

Producción de huevos y distribución vertical de *Centropages furcatus* (Copepoda) en zonas oceánicas del Golfo de California

Offshore egg production and vertical distribution of the *Centropages furcatus* (Copepoda) in the Gulf of California

Ricardo Palomares-García,¹ Jaime Gómez-Gutiérrez,¹
Eva Kozak,² Carmen Franco-Gordo²
y Carlos J. Robinson³

¹Instituto Politécnico Nacional, Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, Departamento de Plancton y Ecología Marina, Ave. IPN s/n, Col. Playa Palo de Santa Rita, Apdo. Postal 592, La Paz, Baja California Sur, 23096. México

²Centro de Ecología Costera, Universidad de Guadalajara, Gómez Farias 82, San Patricio Melaque, Jalisco, 48980. México

³Laboratorio de Ecología de Pesquerías, Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México, AP 70-305, México, Distrito Federal, 04510. México
e-mail: rpalomar@ipn.mx

Palomares-García R., J. Gómez-Gutiérrez, E. Kozak, C. Franco-Gordo y C. J. Robinson. 2013. Producción de huevos y distribución vertical de *Centropages furcatus* (Copepoda) en zonas oceánicas del Golfo de California. *Hidrobiológica* 23 (2): 187-197.

RESUMEN

Se estimaron las tasas de producción de huevos (TPH) del copépodo *Centropages furcatus* y su asociación con la temperatura y la concentración de clorofila-*a* durante sep-oct de 2010 así como los patrones de distribución vertical en enero y julio de 2007 en la región central y norte del Golfo de California. *C. furcatus* es el copépodo más abundante del Golfo de California durante el verano desovando en un amplio intervalo de temperaturas (15.7-25.8 °C). Esta es la primera estimación de TPH de copépodos en aguas oceánicas del golfo y se compara con estimaciones previas realizadas en varias bahías a ambos lados de la península de Baja California: Magdalena, La Paz y Concepción en B.C.S., así como Bahía de Navidad en Jalisco. Las TPH fueron elevadas en regiones con la columna de agua bien mezclada y altas concentraciones de clorofila-*a*. El promedio de la tasa de producción diaria de huevos en aguas oceánicas durante sep-oct 2010 fue de 18.8 huevos hembra⁻¹ d⁻¹, que es el límite inferior del rango promedio registrado para *C. furcatus* en otras regiones (18.5-32.1 huevos hembra⁻¹ d⁻¹). La TPH fue similar a la observada en febrero y octubre de 1998 en Bahía Magdalena pero sólo el 50% del valor registrado durante el otoño e invierno de 2000-2001 y febrero de 2002 en la Bahía de La Paz. Estas comparaciones confirman que *C. furcatus* es una especie nerítica, tropical que puede reproducirse en aguas oceánicas aunque con bajas TPH, no siendo favorecida por las condiciones ambientales prevalecientes durante el otoño en la parte central y norte del Golfo de California.

Palabras clave: *Centropages furcatus*, copépodos, distribución vertical, Golfo de California, producción de huevos.

ABSTRACT

Temperature, chlorophyll-*a* concentration, egg production rates (EPR, Sep-Oct 2010) and vertical distribution (January and July 2007) of the calanoid copepod *Centropages furcatus* were measured in the central and northern region of the Gulf of California. *C. furcatus* was the most abundant copepod species in the Gulf of California during summer spawning in a wide sea surface temperature range (15.7-25.8 °C). This is the first offshore EPR estimation of *C. furcatus* in the Gulf

of California because previous EPR measurements were done in several bays located at both coasts of Baja California peninsula (Magdalena, La Paz, and Concepción) and Navidad, Jalisco. During Sep-Oct 2010, the mean and maximum daily EPR increased in regions with high chlorophyll-*a* concentrations and well-mixed water column. Mean daily egg production rate in offshore waters measured during Sep-Oct 2010 was 18.8 eggs female⁻¹ d⁻¹, near the lower range of mean EPR known for *C. furcatus* in other regions. The EPR in Gulf of California were of similar magnitude to Feb 1998 and Oct 2002 in Magdalena bay and about half of EPR values measured in Feb 2002 and autumn-winter 2000-2001 in La Paz bay. This confirms that *C. furcatus* is a neritic tropical species that can reproduce offshore in lower rates than in bays, thus autumn conditions in the Gulf of California represented stressing environmental conditions that limited its EPR.

Key words: Copepods, *Centropages furcatus*, egg production, Gulf of California, vertical distribution.

INTRODUCCIÓN

Centropages furcatus Dana 1849 es un copépodo epipelágico de amplia distribución en la región ecuatorial y subtropical (Palomares *et al.*, 1998). Esta es una de las nueve especies del género *Centropages* que habitan en la región de la Corriente de California y el Golfo de California (Razouls *et al.*, 2005-2012; Marine Planktonic copepods: <http://copepodes.obs-banyuls.fr/en/fiche-sp.php?sp=573>). Las mayores abundancias de *C. furcatus* en la costa occidental de la península de Baja California se registran en la plataforma continental (nerítica) y bahías, disminuyendo su abundancia hacia fuera de la costa. Por ejemplo, a lo largo de la costa occidental de la península de Baja California, *C. furcatus* tuvo la posición décimo quinta de abundancia durante julio 1987 y trigésimo octava en abundancia en julio 1988 (Hernández-Trujillo, 1995); pero esta especie está entre las cinco especies de copépodos más abundantes dentro del complejo lagunar de Bahía Magdalena, Baja California Sur (B.C.S.) (Palomares-García & Gómez-Gutiérrez, 1996; Gómez-Gutiérrez *et al.*, 1999, 2001; Hernández-Trujillo *et al.*, 2005). En cambio, en el Golfo de California esta especie ha sido registrada en aguas oceánicas y neríticas, y a la fecha no se han publicado mapas de sus patrones de distribución horizontal ni vertical (Jiménez-Pérez & Lara-Lara, 1988; Hernández-Trujillo & Esquivel-Herrera, 1989; Hernández-Trujillo *et al.*, 2008). *C. furcatus* fue la especie de copépodo más abundante en el Golfo de California durante el verano (julio 2007, representando el 24% de la abundancia total de copépodos) y el noveno lugar (enero 2007, con solamente 2.4% de la abundancia total de copépodos) durante el invierno (Palomares-García *et al.*, 2013). Aunque esta especie tiene distintos patrones de distribución costa-océano en ambos lados de la península de Baja California, en ambas regiones las máximas abundancias de *C. furcatus* ocurren en verano en cuerpos de agua protegidos, tales como bahías y ensenadas, asociado al avance de aguas tropicales hacia el norte (Gómez-Gutiérrez *et al.*, 1999; Palomares-García *et al.*, 2003; Palomares-García & De Silva-Dávila, 2007; Hernández-Trujillo *et al.*, 2008, 2010).

La biología reproductiva (madurez gonádica) de *C. furcatus* indica que la maduración de los ovocitos toma lugar en la parte exterior (concéntrica) y que todos los ovocitos se desarrollan de

manera simultánea (Ceballos-Vázquez *et al.*, 2009). Esto implica que *C. furcatus* tiene, al igual que otras especies de copépodos, la capacidad morfológica y fisiológica de producir huevos diariamente, lo que representa el componente de producción de biomasa más significativo en la fase adulta, con respecto a las tasas de producción por crecimiento somático y mudas. La producción de huevos de *C. furcatus* ha sido estimada en numerosas localidades sobre la plataforma continental, cerca de la costa en el norte del Golfo de México (Checkley *et al.*, 1992) y varias bahías subtropicales en la península de Baja California Sur, México como Bahía Magdalena (Gómez-Gutiérrez *et al.*, 1999; Palomares-García *et al.*, 2006; Palomares-García & De Silva-Dávila, 2007), Bahía de La Paz (Palomares-García *et al.*, 2003; Hernández-Trujillo *et al.*, 2008), Bahía Concepción (Palomares-García, datos sin publicar), así como en Bahía de Navidad, ubicada en la zona costera del estado de Jalisco (Cabo Corrientes), bajo la influencia de una somera capa de mínimo oxígeno en el Pacífico Oriental Tropical (Kozak & Franco-Gordo, com. per.). La tasa de producción de huevos de la población de *C. furcatus* que habita zonas oceánicas, aún no ha sido estimada en México ni en el resto de su distribución zoogeográfica en el mundo. Es decir, solo ha sido estimada en zonas neríticas y bahías. Por lo tanto, este estudio representa la primera estimación de producción de huevos de *C. furcatus* en aguas oceánicas. En el Golfo de California, la población oceánica de *C. furcatus* incrementa sus concentraciones y amplía su distribución durante el verano. Considerando esto, la población oceánica puede desempeñar un papel fundamental en la conectividad y reclutamiento de esta especie, entre las distintas bahías del golfo (por ejemplo entre Bahía de La Paz, Bahía Concepción B.S.C. o Navachiste, Sinaloa), asociada a los procesos de circulación, que favorecen la retención o conectividad del zooplankton, vía corrientes residuales, entre distintas regiones del Golfo de California (Marinone, 2012). Este reclutamiento e intercambio de copépodos del golfo con las bahías, puede ser el efecto de dos procesos poblacionales: 1) un incremento poblacional durante el verano causado por procesos advectivos de aguas tropicales provenientes del sur; hipótesis que denominamos como tropicalización de la comunidad del zooplankton del Golfo de California (*sensu* Brinton & Townsend, 1980; Brinton *et al.*, 1986) ó 2) un incremento de su abundancia poblacional causada por

el incremento en su tasa de producción de huevos (hipótesis del incremento de la producción secundaria).

La abundancia poblacional de los copépodos está fuertemente asociada a su tasa de producción de biomasa, y por ende con tres componentes fundamentales: crecimiento corporal, producción de mudas y producción de huevos. En relación a esta última, las especies de copépodos con desove externo, producen huevos diariamente con una inversión promedio de biomasa de 20% de su peso corporal (Gómez-Gutiérrez & Peterson, 1999; Gómez-Gutiérrez *et al.*, 1999). La edad de primera madurez y producción de huevos (PH) en los copépodos, ocurre hasta el último estadio de desarrollo (copepodito VI), cuando el crecimiento somático de las hembras adultas durante el periodo de intermuda es asintótico y poco significativo. Sin embargo, en el estadio VI, la producción por mudas sigue siendo un componente relevante en la producción secundaria total de los copépodos ($\approx 15\%$) (Runge & Roff, 2000).

A pesar de que esta especie alcanza densidades elevadas en el Golfo de California, todavía no se han reportado los patrones de distribución horizontal ni vertical para esta especie. Sin embargo, *a priori*, se esperaría que esta especie tuviera menores tasas de producción de huevos en la región oceánica (regiones mesotróficas), que la detectada en las regiones neríticas (bahías y zonas costeras eutróficas) donde si se han realizado estimaciones precisas de su producción de huevos y abundancia poblacional. Los objetivos de este estudio fueron: 1) estimar las tasas de producción de huevos (TPH) del copépodo *Centropages furcatus* y su asociación con la temperatura y concentración de clorofila-*a*, durante septiembre-octubre de 2010, y 2) definir los patrones de distribución vertical de la especie en enero y julio 2007, en la región central y norte del Golfo de California.

MATERIALES Y MÉTODOS

Condiciones oceanográficas. Se realizaron tres cruceros oceanográficos a bordo del B/O El Puma de la UNAM. Los primeros dos ocurridos durante 12-31 de enero y 17 de julio-3 de agosto del 2007 ayuda a definir los patrones de distribución y abundancia por capas de profundidad del copépodo *Centropages furcatus* (superficie a 200 m profundidad) y durante el tercer crucero, realizado del 24 de septiembre al 8 de octubre de 2010, se estimaron las tasas de producción de huevos de *C. furcatus* en la parte central y norte del Golfo de California (Fig. 1A-D). En cada estación, se realizaron perfiles verticales de temperatura y salinidad mediante el uso de un CTD (Mark III, General Oceanics) en enero 2007 y un CTD Seabird SB09; en julio 2007 y sep-oct 2010, desde la superficie hasta los 200 m de profundidad y en regiones con plataforma continental (<200 m de profundidad de fondo) hasta los 15 m por encima del fondo marino. Asimismo se recolectaron muestras de agua mediante botellas Niskin de 5 L de capacidad,

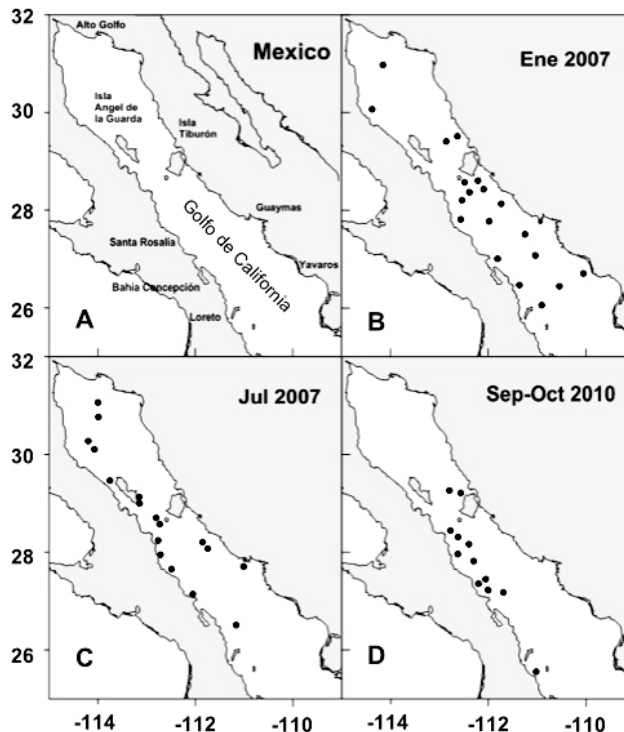


Figura 1A-D. A) Área de estudio con toponimia en la parte central y norte del golfo de California, Red de estaciones de muestreo con red de cierre-apertura-cierre en: B) enero 2007 y C) julio 2007 para definir la distribución vertical de *Centropages furcatus*. D) Red de estaciones muestreadas con red de plancton a la deriva en sep-oct 2010. para realizar experimentos de tasas de producción de huevos de *C. furcatus*.

a profundidades estándar de 0, 5, 10, 25, 50 y 75 m. En cada nivel, se filtraron 3 L de agua marina con filtros de polycarbonato (GF/F, 0.7 mm de apertura de poro y 3.5 cm diámetro) para estimar la concentración de clorofila-*a*, como un proxy de la biomasa del fitoplancton. Tales filtros fueron almacenados en un contenedor con nitrógeno líquido hasta su posterior análisis en el laboratorio. La concentración de clorofila-*a* fue estimada usando el método estándar HPLC (110, Agilent Technologies, Santa Clara, CA) (Vidussi *et al.*, 1996).

Los patrones de distribución de la temperatura superficial y la concentración de clorofila-*a*, inferida mediante imágenes de satélite, durante los cruceros de enero y julio 2007, fueron descritos por Gómez-Gutiérrez *et al.* (2012). Los mapas de distribución de temperatura superficial y concentración de clorofila-*a*, detectados por satélite, durante el crucero de septiembre-octubre 2010, se presentan mediante el análisis de imágenes de temperatura semanales del sensor MODIS/Aqua (Moderate Resolution Imaging Spectral-radiometer, 9 km resolución) (MODIS/Aqua, 2007) (Fig. 2A) e imágenes de concentraciones de clorofila-*a* superficial del satélite SeaWiFS (SeaWiFS, 2007), 4 km resolución (Fig. 2B).

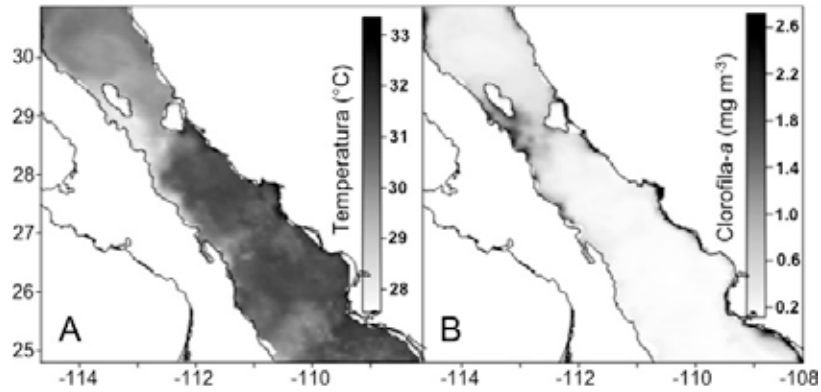


Figura 2A-B. A) Imagen de datos satelitales de temperatura superficial del mar (MODIS) y B) Concentración de clorofila-*a* (SeaWiFS) registrados durante sep-oct 2010. Los mapas de distribución de temperatura, clorofila-*a* y concentración de oxígeno disuelto de enero y julio 2007, son mostrados en Gómez-Gutiérrez *et al.* (2012).

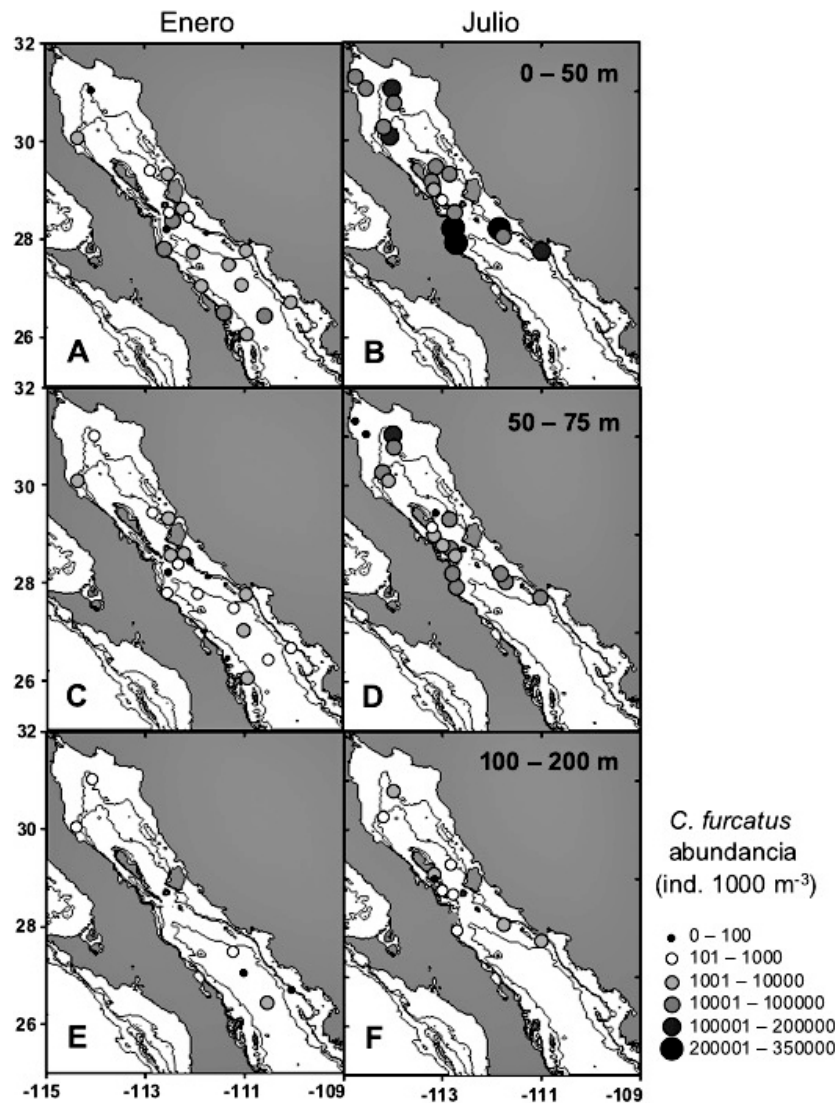


Figura 3A-F. Mapas de distribución horizontal y por capas verticales de la abundancia de *Centropages furcatus* recolectados A, C, E) enero 2007 y B, D, F) julio 2007 en la región centro y norte del Golfo de California.

Recolección y procesamiento de muestras de zooplancton. El zooplancton fue recolectado en 20 estaciones oceanográficas realizadas durante el crucero de enero 2007 y 18 estaciones oceanográficas durante el crucero de julio 2007. En cada estación se recolectó zooplancton en capas específicas de profundidad durante el día y la noche. En el presente estudio se presentan únicamente los capas (integradas) entre 0-25, 50-75 y 100-200-m (Fig. 3). Para realizar los muestreos por capas, se utilizaron 3 redes cilíndricas equipadas con mecanismos de cierre-apertura-cierre operadas manualmente con mensajeros de cobre (0.5-m diámetro de boca y 300- μ m de luz de malla) (Fig. 1B-C). Después de que todas las redes fueron arrastradas oblicuamente y recuperadas en cubierta, se realizó un muestreo adicional con una red idéntica, arrastrada horizontalmente cerca de la superficie (0-2 m de profundidad) durante 10 minutos, a una velocidad aproximadamente de 6 km h⁻¹ para recolectar zooplancton neustónico. Cada red fue equipada con un flujómetro digital marca General Oceanics para estimar el volumen filtrado. Las muestras de zooplancton de 300- μ m, fueron preservadas en formol al 5% y neutralizadas con una solución saturada de borato de sodio. En el laboratorio, se separaron, identificaron y contabilizaron los copépodos a partir de submuestras \leq 500 especímenes obtenidos con un fraccionador de tipo Folsom. Los copépodos fueron identificados usando claves taxonómicas estándar (Palomares-García *et al.*, 1998) y se determinó la abundancia de *C. furcatus* por estación oceanográfica y por capas de muestreo.

Estimación de la tasa de producción de huevos (TPH). En este estudio se estima la producción de huevos de *C. furcatus* en la parte centro y norte del Golfo de California, durante el final de la época más cálida del año (inicio de otoño, sep-oct 2010) y se presenta la abundancia de la población adulta (ambos sexos) por capas (0-25 m, 50-75 m y 100-200 m), detectadas durante enero y julio 2007. Las condiciones ambientales registradas en sep-oct 2010, representan la fase de máxima tropicalización en la región centro y norte del golfo. Las condiciones ambientales prevalecientes durante enero y julio 2007, representan condiciones contrastantes en los niveles de producción primaria (Hidalgo-González & Álvarez-Borrego, 2004) y en el patrón de circulación superficial (Marinone, 2012) del Golfo de California. Se compararon las tasas de producción de huevos del copépodo *C. furcatus* de regiones oceánicas con estimaciones previas, realizadas en zonas representativas de la producción nerítica tropical de esta especie: bahías subtropicales de Magdalena, La Paz y Concepción, B.C.S. y la zona nerítica costera en bahía de Navidad, Jalisco.

Durante septiembre-octubre 2010, se recolectaron muestras de zooplancton vivo entre las 3:00 y las 6:30 AM para estimar la tasa de producción de huevos (TPH, el número de huevos hembra⁻¹ día⁻¹) y la producción de huevos, expresado en biomasa de carbono (PHC, μ g C hembra⁻¹ día⁻¹). Se utilizó una red cilíndrica de 1 m de diámetro de boca y 333 μ m de abertura de malla color negra, provista de un copo rígido cerrado de 22 cm de

diámetro y 70 cm de largo (sin flujómetro). Los arrastres fueron realizados con la embarcación a la deriva, a fin de evitar dañar a los copépodos en el estrato de profundidad, donde la ecosonda científica (SIMRAD EY-60; 120 kHz de frecuencia de haz dividido) detectó la máxima concentración de zooplancton (capa de dispersión profunda). La muestra de zooplancton fue vertida suavemente en una hielera llena de agua de mar tomada de la superficie de la estación de muestreo e inmediatamente se separaron y seleccionaron, con pipetas Pasteur, las hembras maduras de *C. furcatus* con apariencia saludable (gónada oscura y primer segmento abdominal hinchado), utilizando un estéreo microscopio Carl Zeiss SV11. Las hembras de *C. furcatus* se incubaron individualmente en frascos de 250 ml llenas con agua de mar filtrada (filtros GF/F de 0.7 μ m de luz de poro) de la estación de muestreo, para eliminar cualquier tipo de alimento. En cada experimento se incubaron de 15 a 30 hembras individualmente por frasco durante 24 h a oscuridad y en contenedores térmicos (hieleras), conteniendo agua a una temperatura ambiente del aire acondicionado del buque 21 °C (\pm 1 °C). Al término del período de incubación, el contenido de cada frasco fue filtrado a través de un tamiz con 54 μ m de luz de malla. Los huevos fueron enjuagados con una piceta con agua de mar filtrada, en cajas de Petri cuadrículadas, donde inmediatamente se contabilizó el número de huevos producidos, para estimar el tamaño de la puesta. Se midió la longitud total y del cefalotórax (mm) de las hembras incubadas, para estimar las tasas de crecimiento específico por producción de huevos y se registró la mortalidad de hembras en cada experimento.

El método de producción de huevos de copépodos asume un periodo de interpuesta de 24 h y que los huevos producidos durante la incubación son resultado del alimento consumido por la hembra en la naturaleza antes de ser recolectada con las redes (Runge, 1984; Checkley *et al.*, 1992; Gómez-Gutiérrez & Peterson, 1999; Runge & Roff, 2000). Por lo tanto, el tamaño de la puesta y las tasas de producción de huevos, son interpretadas como la biomasa producida por las hembras en las 24 h subsecuentes. En el estadio adulto (copepodito VI), la producción secundaria por crecimiento somático y mudas es considerablemente menor que la producción de huevos. Se estimó el peso seco de las hembras de *C. furcatus*, con la ecuación peso longitud reportada en Gómez-Gutiérrez *et al.* (1999), con la finalidad de calcular la proporción de carbono generado a partir de los huevos producidos por cada hembra en función de su peso corporal (crecimiento específico por producción de huevos, TPH). El diámetro de al menos 3 huevos por puesta fue medido con un micrómetro calibrado y con ello se estimó su volumen mediante la ecuación de la esfera ($V = \frac{4}{3}\pi r^3$), donde V = volumen del huevo sin espinas y r es el radio promedio del embrión expresado en μ m. El peso de los huevos, expresado en unidades de carbono, se determinó utilizando la relación de peso del huevo en carbono y su volumen:

$$C_H = (V) \cdot (1.37 \cdot 10^{-7} \mu\text{g C} \cdot \mu\text{m}^{-3})$$

Donde C_n = contenido de carbono por huevo ($\mu\text{g C}$), V = Volumen del huevo (μm^3) y $1.37 \cdot 10^{-7} \mu\text{g C} \cdot \mu\text{m}^{-3}$ = peso promedio de un huevo de copépodo en carbono por unidad de volumen (μm^{-3}) (Gómez-Gutiérrez & Peterson, 1999).

Para estimar la biomasa de huevos producidos por cada hembra, se multiplicó la biomasa promedio de un huevo, por el tamaño de la puesta de cada hembra. Para estimar la biomasa de la hembra, se estimó su peso con la siguiente regresión lineal:

$$\ln W = 3.68 \times \ln PL - 22.86$$

Donde $\ln W$ es el logaritmo natural del peso y PL es la longitud del prosoma expresado en μm (Chisholm & Roff, 1990). Se asumió que el contenido promedio de carbono de cada hembra correspondía al 45% del peso seco estimado a partir de la relación peso seco-longitud total de los copépodos (Paffenhöfer & Harris, 1976, Parsons *et al.*, 1977). La tasa de producción diaria de huevos de las hembras, expresada en carbono (PHC, $\mu\text{g C} \cdot \text{h} \cdot \text{d}^{-1}$), se calculó de la siguiente forma:

$$\text{TPH} = (\text{PC}_e / \text{PC}_f) \cdot (24/T)$$

Donde PC_e es el peso en carbono de los huevos producidos por hembra ($\mu\text{g C}$), PC_f es el peso en carbono de las hembras ($\mu\text{g C}$) y T es el tiempo de incubación (h).

RESULTADOS

Imágenes de satélite de temperatura superficial del mar y concentración de clorofila-*a*. Durante septiembre y octubre 2010, se detectaron elevadas temperaturas superficiales (27-33 °C) en toda el área de estudio. Las mayores temperaturas (>29 °C) ocurrieron en la región norte, centro y costa este del golfo (Fig. 2A). Las menores temperaturas se registraron en el canal de Ballenas y la región sur de Isla Ángel de la Guarda, donde a lo largo de

todo el año típicamente se registran las menores temperaturas superficiales (Fig. 2A).

En la mayor parte del golfo se detectaron bajas concentraciones de clorofila-*a* en la superficie (<0.6 mg *Cl-a* m^{-3}) con una estrecha banda costera de moderada concentración de clorofila-*a* (<2.6 mg *Cl-a* m^{-3}) a todo lo largo de la costa este del golfo y en la costa de la península de Baja California, particularmente en el canal de Ballenas y desde el sur de Isla Ángel de la Guarda hasta Bahía Concepción (Fig. 2B). Estas concentraciones son bajas comparadas con las concentraciones de hasta 10 mg *Cl-a* m^{-3} que se registran en el Golfo de California durante la época fría.

Distribución vertical de *Centropages furcatus* (enero y julio 2007).

La distribución vertical (por capas de muestreo) de los adultos (ambos sexos) de *C. furcatus*, durante dos épocas contrastantes del año, son presentadas en la Fig. 3A-F. Durante enero 2007, la abundancia de *C. furcatus* en la capa de 0-25 m estuvo distribuida principalmente en la parte central del Golfo de California (principalmente en la costa peninsular), con densidades moderadas (1001-100,000 ind. 1000 m^{-3}); mientras que en el norte del golfo, se detectaron bajas densidades poblacionales (Fig. 3A). En la capa 50-75 m, *C. furcatus* tuvo bajas abundancias en la costa este del golfo (Fig. 3C) y en la capa más profunda (100-200 m) prevalecieron abundancias considerablemente menores, presentándose únicamente en cuatro estaciones localizadas en la Cuenca Wagner, costa Este del Norte del Golfo de California y porción central del golfo (Fig. 3C).

Durante julio 2007 se detectó un incremento de abundancia de *C. furcatus* de diez ordenes de magnitud, con respecto a lo registrado en enero 2007. Las mayores densidades se detectaron también en la capa de 0-25 m, al sur de las grandes islas y a lo largo de la costa peninsular del golfo, con densidades de hasta 350×10^3 ind. 1000 m^{-3} (Fig. 3 D). A diferencia del invierno, la población de *C. furcatus* en verano tuvo también altas densidades (hasta

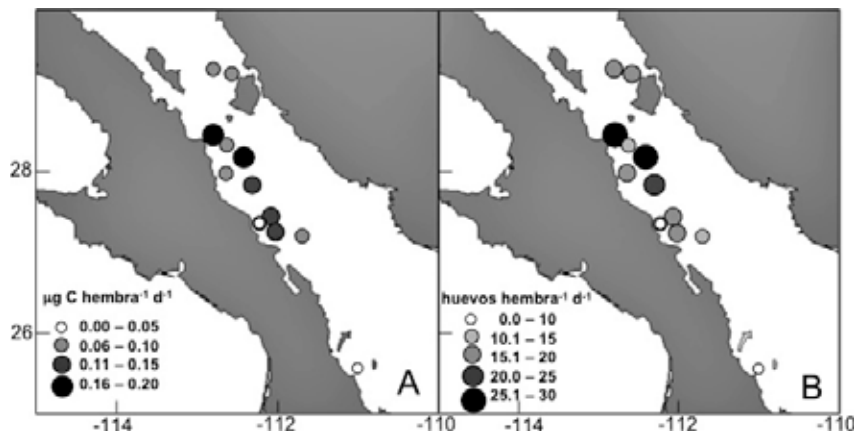


Figura 4A-B. Mapa de tasas de producción de huevos de *Centropages furcatus* estimado durante septiembre-octubre 2010 expresado en: A) peso en carbono ($\mu\text{g C hembra}^{-1} \text{d}^{-1}$) y B) Tamaño de puesta (número de huevos $\text{hembra}^{-1} \text{d}^{-1}$).

200,000 ind. 1000 m⁻³) en la capa de 50-75 m, en toda la región muestreada y en la capa más profunda éstos se concentraron al sur de las Grandes Islas y al norte de Guaymas, con bajas densidades que fluctuaron entre 1001 a 10,000 ind. 1000 m⁻³ (Fig. 3 F). En general, la población de *C. furcatus* se concentró en la capa superficial, decreciendo considerablemente hasta capas profundas de la zona epipelágica y durante el verano se amplió la zona de distribución vertical, observándose las mayores densidades en la capa 0-75 m, en la parte central y norte del Golfo de California (Fig. 3 A-F).

Tasas de producción de huevos de *Centropages furcatus* (sep-oct, 2010). Las hembras incubadas para estimar la producción de huevos fueron sistemáticamente capturadas a lo largo de la costa peninsular del Golfo de California debido al diseño del derrotero de prospección hidroacústica y al hecho que las hembras eran recolectadas temprano por la mañana una vez que ya se habían alimentado durante toda la noche. Las mayores tasas de producción de huevos de hembras se registraron al sur de Isla Ángel de la Guarda, donde se detectaron las menores temperaturas (27-28 °C) y moderadas concentraciones de clorofila-a (hasta 2.6 mg Cl-a m⁻³), con tasas de producción de huevos entre 25-30 huevos hembra⁻¹ d⁻¹ (equivalente a 0.15-0.20 µm C hembra⁻¹ d⁻¹). Al sur de la Isla Danzante se detectó una de las menores tasas de producción de huevos detectada durante el crucero (<10 huevos hembra⁻¹ d⁻¹, equivalente a <0.05 µm C hembra⁻¹ d⁻¹) (Fig. 4 A-B).

El promedio de la tasa de producción diaria de huevos de *C. furcatus* en aguas oceánicas de la región central y norte del Golfo de California durante sep-oct 2010 fue de 18.8 huevos hembra⁻¹ d⁻¹. Esta tasa está en el límite inferior del rango promedio registrado para esta especie en otras regiones (18.5-32.1 huevos hembra⁻¹ d⁻¹, pero la tasa máxima registrada en el presente estudio (70 huevos hembra⁻¹ d⁻¹) fue cercana al máximo conocido para la especie (Bahía de La Paz, 75 huevos hembra⁻¹ d⁻¹) (Tabla 1). En general, en el Noroeste de México, bajo condiciones am-

bientales frías esta especie tiene bajas tasas de producción de huevos e incrementa sus tasas de producción de huevos durante el verano, con una evidente tendencia estacional en sus tasas de reproducción. Durante el presente estudio y otras regiones estudiadas (Tabla 1) es evidente que las mayores tasas de producción de huevos promedio se detectan en zonas neríticas (bahías), en comparación con la registrada en regiones oceánicas.

DISCUSIÓN

Producción de huevos de *Centropages furcatus* en aguas oceánicas. En este estudio se presenta la única estimación de la producción de huevos (TPH) de *C. furcatus* en zonas con fondo marino profundo (100 a 3000 m) en el Golfo de California. Esta estimación de TPH es también la primera a nivel mundial, debido a que hasta ahora había sido estimada únicamente en organismos recolectados en bahías y zonas costeras, cerca de la línea de costa con profundidad de fondo marino <40 m (Tabla 1). Estas poblaciones distribuidas en aguas consideradas oceánicas (>100 m de profundidad del fondo marino), son sin lugar a dudas, las poblaciones que potencialmente pueden interactuar con las poblaciones que habitan las bahías y la zona costera del Golfo de California sus patrones de distribución espacio-temporal y tasas de producción de biomasa, pueden ser un indicador del efecto de la disminución en la disponibilidad del alimento, que caracteriza a las regiones oceánicas en contraste con la de las diferentes bahías, donde estudios previos han registrado una elevada producción durante el período cálido del año (Tabla 1). En la parte central y norte del Golfo de California, *C. furcatus* tuvo tasas de producción de huevos promedio en el límite inferior (aproximadamente 50%) de las tasas promedio estimadas para esta especie, en aguas neríticas de las bahías de Magdalena, La Paz, Concepción (B.C.S.) y Navidad (Jalisco) (Tabla 1). Esto indica que esta especie de afinidad nerítica puede disminuir su tasa de producción en ambientes oceánicos, donde prevalecen bajas concentraciones de clorofi-

Tabla 1. Promedio de la tasa de producción de huevos (TPH, número de huevos-hembra-d⁻¹) de *Centropages furcatus*, excluyendo a las hembras incubadas que no produjeron huevos y tasa de producción máxima individual de huevos (PH Max) (huevos-hembra-d⁻¹).

PH	PH Max	Temp.* (°C)	Localidad, fecha y referencia bibliográfica enlistados por orden cronológico
26.3	60	28-30	Costa somera del Norte del Golfo de México; agosto 1985 (Checkley <i>et al.</i> , 1992)
18.5	31	22-23	Costa profunda del Norte del Golfo de México; agosto 1985 (Checkley <i>et al.</i> , 1992)
13.3	54	21.0	Bahía Magdalena, BCS; 7 febrero-5 marzo 1998, 24°41.3N, 112°04.4W (Gómez-Gutiérrez <i>et al.</i> , 1999)
32.1	62	19.0	Bahía Magdalena, BCS; febrero 2002 (Palomares-García <i>et al.</i> , 2013)
23.3	35	20.0	Bahía de La Paz, BCS; febrero 2000 (Palomares-García <i>et al.</i> , 2003)
31.0	64	15.7-25.8	Bahía Magdalena, BCS; julio 2000-marzo 2001 quincenal (Palomares-García & De Silva-Dávila, 2007)
23.1	75	21.7-27.6	Bahía de La Paz, BCS; 22 enero-30 octubre 2003, trimestral-diario (Hernández-Trujillo <i>et al.</i> , 2008)
20.9	32	21-29	Bahía Navidad, Jalisco; enero-jun 2011, quincenal (Kozak <i>et al.</i> , com. per.)
18.8	70	22-25	Centro y norte del Golfo de California; septiembre-octubre 2010 (Este estudio)

*Intervalo de temperatura

la-a. Previamente se había considerado erróneamente que esta especie podía tener una producción de huevos máxima de >120 huevos hembra⁻¹ d⁻¹ (Gómez-Gutiérrez *et al.*, 1999) reportada en la costa norte del Golfo de México basado en la estimación de Checkley *et al.* (1992) de una tasa promedio de 5.4 huevos m⁻³ d⁻¹ (una tasa extrapolada a 24 h de 129 huevos m⁻³ d⁻¹, ver su Tabla 2). Este error se debió a que se extrapoló la tasa diaria de producción de huevos obtenida por el método de proporción de huevos/hembras, con base a muestras recolectadas en el campo y no la que se obtiene de hembras incubadas durante 24 h. De hecho las estimaciones derivadas de incubaciones de Checkley *et al.* (1992) indican que *C. furcatus* en el norte del Golfo de México, puede alcanzar tasas de producción de hasta 2.5 huevos hembra⁻¹ h⁻¹ (equivalente a 60 huevos hembra⁻¹ d⁻¹) en la zona somera y 1.3 huevos hembra⁻¹ h⁻¹ (equivalente a 31 huevos hembra⁻¹ d⁻¹) en la zona profunda (ver su figura 5). La comparación de todas las tasas de producción de huevos de esta especie en el noroeste del México y norte del Golfo de México, indican que *C. furcatus* tiene una tasa máxima de producción de 75 huevos hembra⁻¹ d⁻¹, registrada en junio de 2003 en la zona sureste de Bahía de La Paz (Hernández-Trujillo *et al.*, 2008, Tabla 1). Se detectó que una hembra en el Golfo de California (oct 2010) produjo 70 huevos hembra⁻¹ d⁻¹, que representa el 92% de su potencial reproductivo. Sin embargo, en promedio, en la zona oceánica del Golfo de California, la producción de huevos fue del 25% (18.5 huevos hembra⁻¹ d⁻¹) de su potencial reproductivo, a pesar de que fue detectada en verano cuando las poblaciones de *C. furcatus* se incrementan considerablemente. Nuestra conclusión es que la población oceánica de *C. furcatus* durante sep-oct 2010, estuvo bajo condiciones limitantes de temperatura (27 a 33 °C) y baja concentración de clorofila-a (<2.6 mg m⁻³). Existe evidencia histórica de temperatura y Chl-a superficial del mar derivada de imágenes de satélite (1998-2012), que indica que el otoño del 2010, fue el inicio de un periodo de calentamiento anómalo en el que detectaron concentraciones de chl-a más bajas que promedio (anomalías negativas) en la parte central del Golfo de California (Robinson *et al.*, 2013). De acuerdo a lo anterior, es probable que *C. furcatus* respondió a condiciones de baja concentración de clorofila-a y alta temperatura, con una tasa de producción promedio equivalente a 25% de su potencial reproductivo.

Actualmente se comprende relativamente bien cual es la respuesta de *C. furcatus* a distintas condiciones ambientales en zonas costeras, lo que permite entender cual es la respuesta de la especie a las condiciones oceánicas. Diversos estudios señalan que el ambiente puede ser determinante sobre la cantidad de huevos producidos por los copépodos, siendo la temperatura (Huntley & López, 1992) y la disponibilidad y calidad del alimento los factores ambientales más estudiados y mejor comprendidos (Kjørboe & Nielsen, 1994; Liang *et al.*, 1994; Gómez-Gutiérrez & Peterson, 1999; Halsband-Lenk *et al.*, 2001; Palomares-García *et al.*, 2006). *C. furcatus* es una especie omnívora, que se alimenta

de fitoplancton (incluyendo diatomeas y dinoflagelados), ciliados, nauplios de copépodo y hasta larvas de peces (Paffenhöfer & Knowles, 1980; Checkley *et al.*, 1992; Nava-Torales, 2006). En la Bahía de la Paz, ubicada en el extremo suroeste del golfo, *C. furcatus* puede producir huevos sostenidamente (entre 15 y 30 huevos hembra⁻¹ día⁻¹, tasa diaria de producción específica de huevos entre 0.07 y 0.14 d⁻¹), en bajas concentraciones de Cl-a a lo largo del año (muestreos de 6-9 días consecutivos cada tres meses) (Hernández-Trujillo *et al.*, 2008). Sin embargo, su máxima producción de huevos se presenta durante el verano, mostrando una asociación positiva con la temperatura (24-29 °C). En tanto que durante el invierno y primavera, cuando se presentan bajas concentraciones de clorofila-a y bajas temperaturas (<22 °C), su producción de huevos es cercana o por debajo del promedio. Sin embargo, esto puede ser engañoso, por que durante el verano, la máxima tasa de producción de huevos se dio en el último día después de que se presentó un descenso de temperatura de 29 °C a 24 °C, lo que indica que esta especie puede responder rápidamente a cambios de temperatura en escalas diarias. Esto puede implicar que a pesar de que esta especie sea tropical, las temperaturas elevadas (27-33 °C), como las registradas en sep-oct 2010, no favorecieron que esta especie alcanzara sus mayores tasas de producción de huevos.

En Bahía Magdalena (costa oeste de la península de Baja California), *C. furcatus* no está presente durante todo el año, registrándose máximas TPH en agosto 2000 y febrero 2001 (Palomares-García & de Silva-Dávila, 2007), cuando el complejo lagunar de Bahía Magdalena se encuentra más influenciada por la contracorriente cálida (Palomares-García & Gómez-Gutiérrez, 1996). Durante el primer estudio de producción de huevos de *C. furcatus* en México, Gómez-Gutiérrez *et al.* (1999) determinaron que la turbulencia generada por el estrés del viento y la concentración de clorofila-a pueden afectar la variabilidad de corto plazo (diaria) de la producción de huevos.

Las especies neríticas del género *Centropages* tienen una gran capacidad de aclimatación a cambios estacionales. Por ejemplo, *Centropages typicus* Krøyer, 1849, tiene generaciones sucesivas que difieren en talla en su etapa adulta, en respuesta a cambios en la disponibilidad y calidad de alimento (Gaudy, 1984) o bien tiene diferentes adaptaciones metabólicas relacionadas con los cambios estacionales de la temperatura. Por ejemplo, el incremento de la temperatura influye en la producción de huevos de los copépodos reduciendo el período de interpuesta y acelerando el ciclo de maduración gonádica, modificando por lo tanto, las tasas de fecundidad diaria (Runge, 1984; Hirche & Kwasniewski, 1997). En otras especies de copépodos, se ha demostrado que la temperatura puede tener una relación inversa con el tamaño de la hembra y su potencial reproductivo (Ban, 1994; Halsband-Lenk *et al.*, 2001). Palomares-García *et al.* (2006) observaron que la variación de la temperatura y el efecto de la talla de las hembras,

son también dos de los factores que regulan el ciclo estacional de producción de huevos de los copépodos. Las respuestas de *C. furcatus* al ambiente, expresadas en sus tasas de producción de huevos, indican que esta especie puede producir huevos a muy baja concentración de clorofila-*a* probablemente debido a sus hábitos omnívoros. Con los datos recopilados hasta ahora, se conoce que las máximas TPH de *C. furcatus* están asociadas a incrementos moderados de temperatura entre 20 y 27 °C.

Distribución tridimensional de *Centropages furcatus* en el Golfo de California. Previo a este estudio era prácticamente desconocida la distribución horizontal y vertical de *C. furcatus* en el Golfo de California. Los resultados indican que *C. furcatus* potencialmente puede estar presente durante todo el año en el golfo, porque se detectaron densidades considerablemente distintas en condiciones ambientales contrastantes; invierno (enero 2007) y verano (julio 2007). El hecho de que *C. furcatus* incremente en 10 órdenes de magnitud su abundancia poblacional de invierno a verano, indica una pronunciada estacionalidad en la fecundidad de la población con máximos valores durante el verano. Es decir, nuestra estimación de producción de huevos de sep-oct 2010 (fin de las condiciones cálidas), debería tender a las mayores tasas de producción de huevos esperadas para esta especie tropical (acorde con las mayores tasas de producción del verano en las bahías). No obstante la TPH promedio registrada, es el segundo valor más bajo de todos los estudios realizados previamente en el noroeste de México, y es muy cercano al observado por Checkley *et al.* (1992) en aguas neríticas del norte del Golfo de México (Tabla 1). Debido a que el hábitat oceánico no parece ser un ambiente que favorezca las máximas tasas reproductivas de *C. furcatus*, la población oceánica puede funcionar como una población de conexión e intercambio con las poblaciones de las bahías). Con base en la abundancia específica se esperaría un mayor intercambio y repoblación de individuos durante el verano. Por tanto, nosotros concluimos que el efecto de tropicalización (es decir, advección de la población sureña hacia el norte; *sensu* Brinton & Townsend, 1980; Brinton *et al.*, 1986), puede explicar de manera más parsimoniosa las considerables diferencias en la abundancia invierno-verano observados en el Golfo de California, en contraposición con la hipótesis de un incremento en la tasa de producción de huevos de esta especie, puesto que las TPH promedio fueron bajas.

Centropages furcatus mostró claramente una distribución epipelágica, con las mayores densidades cerca de la superficie y disminuyendo sus densidades rápidamente en capas más profundas. Marinone (2012) demostró con un modelo 3D de circulación hidrodinámica (primeros 10 m), que la costa este del golfo y sur de Isla Tiburón tiene alta conectividad "exportando" partículas hacia el oeste. En general, ésta región tiene poca tasa de retención a lo largo del año, mientras que durante enero, en la costa este del golfo tiene una alta tasa de retención (Marinone, 2012; ver su Fig. 3). Durante enero 2007 se detectaron las mayores densidades

de *C. furcatus* en el lado peninsular cerca de la superficie, esto pudo deberse a la circulación residual del elevado transporte este a oeste y a una alta retención de plancton en la costa. Es poco probable que estas densidades poblacionales moderadas, sean producto únicamente de elevadas tasas de producción de huevos. Durante julio la costa este del golfo parece transportar la mayor parte de las partículas al sur del las grandes islas (Marinone, 2012; Fig. 3). Durante septiembre-octubre 2010, en esta zona se registraron las menores temperaturas, las mayores densidades de *C. furcatus* y las mayores tasas de producción de huevos.

La mayoría de las especies pertenecientes al género *Centropages* son de afinidad nerítica y raramente aparecen en densidades elevadas en aguas oceánicas (Checkley *et al.*, 1992; Calbert *et al.*, 2007). La distribución de las especies de *Centropages* está determinada en gran medida, por su escasa capacidad de almacenar reservas que les permitan responder a las fluctuaciones en la disponibilidad del alimento y por tanto sus poblaciones tienen relativamente poco éxito en aguas oceánicas, donde la cantidad de alimento es más limitada en aguas neríticas. No obstante, en el Golfo de California se mantiene una población residente a lo largo del año favorecida, por el intercambio entre las aguas de ambas costas (ecosistema costa-océano-costa), dinámicamente influenciado por procesos de mesoescala, característicos del golfo, como remolinos y surgencias (Lavin & Marinone, 2003; Palomares-García *et al.*, 2013), que posiblemente propician que *C. furcatus* encuentre hábitats favorables para su reproducción aún en aguas oceánicas (detectamos hembras con TPH cercanas al máximo de su especie) y de esta forma permite la interacción entre las poblaciones que se desarrollan en las bahías, donde la disponibilidad de alimento es generalmente más elevada.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a la tripulación, estudiantes, investigadores y técnicos que participaron en los cruceros a bordo del B/O "El Puma", por su cooperación en la colecta de zooplancton y datos hidrográficos. Esta investigación fue realizada gracias al programa UNAM-DGAPA-PAPIIT IN-200610. También se agradece a la UNAM por su apoyo en el financiamiento de uso del B/O El Puma. La investigación también fue financiada por el Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas (Instituto Politécnico Nacional, proyectos SIP 2007-2012), Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (2004, 2010, 2012, SAGARPA 2005) e Instituto de Ciencias del Mar y Limnología (UNAM, PAPIIT). J. G. G., C. J. R. y C. F. G. son miembros del SNI y R.P.G. y J.G.G. son apoyados por COFAA-IPN y EDI-IPN.

REFERENCIAS

BAN, S. 1994. Effect of temperature and food concentration on postembryonic development, egg production and adult body size of the cala-

- noid copepod *Eurytemora affinis*. *Journal of Plankton Research* 16: 721-735.
- BRINTON, E. & A. W. TOWNSEND. 1980. Euphausiids in the Gulf of California—the 1957 cruises. *California Cooperative Oceanic Fisheries Investigation Report* 21: 211-236.
- BRINTON, E., A. FLEMINGER & D. C. SIEGEL. 1986. The temperate planktonic biotas of the Gulf of California. *California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations Report* 27: 228-266.
- CALBERT, A., F. CARLOTTI & R. GAUGY. 2007. The feeding ecology of the copepod *Centropages typicus* (Kröyer). *Progress in Oceanography* 72: 137-150.
- CEBALLOS-VÁZQUEZ, B. P., S. HERNÁNDEZ-TRUJILLO, G. M. ESQUEDA-ESCÁRCEGA & M. ARELLANO-MARTÍNEZ. 2009. Female gonad morphology of *Centropages furcatus* (Dana, 1852). *Invertebrate Reproduction and Development* 53: 81-85.
- CHECKLEY, D. M., M. DAGG & S. I. UYE. 1992. Feeding, excretion and egg production by individuals and populations of the marine, planktonic copepods, *Acartia* spp. and *Centropages furcatus*. *Journal of Plankton Research* 14: 71-96.
- CHISHOLM, L. A. & J. C. ROFF. 1990. Size-weight relationships and biomass of tropical neritic species off Kingston, Jamaica. *Marine Biology* 106: 71-77.
- GAUDY, R. 1984. Biological cycle of *Centropages typicus* in the north-western Mediterranean neritic waters. *Crustaceana* 7: 200-213.
- GÓMEZ-GUTIÉRREZ, J. & W. T. PETERSON. 1999. Egg production rates of eight calanoid copepod species during the summer 1997 at Newport Oregon, USA. *Journal of Plankton Research* 21 (4): 637-657.
- GÓMEZ-GUTIÉRREZ, J., S. MARTÍNEZ-GÓMEZ & C. J. ROBINSON. 2012. Seasonal growth, molt, and egg production of *Nyctiphanes simplex* (Crustacea: Euphausiacea) juveniles and adults in the Gulf of California. *Marine Ecology Progress Series* 455: 173-194.
- GÓMEZ-GUTIÉRREZ, J., J. R. PALOMARES-GARCÍA, S. HERNÁNDEZ-TRUJILLO & A. CARBALLIDO-CARRANZA. 2001. Community structure and distribution of zooplankton through the main entrance of Bahía Magdalena México during 1996. *Revista de Biología Tropical* 49: 545-558.
- GÓMEZ-GUTIÉRREZ, J., J. R. PALOMARES-GARCÍA, R. DE SILVA-DÁVILA, M. A. CARBALLIDO-CARRANZA & A. MARTÍNEZ-LÓPEZ. 1999. Copepod daily egg production and growth rates in Bahía Magdalena, Mexico. *Journal of Plankton Research* 21: 2227-2244.
- HALSBAND-LENK, C., S. NIVAL, F. CARLOTTI & H. J. HIRCHE. 2001. Seasonal cycles of egg production of two planktonic copepods, *Centropages typicus* and *Temora stylifera*, in the north-western Mediterranean Sea. *Journal of Plankton Research* 23: 597-609.
- HERNÁNDEZ-TRUJILLO, S. 1995. Cambios interanuales de la comunidad de copépodos de la costa occidental de Baja California Sur (julio 1987 y julio 1988). *Hidrobiológica* 5: 127-134.
- HERNÁNDEZ-TRUJILLO, S. & A. ESQUIVEL-HERRERA. 1989. Copepods and chaetognaths in the Gulf of California, spring, 1985. *Investigaciones Marinas CICIMAR* 4: 151-164.
- HERNÁNDEZ-TRUJILLO, S., G. M. ESQUEDA-ESCÁRCEGA & R. PALOMARES-GARCÍA. 2010. Zooplankton abundance variability in Magdalena Bay, Baja California Sur, Mexico (1997-2001). *Latin American Journal of Aquatic Research* 38: 438-446.
- HERNÁNDEZ-TRUJILLO, S., R. PALOMARES-GARCÍA, G. A. LÓPEZ-IBARRA, G. ESQUEDA-ESCÁRCEGA & R. PACHECO-CHÁVEZ. 2005. Riqueza específica de copépodos en Bahía Magdalena, Baja California Sur, México. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoológica* 75: 253-270.
- HERNÁNDEZ-TRUJILLO, S., A. ZÁRATE-VILLAFRANCO, R. PACHECO-CHÁVEZ, G. M. ESQUEDA-ESCÁRCEGA, J. R. HERNÁNDEZ-ALFONSO & G. ACEVES-MEDINA. 2008. Variación estacional de la producción de huevos del copépodo calanoideo *Centropages furcatus* (Dana, 1852) en la Bahía de La Paz, México. *Hidrobiológica* 18 (1): 61-67.
- 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 Research II* 51: 739-752.
- HIRCHE, H. J. & S. KWASNIEWSKI. 1997. Distribution, reproduction and development of *Calanus* species in the Northeast water in relation to environmental conditions. *Journal of Marine Systems* 10: 299-317.
- HUNTLEY, M. E. & M. D. G. LOPEZ. 1992. Temperature-dependent production of marine copepods: a global synthesis. *American Naturalist* 140: 201-242.
- JIMÉNEZ-PÉREZ, L. C. & J. R. LARA-LARA. 1988. Zooplankton biomass and copepod community structure in the Gulf of California during the 1982-1983 El Niño event. *California Cooperative Oceanic Fisheries Investigation Report* 29: 122-128.
- KJØRBOE, T. & T. G. NIELSEN. 1994. Regulation of zooplankton biomass and production in a temperate, coastal ecosystem. I. Copepods. *Limnology and Oceanography* 39: 493-507.
- LAVIN, M. F. & S. G. MARINONE. 2003. An overview of the physical oceanography of the Gulf California. *Nonlinear Proceedings Geophysical Fluid Dynamics* 173-204.
- LIANG, D., S. I. UYE & T. ONBE. 1994. Production and loss of eggs in the calanoid copepod *Centropages abdominalis* Sato in Fukuyama Harbor, the Inland Sea of Japan. *Bulletin of Plankton Society of Japan* 41:131-142.
- MARINONE, S. G. 2012. Seasonal surface connectivity in the Gulf of California. *Estuarine Coastal Shelf Science* 100: 133-141.
- MODIS/AQUA. 2007. Disponible en línea en: <http://oceandata.sci.gsfc.nasa.gov/MODISA/Mapped/8Day/9km/SST/>.
- NAVA-TORALES, A. 2006. *Depredación selectiva de Centropages furcatus (Copepoda: Calanoida) en Bahía de La Paz, B.C.S., México*. Tesis de Maestría. CICIMAR-IPN, La Paz, B.C.S. México, 59 p.

- PAFFENHÖFER, G. A. & R. P. HARRIS. 1976. Feeding, growth, and reproduction of the marine planktonic copepod *Pseudocalanus elongatus* Boeck. *Journal Marine Biological Association of the United Kingdom* 56: 327-344.
- PAFFENHÖFER, G. A. & S. C. KNOWLES. 1980. Omnivorousness in marine planktonic copepods. *Journal of Plankton Research* 2: 355-365
- PALOMARES-GARCÍA, R. & J. GÓMEZ-GUTIÉRREZ. 1996. Copepod community structure at Bahía Magdalena, Mexico during El Niño 1983-1984. *Estuarine coastal of Shelf Sciences* 43: 583-595.
- PALOMARES-GARCÍA, R. & R. DE SILVA-DÁVILA. 2007. Variación estacional de la producción de huevos de copépidos en Bahía Magdalena. In: Funes-Rodríguez, R., J. Gómez-Gutiérrez, J. R. Palomares-García (Eds.). *Estudios ecológicos en Bahía Magdalena*. CICIMAR-IPN, La Paz, Baja California Sur, México, p. 175-188.
- PALOMARES-GARCÍA, R., E. SUÁREZ-MORALES & S. HERNÁNDEZ-TRUJILLO. 1998. *Catálogo de los copépidos (Crustacea) pelágicos del Pacífico mexicano*. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, Instituto Politécnico Nacional, México Distrito Federal. 352 p.
- PALOMARES-GARCÍA, R., A. MARTÍNEZ-LÓPEZ & R. DE SILVA-DÁVILA. 2003. Winter egg production for four calanoid copepod species in Bahía de La Paz, México. In: Hendrickx, M. E. (Ed.). *Contributions to the Study of the East Pacific Crustaceans 2*. Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México, pp. 139-152.
- PALOMARES-GARCÍA, R., J. J. BUSTILLOS-GUZMÁN & D. LÓPEZ-CORTÉS. 2006. Pigment-specific rates of phytoplankton growth and microzooplankton grazing in a subtropical lagoon. *Journal of Plankton Research* 28: 1217-1232.
- Palomares-García, R., J. Gómez-Gutiérrez & C. J. Robinson. 2013. Winter and summer vertical distribution of the epipelagic copepods in the Gulf of California. *Journal of Plankton Research* 35: 1009-1026.
- PARSONS, T. R., M. TAKAHASHI & B. HARGRAVE. 1977. *Biological Oceanography Processes*, 2nd ed. Pergamon Press, Oxford, 330 p.
- RAZOULS C., F. DE BOVEE, J. KOWENBERG & N. DESREUMAUX. 2005-2012. *Diversity and geographic distribution of marine planktonic copepods*. Available at <http://copepodes.obs-banyuls.fr/en>.
- ROBINSON, C. J., J. GÓMEZ-GUTIÉRREZ & D. A. SALAS DE LEÓN. 2013. Jumbo squid (*Dosidicus gigas*) landings in the Gulf of California related to remotely sensed SST and concentrations of chlorophyll a (1998-2012). *Fishery Research* 137: 97-103.
- RUNGE, J. A. 1984. Egg production of the marine planktonic copepod *Calanus pacificus* Brodsky: laboratory observations. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 74: 53-66.
- RUNGE, J. A. & J. C. ROFF. 2000. The measurement of growth and reproductive rates. In: Harris R. P., P. H. Wiebe, J. Lenz, H. R. Skjoldal & M. Huntley (Eds.). *ICES Zooplankton methodology Manual*. Academic Press, pp 401-454.
- SEAWIFS. 2007. Disponible en línea en <http://oceandata.sci.gsfc.nasa.gov/SeaWiFS/Mapped/8Day/9km//chlor/>.
- VIDUSSI, F., H. CLAUSTRE & J. BUSTILLOS-GUZMÁN. 1996. Determination of chlorophylls and carotenoids of marine phytoplankton: separation of chlorophyll a from divinylchlorophyll-a and zeaxanthin from lutein. *Journal of Plankton Research* 18: 2377-2382.

Recibido: 8 de agosto de 2012.

Aceptado: 18 de enero de 2013.