

TESIS DEFENDIDA POR

**ANDREA LIÉVANA MACTAVISH**

Y APROBADA POR EL SIGUIENTE COMITÉ

---

Dra. Lydia Betty Ladah

*Director del Comité*

---

Dra. Bertha Eugenia Lavaniegos Espejo

*Miembro del Comité*

---

Dr. Miguel Fernando Lavín Peregrina

*Miembro del Comité*

---

Dr. Axayácatl Rocha Olivares

*Coordinador del programa de posgrado en  
Ecología Marina*

---

Dr. David Hilario Covarrubias Rosales

*Director de Estudios de Posgrado*

13 de junio de 2011

**CENTRO DE INVESTIGACIÓN CIENTÍFICA Y DE EDUCACIÓN SUPERIOR  
DE ENSENADA**



---

**PROGRAMA DE POSGRADO EN CIENCIAS  
EN ECOLOGÍA MARINA**

---

**Relación entre el patrón de distribución espacial y temporal de larvas  
meroplanctónicas en la Bahía de Todos Santos y las condiciones físicas de  
la columna de agua**

TESIS

que para cubrir parcialmente los requisitos necesarios para obtener el grado de  
MAESTRO EN CIENCIAS

Presenta:

ANDREA LIÉVANA MACTAVISH

Ensenada, Baja California, México, Junio de 2011.

**RESUMEN** de la tesis de **Andrea Liévana MacTavish**, presentada como requisito parcial para la obtención del grado de MAESTRO EN CIENCIAS en ECOLOGÍA MARINA. Ensenada, Baja California. Junio de 2011.

**Relación entre el patrón de distribución espacial y temporal de larvas meroplanctónicas en la Bahía de Todos Santos y las condiciones físicas de la columna de agua**

Resumen aprobado por:

---

Dra. Lydia Betty Ladah  
Director de Tesis

El transporte de larvas meroplanctónicas sobre la plataforma continental es de gran interés en el estudio de la conectividad entre poblaciones y depende en gran parte de la distribución vertical de organismos meroplanctónicos. Este trabajo evalúa la distribución vertical de cuatro taxa de invertebrados (cangrejos, balanos, equinodermos y briozoos) frente a San Miguel (< 4 km de la costa, < 30m de profundidad) en la Bahía de Todos Santos, Baja California, a través de un muestreo estratificado de zooplancton utilizando una red cónica con luz de malla de 150  $\mu\text{m}$ . Se evalúan los cambios en abundancia en tres estratos de la columna de agua (0-6m, 6m-15m, y 15m-fondo), durante dos días de fuerte actividad de ondas internas en verano. Durante el estudio, macareos internos (un tipo de ondas internas) resultaron en cambios abruptos en las condiciones físicas de la columna de agua. Se realizó un ANOVA de cuatro vías para determinar el efecto de los siguientes factores y sus interacciones sobre las abundancias de las larvas: día, estrato, fase del macareo interno, y taxa. Se encontró una diferencia significativa en las abundancias del meroplancton, que dependió del día, de la fase del macareo interno y de la profundidad en la que se encontraban las larvas (ANOVA, Día, Estrato y Fase del macareo,  $p < 0.03$ ). Adicionalmente, las abundancias de las larvas meroplanctónicas se correlacionaron significativamente (Pearson,  $r > 0.7$ ,  $p < 0.05$ ) con varias variables oceanográficas indicativas de la presencia de macareos internos (temperatura, variabilidad temporal de temperatura, estratificación de la columna de agua y corrientes). Los resultados sugieren que los macareos internos pueden alterar las abundancias de larvas meroplanctónicas de manera significativa y que estos cambios son más evidentes en los estratos donde los organismos presentan su mayor abundancia. Los resultados también destacan la complejidad de la relación que existe entre la abundancia de larvas en un estrato de la columna de agua y la actividad de macareos internos, debido a que la relación entre estas dos variables puede cambiar por taxa, por profundidad y por día. Este estudio apoya una de las hipótesis clásicas de transporte larval que sugiere que ondas internas pueden afectar la distribución vertical y abundancia de larvas meroplanctónicas en la columna de agua.

**Palabras Clave:** marea interna, ondas internas, distribución vertical, meroplancton, zooplancton.

**ABSTRACT** of the thesis presented by **Andrea Liévana MacTavish** as a partial requirement to obtain the MASTER SCIENCE degree in MARINE ECOLOGY. Ensenada, Baja California. June, 2011.

**The relationship between the spatial and temporal distribution of meroplanktonic larvae in Todos Santos Bay and the physical conditions of the water column.**

The transport of meroplanktonic larvae over the continental shelf is of great interest in the study of connectivity between populations and depends greatly on the vertical distribution of meroplanktonic organisms in the water column. This study evaluates the vertical distribution of invertebrates belonging to four taxa (crabs, barnacles, echinoderms and bryozoans) in front of San Miguel (< 4km from the coast, < 30 m depth) in Todos Santos Bay, Baja California, via a stratified sampling scheme utilizing a conical zooplankton net (150  $\mu\text{m}$  mesh). Changes in meroplankton abundance were evaluated in three strata of the water column (0-6m, 6m-15m, and 15m-bottom), during two days of strong internal wave activity during summer. During the study, internal bores (a type of internal wave) produced abrupt changes in the physical conditions of the water column. A four-way ANOVA was used to evaluate the possible effects of the following factors and their interactions on the abundance of meroplanktonic larvae: day, strata, internal bore phase, and taxa. A significant difference in meroplanktonic abundance was found and depended on the day, the phase of the internal bore, and the depth of the meroplanktonic larvae in the water column (ANOVA, Day, Internal Bore Phase and Strata,  $p = 0.03$ ). In addition, changes in meroplankton abundance were significantly correlated (Pearson,  $r > 0.7$ ,  $p < 0.05$ ) with oceanographic variables indicative of the presence of internal bores (temperature, temporal temperature variability, water-column stratification and currents). The results of this study suggest that internal bores are capable of significantly altering meroplankton abundance in the water column and that these changes are more apparent in the strata where the greatest abundance of meroplankton is found. The results of this study also emphasize the complexity of the relationship that exists between larval abundance in a particular stratum of the water column and the activity of internal bores, due to the fact that the relationships between these two variables can change between days, and can vary with depth and taxa. This study supports one of the classic hypotheses of larval transport that suggest that internal waves affect the abundance and vertical distribution of meroplanktonic larvae in the water column.

**Keywords:** internal tide, internal waves, vertical distribution, meroplankton, zooplankton.

Para Evaristo.

## AGRADECIMIENTOS

First and foremost, I would like to thank Dr. Lydia Ladah for her unfailing support and encouragement. I have learned a lot during our time together, not only on an academic level, but on a personal one as well. I am forever indebted to you for everything that you have done for me.

Le agradezco a mi comité de tesis todo su apoyo. A la Dra. Bertha Lavaniegos por enseñarme a contar e identificar zooplankton, por permitirme el uso de su laboratorio, por todos sus aportes al trabajo, y por todos sus consejos y el tiempo brindado. Al Dr. Miguel Lavín por su paciencia para enseñarme a una bióloga conceptos de oceanografía física, por todos sus aportes al trabajo y por el tiempo que me brindó.

A mis profesores Dr. Timothy Baumgartner, Dr. Horacio De la Cueva, M.C. Vicente Ferreira, Dr. Reginaldo Durazo, Dr. Oscar Sosa, Dra. Sharon Herzka, Dra. Elena Solana, Dr. Saúl Álvarez, y Dra. Silvia Ibarra.

A mis compañeros de la maestría. Hemos aprendido mucho uno del otro y nos hemos apoyado a lo largo del camino, que a veces ha sido un poco difícil pero siempre divertido.

Al Dr. Luis Calderón, Dr. Axayácatl Rochas y Dr. David Covarrubias por todo el apoyo institucional que me han ofrecido a lo largo de la maestría.

A la Sra. Elizabeth Farías. Sin ti, el posgrado de Ecología Marina no es igual. Gracias por toda tu ayuda.

A M.C. Dolores Sarracino, Quim. Ivonne Best, Sra. Norma Fuentes, y Sra. Citlali Romero por todo su apoyo.

Al CONACYT, por todo el apoyo económico otorgado.

And last but certainly not least, I would like to thank my family. Thank you for all your love, support, and encouragement. I have always tried to make you proud.

## CONTENIDO

	<b>Página</b>
<b>Resumen español</b>	<b>i</b>
<b>Resumen inglés</b>	<b>ii</b>
<b>Dedicatorias</b>	<b>iii</b>
<b>Agradecimientos</b>	<b>iv</b>
<b>Contenido</b>	<b>v</b>
<b>Lista de Figuras</b>	<b>vii</b>
<b>Lista de Tablas</b>	<b>ix</b>
<b>Capítulo I. Introducción</b>	
<b>I.1 Perspectiva general</b>	<b>1</b>
<b>I.2 Meroplancton y transporte horizontal sobre la plataforma continental</b>	<b>1</b>
<b>I.3 Distribución vertical y comportamiento del meroplancton</b>	<b>5</b>
<b>I.4 Mecanismos de transporte sobre la plataforma continental</b>	<b>10</b>
<b>I.5 Movimientos de marea interna</b>	<b>13</b>
<b>I.6 Marco Conceptual</b>	<b>18</b>
<b>I.7 Planteamiento del problema</b>	<b>19</b>
<b>I.8 Objetivos</b>	<b>19</b>
<b>Capítulo II. Materiales y Métodos</b>	
<b>II.1 Área de Estudio</b>	<b>20</b>
<b>II.2 Recolección de muestras biológicas</b>	<b>21</b>
<b>II.3 Trabajo en laboratorio</b>	<b>22</b>
<b>II.4 Medición de variables oceanográficas</b>	<b>22</b>
<b>II.5 Procesamiento de los datos del ADCP</b>	<b>23</b>
<b>II.6 Identificación de Frentes</b>	<b>26</b>
<b>II.7 Organización de series de tiempo</b>	<b>26</b>
<b>II.8 Análisis de datos biológicos</b>	<b>28</b>
<b>II.9 Análisis de datos: Correlaciones</b>	<b>28</b>

**Capítulo III. Resultados**

<b>III.1</b>	<b>Temperatura</b>	<b>30</b>
<b>III.2</b>	<b>Corrientes</b>	<b>33</b>
<b>III.3</b>	<b>Meroplancton: Variabilidad Diurna</b>	<b>41</b>
<b>III. 3.1</b>	<b>Balanos</b>	<b>43</b>
<b>III.3.2</b>	<b><i>Membranipora</i> spp</b>	<b>46</b>
<b>III.3.3</b>	<b>Equinodermos</b>	<b>49</b>
<b>IV.3.4</b>	<b>Cangrejos</b>	<b>51</b>
<b>IV.4</b>	<b>Análisis de varianza</b>	<b>55</b>

**Capítulo IV. Discusión**

<b>IV.1</b>	<b>Discusión de resultados del estudio</b>	<b>58</b>
<b>IV. 2</b>	<b>Debilidades y posibles mejoras en estudios futuros</b>	<b>64</b>
<b>IV.3</b>	<b>Conclusiones</b>	<b>65</b>
	<b>Referencias</b>	<b>67</b>
	<b>Apéndices</b>	<b>76</b>



## LISTA DE FIGURAS

<b>Figura</b>		<b>Página</b>
1	Marco Conceptual	18
2	Área de estudio	20
3	Representación de alfa ( $\alpha$ ) y de los componentes: $u$ , $v$ , $u'$ y $v'$	24
4	Serie de tiempo de temperatura en la columna de agua para el 19 y 20 de agosto de 2009	31
5	Series de tiempo de temperatura registrado por cada termistor para el 19 y 20 de agosto de 2009.	33
6	Componente vertical de la velocidad, $w$ , en tres profundidades para el 19 y 20 de agosto de 2009	34
7	Velocidad de $u'$ en tres profundidades para el 19 y 20 de agosto de 2009.	36
8	Serie de tiempo de temperatura con $u'$ sobrepuesto para el 19 y 20 de agosto de 2009.	38
9	Serie de tempo de temperatura con las fases de los macareos internos sobrepuestos para el 19 y 20 de agosto de 2009	39
10	Proporción de los taxa meroplanctónicos por estrato en N3 y N4	43
11	Abundancia de balanos en las muestras	45
12	Abundancia de <i>Membranipora</i> spp. en las muestras	47
13	Abundancia de equinodermos en las muestras	50
14	Abundancia de cangrejos en las muestras	53
15	Patrón de los cambios en las abundancias de meroplancton en cada estrato de la columna de agua	56
16	Patrón de los cambios de las abundancias de meroplancton por día, fase del macareo y estrato de la columna de agua	57

## LISTA DE TABLAS

<b>Tabla</b>		<b>Página</b>
I	Profundidad de termistores en N4 y N4	23
II	Ángulo $\alpha$ utilizado en la ecuación (1) para cada profundidad y fecha.	25
III	Series de tiempo de variables oceanográficas utilizados en el análisis de datos	27
IV	Significado del signo del coeficiente de correlación	29
V	Tiempos en las cuales $u'$ cambia de signo para el 19 de agosto de 2009	37
VI	Velocidad promedio de $u'$ durante las fases 1a, 1b y 2a de los macareos internos observados el 19 y 20 de agosto de 2009	41
VII	Abundancia de organismos meroplanctónicos ( $\# \text{ ind} \cdot \text{m}^{-3}$ ) por estrado y día de muestreo	42
VIII	Resultados significativos de los análisis de correlación de la abundancia ( $\# \text{ ind} \cdot \text{m}^{-3}$ ) de nauplios de balanos y las variables oceanográficas definidas en la Tabla III	46
IX	Resultados significativos de los análisis de correlación de la abundancia ( $\# \text{ ind} \cdot \text{m}^{-3}$ ) de larvas de <i>Membranipora</i> spp. y las variables oceanográficas definidas en la Tabla III	48
X	Resultados significativos de los análisis de correlación de la abundancia ( $\# \text{ ind} \cdot \text{m}^{-3}$ ) de larvas de equinodermos y las variables oceanográficas definidas en la Tabla III	51
XI	Resultados significativos de los análisis de correlación de la abundancia ( $\# \text{ ind} \cdot \text{m}^{-3}$ ) de larvas de cangrejos y las variables oceanográficas definidas en la Tabla III	54
XII	ANOVA de cuatro vías con datos de abundancia de larvas	55

## Capítulo I

---

### INTRODUCCIÓN

---

#### I.1 Perspectiva general

El transporte de larvas meroplanctónicas sobre la plataforma continental es de gran interés en el estudio de conectividad entre poblaciones y es de importancia fundamental para el estudio de su asentamiento en sitios costeros. El transporte de larvas meroplanctónicas depende principalmente de la interacción entre los procesos físicos que son capaces de transportar partículas y de la distribución vertical de larvas meroplanctónicas en la columna de agua. Estudiar la distribución vertical de larvas meroplanctónicas y cómo cambia dicha distribución durante tiempos en que actúan procesos físicos capaces de transportar partículas es el primer paso para entender la compleja dinámica de la dispersión larval y sus consecuencias sobre la dinámica de poblaciones costeras dentro de una región. Este estudio se enfoca en examinar cambios en la distribución vertical de larvas en un sitio costero y provee información sobre un mecanismo físico de transporte larval que podría traer larvas hacia adentro de la Bahía de Todos Santos, Baja California, donde existen sitios adecuados para su asentamiento y eventual reclutamiento a una población.

#### I.2 Meroplancton y transporte horizontal sobre la plataforma continental

La mayoría de especies de invertebrados benthicos que habitan zonas intermareales, submareales y costeras tienen ciclos de vida complejos que incluyen una etapa larval pelágica (Thronson, 1950; Gaines y Roughgarden, 1985). Después de la eclosión, las larvas entran a la columna de agua y son advectadas a diferentes distancias de sus sitios natales. Mientras permanecen en la columna de agua, las larvas de muchos organismos marinos forman parte del plancton. El nombre para el grupo planctónico compuesto de larvas de

organismos marinos que tienen una fase planctónica y una fase bentónica es meroplancton. Durante su estancia en el plancton, las larvas meroplanctónicas pasan a través de una serie de estadios ontogénicos mientras se desarrollan en diferentes profundidades de la columna de agua (e.g. Sulkin, 1984; Wing et al, 1998; Metaxas, 2001; Shanks et al, 2002; Tapia y Pineda, 2007; Tapia et al, 2010). Esta estrategia permite la maduración de las larvas lejos de presiones ejercidas por procesos ecológicos en sus sitios natales que podrían presentar mayores amenazas a su supervivencia, como la competencia interespecífica o intraespecífica por recursos o la depredación por sus propios parientes (Underwood y Fairweather, 1989). Después de alcanzar un cierto estadio ontogénico, las larvas meroplanctónicas tienen que regresar a un hábitat intermareal, submareal o de crianza costera para completar su desarrollo y reclutarse a una población adulta (e.g. Yoshioka, 1982; Underwood y Fairweather, 1989; Caley et al, 1996; Hughes et al, 2000; Carr et al, 2008; Gaines et al., 2007; Pineda et al, 2007). El viaje de regreso a la costa se lleva a cabo mediante una migración que cruza la plataforma continental y que depende no solamente de mecanismos físicos de transporte, sino también de la distribución horizontal y vertical de las larvas en el océano (e.g., Banse, 1986; Shanks, 1986; Ebert y Russell, 1988; Pedrotti y Fenaux, 1992; Wing et al, 1995; Pineda, 1994; Shanks y Brink, 2005; Pineda et al., 2007; Scotti y Pineda, 2007).

Después de realizar un viaje exitoso a la zona costera, las larvas meroplanctónicas necesitan encontrar un sitio adecuado para su asentamiento. Connell (1985) define el asentamiento larval como el momento en que una larva toma contacto permanente con un sustrato, mientras que reclutamiento se define como el momento en que individuos recién asentados que hayan sobrevivido un tiempo dado se consideran parte de la población. Por lo tanto, asentamiento marca la transición entre una existencia pelágica y larval a una existencia béntica y juvenil.

Es posible observar patrones en el asentamiento de una cohorte que tienen sus orígenes en los procesos oceanográficos de transporte responsables de traer las larvas a la zona costera (e.g., Connell, 1985; Banse, 1986; Shanks, 1986; Ebert y Russell, 1988; Wing et al, 1995;

Miller y Emler, 1997; Botsford, 2001). Por ejemplo, Pineda (1991) muestra que la tasa de asentamiento de larvas de las especies de balano *Chthamalus* spp. y *Pollicipes polymerus* tienen patrones asociados a macareos de marea interna, mientras Shanks (1983) reporta que los patrones de asentamiento del cangrejo *Pachygrapsus crassipes* reflejan el transporte larval mediante *slicks* o huellas superficiales en el mar, caracterizadas por zonas con poca rugosidad en la superficie del mar y generadas por ondas internas de marea. Adicionalmente, Ladah et al. (2005) reportaron que la llegada de macareos internos de marea a la zona costera se correlacionó significativamente con pulsos de asentamiento del balano del género *Chthamalus*. Estos resultados resaltan la importancia de estudiar mecanismos físicos de transporte, responsables del intercambio de materia orgánica y propiedades del agua entre ambientes costeros y pelágicos, en estudios de asentamiento.

El transporte de larvas a sitios costeros, su asentamiento y su eventual reclutamiento a una población tienen consecuencias importantes para la dinámica de poblaciones de organismos bénticos. En la escala de una población local, el tamaño de la población es función del número de individuos que se reclutan en esa población menos el número de individuos que dejan de formar parte de la población, mediante la emigración o la muerte. El transporte y la dispersión larval entre poblaciones pueden influir en la dinámica de múltiples poblaciones que se encuentran dentro de una región, cuya persistencia no podría ser explicada totalmente tomando en cuenta solamente la producción de larvas de una población local (e.g. Lewin, 1986; Underwood y Fairweather, 1989; Hughes et al, 2000; Menge, 2000; Hixon et al, 2002; Schiel, 2004; White y Caselle, 2008). Por lo tanto, el suministro de nuevos individuos de ambientes pelágicos hacia la zona costera es uno de los componentes más importantes que influyen en la persistencia de poblaciones de invertebrados marinos bénticos en una región (Connell, 1985; Gaines y Roughgarden, 1985; Lewin, 1986; Roughgarden et al., 1988).

El flujo genético mediante el intercambio de individuos entre varias poblaciones que se encuentran dentro de una región dio pauta al concepto de metapoblación. Eckman (1996) nota que existen muchos casos donde poblaciones de invertebrados marinos habitando

zonas intermareales en una región pueden ser clasificados como una metapoblación abierta compuestas por varias poblaciones locales, vinculadas entre sí y abiertas demográficamente, en las cuales no existe una relación clara entre la fecundidad local y el reclutamiento. Un acervo compartido de larvas mar adentro puede ligar poblaciones dentro de una región mediante el transporte de individuos entre la zona pelágica y varias zonas costeras (e.g., Roughgarden y Iwasa, 1986; Gaines y Roughgarden, 1985; Botsford et al., 1994; Palmer et al, 1996; Pineda, 2000; Gaines et al., 2007). Por lo tanto, el suministro de nuevos reclutas a una población local puede ser un factor importante que influye en la dinámica de una metapoblación en una escala regional. Adicionalmente, el transporte larval hacia la costa es el mecanismo principal para restaurar poblaciones de organismos marinos costeras después de un disturbio ecológico (e.g., Roughgarden et al, 1985; Underwood y Fairweather, 1989; Hixon et al, 2002; Gaines et al., 2007).

Es importante notar que el transporte larval, definido como el transporte de larvas de un punto en el mar a otro (Pineda et al., 2007) y la dispersión larval, definida como el intervalo geográfico entre el sitio de desove y el sitio de asentamiento (Pineda et al., 2007), no son sinónimos, aunque a veces se usan de esa manera en la literatura. De cualquier forma, las escalas de la dispersión larval pueden variar hasta seis órdenes de magnitud entre especies (Gaines et al., 2007). Esto sugiere que larvas de diferentes especies se acumularán en acervos ubicados a diferentes distancias de la costa. La distancia de cada acervo larval no solamente depende de la interacción entre larvas y corrientes, sino también de cuánto tiempo pueden permanecer las larvas en el plancton. De alguna manera, las larvas meroplanctónicas tienen que regular sus distancias a sitios potenciales de asentamiento para poder completar exitosamente una migración de regreso a la costa, dado que existen restricciones fisiológicas y evolutivas que determinan el tiempo máximo que pueden permanecer las larvas en el plancton. Por lo tanto, existe un balance entre la distancia máxima que una larva puede ser transportada en la columna de agua y la realización de una migración exitosa hacia la costa, que termina en su asentamiento en un sustrato adecuado.

Shanks (1995) sugiere que el cangrejo *Cancer magister* podría ser transportado hasta la orilla de la plataforma continental y todavía realizar una migración exitosa de regreso a la costa, mientras que otras especies de cangrejos solo podrían realizar migraciones exitosas a sitios de asentamiento si la distancia a la que son transportadas mar adentro es menor a 20 km de la costa. Adicionalmente, la evidencia de auto-reclutamiento a sitios natales sugiere que las distancias a las cuales son advectadas las larvas mar adentro dependen de cada especie y son reguladas en parte por el comportamiento de las larvas en la columna de agua y por su distribución vertical y horizontal en el océano (e.g., Shanks, 1995; McEdward, 1995; Jones et al., 1999, 2005; Cowen et al., 2000; Sponagule et al., 2002; Kingsford et al., 2002).

### **I.3 Distribución vertical y comportamiento del meroplancton**

Este estudio se enfoca en evaluar la distribución vertical costera de larvas meroplanctónicas de cuatro taxa de invertebrados: balanos, equinodermos, briozoos y cangrejos. Los balanos son artrópodos y de adultos viven como filtradores fijados a sustratos duros en zonas intermareales o como ectoparásitos fijados a otros organismos (Young et al., 2002). En calidad de larvas, los balanos pasan por múltiples estadios ontogénicos que pueden dividirse en dos formas morfológicas generales: estadios tempranos de larvas nauplio y estadios posteriores de larvas cipris que no se alimentan (e.g., Strathman, 1987, Young et al., 2002). En el estadio de nauplio, la larva utiliza sus apéndices cefálicos (dos pares de antenas y su mandíbula) para nadar (e.g., Chia et al., 1984, Young et al., 2002) y presenta fototaxis positiva (e.g., Singarajah et al, 1967; Barnes y Klepal, 1972). Si la larva nauplio se alimenta, como ocurre en algunas especies de balanos, se alimenta de microplancton, en particular de diatomeas y fitoflagelados (Young et al., 2002). En la última muda entre nauplio y cipris, la larva sufre un cambio corporal que resulta en una forma donde su cuerpo se encuentra dentro de un caparazón y donde la larva utiliza seis pares de apéndices torácicos (pereiópodos) para nadar (e.g., Chia et al., 1984). En experimentos de laboratorio, nauplios de la especie del balano *Balanus improvisus* mostraron velocidades natatorias de

1.5  $\text{cm}\cdot\text{s}^{-1}$  a 1.8  $\text{cm}\cdot\text{s}^{-1}$  mientras la tasa de hundimiento para larvas cypis del balano *Balanus crenatus* era entre 0.17  $\text{cm}\cdot\text{s}^{-1}$  y 0.55  $\text{cm}\cdot\text{s}^{-1}$  (Chia et al., 1984).

En cuanto a los organismos que forman parte del Phylum Bryozoa son animales coloniales y filtradores (Young et al., 2002). Cada colonia se establece con un individuo que se divide asexualmente, formando la colonia que eventualmente contendrá organismos especializados para defender la colonia, que son capaces de reproducirse sexualmente y organismos que son especializados para filtrar agua para proveer nutrientes a otros miembros de la colonia (Young et al, 2002). Las larvas de briozoarios marinos pueden tomar dos formas generales: la forma planctotrófica de cifonauta o la forma lecitotrófica de coronata (Young et al, 2002). Los briozoarios marinos viven fijados a varios sustratos; por ejemplo, *Membranipora membranacea* coloniza las hojas de la macroalga *Macrocystis pyrifera* (Yoshioka, 1982). Las larvas de *Membranipora membranacea* nacen de huevos y tienen la forma corporal de cifonauta, caracterizada por un caparazón bivalvo triangular (Stricker, 1988). Estas larvas pueden permanecer por lo menos un mes en el plancton aunque tienen la capacidad de comer microplancton en la columna de agua, lo que podría prolongar su estancia en el plancton hasta dos meses (e.g., Yoshioka, 1982, Hayward, 2001). Konstantinova (1966) reporta que las cifonautas de *Membranipora membranacea* son capaces de nadar 0.19  $\text{cm}\cdot\text{s}^{-1}$ , lo cual es comparable a las velocidades reportadas para nauplios de balano. En sus primeras semanas en el plancton, las cifonatuas presentan fototaxis positiva y geotaxis negativa, lo cual resulta en un comportamiento natatorio dirigido hacia la superficie. Sin embargo, durante las últimas semanas en el plancton, las cifonatuas de briozoos presentarán fototaxis negativa y geotaxis positiva que se refleja en su tendencia de nadar hacia el fondo (Wendt y Woollacott, 1999).

El phylum Echinodermata contiene una variedad de organismos bilateralmente simétricos, entre los cuales están incluidos los erizos, estrellas de mar, galletas de mar y pepinos de mar (Young, 1995). Dentro del phylum Echinodermata, la forma larval de los equinoideos y ofiuroideos es el pluteus, la cual es ciliada y bilateralmente simétrica. La larva pluteus típicamente se alimenta aunque existen algunas larvas pluteus lecitotróficas (Strathmann



1971, Young, 1995). Esta última ha evolucionado a partir de la forma ancestral planctotrófica y debido a que no necesita buscar alimento, su capacidad natatoria tiende ser menor que la observada en larvas planctotróficas (Emlet, 1994). El comportamiento de la pluteus planctotrófica es relativamente pasivo y su capacidad natatoria está altamente ligada con su capacidad alimenticia (e.g., Banse, 1986; Ebert et. al., 1994; Strathman, 1971, 1978). La capacidad natatoria de equinopluteus y de ofiopluteus es relativamente baja; por ejemplo, se ha reportado una velocidad natatoria de  $0.01 \text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$  para el ofiopluteus de *Ophiopholis aculeata* (Konstantinova, 1966), mientras Podolsky y Emlet (1993) reportaron una velocidad media de  $0.3 \text{ mm}\cdot\text{s}^{-1}$  para *Dendraster excentricus*. El tiempo que las larvas pluteus pueden permanecer en el plancton varía entre especies pero es del orden de meses. Strathmann (1978) reporta tiempos de nueve meses entre desove y asentamiento para el erizo *Strongylocentrotus droebachiensis* y tiempos de 3 meses entre desove y asentamiento para el pepino de mar *Parastichopus californicus*.

Los cangrejos adultos forman parte de comunidades bentónicas de todos los océanos del mundo y por lo tanto presentan una alta diversidad en morfología, estrategias de alimentación y comportamiento. Los cangrejos del infraorden Brachyura y de las familias Porcellanidae y Paguridae poseen una variedad de formas larvales. Sin embargo, existe un plan corporal común de un organismo compuesto por cefalotórax, abdomen y telson (Strathman, 1987). La primera forma larval es el nauplio y en la mayoría de las especies que se han estudiado, esta forma larval sólo se observa adentro del huevo. Después de eclosionar, las larvas presentan la forma de zoea que es la primera forma natatoria para la mayoría de las especies (Strathman, 1987). La última forma larval de los cangrejos es la forma megalopa y es esta también se presenta en el plancton antes de la última metamorfosis que produce un juvenil béntico (Strathman, 1987; Young, 1995). Interesantemente, algunas especies de cangrejos pueden permanecer en el plancton hasta más de un año (Young et al., 2002). Para nadar, las larvas nauplio utilizan sus apéndices cefálicos, mientras que las larvas zoea utilizan sus apéndices torácicos y las larvas megalopa utilizan sus apéndices abdominales (Young et al., 2002). Las larvas de cangrejo tienen una alta capacidad natatoria comparada a las larvas de los taxa de balanos,

briozoarios y equinodermos (Young et al., 2002). En el infraorden Brachyuria se han reportado velocidades natatorias de  $0.33 \text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$  para el estadio de Zoea I de la especie *Panopeus herbstii* y de  $1.7 \text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$  para la Zoea I de *Eurypanopeus depressus* (Chia et al., 1984).

La capacidad natatoria y alimenticia de una larva depende en gran parte de si esta ciliada o no. Las larvas ciliadas son capaces de alcanzar velocidades natatorias menores que unos milímetros por segundo, mientras larvas no-ciliadas pueden alcanzar velocidades de hasta decenas de centímetros por segundo (Chia et al., 1984; Shanks, 1995). En general, las velocidades natatorias de larvas ciliadas son mucho menores a las velocidades de corrientes oceánicas; sin embargo, estas larvas son capaces de regular su posición vertical dentro de la columna de agua (e.g., Pineda, 1994; Shanks, 1995). Por otro lado, las larvas no-ciliadas pueden ser capaces de alcanzar velocidades natatorias comparables a corrientes oceánicas ( $5\text{-}10 \text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$ ), pero son escasos los estudios que han evaluado su capacidad de regular su distribución horizontal mediante locomoción (Shanks, 1995). Resulta interesante que solo las larvas que son bilateralmente simétricas, como las zoeas de crustáceos o las larvas pluteus de equinodermos, son capaces de nadar en trayectorias rectas sin rotar sobre sus propios ejes; larvas ciliadas tienden a rotar sobre sus propias ejes mientras nadan en trayectorias que parecen una hélice (McEdward, 1995). La capacidad natatoria se puede considerar baja en tres de los cuatro taxa que se analizan en este trabajo (larvas pluteus de equinodermos, cifonautas de briozoos y de nauplios de balanos), mientras que se puede considerar alta la capacidad natatoria de larvas zoea de cangrejos.

El comportamiento natatorio de una larva contribuye a determinar su posición vertical dentro de la columna de agua. Adicionalmente, la preferencia de una larva por estar en cierta profundidad podría ser específica de la especie o de ciertas fases de su historia de vida. Existe evidencia de que larvas meroplánctónicas de diferentes especies y de diferentes estadios ontogenéticos pueden regular sus distribuciones verticales (e.g., Shanks, 1986, 1995; Pineda, 1991, 1994; Metaxas, 2001; Tapia y Pineda, 2007; Tapia et al, 2010). Si la capacidad de un mecanismo físico de transporte varía con la profundidad, entonces las

larvas podrían ser transportados en varias direcciones y sobre varias distancias dependiendo de su posición vertical en la columna de agua. Explotando diferentes regímenes de flujo dentro de la columna de agua, las larvas meroplanctónicas podrían mantener o modificar su posición horizontal a través de la modificación de su posición vertical en la columna de agua. La compleja interacción entre mecanismos físicos de transporte y variables biológicas de una especie (e.g., ontogenia, tiempo requerido para producir una larva competente, distribuciones horizontales y verticales en la columna de agua) resulta en el transporte de larvas sobre la plataforma continental e influye en el asentamiento de larvas meroplanctónicas en hábitats costeros.

Las larvas cipris de balanos tienden a mantenerse en las capas inferiores de la columna de agua cerca del fondo, mientras que cuando estaban en su fase naupliar su mayor abundancia se observó cerca de la superficie, indicando una posible preferencia ontogenética por estar en cierta parte de la columna de agua (e.g., Tapia y Pineda, 2007; Tapia et al., 2010). Se han observado zoeas de cangrejos en abundancias significativamente más altas cerca del fondo que en la superficie (Leichter et al., 1998), mientras que Pineda (1991, 1999) y Yoshioka (1982) reportan que cifonautas de *Membranipora* spp. también tienden a ser más abundantes cerca del fondo que en la superficie. Las larvas de equinodermos tienden a encontrarse cerca de la superficie y debido a su baja capacidad natatoria, estas larvas realizan migraciones verticales que las restringen a la parte superior de la columna de agua (Pedrotti y Feanux, 1992).

Las larvas meroplanctónicas también presentan diferencias en sus distribuciones horizontales en el mar. Tapia y Pineda (2007) encontraron que nauplios de *Balanus glandula* y *Chthamalus* spp., mostraron diferentes distribuciones horizontales que dependían del estadio ontogenético de la larva. Los estadios naupliares tempranos eran más abundantes cerca de la costa, mientras que nauplios de estadios posteriores eran más abundantes en mar abierto. Adicionalmente, las larvas cipris (último estadio previo al asentamiento) siempre eran más abundantes cerca de la costa. Estos resultados apoyan el modelo conceptual de un acervo larval en mar abierto que une a los sitios de asentamiento

en los hábitats costeros. Bajo este modelo, se esperaría observar larvas recién desovadas y larvas competentes cerca de la costa y larvas en varios estadios de desarrollo intermedios lejos de la costa en acervos larvales.

El tiempo que las larvas de invertebrados marinos permanecen en el plancton es función del tiempo necesario para producir una larva competente y depende de la especie, de las condiciones ambientales con que se enfrenta la larva en el plancton, y de la estrategia alimenticia de la larva (e.g., Roughgarden et al., 1988; Scheltema, 1986, 1978; Shanks, 1995; Eckman, 1996; Hentschel y Emllet, 2000). Especies como el poliqueto *Spirorbis borealis* permanecen en el plancton unas horas antes de asentarse en sustratos adecuados, mientras que una especie de poliqueto del género *Phyllochaetopterus* es capaz de permanecer en el plancton por más de un año (Scheltema, 1986). Las larvas de balanos pueden permanecer en el plancton por dos o tres semanas (Strathmann et al., 1981), mientras que cifonautas de *Membranipora membranacea* pueden permanecer en el plancton hasta dos meses (Yoshioka, 1982). Además, las larvas de ofiurideos y equionoides pueden permanecer en el plancton entre dos y ocho meses, con larvas planctotróficas mostrando los tiempos más largos de residencia en el plancton (Strathmann, 1978). Con ejemplos como estos, es probable que larvas con cortos periodos de tiempo de residencia en el plancton no serán transportados sobre distancias largas, mientras que larvas con periodos largos en el plancton serán capaces de presentar intervalos amplios de dispersión larval del orden de kilómetros (Eckman, 1996; Shanks, 1995; Pineda et al., 2007; Gaines et al., 2007).

#### **I.4 Mecanismos de transporte sobre la plataforma continental**

En teoría, pocos organismos meroplanctónicos serían capaces de realizar una migración sobre la plataforma continental nadando (e.g., Shanks, 1995, 2006). Es probable que la mayoría de las migraciones que son realizadas sobre la plataforma continental por larvas meroplanctónicas sean llevadas a cabo principalmente mediante mecanismos físicos de transporte, que son los mismos procesos responsables de la redistribución de propiedades del agua de mar (e.g., Scheltema, 1986; Pineda, 1991; Wing et al, 1998). La existencia de

metapoblaciones que se distribuyen sobre amplios intervalos geográficos a lo largo de varias costas del mundo indica que los mecanismos físicos de transporte no están restringidos a ciertas áreas del mundo. Debido a los intervalos geográficos extensivos de varias especies de invertebrados marinos, Shanks (1995) sugirió que los mecanismos físicos de transporte deben estar presentes en todas las plataformas continentales del mundo, y por lo tanto, son de gran importancia en el estudio de la ecología de comunidades costeras.

El transporte de invertebrados marinos hacia la costa en la zona costera es diferente del transporte en mar abierto debido a la profundidad más somera, a la barrera de la costa y a las condiciones hidrodinámicas locales particulares de la zona costera que regulan los mecanismos físicos de transporte (Cairns, 1967; Pineda, 1994; Lamb, 1997). Dentro de la franja costera, la estratificación y los efectos de forzamiento debido a fricción y disipación son más pronunciados y pueden resultar en condiciones oceanográficas altamente variables cerca de la costa (e.g., Winant y Bratkovich, 1981; Shanks, 1995; Cummins et al, 2003). Por lo tanto, la franja costera es altamente susceptible a cambios en su estructura debido a los mecanismos forzantes que ahí actúan y que pueden operar en escalas temporales cortas, de días o semanas. Las larvas con tiempos de desarrollo que exceden estas escalas probablemente no serán capaces de alcanzar un estadio competente adentro de la franja costera debido a la alta variabilidad oceanográfica de la zona; en consecuencia, es ventajoso para larvas meroplanctónicas migrar mar adentro más allá de la franja costera para desarrollarse en un ambiente posiblemente más estable y libre de la hidrodinámica costera. Los frentes son fronteras abruptas que separan masas de agua con distintas propiedades, caracterizados por flujos verticales hacia el fondo donde convergen las masas de agua (Pingree et al., 1974). En muchos casos, sistemas de frentes separan la franja costera del mar abierto, actuando como una barrera entre ambos ambientes y proveyendo zonas para la acumulación de larvas (e.g., Kingsford, 1990; Franks, 1992). Si las larvas son capaces de mantener su posición en frentes cerca de la superficie nadando hacia arriba adentro de la zona de convergencia, entonces no serán advectadas hacia abajo ni hacia afuera del frente por corrientes verticales (e.g., Franks, 1992; Shanks, 1995; Helfrich y Pineda, 2003). Si el

frente se mueve horizontalmente, entonces las larvas acumuladas en el frente, adentro de la zona de convergencia, también serán advectadas horizontalmente con el frente (Scotti y Pineda, 2007).

Hay muchos procesos físicos en el mar que pueden resultar en frentes y que podrían transportar larvas. Por ejemplo, la circulación Langmuir, que es el producto de interacciones entre el viento, las corrientes y ondas en la superficie, las cuales acumulan larvas que son capaces de mantener su posición cerca de la superficie, nadando contra corrientes en zonas de divergencia y convergencia (Stommel, 1949). Las brisas diurnas, que fluyen alternativamente hacia la costa y hacia afuera de la costa pueden provocar la formación de celdas de circulación Langmuir perpendiculares a la costa que pueden transportar larvas meroplanctónicas que se encuentran en zonas de convergencia en la capa superficial del mar.

Las surgencias, el relajamiento de las surgencias, y el hundimiento o *downwelling* también son capaces de transportar larvas hacia la costa o hacia afuera de la costa (e.g., Wing et al, 1995, 1998; Miller y Emler, 1997; Shanks y Brink, 2005) y son mecanismos importantes que actúan sobre la plataforma continental (e.g., Ebert et al., 1994, 1995; Wing et al., 1995; Miller y Emler, 1997; Shanks et al., 2000). La distribución vertical de larvas meroplanctónicas en la columna de agua tiene consecuencias sobre la dirección de transporte horizontal mediante estos eventos. Si las larvas se encuentran en la capa superficial, serán transportados hacia la costa con hundimiento (*downwelling*) o con el relajamiento de surgencias; si las larvas se encuentran en las capas inferiores de la columna de agua serán transportados hacia a la costa con surgencias. Por lo tanto, puede resultar transporte en direcciones opuestas dependiendo de qué mecanismo está actuando y de donde se encuentran las larvas en la columna de agua (e.g., Perdrotti y Fenaux, 1992; Shanks, 1995; Wing et al, 1995, 1998; Miller y Emler, 1997; Shanks y Brink, 2005).

El transporte por mecanismos relacionados a la marea interna también son importantes porque operan a escala temporal corta, vinculando ambientes pelágicos y costeros en

periodos de horas (e.g., Cairns, 1967; Zimmerman y Kremer, 1984; Shanks, 1987, Pineda, 1991, 1994, 1999; Leichter, 1996; Shanks et al., 2003 Leichter et al., 2005). En general, las ondas internas de marea, y en particular los macareos internos de marea (un tipo de onda interna de alta energía producida por la marea que quiebre para dispersar su energía en aguas someras), han recibido atención en las últimas décadas por su capacidad de transportar larvas. Las condiciones necesarias para la formación de ondas internas y macareos internos se encuentran presentes en todas las aguas sobre cada plataforma continental en el mundo (Cairns, 1967; Lamb, 1997; Cummings et al., 2003; Shanks, 2005). En el mar costero, la pycnoclina actúa como un camino sobre el cual pueden viajar las ondas internas (Cairns, 1967; Lamb, 1997; Leichter et al., 2005). Las ondas internas y los macareos internos son altamente energéticos sobre la plataforma continental y su importancia en la dispersión larval es notable (e.g., Shanks, 1983; Pineda, 1991, 1994; Leichter et al., 1996; Macias et al., 2010).

En general, de los varios mecanismos de transporte sobre la plataforma continental que operan en el sistema de la Corriente de California que han sido propuestos como posibles mecanismos de transporte larval, tres han recibido consideraciones importantes en las últimas décadas. Roughgarden (1991) propuso el relajamiento de surgencias, mientras dos investigadores proponen movimientos internos de marea como posibles mecanismos responsables para el transporte larval. Shanks (1983) propuso el transporte de larvas en la superficie hacia la costa en *slicks*, huellas superficiales sobre ondas internas, y Pineda (1991) propuso el transporte larval mediante macareos internos de marea.

## **I.5 Movimientos de marea interna**

Las características de flujos forzados por la marea en una columna de agua estratificada son el producto de la interacción entre la topografía del fondo, el grado de estratificación de la columna de agua y del grado de la intensidad del forzamiento (Haury, 1979; Farmer and Smith, 1980). Se forma una onda interna de marea cuando la marea baja y la corriente de marea encuentra un relieve abrupto como bajos, cañones o la plataforma continental, el

resultado del cual es un desplazamiento vertical de la termoclina (Haury, 1979; Farmer y Smith, 1980). Cuando la marea empieza a subir, la onda interna producida se propaga en todas direcciones. Si la relación entre el ángulo de propagación de la onda interna y el ángulo de la plataforma continental es adecuada, la onda puede seguir propagándose hacia la costa sobre la plataforma continental y puede generar paquetes de ondas internas de alta frecuencia mientras dispersa su energía. Cuando la onda interna viaja hacia la costa, encuentra una columna de agua que es cada vez más somera. La onda incrementa su altura y se vuelve más inclinada en el lado de enfrente y cada vez menos inclinada en el lado de atrás debido a la disminución en la longitud de onda que ocurre en respuesta al incremento de su altura y a la disminución en profundidad de la columna de agua o en la profundidad de la capa de mezcla (Cairns, 1967; Haury, 1979; Farmer y Smith, 1980). Cuando la altura de la onda interna se incrementa en aguas someras, también se incrementa su asimetría y resulta en una onda que es cada vez más inestable y no-lineal. La onda puede llegar a ser tan inestable que rompa mientras continúa propagándose hacia la costa en forma de un macareo interno (Cairns, 1967; Farmer and Smith, 1980; Pineda, 1991).

La intensidad del forzamiento por la marea influye en la amplitud de movimientos internos, con mareas más energéticas resultando en ondas internas de mayor energía; por lo tanto, la amplitud de ondas internas varía de acuerdo al ciclo de mareas vivas y mareas muertas (Cairns, 1967). Adicionalmente, el nivel de estratificación de la columna de agua influye en la formación de ondas internas y en sus características. Cuando la columna de agua es más estratificada, los movimientos internos de marea son más energéticos (Cairns, 1967; Farmer and Smith, 1980). En la Bahía de Todos Santos, frente de Ensenada, Baja California, las ondas internas más energéticas se observan en verano, cuando la columna de agua presenta su mayor nivel de estratificación, y las ondas se propagan hacia adentro de la bahía, teniendo su sitio de origen en frente de Salsipuedes (A. Filonov, Comunicación Personal).

Las ondas internas se pueden registrar con sensores de temperatura en la columna de agua y con corrientímetros (e.g., Arthur, 1954; Cairns, 1967; Haury, 1979; Pineda, 1991, 1995). Cambios en la temperatura de la columna de agua pueden reflejar la presencia de ondas



internas, donde la frecuencia y amplitud de los cambios contienen información del comportamiento de la onda. A lo largo de la costa del Pacífico de la península de Baja California, los componentes principales de la marea interna son las frecuencias semidiurnas y diurnas (Pineda y Lopez, 2002; Filonov et al, 2005). El análisis de la base de datos históricos del Scripps Pier indica que las anomalías de temperatura ocurren en diferentes días del ciclo lunar en verano, cuando la columna de agua es altamente estratificada, mientras que en invierno las anomalías de temperatura son distribuidas de manera uniforme durante el ciclo lunar, indicando que la estratificación de la columna de agua juega un papel importante en la actividad de movimientos internos de marea (Arthur, 1954; Pineda, 1991, 1994, 1995; Lamb, 1997; Pineda y Lopez, 2002). Por lo tanto, a través del análisis de series de tiempo de temperatura, de variabilidad temporal de temperatura y estratificación de la columna de agua, así como de series de tiempo de corrientes horizontales y verticales en la columna de agua, se puede evaluar la presencia de ondas internas.

La formación de *slicks*, o huellas superficiales sobre ondas internas, se puede observar a partir de su capacidad de acumular o concentrar materia orgánica, como larvas (Ewing, 1950; Thorpe, 1995; Shanks, 1983, 1987, 1988). Los *slicks* separan zonas de convergencia y divergencia sobre ondas internas en propagación y se forman sobre los valles de la onda interna (Ewing, 1950; Shanks, 1995). Los *slicks* se orientan de manera paralela sobre el valle de la onda interna y parecen viajar en la superficie del mar con la onda interna (Ewing, 1950). Algunos autores sugieren que las larvas pueden permanecer en *slicks*, aún por tiempos cortos, y pueden ser transportadas distancias considerables debido a la velocidad de propagación de la onda interna (Shanks, 1983, 1987, 1988, 1995). Sin embargo, Lamb (1997) asevera que mientras los *slicks* parecen propagarse con la onda interna, esto es una ilusión óptica debido a la formación continua de nuevas celdas de *slicks* cuando la onda avanza. Por lo tanto, las características de los *slicks*, como su velocidad de propagación, no deben de usar como indicadores de la capacidad de una onda interna para transportar larvas (Leichter, 1996). Lamb (1997) también sugirió que evidencia basada solamente en observaciones de *slicks*, como las observaciones presentadas por Shanks

(1983, 1987, 1988, 1995) y Arthur (1954) del transporte hacia la costa de material en la superficie, es insuficiente. Mediciones de variables de la columna de agua son un requisito para calcular la velocidad de propagación de los *slicks* sobre onda internas y para estimar el transporte de material en ellos (Lamb, 1997).

Pineda (1991, 1994) concluye que la hipótesis de transporte larval hacia la costa mediante *slicks* superficiales sobre ondas es plausible. Sin embargo, asevera que la hipótesis de transporte larval en *slicks* no es capaz de explicar ni los patrones de asentamiento, ni los cambios en la temperatura superficial observados. Los resultados del modelo de Lamb (1997) también sugieren que las ondas internas son capaces de transportar plancton en la superficie en zonas de acumulación, particularmente en casos donde el viento influye en el transporte superficial, cuando las larvas nadan en la dirección de propagación de la onda, o cuando la amplitud de la onda es cercana al punto de rompimiento. Para poder probar esta hipótesis de transporte mediante *slicks* sobre ondas internas, los diseños experimentales necesitan ser más amplios en sus objetivos, incluyendo un análisis de corrientes en la columna de agua además de observaciones en la superficie.

Cuando la amplitud de una onda interna se incrementa en aguas someras, la onda incrementa su inestabilidad y puede romper, propagándose hacia la costa como un macareo interno (Cairns, 1967; Farmer y Smith, 1980; Pineda, 1991, 1999; Leichter, 1996; Leichter et al., 2005). Los macareos internos juegan un papel importante en el transporte larval porque son capaces de transportar larvas directamente a la zona costera (Leichter, 1996), de propagarse en aguas someras (Winant, 1974; Pineda 1991) y de romper lejos de la costa (Pineda 1994). Cuando un macareo interno se propaga, puede provocar cambios grandes en la temperatura de la columna de agua (de 2 a 5°C) en escalas temporales de minutos (Cairns, 1967; Pineda 1991), además de provocar cambios de alta frecuencia en la velocidad y dirección de las corrientes y en las abundancias de organismos planctónicos en la columna de agua (Leichter, 1996). La profundidad en la cual el cambio abrupto en temperatura se registra da una indicación sobre el tamaño del macareo interno y de su energía. Solamente macareos internos de gran tamaño y energía provocan cambios de

temperatura en la superficie que pueden permanecer por días (Cairns, 1967; Pineda, 1991; Leichter, 1996). Por lo tanto, al traer agua fría de abajo de la termoclina a la superficie, los macareos internos son capaces de provocar surgencias de corta duración (horas a días) en la zona costera (Cairns, 1967; Pineda, 1991; Lamb, 1997).

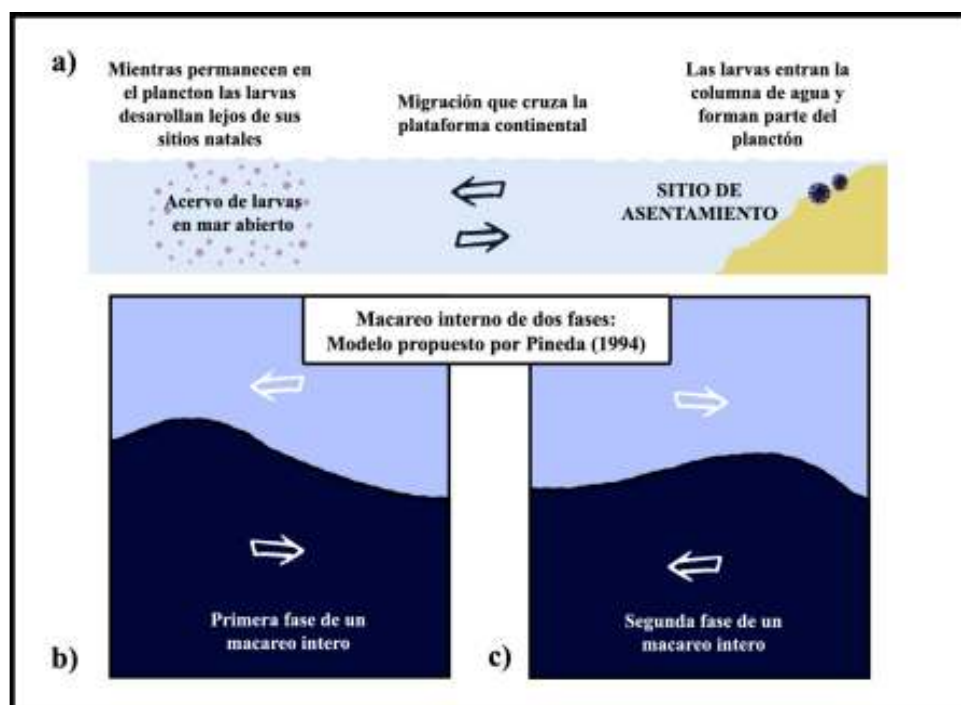
Pineda (1994) propone un modelo de dos fases que intenta explicar el transporte de larvas hacia la costa mediante macareos internos de marea. Durante la primera fase de un macareo interno, aguas superficiales, cálidas y menos densas que se encuentran cercanas a la costa, son desplazadas hacia afuera de la costa por la surgencia de aguas más profundas, frías y densas que son advectadas hacia la costa y hacia la superficie. Este desplazamiento de aguas superficiales resulta en un frente en la superficie que separa aguas cálidas superficiales hacia fuera de la costa de aguas frías y densas cercanas a la costa. Esta condición es inestable. Debido a esta inestabilidad, en la segunda fase de un macareo interno, una corriente de gravedad se forma cuando el agua fría y más densa empieza a hundirse y viajar sobre la pendiente del fondo hacia afuera de la costa. En la superficie, el movimiento de agua fría hacia el fondo y hacia afuera de la costa resulta en el reemplazo de aguas superficiales con el agua más cálida que durante la primera fase del macareo interno fue desplazada hacia afuera de la costa. De acuerdo a este modelo, se ha propuesto que un macareo interno es capaz de transporta larvas hacia la costa; su primera fase es capaz de transportar larvas que se encuentran en la parte inferior de la columna de agua y su segunda fase es capaz de transportar larvas que se encuentran en la superficie.

Debido a la importancia de la distribución vertical de larvas meroplanctónicas en su transporte horizontal sobre la plataforma continental, su asentamiento en zonas costeras y su eventual reclutamiento, la meta de este trabajo es evaluar los cambios en la distribución vertical de meroplancton de cuatro taxa (cangrejos, balanos, equinodermos y briozoos) durante un periodo de intenso forzamiento de la marea en verano, cuando las larvas se asientan y reclutan en poblaciones costeras. Entender cómo cambian las distribuciones verticales de estos organismos en la columna de agua durante la marea interna ayudará a entender los mecanismos de transporte horizontal de larvas meroplanctónicas en la Bahía

de Todos Santos, lo cual tiene implicaciones importantes para la dinámica de poblaciones costeras y la conectividad entre poblaciones.

## I.6 Marco Conceptual

La figura 1 muestra el marco conceptual de este trabajo. Bajo este marco conceptual, en un sitio costero esperaríamos observar transporte hacia la costa de organismos que se encuentran en la parte inferior de la columna de agua durante la primera fase de un macareo interno y transporte hacia afuera de la costa de organismos que se encuentran en la parte superior de la columna de agua. Durante la segunda fase de un macareo interno, en un sitio costero esperaríamos observar lo opuesto, es decir, transporte hacia la costa de organismos que se encuentran en la parte superior de la columna de agua y transporte hacia afuera de la costa de organismos que se encuentran en la parte inferior de la columna de agua.



**Figura 1. Marco conceptual. a) Esquema general de transporte larval sobre la plataforma continental. b) y c) Comportamiento general de corrientes durante la primera y durante la segunda fase, respectivamente, de un macareo interno en una columna de agua estratificada (azul marino representa agua de mayor densidad, azul claro representa agua de menor densidad).**

## **I.7 Planteamiento del problema**

Con el fin de responder a la pregunta de si ¿cambia la abundancia de las larvas meroplanctónicas en la columna de agua durante eventos de ondas internas de marea?, se plantean la siguiente hipótesis:

**I.** La abundancia de las larvas meroplanctónicas cambiará durante un macareo interno y los cambios en la abundancia que ocurren durante macareos internos estarán correlacionados con variables oceanográficas indicativas de macareos internos.

## **I.8 Objetivos**

- Evaluar las condiciones de la estructura física de la columna de agua (temperatura, estratificación de la columna de agua, variabilidad temporal de la temperatura, corrientes verticales y horizontales) frente a San Miguel para identificar la presencia de macareos internos de marea.
- Evaluar la abundancia y distribución vertical costera de meroplancton (zoea y megalope de cangrejo, cipris y nauplios de balano, cifonautas de briozoos y larvas pluteus de equinodermos) durante fuerte actividad de ondas internas de marea.
- Evaluar si las abundancias de las larvas meroplanctónicas en diferentes estratos verticales cambian durante las diferentes fases de los macareos internos y si estos cambios se correlacionan con variables físicas de la columna de agua (temperatura, variabilidad de la temperatura, estratificación, corrientes horizontales y verticales) indicativas de eventos de macareos internos.

## Capítulo II

---

### MATERIALES Y METODOS

---

#### II.1 Área de Estudio

El área de estudio se encuentra frente a San Miguel ( $31^{\circ} 55' N$ ,  $116^{\circ} 38' W$ ), dentro de la Bahía de Todos Santos, Baja California (Figura 2). La zona costera de San Miguel se caracteriza por un fondo rocoso que cambia a fondo arenoso después de los 5 m de profundidad. La zona tiene una marea interna semidiurna de alta energía en primavera y verano. Entre los invertebrados marinos que se presentan en la localidad se encuentran los erizos morados y rojos (*Strongylocentrotus purpuratus* y *Strongylocentrotus fransiscanus*), balanos (*Chthamalus* spp. y *Balanus glandula*), cangrejos (*Loxorhynchus* spp., *Pugettia* spp. y *Cancer* spp.) y el briozoo *Membranipora* spp. adherido a los mantos de *Macrocystis pyrifera* que se encuentran a menos de un kilómetro de la costa.



**Figura 2: Área de estudio. Playa San Miguel, Bahía de Todos Santos, Ensenada, B.C. Los puntos N3 y N4, señalados por diamantes amarillos, indican las posiciones de los arreglos verticales de termistores y los puntos de muestreo de zooplancton. El ADCP se instaló en el punto N4.**

El muestreo se realizó el 19 y 20 de agosto de 2009, como parte del proyecto FLOO 2009 (Fluxes Linking the Offshore with the Onshore). Para este proyecto se colocaron varios instrumentos oceanográficos en el área de estudio. En el punto N3 (31°53.525'N, 116°44.470'O), se instaló un arreglo vertical de nueve termistores en 22 m de profundidad. En el punto N4 (31°53.38'N, 116°44.635'O), se instaló un arreglo vertical de 13 termistores en 28 m de profundidad junto con un RDI Broadband Workhorse ADCP (Acoustic Doppler Current Profiler) de 614.4 KHz. Las muestras de zooplancton se tomaron en N4 el día 19 de agosto de 2009 y en N3 el día 20 de agosto de 2009.

## II.2 Recolección de muestras biológicas

La columna de agua se dividió en tres estratos: superficie (0 – 6 m), media agua (6 – 15 m) y fondo (15 m – 2 m arriba del fondo). Se utilizó una red de 150  $\mu\text{m}$  de luz de malla y de 1.5 m de longitud con un diámetro de boca de 0.5 m para muestrear el zooplancton. La red estaba equipada con un sistema de mensajero que permitió cerrar la red mientras estaba en la columna de agua, lo cual permitió muestrear los tres estratos de manera independiente. La red se lanzó de la panga y se dejó descansar 1 minuto en el fondo de cada estrato antes de hacer el arrastre vertical hasta la parte superior del estrato donde se cerró antes de subirlo a la superficie. El tiempo que se dejó descansar la red se decidió tomando en cuenta que el objetivo era sacar el mayor número de muestras posibles para poder detectar cambios en abundancias con la mayor frecuencia posible. El volumen de agua filtrado se midió con un flujometro colocado en el centro de la boca de la red<sup>1</sup>.

Se muestreó el zooplancton durante el día el 19 de agosto en N4 entre las 8:50 hrs y las 17:50 hrs y en N3 durante el día 20 de agosto entre las 8:45 hrs y las 15:30 hrs. La frecuencia de muestreo por estrato fue de una muestra cada hora. Esta alta frecuencia de muestreo fue esencial para poder detectar cambios en la distribución vertical de

---

<sup>1</sup> Favor de ver Apéndice I para la calibración del flujometro y el cálculo del volumen de agua filtrado por la red en cada lance.

meroplankton en escala de horas. Las muestras se fijaron a bordo de la embarcación con una solución de formaldehído al 4%.

### **II.3 Trabajo en laboratorio**

La identificación de las muestras de zooplancton se llevó a cabo en laboratorio y los organismos fueron identificados a diferentes niveles taxonómicos dependiendo del grado de dificultad utilizando cuatro grupos taxonómicos más amplios para el análisis de datos: larvas de balanos, equinodermos, briozoos y cangrejos. Los balanos estuvieron representados por nauplios de estadios tardíos y aunque hubo presencia de larvas cypriis en las muestras, sus abundancias constituyeron un bajo porcentaje del total de los cirrópodos (0.05% el 19 de agosto y 0.01% el 20 de agosto). Las larvas de equinodermos incluyeron larvas pluteus de equinoideos y ofiurideos. Todas las larvas de briozoos en las muestras eran cifonautas del género *Membranipora*. Las larvas de cangrejos fueron representadas exclusivamente por zoeas del infraorden Brachyura y de las familias Porcellanidae y Paguridea. Estos taxa se identificaron en base a las descripciones de Smith (1997), Shanks (2001) y Young et al. (2002).

### **II.4 Medición de variables oceanográficas**

Se generaron series de tiempo de temperaturas de la columna de agua en N3 y N4 mediante arreglos verticales de termistores de la marca onset<sup>®</sup> HOBO<sup>®</sup> Temperature TidbiT v2 data loggers (<http://www.onsetcomp.com>), programados para medir la temperatura cada minuto con un exactitud de  $\pm 0.2^{\circ}\text{C}$ . Las líneas de termistores consistían de líneas de polipropileno fijados a pesos muertos en un extremo y a boyas en el otro extremo para suspenderlos verticalmente en la columna de agua. Los termistores en cada línea fueron separados entre sí de manera uniforme cada dos metros (excepto el más profundo) para poder generar una serie de tiempo de temperatura en toda la columna de agua durante el periodo del estudio (Tabla I).



**Tabla I: Profundidad de termistores en N4 y N4**

N3	
Distancia de la costa (km)	1.2
Profundidad de termistores (m)	3, 5, 7, 9, 11, 13, 15, 17, 20
N4	
Distancia de la costa (km)	1.5
Profundidad de termistores (m)	3, 5, 7, 9, 11, 13, 15, 17, 19, 21, 23, 25, 28

El ADCP instalado en N4 se programó para registrar corrientes cada 30 segundos. El tamaño de las celdas de profundidad (*bins*) era de un metro y la desviación estándar asociado con las mediciones de corrientes fue de  $0.99 \text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$ . La determinación de la desviación estándar asociada a las mediciones del ADCP depende de varios factores, entre ellos: la profundidad de la columna de agua, la temperatura del agua y de cómo se instaló el aparato. La desviación estándar se calculó a través del software PlanADCP de RDI Instruments (<http://www.rdinstruments.com>). Tomando en cuenta la desviación estándar asociada a las mediciones del ADCP, corrientes con velocidades menores o iguales a  $1 \text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$  ( $10 \text{ mm}\cdot\text{s}^{-1}$ ) no se consideraron diferentes a cero. De los datos de corrientes, se utilizaron solo aquellos que coincidieron con las mediciones de temperatura, es decir, un dato cada minuto.

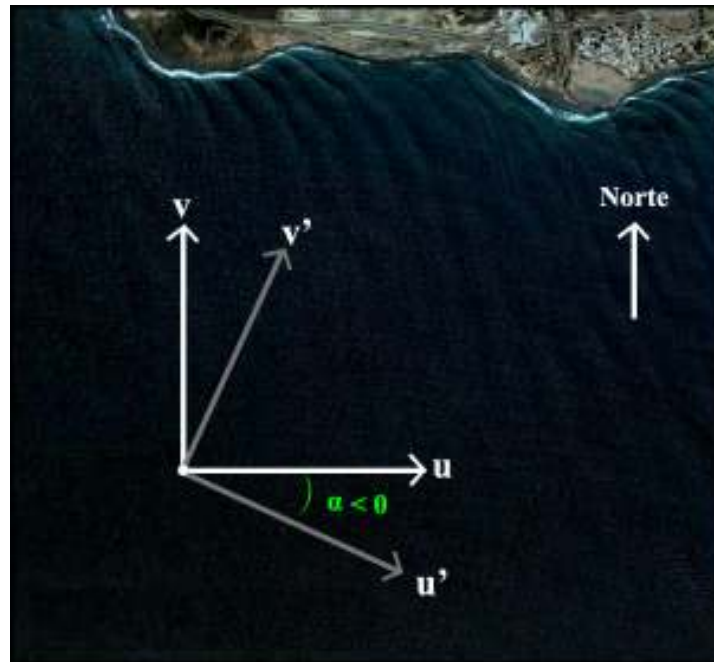
## II.5 Procesamiento de los datos del ADCP

Con el ADCP se midió la velocidad de la corriente. El ADCP produce las tres componentes de la velocidad de la corriente:  $u$  orientada este-oeste,  $v$  orientada norte-sur y  $w$  orientada verticalmente. A partir de  $u$  y  $v$ , se calculó la componente horizontal de la velocidad<sup>2</sup> con mayor variabilidad usando la siguiente ecuación:

<sup>2</sup> Favor de ver Apéndice II para la derivación de ecuación (1).

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

donde  $\alpha$  es el ángulo entre el sistema de referencia de  $u$  y el sistema de referencia de  $u'$  (Protter y Morrey, 1977)(Figura 3).



**Figura 3.** Representación de alfa ( $\alpha$ ) y de los componentes:  $u$ ,  $v$ ,  $u'$  y  $v'$ .

El ángulo  $\alpha$  de máxima variabilidad se determinó para los 21, 9 y 5 m durante el 19 de agosto de 2009 y para 20, 11 y 5 m el 20 agosto de 2009 mediante un análisis de componentes principales<sup>3</sup> (Tabla II).

<sup>3</sup> Favor de ver Apendice III para el procedimiento del análisis de componentes principales.

**Tabla II. Ángulo  $\alpha$  utilizado en la ecuación (1) para cada profundidad y fecha.**

Fecha	Profundidad (m)	$\alpha$
19 de Agosto 2009	21	-46.17°
	9	-53.57°
	5	-62.78°
20 de Agosto 2009	20	-28.19°
	11	-44.14°
	5	-13.40°

Ecuación (1) describe el flujo hacia adentro y hacia afuera de la Bahía de Todos Santos<sup>4</sup> (Figura 3). Valores positivos de  $u'$  indican que la dirección de propagación de la corriente es hacia adentro de la Bahía de Todos Santos y valores negativos de  $u'$  indican que la dirección de propagación de la corriente es hacia afuera de la Bahía de Todos Santos.

Debido a que la integral en el tiempo de la velocidad representa la magnitud del cambio de posición (o distancia), para todos los análisis de correlación utilizando series de tiempo de corrientes, se utilizó la integral de  $w$  y de  $u'$  para evaluar la relación entre el movimiento de agua y los cambios en la abundancia de meroplankton. Si se hubiera utilizado la variable de la velocidad horizontal de la corriente en los análisis de correlación, los resultados hablarían de la relación entre la aceleración de la corriente y cambios en la abundancia de zooplankton y no de una relación entre el movimiento (o transporte) de agua y los cambios en la abundancia de zooplankton. La integral  $S_k$  desde el inicio hasta el tiempo  $k$ , de  $w$  y de  $u'$  respecto al tiempo, se puede aproximar como una suma dada por la siguiente ecuación:

$$S_k = \sum_{i=1}^k x_i \Delta t \quad (2)$$

$k \in \{1, 2, \dots, n\}$   
 $n = 1440$

donde  $k$  es el tiempo para el que se calcula la integral,  $n$  es número de mediciones,  $x_i$  es valor de la medición ( $u'$  o  $w$ , dependiendo de qué serie de tiempo se está evaluando) en el tiempo  $i$ , y  $\Delta t$  es el intervalo de tiempo entre mediciones que es igual a un minuto.

<sup>4</sup> Favor de ver Apéndice IV para la gráfica de la dispersión de velocidad.

Se utilizó el filtro Butterworth pasa-bajas para eliminar la variabilidad de alta frecuencia (mayor o igual a 10 ciclos por hora) antes de determinar los cruces por cero.

## **II.6 Identificación de Frentes**

Para poder identificar las fases de los macareos internos, se definieron pulsos de agua fría y frentes utilizando el siguiente criterio. Se definieron pulsos de agua fría como temperaturas menores o iguales a 15°C en 9 m de profundidad que persistieron por más de dos horas. Los frentes se definieron como cambios en temperaturas mayores o iguales a 1°C que ocurren en tiempos menores a una hora en 5 m de profundidad donde los cambios en temperatura persisten por lo menos dos horas.

## **II.7 Organización de series de tiempo**

Los datos biológicos fueron organizados por taxa y por estrato muestreado para crear las series de tiempo. Los organismos de los cuatro taxa de interés se presentaron en las muestras de ambos días.

Los datos oceanográficos fueron organizados por estrato (superficie, media agua y fondo) o por profundidad (ver Tabla II), cuando era apropiado. Para los dos días, se utilizaron cinco series de tiempo de datos oceanográficos: promedio de la temperatura de cada estrato de muestreo (0-6 m, 6-15 m, y 15m-fondo), corrientes ( $u'$  y  $w$ ), la estratificación térmica de la columna de agua, y la variabilidad temporal de temperatura en las profundidades correspondientes de cada día de muestreo (ver Tabla III).

**Tabla III. Series de tiempo de variables oceanográficos utilizados en el análisis de datos**

Fecha	Estratificación (°C)	Componente horizontal $u'$ (mm·s <sup>-1</sup> )	Componente verticales $w$ (mm·s <sup>-1</sup> )	Temperatura promedio (°C)	Variabilidad temporal de temperatura $ \Delta T $ (°C)
19 Agosto	3-28 m	5 m 9 m 21 m	5 m 9 m 21 m	estrato superficial (3-5 m) media agua (7-15 m) estrato profundo (15-fondo)	5 m 9 m 21 m
20 Agosto	3 –20 m	5 m 11 m 20 m	5 m 11 m 20 m	estrato superficial (3-5 m), media agua (7 – 15 m) estrato profundo (15 m –fondo)	5 m 11 m 20 m

La serie de tiempo de la estratificación térmica de la columna de agua se generó restando la temperatura registrado en el termistor más profundo de la temperatura registrado en el termistor más somero para cada minuto, dada por la siguiente ecuación:

$$E = T_s - T_f \quad (3)$$

donde  $T_s$  es el termistor más somero (3m) y  $T_f$  es termistor más profundo (28m para el día 19 de agosto y 20m para el día 20 de agosto). La serie de tiempo de temperatura promedio se generó tomando el promedio del los valores de todos los termistores en cada estrato para cada minuto. La serie de tiempo de la variabilidad temporal ( $|\Delta T|$ ) se generó tomando el valor absoluto de la diferencia entre el valor de la temperatura en un tiempo del valor de la temperatura en un tiempo inmediatamente anterior, representada por la siguiente ecuación:

$$|\Delta T| = |T_{t+1} - T_t| \quad (4)$$

donde  $T_t$  es la temperatura en un tiempo y  $T_{t+1}$  es la temperatura en el tiempo un minuto después. Se utilizó la variabilidad temporal de la temperatura como una variable en los subsiguientes análisis debido a que una de las características más notables de un macareo interno de dos fases es que la temperatura en la columna de agua en la primer fase tiende ser más fría y más estable que la temperatura en la columna de agua durante la segunda fase que tiende ser más caliente y variable.

## **II.8 Análisis de datos biológicos**

Se realizó un ANOVA multifactorial para determinar el efecto de los siguientes factores y sus interacciones sobre las abundancias de las larvas: día, estrato, fase del macareo interno, y taxa, utilizando el programa Statistica v.7 (2004, Tulsa, OK, E.U.A.). Para homogenizar las variancias, se transformaron las abundancias de cada muestra tomando su logaritmo ( $\log(x+1)$ ) y después se confirmó la homogeneidad de variancias con la prueba de Cochran (Underwood, 1997). Se hicieron comparaciones múltiples a posteriori con la prueba de Tukey. El valor de alfa (nivel de significancia) que se utilizó para todos los análisis estadísticos fue de 0.05.

## **II.9 Análisis de datos: Correlaciones**

Se llevaron a cabo análisis de correlación (Pearson) para determinar si existían correlaciones significativas entre las series de tiempo de datos biológicos y las variables oceanográficas (temperatura, variabilidad temporal de temperatura, estratificación de la columna de agua, corrientes horizontales y corrientes verticales). Las series de tiempo de datos oceanográficos para ambos días fueron de 24 horas (de 00:00 a 23:59 h), con una frecuencia de un dato por minuto. En contraste, las series de tiempo de datos biológicos fueron más cortas (8:50 a 17:50 h en N4 y de 8:45 a 15:30 h en N3), con intervalos de aproximadamente una hora entre cada dato. Los datos biológicos se organizaron por estrato muestreado y por taxa.

El hecho de que las series de tiempo de datos oceanográficos siempre fueron más largas que las series de tiempo de datos biológicos permitió el cálculo de un posible tiempo de desfase asociado a la correlación entre las series de tiempo. En lugar de seleccionar solamente el dato oceanográfico más próximo a la hora del lance de zooplancton, se hicieron varias correlaciones con datos oceanográficos medidos momentos antes del lance. Así, se buscó la mejor correlación y se calculó un posible tiempo de desfase entre los cambios en los datos oceanográficos y los cambios en los datos biológicos (abundancia de

los organismos). Se limitó el posible tiempo de desfase hasta dos horas (0 a -120 minutos) ya que este intervalo corresponde al doble del periodo de muestro de zooplancton en cada estrato. De las 121 posibles correlaciones, se reporta la correlación con el coeficiente de correlación significativa más alta.

El signo de la correlación se refiere al tipo de relación que existe entre las series de tiempo y su significado se presenta en la Tabla IV. El valor negativo del tiempo de desfase indica que la abundancia de meroplancton se correlaciona con un cambio físico en la estructura de la columna de agua que ocurrió antes de la toma de datos biológicos. Un tiempo de desfase positivo indicaría una correlación entre la abundancia de meroplancton y cambios en la estructura física de la columna de agua que ocurrían después de que se tomaron las muestras biológicas, lo cual no tiene sentido; por lo tanto, no se calcularon correlaciones con desfase positivo.

**Tabla IV. Significado del signo del coeficiente de correlación**

Signo del coef. de correlación	Estratificación (°C)	Componente horizontal $u'$ (mm·s <sup>-1</sup> )	Componente verticales $w$ (mm·s <sup>-1</sup> )	Temperatura promedio (°C)	Variabilidad temporal de temperatura $ \Delta T $ (°C)
+	↑ # Ind · m <sup>-3</sup> ↑ Estratificación	↑ # Ind · m <sup>-3</sup> Cuando el agua va hacia afuera de la costa	↑ # Ind · m <sup>-3</sup> Cuando el agua va hacia la superficie	↑ # Ind · m <sup>-3</sup> ↑ T(C°)	↑ # Ind · m <sup>-3</sup> ↑ Variabilidad de T(C°)
	↓ # Ind · m <sup>-3</sup> ↓ Estratificación	↓ # Ind · m <sup>-3</sup> Cuando el agua va hacia la costa	↓ # Ind · m <sup>-3</sup> Cuando el agua va hacia el fondo	↓ # Ind · m <sup>-3</sup> ↓ T(C°)	↓ # Ind · m <sup>-3</sup> ↓ Variabilidad de T(C°)
-	↑ # Ind · m <sup>-3</sup> ↓ Estratificación	↑ # Ind · m <sup>-3</sup> Cuando el agua va hacia la costa	↑ # Ind · m <sup>-3</sup> Cuando el agua va hacia el fondo	↑ # Ind · m <sup>-3</sup> ↓ T(C°)	↑ # Ind · m <sup>-3</sup> ↓ Variabilidad de T(C°)
	↓ # Ind · m <sup>-3</sup> ↑ Estratificación	↓ # Ind · m <sup>-3</sup> Cuando el agua va hacia fuera de la costa	↓ # Ind · m <sup>-3</sup> Cuando el agua va hacia la superficie	↓ # Ind · m <sup>-3</sup> ↑ T(C°)	↓ # Ind · m <sup>-3</sup> ↑ Variabilidad de T(C°)

## Capítulo III

---

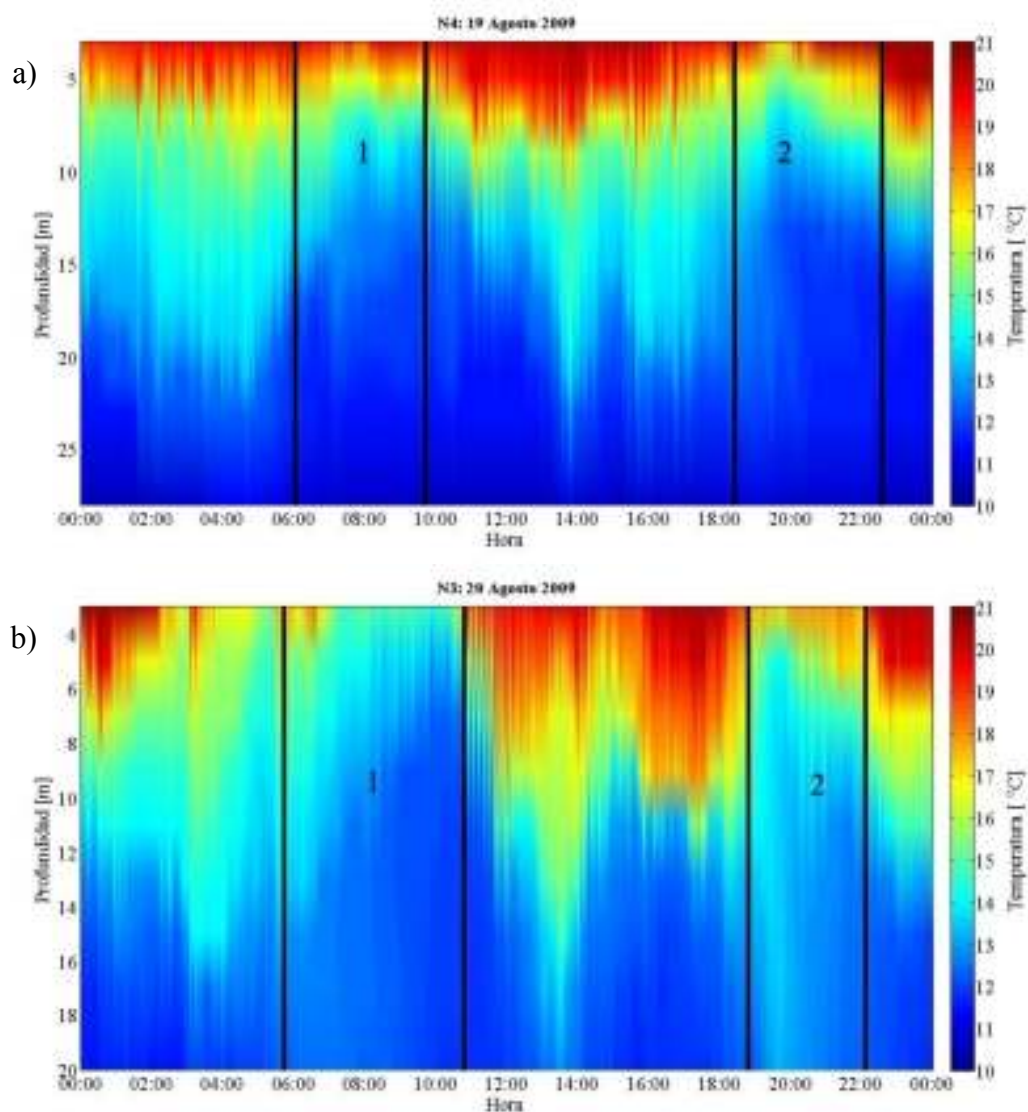
### RESULTADOS

---

#### III.1 Temperatura

En el punto N4, se detectaron dos pulsos de agua fría ( $< 15^{\circ}\text{C}$ ). El primer pulso de agua fría se detectó entre las 6:00 y las 9:45 h y el segundo entre las 18:15 y las 22:30 h (Figura 4a). Se observaron frentes marcando el inicio y fin de cada pulso de agua fría. Durante el primer pulso de agua fría el primer frente se observó entre las 5:50 y las 7:00 h y el segundo a las 9:45 h. Durante el segundo pulso de agua fría, los frentes se observaron entre las 17:00 y las 18:00 h y a las 22:30 h (Figura 4a). En N3, se observaron dos pulsos de agua fría ( $<15^{\circ}\text{C}$ ). El primer pulso se observó entre las 5:50 h y las 11:00 h y el segundo pulso entre las 18:45 h y las 22:00 h (Figura 4b). Al igual que el día anterior, se observaron dos frentes separando el inicio y fin de cada pulso. Durante el primer pulso el primer frente se observó entre las 5:45 h y las 6:10 h y el segundo a las 11:00 hrs. Durante el segundo pulso se observaron frentes entre las 18:00 h y las 18:30 h y a las 22:00 h (Figura 4b).





**Figura 4. a) Serie de tiempo de temperatura en la columna de agua en N4 para el 19 de agosto de 2009; b) Serie de tiempo de temperatura en la columna de agua en N3 para el 20 de agosto de 2009. El eje vertical representa profundidad en metros. El eje horizontal representa el tiempo en horas. La paleta de colores muestra la temperatura en grados Celsius. Las líneas negras verticales delimitan los pulsos de agua fría que se etiquetaron con los números: 1 y 2.**

En N4, durante los pulsos de agua fría, agua fría nunca alcanzó la superficie, aunque la temperatura disminuyó 1°C a 3 m de profundidad y 3°C a 5 m de profundidad en un intervalo menor de una hora durante el primer pulso de agua fría (Figura 5a). Durante el segundo pulso de agua fría, las temperaturas a 3 y 5 m de profundidad disminuyeron 2.5 y 3°C respectivamente, en menos de una hora (Figura 5a). Inmediatamente después de cada

pulso de agua fría, las temperaturas entre 5 y 17 m incrementaron rápidamente 1-3°C en intervalos menores a 30 minutos y mostraron alta variabilidad, llegando a registrar cambios mayores de 1°C en menos de 10 minutos (Figura 5a). Estos cambios en temperatura sugieren la presencia de ondas internas de alta frecuencia. Entre los pulsos de agua fría, la temperatura a 3 m de profundidad mostró baja variabilidad y se mantuvo entre 19.5°C y 20.5°C, que fueron las temperaturas más altas registradas el 19 de agosto de 2009.

En contraste a los pulsos de agua fría observados en el punto N4, el primer pulso en N3 alcanzó la superficie y resultó en un enfriamiento de 3.5°C a 3 m de profundidad (Figura 5b). Durante el segundo pulso, la temperatura disminuyó 3.5°C a 5 m y 2°C a 3 m de profundidad (Figura 5b). Al igual que las observaciones de los pulsos fríos en N4, los cambios de temperatura observados en N3 se registraron en intervalos de tiempo menores a una hora. Inmediatamente después de cada pulso en N3, las temperaturas entre 3 m y 13 m de profundidad incrementaron 1-3°C en intervalos de tiempo menores a 30 minutos y eran altamente variables, registrando cambios de temperatura de un grado centígrado en intervalos de tiempo menores a 10 minutos (Figura 5b). Entre los pulsos de agua fría, se observaron temperaturas de 18°C y 20.5°C en 3 m de profundidad con mucha variabilidad (Figura 5b).

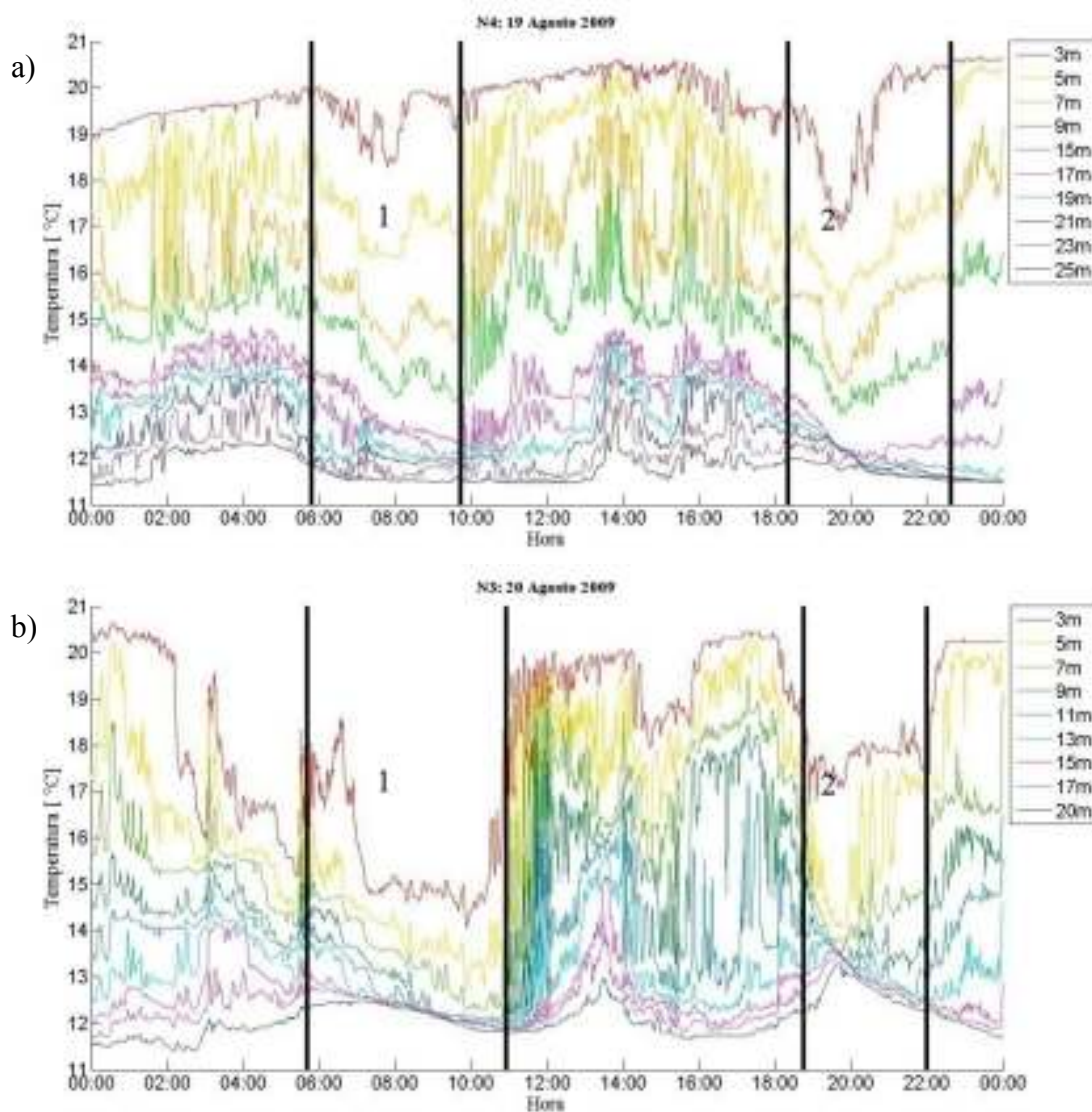
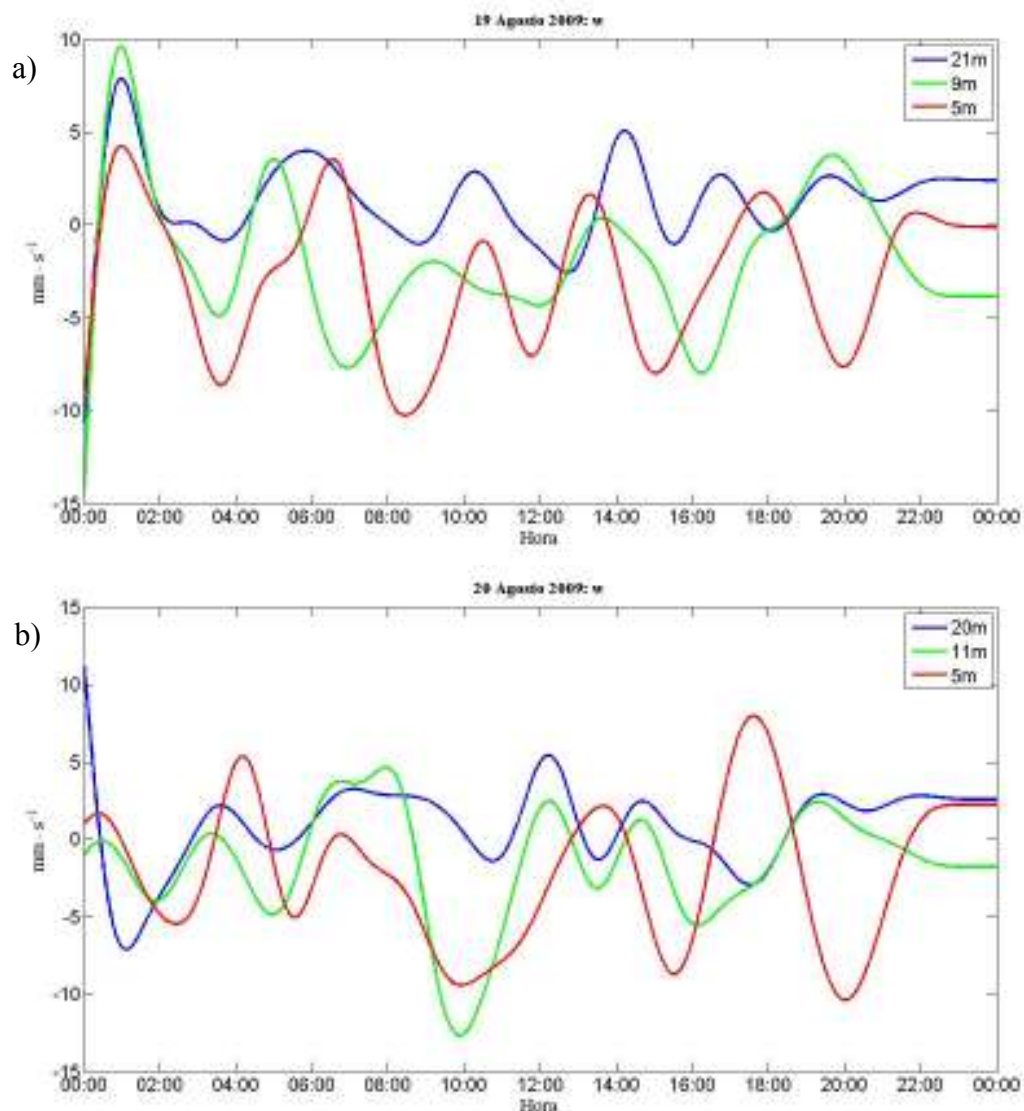


Figura 5. a) Series de tiempo de temperatura registrado por cada termistor en N4 para el 19 de agosto 2009. b) Series de tiempo de temperatura registrado por cada termistor en N3 para el 20 de agosto de 2009. El eje vertical muestra la escala de temperatura en grados Celsius. El eje horizontal muestra el tiempo en horas. Las líneas representan la temperatura en cada profundidad registrada por cada termistor. Las líneas negras verticales delimitan los pulsos de agua fría que se etiquetaron con los números 1 y 2.

### III.2 Corrientes

La componente vertical de la velocidad de la corriente,  $w$ , nunca alcanzó valores mayores a  $10 \text{ mm} \cdot \text{s}^{-1}$  (Figura 6) con la excepción de un periodo de tiempo entre las 9:30 h y 10:30 h el

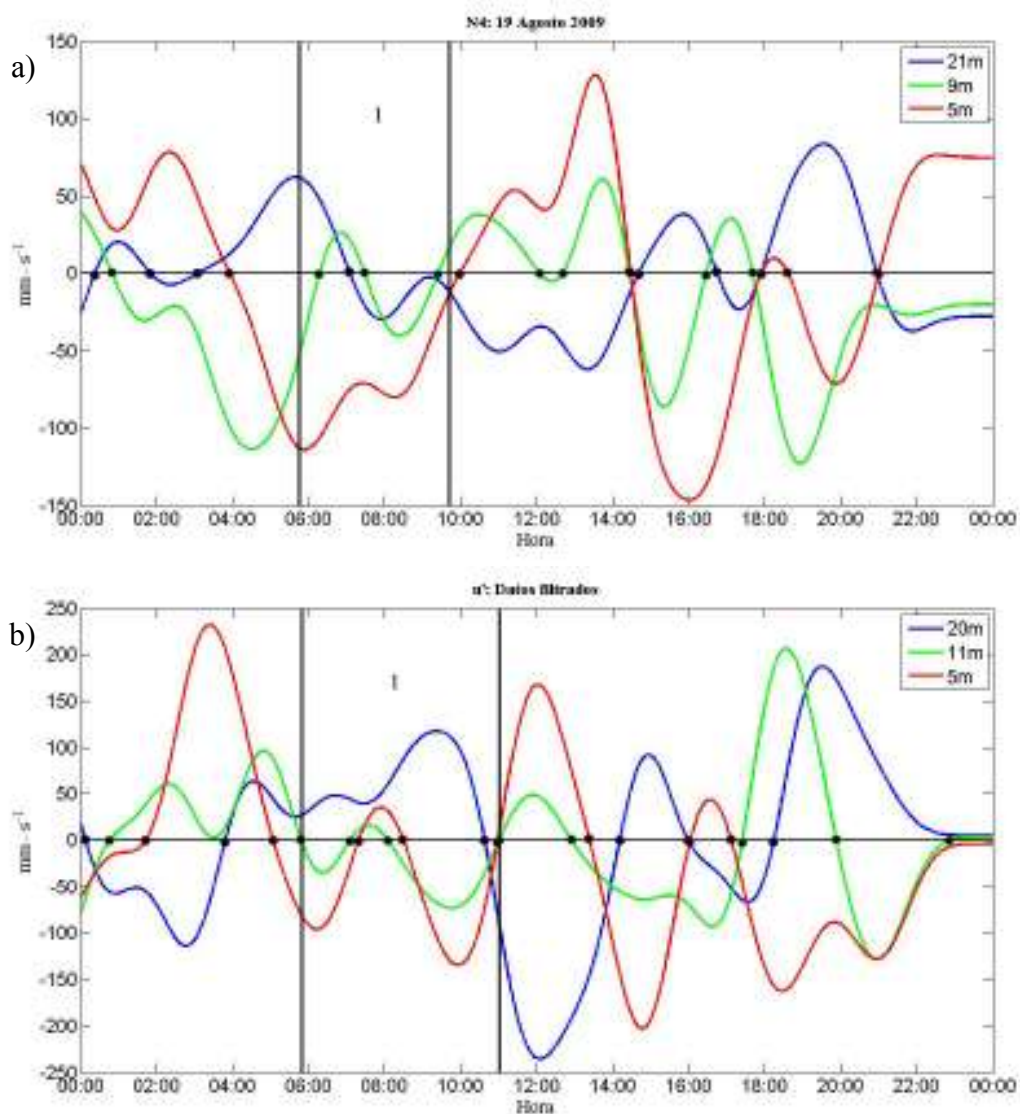
día 20 de agosto de 2009, en el cual la velocidad de la corriente vertical en 11 m fue de  $12 \text{ mm}\cdot\text{s}^{-1}$  (Figura 12). Debido a este resultado, se excluyó la corriente vertical para el día 20 de agosto de 2009 como variable física en los análisis subsiguientes.



**Figura 6. a) Componente vertical de la velocidad,  $w$ , en 21 m, 9 m, y 5 m de profundidad. b) Componente vertical de la velocidad,  $w$ , en 20 m, 11 m, y 5 m de profundidad. Valores negativos de  $w$  indican movimiento hacia baja o y valores positivos  $w$  indican movimiento hacia la superficie. La componente vertical de la corriente nunca alcanzó valores mayores a  $10 \text{ mm}\cdot\text{s}^{-1}$ .**

En N4, la rapidez  $u'$  en 5 m de profundidad era mayor que en 9 m y 21 m de profundidad y alcanzó valores de más de  $100 \text{ mm}\cdot\text{s}^{-1}$  hacia afuera de la Bahía de Todos Santos a las 6:00 h y a las 16:00 h, justo antes de cada pulso de agua fría. Velocidades mayores a  $100 \text{ mm}\cdot\text{s}^{-1}$  se presentaron en la dirección opuesta, hacia adentro de la Bahía de Todos Santos, a las 13:30 h después del primer pulso de agua fría (Figura 7a). La velocidad de  $u'$  en 21 m era débil en comparación con el flujo en las otras profundidades más someras, pero alcanzó velocidades de más de  $50 \text{ mm}\cdot\text{s}^{-1}$  hacia adentro de la Bahía de Todos Santos a las 5:30 h y a las 19:30 h. Estas velocidades se presentaron antes (5:30 h) y durante (19:30 h) los pulsos de agua fría y eran opuestas en dirección a la corriente en 5 m de profundidad. A las 13:30 h, la velocidad de la corriente en 21 m fue mayor a  $50 \text{ mm}\cdot\text{s}^{-1}$  hacia afuera de la Bahía de Todos Santos y se presentó cuando se detectó un calentamiento abrupto en el fondo (Figura 7a).

En N3, los valores de  $u'$  eran mayores que el día anterior y las velocidades de la corrientes excedieron  $200 \text{ mm}\cdot\text{s}^{-1}$  en 5 m y 21 m de profundidad (Figura 7b). En 5 m de profundidad, se registraron velocidades mayores a  $150 \text{ mm}\cdot\text{s}^{-1}$  de corrientes propagándose hacia adentro de la Bahía de Todos Santos a las 3:30 h y 12:00 h y velocidades mayores a  $150 \text{ mm}\cdot\text{s}^{-1}$  de corrientes propagándose en la dirección opuesta, hacia afuera de la Bahía de Todos Santos, a las 15:00 h y a las 18:30 h. Al igual que el día anterior, estas altas velocidades se registraron al mismo tiempo que cambios fuertes de temperatura. En contraste con las velocidades registrados cerca del fondo en N4, la velocidad de  $u'$  en 20 m alcanzó valores que excedieron los  $200 \text{ mm}\cdot\text{s}^{-1}$  a las 12:00 hrs (Figura 7b). Adicionalmente, se registraron velocidades mayores a  $150 \text{ mm}\cdot\text{s}^{-1}$  de  $u'$  en la misma profundidad propagándose hacia adentro de la Bahía de Todos Santos a las 19:30 hrs (Figura 7b).



**Figura 7. a) Velocidad de  $u'$  en 21 m, 9 m, y 5 m de profundidad. b) Velocidad de  $u'$  en 20 m, 11 m, y 5 m de profundidad. Velocidades negativas de  $u'$  indican que la corriente se propagaba hacia afuera de la Bahía de Todos Santos y velocidades positivas de  $u'$  indican que la corriente se propagaba hacia adentro de la Bahía de Todos Santos. Se nota que en general, la dirección de la corriente en el fondo era opuesto a la dirección de la corriente en la superficie. Los puntos negros marcan cuando la corriente cambia de dirección. Para ambos días, las líneas negras verticales delimitan los primeros pulsos de agua fría que ocurrieron durante el muestreo de zooplancton.**

Los tiempos en los cuales  $u'$  cambia de signo son de alta importancia porque indican un cambio en la dirección del flujo (Tabla V).

**Tabla V. Tiempos en las cuales  $u'$  cambia de signo para el 19 de agosto de 2009**

5m	9m	21m
<b>19 de agosto de 2009</b>		
3:55	0:49	0:22
9:58	6:17	1:50
14:28	7:28	3:05
17:54	9:24	7:04
18:36	12:05	14:41
21:00	12:41	16:44
	14:26	17:54
	16:27	20:57
	17:41	
<b>20 de agosto de 2009</b>		
1:45	0:46	0:08
5:04	5:48	3:48
7:19	7:05	10:38
8:29	8:05	14:11
10:58	11:01	15:59
13:23	12:55	18:14
16:02	17:24	
17:07	19:53	
	22:51	

En N3 y N4, evaluando cuando cambia de signo  $u'$ , se observa que el agua en 5 m y el agua en 21 m casi siempre fluyeron en direcciones opuestas, correspondiendo al comportamiento de la columna de agua durante la presencia de ondas internas de modo 1 (Figura 8a). Frente a San Miguel, debido a la batimetría, la morfología de la costa y la ubicación del sitio donde se forman las ondas internas, la dirección “hacia la costa” se convierte en hacia adentro de la Bahía de Todos Santos y la dirección “hacia afuera de la costa” se convierte en hacia afuera de la Bahía de Todos Santos.



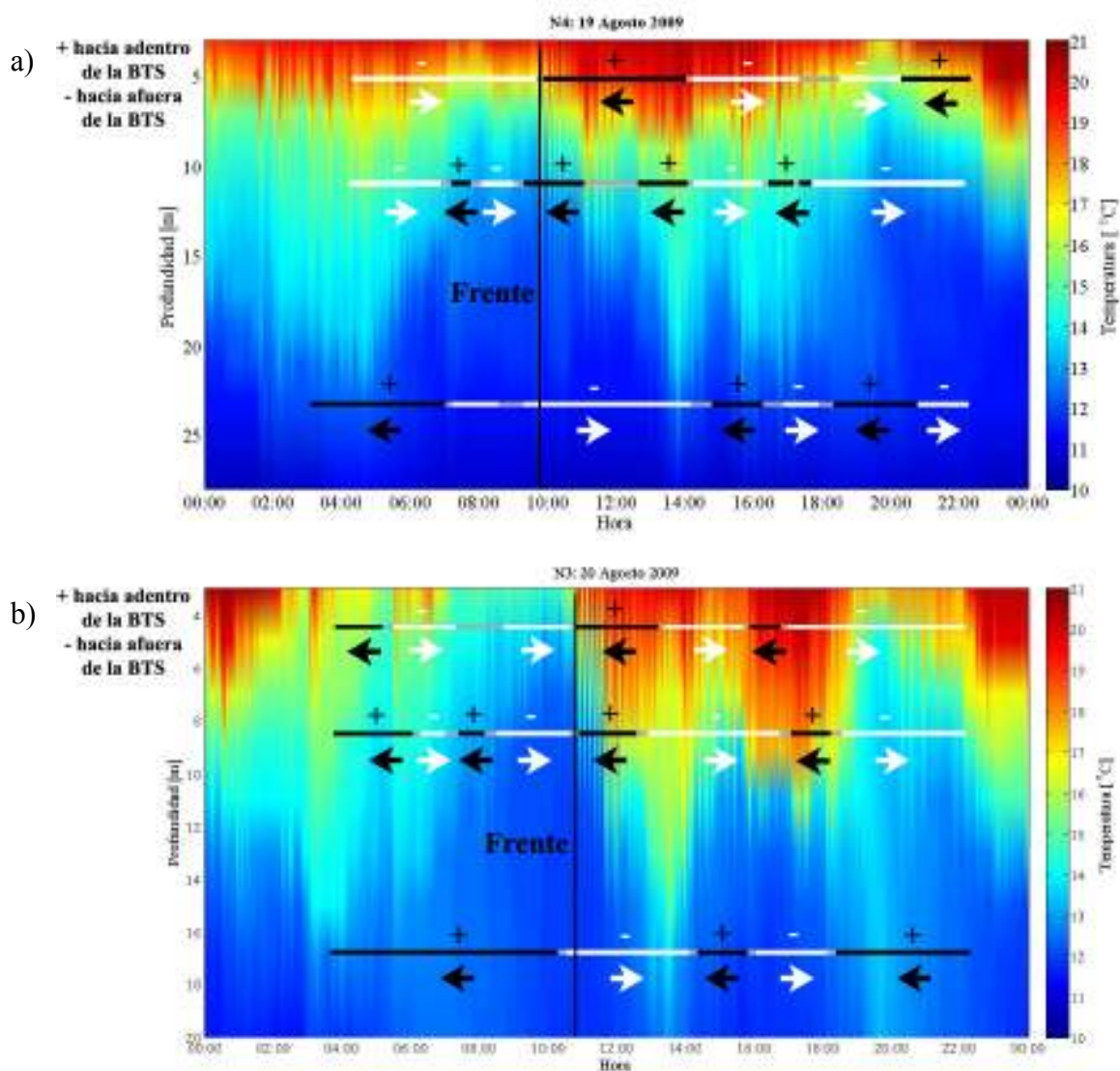
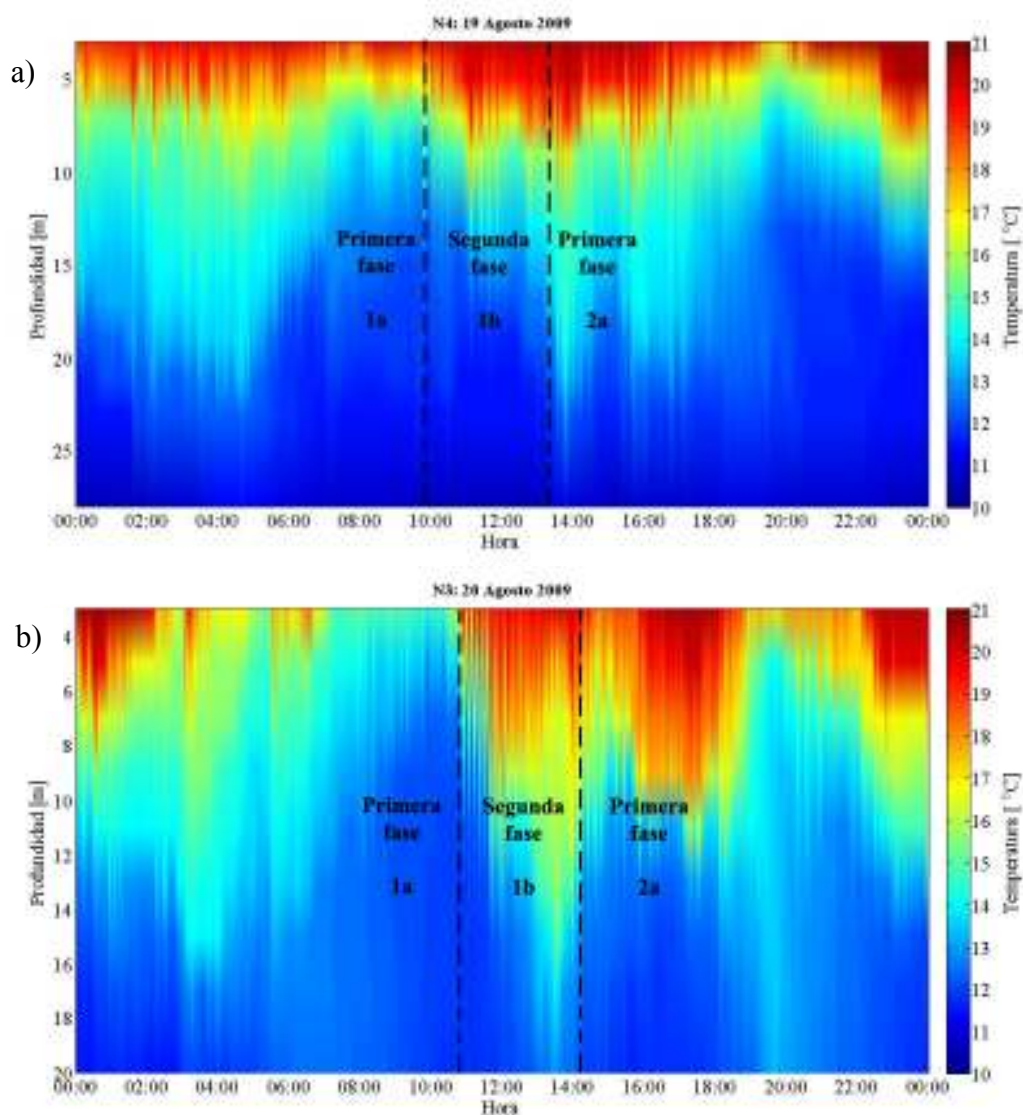


Figura 8. a) Serie de tiempo de temperaturas en la columna de agua en N4 para el 19 de agosto de 2009. b) Serie de tiempo de temperaturas en la columna de agua en N3 para el 20 de agosto de 2009. El eje vertical representa profundidad en metros. El eje horizontal representa el tiempo en horas. La leyenda de color muestra la temperatura en grados Celsius. La línea negra vertical indica el momento cuando se detectó el frente que separó el primer pulso de agua fría de aguas más cálidas. Las líneas blancas y negras horizontales representan el signo de  $u'$ . Líneas blancas representan signos negativos que indican que la dirección de propagación de  $u'$  era hacia afuera de la Bahía de Todos Santos y líneas negras representan signos positivos que indican que la dirección de propagación de  $u'$  era hacia adentro de la Bahía de Todos Santos. Líneas grises horizontales indican los tiempos en las cuales la velocidad de  $u'$  era  $0 \text{ mm}\cdot\text{s}^{-1}$ . Las flechas indican la dirección de propagación de la corriente: hacia adentro (flechas negras) y hacia afuera (flechas blancas) de la Bahía de todos santos.



En N3 y N4, el muestreo de zooplancton se llevó a cabo durante un macareo interno de dos fases y la primera fase de un subsiguiente macareo interno y coincidió con dos cambios entre fases. De aquí en adelante se referirá a la primera fase del primer macareo interno como 1a y a la segunda fase del primer macareo como 1b, mientras se referirá a la primera fase del segundo macareo interno como 2a (Figura 9).



**Figura 9.** a) Serie de tiempo de temperatura en la columna de agua en N4 para el 19 de agosto de 2009. b) Serie de tiempo de temperaturas en la columna de agua en N3 para el 20 de agosto de 2009. El eje vertical representa profundidad en metros. El eje horizontal representa el tiempo en horas. La leyenda de color muestra la temperatura en grados Celsius. Las líneas negras punteadas indican los momentos cuando ocurrieron los cambios entre fases de los macareos internos. Las fases del primer macareo interno se nombraron 1a y 1b, mientras que la primera fase del segundo macareo interno se nombró 2a.

Se observó que en la primera fase, la columna de agua era más fría, menos estratificada y caracterizada por corrientes en el fondo propagándose hacia la superficie y hacia la costa y por corrientes en la capa superficial propagándose hacia afuera de la costa. Los resultados del análisis de corrientes y de temperatura sugieren la presencia de macareos internos de marea.

Para ambos días, la velocidad de  $u'$  varió durante el tiempo de muestreo de zooplancton que se llevó a cabo durante las fases 1a, 1b y 2a de los macareos internos (Tabla VI). Para el día 19 de agosto, las velocidades de  $u'$  más altas se presentaron en la superficie mientras que para el día 20 de agosto, las velocidades de  $u'$  más altas se presentaron en el fondo. Para ambos días, las velocidades de  $u'$  eran menores en el estrato de media agua.

**Tabla VI. Velocidad promedio de  $u'$  durante las fases 1a, 1b y 2a de los macareos internos observados el 19 y 20 de agosto de 2009**

Fecha	Profundidad (m)	Fase del macareo	Velocidad promedio ( $\text{mm}\cdot\text{s}^{-1}$ )
19 de agosto de 2009	5	1a	-36.7
		1b	55.3
		2a	-99.2
	9	1a	-5.5
		1b	25.4
		2a	-24.2
	21	1a	-5.7
		1b	-41.9
		2a	9.5
20 de agosto de 2009	5	1a	-90.3
		1b	97.7
		2a	-143.8
	11	1a	-53.8
		1b	19.1
		2a	-55.31
	20	1a	68.9
		1b	-191.1
		2a	20.5

### III.3 Meroplancton: Variabilidad Diurna

Las proporciones de organismos meroplanctónicos en cada muestra variaron con el tiempo y con la profundidad (Tabla VII).

**Tabla VII. Abundancia de organismos meroplanctónicos (# ind·m<sup>-3</sup>) por estrato y día de muestreo.**

Estrato	Balanos	<i>Membranipora</i> spp.	Equinodermos	Cangrejos	Total
<b>19 de agosto (Sitio N4)</b>					
<b>Superficie</b>	363	1,533	26	54	1,965
%	18	77	1	3	100
<b>Media agua</b>	87	1,338	23	344	1,792
%	5	75	1	19	100
<b>Fondo</b>	91	862	48	1,909	2,910
%	3	30	1	66	100
<b>20 de agosto (Sitio N3)</b>					
<b>Superficie</b>	321	614	14	26	975
%	33	63	1	3	100
<b>Media agua</b>	294	2,226	48	263	2,831
%	10	79	2	9	100
<b>Fondo</b>	47	565	16	773	1,401
%	3	40	2	55	100

Independientemente de los cambios en abundancia absoluta a lo largo del día, los balanos tendieron a presentar mayores abundancias en el estrato superficial, *Membranipora* spp. en el estrato de media agua mientras que los cangrejos presentaron mayores abundancias en el estrato del fondo (Figura 10). Los equinodermos fueron mas escasos pero con una ligero aumento en el fondo en N4 (Fig. 10a).

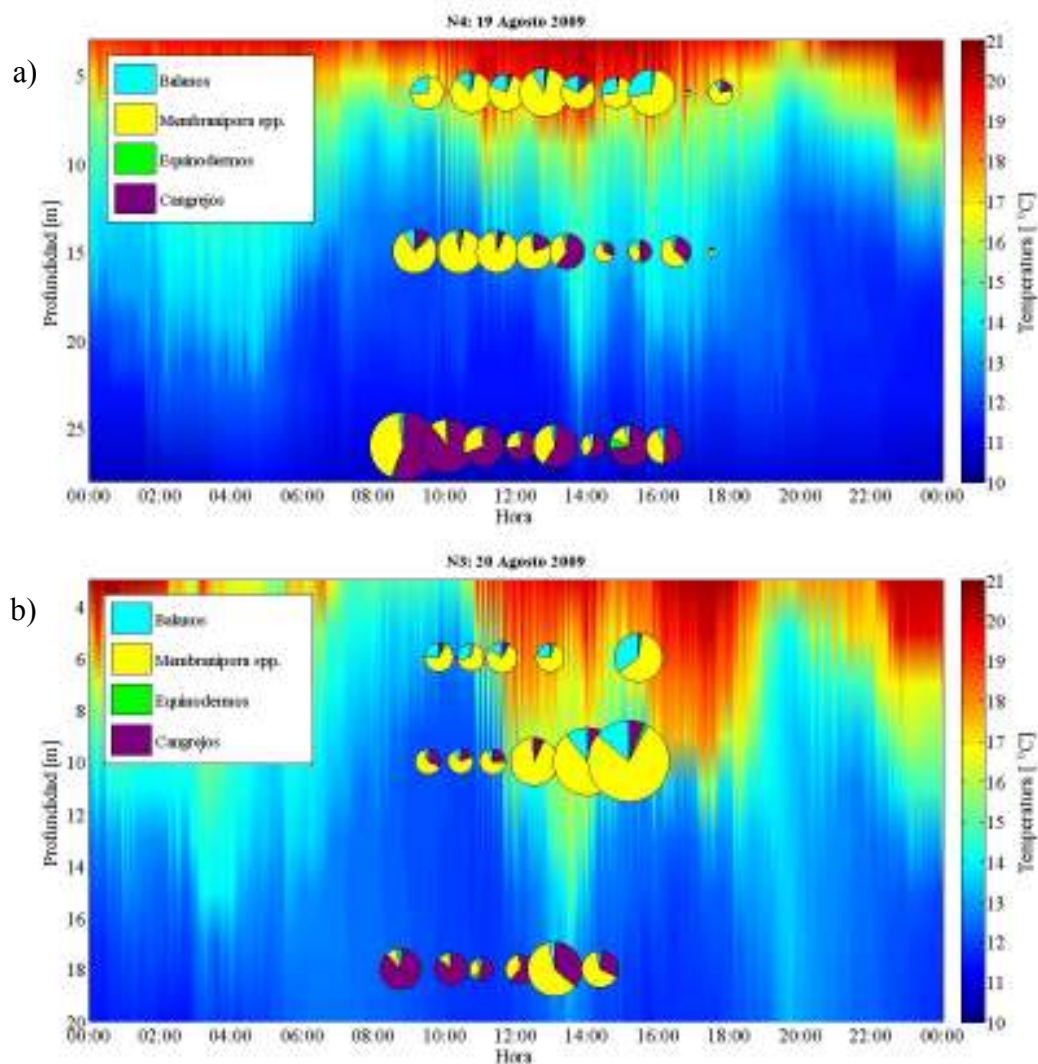


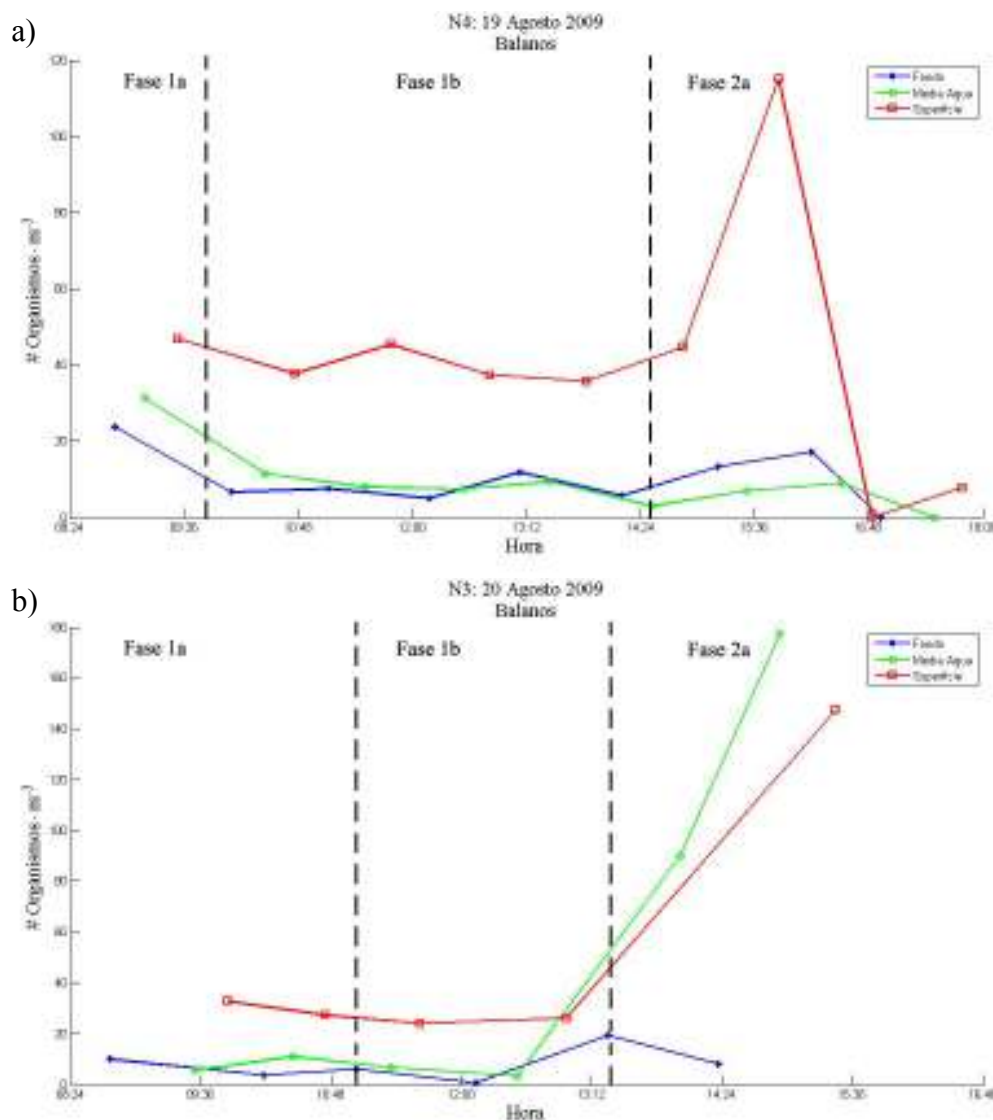
Figura 10. Proporción de los taxa meroplanktónicos por estrato durante en N4 (a) y N3 (b) durante el 19 y 20 de agosto de 2009 respectivamente. Se muestra la temperatura de la columna de agua con datos biológicos, representados por gráficos circulares, superpuestos. La posición de cada gráfico circular corresponde al tiempo de colecta y la profundidad de muestreo. El área de cada gráfico circular es proporcional a la abundancia total de organismos meroplanktónicos en la muestra.

### III.3.1 Balanos

En el sitio N4, no se observaron cambios en la abundancia de balanos en el estrato superficial durante las fases 1a y 1b del macareo, pero en al iniciar la fase 2a se incremento

en más del doble. Esto ocurrió a las 15:50 h, justo después de la inversión de la corriente a los 5 m (14:30 h). Este pico en abundancia que se observó a las 15:50 h coincidió con el flujo de agua más intenso ( $>140 \text{ mm}\cdot\text{s}^{-1}$ ) en 5 m hacia afuera de la Bahía que se observó en todo el día 19 de agosto. Poco después, entre las 16:30 hrs y 17:30 hrs, la velocidad de  $u'$  en 5 m presentó valores mayores a  $100 \text{ mm}\cdot\text{s}^{-1}$  hacia afuera de la Bahía y se observó que las abundancias de balanos en todos los estratos de la columna de agua disminuyeron rápidamente a cero (Figura 11a).

En N3, durante las fases 1a y 1b, no se observaron cambios en la abundancia de larvas de balanos en los estratos de media agua o en el estrato del fondo. Sin embargo, durante la primera fase del segundo macareo interno (2a), después de la inversión de la corriente a los 5 y 9 m, se incrementó apreciablemente la abundancia de balanos en los estratos de media agua y de la superficie. Durante ese periodo la velocidad de la corriente en los 9 m fue mayor a  $60 \text{ mm}\cdot\text{s}^{-1}$  y en 5 m fue más de  $100 \text{ mm}\cdot\text{s}^{-1}$  hacia afuera de la Bahía (Figura 11b).



**Figura 11. Abundancia de balanos en las muestras tomadas de los estratos de la superficie, de media agua y de fondo: a) 19 de agosto de 2009 y b) 20 de agosto de 2009.**

En N3 y N4, el incremento en abundancia observado en el estrato superficial, al igual a lo observado en el estrato de media agua en N3, resultó altamente correlacionado con el incremento en la temperatura promedio y con el flujo de agua hacia afuera de la Bahía de Todos Santos en esos estratos (Tabla VIII).

**Tabla VIII. Resultados significativos de los análisis de correlación de la abundancia (#ind·m<sup>-3</sup>) de nauplios de balanos y las variables oceanográficas definidas en la Tabla III.**

Estrato	Variable oceanográfica	r	p	tiempo de desfase  (minutos)
<b>19 de agosto 2009</b>				
<b>Superficie</b>	Temperatura promedio en el estrato superficial	0.66	0.04	11
	Corrientes horizontales en 5m	-0.94	0.02	24
<b>20 de agosto 2009</b>				
<b>Superficie</b>	Temperatura promedio en el estrato superficial	0.86	0.04	120
	Corrientes horizontales en 5m	-0.91	0.03	120
<b>Media Agua</b>	Temperatura promedio en el estrato de media agua	0.95	0.003	120
	Corrientes horizontales en 11m	-0.87	0.02	0

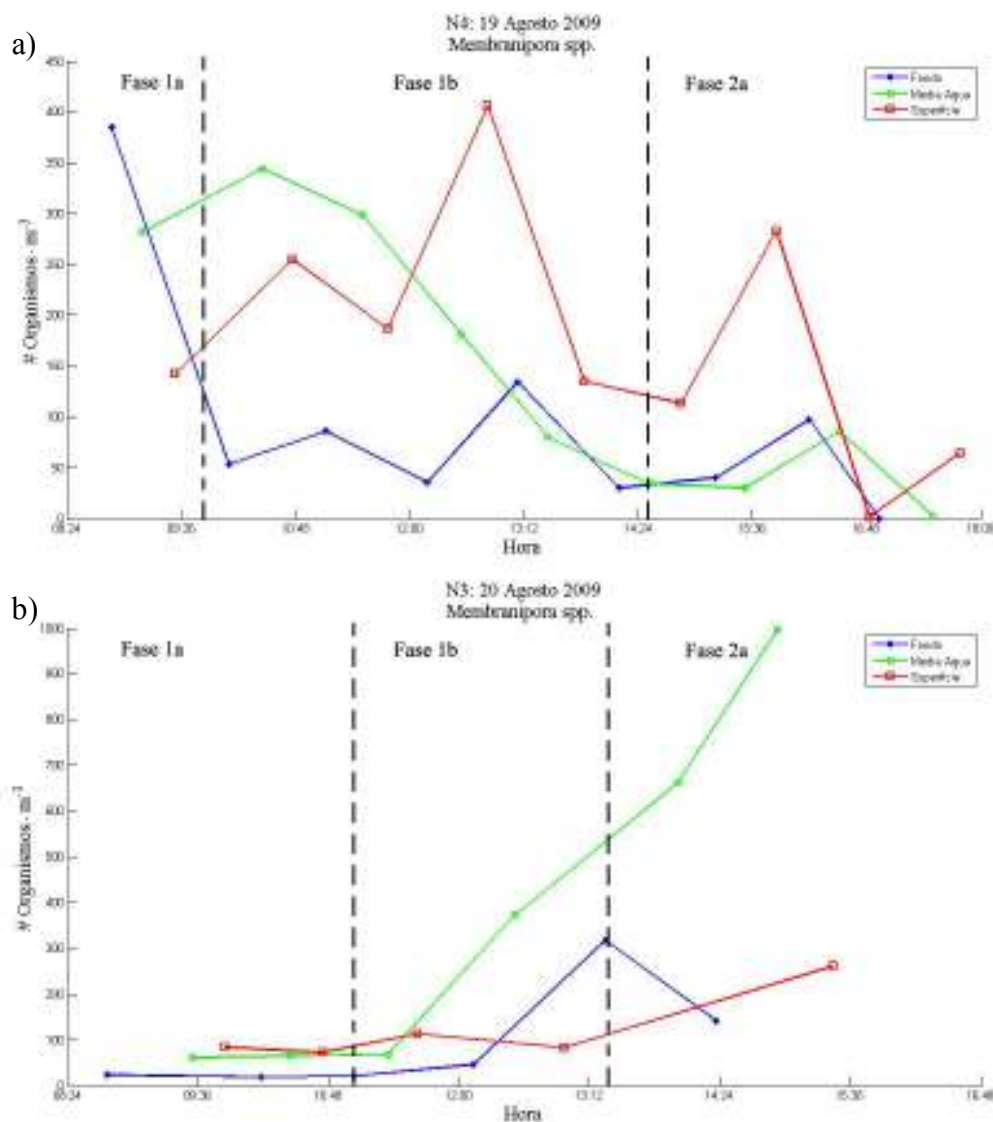
### III.3.2 *Membranipora* spp.

En N4, entre las fases de macareo 1a y 1b se observaron tendencias diferentes en la abundancia de larvas de *Membranipora* spp., disminuyendo en el estrato de fondo desde el inicio de la fase 1b, mientras que en los otros estratos incrementaron primero, pero al final todos concluyeron con una disminución en todos los estratos (Figura 12a). Sin embargo, durante la fase 2a se observaron picos en la abundancia de en todos los estratos de la columna de agua que terminaron en abundancias de 0 organismos·m<sup>-3</sup>.

En N3, durante las fases 1a y 1b, no se observaron cambios en las abundancias de larvas de *Membranipora* spp. en el estrato superficial (12b). Después de la inversión de la corriente en 5 m durante la fase 2a del segundo macareo interno cuando el flujo de agua en la superficie era hacia afuera de la Bahía, se observó un incremento pequeño en las abundancia de *Membranipora* spp. Las abundancias de *Membranipora* spp. en el estrato de media agua presentaron un incremento durante la fase 1b cuando la velocidad de la



corriente en 9 m era nula. Sin embargo, el incremento más grande en la abundancia de *Membranipora* spp. en el estrato de media agua se observó durante la fase 2a cuando la corriente en 9 m resultó en flujo de agua constante hacia afuera de la Bahía (12b).



**Figura 12.** Abundancia de *Membranipora* spp. en las muestras tomadas de los estratos de la superficie, de media agua y de fondo: a) 19 de agosto de 2009 y b) 20 de agosto de 2009.

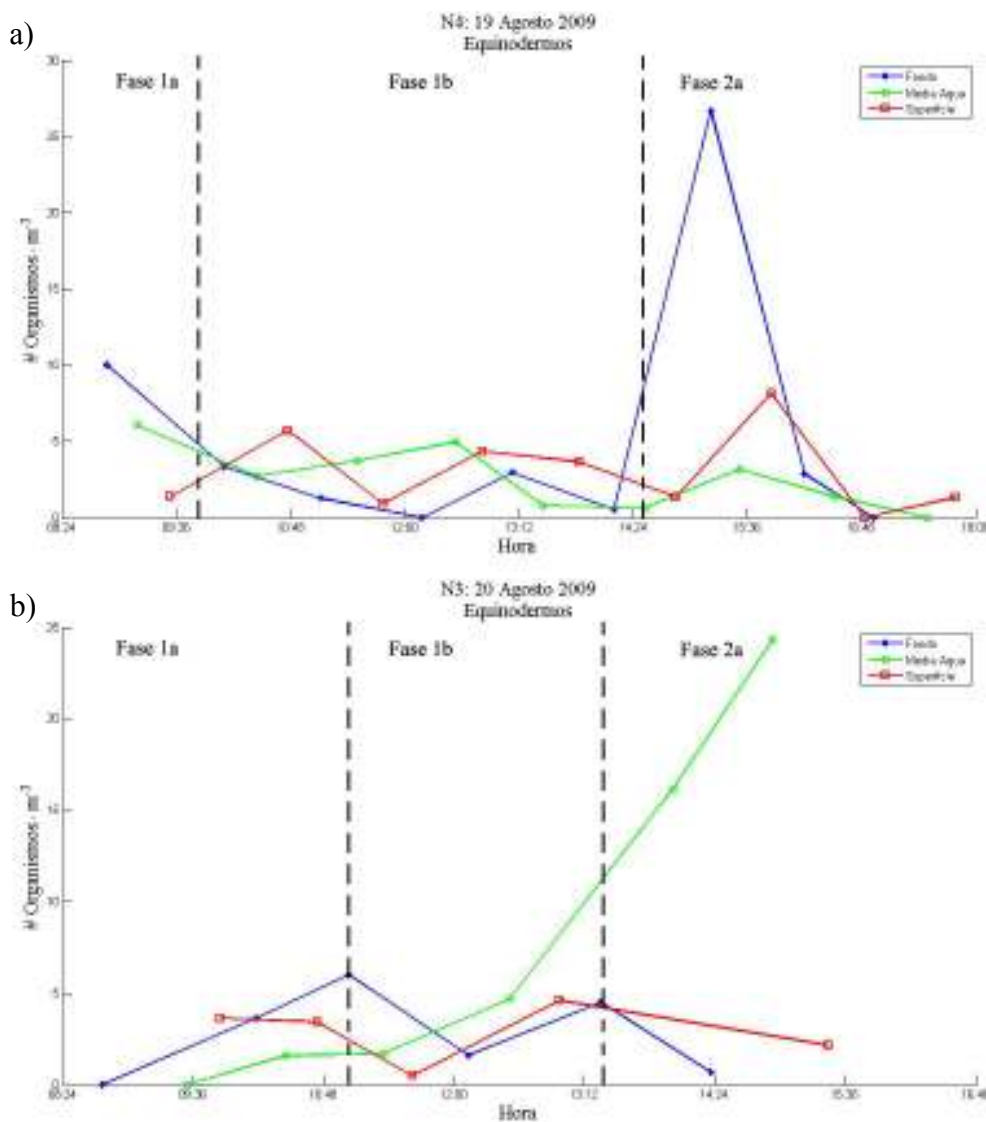
El análisis de correlación en N4 mostró que la disminución en la abundancia de organismos en el estrato del fondo se correlacionó con incrementos en la variabilidad de la temperatura y en la estratificación de la columna de agua. En cambio la disminución observada en el estrato de media agua estuvo correlacionada con el flujo de agua hacia adentro de la Bahía de Todos Santos. En N3, el incremento en abundancia en media agua (donde *Membranipora* presentó las mayores abundancias) se correlacionó con incrementos en la temperatura promedio del estrato, con la variabilidad de temperatura y con la estratificación de la columna de agua, además de estar correlacionado con el flujo hacia afuera de la Bahía de Todos Santos (Tabla IX).

**Tabla IX. Resultados significativos de los análisis de correlación de la abundancia (#ind·m<sup>-3</sup>) de larvas de *Membranipora* spp. y las variables oceanográficas definidas en la Tabla III.**

Estrato	Variable oceanográfica	r	p	tiempo de desfase  minutos
<b>19 de agosto de 2009</b>				
<b>Media Agua</b>	Corrientes horizontales a 9m	-0.82	0.001	86
	Variabilidad de la temperatura en 21m	-0.93	0.0002	10
<b>Fondo</b>	Estratificación de la columna de agua	-0.93	0.004	70
	Corrientes horizontales en 21m	0.81	0.04	3
<b>20 de agosto 2009</b>				
<b>Media Agua</b>	Temperatura promedio en el estrato de media agua	0.83	0.03	120
	Variabilidad de la temperatura en 11m	0.9	0.01	10
	Estratificación de la columna de agua	0.87	0.02	119
	Corrientes horizontales en 11m	-0.83	0.04	0
<b>Fondo</b>	Temperatura promedio en el estrato del fondo	0.97	0.0004	0
	Variabilidad de la temperatura en 20m	0.99	0.0001	71

### **IV.3.3 Equinodermos**

En N4, durante las fases 1a y 1b, no se observaron cambios grandes en la abundancia de equinodermos. Sin embargo, durante la fase 2a se observó un pico apreciable en la abundancia de equinodermos en el estrato de fondo y un pico menor en la abundancia de equinodermos en el estrato superficial (Figura 13a). Al igual que lo observado para balanos durante el día 20 de agosto 2009 en N3, durante las fases 1a y 1b no se observaron cambios grandes en las abundancias en el estrato de media agua. Sin embargo, durante la fase 2a las abundancias de equinodermos en el estrato de media agua mostraron un gran incremento cuando la corriente en 9 m se propagaba hacia afuera de la Bahía (Figura 13b).



**Figura 13. Abundancia de equinodermos en las muestras tomadas de los estratos de la superficie, de media agua y de fondo: a) 19 de agosto de 2009 y b) 20 de agosto de 2009.**

En N4, el incremento en la abundancia de equinodermos en el estrato superficial se correlacionó con incrementos en la temperatura promedio del estrato superficial, mientras que el incremento apreciable observado en el fondo se correlacionó con el flujo de agua hacia adentro de la bahía (Tabla X). En N3, el gran incremento observado en la abundancia de equinodermos en el estrato de media agua, donde se presentaron sus mayores abundancias, fue altamente correlacionado con el incremento en la temperatura promedio

en media agua, con incrementos en la variabilidad de la temperatura en 11 m, con incrementos en la estratificación de la columna de agua y con el flujo de agua hacia afuera de la Bahía de Todos Santos en 11 m (Tabla X).

**Tabla X. Resultados significativos de los análisis de correlación de la abundancia (#ind·m<sup>-3</sup>) de larvas de equinodermos y las variables oceanográficas definidas en la Tabla III.**

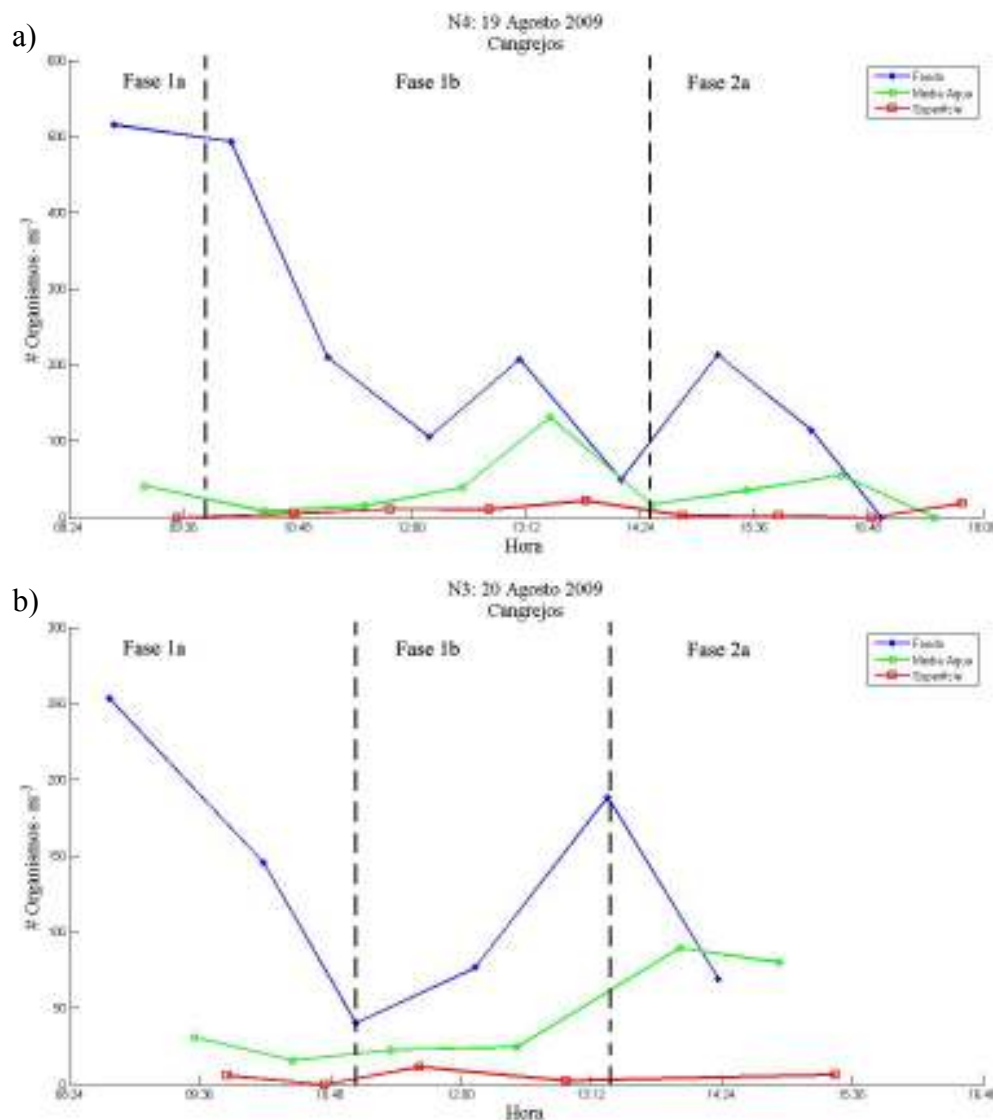
Estrato	Variable oceanográfico	r	p	tiempo de desfase  minutos
<b>19 de agosto 2009</b>				
<b>Superficie</b>	Temperatura promedio en el estrato superficial	0.72	0.03	0
	Temperatura promedio en el estrato del fondo	0.6	0.04	96
<b>Fondo</b>	Corrientes horizontales en 21m	0.9	0.03	83
<b>20 de agosto 2009</b>				
<b>Superficie</b>	Variabilidad de la temperatura en 5m	-0.88	0.04	60
<b>Media Agua</b>	Temperatura promedio en el estrato de media agua	0.92	0.001	120
	Variabilidad de la temperatura en 11m	0.84	0.03	10
	Estratificación de la columna de agua	0.80	0.04	120
	Corrientes horizontales en 11m	-0.87	0.02	0

#### IV.3.4 Cangrejos

En N4, durante la fase 1b, se observó una disminución en la abundancia de larvas zoea de cangrejos en el estrato del fondo, donde estos organismos presentaron sus mayores abundancias (Figura 14a). Mientras que la tendencia en la abundancia de zoea de cangrejos en el estrato del fondo fue disminuir durante la fase 1b, se observó un pico pequeño a las 13:00 h que coincidió con un pico en el estrato de media agua (Figura 14a). Durante este intervalo de tiempo (12:00 – 13:00 hrs), la velocidad de la corriente a 9 m de profundidad

fue nula y la corriente en 21 m disminuyó su velocidad. Después de la inversión de la corriente en 21 m que sucedió a las 14:30 hrs y el cambio entre la fase 1b y la fase 2a, se observó un aumento en la abundancia de zoea de cangrejo en el estrato del fondo (Figura 13 a).

En N3 durante la fase 1a, se observó una gran disminución en la abundancia de larvas zoea de cangrejos en el estrato del fondo mientras la corriente en 20 m era hacia adentro de la bahía (Figura 14b). Justo después de la inversión de la corriente en 20 m y la iniciación de la fase 1b, se observó un incremento apreciable en la abundancia. Inmediatamente después de las 14:11 h, iniciando la fase 2a cuando la corriente en 21 m se invirtió otra vez y empezó a fluir hacia adentro de la Bahía se observó una disminución en la abundancia de zoeas en el fondo. Al igual que lo observado con balanos, *Membranipora* spp. y equinodermos en el estrato de media agua, la abundancia de cangrejos en el estrato de media agua incrementó durante la fase 2a cuando la corriente en 9 m se propagaba hacia afuera de la Bahía (Figura 14b).



**Figura 14. Abundancia de cangrejos en las muestras tomadas de los estratos de la superficie, de media agua y de fondo: a) 19 de agosto de 2009 y b) 20 de agosto de 2009.**

En N4, la disminución en la abundancia de zoeas de cangrejos en el fondo, resultó altamente correlacionada con incrementos en la temperatura promedio del estrato de fondo, con incrementos en la variabilidad de la temperatura en 21 m, con incrementos en la estratificación de la columna de agua y con el movimiento de agua hacia afuera de la Bahía en 21m (Tabla XI). En N3, el incremento en la abundancia de cangrejos observados en el estrato de media agua estuvo altamente correlacionado con incrementos en la variabilidad

de la temperatura en los 9 m, con la variabilidad de la temperatura, con la estratificación de la columna de agua y con el flujo de agua hacia afuera de la bahía. Al igual a lo observado en media agua, en el estrato de fondo, el incremento en abundancia se correlacionó con incrementos en la temperatura promedio del estrato y con el flujo de agua hacia afuera de la bahía (Tabla XI).

**Tabla XI. Resultados significativos de los análisis de correlación de la abundancia (#ind·m<sup>-3</sup>) de larvas de cangrejos y las variables oceanográficas definidas en la Tabla III.**

<b>Estrato</b>	<b>Variable oceanográfico</b>	<b>r</b>	<b>p</b>	<b> tiempo de desfase  (minutos)</b>
<b>19 de agosto 2009</b>				
<b>Fondo</b>	Temperatura promedio en el estrato del fondo	-0.65	0.04	1
	Variabilidad de la temperatura en 21m	-0.69	0.03	120
	Estratificación de la columna de agua	-0.69	0.03	0
	Corrientes horizontales en 21m	0.83	0.01	1
<b>20 de agosto de 2009</b>				
<b>Media Agua</b>	Temperatura promedio en el estrato de media agua	0.95	0.003	85
	Variabilidad de la temperatura en 11m	0.91	0.01	117
	Estratificación de la columna de agua	0.83	0.04	120
	Corrientes horizontales en 11m	-0.69	0.04	120
<b>Fondo</b>	Temperatura promedio en el estrato del fondo	0.8	0.04	4
	Corrientes horizontales en 20m	-0.85	0.03	15



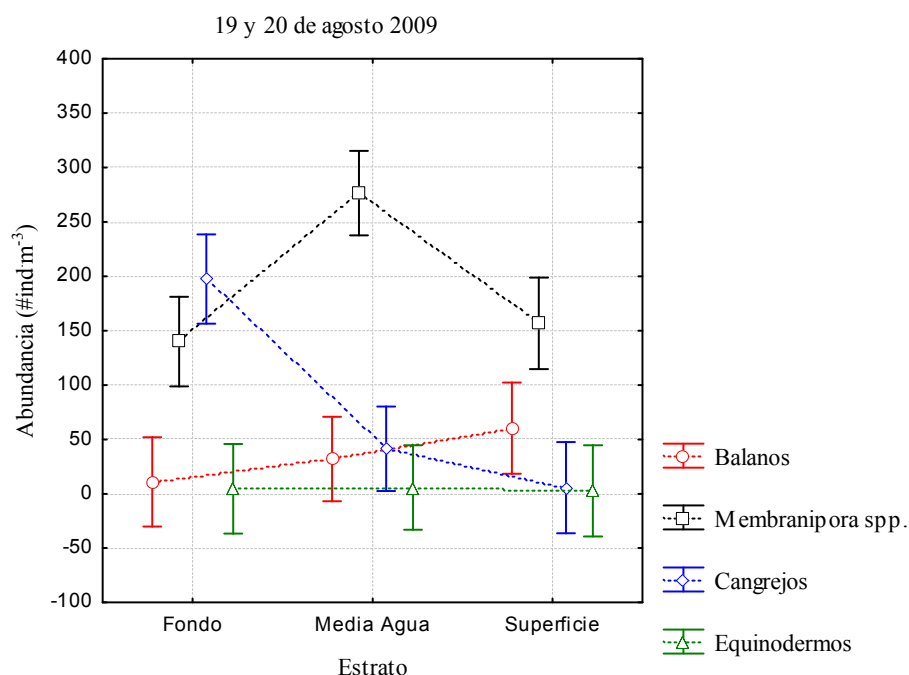
#### IV.4 Análisis de varianza

En el análisis de varianza de cuatro vías agrupando los datos de abundancia de larvas con los factores *Taxa*, *Estrato*, *Día* y *Fase de macareo*, se encontró que solo el factor de *Taxa* fue significativo de manera independiente. Las interacciones entre los dos factores fueron significativas entre *Estrato* y *Taxa*, así como entre los factores *Día* y *Fase del Macareo*. También hubo un caso de interacción entre tres factores: *Día*, *Estrato* y *Fase del Macareo* (Tabla XII).

Tabla XII. ANOVA de cuatro vías con datos de abundancia de larvas

Prueba de homogeneidad de varianzas					
	Cochran C	GL	p		
	0.097	17	0.99		
ANOVA multifactorial					
	SS	GL	MS	F	p
Día	0.12	1	0.12	0.54	0.46
Estrato	0.62	2	0.31	1.37	0.26
<b>Taxa</b>	<b>35.74</b>	<b>3</b>	<b>11.91</b>	<b>52.21</b>	<b>&lt; 0.001</b>
Fase del Macareo	0.04	2	0.02	0.09	0.92
Día*Estrato	0.71	2	0.35	1.55	0.22
Día*Taxa	0.09	3	0.03	0.13	0.94
<b>Estrato*Taxa</b>	<b>13.59</b>	<b>6</b>	<b>2.27</b>	<b>9.93</b>	<b>&lt; 0.001</b>
<b>Día*Fase del Macareo</b>	<b>5.96</b>	<b>2</b>	<b>2.98</b>	<b>13.06</b>	<b>&lt; 0.001</b>
Estrato*Fase del Macareo	1.68	4	0.42	1.84	0.13
Taxa*Fase del Macareo	0.76	6	0.13	0.56	0.76
Día*Estrato*Taxa	0.14	6	0.02	0.11	1
<b>Día*Estrato*Fase del Macareo</b>	<b>2.6</b>	<b>4</b>	<b>0.65</b>	<b>2.85</b>	<b>0.03</b>
Día*Taxa*Fase del Macareo	1.55	6	0.26	1.13	0.35
Estrato*Taxa*Fase del Macareo	0.86	12	0.07	0.31	0.99
Día*Estrato*Taxa*Fase del Macareo	0.82	12	0.07	0.3	0.99
Error	23.73	104	0.23		

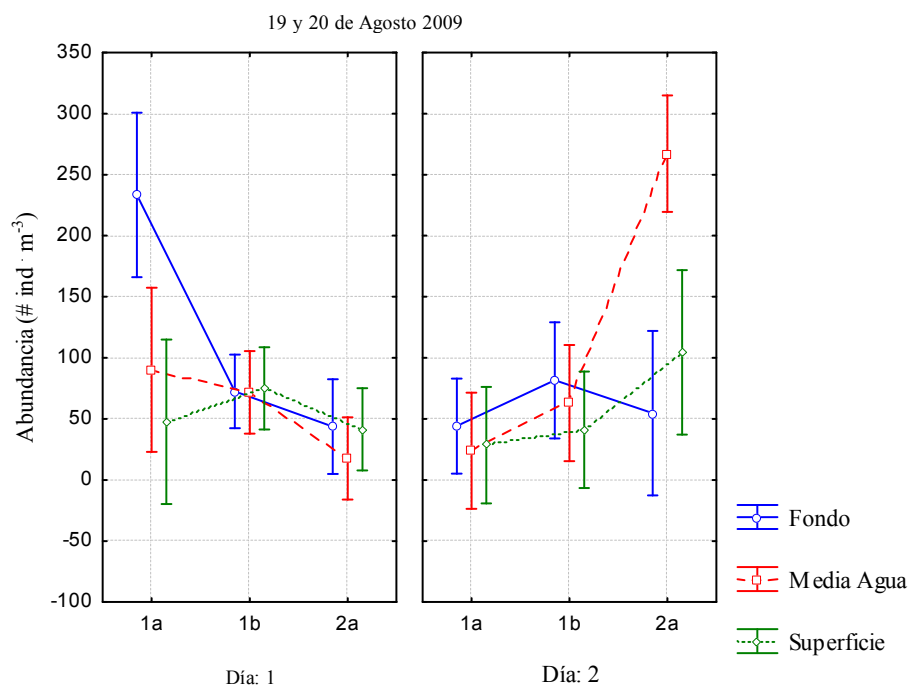
Para ambos días, la distribución vertical de las larvas no fue significativamente diferente (Tabla XII). Los cangrejos presentaron mayores abundancias en el estrato del fondo, los balanos presentaron mayores abundancias en el estrato superficial y *Membranipora* spp. presentó mayores abundancias en el estrato de media agua y mayores abundancias en general comparado con los otros taxa. Este patrón fue consistente los dos días (Figura 15). La abundancia de equinodermos siempre fue baja y mostró poca variabilidad en la columna de agua (Figura 15).



**Figura 15. Patrón de los cambios en las abundancias de meroplancton en cada estrato de la columna de agua (superficie, media agua y fondo) para los cuatro taxa de interés. Los datos se retransformaron después de calcular la media y el intervalo de confianza al 95%.**

La interacción entre los factores de *Día*, *Estrato*, y *Fase del Macareo* fue significativa y opuesta en la superficie que en el fondo, e inversa entre los dos días (Figura 16). En particular, para el día 19 de agosto de 2009 durante la fase 2a del segundo macareo interno, se observó una ligera disminución en la abundancia de meroplancton en los estratos de la superficie y de media agua, mientras que para el día 20 de agosto de 2009 durante la fase 2a del segundo macareo interno, se observó un incremento grande en la abundancia de

meroplancton en el estrato superficial y en el estrato de media agua (Figura 16). En el estrato del fondo, la abundancia de meroplancton disminuyó un orden de magnitud durante la fase 1a del primer macareo interno el día 19 de agosto de 2009 e incrementó ligeramente durante la fase 1a del primer macareo interno el día 20 de agosto de 2009 (Figura 16).



**Figure 16. Patrón de los cambios de las abundancias de meroplancton por día (19 y 20 de agosto), fase del macareo (1a, 1b y 2a) y estrato de la columna de agua (superficie, media agua y fondo). Los datos se retransformaron después de calcular la media y el intervalo de confianza al 95%.**

Las abundancias de meroplancton en cada estrato de la columna de agua cambiaron de manera significativa después de que pasaron frentes que separaban las fases de los macareos internos, y estos cambios en abundancia se correlacionaron de manera significativa con variables oceanográficas indicativas de la presencia de macareos internos. Se apoyaron las dos hipótesis planteadas en este estudio: las abundancias de las larvas meroplanctónicas cambiarán durante eventos de macareos internos; los cambios estarán altamente correlacionados con variables oceanográficas indicativas de macareos internos.

## Capítulo IV

---

### DISCUSIÓN

---

#### IV.1 Discusión de resultados del estudio

Los resultados de esta tesis apoyan la hipótesis inicialmente propuesta, mostrando que la abundancia de larvas meroplanctónicas en la columna de agua cambia de manera significativa durante un macareo interno y que estos cambios están correlacionados con los cambios en las variables oceanográficas indicativas de macareos internos. En los diferentes estratos donde los organismos presentaron sus mayores abundancias, los cambios en abundancias correspondieron con cambios entre las fases de los macareos internos y fue cuando tuvieron la mayor relación con condiciones físicas de la columna de agua. Sin embargo, los resultados del análisis de correlación con corrientes horizontales entre un día indicaron relaciones opuestas para equinodermos y cangrejos, destacando la importancia de conocer la ubicación del acervo larval en estudios de la distribución vertical de organismos en la columna de agua. Adicionalmente, el flujo de agua en una dirección durante un macareo interno no siempre resultó en un incremento en la abundancia de organismos, indicando que la distribución horizontal de larvas era parchada y destacando la importancia de conocer la distribución de los organismos en el área circundante en estudios futuros.

Comparando con trabajos previos, se puede observar que, al igual que lo encontrado en este trabajo, existen resultados que apoyan la hipótesis de que las ondas internas tienen influencia sobre las abundancias de meroplancton en la columna de agua. Por ejemplo, Pineda (1999) ha mostrado resultados que indican que la distribución horizontal de larvas meroplanctónicas, en particular larvas de balanos y de *Membranipora*, era diferente antes, durante y después de frentes que se propagaban hacia la costa y que separaban las dos fases de un macareo interno. Sin embargo, Pineda (1999) sólo muestreó el zooplancton hasta 4 m

de profundidad (el equivalente en este estudio al estrato superficial) y por lo tanto, el diseño de su muestreo no permitió un análisis de cómo cambia la distribución vertical de meroplancton después de que pasa un frente de un macareo interno en estratos de la columna de agua más profundos (e.g., por debajo de la termoclina o cerca del fondo). Además, Pineda (1991) y Pineda y Lopez (2002) encontraron correlaciones entre las variables oceanográficas temperatura y estratificación de la columna de agua y el asentamiento de larvas de balanos, indicando que el mismo mecanismo que provocaba disminuciones en la temperatura de la columna de agua (macareo interno) era responsable del transporte hacia la costa de larvas de balanos. Shanks (1983) también mostró que la abundancia en la superficie de algunas especies de cangrejos era afectada por la presencia de ondas internas, pero al igual que Pineda (1999), su trabajo se enfocó solamente en el estrato superficial de la columna de agua.

Posteriormente, Shanks (2006) realizó análisis de correlación entre variables indicativas de la marea interna y el asentamiento de larvas de varias especies de cangrejos y encontró correlaciones significativas que sugieren que la marea interna juega un papel importante en el asentamiento cerca de la costa de larvas de cangrejos. Otros investigadores se han enfocado en evaluar otros mecanismos, sin considerar el papel de ondas internas, y han propuesto modelos basados en el transporte hacia la costa de larvas meroplanctónicas por surgencias o el relajamiento de surgencias (e.g., Wing et al., 1995, 1998). Aunque el presente estudio apoya la hipótesis de macareos internos como un mecanismo que puede controlar los cambios en las abundancias de organismos meroplanctónicos en la columna de agua, no niega la posibilidad que haya otros mecanismos físicos que también pueden provocar cambios en las abundancias de organismos meroplanctónicos en toda la columna de agua.

Frente a las costa de Baja California, algunos investigadores como Pineda y Lopez (2002) y Ladah et al. (2005) han encontrado una correlación temporal entre actividad de ondas internas en aguas someras y asentamiento diario de balanos. Sin embargo, en esos trabajos no hay datos disponibles de la distribución vertical de meroplancton en la columna de agua.

En muchos trabajos hace falta conocer la distribución vertical y horizontal de larvas en el mar, lo cual representa una gran debilidad debido a que la localización del acervo larval dentro de la columna de agua determina en gran parte hacia donde serán transportadas las larvas. No obstante, Rilov et al. (2008) sugirieron que para larvas de mejillones, la ubicación del acervo larval en el mar costero es constante y su distribución horizontal uniforme y por lo tanto, la distribución horizontal de larvas no influye en el asentamiento de estos organismos en la costa, pero concedieron que la distribución vertical de estos organismos meroplanctónicos podría influir en su transporte hacia la costa. Los resultados de esta tesis contradicen la sugerencia de que la distribución horizontal no es importante en el transporte de organismos hacia sitios de asentamiento y de que la distribución horizontal de larvas es uniforme, y resalta la importancia de conocer no solamente la distribución vertical de organismos meroplanctónicos sino también su distribución horizontal en el mar costero debido a que la manera en que los macareos internos afectaron las abundancias de organismos meroplanctónicos para el día 19 de agosto fue distinta a los efectos observados para el día 20 de agosto en el caso de las larvas de equinodermos y cangrejos. Estas diferencias probablemente se deben a un cambio en la distribución horizontal de los acervos de estos organismos y de que su distribución es altamente parchada en el mar costero. Sin embargo, debido a lo complejo de la dinámica del mar costero, todavía no es muy claro cómo la distribución vertical y horizontal del acervo larval afecta en estudios de asentamiento y de transporte de larvas; necesitamos más información para resolver este problema. Por lo tanto, estudios como esta tesis, que evalúan cambios en las abundancias de meroplancton en la columna de agua cuando actúan ondas internas, son importantes por su aporte de nueva información para la región y para empezar a entender como están distribuidos los organismos en el mar costero.

Existen pocos trabajos que tienen una frecuencia de muestreo tan alta como la que se utilizó para este trabajo (una muestra cada hora en cada estrato) y que también muestrean diferentes estratos de la columna de agua. Por ejemplo, en la zona costera del Báltico, Banse (1986) analizó meroplancton con una frecuencia de muestreo de una muestra cada tres o cada seis horas, dependiendo del estrato muestreado. Los resultados aquí presentados

apoyan el modelo de Pineda (1994) para todos los organismos estudiados y este estudio es el primero para esta región que trabaja en estas escalas temporales de horas y en tres estratos de la columna de agua.

En los días 19 y 20 de agosto, los cambios en la estratificación de la columna de agua y su temperatura, junto con el comportamiento inverso de las corrientes horizontales en 5 y 21 m, indican la presencia de ondas internas de marea y apoyan el modelo de un macareo interno de dos fases capaz de transportar larvas. En casi todos los tiempos, las corrientes horizontales en 5m y las corrientes horizontales en 21 m se propagaban en direcciones opuestas, comportamiento típico de ondas internas de modo 1 (Garrett y Munk, 1979). Durante la primera fase de un macareo interno, el agua en el fondo se propagaba hacia la Bahía, trayendo agua fría hacia la superficie y creando una columna de agua fría y estable y provocando el desplazamiento de agua en la superficie hacia afuera de la Bahía. El inicio del flujo de agua en la superficie hacia adentro de la Bahía estaba asociado con la llegada de un frente, después del cual se inició la segunda fase del macareo interno y se observaron temperaturas más cálidas y variables en la columna de agua y el flujo de agua hacia afuera de la Bahía cerca del fondo. Durante la segunda fase de un macareo interno la variabilidad de temperatura incrementó dramáticamente en toda la columna de agua y se presentaron cambios de 1-2°C en intervalos de tiempo menores a 15 minutos. Estos cambios abruptos de temperatura sugieren la presencia de actividad de ondas internas de muy alta frecuencia sobrepuestas en el macareo interno de marea. La dirección de propagación de los macareos internos no fue perpendicular a la costa, sino paralela a la costa, debido a la batimetría del sitio y de su sitio de formación frente a Salsipuedes (Com. Perss, Dr. A. Filonov, 10 noviembre 2010). Este resultado apoya trabajos previos llevados a cabo en el mismo sitio en años anteriores y que están actualmente en revisión para publicarse (Ladah, et al., sometido en *Limnography and Oceanography*, 2011).

Los resultados de este trabajo concuerdan con trabajos previos respecto a la profundidad en la que se encontraron la mayoría de individuos de nauplios de balanos y de zoea de cangrejos. Adicionalmente, las profundidades en las cuales se encontraron las mayores

abundancias no cambiaron entre días, sugiriendo que los patrones encontrados son generales para el sitio. Al igual que lo encontrado en este trabajo, Tapia y Pineda (2007) y Tapia et al. (2010) encontraron larvas nauplio de balanos cerca de la superficie, mientras que Leichter et al. (1998) encontraron larvas zoea de cangrejos cerca del fondo. Sin embargo, Yoshioka (1982) reporta que larvas de *Membranipora* eran más abundantes cerca del fondo (20 m) durante verano cuando la columna de agua es estratificada, un resultado que difiere del presentado en esta tesis que indica que las mayores abundancias de *Membranipora* spp. se encuentran en el estrato de media agua. Adicionalmente, Pedrotti y Fenaux (1992) reportaron que larvas de equinodermos se encuentran en mayores concentraciones cerca de la superficie, lo cual es opuesto a lo que se observó en este trabajo para el 19 de agosto de 2009, donde la mayoría de equinodermos estuvieron cerca del fondo mientras que el 20 de agosto, la mayoría se encontraron en el estrato de media agua. Estos resultados que difieren de trabajos previos se pueden deber a diferencias entre especies estudiadas o entre estadios ontogenéticos o a diferencias entre mecanismos físicos locales que actúan para cambiar la distribución vertical de organismos meroplanctónicos. Las series de tiempo de abundancias en los estratos donde cada taxa presentó su mayor abundancia se correlacionaron de manera significativa con todas las variables indicativas de macareos internos.

Las velocidades de natación de los organismos pueden explicar en parte las diferencias en los tiempos de desfase que acompañan los resultados del análisis correlación. Se ha encontrado que larvas ciliadas, como cifonautas de *Membranipora* spp., nadan unos milímetros por segundo, mientras larvas no-ciliadas, como zoeas de cangrejos, pueden alcanzar velocidades de hasta decenas de centímetros por segundo (Chia et al., 1984; Shanks, 1995). En este trabajo, para el día 19 de agosto, se encontró que las cifonautas de *Membranipora* spp. disminuyeron rápidamente cerca del fondo durante periodos de tiempo en que el flujo hacia afuera de la costa era entre 0 a  $25 \text{ mm}\cdot\text{s}^{-1}$ , sugiriendo que las cifonautas son altamente susceptibles a la advección por corrientes, tal vez debido a su baja capacidad natatoria ( $0.19 \text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$ , Konstantinova, 1966). Para el mismo día, la abundancia de larvas zoea de cangrejo empezó a disminuir después de las 11:00 hrs cuando las



velocidades de las corrientes eran mayores, sugiriendo que estos organismos son menos susceptibles a advección por corrientes, tal vez debido a su alta capacidad natatoria ( $1.7 \text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$ , Chia et al., 1984).

Se observó un efecto opuesto de la fase del macareo sobre las abundancias de las larvas de equinodermos y cangrejos entre los dos días. Flujo hacia adentro de la Bahía resultó en incrementos en la abundancias de estos organismos mientras que para el día siguiente (20 de agosto 2009), flujo hacia afuera de la Bahía resultó en un incrementos en la abundancia de estos organismos. Este resultado se puede explicar si consideremos la posible ubicación de los acervos larvales. Para el día 19 de agosto, los resultados sugieren que los acervos larvales de equinodermos y cangrejos se encontraban afuera de la Bahía, mientras que para el día 20 de agosto, los resultados sugieren que la ubicación de los acervos se encontraba dentro de la Bahía. La ubicación del acervo larval de balanos y *Membranipora* spp. parece que siempre se encontraba dentro de la Bahía. Este resultado no es sorprendente considerando que la dirección de propagación de los macareos internos frente a San Miguel es hacia adentro de la Bahía, y por lo tanto, se esperan movimientos de parches de larvas hacia adentro de la Bahía.

Adicionalmente, los resultados para ambos días sugieren que la distribución horizontal de larvas es altamente parchada debido a que no se observa un incremento en la abundancia de organismos a pesar de que existen tiempos en los cuales el flujo horizontal de agua en un estrato debería de ser favorable, tomando en cuenta la posible ubicación del acervo larval para ese día. Una distribución horizontal altamente parchada parece ser algo esperado en el mar (e.g., Gaines y Roughgarden, 1985; Greene et al., 1994; Natunewicz y Epifanio, 2001). Por lo tanto, no es posible predecir cuándo larvas serán transportadas sin conocer su distribución horizontal en el momento que actúa el macareo interno, además de conocer su distribución vertical. Los resultados de esta tesis resaltan la importancia de conocer la distribución horizontal de los parches de larvas en el mar en estudios de conectividad, de transporte larval y de asentamiento larval en la costa (e.g., Gaines y Roughgarden, 1985; Pineda 1999, 2007). En particular, conocer la distribución horizontal es de mayor

importancia en estudios donde los mecanismos de transporte larval operan de manera paralela a la costa o donde el mecanismo de transporte opera en una zona de un conjunto de islas.

Para ambos días, se observaron diferencias significativas en la distribución vertical de organismos meroplanctónicos. Adicionalmente, se observaron cambios en la abundancia de organismos meroplanctónicos durante macareos internos, y que estos cambios fueron altamente correlacionados con variables oceanográficas indicativas de la presencia de la actividad de ondas internas en forma de macareos internos de marea, apoyando la hipótesis de este trabajo. En general, los datos sugieren una influencia fuerte de la marea interna y de frentes forzados por macareos internos sobre la distribución vertical y la abundancia de meroplancton en el sitio. Mientras que las correlaciones presentadas solamente hablan acerca de la relación que existe entre los datos oceanográficos y los datos biológicos sin implicaciones causales, las correlaciones entre variables de la columna de agua indicativas de la actividad de macareos internos y series de tiempo de abundancias de meroplancton, sugieren que este mecanismo físico de transporte juega un papel importante sobre la abundancia y distribución vertical de organismos meroplanctónicos.

#### **IV.2 Debilidades y posibles mejoras en estudios futuros**

Las debilidades de este trabajo sirven para fortalecer futuros trabajos de distribución vertical de organismos meroplanctónicos y de transporte larval en la región. El sitio de San Miguel es especial debido a que las ondas internas en esta zona se propagan de manera paralela a la costa, algo inusual para la región (Comm. Pers, Filonov, A). Por lo tanto, trabajos futuros de transporte larval en la zona requieren incluir una evaluación de la distribución horizontal de larvas meroplanctónicas. Esto se puede hacer dividiendo la zona de estudio en una malla y muestreando zooplancton en varios puntos estratégicos adentro de la malla y en varios estratos de la columna de agua durante varios días consecutivos. Una debilidad de este trabajo es el número bajo de muestras sin replicas; sin embargo, es difícil realizar un trabajo en donde se muestrea diferentes estratos de la columna de agua

con una alta frecuencia y otros autores también han reportado un número bajo de muestras (e.g., Pineda, 1999, DiBacco, 2001, Tapia et al., 2010).

Este trabajo se puede llevar a cabo utilizando redes con varios sistemas de mensajeros que permiten que la red baje cerrada, que se abra a cierta profundidad y que se cierra antes de subirla a otro estrato o a la superficie. Desafortunadamente, este trabajo no se realizó con una red como esta; sin embargo, se encontraron diferencias significativas entre las distribuciones verticales de diferentes taxa. Para estudios en el futuro se sugiere utilizar un sistema de bombeo para muestrear la parte superior de la columna de agua o una red equipada con varios sistemas de mensajeros para asegurar el muestreo independiente y simultaneo de varios estratos de toda la columna de agua.

### **IV.3 Conclusiones**

Los resultados de esta tesis apoyan al modelo de Pineda (1994) de un macareo interno de dos fases como un mecanismo físico capaz de modificar las abundancias y distribución vertical de meroplancton (balanos, equinodermos, cangrejos y *Membranipora* spp.) frente a San Miguel. Los cambios en la distribución vertical de organismos meroplanctónicos fueron significativos y altamente correlacionados con variables oceanográficas indicativas de la presencia de macareos internos de marea y los cambios en las abundancias dependieron de la distribución vertical y horizontal de los organismos meroplanctónicos en la columna de agua. Aunque las corrientes horizontales mostraron una clara relación con la distribución vertical y las abundancias de organismos meroplanctónicos, los dos días de muestreo resultaron en correlaciones significativas pero opuestas en términos de las relaciones entre los cambios en la abundancia de meroplancton y la dirección de las corrientes horizontales. Esto solo se puede explicar si la ubicación del acervo larval se toma en cuenta. Los resultados son consistentes si consideramos la posibilidad de que la distribución horizontal de la larvas meroplanctónicas frente a San Miguel era altamente parchada para ambos días y que para el día 20 de agosto de 2009, el acervo larval se encontraba dentro de la Bahía. Es posible que esta inversión en la distribución horizontal de

organismos meroplanctónicos sea el resultado de la actividad de macareos internos presentes el 19 de agosto de 2009 que resultaron en el movimiento de organismos hacia la Bahía.

---

## REFERENCIAS

---

Arthur RS. 1954. Oscillations in average sea Temperature in Scripps and Oceanside piers. *Deep-Sea Research*. 2:107-121.

Banse K. 1986. Vertical distribution and horizontal transport of planktonic larvae of echinoderms and benthic polychaetes in an open coastal sea. *Bulletin of Marine Science*. 39(2):162-175.

Barnes H, Klepal W. 1972. Phototaxis in stage I nauplii larvae of two cirripedes. *Journal of experimental marine biology and ecology*. 10(1):267-273.

Botsford LW, Moloney CL, Hastings A, Largier JL, Powell TL, Higgins K, Quinn JF. 1994. The influence of spatially and temporally varying oceanographic conditions on meroplanktonic metapopulations. *Deep-Sea Research* 11. 41(1):107-145

Botsford LW. 2001. Physical influence on recruitment to California Current invertebrate populations on multiple scales. *Journal of Marine Science*. 58:1081-1091.

Carr SD, Capet XJ, McWilliams JC, Pennington JT, Chavez FP. 2008. The influence of diel vertical migration on zooplankton transport and recruitment in an upwelling region: estimates from a coupled behavioral-physical model. *Fisheries Oceanography*. 17(1):1-15.

Caley MJ, Carr MH, Hixon MA, Hughes TP, Jones GP, Menge BA. 1996. Settlement and the Local Dynamics of Open Marine Populations. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 27:477-500.

Cairns JL. 1967. Asymmetry of internal tidal waves in shallow coastal waters. *Journal of Geophysical Research*. 72(14):3563-3565.

Chia F, Buckland-Nicks J, Young CM. 1984. Locomotion of marine invertebrate larvae: a review. *Canadian Journal of Zoology*. 62(7):1205-1222.

Connell JH. 1985. The consequences of variation in initial settlement vs. post-settlement mortality in rocky intertidal communities. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 93:11-45.

- Cowen RK, M Kamazima, M Lwiza, S Sponagule, CB Paris, DB Olson. 2000. Connectivity of Marine Populations: Open or Closed? *Science, New Series*. 287(5454):857-859.
- Cummings P, Vagle S, Armi L, Farmer DM. 2003. Stratified flow over topography: upstream influence and generation of nonlinear internal waves. *Proceedings of the Royal Society of London A*. 459(2034):1467-1487.
- DiBacco, Sutton D, McConnico L. 2001. Vertical migration behavior and horizontal distribution of brachyuran larvae in a low inflow estuary: implications for bay-ocean exchange. *Marine Ecology Progress Series*. 217:1919-206.
- Ebert TA, Russell MP. 1988. Latitudinal variation in size structure of the west coast purple sea urchin: A correlation with headlands. *Limnography and Oceanography*. 33(2):286-294.
- Ebert TA, Schroeter SC, Dixon JD, Kalvass P. 1994. Settlement patterns of red and purple sea urchins (*Strongylocentrotus franciscanus* and *S. purpuratus*) in California, USA. *Marine Ecology Progress Series*. 111:41-52
- Eckman JE. 1996. Closing the larval loop: linking larval ecology to the population dynamics of marine benthic invertebrates. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 200:207-237.
- Ewing, GC. 1950. Relation between by slicks en the surface and internal waves in the sea. *Science, New Series*. 111(2874):91-94
- Farmer DM, Smith JD. 1980. Tidal interaction of stratified flow with a sill in Knight Inlet. *Deep-Sea Research*. 27A: 239-254.
- Filonov A, Konyaev K, Tereshchenko IE, Monzon, CO. 2005. Semidiurnal internal tide at the Pacific coast of Mexico. *Atmospheric and Oceanic Physics*. 41(3):423-432.
- Franks PJS. 1992. Sink or swim: accumulation of biomass en fronts. *Marine Ecology Progress Series*. 82:1-12.
- Gaines SD, Roughgarden J. 1985. Larval settlement rene. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 82(11): 3707-3711.
- Gaines SD, Gaylord B, Gerber LR, Hastings A, Kinlan BP. 2007. Connecting Places: The ecological consequences of dispersal in the sea. *Oceanography*. 20(3):90-99.
- Garrett C, Munk W. 1979. Internal waves in the ocean. *Annual Review of Fluid Mechanics*. 11:339-369

Greene CH, Wiebe PH, Zaman JE. 1994. Acoustic visualization of patch dynamics in oceanic ecosystems. *Oceanography* 7:4–12

Haury LR. 1979. Tidally generated internal wave packets in Massachusetts Bay. *Nature*. 278:312-317

Hayward PJ. 2001. The identity of two species of cyphonautes larvae (Bryozoa: Cheilostomata) from Lizard Island, Great Barrier Reef, Australia. *Journal of Marine Biology Association of the United Kingdom*. 81:995-999.

Helfrich K, Pineda J. 2003. Accumulation of particles in propagating fronts. *Limnology and Oceanography*. 48(4):1509-1520.

Hentschel B, Emler R. 2000. Metamorphosis of barnacle nauplii: Effects of food variability and a comparison with amphibian models. *Ecology*. 81(12):3495-3508.

Hixon MA, SW Pacala, SA Sandin. 2002. Historical context and contemporary challenges of open vs. closed systems. Vol 83(6):1490-1508.

Hughes TP, Baird AH, Dinsdale EA, Moltschaniwskyj NA, Pratchett MS, Tanner JE, Willis BL. 2000. Supply-side ecology works both ways: The link between benthic adults, fecundity, and larval recruits. *Ecology*. 81(8): 2241-2249.

Jones, G, Milicich MJ, Emslie M, Lunow C. 1999. Self-recruitment in a coral reef fish population. *Nature*. 402:802-804.

Jones G, Planes S, Thorrold . 2005. Coral reef fish larvae settle close to home. *Current Biology* 15:1,314–1,318.

Kingsford MJ. 1990. Linear oceanographic features: a focus for research on recruitment processes. *Australian Journal of Ecology*. 15:391-401.

Kingsford MJ, Leis JM, Shanks A, Lindeman KC, Morgan SG, Pineda J. 2002. Sensory environments, larval abilities and local self-recruitment. *Bulletin of Marine Science*. 70(1): 309-340.

Konstantinova M. 1966. Characteristics of movement of pelagic larvae of marine invertebrates. *Dokl. Adak. Nauk. SSSR*. 188:942-945.

Lamb, KG. 1997. Particle transport by nonbreaking, solitary internal waves. *Journal of Geophysical Research*. 102(C8):18641-18660.

Ladah LB, Tapia FJ, Pineda J, López M. 2005. Spatially heterogeneous, synchronous settlement of *Chthamalus* spp. larvae in northern Baja California. *Marine Ecology Progress Series*. 302: 177–185.

- Leichter JL. 1996. Pulsed delivery of subthermocline water to Conch Reef (Florida Keys) by internal tidal bores. *Limnology and Oceanography*. 41(7):1490-1501.
- Leichter JL, Shellenbarger G, Genovese SJ, Wing SR. 1998. Breaking internal waves on a Florida (USA) coral reef: A plankton pump en work? *Marine Ecology Progress Series*. 166:83-97.
- Leichter JL, Deane GB, Stokes MD. 2005. Spatial and Temporal Variability of Internal Wave Forcing on a Coral Reef. *Journal of Physical Oceanography*. 35:1945-1962
- Lewin R. 1986. Supply-side ecology. *Science*. 234(4772):25-27.
- Macias D, Somavilla R, González-Gordillo, Echeverría F. 2010. Physical control of zooplankton distribution at the Strait of Gibraltar during an episode of internal wave generation. *Marine Ecology Progress Series*. 408:79-95.
- McEdward, L., Ed. *Ecology of Marine Invertebrate Larvae*. CRC Press, Boca Renon, FL. 1995.
- Menge BA. 2000. Recruitment vs. Postrecruitment processes at determinants of barnacle population abundance. *Ecological Monographs*. 70(2):265-288.
- Metaxas, A. 2001. Behaviour in flow: Perspectives on the distribution and dispersion of meroplanktonic larvae in the water column. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 58:86-98.
- Miller BA, Emler RB. 1997. Influence of nearshore hydrodynamics on larval abundance ysettlement of sea urchins *Strongylocentrotus franciscanus* and *S. purpureus* in the Oregon upwelling zone. *Marine Ecology Progress Series*. 148:83-94
- Natunewicz C, Epifanio C. 2001. Spatial and temporal scales of patches of crab larvae in coastal waters. *Marine Ecology Progress Series*. 212: 217-222.
- Palmer MA, Allan DJ, Butman CA. 1996. The local dynamics of marine and stream benthic invertebrates. *Trends in Ecology and Evolution*. 11(8):322-326.
- Pedrotti ML, Fenaux L. 1992. Dispersal of echinoderm larvae in a geographic area maked by upwelling (Ligurian Sea, NW Mediterranean). *Marine Ecology Progress Series*. 87:217-227.
- Pineda J. 1991. Predictable upwelling and the shoreward transport of planktonic larvae by internal tidal bores. *Science* 253: 548-551



- Pineda, J. 1994. Internal tidal bores in the nearshore: Warm-water fronts, seaward gravity currents and the onshore transport of neustonic larvae. *Journal of Marine Research* 52:427–458.
- Pineda J. 1995. An internal tidal bore regime en nearshore stations along western USA: Predictable upwelling within the lunar cycle. *Continental Shelf Research*. 15(8):1023-1041
- Pineda J. 1999. Circulation and Larval Distribution in Internal Tidal Bore Warm Fronts. *Limnology and Oceanography*. 44(6):1400-1414.
- Pineda J. 2000. Linking larval settlement to larval transport: Assumptions, potentials and pitfalls. *Oceanography of the Eastern Pacific*. 1:84-105.
- Pineda J, M Lopez. 2002. Temperature, Stratification and barnacle larval settlement in two Californian sites. *Continental Shelf Research*. 22(8):1183-1198.
- Pineda J, Hare J, Sponagule S. 2007. Larval transport and dispersal in the coastal ocean and consequences for population connectivity. *Oceanography*. 20(3):22-39
- Pingree RD, Forster GR, Morrizon GK. 1974. Turbulent Convergent Tidal Fronts. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* (1974), 54:469-479
- Presiendorfer R. *Principal Component Analysis in Meteorology and Oceanography*. Elsevier. Publishing Company, New York, NY. 1988.
- Protter MH, Morely CB. *Calculus with Analytical Geometry: A first course*. Addison-Wesley Publishing Company. Philippines. 1977.
- Podolsky RD, Emler RB. 1993. Separating the effects of temperature and viscosity on swimming and water movement by sand dollar larvae. *Journal of Experimental Biology*. 176:207-221.
- Rilov G, Dudas S, Menge B, Grantham B, Lubchenco J, Schiel D. 2008. The surf zone: a semi-permeable barrier to onshore recruitment of invertebrate larvae? *Journal of experimental biology*. 361(2):59-74.
- Roughgarden J, Iwasa Y, Baxter C. 1985. Demography theory for an open marine population with space-limited recruitment. *Ecology*. 66:54-67
- Roughgarden J, Iwasa Y. 1986. Dynamics of a metapopulation with space-limited subpopulations. *Theoretical Population Biology*. 29:235-261
- Roughgarden J, Gaines S, Possingham H. 1988. Recruitment Dynamics in Complex Life-Cycles. *Science* 241(4872):1460-1466

Roughgarden J. 1991. Collisions of upwelling fronts with the intertidal zone: The cause of recruitment pulses in barnacle populations of central California. *Acta oecologica (Montrouge)* (1146-609X), 12 (1), p. 35.

Scotti A, Pineda J. 2007. Plankton accumulation and transport in propagating nonlinear fronts. *Journal of Marine Research*. 65:117-145.

Schiel DR. 2004. The structure and replenishment of rocky shore intertidal communities and biogeographic comparisons. *Journal of experimental marine biology and ecology*. 300:309-342

Scheltema R. 1986. On dispersal and planktonic larvae of benthic invertebrates: An eclectic overview and summary of problems. *Bulleting of Marine Science*. 39(2):290-322.

Shanks, AL. 1983. Surface slicks associated with tidally forced internal waves may transport pelagic larvae of benthic invertebrates and fishes shoreward. *Marine Ecology Progress Series* 13: 311-315.

Shanks AL. 1986. Tidal Periodicity in the Daily Settlement of Intertidal Barnacle Larvae and an Hypothesized Mechanism for the Cross-Shelf Transport of Cyprids. *Biological Bulletin*. 170(3):429-440

Shanks AL. 1987. Onshore transport of an oil spill by internal waves. *Science, New Series*. 235(4793):1198-1200.

Shanks, A.L. 1988. Further support for the hypothesis then internal waves can transport larvae of invertebrates and fish onshore. *Fisheries Bulletin*. 86 (4):703- 714.

Shanks AL. 1995. Mechanisms of cross-shelf larval dispersal of larval invertebrates and fish. In McEdward (ed.) *Ecology of Marine Invertebrate Larvae*. CRC. pp.323-367.

Shanks AL, J Largier, L Brink. 2000. Demonstration of the onshore transport of larval invertebrates by the shoreward movement of an upwelling front. *Limnology and Oceanography*. 45(1):230-236.

Shanks AL. Ed. *An identification guide to the coastal marine invertebrates of the Pacific Northwest*. Oregon State University Press, Corvallis, OR. 2001.

Shanks AL, Largier J, Brink L, Brubaker J, Hoof R. 2002. Observations on the distribution of meroplankton during a downwelling event and associated intrusion of the Chesapeake Bay estuarine plume. *Journal of Plankton Research*. 24(4):391-416.

Shanks AL, BA Grantham, MH Carr. 2003. Propagule dispersal distance and the size and spacing of marine reserves. *Ecological Applications*. 13(1):S159-S169.

- Shanks AL, Brink L. 2005. Upwelling, downwelling, and cross-shelf transport of bivalve larvae: test of a hypothesis. *Marine Ecology Progress Series*. 302:1-12
- Shanks AL. 2006. Mechanisms of cross-shelf transport of crab megalope inferred from a time series of daily abundance. *Marine Biology*. 148:1383-1398
- Singarajah K, Moyses E, Knight-Jones, EW. 1967. The effect of feeding upon the phototactic behaviour of the ctenophore nauplii. *Journal of experimental marine biology and ecology*. 1(2):144-153.
- Smith, DL. A guide to marine coastal plankton and marine invertebrate larvae. Kendall/Hart Publishing Company, Dubuque, Iowa. 1997.
- Sponagule S, Cowen RK, Shanks A, Morgan SG, Leis JM, Pineda J, Boehlert GW, Kingsford M, Lindeman KC, Grimes C, Munro JL. 2002. Predicting self-recruitment in marine populations: biophysical correlates and mechanisms. *Bulletin of Marine Science*. 70(1):341-375.
- Strathmann RR. 1971. The feeding behavior of planktotrophic echinoderm larvae: mechanisms, regulation and rates of suspension feeding. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 6:109-160.
- Strathmann, RR. 1978. The evolution and loss of feeding larval stages of marine invertebrates. *Evolution*. 32:894-906.
- Strathmann RR, Branscomb ES, Vedder K. 1981. Fatal errors in set as a cost of dispersal and the influence of intertidal flora on set of barnacles. *Oecologia* 48:13-18.
- Strathmann RR. 1987. Larval feeding. En: Giese AC, Pearse JS, Pearse VB, editors. *Reproduction of marine invertebrates*. Palo Alto: Blackwell. p 465–550.
- Stricker SA. 1988. Metamorphosis of the marine bryozoan *Membranipora membranacea*: An ultrastructural study of rapid morphological movements. *Journal of Morphology*. 196(1):53-72.
- Stommel H. 1949. The trajectories of small bodies sinking slowly through convection cells. *Journal of Marine Research* 8: 24-29.
- Sulkin SD. 1984. Behavioral basis of depth regulation in the larvae of Brachyuran crabs. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 15:181-205.
- Tapia FJ y Pineda J. 2007. Stage-specific distribution of barnacle larvae in nearshore waters: potential for limited dispersal and high mortality rates. *Marine Ecology Progress Series*. 342:177-190.

- Tapia FJ, DiBacco J, Jarret J, Pineda J. 2010. Vertical distribution of barnacle larvae at a fixed nearshore station in southern California: Stage-specific and diel patterns. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 86:265-270.
- Thorpe SA. 1995. Dynamical processes of transfer en the sea surface. *Progress in Oceanography*. 35: 315-352.
- Thorson, G. 1950. Reproductive and larval ecology of marine bottom invertebrates. *Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society (1464-7931)* 25(1):1-45
- Underwood AJ, Fairweather PG. 1989. Supply-side Ecology and Benthic Marine Assemblages. *Trends in Ecology and Evolution*. 4(1):16-20.
- Underwood, AJ. 1997. *Experiments in ecology: their logical design and interpretation*. Cambridge: University Press.
- Wendt DE, Woollacott RM. 1999. Ontogenies of phototactic behavior and metamorphic competence in larvae of the species of bulga (Bryozoa) . *Invertebrate Biology*. 114:345-351.
- White JW, Caselle JE. 2008. Scale-dependent changes in the importance of larval supply and habitat to abundance of a reef fish. *Ecology*. 89(5):13223-1333.
- Winant CD. 1974. Internal surges in coastal waters. *Journal of Geophysical Research*. 79:4523-4526.
- Winant CD, Bratkovich A. 1981. Temperature and currents in the southern California shelf: A description of the variability. *Journal of Physical Oceanography*. 11:71-86.
- Wing SR, Botsford LW, Largier LJ, Morgan LE. 1995. Spatial structure of relaxation events and crab settlement in the northern California upwelling system. *Marine Ecology Progress Series*. 128: 199-211
- Wing SR, Botsfor LW, Ralston SV, Largier JL. 1998. *Limnology and Oceanography*. 43(7):1710-1721.
- Young, C.M. 1995. Behavior and locomotion during the dispersal phase of larval life. In *Ecology of marine invertebrate larvae*. Edited by L. McEdward. CRC Press, Boca Renon, Fla. pp. 249–277.
- Young, CM; Sewell, MA; Rice, ME. 2002. *Atlas of marine invertebrate larvae*. San Diego: Academic.

Yoshioka, P. 1982. Role of planktonic and benthic factors in the population dynamics of the bryozoan *Membranipora membranacea*. *Ecology*. 63(2):457-468

Zimmerman RC, Kremer KN. 1984. Episodic nutrient supply to a kelp forest ecosystem in Southern California. *Journal of Marine Research*. 42:591-604.

---

**APENDICES**


---

**I. Calibración del flujometro y los cálculos del volumen de agua filtrado por la red**

La calibración del flujometro se llevó a cabo en alberca. La distancia de la alberca era de 11.09 m.

Tiempo de arrastre (s)	Lectura Inicial	Lectura Final	Número de Revoluciones	Numero de Revoluciones/Tiempo de arrastre	Velocidad (m/s)	Factor de Calibración
	(LI)	(LF)	(LF-LI)		11.09m/Tiempo de arrastre	(Distancia/(LF-LI))
5	121784	122291	507	101.4	2.22	0.0219
5	122291	122787	496	99.2	2.22	0.0224
5	122787	123270	483	96.6	2.22	0.023
10	123792	124271	479	47.9	1.11	0.0232
10	124271	124774	503	50.3	1.11	0.022
10	124774	125270	496	49.6	1.11	0.0224
15	125270	125764	494	33	0.74	0.0224
15	125764	126257	493	33	0.74	0.0225
15	126257	126744	487	32	0.74	0.0228
20	126744	127223	479	24	0.55	0.0232
20	127223	127710	487	24	0.55	0.0228
20	127710	128189	479	24	0.55	0.0232
25	129771	130251	480	19	0.44	0.0231
25	130251	130733	482	19	0.44	0.023
25	130733	131195	462	18	0.44	0.024
30	131195	131629	434	14	0.37	0.0256
30	131629	132076	447	15	0.37	0.0248
30	132076	132549	473	16	0.37	0.0234
35	132549	132928	379	10.8	0.32	0.0293
35	132928	133264	336	9.6	0.32	0.033
35	133289	133649	360	10.3	0.32	0.0308

40	133649	133994	345	8.6	0.28	0.0321
40	133994	134394	400	10.0	0.28	0.0277
40	134764	135224	460	11.5	0.28	0.0241
45	135224	135510	286	6.36	0.25	0.0388
45	133510	133776	266	5.91	0.25	0.0417
45	133776	134108	332	7.38	0.25	0.0334

**Promedio:0.0262**

Se tomó el promedio del tiempo de arrastre, del número de revoluciones para cada tiempo de arrastre, de la velocidad para cada tiempo de arrastre y del número de revoluciones por segundo para cada tiempo de arrastre. Los datos se presentan en la siguiente tabla.

<b>Tiempo Promedio</b>	<b>Cuentas Promedio</b>	<b>Velocidad Promedio</b>	<b># Revoluciones/s Promedio</b>
5	495.33	222	99.07
10	486	111	81.23
15	488.33	74	64.93
20	492.67	55	49.27
25	497.67	44	44.28
30	494.33	37	38.47
35	491.33	32	32.76
40	486.33	28	29.76
45	484.33	25	26.92

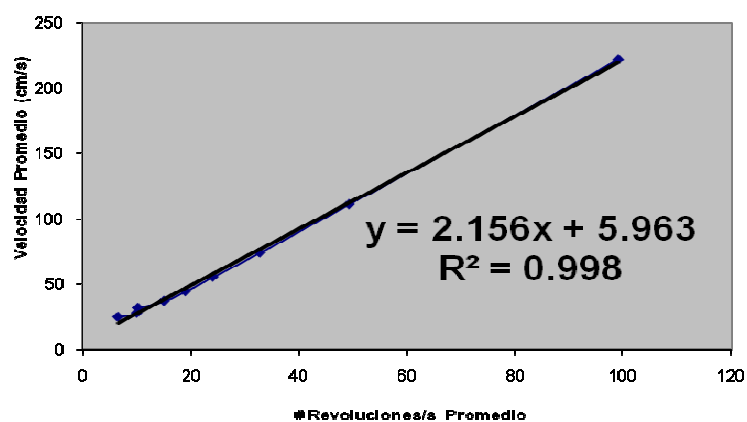
La curva de calibración se presenta en el siguiente gráfico y esta dada por la siguiente ecuación:

$$y = 2.156x + 5.963$$

(3)

donde el valor de 2.156 es la pendiente de la curva y donde el valor de 5.963 es el valor del punto de donde la curva intercepta la eje vertical.

## CALBRACION FLUJOMETRO



El factor de calibración (F) que se utilizó para determinar el volumen de agua filtrada era de 0.0262.

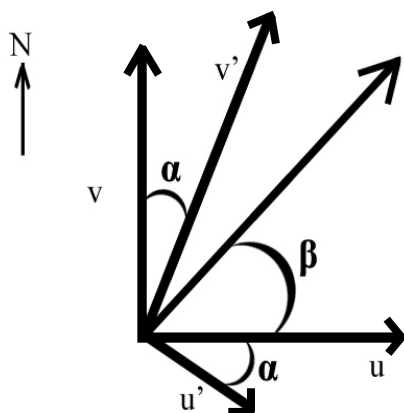
Fecha	Sitio	Lectura Inicial	Lectura Final	# Revoluciones	Factor de Calibración	Distancia del lance (m)	Área de la boca de la red (m)	Volumen Filtrado (m <sup>3</sup> )
		(LI)	(LF)	$R=(LF-LI)$	(F)	$D=(F*R)$	$(D*(\pi*0.25^2))$	
19	N4	007168	007785	617	0.0262	16.1654	0.1963	3.2
19	N4	007783	008669	886	0.0262	23.2132	0.1963	4.6
19	N4	008670	009225	555	0.0262	14.541	0.1963	2.9
19	N4	009238	009935	697	0.0262	18.2614	0.1963	3.6
19	N4	009939	011077	1138	0.0262	29.8156	0.1963	5.9
19	N4	011079	011756	677	0.0262	17.7374	0.1963	3.5
19	N4	011759	012387	628	0.0262	16.4536	0.1963	3.2
19	N4	012385	013839	1454	0.0262	38.0948	0.1963	7.5
19	N4	013841	014694	853	0.0262	22.3486	0.1963	4.4
19	N4	014695	015778	1083	0.0262	28.3746	0.1963	5.6
19	N4	015777	017353	1576	0.0262	41.2912	0.1963	8.1
19	N4	017358	018247	889	0.0262	23.2918	0.1963	4.6
19	N4	018252	019307	1055	0.0262	27.641	0.1963	5.4
19	N4	019318	020314	996	0.0262	26.0952	0.1963	5.1
19	N4	020332	021622	1290	0.0262	33.798	0.1963	6.6
19	N4	021631	023134	1503	0.0262	39.3786	0.1963	7.7
19	N4	023134	024445	1311	0.0262	34.3482	0.1963	6.7
19	N4	024436	025583	1147	0.0262	30.0514	0.1963	5.9
19	N4	025575	025631	56	0.0262	1.4672	0.1963	0.3



19	N4	025645	026867	1222	0.0262	32.0164	0.1963	6.3
19	N4	026883	027843	960	0.0262	25.152	0.1963	4.9
19	N4	027847	028120	273	0.0262	7.1526	0.1963	1.4
19	N4	028054	029175	1121	0.0262	29.3702	0.1963	5.8
19	N4	029164	030309	1145	0.0262	29.999	0.1963	5.9
19	N4	030311	030459	148	0.0262	3.8776	0.1963	0.8
19	N4	030468	031484	1016	0.0262	26.6192	0.1963	5.2
19	N4	031460	032641	1181	0.0262	30.9422	0.1963	6.1
20	N3	032813	033053	240	0.0262	6.288	0.1963	1.2
20	N3	034156	034863	707	0.0262	18.5234	0.1963	3.6
20	N3	034862	035930	1068	0.0262	27.9816	0.1963	5.5
20	N3	035929	036134	205	0.0262	5.371	0.1963	1.1
20	N3	036143	037127	984	0.0262	25.7808	0.1963	5.1
20	N3	037131	038050	919	0.0262	24.0778	0.1963	4.7
20	N3	038054	038449	395	0.0262	10.349	0.1963	2
20	N3	038457	039842	1385	0.0262	36.287	0.1963	7.1
20	N3	039841	041463	1622	0.0262	42.4964	0.1963	8.3
20	N3	041581	043043	1462	0.0262	38.3044	0.1963	7.5
20	N3	043039	045196	2157	0.0262	56.5134	0.1963	11.1
20	N3	045203	047907	2704	0.0262	70.8448	0.1963	13.9
20	N3	047919	051022	3103	0.0262	81.2986	0.1963	16
20	N3	051046	053157	2111	0.0262	55.3082	0.1963	10.9
20	N3	053155	054319	1164	0.0262	30.4968	0.1963	6
20	N3	054351	056686	2335	0.0262	61.177	0.1963	12
20	N3	056694	059605	2911	0.0262	76.2682	0.1963	15

## II. Rotación de los ejes: $u'$

Esquema de rotación:



Vector de la corriente horizontal en una profundidad y en un momento dado

Identidades trigonométricas

$$\sin(\beta) = \frac{v}{\sqrt{u^2 + v^2}} \quad (1)$$

$$\cos(\beta) = \frac{u}{\sqrt{(u^2 + v^2)}} \quad (2)$$

$$\cos(\alpha + \beta) = \cos(\alpha) \cos(\beta) - \sin(\alpha) \sin(\beta) \quad (3)$$

$$\cos(\alpha + \beta) = \frac{u'}{\sqrt{(u^2 + v^2)}} \quad (4)$$

$$u' = \cos(\alpha + \beta) \cdot \sqrt{(u^2 + v^2)} \quad (5)$$

Rotación en el sentido opuesto de la manecías del reloj. El ángulo  $\alpha$  es negativo.

**Sustituyendo (3) en (5):**

$$u' = \cos(\alpha) \cos(\beta) - \sin(\alpha) \sin(\beta) \cdot \sqrt{(u^2 + v^2)} \quad (6)$$

**Sustituyendo (1) y (2) en (6):**

$$u' = \left( \cos(\alpha) \cdot \frac{u}{\sqrt{(u^2 + v^2)}} - \sin(\alpha) \cdot \frac{v}{\sqrt{u^2 + v^2}} \right) \sqrt{(u^2 + v^2)} \quad (7)$$

**Simplificando ecuación (7):**

$$u' = \left( \frac{1}{\sqrt{(u^2 + v^2)}} \right) (\cos(\alpha) \cdot u - \sin(\alpha) \cdot v) \cdot \sqrt{(u^2 + v^2)} \quad (8)$$

**Simplificando ecuación (8):**

$$u' = u \cos(\alpha) - v \sin(\alpha) \quad (9)$$

### III. Análisis de componentes principales

Procedimiento basado en los métodos descritos por Presiendorfer (1988).

**Paso 1:** Generar una matriz a partir de las observaciones (dos series de tiempo).  
Teniendo una serie de tiempo  $x'(w)$  donde su media es

$$\bar{x} = \sum_{w=1}^n x'(w),$$

se resta la media  $\bar{x}$  de la serie de tiempo  $x'(w)$ .<sup>5</sup>

El paso #1 se realiza para ambas series de tiempo  $x'(w)$  y  $y'(w)$  y se genera una matriz con los dos vectores resultantes  $\bar{x}$  y  $\bar{y}$ .

**Paso 2:** Encontrar varianzas  $s^2(\Theta)$  de la matriz.

Varianza de la primera serie de tiempo:

$$s_{xx} = (n - 1)^{-1} \sum_{w=1}^n x^2(w)$$

Varianza de la segunda serie de tiempo:

$$s_{yy} = (n - 1)^{-1} \sum_{w=1}^n y^2(w)$$

Cuando  $\Theta = 0$ ,  $s^2(\Theta) = s_{xx}$ . Cuando  $\Theta = \frac{\pi}{2}$ ,  $s^2\left(\frac{\pi}{2}\right) = s_{yy}$ .

Por lo tanto, cuando  $\Theta$  varía entre  $0$  a  $2\pi$ ,  $s^2(\Theta)$  toma todos los valores de  $s_{xx}$  y  $s_{yy}$ .

---

<sup>5</sup> En el caso de este trabajo, se generó la matriz a partir dos series de tiempo (vectores) de los componentes horizontales de la velocidad de la corriente ( $u$  y  $v$ ).

**Paso 3:** Encontrar covarianza de la matriz:

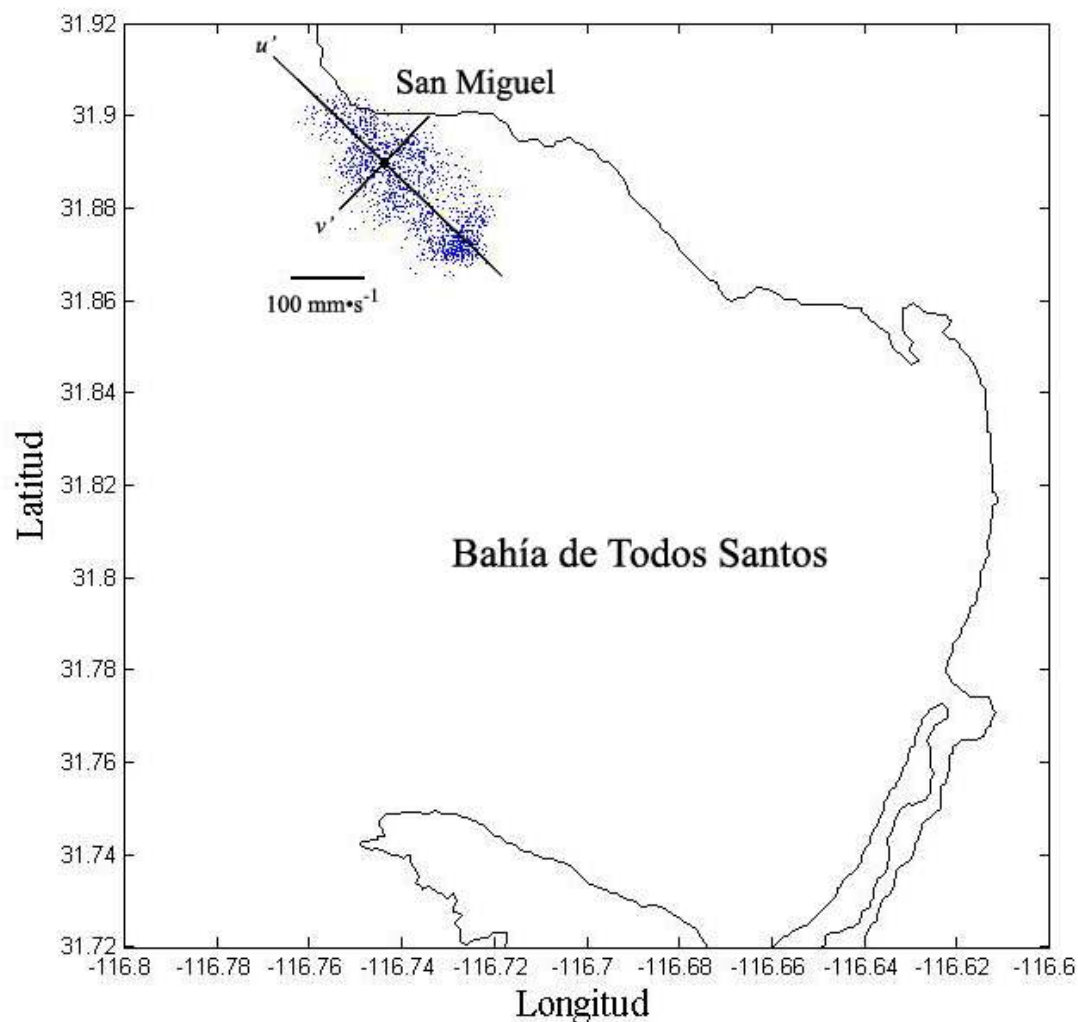
$$s_{yx} = (n - 1)^{-1} \sum_{w=1}^n x(w)y(w)$$

**Paso 4:** Encontrar los ángulos principales ( $\theta'$ ) de la matriz que ocurren en los valores máximos y mínimos de  $s^2(\theta)$ . Esto se puede hacer a partir de la siguiente ecuación:

$$\theta' = \frac{1}{2} \arctan \left[ \frac{2 s_{xy}}{s_{xx} - s_{yy}} \right]$$

Hay dos valores de  $\theta'$  que ocurren a  $90^\circ$  uno del otro en donde ocurren valores extremos de  $s^2(\theta)$ . El ángulo donde  $s^2(\theta)$  es máximo es el primer ángulo principal.

#### IV. Gráfica de dispersión de velocidad



Ejes principales para los componentes de velocidad  $u$  y  $v$  registrados por el ADCP en N4 (señalado por el punto negro) el día 19 de agosto 2009 en 21 m de profundidad. La componente de la velocidad orientada norte-sur,  $v$ , se graficó contra la componente de la velocidad orientada este-oeste,  $u$ , como un diagrama de dispersión. El eje mayor,  $u'$ , rotado en sentido contrario de la manecitas del reloj  $-46.17^\circ$ , describe la corriente a lo largo de la costa, hacia adentro y hacia afuera de la Bahía de Todos Santos.