

Seasonal variability of copepods and cladocerans in Bahía de los Ángeles (Gulf of California) and importance of *Acartia clausi* as food for whale sharks

Variabilidad estacional de copépodos y cladóceros de bahía de los Ángeles (golfo de California) e importancia de *Acartia clausi* como alimento del tiburón ballena

BE Lavaniegos^{1*}, G Heckel², P Ladrón de Guevara P³

¹ Departamento de Oceanografía Biológica, Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada (CICESE), Carretera Tijuana-Ensenada No. 3918, Zona Playitas, CP 22860 Ensenada, Baja California, México.

² Departamento de Biología de la Conservación, Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada

³ Instituto Nacional de Ecología, Carretera Ensenada-Tijuana No. 3918, Zona Playitas, Apdo. postal 360, Ensenada 22860, Baja California, México.

* Corresponding author. E-mail: berlav@cicese.mx

ABSTRACT. Bahía de los Ángeles is located on the Baja Californian coast of the Gulf of California, adjacent to Ballenas Channel. The bay receives a dynamic tidal influence from the channel but is protected by numerous islands. It is a highly productive bay that harbors a high diversity of species, some of them protected such as the whale shark (*Rhincodon typus*). This study describes the seasonal variability of major zooplankton taxa and copepod and cladoceran species between May 2003 and October 2004. Copepods were dominant during winter and spring (83–99% of the zooplankton abundance), experiencing a dramatic decrease in autumn 2003 (37–66%) and summer 2004 (25–45%). Cladocerans were the second most abundant group, represented by *Pseudevadne tergestina* and *Penilia avirostris*. The former species occurred year-round with low abundance in winter, whereas the latter occurred only in summer and autumn. Other holozooplankton taxa contributed with less than 15% of the abundance in most of the samples, while merozooplankton contributed less than 8%, though in October of 2003 and 2004 there was a remarkable abundance of echinoderms and other larvae contrasting with their shortage in other seasons. In winter 2004, temperate-subtropical copepod species dominated, such as *Calanus pacificus* and *Acartia tonsa*. The high abundance of copepods during spring obeyed to *Acartia clausi* (median = 28,034 ind m⁻³); however, the maximal zooplankton abundance (40,468 ind m⁻³, 99.5% copepods) came from a sample collected south of Punta Arena, where two whale sharks were observed foraging. The shift in species composition during summer coincides with the predominance of easterly winds described in the literature inducing a reversed circulation and a probable transport of tropical species into the bay during summer and autumn (*Centropages furcatus*, *Subeucalanus subcrassus*, *Acrocalanus longicornis*, *Temora discaudata*, and *Corycaeus amazonicus*).

Key words: zooplankton, copepods, cladocerans, *Acartia clausi*, *Rhincodon typus*.

RESUMEN. Bahía de los Ángeles se localiza en la costa baja californiana del golfo de California, adyacente al Canal de Ballenas. La bahía recibe de éste una influencia dinámica de la marea y al mismo tiempo está protegida por numerosas islas. Es una bahía muy productiva y alberga una alta diversidad de especies, algunas de ellas protegidas como el tiburón ballena (*Rhincodon typus*). Este estudio describe la variación estacional de los grandes taxones de zooplancton y especies de copépodos y cladóceros entre mayo de 2003 y octubre de 2004. Los copépodos fueron dominantes durante el invierno y la primavera (83–99% de la abundancia del zooplancton), y experimentaron un dramático descenso en el otoño de 2003 (37–66%) y el verano de 2004 (25–45%). Los cladóceros fueron el segundo grupo más abundante, representado por *Pseudevadne tergestina* y *Penilia avirostris*. La primera especie se presentó todo el año con abundancia baja en invierno, mientras que la segunda se presentó sólo en verano y otoño. Otros taxones del holozooplancton contribuyeron con menos del 15% de la abundancia en la mayoría de las muestras, mientras que el merozooplancton con menos del 8%. No obstante, tanto en octubre de 2003 como de 2004 hubo una abundancia notable de equinodermos y otras larvas que contrasta con su escasez en otras temporadas. En el invierno de 2004 dominaron especies de copépodos templado-subtropicales como *Calanus pacificus* y *Acartia tonsa*. La alta abundancia de copépodos durante la primavera obedeció a *Acartia clausi* (mediana = 28,034 ind m⁻³). Sin embargo, la abundancia máxima de zooplancton (40,468 ind m⁻³, 99.5% copépodos) provino de una muestra recolectada al sur de punta Arena, donde se avistaron dos tiburones ballena alimentándose. El cambio en composición de especies durante el verano coincidió con la predominancia de los vientos del este, descritos en la literatura, que inducen una reversión en la circulación y un probable acarreo de especies tropicales (*Centropages furcatus*, *Subeucalanus subcrassus*, *Acrocalanus longicornis*, *Temora discaudata*, y *Corycaeus amazonicus*) al interior de la bahía durante el verano y el otoño.

Palabras clave: zooplancton, copépodos, cladóceros, *Acartia clausi*, *Rhincodon typus*.

INTRODUCTION

The Gulf of California (GC) supports a large diversity of marine life due to the high productivity generated by physical and dynamical processes. Strong winds and tidal currents contribute to water mixing and induce upwelling along the coast and off numerous islands on the west coast of Baja California, Mexico (López *et al.* 2006). The region comprising the Ballenas and Salsipuedes channels is particularly rich in nutrients for phytoplankton growth (Millán-Núñez and Yentsch 2000). In this area, phytoplankton biomass is apparently partially exported to nearby bays (Gilmartin and Revelante 1978), including Guadalupe, los Ángeles, and Las Ánimas bays. High primary productivity rates have been measured only in the northern part of Bahía de los Ángeles (BLA), close to La Gringa (fig. 1), in summer (Delgadillo-Hinojosa *et al.* 1997).

Little attention has been paid to zooplankton in BLA, even though the bay, together with Ballenas and Salsipuedes channels, forms part of a biosphere reserve. Zooplankton play an important role in BLA either as primary food source or as a link in the trophic webs of several marine vertebrates. Among the organisms that consume zooplankton directly are the whale shark *Rhincodon typus*, Limbaugh's damselfish *Chromis limbaughi* (Viesca-Lobatón *et al.* 2008), and the green turtle *Chelonia mydas* (Seminoff *et al.* 2008). The only study published on zooplankton in BLA is that of Nelson and Eckert (2007). To document the foraging ecology of whale sharks, these authors identified the main taxa collected between July and October 1999, and found that copepods were the main food item but that their densities had to exceed 1000 ind m⁻³ to induce feeding activity. García-García (2002) collected zooplankton samples in November 2001 and also observed a predominance of copepods, especially in areas of whale shark sightings. Both studies were based on counts of major zooplankton taxa associated with the feeding habits of whale sharks. The target prey seems to be *Acartia clausi* as previously observed in another region of the GC (Clark and Nelson 1997). In a later study conducted over a broader spatial and temporal scale in La Paz Bay, euphausiid (*Nyctiphanes simplex*) and gastropod larvae were found to be the primary whale shark food source in spring and copepods in autumn (Ketchum-Mejía 2003).

Whale sharks are regular visitors to the GC, appearing in summer and autumn to feed in the warm and plankton-rich waters of San Luis Gonzaga, los Ángeles and La Paz bays (Nelson and Eckert 2007). The seasonal occurrence of this planktivorous shark has been related to the warming of the water and to the presumable increase in zooplankton in late summer (Eckert and Stewart 2001). However, seasonal changes in the zooplankton community of BLA have not been analyzed. In this paper we present a descriptive analysis of the seasonal variation of zooplankton in BLA, with emphasis on the two numerically dominant groups: copepods and cladocerans. There are no previous works on the seasonal

INTRODUCCIÓN

El golfo de California (GC) alberga una gran diversidad de vida marina debido a la alta productividad generada por los procesos físicos y dinámicos. Los fuertes vientos y corrientes de marea contribuyen a mezclar el agua e inducir surgencias a lo largo de la costa y alrededor de las numerosas islas presentes en la costa oriental de Baja California (López *et al.* 2006). La región de los canales de Ballenas y Salsipuedes es particularmente rica en nutrientes para el crecimiento del fitoplancton (Millán-Núñez y Yentsch 2000). La biomasa de fitoplancton de esta área productiva parece ser parcialmente exportada a las bahías (Gilmartin y Revelante 1978), como bahía de Guadalupe, bahía de los Ángeles (BLA) y bahía de las Ánimas. Las altas tasas de productividad primaria han sido medidas sólo en el norte de BLA, cerca de punta La Gringa (fig. 1), durante el verano (Delgadillo-Hinojosa *et al.* 1997).

El zooplancton de BLA ha recibido menos atención aun, a pesar de que la bahía, junto con los canales de Ballenas y Salsipuedes, forma parte de una Reserva de la Biósfera. La importancia del zooplancton en BLA es como alimento primario o bien como un enlace en las redes tróficas que conducen a diversos vertebrados marinos. Entre los organismos que consumen directamente zooplancton están el tiburón ballena *Rhincodon typus*, el pez castañeta mexicana *Chromis limbaughi* (Viesca-Lobatón *et al.* 2008) y la tortuga prieta *Chelonia mydas* (Seminoff *et al.* 2008). El único estudio publicado sobre el zooplancton de BLA es el de Nelson y Eckert (2007), quienes identificaron los taxones principales recolectados entre Julio y Octubre de 1999 para documentar la ecología de forrajeo del tiburón ballena. Ellos encontraron que los copépodos fueron el principal ítem alimenticio, pero sus densidades debían superar los 1000 ind m⁻³ para inducir la actividad alimentaria del tiburón. García-García (2002) recolectó muestras de zooplancton en noviembre de 2001 y también encontró que los copépodos predominaron con una tendencia a mayores abundancias en lugares de avistamiento de tiburón ballena. Ambos estudios se basaron en conteos de taxones mayores de zooplancton. Estos estudios se han realizado en función de la alimentación del tiburón ballena. La presa objetivo parece ser *Acartia clausi* según fue observado previamente en otra región del GC (Clark y Nelson 1997). En un estudio posterior, con una cobertura espacial y temporal más completa en la bahía de La Paz, se encontró que las larvas del eufáusido *Nyctiphanes simplex* y de gasterópodos fueron el principal alimento del tiburón ballena durante la primavera, mientras que los copépodos lo fueron en otoño (Ketchum-Mejía 2003).

El tiburón ballena es un visitante regular en el GC, donde llega durante el verano y el otoño para alimentarse en las aguas cálidas y ricas en plancton de las bahías de San Luis Gonzaga, los Ángeles y La Paz (Nelson y Eckert 2007). La ocurrencia estacional de este tiburón planctívoro ha sido relacionada con el calentamiento del agua así como el presumible

variability in composition of zooplankton in this bay, as well as in many protected marine areas. This information becomes relevant, especially since this area provides refuge annually to one of the gulf's emblematic species, the whale shark, which is essentially zooplanktivorous and arouses great interest among ecotourists.

MATERIAL AND METHODS

Study area

Bahía de los Ángeles is located in the GC, on the east coast of the Baja California Peninsula. It is a shallow bay, less than 40 m deep in most parts. The entrance to the bay is approximately 10 km long, and is interrupted in the middle by Ventana and six other small islands and to the south by Cabeza de Caballo and two other small islands (fig. 1). Another two islands (Coronado and Piojo) lie outside BLA, which separate Ballenas Channel and produce a narrow passage parallel to the bay entrance. The islands provide protection from easterly winds, but very strong winds can create high waves that pass through the channels among the islands (Barnard and Grady 1968). The climate in BLA is arid and extreme. Variable winds induce a sea surface circulation of up to 25 cm s^{-1} , stronger than that caused by tidal currents (Amador-Buenrostro *et al.* 1991). The few sea surface temperature (SST) recordings indicate a minimum ($15\text{--}17^\circ\text{C}$) in February and a maximum ($28.5\text{--}29.8^\circ\text{C}$) in August or September (Barnard and Grady 1968, Blanco-Betancourt *et al.* 2004). Sea surface salinity is 35.26 in spring and 35.55 in autumn (Barnard and Grady 1968).

Survey

Zooplankton samples were collected from a fibreglass boat (6 m long) on three occasions in 2003 (30 May–2 June, 17–18 July, and 20 October) and four in 2004 (6–8 March, 3–12 June, 26–30 July, and 9–23 October). Surface trawls were carried out daily at a constant speed of 5 km h^{-1} for 5 min, using a net of 50-cm diameter and 200- μm mesh size. The samples were preserved in 4% formaldehyde buffered with sodium borate. The sampling sites were La Gringa, Punta Arena, and El Rincón (fig. 1). An additional station at Punta Roja was included in the June and October 2004 surveys. In October 2003, an additional trawl was carried out close to Punta Arena, where two whale sharks were observed actively feeding on plankton. SST was recorded with a thermometer. March, May/June, July, and October samples were considered representative of winter, spring, summer, and autumn, respectively.

Laboratory analysis

The zooplankton samples were analyzed in three stages. First, zooplankton biomass was measured as displacement

incremento en zooplankton durante el verano tardío (Eckert y Stewart 2001). Sin embargo, los cambios estacionales en el zooplankton de BLA no han sido analizados. En este trabajo se hace un análisis descriptivo de la variación estacional del zooplankton en BLA, con énfasis en los dos grupos numéricamente dominantes: copépodos y cladóceros. Esta

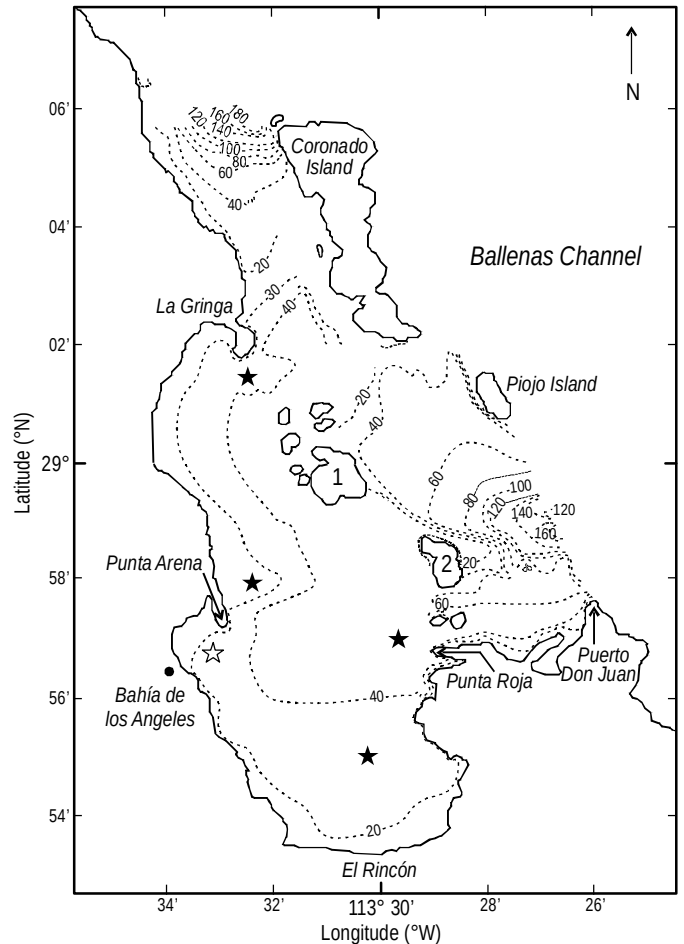


Figure 1. Map of Bahía de los Ángeles (Gulf of California, Mexico) showing the isobaths (m) and sampling stations (stars). Zooplankton was collected during all sampling periods at La Gringa, Punta Arena, and El Rincón, and only on two occasions in 2004 at Punta Roja. One sample was collected at a location (white star) where two whale sharks were observed actively feeding on zooplankton. The islands with numbers are Ventana (1) and Cabeza de Caballo (2).

Figura 1. Mapa de bahía de los Ángeles (golfo de California, México) donde se muestran las isobatas (m) y las estaciones de muestreo (estrellas). En todos los periodos de muestreo se recolectó zooplankton en La Gringa, punta Arena y El Rincón; mientras que en punta Roja solamente se recolectó en dos ocasiones durante 2004. La estrella blanca indica una muestra recolectada junto a dos tiburones ballena alimentándose activamente de zooplankton. Las islas con números son Ventana (1) y Cabeza de Caballo (2).

volume (Kramer *et al.* 1972). Second, taxonomic analyses of major zooplankton groups were performed using a fraction of the original sample obtained with a Folsom splitter: the 2003 samples were split to 1/16 and the 2004 samples into variable fractions (between 1/8 and 1/256) due to the varying amounts of plankton collected; zooplankton were identified to 23 major taxa (14 holozooplankton and 9 meroplankton). Third, copepods and cladocerans were identified. The sample was diluted to 500 mL and subsamples were taken with a 5-mL Stempel pipette. All copepods and cladocerans were counted in the first aliquot. When <30 individuals of some species were obtained in the first aliquot, a second aliquot was taken. This process was repeated until five aliquots were completed (equivalent to 1/20 of the original sample). Copepod and cladoceran species were identified using the keys in Palomares-García *et al.* (1998) and Onbé (1999).

Data analysis

Zooplankton structure is first described in terms of relative abundance and then in terms of absolute abundance. The volume filtered by the net (VF) was estimated using the following formula: $VF = A \times D = 81.8 \text{ m}^3$, where A is the net mouth area and D the towed distance. Abundance (given as ind m^{-3}) was obtained by dividing the number of individuals counted in the sample by the VF. Biomass ($\mu\text{L m}^{-3}$) was standardized in the same way.

The Kruskal-Wallis nonparametric test was used to compare SST, zooplankton biomass, and abundance of zooplankton taxa between sites and seasons. The spatial comparison did not include the Punta Roja data as this site was not surveyed throughout the entire study period. When significant differences were obtained, the Mann-Whitney test was used to determine more specific differences between pairs. This latter test was also used for interannual comparisons, excluding the winter data that were only obtained in one of the two years (2004).

RESULTS

Sea surface temperature

Surface temperature in BLA (fig. 2a) varied markedly between seasons ($H = 19.3$, $P < 0.001$). Based on the 2004 data that covered all four seasons, temperatures were lowest, $16.2 \pm 0.3^\circ\text{C}$ (mean $\pm$ standard deviation), in winter (March), increased notably in spring (June) to $23.5 \pm 0.6^\circ\text{C}$, reached a maximum of $28.7 \pm 0.8^\circ\text{C}$ in summer, and then decreased slightly in autumn. The spring, summer, and autumn 2003 SST data were similar to those of 2004.

Zooplankton structure

Copepods were the most dominant zooplankton group in most samples. Their abundance varied between 83% and

información es importante debido a que para esta bahía, como para muchas de las áreas marinas protegidas, no se cuenta con antecedentes de la composición y variabilidad del zooplankton a lo largo del año. Lo anterior cobra relevancia si se considera que esta área da refugio anualmente a una de las especies emblemáticas del golfo como el tiburón ballena, que es esencialmente zooplanctívoro y que despierta un enorme interés ecoturístico.

MATERIAL Y MÉTODOS

Área de estudio

Bahía de los Ángeles se localiza en el GC, en la costa oriental de la península de Baja California. Es una bahía somera con menos de 40 m de profundidad en la mayor parte del área. La entrada de la bahía mide alrededor de 10 km de largo, y está interrumpida en el medio por la isla Ventana y otras seis pequeñas islas y al sur por la isla Cabeza de Caballo y otras dos pequeñas islas (fig. 1). Afuera de BLA hay dos islas más (Coronado y Piojo) que separan el Canal de Ballenas y producen un angosto pasaje paralelo a la entrada de la bahía. Las islas proveen protección de los vientos del este, pero cuando son muy intensos pueden crear olas altas que pasan a través de los canales entre islas (Barnard y Grady 1968). El clima de BLA es árido y extremo, con vientos variables que inducen una circulación superficial de hasta 25 cm s^{-1} , más fuerte que la causada por corrientes de marea (Amador-Buenrostro *et al.* 1991). Los escasos registros de temperatura superficial del mar (TSM) indican la mínima ($15\text{--}17^\circ\text{C}$) en febrero y la máxima ($28.5\text{--}29.8^\circ\text{C}$) en agosto o septiembre (Barnard y Grady 1968, Blanco-Betancourt *et al.* 2004). La salinidad superficial en primavera es 35.26 y en otoño, 35.55 (Barnard y Grady 1968).

Muestreo

Las muestras de zooplankton se recolectaron en una lancha de fibra de vidrio de 6 m de eslora durante tres fechas en 2003 (mayo 30–junio 2, julio 17–18 y octubre 20) y cuatro en 2004 (marzo 6–8, junio 3–12, julio 26–30 y octubre 9–23). Se realizaron arrastres superficiales diurnos con una red de 50 cm de diámetro y 200 μm de luz de malla a velocidad constante de 5 km h^{-1} , durante 5 min. Las muestras se preservaron en formaldehído al 4% amortiguado con borato de sodio. Los sitios de muestro (fig. 1) fueron La Gringa, punta Arena y El Rincón. En los muestreos de junio y octubre de 2004 se incluyó una estación más en punta Roja. En octubre de 2003 se realizó un arrastre adicional cerca de punta Arena, donde se observaron dos tiburones ballena alimentándose activamente sobre el plancton. La TSM se registró con un termómetro. Las muestras de marzo fueron consideradas de invierno; las de mayo a junio, de primavera; las de julio, de verano y las de octubre, de otoño.

99.8% in winter and spring (fig. 2b–d), and decreased in autumn 2003 (37–66%) and summer 2004 (25–45%). Cladocerans were the second most dominant group of zooplankton and their abundance was also highly variable. Maximum abundances were recorded in summer and autumn 2004, varying between 25% and 55% at Punta Arena (fig. 2c) and El Rincón (fig. 2d), and between 12% and 25% at La Gringa (fig. 2b). Other groups of holozooplankton observed were chaetognaths, pteropods, appendicularians, and doliolids, but all together they contributed less than 15% of the zooplankton abundance (fig. 2b–d, appendix). The abundance of merozooplankton was less than 8%, except in some samples collected in autumn 2003 and 2004 that contained numerous echinoderm larvae, contrasting with their scarcity in other seasons. A similar pattern was observed for bivalve, polychaete, and decapod larvae. Fish eggs and larvae were more abundant in summer (appendix).

No significant differences in abundance were found between sampling sites for any taxon. The interannual comparison revealed significant differences ($Z = 2.75$, $P = 0.006$) only for cirriped larvae. Thus, zooplankton variability was related to seasonal changes, eight of the fourteen groups of holozooplankton showing statistical differences (table 1). Copepods were the dominant group in BLA throughout the year, but decreased in abundance in summer and autumn relative to winter and spring. Cladocerans, as well as chaetognaths and doliolids, showed a more gradual but opposite trend. In general, summer and autumn showed a greater proportion of carnivorous (jellyfish, siphonophores, chaetognaths) and meroplankton groups (table 1).

Zooplankton composition by species

Copepods

Copepod species did not show differences between sites, but the seasonal differences were significant for half of the species analyzed (table 1). The calanoids showed an opposite trend to that of the other orders (fig. 3). There was clear seasonal succession in the abundance of calanoid copepods. In winter, when temperature was lowest (fig. 2a), three species (*Paracalanus parvus*, *Acartia tonsa*, and *Acartia clausi*) accounted for 78% of the zooplankton (table 1, fig. 3a–c); in spring they accounted for 95% but the proportion of *P. parvus* and *A. tonsa* decreased, whereas that of *A. clausi* increased notably.

In summer 2003 the proportion of *A. clausi* was higher than in summer 2004 (fig. 3a–c); the combined average showed that this species contributed 45% of the abundance. *Calanus pacificus* and *A. tonsa*, which decreased in spring, disappeared completely in summer, and new species emerged, such as *Centropages furcatus*, *Acrocalanus longicornis*, *Temora discaudata*, *Subeucalanus subcrassus*, and *Labidocera acuta*. In autumn, the abundance of *A. clausi* was lowest (table 1, fig. 3a–c) and this species was exceeded

Análisis de laboratorio

Los análisis de las muestras de zooplankton se hicieron en tres etapas. En la primera etapa se midió la biomasa de zooplankton por volumen desplazado (Kramer *et al.* 1972). En la segunda etapa se realizaron análisis taxonómicos de grandes grupos de zooplankton usando una fracción de la muestra original obtenida con un separador Folsom: se tomó 1/16 en las muestras de 2003 y fracciones variables (entre 1/8 y 1/256) en las muestras de 2004 debido a la variable cantidad de plancton recolectado. El zooplankton se identificó en 23 taxones mayores (14 de holozooplankton y 9 de meroplankton). En la última etapa se identificaron las especies de copépodos y cladóceros. La muestra se aforó a 500 mL y se extrajeron submuestras con una pipeta Stempel de 5 mL. En la primera alícuota se identificaron y contaron todos los copépodos y cladóceros. Cuando se obtuvieron <30 individuos de alguna especie en la primera alícuota, se tomó una segunda alícuota. Este procedimiento se repitió hasta completar cinco alícuotas (equivalente a 1/20 de la muestra original). Las especies de copépodos y cladóceros se identificaron siguiendo las claves de Palomares-García *et al.* (1998) y Onbé (1999).

Análisis de datos

Primeramente se describe la estructura del zooplankton por abundancia relativa y posteriormente, su abundancia absoluta. El volumen filtrado por la red (VF) se estimó mediante la siguiente fórmula: $VF = A \times D = 81.8 \text{ m}^3$, donde A es el área de boca de la red y D la distancia recorrida. La abundancia tiene unidades de ind m^{-3} , que resultan de dividir el número de individuos contados en la muestra entre el volumen filtrado por la red. La biomasa se estandarizó en la misma forma y tiene unidades de $\mu\text{L m}^{-3}$.

La prueba estadística no paramétrica de Kruskal-Wallis se usó para comparar TSM, biomasa de zooplankton y abundancias de los taxones de zooplankton entre localidades y estaciones del año. La comparación espacial no incluyó los datos de punta Roja, que no se muestreó en el periodo completo. Cuando se obtuvieron diferencias significativas, se efectuaron pruebas adicionales de Mann-Whitney por pares a fin de encontrar diferencias más específicas. También se usó esta última prueba para las comparaciones interanuales, excluyendo los datos de invierno que sólo existen para uno de los años (2004).

RESULTADOS

Temperatura superficial del mar

La temperatura superficial en BLA (fig. 2a) tuvo notables diferencias estacionales ($H = 19.3$, $P < 0.001$). Considerando 2004, cuando se obtuvieron datos de las cuatro estaciones del año, se observó una temperatura mínima de $16.2 \pm 0.3 \text{ }^{\circ}\text{C}$

by *P. parvus*, which was the most abundant calanoid in that season. Despite their low abundance, compared with other seasons the calanoids presented greater species diversity (table 1, appendix).

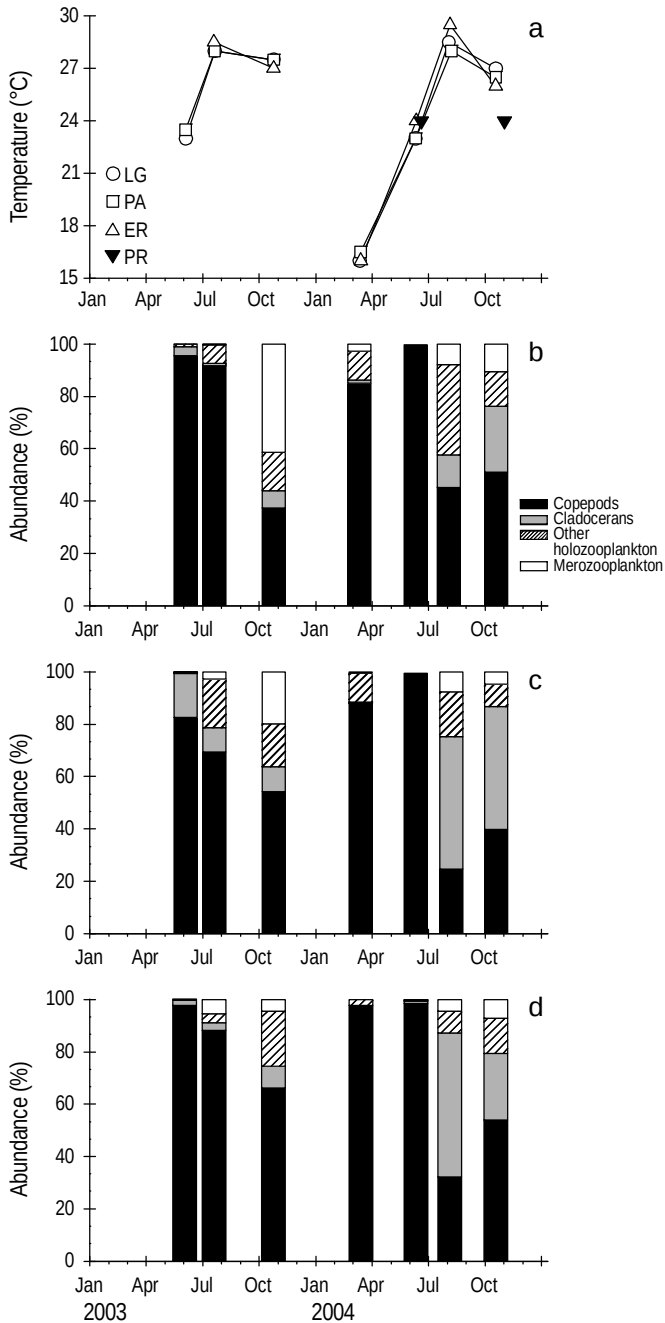


Figure 2. (a) Variation in sea surface temperature during 2003 and 2004 in Bahía de los Ángeles: LG, La Gringa; PA, Punta Arena; ER, El Rincón; PR, Punta Roja. Variation in relative abundance of zooplankton at (b) LG, (c) PA, and (d) ER.

Figura 2. (a) Variación de temperatura superficial del mar durante 2003 y 2004 en bahía de los Ángeles: LG, La Gringa; PA, punta Arena; ER, El Rincón; PR, punta Roja. Variación en abundancia relativa de zooplankton para (b) LG, (c) PA y (d) ER.

(media $\pm$ desviación estándar) a finales de invierno (marzo). Siguió un incremento muy marcado que alcanzó los 23.5 ± 0.6 °C en primavera (junio). La máxima temperatura (28.7 ± 0.8 °C) observada se registró en verano, disminuyendo ligeramente en otoño. Las temporadas de primavera, verano y otoño muestreadas en 2003 presentaron temperaturas similares a las de 2004.

Estructura del zooplancton

El grupo de zooplancton dominante en la mayoría de las muestras fue el de los copépodos: 83–99.8% del zooplancton en invierno y primavera (fig. 2b–d). Los copépodos decrecieron en el otoño de 2003 (37–66%) y el verano de 2004 (25–45%). Los cladóceros fueron el segundo grupo dominante con abundancia variable durante el año. Sus máximas abundancias se observaron en verano y otoño de 2004, con el 25–55% de la abundancia del zooplancton en punta Arena (fig. 2c) y El Rincón (fig. 2d), y el 12–25% en La Gringa (fig. 2b). Otros grupos de holozooplankton observados fueron los quetognatos, los pterópodos, las apendicularias y los doliólidos, pero en conjunto su abundancia contribuyó con menos del 15% en la mayoría de las muestras (fig. 2b–d, apéndice). El merozooplancton fue menor que 8%, excepto para algunas muestras recolectadas en otoño de 2003 y 2004, donde hubo numerosas larvas de equinodermos, lo que contrasta con su escasez en otras temporadas. Se observó un patrón similar para las larvas de bivalvos, poliquetos y decápodos. Los huevos y larvas de peces tuvieron su máxima abundancia en verano (apéndice).

No se encontraron diferencias significativas en abundancia entre sitios de muestreo para ningún taxón. En la comparación interanual solamente las larvas de cirripedios resultaron con diferencias significativas ($Z = 2.75$, $P = 0.006$). Así, la variabilidad del zooplancton estuvo asociada a cambios estacionales; ocho de los catorce grupos de holozooplankton mostraron diferencias estadísticas (tabla 1). Los copépodos, sin dejar de ser el grupo dominante en BLA durante todo el año, mostraron una caída en verano y otoño respecto a invierno y primavera. Los cladóceros presentaron una tendencia más gradual, pero en sentido opuesto. Este último patrón se observó también en los quetognatos y los doliólidos. En general las temporadas de verano y otoño mostraron mayor proporción de grupos carnívoros (medusas, sifonóforos, quetognatos) y meroplanctónicos (tabla 1).

Composición del zooplancton por especies

Copépodos

Las especies de copépodos no presentaron diferencias entre localidades, pero sí fueron significativas las diferencias estacionales para la mitad de las especies analizadas (tabla 1). Los calanoides mostraron una tendencia opuesta a la de otros órdenes (fig. 3). Hubo una clara sucesión estacional en los

Table 1. Seasonal mean relative abundance (%) combining data from 2003 and 2004. Only the groups and copepod species with significant seasonal differences ($\alpha < 0.05$, Kruskal Wallis test) are shown with the associated *P*-value. Absent taxa are denoted with a dash, while zero indicates abundance $< 0.01\%$.

Tabla 1. Abundancia relativa media (%) estacional (combinando los datos de 2003 y 2004). Se muestran solamente los grupos y especies con diferencias estacionales significativas ($\alpha < 0.05$, prueba de Kruskal Wallis) y su probabilidad (*P*) asociada. Cuando algún taxón o especie estuvo ausente se indica con un guión, mientras que la abundancia $< 0.01\%$ se indica con cero.

Taxon	Winter (n = 3)	Spring (n = 7)	Summer (n = 6)	Autumn (n = 7)	<i>P</i>
Holozooplankton					
Medusae	0.16	0.00	0.03	0.44	0.002
Siphonophora	—	0.00	0.82	0.38	0.001
Chaetognatha	0.06	0.20	4.03	6.60	0.001
Appendicularia	7.55	0.34	4.49	1.98	0.007
Doliolida	—	0.00	0.83	2.85	0.002
Pteropoda	0.17	0.03	4.59	1.17	0.001
Cladocera	0.59	3.36	21.90	19.59	0.011
<i>Penilia avirostris</i>	—	—	5.57	17.41	<0.001
<i>Pseudoevadne tergestina</i>	0.59	3.36	16.33	2.17	0.048
Copepoda	90.26	95.84	58.56	52.45	0.003
<u>Order Calanoida</u>					
<i>Acartia clausi</i>	14.53	88.86	45.32	5.71	0.001
<i>Acartia tonsa</i>	27.59	1.49	—	0.17	0.010
<i>Calanus pacificus</i>	2.47	0.00	—	—	0.020
<i>Canthocalanus pauper</i>	—	—	—	0.98	0.015
<i>Undinula vulgaris</i>	—	—	—	0.03	0.015
<i>Centropages furcatus</i>	—	0.00	3.04	1.35	0.001
<i>Subeucalanus subcrassus</i>	—	—	0.11	0.64	0.017
<i>Subeucalanus subtenius</i>	—	—	—	2.26	0.001
<i>Acrocalanus longicornis</i>	0.36	0.00	0.93	2.60	0.006
<i>Paracalanus parvus</i>	35.57	5.00	6.09	10.80	0.019
<i>Labidocera acuta</i>	—	—	0.02	0.28	0.013
<i>Temora discaudata</i>	0.01	—	0.14	0.83	<0.001
<u>Order Poecilostomatoida</u>					
<i>Corycaeus amazonicus</i>	1.88	0.03	1.25	3.74	0.004
<i>Corycaeus andrewsi</i>	0.36	—	—	2.81	<0.001
<i>Corycaeus catus</i>	0.23	0.00	0.01	0.79	0.010
<i>Corycaeus speciosus</i>	—	—	0.01	0.08	0.035
<i>Corycaeus</i> spp.	0.08	0.35	0.20	2.07	0.011
<i>Farranula gibbula</i>	—	0.01	0.07	0.61	0.001
<i>Triconia conifera</i>	—	—	0.06	10.58	<0.001
<u>Order Cyclopoida</u>					
<i>Oithona</i> spp.	—	0.00	0.02	0.32	0.046
<u>Order Harpacticoida</u>					
<i>Euterpina acutifrons</i>	0.04	0.00	0.03	1.00	0.003
Meroplankton					
Bivalvia (larvae)	0.56	0.01	0.46	2.06	0.014
Polychaeta (larvae)	0.09	0.01	0.27	0.91	0.003
Decapoda (larvae + juveniles)	0.24	0.05	1.19	0.98	0.045
Echinodermata (larvae)	0.02	0.01	0.05	8.80	0.001
Other invertebrate larvae	—	0.01	0.01	1.05	0.001
Pisces larvae	—	0.00	0.64	0.11	0.002
Pisces eggs	0.16	0.06	1.94	0.03	0.006

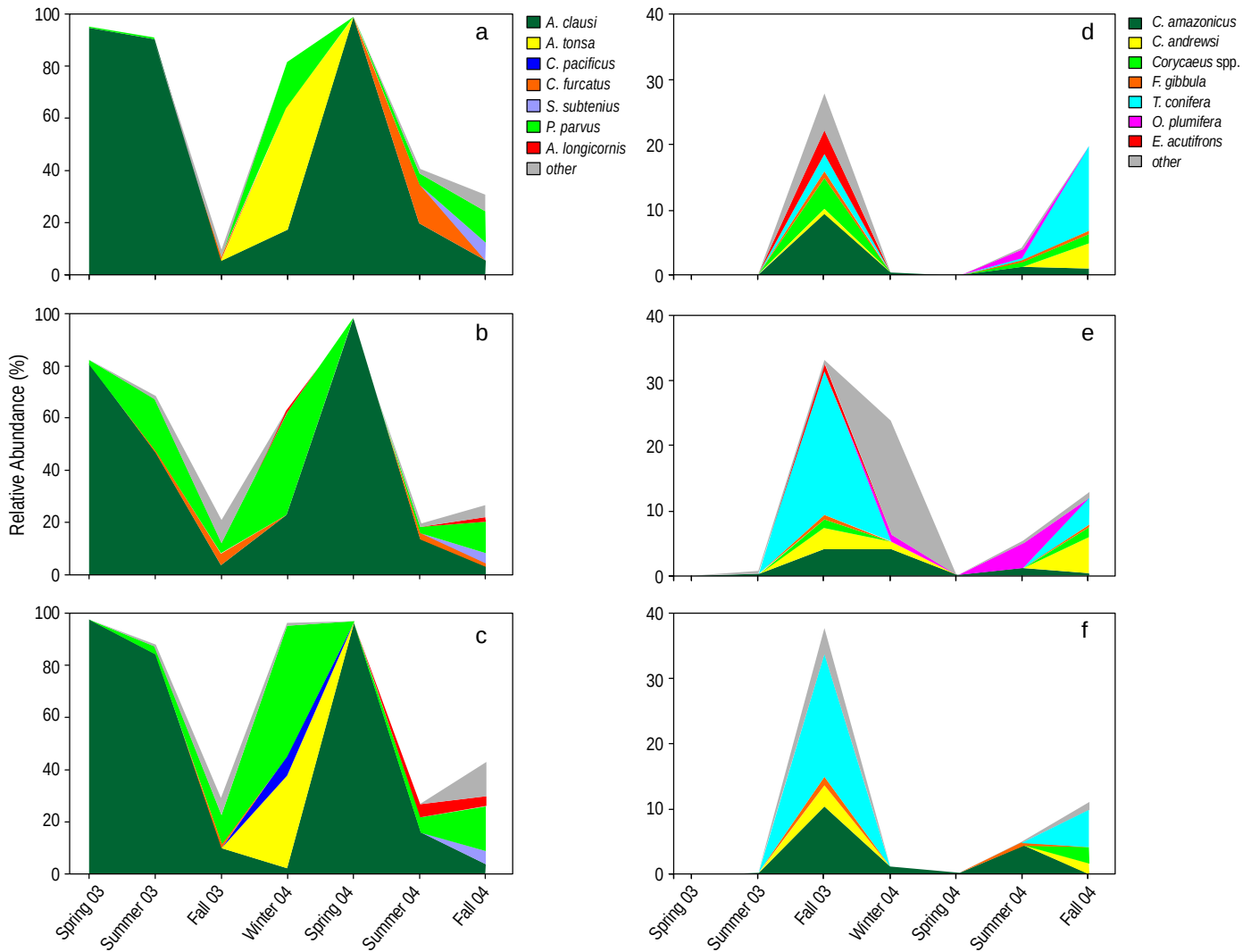


Figure 3. Relative contribution of the dominant calanoid copepods (a–c) and non-calanoid copepods (d–f) to the zooplankton at three sampling sites: (a, d) La Gringa, (b, e) Punta Arena, and (c, f) El Rincón.

Figura 3. Contribución relativa de las especies dominantes de copépodos calanoides (a–c) y no calanoides (d–f) al zooplancton en tres sitios de muestreo: (a, d) La Gringa, (b, e) punta Arena y (c, f) El Rincón.

Calanoida: *Acartia clausi*, *Acartia tonsa*, *Calanus pacificus*, *Centropages furcatus*, *Subeucalanus subtenius*, *Paracalanus parvus*, *Acrocalanus longicornis*. Poecilostomatoida: *Corycaeus amazonicus*, *Corycaeus andrewsi*, *Farranula gibbula*, *Triconia conifera*. Cyclopoida: *Oithona plumifera*. Harpacticoida: *Euterpina acutifrons*.

Conversely, poecilostomatoid copepod abundance peaked in autumn (table 1, fig. 3d–f). The most representative species were *Triconia conifera* and *Corycaeus amazonicus*: the former accounted for 11% of the zooplankton in autumn, but was very scarce in summer and absent in winter and spring, while the latter, though low in abundance, occurred throughout the year (fig. 3d–f). Regarding the species of the order Harpacticoida, only *Euterpina acutifrons* occurred year-round with seasonal variations (table 1). Among the 24 species showing no significant seasonal differences, only *Clausocalanus furcatus* and *Oithona nana* were frequently present in the samples.

copépodos calanoides: en invierno, cuando se presentó la temperatura más baja (fig. 2a), una combinación de tres especies (*Paracalanus parvus*, *Acartia tonsa* y *Acartia clausi*) acapararon el 78% del zooplancton (tabla 1, fig. 3a–c). Esta combinación cambió a 95% en primavera, pero las proporciones de *P. parvus* y *A. tonsa* disminuyeron, mientras que la de *A. clausi* mostró un fuerte incremento.

En el verano de 2003 la proporción de *A. clausi* fue mayor que en el verano de 2004 (fig. 3a–c); el promedio combinado fue de 45% del zooplancton. *Calanus pacificus* y *A. tonsa*, que ya habían disminuido en primavera, desaparecieron completamente en verano. En cambio, se observó el

The interannual differences were small and limited to four species: *Neocalanus gracilis* ($Z = 2.75$, $P = 0.006$), *S. subcrassus* ($Z = 2.04$, $P = 0.042$), and *O. nana* ($Z = 2.66$, $P = 0.004$), which were more abundant in 2003, and *Nannocalanus minor* ($Z = -2.25$, $P = 0.025$), which was more abundant in 2004. The sample collected at the whale shark feeding site to the south of Punta Arena in October 2003 showed a different structure: it consisted almost exclusively of copepods and contained only 0.5% of other taxa (appendix). *Acartia clausi* accounted for 97.7% of the zooplankton, whereas at the other stations sampled in October 2003 it only represented from 4% to 11% of the zooplankton.

Cladocerans

Two cladoceran species were identified in this study: *Pseudevadne tergestina* and *Penilia avirostris* (fig. 4).

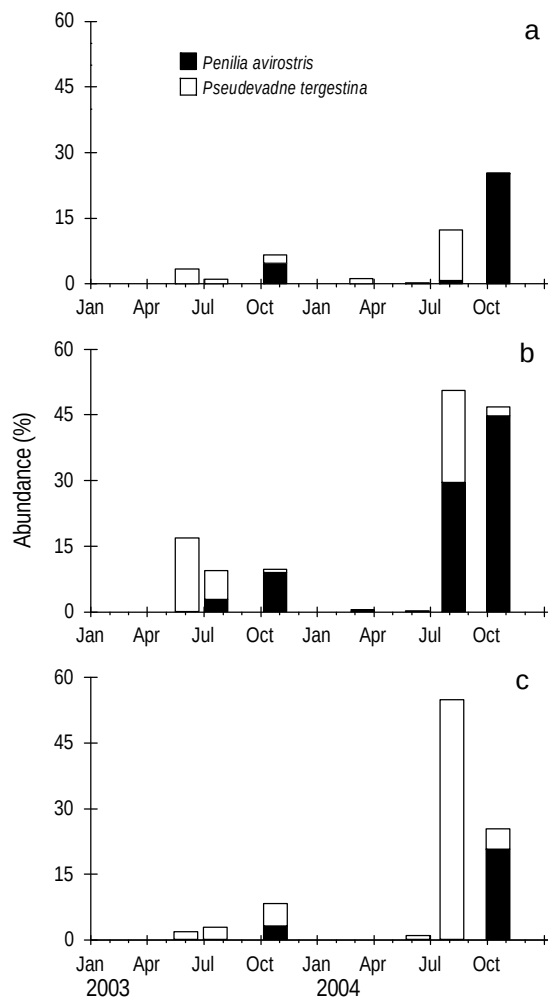


Figure 4. Relative abundance of two cladoceran species relative to total zooplankton abundance at three sampling sites: (a) La Gringa, (b) Punta Arena, and (c) El Rincón.

Figura 4. Abundancia relativa de dos especies de cladóceros respecto a la abundancia total de zooplancton en tres sitios de muestreo: (a) La Gringa, (b) punta Arena y (c) El Rincón.

surgimiento de nuevas especies como *Centropages furcatus*, *Acrocalanus longicornis*, *Temora discaudata*, *Subeucalanus subcrassus* y *Labidocera acuta*. En otoño *A. clausi* tuvo su mínima representatividad (tabla 1, fig. 3a–c) y fue superada por *P. parvus*, que fue el calanoide más abundante en esa temporada. A pesar de su baja abundancia, comparada con otras estaciones del año, los calanoides presentaron una mayor diversidad de especies (tabla 1, apéndice).

En contraste, los poecilostomatoides presentaron su pico de abundancia en otoño (tabla 1, fig. 3d–f); las especies más representativas fueron *Triconia conifera* y *Corycaeus amazonicus*. *Triconia conifera* constituyó casi 11% del zooplancton de otoño, pero fue escasa en verano y estuvo ausente en invierno y primavera. *Corycaeus amazonicus*, aunque en baja proporción, se mantuvo presente a lo largo del año (fig. 3d–f). En el orden Harpacticoida, sólo *Euterpina acutifrons* mantuvo su presencia todo el año con variaciones estacionales (tabla 1). Entre las 24 especies sin diferencias estacionales significativas, sólo *Clausocalanus furcatus* y *Oithona nana* se observaron con frecuencia en las muestras.

Las diferencias interanuales fueron escasas y se limitaron a cuatro especies: *Neocalanus gracilis* ($Z = 2.75$, $P = 0.006$), *S. subcrassus* ($Z = 2.04$, $P = 0.042$), y *O. nana* ($Z = 2.66$, $P = 0.004$), con mayor abundancia en 2003, y *Nannocalanus minor* ($Z = -2.25$, $P = 0.025$), que fue más abundante en 2004. Una estructura diferente se observó en la muestra del sitio de alimentación al sur de punta Arena recolectada en octubre de 2003. Dicha muestra contuvo casi exclusivamente copépodos y sólo 0.5% de otros taxones (apéndice). *Acartia clausi* acaparó 97.7% del zooplancton, lo cual contrasta con las otras estaciones muestreadas en octubre de 2003, donde representó entre el 4% y el 11% del zooplancton solamente.

Cladóceros

Dos especies de cladóceros se identificaron en el presente estudio: *Pseudevadne tergestina* y *Penilia avirostris* (fig. 4). A pesar de una aparente mayor abundancia relativa de *P. avirostris* en punta Arena (fig. 4b) y de *P. tergestina* en El Rincón (fig. 4c), las diferencias entre localidades no fueron significativas. Ambas especies también parecían mejor representadas en 2004 que en 2003, pero la comparación interanual tampoco fue significativa. En cambio, las comparaciones estacionales sí lo fueron (tabla 1); se observaron mayores abundancias en la época cálida del año. *Penilia avirostris* estuvo asociada a una TSM ligeramente más cálida, presentó su máxima abundancia en otoño (media = 17.41%) y estuvo ausente en invierno y primavera, mientras que *P. tergestina* tuvo mayor contribución en verano (media = 16.33%) y se observó el resto del año.

Abundancia total y biomasa de zooplancton

Hasta ahora se ha descrito la abundancia en términos relativos. En el apéndice se muestran los valores absolutos de

Despite the apparently higher relative abundance of *P. avirostris* at Punta Arena (fig. 4b) and of *P. tergestina* at El Rincón (fig. 4c), the differences between sites were not significant. Both species seemed to be better represented in 2004 than in 2003, but the interannual comparison was also not significant. On the other hand, significant seasonal differences were observed (table 1), with higher abundances in the warm period of the year. *Penilia avirostris* was associated with a slightly warmer SST, showed maximum abundance in autumn (mean = 17.41%), and was absent in winter and spring, whereas *P. tergestina* was more abundant in summer (mean = 16.33%) but occurred year-round.

Total zooplankton abundance and biomass

So far abundance has been described in relative terms. The absolute values of total abundance, ranging from 164 to 40,468 ind m⁻³, are shown in the appendix. Maximum abundance corresponded to the sample from the whale shark feeding site. Like SST, total zooplankton abundance did not show interannual differences, only seasonal ($H = 13.2$, $P = 0.004$). When the spring data from both years were combined, median abundance was 8465 ind m⁻³, averaging 1432 ind m⁻³ the rest of the year.

In contrast, the zooplankton volumes (appendix) did not show seasonal differences but did show significant interannual differences ($Z = -1.99$, $P = 0.046$). The medians were 196 and 593 $\mu\text{L m}^{-3}$ for 2003 and 2004, respectively. Note that the winter 2004 biomass was not included in the comparison but it was certainly high (median = 807 $\mu\text{L m}^{-3}$).

DISCUSSION

Sea surface temperature

The low SST that prevails in Ballenas Channel due to the tides and intense mixing forced by the topography is well known (López *et al.* 2006), but few SST data are available for the bays adjacent to the channel. Blanco-Betancourt *et al.* (2004) simultaneously placed thermographs that recorded temperature every 2 h between June 2002 and June 2003 in six bays located on the northwestern coast of the Gulf of California: Guadalupe, Alcatraz, Los Ángeles, El Pescador, Las Ánimas, and Las Palomas. A subsequent analysis concluded that the six bays showed a similar pattern of SST variability with high seasonality, but BLA differed in that it presented the highest SST throughout the year (Martínez-Díaz-de-León *et al.* 2006). These authors explained that despite the wide communication between BLA and Ballenas Channel, the water residence time may be longer than in the other bays. We recorded a minimum SST of 16.2 ± 0.3 °C in March 2004, similar to the value recorded by Blanco-Betancourt *et al.* (2004) in March 2003 (17 ± 0.7 °C). The SST values obtained in both studies are also comparable for the month of June; however, differences were observed for

abundancia total, que estuvieron en un intervalo de 164 a 40,468 ind m⁻³. La abundancia máxima correspondió a la muestra del sitio de alimentación de los tiburones ballena. Al igual que la TSM, la abundancia total de zooplancton no mostró diferencias interanuales, sólo estacionales ($H = 13.2$, $P = 0.004$). Cuando se combinaron los datos de primavera de ambos años, la abundancia mediana fue de 8,465 ind m⁻³, mientras que el resto del año promedió 1,432 ind m⁻³.

En contraste, los volúmenes de zooplancton (apéndice) no mostraron estacionalidad, pero sí diferencias interanuales significativas ($Z = -1.99$, $P = 0.046$); las medianas fueron 196 y 593 $\mu\text{L m}^{-3}$ para 2003 y 2004, respectivamente. Hay que recordar que la biomasa de invierno de 2004 no fue incluida en la comparación, pero fue ciertamente alta (mediana = 807 $\mu\text{L m}^{-3}$).

DISCUSIÓN

Temperatura superficial del mar

La baja TSM que prevalece en el canal de Ballenas, debida a las mareas y a la intensa mezcla forzada por la topografía, es bien conocida (López *et al.* 2006). No obstante, los datos de TSM de bahías adyacentes al canal de Ballenas son escasos. Blanco-Betancourt *et al.* (2004) colocaron simultáneamente termógrafos que registraban la temperatura cada dos horas entre junio de 2002 y junio de 2003 en seis bahías situadas en la costa este de Baja California: Guadalupe, Alcatraz, Los Ángeles, El Pescador, Las Ánimas y Las Palomas. Un análisis posterior concluyó que la TSM en las seis bahías presenta un patrón de variación similar con alta estacionalidad, pero BLA se diferenció por presentar la TSM más alta a lo largo del año (Martínez-Díaz-de-León *et al.* 2006). Estos autores explicaron que no obstante la amplia comunicación existente entre BLA y el canal de Ballenas, el tiempo de residencia del agua podría ser más prolongado que en las otras bahías debido al aislamiento parcial por las numerosas islas pequeñas. En el presente estudio la TSM mínima (16.2 ± 0.3 °C) se observó en marzo de 2004 y fue similar a la registrada por Blanco-Betancourt *et al.* (2004) para marzo de 2003 (17 ± 0.7 °C). También son comparables los valores encontrados en ambos estudios para el mes de junio. En donde sí se observaron contrastes fue en julio y octubre, ya que la TSM registrada en 2002 (Blanco-Betancourt *et al.* 2004) estuvo 1–2 °C por debajo de los valores registrados durante 2003–2004 en la presente investigación. Nelson y Eckert (2007) encontraron temperaturas aún más altas entre agosto y octubre de 1999: 28.9–30.7 °C en estaciones litorales y 27.9–28.7 °C en estaciones más profundas (>20 m).

Biomasa del zooplancton

El zooplancton presentó un patrón menos claro que la temperatura. Si bien fue evidente que las altas biomásas de

July and October since the values recorded in 2002 by Blanco-Betancourt *et al.* (2004) were 1–2 °C lower than those documented herein for 2003 and 2004. Nelson and Eckert (2007) recorded even higher temperatures between August and October 1999: 28.9–30.7 °C at coastal stations and 27.9–28.7 °C at stations deeper than 20 m.

Zooplankton biomass

Zooplankton showed a less clear pattern than temperature. Although it was evident that the high zooplankton biomasses were associated with the cold period of the year (winter and spring), the occurrence of high spatial variability (appendix) was also apparent, especially in summer. It has been suggested that biomass indicates food availability for whale sharks (Cárdenas-Palomo *et al.* 2010). Nonetheless, the composition of the zooplankton community and the size of the organisms should be taken into account. For example, in March 2004 we recorded a high volume of zooplankton but abundance was relatively low; this indicates a slightly higher presence of larger-sized organisms such as *Calanus pacificus* and *A. tonsa* than of *A. clausi* (fig. 3).

Copepod abundance

Nelson and Eckert (2007) reported a mean copepod abundance of 61.7% for summer and autumn 1999. Our mean summer and autumn values were 67.8% and 44.5% for 2003 and 2004, respectively. Hence, there was greater similarity between the 1999 and 2003 values as both were higher than in 2004. This does not seem to be related to differences in temperature since SST ranged from 27 to 29.5 °C during the summer and autumn of all three years (1999, 2003, 2004). Nonetheless, the absolute abundance indicates differences, with a mean of 4813 ind m⁻³ in 1999 (Nelson and Eckert 2007), almost triple that recorded in summer and autumn of 2003 and 2004 (1425 and 1050 ind m⁻³, respectively). As these authors collected zooplankton at a larger number of stations, their estimates are more robust. The underestimation may be attributed to the capture of fewer small copepods by the slightly larger mesh we used in 2003 and 2004.

Copepod community structure

Unlike Nelson and Eckert (2007), who only documented the composition at the level of major taxonomic groups, in this study we identified copepod species. We observed a succession between the orders Calanoida and Poecilostomatoida, which predominate in the cold (winter and spring) and warm (summer and autumn) periods. The changes in species dominance were typical of those observed in other coastal areas of the GC like Concepción Bay, where *A. clausi* accounted for 84% of the copepod spring abundance (Palomares-García *et al.* 2002). In the coastal lagoon known as Ensenada de La Paz (to the south of La Paz Bay),

zooplankton estuvieron asociadas con el periodo frío del año (invierno y primavera), también lo fue que hay una alta variabilidad espacial (apéndice), particularmente en verano. Se ha sugerido que la biomasa indica disponibilidad de alimento para el tiburón ballena (Cárdenas-Palomo *et al.* 2010). Sin embargo, se debe considerar la composición del zooplankton y el tamaño de los organismos. Por ejemplo, en nuestro estudio se registró un volumen de zooplankton alto en marzo de 2004, pero la abundancia fue relativamente baja, lo que sugiere la presencia de organismos de tamaño mayor como *Calanus pacificus* y *A. tonsa*, que es ligeramente mayor que *A. clausi* (fig. 3).

Abundancia de copépodos

En su estudio Nelson y Eckert (2007) registraron una abundancia de copépodos media de 61.7% durante el verano y el otoño de 1999. En el presente estudio los promedios de verano a otoño fueron 67.8 y 44.5% para 2003 y 2004, respectivamente. Por tanto, hubo una mayor similitud entre los valores de 1999 y 2003: ambos fueron mayores que en 2004. Esto no parece obedecer a las diferencias de temperatura, puesto que durante el verano y el otoño de los tres años (1999, 2003, 2004) la TSM estuvo en un intervalo de 27–29.5 °C. No obstante, la abundancia absoluta indica diferencias, con una media de 4,813 ind m⁻³ en 1999 (Nelson y Eckert 2007), casi el triple de la registrada en verano y otoño de 2003 y 2004 (1,425 y 1,050 ind m⁻³, respectivamente). Ya que estos autores recolectaron zooplankton en un mayor número de estaciones, sus estimaciones son más robustas. La subestimación podría obedecer a una menor captura de copépodos pequeños al usar una malla ligeramente más grande en nuestro estudio durante 2003 y 2004.

Estructura de la comunidad de copépodos

A diferencia de Nelson y Eckert (2007), quienes sólo presentan la composición por grandes grupos taxonómicos, en el presente estudio sí se identificaron las especies de copépodos. Se encontró una sucesión entre los órdenes Calanoida y Poecilostomatoida, que predominan en la época fría (de invierno a primavera) y cálida (de verano a otoño). Los cambios de dominancia por especie fueron típicos de los observados en otras zonas costeras del GC como bahía Concepción, donde *A. clausi* alcanzó el 84% de la abundancia primaveral de copépodos (Palomares-García *et al.* 2002). En la laguna costera Ensenada de La Paz (al sur de bahía de La Paz) se presentó una alternancia entre *Acartia lillgeborgi* y *A. clausi*, que tienden a predominar en primavera y otoño, respectivamente (Palomares-García 1996). Un poco más al norte, en San Juan de la Costa, *A. clausi* dominó (95% de los copépodos) en una muestra tomada durante un avistamiento de tiburones ballena jóvenes forrajeando (Clark y Nelson 1997). En cambio, el canal de San Lorenzo (salida sur de

alternance was observed between *Acartia lillgeborgi* and *A. clausi*, species that tend to predominate in spring and autumn, respectively (Palomares-García 1996). Slightly further north, *A. clausi* dominated (95% of copepods) in a sample taken at San Juan de la Costa during a sighting of foraging juvenile whale sharks (Clark and Nelson 1997), while *Oithona plumifera* dominated in San Lorenzo Channel (southern end of La Paz Bay), which is influenced to a greater extent by the GC (Lavaniegos and González-Navarro 1999).

Different *Acartia* species dominate in tropical and subtropical coastal waters as shown in the examples given in table 2. Another component of relative importance is the genus *Paracalanus*. The most commonly reported species is *P. parvus*, but *P. aculeatus* has also been recorded in coastal waters of the GC, Magdalena Bay, Caribbean Sea, and China Sea, while *P. quasimodo* is abundant in the Caribbean and in estuaries along the Brazilian coast (table 2).

Predominance of the temperate-subtropical species *A. clausi* in spring concurs with the circulation modeled for BLA when northwesterly winds dominate (Amador-Buenrostro *et al.* 1991). According to this model, water enters from the north and circulates from north to south (fig. 1). Though this circulation was described mainly for winter, the copepod composition documented herein suggests that it could continue until spring. It has been reported that the persistence of upwelling-favorable winds in winter and spring generates high primary productivity (Muñoz-Barbosa *et al.* 1991) and, therefore, favors the development of *C. pacificus* and *A. tonsa* in winter and dense populations of *A. clausi* in spring, as observed in our study. Moreover, the scarcity of predators in spring would allow an exponential growth of the *A. clausi* population. Its decline in summer and autumn could be accelerated by the presence of predators among the zooplankton transported into the bay and the arrival of whale sharks.

According to Amador-Buenrostro *et al.* (1991), surface circulation in BLA reverses in summer due to easterly winds. This would have induced a change in species composition with the entry from the south of tropical species (*Centropages furcatus*, *Subeucalanus subcrassus*, *Acrocalanus longicornis*, and *Temora discaudata*), which increased in abundance in autumn and more tropical species appeared (*Subeucalanus subtenuis*, *Canthocalanus pauper*, and *Undinula vulgaris*), suggesting a similar circulation in summer and autumn.

Composition and abundance of cladocerans

Cladocerans were particularly abundant in July and October (fig. 2b–d). In contrast, Nelson and Eckert (2007) reported a very low abundance in summer-autumn 1999 (mean = 1.9% of zooplankton). If our values were averaged, the summer and autumn abundance would be 6.4% in 2003 and 32.9% in 2004. The differences cannot be explained by the nets used, since the smaller net (20-cm diameter and

la bahía de La Paz) recibe mayor influencia del GC, y ahí dominó *Oithona plumifera* (Lavaniegos y González-Navarro 1999).

Diferentes especies de *Acartia* dominan en aguas costeras tropicales y subtropicales como se muestra en los ejemplos de la tabla 2. Otro componente de relativa importancia es el género *Paracalanus*. La especie reportada más a menudo es *P. parvus*, pero también se ha registrado *P. aculeatus* en aguas costeras del GC, bahía Magdalena, el mar Caribe y mar de China. *P. quasimodo* es abundante en el Caribe y en estuarios de la costa brasileña (tabla 2).

La dominancia de la especie templada-subtropical *A. clausi* durante primavera concuerda con la circulación modelada para BLA cuando dominan los vientos del noroeste (Amador-Buenrostro *et al.* 1991). Según este modelo el agua circula de norte a sur entrando desde el norte (fig. 1). Si bien esta circulación fue descrita principalmente para el invierno, la composición de copépodos observada en el presente estudio sugiere que podría continuar hasta la primavera. Se ha documentado que la persistencia de vientos favorables a las surgencias durante invierno y primavera promueve una alta productividad primaria (Muñoz-Barbosa *et al.* 1991), y por tanto favorecería el desarrollo de *C. pacificus* y *A. tonsa* en invierno y densas poblaciones de *A. clausi* en primavera, como se observó en este estudio. Además, la escasez de depredadores en primavera permitiría un crecimiento exponencial de la población de *A. clausi*. Su disminución en verano y otoño podría agudizarse por la presencia de depredadores en el zooplancton acarreado a la bahía y el arribo del tiburón ballena.

Según Amador-Buenrostro *et al.* (1991) la circulación superficial de BLA cambia en verano, invirtiéndose debido al viento del este. Esto habría inducido un cambio en la composición de especies con el ingreso desde el sur de especies tropicales (*Centropages furcatus*, *Subeucalanus subcrassus*, *Acrocalanus longicornis* y *Temora discaudata*), las cuales aumentaron su abundancia en otoño a la vez que aparecieron más especies tropicales (*Subeucalanus subtenuis*, *Canthocalanus pauper* y *Undinula vulgaris*), sugiriendo una circulación similar en verano y otoño.

Composición y abundancia de cladóceros

Los cladóceros fueron particularmente abundantes en julio y octubre de 2004 (fig. 2b–d). En contraste, Nelson y Eckert (2007) encontraron una abundancia muy baja en verano y otoño de 1999 (media = 1.9% del zooplancton). En el presente estudio, si se promediara la abundancia de verano y otoño, ésta sería de 6.4% en 2003 y de 32.9% en 2004. En el estudio de Nelson y Eckert (2007), la red usada fue un poco más pequeña (diámetro de 20 cm y luz de malla de 153 µm) que la nuestra, por lo que no explica las diferencias debido a que son organismos pequeños y habrían sido mejor retenidos en la red usada por ellos. Por tanto, se concluye que hay una alta variabilidad interanual de cladóceros. Este

Table 2. Examples of tropical and subtropical bays and estuaries showing the abundance of *Acartia* and *Paracalanus* spp. (% of total copepods). The asterisk indicates whale shark feeding sighting. Dominant *Acartia* species vary at different locations (source number): *A. californiensis* (7), *A. clausi* (3, 13, 14, 15, 20), *A. danae* (11, 12), *A. erythraea* (2, 16), *A. lilljeborgii* (1, 4, 17, 18, 19), *A. natalensis* (8, 9), *A. pacifica* (10), *A. tonsa* (6), *Acartia* spp. (5).

Tabla 2. Ejemplos de bahías y estuarios tropicales y subtropicales donde se muestra la abundancia de *Acartia* y *Paracalanus* spp. (% de copépodos totales). El asterisco indica el avistamiento de tiburón ballena alimentándose. Las especies dominantes de *Acartia* varían por localidades (número de fuente): *A. californiensis* (7), *A. clausi* (3, 13, 14, 15, 20), *A. danae* (11, 12), *A. erythraea* (2, 16), *A. lilljeborgii* (1, 4, 17, 18, 19), *A. natalensis* (8, 9), *A. pacifica* (10), *A. tonsa* (6), *Acartia* spp. (5).

Location	Mesh size (µm)	% <i>Acartia</i>	% <i>Paracalanus</i>	Period	Comment	Source
Gulf of California						
Bahía de los Ángeles (29°N)	200	92.8	5.2	June		20
		10.9	20.1	October		
		98.2	0.3	October*		
Bahía Concepción (26.7°N)	300	84.5	11.5	May		15
		9.9	2.5	October		
Ensenada de La Paz (24°N)	250	26.7	4.8	Spring	<i>A. lilljeborgii</i> = 40%	13
		67.1	7.2	Autumn		
San Juan de la Costa (24.50°N)	?	95.0	0.4	Autumn		3
San Lorenzo Channel (24.4°N)	300	5.0	8.2	Annual	<i>Oithona plumifera</i> = 40%	11
West Baja California						
Punta Banda Estuary (31.7°N)	300	95.1	0.18	June		7
San Ramón Beach (30.5°N)	390	87.2	1.5	Annual		6
Magdalena Bay (24.5°N)	300	15.8	63.0	April		14
		1.6	11.5	October	<i>A. lilljeborgii</i> = 347%	
Magdalena Bay (24.5°N)	333	71.3	0.7	May		12
		14.3	15.8	November	<i>A. lilljeborgii</i> = 32%	
West Central America						
Nicoya Gulf (10°N)	280	79.3	5.6	Annual		1
East Central America						
Ascensión Bay (19.8°N)	500	24.6	9.3	Spring	<i>Labidocera scotti</i> = 32.3%	19
Chetumal Bay (18.5°N)	500	72.4	0.2	May		18
		15.1	0.1	October	<i>A. tonsa</i> = 83.4%	
Kingston Harbour (18°N)	200	7.0	23.4	Annual	<i>Temora turbinata</i> = 24.2%	5
East Brazilian Coast						
Taperaçu Estuary (1°S)	120	6.8	18.3	March	<i>Oithona oswaldocruzi</i> = 33%	4
		5.5	12.0	September	<i>O. oswaldocruzi</i> = 34%	
Espirito Santo Bay (20.4°S)	200	46.2	4.9	Annual		17
East Chinese Coast						
Taiwan Strait (24.4°N)	335	7.3	38.4	January		10
Kaohsiung Harbour (22.5°N)	333	16.4	22.6	Annual		2
West Indian Coast						
Cochin Backwater (10°S)	333	27.5	—	May		16
		0.6	—	October	<i>Centropages orsinii</i> = 82%	
East African Coast						
Mdloti Estuary (29.6°S)	200	16.1	—	Winter	<i>Pseudodiaptomus hessei</i> = 83%	9
		0.0	—	Summer	<i>P. hessei</i> = 86%	
Mhlanga Estuary (29.7°S)	200	1.1	—	Winter	<i>P. hessei</i> = 97%	9
		0.1	—	Summer	<i>P. hessei</i> = 99%	
Mpenjati Estuary (31°S)	90	71.1	—	Winter		8
		11.5	—	Summer	<i>P. hessei</i> = 88.5%	

(1) Brugnoli-Olivera and Morales-Ramírez (2008), (2) Chang and Fang (2004), (3) Clark and Nelson (1997), (4) Costa *et al.* (2008), (5) Hopcroft *et al.* (1998), (6) Jiménez-Pérez (1989), (7) Jiménez-Pérez and Lara-Lara (1990), (8) Kiribige and Perissinotto (2003), (9) Kiribige *et al.* (2006), (10) Lan *et al.* 2009, (11) Lavaniegos and González-Navarro (1999), (12) López-Ibarra and Palomares-García (2006), (13) Palomares-García (1996), (14) Palomares-García and Gómez-Gutiérrez (1996), (15) Palomares-García *et al.* (2002), (16) Pillai *et al.* (1973), (17) Sterza and Loureiro-Fernandes (2006), (18) Suárez-Morales (1994), (19) Suárez-Morales and Gasca (1996), (20) this study.

153- μm mesh size) used by Nelson and Eckert (2007) would have better retained these small organisms. We therefore conclude that there is high interannual variability of cladocerans. This is the first record of *Pseudevadne tergestina* and *Penilia avirostris* in BLA, though they had been reported previously for Guaymas Basin (Manrique 1971) and other regions of the GC (Jiménez-Pérez and Lara-Lara 1988, Palomares-García *et al.* 2002). Both species were recorded in Concepción Bay, with a predominance of *P. avirostris* (Palomares-García *et al.* 2002), and accounted for 78% of the zooplankton in May but only 28% in autumn. An opposite seasonal trend was observed in BLA, where cladocerans only slightly exceeded copepods in summer 2004 (39% and 34%, respectively). This difference can be due to the fact that Concepción Bay is a very closed bay and the stratification of the water column is difficult to break. The importance of *P. avirostris* as a herbivore of nano- and picoplankton has been analyzed in other coastal areas such as the Gulf of Trieste (Lipej *et al.* 1997). It is also an important food source for Pacific mackerel (*Scomber japonicus*) larvae in the GC (Sánchez-Velasco and Shirasago 2000).

Copepods as food for whale sharks

Nelson and Eckert (2007) proposed that the taxonomic composition and abundance of zooplankton influenced the feeding behavior of whale sharks in BLA. They estimated a mean zooplankton abundance of 87,000 ind m^{-3} (96.6% copepods) required for active filter-feeding methods such as ram and suction feeding. In the GC, Clark and Nelson (1997) observed juvenile whale sharks foraging in dense patches of copepods in La Paz Bay, where *A. clausi* represented 95%, though they did not provide absolute abundance estimates. Can this copepod provide enough food to meet the requirements of whale sharks? Motta *et al.* (2010) analyzed their energy requirements and estimated that sharks between 4.4 and 6.2 m in length required a daily ration of 14,931 and 28,121 kJ, respectively. Assuming that 1 g C = 10 kcal (Cohen and Grosslein 1987) and that one *A. clausi* female (1-mm prosome length) weighs 5.4 μg C (Uye 1982), between 66 and 125×10^6 copepods would be required for a daily shark ration. Considering that at the feeding site in BLA the abundance of *A. clausi* was 39,312 ind m^{-3} , the amount of copepods required for an estimated filtration rate of 326 $\text{m}^3 \text{h}^{-1}$ (Motta *et al.* 2010) would be achieved in a lapse of 5.2 h of filter feeding.

Zooplankton abundance was much lower at the other stations sampled in autumn 2003 (700–1038 ind m^{-3}) and would not even support passive feeding, since according to Nelson and Eckert (2007), zooplankton should occur at a mean concentration ($\pm$ SE) of 5910 ± 986 ind m^{-3} . Moreover, the zooplankton structure in October 2003 at the sampling stations differed from that observed at the site where two whale sharks were observed feeding. Evidently, three sampling stations are too few to describe spatial trends in the

es el primer registro de *Pseudevadne tergestina* y *Penilia avirostris* en BLA. No obstante, ya habían sido registradas previamente para la cuenca de Guaymas (Manrique 1971) y otras regiones del GC (Jiménez-Pérez y Lara-Lara 1988, Palomares-García *et al.* 2002). En bahía Concepción se encontraron ambas especies, con predominancia de *P. avirostris* (Palomares-García *et al.* 2002), y en promedio representaron el 78% del zooplankton en mayo, pero sólo el 28% en otoño. La tendencia estacional en BLA fue la opuesta, y solamente en el verano de 2004 los cladóceros llegaron a sobrepasar ligeramente a los copépodos (39% y 34%, respectivamente). Esta diferencia puede deberse a que bahía Concepción es una bahía muy cerrada y la estratificación de la columna de agua es difícil de romper. En otras zonas costeras como el golfo de Trieste se ha analizado la importancia de *P. avirostris* como herbívoro de nano y picoplankton (Lipej *et al.* 1997). Además, tiene importancia como alimento para las larvas de macarela del Pacífico (*Scomber japonicus*) recolectadas en el GC (Sánchez-Velasco y Shirasago 2000).

Copépodos como alimento del tiburón ballena

Nelson y Eckert (2007) propusieron que la abundancia y composición taxonómica del zooplankton influenciaban el comportamiento alimentario del tiburón ballena en BLA. Estos autores estimaron una abundancia media de zooplankton de 87,000 ind m^{-3} (96.6% copépodos) requerida para un tipo de filtración activa por succión (*ram/suction feeding*). En el GC Clark y Nelson (1997) ya habían observado tiburones ballena jóvenes forrajear en densos parches de copépodos en la bahía de la Paz, donde *A. clausi* representó el 95%, aunque no proporcionaron estimaciones de abundancia absoluta. ¿Podría este copépodo proporcionar alimento suficiente para la alimentación del tiburón ballena? Motta *et al.* (2010) analizaron sus requerimientos energéticos y estimaron que los tiburones entre 4.4 y 6.2 m de tamaño requieren una ración diaria de 14,931 y 28,121 kJ, respectivamente. Suponiendo que 1 g C = 10 kcal (Cohen y Grosslein 1987) y que una hembra de *A. clausi* (prosoma de 1 mm) pesa 5.4 μg C (Uye 1982), se requerirían entre 66 y 125×10^6 copépodos para la ración diaria de un tiburón. Considerando que en el sitio de alimentación de BLA la abundancia de *A. clausi* fue de 39,312 ind m^{-3} , en un lapso de 5.2 h de actividad filtradora del tiburón, se alcanzaría la cantidad de copépodos necesaria para una tasa de filtración estimada en 326 $\text{m}^3 \text{h}^{-1}$ (Motta *et al.* 2010).

En las otras estaciones muestreadas en otoño de 2003 la abundancia de zooplankton encontrada fue mucho más baja (700–1,038 ind m^{-3}) y no sería apropiada siquiera para alimentación pasiva, ya que según Nelson y Eckert (2007) el zooplankton debería estar a una concentración media ($\pm$ error estándar) de 5910 ± 986 ind m^{-3} . Por otro lado, la estructura del zooplankton durante octubre de 2003 fue diferente en las estaciones ajenas al sitio donde se observaron dos tiburones

distribution of zooplankton in BLA. It is important to note that the southwestern part of Punta Arena has been described as a recirculation zone (Amador-Buenrostro *et al.* 1991) and this could explain the retention of a high concentration of *A. clausi* in this place, whereas in October 2003, poecilostomatoid copepods dominated at the other sites exposed to water mixing. On the other hand, the foraging activity of whale sharks plays a role in the changes in zooplankton community structure. Nelson and Eckert (2007) reported that an up to 75% reduction in zooplankton can occur in a single day of shark feeding on copepods, decreasing from 97% to 45% in abundance.

Although whale sharks ingest different zooplankton taxa, the high proportion of copepods in BLA indicates a preference for these crustaceans. Whale sharks have been observed feeding on euphausiids in the GC (Ketchum-Mejía 2003). In BLA, the abundance of euphausiids was low compared to Ballenas Channel, where the fin whale *Balaenoptera physalus* forages on swarms of euphausiids (Ladrón de Guevara *et al.* 2008). Meroplankton may also be important in the diet of whale sharks (e.g., fish eggs rich in protein and lipids). There are reports of whale sharks feeding on recently spawned snapper (*Lutjanus* sp.) eggs in the Belize Barrier Reef (Heyman *et al.* 2001).

Further studies on zooplankton productivity in BLA and other GC bays are necessary for a quantitative assessment of their importance as feeding areas for whale sharks and other predators. Particularly relevant for BLA is the production of the dominant copepod *A. clausi*, which is well known in other temperate and subtropical climates. Plankton productivity should be addressed in conservation measures for protected areas and ecological reserves.

ACKNOWLEDGEMENTS

This study was supported by the International Community Foundation through ICMME (Ensenada Marine Mammal Research and Conservation), by PRODERS-SEMARNAT (Ministry of the Environment and Natural Resources, Mexico), and by CICESE project “Variación estacional de los copépodos de Bahía de los Ángeles, Golfo de California”. We thank A Zavala and I Fuentes (Flora and Fauna Protection Area of the Gulf of California Islands, SEMARNAT) and J Arce for their help during the surveys. The support provided by the community of “Ejido Tierra y Libertad” is gratefully acknowledged. We also thank P García for providing technical assistance in the laboratory.

English translation by Christine Harris.

REFERENCES

- Amador-Buenrostro A, Serrano-Guzmán SJ, Argote-Espinoza ML. 1991. Numerical model of the circulation induced by the wind at Bahía de los Angeles, BC, Mexico. *Cienc. Mar.* 17(3): 39–57.

ballena alimentándose. Evidentemente, tres estaciones de muestreo son pocas para describir tendencias espaciales en la distribución del zooplancton de BLA. Hay que hacer notar que la porción suroeste de punta Arena ha sido descrita como una zona de recirculación (Amador-Buenrostro *et al.* 1991) y eso podría explicar la retención de una alta concentración de *A. clausi* en ese lugar, mientras que en los otros sitios expuestos a la mezcla de agua dominaron los copépodos poecilostomatoides durante octubre de 2003. A su vez, la actividad de forrajeo del tiburón ballena juega un papel en el cambio de estructura del zooplancton. Según Nelson y Eckert (2007), una reducción de hasta 75% del zooplancton puede ocurrir en un solo día por la alimentación del tiburón sobre los copépodos, los cuales disminuyeron de 97% a 45%.

Aunque el tiburón ballena ingiere diferentes taxones de zooplancton, la alta proporción de copépodos en BLA indica una preferencia por estos crustáceos. Hay registros de tiburón ballena alimentándose de eufáusidos en el GC (Ketchum-Mejía 2003). En esta investigación, la abundancia de eufáusidos fue baja en BLA comparada con el canal de Ballenas, donde enjambres de eufáusidos son forrajeados por el rorcual común *Balaenoptera physalus* (Ladrón de Guevara *et al.* 2008). El meroplancton también podría ser importante en la dieta del tiburón, como por ejemplo los huevos de peces que son ricos en proteínas y lípidos. Existen registros de tiburón ballena alimentándose de huevos recién desovados del pargo (*Lutjanus* sp.) en la Barrera de Coral de Belice (Heyman *et al.* 2001).

Por lo tanto, es necesario realizar futuros estudios sobre la productividad de zooplancton en BLA y otras bahías del GC para una evaluación cuantitativa de su importancia como zona de alimentación del tiburón ballena y otros depredadores. Particularmente relevante para BLA es la producción del copépodo dominante *A. clausi*, la cual es bien conocida en otros ecosistemas templados y subtropicales. La productividad del plancton debería estar en el foco de atención de los esfuerzos de conservación de zonas protegidas y reservas ecológicas.

AGRADECIMIENTOS

Los fondos para esta investigación provinieron de *International Community Foundation* a través de ICMME (Investigación y Conservación de Mamíferos Marinos de Ensenada), de PRODERS-SEMARNAT (Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales) y del proyecto CICESE “Variación estacional de los copépodos de Bahía de los Ángeles, Golfo de California”. Agradecemos a A Zavala e I Fuentes (Área de Protección Flora y Fauna–Islas Golfo de California, SEMARNAT) y a J Arce por el apoyo recibido durante el muestreo. Asimismo se agradece la recepción y apoyo de la comunidad del Ejido Tierra y Libertad. P García brindó apoyo técnico en el laboratorio.

- Barnard JL, Grady JR. 1968. A biological survey of Bahía de los Angeles, Gulf of California. Mexico. I. General account. Trans. San Diego Soc. Nat. Hist. 15: 51–66.
- Blanco-Betancourt R, Pacheco-Ruiz I, Guzmán-Calderón JM, Zertuche-González JA, Chee-Barragán A, Martínez-Díaz de León A, Gálvez-Téllez A, López-Vivas JM. 2004. Seawater temperature database for six bays on the northwestern coast of the Gulf of California, Mexico. Reporte Técnico, Instituto de Investigaciones Oceanológicas, UABC, Ensenada, 35 pp, <http://iio.uabc.mx/Publicaciones/Reportes-tecnicos/reporte-tecnico-2004-1.pdf>.
- Brugnoli-Olivera E, Morales-Ramírez A. 2008. Trophic planktonic dynamics in a tropical estuary, Gulf of Nicoya, Pacific coast of Costa Rica during El Niño 1997 event. Rev. Biol. Mar. Oceanogr. 43: 75–89.
- Cárdenas-Palomo N, Herrera-Silveira J, Reyes O. 2010. Distribución espacio-temporal de variables fisicoquímicas y biológicas en el hábitat del tiburón ballena *Rhincodon typus* (Orectolobiformes: Rhincodontidae) al norte del Caribe Mexicano. Rev. Biol. Trop. 58: 399–412.
- Chang WB, Fang LS. 2004. Temporal and spatial variations in the species composition, distribution, and abundance of copepods in Kaohsiung Harbor, Taiwan. Zool. Stud. 43: 454–463.
- Clark E, Nelson DR. 1997. Young whale sharks, *Rhincodon typus*, feeding on a copepod bloom near La Paz, Mexico. Environ. Biol. Fish. 50: 63–73.
- Cohen EB, Grosslein MD. 1987. Production on Georges Bank compared with other shelf ecosystems. In: Backus RH, Bourne DW (eds.), Georges Bank. MIT Press, Cambridge, MA, pp. 383–391.
- Costa KG, Pereira LCC, Costa RM. 2008. Short and long-term temporal variation of the zooplankton in a tropical estuary (Amazon region, Brazil). Bol. Mus. Para. Emilio Goeldi Ser. Cienc. Nat. 3: 127–141.
- Delgadillo-Hinojosa F, Gaxiola-Castro G, Segovia-Zavala JA, Muñoz-Barbosa A, Orozco-Borbón MV. 1997. The effect of vertical mixing on primary production in a bay of the Gulf of California. Estuar. Coast. Shelf Sci. 45: 135–148.
- Eckert SA, Stewart B. 2001. Telemetry and satellite tracking of whale sharks, *Rhincodon typus*, in the Sea of Cortez, Mexico, and the North Pacific Ocean. Environ. Biol. Fish. 60: 299–308.
- García-García BM. 2002. Relación entre la biomasa zooplanctónica y los avistamientos de tiburón ballena (*Rhincodon typus* Smith, 1828) en Bahía de los Ángeles, BC, México. BSc dissertation, Facultad de Ciencias Marinas, Universidad Autónoma de Baja California, 50 pp.
- Gilmartin M, Revelante N. 1978. The phytoplankton characteristics of the barrier island lagoons of the Gulf of California. Estuar. Coast. Mar. Sci. 7: 29–47.
- Heyman WD, Graham RT, Kjerfve B, Johannes RE. 2001. Whale sharks *Rhincodon typus* aggregate to feed on fish spawn in Belize. Mar. Ecol. Prog. Ser. 215: 275–282.
- Hopcroft RR, Roff JC, Lombard D. 1998. Production of tropical copepods in Kingston Harbour, Jamaica: The importance of small species. Mar. Biol. 130: 593–604.
- Jiménez-Pérez LC. 1989. Análisis de la taxocenosis de los copépodos pelágicos en la zona frente a Playa San Ramón, Baja California, México. Inv. Mar. CICIMAR 4: 165–174.
- Jiménez-Pérez LC, Lara-Lara JR. 1988. Zooplankton biomass and copepod community structure in the Gulf of California during the 1982–1983 El Niño event. CalCOFI Rep. 29: 122–128.
- Jiménez-Pérez LC, Lara-Lara JR. 1990. Zooplankton biomass and community structure in the Estero de Punta Banda. Cienc. Mar. 16(1): 35–49.
- Ketchum-Mejía JT. 2003. Distribución espacio-temporal y ecología alimentaria del tiburón ballena (*Rhincodon typus*) en la Bahía de La Paz y zonas adyacentes en el suroeste del Golfo de California. MSc thesis, Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, Instituto Politécnico Nacional, 130 pp.
- Kibirige I, Perissinotto R. 2003. The zooplankton community of the Mpenjati Estuary, a South African temporarily open/closed system. Estuar. Coast. Shelf Sci. 58: 727–741.
- Kibirige I, Perissinotto R, Thwala X. 2006. A comparative study of zooplankton dynamics in two subtropical temporarily open/closed estuaries, South Africa. Mar. Biol. 148: 1307–1324.
- Kramer D, Kalin MJ, Steven EG, Thraillkill JR, Zweifel JR. 1972. Collecting and processing data on fish eggs and larvae in the California Current region. NOAA Tech. Rep. NMFS Circ. 370.
- Ladrón de Guevara-P P, Lavanigos BE, Heckel G. 2008. Fin whales (*Balaenoptera physalus*) foraging on daytime surface swarms of the euphausiid *Nyctiphanes simplex* in the Ballenas Channel, Gulf of California, Mexico. J. Mammal. 89: 559–566.
- Lan YC, Lee MA, Liao CH, Lee KT. 2009. Copepod community structure of the winter frontal zone induced by the Kuroshio Branch Current and the China Coastal Current in the Taiwan Strait. J. Mar. Sci. Technol. 17: 1–6.
- Lavanigos BE, González-Navarro E. 1999. Changes in the copepod community during the 1992–93 ENSO at San Lorenzo Channel, Gulf of California. Cienc. Mar. 25: 239–265.
- Lipej L, Mozetič P, Valentina T, Malej A. 1997. The trophic role of the marine cladoceran *Penilia avirostris* in the Gulf of Trieste. Hydrobiologia 360: 197–203.
- López M, Candela J, Argote ML. 2006. Why does the Ballenas Channel have the coldest SST in the Gulf of California? Geophys. Res. Lett. 33, L11603, doi:10.1029/2006GL025908.
- López-Ibarra GA, Palomares-García R. 2006. Estructura de la comunidad de copépodos en Bahía Magdalena, México, durante El Niño 1997–1998. Rev. Biol. Mar. Oceanogr. 41: 63–76.
- Manrique FA. 1971. *Penilia avirostris* Dana, signalée de nouveau dans le Pacifique Américain (Cladocera). Crustaceana 21: 110–111.
- Martínez-Díaz-de-León A, Pacheco-Ruiz I, Delgadillo-Hinojosa F, Zertuche-González JA, Chee-Barragán A, Blanco-Betancourt R, Guzmán-Calderón JM, Gálvez-Telles A. 2006. Spatial and temporal variability of the sea surface temperature in the Ballenas-Salsipuedes Channel (central Gulf of California). J. Geophys. Res. 111, C02008, doi:10.1029/2005JC002940.
- Millán-Núñez E, Yentsch CM. 2000. El Canal de Ballenas, Baja California, como ambiente favorable para el desarrollo del fitoplancton. Hidrobiológica 10: 91–100.
- Motta PJ, Maslanka M, Hueter RE, Davis RL, de la Parra R, Mulvany SL, Habegger ML, Strother JA, Mara KR, Gardiner JM, Tyminski JP, Zeigler LD. 2010. Feeding anatomy, filter-feeding rate, and diet of whale sharks *Rhincodon typus* during surface ram filter feeding off the Yucatan Peninsula, Mexico. Zoology 113: 199–212.
- Muñoz-Barbosa A, Gaxiola-Castro G, Segovia-Zavala JA. 1991. Temporal variability of primary productivity, chlorophyll and seston in Bahía de los Angeles, Gulf of California. Cienc. Mar. 17(4): 47–68.
- Nelson JD, Eckert SA. 2007. Foraging ecology of whale sharks (*Rhincodon typus*) within Bahía de los Angeles, Baja California Norte, Mexico. Fish. Res. 84: 47–64.
- Onbé T. 1999. Ctenopoda and Onychopoda (= Caldocera). In: Boltovskoy D (ed.), South Atlantic Zooplankton. Backhuys Publ., Leiden, pp. 797–813.
- Palomares-García R. 1996. Estructura especial y variación estacional de los copépodos en la Ensenada de La Paz. Océanides 11: 29–43.

- Palomares-García R, Gómez-Gutiérrez J. 1996. Copepod community structure at Bahía Magdalena, Mexico, during El Niño 1983–1984. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 43: 583–595.
- Palomares-García R, Suárez-Morales E, Hernández-Trujillo S. 1998. Catálogo de los Copépodos (Crustacea) Pelágicos del Pacífico Mexicano. CICIMAR-ECOSUR, México DF, 352 pp.
- Palomares-García R, Martínez-López A, Gárate-Lizárraga I. 2002. Plankton community changes in Bahía Concepción, Mexico. *Oceanides* 17: 113–128.
- Pillai P, Qasim SZ, Kesavan N. 1973. Copepod component of zooplankton in a tropical estuary. *Indian J. Mar. Sci.* 2: 38–46.
- Sánchez-Velasco L, Shirasago B. 2000. Larval feeding of *Scomber japonicus* (Pisces: Scombridae) in the Gulf of California and its relation to temperature and chlorophyll satellite data. *Pac. Sci.* 54: 127–136.
- Seminoff JA, Reséndiz-Hidalgo A, Jiménez-Reséndiz B, Nichols WJ, Todd-Jones T. 2008. Tortugas marinas. In: Danemann GD, Ezcurra E (eds.), Bahía de Los Ángeles: Recursos Naturales y Comunidad. Pronatura Noroeste A.C., Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales, Instituto Nacional de Ecología, San Diego Natural History Museum. México DF, pp. 457–494.
- Sterza JM, Loureiro-Fernandes L. 2006. Zooplankton community of the Vitória Bay estuarine system (southeastern Brazil). Characterization during a three-year study. *Braz. J. Oceanogr.* 54: 95–105.
- Suárez-Morales E. 1994. Copépodos plácticos de la Bahía de Chetumal, México (1990–1991). *Caribb. J. Sci.* 30: 181–188.
- Suárez-Morales E, Gasca R. 1996. Planktonic copepods of Bahía de la Ascensión, Caribbean coast of Mexico: A seasonal survey. *Crustaceana* 69: 162–174.
- Uye S. 1982. Length-weight relationships of important zooplankton from the Inland Sea of Japan. *J. Oceanogr.* 38: 149–158.
- Viesca-Lobatón C, Balart EF, González-Cabello A, Mascareñas-Osorio I, Aburto-Oropeza O, Reyes-Bonilla H, Torreblanca E. 2008. Peces arrecifales. In: Danemann GD, Ezcurra E (eds.), Bahía de Los Ángeles: Recursos Naturales y Comunidad. Pronatura Noroeste A.C., Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales, Instituto Nacional de Ecología, San Diego Natural History Museum. México DF, pp. 385–427.

*Received June 2011,
received in revised form November 2011,
accepted November 2011.*

Appendix. Zooplankton relative abundance (%) at the sampling sites in Bahía de los Ángeles during 2003–2004. Total zooplankton abundance and displacement volume are shown at the bottom of the table. The sample taken where feeding activity of two whale sharks was observed (WS) is included. Sampling dates are indicated (dd/mm). Absent taxa are denoted with a dash, while zero indicates abundance < 0.01%.

Apéndice. Abundancia relativa (%) de zooplancton en bahía de los Ángeles por localidad durante 2003 y 2004. Al final de la tabla se muestra la abundancia y el volumen desplazado del zooplancton total. Se incluye la muestra donde se observaron dos tiburones ballena (WS) alimentándose. Se indica la fecha de muestreo (dd/mm). La ausencia de taxones se denota con un guión, mientras que la abundancia < 0.01% se indica con cero.

Taxon	La Gringa				Punta Arena				El Rincón				Punta Roja		WS										
	2003	2004	2004	2004	2003	2004	2004	2004	2003	2004	2004	2004	2004	2003											
	02/06	18/07	20/10	06/03	03/06	26/07	09/10	02/06	18/07	20/10	06/03	03/06	30/07	09/10	30/05	17/07	20/10	08/03	04/06	28/07	09/10	12/06	23/10	2003	2003
Holozooplankton																									
Foraminifera	–	–	0.84	–	–	–	–	–	–	0.34	–	–	–	–	–	–	–	–	0.01	–	–	–	–	–	–
Medusae	–	0.01	0.84	–	–	0.08	0.24	–	–	0.53	0.05	–	0.08	0.35	–	–	0.57	0.43	–	–	0.40	0.01	0.16	–	–
Siphonophora	–	0.02	0.45	–	–	0.39	0.16	–	0.29	0.36	–	–	4.18	0.31	–	0.01	0.29	–	–	0.03	0.44	0.02	0.63	–	–
Ctenophora	0.01	–	0.03	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	0.09	–	–	–	–
Heteropoda	0.02	–	–	–	–	–	0.04	–	–	–	–	–	0.03	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	0.01
Pteropoda	–	0.36	5.28	0.48	–	14.20	1.08	0.02	2.37	0.53	0.05	–	3.74	0.09	0.03	0.64	0.88	–	0.03	6.22	0.18	0.10	0.16	0.10	0.10
Cladocera																									
<i>Penilia avirostris</i>	–	0.03	4.71	–	–	0.77	25.22	0.00	2.88	9.05	–	–	29.64	44.76	–	0.01	3.23	–	–	0.07	20.78	–	14.15	–	–
<i>Pseudevadne tergestina</i>	3.41	1.08	1.92	1.19	0.14	11.57	0.04	16.82	6.54	0.63	0.55	0.26	21.05	2.12	1.82	2.95	5.06	0.02	1.04	54.80	4.67	0.01	0.77	0.10	0.10
Copepoda																									
<u>Order Calanoida</u>																									
<i>Acartia clausi</i>	95.18	90.50	5.59	18.20	99.47	20.26	5.92	81.14	47.07	3.91	23.00	97.98	13.96	3.44	97.76	84.18	10.12	2.38	97.03	15.96	3.84	53.50	7.16	97.68	97.68
<i>Acartia tonsa</i>	–	–	–	46.32	–	–	–	–	–	–	0.48	0.99	–	–	–	–	–	35.96	–	–	–	9.44	1.19	–	–
<i>Calanus pacificus</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	0.02	–	–	–	–	–	–	7.38	–	–	–	0.01	–	–	–
<i>Canthocalanus pauper</i>	–	–	–	–	–	–	4.67	–	–	–	–	–	–	1.84	–	–	–	–	–	–	0.12	–	0.24	–	–
<i>Mesocalanus tenuicornis</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	0.02	–	–	–
<i>Nannocalanus minor</i>	–	–	–	–	–	0.87	0.01	–	–	–	–	–	0.13	0.02	–	–	–	–	–	–	9.35	–	–	–	–
<i>Neocalanus gracilis</i>	–	0.01	0.87	–	–	–	–	–	0.06	3.78	–	–	–	–	–	–	3.30	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Undinula vulgaris</i>	–	–	–	–	–	–	0.08	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	0.03	–	0.06	–	–
<i>Calocalanus pavo</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	0.02	–	–	–	–	–	–	–	–	–	0.01	–	0.02	–	–
<i>Candacia catula</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	0.33	–	–	–	–	–	–	0.02	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Centropages abdominalis</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	0.03	–	–
<i>Centropages furcatus</i>	–	0.09	2.01	–	–	2.29	6.10	–	1.09	4.03	–	–	0.04	1.21	–	0.29	1.53	–	–	0.26	0.29	14.47	0.12	–	–
<i>Clausocalanus arcuicornis</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	0.03	–	–	–	–	–	–	–	0.46	0.01	0.97	0.04	0.04
<i>Clausocalanus furcatus</i>	–	0.01	0.07	–	0.01	0.10	–	–	0.32	0.05	0.10	0.09	–	2.07	–	–	0.02	0.71	0.36	0.02	0.43	–	2.46	0.01	0.01
<i>Rhincalanus nasutus</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	0.03	–	–	–	–	–	–	0.02	–	–	–	–	–	–	–	–

(Continued)

Taxon	La Gringa				Punta Arena				El Rincón				Punta Roja		WS											
	2003	2004	2004	2003	2003	2004	2004	2003	2003	2004	2004	2004	2004	2003												
	02/06	18/07	20/10	06/03	03/06	26/07	09/10	02/06	18/07	20/10	06/03	03/06	30/07	09/10	30/05	17/07	20/10	08/03	04/06	28/07	09/10	12/06	23/10	2003	2004	2003
<i>Subeucalanus subcrassus</i>	-	0.05	0.35	-	-	0.19	-	-	0.30	3.53	-	-	0.07	-	-	0.07	0.59	-	-	-	0.02	-	-	-	-	-
<i>Subeucalanus subtenius</i>	-	-	0.10	-	-	-	5.76	-	-	0.10	-	-	-	3.79	-	-	-	-	-	-	4.76	-	1.29	-	-	-
<i>Acrocalanus longicornis</i>	-	0.01	0.07	-	0.00	0.29	0.42	-	0.14	0.30	1.08	0.00	0.13	1.26	-	-	0.65	-	-	4.98	3.81	-	11.69	-	-	
<i>Paracalanus parvus</i>	0.29	0.83	0.52	17.16	0.25	4.34	12.77	1.48	19.67	4.28	39.53	0.36	2.43	12.40	0.01	3.34	10.95	50.00	0.94	5.90	17.49	31.64	17.22	0.33	0.33	
<i>Labidocera acuta</i>	-	-	-	-	-	-	0.16	-	-	0.23	-	-	0.09	0.11	-	0.06	1.30	-	-	-	0.19	-	-	-	0.01	
<i>Labidocera diandra</i>	-	-	-	-	-	0.10	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.15	-	-	-	-	-	
<i>Labidocera johnsoni</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.12	-	-	-	
<i>Pontellina plumata</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.01	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Pontellopsis occidentalis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.02	-	-	-	-	
<i>Pontellopsis regalis</i>	-	0.10	-	-	-	-	-	-	-	0.03	-	-	0.03	-	-	0.01	0.05	0.02	-	-	-	-	-	-	0.02	
<i>Temora discaudata</i>	-	0.04	0.03	-	-	0.29	0.73	-	0.12	0.50	-	-	0.36	0.98	-	0.01	0.26	0.02	-	0.02	2.34	-	0.97	-	-	
<u>Order Poecilostomatoida</u>																										
<i>Sapphirella tropica</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.04	-	-	-	-	-	
<i>Corycaeus amazonicus</i>	0.02	0.03	9.43	0.30	0.00	1.33	1.04	-	0.12	4.03	4.07	0.00	1.15	0.37	0.00	0.26	10.48	1.27	0.01	4.61	0.03	0.17	0.82	0.11	-	
<i>Corycaeus andrewsi</i>	-	-	0.52	-	-	-	3.89	-	-	3.15	1.08	-	-	5.39	-	-	3.18	-	-	-	1.82	-	1.69	0.02	-	
<i>Corycaeus catus</i>	-	0.01	1.75	-	-	-	0.04	-	-	0.13	0.68	-	0.03	0.02	-	-	3.53	-	0.01	-	0.02	0.02	0.04	0.03	-	
<i>Corycaeus speciosus</i>	-	-	0.52	-	-	-	-	-	-	0.03	-	-	0.04	0.02	-	-	-	-	-	0.02	0.01	-	0.01	0.03	-	
<i>Corycaeus</i> spp.	0.02	0.01	4.89	-	0.01	0.77	1.35	-	0.18	1.37	0.22	0.00	0.06	1.55	-	0.07	0.02	0.02	-	0.09	2.35	2.44	2.92	0.04	-	
<i>Farranula gibbula</i>	-	-	0.87	-	-	0.19	0.42	-	-	0.63	-	-	0.03	0.32	-	-	1.30	-	-	0.18	0.04	0.04	0.67	0.26	-	
<i>Triconia conifera</i>	-	0.02	2.62	-	-	0.29	13.08	-	0.02	21.93	-	-	-	4.13	-	-	18.60	-	-	-	5.71	-	8.00	0.05	-	
<i>Oncaea media</i>	-	-	2.27	-	-	0.10	-	-	-	0.03	-	-	0.09	-	-	-	-	-	-	0.07	-	-	-	-	-	
<i>Copilia mirabilis</i>	-	-	0.14	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.01	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
<u>Order Cyclopoida</u>																										
<i>Oithona nana</i>	0.01	0.01	0.03	-	-	-	-	0.00	0.10	0.05	15.10	-	-	-	-	0.01	0.02	-	0.00	-	0.32	-	-	0.68	-	
<i>Oithona plumifera</i>	-	0.01	0.10	-	-	1.54	0.36	-	-	0.13	0.84	-	3.72	-	-	-	-	-	-	-	0.03	-	4.15	-	-	
<i>Oithona</i> spp.	-	-	-	-	-	-	0.01	-	0.14	0.23	-	-	-	0.75	-	-	0.02	-	-	-	-	0.03	1.23	0.01	-	
<u>Order Harpacticoida</u>																										
<i>Clytemnestra scutellata</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.55	-	0.02	-	-	
<i>Harpacticella oceanica</i> ?	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1.68	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.01	-	-	-	
<i>Microsetella rosea</i>	-	-	0.58	-	-	-	-	-	-	0.15	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Macrosetella gracilis</i>	-	-	0.14	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.01	-	-	-	-	
<i>Euterpina acutifrons</i>	0.01	-	3.67	-	0.00	-	0.04	-	0.02	1.26	0.10	0.00	0.04	0.26	-	0.01	0.26	0.03	-	0.13	0.05	-	1.49	0.08	0.08	

(Continued)

Taxon	La Gringa						Punta Arena						El Rincón						Punta Roja		WS			
	2003			2004			2003			2004			2003			2004			2004	2003				
	02/06	18/07	20/10	06/03	03/06	26/07	09/10	02/06	18/07	20/10	06/03	03/06	30/07	09/10	30/05	17/07	20/10	08/03	04/06	28/07		09/10	12/06	23/10
Amphipoda	-	-	0.03	-	-	-	0.08	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.47	-
Euphausiacea	0.02	0.01	-	-	-	0.23	0.24	0.00	0.25	-	0.37	-	-	0.04	-	0.07	0.02	0.06	0.01	-	-	0.51	0.55	-
Chaetognatha	0.06	1.38	4.78	-	0.07	15.05	9.13	0.01	0.82	0.65	0.05	0.13	3.19	3.88	-	1.80	8.48	0.12	0.16	1.97	7.14	0.99	3.15	0.20
Appendicularia	0.86	5.20	1.87	10.74	0.05	4.71	1.04	0.40	14.88	2.47	10.44	0.16	0.91	0.31	0.23	0.90	4.11	1.46	0.24	0.33	0.62	0.42	3.46	0.10
Doliolida	-	-	0.53	-	-	-	1.24	-	-	2.32	-	-	4.95	3.53	-	-	6.65	-	-	0.04	4.52	0.01	1.18	-
Salpida	-	0.01	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Meroplankton																								
Brizoaria (larvae)	-	-	0.11	-	-	-	-	-	-	0.34	-	-	-	-	-	0.04	-	-	-	0.12	-	-	-	0.01
Bivalvia (larvae)	0.00	-	4.58	1.67	0.00	0.39	1.24	-	-	0.90	-	-	0.80	0.97	0.00	0.07	0.79	-	-	1.53	1.51	0.04	4.41	0.02
Polychaeta (larvae)	-	0.01	2.71	0.24	-	0.46	0.68	-	0.02	0.46	0.05	-	0.05	0.40	0.01	0.03	0.29	-	0.02	1.03	1.77	0.02	0.08	0.02
Cirripedia (larvae)	-	-	0.47	-	-	-	-	-	0.10	0.17	-	-	-	-	-	0.02	0.05	-	-	-	-	-	-	0.10
Stomatopoda (larvae + juveniles)	-	-	0.03	-	-	-	0.04	-	0.06	-	-	-	0.01	0.22	-	-	0.02	-	-	0.02	0.18	0.01	-	-
Decapoda (larvae + juveniles)	0.4	0.13	0.28	0.24	0.01	4.17	0.76	0.02	0.65	0.22	0.37	-	1.65	0.40	0.00	0.37	0.05	0.12	0.04	0.18	1.20	0.21	3.94	-
Echinodermata (larvae)	-	0.01	31.12	-	-	0.15	6.93	-	-	15.46	0.05	-	0.14	2.42	-	-	3.14	-	-	-	1.99	0.08	0.55	0.02
Other invertebrate larvae	-	0.01	2.12	-	-	-	0.80	0.02	-	2.25	-	-	0.03	0.48	0.04	0.04	0.09	-	-	-	0.18	-	1.42	-
Pisces larvae	0.00	0.03	-	-	0.01	0.85	0.08	0.00	0.63	0.02	-	-	0.82	-	-	0.26	0.02	-	0.01	1.25	0.27	-	0.39	-
Pisces eggs	0.04	0.13	0.03	0.48	-	1.77	-	0.08	1.18	0.10	-	0.01	3.85	-	0.08	4.51	0.02	-	0.07	0.20	-	0.11	0.08	0.02
Total abundance (ind m ⁻³)	5840	4392	700	164	9290	253	2356	7256	1230	970	1020	28840	1707	4260	10623	4283	1038	1540	8465	1325	4236	4218	2385	40468
Displacement volume (μL m ⁻³)	587	587	183	807	733	208	354	452	122	147	550	2139	354	611	1222	489	196	1589	732	330	978	574	367	9485