

Influence of a cyclonic gyre and a thermohaline front on the population structure of *Centropages furcatus* in Bay of La Paz, Gulf of California

Influencia de un giro ciclónico y un frente termohalino en la estructura poblacional de *Centropages furcatus* en la bahía de La Paz, golfo de California

[Erika Mojica-Ramírez](#)^{1*}, [María Adela Monreal-Gómez](#)², [Sergio Hernández-Trujillo](#)³,
[David Alberto Salas-de León](#)²

¹ Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México, 04510 Mexico City, Mexico.

² Unidad Académica de Ecología y Biodiversidad Acuática, Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México, 04510 Mexico City, Mexico.

³ Instituto Politécnico Nacional-Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, 23096 La Paz, Baja California Sur, Mexico.

* Corresponding author. E-mail: erikamojica@hotmail.com

ABSTRACT. The population structure of *Centropages furcatus* associated with hydrographic structures in late spring 2004 was analyzed. The distribution of the different copepodite stages of *C. furcatus* was analyzed from zooplankton samples obtained with a bongo net. The hydrography and geostrophic velocity in Bay of La Paz relative to the bottom depth revealed the presence of a cyclonic gyre in the Alfonso basin area and a thermohaline front near Boca Grande. The distribution of vertically integrated chlorophyll *a* concentration showed maximum values at the center of the gyre and in the region of the front, making evident that both hydrographic structures stimulated biological productivity because of the flux of nutrients into the euphotic layer in the gyre and the nutrient accumulation in the thermohaline front. The results showed that the spatial variation of *C. furcatus* was influenced by both hydrographic structures. The differential distribution of the copepodite stages was noticeable in the cyclonic gyre, with the highest density for the first copepodite stages at the center of the gyre because of the high chlorophyll *a* concentration due to the nutrient enrichment in the euphotic layer, as a result of Ekman pumping. Copepod density was higher in the thermohaline front than inside the cyclonic gyre because the front serves as a reproductive spot for the species, maintaining a stable adult population density inside the bay and in the Gulf of California.

Key words: copepodites, *Centropages furcatus*, community structure, thermohaline front, Bay of La Paz.

RESUMEN. Se analizó la estructura poblacional de *Centropages furcatus* asociada a estructuras hidrográficas a finales de la primavera de 2004. La distribución de los diferentes estadios de copepoditos de *C. furcatus* fue analizada a partir de las muestras de zooplancton obtenidas con una red bongo. En la bahía de La Paz, la hidrografía y la velocidad geostrofica relativa al fondo revelaron la presencia de un giro ciclónico en la cuenca Alfonso y un frente termohalino cerca de Boca Grande. La distribución de la concentración de clorofila *a* integrada verticalmente mostró valores máximos en el centro del giro y en la región del frente, lo que evidenció que ambas estructuras hidrográficas favorecen la productividad biológica debido al flujo de nutrientes hacia la capa eufótica en el giro y a la acumulación de nutrientes en el frente termohalino. Los resultados mostraron que la variación espacial de *C. furcatus* estuvo influenciada por ambas estructuras hidrográficas. En el giro ciclónico se observó una distribución diferencial por etapa de desarrollo, con mayor densidad poblacional de los primeros estadios de copepoditos en el centro del giro, como consecuencia de la alta concentración de clorofila *a* por el enriquecimiento de nutrientes en la capa eufótica, debido al bombeo de Ekman. La densidad poblacional de copépodos fue mayor en el frente termohalino que en el interior del giro ciclónico, debido a que el frente actúa como una zona reproductiva de la especie que mantiene una densidad poblacional estable para los adultos de la bahía y del golfo de California.

Palabras clave: copepoditos, *Centropages furcatus*, estructura de la comunidad, frente termohalino, bahía de La Paz.



INTRODUCTION

Cyclonic gyres and oceanic fronts are recognized as structures that favor biological productivity (Hales et al. 2009, Vidya and Kumar 2013, Mahadevan 2016). In Bay of La Paz, Gulf of California, Mexico (Fig. 1a), the circulation is dominated by a cyclonic gyre that has been observed in late spring (Monreal-Gómez et al. 2001), summer (Sánchez-Velasco et al. 2006, Coria-Monter et al. 2014), and at the end of winter (García-Mirafuentes 2010); therefore, it is considered a semi-permanent gyre (Coria-Monter et al. 2014). Wind stress plays an important role in the formation of the gyre and, via Ekman pumping, promotes nutrient enrichment towards the surface layer (Coria-Monter et al. 2017); thus, the euphotic layer is fertilized and, consequently, phytoplankton biomass increases, which promotes the increase of zooplankton due to the high concentration of food (Durán-Campos et al. 2015).

In Bay of La Paz, 24 taxonomic groups have been reported, and copepods are the second most abundant group (Mojica-Ramírez 2008). The genus *Centropages* belongs to the order Calanoida, family Centropagidae, and inhabits most oceans (Mauchline 1998). Their diet depends on the stage of their life cycle, which consists of egg, 6 nauplius stages, and 6 copepodite stages; the sixth copepodite stage corresponds to the adult stage where females and males

INTRODUCCIÓN

Los giros ciclónicos y los frentes oceánicos han sido reconocidos como estructuras que favorecen la productividad biológica (Hales et al. 2009, Vidya y Kumar 2013, Mahadevan 2016). En la bahía de La Paz, golfo de California, México (Fig. 1a), la circulación está dominada por un giro ciclónico que se ha observado a finales de primavera (Monreal-Gómez et al. 2001), en verano (Sánchez-Velasco et al. 2006, Coria-Monter et al. 2014) y a finales de invierno (García-Mirafuentes 2010), por lo que se ha considerado como un giro semipermanente (Coria-Monter et al. 2014). El esfuerzo del viento juega un papel importante en la formación del giro y, vía el bombeo de Ekman, promueve el enriquecimiento de nutrientes hacia la capa superficial (Coria-Monter et al. 2017); así, se fertiliza la capa eufótica y, consecuentemente, incrementa la biomasa fitoplanctónica, lo que propicia el incremento del zooplancton debido a la alta concentración de alimento (Durán-Campos et al. 2015).

En la bahía de La Paz, se han reportado 24 grupos taxonómicos, y los copépodos son el segundo grupo más abundante (Mojica-Ramírez 2008). El género *Centropages* pertenece al orden Calanoida, familia Centropagidae, y habita en la mayoría de los océanos (Mauchline 1998). Su alimentación depende de la etapa de su ciclo de vida, el cual consta de

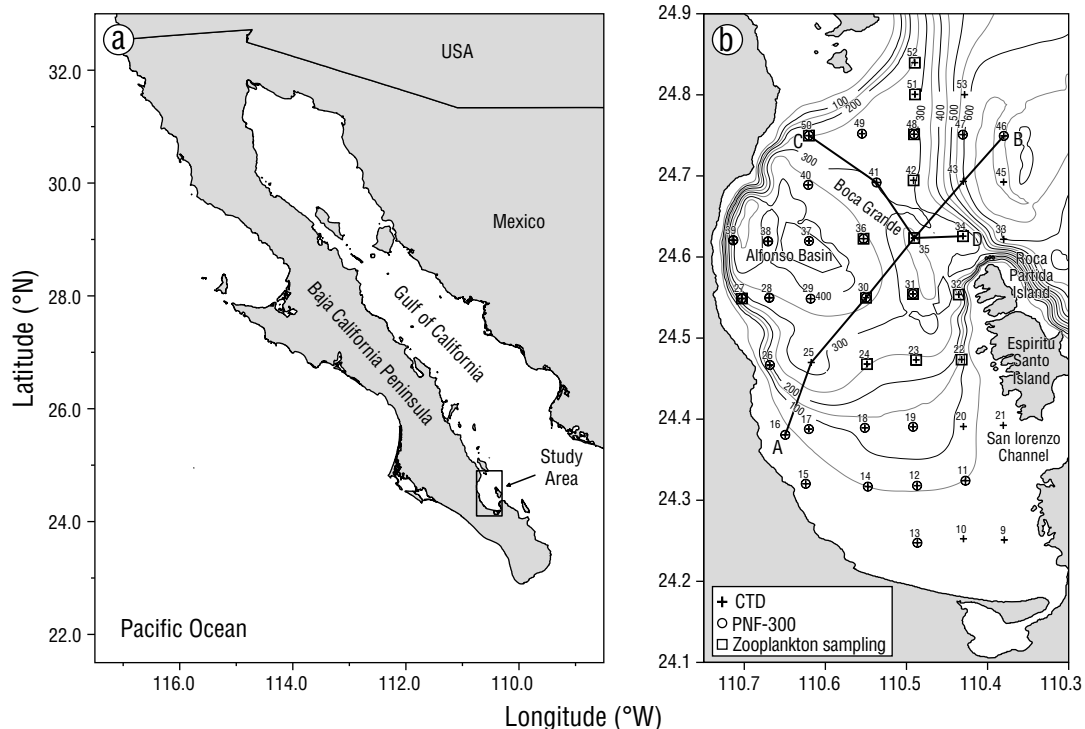


Figure 1. Bathymetry (isolines, m) in Bay of La Paz, CTD cast hydrographic stations (+), PNF-300 stations for determining chlorophyll *a* (o), and zooplankton sampling sites (□). The dark solid lines show transects A–B and C–D.

Figura 1. Batimetría (isolíneas, m) de la bahía de La Paz, estaciones hidrográficas para los registros de CTD (+), estaciones PNF-300 para la determinación de clorofila *a* (o) y sitios de muestreo de zooplancton (□). Las líneas sólidas oscuras muestran los transectos A–B y C–D.

can be differentiated (Mauchline 1998). Regarding its diet, during the first copepodite stages, it feeds mainly on phytoplankton and other protists, whereas in the following stages, its feeding regime is more omnivorous and even carnivorous (Conover and Corner 1968, Gaudy and Thibault-Botha 2007). Specifically, *Centropages furcatus* has the ability to change its diet depending on the quality and quantity of food available; when the concentration of phytoplankton is low, it modifies its habit to carnivorous, but it is considered to be mainly omnivorous (Hernández-Trujillo et al. 2008, López-Ibarra 2008). During the reproductive stage, given the nutritional requirement, *C. furcatus* shows herbivorous preferences (Ianora 1998, Calbet et al. 2007). The different stages take advantage of physical phenomena and traits to avoid being predated and to have better access to food, to guarantee developmental success until the adult stage (Halsband-Lenk et al. 2002).

Copepod abundance has been linked to physical structures, such as cold or cyclonic gyres in the Sargasso Sea (Eden et al. 2009) and the Arctic Ocean (Llinás et al. 2009). The influence of these physical features on the distribution of zooplankton has been reported for different regions, for example, the influence of oceanic fronts on the Gulf Stream (Anderson and Robinson 2001) and the influence of cyclonic geostrophic circulation (Sánchez-Velasco et al. 2006) and other cyclonic structures in Bay of La Paz, where a differential distribution between herbivores, carnivores, and omnivores has been reported (Durán-Campos et al. 2015). In a cyclonic gyre in the Gulf of California, the vertical distribution of copepods has been related to temperature and chlorophyll *a* concentrations, and 3 important habitats have been demonstrated as a function of depth: one in the surface mixed layer, dominated by *Subeucalanus subtenuis*, whose abundances decreased towards the center of the gyre; another in the thermocline, dominated by *Nannocalanus minor* and *Temora discaudata*; and the third below the thermocline, where most of the species recorded in the thermocline dominated, but with lower abundance (Cruz-Hernández et al. 2018). In the northeastern Pacific, when the average water temperature increases, subtropical copepods are more abundant and distributed at higher latitudes, whereas when the average water temperature decreases, an overlap of polar and subtropical species occurs and the diversity of copepods increases (Batten and Walne 2011). In other regions, such as the Mediterranean Sea, the presence of copepods that produce resting eggs in shallow areas is regulated by temperature variations and food availability (Halsband-Lenk et al. 2004).

In Bay of La Paz, the most studied calanoid copepods have been *Calanus* sp. (Aceves-Medina et al. 2007) and *Acartia* sp. (Lavaniegos et al. 2012), due to their high abundance in the coastal area during the spring–summer season. Most studies reported the presence of *C. furcatus*, an oceanic and coastal species that is very abundant in summer and winter and dominant in the planktonic community, because it

huevo, 6 estadios de nauplio y 6 estadios de copepodito; el sexto estadio de copepodito corresponde al estadio adulto donde se pueden diferenciar hembras y machos (Mauchline 1998). En cuanto a su dieta, durante los primeros estadios de copepodito, se alimenta principalmente de fitoplancton y de otros protistas, mientras que en los siguientes estadios, su régimen alimenticio es más omnívoro e incluso carnívoro (Conover y Corner 1968, Gaudy y Thibault-Botha 2007). Específicamente, *Centropages furcatus* tiene la capacidad de cambiar su alimentación dependiendo de la calidad y la cantidad de alimento disponible; cuando la concentración de fitoplancton es baja, modifica su hábito a carnívoro, pero se le considera principalmente omnívoro (Hernández-Trujillo et al. 2008, López-Ibarra 2008). Durante la etapa de reproducción, dado el requerimiento nutricional, *C. furcatus* tiene una preferencia herbívora (Ianora 1998, Calbet et al. 2007). Los distintos estadios aprovechan fenómenos y rasgos físicos para evitar ser depredados y tener mejor acceso al alimento, para garantizar éxito en el desarrollo hasta el estadio adulto (Halsband-Lenk et al. 2002).

La abundancia de copépodos se ha relacionado con estructuras físicas, como los giros fríos o ciclónicos en el mar de los Sargazos (Eden et al. 2009) y en el océano Ártico (Llinás et al. 2009). La influencia de estos rasgos físicos sobre la distribución del zooplancton se ha reportado para diferentes regiones, por ejemplo, la influencia de los frentes oceánicos en la corriente del Golfo (Anderson y Robinson 2001) y la influencia de la circulación geostrófica ciclónica (Sánchez-Velasco et al. 2006) y otras estructuras ciclónicas en la bahía de La Paz, donde se ha reportado una distribución diferencial entre herbívoros, carnívoros y omnívoros (Durán-Campos et al. 2015). En un giro ciclónico en el golfo de California, la distribución vertical de copépodos se ha relacionado con la temperatura y la concentración de clorofila *a*, y se han demostrado 3 importantes hábitats en función de la profundidad: uno en la capa de mezcla superficial, dominado por *Subeucalanus subtenuis*, cuyas abundancias disminuyeron hacia el centro del giro; otro en la termoclina, dominado por *Nannocalanus minor* y *Temora discaudata*; y el tercero por debajo de la termoclina, donde dominaron la mayoría de las especies registradas en la termoclina, pero con menor abundancia (Cruz-Hernández et al. 2018). En el Pacífico nororiental, al incrementar la temperatura media del agua, los copépodos subtropicales son más abundantes y se distribuyen a mayores latitudes, mientras que al disminuir la temperatura media del agua, ocurre un traslape de especies polares y subtropicales e incrementa la diversidad de copépodos (Batten y Walne 2011). En otras regiones, como el mar Mediterráneo, la presencia de copépodos que producen huevos de lento desarrollo (resting eggs) en las zonas someras está regulada por las variaciones de temperatura y la disponibilidad de alimento (Halsband-Lenk et al. 2004).

En la bahía de La Paz, los copépodos calanoideos más estudiados han sido *Calanus* sp. (Aceves-Medina et al. 2007) y *Acartia* sp. (Lavaniegos et al. 2012), debido a su

is well adapted to produce eggs even in unfavorable food conditions (Palomares-García et al. 2003, Hernández-Trujillo et al. 2008, Hernández-Trujillo and Esqueda-Escárcega 2016). To the south of the bay, the abundance of eggs and adults of *C. furcatus* is related to the concentration of chlorophyll *a*, which is associated with the food source (Aceves-Medina et al. 2007, Hernández-Trujillo et al. 2008). However, studies on the distribution of the different stages of copepodites in the Bay of La Paz are scarce, so the objective of this study was to estimate the influence of a cyclonic gyre and a thermohaline front on the distribution of the population density of the different life stages of *C. furcatus* in said bay.

MATERIALS AND METHODS

The hydrographic data and zooplankton samples were obtained during the PALEO-XII research campaign, carried out from 14 to 18 June 2004 in Bay of La Paz, Mexico (Fig. 1b), aboard the R/V *El Puma* of the National Autonomous University of Mexico. Using a Neil Brown CTD to record conductivity, temperature, and depth, 44 hydrographic stations were sampled (Fig. 1b). Likewise, in order to determine the concentration of chlorophyll *a*, fluorescence was measured at 26 stations using a PNF-300 natural fluorescence profiler. Salinity and density were calculated according to Fofonoff and Millard (1983). With the hydrographic data, the geostrophic velocity relative to the bottom was calculated according to Pond and Pickard (1995) to determine the circulation pattern. This geostrophic circulation, although it is an approximation of the velocity (since it does not consider the forcing due to the rotational wind stress), generates a qualitative pattern of the circulation (Sánchez-Velasco et al. 2006). According to the vertical distribution of density, the horizontal distribution of temperature, salinity, and the geostrophic circulation pattern at the depth of the pycnocline were analyzed.

Using a General Oceanics rosette equipped with Niskin bottles, Mojica-Ramírez (2008) obtained water samples from different depths in Bay of La Paz to determine nutrients. In a subsequent study, Coria-Monter et al. (2017) showed the horizontal distribution of nutrients. After being filtered through a nitrocellulose membrane, samples were stored in polypropylene bottles and frozen until they were analyzed with a Skalar San-plus continuous segmented flow autoanalyzer following the method developed by Grasshoff et al. (1999) and using a circuit recommended by Kirkwood (1994). The error level was 0.10 μM for nitrate, 0.10 μM for soluble reactive silicate, and 0.04 μM for reactive phosphorus (Coria-Monter et al. 2017). Chlorophyll *a* was calculated from fluorescence data according to Kiefer et al. (1989), and vertically integrated chlorophyll *a* was obtained for the upper 20 m layer.

Zooplankton samples were collected at 15 sites by oblique trawls from 200 m depth to the surface, or from near the bottom at stations shallower than 200 m (Fig. 1b). The trawls were carried out for 15 minutes at a speed of 1 $\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$ using

alta abundancia en la zona costera durante la época de primavera-verano. En la mayoría de los estudios se reportó la presencia de *C. furcatus*, especie oceánica y costera muy abundante en verano e invierno y dominante en la comunidad planctónica, debido a que está bien adaptada para producir huevos aún en condiciones no favorables de alimento (Palomares-García et al. 2003, Hernández-Trujillo et al. 2008, Hernández-Trujillo y Esqueda-Escárcega 2016). Al sur de la bahía, la abundancia de huevos y adultos de *C. furcatus* está relacionada con la concentración de clorofila *a*, la cual se asocia a la fuente alimentaria (Aceves-Medina et al. 2007, Hernández-Trujillo et al. 2008). Sin embargo, los estudios sobre la distribución de los diferentes estadios de copepoditos en la bahía de La Paz son escasos, por lo que el objetivo de esta investigación consistió en estimar la influencia de un giro ciclónico y de un frente termohalino en la distribución de la densidad poblacional de los diferentes estadios de vida de *C. furcatus* en dicha bahía.

MATERIALES Y MÉTODOS

Los datos hidrográficos y las muestras de zooplankton fueron obtenidos durante la campaña oceanográfica PALEO-XII, realizada del 14 al 18 de junio de 2004 en la bahía de La Paz, México (Fig. 1b), a bordo del B/O *El Puma* de la Universidad Nacional Autónoma de México. Se muestrearon 44 estaciones hidrográficas (Fig. 1b) usando un CTD Neil Brown, para registrar conductividad, temperatura y profundidad. Asimismo, con el fin de determinar la concentración de clorofila *a*, se midió la fluorescencia en 26 estaciones utilizando un perfilador de fluorescencia natural PNF-300. La salinidad y la densidad fueron calculadas de acuerdo con Fofonoff y Millard (1983). Con los datos hidrográficos, se calculó la velocidad geostrofica relativa al fondo según Pond y Pickard (1995), para determinar el patrón de circulación. Esta circulación geostrofica, no obstante que es una aproximación de la velocidad (ya que no considera el forzamiento debido al rotacional del esfuerzo del viento), genera un patrón cualitativo de la circulación (Sánchez-Velasco et al. 2006). De acuerdo con la distribución vertical de la densidad, se analizó la distribución horizontal de la temperatura, la salinidad y el patrón de circulación geostrofica a la profundidad de la pycnoclina.

Mediante una roseta de General Oceanics equipada con botellas Niskin, Mojica-Ramírez (2008) obtuvo muestras de agua de diferentes profundidades en la bahía de La Paz para determinar los nutrientes. En un estudio posterior, Coria-Monter et al. (2017) mostraron la distribución horizontal de los nutrientes. Las muestras fueron guardadas en frascos de polipropileno después de ser filtradas a través de una membrana de nitrocelulosa, y fueron congeladas hasta su análisis con un autoanalyzer de flujo segmentado continuo Skalar San-plus siguiendo el método desarrollado por Grasshoff et al. (1999) y usando un circuito recomendado por Kirkwood (1994). El nivel de error fue de 0.10 μM para

a 60-cm diameter Bongo-type net with a mesh size of 333.0 and 505.0 μm . A General Oceanics flowmeter was placed at the mouth of each net, which made it possible to calculate the volume of water filtered in each trawl and, thus, obtain the density of organisms, which was normalized to the number of individuals per hundred cubic meters ($\text{ind} \cdot 100 \text{ m}^{-3}$). Although the copepodites in stage C-I measure 0.3 to 0.4 mm, the 333.0 μm net was used due to the large amount of organic matter in the bay, which partially saturated the net and enabled the capture of the copepodites in stage C-I. From the samples of both nets, the different stages of *C. furcatus* (Dana, 1849) were identified and counted (Palomares et al. 1998) according to the morphological development of the body (stages C-I to C-VI) (Dussart and Defaye 2001). The female:male ratio was obtained according to Smith (1999).

To obtain the association between the different copepodite stages of *C. furcatus* and the physicochemical parameters, a principal component analysis (PCA) was performed. For this, we considered the population density of copepodites in stages C-I to C-V and of females and males in stage C-VI, and the temperature, salinity, magnitude of the geostrophic current, nitrates, phosphates, silicates, and vertically integrated chlorophyll *a*, at the depth of the thermocline, where these environmental variables describe the hydrodynamics of Bay of La Paz.

RESULTS

In Bay of La Paz, the density of the water depends mainly on the temperature, so the thermocline and the pycnocline appear at the same depth with very similar shapes. Along the A–B transect, which runs from the southwest to the northeast of the bay, the pycnocline was found above 30 m depth (Fig. 2a), which evidenced the uplift of the isopycnets. The pycnocline was bell-shaped, with the dome close to station 30. At the ends of the vertical section of this transect, the pycnocline was notably found between 20 and 30 m depth, whereas at station 30, the central part of the dome, it was found between 10 and 15 m depth; this hydrographic structure is characteristic of a cyclonic gyre. Figure 2b shows the geostrophic velocity through transect C–D in Boca Grande, and it evidenced the entry and exit of water in the northwest portion and the southeast portion of the transect, respectively. The water entered with a geostrophic velocity of $\sim 50 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$, which decreased markedly with depth, whereas in the southeastern portion of the transect, the water exited with lower velocity, which was very uniform with depth (Fig. 2b). The temperature at 20 m depth increased from the center of the bay ($16.5 \text{ }^\circ\text{C}$) towards the coastal area ($19.5 \text{ }^\circ\text{C}$) and towards the Boca Grande region, where it reached $22.0 \text{ }^\circ\text{C}$. The cold core located at 24.55°N and 110.55°W is typical of a cyclonic gyre (McGillicuddy 2016). Another hydrographic feature observed during this study was the temperature gradient ($0.95 \text{ }^\circ\text{C} \cdot \text{km}^{-1}$) near Boca Grande (Fig. 3a). Salinity at 20 m depth showed a distribution similar to that

nitrate, $0.10 \mu\text{M}$ para silicato reactivo soluble y $0.04 \mu\text{M}$ para fósforo reactivo (Coria-Monter et al. 2017). La clorofila *a* se calculó a partir de los datos de fluorescencia de acuerdo con Kiefer et al. (1989), y la clorofila *a* integrada verticalmente se obtuvo para la capa superior de 20 m.

Las muestras de zooplancton fueron recolectadas en 15 sitios mediante arrastres oblicuos desde los 200 m de profundidad hasta la superficie, o desde cerca del fondo en las estaciones más someras que 200 m (Fig. 1b). Los arrastres se realizaron durante 15 minutos a una velocidad de $1 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$ mediante red tipo Bongo de 60 cm de diámetro con luz de malla de 333.0 y 505.0 μm . En la boca de cada red se colocó un flujómetro General Oceanics, lo que permitió calcular el volumen de agua filtrado en cada arrastre y, así, obtener la densidad de organismos, la cual se normalizó a número de individuos por cien metros cúbicos ($\text{ind} \cdot 100 \text{ m}^{-3}$). No obstante que los copepoditos en estadio C-I miden de 0.3 a 0.4 mm, se utilizó la red de 333.0 μm debido a la gran cantidad de materia orgánica en la bahía, que saturó parcialmente la red y permitió la captura de los copepoditos en estadio C-I. De las muestras de ambas redes, se identificaron y contabilizaron los diferentes estadios de *C. furcatus* (Dana, 1849) (Palomares et al. 1998) de acuerdo con el desarrollo morfológico corporal (estadios C-I al C-VI) (Dussart y Defaye 2001). La relación hembra:macho fue obtenida de acuerdo con Smith (1999).

Con el fin de obtener la relación entre los diferentes estadios de copepoditos de *C. furcatus* y los parámetros físico-químicos, se realizó un análisis de componentes principales. Para ello, se consideró la densidad poblacional de copepoditos en los estadios de C-I a C-V y las hembras y los machos en el estadio C-VI, así como la temperatura, la salinidad, la magnitud de la corriente geostrofica, los nitratos, los fosfatos, los silicatos y la clorofila *a* integrada verticalmente, a la profundidad de la termocline, donde estas variables ambientales describen la hidrodinámica de la bahía de La Paz.

RESULTADOS

En la bahía de La Paz, la densidad del agua depende principalmente de la temperatura, por lo que la termocline y la picnoclina se presentan a la misma profundidad con formas muy similares. A lo largo del transecto A-B, que va del suroeste al noreste de la bahía, la picnoclina se encontró por encima de los 30 m de profundidad (Fig. 2a), lo que evidenció el levantamiento de las isopícnas. La picnoclina se presentó en forma de campana, con el domo próximo a la estación 30. En los extremos de la sección vertical de este transecto, la picnoclina se encontró notablemente entre 20 y 30 m de profundidad, mientras que en la estación 30, parte central del domo, esta se encontró entre 10 y 15 m de profundidad; tal estructura hidrográfica es característica de un giro ciclónico. La Figura 2b muestra la velocidad geostrofica a través del transecto C-D en Boca Grande, y en ella se

of temperature, with a range of values from 34.90 to 35.18 and a low salinity core (34.90) close to the cold core, and the maximum salinity was observed in Boca Grande, where the largest gradient occurred (0.29 km^{-1}) (Fig. 3b). With both gradients, a thermohaline front was identified in the Boca Grande region (Fig. 3a, b). The geostrophic current pattern confirmed a clear cyclonic circulation with geostrophic velocities of $\sim 50 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$ near Boca Grande (Fig. 3c).

Regarding nutrients at 20 m depth, the distribution of nitrates with a range of 4.0 to 16.0 μM showed the highest concentration in the Alfonso basin area (Fig. 3d). Phosphates were observed in a range of 0.4 to 1.8 μM (Fig. 3e), with 3 nuclei; the one with the highest concentration was located in the Alfonso basin and the other 2, with lower concentrations, in Boca Grande and in the southern region of Bay of La Paz. Silicates ranged from 4.0 to 18.0 μM , with the highest concentrations in the southern part of the bay and a core of 14.0 μM at Boca Grande (Fig. 3f).

Vertically integrated chlorophyll *a* distribution up to 20 m depth showed 2 nuclei of high concentration. One of the nuclei was located in the central part of the bay at a concentration of $24 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-2}$, which coincided with the center of the cyclonic gyre. The other nucleus was located in the Boca Grande area at a concentration of $21 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-2}$ and was associated with the sill and the thermohaline front (Fig. 4a).

Regarding the distribution of the population density of the different copepodite stages of *C. furcatus*, 2 areas with

evidenció la entrada y salida de agua en la porción noroeste y la porción sureste del transecto, respectivamente. El agua entró con velocidad geostrofica de $\sim 50 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$, la cual disminuyó marcadamente con la profundidad, mientras que en la porción sureste del transecto, el agua salió con menor velocidad, la cual fue muy uniforme con la profundidad (Fig. 2b). La temperatura a 20 m de profundidad incrementó del centro de la bahía ($16.5 \text{ }^\circ\text{C}$) hacia la zona costera ($19.5 \text{ }^\circ\text{C}$) y hacia la región de Boca Grande, donde alcanzó los $22.0 \text{ }^\circ\text{C}$. El núcleo frío localizado a 24.55°N y 110.55°W es típico de un giro ciclónico (McGillicuddy 2016). Otro rasgo hidrográfico presente durante este estudio fue el gradiente de temperatura ($0.95 \text{ }^\circ\text{C} \cdot \text{km}^{-1}$) cercano a Boca Grande (Fig. 3a). La salinidad a 20 m de profundidad presentó una distribución similar a la de la temperatura, con rango de valores de 34.90 a 35.18 y un núcleo de baja salinidad (34.90) próximo al núcleo frío, y la salinidad máxima se observó en Boca Grande, donde se presentó el mayor gradiente (0.29 km^{-1}) (Fig. 3b). Por medio de ambos gradientes, se identificó un frente termohalino en la región de Boca Grande (Fig. 3a, b). El patrón de corrientes geostroficas confirmó una clara circulación ciclónica con velocidades geostroficas de $\sim 50 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$ cerca de Boca Grande (Fig. 3c).

En cuanto a los nutrientes a 20 m de profundidad, la distribución de los nitratos con rango de 4.0 a 16.0 μM presentó mayor concentración en el área de cuenca Alfonso (Fig. 3d). Los fosfatos se observaron en un rango de 0.4 a

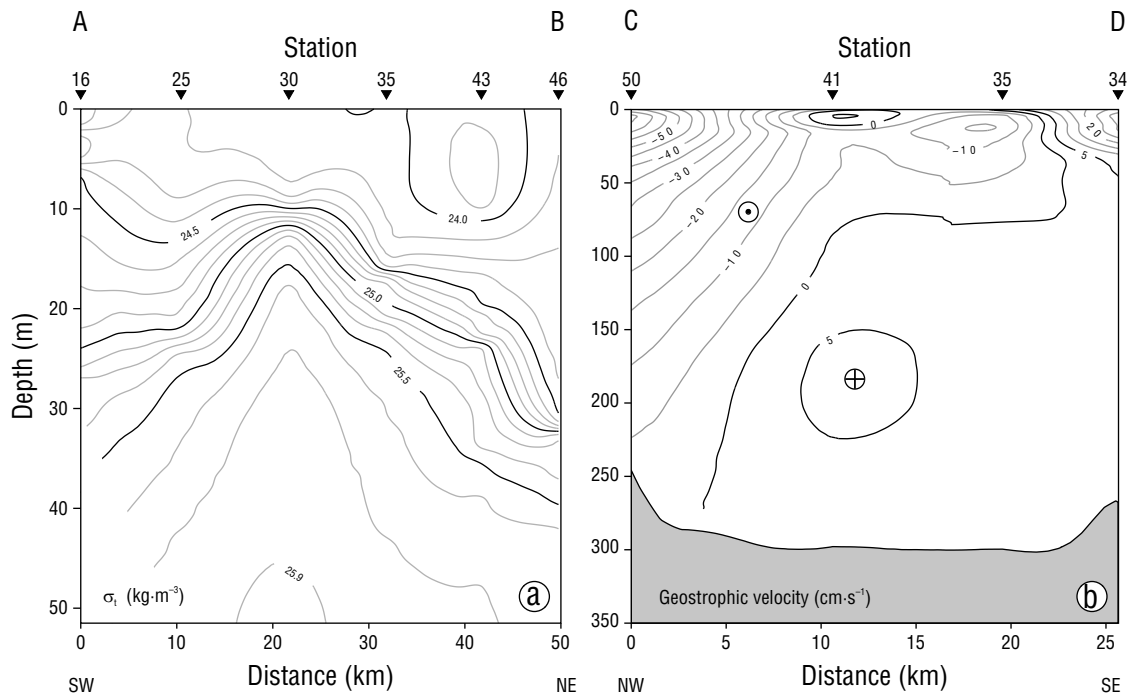


Figure 2. (a) Vertical section of density (σ_t) in the upper 50-m layer along transect A-B. (b) Geostrophic velocity across transect C-D.

Figura 2. (a) Sección vertical de la densidad (σ_t) en la capa superior de 50 m a lo largo del transecto A-B. (b) Velocidad geostrofica a través del transecto C-D.

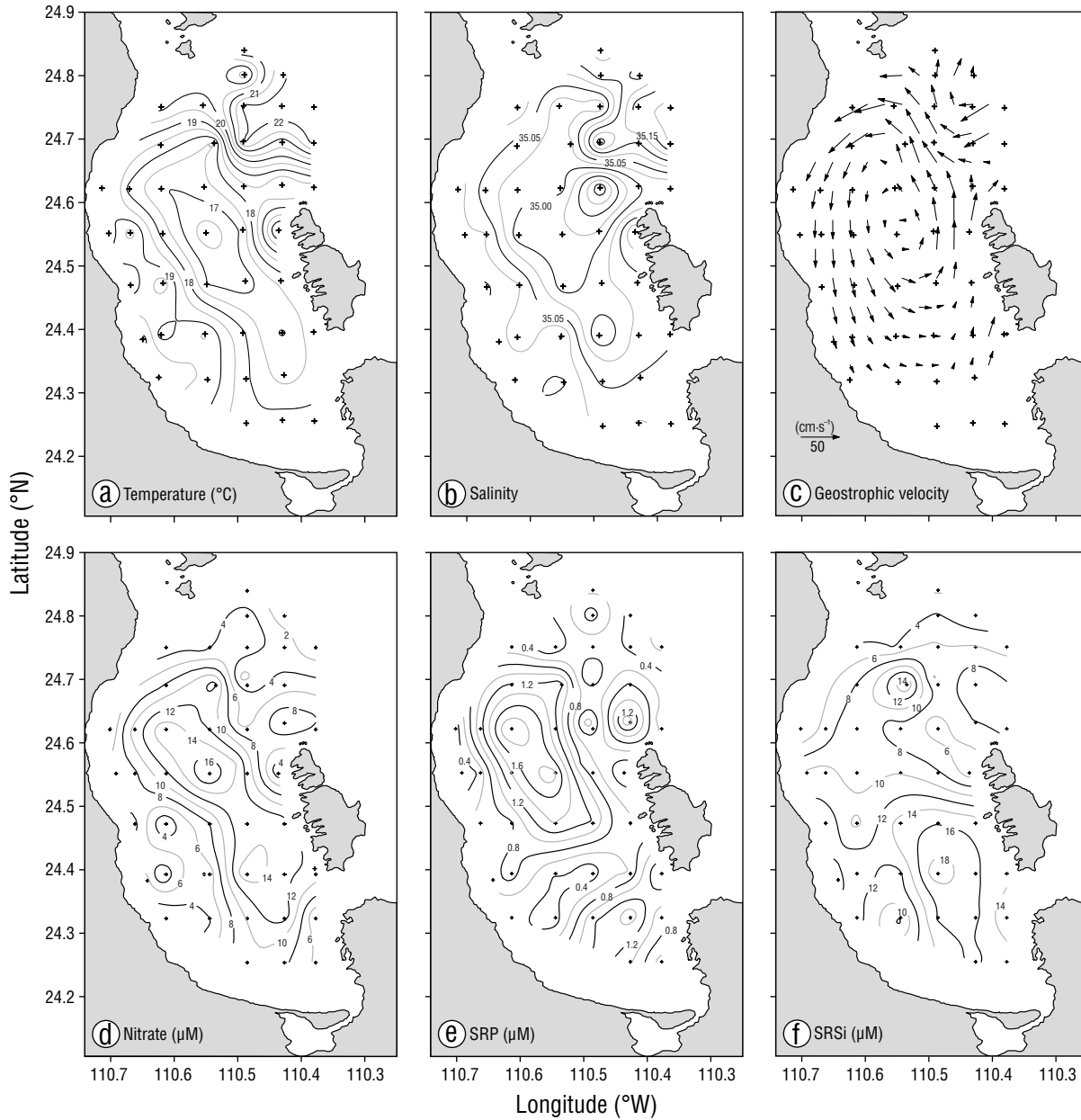


Figure 3. Horizontal distribution at 20-m depth: (a) temperature ($^{\circ}\text{C}$), (b) salinity, (c) geostrophic velocity ($\text{cm}\cdot\text{s}^{-1}$) relative to the bottom, (d) nitrate (μM), (e) soluble reactive phosphorus (SRP, μM), (f) soluble reactive silicate (SRSi, μM). The 3 bottom panels were taken from Coria-Monter et al. (2017).

Figura 3. Distribución horizontal a 20 m de profundidad: (a) temperatura ($^{\circ}\text{C}$), (b) salinidad, (c) velocidad geostrófica ($\text{cm}\cdot\text{s}^{-1}$) relativa al fondo, (d) nitrato (μM), (e) fósforo reactivo soluble (SRP, μM), (f) silicato reactivo soluble (SRSi, μM). Los 3 paneles inferiores fueron tomados de Coria-Monter et al. (2017).

different population characteristics were distinguished. The first was located inside the bay and coincided with the presence of the cyclonic gyre, and the second coincided with the thermohaline front.

In the Alfonso basin, stage C-I of copepodites showed the highest population density at the center of the cyclonic gyre, where low temperatures, low salinities, maximum concentrations of nitrates and phosphates, and high concentrations of

1.8 μM (Fig. 3e), con 3 núcleos, de los cuales el de mayor concentración se localizó en cuenca Alfonso y los otros 2, de menor concentración, en Boca Grande y en la región sur de la bahía de La Paz. Los silicatos presentaron un rango de 4.0 a 18.0 μM , con las concentraciones más altas en la parte sur de la bahía y un núcleo de 14.0 μM en Boca Grande (Fig. 3f).

La distribución de clorofila *a* integrada verticalmente hasta los 20 m de profundidad mostró 2 núcleos de alta

chlorophyll *a* were recorded. From this region onwards, population density decreased towards the periphery of the gyre and increased again in the coastal zone (Fig. 4b). The C-II development stage showed a marked decrease in population density with respect to the C-I stage, although its distribution was similar, with a higher population density at the center of the gyre and a decrease towards the periphery (Fig. 4c). The highest density of copepodites in stage C-III was located in the station near the western coast of Bay of La Paz and in the southernmost station, with a tendency to decrease towards the center of the cyclonic gyre; in the southern region off Espiritu Santo Island, no organisms were recorded (Fig. 4d). Stage C-IV showed a higher population density at the center of the cyclonic gyre with respect to the southern area of the bay (Fig. 4e). As for the C-V stage, its density was high at the center of the gyre, decreased towards the periphery, and tended to increase off the coast and at southern stations in the bay (Fig. 4f). In the case of stage C-VI, stage in which the ontogenetic development of organisms has ended, differences in density were observed between females and males. Females and males followed the same distribution pattern as that of stages C-III to C-V (Fig. 4g), but their population density was lower (Fig. 4h), with a ratio of females to males of 4:1 for the Alfonso basin.

Regarding the region of the thermohaline front, the population density of copepodite stages C-I to C-VI was higher than in the area of the cyclonic gyre. The C-I stage distribution indicated higher densities at stations located to the north, close to the Gulf of California, and a density decrease towards the thermohaline front (Fig. 4b). The density of copepodites in stage C-II showed a marked decrease, and their distribution coincided with that of copepodites in stage C-I, with the highest density in the station located to the north (Fig. 4c). For stage C-III, 2 points with greater density were recorded, the first close to the front and the second in the northernmost station (Fig. 4d). The highest density of copepodites in stage C-IV occurred close to the front and decreased northward and southward (Fig. 4e). The C-V stage had its highest density at a single station near the front, and the density decreased towards the south and north (Fig. 4f). Females showed the highest density at the front, which decreased towards the north (Fig. 4g). Males (Fig. 4h) showed the same density distribution as the C-IV stage. The ratio of females to males was 2:1 and lower than that observed in the gyre area.

According to the results of the PCA and the factor loading matrix, nitrates, phosphates, and silicates showed the highest negative loadings on axis 1. Salinity, temperature, and magnitude of the geostrophic current showed the highest positive loading. On axis 2, integrated chlorophyll *a* showed the highest positive loading, followed by phosphates (Table 1a). The eigenvectors indicate the loading and geometric projection (Table 1b).

The first component (PC_1) explained 59.2% of the variance, whereas the second component (PC_2) explained 20.9% (Fig. 5), so the first 2 principal components explained 80.0%

concentración. Uno de los núcleos se localizó en la parte central de la bahía a una concentración de $24 \text{ mg}\cdot\text{m}^{-2}$, que coincidió con el centro del giro ciclónico. El otro núcleo se localizó en el área de Boca Grande a una concentración de $21 \text{ mg}\cdot\text{m}^{-2}$, y fue asociado al umbral y al frente termohalino (Fig. 4a).

En cuanto a la distribución de la densidad poblacional de los diferentes estadios de copepoditos de *C. furcatus*, se distinguieron 2 áreas con características poblacionales distintas. La primera se ubicó en el interior de la bahía y coincidió con la presencia del giro ciclónico, y la segunda se correspondió con el frente termohalino.

En la cuenca Alfonso, el estadio C-I de copepoditos presentó la mayor densidad poblacional en el centro del giro ciclónico, donde se registraron bajas temperaturas, bajas salinidades, máximas concentraciones de nitratos y fosfatos, y alta concentración de clorofila *a*. A partir de esta región, la densidad poblacional disminuyó hacia la periferia del giro y aumentó nuevamente en la zona costera (Fig. 4b). El estadio de desarrollo C-II presentó una notoria disminución en la densidad poblacional con respecto al estadio C-I, aunque su distribución fue similar, con mayor densidad poblacional en el centro del giro y disminución hacia la periferia (Fig. 4c). La mayor densidad de copepoditos en estadio C-III se localizó en la estación cercana a la costa oeste de la bahía de La Paz y en la estación más sureña, con una tendencia a disminuir hacia el centro del giro ciclónico, y en la región sur frente a isla Espiritu Santo, no se registraron organismos (Fig. 4d). El estadio C-IV presentó mayor densidad poblacional en el centro del giro ciclónico con respecto a la zona sur de la bahía (Fig. 4e). En cuanto al estadio C-V, su densidad fue alta en el centro del giro, disminuyó hacia la periferia y tendió a aumentar frente a la costa y en las estaciones al sur de la bahía (Fig. 4f). En el caso del estadio C-VI, que es la etapa en la que el desarrollo ontogenético de los organismos ha terminado, se observaron diferencias en la densidad entre hembras y machos. Las hembras y los machos siguieron el mismo patrón de distribución que aquel de los estadios C-III a C-V (Fig. 4g), pero su densidad poblacional fue menor (Fig. 4h), con una proporción de hembras a machos de 4:1 para la cuenca Alfonso.

En lo que respecta a la región del frente termohalino, la densidad poblacional de los estadios de copepodito de C-I a C-VI fue mayor que en el área del giro ciclónico. La distribución del estadio C-I indicó mayores densidades en las estaciones ubicadas al norte, próximas al golfo de California, y una disminución en la densidad hacia el frente termohalino (Fig. 4b). La densidad de copepoditos en estadio C-II presentó una notoria disminución, y su distribución coincidió con la de copepoditos en estadio C-I, con la mayor densidad en la estación ubicada al norte (Fig. 4c). Para el estadio C-III, se registraron 2 puntos con mayor densidad, el primero próximo al frente y el segundo en la estación más norteña (Fig. 4d). La mayor densidad de copepoditos en estadio C-IV se encontró cercana al frente y disminuyó

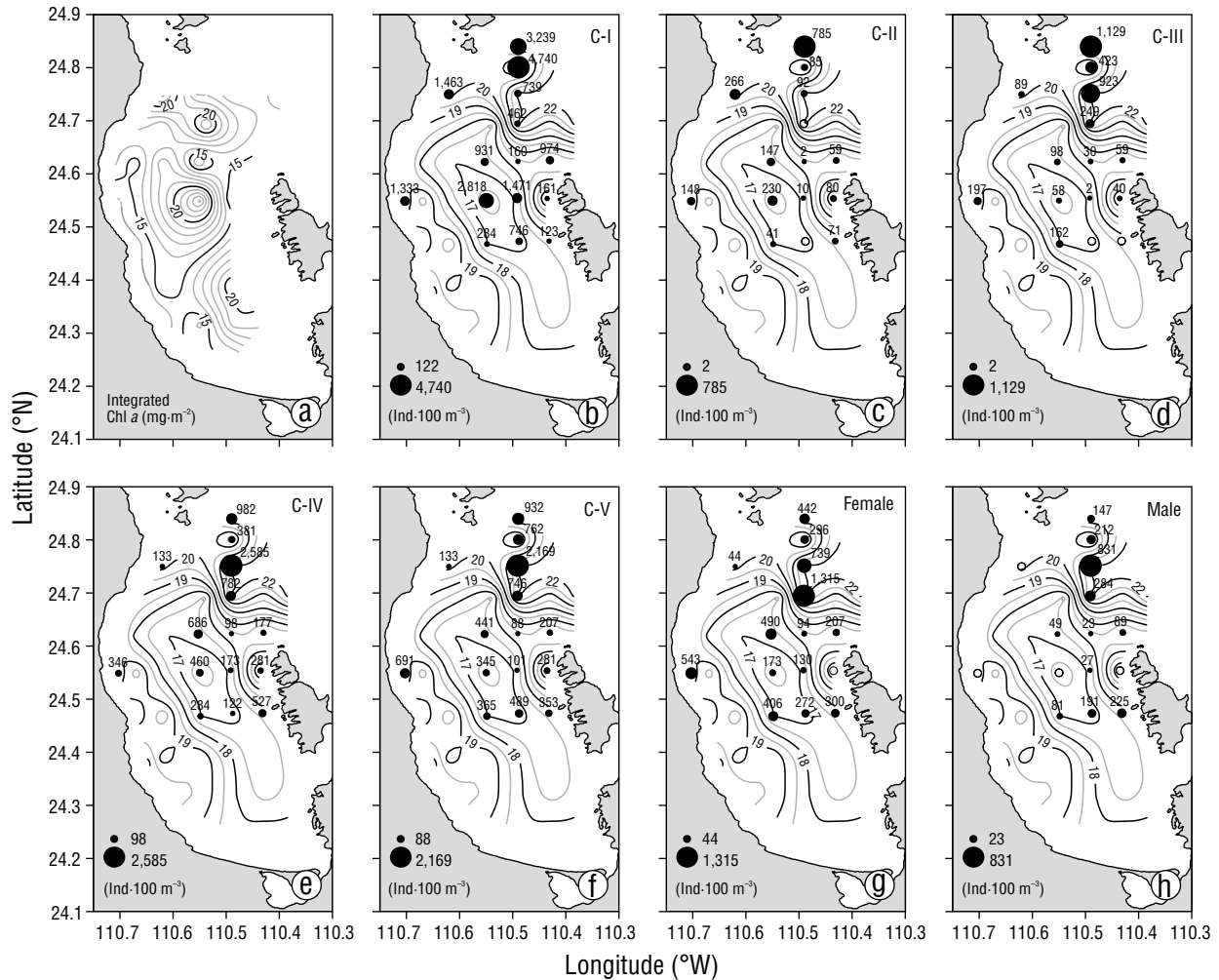


Figure 4. (a) Horizontal distribution of integrated chlorophyll *a* ($\text{mg}\cdot\text{m}^{-2}$) at 20-m depth. Horizontal distribution of temperature ($^{\circ}\text{C}$, isolines) at 20-m depth and density distribution for the different copepodite stages of *Centropages furcatus* ($\text{ind}\cdot 100\text{ m}^{-3}$): (b) C-I, (c) C-II, (d) C-III, (e) C-IV, (f) C-V, (g) female, (h) male. Diameter of the circles is proportional to the population density value.

Figura 4. (a) Distribución horizontal de la clorofila *a* integrada ($\text{mg}\cdot\text{m}^{-2}$) a 20 m de profundidad. Distribución horizontal de temperatura ($^{\circ}\text{C}$, isolíneas) a 20 m de profundidad y distribución de densidad de los diferentes estadios de copepodito de *Centropages furcatus* ($\text{ind}\cdot 100\text{ m}^{-3}$): (b) C-I, (c) C-II, (d) C-III, (e) C-IV, (f) C-V, (g) hembra y (h) macho. El diámetro del círculo es proporcional al valor de la densidad poblacional.

of the total variance. Stage C-I was associated with integrated chlorophyll *a*, which indirectly depends on nutrients (phosphates, nitrates, and silicates). The rest of the stages were associated with salinity, temperature, and current speed. According to the PCA, the most effective variables for PC_1 were salinity, temperature, current speed, nitrates, phosphates, and silicates; on the other hand, integrated chlorophyll *a* defined PC_2 . Therefore, PC_1 can be identified as the hydrodynamics and nutrients and PC_2 as the integrated chlorophyll *a* (Fig. 5).

DISCUSSION

In addition to corroborating the existence of a cyclonic gyre, this study shows the presence of a thermohaline front

hacia el norte y sur de este (Fig. 4e). El estadio C-V presentó su mayor densidad en una sola estación cercana al frente, y la densidad disminuyó hacia el sur y al norte (Fig. 4f). Las hembras presentaron la mayor densidad sobre el frente, la cual disminuyó hacia el norte (Fig. 4g). En cuanto a los machos (Fig. 4h), estos presentaron la misma distribución de densidad que el estadio C-IV. La proporción de hembras a machos fue de 2:1, y fue menor que la que se observó en el área del giro ciclónico.

De acuerdo con los resultados del análisis de componentes principales y la matriz de cargas factoriales, los nitratos, los fosfatos y los silicatos presentaron las cargas negativas más altas sobre el eje 1. La salinidad, la temperatura y la magnitud de la corriente geostrofica presentaron las más altas cargas positivas. Sobre el eje 2, la clorofila *a* integrada presentó la

in the Boca Grande area that coincided with that reported by Durán-Campos et al. (2019), who associated it with the presence of a cyclone-anticyclone dipole.

The results of this study showed that the entry of water from the Gulf of California with maximum velocity values in the northern part of Boca Grande and the outflow of water near the Islands Espíritu Santo and Roca Partida produced the cyclonic circulation, which coincides with what was reported by Coria-Monter et al. (2017), Durán-Campos et al. (2019), Coria-Monter et al. (2020), and Rocha-Díaz et al. (2022). Monreal-Gómez et al. (2001) reported that the cyclonic gyre in the Boca Grande area is produced, in part, by the exchange of water masses with the Gulf of California. It is in this area where the exchange between both basins develops and occurs. In the sill area in Boca Grande, the thermohaline front is produced by the upwelling of water caused by the abrupt change in depth. In addition to the presence of the sill

más alta carga positiva, seguida de los fosfatos (Tabla 1a). Los vectores propios indican la carga y la proyección geométrica (Tabla 1b).

El primer componente (PC_1) explicó el 59.2% de la varianza, mientras que el segundo componente (PC_2) explicó el 20.9% de esta (Fig. 5), por lo que los primeros 2 componentes principales explicaron el 80.0% de la varianza total. El estadio C-I se asoció a la clorofila *a* integrada, la cual depende indirectamente de los nutrientes (fosfatos, nitratos y silicatos). El resto de los estadios estuvieron asociados a la salinidad, la temperatura y la rapidez de la corriente. De acuerdo con el análisis de componentes principales, las variables más efectivas para el PC_1 fueron salinidad, temperatura, rapidez de la corriente, nitratos, fosfatos y silicatos, mientras que la clorofila *a* integrada definió el PC_2 . Por tanto, se puede identificar al PC_1 como la hidrodinámica y los nutrientes, y al PC_2 como la clorofila *a* integrada (Fig. 5).

Table 1. Factor loadings (a) and eigenvectors (b) obtained from the principal component analysis of the copepodite stages in relation to physicochemical variables and integrated chlorophyll *a*.

Tabla 1. Factores (a) de carga y vectores propios (b) obtenidos del análisis de componentes principales de los estadios de copepodito en relación con variables fisicoquímicas y clorofila *a* integrada.

a							
	Factor loadings						
	PC ₁	PC ₂	PC ₃	PC ₄	PC ₅	PC ₆	PC ₇
Temperature (°C)	0.88313	-0.03905	-0.04187	0.38699	0.23552	-0.09467	-0.05112
Salinity	0.92684	0.03311	0.08196	0.19691	-0.17901	0.20642	0.14044
Integrated chlorophyll <i>a</i> (mg·m ⁻²)	-0.02758	0.96362	-0.00478	0.10686	-0.16733	-0.17673	-0.00156
SRP (μM)	-0.76253	0.55406	-0.03484	0.11110	0.13650	0.27246	-0.07167
SRSi (μM)	-0.70349	-0.27299	0.60903	0.21513	-0.09815	-0.02718	-0.05486
Nitrate (μM)	-0.95486	0.01496	-0.01550	0.10526	0.15256	-0.07475	0.21871
Geostrophic current speed (cm·s ⁻¹)	0.71727	0.38354	0.48510	-0.25756	0.18683	0.00652	0.04256
b							
	Eigenvectors						
	PC ₁	PC ₂	PC ₃	PC ₄	PC ₅	PC ₆	PC ₇
Temperature (°C)	0.43391	-0.03232	-0.05334	0.66762	0.52408	-0.23419	-0.18059
Salinity	0.45539	0.02740	0.10441	0.33970	-0.39832	0.51064	0.49614
Integrated chlorophyll <i>a</i> (mg·m ⁻²)	-0.01355	0.79749	-0.00609	0.18436	-0.37234	-0.43718	-0.00553
SRP (μM)	-0.37466	0.45854	-0.04439	0.19167	0.30375	0.67402	-0.25318
SRSi (μM)	-0.34565	-0.22593	0.77586	0.37114	-0.21841	-0.06725	-0.19380
Nitrate (μM)	-0.46916	0.01238	-0.01975	0.18159	0.33947	-0.18491	0.77262
Geostrophic current speed (cm·s ⁻¹)	0.35242	0.31742	0.61798	-0.44434	0.41574	0.01613	0.15034

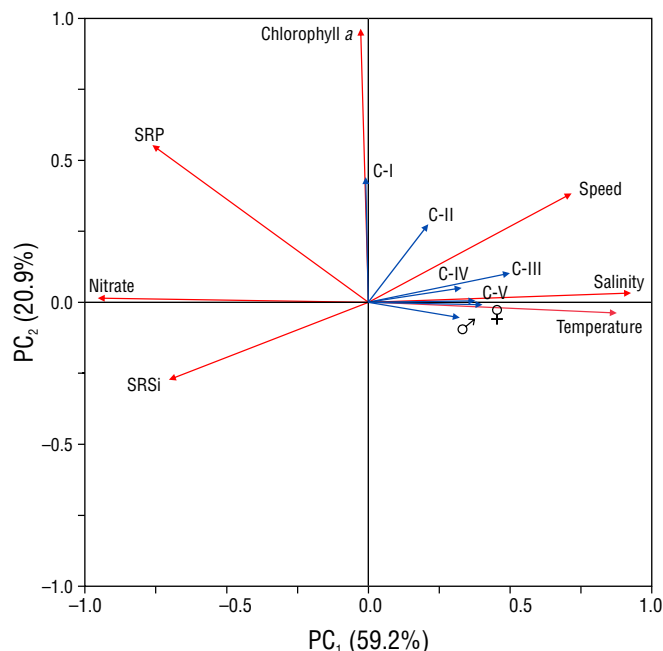


Figure 5. The first 2 components of a principal component analysis showing the relationship between the copepodite stages (C-I to C-V, female, and male; blue arrows) and environmental variables (nitrate, vertically integrated chlorophyll *a*, geostrophic current speed, temperature, salinity [red arrows]). Soluble reactive phosphorus, SRP; soluble reactive silicate, SRSi.

Figura 5. Los 2 primeros componentes de un análisis de componentes principales que muestra la relación entre los estadios de copepoditos (C-I a C-V, hembra y macho; flechas azules) y las variables ambientales (Nitratos, clorofila *a* integrada verticalmente, rapidez de la corriente geostrófica, temperatura y salinidad [flechas rojas]). Fósforo reactivo soluble, SRP; silicato reactivo soluble, SRSi.

in Boca Grande, nutrient-rich water from the upper gulf penetrates into the bay due to the direction of the current (Lavín and Marinone 2003, Bustos-Serrano and Castro-Valdez 2006). This produces 2 maxima of chlorophyll concentration, the first at the center of the bay below 50 m depth and the second at the sill of Boca Grande due to the thermohaline front (Coria-Monter et al. 2017, Durán-Campos et al. 2019).

The distribution of the different development stages of *C. furcatus* showed 2 areas. The first of these was located in the cyclonic gyre, where the temperature of 15 °C is optimal for the development of the C-I stage (Carlotti et al. 2007); this temperature occurred at 20 m depth and, together with a high concentration of chlorophyll *a*, produced the ideal conditions for the reproduction of the species and the survival of the copepodites in stage C-I. The second area corresponds to Boca Grande, with the highest population density of copepodites in all stages, probably because the adults come from the Gulf of California and are introduced into the bay through Boca Grande. Likewise, the topographic feature (sill) can produce an upwelling of nutrients to the surface layers that, combined

DISCUSIÓN

Además de corroborar la existencia de un giro ciclónico, en este estudio se muestra la presencia de un frente termohalino en el área de Boca Grande que coincidió con aquel reportado por Durán-Campos et al. (2019), quienes lo asociaron a la presencia de un dipolo ciclón-anticiclón.

Los resultados de este estudio mostraron que la entrada de agua del golfo de California con valores máximos de velocidad en la parte norte de Boca Grande y el flujo de salida de agua próxima a las islas Espíritu Santo y Roca Partida generaron la circulación ciclónica, lo cual coincide con lo reportado por Coria-Monter et al. (2017), Durán-Campos et al. (2019), Coria-Monter et al. (2020) y Rocha-Díaz et al. (2022). Monreal-Gómez et al. (2001) reportaron que el giro ciclónico en el área de Boca Grande es generado, en parte, por el intercambio de masas de agua con el golfo de California. Es en esta área donde se desarrolla y se presenta el intercambio entre ambas cuencas. En la zona del umbral en Boca Grande se genera el frente termohalino debido al afloramiento de agua ocasionado por el cambio abrupto de profundidad. Además de la presencia del umbral en Boca Grande, agua rica en nutrientes provenientes del alto golfo penetra en la bahía debido a la dirección de la corriente (Lavín y Marinone 2003, Bustos-Serrano y Castro-Valdez 2006). Esta genera 2 máximos en la concentración de clorofila, el primero en el centro de la bahía por debajo de los 50 m de profundidad y el segundo en el umbral de Boca Grande debido al frente termohalino (Coria-Monter et al. 2017, Durán-Campos et al. 2019).

En cuanto a la distribución de los diferentes estadios de desarrollo de *C. furcatus*, se distinguieron 2 áreas. La primera de estas se ubicó en el giro ciclónico, donde la temperatura de 15 °C es óptima para el desarrollo del estadio C-I (Carlotti et al. 2007); esta temperatura se presentó a 20 m de profundidad y, aunado a una alta concentración de clorofila *a*, generó las condiciones idóneas para la reproducción de la especie y la supervivencia de los copepoditos en estadio C-I. La segunda área corresponde a Boca Grande, con la mayor densidad poblacional de copepoditos en todos los estadios, probablemente debido a que los adultos provienen del golfo de California y se introducen a la bahía a través de Boca Grande. Asimismo, el rasgo topográfico (umbral) puede producir un afloramiento de nutrientes a las capas superficiales que, aunado a la temperatura en esta área, favorece el desarrollo de *C. furcatus*; esto concuerda con Trasviña-Castro et al. (2003), quienes reportaron una retención similar a la registrada en este estudio para el monte submarino El Bajo Espíritu Santo, donde observaron una alta diversidad de especies de larvas de peces y zooplancton debido al choque de la corriente de reflujos de la bahía de La Paz en uno de los flancos del monte que perturbó las isotermas e isohalinas y generó un frente termohalino en esa área.

La distribución de los diferentes estadios de *C. furcatus* marca 2 áreas con características poblacionales distintas.

with the temperature in this area, favors the development of *C. furcatus*; this coincides with Trasviña-Castro et al. (2003), who reported a retention similar to that recorded in this study for the El Bajo Espíritu Santo Seamount, where they observed a high diversity of species of fish larvae and zooplankton due to the shock of the ebb current of the Bay of La Paz on one of the flanks of the mountain that disturbed the isotherms and isohalines and produced a thermohaline front in that area.

The distribution of the different stages of *C. furcatus* marks 2 areas with different population characteristics. In the first, which corresponds to the cyclonic gyre in the Alfonso basin, a marked concentric distribution of the different stages of copepodites was observed due to the influence of the gyre. The C-I stage was concentrated mainly at the center of the gyre, since food sources such as diatoms, dinoflagellates, and prasinophytes concentrate there; their abundance is a consequence of the pumping of nutrients and the conditions that are suitable for their development (Saavedra-Rojas 2003, McGillicuddy et al. 2007, Mojica-Ramírez 2008, Coria-Monter et al. 2014). The distribution associated with the presence of a cyclonic gyre for the genus *Centropages* has also been observed in the Ligurian Sea, where the highest abundance of *Centropages typicus* occurred both to the southwest and at the center of a gyre (Molinero and Nival 2004). Pinca and Dallot (1997) associated the distribution of organisms with a high concentration of phytoplankton and the high abundance of copepods with the divergence zone of the gyres that occur in the Mediterranean Sea. The areas within the bay that coincided with the center of the gyre showed the highest density values of copepodites in stage C-I, and in the proximity of the center, the highest population density of adults was observed because the concentrations of both dinoflagellates and diatoms required for quality feeding and reproduction are found in this area (Brand-Schmidt et al. 2009). Because the diet of the genus *Centropages* is dominated by phytoplankton and other protists, the central zone of the gyre shows favorable conditions for the herbivorous diet in the first stages, which later changes to omnivorous and cannibalistic (Gaudy and Thibault-Botha 2007).

The second area, which corresponds to the thermohaline front, according to the distribution and population density of the stages, is a region where the species can obtain the food and temperature required for its ontogenetic development and an ideal site for reproduction. This coincides with what was reported by Durán-Campos et al. (2019), who described the front in Bay of La Paz as the area where phytoplankton fertilization is promoted due to the transport of nutrients from subsurface layers to surface layers. The difference in proportion between females and males is due to the fact that females of the genus *Centropages* require a specific diet and find it mainly in the proximity of the gyre center, where the concentration of dinoflagellates is high. According to van Someren-Gréve et al. (2017), female behavior is to optimize their diet, so they are “passive” partners, whereas males seek

En la primera, que se corresponde con el giro ciclónico en cuenca Alfonso, se observó una marcada distribución concéntrica de los diferentes estadios de copepoditos debido a la influencia del giro. El estadio C-I se concentró principalmente en el centro del giro, ya que en ese lugar se concentran fuentes de alimento como diatomeas, dinoflagelados y prasinofitas, cuya abundancia es consecuencia del bombeo de nutrientes, y las condiciones son adecuadas para llevar a cabo su desarrollo (Saavedra-Rojas 2003, McGillicuddy et al. 2007, Mojica-Ramírez 2008, Coria-Monter et al. 2014). La distribución relacionada con la presencia de un giro ciclónico para el género *Centropages* también se ha observado en el mar de Liguria, donde la mayor abundancia de *Centropages typicus* se presentó tanto al suroeste como en el centro de un giro (Molinero y Nival 2004). Pinca y Dallot (1997) relacionaron la distribución de los organismos con una alta concentración de fitoplancton y la alta abundancia de copépodos con la zona de divergencia de los giros que se presentan en el mar Mediterráneo. Las zonas dentro de la bahía que coincidieron con el centro del giro presentaron los mayores valores de densidad de copepoditos en estadio C-I, y en la proximidad del centro, se presentó la mayor densidad poblacional de adultos, pues es en esta área donde encuentran las concentraciones tanto de dinoflagelados como de diatomeas requeridas para una alimentación y reproducción de calidad (Brand-Schmidt et al. 2009). Debido a que la dieta del género *Centropages* está dominada por fitoplancton y otros protistas, es en la zona del centro del giro donde se presentan las condiciones favorables para la dieta herbívora en los primeros estadios, la cual posteriormente cambia a omnívora y caníbal (Gaudy y Thibault-Botha 2007).

La segunda área, que se corresponde con el frente termohalino, de acuerdo con la distribución y la densidad poblacional de los estadios, es una región donde la especie puede obtener los requerimientos de alimentación y temperatura necesarios para su desarrollo ontogénico, así como un sitio idóneo para su reproducción. Esto coincide con lo reportado por Durán-Campos et al. (2019), quienes describieron al frente en la bahía de La Paz como la zona donde se promueve la fertilización del fitoplancton debido al transporte de nutrientes de capas subsuperficiales a capas superficiales. La diferencia de proporción entre hembras y machos se debe a que las hembras del género *Centropages* requieren una alimentación específica y la encuentran principalmente en la proximidad al centro del giro, donde la concentración de dinoflagelados es alta. De acuerdo con van Someren-Gréve et al. (2017), las hembras optimizan su alimentación, por lo que son parejas “pasivas”, mientras que los machos buscan cubrir sus necesidades alimentarias y reproductivas simultáneamente. Estos requerimientos de los machos, aunado a la barrera que genera el frente, favorecen una mayor densidad de éstos en esta área, en contraste con el giro ciclónico en donde la turbulencia generada por el bombeo de Ekman provoca que los machos no atrapen el alimento de manera eficiente y su supervivencia se vea afectada.

to cover their food and reproductive needs simultaneously. These male requirements, together with the barrier created by the front, favor their greater density in this area, in contrast to the cyclonic gyre where the turbulence created by the Ekman pump causes males to catch food inefficiently and affects their survival.

In addition to optimal conditions for feeding, each stage requires specific environmental conditions. Temperature affects each stage differently; in general, *Centropages* requires an optimal temperature range of 10 to 20 °C to fully develop, so temperature is the main environmental variable, apart from salinity, that delimits the distribution of the developmental stages of *C. furcatus* (Smith and Lane 1985, Ianora 1998, Haslband-Lenk et al. 2002, Carlotti et al. 2007), which was corroborated with the PCA. It is important to mention that during this study there were very few copepodites in stage C-II, probably because conditions were inadequate for their survival. According to the life cycle of *C. furcatus*, during the summer season, the nauplius stage molts into C-I (Hernández-Trujillo et al. 2008); in this stage and in stages C-II and C-III feeding habits change from herbivore to omnivore (Carlotti et al. 2007) and, as a consequence, these show the lowest survival, whereas the stages C-IV and C-V prepare for reproduction and egg production that will occur when chlorophyll *a* concentrations are low (Hernández-Trujillo et al. 2008).

The distribution of the different stages of copepodites showed 2 groups, the first mainly in the inner bay, associated with the cyclonic structure, and the second in the Boca Grande area, at the northern limit of the bay, associated with the thermohaline front, which is the ideal site with appropriate characteristics for the development and survival of *C. furcatus* in Bay of La Paz.

The results of this study showed, at the end of spring 2004, in the Bay of La Paz, 2 areas of higher density of *C. furcatus*, one in the cyclonic gyre in the Alfonso basin and the other in the thermohaline front located in the Boca Grande area. The density of the different stages of *C. furcatus* both inside the bay, where a cyclonic gyre was observed, and in Boca Grande, where a thermohaline front occurred, is correlated with temperature. The different stages of copepodites showed a differential distribution in the cyclonic gyre in Bay of La Paz, with the highest concentration of C-I at the center, where low temperature and the maximum concentration of nitrates, phosphates, and chlorophyll *a* occurred; as their development progressed, they were distributed radially towards the periphery. The difference in population density was caused by the presence of different cohorts during this study. Therefore, we can conclude that the area of the front is a reproductive zone for the species that maintains a sustained population density for adults and results in a lower ratio of females to males (2:1). Inside the bay, the progressive decrease in population density is influenced by low temperature, the speed of the gyre, and natural mortality, which produced a greater ratio of females to males (4:1).

Además de las condiciones óptimas para su alimentación, cada estadio requiere de condiciones ambientales específicas. La temperatura afecta de manera distinta en cada estadio; de manera general, *Centropages* requiere de un rango de temperatura óptimo de 10 a 20 °C para que lleve a cabo completamente su desarrollo, por lo que la temperatura es la principal variable ambiental, a parte de la salinidad, que delimita la distribución de las etapas de desarrollo de *C. furcatus* (Smith y Lane 1985, Ianora 1998, Haslband-Lenk et al. 2002, Carlotti et al. 2007), como se corroboró con el análisis de componentes principales. Es importante mencionar que durante este estudio hubo muy pocos copepoditos en estadio C-II, probablemente debido a que no hubo condiciones adecuadas para su supervivencia. Según el ciclo de vida de *C. furcatus*, durante la época de verano, el estadio nauplio recién eclosiona a C-I (Hernández-Trujillo et al. 2008); tanto en este estadio como en los estadios C-II y C-III se presenta el cambio en su hábito alimenticio de herbívoro a omnívoro (Carlotti et al. 2007) y, como consecuencia, se tiene la menor supervivencia de estos, mientras que los estadios C-IV y C-V se preparan para la reproducción y la producción de huevos que se dará cuando las concentraciones de clorofila *a* sean bajas (Hernández-Trujillo et al. 2008).

En la distribución de los diferentes estadios de copepoditos se observaron 2 grupos, el primero principalmente en el interior de la bahía, asociado a la estructura ciclónica, y el segundo en el área de Boca Grande, en el límite norte de la bahía, asociado al frente termohalino, que es el sitio ideal con las características adecuadas para el desarrollo y la supervivencia de *C. furcatus* en la bahía de La Paz.

De los resultados de este estudio, a finales de la primavera de 2004, en la bahía de La Paz se observaron 2 áreas de mayor densidad de *C. furcatus*, una en el giro ciclónico en cuenca Alfonso y la otra en el frente termohalino localizado en el área de Boca Grande. La densidad de los diferentes estadios de *C. furcatus* tanto en el interior de la bahía, donde se observó un giro ciclónico, como en Boca Grande, donde se presentó un frente termohalino, está correlacionada con la temperatura. Los diferentes estadios de copepoditos presentaron una distribución diferencial en el giro ciclónico en la bahía de La Paz, con mayor concentración de C-I en el centro, donde se presentó baja temperatura y la máxima concentración de nitratos, fosfatos y clorofila *a*; conforme avanzó su desarrollo, se distribuyeron de forma radial hacia la periferia. La diferencia de densidad poblacional se debió a que se presentaron diferentes cohortes durante la realización de este estudio. Por tanto, podemos concluir que el área del frente es una zona reproductiva de la especie que mantiene una densidad poblacional sostenida para los adultos y tiene como resultado una menor proporción de hembras a machos (2:1). En el interior de la bahía la disminución progresiva de la densidad poblacional esta influenciada por la baja temperatura, la velocidad del giro y la mortalidad natural, lo que generó una mayor proporción de hembras a machos (4:1).

ACKNOWLEDGMENTS

The research was funded by institutional projects (144-145) of the Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, National Autonomous University of Mexico (UNAM). Ship time for the PALEO-XII research cruise aboard the R/V *El Puma* was funded by UNAM. EMR benefited from a scholarship from the Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT, Mexico) during his PhD studies. We thank the participants in the cruise and the crew of the R/V *El Puma*. We thank Sergio Castillo-Sandoval for his support in determining nutrients in the laboratory, Margarito Álvarez-Rubio for his support in statistics, and Jorge Castro-Sánchez for improving the figures. We thank the journal *Estuarine, Coastal and Shelf Science* for allowing the use of Figure 3d, e, f.

English translation by Claudia Michel-Villalobos.

REFERENCES

- Aceves-Medina G, Esqueda-Escárcega GM, Pacheco-Chávez R, Zárate-Villafranco A, Hernández-Alonso JR, Hernández-Trujillo S. 2007. Cambios diarios en la composición y abundancia de copépodos planctónicos al sur de la Bahía de La Paz (Octubre 2002) = Daily changes on the composition and abundance of planktonic copepods in southern Bahía de La Paz, México (October 2002). *Hidrobiológica*. 17(2):185-188. <https://hidrobiologica.izt.uam.mx/index.php/revHidro/article/view/990>.
- Anderson LA, Robinson AR. 2001. Physical and biological modeling in the Gulf Stream region. Part II. Physical and biological processes. *Deep-Sea Res Pt I*. 48(5):1139-1168. [https://doi.org/10.1016/S0967-0637\(00\)00092-3](https://doi.org/10.1016/S0967-0637(00)00092-3)
- Batten SD, Walne AW. 2011. Variability in northwards extension of warm water copepods in the NE Pacific. *J Plankton Res*. 33(11):1643-1653. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbr065>
- Brand-Schmidt CJ, Pacheco-Chávez R, Carreón-Palau L, del Ángel-Rodríguez JA, Hernández-Trujillo S. 2009. Effect of diatom and dinoflagellate diets on egg production and ingestion rate of *Centropages furcatus* (Copepoda:Calanoida) from a subtropical bay (Bahía de La Paz, Gulf of California). *CICIMAR Oceanides*. 24(2):71-83; accessed 08 mar 2023. <http://repositoriodigital.ipn.mx/handle/123456789/13293>
- Bustos-Serrano H, Castro-Valdez R. 2006. Flux of nutrients in the Gulf of California: Geostrophic approach. *Mar Chem*. 99(1-4):210-219. <https://doi.org/10.1016/j.marchem.2005.09.012>
- Calbet A, Carlotti F, Gaudy R. 2007. The feeding ecology of the copepod *Centropages typicus* (Köyer). *Prog Oceanogr*. 72(2-3):137-150. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2007.01.003>
- Carlotti F, Bonnet D, Halsband-Lenk C. 2007. Development and growth rates of *Centropages typicus*. *Prog Oceanogr*. 72(2-3):164-194. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2007.01.011>
- Conover RJ, Corner EDS. 1968. Respiration and nitrogen excretion by some marine zooplankton in relation to their life cycles. *J Mar Biol Assoc UK*. 48(1):49-75. <https://doi.org/10.1017/S0025315400032410>
- Coria-Monter E, Monreal-Gómez MA, Salas-de-León DA, Aldeco-Ramírez J, Merino-Ibarra M. 2014. Differential distribution of

AGRADECIMIENTOS

La investigación fue financiada por proyectos institucionales (144-145) del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM). El tiempo de buque para el crucero de investigación PALEO-XII a bordo del B/O *El Puma* fue financiado por la UNAM. EMR se benefició de una beca del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT, México) en sus estudios de doctorado. Agradecemos a los participantes en el crucero, así como a la tripulación del B/O *El Puma*. A Sergio Castillo-Sandoval le agradecemos el apoyo en la determinación de nutrientes en el laboratorio, a Margarito Álvarez-Rubio su apoyo en la estadística y a Jorge Castro-Sánchez la mejora de las figuras. Agradecemos a la revista *Estuarine, Coastal and Shelf Science* por permitir el uso de la Figura 3d, e, f.

- diatoms and dinoflagellates in a cyclonic eddy confined in the Bay of La Paz, Gulf of California, *J Geophys Res: Oceans*. 119(9):6258-6268. <https://doi.org/10.1002/2014JC009916>
- Coria-Monter E, Monreal-Gómez MA, Salas de León DA, Durán-Campos E. 2020. Zooplankton abundance during summer in the Bay of La Paz (southwestern Gulf of California, Mexico). *Lat Am J Aquat Res*. 48(5):794-805. <http://doi.org/10.3856/vol48-issue5-fulltext-2515>
- Coria-Monter E, Monreal-Gómez MA, Salas de León DA, Durán-Campos E, Merino-Ibarra M. 2017. Wind driven nutrient and subsurface chlorophyll-*a* enhancement in the Bay of La Paz, Gulf of California. *Estuar Coast Shelf Sci*. 196:290-300. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2017.07.010>
- Cruz-Hernández J, Sánchez-Velasco L, Godínez VM, Beier E, Palomares-García R, Barton ED, Santamaría-del-Ángel E. 2018. Vertical distribution of calanoid copepods in a mature cyclonic eddy in the Gulf of California. *Crustaceana*. 91(1):63-84. <https://doi.org/10.1163/15685403-00003751>
- Durán-Campos E, Monreal-Gómez MA, Salas-de-León DA, Coria-Monter E. 2019. Impact of a dipole on the phytoplankton community in a semi-enclosed basin of the southern Gulf of California, Mexico. *Oceanologia*. 61(3):331-340. <https://doi.org/10.1016/j.oceano.2019.01.004>
- Durán-Campos E, Salas-de-León DA, Monreal-Gómez MA, Aldeco-Ramírez J, Coria-Monter E. 2015. Differential zooplankton aggregation due to relative vorticity in a semi-enclosed bay. *Estuar Coast Shelf Sci*. 164:10-18. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2015.06.030>
- Dussart BH, Defaye D. 2001. Introduction to the copepoda. In: Dumont HJF (ed.), *Guides to the identification of the microinvertebrates of the continental waters of the world*. Vol. 16, 2nd ed. Leiden (Netherlands): Backhuys Publishers. 344 p.
- Eden BR, Steinberg DK, Goldthwait SA, McGillicuddy DJ Jr. 2009. Zooplankton community structure in a cyclonic and mode-water eddy in the Sargasso Sea. *Deep-Sea Res Pt I*. 56(10):1757-1776. <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2009.05.005>
- Fofonoff NP, Millard RC. 1983. Algorithms for computation of fundamental properties of seawater, UNESCO Technical

- Papers in Marine Sciences. Paris (France): UNESCO. 53 p. Paper No.: 44.
<https://doi.org/10.25607/OBP-1450>
- García-Mirafuentes S. 2010. Análisis de las características del giro ciclónico de la Bahía de La Paz [MSc thesis]. [Mexico City (Mexico)]: Universidad Nacional Autónoma de México. 86 p.
- Gaudy R, Thibault-Botha D. 2007. Metabolism of *Centropages* species in the Mediterranean Sea and the North Atlantic Ocean. *Prog Oceanogr.* 72(2-3):151-163.
<https://doi.org/10.1016/j.pocean.2007.01.005>
- Grasshoff K, Kremling K, Ehrhardt M. 1999. *Methods of Seawater Analysis*. 3rd ed. Weinheim (Germany): Wiley-VCH Verlag GmbH. 600 p.
<https://doi.org/10.1002/9783527613984>
- Hales B, Hebert D, Marra J. 2009. Turbulent supply of nutrients to phytoplankton at the New England shelf break front. *J Geophys Res.* 114(C5):C05010.
<https://doi.org/10.1029/2008JC005011>
- Halsband-Lenk C, Carlotti F, Greve W. 2004. Life-history strategies of calanoid congeners under two different climate regimes: a comparison. *ICES J Mar Sci.* 61(4):709-720.
<https://doi.org/10.1016/j.icesjms.2004.03.020>
- Halsband-Lenk C, Hirche HJ, Carlotti F. 2002. Temperature impact on reproduction and development of congener copepod populations. *J Exp Mar Biol Ecol.* 271(2):121-153.
[https://doi.org/10.1016/S0022-0981\(02\)00025-4](https://doi.org/10.1016/S0022-0981(02)00025-4)
- Hernández-Trujillo S, Esqueda-Escárcega GM. 2016. Tasa de producción de huevos de copépodos del Pacífico central mexicano = Copepod egg production rate in pelagic copepods in the Mexican Central Pacific. *CICIMAR Océanides.* 31(1):1-6.
<http://doi.org/10.37543/oceanides.v31i1.154>
- Hernández-Trujillo S, Zárate-Villafranco A, Pacheco-Chávez R, Esqueda-Escárcega G, Hernández-Alfonso JR, Aceves-Medina G. 2008. Variación estacional de la producción de huevos del copépodo calanoideo *Centropages furcatus* (Dana, 1852) en la Bahía de La Paz, México = Seasonal variability of egg production rates of calanoid copepod *Centropages furcatus* (Dana, 1852) in Bahía de La Paz, Mexico. *Hidrobiológica.* 18(supl. 1):61-67; accessed 15 mar 2023. http://www.scielo.org.mx/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0188-88972008000400010&lng=es&nrm=iso
- Ianora A. 1998. Copepod life history traits in subtemperate regions. *J Mar Syst.* 15(1-4):337-349.
[https://doi.org/10.1016/S0924-7963\(97\)00085-7](https://doi.org/10.1016/S0924-7963(97)00085-7)
- Kiefer DA, Chamberlin WS Booth CR. 1989. Natural fluorescence of chlorophyll-*a*: Relationship to photosynthesis and chlorophyll concentration in the western South Pacific gyre. *Limnol Oceanogr.* 34(5):868-881.
<https://doi.org/10.4319/lo.1989.34.5.0868>
- Kirkwood DS. 1994. *SanPlus Segmented Flow Analyzer and its Applications Seawater Analysis*. Amsterdam (Netherlands): Skalar. 51 p.
- Lavaniegos BE, Heckel G, Ladrón de Guevara P. 2012. Seasonal variability of copepods and cladocerans in Bahía de los Ángeles (Gulf of California) and importance of *Acartia clausi* as food for whale sharks = Variabilidad estacional de copépodos y cladóceros de bahía de los Ángeles (golfo de California) e importancia de *Acartia clausi* como alimento del tiburón ballena. *Cienc Mar.* 38(1A):11-30.
<https://doi.org/10.7773/cm.v38i1A.2017>
- Lavín MF, Marinone SG. 2003. An overview of the physical oceanography of the Gulf of California. In: Velasco Fuentes OU, Sheimbaum J, Ochoa J (eds.), *Nonlinear Processes in Geophysical Fluid Dynamics*. Netherlands: Springer. 376 p.
https://doi.org/10.1007/978-94-010-0074-1_11
- Llinás L, Pickart RS, Mathis JT, Smith SL. 2009. Zooplankton inside an Arctic Ocean cold-core eddy: Probable origin and fate. *Deep-Sea Res Pt II.* 56(17):1290-1304.
<https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2008.10.020>
- López-Ibarra GA. 2008. Estructura trófica de los copépodos pelágicos en el Océano Pacífico Oriental Tropical [dissertation]. [La Paz (BCS)]: CICIMAR-IPN; accessed 06 mar 2023. 92 p.
<http://repositoriodigital.ipn.mx/handle/123456789/14274>
- Mahadevan A. 2016. The impact of submesoscale physics on primary productivity of plankton. *Annu Rev Mar Sci.* 8:161-184.
<http://doi.org/10.1146/annurev-marine-010814-015912>
- Mauchline J. 1998. *The biology of Calanoid Copepods*. 1st ed. San Diego (California, USA): Academic Press. 710 p.
- McGillicuddy DJ, Anderson LA, Bates NR, Bibby T, Buesseler KO, Carlson CA, Davis CS, Ewart C, Falkowski PG, Goldthwait SA, et al. 2007. Eddy/wind interactions stimulate extraordinary mid-ocean plankton blooms. *Science.* 316(5827):1021-1026.
<https://doi.org/10.1126/science.1136256>
- McGillicuddy DJ Jr. 2016. Mechanisms of physical-biological-biogeochemical interaction at the oceanic mesoscale. *Ann Rev Mar Sci.* 8:125-159.
<https://doi.org/10.1146/annurev-marine-010814-015606>
- Mojica-Ramírez E. 2008. Estructura del zooplancton de la Bahía de La Paz, B.C.S. y su relación con la hidrografía durante el verano del 2004 [MSc thesis]. [Mexico City (Mexico)]: Universidad Nacional Autónoma de México. 74 p.
- Molinero JC, Nival P. 2004. Spatial distribution of the copepod *Centropages typicus* in Ligurian Sea (NW Mediterranean). Role of surface currents estimated by Topex-Poseidon altimetry. *C R Biol.* 327(12):1103-1111.
<https://doi.org/10.1016/j.crv.2004.09.004>
- Monreal-Gómez MA, Molina-Cruz A, Salas-de-León DA. 2001. Water masses and cyclonic circulation in Bay of La Paz, Gulf of California, during June 1998. *J Mar Syst.* 30(3-4):305-315.
[https://doi.org/10.1016/S0924-7963\(01\)00064-1](https://doi.org/10.1016/S0924-7963(01)00064-1)
- Palomares RE, Suarez-Morales E, Hernández-Trujillo S. 1998. Catálogo de los copépodos (crustacea) pelágicos del Pacífico Mexicano. La Paz (Baja California): El Colegio de la Frontera Sur. 352 p.
- Palomares-García RA, Martínez-López A, de Silva-Dávila R. 2003. Winter egg production for four calanoid copepod species in Bahía de La Paz, México. In: Hendrickx ME (ed.), *Contributions to the Study of the Pacific Crustaceans 2*. Mexico: Universidad Nacional Autónoma de México. 303 p.
- Pinca S, Dallot S. 1997. Zooplankton community structure in the Western Mediterranean sea related to mesoscale hydrodynamics. *Hydrobiologia.* 356(1-3):127-142.
<https://doi.org/10.1023/A:1003151609682>
- Pond S, Pickard GL. 1995. *Introductory Dynamical Oceanography*. 2nd ed. Oxford: Butterworth-Heinemann. 329 p.
- Rocha-Díaz FA, Monreal-Gómez MA, Coria-Monter E, Salas-de-León DA, Durán-Campos E. 2022. Seasonal variability in copepod biomass in a cyclonic eddy in the Bay of La Paz, southern Gulf of California, Mexico = Variabilidad estacional de la biomasa de copépodos en un vórtice ciclónico en la bahía de la Paz, sur del golfo de California, México. *Cienc Mar.* 48:e3167.
<https://doi.org/10.7773/cm.y2022.3167>
- Saavedra-Rojas NC. 2003. Estructura hidrográfica, nutrientes y pigmentos fotosintéticos de la Bahía de La Paz, Golfo de California, en febrero y noviembre del 2000 [MSc thesis]. [Mexico City (Mexico)]: Universidad Nacional Autónoma de México. 79 p.
- Sánchez-Velasco L, Beier E, Avalos-García C, Lavín MF. 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(2):1081-1098.
<https://doi.org/10.1093/plankt/fbl040>

- Smith R.J. 1999. Statistics of sexual size dimorphism. *J Hum Evol.* 36(4):423-458.
<https://doi.org/10.1006/jhev.1998.0281>
- Smith SL, Lane PVZ. 1985. Laboratory studies of the marine copepod *Centropages typicus*: egg production and development rates. *Mar Biol.* 85:153-162.
<https://doi.org/10.1007/BF00397434>
- Trasviña-Castro A, Gutierrez de Velasco G, Valle-Levinson A, González-Armas R, Muhlia A, Cosío MA. 2003. Hydrographic observations of the flow in the vicinity of a shallow seamount top in the Gulf of California. *Estuar Coast Shelf Sci.* 57(1-2):149-162.
[https://doi.org/10.1016/S0272-7714\(02\)00338-4](https://doi.org/10.1016/S0272-7714(02)00338-4)
- Van Someren-Gréve H, Almeda R, Lindegren M, Kiørboe T. 2017. Gender-specific feeding rates in planktonic copepods with different feeding behavior. *J Plankton Res.* 39(4):631-644.
<https://doi.org/10.1093/plankt/xfb033>
- Vidya PJ, Kumar SP. 2013. Role of mesoscale eddies on the variability of biogenic flux in the northern and central Bay of Bengal. *J Geophys Res: Oceans.* 118(10):5760-5771.
<https://doi.org/10.1002/JGRC.20423>