



## Seasonal variability in copepod biomass in a cyclonic eddy in the Bay of La Paz, southern Gulf of California, Mexico

## Variabilidad estacional de la biomasa de copépodos en un vórtice ciclónico en la bahía de la Paz, sur del golfo de California, México

[Franco Antonio Rocha-Díaz](#)<sup>1</sup>, [María Adela Monreal-Gómez](#)<sup>2</sup>, [Erik Coria-Monter](#)<sup>2</sup>,  
[David Alberto Salas-de-León](#)<sup>2\*</sup>, [Elizabeth Durán-Campos](#)<sup>3</sup>

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

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

<sup>3</sup> Unidad Académica Mazatlán, Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México, 82040 Mazatlán, Sinaloa, Mexico.

\* Corresponding author. E-mail: [dsalas@unam.mx](mailto:dsalas@unam.mx)

**ABSTRACT.** As one of the main groups comprising marine zooplankton, copepods play an important role due to their position in the trophic web. We assessed the copepod biomass in a cyclonic eddy during 2 contrasting seasons in the Bay of La Paz, southern Gulf of California, which is characterized by high biological productivity. Two oceanographic expeditions took place in the winter of 2006 and the summer of 2009; a CTD probe was used to determine the physical structure of the water column, and oblique zooplankton hauls collected zooplankton samples. Satellite data were used to visualize the chlorophyll *a* (Chl*a*) distribution patterns. The results showed a well-defined cyclonic eddy in both seasons, with a diameter of ~25 km and geostrophic velocities >50 cm·s<sup>-1</sup> in its periphery. At the edges of the eddy, Chl*a* was high, reaching ~3 mg·m<sup>-3</sup> in winter. The maximum calanoid copepod biomass occurred in winter, reaching 6.6 mg·100 m<sup>-3</sup> in the western bay close to the coast; moreover, their distribution corresponded well with the Chl*a* and circulation patterns, forming a belt shape following the periphery of the eddy, with a second peak close to the connection with the gulf. The mean values of copepod biomass exhibited a pattern with alternating calanoids-cyclopoids between winter and summer within the cyclonic eddy, with calanoid biomass higher than cyclopoid biomass in winter, which was the opposite of summer. The results highlight the impacts of the eddy on the planktonic ecosystem through its influence on the hydrographic conditions in the water column. Other factors, such as ecological interactions, population dynamics, and feeding habits, may also play a role. Feeding behavior is affected by the high concentrations of Chl*a*, which represent a source of food for copepods observed around the eddy.

**Key words:** copepods, biomass, cyclonic eddy, Bay of La Paz, Gulf of California.

**RESUMEN.** Los copépodos, como uno de los principales grupos que componen el zooplancton marino, juegan un papel importante por su posición en la red trófica. Se evaluó la biomasa de copépodos en un vórtice ciclónico durante 2 estaciones climáticas contrastantes en la bahía de La Paz, al sur del golfo de California, la cual se caracteriza por una alta productividad biológica. Durante 2 campañas oceanográficas en invierno de 2006 y verano de 2009, se determinó la estructura física de la columna de agua mediante un CTD y se recolectaron muestras de zooplancton mediante arrastres oblicuos. Se utilizaron datos de satélite para visualizar los patrones de distribución de clorofila *a* (Chl*a*). Los resultados mostraron un vórtice ciclónico en ambas estaciones, con un diámetro de ~25 km y velocidades geostróficas >50 cm·s<sup>-1</sup> en su periferia, con elevada Chl*a* (~3 mg·m<sup>-3</sup> en invierno). La máxima biomasa de calanoides ocurrió en invierno, con hasta 6.6 mg·100 m<sup>-3</sup> en el oeste de la bahía, cerca de la costa; además, su distribución coincidió con el patrón de Chl*a* y circulación, ya que formó un anillo siguiendo la periferia del vórtice, con un segundo pico cerca de la conexión con el golfo. Los valores medios de biomasa de copépodos mostraron un patrón de alternancia calanoides-ciclopoides entre invierno y verano dentro del vórtice ciclónico, con más biomasa de calanoides que ciclopoides en invierno y lo contrario en verano. Los resultados resaltan el impacto del vórtice en el ecosistema planctónico a través de su influencia sobre las condiciones hidrográficas en la columna de agua. Otros factores, como las interacciones ecológicas, la dinámica poblacional y los hábitos alimenticios, también pueden jugar un papel importante. El comportamiento alimentario es afectado por altas concentraciones de Chl*a*, que representan una fuente de alimento para copépodos observados alrededor del vórtice.

**Palabras clave:** copépodos, biomasa, vórtice ciclónico, bahía de La Paz, golfo de California.



**INTRODUCTION**

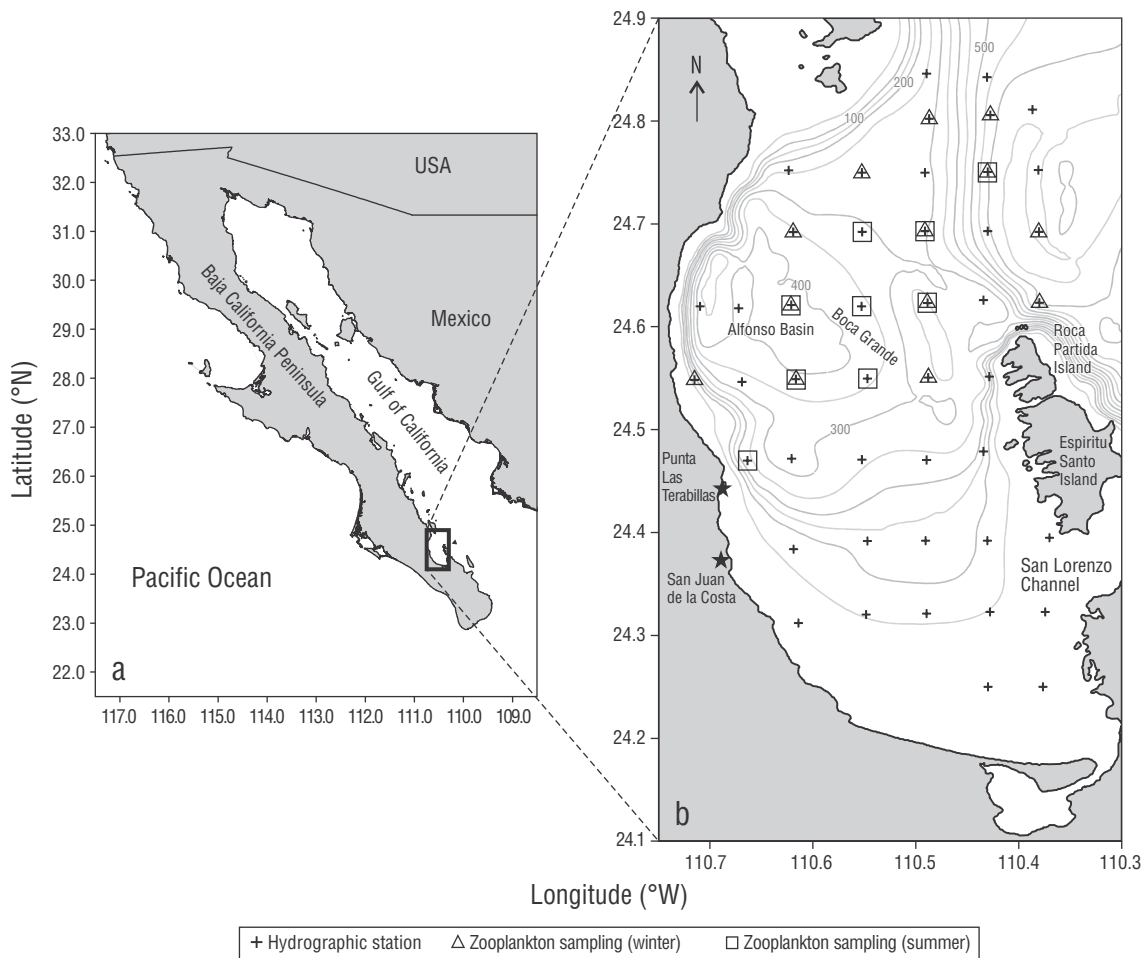
The Bay of La Paz (BoP) is the largest basin in the Gulf of California (Fig. 1a). The region is highly dynamic, with extensive seasonal and interannual variability due to atmosphere–ocean interactions. In winter, the prevailing winds are predominantly northwesterly, with high and persistent speeds exceeding  $10 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ . In summer, southeasterly winds blow at approximately  $5 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ , with frequent calm periods (Monreal-Gómez et al. 2001).

The BoP is also recognized for its high biodiversity, which has been linked to the hydrodynamics of the region (Monreal-Gómez et al. 2001, Durán-Campos et al. 2015, Coria-Monter et al. 2017), involving the presence of a quasi-permanent cyclonic eddy that exerts a high impact on the planktonic ecosystem by supporting production at high trophic levels. Indeed, this cyclonic eddy promotes a nutrient-rich Ekman pump that fertilizes the euphotic layer

**INTRODUCCIÓN**

La bahía de La Paz (BP) es la cuenca más grande del golfo de California (Fig. 1a). La región es muy dinámica, con una amplia variabilidad estacional e interanual debido a la interacción océano-atmósfera. En invierno, los vientos son predominantemente del noroeste, con velocidades elevadas que superan los  $10 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ . En verano, los vientos predominantes soplan del sureste con una velocidad aproximada de  $5 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ , con periodos de calma frecuentes (Monreal-Gómez et al. 2001).

La BP es reconocida por su elevada biodiversidad, la cual ha sido relacionada con la hidrodinámica de la región (Monreal-Gómez et al. 2001, Durán-Campos et al. 2015, Coria-Monter et al. 2017), que involucra la presencia de un vórtice ciclónico cuasipermanente que ejerce un impacto importante en el ecosistema planctónico y soporta la producción en los niveles tróficos superiores. Por ejemplo, este



**Figure 1.** Location of the Gulf of California and Bay of La Paz (Mexico). Isolines indicate bathymetry (m). Symbols are CTD cast (+), zooplankton samples in winter (Δ), and zooplankton samples in summer (□).

**Figura 1.** Ubicación del golfo de California y la bahía de La Paz (México). Las isolíneas indican batimetría (m). Los símbolos indican estaciones con lances de CTD (+), estaciones con muestreo de zooplankton en invierno (Δ) y estaciones con muestreo de zooplankton en verano (□).

(Coria-Monter et al. 2017). This induces a differential distribution in phytoplankton between diatoms and dinoflagellates (Coria-Monter et al. 2014) and a differential aggregation of zooplankton inside the eddy field (Durán-Campos et al. 2015), which then impacts the whole pelagic ecosystem, particularly the planktonic ecosystem.

Copepods are probably the most abundant multicellular organisms on Earth (Mauchline et al. 1998, Kiørboe 2011) and in marine ecosystems, where they are of prime importance due to the position they occupy in the trophic web (Brierley 2017). Copepods are indiscriminate or suspension particle feeders (Boltovskoy 1999). Therefore, they can be predatory feeders (carnívoros), mixed-mode feeders (omnívoros), or strictly herbivorous (Ohtsuka et al. 1996); however, under certain circumstances, some organisms can switch from one feeding mode to another (Tartarotti et al. 2014). As copepods represent a direct link between the lower and higher trophic levels, including those species that support important fisheries around the globe (Richardson 2008), copepods can also be indirectly considered as organisms with high commercial value. Additionally, copepods contribute to the removal of carbon dioxide from the atmosphere through the sedimentation of inorganic and organic carbon compounds included in their fecal pellets and thus affect the functioning of the biological carbon pump (Brierley 2017).

Typically, zooplankton biomass is indicative of zooplankton production, and the estimation of this parameter is essential for evaluating the trophic structure and function in any aquatic ecosystem (Melão and Rocha 2004). Changes in zooplankton biomass are closely related to several factors, including variations in the salinity field (Vera-Mendoza and Salas-de-León 2014), the temperature regime (Webster and Lucas 2012), the availability of food (Durán-Campos et al. 2019), and the mortality rate due to predation.

Another source of variability in zooplankton biomass is the presence of hydrodynamic processes, which modify the hydrographic structure of the water column and exert a remarkable effect on productivity by introducing nutrients into the euphotic zone with a consequent enhancement in phytoplankton biomass; in turn, this leads to an increased availability of food for the zooplankton community (Estrada et al. 2012). These hydrodynamic processes are present throughout the water column at different scales, including internal waves, fronts, and eddies (Mann and Lazier 2006).

Mesoscale eddies (radii of 10–100 km) are high-energy structures of prime importance in any marine ecosystem (Gaube et al. 2018). These structures are recognized as cyclonic, anticyclonic, and mode-water eddies with a notable impact on the planktonic ecosystem (McGillicuddy 2016). It has been demonstrated that the presence of cyclonic eddies modulates the structure and biomass of the zooplankton community in diverse parts of the world, including southwestern Gran Canaria, the Canary Islands (Hernández-León et al. 2001), off the coast of northwestern Africa (Yebra et al. 2004), the Mediterranean Sea (Molinero et al. 2008), the

vórtice ciclónico promueve un bombeo de Ekman que origina el ascenso de aguas ricas en nutrientes que fertilizan la capa eufótica (Coria-Monter et al. 2017). Lo anterior induce una distribución diferencial del fitoplancton entre diatomeas y dinoflagelados (Coria-Monter et al. 2014) y una agregación diferencial de zooplankton dentro del área de influencia del vórtice (Durán-Campos et al. 2015), lo cual impacta a todo el ecosistema pelágico, en particular el planctónico.

Los copépodos son probablemente los organismos multicelulares más abundantes en la Tierra (Mauchline et al. 1998, Kiørboe 2011), y en los ecosistemas marinos son de suma importancia debido a la posición que ocupan en la red trófica (Brierley 2017). Los copépodos son organismos que se alimentan de manera indiscriminada de partículas en suspensión (Boltovskoy 1999). De esta manera, pueden ser depredadores (carnívoros), alimentarse de modo mixto (omnívoros) o ser estrictamente herbívoros (Ohtsuka et al. 1996); sin embargo, en determinadas circunstancias, algunos organismos pueden cambiar de un modo de alimentación a otro (Tartarotti et al. 2014). Dado que los copépodos representan un vínculo directo entre los niveles tróficos inferiores y los superiores, incluidas aquellas especies que sustentan importantes pesquerías en todo el mundo (Richardson 2008), los copépodos también pueden ser considerados de manera indirecta como organismos de elevado valor comercial. Además, los copépodos contribuyen a la eliminación de dióxido de carbono atmosférico a través de la sedimentación de los compuestos de carbono orgánico e inorgánico de sus heces fecales, lo que contribuye al funcionamiento de la bomba biológica o de carbono (Brierley 2017).

En términos generales, la biomasa del zooplankton es un indicador de producción, y la estimación de este parámetro es esencial para evaluar la estructura trófica y el funcionamiento de cualquier ecosistema acuático (Melão y Rocha 2004). Los cambios en la biomasa del zooplankton están estrechamente relacionados con diversos factores, entre los que destacan variaciones en la salinidad (Vera-Mendoza y Salas-de-León 2014), el régimen de temperatura (Webster y Lucas 2012), la disponibilidad de alimento (Durán-Campos et al. 2019) y la mortalidad por depredación.

Otra fuente de variabilidad en la biomasa del zooplankton está relacionada con la presencia de procesos hidrodinámicos, los cuales modifican la estructura hidrográfica de la columna de agua y, por lo tanto, ejercen un efecto importante en la producción biológica al introducir nutrientes hacia la zona eufótica con un consecuente aumento en la biomasa del fitoplancton que, a su vez, genera a una mayor disponibilidad de alimento para los organismos del zooplankton (Estrada et al. 2012). Estos procesos hidrodinámicos ocurren en toda la columna de agua a diferentes escalas e incluyen ondas internas, frentes y vórtices (Mann y Lazier 2006).

Los vórtices de mesoescala (10–100 km de radio) son estructuras altamente energéticas de primordial importancia en cualquier ecosistema marino (Gaube et al. 2018). Se reconocen 3 tipos de vórtices, ciclónicos, anticiclónicos

Sargasso Sea (Eden et al. 2009), the Pacific Ocean off central-southern Chile (Morales et al. 2010), Hudson Bay in Canada (Estrada et al. 2012), and the Madagascar Channel (Noyon et al. 2019).

Although the impact of eddies on zooplankton biomass has been relatively well demonstrated worldwide, few studies on the effect of these structures on copepods have been conducted (e.g., Yebra et al. 2004, Cruz-Hernández et al. 2018, and Jagadeesan et al. 2020), mainly due to the uncertainties that remain about the impact of basin-confined eddies on the copepod community. As a contribution to this topic, the present study aimed to assess the biomass distribution of copepods in a cyclonic eddy system in the BoP, Gulf of California. Hydrographic data and zooplankton samples were collected during 2 oceanographic expeditions in 2 contrasting seasons: the winter of 2006 and the summer of 2009. We hypothesized that copepod biomass varies with respect to season and the hydrodynamics of the eddy system through its impact on the hydrographic properties of the water column and food availability. We intend for this study to contribute to a better understanding of the influences of eddies on particular and pivotal zooplankton groups, such as copepods, in one of the most productive marine ecosystems in the world (Álvarez-Borrego 2012, Arreguín-Sánchez et al. 2017).

## MATERIALS AND METHODS

In the BoP, high-resolution hydrographic data and zooplankton samples were obtained during 2 research cruises (Fig. 1a–b), onboard the R/V *El Puma* (Universidad Nacional Autónoma de México) in the winter (February 22–26) of 2006 and the summer (August 13–17) of 2009. Using a CTD probe (Neil Brown and SeaBird 19 plus instruments were used in 2006 and 2009, respectively), which was calibrated before each cruise by the manufacturer, we acquired data at 45 hydrographic stations across the bay (Fig. 1b). The CTD probe was lowered at a rate of  $1 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$  and configured to store data at 24 Hz. To collect zooplanktonic organisms, the regions of the Alfonso Basin and the northern BoP near its connection to the Gulf of California were selected according to previous investigations that revealed the presence of a quasi-permanent cyclonic eddy (Monreal-Gómez et al. 2001). Then, we defined the stations belonging to the center, edge, or outside of the cyclonic eddy system in both seasons. Thus, in these regions immediately following the CTD cast, oblique zooplankton sampling was carried out at 13 stations in winter and 9 stations in summer (Fig. 1b); in both cases, oblique zooplankton hauls were performed using a bongo system with a 60-cm diameter mouth equipped with a net mesh size of  $333 \mu\text{m}$ . Zooplankton organisms were collected between a depth of 200 m and the surface with a haul time of 15 min at  $1 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ . The stations were located in the Alfonso Basin and the northern reaches of the BoP near its connection to the Gulf of California. The water volume filtered during the haul was calculated using calibrated

y de “media agua”, los cuales ejercen un impacto notable en el ecosistema planctónico (McGillicuddy 2016). Se ha demostrado que la presencia de vórtices ciclónicos modifica la estructura y la biomasa de las comunidades zooplanctónicas en diferentes regiones del mundo, incluidas el suroeste de Gran Canaria, las islas Canarias (Hernández-León et al. 2001), las costas del noroeste de África (Yebra et al. 2004), el mar Mediterráneo (Moliner et al. 2008), el mar de los Sargazos (Eden et al. 2009), el océano Pacífico frente al centro-sur de Chile (Morales et al. 2010), la bahía de Hudson en Canadá (Estrada et al. 2012) y el canal de Madagascar (Noyon et al. 2019).

A pesar de que el impacto de los vórtices en la biomasa del zooplancton ha sido relativamente bien documentado en diferentes regiones del mundo, se han realizado pocos estudios sobre el efecto de estas estructuras en grupos particulares del zooplancton, como los copépodos (e.g., Yebra et al. 2004, Cruz-Hernández et al. 2018, Jagadeesan et al. 2020), principalmente debido a las incertidumbres que persisten sobre el impacto que tienen los vórtices confinados sobre la comunidad de copépodos. Como contribución a este tema, el presente estudio tuvo como objetivo evaluar la distribución de la biomasa de copépodos en un vórtice ciclónico en la BP, golfo de California. Se adquirieron datos hidrográficos y muestras de zooplancton durante 2 expediciones oceanográficas en 2 épocas contrastantes del año: el invierno de 2006 y el verano de 2009. La hipótesis planteada fue que la biomasa de los copépodos cambiaría con base en la época del año y la hidrodinámica del vórtice, debido a su impacto en las condiciones hidrográficas de la columna de agua y la disponibilidad de alimento. Nuestra intención es que este estudio contribuya a una mejor comprensión del impacto de los vórtices en grupos particulares del zooplancton, como los copépodos, en uno de los ecosistemas marinos más productivos del mundo (Álvarez-Borrego 2012, Arreguín-Sánchez et al. 2017).

## MATERIALES Y MÉTODOS

Se obtuvieron datos hidrográficos de alta resolución y muestras de zooplancton en la BP durante 2 cruces de investigación (Fig. 1a–b) realizados en el invierno (22–26 de febrero) de 2006 y el verano (13–17 de agosto) de 2009, a bordo del B/O *El Puma* (Universidad Nacional Autónoma de México). Mediante una sonda CTD calibrada por el fabricante antes de cada crucero (instrumentos Neil Brown y SeaBird 19 plus utilizados en 2006 y 2009, respectivamente), se adquirieron datos en 45 estaciones hidrográficas a lo largo de la bahía (Fig. 1b). La sonda fue bajada a una velocidad de  $1 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ , y se configuró para almacenar datos a 24 Hz. Para recolectar organismos del zooplancton, se seleccionaron la cuenca Alfonso y la región norte de la BP que incluye la conexión con el golfo de California con base en investigaciones previas que han documentado la presencia de un vórtice ciclónico cuasipermanente (Monreal-Gómez et al. 2001). Luego,

flowmeters (General Oceanics) placed in each net. Once onboard, the organisms were fixed for 24 h with a solution of 4% formalin plus sodium borate and then finally preserved in 70% ethanol. Ethanol represents one of the most common fluids currently used for general zooplankton preservation, as it preserves the colors of the organisms (Santhanam et al. 2019). The samples were preserved in airtight bottles under dark conditions with special precautions during the preservation time; for example, ethanol was replaced every 3 months to avoid a yellow color in the samples, to avoid ethanol evaporation, and to prevent the oil solvent properties from being affected.

The CTD data were processed following the subroutines provided by the manufacturer and averaged over a 1 dbar interval. Then, the conservative temperature ( $\Theta$ , °C), absolute salinity ( $S_A$ , g·kg<sup>-1</sup>), and the density of seawater ( $\rho$ , kg·m<sup>-3</sup>) were derived following the algorithms of the thermodynamic equation of seawater-2010 (TEOS-10) (IOC et al. 2010). The geostrophic currents ( $u, v$ ) were calculated from the CTD data according to the following (e.g., Pond and Pickard 1995):  $u = -\frac{1}{f\rho} \frac{\partial p}{\partial y}$ ;  $v = \frac{1}{f\rho} \frac{\partial p}{\partial x}$ , where  $f (= 2\Omega \sin\phi)$  is the Coriolis parameter and  $p$  is the hydrostatic pressure derived from  $\rho$ . The geostrophic method for calculating the relative velocities between a pair of hydrographic stations,  $A$  and  $B$ , separated by a distance  $L$  follows the equation  $(v_1 - v_2) = \frac{1}{Lf} [\Delta\Phi_B - \Delta\Phi_A]$ . This is the practical form of the geostrophic equation used to obtain the relative velocities for 2 levels ( $v_1 - v_2$ ), where  $\Delta\Phi_A$  and  $\Delta\Phi_B$  are the geopotential anomalies, which are null at the bottom (considered as the no-motion level). The geostrophic circulation patterns during the 2 research cruises were obtained using the geostrophic method for calculating the velocity relative to the bottom. These circulation patterns were analyzed at the base of the thermocline, which was obtained by the maximum vertical gradient method ( $\frac{\partial T}{\partial z}$ ).

Satellite images of the Chl $a$  concentration as an indicator of phytoplankton biomass were obtained with a resolution of 1 km pixel from the NASA Ocean Biology Processing Group (OBPG) concurrent with the dates of both research cruises. The images were processed using levels 1 and 2 with SeaDAS software provided by the OBPG. Different masks/flags (STRAYLIGHT, CLDICE, LAND, and HILT) were applied to purge bad or low-quality data when the images were generated. To test the statistical significance of the satellite data and CTD data, correlation analyses were performed.

In the laboratory, the zooplankton samples were sequentially split with a Folsom mechanism, and individual copepods were identified following Boltovskoy (1999); the copepods were counted and then separated using a Carl Zeiss stereo dissecting microscope. We concluded that the identification of the copepods at the group level nonetheless contributed to the knowledge of their ecology by visualizing patterns of distribution into the eddy field system and their relationship with the Chl $a$  concentration. Previous research has shown that the identification of marine zooplankton

se definieron las estaciones pertenecientes al centro, la periferia o la parte exterior de dicho vórtice en ambas épocas. En estas regiones, inmediatamente después del lance de CTD, se efectuaron arrastres oblicuos en un total de 13 estaciones en invierno y 9 estaciones en verano (Fig. 1b); en ambos casos, los arrastres se realizaron utilizando redes bongo con una boca de 60 cm de diámetro y una luz de malla de 333  $\mu$ m. Los organismos del zooplankton fueron recolectados entre 200 m de profundidad y la superficie, con un tiempo de arrastre de 15 min a 1 m·s<sup>-1</sup>. Las estaciones estaban ubicadas en la cuenca Alfonso y en el extremo norte de la BP cerca de su conexión con el golfo de California. El volumen de agua filtrado en cada arrastre se calculó utilizando flujómetros calibrados (General Oceanics) colocados en la boca de cada red. Una vez a bordo, los organismos se fijaron durante 24 h con una solución de formaldehído al 4% con borato de sodio añadido y finalmente se conservaron en etanol al 70%. El etanol representa actualmente uno de los fluidos más comunes para la preservación de organismos del zooplankton, ya que conserva el color de los organismos (Santhanam et al. 2019). De esta manera, las muestras se conservaron en frascos herméticos en condiciones de oscuridad con precauciones especiales durante el tiempo de conservación; por ejemplo, el etanol se reemplazó cada 3 meses para evitar el color amarillo en las muestras, para evitar la evaporación del etanol y para evitar que las propiedades del solvente se vieran afectadas.

Los datos provenientes del CTD se procesaron siguiendo las rutinas sugeridas por el fabricante, y se promediaron los datos a intervalos de 1 dbar. La temperatura conservativa ( $\Theta$ , °C), la salinidad absoluta ( $S_A$ , g·kg<sup>-1</sup>) y la densidad del agua de mar ( $\rho$ , kg·m<sup>-3</sup>) se calcularon de acuerdo con los algoritmos de la ecuación termodinámica del agua de mar-2010 (TEOS-10, por sus siglas en inglés) (IOC et al. 2010). Las corrientes geostroficadas ( $u, v$ ) se calcularon a partir de los datos del CTD de acuerdo con Pond y Pickard (1995):

$u = -\frac{1}{f\rho} \frac{\partial p}{\partial y}$ ;  $v = \frac{1}{f\rho} \frac{\partial p}{\partial x}$ , donde  $f (= 2\Omega \sin\phi)$  es el parámetro de Coriolis y  $p$  es la presión hidrostática calculada a partir de la  $\rho$ . El método geostrofico para calcular las velocidades relativas entre un par de estaciones hidrográficas,  $A$  y  $B$ , separadas por una distancia  $L$  sigue la ecuación  $(v_1 - v_2) = \frac{1}{Lf} [\Delta\Phi_B - \Delta\Phi_A]$ . Esta es la forma práctica de la ecuación geostrofica utilizada para obtener las velocidades relativas a 2 niveles ( $v_1 - v_2$ ), donde  $\Delta\Phi_A$  y  $\Delta\Phi_B$  son las anomalías geopotenciales, las cuales son nulas en el fondo (considerado como el nivel de no movimiento). Los patrones de circulación geostrofica durante los 2 cruceros de investigación se obtuvieron utilizando el método geostrofico para calcular la velocidad relativa al fondo. Estos patrones de circulación se analizaron en la base de la termocline, la cual se obtuvo por el método de máximo gradiente vertical ( $\frac{\partial T}{\partial z}$ ).

Se obtuvieron imágenes satelitales de la concentración de Chl $a$ , como un indicador de la biomasa del fitoplancton, en las fechas que se realizaron ambos cruceros de investigación. Las imágenes, con una resolución de 1 km píxel, fueron

at the group level is enough for the assessment of trophic ecology and distribution patterns in different domains around the globe (e.g., Ayón et al. 2008), particularly in the BoP (e.g., Durán-Campos et al. 2015, 2019; Coria-Monter et al. 2020). The copepods picked from the samples were pooled in a glass Petri dish and divided into 3 groups: calanoid copepods, cyclopoid copepods, and all copepodite stages. In this study, the identification and separation of each copepodite stage by group (calanoids or cyclopoids) were not considered; rather, all stages were combined. In this sense, we are aware that the third group may imply certain bias; however, it is known that copepodites (either calanoids or cyclopoids) tend to be omnivorous (Ohtsuka et al. 1996, Boltovskoy 1999, Tartarotti et al. 2014). Therefore, we concluded that combining all copepodite stages was a valid approach considering that the aim of this study was to evaluate the role of physical forcing in the biomass of this group of organisms and its relationship with phytoplankton biomass, expressed as Chl<sub>a</sub>.

To quantify the biomass for each group (wet weight, mg·100 m<sup>-3</sup>) at each station, ethanol was removed using a Millipore system manually pumped through pre-weighed nitrocellulose membrane filters (0.45 µm, 47 mm diameter; Millipore Corp., USA). Then, using an analytical balance (Sartorius BP211D, resolution: 0.1 mg·210 g<sup>-1</sup>), differences in weight were obtained. Finally, biomass (mg·100 m<sup>-3</sup>) was obtained following the protocols described in Durán-Campos et al. (2015) and Durán-Campos et al. (2019).

## RESULTS

The geostrophic circulation patterns were analyzed at the base of the thermocline. In winter (2006), the mixing layer was 50 m deep; in summer (2009), it was 30 m deep. In both cases, the current patterns were characterized by the presence of a cyclonic eddy located in the Alfonso Basin; however, the current intensity and shape of the eddy differed between seasons. In winter (2006), the results showed an eddy with a diameter of 25 km that reached a velocity of approximately 50 cm·s<sup>-1</sup> at its periphery in the northern bay and occupied the deepest part of the bay and the Boca Grande region at its confluence with the Gulf of California, where exchanges between basins occur. In this region, the velocities increased, and the circulation pattern bifurcated into the bay and to the north (Fig. 2a–c). At 30-m depth, the geostrophic velocities (not shown) were slightly more intense than those at 50-m depth; however, the circulation pattern was similar at both depths. The circulation also showed a clockwise current in the southwestern region of the bay close to the coast. In summer (2009), at 30-m depth, the geostrophic velocities had a well-defined cyclonic eddy occupying the same area as in winter (2006) with a diameter of 30 km; however, at the base of the thermocline (30-m depth), the geostrophic velocities reached 70 cm·s<sup>-1</sup> at the periphery of the eddy (Fig. 2d–f).

obtenidas del Grupo de Procesamiento de Biología Oceánica (OBPG) de la NASA y procesadas utilizando los niveles 1 y 2 con ayuda del programa SeaDAS proporcionado por OBPG. Al momento de procesar y generar las imágenes, se aplicaron diferentes máscaras/banderas (STRAYLIGHT, CLDICE, LAND y HILT) para eliminar datos de mala/baja calidad. Para probar la significancia estadística de los datos de satélite y del CTD se realizaron análisis de correlación.

En el laboratorio, las muestras de zooplancton fueron secuencialmente divididas con un fraccionador Folsom. Los copépodos de cada muestra fueron identificados a nivel de grupo de acuerdo con Boltovskoy (1999) y fueron contados y separados con un microscopio de disección Carl Zeiss. Nosotros concluimos que la identificación de los copépodos a nivel de grupo contribuye al conocimiento de su ecología, ya que nos permitió visualizar patrones de distribución en un vórtice ciclónico y determinar la relación que guarda con la concentración de Chl<sub>a</sub>. Investigaciones anteriores han demostrado que la identificación del zooplancton marino a nivel de grupo es suficiente para evaluar aspectos de ecología trófica y patrones de distribución de los organismos de diferentes regiones alrededor del mundo (e.g., Ayón et al. 2008), particularmente en la BP (e.g., Durán-Campos et al. 2015, 2019; Coria-Monter et al. 2020). Los copépodos separados de las muestras se colocaron en una caja de petri de vidrio y se dividieron en 3 grupos: copépodos calanoides, copépodos ciclopoideos y copepoditos (todos los estadios). En este estudio no se consideró la identificación y la separación de cada estadio de copepodito (calanoides o ciclopoideos); por el contrario, se combinaron todos los estadios. En este sentido, estamos conscientes de que lo anterior puede implicar cierto sesgo; sin embargo, se sabe que los copepoditos (ya sean calanoides o ciclopoideos) tienden a ser omnívoros (Ohtsuka et al. 1996, Boltovskoy 1999, Tartarotti et al. 2014). Por lo tanto, consideramos como válida la combinación de todos los estadios de copepoditos tomando en cuenta que el objetivo de este estudio fue evaluar el papel del forzamiento físico en la biomasa de este grupo de organismos y su relación con la biomasa del fitoplancton, expresada como Chl<sub>a</sub>.

Para cuantificar la biomasa de cada grupo de organismos (peso húmedo, mg·100 m<sup>-3</sup>) de cada estación, se eliminó el etanol de las muestras usando un sistema de filtración manual Millipore a través de filtros de membrana de nitrocelulosa (0.45 µm, 47 mm de diámetro; Millipore Corp., EE. UU.) previamente pesados. Posteriormente, los filtros fueron pesados con ayuda de una balanza analítica (Sartorius BP211D, resolución: 0.1 mg·210 g<sup>-1</sup>), y se obtuvieron las diferencias de peso. Finalmente, la biomasa (mg·100 m<sup>-3</sup>) se obtuvo siguiendo los protocolos descritos en Durán-Campos et al. (2015) y Durán-Campos et al. (2019).

## RESULTADOS

Los patrones de circulación geostrofica de cada crucero se analizaron en la base de la termocline. En invierno (2006) la

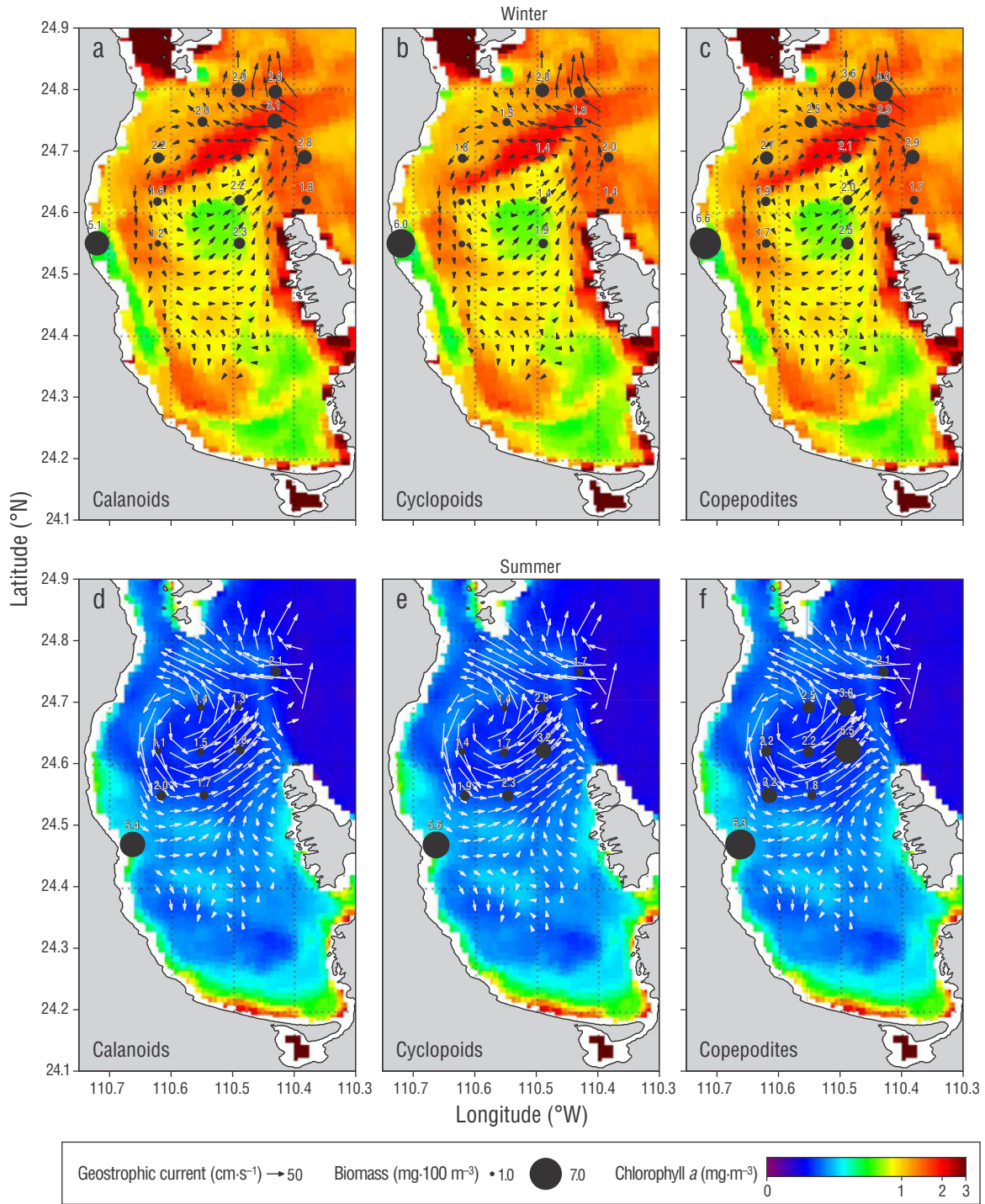
The satellite-derived *Chl a* concentration (as an indicator of phytoplankton biomass) showed remarkable coupling with the circulation pattern. During the winter of 2006, a distribution pattern was observed in the northern bay in connection with the Gulf of California, where high values ( $\sim 3 \text{ mg}\cdot\text{m}^{-3}$ ) formed a *Chl a*-enhanced area with a belt shape around the cyclonic eddy that gradually decreased toward the center (Fig. 2a–c); during the summer of 2009, the *Chl a* concentration was lower than that in winter, yielding the highest values in the southern coastal region with a secondary peak ( $0.8 \text{ mg}\cdot\text{m}^{-3}$ ) forming a circular shape around the cyclonic eddy (Fig. 2d–f). The *Chl a* and sea surface temperature results support these observations. As expected, a highly inverse and statistically significant correlation between *Chl a* and sea surface temperature was found in both winter ( $R = -0.60$ ,  $P = 0.0002$ ) and summer ( $R = -0.69$ ,  $P = 0.0001$ ) (Fig. 3). To establish the coupling between the circulation patterns obtained at the times of our observations of *Chl a* concentrations and the copepods studied (calanoids, cyclopoids, and all copepodite stages), the results of the biomass for each group were superimposed (Fig. 2). The results showed a distribution pattern with progressive changes (biomass decreases) from the connection with the Gulf of California into the bay, as well as from the periphery to the center of the cyclonic eddy. A peak of copepod biomass was observed on the western coast close to Punta Las Tarabillas (Fig. 1b), where an intermittent stream is located.

In winter, there were 2 regions with maximum biomass values for the 3 target groups: one located at the entrance of the bay, in the Boca Grande region, with values between 1.4 and  $5.1 \text{ mg}\cdot 100 \text{ m}^{-3}$ , and the other one in the western region close to the western coast, with values  $>5.0 \text{ mg}\cdot 100 \text{ m}^{-3}$  (Fig. 2a–c) associated with an intermittent stream. Calanoids and copepodites showed a change pattern within the eddy field, with high values associated with the periphery of the eddy and defining its circumference. During summer, the highest values, located in the western region close to the coast ( $>5.0 \text{ mg}\cdot 100 \text{ m}^{-3}$ ), coincided with secondary high values around the periphery of the eddy (Fig. 2d–f). In winter, calanoid biomasses were higher (the differences were statistically significant, with  $P = 0.0200$ ) than those observed in summer.

The cyclopoid biomass distribution in both seasons also showed a pattern of progressive change from the center to the edge of the eddy system, with the highest values observed at the stations on the edge and a marked peak in their biomass close to the western coast of the bay. To clarify the differences in copepod biomass for each group and between the hydrographic stations considered in this study, we defined the stations belonging to the center, edge, or outside of the cyclonic eddy system, and then the mean and standard deviation were calculated. The results are summarized in Table 1, revealing the differences among the 3 regions (statistically significant differences, with  $P < 0.0400$ ) in winter and summer; the lowest values were found at the stations related to the center of the eddy, while except for the station

capa de mezcla se observó a 50 m de profundidad; en verano (2009), a 30 m de profundidad. En ambos casos, los patrones de corrientes se caracterizaron por la presencia de un vórtice ciclónico localizado en la cuenca Alfonso; sin embargo, la intensidad de las corrientes y la forma del vórtice mostraron diferencias entre cada época. En invierno (2006), los resultados mostraron un vórtice localizado en la parte norte de la bahía con un diámetro de 25 km y una velocidad de aproximadamente  $50 \text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$  en su periferia que ocupó la parte más profunda de la bahía y la región de boca Grande, en la conexión con el golfo de California, donde ocurren intercambios entre las cuencas. En esta región, las velocidades mostraron un aumento, y la circulación se bifurcó hacia el interior de la bahía y hacia el norte (Fig. 2a–c). A 30 m de profundidad, las velocidades geostroficadas (no mostradas) fueron ligeramente más intensas que las observadas a 50 m de profundidad; sin embargo, el patrón de circulación fue similar a ambas profundidades. La circulación también mostró una corriente en sentido de las manecillas del reloj en la región suroeste de la bahía cerca de la costa. En verano (2009), a 30 m de profundidad, las velocidades geostroficadas mostraron la presencia de un vórtice ciclónico bien definido que abarcó la misma área que en invierno (2006), con un diámetro de 30 km; sin embargo, en la base de la termoclina (30 m de profundidad), las velocidades geostroficadas alcanzaron  $70 \text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$  en la periferia del vórtice (Fig. 2d–f).

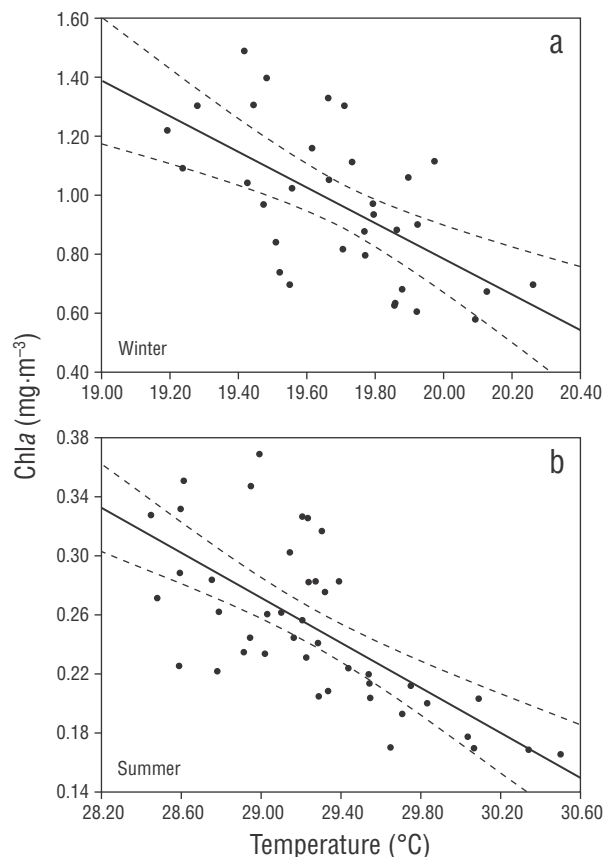
La concentración de *Chl a* derivada del satélite (como indicador de la biomasa del fitoplancton) mostró un acoplamiento con el patrón de circulación. Durante el invierno de 2006, se observó un patrón de distribución en el norte de la bahía en conexión con el golfo de California, donde altos valores de *Chl a* ( $\sim 3 \text{ mg}\cdot\text{m}^{-3}$ ) formaron un anillo en torno al vórtice ciclónico, los cuales decrecieron gradualmente hacia su centro (Fig. 2 a–c); durante el verano de 2009, la concentración de *Chl a* fue menor que la de invierno, y se observaron valores relativamente elevados en la región costera sur de la BP, con un pico secundario ( $0.8 \text{ mg}\cdot\text{m}^{-3}$ ) que mostró una distribución circular alrededor del vórtice ciclónico (Fig. 2 d–f). Los resultados de la *Chl a* y la temperatura superficial del mar respaldan estas observaciones. Como era de esperar, se encontró una correlación inversa y estadísticamente significativa entre la *Chl a* y la temperatura superficial del mar tanto en invierno ( $R = -0.60$ ,  $P = 0.0002$ ) como en verano ( $R = -0.69$ ,  $P = 0.0001$ ) (Fig. 3). Para establecer el acoplamiento entre el patrón de circulación obtenido en cada crucero, con las concentraciones de *Chl a* derivadas del satélite y los copépodos de interés en este estudio (calanoides, ciclopoideos y todos los estadios de copepoditos), los resultados de la biomasa obtenida para cada grupo fueron superpuestos en una imagen (Fig. 2). Los resultados mostraron un patrón de distribución con cambios progresivos (disminución de biomasa) desde la conexión con el golfo de California hacia el interior de la bahía, así como desde la periferia hasta el centro del vórtice ciclónico. Se observó un pico de biomasa de copépodos en la costa occidental de la bahía, cerca de



**Figure 2.** Geostrophic currents (relative to the bottom) ( $\text{cm}\cdot\text{s}^{-1}$ ), surface chlorophyll  $a$  ( $\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$ ) distribution, and copepods biomass (diameter of the circles is proportional to the biomass values) ( $\text{mg}\cdot 100\text{ m}^{-3}$ ). Top panel: geostrophic current pattern in winter 2006 at the base of the thermocline (50 m), surface chlorophyll  $a$  distribution, and biomass of calanoid copepods (a), cyclopoid copepods (b), and all copepodite stages (c). Bottom panel: geostrophic current pattern in summer 2009 at the base of the thermocline (30 m), surface chlorophyll  $a$  distribution, and biomass of calanoids (d), cyclopoids (e), and all copepodite stages (f).

**Figura 2.** Corrientes geostróficas (relativas al fondo) ( $\text{cm}\cdot\text{s}^{-1}$ ), distribución de clorofila  $a$  superficial ( $\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$ ) y biomasa de copépodos (el diámetro de los círculos es proporcional a los valores de biomasa) ( $\text{mg}\cdot 100\text{ m}^{-3}$ ). Panel superior: patrón de corrientes geostróficas en el invierno de 2006 en la base de la termoclina (50 m), distribución de clorofila  $a$  superficial y biomasa de copépodos calanoides (a), copépodos ciclopoideos (b) y todos los estadios de copepoditos (c). Panel inferior: patrón de corrientes geostróficas en el verano de 2009 en la base de la termoclina (30 m), distribución de clorofila  $a$  superficial y biomasa de copépodos calanoides (d), copépodos ciclopoideos (e) y todos los estadios de copepoditos (f).





**Figure 3.** Inverse and statistically significant correlation between sea surface temperature (registered with CTD) and chlorophyll *a*. (a) Winter ( $R = -0.60$ ,  $P = 0.0002$ ) and (b) summer ( $R = -0.69$ ,  $P = 0.0001$ ).

**Figura 3.** Correlación inversa y estadísticamente significativa entre la temperatura superficial del mar (registrada con CTD) y la clorofila *a*. (a) Invierno ( $R = -0.60$ ,  $P = 0.0002$ ) y (b) verano ( $R = -0.69$ ,  $P = 0.0001$ ).

close to Punta Las Tarabillas mentioned above, the highest values were observed at the stations on the edge of the eddy. According to the mean values of copepod biomass, there was a pattern of alternance of calanoids-cyclopoids between winter and summer; at the center and edge of the cyclonic eddy in winter, calanoid biomass was higher (the differences were statistically significant, with  $P = 0.0200$ ) than cyclopoid biomass, and the opposite was found in summer (Table 1).

## DISCUSSION

In the last decade, important efforts have been made to understand the causes that support the high biological productivity of the southern Gulf of California and adjacent regions, such as the BoP. To date, a systematic monitoring program has been carried out with multidisciplinary oceanographic expeditions in different climatic seasons. As a result, the presence of a quasi-permanent cyclonic eddy confined to

punta Las Tarabillas (Fig. 1b), donde se localiza un arroyo intermitente.

En invierno, hubo 2 regiones con valores máximos de biomasa para los 3 grupos de interés: una ubicada a la entrada de la bahía, en la región de boca Grande, con valores de entre 1.4 y 5.1  $\text{mg} \cdot 100 \text{ m}^{-3}$ , y la otra en la región occidental cercana a la costa, con valores mayores que 5.0  $\text{mg} \cdot 100 \text{ m}^{-3}$  (Fig. 2 a–c) asociados con el arroyo intermitente antes mencionado. Los copépodos calanoides y los copepoditos mostraron un patrón de cambios dentro del vórtice, con valores elevados en la periferia, que definió su circunferencia. Durante el verano, los valores más elevados de biomasa observados en la región occidental de la BP cerca de la costa ( $>5.0 \text{ mg} \cdot 100 \text{ m}^{-3}$ ) coincidieron con altos valores secundarios observados en la periferia del vórtice (Fig. 2d–f). En invierno, la biomasa de copépodos calanoides fue mayor (con diferencias estadísticamente significativas,  $P = 0.0200$ ) que la observada en verano.

La distribución de la biomasa de los copépodos ciclopoideos en ambas estaciones también mostró un patrón de cambios progresivos desde el centro hacia la periferia del vórtice, con los valores más altos en las estaciones pertenecientes a la periferia y un máximo cercano a la costa occidental de la bahía. Para determinar las diferencias en la biomasa de copépodos obtenida para cada grupo y entre las diferentes estaciones hidrográficas de cada crucero, se definieron las estaciones pertenecientes al centro, la periferia y la región fuera del área de influencia del vórtice ciclónico, para después calcular la media y su desviación estándar. Los resultados se resumen en la Tabla 1 y muestran las diferencias entre las 3 regiones (diferencias estadísticamente significativas,  $P < 0.0400$ ) en invierno y verano; los valores más bajos se encontraron en las estaciones del centro del vórtice, mientras que, a excepción de la estación cercana a punta Las Tarabillas mencionada anteriormente, los valores más altos se observaron en las estaciones de la periferia. Según estos valores de biomasa, hubo un patrón de alternancia de copépodos calanoides-ciclopoideos entre invierno y verano; en el centro y la periferia del vórtice ciclónico en invierno, la biomasa de calanoides fue mayor respecto a la de ciclopoideos (con diferencias estadísticamente significativas,  $P = 0.0200$ ), contrario a lo que sucedió en verano (Tabla 1).

## DISCUSIÓN

En la última década, se han realizado esfuerzos importantes para entender las causas que soportan la elevada productividad biológica del sur del golfo de California y regiones adyacentes, como la BP. A la fecha, se ha llevado a cabo un programa sistemático de monitoreo de la región, que incluye la implementación de expediciones oceanográficas multidisciplinarias en diferentes estaciones del año. Como resultado, se ha documentado la presencia de un vórtice ciclónico cuasipermanente confinado al interior de

the interior of the BoP has been documented in different seasons, and the origin of this eddy is attributed to a combined effect of the wind pattern and the bathymetry of the region (Monreal-Gómez et al. 2001, Coria-Monter et al. 2017). This cyclonic eddy induces changes in the hydrographic structure of the water column, generating changes in the three-dimensional distribution of the hydrographic parameters of the BoP, and it promotes the elevation of the thermocline, pycnocline, and nutricline (Sánchez-Mejía et al. 2020). Thus, the cyclonic eddy induces an uplift of nutrients (particularly nitrate), which fertilize the euphotic zone and induce high Chl $a$  values in the area of influence of the eddy (Coria-Monter et al. 2017, Sánchez-Mejía et al. 2020). This eddy has also been reported to exert an important impact on planktonic communities, generating a differential distribution of phytoplankton from the center to the periphery, with a dominance of dinoflagellates in the center and a dominance of diatoms in its periphery (Coria-Monter et al. 2014), while differential aggregations of the main functional groups of zooplankton have been documented (Durán-Campos et al. 2015).

The results of this study showed that the cyclonic eddy influenced the copepod biomass distribution through its actions on the hydrographic conditions, inducing high biomass values around the eddy system, possibly as a result of several processes, such as ecological interactions, population dynamics, and feeding habits, particularly by the high Chl $a$  concentrations observed around the eddy, which potentially represent a source of food for the copepods of interest in this study. Our results agree with those obtained by Hernández-León et al. (2001), who documented a high variability of zooplankton biomass in a cyclonic eddy around the Canary Islands (Spain), with low values in the core of the eddy due to the divergent effect induced by its physical structure.

The influence exerted by the presence of cyclonic eddies, particularly on copepod populations, has been analyzed in a few domains worldwide. The horizontal and vertical distributions of 2 calanoid copepod species off Northwest Africa

la BP en diferentes épocas, cuyo origen ha sido atribuido a un efecto combinado del patrón de vientos de la región y la batimetría de la región (Monreal-Gómez et al. 2001, Coria-Monter et al. 2017). El vórtice ciclónico induce cambios en la estructura hidrográfica de la columna de agua, lo cual genera cambios en la distribución tridimensional de los parámetros hidrográficos de la BP, y promueve la elevación de la termoclina, la pycnoclina y la nutriclina (Sánchez-Mejía et al. 2020). De esta manera, el vórtice ciclónico induce un ascenso de nutrimentos (particularmente nitratos), los cuales fertilizan la zona eufótica y promueven altos valores de Chl $a$  en el área de influencia del vórtice (Coria-Monter et al. 2017, Sánchez-Mejía et al. 2020). También, se ha reportado que este vórtice ejerce un impacto importante en las comunidades planctónicas, lo cual genera una distribución diferencial del fitoplancton desde el centro hacia la periferia, con un predominio de dinoflagelados en el centro y de diatomeas en la periferia (Coria-Monter et al. 2014), mientras que se han documentado agregaciones diferenciales de los principales grupos funcionales del zooplancton de la región (Durán-Campos et al. 2015).

Los resultados de este estudio mostraron que el vórtice ciclónico influyó en la distribución de la biomasa de copépodos a través de sus efectos sobre las condiciones hidrográficas, lo que promovió valores elevados de biomasa sobre la periferia del vórtice como resultado de diferentes procesos, como las interacciones ecológicas, la dinámica poblacional y los hábitos de alimentación, particularmente por las altas concentraciones de Chl $a$  observadas en la periferia del vórtice, que potencialmente representan una fuente de alimento para los copépodos de interés en este estudio. Nuestros resultados coinciden con los obtenidos por Hernández-León et al. (2001), quienes documentaron una alta variabilidad de la biomasa del zooplancton en un vórtice ciclónico de las islas Canarias (España), con valores bajos en el centro del vórtice debido al efecto divergente inducido por la estructura física.

**Table 1.** Copepod biomass ( $\text{mg} \cdot 100 \text{ m}^{-3}$ ), mean and standard deviation, in the hydrographic stations related to the center, edge and outside the cyclonic eddy system in winter and summer. Abbreviations are CC, calanoid copepods; CyC, cyclopoid copepods; and Cop, all copepodites stages.

**Tabla 1.** Biomasa de copépodos ( $\text{mg} \cdot 100 \text{ m}^{-3}$ ), media y su desviación estándar, en las estaciones hidrográficas relacionadas con el centro, la periferia y la región fuera de influencia de los vórtices ciclónicos en invierno y verano. Las abreviaturas son CC, copépodos calanoides; CyC, copépodos ciclopoideos; and Cop, todos los estadios de copepoditos.

	Winter 2006			Summer 2009		
	CC	CyC	Cop	CC	CyC	Cop
Center	3.5 ± 0.55	2.7 ± 0.01	4.1 ± 0.08	4.0 ± 0.18	4.5 ± 0.17	6.8 ± 0.16
Edge	17.0 ± 0.61	12.8 ± 0.28	18.8 ± 0.51	6.8 ± 0.31	9.4 ± 0.61	14.2 ± 1.54
Outside	10.8 ± 1.28	11.0 ± 2.03	14.2 ± 1.61	7.4 ± 2.30	7.3 ± 2.75	8.4 ± 2.99

were analyzed by Yebra et al. (2004), who found that the presence of eddies, both cyclonic and anticyclonic, had an important influence on copepod populations through the effects of eddies on hydrography, but the eddies also generated an advection of cold-enriched waters in the form of *Chla* filaments, benefiting the populations of both species. In the southern Gulf of California, the vertical distribution of the calanoid copepod community within a cyclonic eddy was documented by Cruz-Hernández et al. (2018), who found differences between the center and the periphery of the eddy, with marked changes in the vertical distribution of the species and the thermocline being the most propitious region for calanoid copepod survival.

The results obtained in this study could also be related to bottom-up mechanisms given the presence of the cyclonic eddy that impacted the phytoplankton communities; the eddy induced high *Chla* levels and then exerted an influence on the copepod biomass, which may benefit the high trophic levels (e.g., fish) that feed in this region, as was previously noted by Durán-Campos et al. (2019). High *Chla* concentrations around the eddy are attributed to mechanisms of fertilization by nutrients documented in these structures along with the mixing processes that occur on the periphery, ensuring the availability of nutrients for the phytoplankton communities and thus for the zooplankton grazers, such as copepods (Mahadevan 2016).

In the southern Gulf of California and inside the BoP, changes in phytoplankton biomass were observed with season, with high values ( $>3 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$ ) of *Chla* during winter and low values during summer as a result of typical periods of heating and cooling of the surface layers in summer and winter; these changes induce mixing in winter, thereby increasing the concentration of nutrients available for phytoplankton and leading to high *Chla* values (Álvarez-Borrogo 2012, Durán-Campos et al. 2020). Martínez-López et al. (2012) also reported this pattern of high biological productivity during winter in the Alfonso Basin inside the BoP.

The progressive changes observed in copepod biomass around eddies could be induced by the advection generated by divergent movements produced by the cyclonic structure, as previously noted by Hernández-León et al. (2001) for the eddies of the region of Gran Canaria, Canary Islands. Along this line of thought, the high copepod biomass values found in the 3 groups analyzed in this study near the connection with the Gulf of California can be explained by the presence of a bathymetric sill where important processes (e.g., hydraulic jumps) fertilize the euphotic zone (Salas-Monreal et al. 2012). However, the highest biomass was observed in the western portion of the bay close to the coast of Punta Las Tarabillas. This can be explained by the presence of a phosphate mining industry that fertilizes the region, causing phytoplankton blooms that enhance zooplankton production.

The low concentration of *Chla* observed at the center of the eddy in both seasons could be related to the predominance of certain heterotrophic phytoplankton groups (e.g.,

La influencia ejercida por la presencia de vórtices ciclónicos, particularmente en las poblaciones de copépodos, ha sido analizada en algunas regiones alrededor del mundo. La distribución horizontal y vertical de 2 especies de copépodos calanoides en el noroeste de África fue analizada por Yebra et al. (2004), quienes demostraron que la presencia de vórtices, tanto ciclónicos como anticiclónicos, ejercen una influencia importante en las poblaciones de copépodos mediante los efectos hidrográficos de los vórtices, pero los vórtices también generaron advección de agua fría rica en *Chla* en forma de filamentos, lo que benefició a las poblaciones de ambas especies. En el sur del golfo de California, la distribución vertical de la comunidad de copépodos calanoides dentro de un vórtice ciclónico fue documentada por Cruz-Hernández et al. (2018), quienes encontraron diferencias entre el centro y la periferia del vórtice, con marcados cambios en la distribución vertical de las especies y la termocline como la región propicia para la supervivencia de estos organismos.

Los resultados obtenidos en este estudio también podrían relacionarse con el mecanismo “de abajo a arriba” (*bottom-up*) debido a la presencia del vórtice ciclónico que impactó a las comunidades del fitoplancton; el vórtice generó elevados valores de *Chla* que, a su vez, influyeron en la biomasa de los copépodos, lo que puede beneficiar a los organismos situados en los niveles tróficos superiores (e.g., peces) que se alimentan en esta región, como fue señalado anteriormente por Durán-Campos et al. (2019). Las elevadas concentraciones de *Chla* en torno al vórtice se atribuyen a los mecanismos de fertilización por nutrimentos documentados en estas estructuras junto con los procesos de mezcla que ocurren en la periferia, lo cual asegura la disponibilidad de nutrimentos para las comunidades del fitoplancton y para los organismos herbívoros del zooplancton, como los copépodos (Mahadevan 2016).

En el sur del golfo de California y al interior de la BP, se han observado cambios en la biomasa del fitoplancton con la estación del año, con altos valores de *Chla* ( $>3 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$ ) durante el invierno y valores bajos durante el verano como resultado de los periodos típicos de calentamiento y enfriamiento en las capas superficiales en verano e invierno; estos cambios inducen mezcla en invierno, lo que aumenta la concentración de nutrimentos disponibles para el fitoplancton y conduce a valores altos de *Chla* (Álvarez-Borrogo 2012, Durán-Campos et al. 2020). Martínez-López et al. (2012) también reportaron este patrón de alta producción biológica durante el invierno en la cuenca Alfonso, al interior de la BP.

Los cambios progresivos observados en la biomasa de copépodos alrededor de los vórtices podrían también ser inducidos por la advección generada por los movimientos divergentes producidos por la estructura ciclónica, como fue señalado por Hernández-León et al. (2001) para los vórtices de la región de Gran Canaria, islas Canarias. En este orden de ideas, los altos valores de biomasa de copépodos observados en los 3 grupos analizados en este estudio cerca de la

dinoflagellates) (Lee 2008, Coria-Monter et al. 2014). In addition, the high copepod abundance associated with high *Chla* values in the form of a belt-shaped area is related to the predominance of diatoms, as previously reported by Coria-Monter et al. (2014).

In summary, the results presented here highlight the influence of physical processes on *Chla* and copepod distribution, which offers evidence to increase our understanding of the physical-biological interface. A complete assessment of this coupling poses big challenges. In this sense, more complete *in situ* observations are needed to improve the evaluation of different aspects of eddies, including differences in hydrographic parameters and dynamics, which could affect zooplankton communities that support many commercially important pelagic fish species (which usually consume zooplankton, particularly copepods). Finally, an understanding of copepod ecology is key to understanding fisheries production and achieving better management of marine resources.

#### ACKNOWLEDGMENTS

The ship time for both research cruises onboard the R/V *El Puma* was funded by the Universidad Nacional Autónoma de México. The Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT, Mexico) sponsored FARD through a graduate scholarship. We appreciate the assistance of the captain and crew as well as the scientific staff on both cruises for their support in these seagoing activities. We thank the NASA OBPB for the satellite products used in this study. Sergio Castillo Sandoval provided technical support during the laboratory analyses, Jorge Castro improved the figures, and 2 anonymous reviewers provided helpful comments. The authors have no conflicts of interest to declare.

#### REFERENCES

- Álvarez-Borrego S. 2012. Phytoplankton biomass and production in the Gulf of California: a review. *Bot Mar.* 55(2):119–128. <https://doi.org/10.1515/bot.2011.105>
- Arreguín-Sánchez F, del Monte-Luna P, Zetina-Rejón MJ, Albañez-Lucero MO. 2017. The Gulf of California large marine ecosystem: Fisheries and other natural resources. *Environ Dev.* 22:71–77. <https://doi.org/10.1016/j.envdev.2017.03.002>
- Ayón P, Criales-Hernandez MI, Schwaborn R, Hirche H-J. 2008. Zooplankton research off Peru: A review. *Progr Oceanogr.* 79(2–4):238–255. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2008.10.020>
- Boltovskoy D. 1999. South Atlantic zooplankton. *Mar del Plata (Argentina): Publicaciones especiales del INIDEP.* 1076 p.
- Brierley AS. 2017. Plankton. *Curr Biol.* 27(11):R478–R483. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2017.02.045>
- Coria-Monter E, Monreal-Gómez MA, Salas de León DA, Aldeco-Ramírez J, Merino-Ibarra M. 2014. Differential distribution of diatoms and dinoflagellates in a cyclonic eddy confined in the Bay of La Paz, Gulf of California. *J Geophys Res: Oceans.* 119(9):6258–6268. <https://doi.org/10.1002/2014JC009916>

conexión con el golfo de California pueden ser atribuidos a la presencia del umbral batimétrico, donde ocurren procesos importantes (e.g., saltos hidráulicos) que fertilizan la zona eufótica (Salas-Monreal et al. 2012). Sin embargo, la biomasa más alta se observó en la parte occidental de la bahía, cerca de la costa, en punta Las Tarabillas. Esto puede explicarse por la presencia de la industria minera de fosfatos que fertiliza la región, la cual provoca florecimientos de fitoplancton que estimulan la producción de zooplancton.

La baja concentración de *Chla* observada en el centro del vórtice en ambas estaciones del año podría estar relacionada con el predominio de ciertos grupos de fitoplancton heterótrofo (e.g., dinoflagelados) (Lee 2008, Coria-Monter et al. 2014). Además, la alta abundancia de copépodos asociada con altos valores de *Chla* en forma de anillo está relacionada con el predominio de diatomeas, como ya lo reportó Coria-Monter et al. (2014).

En resumen, los resultados presentados aquí resaltan la influencia de los procesos físicos en la distribución de la *Chla* y de los copépodos, lo cual permite avanzar en la comprensión de los procesos ecológicos que ocurren en la interfaz físico-biológica. Una evaluación completa de estos acoplamientos plantea grandes desafíos. En este sentido, se requieren observaciones *in situ* más completas para mejorar la evaluación de los diferentes aspectos de los vórtices, incluso las diferencias en los parámetros hidrográficos y la dinámica, lo cual puede afectar las comunidades del zooplancton que soportan muchas de las pesquerías de especies pelágicas de importancia comercial (que generalmente son depredadores del zooplancton, particularmente copépodos). Finalmente, un mejor entendimiento de la ecología de copépodos es clave para comprender mejor la producción pesquera y lograr una mejor gestión de los recursos marinos.

#### AGRADECIMIENTOS

El tiempo de buque para realizar ambos cruceros de investigación a bordo del B/O *El Puma* fue cubierto por la Universidad Nacional Autónoma de México. El Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT, México) otorgó a FARD una beca de posgrado durante la realización de este trabajo. Agradecemos el valioso apoyo del capitán y su tripulación, así como del personal científico que participó en ambos cruceros. Agradecemos al OBPB de la NASA los productos satelitales utilizados en este estudio. Sergio Castillo Sandoval brindó apoyo técnico durante los análisis de laboratorio, Jorge Castro mejoró las figuras presentadas y los 2 revisores anónimos proveyeron comentarios valiosos. Los autores no tienen conflictos de interés que declarar.

- Coria-Monter E, Monreal-Gómez MA, Salas de León DA, Durán-Campos E. 2020. Zooplankton abundance during summer in the Bay of La Paz (southwestern Gulf of California, Mexico). *Lat Am J Aquat Res.* 48(5):794–805. <http://doi.org/10.3856/vol48-issue5-fulltext-2515>
- Coria-Monter E, Monreal-Gómez MA, Salas de León DA, Durán-Campos E, Merino-Ibarra M. 2017. Wind driven nutrient and subsurface chlorophyll-*a* enhancement in the Bay of La Paz, Gulf of California. *Estuar Coast Shelf Sci.* 196:290–300. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2017.07.010>
- Cruz-Hernández J, Sánchez-Velasco L, Godínez VM, Beier E, Palomares-García JR, Barton ED, Santamaría-del-Ángel E. 2018. Vertical distribution of calanoid copepods in a mature cyclonic eddy in the Gulf of California. *Crustaceana.* 91(1):63–84. <https://doi.org/10.1163/15685403-00003751>
- Durán-Campos E, Monreal-Gómez MA, Salas de León DA, Coria-Monter E. 2019. Zooplankton functional groups in a dipole eddy in a coastal region of the southern Gulf of California. *Reg Stud Mar Sci.* 28:100588. <https://doi.org/10.1016/j.rsma.2019.100588>
- Durán-Campos E, Monreal-Gómez MA, Salas de León DA, Coria-Monter E. 2020. Field and satellite observations on the seasonal variability of the surface chlorophyll-*a* in the Bay of La Paz, Gulf of California, Mexico. *Int J Oceans Oceanogr.* 14(1):157–167. <https://doi.org/10.37622/IJOO/14.1.2020.157-167>
- Durán-Campos E, Salas de León DA, Monreal-Gómez MA, Aldeco-Ramírez J, Coria-Monter E. 2015. Differential zooplankton aggregation due to relative vorticity in a semi-enclosed bay. *Estuar Coast Shelf Sci.* 164:10–18. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2015.06.030>
- Eden BR, Steinberg DK, Goldthwait SA, McGillicuddy Jr DJ. 2009. Zooplankton community structure in a cyclonic and mode-water eddy in the Sargasso Sea. *Deep-Sea Res Pt I.* 56(10):1757–1776. <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2009.05.005>
- Estrada R, Harvey M, Gosselin M, Starr M, Galbraith PS, Straneo F. 2012. Late-summer zooplankton community structure, abundance, and distribution in the Hudson Bay system (Canada) and their relationships with environmental conditions, 2003–2006. *Prog Oceanogr.* 101(1):121–145. <https://doi.org/10.1016/j.pocan.2012.02.003>
- Gaube P, McGillicuddy Jr DJ, Moulin AJ. 2018. Mesoscale eddies modulate mixed layer depth globally. *Geophys Res Lett.* 46:1505–1512. <https://doi.org/10.1029/2018GL080006>
- Hernández-León S, Almeida C, Gómez M, Torres S, Montero I, Portillo-Hahnefeld A. 2001. Zooplankton biomass and indices of feeding and metabolism in island-generated eddies around Gran Canaria. *J Mar Syst.* 30:51–66. [https://doi.org/10.1016/S0924-7963\(01\)00037-9](https://doi.org/10.1016/S0924-7963(01)00037-9)
- [IOC] Intergovernmental Oceanographic Commission, [SCOR] Scientific Committee on Oceanic Research, [IAPSO] International Association for the Physical Sciences of the Oceans. 2010. The international thermodynamic equation of seawater–2010. Calculation and use of thermodynamic properties. Intergovernmental Oceanographic Commission, Manual and guides, No. 56: Paris (France): UNESCO. [http://www.teos-10.org/pubs/TEOS-10\\_Manual.pdf](http://www.teos-10.org/pubs/TEOS-10_Manual.pdf)
- Jagadeesan L, Srinivas TNR, Surendra A, Sampath Kumar G, Aswindev MP, Ignatious J. 2020. Copepods size structure in various phases of a cold-core eddy - Normalised Abundance Size Spectra (NASS) approach. *Cont Shelf Res.* 206:104197. <https://doi.org/10.1016/j.csr.2020.104197>
- Kjørboe T. 2011. What makes pelagic copepods so successful? *J Plankton Res.* 33(5):677–685. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbq159>
- Lee RE. 2008. *Phycology*. 4th ed. Cambridge (UK): Cambridge University Press. 534 p.
- Mahadevan A. 2016. The impact of submesoscale physics on primary productivity of plankton. *Annu Rev Mar Sci.* 8:161–184. <http://doi.org/10.1146/annurev-marine-010814-015912>
- Mann KH, Lazier JRN. 2006. Dynamics of marine ecosystems: Biological-physical interactions in the oceans. 3rd ed. Boston (USA): Blackwell Scientific Publications. 496 p.
- Martínez-López A, Álvarez-Gómez IG, Durazo R. 2012. Climate variability and silicoflagellate fluxes in Alfonso Basin (southern Gulf of California). *Bot Mar.* 55:177–185. <https://doi.org/10.1515/bot-2012-0101>
- Mauchline J, Blaxter JHS, Southward AJ, Tyler PA. 1998. *The Biology of Calanoid Copepods*. 1st ed. San Diego (California, USA): Academic Press. 710 p.
- McGillicuddy Jr DJ. 2016. Mechanisms of physical-biological-biogeochemical interaction at the oceanic mesoscale. *Annu Rev Mar Sci.* 8:125–159. <https://doi.org/10.1146/annurev-marine-010814-015606>
- Melão MGG, Rocha O. 2004. Life history, biomass and production of two planktonic cyclopoid copepods in a shallow subtropical reservoir. *J Plankton Res.* 26(8):909–923. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbh080>
- Molinero JC, Ibanez F, Souissi S, Bosc E, Nival P. 2008. Surface patterns of zooplankton spatial variability detected by high frequency sampling in the NW Mediterranean. Role of density fronts. *J Mar Sys.* 69(3–4):271–282. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2005.11.023>
- Monreal-Gómez MA, Molina-Cruz A, Salas de León DA. 2001. Water masses and cyclonic circulation in Bay of La Paz, Gulf of California, during June 1998. *J Mar Sys.* 30(3–4):305–315. [https://doi.org/10.1016/S0924-7963\(01\)00064-1](https://doi.org/10.1016/S0924-7963(01)00064-1)
- Morales CE, Loreto Torreblanca M, Hormazabal S, Correa-Martínez M, Nuñez S, Hidalgo P. 2010. Mesoscale structure of copepod assemblages in the coastal transition zone and oceanic waters off central-southern Chile. *Prog Oceanogr.* 84(3–4):158–173. <https://doi.org/10.1016/j.pocan.2009.12.001>
- Noyon M, Morris T, Walker D, Huggett J. 2019. Plankton distribution within a young cyclonic eddy off south-western Madagascar. *Deep-Sea Res Pt II.* 166:141–150. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2018.11.001>
- Ohtsuka S, Bottger-Schnack R, Okada M, Onbé T. 1996. *In situ* feeding habits of Oncaea (Copepoda: Poecilostomatoida) from the upper 250 m of the central Red Sea, with special reference to consumption of appendicularian houses. *Bull Plankton Soc Jpn.* 43(2):89–105.
- Pond S, Pickard GL. 1995. *Introductory Dynamical Oceanography*. 2nd ed. Oxford: Butterworth-Heinemann. 329 p.
- Richardson AJ. 2008. In hot water: zooplankton and climate change. *ICES J Mar Sci.* 65(3):279–295. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsn028>
- Salas-Monreal D, Salas de León DA, Monreal-Gomez MA, Riverón-Enzástiga ML, Mojica-Ramírez E. 2012. Hydraulic jump in the Gulf of California. *Open J Mar Sci.* 2:141–149. <http://dx.doi.org/10.4236/ojms.2012.24017>
- Sánchez-Mejía JM, Monreal-Gómez MA, Durán-Campos E, Salas de León DA, Coria-Monter E, Contreras-Simuta MG, Merino-Ibarra M. 2020. Impact of a Mesoscale Cyclonic Eddy on the Phytoplankton Biomass of Bay of La Paz in the Southern Gulf of California. *Pac Sci.* 74(4):331–344. <https://doi.org/10.2984/74.4.2>

- Santhanam P, Pachiappan P, Begum A. 2019. A method of collection, preservation and identification of marine zooplankton. In: Santhanam P, Begum A, Pachiappan P (eds.), Basic and Applied Zooplankton Biology. Singapore: Springer Nature Singapore Pte Ltd. 442 p.  
[https://doi.org/10.1007/978-981-10-7953-5\\_1](https://doi.org/10.1007/978-981-10-7953-5_1)
- Tartarotti B, Saul N, Chakrabarti S, Trattner F, Steinberg CEW, Sommaruga R. 2014. UV-induced DNA damage in *Cyclops abyssorum taticus* populations from clear and turbid alpine lakes. *J Plankton Res.* 36(2):557–566.
- Vera-Mendoza R, Salas de León DA. 2014. Effect of environmental factors on zooplankton abundance and distribution in river discharge influence areas in the southern Gulf of Mexico. In: Amezcua F, Bellgraph B (eds.), Fisheries management of Mexican and Central American Estuaries, Estuaries of the world. 1st ed. Netherlands: Springer. p. 93–112.
- Webster CN, Lucas CH. 2012. The effects of food and temperature on settlement of *Aurelia aurita* planula larvae and subsequent somatic growth. *J Exp Mar Biol Ecol.* 436–437:50–55.  
<https://doi.org/10.1016/j.jembe.2012.08.014>
- Yebra L, Hernández-León S, Almeida C, Bécognée P, Rodríguez JM, 2004. The effect of upwelling filaments and island-induced eddies on indices of feeding, respiration and growth in copepods. *Prog Oceanogr.* 62:151–169.

*Received 30 May 2021,  
accepted September 06 2021.*