



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



**EFFECTO DE LA MAREA INTERNA EN LA  
DISTRIBUCIÓN VERTICAL Y ABUNDANCIA DEL  
ZOOPLANCTON EN BAHÍA TODOS SANTOS,  
ENSENADA (BC - MÉXICO).**

**TESIS**

**QUE PARA OBTENER EL GRADO DE  
DOCTOR EN CIENCIAS MARINAS**

**PRESENTA  
LAURA IBÁÑEZ TEJERO**

**LA PAZ, B.C.S., DICIEMBRE DE 2018**



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

En la Ciudad de La Paz, B.C.S., siendo las 12:00 horas del día 12 del mes de Noviembre del 2018 se reunieron los miembros de la Comisión Revisora de Tesis designada por el Colegio de Profesores de Estudios de Posgrado e Investigación de CICIMAR para examinar la tesis titulada:

**"EFECTO DE LA MAREA INTERNA EN LA DISTRIBUCIÓN VERTICAL Y ABUNDANCIA DEL ZOOPLANCTON EN BAHÍA TODOS SANTOS, ENSENADA (BC-MÉXICO)"**

Presentada por el alumno:

**IBÁÑEZ**

Apellido paterno

**TEJERO**

materno

**LAURA**

nombre(s)

Con registro: 

A	1	5	0	1	7	1
---	---	---	---	---	---	---

Aspirante de:

**DOCTORADO EN CIENCIAS MARINAS**

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

**LA COMISION REVISORA**

Directores de Tesis

**DRA. LAURA SÁNCHEZ VELASCO**  
Directora de Tesis

**LYDIA BETTY LADAH**  
2º. Directora de Tesis

**DR. MACLOVIO OBESO NIEBLA**

**DRA. SYLVIA PATRICIA ADELHEID JIMÉNEZ ROSENBERG**

**DR. ERIC DESMOND BARTON**

PRESIDENTE DEL COLEGIO DE PROFESORES

**DR. SERGIO HERNÁNDEZ TRUJILLO**



I.P.N.  
**CICIMAR**  
DIRECCIÓN



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

**CARTA CESIÓN DE DERECHOS**

En la Ciudad de La Paz, B.C.S., el día 13 del mes de Noviembre del año 2018

El (la) que suscribe M en C. LAURA IBÁÑEZ TEJERO Alumno (a) del Programa

DOCTORADO EN CIENCIAS MARINAS

con número de registro A150171 adscrito al CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS

manifiesta que es autor(a) intelectual del presente trabajo de tesis, bajo la dirección de:

DRA. LAURA SÁNCHEZ VELASCO y DRA. LYDIA BETTY LADAH

y cede los derechos del trabajo titulado:

"EFECTO DE LA MAREA INTERNA EN LA DISTRIBUCIÓN VERTICAL Y

ABUNDANCIA DEL ZOOPLANCTON EN BAHÍA TODOS SANTOS, ENSENADA (BC-MÉXICO)"

al Instituto Politécnico Nacional, para su difusión con fines académicos y de investigación.

Los usuarios de la información no deben reproducir el contenido textual, gráficas o datos del trabajo sin el permiso expreso del autor y/o director del trabajo. Éste, puede ser obtenido escribiendo a la

siguiente dirección: [laura.ibanez.393@gmail.com](mailto:laura.ibanez.393@gmail.com) - [lsvelasc@gmail.com](mailto:lsvelasc@gmail.com) - [surfermama@gmail.com](mailto:surfermama@gmail.com)

Si el permiso se otorga, el usuario deberá dar el agradecimiento correspondiente y citar la fuente del mismo.

M en C. LAURA IBÁÑEZ TEJERO

*Nombre y firma del alumno*

## DEDICATORIA

Para mis padres, José Antonio y María Ángeles, quienes me enseñaron que con esfuerzo, tenacidad y fuerza de voluntad, es posible cumplir cualquier sueño.

Para mi novio Jonathan cuyo apoyo, cariño y amor me aporta fuerza y felicidad.

Para mi Dan



Siempre estarás en mi corazón.

## AGRADECIMIENTOS

Quiero agradecer a la Dra. Laura Sánchez y a la Dra. Lydia Ladah por el GRANDISIMO APOYO, tanto profesional como personal, que me han dado a lo largo de estos años. Fuisteis un rayo de luz, en una niebla negra e inmensa, cuando os conocí. Me siento muy afortunada y agradecida de que mi tesis haya sido dirigida por dos mujeres tan fuertes y extraordinarias como Uds. He aprendido mucho y disfrutado con ello.

Al Dr. Des Barton, mi máxima admiración. Cada enseñanza suya me hace disfrutar con locura de la ciencia y de la oceanografía. Infinitas gracias por TANTÍSIMO APOYO, tanto profesional como personal, siempre estás ahí cuando se te necesita.

A la Dra. Paty Jiménez por todo el apoyo. Ha sido toda una experiencia aventurarme en la identificación del ictioplancton, gracias por haberme enseñado.

A la Dra. Rocio Pacheco, por todo el apoyo y por enseñarme a identificar copépodos.

Al Dr. Noé Díaz, por el apoyo y las ayudas con la estadística.

A los demás miembros de mi comité: Dr. Bernardo Shirasago, al Dr. Maclovio Obeso y al Dr. Jaime Gómez, gracias por todo su apoyo y enseñanzas.

Gracias a tod@s, profes, por todo lo enseñado y por haberme ayudado a crecer profesionalmente.

Al grupo LEGOZ (Erick, Amaru, Yuliesky, Rosita, Leo, y demás), es muy grato y positivo estar en un grupo de trabajo donde hay tanto compañerismo y buen ambiente.

Al Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas del Instituto Politécnico Nacional (CICIMAR - IPN) por el apoyo y el agradable ambiente de trabajo que nos posibilita a los estudiantes. Ha sido muy grato poder realizar mis estudios en este centro.

Agradezco al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por el apoyo otorgado para la realización de esta tesis (Reg. # 285750).

Este trabajo ha sido posible gracias a los proyectos de investigación: (FLOO – 2009) Fluxes Linking the Offshore and the Onshore apoyado por CONACyT y UC MEXUS; (FLOO - 2015) “The Coastal Complexity Crew (C3): Towards a paradigm shift for the nearshore ocean by exploring the biophysical complexity of spatio-temporal scales in coastal productivity” (# 221662); CONACyT Fronteras de la Ciencia 2015-2-280.

Por último agradecer a mis padres, a mi novio, a mi hermano José Ángel y su esposa Arancha, al pequeño saltamontes y acoplado, a mi abuelita, a mi tía Elena y primos Nora y Santi, por estar siempre ahí apoyándome.

A mis amigas de toda la vida, Anjara, Lorena y Manuela, por estar ahí siempre y disfrutar juntas como si no pasaran los años.

A mis amigas de la uni, Jaky y Esther, que ya sea desde España, Alemania, Australia, en un barco perdido en el mar Rojo o en la punta de una montaña británica aislada para encontrarse a sí misma...sacan un ratito para echar unos wasaps, saber cómo nos va todo y reírnos de la vida.

## ÍNDICE

Lista de figuras	1
Lista de tablas	5
Glosario	6
Resumen	10
Abstract	11
1. Introducción	12
2. Antecedentes	15
3. Área de estudio	18
4. Justificación	20
5. Hipótesis	21
6. Objetivo	22
6.1. Objetivo general	
6.2. Objetivos específicos	
7. Metodología	23
7.1. Muestreo físico y biológico	
7.2. Procesamiento de datos ambientales y biológicos	
7.3. Análisis estadísticos	
8. Resultados	31
8.1. Distribución vertical de la biomasa del zooplancton durante el forzamiento de la marea interna bajo condiciones diferentes de mesoescala (afloramiento costero - relajamiento).	
8.2. Distribución vertical y abundancia de ictioplancton y de nauplios de copépodos durante el evento de marea interna.	
9. Discusión	52
9.1. Distribución vertical de la biomasa del zooplancton durante el forzamiento de la marea interna bajo condiciones diferentes de mesoescala (afloramiento costero - relajamiento).	
9.2. Distribución vertical y abundancia de ictioplancton y de nauplios de copépodos durante el evento de marea interna.	

10. Conclusiones	62
10.1. Distribución vertical de la biomasa del zooplancton durante el forzamiento de la marea interna bajo condiciones diferentes de mesoescala (afloramiento costero - relajamiento).	
10.2. Distribución vertical y abundancia de ictioplancton y de nauplios de copépodos durante el evento de marea interna.	
11. Recomendaciones	64
Anexos	65
Anexo I: Ángulo de mayor variabilidad de la corriente ( $\alpha$ ).	
Anexo II: Rotación de ejes de las componentes de la corriente horizontal (u, v).	
Anexo III: Cálculo de la biomasa estimada del zooplancton a partir del ADCP backscatter.	
Bibliografía	73

## Lista de figuras

- Figura 1.** Área de estudio: (a) Ubicación de la Bahía Todos Santos; (b) Mapa Bahía Todos Santos. El muestreo biológico se realizó en la ubicación N4 donde también se colocó el ADCP y los termistores. **18**
- Figura 2.** Diseño del muestreo (adquisición de datos oceanográficos y colecta de muestras de plancton). **24**
- Figura 3.** Ejemplo de curva de ajuste para 5 m de profundidad: (a) Marea interna y efecto de mesoescala conjunto; (b) Marea interna. **26**
- Figura 4.** (a) Nivel del mar; (b) vectores de viento, promediados cada hora, provenientes del noroeste e índice de afloramiento de Bakun, promediado cada 6 h (línea punteada); (c) temperatura registrada a 30 m por el ADCP anclado en el fondo para el periodo de estudio (18–24 Agosto, 2009). **31**
- Figura 5.** Temperatura superficial en Bahía Todos Santos, detectada por sensores remotos, para (a) 20 de Agosto 2009 and (b) 24 de Agosto 2009, mostrando condiciones de afloramiento costero (a) y relajamiento (b) en el área de estudio. **32**
- Figura 6.** (a) Temperatura, con la isoterma de 15 °C subrayada en negro; (b) componente de la corriente a lo largo de la costa,  $v'$  (marea interna y flujo de fondo); (c) componente de la corriente a lo largo de la costa  $V'$  (marea interna); (d) componente de la corriente a través de la costa,  $u'$  (marea interna y flujo de fondo); (e) componente de la corriente a través de la costa  $U'$  (marea interna); (f) señal ADCP backscatter en el lugar de muestreo N4. Valores positivos de  $u'$  y  $U'$  son hacia el noreste y valores positivos de  $v'$  y  $V'$  son hacia el noroeste. En (f), los tiempos y profundidades muestreados (indicado en medio de los estratos) durante los lances verticales de redes de plancton son mostrados como círculos negros. El flujo a lo largo de la costa se incrementa positivamente, la termoclina profundiza, y el calentamiento general refleja el periodo de relajación después del 21 de Agosto con condiciones previas de afloramiento costero. **34**

- Figura 7.** Relación lineal entre la biomasa in situ de los lances verticales de red de plancton y el ADCP backscatter usado para estimar la biomasa del zooplancton (N = 24 muestras). Ver métodos para las ecuaciones. **35**
- Figura 8.** (a) Biomasa del zooplancton estimada del ADCP backscatter en N4; los tiempos y profundidades del estrato muestreado (indicado en el centro del estrato) durante el lanzamiento vertical de las redes de plancton son mostrados como círculos negros. La curva negra muestra la isoterma de 15 °C (asociada a la termoclina en media-agua). (b) Anomalía de la biomasa estimada del zooplancton. **36**
- Figura 9.** Día canónico para el nivel del mar (a) durante afloramiento costero, (b) durante relajamiento, biomasa del zooplancton para los diferentes estratos (c) durante el período de afloramiento costero, y (d) durante el periodo de relajamiento. En (c) y (d) la línea azul representa el estrato profundo, la línea verde el estrato de media-agua y la línea roja el estrato superficial. Las estrellas representan diferencias significativas ( $p < 0.05$ ) durante las horas del día en los diferentes estratos. **37**
- Figura 10.** Análisis wavelet del estrato superficial: (a) temperatura, (b) corriente a lo largo de la costa ( $v'$ ), (c) corriente a través de la costa ( $u'$ ), y (d) biomasa del zooplancton; del estrato de media-agua: (e) temperatura, (f) corriente a lo largo de la costa ( $v'$ ), (g) corriente a través de la costa ( $u'$ ), y (h) biomasa del zooplancton; y del estrato profundo: (i) temperatura, (j) corriente a lo largo de la costa ( $v'$ ), (k) corriente a través de la costa ( $u'$ ), y (l) biomasa del zooplancton. Las barras de color representan el poder wavelet entre el cero y valores máximos indicados sobre y bajo la barra. Los ejes verticales representan el periodo y los ejes horizontales representan la fecha. Los periodos mareales son indicados por líneas blancas punteadas. La línea roja marca la separación entre las condiciones de afloramiento costero y relajamiento. El contorno blanco representa el límite de confianza del 95%. (Gráfica realizada por E.D. Barton) **41**
- Figura 11.** (a) Análisis wavelet del viento a lo largo de la costa ( $V_w$ ), y análisis de coherencia wavelet de: (b) viento y biomasa superficial, (c) viento y biomasa

en media-agua. Los ejes verticales representan el periodo y el eje horizontal representan la fecha. La línea roja marca la separación entre las condiciones de afloramiento costero y relajamiento. Las flechas negras son mostradas en los áreas con confianza >95% y representa la fase entre las variables. Las flechas señalando exactamente hacia la derecha o hacia la izquierda indican que las series están exactamente en fase o fuera de fase, respectivamente. Las flechas inclinadas hacia arriba o hacia abajo indican las series retrasadas o secundariamente conducidas, respectivamente, p.e. verticalmente hacia arriba indican fases de 90°. (Gráfica realizada por E.D. Barton) **42**

**Figura 12.** Coherencia wavelet de la biomasa del zooplancton en el estrato superficial con: (a) temperatura, (b) corriente a lo largo de la costa ( $v'$ ), y (c) corriente a través de la costa ( $u'$ ); Coherencia wavelet de la biomasa del zooplancton en estrato de media-agua con: (d) temperatura, (e) corriente a lo largo de la costa ( $v'$ ), y (f) corriente a través de la costa ( $u'$ ); Coherencia wavelet de la biomasa del zooplancton en el estrato profundo con: (g) temperatura, (h) corriente a lo largo de la costa ( $v'$ ), y (i) corriente a través de la costa ( $u'$ ). Los ejes verticales representan el periodo y el eje horizontal representan la fecha. La línea roja marca la separación entre las condiciones de afloramiento costero y relajamiento. Las flechas negras son dibujadas en los áreas con confianza >95% y representa la fase entre las variables. Las flechas señalando exactamente hacia la derecha o hacia la izquierda indican que las series están exactamente en fase o fuera de fase, respectivamente. Las flechas inclinadas hacia arriba o hacia abajo indican las series retrasadas o secundariamente conducidas, respectivamente, p.e. verticalmente hacia arriba indican fases de 90°. (Gráfica realizada por E.D. Barton) **43**

**Figura 13.** Para el período del 19 – 20 Agosto, 2009 en la ubicación N4: (a) Nivel del mar. (b) Temperatura vs. Profundidad; donde la línea negra subrayada muestra la isoterma de 15 °C (asociada a la termoclina); los círculos blancos superpuestos representan la abundancia de huevos de peces cuya

abundancia oscila de 0.44 a 9.41 ind/m<sup>3</sup> (los puntos negros son cero abundancia). (c) Componente de la corriente perpendicular a la costa U' (valores positivos hacia 34°) vs. Profundidad; los círculos blancos superpuestos representan la abundancia de larvas de peces, cuya abundancia oscila de 0.12 a 10.54 ind/m<sup>3</sup> (los puntos negros son cero abundancia) (d) Componente de la corriente paralela a la costa V' (negativa hacia 56°) vs. Profundidad; los círculos blancos superpuestos representan la abundancia de nauplios de copépodos cuyas abundancias oscilan de 2.11 a 2402.2 ind/m<sup>3</sup>. En (b), (c) y (d), las cruces negras corresponden con los tiempos a los que no hay datos biológicos. La línea vertical punteada azul corresponde al comienzo de la fase fría y la línea vertical roja corresponde con el frente de la marea interna y el comienzo de la fase cálida. En (d) el rectángulo azul representa el amanecer y el rectángulo negro representa el atardecer.

**46**

**Figura 14.** Abundancia media de los organismos para cada fase de la marea interna (fría y cálida) y estrato (superficie, media-agua y fondo) para: (a) huevos de peces, (b) larvas de peces, (c) nauplios de copépodos. Las barras verticales corresponden con el error estándar. Números sobre cada línea muestras el valor p comparando las dos fases de la marea interna para cada estrato cuando la prueba post-hoc de Fisher LSD es menor a 0.05, siendo NS no significativo.

**48**

**Figura 15.** Patrón de distribución vertical de la biomasa estimada del zooplancton durante la marea interna. Este patrón es común bajo ambas condiciones de mesoescala (afloramiento costero-relajamiento).

**55**

## Lista de tablas

- Tabla 1.** ANOVA factorial periodo (afloramiento costero - relajamiento) vs. Estrato. **36**
- Tabla 2.** ANOVA Factorial: Estrato vs. Hora para los períodos de afloramiento costero (a) y relajamiento (b). **38**
- Tabla 3.** Correlación de Pearson entre la biomasa del zooplancton y las variables ambientales. **39**
- Tabla 4.** ANOVA Factorial, con la fase de la marea interna (fría y cálida) vs. Estrato (superficie, media-agua y fondo) para los huevos de peces, larvas de peces y nauplios de copépodos. **48**
- Tabla 5.** Principales larvas de peces identificadas y su estado de vida. El estado mayoritario tenía el saco vitelino (79.52%), hubo un porcentaje pequeño en pre-flexión (18.57%) y mínimo en flexión (1.91%). Las larvas de peces correspondieron con el 31.66 % del ictioplancton cuantificado, con un 68.34% siendo huevos de peces. **50**
- Tabla 6.** Correlación de Pearson entre los huevos de peces y las variables ambientales. **51**
- Tabla 7.** Correlación de Pearson entre las larvas de peces y las variables ambientales. **51**
- Tabla 8.** Correlación de Pearson entre los nauplios de copépodos y las variables ambientales. **51**

## Glosario

**Abundancia:** número de individuos por unidad de volumen de agua, área, distancia o tiempo durante el esfuerzo de observación o colecta.

**Advección:** movimiento de un fluido originado por el desplazamiento de las masas de agua que produce cambios en la concentración de los constituyentes. Se produce en las tres direcciones, aunque en general se usa para movimientos horizontales, mientras que los movimientos verticales se asocian al término "convección".

**Afloramiento (o surgencia):** ascenso de agua fría profunda y rica en nutrientes hacia la superficie en la zona costera. Esta agua sustituye al agua superficial, más cálida y generalmente más pobre en nutrientes, que ha sido desplazada por la acción del viento. Si éste fenómeno tiene lugar cerca de la costa se llama "Afloramiento Costero" o también denominado "Surgencia Costera".

**Asentamiento larval:** fijación de un organismo perteneciente al meroplancton bentónico sobre un sustrato rocoso.

**Asomeramiento:** efecto producido por las ondas de marea al llegar a la zona costera. Al disminuir la profundidad de la columna de agua, la onda disminuye su velocidad de propagación, disminuye la longitud de la onda y la altura de la onda se incrementa.

**Biomasa:** cantidad de materia orgánica que forma parte de los organismos. Se expresa en unidades de área o volumen expresado en biovolumen, peso fresco o peso seco, composición elemental (carbono, nitrógeno, etc) o en unidades de energía. En el presente estudio la biomasa del zooplancton se considera a partir del volumen desplazado y estandarizado a (mL/m<sup>3</sup>).

**Backscatter (o retro-dispersión):** es la reflexión de ondas, partículas o señales en dirección hacia el lugar donde provienen. Es decir, mide la onda reflejada de organismos, burbujas de agua, partículas de sedimento, etc. que se encuentren entre la onda acústica emitida y reflejada por el instrumento. Si nos centramos en el plancton, esta medida provee información sobre las distribuciones de plancton.

**Corrientes de cizalla:** corriente con diferentes velocidades en la vertical u horizontal.

**Corriente de gravedad:** corrientes generadas por variaciones o gradientes horizontales de densidad dentro de un fluido.

**Día canónico:** representa un ciclo diario de 24 h y muestra las diferencias horarias en una variable durante ese intervalo de tiempo. Para obtener el día canónico se realiza un análisis canónico que consiste en promediar todas las observaciones de la serie temporal para cada hora obteniéndose así el ciclo diario de 24 horas.

**Difusión:** proceso mediante el cual las partículas viajan de un lado a otro del sistema mediante movimientos aleatorios. Este proceso produce variaciones en las concentraciones debido a la existencia de un gradiente de concentraciones.

**Dispersión:** fenómeno por el cual un conjunto de partículas que se mueve en una dirección determinada rebota sucesivamente con las partículas del medio por lo que se mueve hasta perder una dirección privilegiada de movimiento.

**Estratificación:** condición del fluido que implica la existencia de dos o más capas horizontales arregladas según su densidad, de tal manera que las capas menos densas están sobre las más densas.

**Energía cinética:** es la energía que posee un cuerpo debido a su movimiento.

**Fitoplancton:** Porción vegetal del plancton. Comunidades de plantas microscópicas que flotan libremente en el agua.

**Filtro digital:** procesamiento que posibilita eliminar fluctuaciones en bandas de frecuencias determinadas, posibilitando limitar la frecuencia contenida dentro de la serie de datos. Hay tres tipos de filtros digitales: pasa-baja, pasa-alta y pasa-banda.

**Forzamiento de alta frecuencia:** acción y resultado de forzar un proceso periódico en cortos intervalos de tiempo.

**Flotabilidad:** capacidad de un cuerpo para sostenerse dentro de un fluido.

**Holoplancton:** organismos del zooplancton cuyo ciclo vital transcurre totalmente como parte de la comunidad planctónica.

**Ictioplancton:** huevos y larvas de peces que son desplazados por las corrientes. Forman parte del meroplancton pelágico hasta que comienzan a moverse de manera independiente de las corrientes.

**Marea barotrópica:** onda que se propaga en un medio donde los cambios de densidad en la vertical son debidos a los cambios en la presión. Posee la periodicidad de los componentes armónicos que caracterizan a su zona de estudio. También se la denomina onda de marea.

**Marea interna (o marea baroclínica):** onda que se propaga por un medio donde existe una topografía abrupta, una fuerte estratificación de la columna de agua (existe un gradiente vertical de densidad con la profundidad) y un forzamiento (marea o viento). Esta onda se propaga en el interior de la columna de agua con la frecuencia del forzamiento. Se la denomina marea interna, marea baroclínica u onda interna de marea.

**Meroplancton:** organismos que sólo en etapas tempranas de su ciclo de vital forman parte del plancton, y al crecer o desarrollarse adquieren hábitos bentónicos (meroplancton bentónico) o pasan a formar parte del necton y pueden transportarse por sus propios medios, independientemente de los movimientos de las masas de agua (meroplancton pelágico).

**Mesoescala:** estudio de procesos que se producen entre pocos días y pocos meses a una escala espacial de decenas a escasos centenares de kilómetros. Por ejemplo, el afloramiento costero.

**Microescala:** estudio de procesos que se producen en una corta duración en el tiempo y que se presentan a una escala espacial de decenas a pocos cientos de metros. Por ejemplo, la marea interna.

**Onda:** movimiento oscilatorio de una señal que se propaga por un medio (aire, agua). Su oscilación es función de la posición y del tiempo.

**Ondas internas de alta frecuencia:** son ondas que se generan y propagan en la pycnoclina (o termoclina) durante un evento de marea interna, pero cuya frecuencia es menor a 1 hora.

**Producción primaria:** parte del proceso de síntesis de biomasa que depende exclusivamente del aporte de fotosíntesis de las plantas, o sea el nivel productor.

**Productividad:** es la tasa a la cual la biomasa es sintetizada en el ecosistema. La productividad del ecosistema es un índice que integra los efectos acumulativos de muchos procesos e interacciones que se realizan simultáneamente para captar energía y producir materiales útiles en los diferentes niveles tróficos.

**Relajamiento:** se produce cuando la intensidad del viento disminuye y el afloramiento costero cesa.

**Slick superficial:** zona de convergencia superficial donde el material orgánico flotante se concentra en bandas paralelas a las crestas de las ondas.

**Termoclina:** capa que presenta un cambio de temperatura abrupto con respecto a la profundidad de la columna de agua.

**Transporte:** transferencia de cantidad de movimiento, energía y materia en el tiempo.

**Wavelet (u onduleta):** análisis espectral para determinar cuál es la señal de frecuencia predominante en una serie de tiempo. Este tipo de análisis espectral es de gran utilidad cuando se quiere determinar la frecuencia predominante de un evento de una escala en particular que se produce bajo procesos de otra escala mayor. Por ejemplo, para determinar la frecuencia predominante de un evento de microescala que se genera bajo diferentes condiciones de mesoescala.

**Zooplancton:** Porción animal del plancton. Comunidad de animales que flotan libremente en el agua, incapaces de moverse en contra de las corrientes.

## RESUMEN

La marea interna contribuye a la productividad biológica de las áreas costeras. El objetivo de este estudio es conocer los cambios en la distribución vertical y abundancia del zooplancton durante la evolución de la onda interna de marea en la Bahía Todos Santos, BC, México. Se utilizó un ADCP para medir dirección y velocidad de las corrientes y backscatter en una columna de agua estratificada, donde se colectaron muestras de zooplancton en tres estratos (una muestra cada hora por estrato) durante una marea interna que se desarrolló bajo diferentes condiciones de mesoescala (afloramiento costero - relajamiento). Los resultados mostraron una mayor concentración de biomasa durante el período de afloramiento costero que durante el relajamiento. El asomeramiento y hundimiento de la termoclina moduló la distribución de la biomasa del zooplancton durante la marea interna a frecuencia semidiurna. Durante la fase fría, cuando la termoclina se elevó, la biomasa del zooplancton se incrementó en aguas someras y disminuyó en profundidad; mientras que, durante la fase cálida el comportamiento se invirtió con el hundimiento de la termoclina. Este patrón se observó durante ambos períodos de mesoescala. Los nauplios de copépodos e ictioplancton (huevos y larvas de peces) mostraron comportamientos diferentes. Durante la fase fría, se observó una mayor abundancia de nauplios de copépodos en el estrato profundo; mientras que, durante la fase cálida su abundancia disminuyó. Por el contrario, el ictioplancton no mostró cambios significativos en su abundancia y distribución durante ninguna de las fases de la marea interna. Este estudio demuestra que la distribución de la biomasa del zooplancton es modulada por la profundidad de la termoclina a señal semidiurna, pero que también es afectada por periodos de mesoescala que modulan la profundidad de la termoclina. Así mismo, las abundancias de nauplios de copépodos e ictioplancton no responden igual al evento de marea interna. La profundidad de distribución y la flotabilidad de las larvas son factores que podrían ser responsables de las diferencias encontradas.

## **ABSTRACT**

The internal tide contributes the biological productivity of coastal areas. The objective of this study is investigate the changes in the vertical distribution and abundance of zooplankton during the evolution of the internal tidal wave at Bahía Todos Santos, BC, Mexico. An ADCP was used to measure direction and speed of currents and backscatter signal in a stratified water column, where zooplankton's samples were collected in three strata (one sample per hour per stratum) during an internal tide which developed under different mesoscale conditions (upwelling-relaxation). The results showed a higher concentration of biomass during upwelling than relaxation period. The shoaling and sinking of the thermocline modulated the distribution of the zooplankton biomass during the internal tide at semi-diurnal frequency. During the cold phase, when the thermocline was elevated, the zooplankton biomass increased in shallow water and decreased in depth; while, during the warm phase, the behaviour was reversed with the sinking of the thermocline. This pattern was observed during both mesoscale periods. The copepod nauplii and ichthyoplankton (fish eggs and larvae) showed different behaviours. During cold phase, a greater abundance of copepod nauplii were observed in the deep stratum correlated; while, during warm phase the abundance of copepod nauplii decreased. On the contrary, ichthyoplankton did not show significant changes in its abundance and distribution during any phases of the internal tide. This study shows that the distribution of the zooplankton biomass is modulated by the depth of the thermocline at semidiurnal signal, but that it is also affected by mesoscale periods that modulate the depth of the thermocline. Likewise, the abundance of copepod nauplii and ichthyoplankton do not respond equally to the internal tidal event. The depth distribution and buoyancy of larvae are factors that may be responsible for the differences found.

## 1. Introducción

La relación entre el zooplancton y los procesos físicos ha sido estudiada a diferentes escalas temporales (Haury *et al.*, 1978), centrándose principalmente sobre la variabilidad estacional y de mesoescala. Las concentraciones de plancton han sido asociadas con fenómenos de mesoescala tales como los frentes (McCulloch & Shanks, 2003; Shanks & McCulloch, 2003) o afloramientos costeros (Morgan *et al.*, 2009; Morgan & Fisher, 2010), cuya variabilidad en el ambiente físico afecta a estas concentraciones modificando su distribución y abundancia (Haury *et al.*, 1978). Estas modificaciones, que muestran la conexión entre el plancton y la variabilidad de mesoescala, pueden también ser observadas en las áreas costeras, donde con asiduidad pueden observarse de forma amplificada (Prairie *et al.*, 2012). En el caso de los afloramientos costeros, pueden incrementar la productividad primaria en la zona (Dugdale, 1985; Mann & Lazier, 2006), provocando cambios en la distribución y composición de las especies (Lavaniegos & Ohman, 2007). Otros procesos de microescala, como son las mareas internas y las ondas internas de alta frecuencia, pueden producirse simultáneamente con las condiciones de mesoescala, como el afloramiento costero (Storlazzi *et al.*, 2003) y modificar la distribución de plancton en la columna de agua a menores escalas de tiempo (horas a días) (Macias *et al.*, 2010; Witman *et al.*, 1993), resultando en un ambiente complejo y rápidamente cambiante que controla la distribución y concentración de zooplancton (Lalli & Parson, 1997). Sin embargo, la influencia ecológica de estos eventos de alta frecuencia, en la distribución y abundancia de organismos del zooplancton ha sido poco estudiada, tanto para la biomasa del zooplancton (Leichter *et al.*, 1998) como para estadios ontogenéticos tempranos del zooplancton (Tapia & Pineda 2007; Liévana-MacTavish *et al.*, 2016). Esto podría ser debido, en parte, al alto esfuerzo de muestreo requerido para detectar los cambios en la abundancia y distribución de los organismos del zooplancton a esta escala de tiempo.

La marea interna causa cambios significativos en las propiedades de la columna de agua a pequeña escala de tiempo (Ladah *et al.*, 2012). En las aguas costeras, la

abrupta batimetría y pendiente de la costa promueve la generación de la marea interna en una columna de agua estratificada, favorecida por el forzamiento de la marea barotrópica (Baines, 1982; Vlasenko *et al.*, 2005; Lamb, 2013). La marea interna se manifiesta como una onda interna asociada con fuertes corrientes de cizalla a frecuencia mareal (Helfrich & Melville, 2006; Lamb, 2013). Durante la propagación de esta onda interna de marea, el flujo es opuesto sobre y por debajo de la termoclina, una divergencia superficial es asociada con la elevación de la cresta de la onda (elevación de la termoclina), aflorando agua fría, mientras que una convergencia superficial se asocia con el hundimiento del valle de la onda (hundimiento de la termoclina) y hundiendo aguas cálidas (Mann & Lazier, 2006). Para una onda interna de marea aproximándose hacia la costa, el movimiento de la termoclina se asocia a una dinámica de propagación caracterizada por dos fases y flujos baroclínicos (Pineda, 1994). La fase fría es identificada por un bombeo de agua subsuperficial fría hacia la costa en profundidad y corrientes hacia afuera de la costa en superficie. Cuando el agua fría de fondo se acerca a la costa, esta aflora, generando una inestabilidad hidrostática que promueve la mezcla vertical cerca de la costa (Sandstrom & Elliot, 1984; Pineda, 1994). Durante la fase cálida, se crea una corriente de gravedad al hundirse el agua fría que previamente ha aflorado cerca de la costa, y el agua más cálida es adveccionada hacia adentro de la costa en superficie y hacia afuera de la costa en profundidad (Pineda, 1994). Este sistema complejo y dinámico de alternancia entre fases genera un frente de marea interna, el cual puede ser identificado por cambios verticales fuertes y rápidos de temperatura (Pineda, 1991, 1999; Liévana-MacTavish *et al.*, 2016). Estos frentes son acompañados con recurrencia por ondas internas no lineales de mayor frecuencia (Helfrich & Melville, 2006) que pueden ser observados como slicks superficiales. El frente termal resultante es un mecanismo de acumulación y transporte de partículas y plancton en las zonas costeras (Shanks, 1983; Pineda, 1991; Helfrich & Pineda, 2003). Este mecanismo de acumulación depende del comportamiento específico de los organismos, su profundidad de distribución y flotabilidad; así como de su capacidad para responder a los flujos ya sea por su capacidad de hundirse, flotar o nadar (Helfrich & Pineda, 2003)

Para comprender la variabilidad del zooplancton que resulta de procesos físicos de alta frecuencia, tales como las ondas internas de marea, el uso de medidas acústicas continuas con instrumentación sonar especializada supone un método de observación de alta resolución espacial y temporal (Haury *et al.*, 1983; Lavery *et al.*, 2010). La disponibilidad de la información de un backscatter acústico de un Acoustic Doppler Current Profilers (Pinot & Jansa, 2001; Cisewski *et al.*, 2010; Benoit-Bird & Lawson, 2016), ha permitido el desarrollo de métodos para estudiar el zooplancton a mayores resoluciones temporales y espaciales de lo que sería posible solo con lanzamientos “*in situ*” con redes de plancton (Flagg & Smith, 1989; Heywood *et al.*, 1991). Sin embargo, este método tiene limitaciones, como la frecuencia de la señal acústica la cual determina que zooplancton será ecosonificado y sobre que distancia, restringiendo estudios a la comunidad de organismos en vez de tipos de organismos específicos y rangos de tallas (Wiebe & Greene, 1994; Thompson & Emery, 2014). No obstante, este método posibilita muestreos a alta frecuencia, imposibles con bombas o redes, haciéndolo una poderosa herramienta que complementa las medidas “*in situ*”, particularmente en zonas costeras dinámicas (Wade & Heywood, 2001; Jiang *et al.*, 2007).

La abundancia del zooplancton ha mostrado cambios significativos durante la marea interna usando ambos lanzamientos de plancton “*in situ*” (Liévana-MacTavish *et al.*, 2016) y estimaciones ADCP backscatter (McManus *et al.*, 2005; Storlazzi *et al.*, 2003), aunque estudios sobre el forzamiento interno durante diferentes regímenes de mesoescala oceanográficos están faltos en la literatura, evidenciando la importancia del presente estudio.

## 2. Antecedentes

Los estudios dirigidos a conocer los efectos de la marea interna y su impacto en la distribución y abundancia del plancton a nivel mundial son aún insuficientes a pesar de la gran importancia que pueden tener por el papel que juegan en la productividad de las zonas costeras. Las mareas internas inducen el bombeo ascendente de agua subsuperficial fría y rica en nutrientes e incremento en la biomasa de fitoplancton (estimado con un proxy de la clorofila a), actuando como bombas que incrementan notablemente sus concentraciones en las zonas costeras (Leichter *et. al.*, 1996; 2003). La mayor biomasa de fitoplancton concentrada durante los pulsos fríos, puede conllevar a un aumento en la abundancia y biomasa de organismos zooplanctónicos (Leichter *et. al.*, 1998). Aunque el comportamiento particular de cada grupo del zooplancton dependerá de su biología, ecología y distribución en la columna de agua.

La mayoría de estudios enfocados al efecto de la marea interna en organismos zooplanctónicos se han centrado en el meroplancton bentónico (Pineda 1994, 1999; Ladah *et al.*, 2005; Tapia & Pineda, 2007), cuyos estadios de vida tempranos requieren el transporte hacia la costa para asentarse en la zona litoral y completar su historia de vida (Pineda *et al.*, 2007). La dinámica de la marea interna favorece que estos organismos puedan ser concentrados en los frentes, posibilitando posteriormente su transporte y asentamiento larval en la zona costera (Pineda, 1999). Siendo la variabilidad temporal y espacial de los organismos bentónicos determinantes en el suministro de larvas (Pineda, 1994, 2000).

El estudio de este frente de marea interna, rápido y dinámico, y de las fases de la marea interna requiere de altas frecuencias de muestreo (< 2 h) en diferentes estratos para que su resolución temporal permita determinar dónde y cuándo se acumulan los organismos. Cuando el frente de marea interna ocurre cerca de la costa, los estadios ontogenéticos tempranos de balanos (larvas cypris) pueden ser acumulados sobre la termoclina (Liévana-MacTavish *et al.*, 2016) y pueden ser transportados hacia la costa en el agua superficial cálida durante la fase cálida (Pineda *et al.*, 2007). Por el contrario, las larvas de cangrejos braquiuros han sido observadas en el agua fría por

debajo de la termoclina (Leichter *et al.*, 1998), acumulándose durante la fase fría de la marea interna en profundidad (Liévana-MacTavish *et al.*, 2016). Ambos, la profundidad de distribución de estos organismos (Tapia *et al.*, 2010; Liévana-MacTavish *et al.*, 2016; Liévana-MacTavish & Ladah, 2017) y su comportamiento (Pineda, 2000; Pineda *et al.*, 2009; Pineda and Reyns, 2018) pueden determinar donde, cuando y como ellos son acumulados. Sin embargo, es prácticamente desconocido como la marea interna afecta otros grupos meroplanctónicos tales como el ictioplancton (huevos y larvas de peces), y organismos holoplanctónicos (como los nauplios de copépodos), los cuales forman parte de interacciones de depredador o presa en las tramas tróficas marinas (Stibor *et al.*, 2004). Además, el holoplancton generalmente compone los mayores porcentajes de biomasa del zooplancton durante la marea interna (Haury *et al.*, 1983; Leichter *et al.*, 1998).

Los distintos estados de vida del ictioplancton y holoplancton tienen diferentes distribuciones verticales en la columna de agua, las cuales dependen de su ontogenia (Moser, 1996; Mauchline, 1998), aunque poco es conocido sobre cómo estos son modulados por la marea interna. Mayores abundancias de copépodos calanoides adultos y juveniles han sido reportadas por debajo de la termoclina durante las mareas internas (Haury *et al.*, 1983; Leichter *et al.*, 1998). Por otra parte, las larvas de peces han sido observadas en los slicks superficiales durante eventos de marea interna (Shanks, 1983; Kingsford & Choat, 1986).

La profundidad de distribución del ictioplancton y del holoplancton y su capacidad para nadar, hundirse o flotar puede afectar su acumulación cerca del frente de marea interna (Franks, 1992). Estados de vida más avanzados (juveniles o adultos) pueden controlar su flotabilidad y natación, mientras que tempranos estados de vida con menores capacidades de natación dependen más sobre las condiciones ambientales (Franks, 1992). Los nauplios de copépodos tempranos contienen gotitas de lípidos y vitelo, los cuales cambian durante su desarrollo afectando a su flotabilidad (Mauchline, 1998; Lee *et al.*, 2006). Los nauplios de copépodos tienen la capacidad de desplazarse en todas direcciones (nadar, saltar o hundirse) usando sus apéndices, aunque son débiles nadadores en esta etapa de vida (Mauchline, 1998). En el caso

de los estadios tempranos del ictioplancton, los huevos de peces son una masa de corion y vitelo con un glóbulo de aceite (Moser, 1996). Cuando estos huevos de peces eclosionan, las larvas de peces tienen un saco vitelino y no tienen desarrolladas las aletas (Moser, 1996). Ambos, huevos de peces y larvas vitelinas tienen flotabilidad positiva y nula capacidad de nado, siendo advectados principalmente por las corrientes (Pittman & McAlpine, 2001).

En Bahía Todos Santos (Ensenada, BC), los muestreos “*in situ*” con botellas de agua Niskin y lances de red han revelado una fuerte variabilidad espacial y temporal en la distribución y abundancia de fitoplancton y zooplancton. La corriente baroclínica aproximándose a la costa bombea agua fría de fondo hacia arriba y hacia la costa durante la fase fría de la marea interna en esta área, con un aumento acompañado en nutrientes nitrogenados, en concentración de clorofila a, y en biomasa de macroalgas nitrogenados (Ladah *et al.*, 2012; Pérez-Mayorga *et al.*, 2011), con más zoeas de cangrejos encontradas en profundidad (Liévana-MacTavish *et al.*, 2016). Durante la fase cálida de la marea interna en la región costera influenciada por la onda de marea interna, cuando las aguas cálidas son desplazadas hacia afuera de la costa, empujadas mar adentro, deprimiendo la termoclina, se produce una disminución en la concentración de la clorofila a superficial y de nitrato, y se observa un incremento en larvas cypris de balanos (Ladah *et al.*, 2012; Liévana-MacTavish *et al.*, 2016; Pérez-Mayorga *et al.*, 2011).

Estos estudios previos de los organismos del meroplancton bentónico en la Bahía Todos Santos plantearon nuevas preguntas sobre ¿cuál es el efecto de la marea interna sobre la biomasa del zooplancton en general?; y ¿cuál es el efecto de la marea interna sobre organismos particulares del ictioplancton y holoplancton? Considerando que éstos tienen distintos comportamientos y distribución, los cuales han sido hasta ahora poco estudiados.

### 3. Área de estudio

La Bahía de Todos Santos es una bahía semi-cerrada que se ubica en la costa noroeste de la península de Baja California (México). Al norte se encuentra limitada con la Punta San Miguel, al sur por Punta Banda y al oeste con las Islas de Todos Santos (Figura 1). Posee una entrada al noroeste de 12 km de longitud y una entrada al suroeste de 6 km de longitud separada por las islas de Todos Santos (García *et al.*, 1994). La profundidad de la bahía oscila entre 25-50 m y posee una plataforma estrecha, con una pendiente abrupta ( $4-6^\circ$ ) (Filonov *et al.*, 2014).

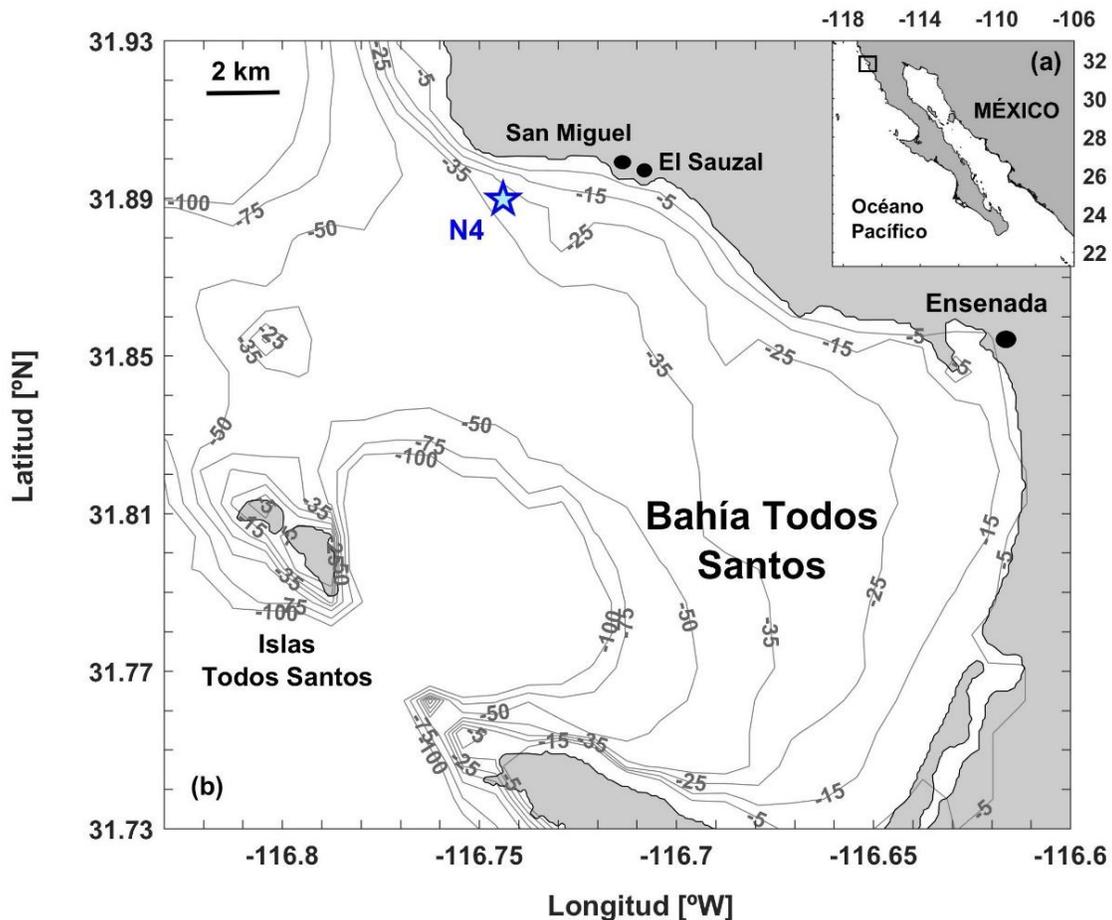


Figura 1. Área de estudio: (a) Ubicación de la Bahía Todos Santos; (b) Mapa Bahía Todos Santos. El muestreo biológico se realizó en la ubicación N4 donde también se colocó el ADCP y los termistores.

Su compleja batimetría es determinante para la generación y propagación de la marea interna en verano y otoño cuando la columna de agua está bien estratificada y el forzamiento de la marea es intenso. En esta bahía, la marea barotrópica posee características mixtas, predominando la frecuencia de marea semidiurna en el norte de la bahía (donde el principal forzante es la marea) y la frecuencia de marea diurna en el sur de la misma (donde el forzante es el viento) (Filonov *et al.*, 2014). Existen varios posibles lugares de generación de la marea interna, siendo un área conocida de generación la zona de Salsipuedes, donde la ruptura batimétrica propicia la generación de la marea baroclínica que posteriormente se propaga a través y a lo largo de la bahía, pudiendo medirse con la temperatura y corrientes de la columna de agua (Ladah *et al.*, 2012, Filonov *et al.*, 2014). La señal de la marea interna es fuertemente observada en los datos de temperatura y corriente, presentando una alta variabilidad. Cerca de la costa la salinidad varía poco con la profundidad y puede observarse que la temperatura controla los perfiles de densidad y de la estratificación de la columna de agua durante eventos de marea interna (Filonov *et al.*, 2014). La marea interna tiene importantes implicaciones sobre la mezcla y la productividad de la zona, teniendo por tanto importantes implicaciones biológicas para los organismos planctónicos presentes en el área. Además, la Bahía de Todos Santos está conectada con el océano Pacífico, por lo que puede estar afectada por procesos de diferentes escalas, tales como mesoescala (afloramiento costero – relajamiento), que pueden sucederse simultáneamente que el evento de marea interna en la zona costera.

#### **4. Justificación**

La marea interna tiene implicaciones ecológicas en las zonas costeras donde los organismos planctónicos pueden ser favorecidos por el enriquecimiento de nutrientes, siendo especialmente conocido el efecto sobre la distribución y abundancia de organismos del fitoplancton y el meroplancton bentónico. Pero poco es conocido sobre cómo afecta la marea interna en la distribución de la biomasa del zooplancton y en la abundancia de organismos como el holoplancton o el meroplancton particularmente en el ictioplancton. La mayoría de estudios realizados sobre la distribución del zooplancton han sido realizados a una baja frecuencia de muestreo. Debido a ello, el interés de este trabajo se centra en el estudio de la variabilidad del zooplancton a una alta frecuencia de muestreo (una muestra cada hora en cada estrato), lo que posibilitará observar los cambios temporales y espaciales (verticalmente) en la biomasa y abundancia del zooplancton ante eventos de corta escala de tiempo a los cuales se desarrolla la marea interna. Para ello, se utilizarán señales acústicas que complementen la mayor cobertura espacial y temporal de la distribución y biomasa del zooplancton durante la marea interna.

Por otra parte, trabajos previos no han considerado si otras escalas temporales, como son la mesoescala (afloramiento costero-relajamiento), pueden afectar al desarrollo de la marea interna y por ende a la distribución de la biomasa del zooplancton y abundancia de organismos del holoplancton e ictioplancton. En el presente trabajo serán consideradas también estas escalas durante el evento de marea interna para analizar más detalladamente su influencia sobre el zooplancton durante el evento de marea interna.

## 5. Hipótesis

Con base en el conocimiento previo y con el fin de estudiar el problema que previamente se ha expuesto, se plantea la siguiente hipótesis:

Se esperan cambios en la distribución vertical de la biomasa y abundancia del zooplancton, modulados por la profundidad de la termoclina y asociados a las fases fría y cálida durante el evento de marea interna.

- A) Estos cambios se espera que sean modulados por el hundimiento y asomeramiento de la termoclina durante la marea interna semidiurna, cuya profundidad de la termoclina será controlada por fenómenos de mesoescala tales como el afloramiento costero y relajamiento.
- B) Estos cambios en la abundancia de nauplios de copépodos e ictioplancton se espera que incrementen sus abundancias durante el paso del frente de la marea interna y que su acumulación en la fase de la marea interna dependa de su profundidad de distribución en la columna de agua. Por ejemplo, los organismos que se encuentren por debajo de la termoclina, serán más abundantes en la fase fría; mientras que, los organismos que vivan sobre la termoclina o cerca de superficie, serán más abundantes en la fase cálida, especialmente si tienen flotabilidad positiva.

## 6. Objetivos

### 6.1. Objetivo general

Conocer los cambios en la distribución vertical y abundancia del zooplancton durante la evolución de la onda interna de marea (antes, durante y después del frente de la onda interna de marea) implementando un muestreo de alta frecuencia (una muestra cada hora por estrato) en la Bahía de Todos Santos (BC) durante un período de fuerte estratificación y forzamiento de la marea.

### 6.2. Objetivos específicos

- 1) Evaluar la distribución vertical, abundancia y variabilidad de la biomasa estimada del zooplancton medido de un ADCP backscatter durante un período de fuerte forzamiento de la marea interna que se desarrolla bajo diferentes condiciones de mesoescala (afloramiento costero y relajamiento).
- 2) Comprender cómo la abundancia de nauplios de copépodos e ictioplancton (huevos y larvas de peces) y su distribución vertical evolucionan en el tiempo durante el paso de una onda interna de marea y como se relaciona con los flujos de la marea interna.

## 7. Metodología

### 7.1. Muestreo físico y biológico.

El muestreo físico tuvo lugar entre el 18 - 24 de agosto de 2009, enfrente de San Miguel en la Bahía Todos Santos, BC - México (Figura 1), durante un fuerte forzamiento de marea interna, bajo condiciones de afloramiento costero y relajamiento.

Para la obtención de los datos físicos fue instalada una línea vertical de anclaje de termistores (Onset HOBO Temperature TidbiT v2 data loggers) para medir la temperatura de la columna de agua cada minuto con una precisión de  $\pm 0.2$  °C (Figura 2). También fue instalado un Perfilador Acústico Doppler (Sentinel Workhorse ADCP, Teledyne RD Instruments), anclado en una placa de metal a 30 m de profundidad, para medir corrientes y señal backscatter en celdas de profundidad (bins) de  $1 \text{ m}^2$  con un ángulo de cada beam de  $20^\circ$ . El ADCP fue programado con una frecuencia de banda ancha de 614.4 kHz, siendo los datos tomados cada 30 segundos y capaz de detectar organismos o agrupaciones de organismos  $\geq 0.61$  mm (Figura 2). Adicionalmente, se realizaron lances verticales del CTD SBE 25 (Seabird Instruments 25+) para obtener un perfil medio vertical de la salinidad (Figura 2).

Para el muestreo biológico las muestras fueron colectadas los días 19 y 20 de agosto obteniendo un total de 39 muestras biológicas (en tres estratos) en la misma ubicación donde se colocó el ADCP.

El muestreo biológico tuvo lugar durante las horas de luz del día. El muestreo se realizó mediante el lance vertical de una red de plancton de  $150 \mu\text{m}$  en un punto fijo de muestreo (Figura 2), de forma continua e independiente en tres estratos (0 – 6 m superficie, 6 – 15 m media-agua y 15 – 2 m arriba del fondo marino) y a una alta frecuencia de muestreo (una muestra cada hora en cada estrato), posteriormente las muestras fueron fijadas en formol al 4 %. Siendo el volumen de agua filtrado medido con un flujómetro calibrado General Oceanics incorporado a la red (Figura 2).

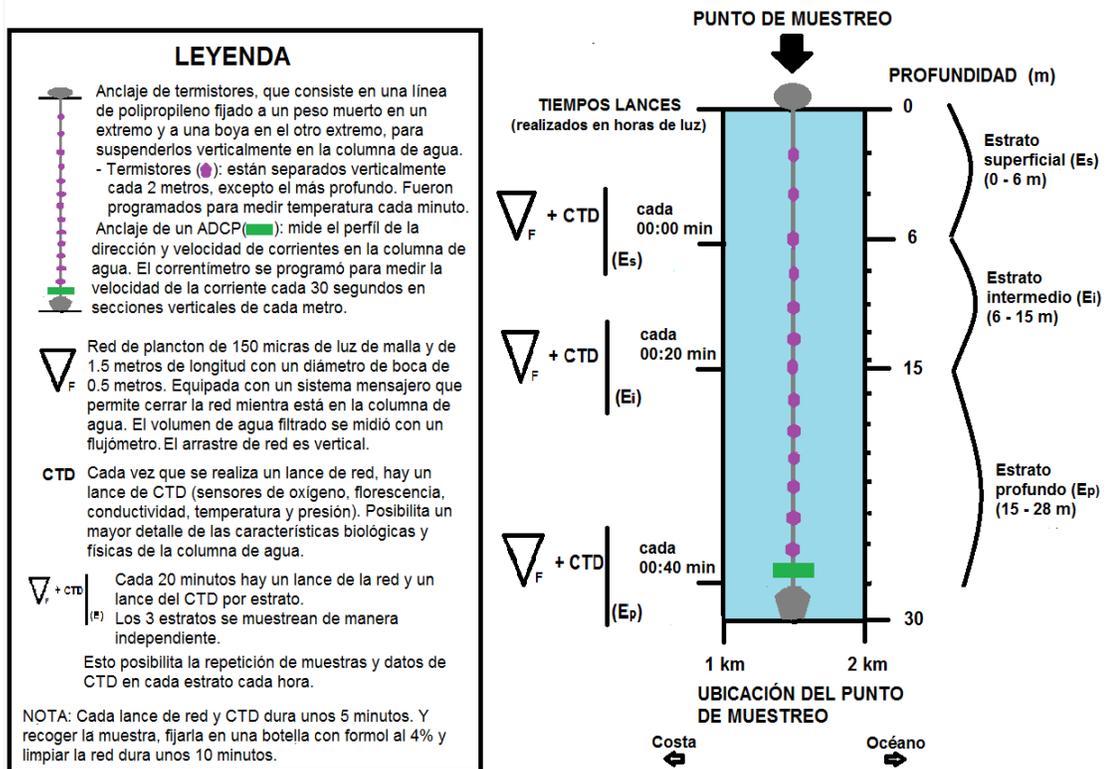


Figura 2. Diseño del muestreo (adquisición de datos oceanográficos y colecta de muestras de plancton).

## 7.2. Procesamiento de datos ambientales y biológicos.

### 7.2.1. Procesamiento datos ambientales.

#### Temperatura

Se obtuvieron las series temporales de temperatura de los termistores cada minuto y de la temperatura registrada por el ADCP en el fondo.

A partir de la serie temporal de temperatura de los termistores, con el propósito de determinar que isoterma se relaciona con la termoclina, se determinó la ubicación del mayor gradiente vertical de temperatura a partir de la ecuación:

$$\frac{\Delta(T_s - T_p)}{\Delta(Z_s - Z_p)} \quad (1)$$

Siendo:  $T_s$  la temperatura somera,  $T_p$  la temperatura profunda,  $Z_s$  la profundidad somera y la  $Z_p$  profundidad más profunda.

Así mismo, para obtener una visión sinóptica del área de estudio, se obtuvieron imágenes satelitales de la temperatura superficial del mar (SST) a una resolución de  $1 \text{ km}^2$  de la base de datos Group for High Resolution Sea Surface Temperature (GHSST) (<http://www.ghrsst.org>) para el período de estudio.

### **Nivel del mar**

A partir de los datos de presión medidos por el ADCP, se calculó el promedio y posteriormente, este promedio fue restado a toda la serie temporal de la presión para obtener el nivel del mar.

### **Viento**

La magnitud y la dirección del viento fueron obtenidas cada 5 min del observatorio del CICESE ubicado en el puerto de El Sauzal ( $31.896^\circ\text{N}$ ,  $116.7^\circ\text{W}$ ) (<ftp://ftp.cicese.mx/pub/divOC/ocefisica/vientos/cicese/>). Se obtuvieron las componentes zonal y meridional del viento, y se rotó el viento para determinar de dónde proviene.

### **Índice de afloramiento de Bakun**

De la base de datos de la NOAA National Marine Fisheries Services (<http://www.pfeg.noaa.gov>) se obtuvo el índice de afloramiento de Bakun para la ubicación  $30^\circ\text{N}$  y  $119^\circ\text{W}$ .

### **Corrientes**

Se obtuvieron las series temporales de las corrientes horizontales ( $u$ ,  $v$ ) y de la corriente vertical ( $w$ ). Posteriormente, se realizó un análisis de componentes principales para obtener el ángulo de mayor variabilidad  $\alpha$  (Anexo I). Las componentes de la corriente horizontal ( $u$ ,  $v$ ) son rotadas con respecto al norte y al ángulo de mayor variabilidad  $\alpha$  (Anexo II).

$$u'(\alpha, t) = u(t)\cos \alpha + v(t)\sin \alpha \quad (2)$$

$$v'(\alpha, t) = -u(t)\sin \alpha + v(t)\cos \alpha \quad (3)$$

Dónde:  $u$  es la componente de la velocidad horizontal hacia el este;  $v$  es la componente de la velocidad horizontal hacia el norte;  $t$  es el tiempo;  $\alpha$  es el ángulo de mayor variabilidad;  $u'$  y  $v'$  son las componentes de la velocidad horizontal rotadas.

### Separación de procesos submareales

Para separar la marea interna de los procesos submareales en la bahía, los datos de la corriente a cada nivel de profundidad fueron ajustados por una ecuación polinómica de segundo orden (Figura 3). La curva fijada permitió separar el flujo de fondo, correspondiente con las condiciones de afloramiento costero – relajamiento, de la variabilidad mareal durante el período de estudio, sin pérdida de datos al final de las series de tiempo como ocurriría con un filtro digital (Figura 3a). Es decir, el ajuste de la curva suavizada mostró el cambio de baja frecuencia de flujo del sureste hacia el noroeste, y al eliminar los datos originales de la curva, se obtuvo la oscilación sin el flujo neto de fondo (Figura 3b). Después de eliminar el flujo de fondo, las series de tiempo de las corrientes de marea interna ( $U'$ ,  $V'$ ) fueron filtradas usando un filtro pasa-baja de Godin (quita bajas frecuencias) para eliminar la variabilidad de periodos  $< 60$  min (Godin, 1991).

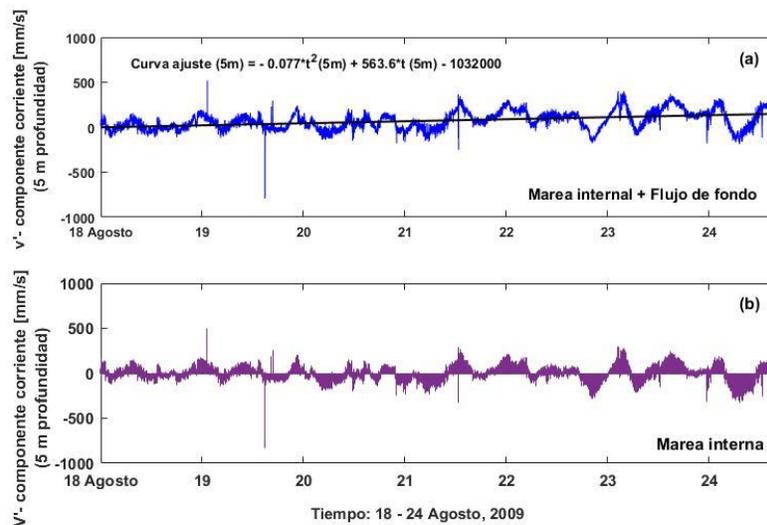


Figura 3. Ejemplo de curva de ajuste para 5 m de profundidad: (a) Marea interna y efecto de mesoescala conjunto; (b) Marea interna.

## Identificación de fases y frentes de la marea interna

Previamente a la identificación de las fases (fría y cálida) y frentes de la marea interna, se estableció bajo qué condiciones de mesoescala (afloramiento costero - relajamiento) se estaba desarrollando dicha marea interna. Esto permitió disgregar el efecto de las diferentes condiciones de mesoescala sobre la marea interna y por consiguiente sobre la distribución vertical de la biomasa estimada del zooplancton.

Las series de tiempo de la temperatura obtenidas de los termistores fueron utilizadas para identificar el paso del frente de marea interna, caracterizado por cambios abruptos en la temperatura, con una fase fría y una fase cálida bien definidas (Liévana-MacTavish *et al.*, 2016; Pineda, 1991). Siendo su identificación establecida a partir de las siguientes definiciones:

- Frente de marea interna e inicio de la fase cálida: identificado a 5 m de profundidad por incrementos de  $> 1.5$  °C en  $< 40$  min que persisten por tiempo  $> 3$  h.
- Fase fría de marea interna: identificado a 17 m de profundidad por temperaturas  $< 15$  °C que registran un descenso continuo por tiempo  $> 2$  h.

Debido a que los organismos del zooplancton identificados y cuantificados (nauplios de copépodos e ictioplancton) fueron colectados durante la marea interna desarrollada bajo condiciones de afloramiento costero, se utilizó la identificación de Liévana-MacTavish *et al.*, (2016) ya que la termoclina durante el afloramiento costero se encuentra más somera que durante el relajamiento.

## Energía cinética

La serie temporal de energía cinética total se obtuvo a partir de la ecuación (Gerkema & Zimmerman, 2008):

$$\text{Energía cinética total} = \frac{1}{2} * \bar{\rho} * (U'^2 + V'^2 + w^2) \quad (4)$$

Donde:  $\bar{\rho}$  es la densidad media de la columna de agua; U' y V' son las componentes de la velocidad horizontal para la marea interna; w es la componente vertical de la corriente.

En este cálculo no se utilizó la componente vertical de la corriente debido a que su valor es muy bajo (un orden de magnitud menor que la corriente horizontal).

### **Señal acústica backscatter y estimación de biomasa del zooplancton**

La serie temporal de backscatter calibrada fue obtenida a partir de la metodología descrita en el Anexo III, donde también se detalla cómo esta señal acústica es transformada a biomasa estimada del zooplancton.

### **Análisis espectral**

Para determinar los posibles cambios en la periodicidad y las relaciones entre las variables durante el estudio, se realizaron análisis wavelet (Torrence & Compo, 1998) con las diferentes series de tiempo (variables ambientales y biomasa estimada del zooplancton). Lo cual permitió revelar la dependencia en el tiempo de las características espectrales de las series temporales (Cazelles *et al.*, 2008). Para ello, se utilizó el paquete WaveletComp de Roesch *et al.*, (2014) en el lenguaje de programación R (R Core Team, 2017). La correlación entre las diferentes series de tiempo fue evaluado por la coherencia wavelet y el test de permutación de Montecarlo fue utilizado para determinar la significancia estadística del análisis de la fase del ángulo. Las series de tiempo fueron analizadas para cada estrato promediado verticalmente (superficie, media-agua y fondo) para corresponder con los lances de red.

#### 7.2.2. Procesamiento datos biológicos.

La biomasa del zooplancton fue medida a partir del volumen desplazado (Kramer *et al.*, 1972) y posteriormente estandarizado, expresándose en mililitros por metro cúbico (mL/m<sup>3</sup>).

El zooplancton fue separado, identificado y cuantificado. Para cuantificar los nauplios de copépodos se consideraron alícuotas de 25 mL (aproximadamente 1/6

de la muestra). Para explorar si una alícuota de 25 mL proveía una adecuada representación, para un subconjunto de muestras, los nauplios de copépodos se cuantificaron en toda la muestra y se compararon con los resultados de tres alícuotas diferentes de 25 ml de esta misma muestra. El error estimado de usar alícuotas para representar la muestra completa fue  $< 5\%$ . Para cuantificar los huevos y larvas de peces, independientemente de la especie, se consideró todo el volumen de la muestra. Subsecuentemente, las abundancias de los organismos zooplanctónicos fueron estandarizadas con el volumen de agua filtrado a través de la red (no. Ind/m<sup>3</sup>). Además, las larvas de peces fueron identificadas al más alto nivel taxonómico posible (Moser, 1996).

### 7.3. Análisis estadísticos.

#### 7.3.1. Biomasa del zooplancton estimada:

Para determinar el efecto de las condiciones de mesoescala (afloramiento costero y relajamiento) sobre la biomasa del zooplancton estimada se realizó un ANOVA factorial (Zar, 2010).

Se realizaron correlaciones de Pearson entre la biomasa estimada del zooplancton, la temperatura y las corrientes horizontales ( $U'$ ,  $V'$ ) en los tres estratos (superficie, media-agua y fondo). Siendo analizada la relación entre la biomasa estimada del zooplancton y el movimiento del agua (integral en el tiempo de la corriente) durante la marea interna (Liévana-MacTavish *et al.*, 2016). Además, se calcularon correlaciones de Pearson entre la biomasa estimada del zooplancton en el estrato superficial y las componentes del viento. Previamente a la correlación, las variables ambientales y la biomasa estimada del zooplancton fueron promediadas para cada estrato un periodo de 30 min antes y 30 min después (60 min en total) de la colecta de cada muestra biológica.

Para determinar las diferencias diurnas se calculó la anomalía de la biomasa estimada del zooplancton (Pleuddemann & Pikel, 1989; Valle-Levinson *et al.*, 2014). El día canónico fue determinado para el nivel del mar y la biomasa estimada del

zooplancton para cada hora y cada estrato promediado (superficie, media-agua y fondo) para los periodos de afloramiento costero y relajamiento separadamente. Para determinar las diferencias en la biomasa estimada del zooplancton con los diferentes estratos y horas del día se realizó un análisis post-hoc de Bonferroni durante los periodos de afloramiento costero y relajamiento separadamente.

Para confirmar la homogeneidad de las varianzas fue utilizada la prueba de Cochran C ([Underwood, 1997](#)), siendo usado para todas las pruebas un nivel de significancia alfa de 0.05.

### 7.3.2. Zooplancton cuantificado e identificado:

A partir de los organismos cuantificados, y con un alfa de 0.05, se aplicó un ANOVA factorial ([Zar, 2010](#)) y una prueba post-hoc de Fisher LSD, para explorar la abundancia de nauplios de copépodos e ictioplancton (huevos y larvas de peces) en cada fase de la marea interna (fría vs. cálida) y en cada estrato colectado (superficie, media-agua y profundo), con la finalidad de examinar si los organismos eran acumulados en una fase en particular de la marea interna y a que profundidad. También se exploró si había una relación significativa entre la abundancia de los organismos y las corrientes ( $U'$ ,  $V'$ ) en el estrato en que se muestrearon, mediante una correlación de Pearson ([Zar, 2010](#)), como en estudios previos ([Pineda, 1994](#); [Liévana-MacTavish et al., 2016](#)).

Se utilizaron correlaciones de Pearson ([Zar, 2010](#)) para explorar la relación entre las variables ambientales (temperatura, nivel del mar y energía cinética), la biomasa del zooplancton y la abundancia de nauplios de copépodos e ictioplancton (huevos y larvas de peces) en los diferentes estratos (superficie, media-agua y fondo). Todas las variables ambientales fueron promediadas para cada estrato sobre un período de 30 min antes y 30 min después (60 min en total) para cada muestra biológica colectada a ese tiempo.

## 8. Resultados

### 8.1. Distribución vertical de la biomasa del zooplancton durante el forzamiento de la marea interna bajo diferentes condiciones diferentes de mesoescala (afloramiento costero - relajamiento).

#### 8.1.1. Condiciones ambientales

El nivel del mar (Figura 4a) mostró un descenso de  $\pm 1$  m en mareas vivas (18 – 20 Agosto) a  $\pm 0.5$  m en mareas muertas (21 – 24 Agosto). Estuvieron presentes la componente diurna y semidiurna, pero la señal diurna fue más evidente durante los primeros 4 días de la serie de tiempo. La marea interna produjo fuertes elevaciones y depresiones de hasta 20 m de amplitud en la termoclina, cuyas mayores amplitudes se observaron después del 21 Agosto 2009 (Figura 6a). Durante las variaciones semidiurnas más fuertes, la temperatura cambió hasta 8 °C en menos de 30 min en profundidades intermedias.

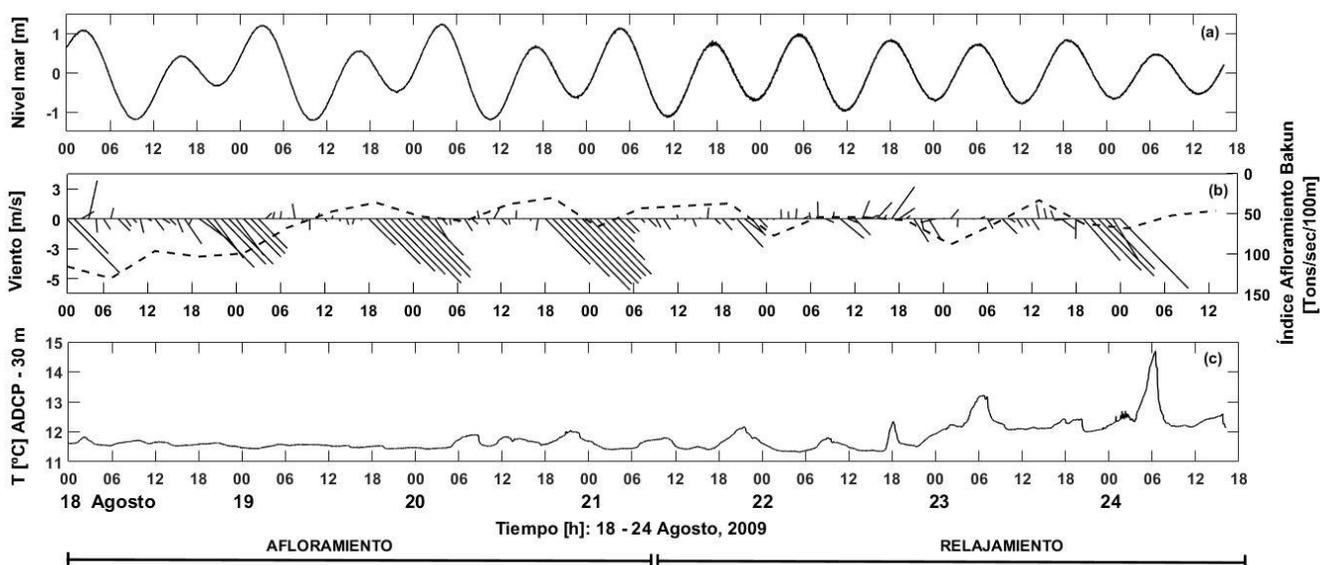


Figura 4. (a) Nivel del mar; (b) vectores de viento, promediados cada hora, provenientes del noroeste e índice de afloramiento de Bakun, promediado cada 6 h (línea punteada); (c) temperatura registrada a 30 m por el ADCP anclado en el fondo para el periodo de estudio (18 – 24 Agosto, 2009).

La dirección y velocidad del viento (Figura 4b) mostró un ciclo diurno, correspondiendo principalmente con la brisa marina, con la dirección predominante del noroeste típica de condiciones de afloramiento costero en el área de muestreo. Sin embargo el 22-23 de Agosto, los vientos se debilitaron a velocidad 0 m/s (calma), aunque incrementándose el último día. El índice de afloramiento de Bakun (Figura 4b), representativo del viento sobre el océano adyacente, mostró un patrón similar siendo más favorable de afloramiento costero sobre los primeros días, posteriormente al 20 de Agosto disminuyó a menos de la mitad de su valor inicial. El ADCP detectó las temperaturas más frías (11.4 °C) antes del 21 Agosto 9:00 am) durante vientos favorables de afloramiento costero (Figura 4c), y posteriormente se incrementó gradualmente (con picos de 14.7 °C), coincidiendo con la disminución del viento e índice de Bakun.

Las series de tiempo mostraron dos períodos distintos, un período débil de afloramiento costero antes del 21 Agosto y posteriormente un período de relajamiento. La temperatura superficial del agua, detectada por sensores remotos, mostró un ligero calentamiento de temperatura cerca de la costa a lo largo del área de estudio entre el 20-24 Agosto 2009, consistente con el relajamiento general del afloramiento costero (Figure 5).

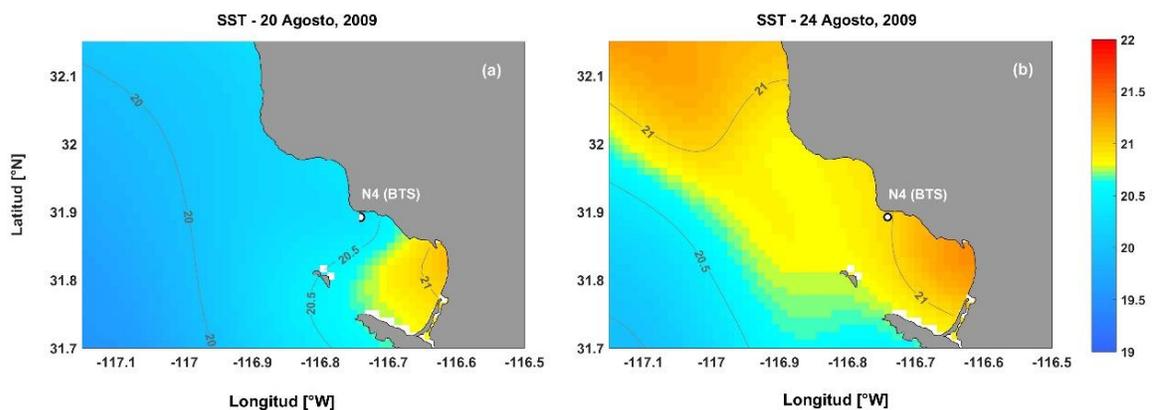


Figura 5. Temperatura superficial en Bahía Todos Santos, detectada por sensores remotos, para (a) 20 de Agosto 2009 and (b) 24 de Agosto 2009, mostrando condiciones de afloramiento costero (a) y relajamiento (b) en el área de estudio.

La columna de agua mostró una pronunciada estratificación (típica de verano) en la ubicación N4. Las aguas fueron más frías (Figura 6a) durante la primera parte del estudio, coincidiendo con vientos favorables de afloramiento costero (Figura 4b). La temperatura se incrementó a través de la columna de agua, coincidiendo con el debilitamiento de los vientos (Figura 6a). La termoclina, centrada en la isoterma de 15 °C, al comienzo del estudio profundizaba sobre 5 m, mientras que al final del periodo de estudio se profundizó sobre 15 m. La temperatura profunda promedio se incrementó de 13.5 °C durante el período de afloramiento costero hasta 15.6 °C en el período de relajamiento. Además, la componente de la corriente a lo largo de la costa ( $v'$ ), predominante hacia el sudeste, invirtió su dirección a hacia el noroeste durante el periodo de relajamiento del 21 – 24 Agosto, 2009 (Figura 6b).

La marea interna fue evidente en las series temporales de la temperatura y de la corriente, las cuales fueron baroclínicas y semidiurnas (Figuras 6a, 6c y 6e). Las excursiones verticales de las isotermas, con amplitudes de hasta la mitad de la profundidad de la columna de agua, se produjeron a intervalos de aproximadamente 12 h; mientras que las variaciones en las componentes de la corriente, tanto a lo largo como a través de la costa, se observaron en la misma escala de tiempo (Figura 6a-e). En estas fluctuaciones se superpuso el calentamiento en la columna de agua y se observó la tendencia del flujo hacia los polos asociada con el relajamiento del afloramiento costero (Figura 6b y 6d). El calentamiento de las capas superiores fue asociado con los flujos superficiales de las componentes hacia el noroeste y hacia la costa, que tendían a ocurrir simultáneamente con las componentes del flujo de fondo hacia el sureste y hacia afuera de la costa (Figura 6c y 6e). El enfriamiento cerca de la superficie fue generalmente relacionado con los flujos hacia el sudeste y hacia afuera de la costa en superficie, al mismo tiempo los flujos en profundidad ocurrieron hacia el noroeste y hacia adentro de la costa (Figuras 6c y 6e). La dirección predominante de propagación de la marea interna durante el estudio fue paralela al eje de la corriente a lo largo de la costa.

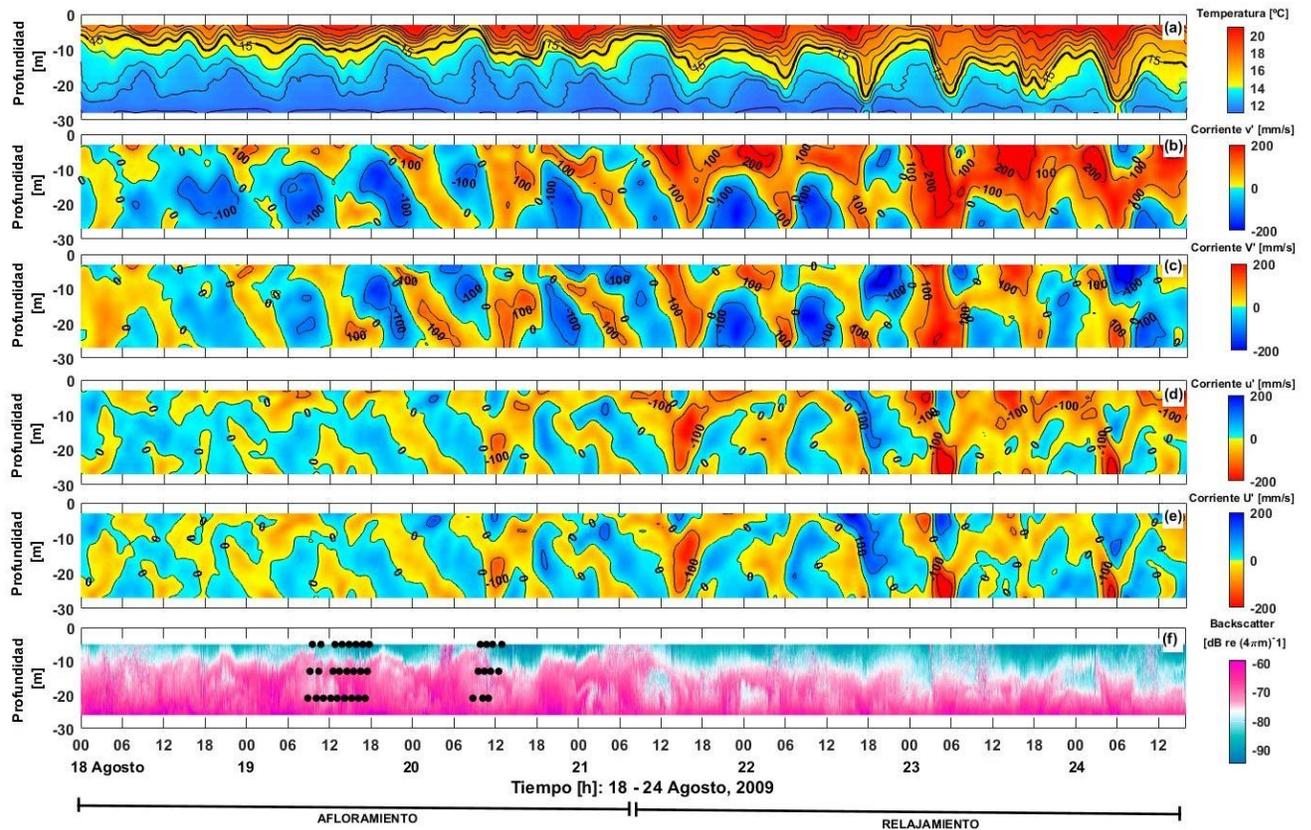


Figura 6. (a) Temperatura, con la isoterma de 15 °C subrayada en negro; (b) componente de la corriente a lo largo de la costa,  $v'$  (marea interna y flujo de fondo); (c) componte de la corriente a lo largo de la costa  $V'$  (marea interna); (d) componente de la corriente a través de la costa,  $u'$  (marea interna y flujo de fondo); (e) componente de la corriente a través de la costa  $U'$  (marea interna); (f) señal ADCP backscatter en el lugar de muestreo N4. Valores positivos de  $u'$  y  $U'$  son hacia el noreste y valores positivos de  $v'$  y  $V'$  son hacia el noroeste. En (f), los tiempos y profundidades muestreados (indicado en medio de los estratos) durante los lances verticales de redes de plancton son mostrados como círculos negros. El flujo a lo largo de la costa se incrementa positivamente, la termoclina profundiza, y el calentamiento general refleja el periodo de relajación después del 21 de Agosto con condiciones previas de afloramiento costero.

### 8.1.2. Coeficiente backscatter absoluto y biomasa estimada del zooplancton

El coeficiente backscatter absoluto mostró menores valores cerca de la superficie que del fondo a través del periodo de estudio (Figura 6f). Este coeficiente

backscatter absoluto disminuyó en todas las profundidades cuando las condiciones de mesoescala cambiaron de condiciones de afloramiento costero a relajamiento.

Una correlación lineal entre la biomasa del zooplancton colectada *in situ* y el coeficiente backscatter absoluto promediado para cada uno de los dos estratos inferiores (Figura 7) reveló una tendencia significativa ( $p < 0.001$ ,  $r = 0.69$ ,  $N = 24$ ), permitiendo un ajuste cuadrático lineal para estimar la biomasa del zooplancton del ADCP backscatter para profundidades  $>3$  m.

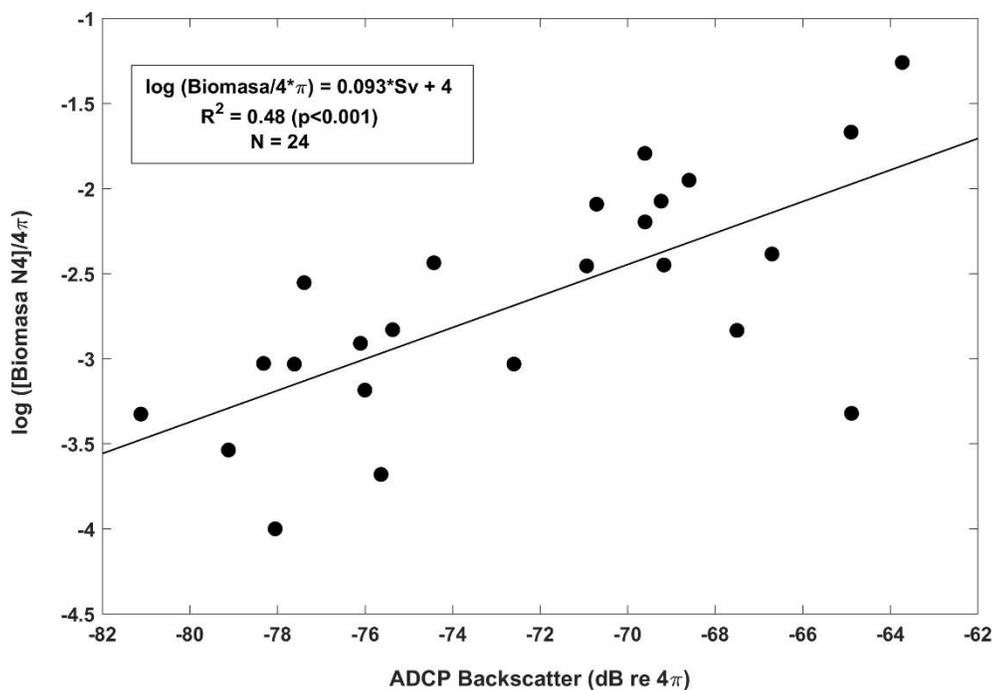


Figura 7. Relación lineal entre la biomasa in situ de los lances verticales de red de plancton y el ADCP backscatter usado para estimar la biomasa del zooplancton ( $N = 24$  muestras). Ver métodos para las ecuaciones.

La biomasa del zooplancton estimada mostró alta variabilidad a través de la columna de agua, oscilando de 0 a  $4 \text{ mL/m}^3$  (Figura 8a) durante el estudio. Esta variabilidad fue significativamente más alta ( $p < 0.001$ ) durante el período de afloramiento costero que durante el período de relajamiento (Tabla 1). La más alta biomasa del zooplancton se concentró en el estrato profundo ( $3 - 4 \text{ mL/m}^3$ ) y la más

baja en el estrato superficial ( $0 - 0.5 \text{ mL/m}^3$ ). Además, la biomasa estimada del zooplancton mostró oscilaciones entre 0 a  $2 \text{ mL/m}^3$  en media agua (Figura 8a).

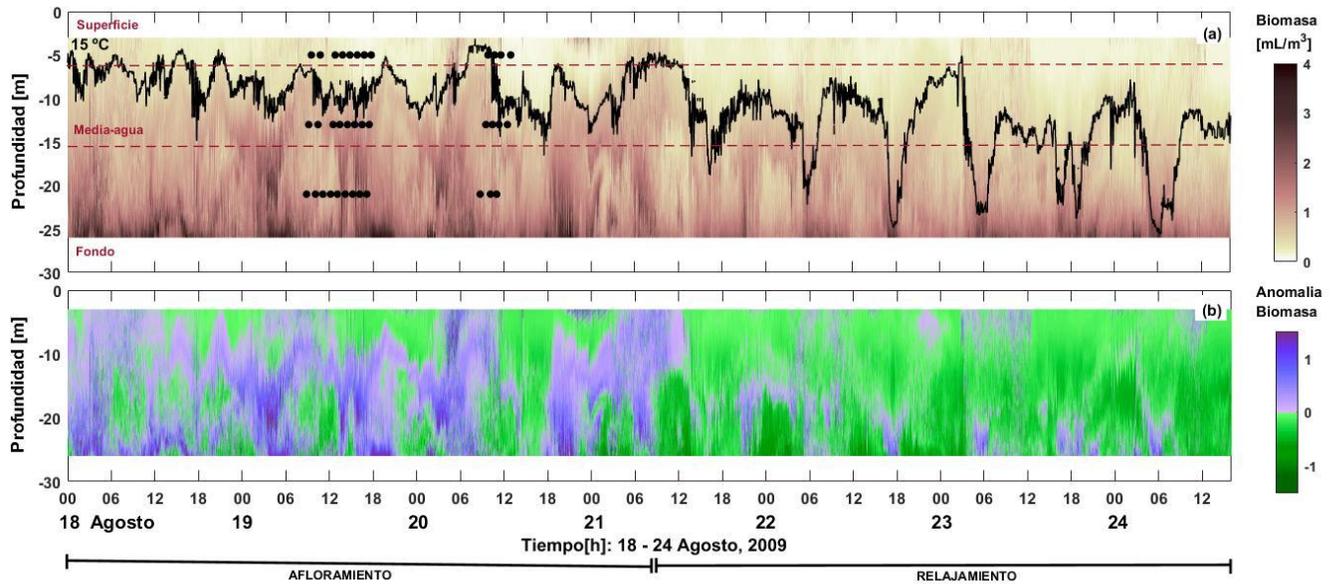


Figura 8. (a) Biomasa del zooplancton estimada del ADCP backscatter en N4; los tiempos y profundidades del estrato muestreado (indicado en el centro del estrato) durante el lanzamiento vertical de las redes de plancton son mostrados como círculos negros. La curva negra muestra la isoterma de  $15 \text{ }^\circ\text{C}$  (asociada a la termoclina en media-agua). (b) Anomalía de la biomasa estimada del zooplancton.

Tabla 1. ANOVA factorial periodo (afloramiento costero - relajamiento) vs. Estrato.

BIOMASA	SS	DF	MS	F	p
Periodo	4.536	1	4.536	475.02	< 0.001
Estrato	26.368	3	8.789	920.51	< 0.001
Periodo* Estrato	0.318	3	0.106	11.10	< 0.001
Error	6.111	640	0.01		

Durante el periodo de afloramiento costero predominaron anomalías positivas de la biomasa estimada del zooplancton, mientras que durante el periodo de relajamiento

predominaron las anomalías negativas de la biomasa estimada del zooplancton (Figura 8b). Estas anomalías alcanzaron valores de  $+1.5 \text{ mL/m}^3$  en media-agua durante el período de afloramiento costero y valores de  $-1.1 \text{ mL/m}^3$  en el estrato profundo durante el periodo de relajamiento.

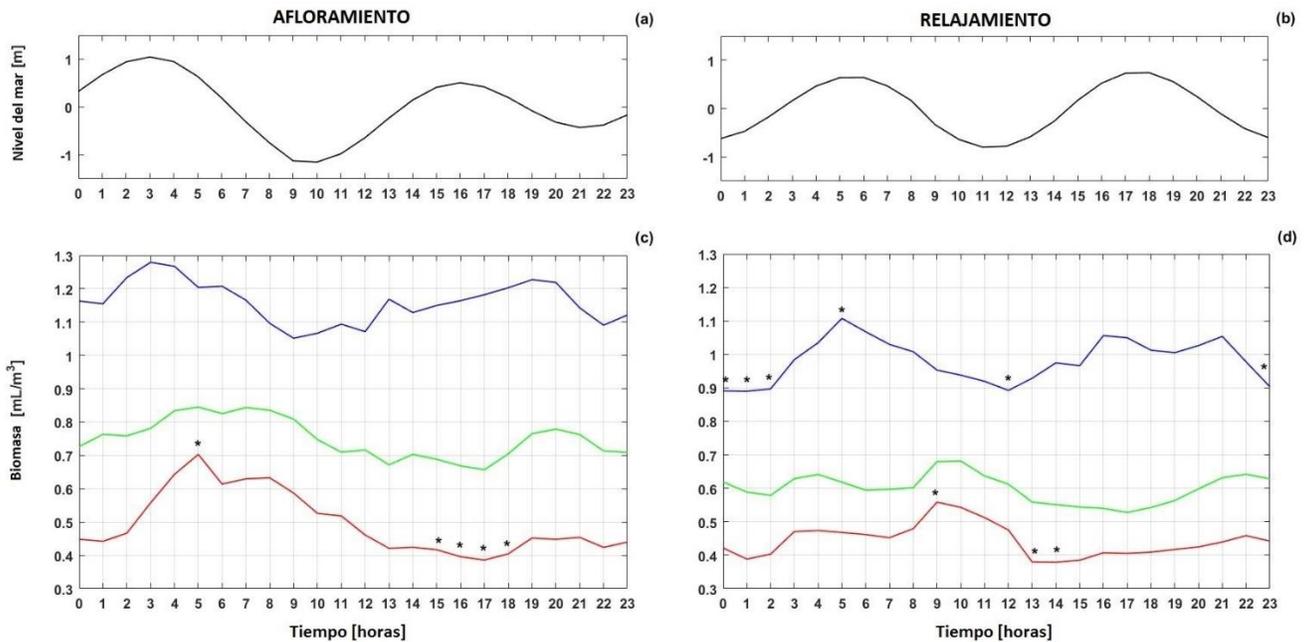


Figura 9. Día canónico para el nivel del mar (a) durante afloramiento costero, (b) durante relajamiento, biomasa del zooplancton para los diferentes estratos (c) durante el período de afloramiento costero, y (d) durante el periodo de relajamiento. En (c) y (d) la línea azul representa el estrato profundo, la línea verde el estrato de media-agua y la línea roja el estrato superficial. Las estrellas representan diferencias significativas ( $p < 0.05$ ) durante las horas del día en los diferentes estratos.

Los días canónicos (afloramiento costero y relajamiento) mostraron diferencias significativas en el tiempo en los diferentes estratos, con una oscilación semidiurna (Figuras 9a y 9b) en el estrato del fondo (líneas azules en las figuras 9c y 9d). En el estrato de media agua (líneas verdes en las figuras 9c y 9d), la biomasa del zooplancton varió con el asomeramiento y hundimiento de la termoclina debido a la marea interna. Durante la fase fría (elevación de la termoclina) la biomasa del

zooplancton estimada aumentó, mientras que durante la fase cálida (depresión de la termoclina) ésta disminuyó. Esta tendencia fue observada más claramente en el estrato de fondo durante condiciones de afloramiento costero que durante el relajamiento. En el estrato superficial, la biomasa del zooplancton mostró una oscilación diurna (líneas rojas en las figuras 9c y 9d), especialmente durante el período de afloramiento costero. Diferencias significativas (estrellas negras en las figuras 9c y 9d) fueron encontradas en la capa superficial durante el período de afloramiento (prueba de Bonferroni, valor umbral a las 5 h,  $p < 0.05$ ), evidenciando un significativo descenso en la biomasa del zooplancton estimada cerca de las horas del atardecer (estrellas negras en la figura 9c – Tabla 2.1). Durante el relajamiento, sin embargo, el patrón no fue claro en la capa superficial, pero la biomasa de zooplancton estimada mostró diferencias significativas ( $p < 0.05$ ) en el estrato del fondo a diferentes horas del día (estrellas negras en la figura 9d – Tabla 2.2).

Tabla 2. ANOVA Factorial: Estrato vs. Hora para los períodos de afloramiento costero (a) y relajamiento (b).

(a)

BIOMASA	SS	DF	MS	F	p
Estrato	17.881	2	8.941	1243.35	< 0.001
Hora	0.791	23	0.034	4.78	< 0.001
Estrato * Hora	0.506	46	0.011	1.53	0.028
Error	1.23	171	0.007		

(b)

BIOMASA	SS	DF	MS	F	p
Estrato	11.894	2	5.947	1860.07	< 0.001
Hora	0.285	23	0.012	3.87	< 0.001
Estrato * Hora	0.372	46	0.008	2.53	< 0.001
Error	0.528	165	0.003		

Las series temporales de la biomasa estimada del zooplancton y los valores de temperatura de los termistores en los estratos de superficie y media agua estaban inversamente correlacionados (Tabla 3). Un descenso en temperatura fue asociado con un incremento en la biomasa del zooplancton y viceversa (Tabla 3). Sin embargo, en el estrato del fondo, la biomasa del zooplancton fue directamente correlacionada con la temperatura (Tabla 3), donde el descenso de temperatura coincide con la disminución de la biomasa del zooplancton y viceversa (Tabla 3). Este patrón fue observado durante ambos periodos de afloramiento costero y relajamiento.

Tabla 3. Correlación de Pearson entre la biomasa del zooplancton y las variables ambientales.

PERIODO	ESTRATO	TEMPERATURA			MOVIMIENTO A TRAVÉS DE LA COSTA ( $u'$ )			MOVIMIENTO A LO LARGO DE LA COSTA ( $v'$ )		
		r	$R^2$	p	r	$R^2$	p	r	$R^2$	p
Surgencia	Superficie	-0.48	0.23	< 0.0001	-0.092	0.009	0.043	-0.23	0.053	< 0.0001
	Media-agua	-0.6	0.36	< 0.0001	0.322	0.1	< 0.0001	-0.52	0.27	< 0.0001
	Fondo	0.73	0.53	< 0.0001	0.048	0.002	0.29	0.157	0.025	0.0005
Relajación	Superficie	-0.54	0.29	< 0.0001	-0.0012	0.0001	0.794	-0.21	0.04	< 0.0001
	Media-agua	-0.52	0.27	< 0.0001	0.112	0.013	0.014	-0.127	0.016	0.006
	Fondo	0.53	0.28	< 0.0001	-0.306	0.094	< 0.0001	0.3	0.09	< 0.0001

El movimiento de la corriente hacia el noroeste ( $V'$ ) fue asociado con la disminución de la biomasa del zooplancton y el movimiento de la corriente hacia el sudeste fue asociado con el incremento de la biomasa del zooplancton en superficie y media-agua (Tabla 3). En el estrato profundo, el flujo hacia el sudeste fue asociado con la disminución de biomasa y el flujo hacia el noroeste con el incremento de la biomasa del zooplancton (Tabla 3), durante ambos periodos de afloramiento costero y relajamiento.

El flujo hacia afuera de la costa ( $U' < 0$ ) se correlacionó con el incremento en la biomasa del zooplancton y el flujo hacia adentro de la costa acompañó la disminución en la biomasa del zooplancton en media agua, durante ambos periodos

de afloramiento costero y relajamiento (Tabla 3). Sin embargo, el comportamiento de los estratos de superficie y fondo fue diferente durante los periodos de afloramiento costero y relajamiento. Sólo durante el período de afloramiento costero se relacionó el incremento en la biomasa del zooplancton con el flujo hacia afuera de la costa (y viceversa) en el estrato superficial (Tabla 3), mientras que solo durante el periodo de relajamiento se relacionó el incremento de la biomasa del zooplancton con el flujo hacia afuera de la costa en el estrato de fondo (Tabla 3).

Las componentes del viento a través de la costa ( $U_w$ ) y a lo largo de la costa ( $V_w$ ) fueron correlacionadas con la biomasa del zooplancton en el estrato superficial ( $r = 0.53$ ,  $p=0.008$  para  $U_w$ ; y  $r = -0.48$ ,  $p = 0.016$  para  $V_w$ ). La biomasa del zooplancton se incrementó en el estrato superficial durante vientos favorables de afloramiento costero, como es típico.

### 8.1.3. Análisis wavelet y coherencia

Los análisis “wavelet” de las series de tiempo son mostrados como gráficas de contorno de poder “wavelet” para caracterizar la variabilidad temporal en los estratos promediados (superficie, media-agua y fondo) (Figura 10).

El análisis “wavelet” de las variables para los tres estratos reveló la dependencia en el tiempo de los periodos dominantes sobre los patrones de mesoescala de afloramiento costero y relajamiento. La temperatura (Figura 10a, 10e, 10i) mostró una oscilación semidiurna que disminuyó en fuerza del afloramiento costero al relajamiento en la superficie, pero que se fortaleció durante el relajamiento en los estratos de media agua y fondo. Esto demuestra la tendencia de profundización de la termoclina, mostrando una mayor variabilidad. En general, las oscilaciones semidiurnas fueron las más fuertes en las capas profundas y las oscilaciones diurnas fueron más débiles y sólo visibles en las dos capas más someras.

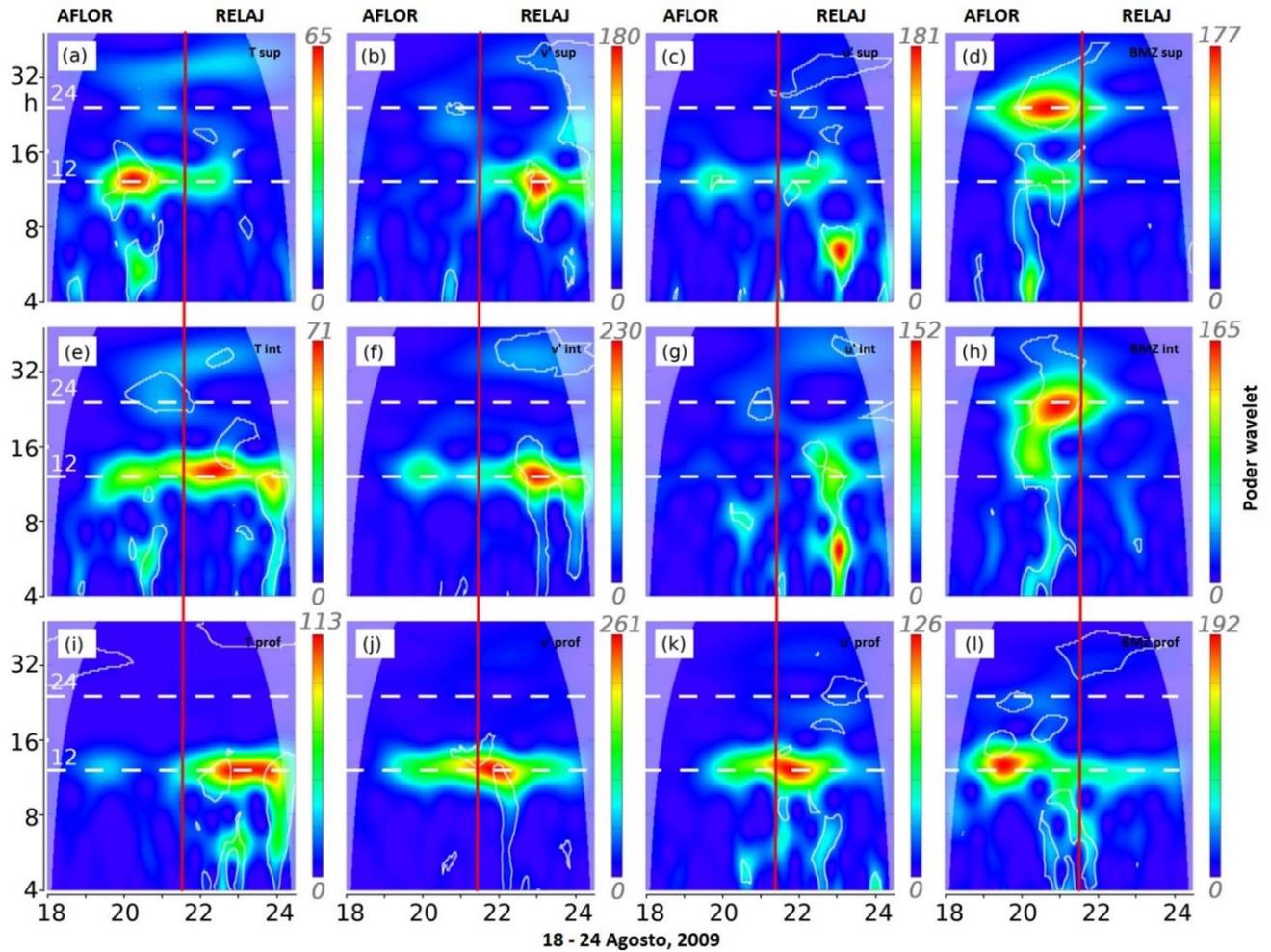


Figura 10. Análisis wavelet del estrato superficial: (a) temperatura, (b) corriente a lo largo de la costa ( $v'$ ), (c) corriente a través de la costa ( $u'$ ), y (d) biomasa del zooplancton; del estrato de media-agua: (e) temperatura, (f) corriente a lo largo de la costa ( $v'$ ), (g) corriente a través de la costa ( $u'$ ), y (h) biomasa del zooplancton; y del estrato profundo: (i) temperatura, (j) corriente a lo largo de la costa ( $v'$ ), (k) corriente a través de la costa ( $u'$ ), y (l) biomasa del zooplancton. Las barras de color representan el poder wavelet entre el cero y valores máximos indicados sobre y bajo la barra. Los ejes verticales representan el periodo y los ejes horizontales representan la fecha. Los periodos mareales son indicados por líneas blancas punteadas. La línea roja marca la separación entre las condiciones de afloramiento costero y relajamiento. El contorno blanco representa el límite de confianza del 95%. (Gráfica realizada por E.D. Barton)

La componente de la corriente a lo largo de la costa ( $v'$ ) (Figuras 10 b, 10f y 10j) también mostró una señal semidiurna en todas las profundidades, más fuertes

durante el periodo de relajamiento pero virtualmente ausentes en los niveles más someros durante el afloramiento costero. De nuevo, el nivel más profundo fue el más energético, pero poca energía fue evidente en la banda diurna a cualquier profundidad. La componente hacia la costa ( $u'$ ) fue energéticamente similar a la capa superficial de la componente a lo largo de la costa, pero disminuyó con la profundidad. La frecuencia semidiurna fue de nuevo evidente en todas las profundidades (Figura 10c, 10g y 10k).

En contraste, la biomasa estimada de zooplancton (Figura 10d, 10h y 10l) mostró una señal diurna fuerte en las capas de superficie y media-agua, y mucho más débil en la capa profunda. Esta señal fue más energética durante el período de afloramiento costero, consistente con el día canónico. Una oscilación semidiurna fue también evidente en todas las profundidades, pero más fuerte durante el afloramiento costero y menos persistente en los dos niveles más someros.

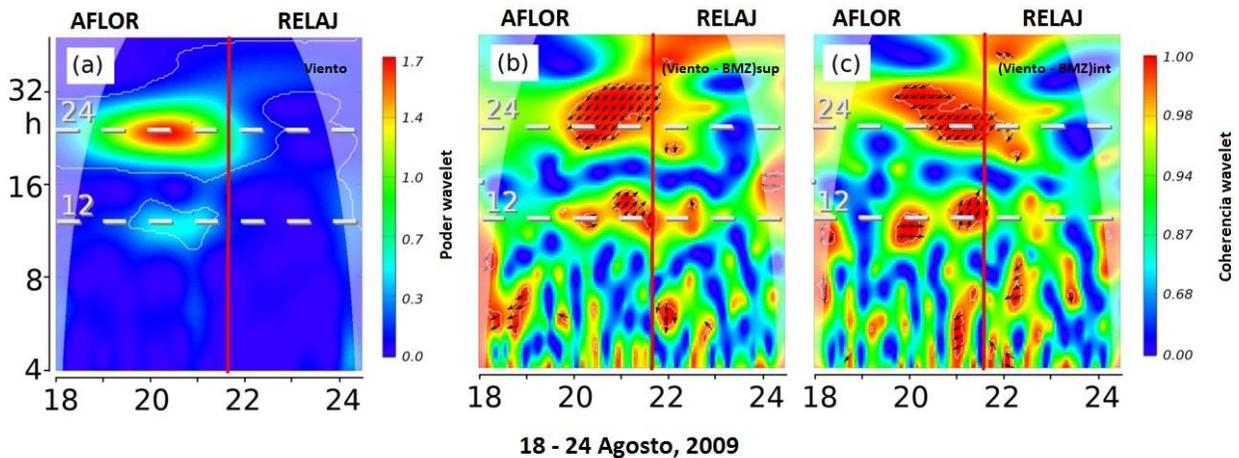


Figura 11. (a) Análisis wavelet del viento a lo largo de la costa ( $V_w$ ), y análisis de coherencia wavelet de: (b) viento y biomasa superficial, (c) viento y biomasa en media-agua. Los ejes verticales representan el periodo y el eje horizontal representan la fecha. La línea roja marca la separación entre las condiciones de afloramiento costero y relajamiento. Las flechas negras son mostradas en los áreas con confianza  $>95\%$  y representa la fase entre las variables. Las flechas señalando exactamente hacia la derecha o hacia la izquierda indican que las series están exactamente en fase o fuera de fase, respectivamente. Las flechas inclinadas hacia arriba o hacia abajo indican las series retrasadas o secundariamente conducidas, respectivamente, por ejemplo verticalmente hacia arriba indican fases de  $90^\circ$ . (Gráfica realizada por E.D. Barton)

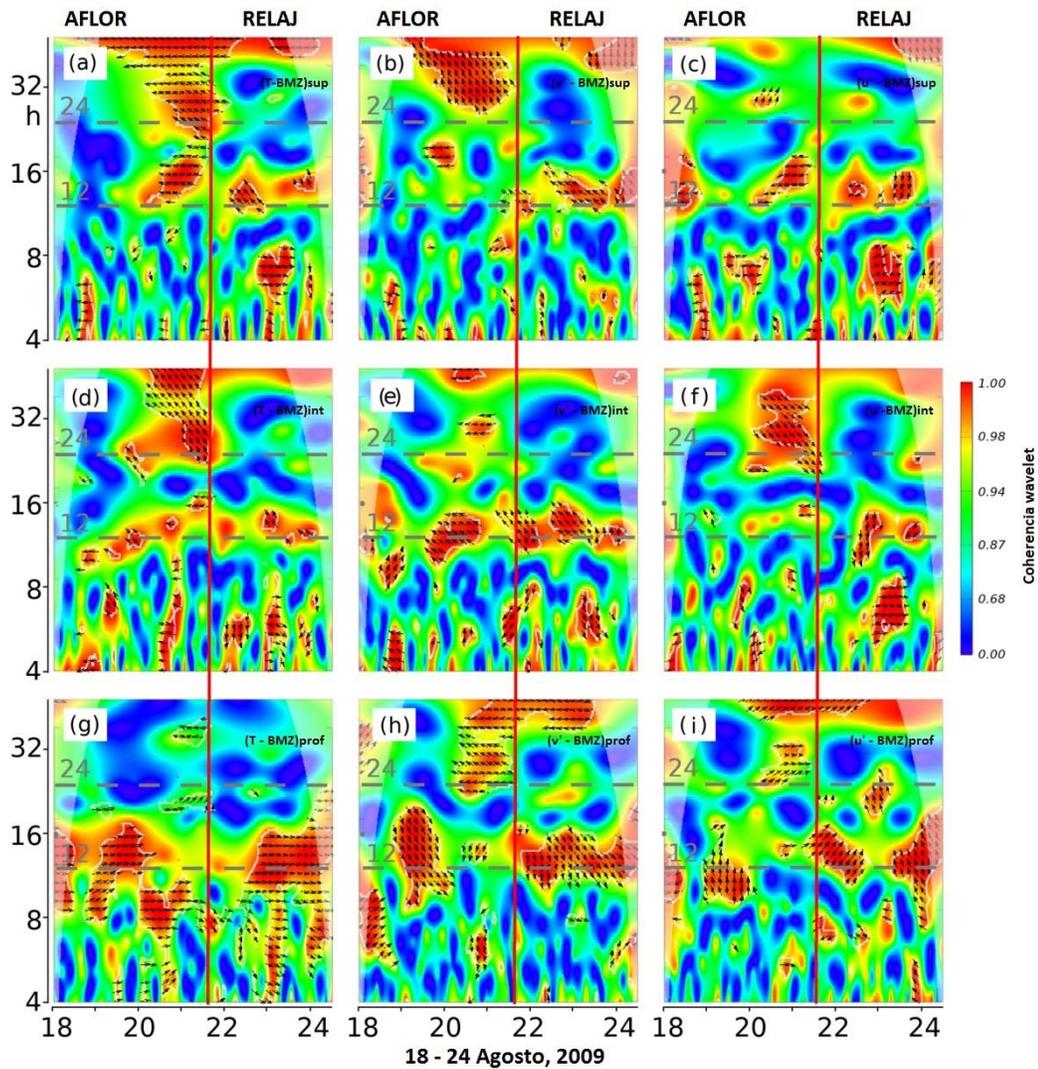


Figura 12. Coherencia wavelet de la biomasa del zooplancton en el estrato superficial con: (a) temperatura, (b) corriente a lo largo de la costa ( $v'$ ), y (c) corriente a través de la costa ( $u'$ ); Coherencia wavelet de la biomasa del zooplancton en estrato de media-agua con: (d) temperatura, (e) corriente a lo largo de la costa ( $v'$ ), y (f) corriente a través de la costa ( $u'$ ); Coherencia wavelet de la biomasa del zooplancton en el estrato profundo con: (g) temperatura, (h) corriente a lo largo de la costa ( $v'$ ), y (i) corriente a través de la costa ( $u'$ ). Los ejes verticales representan el periodo y el eje horizontal representan la fecha. La línea roja marca la separación entre las condiciones de afloramiento costero y relajamiento. Las flechas negras son dibujadas en los áreas con confianza  $>95\%$  y representa la fase entre las variables. Las flechas señalando exactamente hacia la derecha o hacia la izquierda indican que las series están exactamente en fase o fuera de fase, respectivamente. Las flechas inclinadas hacia arriba o hacia abajo indican las series retrasadas o secundariamente conducidas, respectivamente, por ejemplo verticalmente hacia arriba indican fases de  $90^\circ$ . (Gráfica realizada por E.D. Barton)

La componente del viento a lo largo de la costa ( $V_w$ ) fue dominada por la variabilidad diurna en el periodo de afloramiento costero, y con una variabilidad algo más débil en el período de 12 h (Figura 11a). La coherencia con la biomasa en el periodo diurno fue la más clara (Figura 11b y 11c). La biomasa estuvo retrasada con respecto al viento (fuera de fase) en las capas superiores, pero dirigida por la misma cantidad en la capa de media agua (Figura 11b y 11c).

La coherencia “wavelet” entre la temperatura y la biomasa estimada reveló algunas coherencias diurnas en las capas superiores durante el periodo de afloramiento costero (Figura 12a y 12d). La capa profunda no mostró coherencia diurna; sin embargo, mostró una fuerte coherencia semidiurna, la cual reveló que la biomasa del zooplancton y la temperatura estaban casi completamente en fase (flechas apuntando a la derecha) durante ambos periodos de afloramiento costero y relajamiento (Figura 12g).

Los resultados de la coherencia “wavelet” para las series de la corriente  $v'$  y la biomasa estimada son similares en la banda semidiurna, pero poca coherencia fue observada en la banda diurna durante el periodo de afloramiento costero (Figura 12b, 12e y 12h). Las capas de media agua y profunda mostraron coherencia “wavelet” a frecuencia semidiurna, entre la componente a lo largo de la costa y la biomasa estimada (Figura 12e y 12h). Sin embargo, en este caso, la corriente a lo largo de la costa y la biomasa del zooplancton estuvieron fuera de fase (entre 2 – 3 horas), en ambos periodos de afloramiento costero y relajamiento.

Los resultados de la coherencia “wavelet” para las series de la corriente  $u'$  y la biomasa estimada mostraron solo episodios limitados de coherencia en algunas de las capas y algunos periodos (Figura 12c, 12f y 12i), pero en media agua la coherencia diurna, fuera de fase, emergió al final del periodo de afloramiento costero (Figura 12f) y la coherencia semidiurna en la capa profunda fue intermitente durante el relajamiento (Figura 12i).

## **8.2. Distribución vertical y abundancia de ictioplancton y de nauplios de copépodos durante el evento de marea interna.**

### 8.2.1. Condiciones ambientales

Como se comentó anteriormente, durante los días 19 y 20 de agosto, las series temporales del nivel del mar, temperatura y corrientes mostraron un claro patrón de marea interna, con frecuencia predominantemente semidiurna, desarrollada bajo condiciones de afloramiento costero (Figura 13a-d).

La temperatura mostró una columna de agua claramente estratificada, con una termoclina (isoterma de 15°C) más somera al desarrollarse la marea interna bajo condiciones de afloramiento costero durante estos dos días. Esta estratificación permitió el desplazamiento de la onda interna de marea (Figura 13b). Dos fases frías, dos frentes de marea interna y dos fases cálidas ocurrieron cada día a frecuencia semidiurna. La fase fría fue caracterizada por el bombeo de agua fría sub-superficial que ascendía desde el estrato profundo ( $\leq 15^\circ\text{C}$ ). Los frentes de marea interna fueron identificados como fuertes incrementos de temperatura ( $>2^\circ\text{C}$ ) en pocos minutos cerca de la superficie. El frente de marea interna precedió el comienzo de la fase cálida, durante la cual se observó el hundimiento de agua cálida en el estrato de media-agua. Así mismo, ondas internas de alta frecuencia se formaron sobre la isoterma de 15°C (Figura 13b).

Las velocidades de la marea interna fueron cercanas a 0.15 m/s. La dirección de la corriente a través de la costa ( $U'$ ) mostró flujos hacia la costa (valores positivos) y hacia afuera de la costa (valores negativos) (Figura 13c). La dirección de la corriente a lo largo de la costa ( $V'$ ), cuya dirección de propagación principal de la marea interna es  $304^\circ$  (con respecto al norte), mostró flujos hacia el noroeste (valores positivos) y hacia el sureste (valores negativos) (Figura 13c), evidenciando sus características baroclínicas ambos días de estudio.

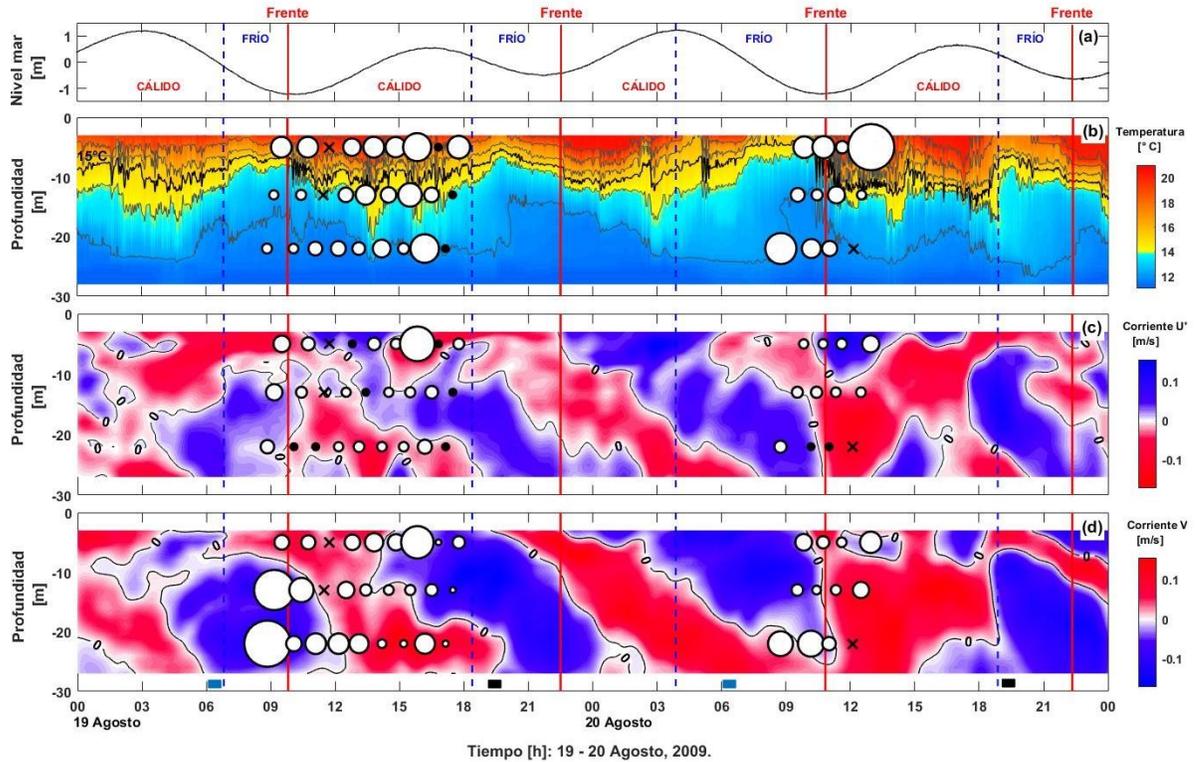


Figura 13. Para el período del 19 – 20 Agosto, 2009 en la ubicación N4: (a) Nivel del mar. (b) Temperatura vs. Profundidad; donde la línea negra subrayada muestra la isoterma de 15 °C (asociada a la termoclina); los círculos blancos superpuestos representan la abundancia de huevos de peces cuya abundancia oscila de 0.44 a 9.41 ind/m<sup>3</sup> (los puntos negros son cero abundancia). (c) Componente de la corriente perpendicular a la costa U' (valores positivos hacia 34°) vs. Profundidad; los círculos blancos superpuestos representan la abundancia de larvas de peces, cuya abundancia oscila de 0.12 a 10.54 ind/m<sup>3</sup> (los puntos negros son cero abundancia) (d) Componente de la corriente paralela a la costa V' (negativa hacia 56°) vs. Profundidad; los círculos blancos superpuestos representan la abundancia de nauplios de copépodos cuyas abundancias oscilan de 2.11 a 2402.2 ind/m<sup>3</sup>. En (b), (c) y (d), las cruces negras corresponden con los tiempos a los que no hay datos biológicos. La línea vertical punteada azul corresponde al comienzo de la fase fría y la línea vertical roja corresponde con el frente de la marea interna y el comienzo de la fase cálida. En (d) el rectángulo azul representa el amanecer y el rectángulo negro representa el atardecer.

### 8.2.1. Distribución vertical y cambios en la abundancia del zooplancton durante el paso del frente de marea interna.

La distribución vertical del ictioplancton mostró mayores abundancias en el estrato superficial, localizado sobre la termoclina (Figura 13b-c), mientras las abundancias disminuyeron en media agua y fondo. Durante la fase fría, los huevos de peces no mostraron tendencia de acumulación en ningún estrato durante el 19 y 20 de Agosto (Figura 13b), ni fueron observados cambios significativos durante el paso de los frentes de marea interna (Figura 14a; Tabla 4). Sin embargo, durante la fase cálida, un incremento de huevos de peces pudo observarse en la columna de agua, lo que podría asociarse con un hundimiento de la termoclina (19 Agosto), y una alta abundancia (9.14 ind/m<sup>3</sup> el 20 Agosto) fueron observados en el estrato superficial (Figura 13b). Durante la fase fría, las larvas de peces tampoco mostraron una tendencia general en ningún estrato durante ambos días (Figura 13c), ni cambios significativos fueron observados durante el paso del frente de la marea interna (Figura 14b; Tabla 4). Sin embargo, durante la fase cálida, una alta abundancia de larvas de peces fue observada (10.54 ind/m<sup>3</sup> el 19 Agosto) en el estrato superficial (Figura 13c). El resultado del análisis ANOVA factorial ( $p = 0.28$  para huevos de peces;  $p = 0.54$  para larvas de peces) mostró que los huevos y larvas de peces no se acumularon en ninguna fase ni en ningún estrato durante el paso del frente de marea interna. La mayoría del ictioplancton fueron huevos de peces (68.34%). La mayoría de las larvas de peces identificadas tenían saco vitelino (79.52%), el cual evidenció los estadios tempranos de vida en el área y zonas de desoves costeros (ver Tabla 5). No hubo relación significativa del ictioplancton con ninguna variable ambiental (temperatura, nivel del mar, corriente paralela a la costa V', corriente perpendicular a la costa U' o energía cinética total; Tablas 6 y 7). Sin embargo, las larvas de peces mostraron una relación con la biomasa del zooplancton en el estrato superficial ( $r=0.639$ ,  $p=0.025$ ; Tabla 7).

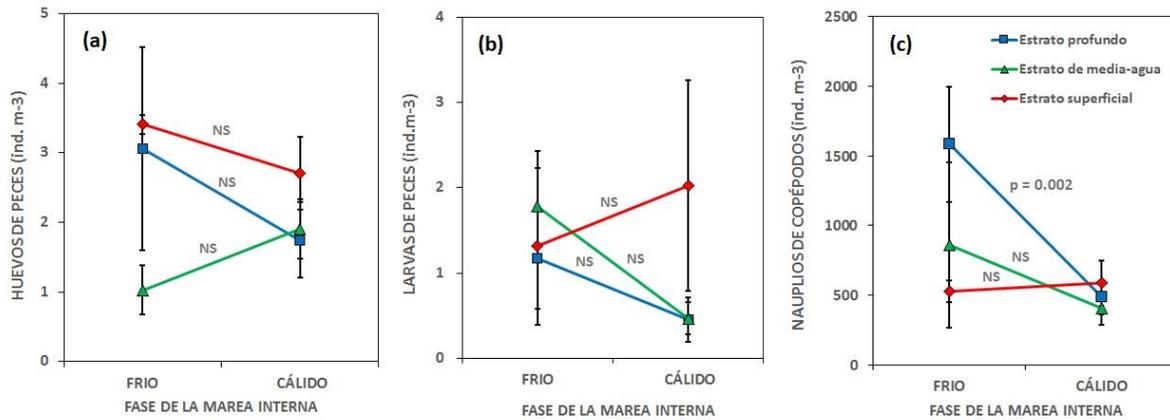


Figura 14. Abundancia media de los organismos para cada fase de la marea interna (fría y cálida) y estrato (superficie, media-agua y fondo) para: (a) huevos de peces, (b) larvas de peces, (c) nauplios de copépodos. Las barras verticales corresponden con el error estándar. Números sobre cada línea muestras el valor p comparando las dos fases de la marea interna para cada estrato cuando la prueba post-hoc de Fisher LSD es menor a 0.05, siendo NS no significativo.

Tabla 4. ANOVA Factorial, con la fase de la marea interna (fría y cálida) vs. Estrato (superficie, media-agua y fondo) para los huevos de peces, larvas de peces y nauplios de copépodos.

HUEVOS PECES	SS	DF	MS	F	p
Fase	0.945	1	0.945	0.458	0.504
Estrato	11.129	2	5.565	2.697	0.086
Fase *Estrato	5.563	2	2.781	1.348	0.277
Error	55.710	27	2.063		
LARVAS PECES	SS	DF	MS	F	p
Fase	1.282	1	1.282	0.343	0.563
Estrato	3.314	2	1.657	0.443	0.646
Fase* Estrato	4.781	2	2.39	0.639	0.535
Error	100.897	27	3.737		
NAUPLIOS COPÉPODOS	SS	DF	MS	F	p
Fase	1628642	1	1628642	6.948	0.014
Estrato	1141116	2	570558	2.434	0.107
Fase* Estrato	1461385	2	730692	3.117	0.061
Error	6328675	27	234395		

La distribución vertical de los nauplios de copépodos mostró las mayores abundancias en el estrato profundo (2402.23 ind/m<sup>3</sup> para el 19 de Agosto), por debajo de la termoclina, mientras las abundancias más bajas fueron observadas en el estrato de media agua (Figura 13d). Durante la fase fría, se observó una mayor abundancia significativa de nauplios de copépodos en el estrato profundo ( $p = 0.002$ ; Figura 14c); esta abundancia disminuyó después del paso del frente de marea interna. La ANOVA factorial (Tabla 4) mostró una tendencia general hacia una interacción entre la fase de las marea interna y los estratos muestreados ( $p = 0.061$ ), los nauplios de copépodos incrementaron por debajo de la termoclina durante la fase fría ( $p = 0.014$ ). Durante la fase cálida, la abundancia de nauplios de copépodos fue más baja, con los valores más bajos de abundancia (2.1 ind/m<sup>3</sup> para el 19 de Agosto) observados en el estrato de media agua. Los resultados de la correlación de Pearson no mostraron resultados significativos en relación a la temperatura, nivel del mar, corriente perpendicular a la costa  $U'$  y energía cinética total. Sin embargo, una relación entre la corriente paralela a la costa  $V'$  y la abundancia de nauplios de copépodos fue encontrada en el estrato profundo ( $r = -0.668$ ,  $p = 0.018$ ; Tabla 8); fue detectada una relación con la biomasa del zooplancton en superficie ( $r = 0.629$ ,  $p = 0.028$ ; Tabla 8) y media agua ( $r = 0.714$ ,  $p = 0.009$ ; Tabla 8).

**Tabla 5.** Principales larvas de peces identificadas y su estado de vida. El estado mayoritario tenía el saco vitelino (79.52%), hubo un porcentaje pequeño en pre-flexión (18.57%) y mínimo en flexión (1.91%). Las larvas de peces correspondieron con el 31.66 % del ictioplancton cuantificado, con un 68.34% siendo huevos de peces.

FAMILIA	ESPECIES	LARVAS TOTALES (ind)	
Paralichthyidae	<i>Citharichthys stigmaeus</i>	Saco vitelino	64
		Pre-flexión	8
	<i>Paralichthyidae californicus</i>	Saco vitelino	3
		Pre-flexión	1
	<i>Hippoglossina stomata</i>	Saco vitelino	2
	Labridae		Saco vitelino
		Pre-flexión	4
Engraulidae	<i>Engraulis mordax</i>	Saco vitelino	19
		Pre-flexión	11
Scombridae	<i>Scomber japonicus</i>	Saco vitelino	25
Serranidae	<i>Paralabrax clathratus</i>	Saco vitelino	8
		Pre-flexión	3
		Flexión	1
	Otros	Saco vitelino	6
		Pre-flexión	4
Clupeidae	<i>Sardinops sagax</i>	Saco vitelino	5
		Pre-flexión	2
Otros		Saco vitelino	2
		Pre-flexión	6
		Flexión	3
No identificados		Saco vitelino	2
		Destruídas	6

Tabla 6. Correlación de Pearson entre los huevos de peces y las variables ambientales.

HUEVO DE PECES												
	Temperatura		Nivel del mar		Corriente U'		Corriente V'		Energía cinética		Biomasa zooplancton <i>in situ</i>	
	r	p	r	p	r	p	r	p	r	p	r	p
Superficie	0.102	0.753	-0.145	0.654	0.195	0.544	0.022	0.946	-0.354	0.259	0.337	0.285
Media-agua	0.447	0.145	0.329	0.296	-0.206	0.521	0.223	0.486	-0.475	0.118	0.188	0.559
Fondo	0.344	0.274	0.012	0.971	0.390	0.210	0.222	0.488	-0.189	0.556	0.410	0.185

Tabla 7. Correlación de Pearson entre las larvas de peces y las variables ambientales.

LARVAS DE PECES												
	Temperatura		Nivel del mar		Corriente U'		Corriente V'		Energía cinética		Biomasa zooplancton <i>in situ</i>	
	r	p	r	p	r	p	r	p	r	p	r	p
Superficie	0.257	0.420	0.248	0.437	-0.170	0.598	-0.214	0.503	0.114	0.723	0.639	0.025
Media-agua	-0.571	0.053	-0.355	0.257	-0.297	0.348	-0.280	0.378	0.116	0.720	0.440	0.152
Fondo	0.214	0.503	0.138	0.669	0.546	0.066	-0.050	0.878	0.204	0.525	0.474	0.119

Tabla 8. Correlación de Pearson entre los nauplios de copépodos y las variables ambientales.

NAUPLIOS DE COPÉPODOS												
	Temperatura		Nivel del mar		Corriente U'		Corriente V'		Energía cinética		Biomasa zooplancton <i>in situ</i>	
	r	p	r	p	r	p	r	p	r	p	r	p
Superficie	0.198	0.537	0.176	0.584	0.001	0.998	-0.106	0.742	-0.205	0.523	0.629	0.028
Media-agua	-0.313	0.322	-0.476	0.118	-0.068	0.834	0.098	0.762	-0.239	0.455	0.714	0.009
Fondo	-0.537	0.072	-0.569	0.054	0.418	0.176	-0.668	0.018	-0.274	0.389	0.164	0.610

## 9. Discusión

### 9.1. Distribución vertical de la biomasa del zooplancton durante el forzamiento de la marea interna bajo condiciones diferentes de mesoescala (afloramiento costero - relajamiento).

El uso de la señal acústica backscatter ha hecho posible explorar distribuciones del zooplancton a varias frecuencias y duraciones imposibles de visualizar sólo con muestreos de plancton *“in situ”*. El método acústico que se ha mostrado provee una razonable estimación de la biomasa del zooplancton (con 48% de la variabilidad explicada). La aproximación usada detectó individuos o agregaciones de zooplancton que oscilan en un tamaño  $> 0.61$  mm (614.4 kHz, siendo la longitud de frecuencia de 2.44 mm), correspondiendo principalmente con fases larvales y juveniles de eufausidos, larvas de cangrejos, balanos, larvas de peces, cladóceros y adultos-juveniles-nauplios de copépodos, como se observaron en las muestras colectadas con la red (Liévana-MacTavish *et al.*, 2016; Ibáñez-Tejero observ. pers.). La validez de las estimaciones fue respaldada por la relación significativa entre la biomasa medida con los lances de red de zooplancton *“in situ”* y la aproximación acústica. Aunque la relación entre la señal del backscatter y la biomasa estimada quizá sea considerada débil, ya que sólo explica un 48% de la variabilidad, estudios previos han encontrado similares valores o más bajos 18-59% (Wade & Heywood, 2001), 25% (Jiang *et al.*, 2007), 43% (Lara-López & Neira, 2008). Se reconoce que el restante 52% quizá se deba a otros reflectores del sonido los cuales podrían afectar a la señal acústica, tales como factores abióticos como sedimentos, burbujas de aire, y discontinuidades de densidad (Deines, 1999; Thompson & Emery, 2014), así como movimiento de las corrientes (Weibe & Greene, 1994) y factores bióticos como otros organismos más grandes no capturados por la red. El backscatter acústico depende de las propiedades químicas (lípidos, proteínas, contenido de carbono), talla, forma, y estructura interna de los organismos reflectores (Wiebe *et al.*, 1990; Stanton *et al.*, 1994), así como su orientación en la columna de agua. La natación de organismos más grandes proveen parte de retorno de la señal, pero son capaces de evitar la red, por tanto contribuyen

parte de la incertidumbre (Au & Hastings, 2008). Sin embargo, la biomasa del zooplancton estimada a partir de la relación significativa con la biomasa “*in situ*” proporciona una visualización altamente probable válida sobre la distribución de zooplancton y abundancia a escalas espacio temporales inalcanzables de otra forma.

Procesos tales como la marea interna y las ondas internas de alta frecuencia no pueden, en la práctica, ser efectivamente muestreadas “*in situ*” con lances de red a diferentes profundidades a las frecuencias evaluadas en el presente estudio. Los métodos acústicos, sin embargo, pueden proveer una estimación complementaria para explorar la dinámica de alta frecuencia en la zona costera y proveer una apropiada cobertura espacial y temporal necesaria para estudiar sistemas rápidamente cambiantes (Haury *et al.*, 1983; Wiebe & Greene, 1994). Adicionalmente, el uso de imágenes y métodos ópticos podrían proveer además información respecto a la talla y las especies observadas, las cuales ciertamente podrían ayudar a explorar la interacción entre los organismos zooplanctónicos y los procesos físicos de alta frecuencia (Baumgartner *et al.*, 2013; Greer *et al.*, 2014).

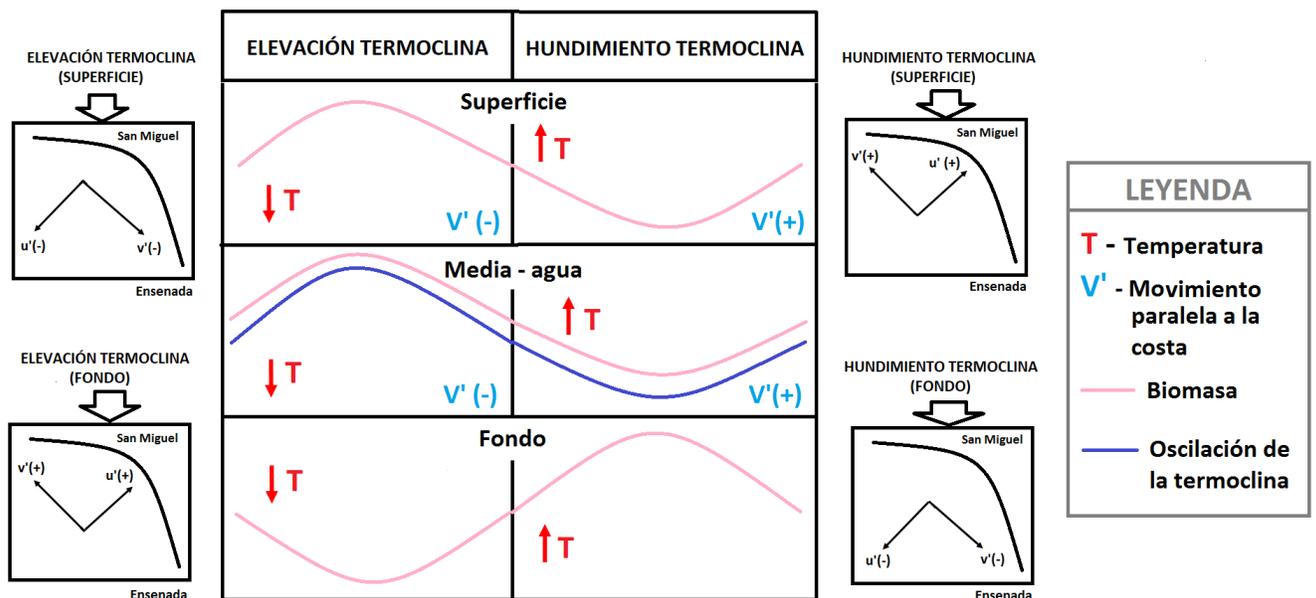
El cambio en las condiciones de afloramiento costero a relajamiento presentó la oportunidad de analizar el efecto de las ondas internas de marea sobre el zooplancton bajo circunstancias contrastantes. Debido a que tanto la dirección del flujo a lo largo de la costa y la circulación del afloramiento costero asociada se invirtieron a mitad del periodo de estudio, los movimientos verticales de las ondas alteraron la columna de agua. Durante el período de afloramiento costero, los pulsos intermitentes hacia el ecuador del viento diurno provocaron mayores concentraciones de biomasa, estando dicho incremento retrasado en profundidad. Esto fue facilitado por la proximidad de la termoclina a la superficie. Sin embargo, en el período de relajamiento, la termoclina se profundizó, por lo que la elevación de la cresta de la onda, en ausencia de viento, fue insuficiente para traer aguas más profundas a superficie o generar una respuesta fuerte en la biomasa, en contraste al periodo de afloramiento costero. La variabilidad de la onda interna de marea fue asociada con una mayor biomasa del zooplancton durante el afloramiento costero que durante el relajamiento. Esta alta biomasa del zooplancton podría ser debida principalmente a copépodos, los cuales se conoce que

se incrementan durante periodos de afloramiento costero debido al aumento de nutrientes que afloran (García-Pamanes *et al.*, 1991; Peterson, 1998). El fitoplancton se incrementa y con ello las concentraciones de alimento para los copépodos, propiciando una mayor producción de huevos y crecimiento de éstos (Conover, 1988; Peterson, 1998). Las muestras “*in situ*” estuvieron dominadas por copépodos de pequeño tamaño, principalmente adultos y juveniles, pero también con una alta presencia de nauplios de copépodos. Estos organismos pueden ser detectados individualmente o en agregaciones por señales acústicas (Holliday & Pieper, 1980, 1995; Holliday *et al.*, 1989), ya que su estructura anatómica favorece que puedan ser detectados (Stanton *et al.*, 1994). Esto ha posibilitado que estudios previos especializados con señales multi-frecuencia (McManus *et al.*, 2005; Lavery *et al.*, 2010) hayan mostrado que los copépodos forman capas de zooplancton que responden a la actividad de las ondas internas. En el presente estudio, quizá las capas del ADCP no son tan evidentes como estos estudios previos, esto podría deberse a la única frecuencia usada y los cambios de mesoescala superpuestos sobre la marea interna.

La dominancia de la señal semidiurna fue debido a que la onda interna de marea fue el principal forzamiento en el área que afecta la temperatura, corrientes a lo largo y a través de la costa, y a la biomasa del zooplancton, aunque las coherencias entre las variables variaron considerablemente. La temperatura y la biomasa del zooplancton fueron coherentes y estuvieron en fase en la capa profunda, mostrando una relación directa, lo cual es lógico debido a la importancia de la estratificación durante el evento de la marea interna. Sin embargo, las corrientes a lo largo de la costa y la biomasa del zooplancton en las capas profundas estuvieron fuera de fase, mostrando una dependencia indirecta entre ambas, lo cual pudiese ser debido a la dependencia de los eventos de mesoescala que alteran el tiempo de llegada de la señal semidiurna en las capas de fondo.

Como se esperaba en un sistema estratificado, forzado por mareas internas a frecuencia semidiurna, la distribución de la biomasa de zooplancton por arriba y por debajo de la termoclina fue modulada por el asomeramiento y hundimiento de la

termoclina. Las series temporales de la biomasa estimada del zooplancton demostraron distribuciones contrastantes entre las capas de superficie y fondo durante la marea interna, cuyo comportamiento en media-agua fue similar al dado en el estrato superficial. Durante la fase fría de la marea interna semidiurna, cerca de superficie, el asomeramiento de la termoclina fue asociado con más biomasa de zooplancton, aguas más frías, y flujos de agua hacia el sudeste. Por otra parte, cerca del fondo, este asomeramiento de la termoclina durante la fase fría de la marea interna fue asociado con menores biomazas del zooplancton. Durante la fase cálida de la marea interna, cerca de superficie, el hundimiento de la termoclina fue caracterizado por la reducción de la biomasa, aguas más cálidas, y flujo hacia el noroeste. Al mismo tiempo, cerca del fondo, este hundimiento de la termoclina fue asociado con biomazas más altas. La observación del conjunto de estas variables ambientales posibilitó observar este patrón de distribución vertical de la biomasa del zooplancton durante la marea interna (Figura 15), el cuál fue persistente durante ambos periodos de afloramiento costero y relajamiento.



**Figura 15.** Patrón de distribución vertical de la biomasa estimada del zooplancton durante la marea interna. Este patrón es común bajo ambas condiciones de mesoescala (afloramiento costero-relajamiento).

También fue observada una señal diurna en el día canónico de la biomasa del zooplancton durante el período de afloramiento costero, cuando los vientos eran del noroeste. La concentración de la biomasa del zooplancton fue asociada con una fuerte brisa marina que caracterizó las condiciones de afloramiento costero, aunque el mecanismo es aún incierto. [Fisher et al., \(2014\)](#) y [Garland et al., \(2002\)](#) reportaron que el forzamiento del viento afectó al transporte del zooplancton a través de la costa en aguas someras, como sería esperado en un período de afloramiento costero. En nuestra zona costera, la variabilidad débil fue visible en la banda diurna sólo en las capas someras, mientras que las oscilaciones semidiurnas fueron más fuertes en las capas profundas. Esta misma variabilidad fue observada en una bahía central de Chile influenciada por el afloramiento costero ([Valle-Levinson et al., 2000](#)). Sin embargo, durante el período de relajamiento, la señal diurna no fue observada ni en el día canónico ni en el análisis wavelet en nuestra zona costera.

Estudios previos han mostrado diferentes distribuciones y abundancias para unos pocos grupos del zooplancton durante la marea interna. [Lievana-MacTavish et al., \(2016\)](#) encontró más nauplios de balanos en la capa superficial durante la fase cálida, mientras que las zoeas de cangrejos fueron más abundantes cerca del fondo durante la fase fría. La acumulación durante las fases les confiere una ventaja para posteriormente ser transportados y llegar a la zona costera, como es el caso de los balanos que se asientan en la costa ([Pineda et al., 2007](#)). Las diferentes distribuciones de estos organismos sobre y por debajo de la termoclina pueden ser debidas a su ontogenia, dando lugar a diferentes comportamientos según sus requerimientos y beneficiándose de la marea interna para completar su ciclo de vida. Aunque otros organismos del zooplancton han mostrado diferentes comportamientos comparados con los nauplios de balanos y zoeas de cangrejos, como los copépodos. Se han encontrado mayores concentraciones de copépodos por debajo de la termoclina durante la marea interna, aunque sin asociarse a ninguna fase en particular de ésta ([Haury et al., 1983](#)), esto podría deberse a que son favorecidos por la advección en las aguas profundas para mantenerse dentro de bahía o para evitar ser depredados por organismos mayores que se encuentren en superficie. En general, los valores de la biomasa del zooplancton encontrados en este estudio son más altos que la media

anual reportada para el sistema sur de la Corriente de California durante 2009 (Kang & Ohman, 2014) y que la biomasa de zooplancton encontrada en Florida ( $0 - 1 \text{ mL/m}^3$ ) durante un evento de marea interna (Leichter *et al.*, 1998); aunque es importante destacar que el tipo de red y muestreos fueron diferentes.

Los resultados discutidos en el presente estudio, muestran que en aguas cercanas a la costa, el zooplancton puede ser simultáneamente afectado por fenómenos tales como la marea interna semidiurna, el forzamiento del viento diurno, y los procesos de mesoescala, tales como el afloramiento costero. Mediante el uso de un ADCP backscatter, la biomasa estimada del zooplancton posibilita el estudio de patrones de variabilidad del zooplancton en la columna de agua resultado de diferentes factores de forzamiento. En este caso, los organismos observados *in situ* estaban principalmente en tallas  $>0.61 \text{ mm}$  (principalmente copépodos y fases tempranas de balanos, zoeas de cangrejos y larvas de peces), lo cual corresponde con las medidas del ADCP backscatter. Otros estudios han encontrado una relación entre la marea interna y las concentraciones de plancton usando lances de red de plancton (Leichter *et al.*, 1998; Lievana-MacTavish *et al.*, 2016) y estimaciones acústicas (Haury *et al.*, 1983; McManus *et al.*, 2005). Sin embargo, estudios que emplean estimaciones acústicas para buscar cambios en el plancton a alta frecuencia durante la marea interna son pocos (McManus *et al.*, 2005; Lavery *et al.*, 2010).

La metodología usada reveló un complicado conjunto de factores que modularon la biomasa del zooplancton, y proveyeron más detalle de los patrones producidos durante la marea interna que los proporcionados por los lances de red convencionales. Esta aproximación proporciona resultados manejables en un océano costero a una escala temporal y espacial (vertical) adecuada para explorar y comprender la variabilidad de la distribución vertical del zooplancton durante un forzamiento de alta frecuencia como es la marea interna.

## 9.2. Distribución vertical y abundancia de ictioplancton y de nauplios de copépodos durante el evento de marea interna.

En este estudio, los estados de vida tempranos de los nauplios de copépodos, pero no del ictioplancton (huevos y larvas de peces), mostraron diferentes distribuciones verticales y abundancias comparando la fase fría y la fase cálida de la marea interna. Los nauplios de copépodos, los cuales se encuentran en mayor abundancia en las aguas profundas, se acumularon en el estrato profundo durante la fase fría de la marea interna como se predijo, pero los huevos y las larvas de peces no mostraron ningún patrón de acumulación en ninguna fase ni ningún estrato durante el evento. La marea interna es un fenómeno dinámico, y la acumulación en cada fase de la marea interna no es necesariamente un proceso pasivo. La acumulación involucra la interacción entre la flotabilidad, el comportamiento, la preferencia del organismo por la luz, alimento y evitar al depredador, así como la advección pasiva por las corrientes (Franks, 1992; Pineda *et al.*, 2009; Pineda & Reynolds, 2018), lo que puede explicar aquí la diferencia encontrada para los diferentes grupos de organismos. Desafortunadamente, debido a que estos grupos poseen diferentes formas de locomoción y flotabilidad, difiere en la determinación de la causa exacta de las diferencias encontradas. También hay pocos trabajos sobre flujos en tanques para explorar en detalle la respuesta de estos organismos a los diferentes flujos como existe en la literatura para los balanos (Helfrich & Pineda, 2003; Scotti & Pineda, 2007). Sin embargo, este estudio apoya la idea de que no todos los grupos y estadios larvales del zooplancton se acumulan de la misma forma que el meroplancton (balanos y cangrejos) durante el forzamiento de la marea interna (Pineda, 1999; Liévana-MacTavish *et al.*, 2016). Este estudio además demuestra que la acumulación es un proceso complejo que involucra un conjunto de factores que deben tenerse en cuenta cuando se hacen predicciones sobre cómo se acumulan los organismos durante fenómenos costeros dinámicos, como es el forzamiento de la marea interna.

Los nauplios de copépodos fueron más abundantes en el estrato profundo, lo cual podría relacionarse con la profundidad de eclosión de los huevos (Mauchline, 1998). La presencia de copépodos adultos en profundidad (Golçalves *et al.*, 2012; Ibáñez-

Tejero observ. pers.) puede estar asociado a la presencia de nauplios de copépodos, ya que los adultos se estarían reproduciendo y poniendo huevos (Mauchline, 1998). Los huevos de copépodos son densos y se hunden en la columna de agua, cuando eclosionan se incrementa el número de nauplios de copépodos en profundidad en las aguas costeras (Mauchline, 1998). Los nauplios de copépodos tempranos se alimentan primero de su saco de aceite y posteriormente, en su etapa naupliar tardía, se alimentan de pellets fecales y fitoplancton (Sekiguchi, 1974; Green *et al.*, 1992). Esto podría estar relacionado con la preferencia de los copépodos por las capas frías y ricas en clorofila asociadas con el fitoplancton (Fernández, 1979; Bautista *et al.*, 1994). Los nauplios de copépodos fueron relacionados con la corriente hacia el suroeste durante la fase fría en el estrato profundo, pudiendo ser advectados pasivamente cuando las aguas más profundas, donde son más abundantes, son bombeadas hacia superficie en el lugar de muestreo. El incremento en clorofila y fitoplancton asociado en los estratos más profundos, bombeados durante la fase fría de la marea interna (Witman *et al.*, 1993; Leichter *et al.*, 1996; Ladah *et al.*, 2012), podría favorecer a los nauplios de copépodos advectándolos en la misma parcela de agua donde se encuentra su alimento (Golçalves *et al.*, 2012). Debido a que la velocidad de nado de los copépodos es baja, 0.5 – 2 mm/s (Mauchline, 1998), es improbable que tengan capacidad para moverse horizontalmente contra la corriente. Sin embargo, a medida que agoten su saco de aceite su flotabilidad podría cambiar, conllevando a un cierto control ontogenético de su profundidad. Esto podría llevar a una mayor acumulación (Helfrich & Pineda, 2003), y retención (Mauchline, 1998; Gonçalves *et al.*, 2012) de nauplios de etapa tardía en la fase fría de la marea interna por advección. La acumulación y advección durante la fase fría en el estrato profundo podría beneficiarles reteniéndolos dentro de la bahía con su alimento potencial.

Por otra parte, el ictioplancton no mostró cambios temporales significativos ni cambios en la profundidad en ninguna de las fases de la marea interna, y no mostraron relación con las corrientes. Estudios previos encontraron acumulaciones de larvas de peces en el agua superficial asociado con slicks superficiales (ondas internas de alta frecuencia) durante los eventos de marea interna (Shanks, 1983; Kingsford & Choat, 1986). Los estados tempranos del ictioplancton, huevos de peces y larvas vitelinas,

tienen flotabilidad positiva, por lo que se esperaba que se acumulasen en la fase cálida de la marea interna (Helfrich & Pineda, 2003), sin embargo, los resultados no mostraron cambios significativos en la abundancia, ni en la fase ni estratos durante las fases de la marea interna. Es posible que la flotabilidad y prácticamente nula velocidad de natación del ictioplancton en sus estadios tempranos de vida, incrementen su presencia en aguas superficiales y por tanto les permita ser más afectados por slicks superficiales que por el frente de la marea interna. Desafortunadamente, no fue posible evaluar en detalle los slicks superficiales u ondas internas de alta frecuencia en este estudio.

El ictioplancton observado en las muestras se compuso principalmente de huevos de peces y larvas de peces con su saco vitelino. Esto podría indicar un área de desove de adultos cercana, y que los huevos hubiesen sido dispersados o advectados por las corrientes (Pittman & McAlpine, 2001). Las larvas de peces identificadas fueron especies típicas del área costera asociada a la Corriente de California, por ejemplo *Paralichthyidae spp.*, *Scomber japonicus* o *Engraulix mordax* (Moser, 1996; Valencia-Gasti *et al.*, 2015). Un estudio en particular, mostró resultados positivos durante el frente de marea interna con estadios más desarrollados de larvas de peces (Shanks, 1988), lo cual podría relacionarse con el reclutamiento. Aunque el frente de marea interna no favorece la acumulación de ictioplancton en sus estadios tempranos, su presencia en la superficie quizá les provea un hábitat favorable de alimentación para su crecimiento.

La alta frecuencia del muestreo biológico requerido para estudiar cambios durante el paso del frente de marea interna dificulta este tipo de estudio. En este caso, el muestreo con redes cada 20 min en 3 estratos (es decir, una muestra cada hora por estrato) representó un gran esfuerzo observacional. El momento preciso en el que el frente de la marea interna ocurre no puede medirse previamente al muestreo, ya que son eventos altamente no lineales, requiriéndose de horas de muestreo para tener la captura exitosa del frente y tener suficientes muestras tanto en la fase cálida como en la fase fría que posibilite la comparación. Por esta razón, es recomendado que futuros estudios muestreen por más días tan frecuentemente como sea posible para

garantizar que existan muestras durante el paso del frente de marea interna y para incrementar el número de muestras durante la propagación de la marea interna, la cual en la Bahía de Todos Santos dura muy poco días.

## **10. Conclusiones**

### **10.1. Distribución vertical de la biomasa del zooplancton durante el forzamiento de la marea interna bajo condiciones diferentes de mesoescala (afloramiento costero - relajamiento).**

El uso del ADCP backscatter para estimar la biomasa del zooplancton es una herramienta valiosa que sirve para expandir la visión de la ecología del zooplancton en diferentes escalas espaciales y temporales. Este estudio permitió la observación de un patrón donde la distribución vertical de la biomasa del zooplancton fue modulada por el asomeramiento y hundimiento de la termoclina, con respuestas contrarias en las capas de superficie y fondo durante un evento de marea interna, bajo ambas condiciones de afloramiento costero y relajamiento. Las oscilaciones diurnas fueron observadas en las capas superficiales durante el período de afloramiento costero, mientras que en la capa profunda predominó la señal semidiurna durante el período completo de estudio. En una única ubicación, estas observaciones claramente no permiten la evaluación de los efectos advectivos. Por ello, en futuros estudios sería adecuado emplear varios ADCPs simultáneamente con diferentes frecuencias para proveer una mayor robustez de las estimaciones y flujos de corrientes que advectan al zooplancton. Tales estudios, en diferentes ubicaciones, podrían complementarse con redes de zooplancton que capturen el mismo rango de talla de los organismos detectados por los ADCPs, lo que ayudaría a expandir la visión espacial y temporal de los efectos biológicos de las mareas internas. Esta aproximación podría posibilitar una comprensión mejor de los efectos advectivos causados por procesos cercanos a la costa e incrementar la certeza de la talla de los organismos detectados. También, el muestreo biológico fraccionado por tallas o especies ayudaría a comprender mejor la relación entre la señal backscatter y la variedad de organismos reflectores que contribuyen a la señal.

## **10.2. Distribución vertical y abundancia de ictioplancton y de nauplios de copéodos durante el evento de marea interna.**

Usando la teoría establecida para las fases de la marea interna, y estudiada para organismos del meroplancton bentónico, se pudo establecer la acumulación de los nauplios de copéodos durante la marea interna pero no del ictioplancton durante sus primeros estadios de vida. Los nauplios de los copéodos y el ictioplancton difieren en sus respuestas al forzamiento de la marea interna debido a sus diferencias en su flotabilidad (unos se hunden y otros flotan) y en su profundidad de distribución (copéodos en profundidad, huevos y larvas de peces en la superficie). Comprender como la marea interna afecta a otros grupos del zooplancton diferentes al meroplancton bentónico, será importante para modelar la productividad costera, particularmente a pequeña escala, y para comprender mejor cómo será el transporte, el cuál es más efectivo cuando los organismos son acumulados. Así mismo, se requiere una comprensión más profunda del comportamiento de los diferentes organismos del zooplancton (ictioplancton y holoplancton) para incrementar nuestro conocimiento sobre la productividad en las áreas costeras durante el evento de marea interna.

## **11. Recomendaciones**

Debido a su importancia en la zona costera, se requieren más estudios de las implicaciones de las ondas internas de marea sobre el zooplancton. Los estudios del holoplancton son limitados a pesar de su función ecológica como parte de la biomasa del zooplancton. Es importante conocer como los frentes de marea interna afectan a diferentes especies de copépodos adultos, que conforman un componente conspicuo de la productividad costera. También es poco conocido el efecto de la marea interna sobre el ictioplancton en sus etapas tempranas y se requeriría un mejor entendimiento de la relación entre las ondas internas de alta frecuencia, slicks, e ictioplancton en la superficie. Se necesita entender más profundamente el comportamiento de los diferentes organismos del zooplancton (meroplancton bentónico, ictioplancton y holoplancton) y su conexión entre las cadenas tróficas marinas en las áreas costeras para incrementar el conocimiento de la productividad en la zona costera durante un evento de marea interna.

Por otra parte, se recomienda que futuros estudios enfocados al efecto de la marea interna sobre las larvas de peces utilicen redes con una luz de malla mayor a 150 micras y que el lance de la red no sea vertical para este grupo del zooplancton, sino que sea horizontal.

## Anexo I:

### Ángulo de mayor variabilidad de la corriente ( $\alpha$ ).

Para obtener el ángulo de mayor variabilidad  $\alpha$  (eje principal) se realizó un análisis de componentes principales según Preisendorfer (1988) para cada nivel de profundidad.

Para ello:

1. Se toman los datos de las componentes  $u$  y  $v$  de la corriente.
2. Se promedian los valores de  $u$  y  $v$ .
3. A cada valor de  $u$  y  $v$  se le resta su promedio:

$$u(t) = u(t) - \bar{u}$$

$$v(t) = v(t) - \bar{v}$$

Obteniendo una estructura coordinada y centrada sobre el valor promedio ( $\bar{u}$ ,  $\bar{v}$ )  $\rightarrow$  Nube de puntos.

4. Cálculo del ángulo para cada profundidad:

$$\alpha = \frac{1}{2} * \arctan\left(\frac{2 * S_{uv}}{S_{uu} - S_{vv}}\right)$$

Donde las varianzas y covarianzas:

$$S_{uv} = \frac{1}{(n-1)} \sum_{t=1}^n u(t) * v(t)$$

$$S_{uu} = \frac{1}{(n-1)} \sum_{t=1}^n u^2(t)$$

$$S_{vv} = \frac{1}{(n-1)} \sum_{t=1}^n v^2(t)$$

5. Los ángulos de cada nivel de profundidad seguirán la misma dirección de propagación (mismo cuadrante), por lo que se promedian para obtener el ángulo de mayor variabilidad ( $\alpha$ ) común para todos los niveles

## Anexos II:

### Rotación de ejes de las componentes de la corriente horizontal ( $u$ , $v$ ).

Siendo  $u$  la componente de la velocidad horizontal hacia el este,  $v$  la componente de la velocidad horizontal hacia el norte y  $\alpha$  es el ángulo de mayor variabilidad, se realizará la rotación de ejes en sentido anti-horario para obtener las componentes de la corriente horizontal rotadas  $u'$  y  $v'$  (Thompson & Emery, 2014).

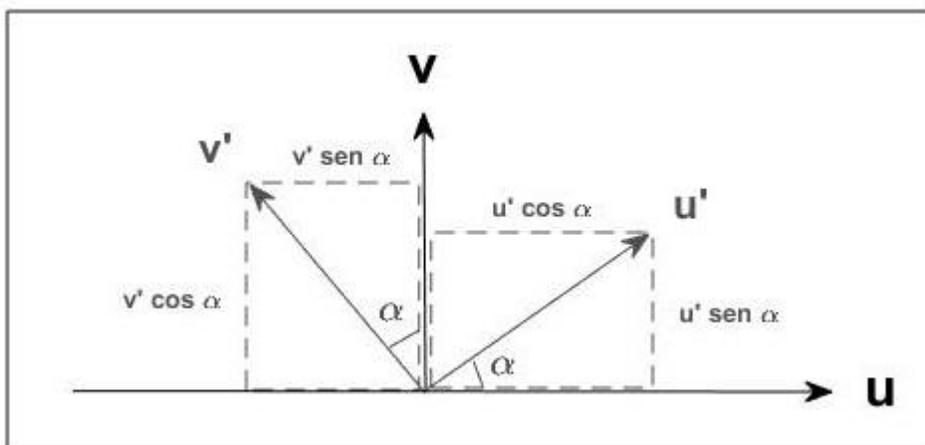


Imagen:

Según la imagen tenemos que:

$$u = u' \cos \alpha - v' \sin \alpha \quad (1)$$

$$v = u' \sin \alpha + v' \cos \alpha \quad (2)$$

Para obtener la componente horizontal  $u'$  rotada:

- Multiplico (1) por el " $\cos \alpha$ " y multiplico (2) por el " $\sin \alpha$ ":

$$u \cos \alpha = u' \cos^2 \alpha - v' \sin \alpha \cos \alpha \quad (3)$$

$$v \sin \alpha = u' \sin^2 \alpha + v' \cos \alpha \sin \alpha \quad (4)$$

- Sumo las ecuaciones (3) y (4):

$$u \cos \alpha + v \sin \alpha = u' \cos^2 \alpha + u' \sin^2 \alpha$$

- Despejo  $u'$ :

$$u' = \frac{u \cos \alpha + v \operatorname{sen} \alpha}{\cos^2 \alpha + \operatorname{sen}^2 \alpha}$$

Considerando la identidad trigonométrica:  $\cos^2 \alpha + \operatorname{sen}^2 \alpha = 1$

$$u' = u \cos \alpha + v \operatorname{sen} \alpha$$

Para obtener la componente horizontal  $v'$  rotada:

- Multiplico (1) por el “ $\operatorname{sen} \alpha$ ” y multiplico (2) por el “ $\cos \alpha$ ”:

$$u \operatorname{sen} \alpha = u' \operatorname{sen} \alpha \cos \alpha - v' \operatorname{sen}^2 \alpha \quad (5)$$

$$v \cos \alpha = u' \cos \alpha \operatorname{sen} \alpha + v' \cos^2 \alpha \quad (6)$$

- Resto las ecuaciones (5) y (6):

$$u \operatorname{sen} \alpha - v \cos \alpha = -v' \cos^2 \alpha - v' \operatorname{sen}^2 \alpha$$

- Despejo  $v'$ :

$$v' = -\frac{u \operatorname{sen} \alpha - v \cos \alpha}{\cos^2 \alpha + \operatorname{sen}^2 \alpha}$$

Considerando la identidad trigonométrica:  $\cos^2 \alpha + \operatorname{sen}^2 \alpha = 1$

$$v' = v \cos \alpha - u \operatorname{sen} \alpha$$

### **Anexo III:**

#### **Cálculo de la biomasa estimada del zooplancton a partir del ADCP backscatter.**

Las técnicas acústicas posibilitan una alta resolución espacial y temporal no invasiva que posibilita trabajar en diversas condiciones ambientales con diversos tipos de organismos (Benoit-Bird *et al.*, 2016). Debido a la gran diversidad de trabajos donde se utilizan instrumentos ADCP y cuya señal backscatter no sigue las mismas pautas de procesamiento (Wade & Heywood, 2001; Jiang *et al.*, 2007), el objetivo del presente anexo es describir la metodología aplicada para calcular la biomasa estimada de zooplancton a partir del ADCP backscatter, posibilitando un método común de cálculo que permita posteriormente comparaciones entre estudios.

Los pasos a seguir para realizar el cálculo de biomasa estimada son los siguientes:

##### *Paso 1: Medición biomasa “in situ”*

A partir de las muestras biológicas colectadas “in situ” se obtiene el volumen desplazado siguiendo la metodología de Kramer *et al.* (1972). Posteriormente, el volumen desplazado se estandarizó con el volumen filtrado con un flujómetro

##### *Paso 2: Calibración del ADCP Workhorse Sentinel*

La señal del ADCP backscatter deberá calibrarse previamente a estimar la biomasa. Para ello es necesario obtener los datos registrados por el ADCP Workhorse Sentinel, tales como el blanco (B), la longitud del pulso transmitido (L), la profundidad de cada bin (D), el número de bins (N) y el ángulo de cada beam ( $\theta$ ) (Teledyne RD Instruments, 2016).

Se aplican las siguientes ecuaciones siguiendo la metodología de Deines (1999).

La ecuación base es la ecuación (2) de Deines (1999).

$$Sv = C + 10 \log_{10}((T_x + 273.16)R^2) - L_{DBM} - P_{DBW} + 2\alpha R + K_c(E - E_r)$$

Donde:

- $C \rightarrow$  constante empírica (depende del ADCP – ver manual o Tabla 1 (Deines,1999))
- $T_x \rightarrow$  Temperatura del transductor ( $^{\circ}\text{C}$ ).
- $R \rightarrow$  Rango de inclinación para la profundidad de cada bin (m). Siguiendo el paso 6 de Deines (1999).

$$R = \frac{B + \frac{L + D}{2} + ((N - 1) * D) + (\frac{D}{4})}{\text{Cos}\theta} * \frac{c'}{c_1}$$

Siendo:

$B \rightarrow$  Longitud del blanco (m)

$L \rightarrow$  Longitud del pulso (m)

$D \rightarrow$  Longitud del bin (m)

$N \rightarrow$  Número de bins

$\theta \rightarrow$  Ángulo del beam ( $^{\circ}$ )

$c' \rightarrow$  Velocidad del sonido para cada nivel de profundidad (m/s)

$$c' = 1412 + 3.21T + 1.19S + 0.0167D$$

Siendo:

$T \rightarrow$  temperatura ( $^{\circ}\text{C}$ )

$S \rightarrow$  salinidad ( $\text{‰}$ )

$D \rightarrow$  profundidad (m)

$c_1 \rightarrow$  Velocidad del sonido del ADCP (m/s)

- $L_{DBM} = 10\log_{10}(L) \rightarrow$  Longitud del pulso transmitido (m)
- $P_{DBW} = 10\log_{10}(\text{Poder transmitido}) \rightarrow$  Poder transmitido (Vatios) (Depende del ADCP)
- $2\alpha R \rightarrow$  calculado siguiendo el paso 6 de Deines (1999).

$$2\alpha R = \frac{2\alpha_p B}{\text{Cos}\theta} + \sum_{n=1}^b \alpha_n$$

Siendo:

$\alpha_p \rightarrow$  Absorción del sonido a cada nivel de profundidad (dB/m).

$\theta \rightarrow$  Ángulo del beam ( $^\circ$ )

B  $\rightarrow$  Longitud del blanco (m)

b  $\rightarrow$  Número de bin

- $\alpha \rightarrow$  coeficiente de absorción del sonido (dB/m). Depende de la contribución del ácido bórico, de la contribución del  $MgSO_4$  y de la contribución del agua pura. Siguiendo la metodología de [Francois & Garrison \(1982a; 1982b\)](#) las ecuaciones a aplicar son:

$$\alpha = \frac{A_1 P_1 f_1 f^2}{f^2 + f_1^2} + \frac{A_2 P_2 f_2 f^2}{f^2 + f_2^2} + A_3 P_3 f^2 \quad (\text{dB km}^{-1})$$

Siendo:

f  $\rightarrow$  frecuencia del ADCP

Contribución del ácido bórico:

$$A_1 = \frac{8.86}{c} 10^{(0.78pH-5)} \quad (\text{dB km}^{-1} \text{kHz}^{-1})$$

$$P_1 = 1$$

$$f_1 = 2.8 (S/35)^{0.5} 10^{(4-1245/\theta)} \quad (\text{kHz})$$

Dónde:  $\theta = 273 + T$

T  $\rightarrow$  temperatura ( $^\circ\text{C}$ )

S  $\rightarrow$  salinidad ( $\text{‰}$ )

D  $\rightarrow$  profundidad (m)

c  $\rightarrow$  velocidad del sonido (m/s)

Contribución del  $MgSO_4$ :

$$A_2 = 21.44 \frac{S}{c} (1 + 0.025T) \quad (\text{dB km}^{-1} \text{kHz}^{-1})$$

$$P_2 = 1 - 1.37 * 10^{-4}D + 6.2 * 10^{-9}D^2$$

$$f_2 = \frac{8.17 * 10^{\left(\frac{8-1990}{\theta}\right)}}{1+0.0018(S-35)} \quad (\text{kHz})$$

Contribución del agua pura:

$$P_3 = 1 - 3.83 * 10^{-5}D + 4.9 * 10^{-10}D^2$$

Si  $T \leq 20^\circ\text{C}$

$$A_3 = 4.937 * 10^{-4} - 2.59 * 10^{-5}T + 9.11 * 10^{-7}T^2 - 1.50 * 10^{-8}T^3$$

(dB  $\text{km}^{-1} \text{kHz}^{-2}$ )

Si  $T \geq 20^\circ\text{C}$

$$A_3 = 3.964 * 10^{-4} - 1.146 * 10^{-5}T + 1.45 * 10^{-7}T^2 - 6.5 * 10^{-10}T^3$$

(dB  $\text{km}^{-1} \text{kHz}^{-2}$ )

- $K_c \rightarrow$  Factor de conversión para cada beam (dB/count). Este es único para cada modelo de ADCP y es proporcionado por RDI.
- $E_r \rightarrow$  Error de la intensidad del eco (counts).
- $E \rightarrow$  Intensidad del eco (counts).

El cálculo de la ecuación base se repite para cada uno de los beams. Posteriormente se promedian todos los beams para obtener un único valor de Sv (dB re  $(4\pi m)^{-1}$ ).

### *Paso 3: Cálculo de la biomasa estimada*

Se transforman los datos de biomasa real para que puedan correlacionarse con los datos de Sv. Siguiendo la metodología de [Jiang et al., \(2007\)](#):

$$\log \frac{(Biomasa\ real)}{4\pi}$$

Se seleccionan los datos de Sv que corresponden con el tiempo de medición de la biomasa real para su posterior correlación.

Se realiza una relación lineal entre los datos de Sv y la biomasa real. Si la p es significativa, la ecuación que se obtiene de la relación lineal será la utilizada para calcular la biomasa estimada, sólo quedará despejar el logaritmo de la ecuación obtenida para tener los datos de biomasa estimada estandarizados.

Si por el contrario, obtenemos una p no significativa, no se podrá calcular la biomasa estimada.

## Bibliografía

- Au, W.W.L. & M.C. Hastings. 2008. Principles of Marine Bioacoustics. New York, Springer.
- Baines, P.G. 1982. On internal tide generation models. Deep Sea Res. Part A, Oceanogr. Res. Pap. 29 (3), 307 – 338.
- Baumgartner, M. F., N.S.J. Lysiak, H.C. Esch, A.N. Zerbini, C.L. Berchok, & P.J. Clapham. 2013. Associations between North Pacific right whales and their zooplanktonic prey in the southeastern Bering Sea. Mar. Ecol. Prog. Ser. 490, 267 – 284.
- Bautista, B., R.P. Harris, V. Rodriguez & E. Guerrero. 1994. Temporal variability in copepod fecundity during two different spring bloom periods in coastal waters off Plymouth (SW England). *J. Plankton Res.*, 16, 1367-1377.
- Benoit-Bird, K.J. & G.L. Lawson. 2016. Ecological insights from pelagic habitats acquired using active acoustic techniques. *Annu. Rev. Mar. Sci.* 8, 463 – 490.
- Cazelles, B., M. Chavez, D. Berteaux, F. Ménard, J.O. Vik, S. Jenouvrier & N.C. Stenseth. 2008. Wavelet analysis of ecological time series. *Oecologia* 156, 287–304.
- Cisewski, B., V.H. Strass, M. Rhein & S. Krägersky. 2010. Seasonal variation of diel vertical migration of zooplankton from ADCP backscatter time series data in the Lazarev Sea, Antarctica. *Deep-Sea Res. I* 57, 78 – 94.
- Conover, R.J. 1988. Comparative life histories in the genera *Calanus* and *Neocalanus* in high latitudes of the northern hemisphere. *Hydrobiologia* 167-168, 127-142.
- Deines, K.L. 1999. Backscatter estimation using broadband acoustic Doppler current profiles. *IEEE* 249–253.
- Dugdale, R.C. 1985. The effects of varying nutrient concentration on biological production in upwelling regions. *CalCOFI Rep.* 26, 93–96.

- Fernández, F. 1979. Nutrition Studies in the Nauplius Larva of *Calanus pacificus* (Copepoda: Calanoida). *Mar. Biol.*, 53, 131 – 147.
- Filonov, A., M.F. Lavín, L.B. Ladah & I. Tereshchenko. 2014. Spatial variability of internal waves in an open bay with a narrow steep shelf in the Pacific off NW Mexico. *Cont. Shelf Res.* 78, 1–15.
- Fisher, J.L., W.T. Peterson & S.G. Morgan. 2014. Does larval advection explain latitudinal differences in recruitment across upwelling regimes? *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 503, 123–137.
- Flagg, C.N. & S.L. Smith. 1989. On the use of the acoustic Doppler current profiler to measure zooplankton abundance. *Deep Sea Res. Part A, Oceanogr. Res. Pap.* 36 (3), 455–474.
- Francois, R.E. & G.R. Garrison. 1982a. Sound absorption based on ocean measurements: Part I: Pure water and magnesium sulfate contributions. *J. Acoust. Soc. Am.* 72 (3), 896–907.
- Francois, R.E. & G.R. Garrison. 1982b. Sound absorption based on ocean measurements. Part II: Boric acid contribution and equation for total absorption. *J. Acoust. Soc. Am.* 72 (6), 1879– 1890.
- Franks, P.J.S. 1992. Sink or swim: accumulation of biomass at fronts. *Mar. Ecol.: Prog. Ser.*, 82, 1 – 12.
- García-Pamanes, J., J.R. Lara-Lara & G. Gaxiola-Castro. 1991. Daily Zooplankton Filtration Rates off Baja California. *Estuarine, Coastal and Shelf Sci.* 32, 503 – 510.
- García C., P.M. Robles, C.C. Figueroa & G.O. Delgado. 1994. Observaciones de corriente y temperatura en la Bahía de Todos Santos, RC. Durante Noviembre de 1993 – Enero 1994: Comunicaciones Académicas, Serie Oceanografía Física, Centro de Investigación Superior de Ensenada.

- Garland, E.D., C.A. Zimmer & S.J. Lentz. 2002. Larval distributions in inner-shelf waters: The roles of wind-driven cross-shelf currents and diel vertical migrations. *Limnol. Oceanogr.* 47 (3), 803–817.
- Gerkema, T. & J.T.F. Zimmerman. 2008. An introduction to internal waves. Lecture notes, Royal NIOZ, Texel.
- Godin, G. 1991. The analysis of tides and currents. *Tidal Hydrodynamics*. 675-709.
- Golçalves, A.M.M., M.A. Pardal, S.C. Marques, S. Mendes, M.J. Fernández-Gómez, M.P. Galindo-Villardón, & U.M. Azeiteiro, 2012 Diel vertical behaviour of Copepoda community (naupliar, copepodites and adults) at the boundary of a temperate estuary and coastal waters. *Estuarine, Coastal and Shelf Sci.*, 98, 16 – 30.
- Green, E.P., R.P. Harris & A. Duncan. 1992. The production and ingestion of faecal pellets by nauplii of marine calanoid copepods. *J. Plankton Res.*, 14, 1631-1643.
- Greer, A.T., R.K. Cowen, C.M. Guigard, J.A. Hare & D. Tang. 2014. The role of internal waves in larval fish interactions with potential predators and prey. *Prog. Oceanogr.* 127, 47 - 61.
- Haurv, L.R., J.A. McGowan & P.H. Wiebe. 1978. Patterns and processes in the time-space scales of plankton distributions. In: *Spatial Pattern in plankton communities*. NATO Conference Series. 3, 277–327.
- Haurv, L.R., P.H. Wiebe, M.H. Orr & M.G. Briscoe. 1983. Tidally generated high-frequency internal wave packets and their effects on plankton in Massachusetts Bay. *J. Mar. Res.* 41 (1), 65–112.
- Helfrich, K. R. & J. Pineda. 2003. Accumulation of particles in propagating fronts. *Limnol. Oceanogr.*, **48**, 1509 – 1520.
- Helfrich, K. R. & W.K. Melville. 2006. Long nonlinear internal waves. *Annu. Rev. Fluid Mech.*, **38**, 395 – 425.

- Heywood, K.J., S. Scrope-Howe & E.D. Barton. 1991. Estimation of zooplankton abundance from shipborne ADCP backscatter. *Deep Sea Res. Part A, Oceanogr. Res. Pap.* 38 (6), 677– 691.
- Holliday, D. V. & R.E. Pieper. 1980. Volume scattering strengths and zooplankton distributions at acoustic frequencies between 0.5 and 3 MHz. *J. Acoust. Soc. Am.* 67 (1), 135–146.
- Holliday, D.V., R.E. Pieper & G.S. Kleppel. 1989. Determination of zooplankton size and distribution with multifrequency acoustic technology. *ICES J. Mar. Sci.* 46(1), 52-61.
- Holliday, D.V. & R.E. Pieper. 1995. Bioacoustical oceanography at high frequencies. *ICES J. Mar. Sci.* 52 (3-4), 279–296.
- Jiang, S., T.D. Dickey, D.K. Steinberg & L.P. Madin. 2007. Temporal variability of zooplankton biomass from ADCP backscatter time series data at the Bermuda Testbed Mooring site. *Deep-Sea Res. Part I Oceanogr. Res. Pap.* 54 (4), 608–636.
- Kang, Y.S. & M.D. Ohman. 2014. Comparison of long-term trends of zooplankton from two marine ecosystems across the North Pacific: Northeastern Asian Marginal Sea and Southern California Current System. *CalCOFI Rep.*, Vol.55.
- Kingsford, M.J. & J.H. Choat. 1986 Influence of surface slicks on the distribution and onshore movements of small fish. *Mar. Biol.*, **91**, 161 – 171.
- Kramer, D., M.J. Kalin, E.G. Stevens, J.R. Thrailkill & J.R. Zweifel. 1972. Collecting y processing data on fish eggs and larvae in the California Current region. NOAA Tech. Rep. NMFS CIRC- 370, 1–38.
- Ladah, L. B., F.J. Tapia, J. Pineda & M. López. 2005. Spatially heterogeneous, synchronous settlement of *Chthamalus* spp. larvae in northern Baja California. *Mar. Ecol.: Prog. Ser.*, **302**, 177–185.
- Ladah, L.B., A. Filonov, M.F. Lavín, J.J. Leichter, J.A. Zertuche-González & D.M. Pérez-Mayorga. 2012. Cross-shelf transport of sub-thermocline nitrate by the

- internal tide and rapid (3-6h) incorporation by an inshore macroalga. *Cont. Shelf Res.* 42, 10–19.
- Lalli, C.M. & T.R. Parson. 1997. *Biological oceanography: An introduction*. Second edition. Butterworth-Heinemann.
- Lamb, K.G. 2013. Internal wave breaking and dissipation mechanisms on the continental slope/shelf. *Annu. Rev. Fluid Mech.* 46, 231 – 254.
- Lara-López, A. & F.J. Neira. 2008. Synchronicity between zooplankton biomass and larval fish concentrations along a highly flushed Tasmanian estuary: Assessment using net and acoustic methods. *J. Plankton Res.* 30 (9), 1061–1073.
- Lavaniegos, B.E. & M.D. Ohman. 2007. Coherence of long-term variations of zooplankton in two sectors of the California Current System. *Progress. Oceanogr.* 75 (1), 42–69.
- Lavery, A.C., D. Chu & J.N. Moum. 2010. Observations of broadband acoustic backscattering from nonlinear internal waves: Assessing the contribution from microstructure. *IEEE J. Ocean. Eng.* 35 (4), 695–709.
- Lee, R. F., W. Hagen, & G. Kattner. 2006. Lipid storage in marine zooplankton. *Mar. Ecol.: Prog. Ser.*, **307**, 273–306.
- Leichter, J.J., S.R. Wing, S.L. Miller & M.W. Denny. 1996. Pulsed delivery of subthermocline water to Conch Reef (Florida Keys) by internal tidal bores. *Limnol. Oceanogr.*, **41**, 1490 – 1501.
- Leichter, J.J., G. Shellenbarger, S.J. Genovese & S.R. Wing. 1998. Breaking internal waves on a Florida (USA) coral reef: a plankton pump at work? *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 166, 83–97.
- Leichter, J.J., H.L. Steward & S.L. Miller. 2003. Episodic nutrient transport to Florida Coral Reef. *Limnology and Oceanography* 48 (4): 1394 – 1407.

- Liévana-MacTavish, A., L.B. Ladah, M.F. Lavín, A. Filonov, F.J. Tapia & J. Leichter. 2016. High frequency (hourly) variation in vertical distribution and abundance of meroplanktonic larvae in nearshore waters during strong internal tidal forcing. *Cont. Shelf Res.* 117, 92– 99.
- Liévana-MacTavish, A. & L.B. Ladah. 2017. Supply-side control over the survivorship of *Chthamalus spp.* recruits in northern Baja California. *Mar. Biol. Res.*, **13**, 733 - 743.
- Macías, D., R. Somavilla, J.I. González-Gordillo & F. Echevarría. 2010. Physical control of zooplankton distribution at the Strait of Gibraltar during an episode of internal wave generation. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 408, 79–85.
- Mann, K.H. & J.R. Lazier. 2006. Dynamics of marine ecosystems: biological-physical interactions in the oceans. Third edition. John Wiley and Sons.
- Mauchline, J. 1998. The biology of Calanoid copepods. *Adv. Mar. Biol.*, **33**, 1-710.
- Morgan, S.G., J.L. Fisher, S.H. Miller, S.T. McAfee & J.L. Largier. 2009. Nearshore larval retention in a region of strong upwelling and recruitment limitation. *Ecology*, 90, 3489 – 3502.
- Morgan, S.G. & J.L. Fisher. 2010. Larval behaviour regulates nearshore retention and offshore migration in an upwelling shadow and along the open coast. *Mar. Ecol.: Prog. Ser.*, 404, 109 – 126.
- Moser, G.H. 1996. The early stages of fishes in the California Current region. In California Cooperative Oceanic Fisheries Investigation Atlas no.33. NOAA-NMFS-SFSC, Allen Press, Inc., Lawrence, Kansas.
- McCulloch, A. & A.L. Shanks. 2003. Topographically generated fronts, very nearshore oceanography and the distribution and settlement of mussel larvae and barnacle cyprids. *J. Plankton Res.*, 25, 1427 – 1439.
- McManus, M.A., O.M. Cheriton, P.J. Drake, D.V. Holliday, C.D. Storlazzi, P.L. Donaghay & C.F. Greenlaw. 2005. Effects of physical processes on structure

- and transport of thin zooplankton layers in the coastal ocean. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 301, 199–215.
- Pérez-Mayorga, D.M., L.B. Ladah, J.A. Zertuche-González, J.J. Leichter, A.E. Filonov & M.F. Lavín. 2011. Nitrogen uptake and growth by the opportunistic macroalga *Ulva lactuca* (Linnaeus) during the internal tide. *J. Exp. Mar. Bio. Ecol.* 406 (1), 108–115.
- Peterson, W. 1998. Life cycle strategies of copepods in coastal upwelling zones. *J. Mar. Syst.* 15 (1), 313–326.
- Pineda, J. 1991. Predictable upwelling and the shoreward transport of planktonic larvae by internal tidal bores. *Science* 253 (5019), 548–551.
- Pineda, J. 1994. Internal tidal bores in the nearshore: Warm-water fronts, seaward gravity currents and the onshore transport of neustonic larvae. *J. Mar. Res.* 52 (3), 427–458.
- Pineda, J. 1999. Circulation and larval distribution in internal tidal bore warm fronts. *Limnol. Oceanogr.* 44(6), 1400-1414. <https://doi.org/10.4319/lo.1999.44.6.1400>
- Pineda, J. 2000. Linking larval settlement to larval transport: Assumptions, potentials, and pitfalls. *Oceanogr. East. Pacific I*, 84–105.
- Pineda, J., J.A. Hare & S. Sponaugle. 2007. Larval transport and dispersal in the coastal ocean and consequences for population connectivity. *Oceanography* 20 (3), 22–39.
- Pittman, S.J. & C.A. McAlpine. 2001. Movements of marine fish and decapod crustaceans: Process, Theory and Application. *Adv. Mar. Biol.*, 44, 205 – 294.
- Pinot, J.M. & J. Jansa. 2001. Time variability of acoustic backscatter from zooplankton in the Ibiza Channel (western Mediterranean). *Deep-Sea Res. I* 48, 1651 – 1670.
- Pineda, J., N.B. Reynolds, & V.R. Starczak, 2009 Complexity and simplification in understanding recruitment in benthic populations. *Popul. Ecol.*, 51: 17 – 32.

- Pineda, J. & N. Reynolds. 2018. Larval transport in the coastal zone: biological and physical processes. In. *Evolutionary Ecology of Marine Invertebrate Larvae*. Edited by Tyler J. Carrier, Adam M. Reitzel, and Andreas Heyland: Oxford University Press.
- Pleuddemann, A.J. & R. Pinkel. 1989. Characterization of the patterns of diel migration using a Doppler sonar. *Deep-Sea Res.* 36, 509 – 530.
- Prairie, J.C., K.R. Sutherland, K.J. Nickols & A.M. Kaltenberg. 2012. Biophysical interactions in the plankton: A cross-scale review. *Limnol. Oceanogr. Fluids Environ.* 2 (1), 121–145.
- Preisendorfer, R.W. 1988. *Principal Component Analysis in Meteorology and Oceanography*. C.D. Mobley, (Ed.), Elsevier, 425pp.
- Roesch, A. & H. Schmidbauer. 2014. Package ‘WaveletComp’: Computational Wavelet Analysis. R package version 1.0.
- R Core Team, 2017. *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Sandstrom, H. & J.A. Elliott. 1984. Internal tide and solitons on the Scotian shelf: a nutrient pump at work. *J. Geophys. Res.: Oceans*, 89, 6415–6426.
- Sekiguchi, H. 1974. Relation between the ontogenetic vertical migration and mandibular gnathopod in pelagic copepods. *Bulletin of the Faculty of Fisheries, Mie University*, 1, 1-10.
- Scotti, A. & J. Pineda. 2007. Plankton accumulation and transport in propagating nonlinear internal fronts. *J. Mar. Res.*, 65, 117–145.
- Shanks, A.L. 1983. Surface slicks associated with tidally forced internal waves may transport pelagic larvae of benthic invertebrates and fishes shoreward. *Marine Ecology Progress Series* 13: 311-315.

- Shanks, A. 1988. Further support for the hypothesis that internal waves can cause shoreward transport of larval invertebrates and fish. *Fishery Bulletin*, 86, 703–714.
- Shanks, A.L. & A. McCulloch. 2003. Topographically generated fronts, very nearshore oceanography, and the distribution of chlorophyll, detritus, and selected diatom and dinoflagellate taxa. *Mar. Biol.*, 143, 969–980.
- Stanton, T.K., P.H. Wiebe, D. Chu, M.C. Benfield, L. Scanlon, L. Martin & R.L. Eastwood. 1994. On acoustic estimates of zooplankton biomass. *ICES J. Mar. Sci.* 51 (4), 505–512.
- Stibor, H., O. Vadstein, S. Diehl, A. Gelzleichter, T. Hansen, F. Hantzsche, A. Katechakis, B. Lippert, et al. (2004) Copepods act as a switch between alternative trophic cascades in marine pelagic food webs. *Ecol. Let.*, 7, 321 – 328.
- Storlazzi, C.D., M.A. McManus & J.D. Figurski. 2003. Long-term, high-frequency current and temperature measurements along central California: Insights into upwelling/relaxation and internal waves on the inner shelf. *Cont. Shelf Res.* 23 (9), 901–918.
- Tapia, J.T. & J. Pineda. 2007. Stae – specific distribution of barnacle larvae in nearshore waters: potential for limited dispersal and high mortality rates. *Marine Ecology Progress Series* 342: 177 – 190.
- Tapia, J.F., C. DiBacco, J. Jarrett & J. Pineda. 2010. Vertical distribution of barnacle larvae at a fixed nearshore station in southern California: Stages-specific and diel patterns. *Estuarine, Coastal and Shelf Sci.*, 86, 265 – 270.
- Thomson, R.E. & W.J. Emery. 2014. Data analysis methods in physical oceanography. Third edition. Newnes.
- Torrence, C. & G.P. Compo. 1998. A practical guide to wavelet analysis. *Bull. Am. Meteor. Soc.* 79 (1), 61–78.

- Underwood, A.J. 1997. Experiments in ecology: their logical design and interpretation using analysis of variance. Cambridge University Press, New York
- Valencia-Gasti, J. A., T. Baumgartner & R. Durazo. 2015. Effects of ocean climate on life cycles and distribution of small pelagic fishes in the California Current System off Baja California. *Cienc. Mar.*, 41, 315 – 348.
- Valle-Levinson, A., J. Moraga, J. Olivares & J.L. Blanco. 2000. Tidal and residual circulation in a semi-arid bay: Coquimbo Bay, Chile. *Cont. Shelf Res.* 20, 2009–2028.
- Valle-Levinson, A., L. Castro, M. Cáceres & O. Pizarro. 2014. Twilight vertical migrations of zooplankton in a Chilean fjord. *Progress. Oceanogr.* 129, 114–124.
- Vlasenko, V., N. Stashchuk & K. Hutter. 2005. Baroclinic tides: Theoretical modeling and observational evidence. Cambridge University Press.
- Wade, I.P. & K.J. Heywood. 2001. Acoustic backscatter observations of zooplankton abundance and behaviour and the influence of oceanic fronts in the northeast Atlantic. *Deep-Sea Res. Part II Top. Stud. Oceanogr.* 48 (4), 899–924.
- Wiebe, P.H., C.H. Greene, T.K. Stanton & J. Burczynski. 1990. Sound scattering by live zooplankton and micronekton: Empirical studies with a dual-beam acoustical system. *J. Acoust. Soc. Am.* 88 (5), 2346–2360.
- Wiebe, P.H. & C.H. Greene. 1994. The use of high frequency acoustics in the study of zooplankton spatial and temporal patterns. *Proc. NIPR Symp. Polar Biol.* 7, 133–157.
- Witman, J.D., J.J. Leichter, S.J. Genovese, D.A. Brooks & D.A. Brookst. 1993. Pulsed Phytoplankton Supply to the Rocky Subtidal Zone: Influence of Internal Waves. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 90 (5), 1686–1690.
- Zar, J.H. 2010. Biostatistical analysis. Fifth edition. Prentice Hall