la mayoría de estos trabajos se han enfocado al estudio del zooplancton a nivel de grupos taxonómicos o separándolos por tamaño y han sido pocos los estudios en donde ha trabajado con copépodos a nivel específico, o con especies de otros grupos zooplanctónicos.

Otros estudios se han enfocado al registro de variaciones geográficas y temporales de las proporciones isotópicas de carbono y nitrógeno en organismos de distintos grupos zooplanctónicos. Schell *et al.*, (1998), detectaron que los isótopos de carbono y nitrógeno presentaron una amplia variación en los grupos del zooplancton en las aguas marinas de Alaska, principalmente asociados a la influencia de las variables físico-químicas que presenta el ambiente sobre la absorción de nitrógeno y carbono por los productores primarios. Además, evidenciaron valores más negativos de  $\delta^{13}\text{C}$  en los copépodos al compararlos con otros crustáceos del zooplancton como los eufausidos, debido a que probablemente estos últimos tienden a ser más carnívoros.

Mullin *et al.* (1984) analizaron las variaciones de los isótopos de  $\delta^{15}\text{N}$  en el zooplancton del Pacífico Norte y concluyen que las principales variaciones en el enriquecimiento de  $\delta^{15}\text{N}$  del zooplancton, se presentan cuando la principal fuente de nutrientes nitrogenados para el fitoplancton fue el  $\text{NO}_3$  en lugar de  $\text{NH}_4$ . Además detectaron una relación entre el enriquecimiento en  $\delta^{15}\text{N}$  del zooplancton con el

intercambio de nitrógeno entre la zona eufótica y el agua profunda. Finalmente detectaron que las disminuciones de  $\delta^{15}\text{N}$  en el giro central del Pacífico están principalmente asociadas con la fijación significativa del nitrógeno por cianobacterias que son fijadoras de nitrógeno atmosférico.

Al comparar la abundancia de  $\delta^{15}\text{N}$  en nitrógeno particulado y en algunas especies del zooplancton, Montoya *et al.*, (1990) observaron que el  $\delta^{15}\text{N}$  del copépodo *Acartia tonsa* fue más elevado que el  $\delta^{15}\text{N}$  del nitrógeno particulado, similarmente el  $\delta^{15}\text{N}$  del ctenóforo *Mnemiopsis leidyi* fue más elevado que el  $\delta^{15}\text{N}$  de *A. tonsa*, indicando que el ctenóforo es estrictamente carnívoro y que *A. tonsa* es posiblemente omnívoro. En general estos autores detectaron que la variabilidad espacial de  $\delta^{15}\text{N}$  entre los tres niveles tróficos (herbívoro, omnívoro y carnívoro) fue mayor en primavera, sugiriendo que el fitoplancton y el zooplancton presentaron una mayor influencia en el ciclo de nitrógeno en la Bahía Chesapeake durante esta época.

Además se han realizado algunos trabajos relacionados con la fuente de energía de los organismos, como el estudio realizado por Gu *et al.*, (1994) en el que registraron los isótopos estables de carbono y nitrógeno del plancton en un lago subártico de Alaska y encontraron que la producción primaria es la principal fuente de energía para la comunidad zooplanctónica, debido a que la mayoría de las especies son herbívoras y aparentemente no encontraron consumidores secundarios en la red alimenticia del zooplancton. Johannsson *et al.*, (2001), estudiaron la dieta del miscidaceo *Mysis relicta* en el Lago Ontario, utilizando complementariamente las técnicas de isótopos estables y de análisis de contenidos estomacales, encontrando que las diatomeas y el zooplancton fueron la principal fuente de energía que soporta las poblaciones de este miscidaceo. Ellos concluyeron que *Mysis relicta* funciona como el principal intermediario en el flujo de energía para varias especies de peces manteniendo estables sus comunidades en el lago.

Algunos estudios han separado el plancton por tamaño, Por ejemplo Fry y Quiñones (1994) detectaron un traslape de niveles tróficos entre organismos de diferentes

tamaños del zooplancton, debido probablemente a que la mayoría de las especies zooplanctónicas se alimentan de manera oportunista, o bien, debido a que los organismos de distintas tallas pueden tener una dieta similar, basada en fitoplancton o zooplancton más pequeño.

Rolff (2000) analizó las variaciones estacionales en las señales isotópicas de carbono y nitrógeno en diferentes fracciones de tamaño del zooplancton en el norte del mar Báltico, observando cambios en las señales isotópicas a través del tiempo, en todas las fracciones analizadas. El  $\delta^{13}\text{C}$  mostró un ciclo bimodal, que coinciden con el florecimiento primaveral y otoñal. El ciclo anual de  $\delta^{15}\text{N}$  fue trimodal. Durante el florecimiento de primavera, a mitad del verano y durante la transición del otoño-invierno. El enriquecimiento más alto de las distintas fracciones del plancton fue durante primavera y otoño asociado con el tiempo de retardo y de incremento de la diversidad de las comunidades del zooplancton.

Bode *et al.*, (2003), en una zona de surgencias de Galicia, España, encontraron que el enriquecimiento isotópico en diferentes tamaños de la comunidad zooplanctónica fue muy bajo en comparación con el enriquecimiento registrado con la sardina o con los delfines. Estas diferencias son atribuidas a que especies con diferente y aún con semejante tamaño corporal poseen una gran diversidad de hábitos alimentarios.

Kling *et al.*, (1992) encontraron una composición de especies del zooplancton similar en ocho lagos árticos. En algunos de los lagos los copépodos depredadores del género *Heterocope* se alimentaron de los copépodos herbívoros del género *Diaptomus*; sin embargo, contrario a lo esperado en la mayoría de los lagos se observó que *Heterocope* se alimentó principalmente de fitoplancton, por lo que el análisis isotópico reveló que el funcionamiento de *Heterocope* es principalmente herbívoro y no como depredador.

Buskey *et al.*, (1999) evaluaron las variaciones en los isótopos de carbono del copépodo *Acartia tonsa* en dos localidades de La Laguna Madre, Texas, encontrando



variaciones estacionales en la composición isotópica en ambos sitios. Los resultados de  $\delta^{13}\text{C}$  de los organismos colectados durante los meses de verano presentaron valores más negativos que los de invierno. Además registraron un mayor incremento en el  $\delta^{13}\text{C}$  en los copépodos colectados en la estación que tenía pastos marinos, en comparación con la que tenía fondo lodoso. Esto sugiere que el carbono derivado de los pastos marinos y la trama trófica asociada a este microsistema pudiera ser una fuente importante de nutrición para estos copépodos en verano.

Hasegawa *et al.*, (2001) registraron que la eficiencia de acumulación de nitrógeno de los copépodos es altamente variable, concluyendo que en la mayoría de las especies liberan nitrógeno para evitar su bioacumulación. Por lo anterior, es interesante realizar estudios relacionados con las interacciones tróficas de las especies de copépodos, para comprender el funcionamiento de la transferencia de nitrógeno y carbono en el ecosistema pelágico, y poder comprender el papel que desempeña este grupo zooplanctónico en las tramas tróficas de las diferentes regiones marinas (costeras, neríticas u oceánicas).

## **4 MATERIAL Y METODOS**

### **4.1 Muestreo**

Las muestras de zooplancton fueron recolectadas utilizando el plan de estaciones realizado por los buques oceanográficos de la NOAA R/V David Starr Jordan y R/V MacArthur II, de julio a diciembre de 2003 en el Océano Pacífico Oriental Tropical (Anexo I). Los muestreos se realizaron oblicuamente con una red tipo Bongo desde aproximadamente 200 metros de profundidad a la superficie, con luz de malla 333  $\mu\text{m}$ . Se analizaron un total de 96 muestras de zooplancton, las que fueron congeladas inmediatamente a bordo del barco en bolsas ziploc debidamente etiquetadas y se mantuvieron congeladas en estas mismas bolsas en el laboratorio, para posteriormente realizar con ellas el análisis isotópico. Simultáneamente se

hicieron registros de temperatura a diferentes profundidades, con un CTD SeaBird. Las imágenes de satélite de temperatura (Tomadas del satélite Seawifs, con resolución de 9km, en periodo estacional) fueron comparadas con los valores de temperatura de CTD de 5 m.

Debido a que el área de estudio se ubica en una zona geográficamente extensa que abarca localidades situadas en zonas costeras y oceánicas, áreas de surgencias, regiones influenciadas por la Corriente de California (aguas frías) y la Corriente Costera de Costa Rica (aguas cálidas), sitios que presentan características físicas y químicas distintas que pueden influir en cambios en la estructura de la comunidad de copépodos pelágicos y, por ende, en la complejidad de las tramas tróficas. Se procedió a dividir el área de estudio en zonas geográficas, obteniéndose como resultado la separación de seis zonas (Figura 1), las que se listan a continuación:

Zona a: costa occidental de la península de Baja California Sur (parte sur de la Corriente de California)

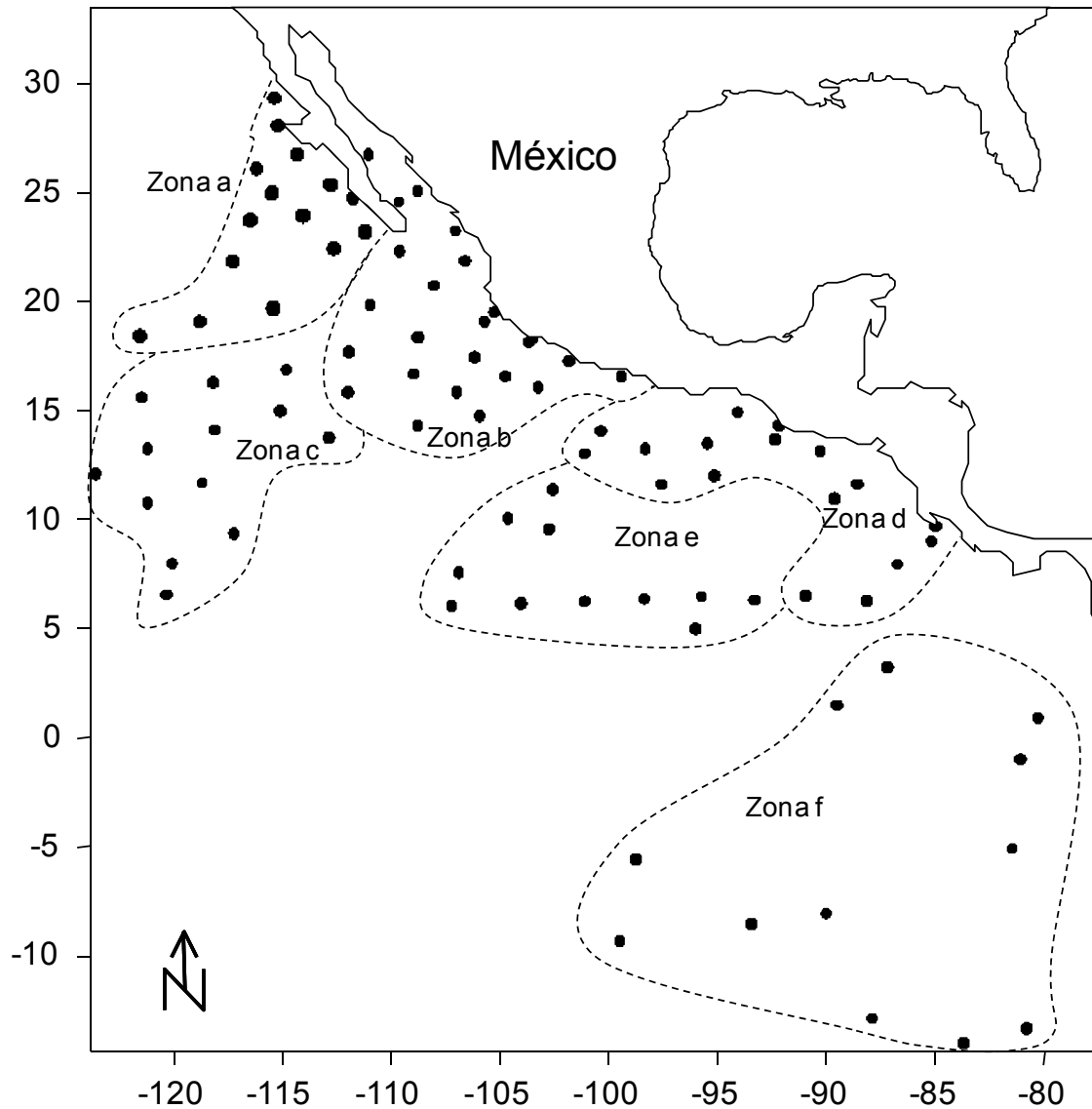
Zona b: región costera de México

Zona c: Región oceánica de México

Zona d: Región costera central

Zona e: Región oceánica central

Zona f: Región oceánica ecuatorial



**Figura 1. Área de estudio y estaciones de muestreo separadas en seis zonas geográficas. Zona a: costa occidental de la península de Baja California Sur (parte sur de la Corriente de California, Zona b: región costera de México, Zona c: Región oceánica de México, Zona d: Región costera central, Zona e: Región oceánica central, Zona f: Región oceánica ecuatorial.**

## **4.2 Análisis de la estructura de la comunidad de copépodos**

El análisis de la estructura de la comunidad de copépodos se llevó a cabo mediante la descripción de la composición y la abundancia específica total. En el laboratorio una vez descongeladas las muestras, con ayuda de un microscopio estereoscópico se contaron todas las especies presentes en una alícuota de 20 ml tomada con una pipeta Stempel; para la identificación se emplearon las siguientes claves de identificación, diagramas y descripciones de especies: Mori, 1964; Owre y Foyo, 1967; Tanaka y Omori, 1977; Bradford *et al.*, 1983; Bradford y Jillet, 1980; Bradford-Grieve, 1994; Palomares-García *et al.*, 1998; Bradford-Grieve, 1999. Para el estudio de la estructura de la comunidad se empleó el índice de diversidad (H') de Shannon (Pielou, 1975; Margalef, 1980; Magurran, 1988), utilizando la expresión:

$$H = -\sum p_i \log^2 p_i$$

Donde:

$p_i$  = proporción de la especie  $i$ , con respecto al total;  $n_i/N$

La afinidad biogeográfica de las especies de copépodos pelágicos se obtuvo en base a los criterios propuestos por Raymond (1983), Bradford-Grieve (1994), Palomares-García *et al.* (1998) y Bradford-Grieve (1999).

## **4.3 Análisis de isótopos estables en copépodos**

Las especies de copépodos seleccionadas cumplieron con uno o ambos de los siguientes criterios: a) ser una de las especies más abundantes, b) especies que representaban hábitos de alimentación bien conocido a partir de morfología comparada u observaciones directas. Se definieron como omnívoras a las siguientes especies: *Acartia danae*, *Centropages furcatus*, *Subeucalanus subcrassus* y *S. subtenuis*; como herbívoras: *Paracalanus parvus*, *P. aculeatus*, *Eucalanus inermis* y carnívoras: *Euchaeta indica*, *E. marina*, *Pleuromamma abdominales*, *P. gracilis* y *P.*

*robusta*. Debido a que se ha observado que a partir de una muestra poblacional la variancia es comparativamente menor en la composición isotópica que con las muestras individuales (Kling *et al.*, 1992), dependiendo del volumen original de la muestra, de la abundancia y del tamaño de los organismos, se separaron entre 50 y 200 individuos de las especies previamente seleccionadas de cada muestra.

Como actualmente existe mucha discrepancia metodológica en aspectos técnicos para estimar la concentración de isótopos estables en organismos zooplanctónicos se realizaron pruebas exploratorias para establecer el procedimiento de análisis más eficiente. De las 96 muestras originales de zooplancton analizadas, se obtuvieron 237 submuestras de copépodos (entre 50 y 200 individuos), de estas se tomaron 20 submuestras (ver anexo II) para estimar la posible influencia de los lípidos y carbonatos en las concentraciones relativas de  $\delta^{13}\text{C}$  (Parker, 1964; McConnaughey y McRoy, 1979; Fry, 1988; Saupe *et al.*, 1989; Schell *et al.*, 1998; Johannsson *et al.*, 2001). Estas pruebas consistieron en (1) eliminar simultáneamente los lípidos y carbonatos, (2) eliminar únicamente los lípidos, (3) eliminar únicamente los carbonatos, o (4) analizar la muestra original sin eliminar ninguno de estos componentes (Anexo I). Los carbonatos fueron eliminados de los copépodos agregando unas gotas de ácido clorhídrico (1N HCl) por varias horas, mientras que los lípidos fueron extraídos de las muestras con una mezcla (2:1) (volumen: volumen) de cloroformo-metanol y secados por 20 minutos a 60°C. Como los valores isotópicos de carbono no presentaron diferencias significativas ( $p < 0.05$ ) al eliminar lípidos o carbonatos se decidió no eliminarlos de las restantes 217 submuestras.

Posteriormente en el Laboratorio de Química Marina del CICIMAR todas las submuestras separadas fueron secadas a 60°C por 24 h para eliminar el agua (Mullin *et al.*, 1984; Johannsson *et al.*, 2001). Una vez que la submuestra estaba seca, esta fue pulverizada dentro de un vial con una espátula, con el propósito de no perder la muestra al sacarla del vial y ponerla en el mortero, este procedimiento se realizó bajo una campana de flujo laminar. De la muestra pulverizada se pesaron 0.3 mg en una balanza analítica y se colocaron en cápsulas de estaño, para analizarlas en el

espectrómetro de masas de razones isotópicas en interfase con un analizador elemental. Este último permite cuantificar la proporción de isótopos estables de carbono y nitrógeno que contiene la muestra y su composición elemental (Bode *et al.*, 2003). (Anexo III). Este procedimiento se realizó durante la estancia de investigación realizada en el Laboratorio de Geología y Geofísica de la Universidad de Hawaii, en Honolulu, Hawaii, bajo la supervisión del Dr. Brian Popp.

Con el resultado del espectrómetro se calcularon las proporciones isotópicas de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$ , las cuales son expresadas en (‰) de acuerdo a la formula:

$$\delta X (\text{‰}) = \left[ \left( \frac{R_{\text{muestra}}}{R_{\text{estándar}}} \right) - 1 \right] \times 100$$

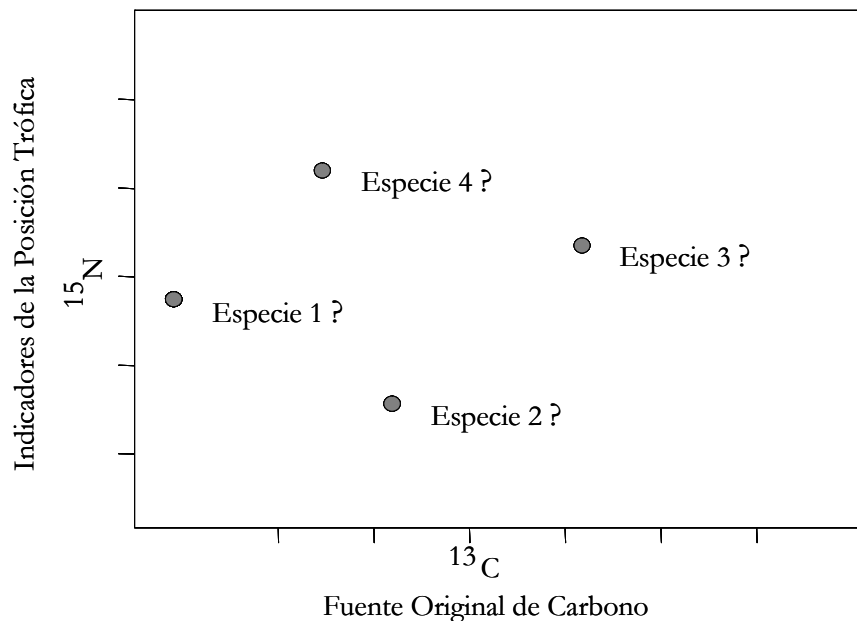
donde:

$X = {}^{13}\text{C}$  ó  ${}^{15}\text{N}$

$R_{\text{muestra}} = {}^{13}\text{C}/{}^{12}\text{C}$  ó  ${}^{15}\text{N}/{}^{14}\text{N}$  de la muestra.

$R_{\text{estándar}} =$  para  ${}^{13}\text{C}$  es "PeeDee Belemnita" (PDB) y para  ${}^{15}\text{N}$  es  $\text{N}_2$  atmosférico.

Lo anterior se realizó mediante la representación de la concentración de isótopos de C y N de cada especie en una grafica XY, en donde el eje de las X es la concentración de  $\delta^{13}\text{C}$  y el eje de las Y el  $\delta^{15}\text{N}$ . Se probó la hipótesis que el incremento en los valores isotópicos de carbono y nitrógeno es un indicador relativo del nivel trófico específico de las especies dominantes que integran la comunidad de copépodos del Océano Pacífico Oriental Tropical (Figura 2).



**Figura 2. Hipótesis de enriquecimiento relativo de la razón isotópica de carbono y nitrógeno con cada sucesivo incremento en el nivel trófico.**

A partir de la concentración de isótopos estables en cada especie por zonas arriba mencionadas se efectuó un análisis de varianza para saber si existían o no diferencias geográficas significativas en los valores isotópicos de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  en cada una de las especies analizadas, con especial énfasis para distinguir diferencias intraespecíficas y entre zonas geográficas. Además se realizó la prueba no paramétrica de Mann-Whitney con las variables cualitativas asignadas del tipo de alimentación de cada especie (obtenida de una revisión bibliográfica) para corroborar si los isótopos estables de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  tienen suficiente resolución para distinguir diferencias significativas entre las categorías tróficas definidas *a priori* y la posición trófica relativa detectada para estas mismas especies por el análisis de isótopos estables ( $\delta^{13}\text{C}$  vs  $\delta^{15}\text{N}$ ).

## 5 RESULTADOS

### 5.1 *Composición de la comunidad*

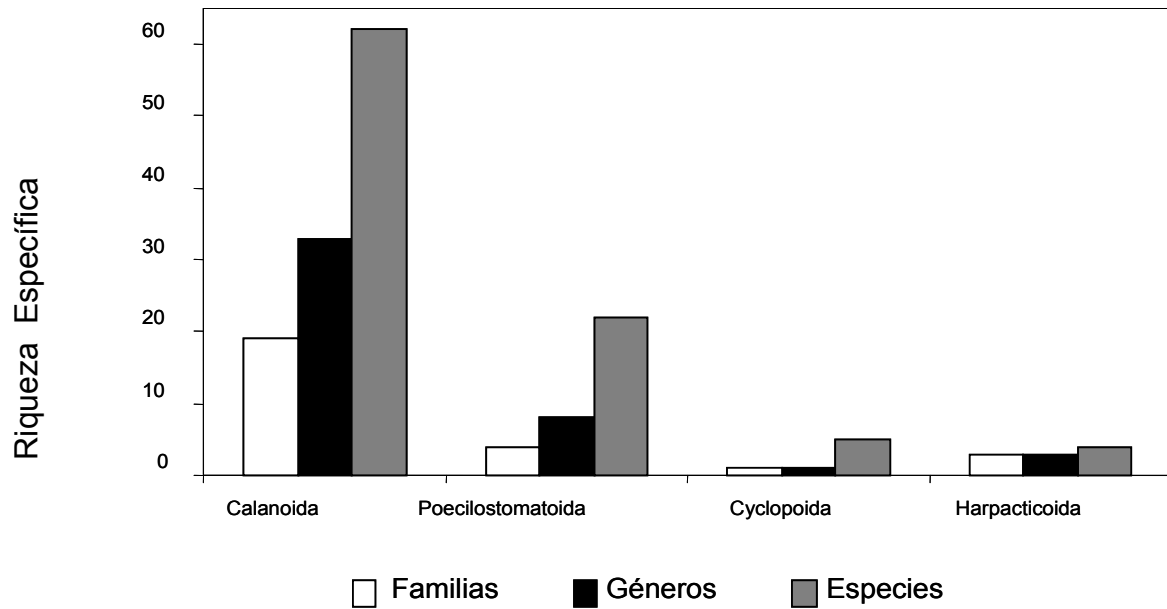
Se identificaron un total de 94 especies de copépodos, pertenecientes a los órdenes: Calanoida, Poecilostomatoida, Cyclopoida y Harpacticoida. El Orden Calanoida tuvo el mayor número de especies 62 (67%), seguido por el orden Poecilostomatoida con 22 (23.4%), Cyclopoida con 5 (5.3%) y Harpacticoida con 4 (4.3%). En cuanto a número de familias y géneros en cada uno de ellos, familias y géneros, el Orden Calanoida fue el más diverso con 19 familias y 33 géneros, seguido por Poecilostomatoida con 4 familias y 8 géneros, Harpacticoida con 3 familias y 3 géneros y Cyclopoida con 1 familia y 1 género.

En el Orden Calanoida, las familias Eucalanidae y Pontellidae fueron las mejores representadas con 7 especies cada una, seguidas por las familias Aetideidae y Candaciidae con 6 especies y Calanidae y Centropagidae con 5 especies cada una (Tabla I).

En el Orden Poecilostomatoida, 3 familias agruparon a 21 de las 22 especies registradas (Corycaeidae con 9 especies, Sapphirinidae con 7 especies y Oncaeidae con 5 especies).

El Orden Cyclopoida estuvo representado únicamente por la familia Oithonidae con 5 especies. Mientras que el Orden Harpacticoida estuvo comprendida por las familias Clytemnestridae con 2 especies, Ectinosomatidae y Miraciidae con 1 especie cada una (Tabla I, Figura 3).





**Figura 3. Riqueza de las familias, géneros y especies de copéodos pelágicos registrados en el Océano Pacífico oriental tropical (julio a diciembre/2003).**

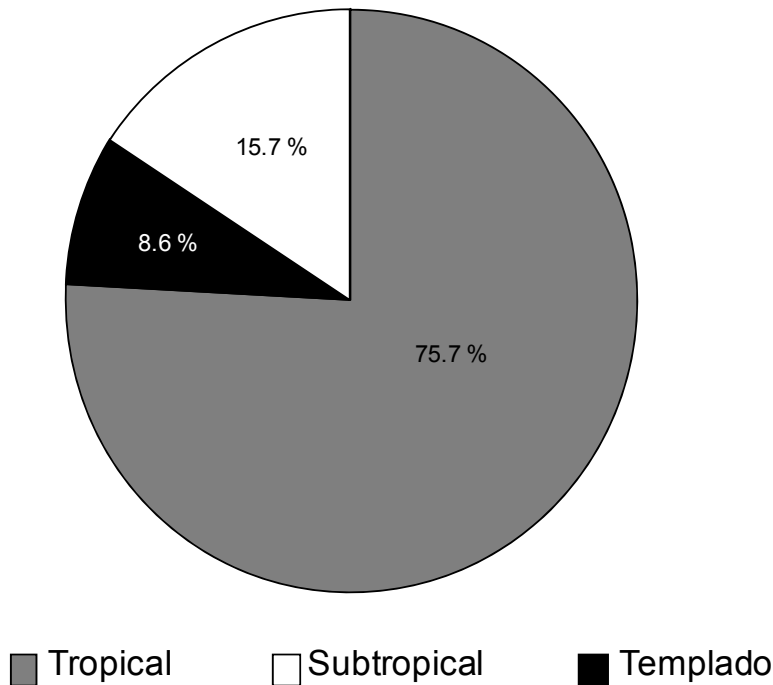
**Tabla 1. Listado taxonómico de copépodos pelágicos del Océano Pacífico oriental tropical (Bradford-Grieve, 1994; Palomares-García et al. 1998; Bradford-Grieve, 1999)**

Orden	Familia	Género	Especie	
Calanoida	Acartiidae	<i>Acartia</i>	<i>danae</i> Giesbrecht, 1889	
			<i>lilljeborgii</i> Giesbrecht, 1889	
	Aetideidae	<i>Aetideus</i>	<i>bradyi</i> Scott, 1909	
			<i>giesbrechti</i> Cleve, 1904= <i>Euaetideus giesbrechti</i> (Sars, 1925)	
			<i>Euchirella</i>	<i>pulchra</i> (Lubbock, 1856)
				<i>rostrata</i> (Claus, 1866)
				<i>venusta</i> Giesbrecht, 1888
	Augaptilidae	<i>Gaetanus</i>	<i>miles</i> Giesbrecht, 1888 = <i>Gaetanus secundus</i> (Esterly, 1911)	
			<i>Haloptilus</i>	
	Calanidae	<i>Calanus</i>	<i>acutifrons</i> (Giesbrecht, 1892)	
			<i>pacificus</i> Brodsky, 1948	
			<i>australis</i>	
			<i>Canthocalanus</i>	
			<i>pauper</i> (Giesbrecht, 1888)	
			<i>Cosmocalanus</i>	
			<i>darwini</i> (Lubbock, 1860)	
			<i>Nannocalanus</i>	
			<i>minor</i> (Claus, 1863) = <i>Calanus minor</i> (Sars, 1925)	
			<i>Undinula</i>	
	<i>vulgaris</i> (Dana, 1852)			
Calocalanidae	<i>Calocalanus</i>	<i>pavo</i> (Dana, 1849)		
Candaciidae	<i>Candacia</i>	<i>bipinnata</i> (Giesbrecht, 1889) = <i>Candacia pectinata</i> (Giesbrecht, 1892)		
		<i>catula</i> Giesbrecht, 1889		
		<i>curta</i> (Dana, 1849)		
		<i>discaudata</i> Scott 1909		
		<i>pachydactyla</i> (Dana, 1849)		
		<i>pofi</i> Grice & Jones, 1960		
		<i>truncata</i> (Dana, 1849)		
		<i>bradyi</i> Wheeler, 1901		
		<i>elongatus</i> Giesbrecht, 1896		
		<i>furcatus</i> (Dana, 1849)		
<i>gracilis</i> (Dana, 1849)				
Centropagidae	<i>Centropages</i>	<i>longicornis</i> Mori, 1932		
		<i>arcuicornis</i> (Dana, 1849)		
Clausocalanidae	<i>Clausocalanus</i>	<i>arcuicornis</i> (Dana, 1849)		
		<i>elongates</i> (Dana, 1849)		
Eucalanidae	<i>Eucalanus</i>	<i>inermis</i> (Giesbrecht, 1892)		

Orden	Familia	Género	Especie
		<i>Pareucalanus</i>	<i>sewelli</i> (Fleminger, 1973)
		<i>Rhincalanus</i>	<i>nasutus</i> Giesbrecht, 1888
		<i>Subeucalanus</i>	<i>mucronatus</i> (Giesbrecht, 1888) = <i>Eucalanus mucronatus</i> Giesbrecht, 1888
			<i>subcrassus</i> (Giesbrecht, 1888) = <i>Eucalanus subcrassus</i> Giesbrecht, 1888
			<i>subtenuis</i> (Giesbrecht, 1888)
	Euchaetidae	<i>Euchaeta</i>	<i>indica</i> Wolfenden, 1905 = <i>Euchaeta wolfendini</i> (Scott, 1909)
			<i>longicornis</i> Giesbrecht, 1888
			<i>marina</i> (Prestandrea, 1833)
			<i>media</i> Giesbrecht, 1888
	Lucicutiidae	<i>Lucicutia</i>	<i>Clausi</i> (Giesbrecht, 1889)
			<i>flavicornis</i> (Claus, 1863)
	Mecynoceridae	<i>Mecynocera</i>	<i>clausi</i> Thompson, 1888
	Metridinidae	<i>Pleuromamma</i>	<i>abdominalis</i> (Lubbock, 1856)
			<i>gracilis</i> (Claus, 1863)
			<i>robusta</i> (Dahl, 1893)
			<i>xiphias</i> (Giesbrecht, 1889)
	Paracalanidae	<i>Acrocalanus</i>	<i>gracilis</i> Giesbrecht, 1888
			<i>monachus</i> Giesbrecht, 1888
		<i>Paracalanus</i>	<i>aculeatus</i> Giesbrecht, 1888
			<i>parvus</i> (Claus, 1863)
	Phaennidae	<i>Phaenna</i>	<i>spinifera</i> Claus, 1863
	Phyllopodidae	<i>Phyllopus</i>	<i>helgae</i> Farran, 1908
	Pontellidae	<i>Calanopia</i>	<i>media</i> Gurney, 1927
		<i>Labidocera</i>	<i>acuta</i> (Dana, 1849)
			<i>acutifrons</i> (Dana, 1849)
			<i>johnsoni</i> Fleminger, 1964
		<i>Pontella</i>	<i>agassizii</i> Giesbrecht, 1895
			<i>spinicauda</i> Mori, 1937
		<i>Pontellina</i>	<i>plumata</i> (Dana, 1849)
	Scolecithricidae	<i>Scolecithrix</i>	<i>bradyi</i> Giesbrecht, 1888
			<i>danae</i> (Lubbock, 1856)
		<i>Scottocalanus</i>	<i>Sp.</i>
	Temoridae	<i>Temora</i>	<i>discaudata</i> Giesbrecht, 1892
Cyclopoida	Oithonidae	<i>Oithona</i>	<i>plumifera</i> Baird, 1843

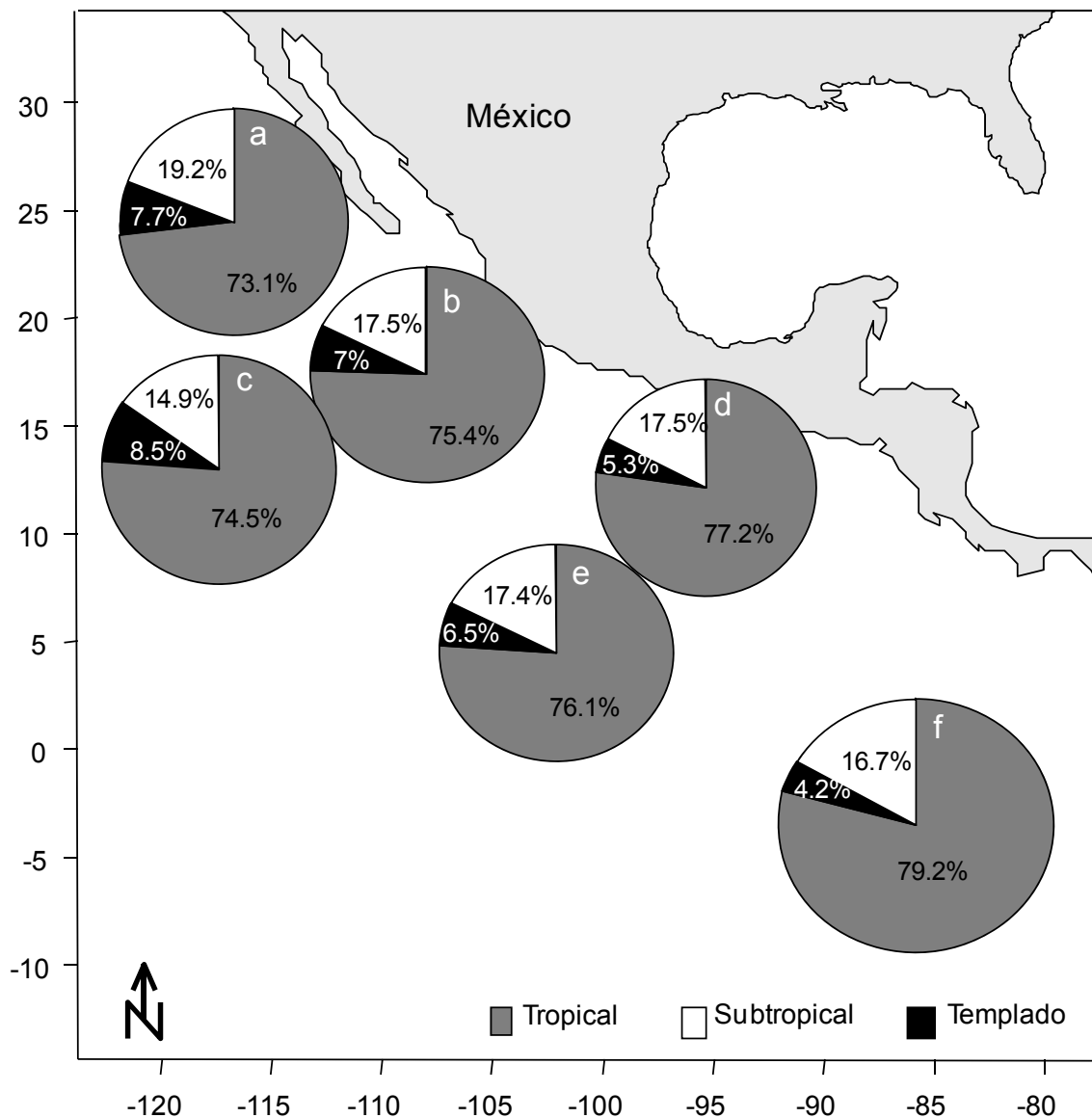
Orden	Familia	Género	Especie
			<i>rigida</i> Giesbrecht, 1896
			<i>setigera</i> (Dana, 1849)
			<i>similes</i> Claus, 1866
			<i>tenuis</i> Rosendorn, 1917
Harpacticoida	Clytemnestridae	<i>Clytemnestra</i>	<i>rostrata</i> (Brady, 1883)
			<i>scutellata</i> Dana, 1852
	Ectinosomatidae	<i>Microsetella</i>	<i>rosea</i> (Dana, 1848)
	Miraciidae	<i>Macrosetella</i>	<i>gracilis</i> (Dana, 1848)
Poecilostomatoida	Clausidiidae	<i>Sapphireella</i>	<i>tropica</i> Wolfenden, 1906
	Corycaeidae	<i>Corycaeus</i>	<i>(Corycaeus) speciosus</i> Dana, 1849
			<i>(Ditrichocorycaeus) amazonicus</i> F. Dahl, 1894
			<i>(Ditrichocorycaeus) andrewsi</i> Farran, 1911 = <i>Corycaeus trukicus</i> (Mori, 1937)
			<i>(Monocorycaeus) robustus</i> Giesbrecht, 1891
			<i>(Onychocorycaeus) catus</i> F. Dahl, 1894
			<i>(Onychocorycaeus) latus</i> Dana, 1848
			<i>(Urocorycaeus) furcifer</i> Claus, 1863
			<i>(Urocorycaeus) lautus</i> Dana, 1848
		<i>Farranula</i>	<i>gibbula</i> (Giesbrecht, 1891)
	Oncaeidae	<i>Lubbockia</i>	<i>squillimana</i> Claus, 1863
		<i>Oncaea</i>	<i>conifera</i> Giesbrecht, 1891
			<i>media</i> Giesbrecht, 1891
			<i>venusta</i> Philippi, 1843
		<i>Pachos</i>	<i>punctatum</i> (Claus, 1863)
	Sapphirinidae	<i>Copilia</i>	<i>longistylis</i> Mori, 1932
			<i>mirabilis</i> Dana, 1849
		<i>Sapphirina</i>	<i>angusta</i> Dana, 1849
			<i>gastrica</i> Giesbrecht, 1891
			<i>metallina</i> Dana, 1849
			<i>stellata</i> Giesbrecht, 1891
			<i>scarlata</i> Giesbrecht, 1892

La afinidad biogeográfica de las especies de copépodos pelágicos fue ampliamente dominada por las especies de afinidad tropical (75.7%), en tanto que la presencia de especies subtropicales y templadas fue notablemente menor (15.7 y 8.6 %, respectivamente) (Figura 4).



**Figura 4. Afinidad biogeográfica de las especies de copépodos pelágicos en el Océano Pacífico Oriental Tropical (julio a diciembre/2003).**

Al analizar esta información por zonas, se observaron proporciones relativas similares en cada una de ellas, ya que la mayoría de las especies fueron tropicales (Figura 5). Sin embargo, se puede observar que en las zonas a y c, el porcentaje de especies tropicales es relativamente menor al resto de las zonas con un 73.1 y 74.5% respectivamente en comparación a las zonas más sureñas (>75.4%). De esta forma se aprecia un sutil incremento de especies tropicales en sentido norte-sur (73.1% la zona a hasta 79.2 % la zona f) (Figura 5).



**Figura 5. Afinidad biogeográfica por zonas de las especies de copépodos pelágicos en el Océano Pacífico oriental tropical (julio a diciembre/2003).**

Respecto a la abundancia total de copépodos se encontró una mayor abundancia (62681 a 47096 org./1000m<sup>3</sup>) en las estaciones cercanas a la costa, principalmente en la región costera de Baja California Sur (zona b) y en el Golfo de Tehuantepec y menores densidades en las regiones oceánicas del área de estudio (Figura 6).

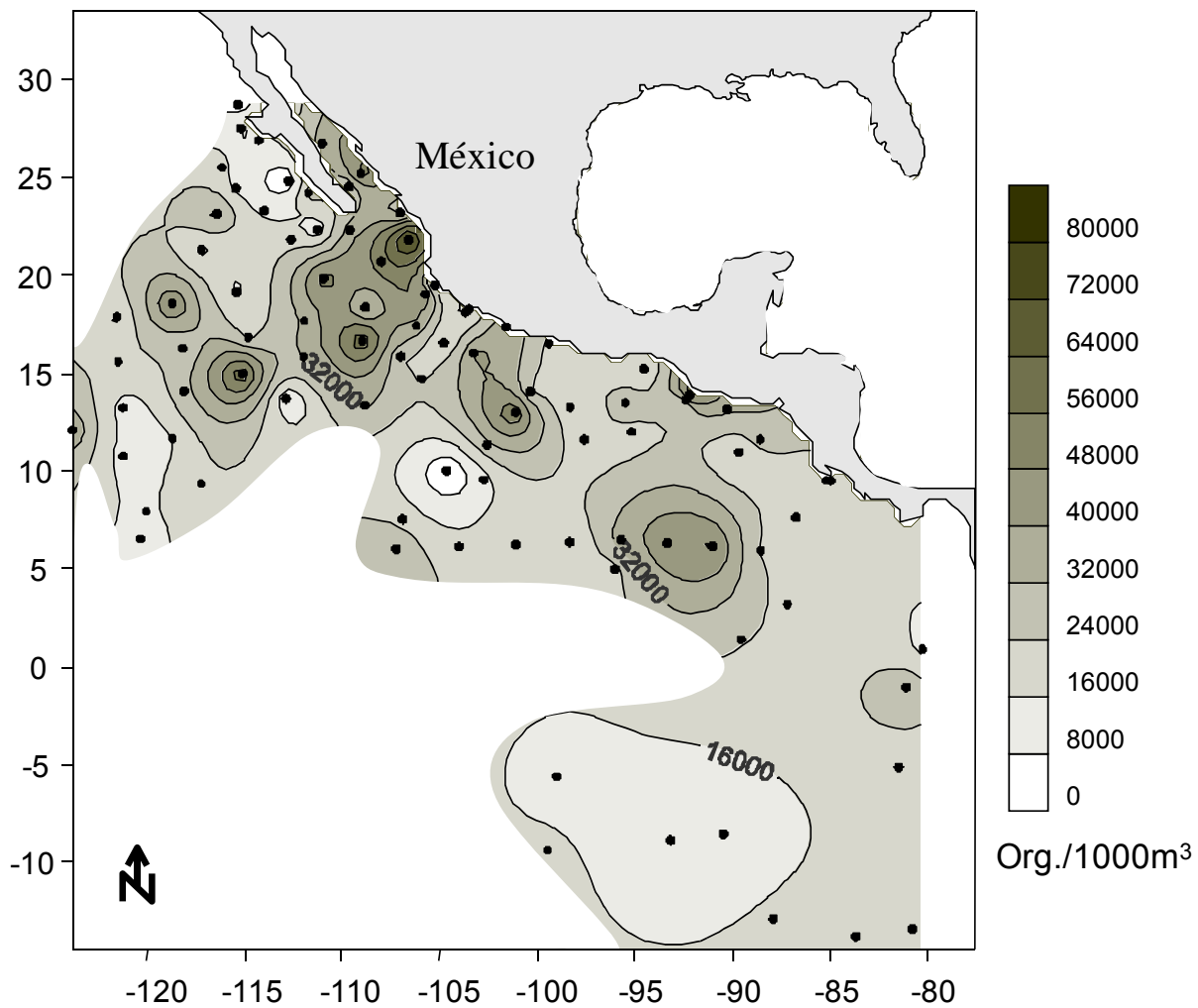
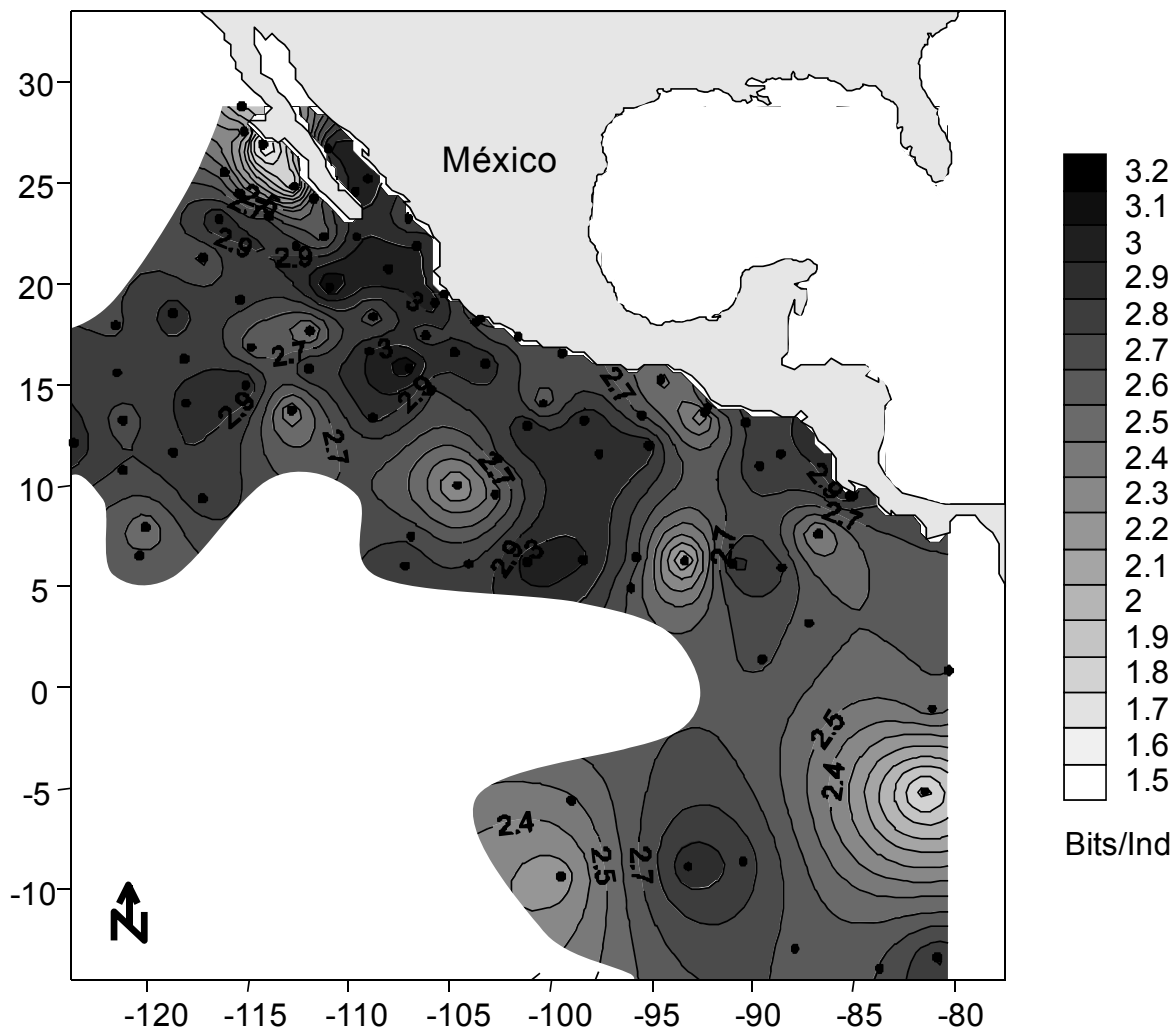


Figura 6. Abundancia total de copéodos pelágicos registrada en el área de estudio.

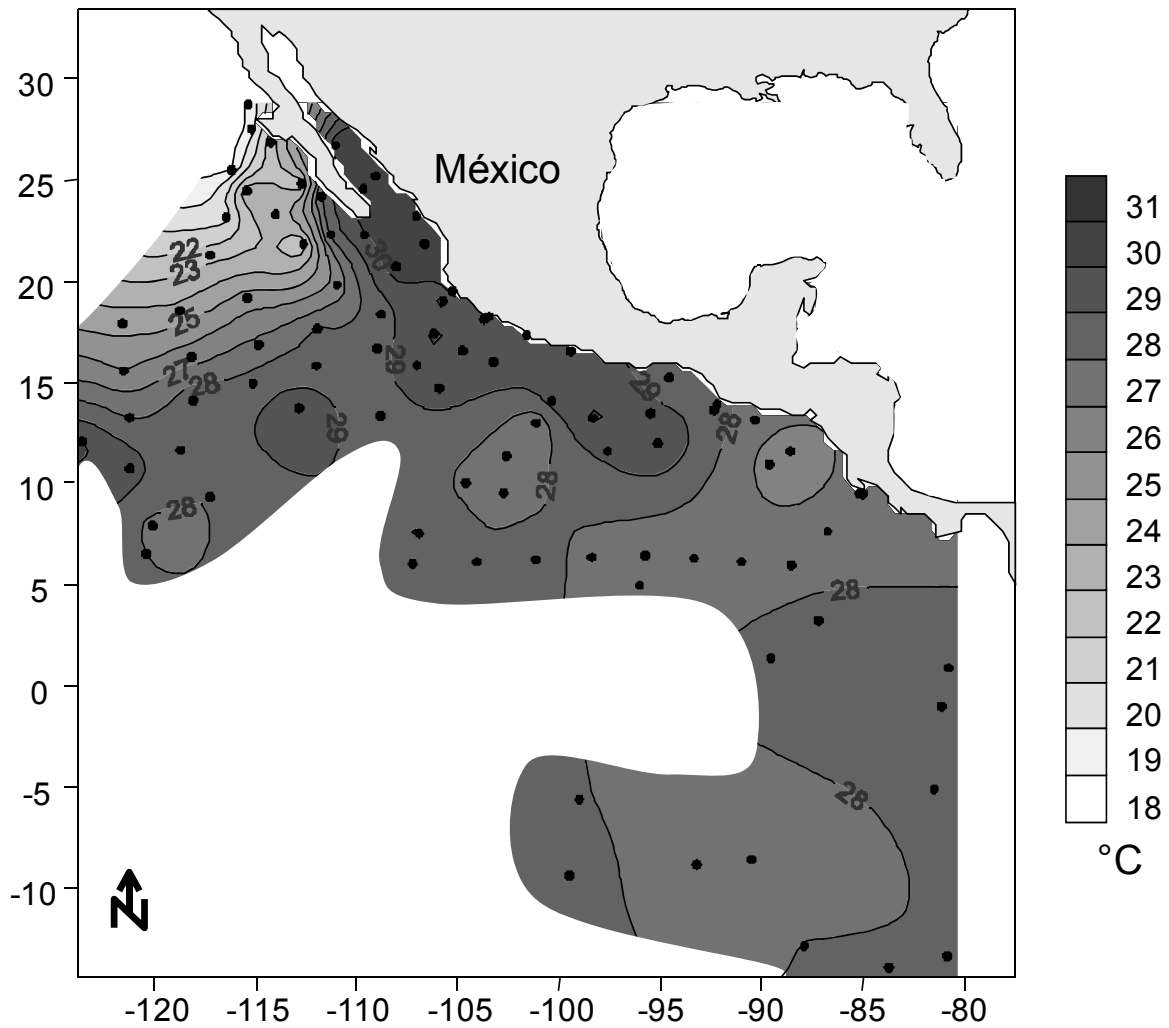
La estimación de la diversidad específica de copéodos pelágicos ( $H'$ ) por estación oceanográfica, presentó un patrón similar al observado para la abundancia total de especies de copéodos pelágicos con valores elevados (2.9 a 3 bits/ind.) en las zonas b, c y d, mientras que los valores de diversidad más bajos se observaron en las zonas e y f (Figura 7).



**Figura 7. Mapa de la diversidad calculada con el índice de Shannon-Weiner de copépodos pelágicos registrada en la zona de estudio**

La región con mayor abundancia y diversidad de copépodos pelágicos, así como la elevada proporción de especies de copépodos de afinidad biogeográfica tropical (73-79 %) (Figura 8) fue la zona cálida (28 a 31 °C). A partir de la señal térmica se detecta en esa época del año (verano) la influencia de masas de agua cálida, de la Corriente Costera de Costa Rica, en la mayor parte del área de estudio (Badan, 1997; Lavin, *et al.* 1997), a excepción del límite sur de la península de Baja California, en donde se presentan temperaturas <25°C donde una zona frontal se orienta perpendicularmente a la línea de costa (Figura 8).





**Figura 8. Temperatura del mar a 5 metros de profundidad en la zona de estudio.**

A partir de imágenes de satélite de la distribución de temperatura superficial y de la concentración de clorofila *a*, se identificó un frente de temperatura en la zona cercana a la península de Baja California (Figura 9) y una zona de elevada concentración de clorofila *a* frente al Golfo de Tehuantepec (Figura 10), los cuales coinciden con las zonas de mayor abundancia y diversidad específica de copépodos pelágicos.

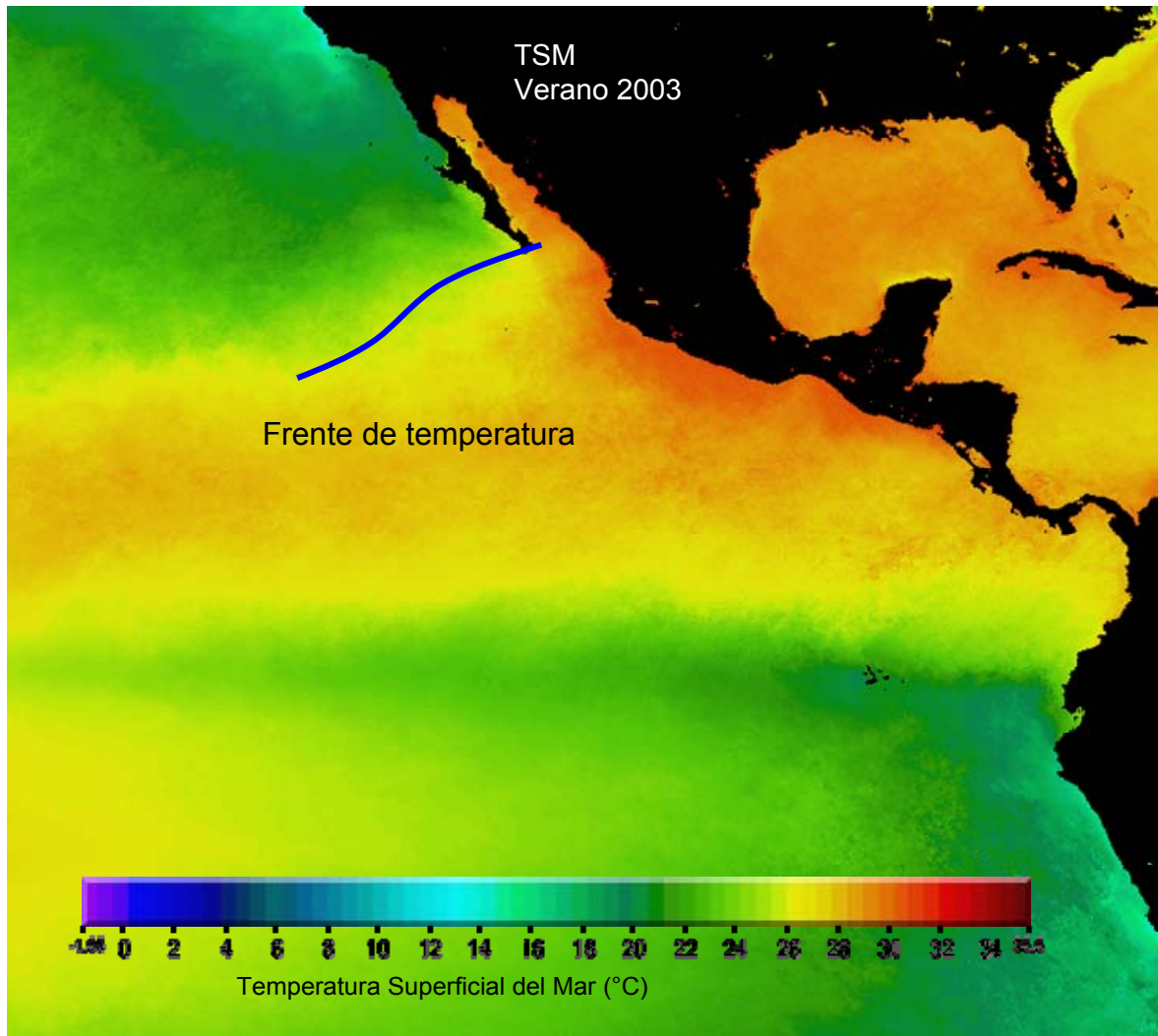
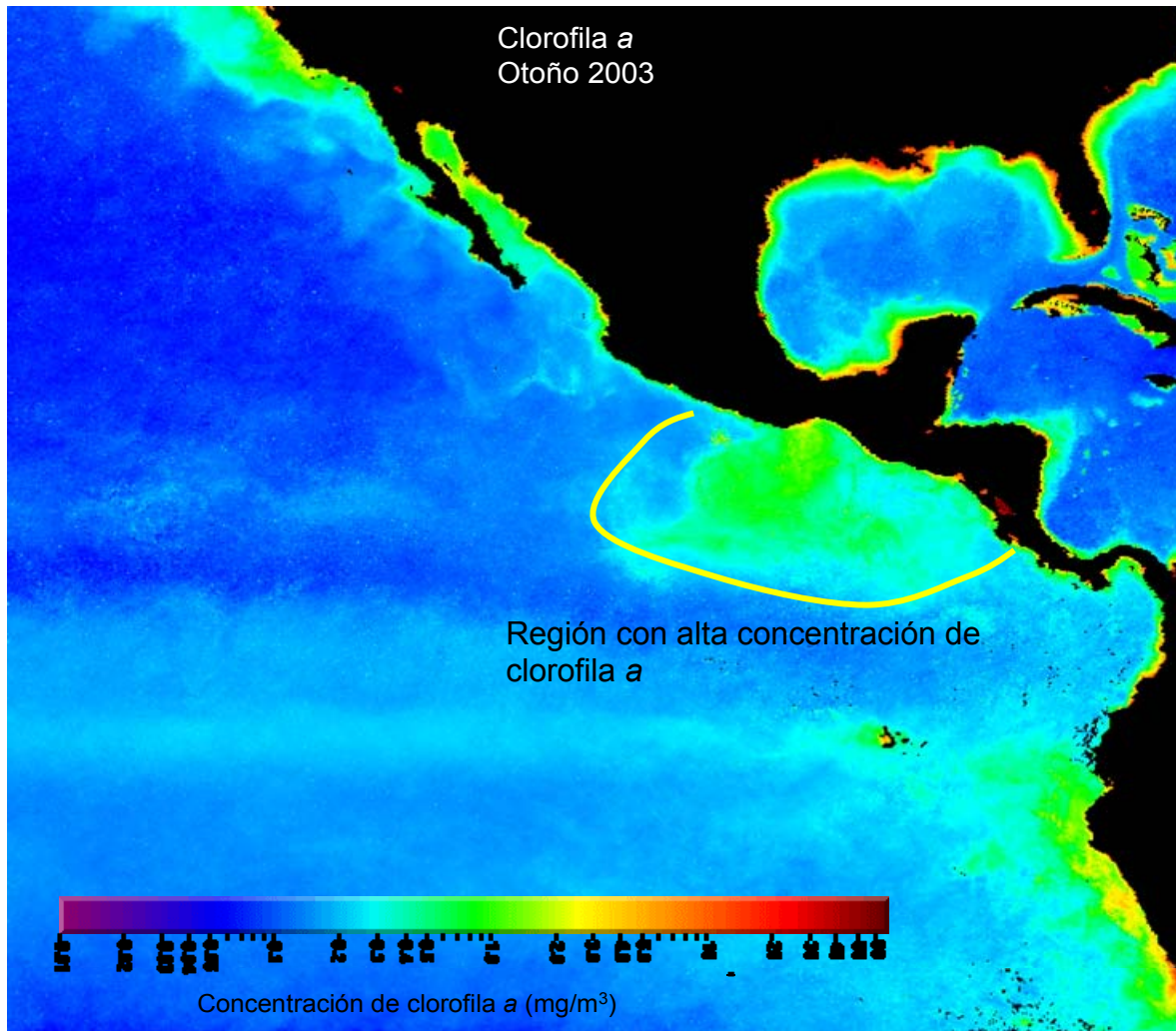


Figura 9. Temperatura superficial del mar durante el verano de 2003 en el Océano Pacífico oriental tropical (°C).

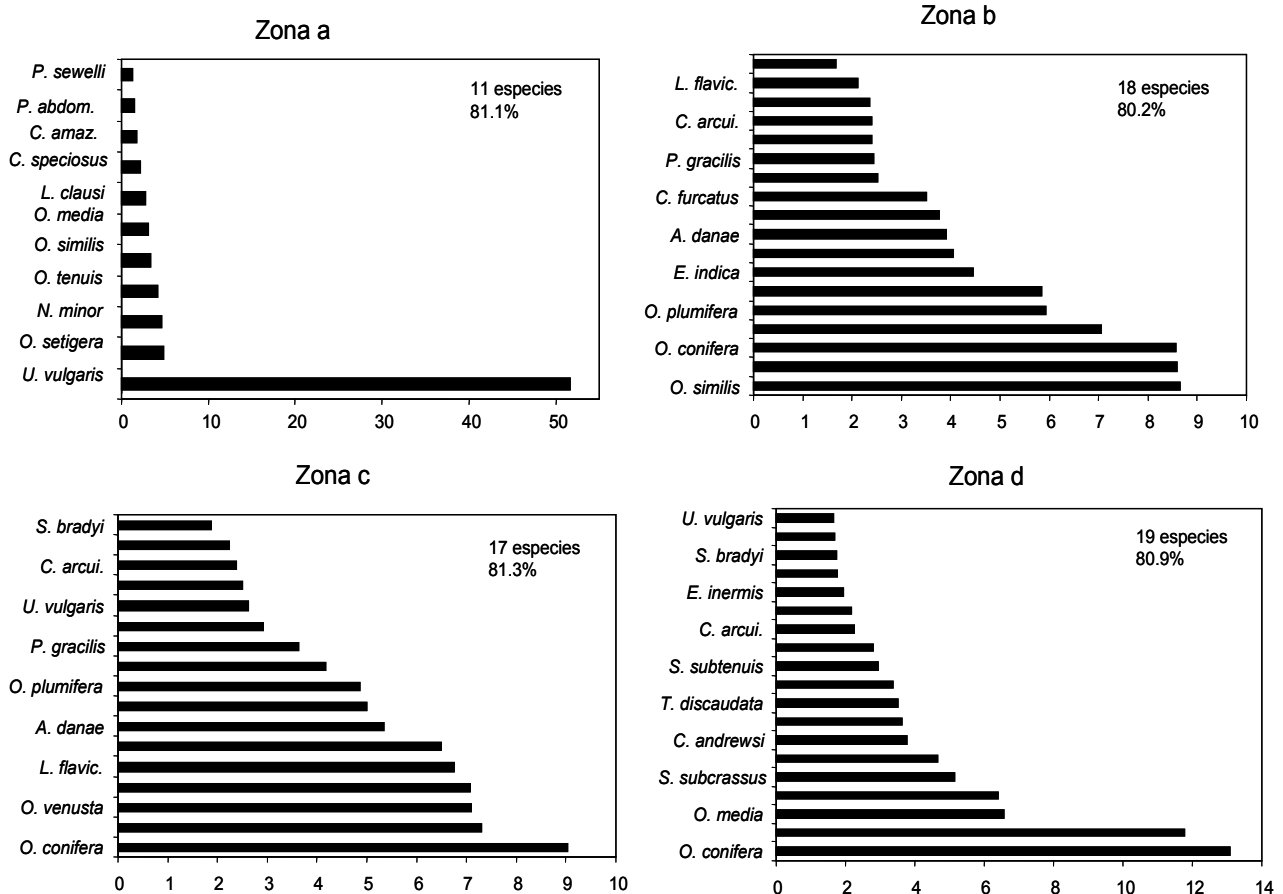


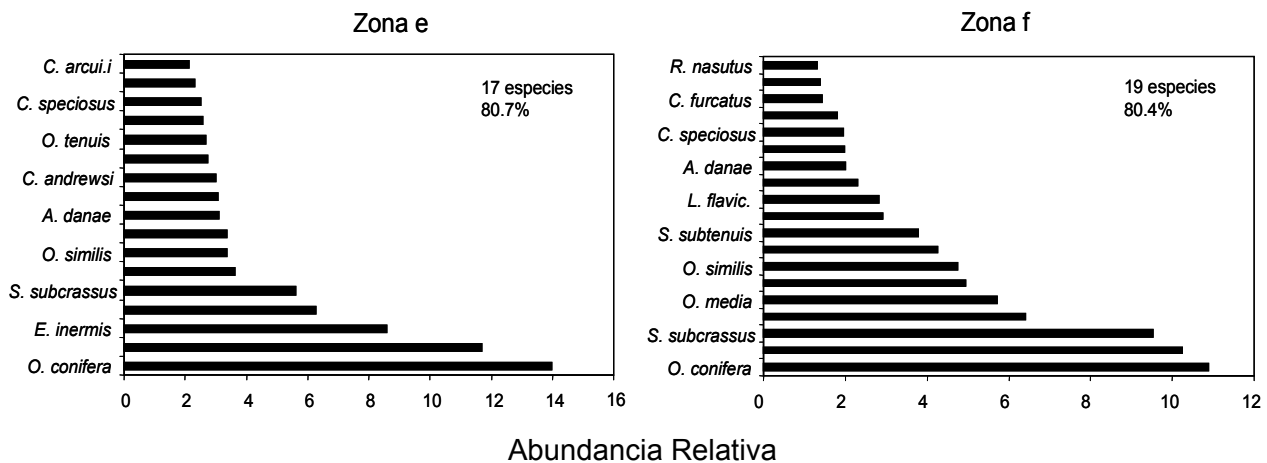
<http://oceancolor.gsfc.nasa.gov>

**Figura 10. Concentración de clorofila a durante el otoño de 2003 en el Océano Pacífico oriental tropical (mg/m<sup>3</sup>)**

Analizando la abundancia relativa (%) específica de los copépodos pelágicos en cada zona, se observaron cambios en la estructura de la comunidad dependiendo de la zonación geográfica (Figura 11). En la zona a, *U. vulgaris* dominó notablemente con más del 50% de la abundancia de la comunidad y junto con otras diez especies acumularon 81% de la abundancia total. Estas son especies registradas comúnmente en la zona, la mayoría son de afinidad tropical y su tamaño promedio total oscila entre 0.5 a 1.5 mm.

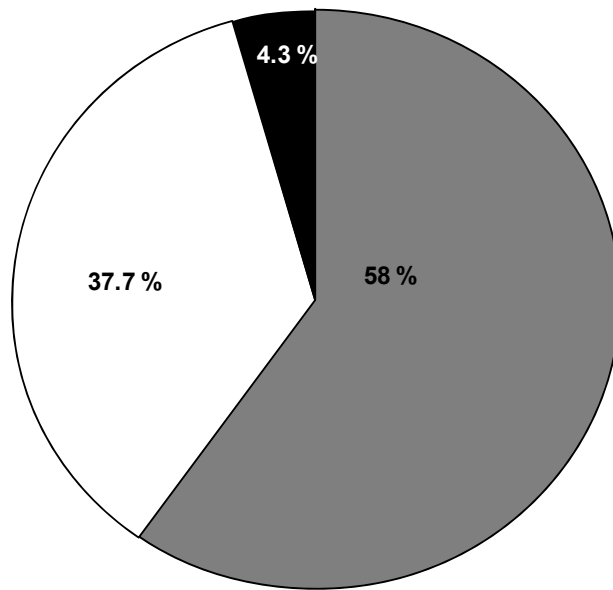
En el resto de las zonas (b, c, d, e, y f) se observó que entre una a tres especies fueron las numéricamente dominantes, pero nunca más del 15% individual de abundancia relativa, teniendo como consecuencia una estructura de la comunidad comparativamente más diversa que en la zona a, requiriendo un mayor número de especies (17 y 19) para acumular el 80 % de la abundancia total. Sin embargo, a diferencia de la comunidad registrada en la zona a, en las otras zonas (b, c, d, e, y f), se observó una comunidad más heterogénea, en cuanto a la afinidad biogeográfica, el tipo de alimentación y el tamaño de las especies, ya que se observó la presencia de especies tropicales, carnívoras y de tallas pequeñas (0.6-1 mm) en la zona b (*O. similis*, *O. plumifera*, *O. confera*), así como especies de mayor tamaño (2-5.5 mm), de afinidad templada y de alimentación omnívora en las zonas d, e y f (*E. inermis* y *R. nasutus*)





**Figura 11. Abundancia específica de copépodos pelágicos para cada zona geográfica en el Océano Pacífico oriental tropical.**

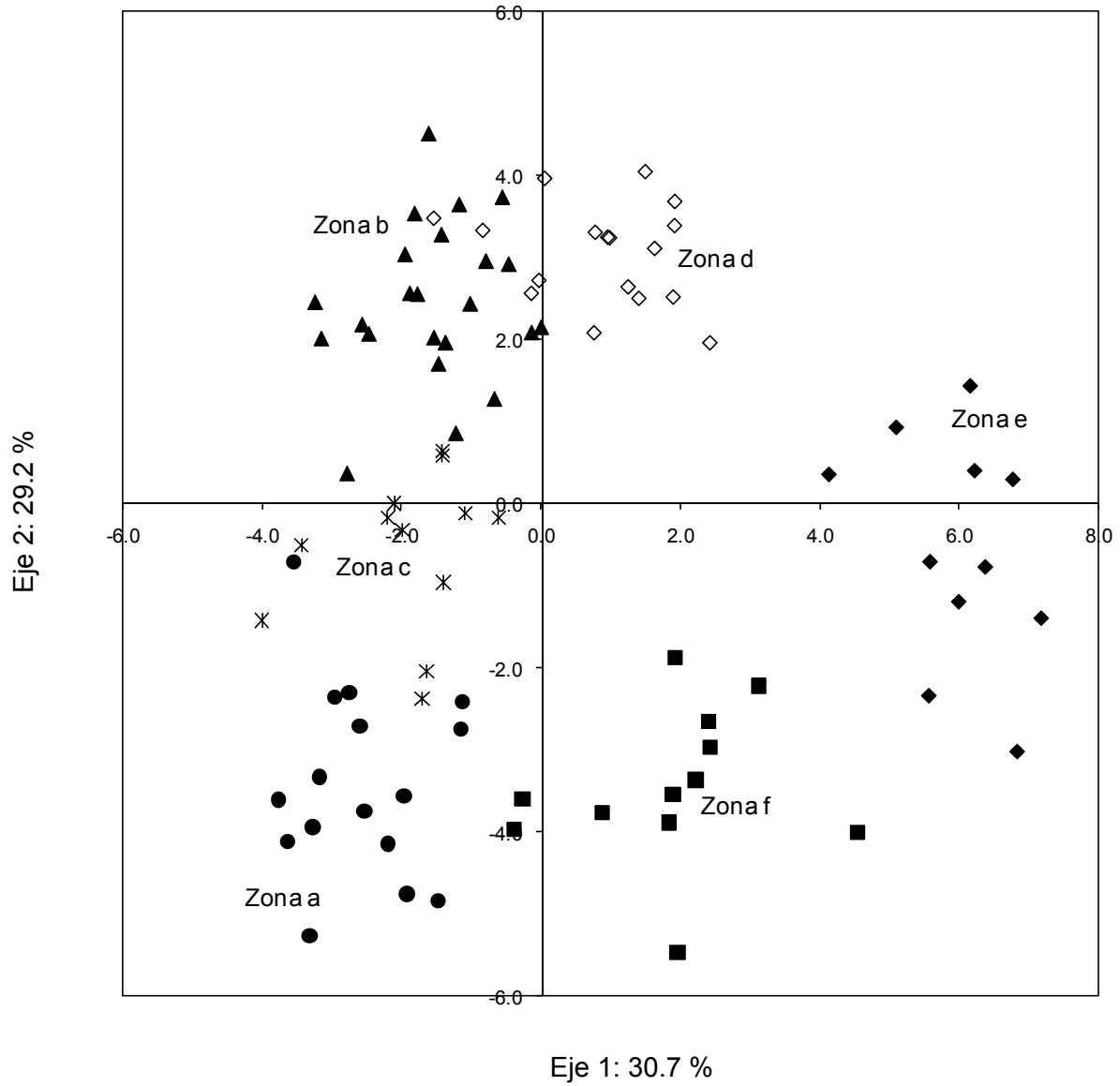
Para establecer el tipo de alimentación de las especies de copépodos identificadas en este estudio, se llevo a cabo una revisión bibliográfica y a cada especie se le clasificó en una de las categorías tróficas convencionalmente aceptadas, se tomaron como base los criterios establecidos por Raymond (1983), Bradford-Grieve (1994), Bradford-Grieve (1999) (Figura 12). El resultado de esta búsqueda mostró que las especies predominantemente carnívoras representaron cerca del 58% del total de las especies de copépodos de este estudio, seguido por las especies cuya alimentación es presuntamente omnívora (37.7%) y al final las especies con alimentación predominantemente herbívora (4.3%).



■ Carnívoro    □ Omnívoro    ■ Herbívoro

**Figura 12. Proporción del tipo de alimentación de las especies de copépodos pelágicos registrados en el Océano Pacífico Oriental Tropical.**

Para conocer si la división del área estudiada en zonas realizada *a priori* representaba regiones con estructura de la comunidad distintas y con interacciones tróficas relativamente independientes, se realizó un análisis discriminante de la abundancia total de copépodos por zonas. Con este análisis, se obtuvieron diferencias significativas entre las 6 zonas geográficas previamente definidas ( $p < 0.0005$ ) originada principalmente por las especies numéricamente dominantes (*E. indica*, *O. plumífera*, *O. similis*, entre otras), usualmente de tamaño pequeño. ( $< 0.5$  a  $> 1.5$  mm), así como de algunas especies raras (*E. inermis*), que solo aparecían en alguna de las estaciones con abundancias particularmente elevadas (Figura 13; Tabla II)



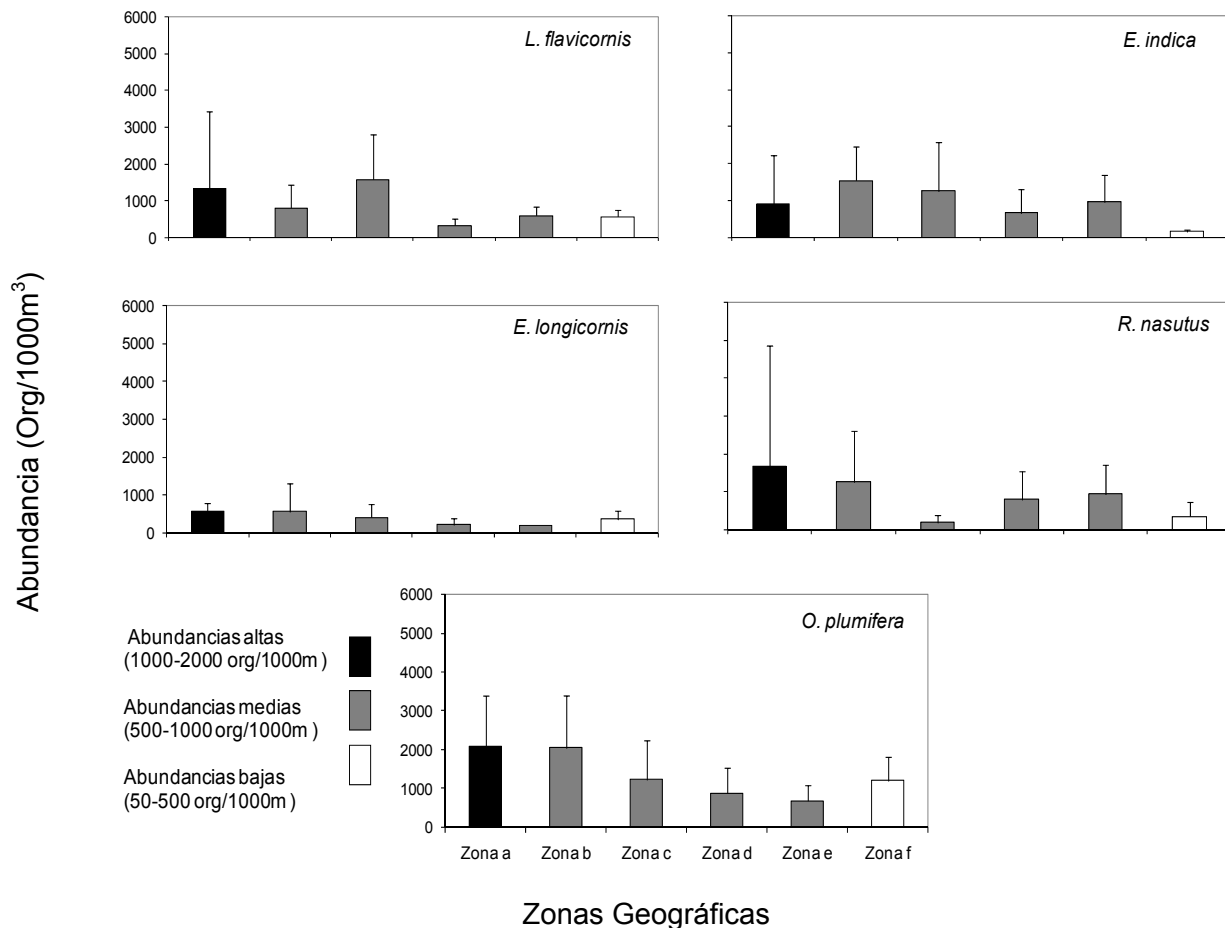
**Figura 13. Análisis discriminante de la comunidad de copépodos entre zonas geográficas con gradientes de variabilidad definidos en función de su distribución y abundancia (julio a diciembre 2003).**

**Tabla 2. Especies de copépodos que presentan un mayor aporte a los dos primeros ejes del Análisis Discriminante. En la tabla se agregó información adicional de cada especie (O= Omnívoro, C= Carnívoro, H= Herbívoro, T= Tropical, S= Subtropical y TM= Templado).**

Especies	Tipo	Afinidad	Eje 1	Eje 2
	Alimentación	Biogeográfica		
<i>A. Gracilis</i>	O	T		-0.726
<i>A. bradyi</i>	O	T	-0.735	
<i>C. catula</i>	C	S		-0.598
<i>C. longicornis</i>	O	T		-0.771
<i>C. arcuicornis</i>	O	T		0.718
<i>C. andrewsi</i>	C	T	0.899	
<i>E. inermis</i>	O	T	0.753	
<i>E. indica</i>	C	T		0.876
<i>E. longicornis</i>	C	T	0.939	
<i>E. marina</i>	C	T	0.757	
<i>L. flavicornis</i>	O	T	1.210	-0.813
<i>O. plumifera</i>	C	T	-0.894	
<i>O. similis</i>	C	S	-1.063	
<i>P. parvus</i>	H	TM		-0.732
<i>P. sewelli</i>	O	S		-0.695
<i>P. gracilis</i>	C	T		-0.872
<i>P. robusta</i>	C	T	-1.029	
<i>P. plumata</i>	O	T		0.860
<i>R. nasutus</i>	O	TM	0.774	

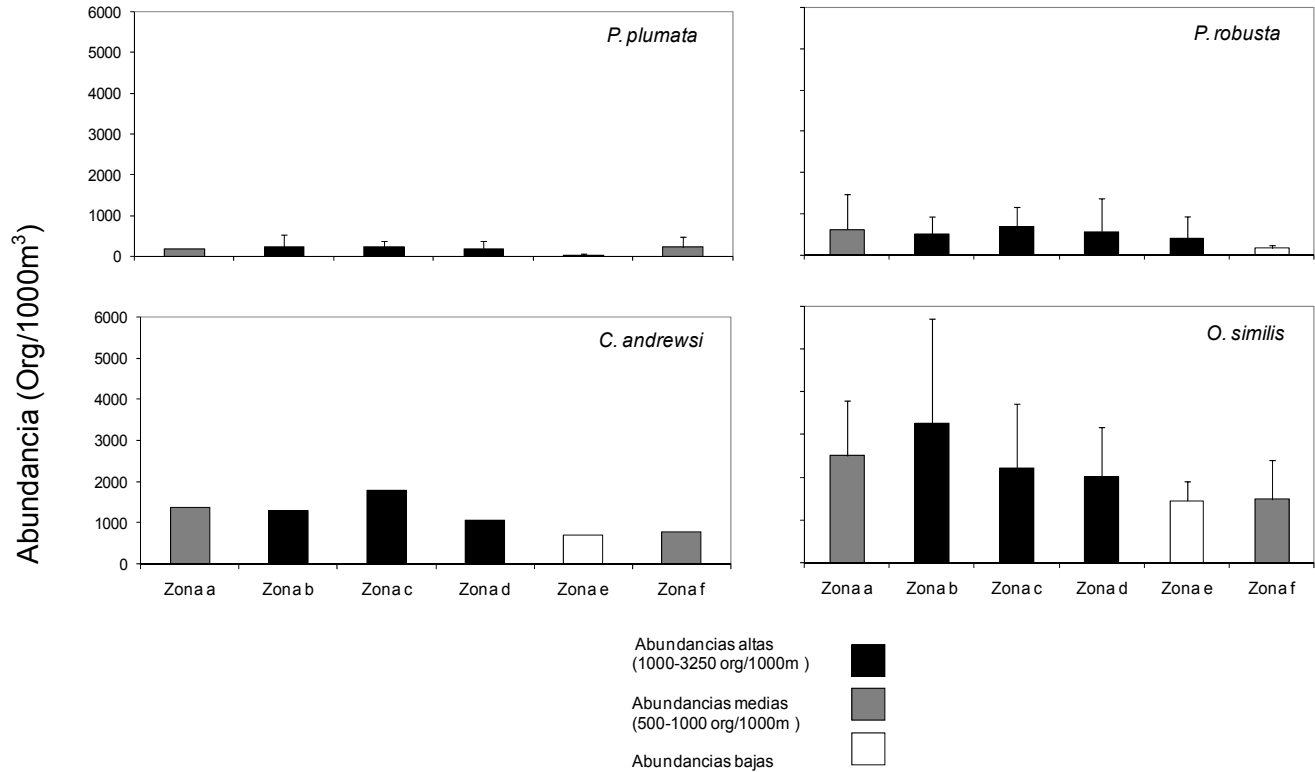
La separación multidimensional de las zonas a y f no solo se deben a que ambas zonas están en los extremos norte y sur del área de estudio, con las mayores diferencias en las condiciones térmicas (indicada mediante la temperatura superficial), sino que probablemente también está influyendo en dicha separación la proporción de especies y las abundancias relativas de las especies que presentan un mayor grado de variabilidad en cada eje. Por ejemplo, en la zona a se tienen los mayores registros de abundancia (840-2092 org/1000 m<sup>3</sup>) de *E. indica*, *L. flavicornis*, *E. longicornis*, *R. nasutus*, y *O. plumifera*, mientras que en la zona f las abundancias de estas mismas especies fueron comparativamente bajas (100-1200 org/1000 m<sup>3</sup>) (Figura 14).





**Figura 14. Abundancia de las 5 especies con mayor influencia en los dos primeros ejes del Análisis de Discriminante, presentes en las 6 zonas geográficas.**

En el resto de las zonas (b, c, d y e), la separación principalmente se debió a la variación de la abundancia, además se pudo observar una mayor abundancia de especies comunes en todas las zonas, sin embargo tienen como característica en común que todas presentan alimentación de tipo carnívora. Por otro lado, esta separación puede estar influenciada por las características propias de cada zona geográfica, es decir que tengan en común estaciones costeras, oceánicas, en la región sur o norte del área de estudio, etc. (Figura 15).

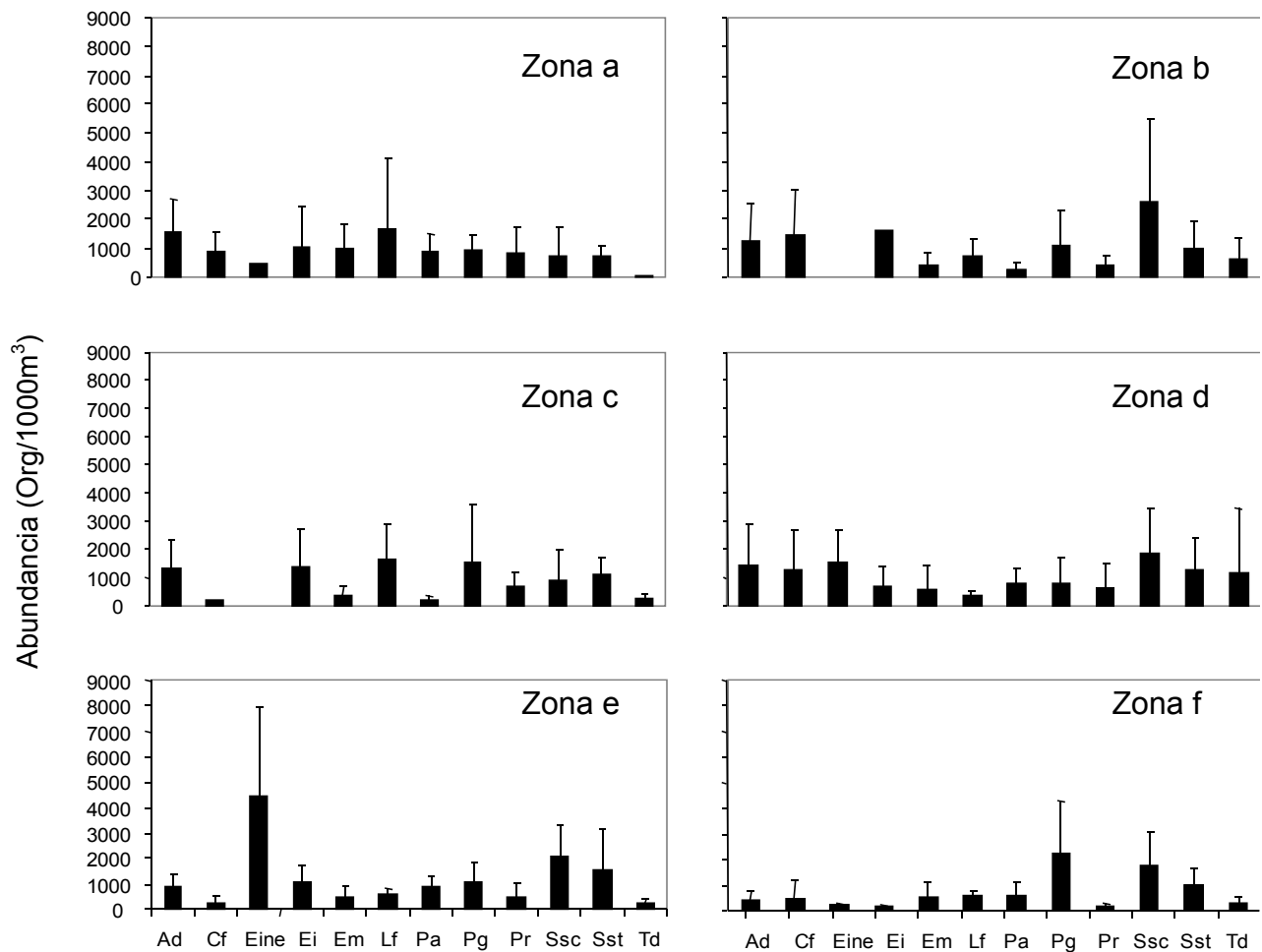


### Zonas Geográficas

**Figura 15. Especies representativas de los dos primeros ejes del Análisis Discriminante, presentes en las 6 zonas geográficas con mayores abundancias en las zonas b, c, d y menores en la zona e.**

## 5.2 Análisis de isótopos estables

La comparación inter-zonal (6 zonas) de la abundancia de las 12 especies seleccionadas para el análisis de isótopos estables, mostró una amplia variación; sin embargo, destaca la elevada abundancia de *E. inermis* en la zona e (>4000 org/1000m<sup>3</sup>), mientras que en las zonas a, d y f presentó abundancias considerablemente menores (<400 org/1000m<sup>3</sup>) o no estuvo presente (b y c). El resto de las especies se encontraron en todas las zonas pero con abundancias altamente variables (entre 50 y 2500 org/1000m<sup>3</sup>) como las especies del género *Euchaeta*, *Pleuromamma* o *Subeucalanus* (Figura 16; Tabla III).



Especies

**Figura 16. Variación de la abundancia en cada zona de las 12 especies de copépodos seleccionadas para el análisis isotópico (Ad= *Acartia danae*, Cf= *Centropages furcatus*, Eine= *Eucalanus inermis*, Ei= *Euchaeta indica*, Em= *E. marina*, Lf= *Lucicutia flavicornis*, Pa= *Pleuromamma abdominalis*, Pg= *P. gracilis*, Pr= *P. robusta*, Ssc= *Subeucalanus subcrassus*, Sst= *S. subtenuis*, Td= *Temora discaudata*).**

**Tabla 3. Resumen de los valores de abundancia y de isótopos estables de  $\delta^{15}\text{N}$  y  $\delta^{13}\text{C}$  de las especies seleccionadas para el análisis isotópico**

Especie	Tipo Alimentación	Afinidad Biogeográfica	No. Submuestra	Abundancia por Zonas Geográficas						Abundancia Total	15N		13C	
				a	b	c	d	e	f		Media	DesvEst	Media	DesvEst
<i>Acartia danae</i>	O	T	46	18400	30958	16124	22187	8093	4367	100128	7.58	0.97	-22.17	0.48
<i>Centropages furcatus</i>	O	T	35	4242	27734	218	17211	1183	3138	53725	9.12	1.71	-20.32	1.04
<i>Eucalanus inermis</i>	O	T	33	470			9269	22332	681	32752	6.29	1.06	-22.76	1.14
<i>Euchaeta indica</i>	C	T	24	6301	35260	15143	7338	8700	323	73066	9.81	0.92	-20.91	0.43
<i>Euchaeta marina</i>	C	T	21	1939	3876	1067	3519	3090	2746	16238	9.97	2.20	-20.78	0.24
<i>Lucicutia flavicornis</i>	O	T	20	17420	16706	20403	3860	5989	6137	70515	7.50	0.75	-22.53	0.25
<i>Pleuromamma abdominalis</i>	C	T	18	7701	2147	877	8048	7116	6368	58541	8.85	1.90	-21.81	1.41
<i>Pleuromamma gracilis</i>	C	T	5	9091	19385	10979	4644	6709	22362	129635	7.96	1.79	-21.93	0.61
<i>Pleuromamma robusta</i>	C	T	5	2504	8006	7579	4583	2489	340	32257	11.24	1.08	-22.49	0.59
<i>Subeucalanus subcrassus</i>	O	T	5	5228	55784	8839	24479	14545	20760	73170	8.49	1.89	-21.63	0.80
<i>Subeucalanus subtenuis</i>	O	T	4	2863	18703	6759	13956	8009	8252	25502	8.13	1.95	-21.50	1.10
<i>Temora discaudata</i>	O	T	3	235	8487	766	16643	1018	1779	28927	7.18	1.52	-18.75	0.95

O: Omnívoro

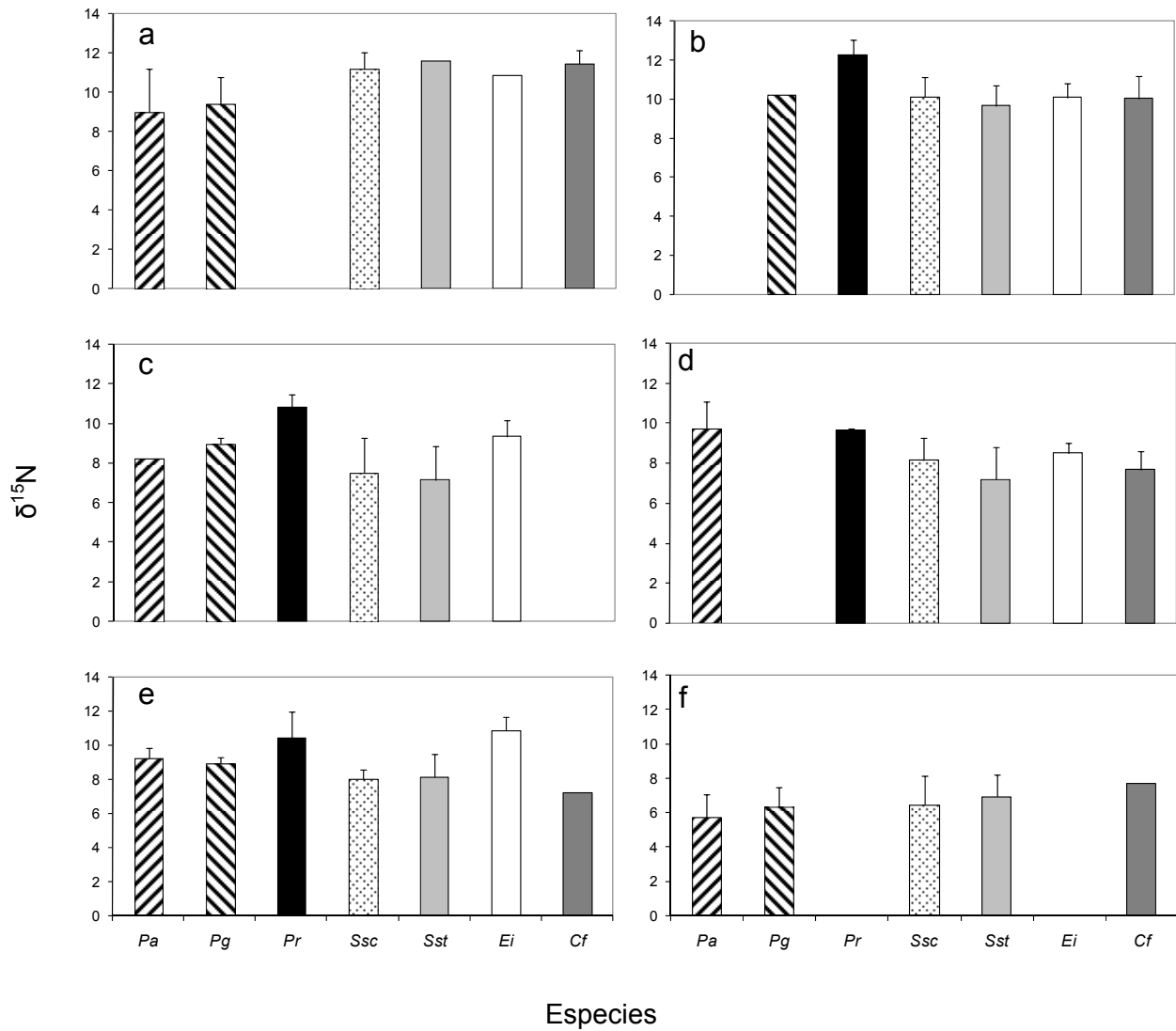
C: Carnívoro

T: Tropical

Además de las diferencias presentadas en cuanto a la abundancia de estas especies, también se observaron diferencias en los valores isotópicos dependiendo de la zona geográfica en donde fueron recolectadas.

Los valores isotópicos de  $\delta^{15}\text{N}$  (Figura 17) indicaron que en las zonas a y b, todas las especies analizadas presentaron valores de  $\delta^{15}\text{N}$  entre 9.4 a 11.4 ‰, mientras que estas mismas especies en las zonas c, d, e y f mostraron valores menores (7.2 a 9.0 ‰) indicando diferencias intraespecíficas regionales de hábitos alimentarios y/o la fuente de nitrógeno original de cada región es notablemente distinta. Se observó un claro patrón latitudinal de los isótopos de nitrógeno en el área de estudio siendo comparativamente más elevados en la región norte del área de estudio y menores en la región sur.

La mayoría de las especies de copépodos tuvieron valores de  $\delta^{13}\text{C}$  entre -19 y -21 ‰ en las zonas geográficas cercanas a la costa (a, b, d y f), y casi todas las especies en las zonas oceánicas (c y e) tuvieron valores más negativos (entre -21 a -23) excepto en *E. indica* y *C. furcatus* que presentaron valores particularmente más positivos de  $\delta^{13}\text{C}$  debido a que son especies costeras (-20 ‰). Se detectó un notable patrón longitudinal en los gradientes de variación de los isótopos estables de carbono, con valores más elevados en la región costera y menores en la región oceánica, coincidiendo con el mayor aporte terrígeno que se sabe, tienen las zonas costeras (Figura 18).



**Figura 17. Comparación de los valores de isótopos de  $\delta^{15}\text{N}$  registrados en las especies de copépodos seleccionadas en las diferentes zonas geográficas en el Océano Pacífico Oriental Tropical (*Pa*= *Pleuromamma abdominalis*, *Pg*= *P. gracilis*, *Pr*= *P. robusta*, *Ssc*= *Subeucalanus subcrassus*, *Sst*= *S. subtenuis*, *Ei*= *Euchaeta indica*, *Cf*= *Centropages furcatus*).**

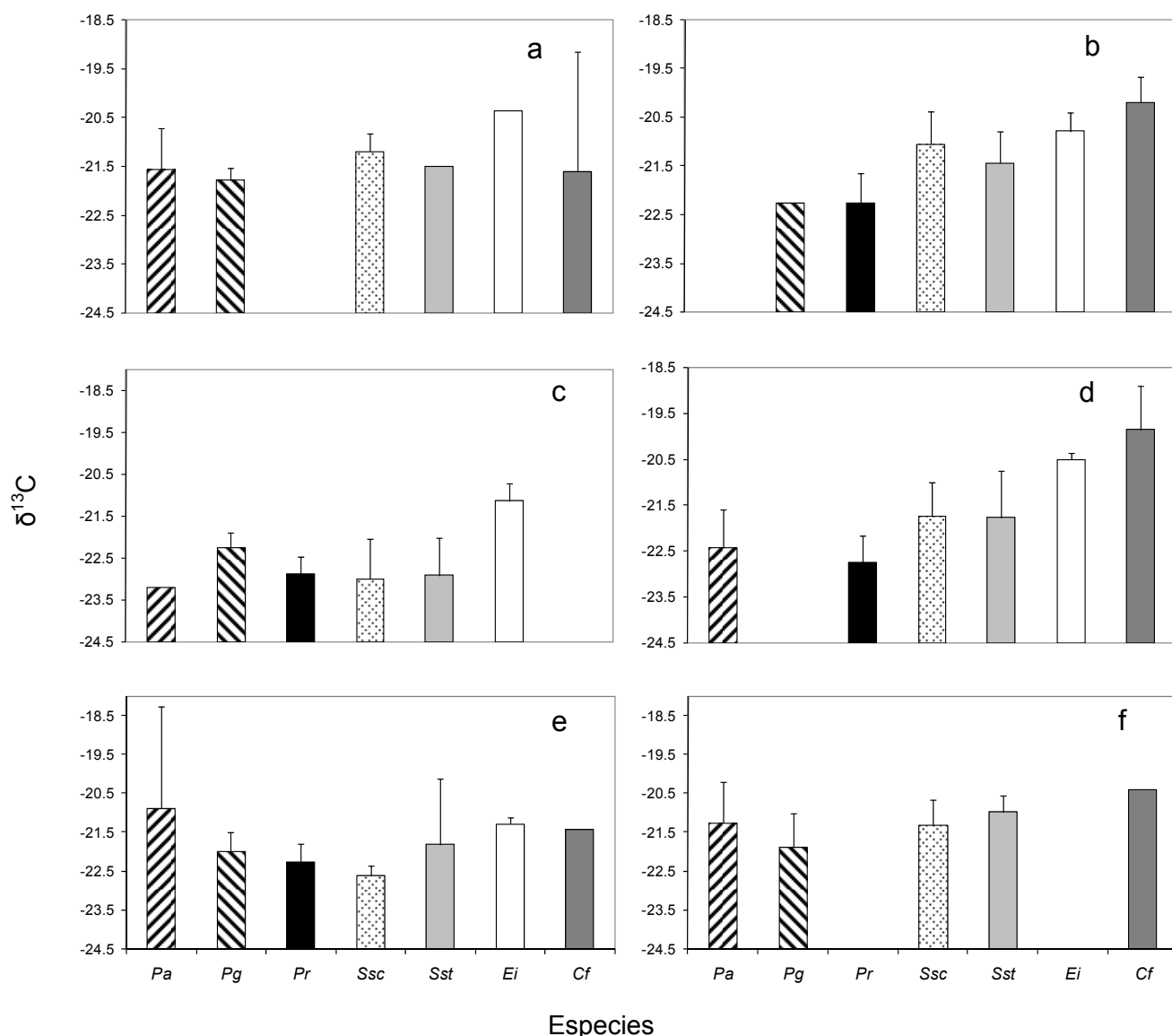


Figura 18. Comparación de los valores de isótopos de  $\delta^{13}\text{C}$  registrados en las especies de copépodos seleccionadas en las diferentes zonas geográficas en el Océano Pacífico oriental tropical (*Pa*= *Pleuromamma abdominalis*, *Pg*= *P. gracilis*, *Pr*= *P. robusta*, *Ssc*= *Subeucalanus subcrassus*, *Sst*= *S. subtenuis*, *Ei*= *Euchaeta indica*, *Cf*= *Centropages furcatus*).

La especie con la posición trófica relativa más alta fue *P. robusta* coincidiendo con el mecanismos de alimentación previamente informada en la literatura (carnívora); sin embargo estos altos valores esperados no fueron observados en otras especies consideradas también predominantemente carnívoras como es el caso de *P. gracilis*, *P. abdominalis*, y *E. indica*, entre otras. En las cuales los valores de  $\delta^{15}\text{N}$  indican que

tuvieron una posición trófica relativamente más baja, sugiriendo que estas especies son de hecho omnívoras en vez de estrictamente carnívoras, similar a la que presentan especies consideradas como omnívoras (*S. subtenuis*, *S. subcrassus*, *C. furcatus*). También se observaron variaciones en los valores de los isótopos de  $\delta^{13}\text{C}$ , esto probablemente relacionado con la región donde fueron colectadas las especies, ya que los valores más positivos de  $\delta^{13}\text{C}$  observados en *T. discaudata* es explicado ya que esta es una especie localizada principalmente en regiones muy costeras, la cual está fuertemente influenciada por el aporte terrígeno que favorece el enriquecimiento de carbono, mientras que los valores más negativos de  $\delta^{13}\text{C}$  en *L. flavicornis*, *E. inermis* y *P. robusta* se debe a que son especies que se distribuyen en regiones oceánicas en donde el aporte de carbono es comparativamente menor (Figura 19).

Por otro lado, con los valores isotópicos de  $\delta^{15}\text{N}$  para las 12 especies dominantes seleccionadas se les asignó una posición trófica. Se puede ver que la mayoría de las especies presentan valores entre 7-9‰ lo que nos indica que son omnívoras, solo *E. inermis* presentó valores menores de 7‰ (6.18‰) y puede ser considerada predominantemente herbívoras. En este sentido, las especies *P. robusta*, *E. indica*, *E. marina* y *C. furcatus*, fueron consideradas carnívoras con valores mayores a 9‰ (Figura 19, Tabla 4). Sin embargo, esta asignación de la posición trófica de las especies es relativa, ya que está basada en los valores promedios de todas las especies en todas las estaciones de muestreo, sin tomar en cuenta la variabilidad regional de los valores isotópicos.



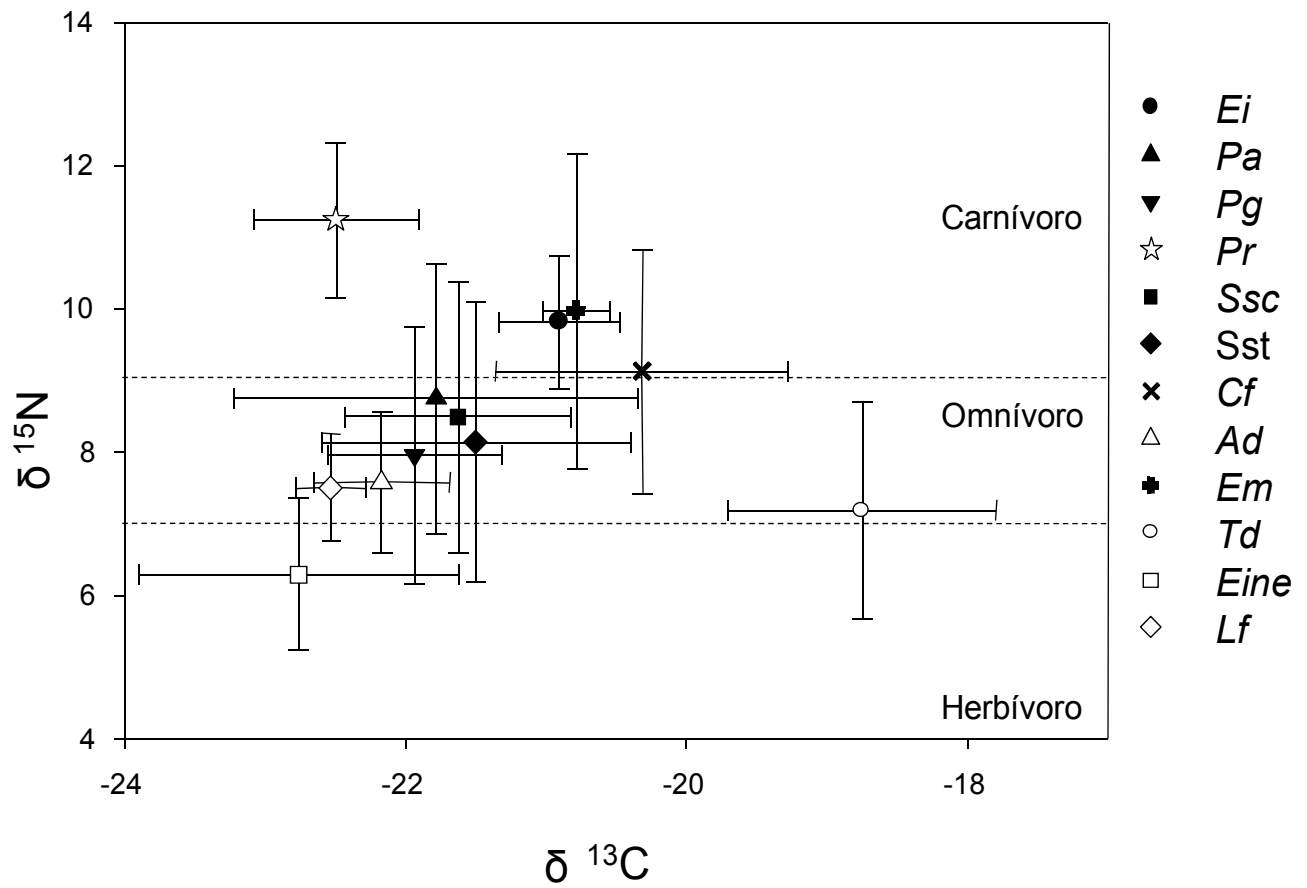


Figura 19. Ubicación trófica de las especies dominantes de copépodos pelágicos, en base al promedio de los valores de  $\delta^{15}N$  y  $\delta^{13}C$  en todas las localidades del área de estudio (*Ad*= *Acartia danae*, *Cf*= *Centropages furcatus*, *Eine*= *Eucalanus inermis*, *Ei*= *Euchaeta indica*, *Em*= *E. marina*, *Lf*= *Lucicutia flavicornis*, *Pa*= *Pleuromamma abdominalis*, *Pg*= *P. gracilis*, *Pr*= *P. robusta*, *Ssc*= *Subeucalanus subcrassus*, *Sst*= *S. subtenuis*).

**Tabla 4. Posición trófica de las 12 especies de copépodos dominantes, en base al promedio de los valores isotópicos (Posición Trófica 1). La columna Posición Trófica 2, se refiere a la posición trófica registrada en la literatura (O= Omnívoro, C= Carnívoro, H= Herbívoro).**

<b>Especies</b>	<b><math>\delta^{15}\text{N}</math></b>	<b><math>\delta^{13}\text{C}</math></b>	<b>Posición trófica 1</b>	<b>Posición trófica 2</b>
<i>E. inermis</i>	6.3	-22.8	H	H
<i>T. discaudata</i>	7.2	-18.8	O	O
<i>L. flavicornis</i>	7.5	-22.5	O	O
<i>A. danae</i>	7.6	-22.2	O	O
<i>P. gracilis</i>	8	-21.9	<b>O</b>	<b>C</b>
<i>S. subtenuis</i>	8.1	-21.5	O	O
<i>S. subcrassus</i>	8.5	-21.6	O	O
<i>P. abdominalis</i>	8.8	-21.8	<b>O</b>	<b>C</b>
<i>C. furcatus</i>	9.1	-20.3	<b>C</b>	<b>O</b>
<i>E. indica</i>	9.8	-20.9	C	C
<i>E. marina</i>	10	-20.8	C	C
<i>P. robusta</i>	11.2	-22.5	C	C

En las zonas donde *P. robusta* estuvo presente, la especie conservó una posición trófica más alta en comparación con el resto de las especies, incluso sobre otras consideradas en la literatura como estrictamente carnívoras, en base a análisis morfológicos de los organismos. Sin embargo, en las zonas a y f las especies consideradas como omnívoras en estudios previos (*S. subtenuis* y *S. subcrassus*) mostraron una posición trófica relativamente alta en comparación con las especies consideradas como estrictamente carnívoras (*P. abdominales*, *P. gracilis*, y *E. indica*), lo cual probablemente nos este indicando que estas especies (omnívoras y carnívoras), pueden tener un comportamiento oportunista, el cual puede presentarse dependiendo de las condiciones en el ambientales y la disponibilidad y calidad del alimento presente en el área de estudio (Figura 20). Además estas zonas presentan las diferencias más marcadas en cuanto gradiente latitudinal del  $\delta^{15}\text{N}$ , ocasionado probablemente por los distintos orígenes de los nutrientes presentes en el ambiente (Figura 21 y 23).

En regiones donde la concentración de clorofila *a* fue comparativamente alta, como la zona de frente de temperatura en la región cercana a la península de Baja California y una zona de elevada concentración de clorofila *a* frente a Tehuantepec y Papagayos

(Figura 9 y 10), probablemente las especies de copépodos se estén alimentando tanto de fitoplancton, como de organismos zooplanctónicos de menor tamaño; mientras que en las regiones donde el fitoplancton es escaso, la estructura trófica puede estar predominantemente dominada por copépodos depredadores de zooplancton de mayor tamaño, parasitando o consumiendo detritus.

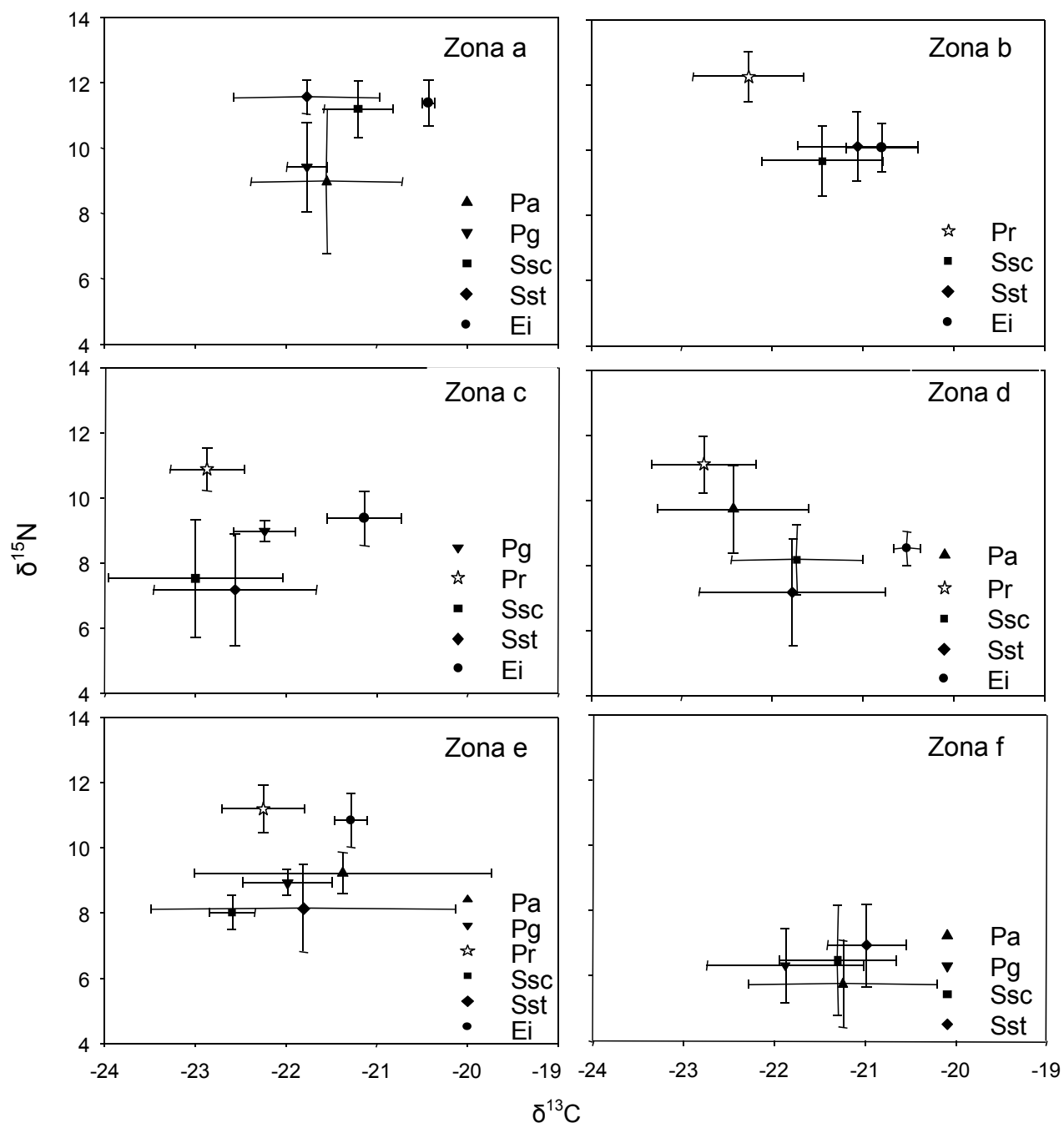


Figura 20. Ubicación trófica relativa de las especies de copépodos pelágicos dominantes en las distintas zonas geográficas (Pa= *Pleuromamma abdominalis*, Pg= *P. gracilis*, Pr= *P. robusta*, Ssc= *Subeucalanus subcrassus*, Sst= *S. subtenuis*, Ei= *Euchaeta indica*).

Los valores promedio de isótopos estables de  $\delta^{15}\text{N}$  para todas las especies en todas las localidades de muestreo mostró un patrón latitudinal con valores elevados (de 10 a 11

‰) de  $\delta^{15}\text{N}$  en la región norte del área de estudio y valores bajos (de 6 a 8 ‰) en la región sur. (Figura 21).

Este mismo patrón latitudinal fue detectado en cada una de las especies seleccionadas para el análisis isotópico, indicando que independientemente de la especie analizada las variaciones latitudinales son generalizadas para las 12 especies y probablemente para la estructura de la comunidad de copépodos en su totalidad. Estas observaciones implican que la región norte está relativamente más enriquecida en N y que la región sur es comparativamente deficiente en este nutriente (Figura 22).

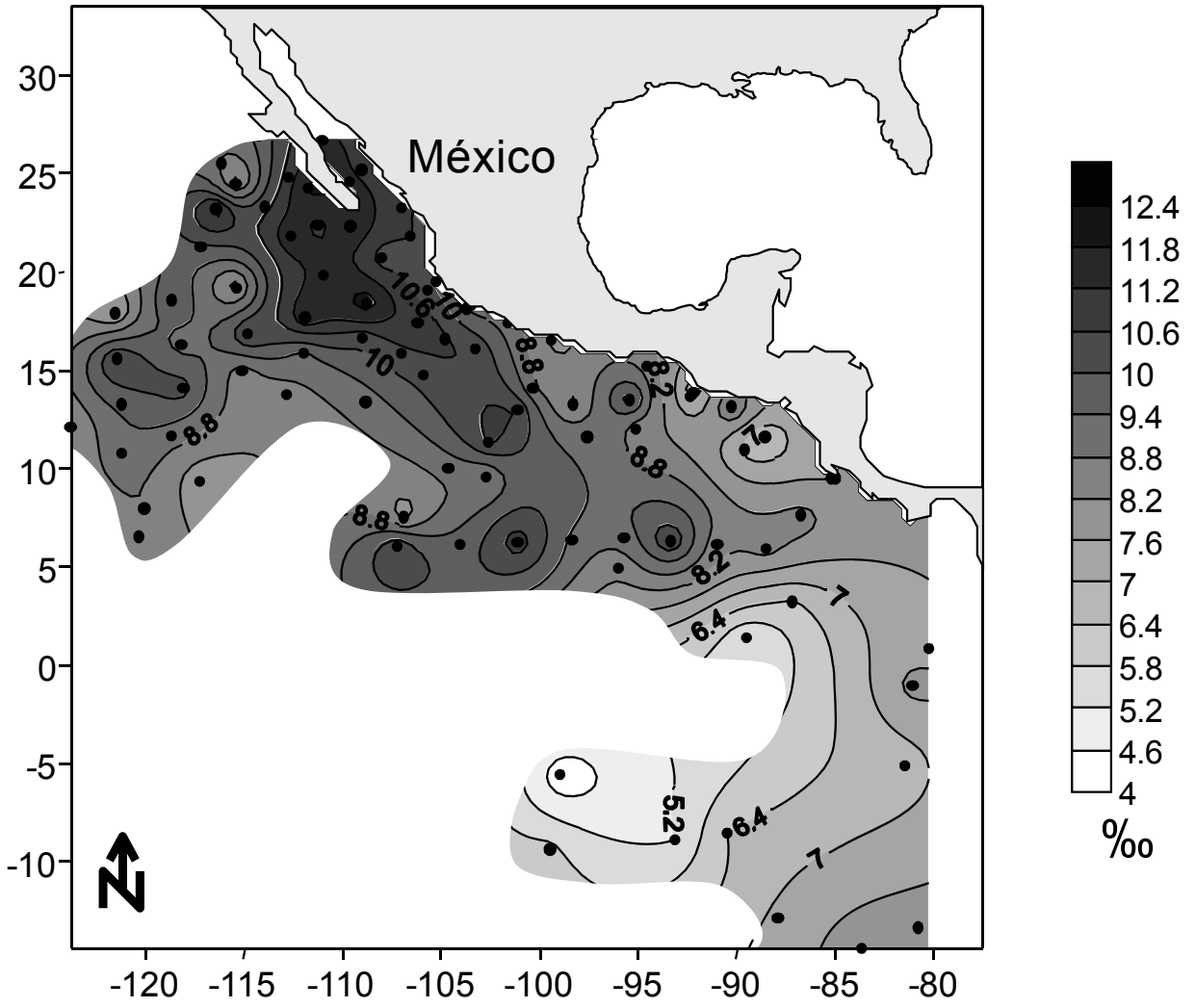


Figura 21. Distribución espacial de los valores isotópicos promedio de  $\delta^{15}\text{N}$  para todas las especies de copépodos pelágicas seleccionadas.

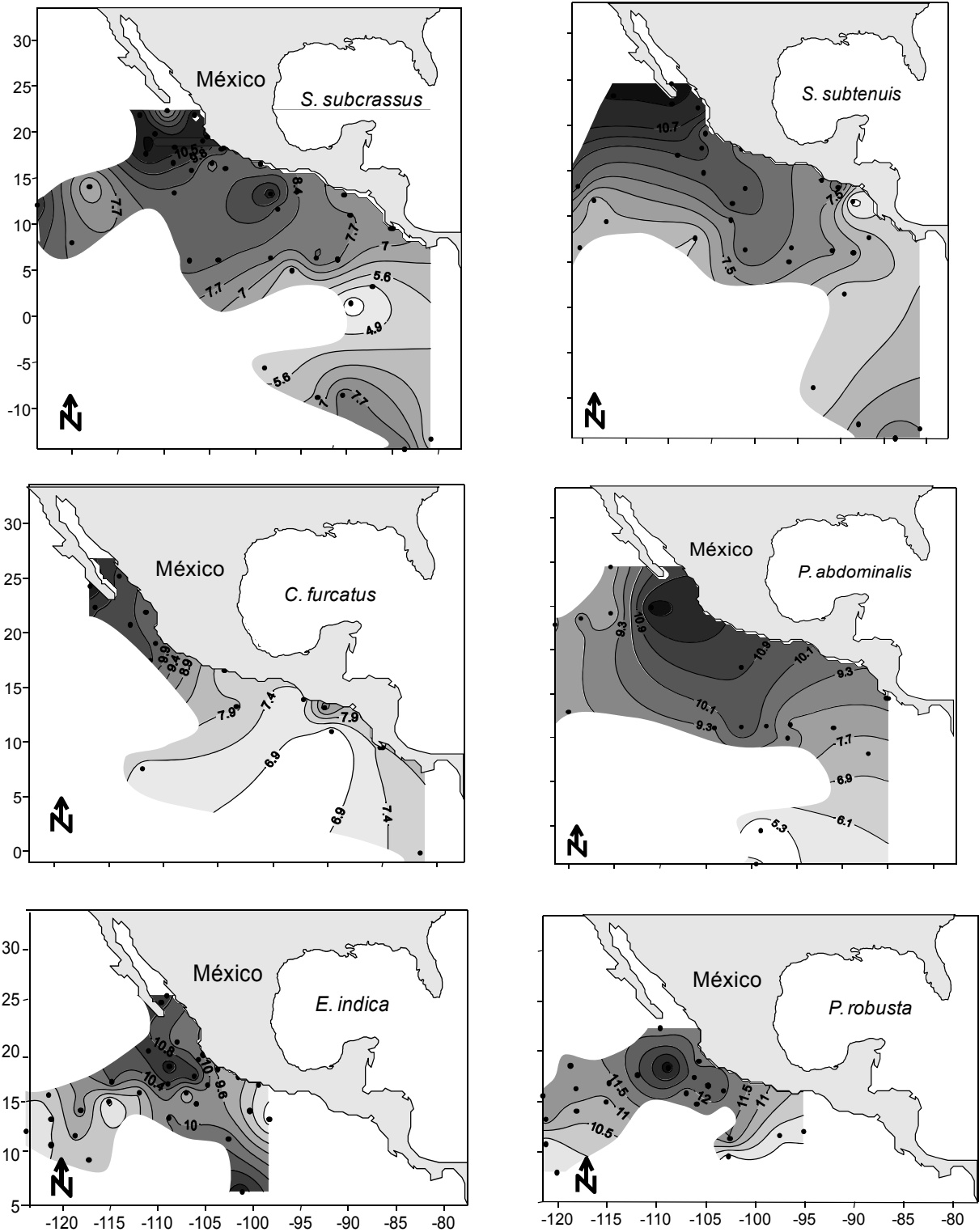


Figura 22. Distribución espacial de los valores isotópicos de  $\delta^{15}\text{N}$  de cada una de las especies dominantes de copépodos pelágicos por localidad de muestreo.

Para los valores isotópicos de  $\delta^{13}\text{C}$ , también se observó un patrón, pero este fue principalmente longitudinal, presentándose los valores más altos en la región costera del área de estudio y los más bajos en la región oceánica, lo que coincide con el mayor aporte terrígeno de carbono proveniente del continente al océano (Figura 23). Al analizar el  $\delta^{13}\text{C}$  por especies, se pudo observar el mismo patrón longitudinal para las especies analizadas, principalmente las especies con afinidad nerítica, aunque este patrón no se observa tan claramente para las especies del género *Pleurommama*, probablemente porque son especies de afinidad oceánica (Figura 24).



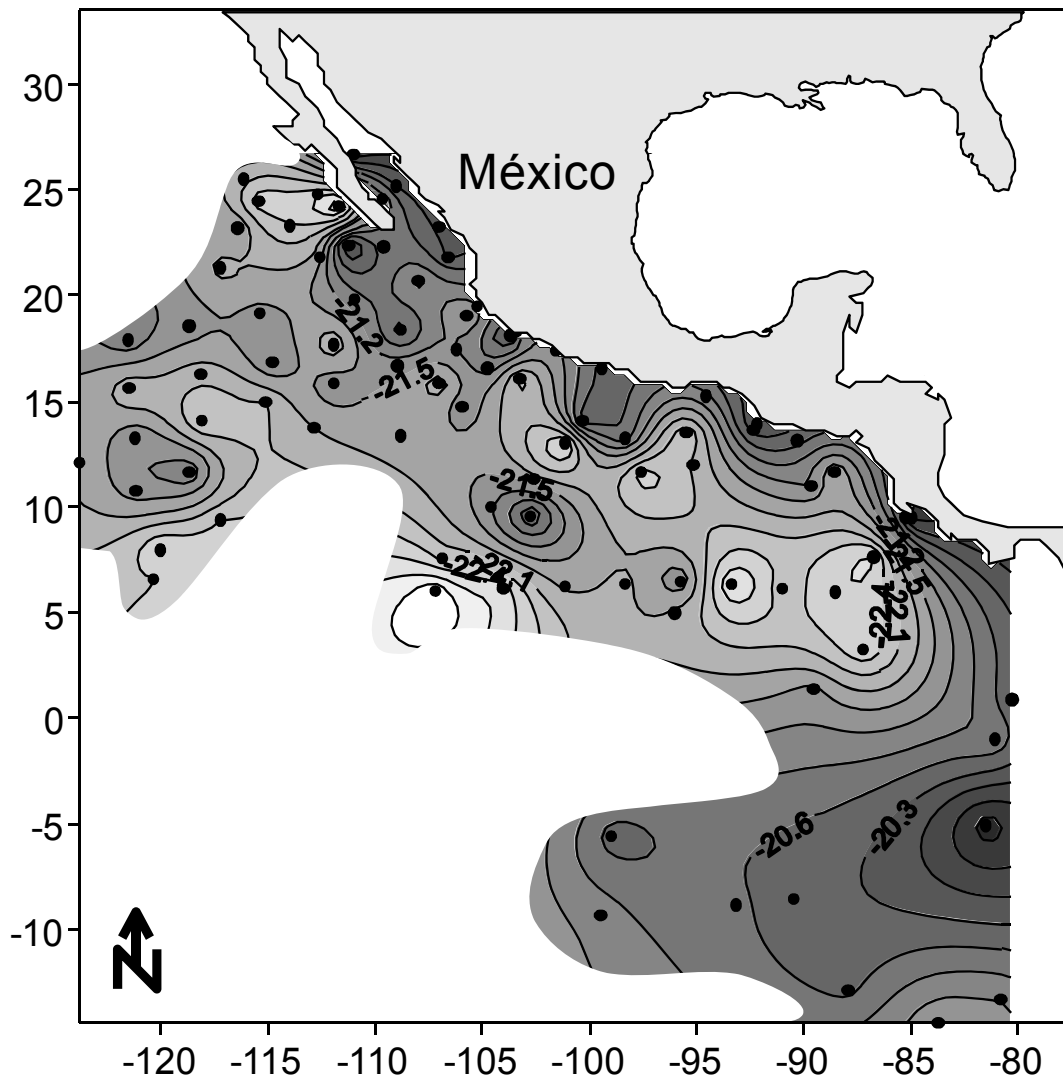


Figura 23. Distribución espacial de los valores isotópicos promedio de  $\delta^{13}\text{C}$  para todas las especies de copéodos pelágicos seleccionadas.

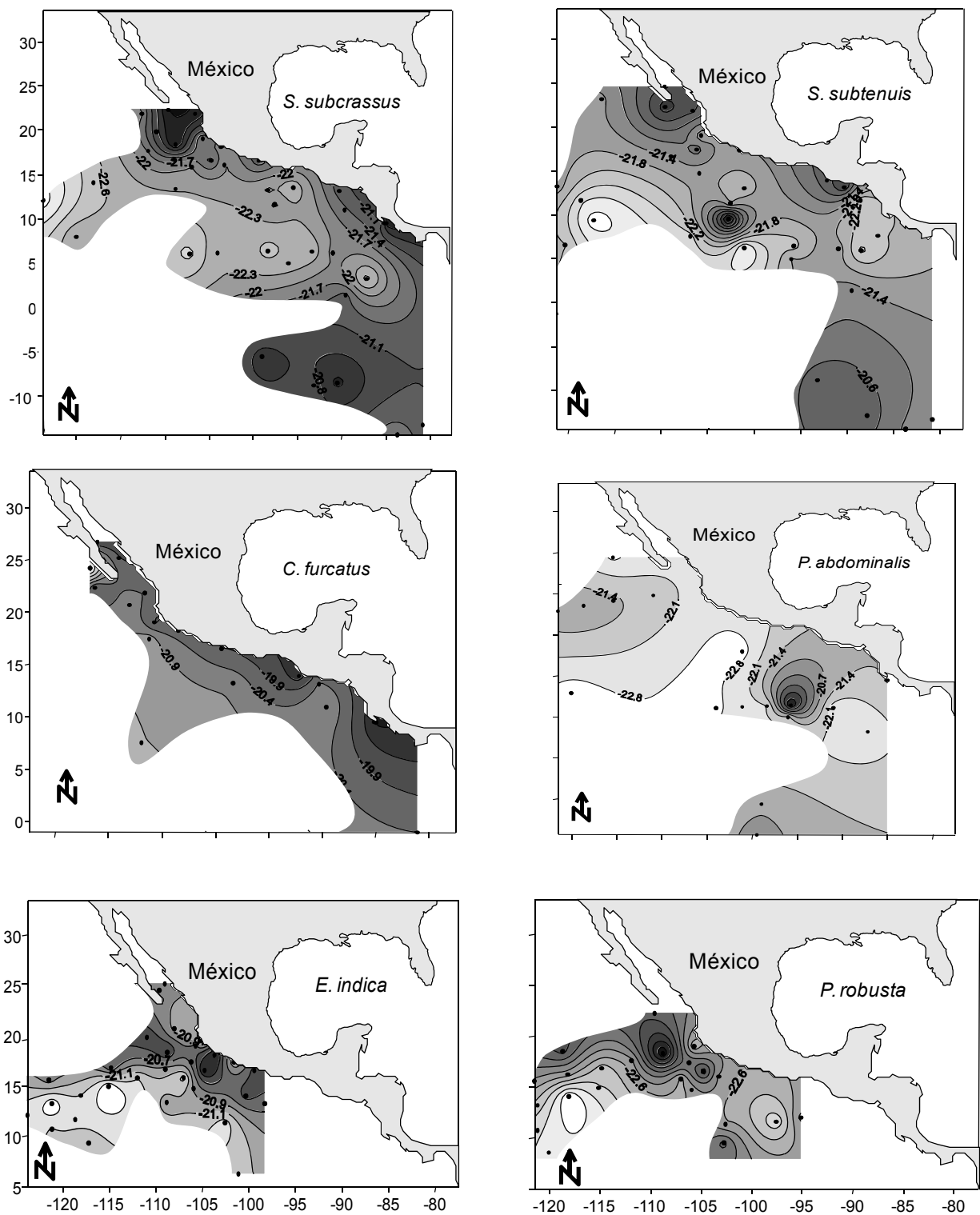
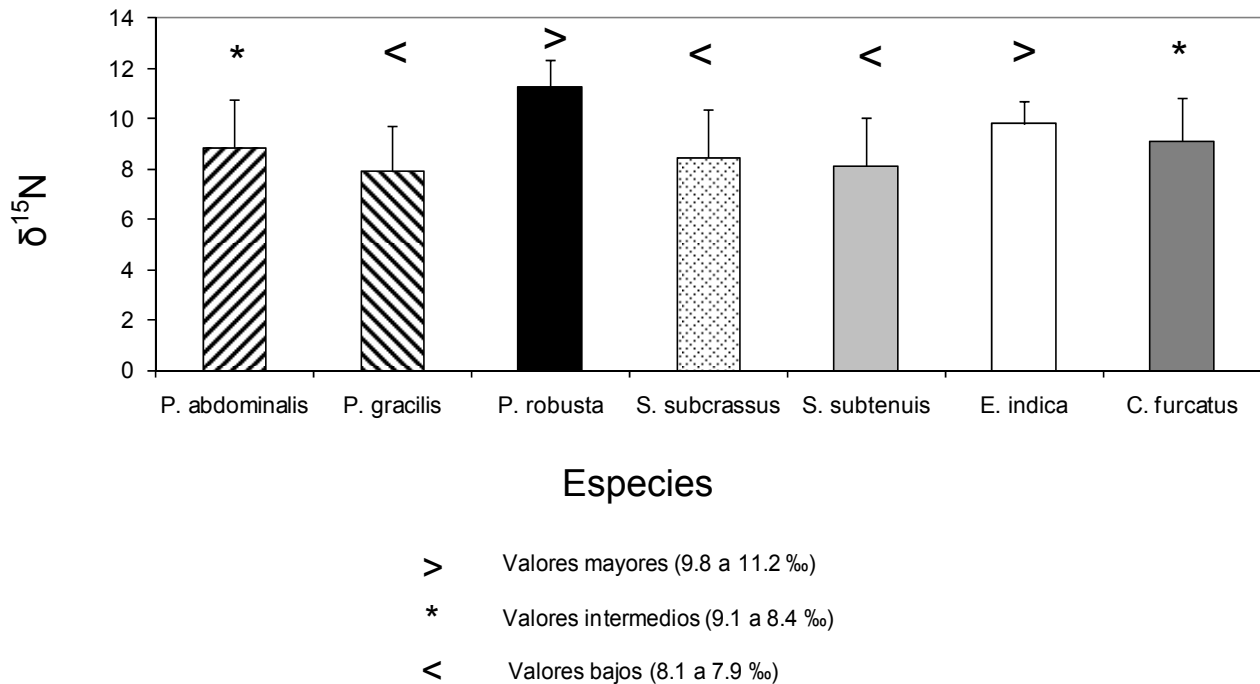


Figura 24. Distribución espacial de los valores isotópicos de  $\delta^{13}\text{C}$  para cada una de las especies dominantes de copépodos pelágicos por localidad de muestreo.

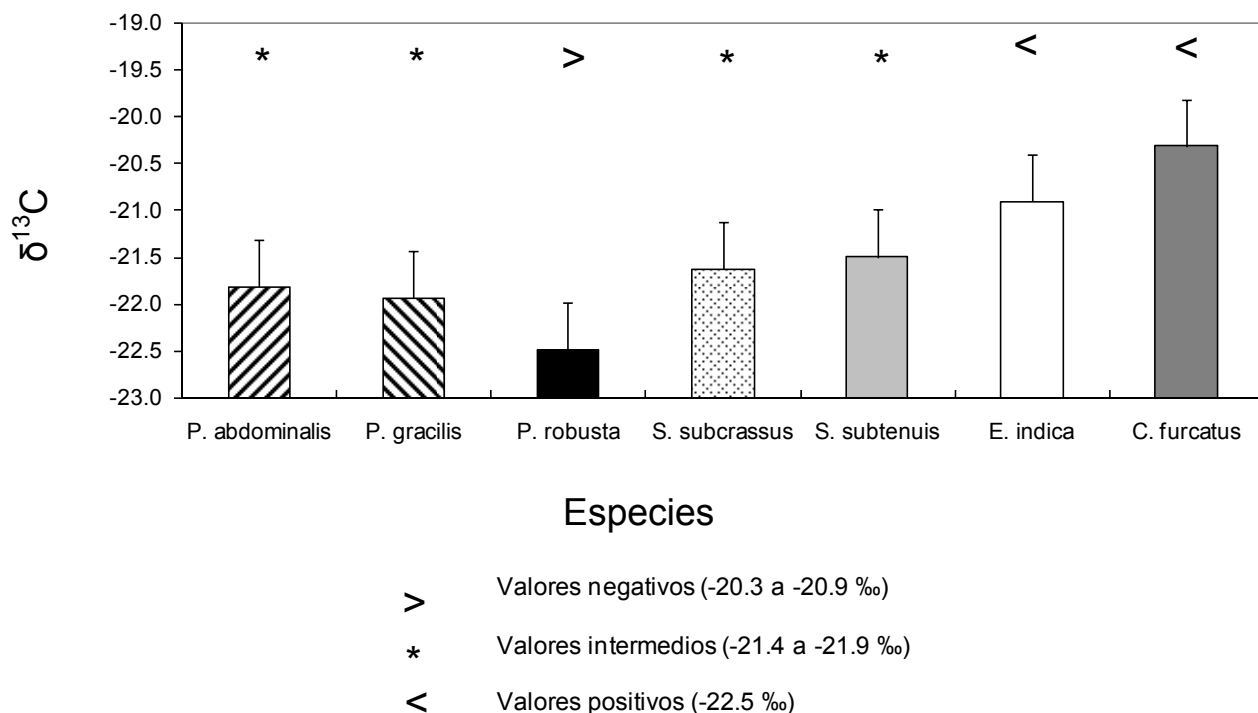
Las bases de datos de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  fueron sometidos a un análisis de varianza multifactorial para detectar diferencias significativas entre las especies seleccionadas, entre zonas geográficas.

Los resultados del ANDEVA multifactorial obtenidos para los isótopos de  $\delta^{15}\text{N}$  por especies, mostraron diferencias significativas entre las especies seleccionadas ( $p < 0.05$ ) (Figura 25) confirmando la posición trófica más alta (carnívoras) para *Pleuromamma robusta* y *Euchaeta indica* en comparación con el resto de las especies. Sin embargo, otras especies del genero *Pleuromamma* (*P. gracilis* y *P. abdominalis*) previamente consideradas exclusivamente como carnívoras presentan una posición trófica similar a la de especies consideradas omnívoras como *Subeucalanus subtenuis*, *S. subcrassus* y *Centropages furcatus*.



**Figura 25. Análisis de varianza de los isótopos de  $\delta^{15}\text{N}$  en las diferentes especies de copépodos dominantes, en el Océano Pacífico oriental tropical.**

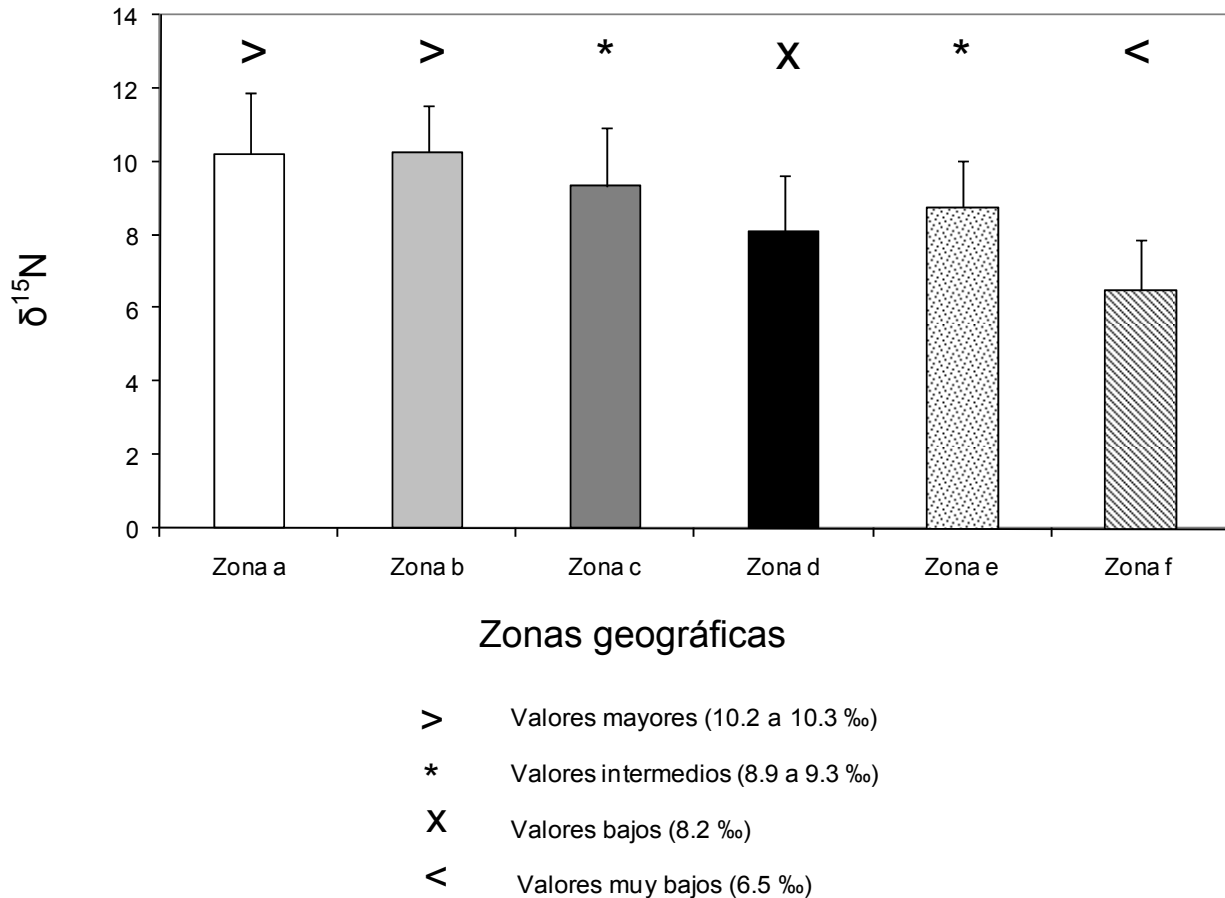
Respecto a los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  por cada especie también se encontraron diferencias significativas ( $p < 0.05$ ), ya que *E. indica* y *C. furcatus* presentaron los valores más positivos de  $\delta^{13}\text{C}$ , lo que coincide con que son especies costeras y estos valores más positivos se pueden deber al mayor aporte terrígeno que recibe la región costera del área de estudio, mientras que *P. robusta* que es una especie oceánica, presentó los valores comparativamente más negativos en  $\delta^{13}\text{C}$ . El resto de las especies (*P. gracilis*, *P. abdominalis*, *S. subtenuis* y *S. subcrassus*) presentan valores de  $\delta^{13}\text{C}$  intermedios ya que son especies con una distribución geográfica más amplia que las mencionadas anteriormente (Figura 26).



**Figura 26. Análisis de varianza de los isótopos de  $\delta^{13}\text{C}$  en las diferentes especies de copépodos dominantes, en el Océano Pacífico oriental tropical.**

Fueron detectadas por el ANDEVA diferencia significativa en la concentración de  $\delta^{15}\text{N}$  entre las diferentes zonas geográficas ( $p < 0.05$ ) (Figura 27). Las zonas a y b fueron las que presentan los valores más altos de isótopos de  $\delta^{15}\text{N}$ , y las zonas c y e valores

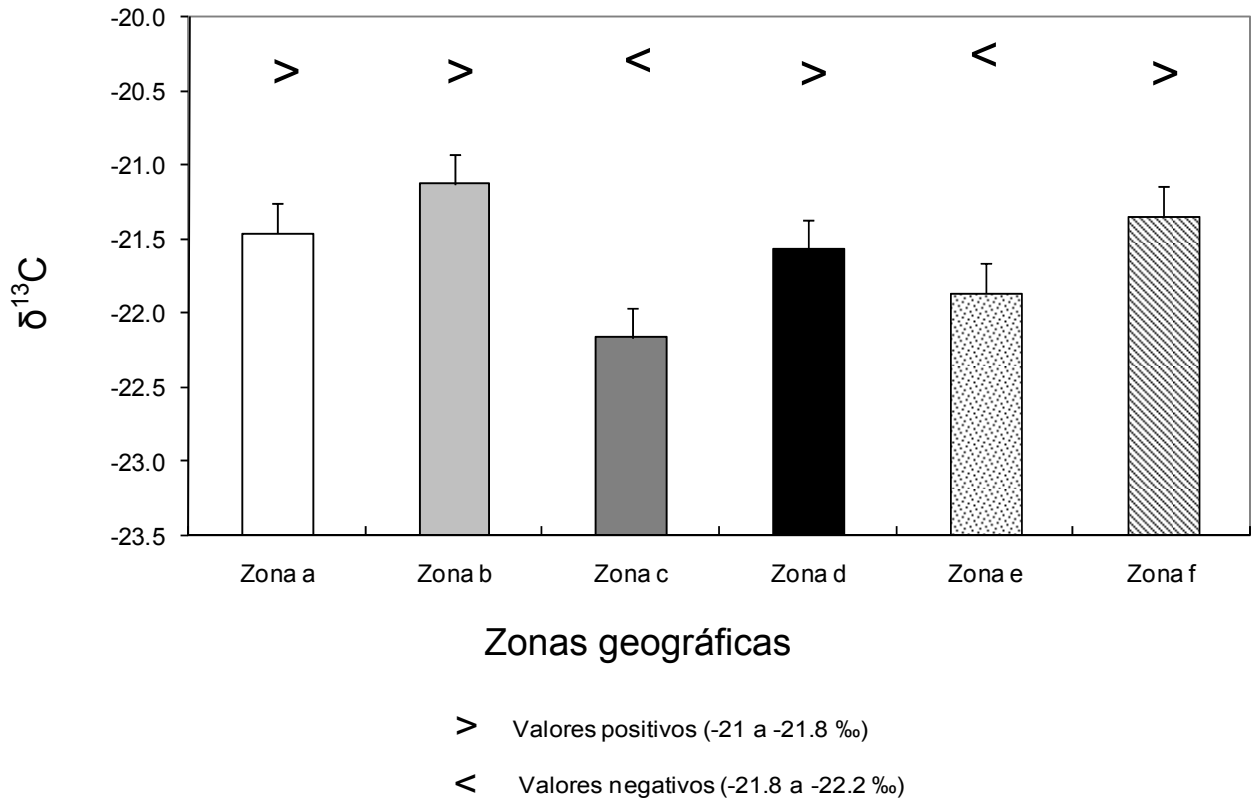
intermedios, esto coincide con los resultados obtenidos previamente en donde se observaba que estas zonas estaban relativamente más enriquecidas en  $\delta^{15}\text{N}$ , mientras que las zonas d y f presentan los valores más bajos coincidiendo también con el patrón latitudinal observado previamente para estos isótopos.



**Figura 27. Análisis de varianza de los isótopos de  $\delta^{15}\text{N}$  en las diferentes zonas geográficas.**

Al igual que en el caso del nitrógeno se observaron diferencias geográficas significativas en las concentraciones del  $\delta^{13}\text{C}$  ( $p < 0.05$ ) (Figura 28); se pudieron observar algunas diferencias en los valores isotópicos de las zonas c y e, lo que coincide con el de gradiente longitudinal observado para el  $\delta^{13}\text{C}$  debido a que estas zonas son las más oceánicas y por ende comparativamente menos influenciadas por aportes terrígenos. El resto de las zonas (a, b, d y f) presentan valores más negativos

pero muy similares entre sí coincidiendo nuevamente con el patrón anteriormente mencionado.



**Figura 28. Análisis de varianza de los isótopos de  $\delta^{13}\text{C}$  en las diferentes zonas geográficas.**

Por último se realizó una comparación de medianas (no paramétrica) de Mann-Whitney del tipo de alimentación de cada especie, en base a las categorías tróficas previamente establecidas, esto para probar si existen diferencias significativas en las concentraciones de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  entre categorías tróficas definidas a priori y la posición trófica relativa detectada para estas mismas especies por el análisis de isótopos. Se observó que al emplear los isótopos de  $\delta^{15}\text{N}$  si existe diferencia significativa entre los dos tipos de alimentación al ser contrastados (carnívoros u omnívoros) ( $p < 0.05$ ). Con los isótopos de  $\delta^{13}\text{C}$  no se observaron diferencias significativas.

## 6 DISCUSIÓN

Este estudio es la primera aproximación para comprender la estructura de la comunidad y, a través del análisis isotópico, la esquematización trófica de los copépodos en las áreas del ecosistema de la corriente de California, boca del Golfo de California y una parte de la región del Pacífico Oriental Tropical (30°N a 13°S y 80°E a 125°O). Esta sección del documento fue dividida en dos partes: 1) una dirigida a la composición específica de la comunidad de copépodos en el Pacífico Oriental Tropical y 2) otra dirigida a relaciones inter-específicas de nivel trófico de copépodos para entender como 12 de las especies más conspicuas, en términos de abundancia y frecuencia de aparición, se estructuraron y regularon la transferencia de carbono a través de la trama trófica en el zooplancton, el que a su vez podrá influenciar las proporciones isotópicas regionales de los organismos depredadores epipelágicos y mesopelágicos de niveles tróficos superiores.

### **6.1 Composición de la comunidad.**

El Océano Pacífico Oriental Tropical representa un área de interés político y económico por la captura de diferentes especies de peces pelágicos menores (sardina, anchoveta), pelágicos medianos (júreles, sierras, carángidos), y pelágicos mayores (atunes, dorados, picudos). En este sentido, en regiones como la que abordó este trabajo, las zonas de surgencia son clave para que algunas de las especies de peces puedan alimentarse de organismos de niveles tróficos secundarios; es por esto que es relevante conocer la composición de la comunidad del zooplancton en general y de los copépodos en particular, incluyendo la determinación de señales isotópicas en las especies que pueden estar transfiriendo a niveles superiores de la trama alimenticia (Menard *et al.*, 2007). Reilly y Thayer (1990) y Fiedler (2002 b) observaron una correlación significativa entre el enriquecimiento de nutrientes y el incremento en la abundancia de la biomasa zooplanctónica. Esta relación probablemente está

influenciada por las condiciones climáticas y oceanográficas del Golfo de Tehuantepec (Fernández-Álamo *et al.* 2000) o del Domo de Costa Rica (Hofmann *et al.*, 1981) que favorecen una alta productividad biológica. Estas altas concentraciones en la biomasa, incrementan la posibilidad de encontrar peces depredadores de zooplancton e incluso un aumento en peces o depredadores tope.

La mayoría de los trabajos de estudios del plancton en la región mexicana del área estudiada, se limitan a localidades costeras o sobre la plataforma continental, como es el caso de la península de Baja California (Hernández-Trujillo *et al.*, 1992, Gómez-Gutiérrez *et al.*, 1995; Hernández-Trujillo, 1999 a, 1999 b), el Golfo de California (Lavaniegos-Espejo y López-Cortez, 1997), en Jalisco y Colima, en la región costera del Pacífico Central Mexicano (Franco-Gordo *et al.* 2001) y en el Golfo de Tehuantepec (Fernández-Álamo *et al.* 2000). La mayoría de estos trabajos se han enfocado al estudio de la biomasa del plancton (fito y zooplancton), de la distribución, abundancia y composición específica de algunos grupos de la comunidad zooplanctónica, debido a la función que tiene como fuente de alimento para otros organismos, sobre todo aquellos de valor económico por ser recursos pesqueros (Olvera *et al.*, 1983; Martínez y De Anda, 1990). Otros estudios se han enfocado a la distribución vertical de algunas especies de copépodos (Longhurst, 1967; Chen, 1986) y a la composición y variabilidad de la comunidad de copépodos (Hernández-Trujillo, 1999 a, 1999 b); en otros grupos como los eufausidos también se han obtenidos resultados sobre distribución, abundancia, composición y biología en general (Brinton, 1979; Brinton y Townsend 1980; Brinton *et al.*, 1986; Lavaniegos-Espejo, 1987; Gómez-Gutiérrez *et al.*, 1995). Otros trabajos se han enfocado al análisis biogeográfico de grupos como el de los isópodos (Brusca y Wallerstein 1979).

Al comparar la abundancia y composición específica de copépodos de este estudio respecto a otros previos, por un efecto de escala espacial era de esperarse que se presentarían diferencias en abundancia y distribución, aunque las mayores concentraciones se obtuvieron en zonas costeras para las que la literatura ha dado



cuenta de grandes volúmenes de biomasa y de riqueza específica (Hernández-Trujillo *et al.*, 1992, Hernández-Trujillo, 1999 a, 1999 b; Fernández-Álamo *et al.* 2000; Franco-Gordo *et al.* 2001; Fernández-Álamo y Färber-Lorda, 2006).

Respecto al análisis de la estructura de la comunidad de copépodos pelágicos, no se registraron nuevas especies para la zona; sin embargo, sí se observó un mayor número de especies (94) en comparación con las 63 especies reportadas por Chen (1986) a lo largo de un transecto entre 23°N y 3°S en el Pacífico Oriental Tropical (POT), siendo *Eucalanus subtenuis*, *Eucalanus subcrassus*, y *Rhincalanus nasutus* las especies dominantes constituyendo, con el 33.5%, 12.8%, y 9.5% respectivamente, del total de copépodos recolectados. En este trabajo, las especies dominantes en la región geográfica arriba señalada, fueron especies pequeñas como *Oncea conífera*, *O. venusta* *Oithona similis*, *O. plumífera* (con 10.3%, 9%, 8% y 5.4% respectivamente), las cuales no fueron registradas por Chen (1986). De lo anterior puede inferirse que la diferencia en el número de especies podría deberse a los distintos diseños de muestreo o plan de estaciones oceanográficas y al número de estaciones analizadas por cada uno de los anteriores arriba citados. Por otro lado, el área de estudio del presente trabajo incluyó una amplia variedad de ambientes con características oceanográficas y zoogeográficas distintas, las cuales seguramente también podrían haber sido factores para el aumento de la riqueza específica y por ende, de las diferencias en la estructura trófica.

Por ejemplo, en el Golfo de Tehuantepec, Fernández-Álamo *et al.*, (2000) analizaron la comunidad y las asociaciones de copépodos durante la época de surgencias, registrando un total de 72 especies de copépodos y en el presente trabajo, en la misma zona, se encontró un número de especies semejante, 73 especies, que coincidentemente fueron también obtenidas durante el inicio del periodo de surgencias. Sin embargo, existen diferencias estructurales como el tipo de red utilizada en el muestreo, tamaño de la malla y tipo de arrastre, dichas diferencias fueron fácilmente observadas mediante el tamaño de las especies recolectadas ya que en el estudio de

Fernández-Álamo *et al.*, (2000) se observó una menor presencia de especies de tallas pequeñas como las de los géneros *Corycaeus*, *Oithona* y *Oncea*.

La literatura reporta que las surgencias en la zona del Golfo de Tehuantepec, ocurren principalmente de noviembre a febrero originadas por acción de los vientos intensos llamados “Tehuano”, y ocasionan una elevada productividad primaria, resultando en una alta concentración de organismos en la región (Fernández-Álamo *et al.* 2000; Pennington *et al.*, 2006). En nuestro caso, la elevada abundancia y diversidad de copépodos pudiera estar influenciada por los efectos de enriquecimiento de nutrientes ocasionado por las surgencias, ya que los muestreos fueron efectuados en esa región justamente a finales de octubre y principios de noviembre.

En el área de estudio fue notable el marcado contraste en la abundancia y diversidad de copépodos, especialmente entre las zonas norteñas comparada con las sureñas, lo que es reflejo de la gran dinámica oceanográfica en el POT. La zona a y la región más al norte de las zonas b y c tuvieron las mayores abundancia y estimaciones de los índices de diversidad debido posiblemente a la presencia de un frente oceánico semipermanente en la zona transicional (en este caso detectado con temperatura *in situ* y satelital) situado en la parte suroccidental de la península de Baja California (Figura 8 y 9) que separa posiblemente dos comunidades de afinidad zoogeográfica diferente. Etnoyer *et al.* (2006) identificaron a este frente como uno de los más permanentes en el Pacífico, además se desplaza a lo largo del año hacia el norte o hacia el sur dependiendo de la influencia de las corrientes imperantes en esa región como la Corriente de California y la Corriente Costera de Costa Rica (Badan, 1997). Esta dinámica oceanográfica favorecería una mayor diversidad por la combinación de conjuntos de especies de afinidad zoogeográfica templada, transicional y tropical. Pennington *et al.* (2006), también identifican al POT como un área con elevada producción primaria, lo cual estaría favoreciendo el incremento en la abundancia de productores secundarios, aunque hasta la fecha no existen estudios de producción secundaria de zooplancton en el POT.

Por otro lado, es una zona influenciada por las diferentes masas de agua, las cuales favorecen la presencia de su fauna asociada en la zona. La presencia de especies templadas coinciden con la fauna propia de la Corriente de California (Brinton, 1979); además también se registró un mayor número de especies tropicales que coincide con la época de verano, en la cual la región está dominada por aguas cálidas con características similares a las del agua del Pacífico oriental Tropical y de la Corriente Costera de Costa Rica (Van der Spoel y Pierrot-Bults, 1979; Badan, 1997)

Las zonas sureñas oceánicas (e y f) tuvieron una abundancia y diversidad relativamente más bajas, debido a sus características oceánicas y tropicales ya que están menos influenciadas por los aportes terrígenos y las surgencias costeras, por lo que el florecimiento del fitoplancton puede ser limitado y, como consecuencia, existir una disminución en la abundancia y disponibilidad de alimento, por lo que se puede inferir que además de las diferencias regionales, también se pudieron observar las de tipo longitudinal, con valores comparativamente elevados tanto de abundancia como de diversidad en las zonas cercanas a la costa comparadas con las zonas oceánicas, coincidiendo con lo reportado por Haedrich y Judkins (1979). Por otro lado, también se observa una coincidencia con la teoría ecológica de la diversidad, observándose los valores más altos en la región costera del área de estudio que en la oceánica, además de las diferencias en el tipo de especies registradas en cada zona; en este sentido, en las regiones cercanas a la costa se observan especies de tallas pequeñas con ciclos de vida más cortos, debido a la mayor disponibilidad de los recursos, así como la presencia de especies de tallas mayores en las regiones oceánicas las cuales tienen ciclos de vida más largos, debido a que su gasto de energía está más enfocado a la búsqueda de alimento que a la reproducción.

Las elevadas abundancias y diversidad específica en el límite sur de la península de Baja California y en el Golfo de Tehuantepec pueden estar influenciadas por dos factores: 1) son regiones de surgencias provocadas por viento, las cuales pueden ser

más intensas en esa época del año, las cuales dependiendo de su intensidad provocando la remoción de nutrientes, los que a su vez dan lugar a florecimientos de fitoplancton, favoreciendo la disponibilidad de recursos para niveles tróficos superiores o 2) a que son zonas influenciadas por distintas masas de agua (Corriente de California, Corriente Costera de Costa Rica, Corriente Nor-Ecuatorial, Contracorriente Ecuatorial y Agua del Pacífico oriental tropical) (Van der Spoel y Pierrot-Bults, 1979), las cuales pueden estar concentrando una gran cantidad de organismos. Sin embargo, dicha concentración de organismos de una u otra afinidad biogeográfica depende de la intensidad de las corrientes imperantes en la zona, ya que estas varían su intensidad y su avance más hacia el sur (Corriente de California) o hacia el norte (Corriente Costera de Costa Rica) estacionalmente, además sus patrones de circulación también se pueden ver alterados por eventos interanuales como El Niño, teniendo un avance mayor el agua cálida de la Corriente Costera de Costa Rica (Van der Spoel y Pierrot-Bults, 1979; Parés-Sierra *et al.*, 1997). El primer punto se ha observado en otras regiones, los cuales han podido detectar incrementos en las abundancias o presencia de especies de aguas profundas (Kjørboe, 1991; Arcos y Fleminger, 1986).

En cuanto a la afinidad biogeográfica de las especies que conforman la comunidad de copépodos pelágicos del POT, era de esperarse el predominio de especies de afinidad trópic, aunque por el transporte de las corrientes que llegan a la zona de estudio (Corriente de California, Corriente Costera de Costa Rica, Corriente Nor-Ecuatorial, Contracorriente Ecuatorial y Agua del Pacífico oriental tropical) (Van der Spoel y Pierrot-Bults, 1979; Badan, 1997), pudieron identificarse también especies de afinidad subtropical y templada. Las especies templadas que se registraron están principalmente asociadas a la región de la Corriente de California o cercanas al frente de temperatura en el sur de la península de Baja California (Etnoyer *et al.*, 2006).

Los estudios sobre zoogeografía del zooplancton marino tuvieron gran auge, durante la primera mitad del Siglo XX (Brinton, 1962; McGowan, 1971; Fleminger y Hulsemann, 1973, 1974; Fleminger, 1975; Brinton, 1975, 1979; Pierrot-Bults, 1976; Van der Spoel,

1976) en el que programas internacionales obtuvieron una gran cantidad de información biológica y ambiental en todos los océanos del mundo, lo que sirvió para establecer los criterios generales para clasificar o regionalizar los ambientes epipelágicos, mesopelágicos y batipelágicos. No obstante este gran esfuerzo, una parte importante de la información empleada en la clasificación zoogeográfica estuvo basada en el análisis a nivel de grupos funcionales sin discernir a nivel de especies. En este último caso se encuentra el zooplancton y de manera particular el grupo de los copépodos ya que solo a nivel de grupos de especies de pocos géneros fueron empleados para el análisis zoogeográfico (Haedrich y Judkins, 1979).

En cuanto a la zoogeografía de los copépodos en el área de estudio, no existen trabajos exclusivos para este grupo, la mayoría de los estudios relacionados con este tema se enfocan a especies transicionales de la Corriente de California, como los eufausidos (Fleminger, 1975; Brinton, 1975, 1979), y el único trabajo que aborda la distribución zoogeográfica de copépodos fue el de Fleminger y Huselman, (1973), quienes presentaron lo que ellos llaman el grupo *Eucalanus elongatus*, constituido por especies con distribuciones geográficas cosmopolitas; entre esas especies se encuentran *E. elongatus* y *E. inermis*, las que estuvieron presentes en la comunidad, coincidiendo con los resultados de estos autores. Lo cual indica que en el área de estudio están cohabitando especies tanto transicionales como cosmopolitas, las cuales han sido transportadas por las diferentes masas de agua (Van der Spoel y Pierrot-Bults, 1979). Además, en el presente estudio *E. elongatus* y *E. inermis* estuvieron presentes en estaciones oceánicas, donde la disponibilidad de alimento es limitante. Sin embargo, estas especies fueron exitosas debido probablemente al reciclamiento de alimento en forma de materia orgánica particulada.

En el caso de las costas del Pacífico mexicano, se les reconoce como un componente importante de la denominada provincia Panámica, que en su primer distrito va desde el Golfo de California a Chiapas y en su segundo distrito de Chiapas a América Central; esta vasta zona quedó incluida en el área de estudio de este trabajo. Desde el punto de

vista de la zoogeografía de la zona, la estructura de la comunidad de los copépodos que se obtuvo en esta investigación es coherente con los trabajos previamente publicados, para copépodos (Alameda, 1980; Fernández-Álamo y Färber-Lorda, 2006), eufausidos y poliquetos (Fernández-Álamo y Färber-Lorda, 2006) en donde se reconoce en todos estos grupos el predominio de especies tropicales y subtropicales.

## **6.2 Estructura trófica de la comunidad**

Con base en los estudios que han realizado para entender la estructura trófica empleando mediciones isotópicas de  $\delta^{15}\text{N}$  y  $\delta^{13}\text{C}$ , se ha llegado a encontrar un patrón consistente de enriquecimiento isotópico con el incremento del nivel trófico (Minagawa y Wada, 1984; Peterson y Fry, 1987; Fry, 1988; Forsberg *et al.* 1993; Bootsma *et al.* 1996; Vander Zanden y Rasmussen, 1999; Overman y Parrish, 2001). Lo anterior es la principal premisa de la técnica, sin embargo pueden presentarse algunos problemas en la interpretación de los resultados, si no se toma en cuenta la complejidad del ecosistema, la incorporación de múltiples fuentes de alimento a la dieta de los organismos (p.e. omnivoría), la variación en la composición isotópica relacionadas con los procesos físicos, químicos y biológicos impuestos por el ambiente y por los procesos fisiológicos de los organismos, entre otros factores (Gannes *et al.* 1997; O'Reilly *et al.* 2002; Schmidt *et al.* 2003). La fraccionación isotópica no es constante y puede variar dependiendo de la calidad del alimento, del estrés nutricional y por la fuente de alimento consumido. También pueden presentarse diferentes señales isotópicas en los distintos tejidos de un mismo organismo, esto en organismos de niveles tróficos superiores (Macko *et al.* 1982; Tieszen *et al.* 1983; Schell *et al.* 1989; Schmidt *et al.* 2004). En el caso de los organismos zooplanctónicos, el análisis se realiza con todo el cuerpo del organismo o varios individuos en una misma muestra (Schell *et al.* 1989; Hobson & Clark, 1992; Kling *et al.* 1992; Schmidt *et al.* 2004). Por lo que en la interpretación de los resultados isotópicos se necesita incorporar información de la dieta de los organismos, saber si está en el nivel de abundancia apropiada conocer la estructura de la

comunidad, los potenciales competidores, presas y tipo de alimento (vegetal, orgánico e inorgánico), ya que en un ambiente pelágico con baja concentración de alimento, aun los de hábitos carnívoros pueden ingerir partículas que les permitan proseguir en la detección de presas.

La mayoría de los estudios relacionados con la transferencia de energía y el papel funcional que juega el zooplancton y en particular los copépodos; se ha realizado en zonas templadas (Mullin *et al.* 1984; Saupe *et al.* 1989; Schell *et al.* 1998; Sato *et al.*, 2002; Schmidt *et al.*, 2003), en el Atlántico (Montoya *et al.* 1990; Fry y Quiñones, 1994; Bode *et al.* 2003; Bode y Alvarez-Ossorio, 2004), en algunas zonas de surgencias como Sudáfrica (Kibirige *et al.* 2002) o en ambientes lacustres (Kling *et al.*, 1992; Gu *et al.* 1994; Johannsson *et al.* 2001).

No existen, en contraparte, estudios que hayan abordado este tópico en zonas oceánicas y que sean de una amplia cobertura espacial, por lo que el presente trabajo es el primer esfuerzo en analizar y describir estos aspectos de la comunidad de zooplancton, específicamente los copépodos pelágicos. Lo encontrado en el presente estudio coincide con lo reportado en otros trabajos en donde se ha podido redefinir la posición trófica de algunas especies dominantes, como el copépodo carnívoro *Hetercope septentrionalis* que presento un tipo de alimentación omnívora (Kling *et al.*, 1992). Asimismo coincide en el hecho de que existe una gran variabilidad de los valores isotópicos de carbono y nitrógeno para una misma especie (Montoya *et al.*, 1990; Buskey *et al.*, 1999; Hasegawa *et al.*, 2001; Sato *et al.*, 2002; Schmidt *et al.*, 2003).

Esta variabilidad se ha atribuido a las diferentes concentraciones de nutrientes disponibles en el medio ambiente y que son incorporados a la red trófica a través de la fotosíntesis y del pastoreo por el macro y microzooplancton. Lo anterior se refleja en este estudio en las señales isotópicas registradas en las especies de copépodos elegidas ya que, de manera general, se encontró un patrón latitudinal de norte a sur en

los valores de  $\delta^{15}\text{N}$  y longitudinal de la zona costera al océano abierto en los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  y aún para una misma especie estos patrones se conservan.

En el caso del  $\delta^{15}\text{N}$ , existen evidencias basadas en análisis isotópicos en materia orgánica y en nutrientes nitrogenados que también muestran un patrón latitudinal con valores elevados de  $\delta^{15}\text{N}$  en la región de California y Baja California, los cuales van disminuyendo hacia el Ecuador (Farrel *et al.*, 1995; Altabet *et al.*, 1999; Voss *et al.*, 2001; Kienast *et al.*, 2002; Aguíñiga *et al.*, 2007). Debido a que la zona de estudio es una región muy compleja, en donde intervienen distintos procesos oceanográficos (surgencias, zona de capa mínima de oxígeno, zona de denitrificación) y la confluencia de las diferentes masas de agua (Lavín *et al.*, 1997; Lavín y Marinone, 2003; Sutka *et al.*, 2004; Pennington *et al.*, 2006; Kessler, 2006; Fiedler y Talley, 2006), provocan una gran variabilidad en las señales isotópicas registradas en los organismos de las tramas tróficas. Es pertinente resaltar que la variabilidad en la base de la cadena trófica, puede verse reflejada en los sucesivos niveles tróficos (Menard *et al.*, 2007), así como se observa que el patrón del  $\delta^{15}\text{N}$  registrado en la materia orgánica y en nutrientes (Farrel *et al.*, 1995; Altabet *et al.*, 1999; Voss *et al.*, 2001; Kienast *et al.*, 2002) también se detecta en las distintas especies de copépodos analizadas en el presente estudio.

El patrón latitudinal observado en los valores de  $\delta^{15}\text{N}$  detectados en las especies de copépodos está muy relacionado con los procesos oceanográficos mencionados anteriormente, además de que coincide con estos, ya que la zona a, que es la más influenciada por la Corriente de California, presenta valores de  $\delta^{15}\text{N}$  que indican una región sin denitrificación y con aguas oxigenadas y ricas en nutrientes (Kienast *et al.*, 2002). Por otro lado, el nitrato enriquecido en  $^{15}\text{N}$  ha sido asociado con procesos de denitrificación, ya que durante la reducción del  $\text{NO}_3$  a  $\text{N}_2$  el  $\text{NO}_3$  residual está enriquecido en  $^{15}\text{N}$  (Brandes *et al.*, 1998; Voss *et al.*, 2001). Sutka *et al.* (2004) mencionan que en regiones anoxicas del océano, los valores de  $\delta^{15}\text{NNO}_3$  resultantes de la denitrificación son altos (18.7‰), mientras que en zonas suboxicas (regiones con concentraciones de oxígeno  $<1\mu\text{m}$ ) sugirieron procesos de denitrificación y se



registraron valores máximos de  $\delta^{15}\text{NNO}_3$  de 11.8 a 12.3‰ (estaciones del Pacífico central mexicano), estas estaciones coinciden con parte de las zonas b y d del área de estudio del presente trabajo, en donde se registraron los valores más altos de  $\delta^{15}\text{N}$  en las especies de copépodos, reflejando de nueva cuenta, que los organismos de la base de la cadena trófica pueden incorporar a través de su alimento los nutrientes disponibles en el medio y transportarlos a través de la trama trófica hacia los niveles superiores. En cuanto a la región sureña del área de estudio, los valores bajos de  $\delta^{15}\text{N}$  registrados en las especies de copépodos, se debe probablemente al transporte de agua rica en oxígeno y por lo tanto con valores también bajos en  $\delta^{15}\text{N}$ , provenientes de las masas de agua de la Corriente Nor-Ecuatorial, Contracorriente Ecuatorial y la Corriente Costera de Costa Rica (Kessler, 2006).

En cuanto a la señal isotópica de  $\delta^{13}\text{C}$  el patrón longitudinal encontrado fue de costa-océano, es decir, más enriquecidas las estaciones costeras y menos las oceánicas. Este patrón se debe al aporte continental (polvo en viento, aporte fluvial y pluvial y eventos de surgencia en las regiones donde sean favorecido este proceso) de nutrientes que reciben estas regiones más cercanas a las costas. Lo anterior es diferente a lo reportado en algunos trabajos realizados en regiones templadas y en áreas de estudio restringidas, en donde han encontrado un patrón latitudinal de distribución de los isótopos de  $\delta^{13}\text{C}$  en muestras de zooplancton o de especies de copépodos a nivel de género (Rau *et al.*, 1982; Dunton *et al.*, 1989; Saupe *et al.*, 1989). Sin embargo, la proporción isotópica a nivel de especie no deja claro ese patrón latitudinal e incluso se refleja claramente en un gradiente longitudinal, ya que por ejemplo, *P. robusta* tuvo valores de  $\delta^{13}\text{C}$  de -18.6‰ en las estaciones cercanas a la costa y de -23.5‰ en las estaciones oceánicas; esto mismo ocurrió con todas las demás especies de copépodos analizadas. Desde el punto de vista trófico, lo anterior indica las diferentes fuentes de carbono que las especies de copépodos están incorporando a la cadena trófica del área de estudio. Por una parte, en algunas especies se detecta firmas isotópicas con valores que corresponden a carbono de la

zona costera, en tanto que otras presentan firmas isotópicas correspondientes a carbono de la zona oceánica.

Con base a los valores isotópicos de  $\delta^{15}\text{N}$  registrados para las especies dominantes en el área estudiada, se les asignó una posición trófica; así, las que tienen valores menores de 7‰ fueron consideradas predominantemente herbívoras, las que presentan valores entre 7-9‰ son omnívoras y aquellas con valores mayores a 9‰ son predominantemente carnívoras, esta separación se realizó de esta manera, tomando en cuenta que se requiere una diferencia de 3-5‰ de  $\delta^{15}\text{N}$  para considerar que se trata de otro nivel trófico (DeNiro y Epstein, 1981; Fry, 1988; Peterson y Fry, 1987). Sin embargo, esta categorización que se presenta es relativa, debido a que se están tomando en cuenta los valores promedios de todas las especies en toda el área de estudio, por lo que nos da una idea del patrón general de alimentación que presentan las especies de copépodos en el POT.

En la zona a, influenciada por la Corriente de California, las especies *Subeucalanus subtenuis*, *S. subcrassus*, *E. indica* y *Centropages furcatus* tuvieron valores isotópicos más altos de  $\delta^{15}\text{N}$  (10.9 a 11.6‰), lo que las coloca en la posición trófica más alta. Sin embargo, las especies de los géneros *Subeucalanus* y *Centropages* habían sido consideradas en la literatura como omnívoras (Raymont, 1983). Esto indica la plasticidad de estas especies para ocupar distintos nichos tróficos dependiendo de la disponibilidad de alimento.

En las zonas b y c, *P. robusta* presentó la posición trófica más alta, con valores de  $\delta^{15}\text{N}$  de 12.3‰, el resto de las especies (tanto omnívoras como carnívoras) en la zona b presentaron valores isotópicos de  $\delta^{15}\text{N}$  entre 9-10.2‰, lo que indica una dieta predominantemente carnívora. Por otro lado, en la zona c los valores de  $\delta^{15}\text{N}$  estuvieron entre 7.2-10‰, lo que de acuerdo a los valores isotópicos corresponde a especies omnívoras y carnívoras. Solamente *P. abdominalis* aparece con valores que sugieren una alimentación predominantemente omnívora (intermedia en los valores isotópicos)

con un  $\delta^{15}\text{N}$  8.2‰ debido probablemente a que esta especie a pesar del tipo de alimentación reportado, estaría consumiendo fitoplancton, materia orgánica particulada o detritus, lo que la coloca en una posición trófica inferior a la de *P. robusta*. Esto sugiere que especies con apéndices mandibulares morfológicamente similares, y que se esperaría tuvieran la capacidad de alimentarse de presas del mismo tipo, en realidad son especies oportunistas, lo que es una ventaja funcional en el ecosistema pelágico ya que podrían ocupar diferentes niveles tróficos de acuerdo a diferentes condiciones ambientales y tróficas en diferentes escalas espacio-temporales.

En la región del Golfo de Tehuantepec (zona d) *P. robusta* ( $\delta^{15}\text{N}$  de 11.1) tuvo nuevamente la posición trófica más alta, al igual que *P. abdominalis* ( $\delta^{15}\text{N}$  de 9.7‰). En la región oceánica (zona e) se mantiene *P. robusta* ( $\delta^{15}\text{N}$  de 11.06) con la posición trófica más alta junto con *E. indica* ( $\delta^{15}\text{N}$  de 10.8‰). Mientras que en la zona f, no se observaron diferencias entre especies omnívoras y carnívoras, ya que todas las especies tuvieron valores isotópicos cercanos ( $\delta^{15}\text{N}$  de 7.7 a 9‰). Esta zona se caracteriza por ser de baja productividad primaria (Pennington *et al.*, 2006), lo que significa que la disponibilidad de alimento es un factor limitante. Debido a estas condiciones, la comunidad de copépodos está conformada por especies oportunistas; es decir, especies que poseen la plasticidad para aprovechar cualquier tipo de alimento disponible en el medio. Lo que se confirma con el hecho de que las especies típicamente carnívoras, como *P. robusta*, no se encuentren en esta zona.

La posición trófica más elevada de *P. robusta* en comparación con el resto de las especies probablemente se deba a que por su tamaño y la forma de sus maxilas y maxílulas se ha inferido que tienen un papel importante en la alimentación y en atrapar presas móviles (Schmidt *et al.*, 2004). Además fue colectada en estaciones oceánicas con bajas concentraciones de clorofila *a*, por lo que la depredación debió de haber sido su principal mecanismo de alimentación y no la filtración como probablemente ocurrió en el caso de las otras especies del mismo género. Schmidt *et al.*, (2003) en la Antártida (Lazarev Sea), encontraron que los valores registrados de  $\delta^{15}\text{N}$  en *P. robusta*

eran más elevados (4.5‰) que los registrados en otras especies de copépodos y en algunas especies de eufausidos, e incluso la consideran carnívora, coincidiendo con la clasificación en la que se le ubica en este trabajo, lo que indica que la especie puede ser de hábitos estrictamente carnívoros en cualquier otra región en que se le encuentre.

Se ha argumentado que los organismos del zooplancton son consumidores secundarios y se ha generalizado la creencia de que su alimentación es primordialmente de fitoplancton (Raymont, 1983). Sin embargo en trabajos sobre contenidos intestinales de copépodos (Hopkins, 1985; Hopkins y Torres, 1989; Ohman, 1992), la observación de sus estructuras bucales (Arashkevich, 1969; Itoh, 1970; Sullivan *et al.* 1975; Turner, 1978; Omori y Ikeda, 1992; Takahashi, 2004; Michels y Schnack-Schiel, 2005) y experimentos en laboratorio sobre la alimentación de estos organismos (Anraku y Omori, 1963; Koehl y Strickler, 1981; Dilling *et al.*, 1998) han podido inferir la dieta más precisa de algunas especies, categorizándolas como herbívoras, omnívoras, carnívoras o detritívoras.

En este sentido actualmente es complicado asignarle un nivel trófico estricto a las especies de copépodos en base a la morfología de maxilas y maxílulas, ya que era usual que con la revisión de estas estructuras se pudiera inferir el tipo de alimento que consumen. Sin embargo, como se ha demostrado en este trabajo, los copépodos pelágicos como *Pleuromamma rigida*, *P. abdominalis* y *Centropages furcatus* (Tabla 4) pueden cambiar de tipo de alimento dependiendo principalmente de la cantidad o la calidad que esté presente en el medio, por lo que son pocas las especies que pueden ser consideradas estrictamente herbívoras o carnívoras. En este sentido, Anraku y Omori (1963) detectaron en condiciones de laboratorio un patrón similar con dos especies del género *Centropages*; las dos especies son omnívoras, pero *C. hamatus* prefiere consumir diatomeas activamente. Sin embargo, cuando las concentraciones de diatomeas son bajas depreda sobre nauplios de artemia, mientras que *C. typicus* prefiere depredar activamente sobre artemia antes que consumir diatomeas.

En el presente estudio *P. robusta* se confirmó como carnívora, ya que el resto de las especies presentaron variaciones en su posición trófica aún cuando se esperaba que las especies relacionadas (por ejemplo del mismo género) presentaran un hábito alimentario similar (Raymont, 1983). Las diferencias en los valores isotópicos registrados para las especies del género *Subeucalanus*, *Pleuromamma* y *Euchaeta*, se pueden deber a los cambios en su alimentación, ya que se observan valores isotópicos distintos entre las especies de estos géneros, incluso en algunos casos como el de las especies del género *Pleuromamma* en donde se esperaría que fueran carnívoras, el análisis isotópico sugiere que tienen una dieta omnívora, similar a la que presentan las especies del género *Subeucalanus* y *Euchaeta*.

Numerosos estudios sobre biomarcadores pigmentarios (Kleppel & Pieper, 1984; Kleppel *et al.* 1988; Kleppel, 1993; Buffan-Dubau *et al.* 1996; Mackey *et al.* 1996), isótopos estables de carbono y nitrógeno (Saupe *et al.* 1989; Schell *et al.* 1989; Sugisake *et al.* 1991; Wada *et al.* 1987; Kling *et al.* 1992; Hobson, 1993; Gu *et al.* 1994; Schell *et al.* 1998; Vander Zanden *et al.* 1999; Post *et al.* 2000; Gurney *et al.* 2001; Post, 2002; O'Reilly *et al.* 2002; Schmidt *et al.* 2004), ácidos grasos (Lee *et al.* 1971; Sargeant *et al.*, 1977; Müller-Navarra, 1995; Pond *et al.* 1996; Auel *et al.* 2002; Dalsgaard *et al.* 2003; Stübing y Hagen, 2003) y ADN (Wagner *et al.* 1998; Nejstgaard *et al.* 2003; Vestheim *et al.* 2005) han podido ayudar a determinar con mayor certeza el tipo de alimentación predominante de algunas especies de copépodos. Sin embargo estos trabajos se han realizado en otras regiones geográficas, y con otras especies o grupos zooplanctónicos. Se puede observar que los valores isotópicos de los copépodos y otros grupos zooplanctónicos de otras regiones en comparación con los observados en el presente estudio son similares, con algunas diferencias como en el caso de Schmidt *et al.*, (2003) donde registran un valor de  $\delta^{15}\text{N}$  de 4.5‰ para *Pleuromamma robusta* y la consideran con el nivel trófico más alto en cuanto a copépodos, dicha diferencia se debe a las condiciones oceanográficas de la región, ya que es una zona con altos nutrientes nitrogenados y sin denitrificación. Sin embargo estos resultados no son comparables debido a que esos trabajos realizaron el análisis a nivel de grupos

taxonómicos y no a nivel de especie (Tabla 5), por lo que el presente estudio permite avanzar en la reclasificación ecológica de las especies dominantes de copépodos en el Pacífico Oriental Tropical, utilizando la técnica de isótopos estables, para una mejor comprensión del flujo de energía en la trama trófica.

**Tabla 5. Tabla comparativa de valores promedio de  $\delta^{15}\text{N}$  y  $\delta^{13}\text{C}$  en diferentes grupos zooplanctónicos en distintas regiones del Océano Pacífico.**

Lugar	Promedio $\delta^{15}\text{N}$ (‰)	Promedio $\delta^{13}\text{C}$ (‰)	Grupos zooplanctónicos	Referencia
Ártico	-	-24.4	Copépodos	Saupe <i>et al.</i> , 1989
	-	-22.5	Eufausidos	
Mares de Bering, Chukchi y Beaufort	12.2	-21.4	Quetognatos	Schell <i>et al.</i> , 1998
	9.7	-23.3	Copépodos	
	9.6	-21.6	Eufausidos	
Giro Central del Pacífico Norte	2.7	-22.2	Copépodos del género <i>Neocalanus</i>	Mullin <i>et al.</i> , 1984
	4.5	-21.2	Quetognatos	
Sur de California	9.3	-21.9	Copépodos del género <i>Calanus</i>	
	10.9	-22.1	Quetognatos	
Norte de la Corriente de California	9.3	-19.8	Copépodos	Miller, 2006
Antártida (Lazarev Sea),	4.5	-24.5	<i>Pleuromamma robusta</i>	Schmidt <i>et al.</i> , 2003
Pacífico oriental Tropical	9.8	-20.9	<i>Euchaeta indica</i>	Este estudio
	8.1	-21.5	<i>Subeucalanus subtenuis</i>	
	8.5	-21.6	<i>Subeucalanus subcrassus</i>	
	8.8	-21.8	<i>Pleuromamma abdominalis</i>	
	8.0	-21.9	<i>Pleuromamma gracilis</i>	
	11.2	-22.5	<i>Pleuromamma robusta</i>	

A la luz de los resultados obtenidos en este trabajo, varias de las especies de copépodos pelágicos pudieron ser reclasificadas tróficamente en la comunidad en el área y tiempo de cobertura de esta investigación. De este modo, las especies pelágicas más importantes por su abundancia y distribución se les puede considerar como predominantemente herbívoras (*Eucalanus inermis*), omnívoras (*Pleuromamma rigida*, *P. abdominalis*, *Subeucalanus subtenuis*, *S. subcrassus*, *Acartia danae* y *Lucicutia flavicornis*) y predominantemente carnívoras (*Euchaeta indica*, *E. marina*, *Pleuromamma robusta* y *Centropages furcatus*). Si bien el paradigma de la alimentación pelágica se mantiene, la importancia ecológica de estas especies en el área de estudio se refleja en que sus poblaciones podrán consumir una proporción importante de los consumidores primarios, mantener niveles altos de producción de huevos y altas tasas

de eclosión con baja mortalidad en los primeros estadíos. Las especies restantes verán regulada su distribución y abundancia en función de las dominantes, ya que los recursos de espacio y alimento que sobren tendrán que ser compartidos con otras especies no solo de copépodos, sino de otros grupos del zooplancton.

Ecológicamente hablando, la definición sobre el tipo de alimentación que las especies presentan, establece el nicho que ocupan y las relaciones interespecíficas que tienen con otros elementos de la comunidad. Por tanto especies consideradas como carnívoras (*Pleuromamma rigida* y *P. abdominalis*) en realidad tienen una plasticidad mayor para competir por recursos que les permitan prosperar en el ambiente pelágico. En contraste, una de las especies considerada omnívora (*Centropages furcatus*), la cual en el presente estudio se determinó como carnívora, tiene una desventaja desde el punto de vista ecológico. Lo anterior, debido a que dependería fundamentalmente de presas móviles que no siempre pueden encontrarse en las regiones oceánicas y que la restringirán como especie, a regiones más localizadas y con un aporte de productores primarios más elevado.

La mayoría de los estudios que abordan los aspectos tróficos de las comunidades zooplanctónicas se enfocan a grupos de especies (Mullin *et al.* 1984; Schell *et al.* 1998; Johannsson *et al.* 2001) o por clases de tallas (Kling *et al.* 1992; Fry y Quiñones 1994; Rolff, 2000; Bode *et al.* 2003). Sin embargo, en este estudio se encontraron evidencias de que especies de tallas similares e incluso aquellas emparentadas taxonómicamente pueden ocupar diferentes posiciones tróficas (especies del género *Pleuromamma*). Por ello, es relevante que en investigaciones futuras se considere abordar este tópico a nivel de especie, tanto por la gran diversidad de tipo de alimentación que tienen; así como por el hecho de que la presencia o dominancia de especies omnívoras o carnívoras pueden ser un indicador de la dinámica de los ecosistemas en términos de la disponibilidad de alimento, su origen (producción primaria o materia orgánica en suspensión) y calidad para ser consumido.

## 7 CONCLUSIONES

En el periodo de julio a diciembre de 2003 en el área de estudio predominaron los copépodos pelágicos tropicales, (80 a 90% de la abundancia total), asociado a temperaturas entre 28 y 30°C. No se encontraron especies endémicas del POT ni aparente asociación zoogeográfica de provincias (Panámica y Mexicana descrita para otros taxones planctónicos) debido a que los copépodos usualmente tienen muy amplios patrones de distribución no delimitados por el Pacifico Oriental Tropical.

La abundancia y la diversidad específica de los copépodos fueron más elevados en las zonas geográficas influenciadas por el frente oceánico de temperatura situado en el límite sur de la península de Baja California y en el Golfo de Tehuantepec, este último coincidiendo con las mayores concentraciones de clorofila *a*.

El tratamiento de las muestras de copépodos no requiere la eliminación de carbonatos ni de lípidos, ya que se demostró que estos no alteran de manera significativa los valores isotópicos del  $\delta^{13}\text{C}$ .

*Pleuromamma robusta* fue la especie que presentó la posición trófica más alta y la única que se confirmó como especie con hábitos alimenticios carnívoros.

El análisis de isótopos estables fue útil para confirmar y reclasificar la posición trófica de algunas especies de copépodos pelágicos dominantes en la comunidad. En este sentido, se confirma que *Eucalanus inermis*, es una especie predominantemente herbívora, *Subeucalanus subtenuis*, *S. subcrassus*, *Acartia danae* y *Lucicutia flavicornis*, como omnívoras y *Euchaeta indica*, *E. marina*, *Pleuromamma robusta* como predominantemente carnívoras.



Las especies reclasificadas con base en el análisis isotópico fueron *Pleuromamma rigida* y *P. abdominalis* como omnívoras en lugar de carnívoras y *Centropages furcatus* como carnívora en lugar de omnívora.

Las concentraciones de isótopos estables de  $\delta^{15}\text{N}$  muestran un gradiente latitudinal, con valores elevados en la región norte y menores en la región sur del área de estudio, provocado probablemente por los cambios en los nutrientes nitrogenados presentes en el área de estudio.

Las concentraciones de isótopos estables de  $\delta^{13}\text{C}$  muestran un gradiente longitudinal, con valores elevados a lo largo de la región costera del área de estudio y menores concentraciones conforme se va alejando de la costa causado por los gradientes geográficos de la fuente de carbono terrígeno

## 8 BIBLIOGRAFÍA

- Alameda, M. G. 1980.** Sistemática y distribución de los copépodos (Crustacea) del Golfo de Tehuantepec (México). *Tesis Profesional*, Facultad de Ciencias, UNAM, México D.F. 1980. 395 P.
- Altabet, M. A., C. Pilskaln, R. Thunell, C. Pride, D. Sigman, F. Chavez y R. Francois. 1999.** The nitrogen isotope biogeochemistry of sinking particles from the margin of the Eastern North Pacific. *Deep-Sea Research, Part I.* 46(4), 655– 679.
- Altabet, M. A. 2001.** Nitrogen isotopic evidence for micronutrient control of fractional NO<sub>3</sub> utilization in the equatorial Pacific. *Limnology and Oceanography.* 46(2): 368-380.
- Alvariño, A. 1965.** Distributional atlas of Chaetognatha in the California Current region. *California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations Atlas.* Vol. 3, 291 pp.
- Anraku, M. y M. Omori. 1963.** Preliminary survey of the relationship between the feeding habit and the structure of the mouthparts of marine copepods. *Limnology and Oceanography.* 8:116-126.
- Arashkevich, Y. 1969.** The food and feeding of copepods in the northwestern Pacific. *Oceanology.* 9:695-709.
- Arcos, F. y A. Fleminger. 1986.** Distribution of filterfeeding calanoid copepods in the Eastern Equatorial Pacific. *California Cooperative Oceanic and Fisheries Investigations Reports.* 27:170-186.
- Auel, H., M. Harjes, R. Da Rocha, D. Stübing y W. Hagen. 2002.** Lipid biomarkers indicate different ecological niches and trophic relationships of the Arctic hyperiid amphipods *Themisto abyssorum* and *T. libellula*. *Polar Biology.* 25(5):374-383.
- Badan, A., (1997).** La Corriente Costera de Costa Rica en el Pacífico Mexicano. En: M. F. Lavín, ed. *Contribuciones a la oceanografía física en México*, Monografía No. 3, Unión Geofísica Mexicana. 92-112.

- Bode, A., P. Carrera y S. Lens. 2003.** The pelagic foodweb in the upwelling ecosystem of Galicia (NW Spain) during spring: Natural abundance of stable carbon and nitrogen isotopes. *Journal of Marine Science*. 60: 11-22.
- Bode, A. y M. T. Alvarez-Ossorio. 2004.** Taxonomic versus trophic structure of mesozooplankton: a seasonal study of species succession and stable carbon and nitrogen isotopes in a coastal upwelling ecosystem. *Journal of Marine Science*. 61: 563-571.
- Bootsma, H. A., R. F. Hecky, R. H. Hesslein y G. F. Turner. 1996.** Food partitioning among Lake Malawi nearshore fishes as revealed by stable isotope analyses. *Ecology*. 77: 1286-1290.
- Brinton, E. 1962.** The distribution of Pacific euphausiids. *Bull. Scripps Inst. Oceanogr.*, 8: 51-270
- Brinton, E. 1973.** Distributional Atlas of Euphausiacea (Crustacea) in the California Current region. Part II. *California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations Atlas*. Vol. 18, 336 pp.
- Brinton, E. 1975.** Euphausiids of Southeast Asian waters. *Naga Repts., Univ. Cal. San Diego, Scripps Inst. Oceanogr.* 4 (5):Pp.287.
- Brinton, E. 1979.** Parameters relating to the distribution of planktonic organism, especially euphausiids in the eastern tropical Pacific. *Progress in Oceanography*. 8:125-189.
- Brinton, E., A. Fleminger, y D. Siegel-Causey. 1986.** The temperate and tropical planktonic biotas of the Gulf of California. *California Cooperative Oceanic and Fisheries Investigations Reports*. 27:228-266.
- Brinton, E., y A. Townsend. 1980.** Euphausiids in the Gulf of California. The 1957 cruises. *California Cooperative Oceanic and Fisheries Investigations Reports*. 21: 211-235.

- Bradford, J. M. 1994.** The marine fauna of New Zealand (pelagic calanoid Copepoda: Megacalanidae, Calanidae, Paracalanidae, Mecynoceridae, Eucalanidae, Spinocalanidae, Clausocalanidae. *NIWA Biodiversity Memoir* 102. New Zealand. 160 p.
- Bradford, J. M. 1999.** The marine fauna of New Zealand (pelagic calanoid Copepoda: Bathypontiidae, Arietellidae, Augaptilidae, Heterorhabdidae, Lucicutiidae, Metridinidae, Phyllopodidae, Centropagidae, Pseudodiaptomidae, Temoridae, Candaciidae, Pontellidae, Sulcanidae, Acartiidae, Tortanidae. *NIWA Biodiversity Memoir* 111. New Zealand. 268 p.
- Bradford, J. M. y J. B. Jillett. 1980.** The marine fauna of New Zealand (pelagic calanoid copepods: family Aetideidae. *Memoir* 86. *New Zealand Oceanographic Institute*. 102 p.
- Bradford, J. M., L. Haakonsen y J. B. Jillett. 1983.** The marine fauna of New Zealand (pelagic calanoid copepods: families Euchaetidae, Phaennidae, Scolecithricidae, Diaixidae and Tharybidae. *Memoir* 90. *New Zealand Oceanographic Institute*. 150 p.
- Brandes, J. A., A. H. Devol, T. Yoshinari, D. A. Jayakumar y S. W. A. Naqvi. 1998.** Isotopic composition of nitrate in the central Arabian Sea and eastern tropical North Pacific: A tracer for mixing and nitrogen cycles. *Limnology and Oceanography*. 43(7):1680-1689.
- Brusca, R. C. y B. R. Wallerstein. 1979.** Zoogeographic patterns of idoteid isopods in the Northeast Pacific, with a review of shallow water zoogeography of the area. *Bull. Biol. Soc. Wash.* 3: 67-105.
- Buffan-Dubau, E., R. De Wit y J. Castel. 1996.** Feeding selectivity of the harpacticoid copepod *Canuella preplexa* in benthic muddy environments demonstrated by HPLC analysis of chlorine and carotenoid pigments. *Marine Ecology Progress Series*. 137:71-82.
- Buskey, E. J., K. H. Dunton y P. L. Parker. 1999.** Variations in Stable Carbon Isotope Ratio of the Copepod *Acartia tonsa* During the Onset of the Texas Brown Tide. *Estuaries*. 22(4): 995-1003.

- Chen, Y. Q. 1986.** The vertical distribution of some pelagic copepods in the eastern tropical Pacific. *California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations Reports*. 27: 205-227.
- Dalsgaard, J., J. Dalsgaard, M. St. John, G. Kattner, D. Müller-Navarra y W. Hagen. 2003.** Fatty acid trophic markers in the pelagic marine environment. *Advances in Marine Biology*. 46:225-340.
- Dawson, T. E. y Brooks, P. D. 2001.** Fundamentals of stable isotope chemistry and measurement. En: *Stable isotope techniques in the study of biological processes and functioning of ecosystems*. 1-18. M. Unkovich, J. Pate, A. McNeill y D. J. Gibss (eds.). Klumer Academic Publishers, Netherlands.
- DeNiro, M. J. y Epstein, S. 1978.** Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals. *Geochimica et Cosmochimica Acta*. 42: 495-506.
- DeNiro, M. J. y Epstein, S. 1981.** Influence of diet on the distribution of nitrogen isotopes in animals. *Geochimica et Cosmochimica Acta*. 45: 341-353.
- Dilling, L., J. Wilson, D. K. Steinberg y A. L. Alldredge. 1998.** Feeding by the euphausiid *Euphausia pacifica* and the copepod *Calanus pacificus* on marine snow. *Marine Ecology Progress Series*. 170:189–201.
- Dunton, K. H., S. M. Saupe, A. N. Golikov, D. M. Schell y S. V. Schonberg. 1989.** Trophic relationships and isotopic gradients among western Arctic Ocean fauna. *Marine Ecology Progress Series*. 56: 86-97.
- Etnoyer, P., D. Canny, B. R. Mate, L. E. Morgan, J. G. Ortega-Ortiz y W. J. Nicholse. 2006.** Sea-surface temperature gradients across blue whale and sea turtle foraging trajectories off the Baja California Peninsula, Mexico. *Deep-Sea Research*. 53(II):340–358.
- Farrell J. W., Pedersen T. F., Calvert S. E. y B. Nielsen. 1995.** Glacial-interglacial changes in nutrient utilization in the equatorial Pacific Ocean. *Nature*. 377:514–516.

- Fernández-Álamo, M. A., L. Sanvicente-Añorve y G. Alameda-De-La-Mora. 2000.** Copepod assemblages in the Gulf of Tehuantepec, Mexico. *Crustaceana*. 73 (9):1139-1153.
- Fernández-Álamo, M. A. y Färber-Lorda, J. 2006.** Zooplankton and the oceanography of the eastern tropical Pacific: A review. *Progress in Oceanography*. 69: 318–359.
- Fiedler, P. C. 2002 a.** Environmental change in the eastern tropical Pacific Ocean: review of ENSO and decadal variability. *Marine Ecology Progress Series*. 244:265-283.
- Fiedler, P. C. 2002 b.** The annual cycle and biological effects of the Costa Rica Dome. *Deep-Sea Research I*. 49: 321-338.
- Fiedler, P. C. y L. D. Talley. 2006.** Hydrography of the eastern tropical Pacific: A review. *Progress in Oceanography*. 69: 143-180.
- Fleminger, A. 1975.** Geographical distribution and morphological divergence in American coastal-zone planktonic copepods of the genus *Labidocera*. *Estuarine Research*. 1: 392-419.
- Fleminger, A. y K. Hulsemann, 1973.** Relationship of Indian Ocean epiplanktonic calanoids to the world oceans. In: Zeitzschel, B (ed), *Ecological Studies. Analysis and Synthesis*, Vol. 3, Spriger-Verlag, Berlin: 339-347.
- Fleminger, A. y K. Hulsemann, 1974.** Systematics and distribution of the four sibling species comprising the genus *Pontellina* Dana (Copepoda: Calanoida). *Fishery Bulletin*. 72: 63-120.
- Fleminger, A., J. D. Isaacs, J. G. Wyllie. 1974.** Zooplankton biomass measurements from CalCOFI cruises of July 1955 to 1959 and remarks on comparison with results from October, January, and April cruises of 1955 to 1959. *California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations Atlas*. Vol. 21, 118 pp.
- Forsberg, B. R., C. A. R. M. Araujo-Lima, L. A. Martinelli, R. L. Victoria y J. A. Bonassi. 1993.** Autotrophic carbon sources for fish of the central Amazon. *Ecology*. 74: 643-652.

- Franco-Gordo, C., E. Godínez-Domínguez y E. Suárez-Morales. 2001.** Zooplankton biomass variability in the Mexican Eastern Tropical Pacific. *Pacific Science*. 55(2):191-202.
- Fry, B. 1988.** Food web structure on Georges Bank from stable C, N, and S isotopic compositions. *Limnology and Oceanography*. 33(5): 1182-1190.
- Fry, B. y Quiñones R. B. 1994.** Biomasa spectra and stable isotope indicators of trophic level in zooplankton of the northwest Atlantic. *Marine Ecology Progress Series*. 112: 201-204.
- Funes-Rodríguez, R., M. A. Fernández-Alamo y R. González-Armas. 1998.** Larvas de peces recolectadas durante dos eventos El Niño en la costa occidental de Baja California Sur, México, 1958-1959 y 1983-1984. *Oceánides*, 13 (1):67-75.
- Gannes, L. Z., D. M. O'Brien y C. M. Del Rio. 1997.** Stable isotopes in animal ecology: assumptions, caveats, and a call for more laboratory experiments. *Ecology* 78:1271–1276
- Gómez-Gutiérrez, J., R. Palomares-García y D. Gendron. 1995.** Community structure of the euphausiid populations along the west coast of Baja California, México during the weak ENSO 1986 - 1987. *Marine Ecology Progress Series*. 120:41-51
- Gu, B., D. M. Schell y V. Alexander. 1994.** Stable carbon and nitrogen isotopic analysis of the plankton food web in a subarctic lake. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science*. 51: 1338-1344.
- Gurney, L. J., P. W. Froneman, E. A. Pakhomov y C. D. McQuaid. 2001.** Trophic positions of three euphausiid species from the Prince Edward Islands (Southern Ocean): implications for the pelagic food web structure. *Marine Ecology Progress Series*. 217:167-174.
- Haedrich, R. L. y D. C. Judkins, 1979.** Macrozooplankton and its environment. En: Van der Spoel and Pierrot-Bults (Eds.). *Zoogeography and diversity of plankton*. Halsted Press, New York. Pp.4-28.

- Hasegawa, T., I. Koike y H. Mukai. 2001.** Fate of food nitrogen in marine copepods. *Marine Ecology Progress Series*. 210: 167-174.
- Hernández-Trujillo, S., F. Gómez-Ochoa, G. Verdugo-Díaz. 1992.** Dynamics of the plankton in the southern (region south) of the California Current. *Revista de Biología Tropical*. 49:15-30.
- Hernández-Trujillo, S. 1999a.** Key species in the pelagic copepod community structure on the west coast of Baja California, Mexico. *California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations Reports*. 40: 154-164.
- Hernández-Trujillo, S. 1999b.** Variability of community structure of copepoda related to El Niño 1982-83 and 1987-88 along the west coast of Baja California Peninsula, Mexico. *Fisheries Oceanography*. 1-12.
- Hobson, K. A. 1993.** Trophic relationships among High Arctic Sea-birds: Insights from tissue-dependent stable-isotope models. *Marine Ecology Progress Series*. 95:7-18.
- Hobson, K. A. y R. G. Clark. 1992.** Assessing avian diets using stable isotopes II: turnover of  $^{13}\text{C}$  in tissues. *Condor*. 94: 181-188.
- Hofmann, E. E., A. J. Busalacchi y J. J. O'Brien. 1981.** Wind generation of the Costa Rica Dome. *Science*. 214: 552-554.
- Hopkins, T. L. 1985.** Food web of an Antarctic midwater ecosystem. *Marine Biology*. 89: 197-212.
- Hopkins, T. L. y J. J. Torres. 1989.** Midwater food web in the vicinity of a marginal ice zone in the western Weddell Sea. *Deep Sea Research*. 36(4): 543-560.
- Itoh, K. 1970.** A consideration on feeding habits of planktonic copepods in relation to the structure of their oral parts. *Bulletin of Plankton Society of Japan*. 17: 1-10.
- Johannsson, O. E., M. F. Leggett, L. G. Rudstam, M. R. Servos, M. A. Mohammadian, G. Gal, R. M. Dermott y R. H. Hesslein. 2001.** Diet of Mysis



relicta in Lake Ontario as revealed by stable isotope and gut content analysis. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science*. 58: 1975-1986.

**Kessler, W. S. 2006.** The circulation of the eastern tropical Pacific: a review. *Progress in Oceanography*. 69 (2-4):181-217.

**Kibirige, I., R. Perissinotto y C. Nozais. 2002.** Alternative food sources of zooplankton in a temporarity-open estuary: evidence from  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$ . *Journal of Plankton Research*. 24(10): 1089-1095.

**Kienast, S. S., S. E. Calvert y T. F. Pedersen. 2002.** Nitrogen isotope and productivity variations along the northeast Pacific margin over the last 120 kyr: Surface and subsurface paleoceanography. *Paleoceanography*. 17(4):1055.

**Kjørboe T. (1991).** Pelagic fisheries and spatio-temporal variability in zooplankton production. *Bulletin of Plankton Society of Japan*. Vol. Especial:229–249.

**Kleppel, G. S. y R. E. Pieper. 1984.** Phytoplankton pigments in the gut contents of planktonic copepods from coastal waters of Southern California. *Marine Biology*. 78:193-198.

**Kleppel, G. S., D. Frazel, R. E. Pieper y D. V. Holliday. 1988.** Natural diets of zooplankton off southern California. *Marine Ecology Progress Series*. 49: 231-241.

**Kleppel, G. S. 1993.** On the diets of calanoid copepods. *Marine Ecology Progress Series*. 99:183-195.

**Kling, G. W., B. Fry y W. J. O'Brien. 1992.** Stable isotopes and planktonic trophic structure in arctic lakes. *Ecology*. 73(2): 561-566.

**Koehl, M. A. R. y J. R. Strickler. 1981.** Copepod feeding currents: Food capture at low Reynolds number. *Limnology and Oceanography*. 26:1061-1073.

**Lavaniegos, B. E. y D. López-Cortés. 1997.** Fatty acid composition and community structure of plankton from the San Lorenzo Channel, Gulf of California. *Estuarine Coastal and Shelf Science*. 45:845-854.

- Lavín, M. F., Beier, E. y A. Badan. 1997.** Estructura hidrográfica y circulación del Golfo de California: Escalas estacional e interanual. En: M. F. Lavín, ed. *Contribuciones a la oceanografía física en México*, Monografía No. 3, Unión Geofísica Mexicana 141-171.
- Lavín, M. F. y S. G. Marinone. 2003.** An overview of the physical oceanography of the Gulf of California. En: O. U. Velasco Fuentes, J. Sheinbaum and J. L. Ochoa de la Torre (Editors), *Nonlinear Processes in Geophysical Fluid Dynamics*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands. Pp. 173-204.
- Lee, R. F., J. C. Nevenzel y G. A. Paffenhöfer. 1971.** Importance of wax esters and other lipids in the marine food chain: phytoplankton and copepods. *Marine Biology*. 9:99-108.
- Longhurst, A. 1967.** The pelagic phase of Pleuroncodes planipes Stimpson (Crustacea, Galatheidae) in the California Current. *California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations Reports*. 11:142-154.
- Lynn, R. J. y Simpson, J. J. 1987.** The California Current System: The seasonal variability of its physical characteristics. *Journal of Geophysical Research*. 92: 12947-12966.
- Mackey M. D., D. J. Mackey, H. W. Higgins y S. W. Wright. 1996.** CHEMTAX – a program for estimating class abundance from chemical markers: application to HPLC measurements of phytoplankton. *Marine Ecology Progress Series*. 144:265-283.
- Macko, S. A., W. Y. Lee y P. L. Parker. 1982.** Nitrogen and carbon isotope fractionation by two species of marine amphipods: laboratory and field studies. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 63: 145-150.
- Magurran, A. E. 1988.** *Ecological Diversity and its Measurement*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey. p. 179.
- Margalef, R. 1980.** *Ecología*. Ediciones Omega S. A., Barcelona. p. 951.

- McConnaughey, T. y McRoy, C. P. 1979.** Food-web structure and the fractionation of carbon isotopes in the Bering sea. *Marine Biology*. 53: 257-262.
- McGowan, J. A. 1967.** Distributional atlas of pelagic mollusks in the California Current region. *California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations Atlas*. Vol. 6, 218 pp.
- McGowan, J. A. 1971.** Oceanic biogeography of the Pacific. En: B.M. Funnell & W.R. Riedel (eds.). *The micropaleontology of oceans*. Cambridge University Press, London, pp. 3-74.
- Ménard, F., A. Lorrain, M. Potier y F. Marsac. (2007).** Isotopic evidence of distinct feeding ecologies and movement patterns in two migratory predators (yellowfin tuna and swordfish) of the western Indian Ocean. *Marine Biology*. 153:141–152.
- Miller, T. W. 2006.** Trophic Dynamics of Marine Nekton and Zooplankton in the Northern California Current Pelagic Ecosystem. Tesis Doctorado. Oregon State University.
- Minagawa, M. y Wada, E. 1984.** Stepwise enrichment of  $^{15}\text{N}$  along food chains: further evidence and the relation between  $\delta^{15}\text{N}$  and animal age. *Geochimica et Cosmochimica Acta*. 48: 1135-1140.
- Michels; J. y S. B. Schnack-Schiel. 2005.** Feeding in dominant Antarctic copepods – does the morphology of the mandibular gnathobases relate to diet?. *Marine Biology*. 146:483-495.
- Montoya, J. P., S. G. Horrigan y J. J. McCarthy. 1990.** Natural abundance of  $^{15}\text{N}$  in particulate nitrogen and zooplankton in the Chesapeake Bay. *Marine Ecology Progress Series*. 65: 35-61.
- Mori, T. (1964).** *The pelagic copepoda from the Neighbouring waters of Japan*, Yokendo Co. Tokio. Monogr. : 1-150.
- Müller-Navarra, D. 1995.** Evidence that a highly unsaturated fatty acid limits *Daphnia* growth in nature. *Arch Hydrobiology*. 132(3):297-307.

- Mullin, M. M., G. H. Rau y R. W. Eppley. 1984.** Stable nitrogen isotopes in zooplankton: Some geographic and temporal variations in the North Pacific. *Limnology and Oceanography*. 29(6): 1267-1273.
- Nejstgaard, J. C., M. E. Frischer, C. L. Raule, R. Gruebel, K. E. Kohlberg y P. G. Verity. 2003.** Molecular detection of algal prey in copepod guts and fecal pellets. *Limnology and Oceanography: Methods*. 1:29-38.
- Ohman, M. D. 1992.** Immunochemical recognition of oligotrich ciliates. *Marine Biology*. 114: 653-660.
- Omori, M. y T. Ikeda. 1992.** *Methods in marine zooplankton ecology*. John Wiley & Sons, New York. 325 pp.
- O'Reilly, C. M., R. E. Hecky, A. S. Cohen y P. D. Plisnier. 2002.** Interpreting stable isotopes in food webs: recognizing the role of time averaging at different trophic levels. *Limnology and Oceanography*, 47: 306-309.
- Overman, N. C. y Parrish, D. L. 2001.** Stable isotope composition of walleye:  $^{15}\text{N}$  accumulation with age and area-specific differences in  $\delta^{15}\text{N}$ . *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science*. 58: 1253-1260.
- Owre, M. y Foyo, M. (1967).** Copepods of the Florida Current. *Fauna Caribea*. 1-137.
- Palomares-García, J. R. 1996.** Estructura espacial y variación estacional de los copépodos en la ensenada de La Paz. *Oceánides*. 11(1):29-43.
- Palomares-García, R., E. Suárez y S. Hernández. 1998.** *Catálogo de los copépodos (Crustacea) pelágicos del Pacífico Mexicano*. CICIMAR-IPN. 352 P.
- Parés-Sierra, A., M. López y E. G. Pavía (1997).** Oceanografía Física del Océano Pacífico Nororiental. En: M. F. Lavín, ed. *Contribuciones a la oceanografía física en México*, Monografía No. 3, Unión Geofísica Mexicana. 1-24.
- Parker, P. L. 1964.** The biogeochemistry of the stable isotopes of carbon in a marine bay. *Geochimica et Cosmochimica Acta*. 28: 1155-1164.

- Pennington, J. T., K. L. Mahoney, V. S. Kuwahara, D. D. Kolber, R. Calienes y F. P. Chavez. 2006.** Primary production in the eastern tropical Pacific: A review. *Progress in Oceanography*. 69: 285-317.
- Peterson, B. J. y Fry, B. 1987.** Stable isotopes in ecosystem studies. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 18: 293-320.
- Pielou, E. C. 1975.** *Ecological diversity*. Wiley Interscience, New York, 627 p.
- Pierrot-Bults A. C. 1976.** Zoogeographic patterns in chaetognaths and some other planktonic organisms. *Bull. zool. mus.* 5(8): 59-72.
- Pomeroy, L. R. y Wiebe, W. J. 1988.** Energetics of microbial food webs. *Hydrobiologia*. 159: 7-18.
- Pond, D., R. Harris, R. Head y D. Harbour. 1996.** Environmental and nutritional factors determining seasonal variability in the fecundity and egg variability of *Calanus helgolandicus* in coastal waters of Plymouth, UK. *Marine Ecology Progress Series*. 143:45-63.
- Post, D. M. 2002.** Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methods and assumptions. *Limnology and Oceanography*. 83(3):703-718.
- Post, D. M., M. L. Pace y N. G. Hairston. 2000.** Ecosystem size determines food-chain length in lakes. *Nature*. 405:1047-1049.
- Rau, G. H., R. E. Sweeney y I. R. Kaplan. 1982.** Plankton  $^{13}\text{C}:$  $^{12}\text{C}$  changes with latitude: differences between northern and southern oceans. *Deep-Sea Research*. 29(8A):1035-1039.
- Raymont, J. E. G. 1983.** *Plankton and productivity in the Oceans*. Vol. 2: Zooplankton. 824 p.
- Reilly, S.B. y Thayer, V.G. 1990.** Blue Whale (*Balenoptera musculus*) distribution in the eastern tropical Pacific. *Marine Mammal Science*. 6: 265-277.

- Ritz, Ch. P., H. Lin, T. L. Rhodes y A. J. Wootton. 1990.** Evidence for confinement improvement by velocity-shear suppression of edge turbulence. *Physical Review Letters*. 65:2543-2546.
- Rolff, C. 2000.** Seasonal variation in delta super (<sup>13</sup>C) and delta super (<sup>15</sup>N) of size-fractionated plankton at a coastal station in the northern Baltic Proper. *Marine Ecology Progress Series*. 203:47-65.
- Saltzman, J. y Wishner, K. F. 1997 a.** Zooplankton ecology in the eastern tropical Pacific oxygen minimum zone above a seamount: 1. General trends. *Deep-Sea Research I*. 44:907-930.
- Saltzman, J. y Wishner, K. F. 1997 b.** Zooplankton ecology in the eastern tropical Pacific oxygen minimum zone above a seamount: 2. Vertical distribution of copepods. *Deep-Sea Research I*. 44:931-954.
- Sargent, J. R., R. R. Gatten y R. McIntosh. 1977.** Wax ester in the marine environment – their occurrence, formation, transformation and ultimate fates. *Marine Chemistry*. 5:573-584.
- Sato, M., H. Sasaki y M. Fukuchi. 2002.** Stable isotopic compositions of overwintering copepods in the arctic and subarctic waters and implications to the feeding history. *Journal of Marine Systems*. 38: 165-174.
- Saupe, S. M., D. M. Schell y W. B. Griffiths. 1989.** Carbon-isotope gradients in the western arctic zooplankton. *Marine Biology*. 103: 427-432.
- Schell, D. M., S. M. Saupe y N. Haubenstein. 1989.** Bowhead growth and feeding as indicated by  $\delta^{13}\text{C}$  techniques. *Marine Biology*. 103: 433-443.
- Schell, D. M., B. A. Barnett y K. A. Vinette. 1998.** Carbon and nitrogen isotope ratios in zooplankton of the Bering, Chukchi and Beaufort seas. *Marine Ecology Progress Series*. 162: 11-23.
- Schmidt, K., A. Atkinson, D. Stübing, J. W. McClelland, J. P. Montoya y M. Voss. 2003.** Trophic relationships among Southern Ocean copepods and krill: Some

uses and limitations of a stable isotopes approach. *Limnology and Oceanography*. 48(1): 277-289.

**Schmidt, K., J. W. McClelland, E. Mente, J. P. Montoya, A. Atkinson y M. Voss. 2004.** Trophic-level interpretation based on  $\delta^{15}\text{N}$  values: implications of tissue-specific fractionation and amino acid composition. *Marine Ecology Progress Series*. 266: 43-58.

**Stübing, D. y W. Hagen. 2003.** Fatty acid biomarker ratios – Suitable trophic indicators in Antarctic euphausiids? *Polar Biology*. 26(12):774-782.

**Sugisaki, H., M. Terasaki, E. Wada y T. Nemoto. 1991.** Feeding habits of a pelagic amphipod, *Themisto japonica*. *Marine Biology*. 109:241-244.

**Suh, H. L., T. Toda y M. Terazaki. 1991.** Diet of calyptopes of the euphausiid *Euphausia pacifica* in the Yellow Sea. *Marine Biology*. 11(1):45-48.

**Sullivan, B. K., C. B. Miller, W. T. Peterson y A. H. Soeldner. 1975.** A scanning electron microscope study of the mandibular morphology of boreal copepods. *Marine Biology*. 30:175-182.

**Sutka, R. L., N. E. Ostrom, P. H. Ostrom y M. S. Phanikumar. 2004.** Stable nitrogen isotope dynamics of dissolved nitrate in a transect from the North Pacific Subtropical Gyre to the Eastern Tropical North Pacific. *Geochimica et Cosmochimica Acta*. 68( 3): 517–527,

**Takahashi, K. 2004.** Feeding ecology of mysids in freshwater and coastal marine habitats: A review. *Bulletin of Plankton Society of Japan*. 51(1):46-72.

**Tanaka, O. y Omori, M. (1977).** Cyclopoid Copepods of the family Oithonidae in Curuga Bay and adjacent waters. *Bulletin of Plankton Society of Japan*. 24 (2):43-81.

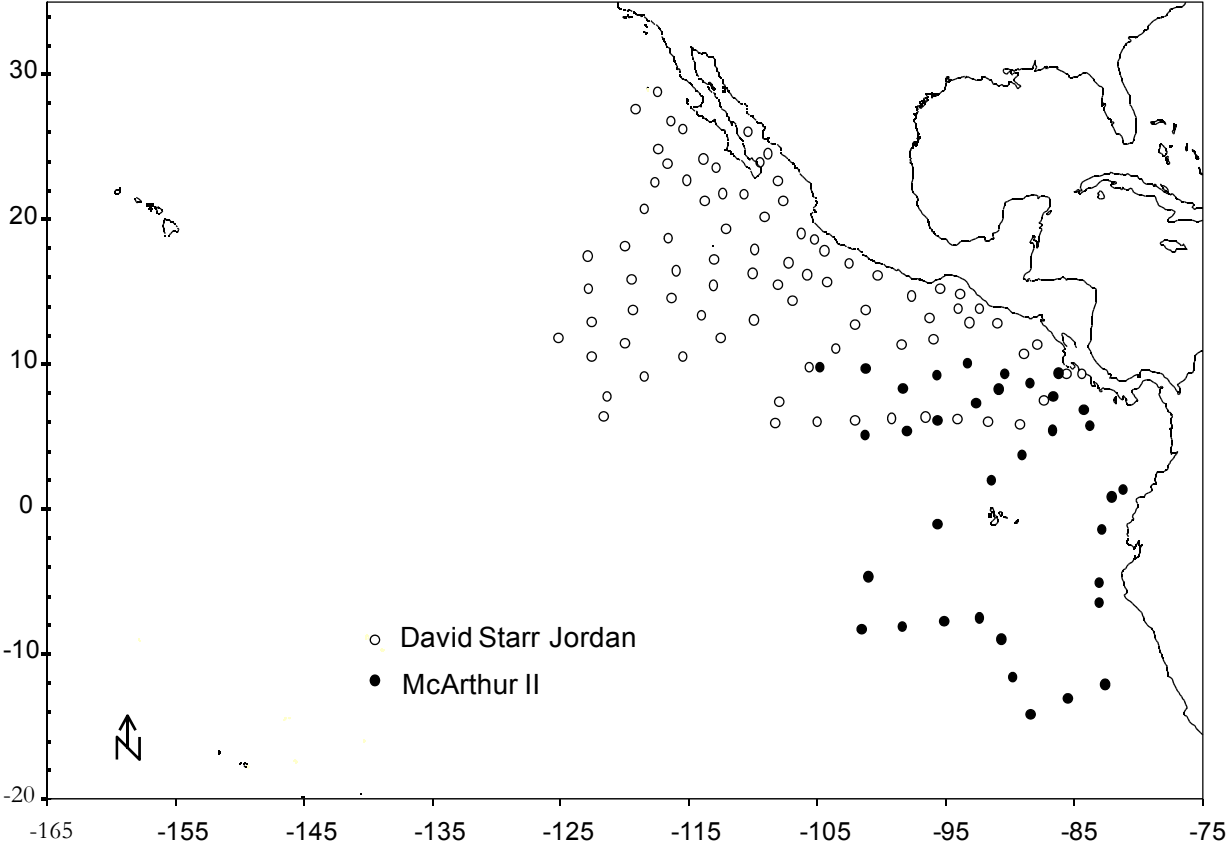
**Tieszen, L. L., T. W. Boutton, K. G. Tesdahl y N. A. Slade. 1983.** Fractionation and turnover of stable isotopes in animal tissues: implication for  $\delta^{13}\text{C}$  analysis of diet. *Oecologia*, 57: 32-37.

- Turner, J. T. 1978.** Scanning electron microscope investigations of feeding habits and mouthparts structures of three species of copepods of the family Pontellidae. *Bulletin of Marine Science*. 28:487-500.
- Valiela, I. 1995.** *Marine ecological processes*. Segunda edición. Springer. New York. 686 pp.
- Van der Spoel, S. y A. C. Pierrot-Bults. (1979).** Zoogeography of the Pacific Ocean. En: Van der Spoel and Pierrot-Bults (Eds.). *Zoogeography and diversity of plankton*. Halsted Press, New York. Pp. 293-327.
- Vander Zanden M. J. y Rasmussen, J. B. 1999.** Primary consumer  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  and the trophic position of aquatic consumers. *Ecology*. 80: 1395-1404.
- Vestheim, H., B. Edvardsen y S. Kaartvedt. 2005.** Assessing feeding of a carnivorous copepod using species-specific PCR. *Marine Biology*. 147(2):381-385.
- Voss, M., J. W. Dippner y J. P. Montoya. 2001.** Nitrogen isotope patterns in the oxygen-deficient waters of the Eastern Tropical North Pacific Ocean. *Deep-Sea Research, Part I*. 48(8), 1905– 1921.
- Wada, E., M. Terazaki, Y. Kabaya y T. Nemoto. 1987.**  $^{15}\text{N}$  and  $^{13}\text{C}$  abundances in the Antarctic Ocean with emphasis on the biogeochemical structure of the food web. *Deep-Sea Research*. 34:829-841.
- Wagner, M. M., E. G. Durbin y L. Buckley. 1998.** RNA:DNA ratios as indicators of nutritional condition in the copepod *Calanus finmarchicus*. *Marine Ecology Progress Series*. 162:173-181.



# 9 ANEXOS

Anexo I: Área de estudio y estaciones de muestreo.



**Anexo II:** Análisis de isótopos estables de prueba para diferentes especies de copépodos.

<b>Especie</b>	<b>Estación</b>	<b>s/lípidos</b>	<b>c/lípidos</b>	<b>s/carbonatos</b>	<b>c/carbonatos</b>	<b>s/extracción</b>
<i>Euchaeta indica</i>	J30	-20.43	-20.53	-20.64	-20.58	<b>-20.42</b>
	J66	-20.97	-20.86	-20.93	-20.89	<b>-20.87</b>
	J73	-20.59	-20.56	-20.71	-20.67	<b>-20.71</b>
<i>Pleuromma abdominalis</i>	J32	-23.10	-23.12	-23.10	-23.04	<b>-23.10</b>
	J48	-22.67	-22.56	-22.57	-22.63	<b>-22.95</b>
	Mc43	-20.80	-20.76	-20.81	-20.78	<b>-20.50</b>
<i>P. robusta</i>	J75	-22.46	-22.44	-22.44	-22.43	<b>-22.44</b>
	J61	-23.44	-23.15	-23.32	-22.24	<b>-23.32</b>
<i>P. gracilis</i>	Mc39	-22.64	-22.67	-22.73	-22.68	<b>-22.68</b>
<i>Subeucalanus subcrassus</i>	J43	-21.91	-22.18	-22.33	-22.10	<b>-22.18</b>
	J79	-20.90	-21.10	-21.05	-20.87	<b>-20.90</b>
	Mc50	-21.64	-21.68	-21.61	-21.65	<b>-21.62</b>
<i>S. subtenuis</i>	J10	-20.25	-20.23	-20.31	-20.26	<b>-20.27</b>
	J42	-22.21	-22.34	-22.20	-22.25	<b>-22.21</b>
	Mc50	-21.27	-21.24	-21.28	-21.34	<b>-21.27</b>

**Anexo III:** Diagrama de flujo de la metodología para la preparación de submuestras de copépodos para el análisis de isótopos estables.

