



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL
CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS



**ESTRUCTURA DE LA COMUNIDAD DEL
HOLOPLANCTON Y MEROPLANCTON DURANTE
INVIERNO Y VERANO EN EL GOLFO DE
CALIFORNIA**

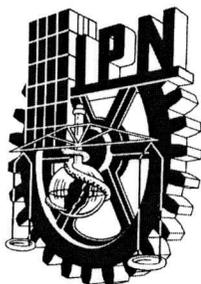
Tesis

**QUE PARA OBTENER EL GRADO DE
MAESTRO EN CIENCIAS
EN
MANEJO DE RECURSOS MARINOS**

PRESENTA

BIOL. FRANCISCO JAVIER MENDOZA PORTILLO

LA PAZ, B.C.S. 2013



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

CARTA CESIÓN DE DERECHOS

En la Ciudad de La Paz, B.C.S., el día 25 del mes Noviembre del año 2013
el (la) que suscribe BIÓL. FRANCISCO JAVIER MENDOZA PORTILLO alumno(a) del
Programa de MAESTRÍA EN CIENCIAS EN MANEJO DE RECURSOS MARINOS
con número de registro A120357 adscrito al CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS
manifiesta que es autor (a) intelectual del presente trabajo de tesis, bajo la dirección de:
DR. JAIME GÓMEZ GUTIÉRREZ Y MC. JOSÉ RICARDO PALOMARES GARCÍA
y cede los derechos del trabajo titulado:

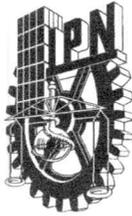
"ESTRUCTURA DE LA COMUNIDAD DEL HOLOPLANCTON Y MEROPLANCTON
DURANTE INVIERNO Y VERANO EN EL GOLFO DE CALIFORNIA"

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. Éste, puede ser obtenido escribiendo a la siguiente dirección: fjmendozaportillo@gmail.mx - jagomezg@ipn.mx - rpalomar@ipn.mx
Si el permiso se otorga, el usuario deberá dar el agradecimiento correspondiente y citar la fuente del mismo.

BIÓL. FRANCISCO JAVIER MENDOZA PORTILLO

nombre y firma



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL
SECRETARIA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO
ACTA DE REVISIÓN DE TESIS

En la Ciudad de La Paz, B.C.S., siendo las 12:00 horas del día 19 del mes de Noviembre del 2013 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 titulada:

“ESTRUCTURA DE LA COMUNIDAD DEL HOLOPLANCTON Y MEROPLANCTON DURANTE INVIERNO Y VERANO EN EL GOLFO DE CALIFORNIA”

Presentada por el alumno:

MENDOZA

Apellido paterno

PORTILLO

materno

FRANCISCO JAVIER

nombre(s)

Con registro:

A	1	2	0	3	5	7
---	---	---	---	---	---	---

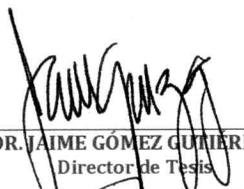
Aspirante de:

MAESTRÍA EN CIENCIAS EN MANEJO DE RECURSOS MARINOS

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

LA COMISION REVISORA

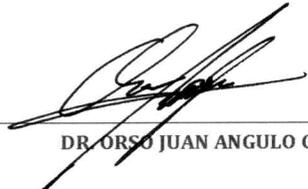
Directores de Tesis


DR. JAIME GÓMEZ GUTIÉRREZ
Director de Tesis

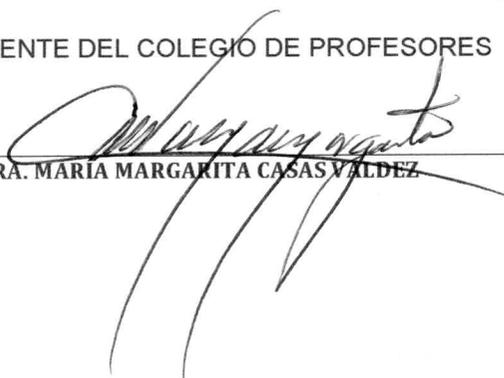

MC. JOSÉ RICARDO PALOMARES GARCÍA
2º. Director de Tesis


MC. GUSTAVO DE LA CRUZ AGÜERO


DR. GERARDO ACEVES MEDINA


DR. ORSO JUAN ANGULO CAMPILLO

PRESIDENTE DEL COLEGIO DE PROFESORES


DRA. MARÍA MARGARITA CASAS VALDEZ



IPN
CICIMAR
DIRECCION

AGRADECIMIENTOS

Agradesco al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT), los proyectos de investigación y personal técnico-científico que han contribuido en la recolecta y análisis de la vasta cantidad de datos en los que se sustenta mi investigación de trabajo de maestría, dicha tesis no hubiese sido posible sin la ayuda y esfuerzo multidisciplinario de toda estas personas e instituciones de investigación.

Instituciones y proyectos de investigación financiadores:

Primero quiero agradecer al CONACyT que financio económicamente esta tesis de maestría mediante una beca que comprendió el periodo del 01 de enero 2012 a 31 de diciembre de 2013. Agradezco a al CICIMAR-IPN ha contribuido en mi formación académica.

Los cruceros oceanográficos realizados CAPEGOLCA I y II realizados en B/O El Puma fueron financiados por la Universidad Nacional Autónoma de México (proyectos PAPIIT IN219502, IN200610), los proyectos CONACyT Monitoreo de la producción secundaria, dinámica poblacional y parasitismo de especies claves del zooplancton mediante incubaciones *in situ* y métodos hidroacústicos en el Golfo de California. FOSEMARNAT-2004-01-C01-144, el proyecto CONACyT Ecología de crustáceos galatheidos (fase pelágica) e ictioplancton con énfasis en especies béntico-demersales en el Golfo de California SAGARPA S007-2005-1-11717 y proyectos anuales de la Secretaría de Investigación y Posgrado del Instituto Politécnico Nacional 2005 a 2012 otorgados al Dr. Jaime Gómez Gutiérrez. El Instituto Politécnico Nacional financió los proyectos institucionales SIP20070279, 2008490, 20090090 y 20100173.

Personales:

Especialmente quiero agradecer al Dr. Jaime Gómez Gutiérrez por su monumental y entusiasta supervisión como director y participe activo en la concepción, ejecución, análisis, interpretación y redacción de esta tesis y en todas las diferentes etapas del proceso de investigación de estos últimos dos años y medio de mi vida. A quien además de ser un gran motivador científico con terco entusiasmo dinámico y es un buen amigo y excelente ser humano. Asimismo quiero expresar mi gratitud al M.C. Ricardo Palomares García quien fungió como co-director y participo en estrecha colaboración con el autor de la presente tesis, por sus acertadas observaciones y recomendaciones para mejorar este trabajo además de su apoyo para resolver problemas de identificación.

Mención de agradecimiento especial al resto de los miembros del comité revisor de la presente tesis por todas sus recomendaciones y discusiones que me han permitido cuestionar-razonar-madurar ideas conceptuales durante este mi estancia académica; Dr. Gerardo Aceves Medina, Dr. Orso Angulo Campillo, M. C. Gustavo de la Cruz Agüero.

A la Dra. Aida Martínez López un agradecimiento especial por haberme facilitado los datos de referencia de cocientes pigmentarios, su contribución en la interpretación del analisis y su infinita paciencia y buen trato cada vez que requería de su ayuda.

Agradezco al Dr. Carlos Robinson Mendoza (Instituto de Ciencias del Mar y Limnología UNAM), a todo el personal de tripulación del B/O BIP-V (U de G), B/O El Puma (UNAM), estudiantes e investigadores del Laboratorio de Ecología de Pesquerías (Instituto de Ciencias del Mar y Limnología–Universidad Nacional Autónoma de México) y Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas (CICIMAR-IPN) por su valiosa ayuda en la recolección de muestras de zooplancton y registro de parámetros ambientales en los cruceros de enero y julio 2007.

A mi "cisterna" M. C. Raúl Morales Ávila por su amistad y ayuda en clarificar mis ideas, procedimientos estadísticos que me ayudaron en la comprensión de esta tesis. A mi "pariente" Francisco Barrón Barraza que aunque no tan paciente (medio gruñón) siempre estuvo dispuesto a ayudarme con la elaboración de mis mapas.

A mis amigos.

Dedicatoria:

A mis padres quienes a lo largo de mi vida han sido mis cómplices y guía en la realización de mis metas.

A mis hermanos (Juan Manuel y Kandy), sobrinos por ser una motivación especial en mi vida. A mis tíos (Javier y Rosita) por siempre tenerme presente, guiarme y jalarme las orejas cuando me lo merecí.

A mi pareja de vida y aventuras Yazmin Julissa quien en todo momento me apoyo y motivo a seguir adelante te amo.

Todo hombre necesita de cómplices para lograr sus sueños, ustedes lo son.

INDICE GENERAL	
LISTA DE FIGURAS.....	I
ANEXOS.....	IV
GLOSARIO.....	V
RESUMEN.....	VIII
ABSTRACT.....	X
1. INTRODUCCIÓN.....	1
2. ANTECEDENTES.....	6
2.1 ASPECTOS HIDROGRÁFICOS Y SU RELACIÓN CON LA DISTRIBUCIÓN DEL ZOOPLANCTON	
.....	10
3. HIPÓTESIS.....	12
4. OBJETIVOS.....	13
4.1 OBJETIVO GENERAL.....	13
4.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS.....	13
5. ÁREA DE ESTUDIO.....	14
6. MATERIAL Y MÉTODOS.....	17
6.1 MUESTREO DE VARIABLES AMBIENTALES.....	17
6.2 RECOLECCIÓN DE ORGANISMOS.....	17
6.3 DESCRIPCIÓN DE LA COMUNIDAD DEL ZOOPLANCTON.....	19
6.4 GRUPOS TAXONÓMICOS DEL FITOPLANCTON.....	22
6.5 ANÁLISIS MULTIVARIADO.....	22
7. RESULTADOS.....	26
7.1 CONDICIONES AMBIENTALES.....	26
9.2 DESCRIPCIÓN DE LA COMUNIDAD DEL ZOOPLANCTON.....	32
9.3 VARIABILIDAD ESTACIONAL DE LA ABUNDANCIA DE ESPECIES DEL ZOOPLANCTON EN	
FUNCIÓN DE LA VARIABILIDAD AMBIENTAL.....	43
9.4 ANÁLISIS DE PROCEDIMIENTO DE PERMUTACIÓN MULTI-RESPUESTA (PPMR).....	45
9.5 ANÁLISIS INDICADOR DE ESPECIES (AIE).....	46
10. DISCUSIÓN.....	49
10.1 ESTRUCTURA Y COMPOSICIÓN DE LA COMUNIDAD EN FUNCIÓN DE LAS CONDICIONES	
AMBIENTALES.....	51
10.2 REGIONALIZACIONES FAUNÍSTICAS DEL ZOOPLANCTON.....	57
10.3 EFECTO DE LA VARIABILIDAD AMBIENTAL.....	60
11. CONCLUSIONES.....	63
REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	66

LISTA DE FIGURAS

- FIGURA 1.** ÁREA DE ESTUDIO EN EL GOLFO DE CALIFORNIA. ISLA ANGEL DE LA GUARDIA (AG), ISLA TIBURÓN (IT), BAHÍA DE LOS ÁNGELES (BA), BAHÍA SAN FRANCISQUITO (BSF), BAHÍA KINO (BK), ISLA DEL CARMEN (IC), BAHÍA CONCEPCIÓN (BC). LOS ROMBOS REPRESENTAN LAS ESTACIONES OCEANOGRÁFICAS MUESTREADAS DURANTE ENERO Y JULIO.16
- FIGURA 2.** CONDICIONES HIDROGRÁFICAS REGISTRADAS DURANTE ENERO Y JULIO DE 2007 EN LA PARTE CENTRO Y NORTE DEL GOLFO DE CALIFORNIA. TEMPERATURA SUPERFICIAL DEL MAR (A, B), CONCENTRACIÓN DE CLOROFILA-A (C, D), PORCENTAJE DE SATURACIÓN DE OXÍGENO DISUELTO SUPERFICIAL (%) (E, F), LÍMITE SUPERIOR DE LA CAPA CON CONDICIONES HIPÓXICAS (G, H) Y PROFUNDIDAD DE LA CAPA DE MEZCLA (I, J).28
- FIGURA 3.** CONCENTRACIONES DE PIGMENTOS FOTOSINTÉTICOS Y ACCESORIOS DETECTADAS POR HPLC EN LAS ESTACIONES OCEANOGRÁFICAS DURANTE ENERO Y JULIO DE 2007 EN EL GOLFO DE CALIFORNIA. EL SÍMBOLO () INDICA QUE LAS CONCENTRACIONES ESTUVIERON FUERA DEL RANGO DE DETECCIÓN DEL INSTRUMENTO DE MEDICIÓN EMPLEADO EN EL MÉTODO (HPLC).30
- FIGURA 4.** DISTRIBUCIÓN ESPACIAL DE LOS GRUPOS TAXONÓMICOS DEL FITOPLANCTO INFERIDOS MEDIANTE EL ANÁLISIS DE COCIENTES DE PIGMENTOS ACCESORIOS DETECTADOS DURANTE ENERO (A, C, E, G, I, K, M, O) Y JULIO (B, D, F, H, J, L, N, P) EN EL GOLFO DE CALIFORNIA. LOS CÍRCULOS NEGROS INDICAN ESTACIONES CON ELEVADA DOMINANCIA DE CADA GRUPO TAXONÓMICO (= ALTA CERTIDUMBRE DE IDENTIFICACIÓN TAXONÓMICA) Y CÍRCULOS GRISES INDICAN ESTACIONES DONDE LA PROPORCIÓN DE COCIENTES ES TAN HOMOGÉNEA QUE NO PERMITE INFERIR LA DOMINANCIA DE ALGUN GRUPO TAXONÓMICO PARTICULAR (ES DECIR NO SIGNIFICA AUSENCIA DE ESE GRUPO)31
- FIGURA 5.** RIQUEZA ESPECÍFICA (A, B) Y ABUNDANCIA RELATIVA (C, D) DE LOS OCHO GRUPOS TAXONÓMICOS DEL ZOOPLANCTON ANALIZADOS DURANTE ENERO (A, C) Y JULIO (B, D) 2007 EN LA PARTE CENTRO Y NORTE DEL GOLFO DE CALIFORNIA. LAS BARRAS EN GRIS REPRESENTAN AL HOLOPLANCTON Y LAS NEGRAS AL MEROPLANCTON.34
- FIGURA 6.** DESCRIPTORES DE LA COMUNIDAD DE LA TAXOCENOSIS DE OCHO GRUPOS TAXONÓMICOS DEL ZOOPLANCTON REGISTRADOS DURANTE ENERO Y JULIO DE 2007 EN EL GOLFO DE CALIFORNIA. RIQUEZA ESPECÍFICA (A, B), ABUNDANCIA TOTAL DEL ZOOPLANCTON (C, D), DIVERSIDAD (H') (E, F), EQUIDAD (J') (G, H) Y DOMINANCIA (I, J). .36
- FIGURA 7.** ESPECIES NUMÉRICAMENTE DOMINANTES DE LA ESTRUCTURA DE LA COMUNIDAD DEL ZOOPLANCTON RECOLECTADO DURANTE ENERO (A) Y JULIO (B) 2007 EN LA REGIÓN NORTE Y CENTRO DEL GOLFO DE CALIFORNIA.37
- FIGURA 8.** RELACIÓN DE LA ABUNDANCIA PROMEDIO DE CADA ESPECIE Y LA FRECUENCIA DE APARICIÓN EN LAS MUESTRAS RECOLECTADAS DURANTE ENERO (A) Y JULIO (B) 2007 EN LA REGIÓN NORTE Y CENTRO DEL GOLFO DE CALIFORNIA.39
- FIGURA 9.** A) CURVA ACUMULATIVA DE ESPECIES DE OCHO GRUPOS DEL ZOOPLANCTON EN FUNCIÓN DE LA ABUNDANCIA RELATIVA DE TODAS LAS ESPECIES. LA LÍNEA AZUL REPRESENTA A LAS ESPECIES DEL PERIODO INVIERNO Y LA ROJA A LAS DEL PERIODO DE VERANO. B Y C) ESPECTRO DE TALLA MÁXIMA TEORIZADO PARA LAS 215 ESPECIES DEL ZOOPLANCTON EN FUNCIÓN DE LA ABUNDANCIA INTERESPECÍFICA.41

FIGURA 10. BIOMASA INTERESPECÍFICA DE LAS 41 ESPECIES TRÓFICAMENTE MAS RELEVANTES REGISTRADAS DURANTE ENERO (A) Y JULIO (B) EN LA TAXOCENOSIS DE OCHO GRUPOS DEL ZOOPLANCTON DEL GOLFO DE CALIFORNIA. LAS BARRAS INDICAN LA BIOMASA PROMEDIO POR ESPECIES Y LAS LÍNEAS SU ERROR ESTÁNDAR.42

FIGURA 14. ANÁLISIS DE CORRELACIÓN CANÓNICA (ACC) DE LA ABUNDANCIA DE ESPECIES DE OCHO GRUPOS DEL ZOOPLANCTON EN FUNCIÓN DE LAS VARIABLES AMBIENTALES REGISTRADAS DURANTE ENERO Y JULIO DE 2007 EN LA PARTE NORTE Y CENTRO DEL GOLFO DE CALIFORNIA. LAS ESTACIONES DE MUESTREO Y VARIABLES AMBIENTALES (A) Y LAS ESPECIES Y VARIABLES AMBIENTALES (B) TIENEN EXACTAMENTE LA MISMA ORIENTACIÓN. LOS PUNTOS AZULES REPRESENTAN LAS ESTACIONES DE MUESTREO ENERO Y LOS ROJOS LAS DE JULIO. LOS PUNTOS GRISES REPRESENTAN LAS ESPECIES EN EL ESPACIO DE ORDENACIÓN MULTIDIMENSIONAL.44

LISTA DE TABLAS

- Tabla 1.** Variación estacional de abundancia relativa por grupos taxonómicos del zooplancton potencialmente relevantes en el funcionamiento del ecosistema pelágico del GC debido a su predominancia numérica y/o biomasa. Hábitos alimentarios (HA) de: Herbívoros (H), Filtradores (F), Omnívoro (O), Carnívoros (C). Síntesis de datos inéditos del proyecto CONACyT-SEMARNAP 2004-C1-144 y diversas fuentes bibliográficas Alvaríño (1963, 1969), Casey-Siegel 1982, Brinton (1979), Brinton y Townsend (1980), Brinton et al. (1986), Hernández-Trujillo y Esquivel (1990), Esquivel-Herrera (1990), Franco-Gordo (1997), Nava-Torales (2003), Aceves-Medina et al. (2003), Fernández-Álamo (2008), Orso-Angulo (2009). Esta tabla muestra que 63 especies de zooplancton, perteneciente a 13 grupos taxonómicos, componen la mayor parte (>75%) de la biomasa de zooplancton y por ende son candidatos para controlar los flujos de energía del ecosistema epipelágico del Golfo de California. 5
- Tabla 2.** Contrastes considerados y planteados como hipótesis nulas mediante el Procedimiento de Permutación de Multi-Respuesta (PPMR). n= número de estaciones comparadas en cada contraste, A= descriptor de la homogeneidad entre grupos y p = valor de probabilidad. 46
- Tabla 3.** Listado de especies significativamente indicadoras de temporadas y regiones obtenidas con el AEI definidas en términos de su frecuencia y abundancia para invierno (enero) y verano (julio) en el Golfo de California. Sólo se muestran las especies con un IV >25% y p <0.05. 47
- Tabla 4.** Listado de especies indicadoras obtenidas con el Análisis Indicador de Especie. Solo se presentan las especies que presentaron fidelidad significativa a las regiones faunísticas al Norte de la Grandes Islas y Centro en términos de su frecuencia y abundancia >25% y p <0.05. 48
- Tabla 5.** Listado de especies indicadoras obtenidas con el Análisis Indicador de Especie. Sólo se presentan las especies que presentaron fidelidad significativa a los ambientes nerítico (< 200 m del fondo marino) y oceánico (>200 m del fondo marino) en términos de su frecuencia y abundancia (>25% y p <0.05). 48

ANEXOS

Anexo I. Cocientes pigmentarios de referencia utilizados en este estudio para determinar grupos taxonómicos del fitoplancton. Los valores de la matriz son una combinación de valores de grupos fitoplanctonicos del ambiente oceánico y costero del fitoplancton en tres lagunas costeras del Golfo de California.....	83
Anexo II. Promedio y desviación estándar calculados para las variables y pigmentos fotosintéticos y accesorios registrados durante enero y julio de 2007 en la parte norte y centro del Golfo de California.	84
Anexo III. Estimaciones de biomasa para 41 especies de zooplancton durante enero y julio de 2007 en la parte norte y central del Golfo de California.	85
Anexo IV. Varianza explicada de la ordenación y correlaciones de Pearson-Kendall con los ejes de ordenación.....	86
Anexo V. Correlaciones de Pearson-Kendall de las variables ambientales con los ejes de ordenación	86

GLOSARIO

Abundancia: Número de organismos por unidad de área, distancia o tiempo durante el esfuerzo de observación o colecta.

Abundancia relativa: Proporción de organismos de un taxón en relación con el número total de individuos de todos los taxa analizados.

Agregación: Agrupamiento de individuos conespecíficos donde no hay ninguna connotación social.

Ambiente pelágico: Zona o ambiente biogeográfico que comprende los mares y océanos abiertos incluyendo exclusivamente la columna de agua.

Asociación biológica: Conjunto de organismos que habitan en un área y tiempo particular, usualmente está conformada por pocas especies numéricamente dominantes y un gran número de especies poco frecuentes y abundantes.

Biomasa: Cantidad de materia orgánica e inorgánica acumulada en un individuo, organismos de un nivel trófico, una población o un ecosistema. Se expresa en peso por unidad de área o volumen.

Comunidad: Unidad ecológica compuesta de un grupo de organismos de diferentes especies que ocupan un área en particular que interactúan mediante relaciones tróficas y etológicas.

Depredación: Tipo de interacción biológica en la que un individuo de una especie (depredador) mata y se alimenta de otro individuo (la presa) para subsistir.

Diversidad ecológica: Riqueza de especies de una comunidad o muestra; número de especies y su abundancia relativa en la comunidad.

Dominancia: Influencia que una especie ejerce sobre una comunidad debido a su abundancia, cobertura territorial o tamaño.

Equidad: Propiedad de una comunidad que se relaciona con la uniformidad de la distribución de individuos entre las especies o de sus abundancia relativas.

Estacionalidad: Variación periódica de una variable con un periodo inferior o igual a un año.

Especie clave: Especie que produce un efecto desproporcionado sobre su medio ambiente en relación con su abundancia. Tales especies afectan a muchos

otros organismos en un ecosistema y ayudan a determinar los tipos y números de otras varias especies en una comunidad.

Especie indicadora: Es una especie que define un rasgo o característica del medio ambiente independientemente de su abundancia y por lo tanto es útil para indicar una condición ambiental.

Holoplancton: Organismos (autótrofos y heterótrofos) que durante todo su ciclo vital forman parte de la comunidad planctónica.

Interacción: Relaciones interespecíficas e intraespecíficas que se dan entre organismos dentro de un ecosistema.

Meroplancton: Organismos zooplanctónicos que pasan parte de su ciclo de vida en la columna de agua como parte de la comunidad planctónica y posteriormente pasan a formar parte de otras comunidades como el bentos o necton).

Mutualismo: Interacción biológica que existe entre individuos de diferentes especies donde ambos se benefician y mejoran su aptitud biológica.

Nivel trófico: Conjuntos de especies u organismos de un ecosistema que coinciden en la posición relativa que ocupan en el flujo de energía y nutrientes, es decir, a los que ocupan un lugar equivalente en la trama alimentaria.

Necton: Organismos acuáticos que son capaces de desplazarse activamente mediante natación en cualquier dirección inclusive en contra de las corrientes marinas.

Parasitismo: Interacción biológica (tipo de simbiosis *sensu lato*), en la cual uno de los participantes (parásito) depende del otro (el hospedero) y obtiene algún beneficio.

Pelágico: Término que se utiliza para denominar a organismos marinos que viven en la columna de agua, independientes del fondo oceánico.

Plancton: Conjunto de organismos que habitan en la columna de agua incapaces de contrarrestar el efecto de las corrientes.

Remolino anticiclónico: Movimiento de un volumen de agua que gira sobre sí mismo, producido por corrientes, mareas oceánicas, estrés del viento e irregularidades en el fondo oceánico. Se dice que es anticiclónico cuando en el hemisferio norte el remolino gira en sentido de las manecillas del reloj.

Remolino ciclónico: Movimiento de un volumen de agua que gira sobre sí mismo, producido por corrientes, mareas oceánicas, estrés del viento e irregularidades en el fondo oceánico. Se dice que es anticiclónico cuando en el hemisferio norte el remolino gira en sentido inverso a las manecillas del reloj.

Simbiosis: Interacción biológica que define la relación entre los organismos de distintas especies.

Surgencia costera: Proceso físico generado por el estrés del viento sobre la superficie del océano, que en conjunto con el efecto de la rotación de la tierra, causa que agua de la superficie se desplace hacia afuera de la costa y sea remplazada por agua subsuperficial que se caracteriza por ser más fría y rica en nutrientes.

Taxón: Organismo de una población (o un grupo de poblaciones) clasificados con criterios taxonómicos (morfológicos y/o genéticos) siguiendo la nomenclatura biológica propuesta por Carl Linnaeus.

Zoogeografía: Rama de la biogeografía que estudia la distribución espacio temporal de las especies animales en el planeta.

Zooplankton: Organismos heterótrofos que forman parte del plancton que incluyen estadios larvales, juveniles y adultos de distintos taxa. Comunidad de animales que derivan libremente en dirección de las corrientes de agua.

RESUMEN

Se analizó cuantitativamente la variabilidad espacio-temporal de la distribución, abundancia, diversidad y biomasa de ocho grupos del holoplancton (Copepoda, Euphausiacea, Pteropoda, Heteropoda, Nudibranchia) y meroplancton (larvas de peces, Paralarvas de cefalópoda y larvas de crustáceos Galatheidae) en función de múltiples variables ambientales bajo condiciones ambientales contrastantes en Enero (temporada fría, 26 estaciones) y Julio (temporada cálida, 12 estaciones) 2007 en la parte Centro y Norte del Golfo de California. La temperatura, salinidad, densidad, concentración de oxígeno disuelto, concentración de Cl-a y otros 7 pigmentos fotosintéticos y accesorios fueron analizados para caracterizar el ambiente del ecosistema epipelágico. Enero se caracterizó por bajas temperaturas superficiales (14-18 °C), mayores concentraciones de chl-a (21.5-128.8 mg m⁻²) una columna de agua bien oxigenada (50-80% de saturación O₂), una capa de mezcla profunda (95 m) y el límite superior de la zona con condiciones hipóxicas profunda (>150 m, < 1.5 ml O₂ L⁻¹, ZCH). En contraste, durante Julio prevalecieron temperaturas elevadas (24-30 °C), bajas concentraciones de chl-a (3.6-26.3 mg m⁻²), menores porcentajes de oxigenación (40%), una capa de mezcla somera (24 m) y una ZCH similar a enero. Se identificaron 215 especies; las larvas de peces tuvieron la mayor proporción de especies (44 y 71 spp respectivamente) durante ambos periodos, seguidos de Copepoda (46 y 40 spp.), Pteropoda (21 y 14 spp.), Heteropoda (9 y 11 spp.), Cephalopoda (9 y 3 spp), Euphausiacea (7 y 4 spp.). Galatheidae (3 y 1 spp) y Nudibranchia (1 spp) tuvieron una riqueza de especies característicamente baja. 23 especies del zooplancton en su mayoría Copepoda, pero destacando *Rhincalanus nasutus*, *Pleuromamma gracilis*, *Centropages furcatus*, *Clausocalanus furcatus*, y el krill *Nyctiphanes simplex* representaron el 95% del total de la abundancia y biomasa de ambos cruceros. Estas especies aunado con su alta frecuencia de aparición y heterogeneidad espacial fueron consideradas especies que potencialmente pueden tener una función ecotrofodinámica relevante en el ecosistema epipelágico del Golfo de California. La temperatura, concentración de pigmentos accesorios zeaxantina (Cyanophyceae), fucoxantina (Bacilliarophyceae), diadinoxantina (Haptofitas) y en menor magnitud la salinidad y la profundidad de la capa de mezcla fueron las

variables de mayor influencia en la estructura de la comunidad con marcadas diferencias estacionales pero con un número total de especies similar que sugiere un cambio sucesional de especies pero controlado por la capacidad de carga del sistema. Se confirma la existencia dos provincias faunísticas (norte de las grandes islas y parte central del Golfo de California) y se detecta que la estructura de la comunidad de especies no fue significativamente distinta entre muestreos diurnos y nocturnos pero si entre la región nerítica (<200 m) y oceánica (>200 m). Los mayores cambios en la composición de especies a escala estacional se observaron en especies poco frecuentes, en su mayoría incluidas por larvas de peces y moluscos holoplanctónicos. Del análisis y síntesis simultáneo de 8 grupos taxonómicos emergente una visión sin precedentes la estructura de la comunidad del zooplancton del Golfo de California dominada por relativamente pocas especies (41 especies) y que la fuente de mayor variabilidad en la estructura de la comunidad es causada principalmente por especies poco abundantes (con supuesta menor influencia trofodinámica). Esto sugiere que la trofodinámica del ecosistema epipelágico del golfo es fuertemente influenciada por especies nodo del zooplancton altamente abundantes y de amplia distribución que causan la mayor parte de la producción de biomasa del zooplancton en el Golfo de California.

ABSTRACT

This research analyzed quantitatively the spatio-temporal variability of the distribution, abundance, index aggregation, diversity, and biomass of eight groups of holoplankton (Copepoda, Euphausiacea, Pteropoda, Heteropoda, Nudibranchia) and meroplankton (fish and crustacean Galatheid larvae, and cephalopod paralarvae) in function of multiple environmental variables during seasonal environmental contrasting conditions (January = cold season and July = warm season 2007) in the central and northern Gulf of California. Temperature, salinity, density, dissolved oxygen concentration, concentration of Chl-*a* and other 11 photosynthetic and accessory pigments were analyzed to characterize the environment of epipelagic ecosystem. During January prevailed low surface temperatures (14-18° C), high chl-*a* concentrations (21.5-128.8 mg m⁻²), well-oxygenated water column (50-80% O₂ saturation), and deep upper boundary of the hypoxic conditions (>150 m, < 1.5 ml O₂ L⁻¹, ZCH), and deep mixed layer (95 m). In contrast, during July prevailed high temperatures (24-30° C), low chl-*a* concentrations (3.6-26.3 mg m⁻²), low percentages of oxygen saturation (40%), shallow mixed layer (24 m) and deep ZCH similar to January. We identified a total of 215 species; fish larvae had the highest proportion of species (44 and 71 spp.) during both periods, followed by Copepoda (46 and 40 spp.), Pteropoda (21 and 14 spp.), Heteropoda (9 and 11 spp.) and Euphausiacea (7 and 4 spp.). Only 23 species of zooplankton (mostly copepods, outstanding *Pleuromamma gracilis*, *Clausocalanus furcatus*, and krill *N. simplex*) accounted for 95% of the total abundance and likely biomass during both cruises. Because their high frequency of occurrence and spatial heterogeneity these were considered species with potential to form dense aggregations playing a relevant role in the trophodynamics in the Gulf of California epipelagic ecosystem. The temperature, concentration of accessory pigments zeaxanthin (cyanobacteria), fucoxanthin (diatoms), diadinoxantina (haptophytes) and with lower influence salinity and depth of the mixed layer were the most influential variables that modify zooplankton community structure with marked differences seasonal variability, however small changes in the total number of species in January and July suggests a seasonal change of species controlled by the load capacity of the epipelagic

ecosystem. I confirmed the existence of two faunal provinces (north of the larger islands and the central Gulf of California) and detects the community structure of species was not significantly different between day and night samples but between the neritic (<200 m) and oceanic (> 200 m) regions. The greatest changes in species composition were observed on seasonal rare species, mostly by including fish and holoplanktonic mollusks. From the simultaneous analysis and synthesis of 8 taxa emerge an unprecedented perspective that the zooplankton community structure in the Gulf of California is dominated by relatively few holoplanktonic species (41 species), and that great part of plankton variability in community structure is caused by low abundance species (probably with small influence in the pelagic trophodynamics). This suggests that epipelagic trophodynamics in the Gulf of California ecosystem is strongly influenced mostly by relatively few highly abundant zooplankton species, widely distributed, perhaps causing high biomass production in the Gulf of California.

1. INTRODUCCIÓN

El zooplancton está conformado por especies de prácticamente todos los taxa de organismos que habitan en el ecosistema pelágico marino (Kiørboe, 2008). Estos pueden ejercer un control efectivo del crecimiento poblacional del fitoplancton y a la vez constituir una parte significativa del alimento de diversos organismos del plancton, necton y aves marinas. Por lo tanto el zooplancton representan un componente de biomasa y diversidad biológica fundamental en la trofodinámica del ecosistema pelágico transfiriendo gran parte de la energía fijada por los productores primarios hacia los niveles tróficos superiores (Brinton *et al.*, 1986; Gendron, 1992; Lluch-Cota *et al.*, 2007). Debido a que gran parte de los organismos zooplanctónicos tienen ciclos de vida relativamente cortos (semanas, meses, y en menor proporción pocos años) éstos usualmente tienen una rápida respuesta a cambios en las condiciones ambientales (Gómez-Gutiérrez *et al.* 1995; Varpe, 2012; Litchman *et al.* 2013). En consecuencia, comprender los cambios en la estructura de la comunidad zooplanctónica en función de la variabilidad ambiental a diferentes escalas de tiempo y espacio es un elemento clave en la comprensión del funcionamiento y productividad biológica del ecosistema pelágico marino.

La variabilidad espacio-temporal en la estructura de la comunidad del zooplancton usualmente está estrechamente relacionada a los cambios de las poblaciones de los productores primarios acoplados a los pronunciados cambios estacionales e interanuales de las condiciones ambientales que ocurren en el Golfo de California (Lara-Lara *et al.*, 1993; Valdez-Holguín *et al.*, 1999; Lavín & Marinone, 2003; Hidalgo-González & Álvarez-Borrego, 2004; Herrera-Cervantes *et al.*, 2010, Gómez-Gutiérrez *et al.*, 2012). Los centros de mayor biomasa y producción de biomasa en el ambiente en el golfo están asociados a procesos de surgencias costeras (Álvarez-Borrego *et al.*, 1978; Gómez-Gutiérrez *et al.*, 2012; Álvarez-Borrego, 2012) o remolinos ciclónicos en el hemisferio norte (Sánchez-Velasco *et al.*, 2009, 2013) que transportan aguas superficiales con elevadas concentraciones de nutrientes orgánicos e inorgánicos hacia el estrato eufótico.

La estacionalidad de la producción primaria nueva (integrada verticalmente) en el Golfo de California se divide en cuatro periodos: temporada fría (diciembre-mayo) con valores que fluctúan entre 1.16–1.91 g C m⁻² d⁻¹, temporada cálida (julio-octubre) con valores 4 veces menores 0.39–0.49 g C m⁻² d⁻¹ y dos breves periodos de transición: frío-cálido (junio) y cálido-frío (noviembre) con valores de producción primaria integrada intermedios (Hidalgo-González & Álvarez-Borrego, 2004). Este patrón de variación estacional ha sido confirmado mediante la evaluación de la concentración de clorofila-a superficial inferida a partir de imágenes de satélite (Pegau *et al.*, 2002; Espinosa-Carreón & Valdez-Holguín, 2007; Herrera-Cervantes *et al.*, 2010; Robinson *et al.*, 2013). Los cambios estacionales en la estructura de la comunidad del zooplancton relacionados con las pronunciadas variaciones estacionales de la concentración de clorofila-a han sido considerablemente mejor estudiados en larvas de peces (ictioplancton) (Moser *et al.* 1974; Aceves-Medina *et al.*, 2003, 2004; Sánchez-Velasco *et al.* 2004, 2006, 2007, 2009, 2013; Peguero-Icaza *et al.*, 2008; Avendaño-Ibarra *et al.*, 2013) que en la fauna zooplanctónica del Golfo de California (Brinton & Townsend, 1980; Brinton *et al.*, 1986; Lavaniegos *et al.*, 1989; Esquivel-Herrera, 1990; Franco-Gordo, 1997; Angulo-Campillo, 2009; Palomares-García *et al.*, 2013). Los cambios en la estructura del zooplancton aún no han sido analizados de manera integral ni cuantitativa por diversas razones: 1) la enorme dificultad de identificar a nivel de especies todos los taxa que componen las asociaciones planctónicas, 2) la inherente selectividad de las redes de plancton que sesgan el amplio espectro de tamaño de los organismos planctónicos de cada especie (o sus fases de vida), 3) la respuesta multivariada del conjunto de especies a las condiciones ambientales imperantes, 4) las múltiples interacciones simbióticas (i.e. depredación, parasitismo, mutualismo, comensalismo y neutralismo) que afectan dinámicamente la estructura de la comunidad y 5) la inherente asociación de la estructura de la comunidad con los procesos de circulación oceánica que causan la retención, dispersión y/o conectividad entre las diferentes poblaciones del plancton en el Golfo de California (Peguero-Icaza *et al.*, 2008; Marinone, 2003; Marinone, 2012).

Es evidente que los patrones de distribución espacial y variación temporal del zooplancton en el Golfo de California aun están lejos de ser cabalmente comprendidos (Brinton *et al.*, 1986). Hasta ahora, la mayor parte de las publicaciones que estudian la distribución y abundancia en el golfo se han enfocado a grupos del zooplancton taxonómicamente bien conocidos como los crustáceos Copepoda (Jiménez-Pérez & Lara-Lara, 1988; Palomares-García *et al.*, 2013), Euphausiacea (Mundhenke 1969; Brinton & Townsend, 1980; Lavaniegos *et al.* 1989, 2012; Ladron de Guevara *et al.*, 2008; Tremblay *et al.*, 2010; Gómez-Gutiérrez *et al.*, 2010a,b, 2012), poliquetos (Fernández-Álamo, 1991, 1992, 2002), moluscos holoplanctónicos (Fernández-Álamo, 1996; Angulo-Campillo, 2009; Angulo-Campillo *et al.*, 2011), moluscos meroplanctónicos (Caramillo-Coop *et al.*, 2011; De Silva Dávila *et al.*, 2013), sifonóforos (Esquivel-Herrera, 1990; Gasca & Suárez 1991) y quetognatos (Alvariño, 1969; Medina-Rendón, 1979; Franco-Gordo, 1997) entre otros. Existen relativamente pocas publicaciones que hayan analizado de manera simultánea varios grupos del zooplancton (identificados a grandes grupos) en relación con las condiciones ambientales (Brinton *et al.*, 1986; Lavaniegos & González-Navarro, 1999; Nava-Torales, 2003; Siordia-Cermeño & Sánchez-Velasco, 2004; Vicencio-Aguilar & Fernández-Del Álamo, 2005; De Silva-Dávila *et al.*, 2006). Salvo Jerónimo-Balcázar (2011) quien relacionó los cambios en la composición del ictioplancton y el zooplancton identificado a grandes grupos taxonómicos con la variabilidad ambiental mediante métodos multivariados.

La comunidad del zooplancton en el Golfo de California es de afinidad tropical-subtropical con algunas especies relictas de afinidad templada dominada numéricamente por el grupo de los copépodos (quienes constituyen entre un 35 y un 60% de la abundancia total) y en menor magnitud por eufáusidos, quetognatos, cladóceros y decápodos (Brinton *et al.*, 1986; Palomares-García *et al.*, 2013). Un meta-análisis de la abundancia relativa de especies numéricamente dominantes en el Golfo de California muestra que 63 especies de 13 grupos taxonómicos constituyen la mayor parte (>75%) de la abundancia del zooplancton (y posiblemente la biomasa) posiblemente controlando gran parte de los flujos de energía del ecosistema

epipelágico (Tabla 1). Sin embargo, en la actualidad no existe un estudio que analice las relaciones de estructura de la comunidad, distribución y abundancia de múltiples grupos taxonómicos identificados a nivel de especies en función de los cambios estacionales en las condiciones ambientales. La presente tesis incluye información de la taxocenosis de ocho grupos de zooplancton (holo y meroplancton) analizados simultáneamente en función de múltiples variables biológicas, químicas y físicas creando una primera perspectiva multigrupal del meso- y macrozooplancton, identificando las especies más relevantes en términos de su abundancia, frecuencia de aparición, espectro de talla y biomasa.

Tabla 1. Variación estacional de abundancia relativa por grupos taxonómicos del zooplancton potencialmente relevantes en el funcionamiento del ecosistema pelágico del GC debido a su predominancia numérica y/o biomasa. Hábitos alimentarios (HA) de: Herbívoros (H), Filtradores (F), Omnívoro (O), Carnívoros (C). Síntesis de datos inéditos del proyecto CONACyT-SEMARNAP 2004-C1-144 y diversas fuentes bibliográficas Alvaríño (1963, 1969), Casey-Siegel 1982, Brinton (1979), Brinton y Townsend (1980), Brinton et al. (1986), Hernández-Trujillo y Esquivel (1990), Esquivel-Herrera (1990), Franco-Gordo (1997), Nava-Torales (2003), Aceves-Medina et al. (2003), Fernández-Álamo (2008), Orso-Angulo (2009). Esta tabla muestra que 63 especies de zooplancton, perteneciente a 13 grupos taxonómicos, componen la mayor parte (>75%) de la biomasa de zooplancton y por ende son candidatos para controlar los flujos de energía del ecosistema epipelágico del Golfo de California.

Grupo taxonómico	No. total de spp. y spp. Dominantes)	HA	Invierno	Periodo de transición	verano
Copépodos	>120 (9)	O	<i>R. nasutus</i> (11%)	<i>P. elongatus</i> 33%	<i>C. furcatus</i> 10%
		O	<i>P. gracilis</i> 10%	<i>R. nasutus</i> 23%	<i>C. pauper</i> 6%
		O	<i>S. danae</i> 8%	<i>A. clausi</i> 8%	<i>R. nasutus</i> 6%
		O	<i>C. pacificus</i> 8%	<i>C. furcatus</i> 7%	<i>T. discaudata</i> 6%
Eufáusidos	11 (3)	O	<i>N. simplex</i> 95%	<i>N. simplex</i> 87%	<i>N. simplex</i> 83%
		C	<i>N. difficilis</i> 4%	<i>N. difficilis</i> 12%	<i>N. difficilis</i> 13%
		C	<i>E. eximia</i> 1%	<i>E. eximia</i> 1%	<i>E. eximia</i> 1%
Cladoceros	3 (3)	H	<i>Penilia avirostris</i> -	No datos	<i>Penilia avirostris</i> 31%
		H	<i>Pseudoevadne</i> sp. 2%	No datos	<i>Pseudoevadne</i> sp. 10%
		H	<i>Podon</i> sp. -	No datos	<i>Podon</i> sp. 10%
Anfipodos	? (4)	C	<i>Phronimopsis spinifera</i> ,	No datos	No datos
		C	<i>Vibilia armata</i> ,	No datos	No datos
		C	<i>Lestrigonus shoemakeri</i>	No datos	No datos
		C	<i>Primno brevidens</i>	No datos	No datos
Miscidaceos	? (3)	O	<i>Euchaetomera plebeya</i> ,	No datos	No datos
		O	<i>Archeomysis</i> sp.	No datos	No datos
		O	<i>Mysidopsis</i> sp.	No datos	No datos
Pteropoda	49 (7)	C	<i>Creseis virgula conica</i> 44%	<i>Atlanta peroni</i> 30%	<i>Creseis virgula</i> 37%
		C	<i>Diacria quadridentata</i> 13%	<i>Li. trochiformis</i> 21%	<i>Atlanta peroni</i> 27%
		C	<i>Di. longirostris</i> 13%	<i>C. virgula conica</i> 13%	<i>C. virgula conica</i> 17%
		C	<i>Hyalocylis striata</i> 9%	<i>Hyalocylis striata</i> 11%	
Cefalópodos	14 (3 taxa)	C	<i>Pyroteuthidae</i> 73%	<i>Pyroteuthidae</i> 77%	<i>Pytotheithidae</i> 38%
		C	<i>Enoplateuthidae</i> 10%	<i>Enoplateuthidae</i> 10%	<i>Octipodidae</i> 18%
Sifonóforos	>40 (4)	C	<i>Muggia atlantica</i>	No datos	<i>Muggia atlantica</i> 68%
		C	<i>Lensia challengerii</i>	No datos	<i>N. natans</i> 18%
		C	<i>Bassia bassensis</i>	No datos	<i>B. bassensis</i> 7%
Thaliaceos	? (2)	C	<i>Thalia democratica</i>	No datos	
		C	<i>Doliolum gegenbauri</i>	No datos	
Poliquetos	25 (6)	C	<i>T. planktonis</i> 70%	No datos	<i>Lanice</i> sp. 60%
		C	<i>S. kowaleski</i> 20%	No datos	<i>Spiochaetopterus</i> 10%
		C	<i>P. pelagica</i> 10%	No datos	<i>Prionospio</i> 10%
Quetognatos	17 (5)	C	<i>Sagitta enflata</i> 60%	No datos	<i>Sagitta enflata</i> 66%
		C	<i>Sagitta decipiens</i> 10%	No datos	<i>Sagitta euneritica</i> 26%
		C	<i>Sagitta regularis</i> 10%	No datos	<i>Sagitta minima</i> 7-12%
Apendicularia	? (5)	F	<i>Oikopleura dioica</i> ,	No datos	
		F	<i>Stegosoma magnum</i>	No datos	
		F	<i>Megalocercus huxleyi</i>	No datos	
Ictioplancton	>80 (9)	O	<i>B. panamense</i> 43%	<i>Engraulis mordax</i> 43%	<i>C. mysticetus</i> 36%
		O	<i>Engraulis mordax</i> 15%	<i>L. stilbius</i> 20%	<i>O.a libertate</i> 25%
		O	<i>T. mexicanus</i> 12%	<i>Citharichthys fragilis</i> 8%	<i>B. panamense</i> 13%
		O	<i>Sardinops sagax</i> 4%	<i>Sardinops sagax</i> 7%	<i>T.s mexicanus</i> 5%

2. ANTECEDENTES

Son relativamente pocos los estudios sinicológicos que analizan simultáneamente los cambios en la estructura de la comunidad del zooplancton a nivel de especies en relación con la variabilidad ambiental. Brinton *et al.* (1986) realizaron la primera y hasta ahora más completa revisión bibliográfica de la estructura de la comunidad del zooplancton en el Golfo de California (Foraminifera, Medusae, Siphonophorae, Chateognatha, Euphausiacea, Copepoda y Amphipoda) y propusieron la primera regionalización faunística del zooplancton en asociación con múltiples variables ambientales [número total de partículas en el seston, concentración de la clorofila-a, temperatura superficial y de aguas profundas, flujo geostrófico, concentración de oxígeno disuelto, profundidad de la capa hipóxica (<1.5 ml O₂ L⁻¹) y biovolumen de zooplancton desplazado]. Ellos propusieron dos regiones faunísticas: una de afinidad zoogeográfica templada, que comprende desde las Grandes Islas hasta el norte del golfo, y otra de afinidad subtropical y tropical, que va del sur de las Grandes Islas hasta la boca del Golfo de California. Otras regionalizaciones faunísticas se han propuesto usando el criterio de gradientes térmicos superficiales que varían espacio-temporalmente en la comunidad del ictioplancton (Aceves-Medina *et al.*, 2003, 2004, 2009) y moluscos holoplanctónicos (Pteropoda, Heteropoda y Nudibranchia) (Angulo-Campillo, 2009).

Lavaniegos & González-Navarro (1999a) describieron la estructura del zooplancton a nivel de grupos en el Canal de San Lorenzo (Bahía de La Paz, B.C.S.) durante condiciones climáticas promedio (1990) y durante un evento de El Niño (1992-93). Ellos demostraron que los copépodos, quetognatos y las apendicularias fueron los grupos taxonómicos más abundantes durante ambos periodos, que las apendicularias, tunicados y larvas de poliquetos fueron los únicos grupos significativamente más abundantes en 1990 y que los ostrácodos fueron significativamente más abundantes durante 1992-93. Lavaniegos & González-Navarro (1999b) detectaron que la principal diferencia entre ambos periodos fue la disminución de abundancia del copépodo *Nannocalanus minor* y el considerable

incremento de abundancia de la especie tropical costera ecuatorial *Undinula vulgaris* durante el período con anomalías térmicas positivas.

Nava-Torales (2003) realizó la primera estimación de la abundancia relativa y la estructura de la comunidad de todos los grupos taxonómicos en el Golfo de California identificando y estimando la abundancia relativa de 23 grupos taxonómicos del zooplancton en un crucero realizado en febrero 1988. Este estudio reportó que Copepoda fue el grupo taxonómico más abundante de la comunidad (35.9%), seguido de Euphausiacea (12.2%), Cladocera (10.0%), Appendicularia (8.6%) y Chaetognata (6.7%). Sin embargo, en dicho estudio no se hizo ninguna asociación cuantitativa del zooplancton con las condiciones ambientales excepto la comparación cualitativa de los patrones de distribución de cada grupo taxonómico con el mapa de distribución de la temperatura superficial y biovolumen de zooplancton.

Siordia-Cermeño & Sánchez-Velasco (2004) analizaron la abundancia relativa de 19 grupos taxonómicos del zooplancton identificados a grandes grupos (mar-abr 1998) en la parte norte y centro del golfo detectando que los Copepoda (65%), Cladocera (22%) y Euphausiacea (5%) fueron los grupos más abundantes. Ellas definieron dos agrupaciones de estaciones: una localizada en la parte central del Golfo de California (abundancia promedio = $23415 \text{ ind.} \times 1000 \text{ m}^{-3}$) y otra ubicada al sur de las Grandes Islas y zona costera de Guaymas (abundancia promedio = $6718 \text{ ind.} \times 1000 \text{ m}^{-3}$) coincidiendo con la regionalización faunística de Brinton *et al.* (1986).

Vicencio-Aguilar & Fernández-Álamo (2005) describieron la composición específica (listado taxonómico) de radiolarios, cnidarios (Hidrozoa y Siphonophorae), anélidos polichaeta, crustáceos (Cladocera, Ostracoda, Copepoda, Euphausiacea y Decapoda) y Chaetognata a partir de cuatro cruceros oceanográficos (Abr y Ago 1977, Feb 1978 y Feb 1979) realizados en el Golfo de California identificando 113 taxa (110 especies) de holoplancton y meroplancton. Sin embargo, en este listado taxonómico se aprecian algunas inconsistencias en la identificación taxonómica y la

distribución zoogeográfica de Copepoda (reportando únicamente 12 especies cuando se conoce una riqueza específica >53 especies) y Euphausiacea (*Thysanoessa gregaria*, *Euphausia recurva*) de afinidad subártica y del Pacífico Central debido a que estas especies no ha sido registradas en estudios previos ni posteriores (Brinton & Townsend, 1980; Jiménez-Pérez & Lara-Lara, 1988; Lavaniegos *et al.*, 1989; Palomares-García *et al.*, 1998; Brinton *et al.*, 2000; Palomares-García *et al.*, 2013) y no se visualiza un mecanismo oceanográfico plausible de corrientes y masas de agua que expliquen su presencia dentro del Golfo de California.

Jerónimo-Balcázar (2011) analizó cuantitativamente la variación espacio-temporal de la abundancia de las larvas de peces pelágicos menores y 18 grupos taxonómicos del zooplancton (identificados a grandes grupos) en relación con la variabilidad del ambiente (temperatura, salinidad, concentración de clorofila-a y biovolumen desplazado de zooplancton) en la región centro y sur del Golfo de California (marzo 2005 y 2006). Los grupos dominantes fueron: Copepoda (46 y 63.5% en cada crucero), Chaetognata (27 y 10.6%), Radiolaria (12.3%) y Euphausiacea (5.5 y 7.9%). Ella detectó, mediante análisis estadísticos multivariados, que los grupos zooplanctónicos como los hidroides, Cephalopoda y en menor proporción Radiolaria y Ostracoda presentaron su mayor abundancia en condiciones de elevada temperatura superficial del mar, salinidad y bajas concentraciones de biomasa. Mientras que Copepoda, Pteropoda, Polichaeta, Thaleacea y Gasteropoda aumentaron su abundancia significativamente en condiciones ambientales opuestas.

Jiménez-Pérez & Lara-Lara (1988) analizaron la distribución del biovolumen y la estructura de la comunidad del zooplancton (identificados a grandes grupos excepto los Copepoda) en la región central y sur del Golfo de California durante el evento de El Niño 1982-1983 (marzo 1983), confirmando que los copépodos y los Cladocera fueron los grupos taxonómicos numéricamente dominantes. La mayor parte de las especies de copépodos en el sur del golfo fueron de afinidad tropical y al norte de las Grandes Islas de afinidad templada. La abundancia del componente templado estuvo

asociado al cambio pronunciado de la batimetría, la mezcla por mareas y eventos de surgencias en la región de las Grandes Islas donde prevalecen condiciones frías y elevadas concentraciones de clorofila-a durante todo el año. Palomares-García *et al.* (2013) es la primera investigación sobre la estructura de la comunidad de copépodos capturados durante el verano y distribución vertical asociado con las condiciones ambientales en el Golfo de California. Ellos detectaron que la estructura de la comunidad de copépodos estuvo asociada a cambios térmicos verticales durante verano y al porcentaje de saturación de oxígeno, biovolumen de zooplancton y concentración de clorofila-a durante el invierno. 43 de las 52 especies de copépodos identificadas se concentraron en los primeros 50 m de profundidad durante el día y la noche concluyendo que estas especies no realizan extensas migraciones verticales diarias.

La mayoría de los estudios previos han asociado la distribución y abundancia del zooplancton con la concentración de clorofila-a (datos *in situ* y derivados de imágenes satelitales) como un indicador de la biomasa del fitoplancton debido a que todos los taxa contienen este pigmento fotosintético. Con la introducción de técnicas analíticas de cromatografía líquida de alta resolución (HPLC) y análisis de cocientes pigmentarios se definió la composición del fitoplancton a grandes grupos mediante criterios de presencia y proporción relativa de concentración de pigmentos fotosintéticos y accesorios (Ayala-Rodríguez, 2008). La aplicación de estas técnicas provee un nuevo panorama del estudio ecológico de las interacciones espacio-temporales entre el fitoplancton y zooplancton permitiendo, al menos conceptualmente, inferir asociaciones interespecíficas entre organismos autotróficos, mixotróficos y heterotróficos que co-habitan el ecosistema epipelágico marino. Sin embargo, hasta ahora se ha asumido de manera empírica y directa que las concentraciones de ciertos pigmentos accesorios son indicadoras de grupos taxonómicos específicos del fitoplancton y estas se han asociado a la abundancia de distintos grupos zooplanctónicos (Palomares-García *et al.* 2006a, b; Aceves-Medina *et al.*, 2009; Tremblay *et al.*, 2010; Gómez-Gutiérrez *et al.*, 2012; Palomares-García *et al.*, 2013). Por ejemplo, Palomares-García *et al.* (2006a,b) analizaron la co-

ocurrencia de especies de copépodos con la concentración de los pigmentos fotosintéticos y accesorios inferidos mediante la técnica de HPLC en Bahía Concepción. Sin embargo, esta aproximación no es precisa por que se ha demostrado que cada pigmento accesorio es compartido por varios grupos taxonómico de fitoplancton, es por ello que es necesario asignar una identificación taxonómica mediante el análisis de cocientes pigmentarios (Lewitus *et al.*, 2005).

2.1 Aspectos hidrográficos y su relación con la distribución del zooplancton

La estructura de la comunidad del ictioplancton (larvas de peces) en el Golfo de California es altamente dinámica y ha sido asociada a la variabilidad de su ambiente físico mediante correlaciones con isotermas de temperatura superficial, patrones de circulación y estructuras de mesoescala como remolinos y frentes termohalinos (Aceves-Medina *et al.*, 2003, 2004; Sánchez-Velasco *et al.*, 2006, 2009, 2013; Inda-Díaz *et al.*, 2011; Contreras-Catala *et al.*, 2012; Avendaño-Ibarra *et al.*, 2013). Aceves-Medina *et al.* (2003a) dividieron el Golfo de California en tres regiones faunísticas del ictioplancton que cambian de extensión y ubicación geográfica estacionalmente con el movimiento de las aguas superficiales: i) región norte caracterizada por temperaturas entre 16 y 18 °C donde las especies dominantes fueron de afinidad templada (*Merluccius productus*, *Citharichthys fragilis* y *Argentina sialis*); ii) región central caracterizada por valores de temperatura superficial entre 18 y 20 °C con el predominio de especies con afinidad templado-subtropical (*Engraulis mordax*, *Leuroglossus stilbius*, *Etrumeus teres*, *Scomber japonicus* y *Sardinops caeruleus*) y iii) región sur, con valores de temperatura superficial entre 20 y 22 °C donde predominaron las especies mesopelágicas de afinidad subtropical y tropical (*Triphoturus mexicanus*, *Benthoosema panamense*, *Vinciguerria lucetia*, *Diogenychthys laternatus* e *Hygophum atratum*).

Los moluscos holoplanctónicos, que incluye 62 especies (Pterotrachoidea=23, Thecosomata=21, Gymnostomata=13 y Nudibranchia=3 especies, Angulo-Campillo *et al.*, 2011), también han sido utilizados para definir regiones faunísticas del zooplancton en el Golfo de California: 1) zona norte, que abarca el Alto Golfo y las

Grandes Islas, con especies de afinidad templada, 2) una zona central comprendida entre Punta Trinidad e isla San José donde se distribuyen especies de afinidades templado-tropical y 3) una zona sur que abarca desde La Bahía de La Paz a la boca del Golfo de California con especies de afinidad tropical (Angulo-Campillo, 2009).

Aceves-Medina *et al.* (2003a) y Angulo-Campillo (2009) sugirieron que la distribución de los agrupamientos de larvas de peces se dividieron principalmente en dos periodos (invierno y verano) asociados con los cambios estacionales y patrones de circulación de las corrientes en el Golfo de California. En invierno, se presentan los procesos de surgencia más intensos en la costa este del golfo. Estas condiciones favorecen la reproducción de especies de afinidad subártica y templada. En cambio durante el verano, la alta diversidad es una consecuencia de la invasión de agua tropical proveniente del sur que avanza hasta las inmediaciones de las Grandes Islas provocando una termoclina estacional intensa y somera, lo que favorece la reproducción de especies tropicales.

Recientemente se ha detectado que al sur de las Grandes Islas se presenta un frente termo-halino que separa las asociaciones de especies de larvas de peces tanto en el verano e invierno (Marinone & Lavín, 2003; Danell-Jiménez *et al.*, 2009; Inda-Díaz *et al.*, 2010). Sin embargo, hasta ahora no existe estudios cuantitativos que demuestren si estos frentes termo-halinos también delimitan la distribución de otros grupos de zooplancton. Actualmente se está investigando cómo el zooplancton puede ser transportado y conectarse en poblaciones de distintas regiones faunísticas. Pegero-Icaza *et al.* (2011) han inferido que las rutas de conectividad entre regiones con elevadas densidades de larvas de peces están estrechamente relacionadas con los cambios estacionales de los remolinos (ciclónicos y anticiclónicos) en el golfo. Recientemente Sánchez-Velasco *et al.* (2013) demostraron que las larvas de peces de una costa del golfo pueden ser transportadas rápidamente al otro lado del mismo por amplios remolinos antes de que éstas se recluten como organismos del micronécton manteniendo así la conectividad de las poblaciones de larvas entre ambas costas del golfo.

3. HIPÓTESIS

Considerando como premisa que la mayor heterogeneidad espacio-temporal de las condiciones ambientales en el Golfo de California ocurre a escala estacional, se postula que las mayores diferencias en composición y abundancia de zooplancton se observarán a esta escala temporal cuando se comparan los períodos con mayor contraste ambiental del año (invierno vs verano). Este trabajo observacional pretende investigar como la taxocenosis de ocho grupos del zooplancton con distintas estrategias alimentarias, reproductivas y de ciclos de vida (holoplancton vs meroplancton) se asocian a los cambios ambientales bióticos y abióticos estacionales. En verano se espera encontrar un mayor número de especies de afinidad tropical que corroboren la observación del efecto de “tropicalización estacional del zooplancton” previamente propuesto por Brinton *et al.* (1986).

Se preveé que el análisis simultáneo de múltiples grupos taxonómicos y de sus características ecológicas (riqueza, distribución, abundancia, tallas y biomasa) va a permitir visualizar con mayor precisión cómo se estructura la comunidad de zooplancton en el Golfo de California en función de las condiciones ambientales.

4. OBJETIVOS

4.1 Objetivo general

Describir los principales cambios espacio-temporales de la riqueza específica, abundancia, abundancia relativa, frecuencia de aparición y biomasa de la taxocenosis del holoplancton (Copepoda, Euphausiacea, Pteropoda, Heteropoda, Nudibranquia) y meroplancton (larvas de peces, Paralarvas de cefalopoda y larvas de crustáceos Galatheidae) en la región central y norte del Golfo de California durante condiciones ambientales contrastantes de invierno y verano (enero vs. julio 2007).

4.2 Objetivos específicos

- Describir las condiciones ambientales bióticas (concentración de pigmentos fotosintéticos y accesorios) y abióticas del ecosistema epipelágico de la región norte y centro del Golfo de California durante enero y julio de 2007.
- Estimar la abundancia y obtener los patrones de distribución horizontal de las especies de cinco grupos taxonómicos del holozooplancton (Copepoda, Euphausiacea, Heteropoda, Pteropoda, Nudibranquia) y tres de meroplancton (larvas de peces y decapodos de la familia Galatheidae y paralarvas de Cephalopoda) en la región central y norte del Golfo de California durante enero y julio de 2007.
- Describir la asociación de la estructura de la comunidad de ocho grupos taxonómicos en función de la variabilidad ambiental biótica y abiótica durante condiciones ambientales contrastante de invierno vs verano del 2007 mediante el uso de técnicas estadísticas de análisis multivariados.

5. ÁREA DE ESTUDIO

El Golfo de California (23-32 °N y 107-117 °O) (Fig. 1) es un mar subtropical semicerrado ubicado dentro de la zona templado-cálida que ha sido catalogado como una entidad zoogeografía distinta denominada Provincia de Cortez (Briggs, 1974). La parte central del golfo es la más profunda y contiene cuatro cuencas oceánicas [Pescadero, Farallón (3000 m), Guaymas y Carmen (2000 m)]. La plataforma continental de la costa de la península es rocosa, estrecha y en regiones inexistente, mientras que del lado continental existe una plataforma continental de hasta 30 km de ancho con pendiente suave y arenosa. Al norte de las Grandes Islas existe una región con 3 cuencas someras [cuenca Tiburón (400 m), cuenca Delfín (600 m) y cuenca Wagner (200 m)] mientras que en la Grandes Islas existen canales angostos que comunican la parte norte y central del golfo (Lavín *et al.*, 1997).

El Golfo de California se caracteriza por presentar una pronunciada estacionalidad en la temperatura, concentración de oxígeno disuelto, patrón de circulación de corrientes marinas y vientos, surgencias y productividad primaria y secundaria (Wyrki, 1965; Lavín *et al.*, 1997; Soto-Mardones *et al.*, 1999; Lavín & Marinone, 2003; Hidalgo-González & Álvarez-Borrego, 2004; Delgadillo-Hinojosa *et al.*, 2006; Espinosa Carreón & Valdez-Holgín, 2007; Marinone, 2012; Gómez-Gutiérrez *et al.*, 2012). Esta variabilidad en el golfo responde en gran medida a la influencia de los patrones de dirección e intensidad de los vientos y a la tasa de intercambio de calor entre la atmósfera y el océano (Lavín & Marinone, 2003). Los eventos de surgencias más intensos se producen generalmente en la costa continental durante el invierno por el forzamiento de los vientos de mayor intensidad que provienen del noreste (condiciones frías diciembre a mayo). Los remolinos ciclónicos y anticiclónicos tienen un efecto significativo en la tasa de crecimiento del fitoplancton (Santamaría-Del Angel *et al.*, 1994; Lluch-Cota, 2000) y transporte de zooplancton de una costa a otra (evidenciado con asociaciones de larvas de peces) (Contreras-Catala *et al.*, 2012; Sánchez-Velasco *et al.*, 2009, 2013). Durante el invierno se presenta una columna de agua bien mezclada hasta una profundidad de 100-120 m con una capa hipóxica ($<1.5 \text{ ml O}_2 \text{ L}^{-1}$) relativamente profunda (Tremblay,

2008; Tremblay *et al.*, 2010, Palomares-García *et al.*, 2013). Durante el verano, ocurre un incremento de la radiación solar y la invasión hacia el norte de la masa de agua tropical superficial que favorece la estratificación de la columna de agua. Los vientos de menor intensidad en verano producen débiles eventos de surgencias costera a lo largo de la costa peninsular (Álvarez-Borrego & Lara-Lara, 1991; Lavín *et al.*, 1997). Las surgencias causadas por remolinos ciclónicos tienen supuestamente un efecto considerablemente menor en la concentración y generación de la biomasa fitoplanctónica (condiciones cálidas julio a octubre) que la surgencias costeras (Álvarez-Borrego & Lara-Lara, 1991; Lavín *et al.*, 1997; Santamaría-Del Angel *et al.*, 1999). Asimismo, durante el verano el estrato donde prevalecen condiciones hipóxicas ($<1.5 \text{ ml O}_2 \text{ L}^{-1}$) es relativamente más somero (60-100 m) que en el resto del año (Tremblay, 2008; Tremblay *et al.*, 2010; Palomares-García *et al.*, 2013). Aproximadamente en junio usualmente prevalecen condiciones de transición frío-cálida y en noviembre condiciones de transición cálida-fría (Hidalgo-González & Álvarez-Borrego, 2004; Álvarez-Borrego & Lara-Lara, 1991).

El intervalo de variación de las mareas semidiurnas en el norte del Golfo de California es considerablemente alto (4 a 7 m). La mezcla de agua provocada por la corriente de marea y los patrones de vientos en la región de las Grandes Islas causa un aporte de agua fría y rica en nutrientes a la superficie durante todo el año (Soto-Mardones *et al.*, 1999; Álvarez-Borrego, 2002). La topografía de las grandes islas del Golfo de California favorece la presencia de surgencias persistentes en su parte sur por que presentan una línea de costa siempre con orientación perpendicular a la dirección predominante de los vientos (Roden, 1964). La circulación en el norte del Golfo está dominada por un remolino que se invierte estacionalmente, (ciclónico en verano y anticiclónico en invierno), el ciclónico tiene una duración típicamente de junio a septiembre y el anticiclónico de noviembre a abril (Lavín *et al.*, 1997; Beier, 1997; Beier & Ripa, 1999; Lavín & Marinone, 2003; Calderón-Aguilera *et al.*, 2003; Sánchez-Velasco *et al.*, 2009).

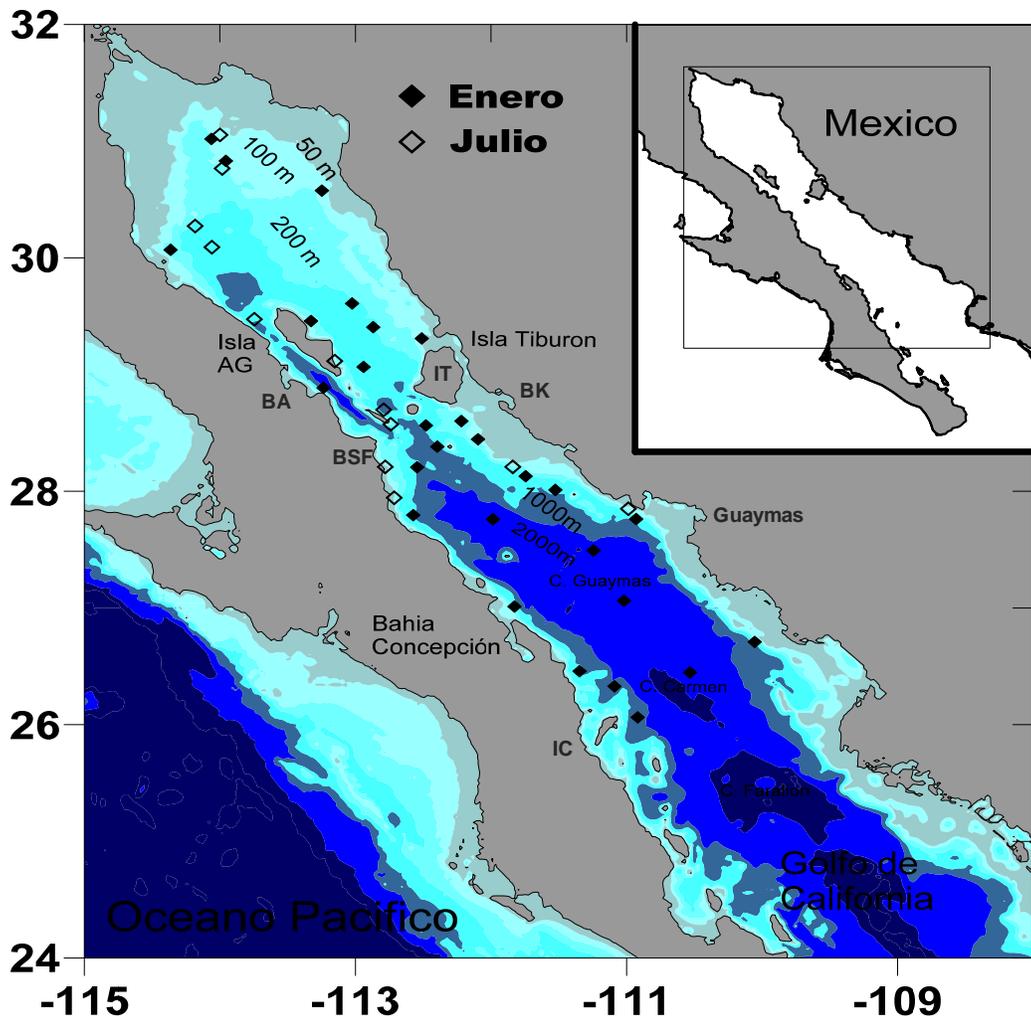


Figura 1. Área de estudio en el Golfo de California. Isla Angel de la Guardia (AG), Isla Tiburón (IT), Bahía de los Ángeles (BA), Bahía San Francisquito (BSF), Bahía Kino (BK), Isla del Carmen (IC), Bahía Concepción (BC). Los rombos representan las estaciones oceanográficas muestreadas durante enero y julio.

6. MATERIAL Y MÉTODOS

Se analizaron los datos hidrográficos y composición específica, la distribución, abundancia, frecuencia de aparición y biomasa de ocho grupos taxonómicos del zooplancton recolectados a bordo del B/O “El Puma” del 12 al 31 de enero 2007 (CAPEGOLCA II) representativo de las condiciones de invierno (26 estaciones) y del 17 de julio al 3 de agosto 2007 (CAPEGOLCA III) representativo de las condiciones de verano (12 estaciones) (Fig. 1).

6.1 Muestreo de variables ambientales

En cada estación oceanográfica se realizaron lances de CTD estándar, previamente calibrados. En el crucero de julio el CTD (Seabird SB-9) tenía adicionalmente sensores para medir la concentración de oxígeno disuelto y la fluorescencia. Se obtuvieron muestras de agua a profundidades discretas (superficie, 5, 10, 25, 50, 75, 100, 150 y 200 m) mediante una roseta equipada con 10 botellas Niskin de 20 L de capacidad. Una vez en cubierta, del agua de cada botella se midió la temperatura (°C), concentración de oxígeno disuelto ($\text{ml O}_2 \text{ L}^{-1}$) y porcentaje de saturación de oxígeno (%) con un multi-sensor YSI 1556. La concentración de clorofila-a y siete pigmentos fotosintéticos y accesorios fue estimada a partir de las muestras de agua de cada estrato de profundidad muestreada. El agua de cada botella fué filtrada por vacío (0.5 a 3 L) a través de un filtro GF/F de 0.7 μm de poro los cuales fueron puestos inmediatamente congelados en crioviales individuales en un contenedor de nitrógeno líquido. Los filtros fueron posteriormente analizados por cromatografía líquida de alta resolución (HPLC-FD) (Vidussi *et al.*, 1996) en el Centro de Investigaciones Biológicas del Noreste en La Paz, Baja California Sur.

6.2 Recolección de organismos

Se realizaron muestreos de zooplancton mediante arrastres oblicuos con una estructura tipo Bongo equipada con redes de 333 μm y 505 μm de luz de malla para conocer la composición y los patrones de distribución de la abundancia del zooplancton. Los organismos de la red con malla de 505 μm fueron preservadas en

alcohol etílico al 96% y los organismos de la red con malla de 333 μm fueron preservados en formol al 4% neutralizado con una solución saturada de borato de sodio para estabilizar el pH. Los arrastres de la red Bongo se realizaron hasta una profundidad máxima de 210 m (300 m cable filado) de acuerdo al método estándar propuesto por Smith & Richardson (1979).

Las muestras zooplanctónicas se analizaron sin fraccionar para las larvas de peces (ictioplancton), moluscos holoplanctónicos, paralarvas de Cephalopoda y larvas de Decapoda de la familia Galatheididae (red de 505 μm). Los Copepoda y Euphausiacea identificados de ambos cruceros provienen de muestras de zooplancton estratificadas, recolectadas con una red cónica de cierre-apertura-cierre manual de 303 μm de luz de malla y preservadas en alcohol etílico al 96%. Se realizaron típicamente 5 estratos (superficial, superficial-50 m, 50-100 m, 100-150 m y 150-200 m) y la abundancia de cada especie fue integrada en toda la columna de agua muestreada, calculando el número total de individuos recolectados en todos los estratos dividido entre la sumatoria de los volúmenes filtrados de cada estrato obteniendo de esta forma una estimación de la abundancia promedio de cada especie expresada en organismos m^{-3} . Para contabilizar los Euphausiacea se realizaron alícuotas con un fraccionador tipo Folsom ($\leq 1/16$ cuando el volumen de la biomasa del zooplancton > 16 ml). Los Copepoda se contabilizaron de alícuotas de 20 ml obtenidas con una pipeta Stempel de 10 ml de la muestra aforada a un volumen conocido (250 ml). Todos los organismos se identificaron por expertos taxónomos de cada grupo del zooplancton al nivel taxonómico más preciso posible (en la mayor parte de las veces a nivel de especie) utilizando las siguientes claves de identificación: Copepoda identificados por Ricardo Palomares-García (Palomares-García *et al.*, 1998, 2013; Razouls *et al.*, 2005), Euphausiacea identificados por Israel Ambriz-Arreola (Baker *et al.*, 1990; Brinton *et al.*, 2000), Pteropoda, Heteropoda y Nudibranchia identificados por Orso Angulo-Campillo (Seapy, 1990; Spoel, 1996; Spoel *et al.*, 1997; Geiger *et al.*, 2007; Angulo-Campillo, 2009), larvas de peces (ictioplancton) identificados por Gerardo Aceves-Medina (Moser, 1996) y paralarvas de Cephalopoda identificados por Roxana De Silva-Dávila (Harman & Young, 1985;

Okutani & McGowan, 1969; Sweeney *et al.*, 1992; Diekmann *et al.*, 2002; Wakabayashi *et al.*, 2002). Las zoeas de crustáceos de la familia Galatheidae fueron identificadas a nivel de género utilizando las descripciones de zoeas conocidas para los géneros *Pleuroncodes*, *Munida*, *Munidopsis* y *Galathea* de especies distribuidas en otras partes del mundo (Gore, 1979; Roberts, 1973; Christiansen & Anger, 1990; Konishi & Saito, 2000; Fujita & Shokita, 2001; Fujita *et al.*, 2003) debido a que no existen claves de identificación para especies distribuidas en el Golfo de California (Hendrickx & Serrano, 2011), excepto para las zoeas del crustáceo Galatheidae *Pleuroncodes planipes* distribuido en la costa occidental de Baja California y región norte del Pacífico Oriental Tropical (Boyd, 1960; Brinton, 1979).

6.3 Descripción de la comunidad del zooplancton

El análisis de taxocenosis se realizó en función de la riqueza específica, abundancia, patrón de distribución, frecuencia de aparición, talla corporal máxima y biomasa para caracterizar algunos de los principales atributos de las especies y sus asociaciones interespecíficas. Con estos criterios se identificaron las: 1) especies numéricamente dominantes en términos de abundancia, 2) especies con relevancia trófica debido a su elevada biomasa y 3) las especies indicadoras de características ambientales contrastantes (invierno vs. verano) y regiones faunísticas del Golfo de California (centro vs. norte). En el presente trabajo se considera una especie indicadora aquella que define un rasgo o característica del medio ambiente y por lo tanto es útil para indicar esa condición ambiental (Lindenmayer *et al.*, 2000).

Para caracterizar la estructura de la comunidad zooplanctónica integrada la taxocenosis de Copepoda, Euphausiacea, Heteropoda, Pteropoda, Nudibranchia, Larvas de peces, Galatheidae y Cephalopoda se utilizaron los siguientes descriptores de la comunidad:

Riqueza de especies (S): definida como el número total de especies presentes en cada muestra biológica y/o localidad (Whittaker, 1972).

Diversidad de especies (H'): La diversidad de especies está formada por dos componentes: la riqueza (número de especies presentes en una unidad de muestreo) y la equidad (la proporción de la abundancia de todas las especies presentes en cada muestra). En el presente trabajo se utilizó el índice de diversidad de Shannon que emplea la relación existente entre el número de especies y su abundancia relativa (McCune *et al.*, 2002).

$$H' = -\sum_{i=1}^S p_i \log_2 p_i$$

Donde: H' = diversidad (bits/ind.), S = número total de especies en la muestra (riqueza de especies) y p_i = número total de individuos de la especie i respecto al total de individuos; es decir la abundancia relativa de la especie i (n_i/N); n_i = número de individuos por especie y N = número de todos los individuos de todas las especies. El índice de diversidad H' se calculó mediante el uso del programa BioDiversity Profesional ver. 2.0 (McAleece *et al.*, 1997).

Equidad de especies (J'): Se calculó el índice de equidad, que estima la proporción de la especies observadas con relación a la máxima diversidad esperada considerando la similitud de la abundancia de las especies observadas en una asociación de especies (Pielou, 1975), con el programa BioDiversity Profesional ver. 2.0 (McAleece *et al.*, 1997). El valor de equidad es máxima cuando todas las especies de una muestra tienen la misma abundancia (Broker *et al.*, 1997).

$$J' = H'/H'_{max}$$

Donde: J' = equidad, H' = diversidad observada y H'_{max} = diversidad máxima teórica.

Los valores de diversidad y equidad de cada estación de muestreo fue sumada y promediada entre el número total de estaciones de cada periodo para obtener un valor de diversidad y equidad promedio para cada periodo (enero y julio).

Intervalos de talla corporal máxima y biomasa: La talla corporal máxima de cada especie fue obtenida a partir de la revisión bibliográfica para cada grupo taxonómico para visualizar la estructura de tallas interespecíficas de la comunidad del zooplancton del golfo y posteriormente estimar la biomasa de las especies numéricamente dominantes. Las tallas máximas fueron obtenidas para los siguientes grupos: Copepoda (Palomares-García *et al.*, 1998), Euphausiacea (Baker *et al.*, 1990), Heteropoda, Pteropoda y Nudibranchia (Angulo-Campillo, 2009), Ictioplancton (Moser *et al.*, 1974), Cephalopoda (Roper & Voss, 1983). Las larvas de Decápodos de la familia Galatheidae (zoea IV y V) fueron medidas de la punta del rostro hasta la parte final del telson con un estereoscopio óptico equipado con micrómetro (n=30). El espectro de tallas interespecíficas de la comunidad fue graficado en función de la frecuencia de aparición para cada crucero. Posteriormente para detectar que especies potencialmente pueden constituir una proporción relevante de la biomasa de la taxocenosis analizada en el ecosistema pelágico del Golfo de California se realizó una curva de abundancia relativa acumulada de las especies ordenadas de mayor a menor abundancia (ambos periodos y por crucero). De esta curva se identificaron las especies numéricamente dominantes aquellas que sumaron el 99% de la abundancia total. Una vez identificadas estas especies se les estimó la biomasa mediante relaciones peso-longitud publicadas en la literatura utilizando la talla máxima de cada especie. El cálculo de biomasa se realizó con las ecuaciones de los siguientes trabajos: Copepoda (Uye, 1982; Webber & Roff, 1995; Yamaguchi & Ikeda, 2000), Euphausiacea (Gómez-Gutiérrez & Robinson, 1997), Heteropoda, Pteropoda y Nudibranchia (Fabry, 1990; Bednarsek *et al.*, 2012); larvas de peces (Lasker *et al.*, 1970) y larvas de Galatheidae (Yannicelli & Castro, 2013). En los casos en los que no se pudo estimar directamente la biomasa en carbono, esta se infirió a partir de relaciones peso-longitud expresadas en peso seco asumiendo una proporción de carbono-peso seco de 40% para los crustáceos (Postel *et al.*, 2000).

6.4 Grupos taxonómicos del fitoplancton

Para identificar los grupos taxonómicos del fitoplancton se realizó un análisis de cocientes de los pigmentos fotosintéticos y accesorios (Lewitus *et al.*, 2005). Este método consistió en la comparación de dos matrices de cocientes: 1) una que incluyó los cocientes pigmentarios calculados de las concentraciones de pigmentos fotosintéticos y accesorios de las muestras de ambos cruceros estimadas con el método HPLC (datos *in situ*) y 2) otra que incluyó los cocientes pigmentarios de referencia característicos para cada grupo fitoplanctónico a discriminar. Esta última matriz combina información del fitoplancton de ambientes oceánicos del Océano Atlántico (Mackey *et al.*, 1996), ambientes costeros del Océano Pacífico (Schlüter *et al.*, 2000; Lewitus *et al.*, 2005) y de tres lagunas costeras del Golfo de California (Ayala-Rodríguez, 2008). Esta combinación de bases de datos de cocientes pigmentarios de múltiples regiones provee una referencia robusta para identificar grandes grupos del fitoplancton de habitats neríticos y oceánicos del Golfo de California. La matriz de cocientes pigmentarios del fitoplancton utilizada en el presente estudio fue proporcionada por la Dra. Aída Martínez López (CICIMAR-IPN, datos sin publicar) (Anexo I). Los cocientes representan la proporción relativa de cada pigmento accesorio contenidos en cada grupo fitoplanctónico respecto a la concentración total de clorofila-*a* en cada estación y estrato de muestreo. Cada grupo taxonómico del fitoplancton tiene un rango de valores de cocientes dependiendo del número total de pigmentos que contenga.

6.5 Análisis Multivariado

La abundancia de las especies analizadas fue asociada a las condiciones ambientales mediante técnicas estadísticas multivariadas no-paramétricas. Esto permitió evaluar la co-variación de la distribución y abundancia de las especies zooplanctónicas en función las condiciones ambientales. Antes de comenzar los análisis estadísticos, la matriz de abundancia de especies (holoplancton y meroplancton) fue estandarizada a individuos $\times 1000 \text{ m}^{-3}$ (Smith & Richardson, 1979) y transformada con la función $\text{Log}(x+1)$ para disminuir la variancia de la abundancia específica (Field *et al.*, 1982; McCune *et al.*, 2002). Posteriormente se realizó un

análisis de agrupación utilizando como medida de distancia entre las estaciones el índice de Bray-Curtis que agrupa un conjunto de observaciones (especies) en un número dado de objetos (estaciones). Las estaciones oceanográficas más cercanas entre sí en la agrupación presentarán mayores valores de similitud (máxima similitud = 100%) (Bray & Curtis, 1957). Los análisis de agrupamiento se realizaron con el programa el PC-ORD versión 6 (McCune & Mefford, 1999; McCune *et al.*, 2002).

Se empleó un Análisis de Correspondencia Canónica (ACC) para establecer las relaciones entre la abundancia y distribución de las especies del zooplancton con las variables bióticas y abióticas en el Golfo de California. El ACC requiere dos matrices: 1) la matriz de abundancia de 215 especies (columnas) en 38 estaciones oceanográficas (enero = 26 y julio = 12) (renglones) y 2) La matriz de variables ambientales que incluyó las mismas 38 estaciones oceanográficas (renglones), cinco variables abióticas [temperatura promedio a 50 m de profundidad ($^{\circ}\text{C}$), profundidad de la capa de mezcla (m), profundidad de la capa con condiciones hipóxicas ($<1.5 \text{ mg O}_2 \text{ L}^{-1}$), porcentaje de saturación de oxígeno disuelto (%), profundidad del fondo marino en la ubicación de cada estación oceanográfica (m)] y 9 variables bióticas [profundidad del máximo máximo de clorofila (m) y concentración de clorofila-a (mg m^{-3})] y 7 pigmentos accesorios. Además esta segunda matriz ambiental incluyó seis variables categóricas: mes de muestreo (enero y julio), regiones faunísticas latitudinales (norte y centro del golfo), hora de muestreo (día vs noche) y asociaciones faunísticas en función de la distribución de la temperatura superficial propuestos por Aceves-medina *et al.* (2003, 2004) y otras isotermas por grado centígrado, entre ambiente nerítico ($<200 \text{ m}$) y oceánico ($>200 \text{ m}$) del fondo marino (u otras profundidades como 100 y 150 m) y los 3 grupos de estaciones de muestreo definidos estadísticamente por el análisis de agrupación de Bray-Curtis. Los resultados del ACC se muestran como bi-plot (los primeros dos ejes de ordenación) con las variables ambientales como vectores y las estaciones de muestreo como puntos en el espacio ordenación (Teer Braak, 1986; McCune *et al.*, 2002).

Mediante el Procedimiento Permutacional de Multi Respuesta (PPMR) (McCune *et al.*, 2002) se contrastaron cinco hipótesis nulas (H_0) de que no existen diferencias significativas en la estructura y composición de la comunidad del zooplancton en función de seis comparaciones de grupos de estaciones de muestreo: 1) entre invierno y verano (enero vs julio) para evidenciar cambios en la estructura de la comunidad a escala estacional, 2) entre regiones latitudinales de asociaciones faunísticas previamente descritas (norte vs centro) (Brinton *et al.*, 1986), 3) entre ambiente nerítico y oceánico divididos con distintas profundidades del fondo marino (100, 150 m y 200 m) para inferir cambios en la composición de especie de estos dos ambientes, 4) entre día vs noche para inferir si existen cambios en la comunidad a escala circadiana, 5) entre asociaciones faunísticas delimitadas en función intervalos temperatura superficial del mar propuesto por Aceves-Medina *et al.* (2003, 2004) y otras isothermas y 6) entre los grupos de estaciones definidos matemáticamente por el análisis de agrupación de Bray-Curtis para corroborar si estos grupos son estadísticamente distintos al nivel de corte seleccionado. El PPMR provee los estadísticos T con su p -valor y A. T es el descriptor de la separación entre los grupos, mientras más negativo es este descriptor mayor es la separación entre los grupos. Este descriptor tiene asociado un valor de probabilidad (p -valor) que evalúa la probabilidad de que las diferencias observadas sean producto del azar. A es el descriptor de la homogeneidad entre grupos comparada con lo esperado por el azar. $A = 1$ cuando todas las especies en el espacio de las estaciones de muestreo son idénticas entre los grupos comparados, $A = 0$ cuando la heterogeneidad dentro de los grupos es igual a la esperada por el azar y $A < 0$ cuando la heterogeneidad dentro de los grupos es menor a la esperada por el azar.

El Análisis de Especies Indicadoras (AEI) fue utilizado para detectar las especies indicadoras de cada uno de los grupos de estaciones de muestreo contrastadas en función de su fidelidad a cada uno de ellos. El AEI se realizó exclusivamente en las comparaciones que tuvieron diferencias significativas en la estructura de la comunidad en la prueba estadística de PPMR. Es decir, se detectaron las especies que, en términos de proporcionalidad de su abundancia y

frecuencia de aparición, fueron “fieles” a un grupo de estaciones de muestreo. Esta prueba calcula el valor indicador (VI) de cada especie en cada grupo calculado de la abundancia y frecuencia proporcional de cada especie dentro de un grupo de estaciones. Las especie indicadoras se eligieron con valores de $VI \geq 25\%$ y $p < 0.05$. El $VI > 25\%$ asume que una especie está presente en $\geq 50\%$ de las estaciones de muestreo y que su abundancia relativa es $\geq 50\%$ dentro del grupo. El p -valor es la probabilidad de la asignación de una especie indicadora a un grupo no sea producto del azar (Dufrene & Legendre, 1997). El intervalo de valor indicador fluctúa entre 0% (especie no indicadora del grupo) y 100% (especies con fidelidad exclusiva al grupo definido) (McCune *et al.*, 2002). El ACC, PPMR y AEI son técnicas estadísticas no paramétricas que no requieren asumir los supuestos de normalidad y homogeneidad de las varianzas de la abundancia de las especies. Los análisis de ACC, MRPP y AEI se realizaron con el programa PC-ORD versión 6 (McCune & Mefford, 1999; McCune *et al.*, 2002).

7. RESULTADOS

7.1 Condiciones ambientales

Temperatura superficial del mar: La temperatura superficial del mar (TSM) mostró cambios estacionales pronunciados (rango 14°C a 31°C) (Fig. 2a, b). Durante el invierno (enero 2007) las TSM variaron entre 14 y $18 \pm 0.8^\circ\text{C}$ (Fig. 2a, Anexo II) y en verano (julio 2007) entre 27 y $30 \pm 1.3^\circ\text{C}$ (Fig. 2b, Anexo II). La distribución espacial de la TSM presentó un gradiente latitudinal durante enero, con 14 °C en la región sur de las grandes islas y 18°C hacia el sur del área de estudio en la parte continental. Durante julio la TSM tuvo un gradiente longitudinal pronunciado con menores temperaturas detectadas a lo largo de la costa peninsular. Durante ambos periodos se observó que la región alrededor y al sur de las Grandes Islas fue el área relativamente más fría del golfo, marcando un gradiente térmico con las zonas adyacentes de hasta 2°C (Fig. 2a, b).

Concentración de Clorofila-a y pigmentos accesorios: En general se observaron mayores concentraciones integradas de clorofila-a durante enero ($20\text{-}129 \pm 25 \text{ mg cl-a m}^{-2}$) que durante julio ($4\text{-}81 \pm 20 \text{ mg cl-a m}^{-2}$). Durante enero las mayores concentraciones de clorofila-a ($129 \text{ mg cl-a m}^{-2}$) se observaron en la región de las Grandes Islas y en la costa este de golfo cerca de Bahía Kino y Guaymas, posiblemente asociadas a eventos de surgencias inducidas por forzamiento del viento (Fig. 2c, Anexo II). Las mayores concentraciones de clorofila-a ($81 \text{ mg cl-a m}^{-2}$) durante julio se detectaron en la costa oeste del golfo, principalmente al sur de la Isla Ángel de la Guarda (Fig. 2d). Las Grandes Islas fue la región con mayores concentraciones de clorofila-a durante ambos periodos. La profundidad promedio del máximo de clorofila-a en la columna de agua durante enero fue detectada a $28 \pm 23 \text{ m}$ y durante julio a $23 \pm 11 \text{ m}$ de profundidad (Fig. 2c, d, Anexo II).

Porcentaje de saturación de oxígeno disuelto: Durante enero de 2007 el porcentaje de saturación de oxígeno disuelto (PSOD, %) tuvo un intervalo entre 50-80% a 50 m de profundidad en casi toda el área de estudio. Los PSOD más bajos (<50%) a 50 m de profundidad se detectaron en la región de las Grandes Islas (Fig. 2e, f). Esto sugiere que en esta región tuvo una intensa mezcla de la columna de agua. En julio se detectaron relativamente menores PSOD (30 a 40%) a 50 m de profundidad que en enero en la mayor parte del área de estudio (Fig. 2e, f).

Límite superior de la zona con condiciones hipóxicas (LSZCH): Durante enero prevalecieron condiciones de concentración de oxígeno relativamente altas en la mayor parte de la columna de agua muestreada resultado en un LSZCH (<1.5 ml O₂ L⁻¹) relativamente profundo (150-300 m de profundidad). Los LSZCH más profundos se observaron en una franja latitudinal ubicada en la costa oeste del golfo desde el canal de Salsipuedes hasta Bahía Concepción y en la parte continental cerca de Guaymas (Fig. 2g). En julio se detectaron un límite superior de la zona con condiciones hipóxicas relativamente más someros (70-100 m) que en enero en la parte central del golfo extendiéndose desde el sur de las grandes islas hasta el norte de Guaymas. Las mayores profundidades del LSZCH (~ 200 m) se registraron en la parte norte del Golfo de California (Fig. 2h).

Profundidad de la capa de mezcla: La profundidad promedio de la capa de mezcla fue de 95 ± 35 m durante enero y 24 ± 8 m durante julio (Anexo II). Durante enero la región de la costa oeste cerca de las Grandes Islas y Bahía Concepción presentó una capa de mezcla más profunda (150-200 m) con un gradiente longitudinal hacia la costa de la península de Baja California (Fig. 2i). Durante julio la capa de mezcla fue más somera en el sureste del golfo y más profunda en la costa oeste del golfo abarcando la región sur de Isla Ángel de la Guarda. En esta región generalmente existen eventos de surgencias inducidas por vientos e intensas corrientes de marea durante todo el año (Fig. 2j).

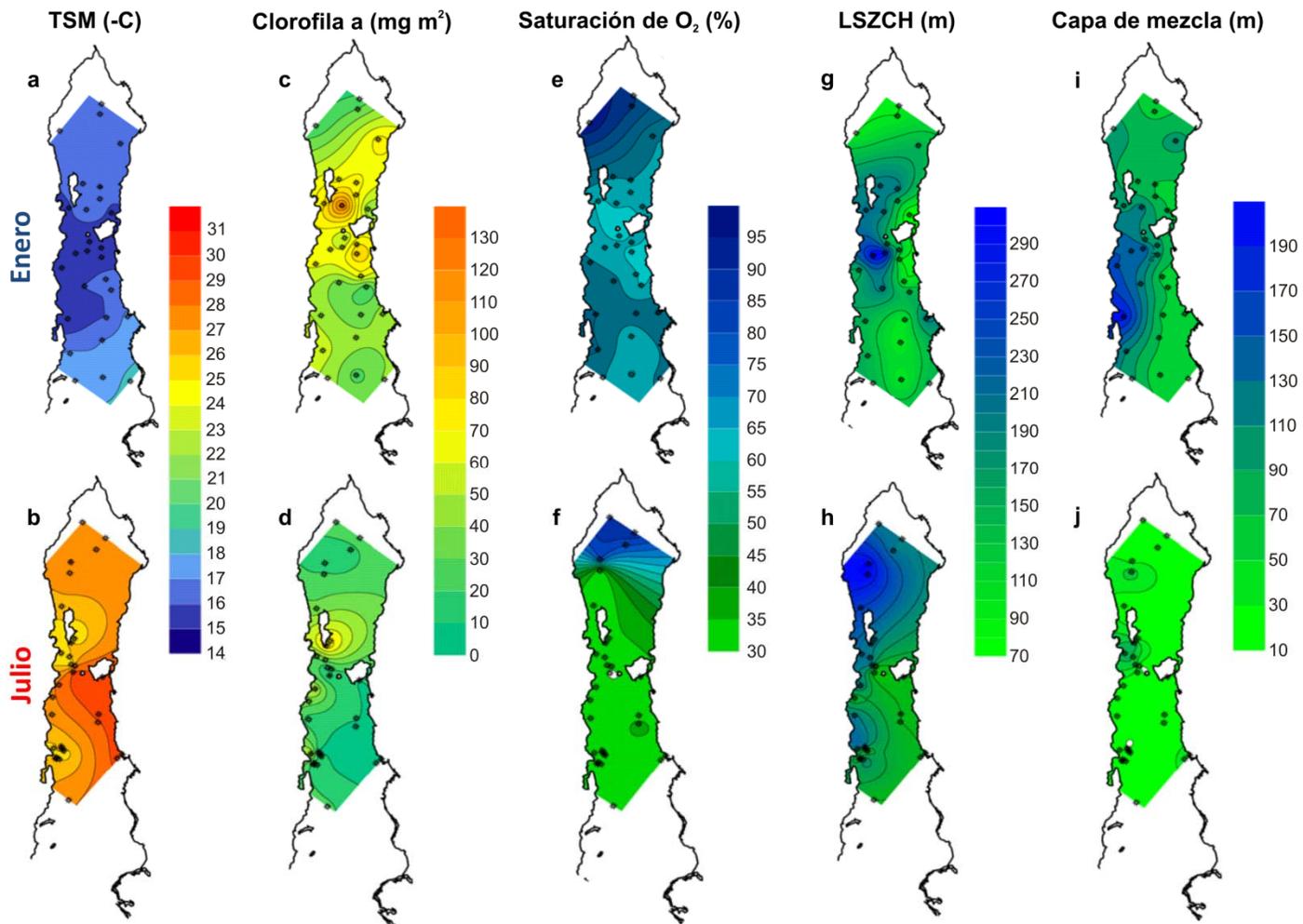


Figura 2. Condiciones hidrográficas registradas durante enero y julio de 2007 en la parte centro y norte del Golfo de California. Temperatura superficial del mar (a, b), Concentración de clorofila-a (c, d), porcentaje de saturación de oxígeno disuelto superficial (%) (e, f), límite superior de la capa con condiciones hipóxicas (g, h) y profundidad de la capa de mezcla (i, j).

Concentraciones de pigmentos fotosintéticos y accesorios. Las concentraciones de pigmentos fotosintéticos y accesorios medidos por el método de HPLC indicaron que la fucoxantina fue en promedio el pigmento accesorio con mayor concentración durante enero ($16.49 \pm 11.5 \text{ mg m}^{-2}$) y julio ($3.01 \pm 3.9 \text{ mg m}^{-2}$) presentando sus mayores concentraciones (51.2 y 18.8 mg m^{-2} respectivamente) en la región de las Grandes Islas (Fig. 3a, b, Anexo II). El pigmento accesorio 19'-hexanoyloxyfucoxantina fue en promedio el segundo pigmento con mayores concentraciones registradas durante enero ($3.2 \pm 1.8 \text{ mg m}^{-2}$), presentando las mayores concentraciones (6.3 mg m^{-2}) en la parte central del golfo cerca de Bahía Concepción (Fig. 3c, Anexo II). En julio la zeaxantina fue en promedio ($2.1 \pm 1.1 \text{ mg m}^{-2}$) el segundo pigmento más abundante (Fig. 3l, Anexo II). El resto de los pigmentos accesorios detectados generalmente presentaron en promedio concentraciones entre 0.3 y 1.6 mg m^{-2} durante enero y entre 0.2 y 1.6 mg m^{-2} durante julio (Fig. 3e-n).

El análisis de cocientes de las concentraciones de pigmentos accesorios en relación a la concentración de clorofila-*a* permitió identificar los diferentes grupos taxonómicos de fitoplancton en el Golfo de California. Esto permitió definir las regiones donde cada grupo taxonómico del fitoplancton tuvo alta certidumbre y dominancia de su presencia detectándose los siguientes grupos: Prymnesiophyceae, Cryptophyceae, Chlorophyceae, Euglenophyceae, Dinophyceae, Haptophyceae, Prasinophyceae, Bacillariophyceae, Raphidophyceae y Cyanophyceae (este último registrado únicamente durante julio ampliamente distribuido) (Fig. 4). Los taxa de fitoplancton cuyos criterios de cocientes mostraron con mayor certidumbre una elevada proporción y amplia distribución en el área de estudio fueron las Prymnesiophyceae, Cryptophyceae, Chlorophyceae y Euglenophyceae. Es interesante notar que durante enero las Haptophyceae y Bacillariophyceae fueron predominantes en la región norte del golfo. En julio solo las Prymnesiophyceae y Chlorophyceae continuaron siendo identificadas en la mayor parte del área de estudio. La elevada dominancia de Bacillariophyceae fue también limitada a la región norte durante julio.

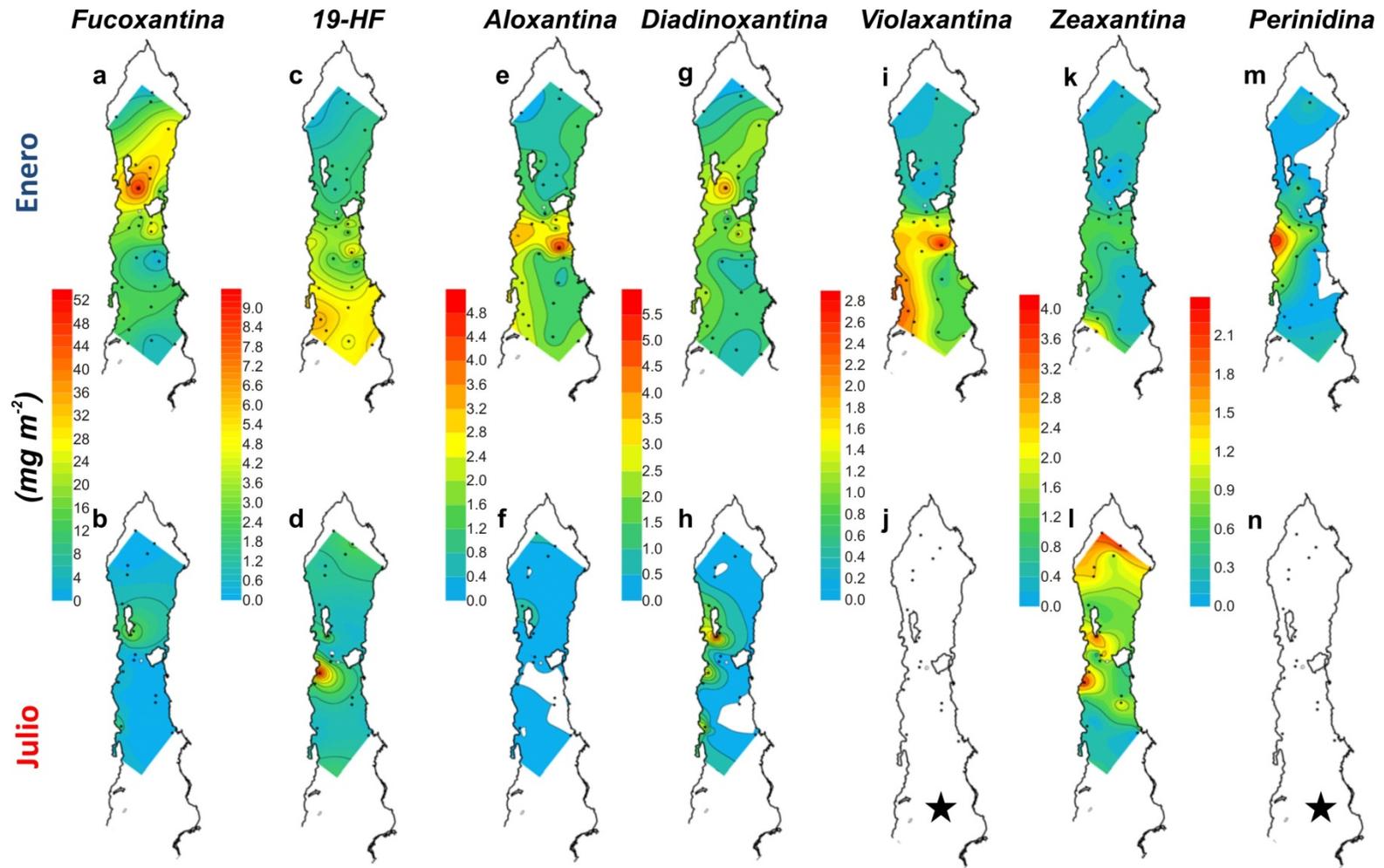


Figura 3. Concentraciones de pigmentos fotosintéticos y accesorios detectadas por HPLC en las estaciones oceanográficas durante enero y julio de 2007 en el Golfo de California. El símbolo (★) indica que las concentraciones estuvieron fuera del rango de detección del instrumento de medición empleado en el método (HPLC).

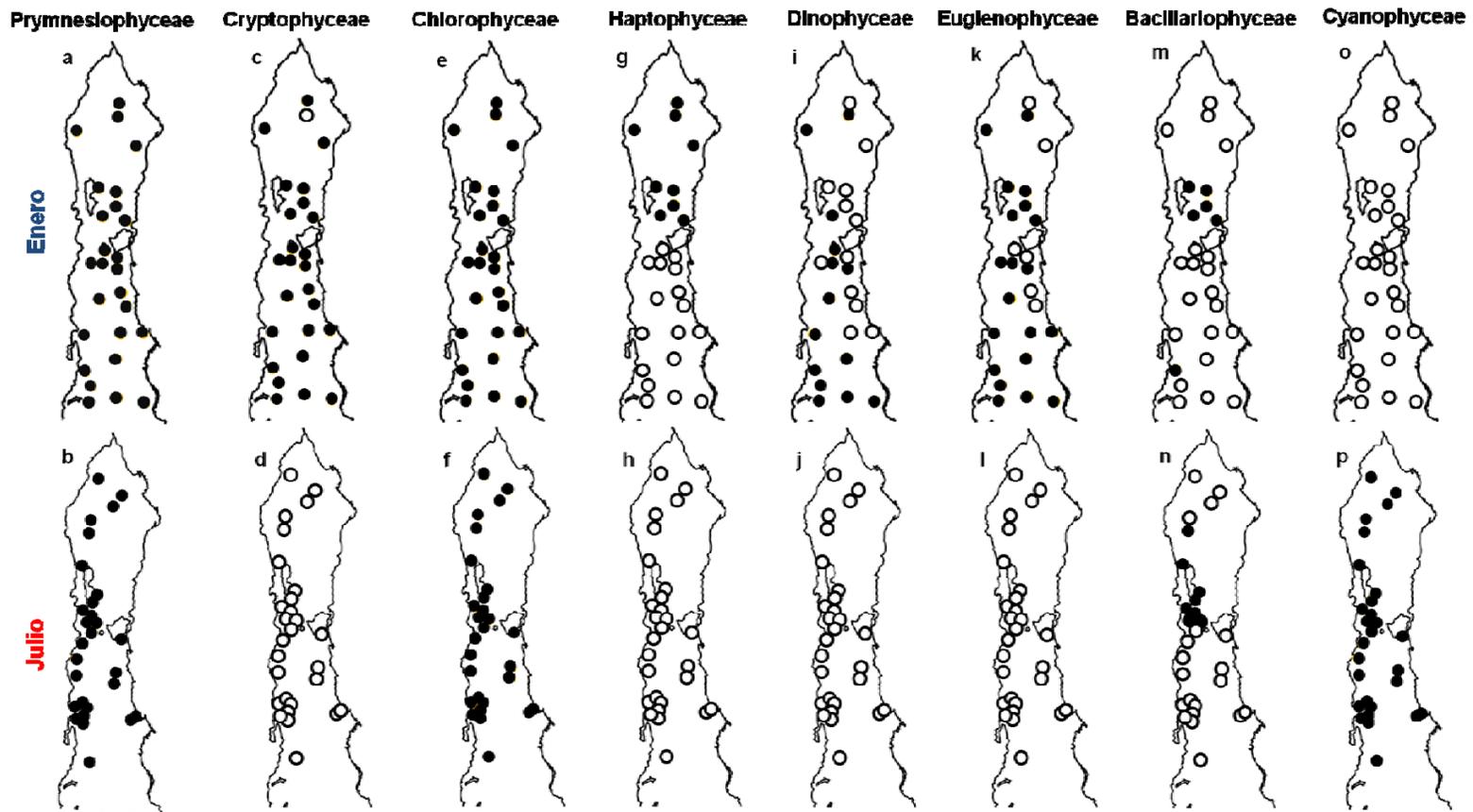


Figura 4. Distribución espacial de los grupos taxonómicos del fitoplancto inferidos mediante el análisis de cocientes de pigmentos accesorios detectados durante enero (a, c, e, g, i, k, m, o) y julio (b, d, f, h, j, l, n, p) en el Golfo de California. Los círculos negros indican estaciones con elevada dominancia de cada grupo taxonómico (= alta certidumbre de identificación taxonómica) y círculos grises indican estaciones donde la proporción de cocientes es tan homogénea que no permite inferir la dominancia de algún grupo taxonómico particular (es decir no significa ausencia de ese grupo) .

9.2 Descripción de la comunidad del zooplancton

Riqueza de especies: Se identificaron 215 especies en ambos cruceros (diversidad gama) pertenecientes a ocho grupos taxonómicos del zooplancton. De las cuales 141 especies se registraron en enero y 144 durante julio. 58 especies (27% del total) se colectaron únicamente en enero y 70 (33% del total) únicamente en julio. Los grupos taxonómicos con mayor riqueza de especies durante ambos periodos fueron las larvas de peces (44 y 72 spp. respectivamente), Copepoda (46 y 40 spp.) y Pteropoda (21 y 14 spp.). Los grupos Heteropoda (9 y 11 spp.), Cephalopoda (9 y 3 spp.), Euphausiacea (7 y 4 spp.), Galatheidae (3 y 1 spp.) y Nududibranchia (solo 1 spp.) tuvieron una riqueza de especies comparativamente baja (Fig. 5a, b). Durante enero se detectó un claro gradiente latitudinal con menor riqueza de especies en el norte y las Grandes Islas y mayor riqueza en la parte central del golfo (Fig. 6 a). En julio los núcleos con mayor riqueza específica se detectaron a lo largo de la costa continental con mayores valores en los extremos latitudinales del área de estudio, mientras que los menores valores de riqueza se detectaron a lo largo de la costa peninsular del golfo (Fig. 6b). Esto quiere decir que los cambios estacionales contrastantes de las condiciones ambientales en el golfo pueden producir cambios significativos en la estructura de la comunidad de especies del ecosistema pelágico con un efecto de tropicalización de la fauna zooplanctónica durante el verano.

Abundancia relativa por grupo taxonómico: De la abundancia total de los ocho grupos taxonómicos analizados durante enero y julio los Copepoda representaron el 96% de la abundancia total. Los Euphausiacea, a pesar de tener una pequeña riqueza específica (<7 especies), fueron el segundo componente con mayor abundancia relativa (2.15%), seguido de larvas de peces y larvas de crustáceos decápodos de la familia Galatheidae (0.59% cada uno) y en menor proporción por los Pteropoda (0.58 %) y Heteropoda (0.33%) (Fig. 5 c). Durante julio los Pteropoda fue el segundo grupo más abundante (0.81%) seguido de los Heteropoda (0.63%), larvas de peces (0.60%) y los Euphausiacea (0.27%) (Fig. 5d).

El aporte de las paralarvas de Cephalopoda y Nudibranchia en la abundancia total de los ocho grupos taxonómicos analizados fue mínimo durante ambos cruceros. La mayor concentración de abundancia total de los ocho grupos taxonómicos combinados ($\sim 400,000$ ind. 1000 m^3) se detectó en la región de las Grandes Islas durante ambos periodos. Durante enero la mayor abundancia total se ubicó al norte de Isla Tiburón, mientras que en julio fue al sur de la Isla Ángel de la Guarda (Fig. 6c, d). Estas regiones del golfo pueden presentar elevadas densidades poblacionales de grupos taxonómicos como Copepoda y Euphausiacea.

Diversidad: La diversidad promedio de Shannon (H') fue notoriamente semejante entre julio (2.17 bits/ind) y enero (2.10 bits/ind) indicando que la comunidad del zooplancton estuvo con proporciones de especies similares a pesar de que en enero se detectaron 58 especies no presentes en julio y en julio se detectaron 70 especies no presentes en enero (Fig. 6e, f). Esto sugiere que el ecosistema epipelágico en el Golfo de California mantiene valores de diversidad de zooplancton similares aún durante condiciones ambientales contrastantes. Durante enero la diversidad (H'), al igual que la riqueza, mostró un gradiente latitudinal delimitando la región de las Grandes Islas con bajas diversidades (región norte) y la región central con valores de elevados de diversidad. Las mayores H' (2.8 bits/ind.) se observaron en la región desde Bahía Kino y Punta San Gabriel hasta la cuenca del Carmen (Fig. 6e). Durante julio, las mayores H' (2.6) se observaron en una franja transversal al golfo que va desde Punta San Francisquito (ubicada en la costa peninsular) hasta Guaymas en la costa continental (Fig. 6f).

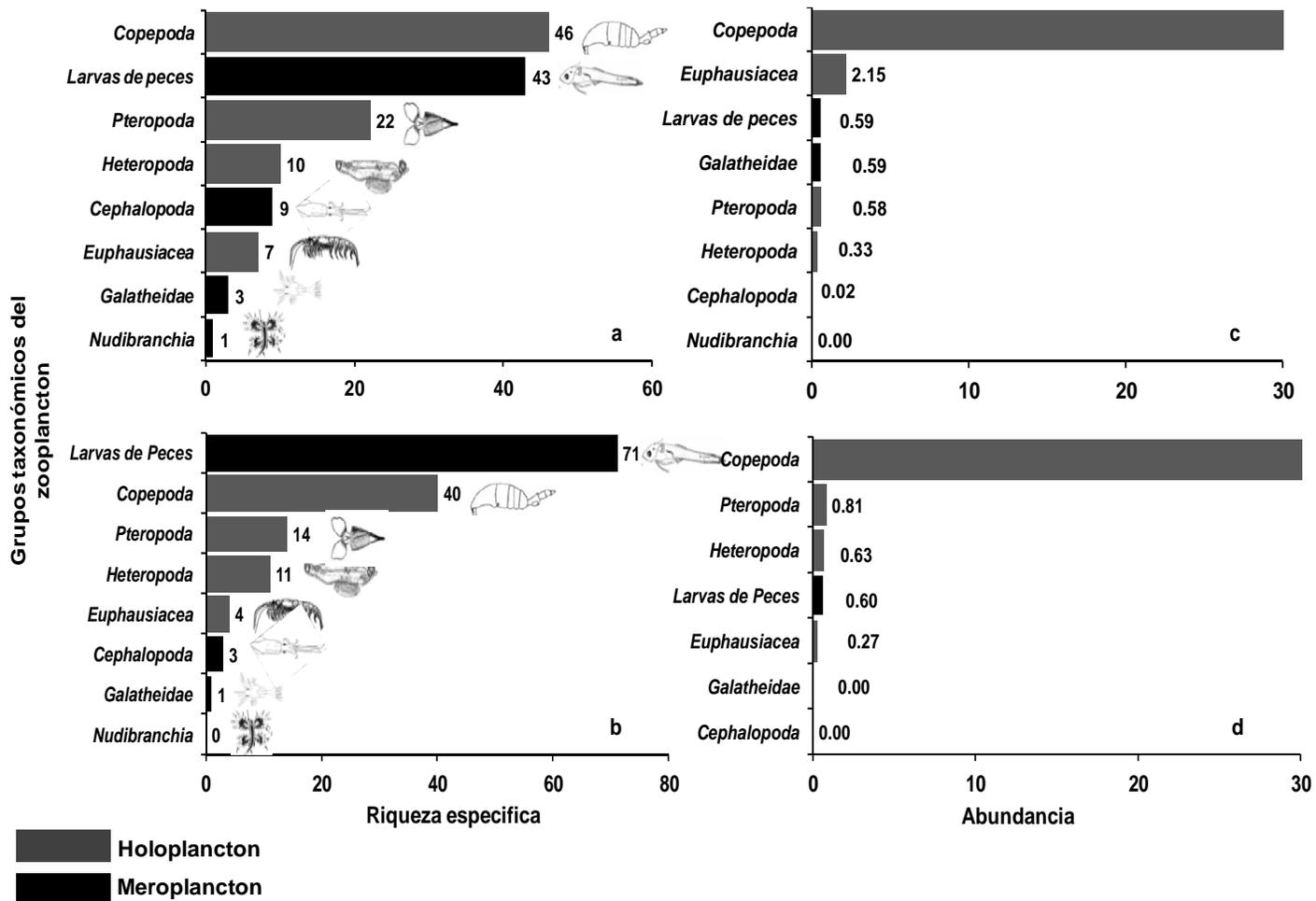


Figura 5. Riqueza específica (a, b) y abundancia relativa (c, d) de los ocho grupos taxonómicos del zooplancton analizados durante enero (a, c) y julio (b, d) 2007 en la parte centro y norte del Golfo de California. Las barras en gris representan al holoplancton y las negras al meroplancton.

Equidad: Los valores promedio de equidad J' , al igual que H' fueron sumamente semejantes en julio (0.57) y enero (0.56) (Fig. 6g, h). En ambos periodos los menores valores de equidad (0.36 y 0.21) se observaron en la región de las Grandes Islas que corresponden con los mayores valores de dominancia (Fig. 6i, j) causado por la predominancia de algunas especies de copépodos.

Abundancia por especie: 26 especies, pertenecientes a tres grupos taxonómicos (Copepoda 24, Euphausiacea 1 y decapoda Galatheidae 1) representaron el 95% de la abundancia relativa de las especies identificadas de los ocho grupos taxonómicos del zooplancton (Fig. 7a,b). Estas especies posiblemente representan una función relevante en la trofodinámica del zooplancton del golfo. Durante enero las especies más abundantes fueron los Copepoda de afinidad templada con tamaño corporal relativamente grande: *Pleuromama gracilis*, (32%), *Rhincalanus nasutus* (16%), *Calanus pacificus* (11%) y *Scolecithrix danae* (7%) (Fig. 7 a). En julio las especies dominantes fueron especies relativamente pequeñas de copépodos de afinidad subtropical y tropical: *Centropages furcatus* (27%), *Clausocalanus furcatus* (15%), *P. gracilis* (7%) y *Canthocalanus pauper* (6%) (Fig. 7 b). Estas 26 especies tuvieron elevadas densidades poblacionales en la mayor parte del golfo por lo que posiblemente representen una parte considerable de la biomasa y desempeñen una función relevante en el mantenimiento de la estructura comunitaria del ecosistema epipelágico del Golfo de California.

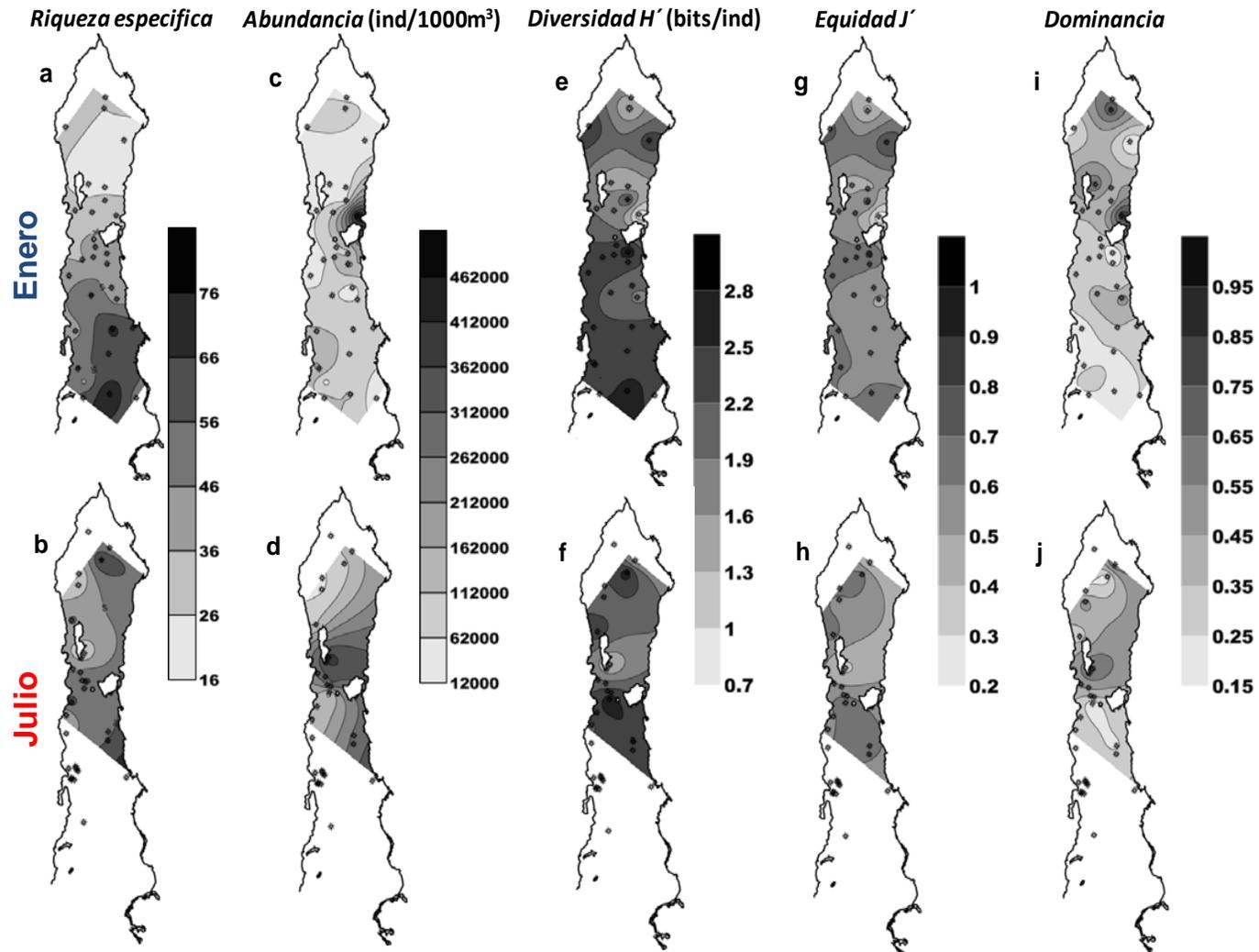


Figura 6. Descriptores de la comunidad de la taxocenosis de ocho grupos taxonómicos del zooplancton registrados durante enero y julio de 2007 en el Golfo de California. Riqueza específica (a, b), Abundancia total del zooplancton (c, d), Diversidad (H') (e, f), Equidad (J') (g, h) y Dominancia (i, j).

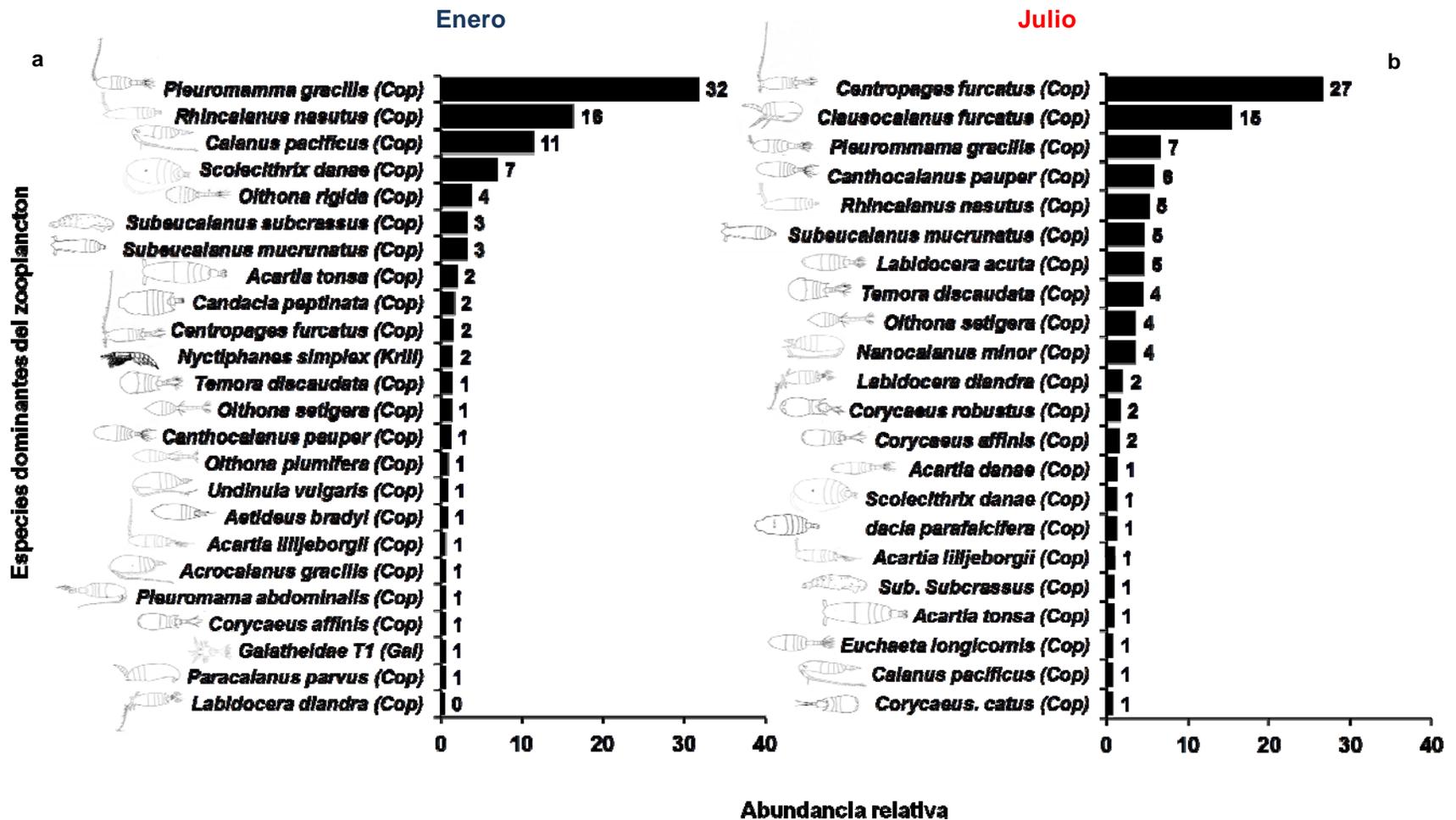


Figura 7. Especies numéricamente dominantes de la estructura de la comunidad del zooplancton recolectado durante enero (a) y julio (b) 2007 en la región norte y centro del Golfo de California.

Analizando a la estructura de la taxocenosis en función de su frecuencia de aparición y abundancia relativa se detectó que los Copepoda y el krill *Nyctiphanes simplex* son la especies más abundantes y frecuentes en la estructura de la comunidad del zooplancton en el Golfo de California (Fig. 8a, b). Sin embargo, algunas especies de Pteropoda, Heteropoda y larvas de peces pueden representar un componente relevante en términos de su frecuencia de aparición y moderada abundancia. Esto indica que algunas especies pueden presentar proliferaciones repentinas heterogéneamente distribuidas en tiempo y espacio. Por ejemplo, *Atlanta peroni*, *Creseis virgula conica*, *Nematocselis difficilis*, *Limacina trochiformis*, *Engraulis mordax* durante enero (Fig.8a) y *Benthoosema panamense*, *Nyctiphanes simplex*, *Creseis virgula conica* y *Atlanta peroni* fueron especies altamente frecuentes pero con densidades cercanas al promedio general ($21672 \pm 92300 \text{ ind} \times 1000\text{m}^{-3}$) durante julio (Fig.8 b).

Talla corporal máxima y Biomasa interespecífica: Las curvas de abundancia acumulada de cada especie en función del número de éstas (integrando ambos periodos) mostró que 41 especies [de seis grupos taxonómicos: Copepoda (33 spp.), Euphausiacea (2 spp.), Pteropoda (3 spp.), Heteropoda (1 spp.), Galatheididae (1 spp.), e Ictioplancton (1 spp.)] representaron el 99% de la abundancia total de los ocho grupos de zooplancton analizados (total 215 especies). 19 especies representaron el 90% y 4 especies de Copepoda (*Pleuromama gracilis*, *Centropages furcatus*, *Rhincalanus nasutus* y *Clausocalanus furcatus*) representaron el 52% del total de la abundancia total de la taxocenosis analizada (Fig. 9a). 174 especies (en su mayoría larvas de peces) conformaron el 1% restante, con relativamente poca influencia en la trofodinámica en terminos de abundancia relativa (Fig. 9a). La mayor parte de las 215 especies identificadas (209 especies) son consideradas mesozooplancton (<20 mm), de estas aproximadamente 50% (71 spp) presentan un espectro de talla entre 0.5 y 5 mm. Solamente 6 pueden ser consideradas macrozooplancton en su talla máxima (20-40 mm). Las 41 especies más abundantes fueron del mesozooplancton (Fig. 9b,c).

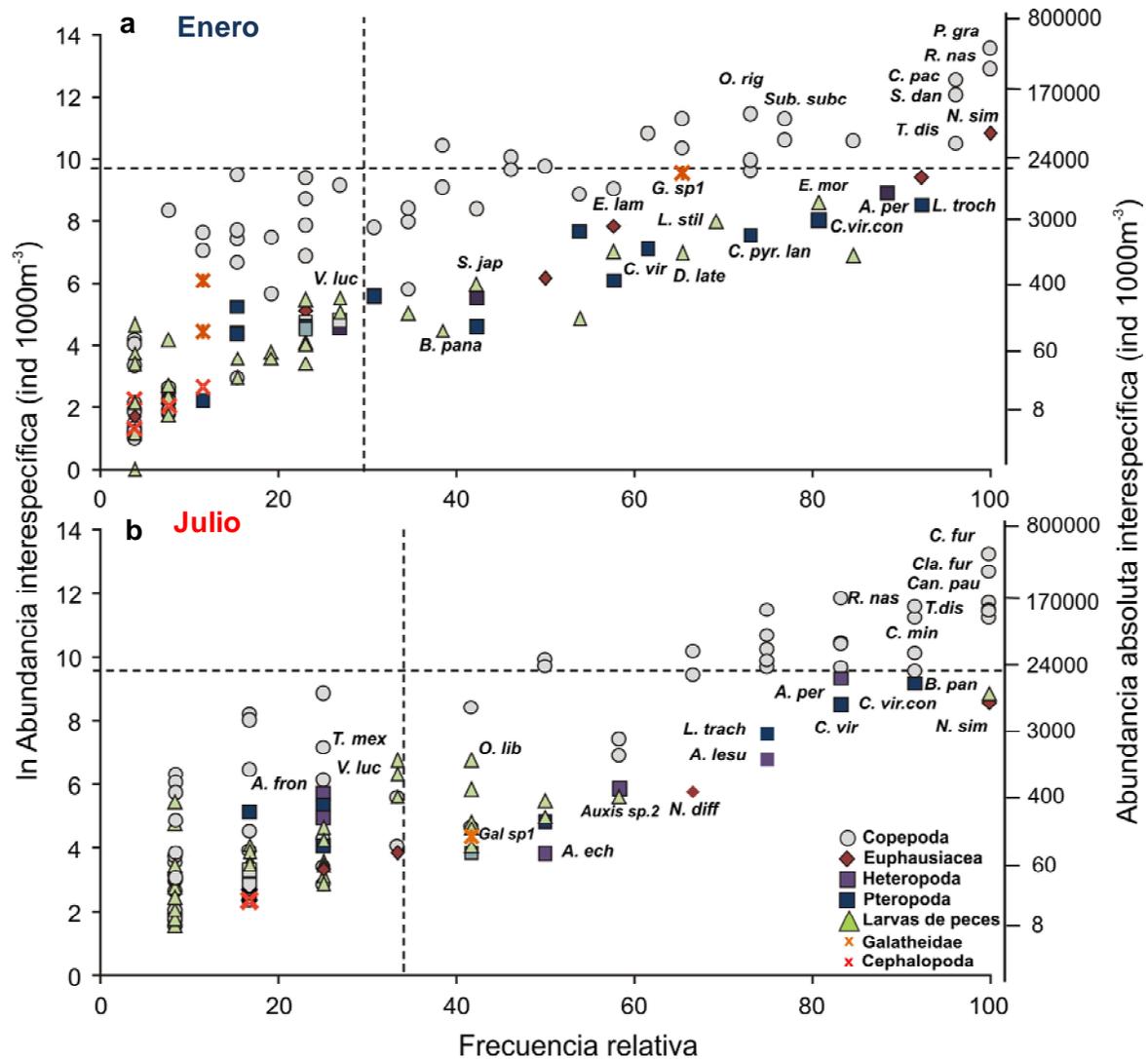


Figura 8. Relación de la abundancia promedio de cada especie y la frecuencia de aparición en las muestras recolectadas durante enero (a) y julio (b) 2007 en la región norte y centro del Golfo de California.

Analizando la biomasa (expresada en carbono) interespecífica máxima estimada de las 41 especies más abundantes registradas durante ambos cruceros (99% de la abundancia total) se observó que 20 especies [Copepoda (14 spp.), Euphausiacea (2 spp.), Heteropoda (1 spp.), Pteropoda (2 spp.), Larvas de peces (1 spp.)] representaron el 95% de la biomasa zooplanctónica estimada. En enero ocho especies (*Rhincalanus nasutus*, *Nyctiphanes simplex*, *Nematoscelis difficilis*, *Pleurommama gracilis*, *Calanus pacificus*, *Engraulis mordax*, *Subeucalanus subcrassus*, *Subeucalanus mucronatus* y *Euchaeta longicornis*) representaron el 95 % de la biomasa total de estas 41 especies (Fig. 10 a). Durante julio 12 especies (*Labidocera acuta*, *Rhincalanus nasutus*, *Subeucalanus mucronatus*, *Labidocera diandra*, *Pleurommama gracilis*, *Euchaeta longicornis*, *N. simplex*, *Centropages furcatus*, *Subeucalanus subcrassus*, *Candacia pectinata*, *Nematoscelis difficilis*, *Temora discaudata*) aportaron el 95% de la biomasa de las 41 especie más abundantes (Fig. 10 b). Dos especies de copepodos, eufáusidos y una larva de pez (*Rhincalanus nasutus*, *Pleurommama gracilis*, *Nyctiphanes simplex*, *Nematoscelis difficilis* y *Engraulis mordax*) presentaron los mayores niveles de biomasa (~ 6000 mg C m⁻³) durante enero. En cambio durante julio solo tres especies (*Labidocera acuta*, *Labidocera diandra* y *Subeucalanus subcrassus*) presentaron valores cercanos (~ 3900 mg C m⁻³) a los observados durante enero. (Anexo III). De esta forma estas especies pueden representar los principales nodos de biomasa del zooplancton que dominan la trofodinámica del Golfo de California. El resto de las 31 especies constituyeron el 5% restante de la biomasa estimada siendo altamente abundantes pero con relativamente baja biomasa corporal.

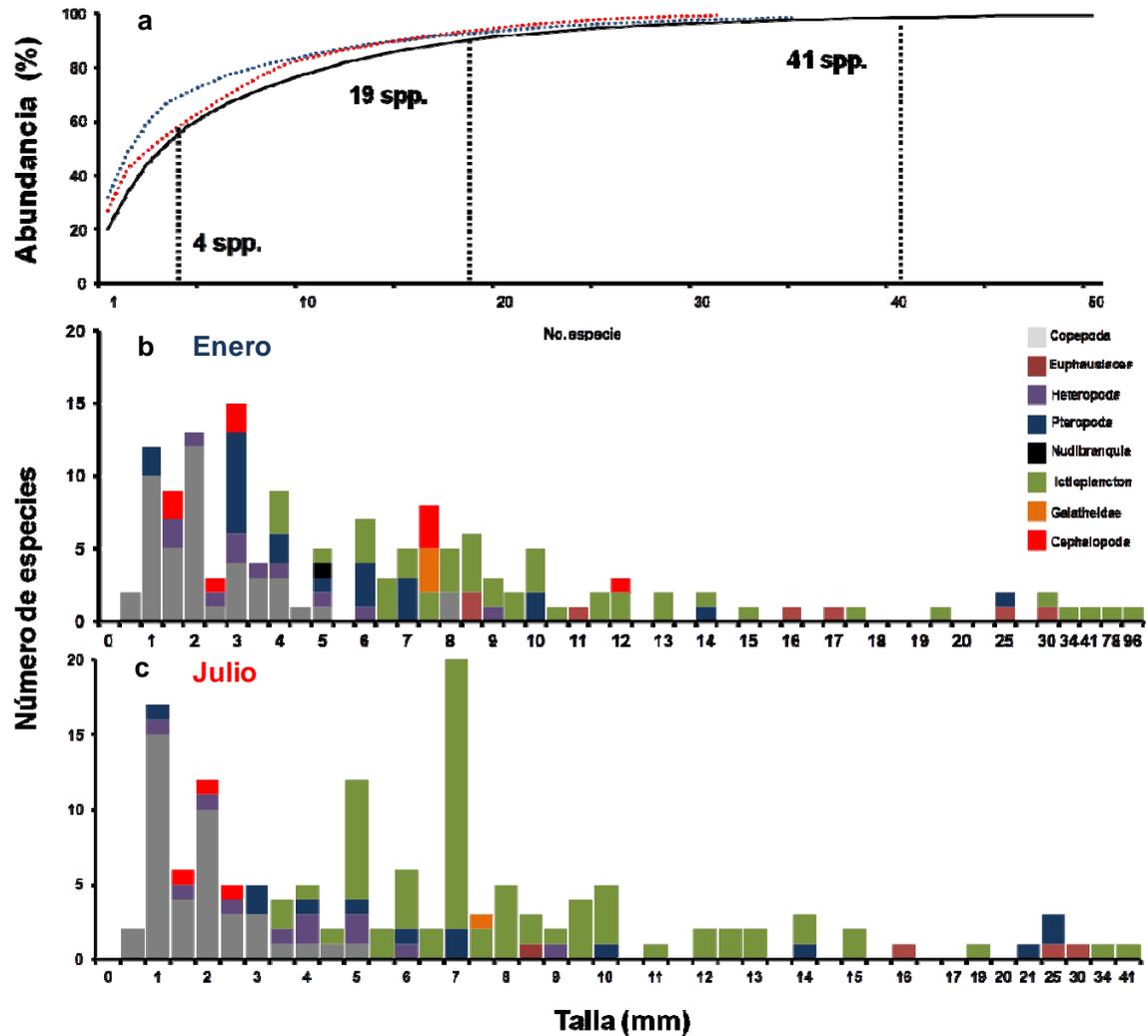


Figura 9. a) Curva acumulativa de especies de ocho grupos del zooplancton en función de la abundancia relativa de todas las especies. La línea azul representa a las especies del periodo invierno y la roja a las del periodo de verano. b y c) Espectro de talla máxima teorizado para las 215 especies del zooplancton en función de la abundancia interespecifica.

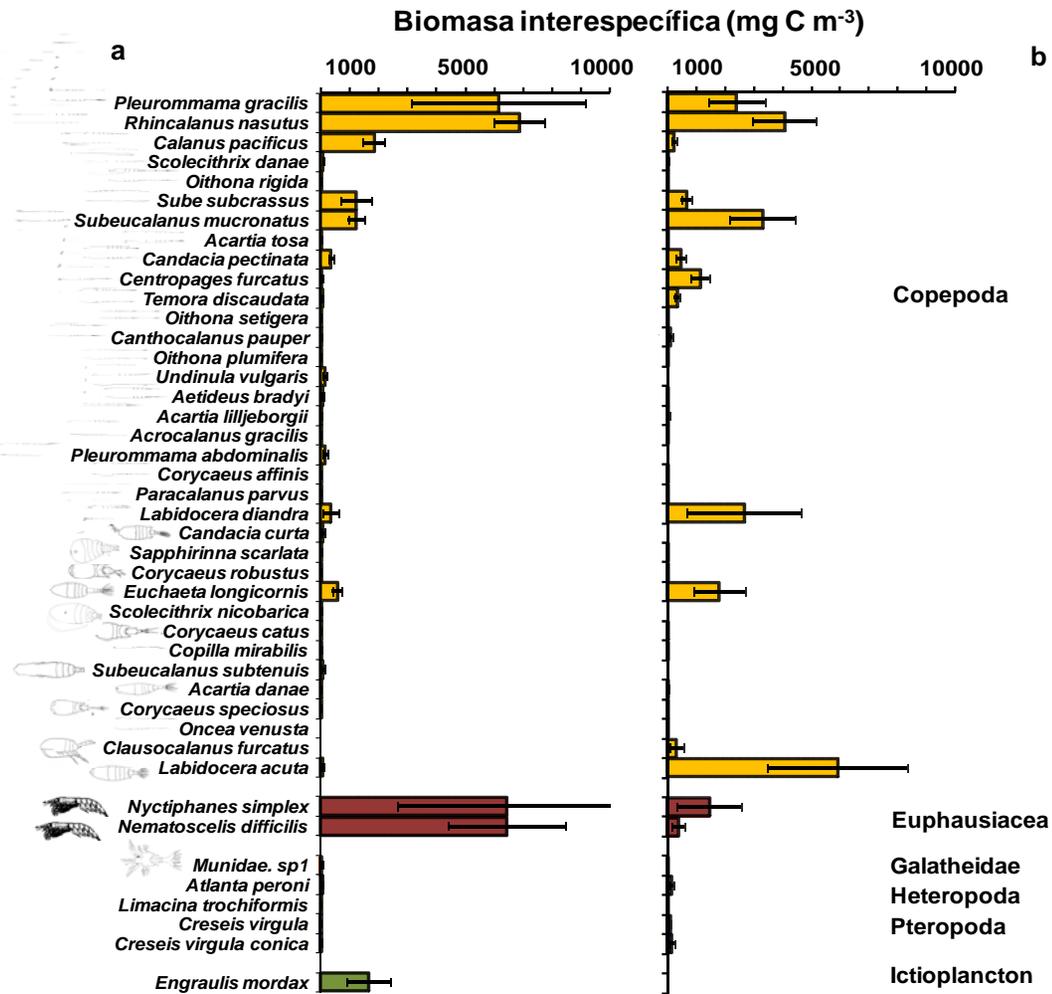


Figura 10. Biomasa interespecífica de las 41 especies tróficamente más relevantes registradas durante enero (a) y julio (b) en la taxocenosis de ocho grupos del zooplancton del Golfo de California. Las barras indican la biomasa promedio por especies y las líneas su error estándar.

9.3 Variabilidad estacional de la abundancia de especies del zooplancton en función de la variabilidad ambiental.

El Análisis de Correspondencia Canónica (ACC) de la abundancia de las especies de los ocho grupos taxonómicos del zooplancton en función de las condiciones ambientales (combinando la información de ambos cruceros) mostró que los dos primeros ejes de ordenación explicaron el 19.6% de la relación entre la abundancia de especies y el ambiente (Anexo IV). La posición de las estaciones de muestreo a lo largo del primer eje evidenció una separación entre las estaciones oceanográficas recolectadas en invierno (enero) y en verano (julio) definiendo que la variabilidad estacional es el principal modo de variabilidad de la abundancia y composición de especies de los ocho grupos taxonómicos del zooplancton analizados (Fig. 14). El primer eje estuvo estrechamente asociado con los cambios estacionales de la temperatura ($r = -0.96$) y en menor magnitud con la profundidad de la capa de mezcla (PCM) ($r = 0.71$) y concentraciones de pigmentos accesorios fotosintéticos como Diadinoxantina ($r = 0.73$) y Fucoxantina ($r = 0.62$) (Fig. 14, Anexo V). El segundo eje de la ordenación representó el gradiente latitudinal directamente asociado con la Fucoxantina ($r = 0.44$) e indirectamente con la 19'Hexanoiloxifucoxantina ($r = -0.60$). Las especies de zooplancton numéricamente dominantes (*Pleurommama gracilis*, *Rhincalanus nasutus* y *Centropages furcatus*) se encontraron en el centro de la ordenación porque estuvieron ampliamente distribuidas con elevada abundancia durante ambos periodos que resultó en una débil asociación con las variables ambientales (son especies que toleran amplios rangos de variables ambientales). Las especies *Scolecithrix danae*, *Oithona rigida*, *Pleurommama abdominalis* y *Engraulis mordax* se ubicaron al extremo derecho de la ordenación debido a su afinidad de aguas frías propias del mes de enero mientras que *Canthocalanus pauper*, *Labidocera acuta* y *Labidocera diandra* se ubicaron del lado izquierdo por ser considerablemente más abundantes durante el verano (Fig. 14).

9.4 Analisis de Procedimiento de Permutación Multi-Respuesta (PPMR)

El análisis PPMR mostró diferencias significativas en la distribución de la abundancia y composición de especies del zooplancton únicamente en las comparaciones entre enero y julio (demostrando distintas comunidades de zooplancton en invierno y verano), entre regiones del golfo (Norte + Grandes islas vs Centro) confirmando cuantitativamente la regionalización faunística previamente propuesta de manera cualitativa para zooplancton en el golfo por Brinton *et al.* (1986), entre región nerítica y oceánica definiendo cuantitativamente por primera vez diferencias en la estructura de la comunidad entre regiones del golfo ubicadas sobre la plataforma continental (<200 m) y regiones oceánicas (>200 m) (no significativamente diferente con límites de 100 y 150 m de profundidad del fondo marino) y entre los grupos de estaciones de muestreo formados por el análisis de agrupación de Bray-Curtis (Tabla 2). Los resultados siguieron que las condiciones ambientales de ambas regiones del golfo definen la composición de comunidades distintas una de afinidad templada en el norte y otra de afinidad subtropical y tropical hacia la parte central. La única comparación que no mostró diferencias significativas en la abundancia y composición faunística del zooplancton fue la comparación de los muestreos del día y la noche (Tabla 2). Esto indica que la abundancia y composición específica del zooplancton no parece cambiar entre el día y la noche con datos de abundancia y composición de especie integrados en toda la columna de agua.

Tabla 2. Contrastes considerados y planteados como hipótesis nulas mediante el Procedimiento de Permutación de Multi-Respuesta (PPMR). n= número de estaciones comparadas en cada contraste, A= descriptor de la homogeneidad entre grupos y p= valor de probabilidad.

Hipótesis planteadas	n	Delta (A)	p- valor
Enero vs Julio	26/12	0.26	p< 0.0000
Norte + Grandes Islas vs Centro	16/22	0.13	p< 0.00002
Día vs Noche	20/18	-0.0058	p< 0.55
Habitat nerítico vs Habitat oceánico (200 m)	12/26	0.0396	p< 0.0306
Habitat nerítico vs Habitat oceánico (100 m)	7/21	0.0277	p< 0.0748
Habitat nerítico vs Habitat oceánico (150 m)	12/26	0.0396	p< 0.0306
Grupo I vs Grupo II vs Grupo 3	20/6/12	0.512	p< 0.0000
Isoterma <15°C vs Isoterma >15°C	7/31	0.072	p< 0.0031
Isoterma <16°C vs Isoterma >16°C	19/19	0.186	p< 0.0000002
Isoterma <17°C vs Isoterma >17°C	23/15	0.225	p< 0.0000001
Isoterma <18°C vs Isoterma >18°C	23/15	0.225	p< 0.0000001
Isoterma <19°C vs Isoterma >19°C	23/15	0.265	p<0.0000

9.5 Análisis Indicador de Especies (AIE).

Una vez establecidas las diferencias estadísticas de abundancia y composición de especies entre grupos de estaciones oceanograficas obtenidos el análisis PPMR se empleó el método Análisis Indicador de Especies (AIE) para definir que especies fueron significativamente “fieles” en términos de la proporcionalidad de su abundancia y frecuencia a cada uno de los grupos de estaciones contrastados. De las 215 especies registradas se encontró que solo 159 especies variaron considerablemente entre los dos periodos, de las cuales solo 10 especies de larvas de peces y moluscos holoplanctónicos tuvieron proporciones de abundancia y frecuencia distinta entre invierno (*Scomber japonicus* y *Trachurus symmetricus*) y verano (*Thunus* sp., *Synodus lucioceps*, *Opisthonema libertate*, *Firolida desmarestia*, *Atlanta ecynogira*, *Auxis* sp., *Clarkctchys bilineatus* y *Gobiidae* sp.) (Tabla 3). Cabe mencionar que ninguna de las 41 especies dominantes en biomasa mostro diferencias significativas en ninguna de las comparaciones aquí realizadas.

De 159 especies analizadas para la comparación entre regiones del golfo solo 12 especies fueron indicadoras de las regiones faunísticas de la región norte (las larvas de peces *Clarkctchys bilineatus*, *Lepophidium negropinna*, *Merluccius productus* y *Prionotus ruscarius*) y para la región central del golfo (ocho especies de larvas de peces y moluscos holoplanctónicos: *Cardiopoda placentata*, *Diacavolina longirostris*, *Bregmaceros bathymaster*, *Etrumerus teres*, *Pneumoderma atlanticum pacificum*, *Stomias atriventer*) (Tabla 4). Para la comparación entre hábitat nerítico (<200 m) y oceánico (>200 m) sólo dos especies resultaron indicadoras del hábitat nerítico (las larvas de peces *Hippoglossina stomata* y *Prionotus ruscarius*) y dos para el hábitat oceánico (la larva de pez *Vincigerria lucetia* y las paralarvas de Cephalopoda *Pterygioteuthis hoylei*) (Tabla 5). Como era de esperar, las especies y grupos taxonómicos de zooplancton comparativamente menos abundantes y frecuentes fueron las especies indicadoras en las comparaciones temporeales y espaciales, estas especies indicadoras posiblemente no serian las mismas si se consideraran su abundancia por grupo taxonómico de manera separada por la abundancia relativa en función de la taxocenosis analizada.

Tabla 3. Listado de especies significativamente indicadoras de temporadas y regiones obtenidas con el AEI definidas en términos de su frecuencia y abundancia para invierno (enero) y verano (julio) en el Golfo de California. Sólo se muestran las especies con un IV >25% y $p < 0.05$.

Especie	Periodo	IV%	Media	D.S	p-valor
<i>Scomber japonicus</i> (ictio)	Enero	42.3	22.1	6.62	p< 0.019
<i>Trachurus symmetricus</i> (ictio)	Enero	44.7	27.8	6.69	p< 0.027
<i>Thunnus sp.</i> (ictio)	Julio	33.3	11.2	4.94	p< 0.007
<i>Synodus lucioceps</i> (ictio)	Julio	37.6	16.4	5.98	p< 0.005
<i>Opisthonema libertate</i> (ictio)	Julio	41.7	13.0	5.38	p< 0.002
<i>Firoida desmarestia</i> (heter)	Julio	49.6	22.3	6.6	p< 0.001
<i>Atlanta echynogira</i> (heter)	Julio	33.3	20.7	6.52	p< 0.045
<i>Auxis sp.</i> (ictio)	Julio	58.3	16.1	5.94	p< 0.002
<i>Clarkichthys bilineatus</i> (ictio)	Julio	33.3	11.1	4.84	p< 0.006
<i>Gobiidae sp.</i> (ictio)	Julio	50.1	14.3	5.78	p< 0.008

Tabla 4. Listado de especies indicadoras obtenidas con el Análisis Indicador de Especie. Solo se presentan las especies que presentaron fidelidad significativa a las regiones faunísticas al Norte de la Grandes Islas y Centro en términos de su frecuencia y abundancia >25% y $p < 0.05$.

Especie	Zona	IV%	Media	D.S	p-valor
<i>Clarkichthys bilineatus</i> (ictio)	Norte	30.1	11.5	6.09	$p < 0.03$
<i>Merluccius productus</i> (ictio)	Norte	31.2	12.3	5.08	$p < 0.010$
<i>Prionotus ruscarius</i> (ictio)	Norte	33.5	11.6	6.09	$p < 0.0045$
<i>Lepophidium negropinna</i> (ictio)	Norte	37.3	14.1	6.34	$p < 0.009$
<i>Cardiopoda placenta</i> (heter)	Centro	27.3	14.2	4.9	$p < 0.05$
<i>Diacavolinia longirostris</i> (ptero)	Centro	27.3	14.2	4.9	$p < 0.05$
<i>Etrumeus teres</i> (ictio)	Centro	27.3	14.1	5.23	$p < 0.048$
<i>Stomias atriventer</i> (ictio)	Centro	27.3	14.1	5.0	$p < 0.053$
<i>Pneumoderma atlanticum pacificum</i> (ptero)	Centro	36.4	17.4	5.83	$p < 0.012$
<i>Bregmaceros bathymaster</i> (ictio)	Centro	40.9	18.8	5.79	$p < 0.0054$
<i>Desmopterus papilio</i> (ictio)	Centro	42.3	28.6	6.33	$p < 0.040$
<i>Pterygioteuthis hoylei</i> (cepha)	Centro	45.5	20.2	5.82	$p < 0.002$

Tabla 5. Listado de especies indicadoras obtenidas con el Análisis Indicador de Especie. Sólo se presentan las especies que presentaron fidelidad significativa a los ambientes nerítico (< 200 m del fondo marino) y oceánico (>200 m del fondo marino) en términos de su frecuencia y abundancia (>25% y $p < 0.05$).

Especie	Habitat	IV%	Media	D.S	p-valor
<i>Hippoglossina stomata</i>	Nerítico	60.8	15.8	6.88	$p < 0.02$
<i>Prionotus ruscarius</i>	Nerítico	35.7	12.1	5.89	$p < 0.006$
<i>Vincigerria lucetia</i>	Oceánico	42.3	22.3	6.69	$p < 0.02$
<i>Pterygioteuthis hoylei</i>	Oceánico	42.3	20.7	6.39	$p < 0.0282$

10. DISCUSIÓN

Comprender y predecir la estructura y funcionamiento de las comunidades planctónicas bajo diferentes condiciones ambientales, incluyendo escenarios de cambio climático, continúa siendo un desafío científico significativo debido a la enorme dificultad de identificar todas las especies de numerosas taxa que componen las asociaciones planctónicas (autotróficas, mixotróficas y heterotróficas); la respuesta multivariada a nivel poblacional de cada una de las especies a las condiciones ambientales imperantes y las múltiples interacciones simbióticas que se manifiestan en las tramas tróficas marinas (Kjørboe, 2008). Por lo tanto, incluir la mayor representatividad biológica posible, el mayor número de características biológicas (reproducción, ciclo de vida, espectro de tallas, modo de alimentación, patrones de distribución, presas y depredadores potenciales entre otras) y ambientales (estructura termo-halina, concentración de oxígeno disuelto, densidad, profundidad del fondo marino, entre otros) es posiblemente la forma más integral de describir y modelar las comunidades zooplanctónicas en el ecosistema pelágico. Esta perspectiva puede de hecho simplificar la complejidad estructural y funcional del zooplancton que permita visualizar propiedades emergentes o la relevancia ecológica de algunas especies o grupos previamente obviados (Litchman *et al.*, 2013).

La presente tesis es la primera aproximación cuantitativa para comprender los cambios estacionales en la estructura y composición de la taxocenosis del zooplancton (ocho grupos taxonómicos meroplanctónicos y holoplanctónicos) en el Golfo de California en función de múltiples variables ambientales que incluyen múltiples taxa del fitoplancton (definidos mediante análisis de cocientes de datos de HPLC como un proxy de la composición florística de la comunidad autotrófica) y múltiples variables físico-químicas registradas de la columna de agua. El análisis simultáneo de 215 especies de zooplancton de Copepoda, Euphausiacea, Heteropoda, Pteropoda, Nudibranchia, Ictioplancton (larvas de peces), Cephalopoda y Decapoda de la familia Galatheididae permitieron visualizar patrones de complejidad emergentes de la estructura de la comunidad del zooplancton a nivel estacional sin precedentes considerando su abundancia, frecuencia de aparición, talla máxima

conocida para cada especie y biomasa. Esta integración de información provee una perspectiva de patrones interespecíficos que de otra forma pueden quedar subyacentes o indetectables si se analiza cada grupo taxonómico de manera individual (Lichman *et al.*, 2013). Los atributos interespecíficos de talla corporal y biomasa permitieron identificar algunas de las especies de zooplancton del Golfo de California que posiblemente desempeñan una función trófica y ecológica considerable en términos de abundancia, amplitud de distribución y biomasa que pueden atraer depredadores visuales neotónicos. Entre estas especies sobresalen *Nyctiphanes simplex*, *Pleuromamma gracilis* y *Clausocalanus furcatus*. Cuando se analizaron grupos específicos del zooplancton, por ejemplo, larvas de peces, algunas especies numéricamente dominantes parecen desempeñar una función preponderante en la estructura de la comunidad ictioplanctónica, pero cuando son comparados con otros grupos del zooplancton estas especies numéricamente dominantes resultan ser considerablemente menos notables en abundancia y biomasa en el ecosistema marino. Por supuesto, cada especie tiene un nicho propio y causa una influencia diferencial en la totalidad de la comunidad planctónica. Sin embargo, la premisa fundamental es que las especies numéricamente dominantes (o en biomasa) son las especies que ejercen mayor influencia en la transferencia de energía de la producción primaria a niveles tróficos superiores y constituyen relevantes nodos de biomasa en la trama trófica del ecosistema epipelágico del Golfo de California.

Por ejemplo, los juveniles y adultos del eufáusido *Nyctiphanes simplex* pueden formar densas agregaciones (de hasta 70 m de grosor) los cuales son depredados por numerosas especies de peces, aves y mamíferos marinos en el golfo (Gendron, 1992, Nortobartolo-di-Sciara, 1995; Ladrón de Guevara *et al.*, 2008; Gómez-Gutiérrez *et al.*, 2010, 2012). Por analogía, la comparación de atributos biológicos de *N. simplex* (una especie reconocida como presa relevante de múltiples depredadores dentro del golfo) con otras especies de zooplancton sugiere que algunos copépodos (*Rhincalanus nasutus*, *Pleuromamma gracilis*, *Labidocera acuta*, *Labidocera diandra*) pueden desempeñar en términos de biomasa (aunque de menor tamaño corporal)

una posición trófica relevante. El krill *N. simplex* a pesar de que no es una especie en el tope de abundancia relativa (posición 11 de abundancia relativa entre especies), es considerada como una especie predominante en biomasa en el Golfo de California por su relativamente gran tamaño corporal y su comportamiento de formar densas agregaciones sociales (Ritz, 1994; Ritz *et al.*, 2011). Otras especies más de la comunidad del zooplancton parecen tener atributos biológicos adecuados para ser puntos focales en la trama trófica del Golfo de California que deben ser investigados en el futuro. La formación de agregaciones sociales propicia múltiples conexiones a través de la trama trófica del ecosistema pelágico del Golfo de California y pueden tener una influencia en la estructuración de la comunidad hasta ahora aún sin explorar.

10.1 Estructura y composición de la comunidad en función de las condiciones ambientales

Los patrones de riqueza específica descritos por separado para distintos grupos taxonómicos del zooplancton en el Golfo de California indican en general que la comunidad del zooplancton tiene un componente predominante tropical y subtropical (Brinton *et al.*, 1986; Jiménez-Pérez & Lara-Lara, 1988; Hernández-Trujillo & Esquivel-Herrera, 1989; Aceves-Medina *et al.*, 2003, 2004; Angulo-Campillo, 2009; Avendaño-Ibarra *et al.*, 2013; Palomares-García *et al.*, 2013) presentando un gradiente estacional y latitudinal en invierno y longitudinal durante el verano. Con el análisis de la composición específica sin precedente de 215 especies de zooplancton en dos cruceros oceanográficos en la presente tesis se confirma cuantitativamente la regionalización faunística de las Grandes Islas como el límite entre las zonas de menor riqueza específica hacia el norte y mayor riqueza específica hacia el la región central del golfo propuesto por Brinton *et al.* (1986) y confirmados con estructura de la comunidad de larvas de peces (Aceves-Medina *et al.*, 2004) y moluscos holoplanctónicos (Angulo-Campillo, 2009). A pesar de que en el presente estudio el número total de especies no varió significativamente entre invierno (141 spp.) y verano (144 spp.) se detectaron notables cambios estacionales

en la composición de especies de ocho grupos del zooplancton. Durante el verano la presencia de *Thunus* sp., *Synodus lucioceps*, *Opisthonema libertate*, *Firolida desmarestia*, *Atlanta echynogira*, *Auxis* sp., *Clarkctchys bilineatus* y Gobiidae sp. evidenciaron un efecto de tropicalización de la fauna zooplanctónica de la parte central del golfo. Debido a que durante el verano cuando ocurre un incremento en la radiación solar, pronunciada estratificación de la columna de agua, y la invasión de la masa de agua tropical al sur de las grandes islas (Álvarez-Borrego & Lara-Lara, 1991; Lavín *et al.*, 1997) propicia que un mayor predominio de las especies de afinidad tropical y subtropical en la región central del golfo. Por ejemplo, Palomares-García *et al.* (2013b) sugirieron que la especie tropical *Centropages furcatus* tiene un incremento de abundancia dentro del golfo (Sep-Oct 2010) debido a la advección de las poblaciones del sur más que un incremento en tasas de producción de huevos (mayor tasa de reproducción) debido a que en promedio las tasas de producción de huevos estimadas en el norte y centro del Golfo fueron significativamente menores que las detectadas dentro de varias bahías del golfo (Bahía Concepción y Bahía de La Paz). En cambio durante el invierno una comunidad de relativamente menor riqueza específica dominada por especies de afinidad templada (Brinton *et al.*, 1986; Jiménez-Pérez & Lara-Lara, 1988; Aceves-Medina *et al.*, 2003, 2004; Angulo-Campillo, 2009; Avendaño-Ibarra *et al.*, 2013; Palomares-García *et al.*, 2013) ocurre cuando las aguas tropicales se presentan principalmente en la porción sureste del golfo y en la zona de las grandes islas ocurren intensos procesos de mezcla vertical y eventos de surgencia más intensos (Soto-Mardones *et al.*, 1999; Álvarez-Borrego, 2002; Tremblay, 2008; Tremblay *et al.*, 2010; Palomares-García *et al.*, 2013). Estos cambios estacionales se atribuyen a los contrastantes cambios ambientales estacionales (principalmente temperatura, profundidad de la capa de mezcla y concentración de pigmentos fotosintéticos) que existen entre el invierno y el verano en el Golfo de California que producen cambios sustanciales en la distribución y composición de especies del fitoplancton y zooplancton (Brinton *et al.*, 1986). Durante enero las isothermas de temperatura (18 y 21°C) aparentemente no representan un límite sur y norte (ni ninguna otra isoterma aquí analizada) considerando simultáneamente las asociaciones de especies de ocho grupos

taxonómicos, como aparentemente corresponden con grupos zooplanctónicos individuales en estudios previos (Aceves-Medina et al., 2003; Angulo-Campillo, 2009).

Los análisis realizados a nivel de grandes grupos del zooplancton coinciden en que la estructura de la comunidad zooplanctónica en el Golfo de California está dominada por Copepoda y en menor magnitud por Cladocera, Chaetognata, Euphausiacea, Ostracoda y Apendiculata (Brinton *et al.*, 1986; Lavaniegos & González-Navarro, 1999; Nava-Torales, 2003; Siordia-Cermeño & Sánchez-Velasco, 2004; Vicencio-Aguilar & Fernández-Álamo, 2005; De Silva-Dávila *et al.*, 2006; Jerónimo-Balcazar, 2011). Sin embargo, el meta-análisis realizado por Brinton *et al.* (1986) es quizás el principal marco de referencia conceptual para describir los cambios estacionales de la estructura de la comunidad zooplanctónica en el Golfo de California debido a la consideración de información de múltiples grupos taxonómicos y su asociación cualitativa con múltiples variables ambientales (mediante comparación de mapas de distribución de especie y variable ambientales). Al igual que Brinton *et al.*, (1986) en el presente trabajo se encontró que Copepoda y Euphausiacea son los grupos dominantes de la comunidad del zooplancton, principalmente en la región de las Grandes Islas donde se detectaron sus mayores densidades poblacionales asociadas a procesos de mezcla y elevadas concentraciones de pigmentos fotosintéticos. Ellos aparentemente responden rápidamente a los cambios asociados con el patrón en la temperatura del agua y composición del fitoplancton (Álvarez- Borrego 1983; Brinton & Townsend, 1980; Brinton *et al.*, 1986; Jiménez-Pérez & Lara-Lara, 1988; Valdez-Holguín & Lara-Lara, 1987; Gómez-Gutiérrez *et al.*, 2012; Palomares-García *et al.*, 2013). Los Pteropoda en ocasiones pueden ser un grupo conspicuo en abundancia, principalmente en la parte central del golfo durante el verano. La pequeña contribución en abundancia de organismos meroplanctónicos como las larvas de peces, larvas de decápodos galatheidos y paralarvas de Cephalopoda son parte fundamentales de la trama trófica puesto que los juveniles y adultos de estas especies son voraces depredadores micronectónicos y nectónicos de niveles tróficos superiores.

La distribución, abundancia, composición específica y producción secundaria de especies zooplanctónicas están estrechamente relacionadas con los procesos de producción primaria en el Golfo de California (García-Pamanes & Lara-Lara, 2001; Gómez-Gutiérrez et al., 2012). En las plataformas continentales de regiones tropicales los Copepoda normalmente presentan relativamente pequeños cambios estacionales en su abundancia relativa y dominancia (Longhurst, 1985), en el Golfo de California (no en sus bahías) hasta recientemente sólo se había reportado previamente la estructura de la comunidad de copépodos para la época fría (Jiménez-Pérez & Lara-Lara, 1988; Hernández-Trujillo & Esquivel-Herrera, 1989). Recientemente una descripción de la estructura de la comunidad durante el verano e invierno demostró cambios significativos en la composición y abundancia de especies bajo condiciones contrastante (Palomares-García et al., 2013). En cambio, los eufáusidos algunas especies tropicales parecen experimentar amplias variaciones en su abundancia en tiempo y espacio (Brinton & Townsend, 1980; Ambriz-Arreola, 2007). En el Golfo de California *Nyctiphanes simplex* tiene una amplia distribución y máxima abundancia durante el invierno sin embargo durante el verano puede presentar una disminución significativa de su abundancia y la retracción de su distribución hacia la parte norte (Brinton & Townsend, 1980; Tremblay et al., 2010, 2011; Gómez-Gutiérrez et al., 2012). También durante el verano algunas especies de pteropodos (*Creseis virgula virgula*) presentan repentinas proliferaciones asociadas a aguas cálidas y a la formación de remolinos anticiclónicos que propician elevadas concentraciones de conoespecíficos (Angulo-Campillo, 2009).

La abundancia del zooplancton en función de su espectro de talla interespecífica y biomasa provee una perspectiva útil para describir cambios estacionales en la estructura de las comunidades zooplanctónicas (Thompson et al., 2013) debido a que en los ecosistemas marinos las redes tróficas se organizan a través de complejas interacciones presa-depredador entre millones de individuos y miles de especies en un amplio espectro de talla (desde μm hasta m). Muchas especies pueden modificar su comportamiento de alimentación en diferentes áreas

geográficas, estaciones del año o en una parte de su ciclo de vida en función de la disponibilidad del alimento en tiempo y espacio (Zhou *et al.*, 2010). En este trabajo se observó un cambio estacional relevante en el espectro de tallas de las especies numéricamente dominantes durante invierno y verano. Las especies de Copepoda y Euphausiacea de mayor tamaño como *Pleuromama gracilis*, *Rhincalanus nasutus*, *Calanus pacificus* y *Nyctiphanes simplex* fueron numéricamente más abundantes con amplia distribución durante el invierno asociadas con el dominio de micro-fitoplancton (Cryptophyceae, Bacillariophyceae) concentrándose principalmente en la región de las Grandes Islas cerca de la costa en donde la mezcla por corrientes y surgencias intensas inducidas por el patrón de vientos son comunes (Badán-Dangon *et al.*, 1985; Lavín & Marinone, 2003). En cambio durante el verano con el desarrollo de una pronunciada estratificación de la columna de agua y débiles surgencias algunas especies de Copepoda de menor tamaño corporal dominaron la comunidad del zooplancton asociados a organismos fotosintéticos del pico-plancton (Cyanophyceae) entre estos *Centropages furcatus*, *Clausocalanus furcatus*, *Pleurommama gracilis* y *Canthocalanus pauper* (Palomares-García *et al.*, 2013a, b). Es posible que algunas modifiquen sus hábitos alimentarios en concordancia con los cambios estacionales de distintos grupos taxonómicos del fitoplancton. Por ejemplo se ha reportado que especies de copépodos del género *Calanus* en ecosistemas templados mantienen una dieta principalmente herbívora durante la primavera favorecida por los florecimientos del fitoplancton, mientras que en el verano la mayor fracción de su alimento es derivada del ciclo microbiano (Eilertsen *et al.*, 1981).

Los cambios estacionales en el tamaño de las especies dominantes del mesozooplancton, relativamente más grandes en invierno que en verano se han observado en varios ecosistemas templados y subtropicales relacionadas con el predominio de las abundantes diatomeas en primavera y pequeñas células de dinoflagelados y picoplancton en verano bajo condiciones estratificadas de la columna de agua (Landry *et al.*, 1994; García-Pámanes & Lara-Lara, 2001; Zhou *et al.*, 2010). Recientemente se han reportado cambios estacionales en el tamaño de

las especies de copépodos dominantes durante el invierno y verano en el Golfo de California asociadas a regiones con elevada biomasa fitoplanctónica (Palomares *et al.*, 2013). En la presente tesis la información del espectro talla máxima teórica (para las 215 especies identificadas) de ocho grupos del zooplancton sigue en general que durante el invierno se presenta en promedio una comunidad relativamente más grande y con mayores valores de biomasa (7.8 mm, \pm SE= 0.97) y viceversa durante el verano (6.7 mm, \pm SE= 0.51) asociadas a los cambios de los grupos taxonómicos fitoplanctónicos en ambos periodos. En este trabajo se reportan las primeras estimaciones de biomasa interespecífica para las 41 especies más abundantes y frecuentes en el Golfo de California durante condiciones ambientales contrastantes de invierno y verano. Anteriormente para el Golfo de California solo se habían reportado estimaciones de biomasa, crecimiento somático, muda y tasa de producción de huevos para la especie de eufáusido más abundante en el golfo *Nyctiphanes simplex*, de talla máxima de 16 mm con casos excepcionales de 24 mm (Gómez-Gutiérrez *et al.*, 2012) y la producción de huevos de *Centropages furcatus* (Palomares *et al.* 2013b). *Nyctiphanes simplex* es una especie relativamente bien estudiada que es bien conocida por formar densas agregaciones superficiales diurnas (Gendron, 1992) o agregaciones altamente densas (de hasta 70 m de grosor y cientos de metros de extensión) (Gómez-Gutiérrez *et al.* 2010) y producir niveles de biomasa relevantes (Gómez-Gutiérrez *et al.* 2012) que atraen múltiples depredadores visuales como ballenas rorcuales (Gendron, 1992, Ladrón de Guevara *et al.*, 2008, 2011), mantas (Notarbartolo-di-Sciara, 1995), peces teléosteos (Elorduy-Garay & Caraveo-Patiño, 1994) y aves marinas. Esta especie forma densas concentraciones de individuos principalmente en aguas cercanas a la costa a lo largo de ambos lados de la Península de Baja de California (Boden, 1951; Brinton, 1962; Brinton & Townsend, 1980; Lavaniegos, 1995; De Silva-Dávila & Palomares-García, 1998; Gómez-Gutiérrez *et al.*, 1995, 1996, 2012). Los juveniles y adultos de *N. simplex* se concentran principalmente a lo largo de la plataforma continental del golfo (<100 m) asociados con procesos de surgencias intensas que cambian de ubicación a lo largo del año (Gómez-Gutiérrez *et al.*, 2012). Por lo tanto numerosos depredadores que energéticamente dependen de esta presa deben cambiar estacionalmente su patrón

de distribución para detectar los centros espacialmente variables de producción de biomasa de *N. simplex*.

Las estimaciones de biomasa ($\text{mg C} \times \text{m}^{-3}$) de las 41 especies numéricamente dominantes (99% de la abundancia total) indican que además de *Nyctiphanes simplex*, otras especies como el eufáusido *Nematoscelis difficilis*, los copépodos *Rhincalanus nasutus*, *Pleuromamma gracilis*, *Calanus pacificus*, *Subecalanus subcrassus*, *Subeucalanus mucrunatus* y la larva de pez *Engraulis mordax* representaron la mayor proporción de la biomasa durante enero y *Subeucalanus subcrassus*, *Labidocera diandra*, *Labidocera acuta*, *Euchaeta longicornis* y *Centropages furcatus* durante julio. Comparar todas las especies de ocho grupos de zooplancton permitió visualizar que especies posiblemente desempeñan una función relevante en la transmisión de la mayor cantidad de biomasa del fitoplancton al micro y macronecton y posteriormente a depredadores del necton en el Golfo de California. Por lo anterior en este trabajo se postula que estas 41 especies son algunos de los principales nodos de biomasa zooplanctónica en el ecosistema epipelágico del Golfo de California constituidos en su mayoría por Copepoda y Euphausiacea. Debido a que estas especies son altamente abundantes, de amplia distribución y relevante proporción de la biomasa deben ser estudiadas en futuros trabajos de producción secundaria y modelación trófica si queremos comprender como son los enlaces tróficos y la magnitud de la productividad secundaria del Golfo de California.

10.2 Regionalizaciones faunísticas del zooplancton

El Golfo de California ha sido dividido en distintas regiones faunísticas basado en la distribución y asociaciones de múltiples grupos de zooplancton como los Euphausiacea (Brinton & Townsend, 1980) y la revisión bibliográfica de múltiples grupos zooplanctónicos (análisis no cuantitativo) (Brinton *et al.*, 1986), larvas de peces (Aceves-Medina *et al.*, 2003, 2004) y moluscos holoplanctónicos (Angulo-Campillo, 2009) con algunas diferencias sustanciales. En este estudio la presencia de dos asociaciones faunísticas durante el invierno y verano observadas con especies de 8 grupos taxonómicos del zooplancton, con un límite al sur de las

grandes islas, es similar a la propuesta de regionalización propuesta mediante el análisis de grupos taxonómicos individuales (Brinton & Townsend, 1980; Aceves-Medina *et al.*, 2003, 2004; Siordia Cermeño & Sánchez-velasco, 2004; Angulo-Campillo, 2009). Es decir, 1) una región norte que es en gran parte nerítica y abarca de las Grandes Islas hacia el norte, caracterizada por presentar la mayor variabilidad estacional de la temperatura con especies de afinidad templada, posiblemente separadas de las especies subtropicales por un frente térmico al sur de las grandes Islas, que ya ha sido evidenciado mediante asociaciones de especies de larvas de peces en invierno (Danell-Jiménez *et al.*, 2009) y verano (Inda-Díaz *et al.*, 2010), 2) una región sur que cubre la parte central y la región este del golfo, en la que la gran mayoría de los grupos zooplanctónicos son especies tropicales y subtropicales pero con relativamente menor abundancia y probablemente biomasa (Brinton *et al.*, 1986; Aceves-Medina *et al.*, 2004; Angulo-Campillo, 2009; Palomares-García *et al.*, 2013). Entre estas dos regiones existe el Canal de Sal Sipuedes con intenso flujo de mareas en donde algunas de las especies relictas del Pacífico Norte de afinidad templada que dominan en invierno tienden a distribuirse en estratos más profundos para evadir las capas superficiales con elevada temperatura. Esto causa una disminución en sus densidades poblacionales durante verano. Especies como *Calanus pacificus* y *Nematoscelis difficilis* están ausentes en aguas superficiales progresivamente habitadas por especies tropicales (Brinton & Townsend, 1980; Brinton *et al.*, 1986). Sin embargo, Tremblay *et al.* (2010) no detectaron este patrón de distribución vertical para *N. difficilis* sino sorpresivamente para la especie numéricamente dominante y subtropical *N. simplex* la cual en verano se distribuyó por debajo de la termoclina y por arriba del estrato con condiciones hipóxicas ($< 1.5 \text{ ml O}_2 \text{ L}^{-1}$). Aunque durante el verano es evidente el predominio de especies tropicales sobre las especies templadas, especies como *R. nasutus* y *P. gracilis* continúan siendo relativamente abundantes y frecuentes en la región norte del golfo durante el verano.

Aunque la evidencia indica que la composición de especies zooplanctónicas entre el ambiente nerítico y oceánico es significativamente distinta; en realidad pocas especies fueron indicadoras del ambiente nerítico (*Hippoglossina stomata*, *Prionotus ruscarius*) y del ambiente oceánico (*Vincigerria lucetia* y *Pterygioteuthis hoylei*). Aparentemente la mayoría de las especies del zooplancton tienen amplios rangos zoogeográficos y faunísticos con difusos y dinámicos límites batimétricos entre el ambiente costero y oceánico. Es posible que en un mar semicerrado como el Golfo de California los procesos advectivos de surgencias, remolinos, corrientes geostróficas y corrientes residuales, entre otras, sean capaces de transportar lo suficientemente rápido a las comunidades zooplanctónicas de la costa este a la costa oeste y viceversa. Estas hipótesis han sido evaluadas en estudios enfocados a asociaciones de larvas de peces con duraciones larvales de días, semanas y pocos meses. Pegero-Icaza *et al.* (2011) y Sánchez-Velasco *et al.* (2013) observaron que las rutas de conectividad de las regiones con elevadas densidades de larvas de peces están estrechamente relacionadas con los cambios estacionales de los movimientos y persistencia de los remolinos ciclónicos y anticiclónicos en el golfo. De tal forma que pueden ampliar la distribución de algunas especies de larvas hacia ambas costas del golfo y de las costas del golfo hacia la parte central y oceánica del mismo. Recientemente se ha demostrado que el zooplancton de una costa del golfo puede ser transportado al otro lado del mismo, por amplios remolinos en periodos suficientemente cortos, facilitando que estadios meroplanctónicos mantengan la conectividad de las poblaciones de larvas entre ambas costas del golfo (Contreras-Catala *et al.*, 2012; Sánchez-Velasco *et al.*, 2013).

Estudios previos que han analizado los patrones de distribución vertical de las especies de Euphausiacea más abundantes en el Golfo de California han demostrado que *Nyctiphanes simplex*, *Nematoscelis difficilis* y *Euphausia eximia*, realizan extensas migraciones verticales y que algunas de ellas tienen variaciones estacionales en su patrón de migración vertical (Lavaniegos, 1996; Tremblay *et al.*, 2010, 2011; Gómez-Gutiérrez *et al.*, 2010). Esto aparentemente no sucede en los Copepoda y aunque se tenía evidencia de que la composición de especies de

copépodos no cambiaba entre el día y la noche durante el invierno (Jiménez-Pérez & Lara-Lara, 1988) hasta recientemente se demostró que la mayoría de especies de copépodos se concentran en los primeros 50 metros de la columna de agua durante el día y la noche (no evidencia de migración vertical) en la región norte y centro del Golfo de California bajo condiciones contrastantes de invierno y verano (Palomares-García *et al.*, 2013). Un patrón similar ya había sido reportado por Longhurst, (1985) en los Copepoda del Pacífico Oriental Tropical, definiendo que el 75% de la abundancia de especie se encontró en los primeros 45 m por encima del límite superior de la capa con condiciones hipóxicas (LSCH). En la presente tesis no existió evidencia de que las especies de ocho grupos taxonómicos del zooplancton en el Golfo de California presenten una diferencia significativa en su patrón de distribución y abundancia entre día y noche. Sin embargo, esto no indica que especies particulares como algunas especies de eufáusidos no realicen una extensa migración vertical por que en esta tesis se analizaron las muestras de redse Bngó que integran el zooplancton de los primeros 200 m de profundidad o de arriba del fondo a la superficie (Lavaniegos, 1996; Tremblay *et al.*, 2010, 2011; Gómez-Gutiérrez *et al.*, 2010).

10.3 Efecto de la variabilidad ambiental

El análisis de ordenamiento multivariado ACC demostró que la variabilidad ambiental a escala estacional tiene un efecto significativo en la composición específica, abundancia, espectro de tallas y biomasa de las especies del zooplancton en el Golfo de California. La parte norte que incluye la región de las Grandes Islas tuvo las mayores densidades poblacionales durante ambos periodos. En esta región el cambio pronunciado de la batimetría, las surgencias intensas y corrientes de marea causan el semicontinuo afloramiento de agua subsuperficial fría durante todo el año asociadas con elevadas concentraciones de clorofila-*a*, manteniendo altos niveles de biomasa y producción primaria y secundaria en el golfo (Pegau *et al.*, 2002; Hidalgo-González & Álvarez-Borrego, 2004; Espinosa-Carreón & Valdez-Holguín, 2007; Herrera-Cervantes *et al.*, 2010; Gómez-Gutiérrez *et al.*, 2012; Palomares-García *et al.*, 2013a,b). En el invierno una comunidad zooplanctónica

presentó sus mayores valores de biomasa y densidades poblacionales asociadas con una mezcla intensa, bajas temperaturas, altas concentraciones de clorofila-a y la alta frecuencia de aparición de Cryptophytas y Haptophytas. Aunque la fucoxantina fue el pigmento accesorio con mayor concentración durante el invierno y múltiples investigaciones afirman, de forma cualitativa, la predominancia numérica de las diatomeas (López-Cortés *et al.*, 2003; Palomares-García *et al.* 2006a, b; Aceves-Medina *et al.*, 2009; Tremblay *et al.*, 2010; Gómez-Gutiérrez *et al.*, 2012; Palomares-García *et al.*, 2013) los resultados del análisis de cociente del HPLC indicaron que las diatomeas fueron identificadas de manera confiablemente únicamente en la región de las Grandes Islas. En este trabajo se realizó un análisis de cocientes pigmentarios utilizando como referencia las comunidades fitoplanctónicas de ambientes oceanicos del Océano pacífico, zonas costeras del Océano Pacífico y tres lagunas costeras de la costa de Sinaloa (costa este del Golfo de California). Con estos resultados sugerimos que durante el invierno las Cryptophytas y Haptophytas fueron los grupos taxonómicos responsables de la mayor parte de la biomasa fitoplanctónica aunque no se descarta la posibilidad de que las diatomeas tengan una contribución también relevante en la región de las grandes islas. En cambio durante el verano con el aumento de la temperatura superficial del mar, pronunciada estratificación de la columna de agua, la mayor frecuencia de Cyanophytas en la parte central, combinado con vientos de menor intensidad que causan eventos de surgencias menos intensas a lo largo de la costa oeste del golfo (Sánchez-Velasco *et al.* 2009, Marinone, 2012). La predominante frecuencia de diatomeas en la región de las Grandes Islas mostró una comunidad de especies de zooplancton con baja diversidad y elevadas densidades en esta región del golfo.

Estudios previos que incluyeron el espectro del tamaño corporal interespecífico para estimar la contribución de cada especie en la biomasa y productividad primaria del fitoplancton en el Golfo de California indican que con excepción de las zonas caracterizadas por una alta inestabilidad de la columna de agua donde predomina el microfitoplancton (principalmente diatomeas), la máxima contribución a la biomasa (~ 55 y 80%) y productividad primaria fue atribuida al

nanofitoplancton (Hernández-Becerril, 1985; Lara-Lara *et al.*, 1984,1993; Millan-Núñez & Gaxiola-Castro, 1989; Valdez-Holguín & Lara-Lara, 1987; Lara-Lara & Valdez-Holguín, 1988; Lara-Lara *et al.*,1993; Hidalgo-González & Álvarez-Borrego, 2004; Espinosa-Carreón & Valdez-Holguín, 2007). Estudios más recientes revelan que durante el verano en la parte central y este del golfo se presentaron condiciones favorables (pronunciada estratificación de la columna de agua, capa de mezcla somera, deficiente concentración de NO_3 y elevada concentración de PO_4) para el crecimiento de organismos diazótrofos (fijadores de N) sugiriendo que la fijación biológica de Nitrógeno atmosférico realizada por estos organismos representa un porcentaje significativo (~ 65%) de la productividad primaria sintetizada en la parte central del Golfo de California (White *et al.*, 2007, 2012). Además las cianobacterias cocales pueden variar fisiológicamente en comparación con el fitoplancton eucariótico, debido a su pequeño tamaño y eficiente metabolismo procariótico que les permite un rápido desarrollo individual y poblacional bajo condiciones de bajas concentraciones de nutrientes (Diaz & Mazke, 2000). Experimentos de tasas de pastoreo de organismos zooplanctónicos (Copepoda) sobre Cyanophytas revelaron que las cianobacterias pueden ser una alternativa alimenticia relevante para especies de copépodos pequeñas como *Acartia lilljebogii* durante el verano. Esto sugiere que los copépodos pueden desempeñar una función ecológica relevante no sólo al consumir largas cadenas de fitoplancton si no que también tienen un impacto significativo en la producción bacteriana a través de la producción alternativa proveniente de la materia orgánica particulada (Møller, 2005; Turner *et al.*, 1998; Vargas *et al.*, 2007).

11. CONCLUSIONES

1) El análisis simultáneo de la distribución, abundancia, talla y biomasa de especies pertenecientes a ocho grupos taxonómicos del zooplancton (215 especies) con distintas estrategias de alimentación, comportamiento y ciclos de vida permitió caracterizar de una manera más precisa y sin precedentes los cambios de la estructura de la comunidad y los espectros de talla y biomasa del zooplancton en la región norte y centro del Golfo de California durante condiciones ambientales contrastantes. Este estudio confirmó cuantitativamente la existencia de dos regiones faunísticas del zooplancton separadas por discontinuidad batimétrica y geográfica de las Grandes Islas cuya idea original fue propuesta por Brinton *et al.* (1986).

2) Aunque los cambios en estructura de la comunidad entre ámbito costero (<200 m) y oceánico (>200 m) fue en términos estadísticos significativamente distinto (no se detectaron diferencias significativas con límites de 100 y 150 m del fondo marino) solo dos especies fueron significativamente indicadoras del ámbito nerítico (las larvas de peces *Hippoglossina stomata* y *Prionotus ruscarius*) y dos del hábitat oceánico (larva de pez *Vincigerria lucetia* y las paralarvas de Cephalopoda *Pterygioteuthis hoylei*). Esto indican una difusa separación entre ambos hábitats dentro de este mar semicerrado con dinámicos patrones de circulación oceánica de meso-escala.

3) La riqueza de especies de ocho grupos taxonómicos del zooplancton durante invierno (141) y verano (144) no fue significativamente distinta sugiriendo una capacidad de carga de diversidad gamma de especie sde zooplancton disponible en el ecosistema epipelágico del norte y centro del Golfo de California y una cierta estabilidad de número de especies presentes. Sin embargo, el presente estudio se demostró que bajo condiciones estacionales contrastantes 58 especies (27% del total) se colectaron únicamente en enero y 70 (33% del total) únicamente en julio. Esto provee evidencia y confirma el efecto de tropicalización de la estructura de la

comunidad del zooplancton holoplanctónico y meroplanctónico durante verano originalmente propuesto por Brinton *et al.* (1986).

4) Los principales cambios estacionales en la composición de especies y distribución de estos ocho grupos taxonómicos ocurrió en especies poco abundantes como larvas de peces, paralarvas de Cephalopoda influenciadas principalmente por los cambios estacionales en la temperatura debido a que se observó un incremento el número de especies tropicales durante julio.

5) Se concluye que 41 especies, en su mayoría Copepoda, constituyen el 99% de la abundancia y biomasa de las especies analizadas representando relevantes nodos de biomasa en la estructura de la comunidad del zooplancton de la región norte y sur del Golfo de California durante el invierno y verano. Se propone que éstas especies tienen una función ecotrófica preponderante como nodos en el flujo de energía en la trama trófica de la región. Debido a que algunas de estas especies numéricamente dominantes alcanzaron su mayor abundancia durante diferentes épocas del año (acuerdo a su afinidad zoogeográfica) se sugiere una alternancia de flujos de energía distinta a nivel estacional en la transferencia de energía del microplancton a niveles tróficos superiores.

6) Se concluye que con base a la amplia distribución elevada abundancia y biomasa los copépodos *Clausocalanus furcatus* y *Pleurommama gracilis* y el eufáusido *Nyctiphanes simplex* son especies con potencial de formar densas agregaciones con capacidad de concentrar biomasa suficiente para atraer depredadores visuales del zooplancton y necton marino para considerarlas especies tróficamente relevantes en el ecosistema epipelágico del Golfo de California.

7) La región de las Grandes Islas tuvo las mayores densidades poblacionales de zooplancton, menor riqueza específica (mayor dominancia y equidad) con aparentes pocos cambios durante condiciones ambientales contrastantes (invierno vs verano). Se concluye que esta región es un núcleo de producción de biomasa en el Golfo de California que en el futuro debe ser monitoreado y conservado por desempeñar una relevante función ecotrófica en el Golfo de California.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Aceves-Medina, G., S. P. A. Jiménez-Rosenberg, A. Hinojosa-Medina, R. Funes-Rodríguez, R. J. Saldierna & W. Watson. 2003. Fish larvae from the Gulf of California. *Sci. Mar.*, 67 (1): 1-11.
- Aceves-Medina, G., R. J. Saldierna-Martínez & E. A. González. 2003. Distribution and abundance of *Syacium ovale* larvae (Pleuronectiformes: Paralichthyidae) in the Gulf of California. *Rev. Biol. Trop.*, 51 (2): 555-560.
- Aceves-Medina, G., S. P. A. Jiménez-Rosenberg, A. Hinojosa-Medina, R. Funes Rodríguez, R. J. Saldierna, D. Lluch-Belda, P. E. Smith & W. Watson. 2004. Fish larvae assemblages in the Gulf of California. *J. Fish Biol.*, 65:832-847.
- Aceves-Medina, G., R. Palomares-García, J. Gómez-Gutiérrez, C. J. Robinson & R. J. Saldierna-Martínez. 2009. Multivariate characterization of spawning and larval environment of small pelagic fishes in the Gulf of California. *J. Plankton Res.*, 31(10): 1283-1297.
- Álvarez-Borrego, S. 1983. Gulf of California. En: Ketchum, B.H. (Eds.) *Ecosystems of the World, Estuaries and Enclosed Seas*. Elsevier Scientific Pub. House, 427-449.
- Álvarez-Borrego, S. 2012. Phytoplankton biomass and production in the Gulf of California: a review. *Bot. Mar.*, 55: 119-128.
- Álvarez-Borrego, S. & J. R. Lara-Lara. 1991. The physical environment and productivity of the Gulf of California. En: Dauphin, J.P., & B. Simoneit (Eds.) *The Gulf and peninsular province of the Californias*. Am. Assoc. Pet. Geol. Mem., 47: 555-567.
- Álvarez-Borrego, S., J. A. Rivera, G. Gaxiola-Castro, M. J. Acosta-Ruiz & R. A. Schwartzlose. 1978. Nutrientes en el Golfo de California. *Ciencias Marinas*, 5: 53-71
- Alvariño, A. 1963. Quetogatos epiplanctónicos del Mar de Cortés. *Rev. Soc. Hist. Nat. Méx.*, 24: 97-203.

- Alvariño, A. 1969. Zoogeografía del Mar de Cortés: Quetognatos, sifonóforos y medusas. *An. Inst. Biol. Univ. Nal. Autón. México. Ser. Cienc. Mar y Limnol.*, 40 (1): 11-54.
- Angulo-Campillo, O. 2009. *Taxocenosis de moluscos holoplanctónicos (Mollusca: Gastropoda) y su relación biogeográfica en el Golfo de California. Tesis de doctorado.* Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas del Instituto Politécnico Nacional, La Paz, B.C.S., México. 258 p.
- Angulo-Campillo, O., G. Aceves-Medina & R. Avendaño-Ibarra. 2011. Holloplanktonic mollusks (Mollusca: Gastropoda) from the Gulf of California, México. *Check List Journal.*, 7: (3) 337-342.
- Avendaño-Ibarra, R., E. Godínez-Domínguez, G. Aceves-Medina, E. González-Rodríguez & A. Trasviña. 2013. Fish larvae response to biophysical changes in the Gulf of California, México (winter–summer). *J. Mar Biol.* Open access article. ID 176760, <http://dx.doi.org/10.1155/2013/176760>. 17 p.
- Ayala-Rodríguez, G. A. 2008. *Grupos funcionales del fitoplancton y estado trófico del sistema lagunar Topolobampo-Ohuira-Santa María.* Tesis de Maestría. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas del Instituto Politécnico Nacional, La Paz, B.C.S., México. 169 pp.
- Baker, A., C. P. Boden & E. Brinton. 1990. *A practical guide to the euphausiids of the world. Natural History Museum Publications.* London, 96 p.
- Bednarsek, N., J. Mozina, M. Vogt, C. O'Brien & G. A. Tarling. 2012. The global distribution of pteropods and their contribution to carbonate and carbón biomass in the modern ocean. *Earth Syst. Sci. Data*, 4, 167–186. Open access article. www.earth-syst-sci-data.net/4/167/2012/
- Beier, E. 1997. A numerical investigation of the annual variability in the Northern Gulf of California. *J. Phys. Oceanogr.*, 27: 615-632.
- Beier, E. & P. Ripa. 1999. Seasonal Gyres in the Northern Gulf of California. *J. Phys. Oceanogr.*, 29: 305-311.
- Bernal, G., P. Ripa & J. C. Herguera. 2001. Variabilidad oceanográfica y climática en el Golfo de California: Influencias del trópico y Pacífico norte. *Ciencias Marinas*, 27(4): 595-617.

- Boden, B. P. (1951). The egg and larval stages of *Nyctiphanes simplex*, a euphausiid crustacean from California*. In *Proceedings of the Zoological Society of London* 121(3): 515-527.
- Boyd, C. M. 1960. The Larvae stages of *Pleuroncodes planipes* Simps (Crustacea, Decapoda, Galatheidae). *Contribution from the Scripps Institution of Oceanography, New Series*, 17-30 pp.
- Bray, J. R. & J. T. Curtis. 1957. An ordination of the upland forest communities of southern Wisconsin. *Ecol. Monogr.*, 27: 325-349.
- Briggs, J. C. 1974. Marine zoogeography. McGraw Hill Book Co. EUA. 475 pp.
- Brinton, E. 1962. The distribution of Pacific Euphausiids. *Bulletin of the Scripps Institution of Oceanography*. 8. 51–270.
- Brinton, E. 1979. Parameters relating to the distribution of planktonic organisms, especially euphausiids in the eastern tropical Pacific. *Prog. Oceanogr.*, 8(3): 25-189.
- Brinton, E., A. Fleminger & D. Siegel-Causey. 1986. The temperate and tropical planktonic biotas of the Gulf of California. *Calif. Coop. Ocean. Fish. Invest. Rep.*, 32: 228-266.
- Brinton, E., M. D. Ohman, A. W. Townsend, M. D. Knight & A. L. Bridgeman. 2000. Euphausiids of the World Ocean, CD-ROM. MacIntosh version 1.0 ed. (1999), Windows version 1.0 ed. (2000). UNESCO Publishing and ETI (Expert Center for Taxonomic Identification, University of Amsterdam) *Amsterdam, Netherland*.
- Brinton, E. & A. W. Townsend. 1980. Euphausiids in the Gulf of California. The 1957 cruises. *Calif Coop. Ocean. Fish. Invest. Rep.*, 21: 211-236.
- Camarillo-Coop, S., C. A. Salinas-Zavala, M. Manzano-Sarabia & E. A. Aragón-Noriega. 2011. Presence of *Dosidicus gigas* paralarvae (Cephalopoda: Ommastrephidae) in the central Gulf of California, Mexico related to oceanographic conditions. *J. Mar. Biol. Ass. UK.*, 91(4): 807-814.
- Calderón-Aguilera, L. E., S. G. Marinone & E. A. Aragón-Noriega. 2003. Influence of oceanographic processes on the early life stages of the blue shrimp

- (*Litopenaeus stylirostris*) in the Upper Gulf of California. *J. Mar. Syst.*, 39: 117–128.
- Castro-Aguirre, J. L., E. F. Balart & J. Arvizu-Martínez. 1995. Contribución al conocimiento del origen y distribución de la ictiofauna del Golfo de California, México. *Hidrobiológica*, 5(1-2): 57-78.
- Contreras-Catala, F., L. Sánchez-Velasco, M. E. Lavín & V. M. Godínez. 2012. Three dimensional distribution of larval fish assemblages in an anticyclonic eddy in a semi-enclosed sea (Gulf of California). *J. Plankton Res.*, 34, 548–562.
- Christiansen, M. E. & K. Anger. 1990. Complete larval development of *Galathea intermedia* Lilljeborg reared in laboratory culture (Anomura: Galatheididae). *Journal of Crustacean Biology*, 10 (1): 87-111.
- Clarke, K. & R. Gorley. 2006. PRIMER v5 (& v6): User manual/tutorial, PRIMER-E, Plymouth UK, 91 pp.
- Danell-Jiménez, A., L. Sánchez-Velasco, M. F. Lavín & S. G. Marinone. 2009. Three-dimensional distribution of larval fish assemblages across a surface thermal/chlorophyll front in a semienclosed sea. *Estuar. Coast. Shelf. Sci.*, 85: 487-496.
- Décima, M., M. D. Omhan & A. De Robertis. 2010. Body size dependence of euphausiid spatial patchiness. *Limn. Ocen.*, 55 (2): 777-788.
- De Silva-Dávila, R., R. Palomares-García, A. Zavala-Norsagaray & D. C. Escobedo-Urías. 2006. Ciclo anual de los grupos dominantes del zooplancton en Navachiste, Sinaloa. Pp. 25-39, in: M.E. Hendrickx (ed.) Contributions to the Study of East Pacific Crustaceans 4 (1). [Contribuciones al Estudio de los Crustáceos del Pacífico Este 4 (1)]. *Inst. Cienc. Mar. Limnol.* UNAM. 158 pp.
- De Silva-Dávila, R. 2013. Paralarvas de cefalópodos en el Golfo de California, México. (PhD dissertation) Universidad de Guadalajara–CUCSUR, San Patricio Melaque, México.
- De Silva-Dávila, R., F. G. Hochberg, A. R. Lindgren & C. Franco-Gordo. 2013. Paralarval development, abundance, and distribution of *Pterygioteuthis hoylei* (Cephalopoda: Oegopsida: Pyroteuthidae) in the Gulf of California, México. *Molluscan Research*, 33:50–64.

- Diekmann, R., U. Piatkowski & M. Sheneider. 2002. Early life and juvenile cephalopods around seamounts of the subtropical eastern North Atlantic: Illustrations and a key for their identification. Institut Für Meerskunde.
- Elorduy-Garay, J. F. & J. Caraveo-Patiño. 1994. Feeding Habits Of The Ocean Whitefish, *Caulolatilus princeps* Jenyns 1842 (Pisces: Branchiostegidae), In La Paz Bay, BCS, Mexico. *Ciencias Marinas*, 20(2): 199-218.
- Espinosa-Carreón, T. L. & J. E. Valdez-Holguín. 2007. Variabilidad interanual de clorofila en el Golfo de California. *Ecol. Aplic.*, 6: 83–92.
- Esquivel-Herrera, A. 1990. *Caracterización de las comunidades de sifonóforos del Golfo de California. 1984, 1986*. Tesis de Maestría. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas del Instituto Politecnico Nacional. La Paz, B.C.S., México. 85 p.
- Fabry, V. J. 1989. Aragonite production by pteropod molluscs in the subarctic Pacific. *Deep Sea Research Part A. Oceanographic Research Papers*, 36 (11): 1735-1751.
- Fernández-Álamo, M. A. 1996. New records of Phylliroidae (Opisthobranchia: Nudibranchia) from the Gulf of California, México. *The veliger*. 39 (4): 357-359.
- Fernández-Álamo, M. A., I. Ruiz-Boijseauneau, M. E. Vicencio-Aguilar, O. Castillo-Sandoval, K. Naranjo-Zavaleta, M. Galván-Delgado, A. F. Solano-Vargas, A. N. Aranda-Rodríguez & M. V. Pina-González. 2008. Lists of siphonophores, polychaetes, decapods and chaetognaths in the Gulf of California, Mexico. *Biología Comparada*. <http://hdl.handle.net/123456789/930>
- Fernández-Álamo, M. A. 1991. Holoplanktonic polychaetes from the Gulf of California: August–September 1977. *Calif. Coop. Ocean. Fish. Invest. Rep.*, 32: 97–104.
- Figueroa, J. M., S. G. Marinone & M. F. Lavín. 2003. A description of Geostrophic gyres in the southern Gulf of California. En: O.U. Velasco Fuentes *et al.* (eds.) pp. 237-255 *Nonlinear Process in Geophysical Fluid Dynamics*, Kluwer Academic Publishers. Netherlands.
- Field, J. G., K. R. Clarke & R. M. Warwick. 1982. A practical strategy for analyzing multispecies distribution patterns. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 8, 37–52.

- Fujita, Y., K. Baba & S. Shokita. 2001. Larval development of *Galathea inflata* Potts, 1915 (Decapoda: Anomura: Galatheididae) described from laboratory-reared material. *Crustacean Research*, 30: 111-132.
- Franco-Gordo, M. C. 1997. *Estructura de la taxocenosis de los quetognatos en la región central del Golfo de California*. Tesis de Maestría, CICIMAR IPN. La Paz, B.C.S., México. 1-102 p.
- García-Pámanes, J. & J. R. Lara-Lara. 2001. Microzooplankton grazing in the Gulf of California. *Ciencias Marinas*, 27, 73–90.
- Gasca, R. & E. Suarez. 1991. Nota sobre los sifonóforos (Cnidaria: Siphonophora) del Golfo de California (agosto-septiembre, 1997). *Cien.Pesq. INP. Sria. De Pesca. México* (8): 119-125.
- Geiger, D., B. Marshall, W. Ponder, T. Sasaki & A. Warén. 2007. Techniques for collecting handling, preparing, storing and examining small molluscan specimens. *Mollusc. Res.*, 27(1): 1-50.
- Gendron, D. 1992. Population structure of daytime surface swarms of *Nyctiphanes simplex* (Crustacea: Euphausiacea) in the Gulf of California, México. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 87: 1-6.
- Gómez-Gutiérrez, J. & Robinson, C. J. 1997. Circadian biomass and abundance changes of five euphausiids along the west coast of Baja California Mexico, December 1993. *Sci. Mar.* 61: 27-35.
- Gómez-Gutiérrez, J., N. Tremblay, S. Martínez-Gómez, C. J. Robinson, J. Del Ángel-Rodríguez, C. Rodríguez-Jaramillo & C. Zavala-Hernández. 2010. Biology of the subtropical sac-spawning euphausiid *Nyctiphanes simplex* in the northwestern seas of Mexico: Vertical and horizontal distribution patterns and seasonal variability of brood size. *Deep-Sea Res. II*, 57(7-8): 606-615.
- Gómez-Gutiérrez J., C. Rodríguez-Jaramillo, J. Del Ángel-Rodríguez, C. J. Robinson, C. Zavala-Hernández, N. Tremblay, S. Martínez-Gómez. 2010b. Biology of the subtropical sac-spawning euphausiid *Nyctiphanes simplex* in the northwestern seas of Mexico: interbrood period, gonad development and lipid content. *Deep-Sea Res. II*, 57(7-8): 616–630.

- Gómez-Gutiérrez, J., S. Martínez-Gómez & C. J. Robinson. 2012. Seasonal growth, molt, and egg production of the euphausiid *Nyctiphanes simplex* (Crustacea: Euphausiacea) juveniles and adults in the Gulf of California. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 455: 173-194.
- Gómez-Gutiérrez, J., R. De-Silva-Dávila & B. Lavaniegos-Espejo. 1996. Growth production of the euphausiid *Nyctiphanes simplex* on the coastal shelf off Bahía Magdalena, Baja California Sur, Mexico. *138*: 309-314.
- Gómez-Gutiérrez, J., R. Palomares-García & D. Gendron. 1995. Community structure of the euphausiid populations along the west coast of Baja California, during the weak ENSO 1986-1987. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 120: 41-51.
- Gore, R. H. 1979. Larval development of *Galathea rostrata* under laboratory conditions, with a discussion of larval development in the Galatheidae (Crustacea Anomura). *Fishery Bulletin, United States*, 76: 781-806.
- Harman, R. F. & R. E. Young. 1985. The larvae of ommastrephid squids (cephalopoda, teuthoidea) from Hawaiian waters. *Vie Milieu.*, 35 (3/4): 211–222.
- Harris, R. P., P. H. Wiebe, J. Lenz, H. R. Skjoldal & M. Huntley. 2000. Zooplankton methodology manual. Academic Press. San Diego, California, USA. 684 pp.
- Hernández-Trujillo, S. & A. Esquivel-Herrera. 1989. Los copépodos y quetognatos del Golfo de California en la primavera de 1985. *Invests. Mar. CICIMAR.*, 4: 51-164.
- Hernández-Becerril, D. U. 1985. Phytoplankton structure in the Gulf of California. *Ciencias Marinas*, 11 (2): 23-38.
- Herrera-Cervantes, H., S. E. Lluch-Cota, D. B. Lluch-Cota, G. Gutiérrez-De Velasco Sanromán & D. Lluch-Cota. 2010. ENSO influence of satellite-derived chlorophyll trends in the Gulf of California. *Atmosfera*, 23: 253–262.
- Hidalgo-González, R. M. & S. Álvarez-Borrego. 2004. Total and new production in the Gulf of California estimated from ocean color data from the satellite sensor SeaWiFS. *Deep-Sea Res. II*, 51: 739–752.
- Inda-Díaz, E. A., L. Sánchez-Velasco & M. F. Lavín. 2010. Three-dimensional distribution of small pelagic fish larvae (*Sardinops sagax* and *Engraulis*

- mordax*) in a tidal-mixing front and surrounding waters (Gulf of California). *J. Plankton Res.*, 32(9): 1241–1254.
- Jiménez-Pérez, L. C. & J. R. Lara-Lara. 1988. Zooplankton biomass and copepod community structure in the Gulf of California during the 1982 y 1983 El Niño event. *Calif. Coop. Oceanic Fish. Invest. Rep.*, 29: 122-128 pp.
- Jerónimo-Balcázar, J. 2011. *Variación interannual de las larvas de peces pelágicos menores en el Golfo de California, y su relación con el zooplancton y el ambiente durante marzo de 2005 y 2006*. Tesis de Maestría. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas. La Paz, B.C.S., 80 p.
- Kjørbe, T. 2008. *A Mechanistic Approach to Plankton Ecology*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Konishi, K. & T. Saito. 2000. Larvae of the deep sea squat lobsters, *Agononida incerta* (Henderson, 1988) and *Munida striola* Macpherson and Baba, 1993 with notes on larval morphology of the family (Crustacea: Anomura: Galatheididae). *Zoological Science*, 17: 1021-1029.
- Ladrón de Guevara, P., B. E. Lavaniegos-Espejo & G. Heckel. 2008. Find whales (Balenoptera physalus) foraging on daytimes surface swarms of the euphausiid *Nyctiphanes simplex* in Ballenas Channel, Gulf of California, Mexico. *American Society of Mammalogists*, 89 (3): 559-566.
- Landry, M. R., W. K. Peterson & V. L. Fagerness. 1994. Mesozooplankton grazing in the southern California Bight. I. Population abundances and gut pigment contents. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 115, 55–71.
- Lara-Lara, J. R., J. E. Valdez-Holguín & L. C. Jiménez-Pérez. 1984. Plankton studies in the Gulf of California during the 1982-1983 El Niño. *Tropical Ocean and Atmosphere Newsletter*, 28: 16-17.
- Lara-Lara, J. R. & J. E. Valdez-Holguín. 1988. Size fraction biomass and primary productivity in the Gulf of California during spring 1984. *Ciencias Marinas*, 14 (1): 1-14.
- Lara-Lara, J. R., R. Millán-Nuñez, J. L. Lara-Osorio & C. Bazán-Guzmán. 1993. Phytoplankton productivity and biomass by size classes, in the central Gulf of California during spring 1985. *Ciencias Marinas*, 19: 137-154.

- Lasker, R., H. M. Feder, G. H. Theilacker & R. C. May. 1970. Feeding, growth, and survival of *Engraulis mordax* larvae reared in the laboratory. *Marine Biology*, 5(4): 345-353.
- Lavaniegos, E. B. 1996. Vertical distribution of euphausiid life stages in waters adjacent to Baja California. *Fish. Bull.*, 94: 300–312.
- Lavaniegos, E. B., J. R. Lara-Lara & E. Brinton. 1989. Effects of the 1982-83 El Niño event on the euphausiid populations of the Gulf of California. *Calif. Coop. Ocean. Fish. Invest. Rep.*, 30: 73-87.
- Lavaniegos, E. B. & E. González-Navarro. 1999. Cambios en la Comunidad de copépodos durante el ENSO 1992–93 en el Canal de San Lorenzo, Golfo de California. *Ciencias Marinas*, 25 (2): 239-265.
- Lavaniegos, E. B. & E. González-Navarro. 1999. Grupos principales del zooplancton durante El Niño 1992-93 en el canal de San Lorenzo, Golfo de California. *Rev. Biol. Trop.*, 47: 129-140.
- Lavaniegos, E. B., G. Heckel & P. P. Ladrón de Guevara. 2012. Seasonal variability of copepods and cladocerans in Bahía de los Angeles (Gulf of California) and importance of *Acartia clausi* as food for whale sharks. *Ciencias Marinas*, 38: 11-30.
- Lavín, M. F., E. Beier & A. Badán. 1997. Estructura hidrográfica y circulación del Golfo de California: Escalas estacional e interanual, p. 141-171. En: M. F. Lavín (ed.) *Contribuciones a la Oceanografía Física en México*, Monografía No. 3, Unión Geofísica Mexicana.
- Lavin, M. F. & S. G. Marinone. 2003. An overview of the physical oceanography of the Gulf of California. Departamento de Oceanografía Física, CICESE, Ensenada, Baja California, México, 173-204 p.
- Lewitus, A. J., D. L. White, R. G. Tymowski, M. E. Geesey, S. N. Hymel & P. A. Noble. 2005. Adapting the CHEMTAX method for assessing phytoplankton taxonomic composition in southeastern US estuaries. *Estuaries*, 28(1): 160-172.

- Lindenmayer, D. B., C. R. Margules & D. B. Botkin. 2000. Indicators of Biodiversity for Ecologically Sustainable Forest Management. *Conservation Biology*, 14 (4): 941–950.
- Litchman, E., M. D. Ohman & T. Kiørbe. 2013. Trait-based approaches to zooplankton communities. *J. Plankton Res.*, 35: 473–484.
- López-Cortés, D. J., J. J. Bustillos-Guzmán, I. Gárate-Lizárraga, F. E. Hernández-Sandoval & I. Murillo-Murillo. 2002. Phytoplankton biomasses and hydrographic conditions during El Niño 1997-1998 in Bahía Concepcion, Gulf of California, Mexico. *Geofísica Internacional*, 42 (3): 495-504.
- Longhurst, A. R. 1985. Relationship between diversity and the vertical structure of the upper ocean. *Deep-Sea Res.*, 32: 1535–1570.
- Lluch-Cota, S. E. 2000. Coastal upwelling in the eastern Gulf of California. *Oceanologica Acta*, 23(6): 731-740.
- Lluch-Cota, S. E. (y otros 29 autores). 2007. The Gulf of California: Review of ecosystem status and sustainability challenges. *Prog. Oceanog.*, 73: 1-26.
- Marinone, S. G. 2003. A three dimensional model of the mean and seasonal circulation of the Gulf of California. *J. Geophys. Res.*, 108, 3325. doi:10.1029/2002JC001720.
- Marinone, S. G. 2012. Seasonal surface connectivity in the Gulf of California. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, 100: 133-141.
- Martínez-Gómez, S. 2009. *Producción de biomasa del eufáusido Nyctiphanes simplex (Crustácea: Euphausiacea) en el Golfo de California, B.C.S., México.* Tesis de Maestría. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas del Instituto Politécnico Nacional. 94 p.
- Medina-Rendón, M. D. 1979. *Análisis sobre la distribución horizontal de organismos planctónicos en el sur del Golfo de California, con referencia especial al Phylum Chaetognatha.* Tesis Profesional CICIMAR-IPN. La Paz, B.C.S., 76 p.
- Millan-Nuñez, E. & G. Gaxiola-Castro. 1989. Spatial variability of phytoplankton in the Gulf of California during the El Niño 1983. *Nova Hedwigia*, 49: 113-119.
- Møller, E. F., 2005. Sloppy feeding in marine copepods: prey-size dependent production of dissolved organic carbon. *J. Plankton Res.*, 27: 27-35.

- McAleece, N., P. Lamshead & G. Pateerson. 1997. BioDiversity, Professional ver. 2 Free Statistics Software for Ecology. *The Natural Museum & The Scottish Association for Marine Science*.
- McCune, B., J. Grace & D. Urban. 2002. Analysis of ecological communities. *MjM software designs*. Glenden Beach, OR.
- McCune, B. & M. J. Mefford. 1999. *Multivariate analysis of ecological data*. PC-ORD, CD version 4.26 beta. MjM software. *Glenden Beach, Oregon, USA*. Webpage: <http://www.pcord.com>.
- Moser, H. G. 1996. The early stages of fishes in the California Current region. CalCOFI. *Atlas 33*. *Allen Press Inc*. Lawrence, Kansas.
- Moser, H. G., E. H. Ahlstrom, D. Kramer & E.G. Stevens. 1974. Distribution and abundance of fish eggs and larvae in the Gulf of California. *Calif. Coop. Oceanic Fish. Invest. Rep.*, 17: 112-130.
- Mundhenke, D. J. 1969. *The relationships between water masses and euphausiids in the Gulf of California and the Eastern Tropical Pacific (Doctoral dissertation, Monterey, California*. Naval Postgraduate School).
- Nava-Torales, A. 2003. Distribución y Abundancia del zooplancton en el Golfo de California, México, en de Febrero 1988. Tesis de licenciatura. Instituto Tecnológico del Mar N° 6. Bahía de Banderas Nayarit, México.
- Notobartolo-di-Sciara, G. 1995. What future for manta rays? *Shark News* (Newsletter of the IUCN Shark Specialist Group) 5:1.
- Okutani, T. & J. A. McGowan. 1969. Systematics, distribution, and abundance of the epiplanctonic squid (Cephalopoda, Decapoda) larvae of the California Current, April, 1954–March, 1957. *Bull. Scripps. Inst. Oceanogr. Univ. Calif.*, 14: 1-90.
- Palomares-García, R. & J. Gómez-Gutiérrez. 2009. Seasonal vertical distribution of copepods in the central Gulf of California, Mexico. Plenary Session P1: Ecosystem structure, function and forcing. International 3rd and final GLOBEC Open Science Meeting, Marine ecosystems: from function to prediction, Victoria, Canada, June 22-26, 2009.

- Palomares-García, R., J. J. Bustillos-Guzmán & D. López-Cortés. 2006a. Pigment-specific rates of phytoplankton growth and microzooplankton grazing in a subtropical lagoon. *J. Plankton Res.*, 28(12): 1217-1232.
- Palomares-García, R., J. Bustillos-Guzmán, C. J. Band-Schmit, D. López-Cortés & B. Luckas. 2006b. Effect of the toxic dinoflagellate *Gymnodinium catenatum* on the grazing, egg production, and hatching success of the copepod *Acartia clausi*. *Ciencias Marinas*, 32(12): 97-109.
- Palomares-García, J. R., E. Suarez-Morales & S. Hernández-Trujillo. 1998. *Catálogo de los copépodos* (Crustacea) pelágicos del Pacífico mexicano. ECOSUR, CICIMAR-IPN. 352 p.
- Palomares-García, J. R., J. Gómez-Gutiérrez & C. J. Robinson. 2013. Winter and summer vertical distribution of epipelagic copepods in the Gulf of California. *J. Plankt Res.* 35 (5): 1009-1026.
- Peijnenburg, K. T. C. & E. Goetze. 2013. High evolutionary potential of marine zooplankton. *Ecology and Evolution*. Open access article.1-17p. doi: 10.1002/ece3.644
- Peguero-Icaza, M., L. Sánchez-Velasco, M. F. Lavín & S. G. Marinone. 2008. Larval fish assemblages, environment and circulation in a semienclosed sea (Gulf of California, Mexico). *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, 79(2): 277-288.
- Peguero-Icaza, M., L. Sánchez-Velasco, M. F. Lavín, S. G. Marinone & E. Beier. 2011. Seasonal changes in connectivity routes among larval fish assemblages in a semi-enclosed sea (Gulf of California). *J. Plankton Res.*, 33(3): 517–533.
- Pegau, W. S., E. Boss & A. Martinez. 2002. Ocean color observations of eddies during the summer in the Gulf of California. *Geophysical Research Letters*, 29(9)1-3.
- Pielou, E. 1975. *Ecological Diversity*. John Wiley, New York. U.S.A.
- Razouls, C., de Bovée, F., Kouwenberg, J. *et al.* (2005–2013). Diversity and geographic distribution of marine planktonic copepods. Webpage available at <http://copepodes.obs-banyuls.fr/en>.
- Ritz, D. A. 1994. Social aggregation in pelagic invertebrates. *Advances in Marine Biology*, 30:155-216.

- Ritz, D. A., A. J. Hobday, J. C. Montgomery & A. J. W. Ward 2011. Social aggregation in the Pelagic Zone with special reference to fish and invertebrates. *Advances in Marine Biology*, 60: 161-227.
- Roberts, P. E. 1973. Larvae of *Munida subrugosa* (White), 1847, from Perseverance Harbour, Campbell Island, *Journal of the Royal Society of New Zealand*, 3:3, 393-408. DOI: 10.1080/03036758.1973.10421864
- Roden, G. 1964. Oceanographic aspects of the Gulf of California. En: T.H. van Andel y G.G. Shor Jr. (eds.) *Marine Geology of the Gulf of California: A symposium*. (Memoir No. 3). *Amer. Ass. Petrol. Geol., Tulsa*, 30-58 pp.
- Roper, C. F. E & G. L. Voss. 1983. Guidelines for taxonomic descriptions of Cephalopod species. *Memories of the National Museum Victoria*, 44: 49- 63.
- Sánchez-Velasco, L., C. Avalos-García, M. Rentería-Cano & B. Shirasago. 2004. Fish larvae abundance and distribution in the central Gulf of California during strong environmental changes (1997-1998 El Niño and 1998-1999 La Niña). *Deep Sea Res. II*, 51(6,9): 711-722.
- Sánchez-Velasco, L., E. Beier, C. Avalos-García & M. F. Lavín. 2006. Larval fish assemblages and geostrophic circulation in Bahía de La Paz and the surrounding southwestern region of the Gulf of California. *J. Plankton. Res.*, 28(11): 1081-1098.
- Sánchez-Velasco, L., S. P. A. Jiménez-Rosenberg & M. F. Lavín. 2007. Vertical distribution of fish larvae and its relation to water column structure in the southwestern Gulf of California. *Pac. Sci.*, 61(4): 533-548.
- Sánchez-Velasco L., M. F. Lavín., M. Peguero-Icaza, C. A. León-Chávez & F. Contreras-Catala. 2009. Seasonal changes in larval fish assemblages in a semi-enclosed sea (Gulf of California). *Cont. Shelf Res.*, 29: 1697-1710.
- Sánchez-Velasco L, M. F. Lavín, S. P. A. Jiménez-Rosenberg, V. M. Godínez, E. Santamaría-Del-Ángel, D.U. Hernández-Becerril. 2013. Three-dimensional distribution of fish larvae in a cyclonic eddy in the Gulf of California during the summer. *Deep-Sea Res.*, 75 (I) : 39–51.

- Santamaría-Del-Ángel, E., S. Álvarez-Borrego & F. E. Müller-Karger. 1994a. Gulf of California biogeographic regions based on coastal zone color scanner imagery. *J. Geophys. Res.*, 99: 7411–7421.
- Santamaría-Del-Ángel, E., S. Álvarez-Borrego, R. Millán-Núñez & F. E. Müller-Karger. 1999. Sobre el efecto de las surgencias de verano en la biomasa fitoplanctónica del Golfo de California. *Rev. Soc. Mex. Hist. Nat.*, 49: 207-212.
- Seapy, R. 1990. The pelagic family Atlantidae (Gastropoda.Heteropoda) from Hawaiian waters: A faunistic survey. *Malacologia*, 31(1): 107-130.
- Siegel-Causey, D. 1982. *Factors determining the distribution of hyperiid Amphipoda in the Gulf of California*. Ph.D. dissertation, Univ. Arizona.
- Siordia-Cermeño, P. E. & L. Sánchez-Velasco. 2004. Distribución espacial de crustáceos del zooplancton en el Golfo de California (marzo 1998). In: Hendrickx, M. E. (ed.) Contributions to the Study of East Pacific Crustaceans, Vol. 3, *Inst. Cienc. Mar. Limnol.* UNAM. 117–125.
- Soto-Mardones, L., S. G. Marinone & A. Parés-Sierra. 1999. Variabilidad espacio temporal de la temperatura superficial del mar en el Golfo de California. *Ciencias Marinas*, 25(1): 1–30.
- Smith, P. E. & S. Richardson. 1979. Técnicas modelo para prospecciones de huevos y larvas de peces pelágicos. *FAO. Doc. Tec. de Pesca*. 175:1-107.
- Spoel, S. van der., L. Newman & K.W. Estep. 1997. *Pelagic molluscs of the World*. World Biodiversity Data Base, CD-ROM Series. Expert Center for Taxonomist Identification (ETI), Amsterdam and Paris: UNESCO.
- Spoel, S. van der. 1996. Heteropoda. 408-457 pp. En: Introducción al Estudio del Zooplancton Marino. Gasca, R. & E. Suárez (eds.) *El Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR)/CONACYT*. México.
- Spoel, S. van der, L. Newman & K. W. Estep. 1997. *Pelagic molluscs of the World*. World Biodiversity Data Base, CD-ROM Series. Expert Center for Taxonomist Identification (ETI), Amsterdam and Paris: UNESCO.
- Sweeney, M. J., C. F. E. Roper, K. M. Mangold, M. R. Clarke & S. V. Boletzky. 1992. *“Larval” and juvenile cephalopods: a manual for their identification*.

- Smithsonian Contributions in Zoology Number 513. Smithsonian Institution Press, Washington, DC.
- Tremblay, N. 2008. *Variación estacional de los indicadores de estrés oxidativo asociada a la migración vertical de los eufáusidos subtropicales del Golfo de California*. Tesis de Maestría. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, La Paz, B.C.S., México, 125 pp.
- Tremblay, N., J. Gómez-Gutiérrez, T. Zenteno-Savín, C. J. Robinson & L. Sánchez-Velasco. 2010. Role of oxidative stress in seasonal and daily vertical migration of three species of krill in the Gulf of California. *Limnol. Oceanogr.*, 55(6): 2570-2584.
- Thunell, R., C. Pride, P. Ziveri, F. Muller-Karger, C. Sancetta, D. Murray & J. E. Valdez-Holguín. 1996. Plankton response to physical forcing in the Gulf of California. *J Plankton Res.*, 18: 2017-2026.
- Turner, J. T., R. R. Hopcroft, J. A. Lincoln, C. S. Huestis, & P. A. Tester. 1998. Zooplankton feeding ecology: grazing by marine copepods and cladocerans upon phytoplankton and cyanobacteria from Kingston Harbour, Jamaica. *Marine Ecology*, 19 (3): 195-208.
- Uye, S. I. 1982. Length-weight relationships of important zooplankton from the Inland Sea of Japan. *Journal of the Oceanographical Society of Japan*, 38 (3): 149-158.
- Valdéz-Holguín, J. E & J. R. Lara-Lara. 1987. Primary productivity of the Gulf of California during El Niño 1982-1983 event. *Ciencias Marinas*, 13: 34-50.
- Valdez-Holguín, J. E., S. Álvarez-Borrego & C. C. Trees. 1999. Seasonal and spatial characterization of the Gulf of California phytoplankton photosynthetic parameters. *Ciencias Marinas*, 25: 445-467.
- Varpe, O. 2012. Fitness and phenology: annual routines and zooplankton adaptations to seasonal cycles. *J. Plankton Res.*, 34: 267-276.
- Vicencio-Aguilar, M. E. & M. A. Fernández-Del Álamo. 2005. Radiolarios, Cnidarios, Anélidos, Crustáceos, Quetognatos del plancton en el Golfo de California. *Rev. Mex. Hist. Nat.*, 2: 91-106.

- Vidussi, F., H. Claustre, J. Bustillos-Guzmán, C. Cailleau & J. C. Marty. 1996. Determination of chlorophylls and carotenoids of marine phytoplankton: Separation of chlorophyll *a* from divinylchlorophyll *a* and zeaxanthin from lutein. *J. Plankton Res.*, 18: 2377-2382.
- Wakabayashi, T., K. Saito, K. Tsuchiya & S. Segawa. 2002. Description of *Eucleoteuthis luminosa* (Sasaki, 1915) and *Ornithoteuthis volatilis* (Sasaki, 1915) paralarvae in the Northwestern Pacific. *Venus*, 60: 237-260.
- Webber, M. K. & J. C. Roff. 1995. Annual biomass and production of the oceanic copepod community off Discovery Bay, Jamaica. *Marine Biology*, 123: 481-495.
- Whittaker, R. H. 1972. Evolution and measurement of species diversity. *Taxon*, 21: 213-251.
- White, A. E., F. G. Prahl, R. M. Letelier & B. N. Popp. 2007. Summer surface waters in the Gulf of California: Prime habitat for biological N₂ fixation. *Global Biogeochemical Cycles*, 21: 1-11.
- White, A. E., R. A. Foster, C. R. Benitez-Nelson, P. Masqué, E. Verdeny, B. N. Popp, K. E. Arthur & F. G. Prahl. 2013. Nitrogen fixation in the Gulf of California and the Eastern Tropical North Pacific. *Progress in Oceanography*, 109: 1-17.
- Wroblewski, J. S & J. J. O'Brien. 1976. Spatial model of phytoplankton patchiness. *Mar. Biol.*, 35: 161-175.
- Wyrtki, K. 1965. The annual and semiannual variation of sea surface temperature in the North Pacific Ocean. *Limnol. Oceanogr.*, 10: 307-313.
- Yamaguchi, A & T. Ikeda. 2000. Vertical distribution, life cycle and body allometry of two oceanic calanoid copepods (*Pleuromamma scutellata* and *Heterorhabdus tanneri*) in the Oyashio region, western North Pacific Ocean. *J. Plankton Res.*, 22(1), 29-46.
- Yannicelli, B. & L. Castro. 2013. Ecophysiological constraints on the larvae of *Pleuromma monodon* and the implications for its reproductive strategy in poorly oxygenated waters of the Chile-Peru undercurrent. *J. Plankton Res.*, 35(3): 566-581.

Zamudio, L., P. Hogan & J. E Metzger. 2008. Summer generation of the southern Gulf of California eddy train. *J. Geophys. Res.*, 113: 1-21.

ANEXOS

Anexo I. Cocientes pigmentarios de referencia utilizados en este estudio para determinar grupos taxonómicos del fitoplancton. Los valores de la matriz son una combinación de valores de grupos fitoplanctonicos del ambiente oceánico y costero del fitoplancton en tres lagunas costeras del Golfo de California.

<i>Clase/Pigmento</i>	<i>Per</i>	<i>Fuco</i>	<i>Alo</i>	<i>Viola</i>	<i>Zeax</i>	<i>β-Caro</i>	<i>Diad</i>	<i>Cl- b</i>	<i>Cl-c</i>	<i>Cl-a</i>
Diatomeas	0	0.546	0	0	0	0	0.124	0	0.239	1
Dinoflagelados	0.787	0	0	0	0	0	0.211	0	0.568	1
Cianobacterias	0	0	0	0	0.368	0.396	0	0	0	1
Criptofitas	0	0	0.389	0	0	0	0	0	0.292	1
Clorofitas	0	0	0	0.060	0.002	0.048	0	0	0.322	1
Prasinofitas	0	0	0	0.073	0	0.127	0	0.48	0	1
Haptofitas	0	0.356	0	0	0	0	0.238	0	0.127	1
Rafidotas	0	0.573	0	0.266	0.064	0	0.046	0	0.185	1
Euglenofitas	0	0	0	0	0.020	0.029	0.086	0.82	0	1

Anexo II. Promedio y desviación estándar calculados para las variables y pigmentos fotosintéticos y accesorios registrados durante enero y julio de 2007 en la parte norte y centro del Golfo de California.

Variables	Enero		Julio	
	Promedio	± SD	Promedio	± SD
Temperatura (°C)	16.4	0.87	27.8	1.3
Clorofila-a (mg m ⁻²)	53.1	25	26.3	20
Profundidad del máximo de clorofila-a (m)	25	23	20	11
Profundidad de la capa de mezcla (m)	92	35	19	8
Límite superior de la zona con condiciones hipoxicas (m)	154	59	170	81
Peridina (mg m ⁻²)	0.23	0.3	No registro	No registro
Fucoxantina (mg m ⁻²)	16.49	11.8	3.01	3.9
19´ Hexanoiloxifucoxantina (mg m ⁻²)	3.21	1.8	1.6	2.57
Violaxantina (mg m ⁻²)	1.08	0.7	No registro	No registro
Diadinoxantina (mg m ⁻²)	1.51	0.9	0.7	1.1
Aloxantina (mg m ⁻²)	1.63	1.0	0.16	0.25
Zeaxantina (mg m ⁻²)	0.65	0.6	2.09	1.1

Anexo III. Estimaciones de biomasa para 41 especies de zooplancton durante enero y julio de 2007 en la parte norte y central del Golfo de California.

Especies	Enero		Julio	
	Biomasa (mg C x m ⁻³)		Biomasa (mg C x m ⁻³)	
	Promedio	± Error estandar	Promedio	± Error estandar
<i>Pleurommama gracilis</i>	6142	3018	2405.0	984
<i>Rhincalanus nasutus</i>	6863	870	4067.1	1102
<i>Calanus pacificus</i>	1837	379	229.5	81
<i>Scolecithrix danae</i>	79	19	26.5	12
<i>Oithona rigida</i>	7	2	2.2	1
<i>Sube subcrassus</i>	1227	534	664.2	180
<i>Subeucalanus mucronatus</i>	1224	277	3302.0	1142
<i>Acartia tosa</i>	23	13	19.6	8
<i>Nyctiphanes simplex</i>	6420	3785	1460.4	1123
<i>Candacia pectinata</i>	349	87	472.4	174
<i>Centropages furcatus</i>	37	14	1138.2	324
<i>Temora discaudata</i>	58	13	332.2	90
<i>Oithona setigera</i>	3	1	12.9	4
<i>Canthocalanus pauper</i>	14	8	123.4	55
<i>Oithona plumifera</i>	2	1	0.1	0.1
<i>Undinula vulgaris</i>	138	57	no datos	no datos
<i>Aetideus bradyi</i>	68	18	9.3	8
<i>Acartia lilljeborgii</i>	14	6	35.5	33
<i>Acrocalanus gracilis</i>	5	2	2.3	1
<i>Pleurommama abdominalis</i>	144	83	no datos	no datos
<i>Corycaeus affinis</i>	1	0.4	6.9	3
<i>Munidae. sp1</i>	43	23	0.5	0.3
<i>Paracalanus parvus</i>	4	4	0.3	0.2
<i>Labidocera diandra</i>	334	281	2656.1	1991
<i>Nematoscelis difficilis</i>	6428	2034	380.3	234
<i>Candacia curta</i>	82	44	no dtos	no datos
<i>Sapphirinna scarlata</i>	17	6	0.1	1.7
<i>Corycaeus robustus</i>	1	0.3	7.3	4.4
<i>Atlanta peroni</i>	45	9	152.1	62.5
<i>Euchaeta longicornis</i>	566	168	1807.3	906.48
<i>Scolecithrix nicobarica</i>	28	11	no datos	no datos
<i>Engraulis mordax</i>	1657	764	no datos	no datos
<i>Limacina trochiformis</i>	1	0.1	0.5	0.2
<i>Corycaeus catus</i>	0	0	3.3	1.84
<i>Copilla mirabilis</i>	29	9	24.0	
<i>Subeucalanus subtenuis</i>	64	59	no datos	no datos
<i>Acartia danae</i>	1	1	28.7	15.63
<i>Creseis virgula</i>	9	3	84.5	46.62
<i>Corycaeus speciosus</i>	0	0.1	1.5	0.79
<i>Creseis virgula conica</i>	24	6	162.1	87.72
<i>Oncea venusta</i>	no datos	no datos	0.6	0.45
<i>Clausocalanus furcatus</i>	no datos	no datos	320.7	247.35
<i>Labidocera acuta</i>	72	43	5905.3	2425.55

Anexo IV. Varianza explicada de la ordenación y correlaciones de Pearson-Kendall con los ejes de ordenación.

Ejes canónicos	Eje 1	Eje 2
Valores propios (Eigenvalores)	0.28	0.15
Varianza explicada (%)	12.9	6.7
Varianza explicada acumulada (%)	12.9	19.6
Correlaciones de Pearson (<i>r</i>)	0.98	0.92
Correlaciones de Kendall (<i>r</i>)	0.73	0.78

Anexo V. Correlaciones de Pearson-Kendall de las variables ambientales con los ejes de ordenación

Variables ambientales	Ejes de ordenación	
	Eje 1	Eje 2
Temperatura (°C)	-0.96	-0.11
Salinidad	0.34	0.47
Oxígeno disuelto (%)	0.27	0.28
Profundidad de la capa de mezcla (m)	0.71	-0.03
Profundidad del máximo de Cl-a (m)	0.06	-0.12
Límite superior de la zona con condiciones hipoxicas (m)	-0.13	0.21
Profundidad de muestreo del fondo marino (m)	0.10	-0.50
Clorofila-a (mg m ⁻²)	0.56	0.26
Peridinina (mg m ⁻²)	0.38	-0.11
Fucoxantina (mg m ⁻²)	0.62	0.44
19´ Butanoiloxifucoxantina (mg m ⁻²)	0.61	-0.48
19´ Hexanoiloxifucoxantina (mg m ⁻²)	0.31	-0.60
Violaxantina (mg m ⁻²)	0.59	-0.37
Diadinoxantina (mg m ⁻²)	0.72	0.19
Aloxantina (mg m ⁻²)	0.56	-0.23
Zeaxantina (mg m⁻²)	-0.66	-0.11