

Instituto Politécnico Nacional
Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas



**Distribución de larvas de peces de la Corriente de California, en
los dominios temporal, espacial y térmico**

**Tesis que para obtener el grado de Maestro en Ciencias con
especialidad en Manejo de Recursos Marinos presenta:**

J. Jesús Bautista Romero

La Paz, B.C.S., septiembre de 1999

Indice

Glosario	ii
Lista de tablas	iv
Lista de figuras.	v
Resumen	vi
Abstract	vii
1. Introducción	1
1.2 Area de estudio	6
2. Antecedentes	9
3. Justificación	14
4. Objetivo	15
5. Metodología	16
5.1. Intervalos preferenciales de distribución	17
5.2. Asociaciones de especies	18
5.3. Validación	18
5.4. Patrones de distribución	20
6. Resultados	21
6.1. Distribución en el dominio térmico	21
6.2. Distribución en el dominio temporal	29
6.3. Distribución en el dominio espacial	37
6.4. Patrones de desove considerando los tres dominios	42
7. Análisis	46
7.1. Aspectos metodológicos	46
7.2. Comparación de las agrupaciones en el dominio espacial	48
7.3. Mecanismos o procesos físicos que influyen sobre la distribución larval	49
7.4. Los patrones de distribución	57
8. Conclusiones	62
9. Recomendaciones	65
10. Sugerencias para trabajos futuros	66
II. Literatura Citada	67
Anexo 1. Listado sistemático de las especies	
Anexo 2. Cálculo geométrico del primer componente utilizando dos variables	
Anexo 3. Distribuciones en el dominio térmico	
Anexo 4. Distribuciones en el dominio temporal	
Anexo 5. Distribuciones en el dominio espacial	

Glosario:

Advección: Es el proceso mediante el cual son transportadas las propiedades inherentes a un fluido en movimiento, como calor o concentración de sal en el **océano**, o contenido de humedad en la atmósfera. Aunque, en las ecuaciones de movimiento, la advección puede ser en las tres direcciones, en general se usa el **término** de advección para movimientos horizontales, mientras que los movimientos verticales se asocian al término “convección” (en Oceanografía y Meteorología). (1)

Anticiclónicos: Se usa para definir el sentido de rotación de fenómenos oceánicos y **atmosféricos** contrario a la dirección de giro de los ciclones y al de la tierra; en el mismo sentido de las manecillas del reloj en el hemisferio norte y en sentido contrario en el hemisferio sur. (1)

Ciclónicos: Es el sentido del giro de un fluido igual al de los ciclones y de la tierra; en sentido contrario al de las manecillas del reloj en el hemisferio norte y en el mismo sentido en el hemisferio sur. (1)

Efecto de Coriolis: Desplazamiento de un objeto en la superficie de la tierra que no ejerce fricción, hacia la derecha en el hemisferio norte y a la izquierda en el el hemisferio sur, causado por el movimiento de rotación. (2)

Forzamiento: Se refiere a cualquier fuerza que aplicada sobre el fluido provoca una reacción. Por ejemplo, el viento que sopla sobre la superficie del mar es un forzamiento que induce algún tipo de movimiento en el fluido. (1)

Meandros: Son las curvaturas muy pronunciadas (algunas en forma de u) en la trayectoria de un río o una corriente marina. (1)

Surgencias: Ascenso de aguas subsuperficiales, más frías y con mayor concentración de nutrientes, que remplazan las aguas superficiales en zonas restringidas del océano. (1)

Surgencias tipo Ekman: Se aplica a las surgencias costeras propiciadas por el desplazamiento del viento en sentido paralelo al de la costa, lo que provoca que el desplazamiento del agua se de en la misma dirección; por efecto **de Coriolis** la trayectoria de las capas desplazadas tienden a ser perpendiculares a la dirección original y su espacio es ocupado por aguas subsuperficiales. (2)

Termoclina: Capa que presenta un cambio abrupto de temperatura con la profundidad. En los **océanos** se pueden encontrar termoclinas temporales, las cuales tienen una **variación** estacionaria (anual) y termoclinas permanentes. (1)

Transporte de Ekman: Movimiento neto del agua en angulo recto al de la dirección del viento, propiciado por el efecto **de Coriolis.**(2)

Transporte geostrófico: Desplazamiento del agua en sentido horizontal, motivado por el diferencial de presiones que existen entre dos diferentes puntos geográficos. (3)

Turbulencia: Estado del flujo en el cual sus velocidades instantáneas muestran fluctuaciones irregulares, caóticas e impredecibles tanto en el tiempo como en el espacio; así que en la práctica solo sus propiedades estadísticas pueden ser analizadas. (1)

Referencias:

(1) Amador-Buenrostro y Figueroa-Rodríguez (1997).

(2) Mann y Lazier (1996).

(3) Beer (1983).

Listado de tablas

Tabla 1. Nombres científicos de las especies estudiadas.

Tabla 2. Resumen comparativo de la información consultada sobre las especies estudiadas.

Tabla 3. Porcentajes de estaciones incluidas en los **análisis** térmico y espacial.

Tabla 4. Correlaciones entre las curvas de temperaturas preferenciales de distribución larval.

Tabla 5. Resumen del análisis de componentes principales en el dominio **térmico** con respecto a la variancia explicada.

Tabla 6. Resumen del análisis de componentes principales en el dominio térmico con respecto a las correlaciones residuales.

Tabla 7. Resumen del análisis de componentes principales en el dominio **térmico** con respecto a las correlaciones entre las series originales y sus factores.

Tabla 8. Correlaciones entre las curvas de meses preferenciales de distribución larval.

Tabla 9. Resumen del **análisis** de componentes principales en el dominio temporal con respecto **a** la variancia explicada.

Tabla 10. Resumen del análisis de componentes principales en el dominio temporal con respecto a las correlaciones residuales.

Tabla II. Resumen del análisis de componentes principales en el dominio temporal con respecto a las correlaciones entre las series originales y sus factores.

Tabla 12. Correlaciones entre las curvas de cuadrantes preferenciales de distribución larval.

Tabla 13. Resumen del análisis de componentes principales en el dominio espacial con respecto a la variancia explicada.

Tabla 14. Resumen del análisis de componentes principales en el dominio espacial con respecto a las correlaciones residuales.

Tabla 15. Resumen del análisis de componentes principales en el dominio espacial con respecto a las correlaciones entre las series originales y sus factores.

Listado de figuras

Figura 1. Area de estudio.

Figura 2. Ventana ambiental óptima.

Figura 3. Indicador del esfuerzo de investigación destinado **a cada** una de las especies consideradas en el presente trabajo.

Figura 4. Grupos recurrentes de larvas de peces en el Sistema de Corrientes de California.

Figura 5. Distribución de la muestra en el dominio **térmico**.

Figura 6. Asociaciones larvales en el dominio **térmico**.

Figura 7. Tipos de distribución larval en el dominio **térmico**.

Figura 8. Distribución de la muestra en el dominio temporal.

Figura 9. Asociaciones larvales en el dominio temporal.

Figura 10. Tipos de distribución larval en el dominio temporal.

Figura II. Cuadrantes utilizados para el análisis espacial.

Figura 12. Asociaciones larvales en el dominio espacial.

Figura 13. Tipos de distribución larval en el dominio espacial.

Figura 14. Patrones de distribución larval en el Sistema de Corrientes de California.

Figura 15. Distribución vertical de algunas especies.

Resumen

La distribución de los estadios tempranos de peces que habitan el Sistema de la Corriente de California (**SCC**) ha sido estudiada considerando diferentes dominios (temporal, espacial, etc.), pero en pocos trabajos se analiza un componente representativo de la comunidad con la **intención** de mostrar asociaciones. Si los estudios **ictioplanctónicos** comparativos van acompañados de la identificación de procesos físicos que determinan la productividad biológica en el sistema, existe la posibilidad de observar cuáles estrategias son las utilizadas para sobrevivir en esa fase de vida, además de entender qué procesos ecológicos intervienen en las **interrelaciones** específicas. Empleando los registros **CalCOFI** (periodo 1951-84) en el presente trabajo se explora lo anterior para 22 especies (***Bathylagus ocho tensis*, *Bath ylagus wesethi*, *Ceratospopelus townsendi*, *Citharich th ys stigmaeus*, *Citharich th ys fragilis*, *Citharich th ys xan thostigma*, *Diogenich th ys la terna tus*, *Diogenich th ys a tlan ticus*, *Engraulis mordax*, *lcich th ys locking toni*, *Lampan yc tus ritteri*, *Leuroglossus stilbius*, *Merluccius productus*, *Pro tomyctophum crockeri*, *Sardinops caeruleus*, *Scomber japonicus*, *Stenobranchius leucopsarus*, *Symbolophorus californiensis*, *Tarletonbeania crenularis*, *Trachurus symmetricus*, *Triphoturus mexicanus* y *Vinciguerria lucetia***). Para ello se analiza la **distribución** larval considerando tres dominios: térmico, temporal (sobre una base mensual) **y** espacial. En cada dominio se generaron series de preferencias de desove que se procesaron mediante **técnicas** de agrupamiento (AG; **método** de **Ward**); los grupos se validaron mediante **análisis** de componentes principales (**ACP**). La comparación entre el AG **y** el ACP muestra asociaciones específicas prácticamente iguales en los dominios **térmico y** espacial e idénticas en el temporal. Los factores derivados del ACP fueron tratados como tipos de distribución independiente **y** **graficados** mediante series representativas. Los resultados muestran cinco tipos en el dominio **térmico**, siete en el temporal **y** cinco en el espacial. Dado que las relaciones entre los dominios definen 17 patrones, cinco de ellos compartidos (dos especies por patrón) **y** cada uno de los 12 restantes representados por una sola especie, se concluye que en el SCC las especies tienden a la exclusión competitiva.

Abstract

The distribution of early stages of fishes inhabiting the California Current System has been studied considering different domains (time, space, etc.); however, in only a few cases a representative fraction of the ichthyoplanktonic community has been analyzed to show natural associations. Such approach can be complemented with the identification of physical processes regulating biological production of the system. This may lead to gain insight into both the strategies that are likely determining survival and the ecological processes regulating interspecific relationships at these early stages. The present is an attempt to do this by analyzing data for the following 22 species from the CalCOFI data set (1951-84): *Bathylagus ochoensis*, *Bathylagus wesethi*, *Ceratoscopelus tonsonii*, *Citharichthys stigmaeus*, *Citharichthys fragilis*, *Citharichthys xanthostigma*, *Diogenichthys laeterna*, *Diogenichthys atlanticus*, *Engraulis mordax*, *Ichthyichthys lockingtoni*, *Lampanyctus ritteri*, *Leuroglossus stilbius*, *Merluccius productus*, *Protomyctophum crockeri*, *Sardinops caeruleus*, *Scomber japonicus*, *Stenobrachius leucopsarus*, *Symbolophorus californiensis*, *Tarletonbeania crenularis*, *Trachurus symmetricus*, *Triphturus mexicanus* and *Vinciguerria lucetia*. The distribution of larvae of these species was characterized regarding three domains: temperature, season and spatial. For each domain, occurrence of each species was corrected from sampling effects and then analyzed by clustering techniques (Wards method). Defined groups were further validated using principal components analysis (PCA). Both methods yielded almost identical results for every case. Factors as defined from PCA were considered independent distributional types for each domain. Results were that the analyzed species can be grouped into five types regarding temperature, seven types regarding season and five types regarding spatial distribution. However, when considered simultaneously, up to 17 different types merged from the 22 species, with only five types grouping two species and the remaining including only one; thus, competitive exclusion is suggested.

1. Introducción

La distribución de una especie está determinada por la combinación de variables bióticas y abióticas. Evaluar el grado en el que contribuye cada una es extremadamente complejo. Medir la influencia de alguna variable en particular es común en estudios de laboratorio, debido a que se puede tener control sobre los demás componentes ambientales, pero pocas veces se realiza con registros tomados en campo y las asociaciones derivadas son, en general, el resultado de relaciones empíricas.

Para algunas especies de peces que desovan en el ambiente pelágico del Sistema de Corrientes de California (SCC), diversos autores han sustentado como ciertos factores o mecanismos físicos intervienen en la distribución de las primeras fases de vida (Lasker 1975, 1978 y 1981; Bakun y Parrish 1980 y 1982; Parrish *et al.* 1981 y 1983; Loeb *et al.* 1983b; Wroblewski 1984; Bakun 1985 y 1996; Moser *et al.* 1987; Peterman y Bradford 1987; Wroblewski y Richman 1987; Cury y Roy 1989; Wroblewski *et al.* 1989; Lluch-Belda *et al.* 1991a, b, 1992a y b; Roy *et al.* 1992; Hallowed 1992; Moser y Smith 1993; Cury *et al.* 1995; Shin *et al.* 1998).

La temperatura es uno de los factores que más afectan la distribución de las especies (Levinton 1982). Cambios en las condiciones térmicas del SCC propician aumentos o decrementos en el área de desove de la sardina, *Sardinops caeruleus* (Lluch-Belda *et al.* 1991a): durante años cálidos una porción poblacional se desplaza al norte de Punta Eugenia, lugar considerado como un centro de desove permanente y se expande la zona de desove hasta latitudes más altas, siempre y cuando existan condiciones óptimas de alimentación; en años fríos prácticamente no existen desoves al norte de Punta Eugenia. Adicionalmente, los incrementos en el área de reproducción se relacionan con una mayor abundancia, reflejada en los registros de capturas comerciales a lo largo del sistema.' .

¹ Hargreaves (1994) reportaron capturas de sardina frente a las costas de Columbia Británica, Canada, durante 1992 y 1993 lo cual no ocurría desde mediados de la década de 1950's; ellos atribuyen esta situación como una consecuencia del evento de calentamiento tipo "El Niño" que se presentó en 1991-92. Durante "El Niño" 1997-98 y por primera ocasión desde la década de 1930's la sardina y la macarela

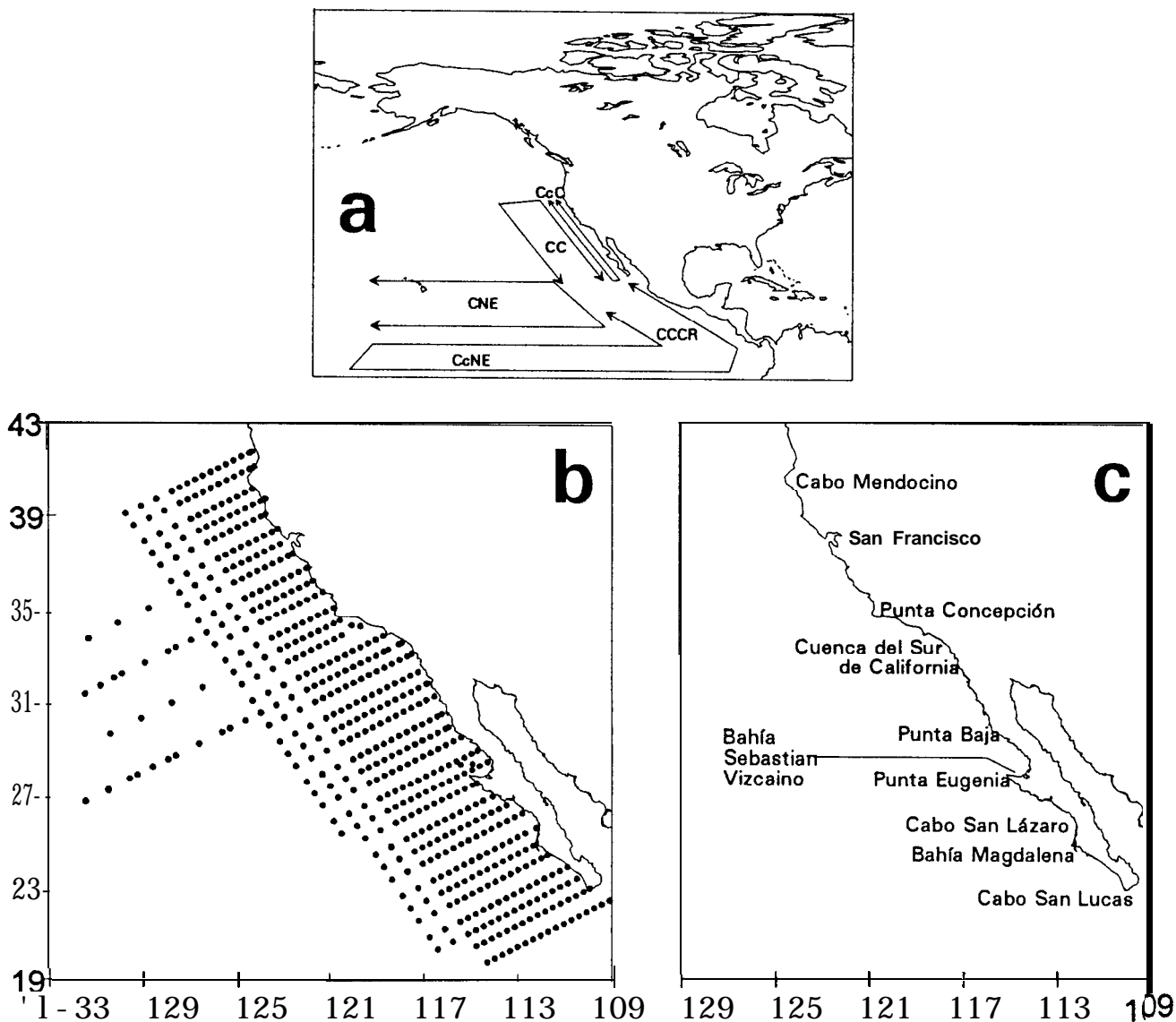


Figura 1. Area de estudio. a: Principales corrientes superficiales en el Pacifico noreste; Norecuatorial (CNE), Contracorriente Ecuatorial (CcNE), de California (CC), Contracorriente de California (CcC) y Costera de Costa Rica (CCCR). b: red de muestreo CalCOFI. c: referencias geográficas mencionadas en el texto.

Aparentemente algo similar ocurre con la población de sardina de la Corriente de Humboldt (Lluch-Belda et al. 1992a) y con la macarela (*Scomber japonicus*) del SCC; pero el comportamiento es inverso en el charrito (*Trachurus symmetricus*) que presenta desoves en zonas oceánicas, expansiones durante años fríos y contracciones en años cálidos

desovaron en las costas de Oregon y Washington, EU, y aparentemente pasaron ahí el invierno (R. Parrish, comunicación personal. Pacific Fisheries Environmental Group, National Marine Fisheries Service. 1352 Lighthouse Avenue, Pacific Grove, California 93950, USA. 29/10/1998).

(Bautista-Romero 1997).

También, algunos autores han mencionado que en el **SCC los** procesos costeros de surgencias tipo Ekman al influir sobre la productividad biológica de manera directa o **indirecta** (p.e. Barber y Smith 1981),² afectan la distribución de los organismos que ahí habitan y se asume que son los responsables de la permanencia de poblaciones masivas de peces pelágicos con importancia comercial (Bakun y Nelson 1977).

En este sistema la distribución de los productos reproductivos de peces pelágicos costeros es ampliamente influenciada por tres procesos derivados del viento (Bakun y Parrish 1982): **1)** turbulencia, ya que rompe y dispersa la capa fina de partículas alimenticias y resulta en concentraciones menores a las necesarias para que las larvas pueden sobrevivir (Lasker 1975, 1978); **2)** transporte de Ekman, que ocasiona el traslado de huevos y larvas a zonas hacia mar abierto que, aparentemente, tiene condiciones que son desfavorables para la supervivencia de los estadios tempranos (Parrish *et al.* 1981 y 1983); y **3)** surgencias costeras, como la fuente promotora de los altos niveles de producción primaria y biológica en general.

El que el viento pueda tener efectos negativos o positivos sobre la reproducción de los peces, dependiendo del tipo de eventos que se desarrollen, fue integrado por Cury y Roy (1989) en un concepto que denominaron como Ventana Ambiental Optima (VAO). Los autores argumentaron que los eventos biológicos (reproducción) en función de los procesos físicos (intensidad del viento) resultan en una distribución con forma de parábola, con un umbral, propiamente la VAO, en que la intensidad del viento alcanza promedios de 5-6 m/s (**Figura 2**). El planteamiento es que a los extremos de la curva los procesos asociados son limitantes, a la izquierda la intensidad del viento no propicia surgencias por lo que la

² En este tipo de sistemas la producción biológica es alta a los distintos niveles de la trama trófica. Por ejemplo Bernal y Chelton (1983) mencionan registros de productividad primaria superiores en uno ó dos órdenes de magnitud entre un sistema de surgencias y otro tipo de ecosistemas oceánicos. Adicionalmente, la principales pesquerías de peces pelágicos se desarrollan en las áreas de surgencia de los márgenes oceánicos orientales y contribuyen aproximadamente con el 33% de la captura total de peces marinos en el mundo (aproximadamente 75 millones de toneladas por año, periodo 1989-93; p.e. Faure y Cury 1998).

producción es baja, y a la derecha la intensidad del viento es tan alta que provoca turbulencia (*sensu* Lasker 1975 y 1978). Lo anterior se ha documentado con observaciones de campo tanto en la anchoveta norteña del Pacífico noroeste, *Engraulis mordax* (Cury et al. 1995), como en las sardinias (*Sardinops spp.* y *Sardinella spp.*) de los ecosistemas de surgencias de bajas latitudes (California, Oeste de Africa -Marruecos, Sahara, Mauritania, Senegal-, Perú, Norte de Chile, Namibia y la Costa de Malabar en la India; Shin et al. 1988).

Bakun (1996) y Bakun et al. (1998), ampliando la conceptualización de las VAO's proponen que el éxito de la reproducción de peces pelágicos no depende sólo del arrastre por viento, sino de una combinación secuencial de procesos físicos que delimitan zonas de (1) enriquecimiento, necesarios para incrementar la producción biológica; (2) concentración, que aglomeran el alimento de las larvas; y (3) retención, que permiten la permanencia de los organismos en zonas adecuadas para sobrevivir. En ellas las condiciones de desarrollo de los organismos durante sus primeras etapas de vida son favorecidas.

Estas zonas, denominadas recientemente como Centros de Actividad Biológica (BAC's por sus siglas en inglés) son durante todo el año comparativamente más productivas que el resto del sistema, lo que permite que muchas especies las usen para reproducirse y/o alimentarse (Lluch-Belda et al., manuscrito).³ Aparentemente se ubican siempre en la misma posición geográfica y sus características permiten que especies como la sardina y la macarela las usen como áreas permanentes de desove (Lluch-Belda et al. 1991 b; Bautista-Romero 1997).

Por su parte, algunos autores (Bernal 1979 y 1981; Bernal y MacGowan 1981; Chelton 1981; Chelton et al. 1982; Bernal y Chelton 1983) han observado que en el SCC los máximos de biomasa zooplanctónica se encuentran alejados de la costa (150 km mar adentro a la altura de San Francisco, California) muy lejos de la influencia de las surgencias,

³ Lluch-Belda, D., A. Bakun, D. Ware y W. Wooster. 1998. Biological Action Centers. *DLB: CICIMAR, Av. Instituto Politécnico Nacional s/n. Col. Palo de Sta. Rita, AP 592, La Paz, B.C.S., México, CP 23096, e-Mail dlluch@vmredipn.ipn.mx (20/09/98).*

y muestran que la variabilidad en los volúmenes de zooplancton es determinada por el transporte geostrófico de origen subártico. En la escala interanual existe una relación directa de baja frecuencia entre estos dos componentes, con incrementos notables durante años fríos. Su propuesta es que los procesos advectivos de gran escala también deben considerarse como reguladores de la productividad biológica en el sistema. La relación entre los cambios de distribución y abundancia del zooplancton y la variación interanual del transporte geostrófico de altas latitudes está determinada por la respuesta de las poblaciones residentes a 1) la biomasa zoplanctónica transportada y 2) a la advección de nutrientes (Roesler y Chelton 1987).

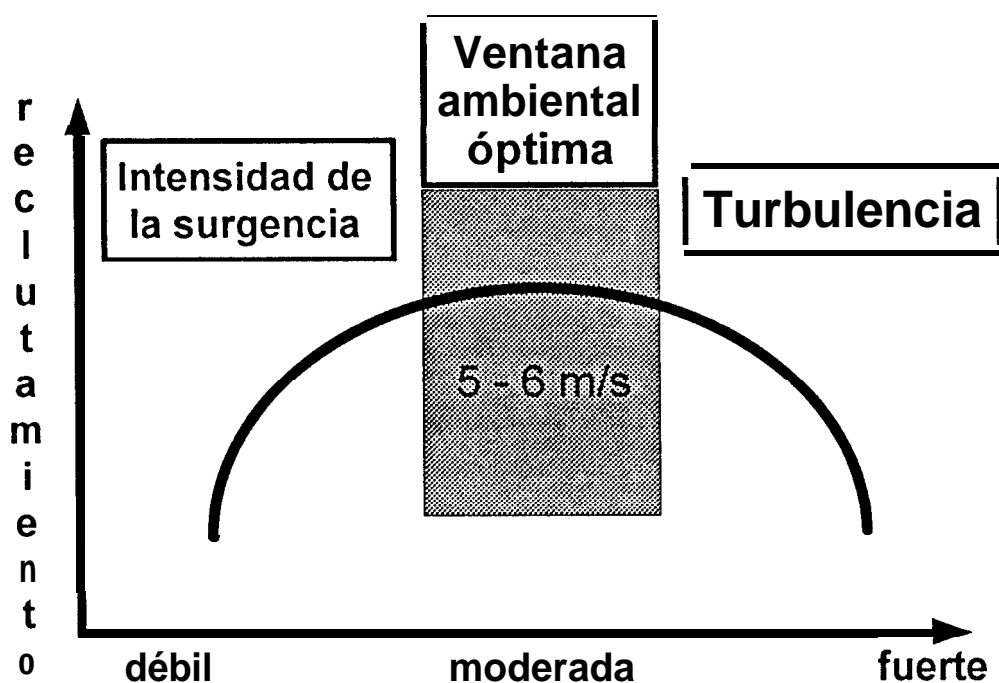


Figura 2. Relaciones teóricas entre reclutamiento y factores ambientales en áreas de surgencia (Cury y Roy 1989)

Lo anterior es poco probable que opere al mismo nivel para todas las especies del ictioplancton, de hecho la relación estadística entre las series históricas de zooplancton y abundancia total de larvas es muy baja (McGowan et al. 1996). Pero para algunas que se distribuyen en ambientes netamente oceánicos y que expanden su área de desove durante

años fríos, como el charrito (*Trachurus symmetricus*), los procesos de advección a gran escala probablemente están determinando el sostenimiento de sus poblaciones (Bautista-Romero 1997).

En el presente trabajo mediante el uso de los registros CalCOFI⁴ se estudia la distribución larval de 22 especies de peces que habitan las aguas del SCC (Tabla 1; lista sistemática en el Anexo 1), con la finalidad de mostrar la distribución en tres dominios: térmico, espacial y temporal, este último sobre una base mensual. El interés es explicar la influencia de mecanismos y/o variables físicas en la conformación de patrones, derivados de la relación entre los dominios de distribución utilizados.

Tabla 1. Nombres científicos de las especies consideradas para realizar el presente trabajo.

<i>Ba th ylagus ocho tensis</i>	<i>Leuroglossus stilbius</i>
<i>Ba th ylagus wese thí</i>	<i>Merluccius produc tus</i>
<i>Cera toscopelus to wnsendí</i>	<i>Pro tomyctophum crockerí</i>
<i>Cítharích th ys s tígmaeus</i>	<i>Sardínops caeruleus</i>
<i>Cítharích th ys fragílís</i>	<i>Scomber japonícus</i>
<i>Cítharích th ys xan thostígma</i>	<i>Stenobrachiús leucopsarus</i>
<i>Díogeních th ys a tlan tícus</i>	<i>Symbolophorus californiénsis</i>
<i>Díogeních th ys la terna tus</i>	<i>Tarletonbeanía crenularís</i>
<i>Engraulís mordax</i>	<i>Trachurus symme trícus</i>
<i>Icích th ys lockíng toní</i>	<i>Trípho turus mexícanus</i>
<i>Lampan yc tus rítterí</i>	<i>Vínciguerría luce tía</i>

1.2. Area de estudio

El SCC está formado por la Corriente de California (CC) y la Contracorriente de California (CcC; Hickey 1979; Figura 1), sus propiedades en la capa superficial son determinadas por la interacción de cuatro masas de agua (Lynn y Simpson 1987):

⁴ Siglas en inglés de "California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations"

- 1) **Pacífico** subártico; proveniente de altas latitudes ($\pm 48^{\circ}\text{N}$) en donde se presenta un exceso de precipitación y pérdidas de calor que resultan en bajas temperaturas, bajas salinidades, altos valores de oxígeno disuelto y altas concentraciones de fosfatos. Su límite es a los 25°N .
- 2) **Pacífico** noroeste; que entra por el oeste y presenta concentraciones bajas de oxígeno y de nutrientes, aunadas a altas salinidades y temperaturas.
- 3) Surgencia costera; se caracteriza por tener aguas frías, con mayor salinidad, ricas en nutrientes y con bajas concentraciones de oxígeno, éstas tienen influencia hasta unos 50 Km mar adentro (Barber y Smith 1981).
- 4) Pacífico Ecuatorial; formada en la parte tropical del Pacífico este, presenta temperaturas altas, gran cantidad de nutrientes y valores bajos de oxígeno. Este tipo de aguas penetran por el sur y a profundidad en el SCC, incorporándose a nivel subsuperficial.

La CC constituye la parte oriental del giro anticiclónico del Pacífico Norte que desarrolla un flujo superficial (0-300 m) de agua separado de la costa desde latitudes altas hasta la Corriente Norecuatorial (Lynn y Simpson 1987). Se prolonga a más de 700 Km mar adentro y se ubica consistentemente entre los 48°N y 23°N (Svedrup et al. 1942). En California su centro se localiza entre los 300 y los 400 Km afuera de la costa, mientras que en la Península de Baja California se encuentra a los 200 Km (Lynn y Simpson 1987). En general tiene valores altos de oxígeno disuelto y bajos de temperatura (15°C promedio) y salinidad (33.5 ups promedio) que se incrementan conforme deriva hacia la parte más sur de su trayecto (alrededor de 25°C y 34 ups, respectivamente; Wirtki 1965).

El flujo hacia el Ecuador es más intenso durante primavera y verano (Lynn y Simpson 1987), propiciado por un fuerte forzamiento del viento hacia el sur y, aunque éste persiste a lo largo de todo el año, en invierno es muy débil. Frente a la costa de California la velocidad promedio es menor a los 25 cm s^{-1} , en tanto que en Baja California sus periodos de residencia son más prolongados, ya que el flujo superficial es menor (alrededor de 10 cm s^{-1}) aunque llega a abarcar hasta los 1000 Km fuera de la costa (Reid y Schwartzlose 1962).

La Corriente Costera de Costa Rica entra en el SCC como un flujo subsuperficial costero (que en casos extremos abarca hasta 200 Km) de sur a norte derivando en la CcC.⁵ Cuando la CC se debilita (otoño e invierno) y el transporte de Ekman hacia afuera de la costa es débil (Bakun y Nelson 1977), la contracorriente llega hasta la superficie (Lynn y Simpson 1987). En algunos lugares del norte de Baja California es a ese nivel donde se puede encontrar durante todo el año y alcanzar, en los tiempos de máxima intensidad, velocidades hasta de 50 cm s^{-1} (Badan Dangon et al. 1989).

Asociados a la CcC se presentan remolinos semipermanentes que se ubican consistentemente en las mismas zonas, al menos en la Cuenca del Sur de California y Punta Eugenia (Schwartzlose 1963; Owen 1980; Hewitt 1981; Amador-Buenrostro 1995). Aunque su origen es incierto, juegan un importante papel en el mantenimiento de la productividad biológica del sistema (Owen 1980).

Considerando las características anteriormente expuestas el SCC puede ser dividido en tres grandes zonas (Lynn y Simpson 1987): 1) oceánica, controlado por procesos de interacción a gran escala entre el océano y la atmósfera; 2) costera, en donde existen alteraciones tanto en la dirección del flujo a nivel superficial como en la estructura vertical de la columna de agua; y 3) una zona de transición entre las dos anteriores en donde se presentan con dirección ecuatorial las velocidades más altas y se desarrollan remolinos y meandros.

⁵ En algunos lugares de su recorrido se le ha denominado de manera particular, por ejemplo Corriente de Davison cuando se desplaza al norte de Punta Concepción, California (Hickey 1979).

2. Antecedentes

El ictioplancton del SCC está compuesto por los siguientes grupos (Loeb et al. 1983b): 1) peces demersales que desovan en la plataforma continental y el perfil del fondo oceánico; 2) especies mesopelágicas cuya distribución del desove se extiende a lo largo de todo el Pacífico; 3) especies migratorias que se alimentan en las ricas aguas boreales y las aguas templadas, pero que entran a la zona para desovar; 4) especies subárticas y templado-tropicales cuyo intervalo de desove se extiende hasta las zonas norteñas y sureñas del área; y 5) especies cuya distribución está conferida a las aguas oceánicas del SCC. Una gran cantidad de taxa tienen representantes en esos cinco grupos. CalCOFI entre los años que comprende este trabajo (1951-84) registró 251 categorías de peces y 141 han sido identificadas a nivel de especie.

A pesar de la gran riqueza biológica indicada, sólo las especies con relevante importancia comercial han sido extensamente estudiadas, y el componente ictioplanctónico restante ha sido prácticamente ignorado (Loeb et al. 1983a). En la Figura 3, se observa como las especies que sustentan grandes pesquerías (macarela, *Scomber japonicus*; sardina, *Sardinops caeruleus*; merluza, *Merluccius productus*; anchoveta, *Engraulis mordax*; y charrito, *Trachurus symmetricus*) han sido incluidas en numerosas investigaciones; para las 17 especies restantes se aprecia que seis no tienen cita laguna y que la suma total de investigaciones en las que se encuentran mencionadas las otras 11 no supera a la de aquella especie comercial con menos referencias (charrito).

Se ha generado más información sobre la distribución geográfica de las larvas de peces. Utilizando los datos recabados por el programa CalCOFI, se ha mostrado la ubicación de cada crucero para las especies que se nombran a continuación: *Engraulis mordax* (Kramer y Ahlstrom 1968, periodo 1951-65; Hewitt 1980, periodo 1966-79), *Trachurus symmetricus*, *Merluccius productus* (Ahlstrom 1969, periodo 1951-66), *Sardinops caeruleus* (Kramer 1970, periodo 1951-66), *Vinciguerria lucetia*, *Jrphoturus mexicanus*, *Stenobrachiús leucopsarus*, *Leuroglossus stilbius*, *Bath ylagus wesethi* y

Bathylagus ochotensis (Ahlstrom 1972, periodo 1955-60).

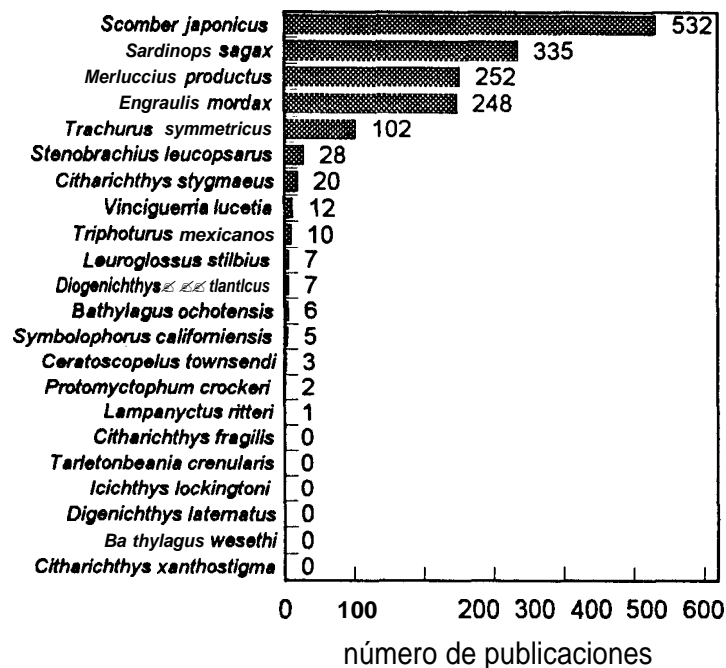


Figura 3. Número de publicaciones por especie registradas en la base de datos ASFA (siglas en inglés de "Aquatic Sciences and Fisheries Abstracts") de enero del 978 a agosto de 1998. El único criterio de búsqueda fue el nombre científico como frase en todos los campos.

La distribución mensual considerando el periodo 1951-60 la presentaron Kramer y Smith (1970a, b, c, y 1971 a y b) para *Trachurus symmetricus*, *Merluccius productus*, *Scomber japonicus*, *Engraulis mordax* y *Sardinops caeruleus*. Además, Moser *et al.* (1993), muestran la distribución total durante el periodo 1951-84 para cada una de las 22 especies consideradas en este trabajo.

Utilizando la base de datos CalCOFI, el único dominio de distribución en el que se han identificado asociaciones entre las especies es el espacial. Para establecerlas se han considerado diferentes periodos (1975 Loeb *et al.* 1983b; 1954-60 Moser *et al.* 1987; 1951-84 Moser y Smith 1993b) y utilizado la técnica de grupos recurrentes (Fager 1953). Por este método, Moser y Smith (1993b) encuentran composiciones muy parecidas a las obtenidas por Loeb *et al.* (1983b) y Moser *et al.* (1987). Moser y Smith establecen la

constitución de tres grandes complejos (norteño, **CN**; sureño, **CS**; y sureño costero, **Csc**; **Figura 4**), argumentando que reflejan tanto la influencia de las grandes masas de agua, así como las condiciones de fronteras hidrográficas presentes en el sistema.

El **CN** agrupa especies propias de las aguas subárticas transicionales norteñas de la Corriente de California, que llegan a aparecer hasta la Cuenca del Sur de California. Por su parte, el **CS** asocia principalmente especies que presentan distribuciones larvales en la parte central del sistema y que pueden extenderse hasta las aguas cálidas de la parte central de la península de Baja California. Finalmente, el **Csc** se ubica en zonas costeras asociadas a la plataforma continental de la Bahía Sebastián Vizcaíno y entre Punta Eugenia y Cabo San Lázaro.

La información con respecto a los patrones de distribución en los dominios temporal y térmico se presenta en la **Tabla 2**. En esa tabla los aspectos relativos a la distribución mensual y estacional se presentan considerando porcentajes de ocurrencia larval en toda el área cubierta por **CalCOFI**, dado que es lo más parecido a lo realizado en este trabajo.⁶

En el dominio **térmico** se dispone de información para ocho especies, cuatro de ellas analizadas mediante la misma metodología utilizada en este trabajo (Lluch-Belda et al. 1991 b; Bautista-Romero 1997). *Sardinops caeruleus* y *Scomber japonicus* se desarrollan en un mayor intervalo de temperaturas, preferencialmente en aguas cálidas; por el contrario *Trachurus symmetricus* y *Engraulis mordax* habitan en un intervalo más restringido de temperaturas y preferencialmente en aguas frías.

⁶ También se ha determinado el ciclo estacional de desove de algunas especies bajo diferentes métodos y para distintas áreas dentro del SCC. Por ejemplo Arcos-Huintrón y Torres-Villegas (1989), mediante análisis histológico de las gónadas, definen que la macarela en Bahía Magdalena se reproduce entre enero y mayo; mientras que Gluyas-Millan (1989), utilizando criterios morfo cromáticos de maduración, lo definen entre abril y agosto en Bahía Sebastián Vizcaíno.

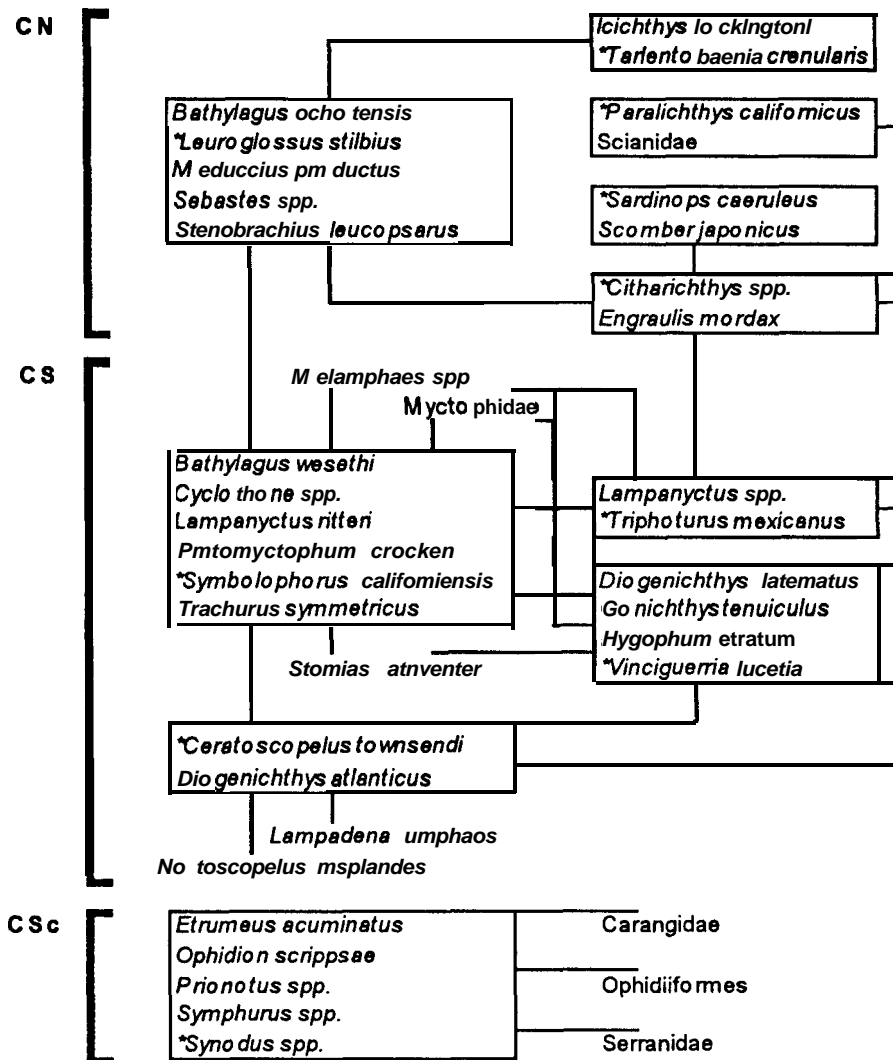


Figura 4. Composición de los complejos (CN = norteño, CS = sureño y CSc = sureño costero) e interrelaciones de los grupos recurrentes con sus taxa asociados en el área de CalCOFI (periodo 1951-84). Las líneas que unen grupos o grupos y categorías indican relaciones significativas en al menos un par de de los componentes. El asterisco indica el nombre del grupo, únicamente sobre el nombre genérico del taxa, tal como lo determinaron Moser y Smith (1993b).

Tabla 2. Especies estudiadas, su familia, **distribución geográfica general (Dist)** y hábitat de los adultos (habitat; entre **paréntesis** la profundidad mxima a la que se han reportado), además de algunas consideraciones respecto a su fase larvaria: profundidad a la que se encuentran (Prof), presas predominantes (**Pres**), duración promedio del estadio en **dfas (DEL)**, temperaturas asociadas en grados **cent(grados (T°C), estación(es) del año** en la(s) que son más frecuentes (Est; con el mes pico entre **paréntesis**) y distribución espacial considerando solamente los muestreos realizados por **CalCOFI (Ubicación)**, las literales entre **paréntesis** representan los **límites** y las precedidas por un asterisco la zona de máxima abundancia). T= transicional, S-T= subártica-transicional, ETP= **Pacífico** tropical oriental, SbT= subtropical, **Tr**= tropical, **Cac** = cosmopolita de afinidad cálida, PC = pelágica costera, D = demersal, MP = mesopelágica, EP = epipelágica, Mig = con migraciones a la zona **epipelágica**, **Copé** = **copépodos** (huevos, copepoditos, nauplios, juveniles y adultos) **I** = invierno, P= primavera, V= verano, O= **otoño**, f = febrero, mr = marzo, ab = abril, my = mayo, jn = junio, jl= julio, ag = agosto, sp = septiembre, n = noviembre, d = diciembre, ST = sin tendencia, ZC = zonas costeras, ZO = zonas oceánicas, CM = frontera con Oregon **y** hasta el norte de la **Bahía** de San Francisco, SF = **Bahía** de San Francisco y al norte de la **Bahía** del Sur de California, CSC = **Cuenca** del Sur de California, PB = Ensenada y Punta Baja, BSV = sur de Punta Baja y Punta Eugenia, PE = sur de Punta Eugenia y norte de **Bahía** Magdalena y BM = **Bahía** Magdalena y Cabo San Lucas.

Especie	Familia ¹	Dist ²	Hábitat ^{2 v 3}	Prof,	Pres	DEL	T°C	Est ¹³	Ubicación ¹³
<i>Engraulis mordax</i>	Engraulidae	T	PC (a 219m)	0-48 / 84.9%'	Copé ⁵	34.8 ⁷	11.5-16.5 ⁹	I (f)	ZC (SF-BM) del CSC
<i>Merluccius productus</i>	Merluccidae	S-T	D (a 914m)	49-122 / 72.1%'	Copé ⁶	88 ⁷	11-15.4 ¹⁰	I-P (mr)	ZC (SF-BM) del BM
<i>Vinciguerria lucetia</i>	Phosichthyidae	ETP	MP (Mig)	0-48 / 63%'				V-O (s)	ZO (SF-BM) 'PB-BSV
<i>Leuroglossus stilbius</i>	Bathylagidae	T	MP (a 690 m)	+ 89 / 63.3%'			12.1-17.4 ¹¹	I-P (ab)	ZC (CM-BM) del CSC
<i>Triphoturus mexicanus</i>	Myctophidae	SbT	MP (Mig)	24-64 / 75.2%'				P-O (s)	ZO (SF-BM) del PE
<i>Stenobrachius leucopsarus</i>	Myctophidae	S-T	MP (Mig)	24-64 / 88.1 % ⁴				I-P (mr)	ZC (CM-BSV) del SF
<i>Sardinops caeruleus</i>	Clupeidae	T	PC	0-48 / 79.4%'	Copé ⁵		13.5-25.5 ¹²	V-O (ag)	ZC (CSC-BM) del PE
<i>Trachurus s ymmetricus</i>	Carangidae	T	EP (a 183 m)	0-48 / 79% ⁴	Copé ⁷		13.9-17.4 ⁸	P (jn)	ZO (CM-PE) 'CSC
<i>Diogenich thys la terna tus</i>	Myctophidae	ETP	MP (Mig)	65-88 / 73% ⁴				S (s)	ZO (CSC-BM) del BM
<i>Ba th ylagus ocho tensis</i>	Bathylagidae	S-T	MP (49-901 m)	75-400, 1 OO-224 0%, > 224 + 55% ²			14 ¹⁰	I (mr)	ZO (CM-BSV) *CM
<i>Ba th ylagus wese thi</i>	Bathylagidae	T	MP (40-1001 m)	65-122 / 75.6% ⁴			14.1-16.1 ¹¹	P-V (s)	ZO (SF-BM) del CSC
<i>Protom yctophum crockeri</i>	Myctophidae	T	MP (Mig)	+ 175 ²				I (d)	ZO (CM-PE) 'CM
<i>Tarle tonbeania crenularis</i>	Myctophidae	S-T	MP (Mig)	24-64 / 74%'				S (s)	ZO (CM-CSC) 'CM
<i>Ceratoscopelus townsendi</i>	Myctophidae	Cac	MP (Mig)	25-75 + 50% ²				V-O (a)	ZO (CM-BM) *PB-BSV
<i>Lampanyctus ritteri</i>	Myctophidae	S-T / T	MP (Mig)	24-88 / 91.9%'				I-P (mr)	ZO (CM-BM) del SF
<i>Scomber japonicus</i>	Scombridae	TI SbT	PC	0-23 / 79.4% ⁴	1	7.3 ⁷	15-26.9 ¹²	V (ag)	ZC (CSC-CSL) del BM
<i>Citharich thys s tigmaeus</i>	Paralichthyidae	S-T / Tr	D			363 ⁸		V-O (n)	ZC (CM-PE) del CSV
<i>Citharich thys fragilis</i>	Paralichthyidae	S-T / Tr	D (18-327 m)					I-V (jl)	ZC (PB-BM) del CSV
<i>Symbolophorus californiensis</i>	Myctophidae	T	MP (Mig)	25-300, 1 OO-1 75 + 65% ²				P (my)	ZO (CM-PE) del CSC
<i>Diogenich thys a tlan ticos</i>	Myctophidae	Cac	MP (Mig)	50-300, 50-125 ~60% ²				V-O (n)	ZO (CM-PE) 'SF-CSC
<i>Citharichthys xanthostigma</i>	Paralichthyidae-	S-T / Tr	D (2-200 m)					V-O (s)	ZC (SF-BM) *BSV
<i>lcich thys lockingtoni</i>	Centrolophidae	S-T	EP (~ 91 m)					P-V (jl)	ZO (CM-BSV) del SF-CSC

¹ *sensu* Nelson (1994); ² Moser y Smith (1993b); ³ Moser *et al.* (1987); ⁴ Ahlstrom (1959), las profundidades del muestreo van de 0 a 296 m; ⁵ Arthur (1976); ⁶ Sumida y Moser (1980); ⁷ Houde (1989); ⁸ Sakuma y Larson (1995); ⁹ Lluch-Belda *et al.* (1991 b); ¹⁰ Ahlstrom y Counts (1955); ¹¹ Esqueda-Escárcega y Hernández-Trujillo (1995); ¹² Bautista-Romero (1997); ¹³ Moser *et al.* (1993).

3. Justificación

La gran mayoría de las investigaciones ictioplanctónicas han sido derivadas a partir de las especies con importancia pesquera, y dado que pocas se identifican en su etapa de huevo muchas de ellas se generaron utilizando larvas. Sin embargo, en **términos** ecológicos, el reconocimiento de las asociaciones ictioplanctónicas permite una mejor aproximación a la comprensión integral del ambiente en donde estos organismos se desarrollan (Moser y Smith 1993a).

Para el SCC algunos autores mostraron las asociaciones larvales en el dominio espacial (Loeb et *al.* 1983b; Moser et *al.* 1987; Moser y Smith 1993b). La presente tesis considerará otros dominios de la distribución, para delimitar los agrupamientos y conocer más ampliamente las posibles interacciones entre las especies.

4. Objetivo

Identificar los patrones de distribución larval de 22 especies de peces que habitan en el Sistema de Corrientes de California, considerando los dominios **térmico**, temporal y espacial, con la finalidad de evidenciar la existencia de posibles relaciones interespecíficas.

Objetivos particulares

Determinar para las 22 especies de larvas estudiadas:

- 1) Las temperaturas preferenciales en las que habitan y definir mediante **técnicas** de análisis multivariado los patrones resultantes en este dominio de la distribución.
- 2) Los meses preferenciales de desarrollo y definir mediante técnicas de análisis multivariado los patrones resultantes en este dominio de la distribución.
- 3) Las zonas preferenciales donde se distribuyen y definir mediante **técnicas** de análisis multivariado los patrones resultantes en este dominio.

5. Metodología

Para las 22 especies estudiadas se analizaron los datos de larvas que fueron recolectadas por el programa **CalCOFI**, periodo 1951-84, para la costa de California y costa occidental de la **Península** de Baja California (**Figura 1**); **18** de ellas han sido contadas e identificadas considerando todos los cruceros realizados durante ese tiempo, otras dos especies **sólo** para 1954-84 y las restantes dos únicamente entre 1954 y 1960 (**Tabla 3**).

Las especies fueron seleccionadas de las **141** categorías identificadas a ese nivel (251 categorías en total) porque acumulan, en un arreglo ordenado de forma decreciente, más del 85% de la abundancia (85.03%) y además representan el 51.6% de la ocurrencia total (porcentajes obtenidos de las tablas 4 y 5 de Moser et *al.* **1993**).

La información existente respecto a la abundancia larval fue publicada en una serie de informes **técnicos** (Ambrose et *al.* **1987a, b, c, 1988a, b, c y d**; Sandknop et *al.* **1987a, b, 1988a, b, c y d**; Stevens et *al.* **1987a, b, c, 1988a, b y 1990**; Sumida et *al.* **1987a, b, 1988a, b y c**) y proporcionada para realizar este trabajo por personal del “Pacific Environmental Fisheries Group / National Oceanic and Atmospheric Administration”.

A reserva de que se consulten obras como Kramer et *al.* (**1972**) y Smith y Richardson (**1979**) para tener una descripción detallada de cómo se efectúan los muestreos de zooplancton y el posterior tratamiento de los organismos, es importante mencionar que los datos de abundancia están estandarizados y representan el número integrado de la columna de agua por debajo de 10 m²; derivados de la recolecta efectuada por una red cilindro-cónica arrastrada continuamente en la vertical a partir de una profundidad determinada, no mayor a los 210 m y principalmente a los 140 m. Por lo anterior la discriminación entre el tipo de fauna característico en los diferentes estratos no se puede realizar.

Los datos asociados a cada muestreo utilizados en este trabajo son los siguientes:

año, mes, línea, estación,⁷ registros de larvas como ausencia (cero organismos, estación negativa) / presencia (uno 6 más organismos, estación positiva) y registros de temperatura superficial (0 6 10 m cuando los primeros no se tomaron). Una extensa descripción de los componentes de la base de datos CalCOFI se encuentra en Anónimo (1988).

Con el análisis de los datos se obtuvieron las curvas preferenciales de distribución larval por especies y se agruparon utilizando métodos estadísticos multivariados, definiéndose tipos con respecto a cada dominio. Las relaciones de los tipos por dominio fueron utilizadas para definir patrones de distribución.

5.1. Intervalos preferenciales de distribución

En cada dominio, se definió los intervalos preferenciales en los que se distribuyen las larvas. Para ello se utilizó el método propuesto por Lluch-Belda *et al.* (1991 b), que permite segregar el efecto del muestreo, y en el cual se aplica por especie una relación (R) por intervalo (i) donde se considera la frecuencia porcentual de estaciones positivas (fEP) y la frecuencia porcentual de los registros de la variable considerada (fVx; que representa el tamaño de la muestra en el *iésimo* intervalo). La relación se define por la siguiente ecuación:

$$R_i = \frac{(fEP_i * 100) / \sum_{i=1}^n fEP}{(fVx_i * 100) / \sum_{i=1}^n fVx}$$

De tal manera que en las series resultantes los valores mayores a 1 sugieren preferencias de distribución (Lluch-Belda *et al.* 1991 b).

⁷ La red de muestreo CalCOFI se codifica de acuerdo a un arreglo ordenado de líneas y estaciones; las líneas son perpendiculares a la costa y se separan entre ellas cada 40 mn, las estaciones son paralelas a la costa y se separan entre ellas cada 4 mn (Eber y Hewitt, 1979). Debe aclararse que en términos oceanográficos es de uso común que la palabra estación se aplique a puntos con delimitadas coordenadas geográficas; previamente se ha utilizado en ese sentido y así se aplicará posteriormente en este trabajo.

En el dominio **térmico** la amplitud del intervalo utilizado fue de un grado **centígrado** (p.e. **11.0** a **11.9°C**) y **sólo** se consideraron aquellos que en los que se realizaron 30 o más muestreos. En el dominio espacial, las estaciones se agruparon en cuadrantes de 1 grado por un grado (p.e. **113°** a **113°59'59"W** / **24°** a **24°59'59"N**) y **sólo** entraron al análisis los que conjuntaron al menos 10 muestras durante el periodo 1954-60; a cada cuadrante seleccionado se le asignó un código que fue utilizado como intervalo. En el dominio temporal, el intervalo fue el mes de recolecta y se utilizaron todos los datos.

5.2. Asociaciones de especies

Considerando por separado cada dominio de distribución, las series resultantes del análisis de intervalos preferenciales se correlacionaron con un nivel de $\alpha < 0.01$ y aquellas que tuvieron al menos una relación estadísticamente significativa ($P < 0.01$) con tendencia positiva fueron normalizadas y sometidas a un análisis de agrupamiento tipo "cluster" (AG), con el fin de explorar posibles patrones de similitud entre las especies.

La similitud fue determinada mediante el método propuesto por Ward (1963), midiendo distancias **geométricas**.⁸ Este método emplea un análisis de variancia para evaluar el grado de agrupación; en cada nivel de similitud se minimiza la suma de cuadrados entre ellas y generalmente se obtienen resultados muy congruentes, aunque tiende a formar grupos con muy pocas variables (StatSoft, Inc. 1995).

5.3. Validación

La elección del **método** de agrupación fue subjetivo, ya que no existe un criterio para determinar cual de ellos conjunta las variables con más coherencia. Las especies asociadas con mayores niveles de similitud mediante el AG se validaron con un análisis de

8

$$d(x, y) = \left[\sum_{i=1}^n (x_i - y_i)^2 \right]^{1/2}$$

componentes principales (ACP), en el que se utilizaron las series de intervalos preferenciales originales.

Con este análisis se definen factores, propiamente los componentes principales (Cp_M), que extraen la variación común de las variables originales (las series de cada especie) y son ortogonales. Estos se ordenan de acuerdo al porcentaje de variancia explicada. El primer componente es una combinación lineal de los valores originales ($X_1..X_n$) asociadas a un coeficiente ($W_1,..W_m$) que maximiza la variancia en cada una de las variables. Los subsiguientes ($Cp_2, \dots Cp_i$), también son representaciones lineales y van maximizando la variancia que no explica el que los antecede.'

Los factores se interpretan por las variables, asumiendo que aquellas que mejor se les correlacionan son las que los definen. Es de uso común rotar los ejes de los componentes para incrementar la relación, ya que permite una mejor interpretación de los resultados. En este trabajo se rotó con el método biquartimax, pero todas las rotaciones ortogonales, como es el caso, son matemáticamente equivalentes (Tabchnick y Fidell 1996).

Como el objetivo del ACP es determinar la máxima variabilidad con el menor número de factores posibles, la decisión sobre el número a utilizar fue basada en tres criterios: 1) que la variancia explicada fuera al menos superior al 85%; 2) que las correlaciones residuales entre las especies fueran muy bajas; y 3) que las correlaciones entre las series originales y la de su factor asociado, después de rotar los ejes para discriminar la variabilidad común, fuera muy alta.

La distribución por tipo se mostró al reconstruir, a partir de su primer componente y considerando un coeficiente promedio como el representativo, una serie de las especies

que los integraban. Cuando los tipos **contenían** tres 6 más especies, la serie del factor asociado se calculó de aquella derivada por medio de un paquete comercial de computación (Statistica V5.0); cuando representaba **sólo** dos, el “componente” fue calculado mediante una aproximación geométrica (Anexo 2). La caracterización de cada tipo fue descrita de acuerdo a la forma que mostraron en la representación gráfica.

5.4. Patrones **de** distribución

Se **graficó** la **distribución** de las especies en tres dimensiones para mostrar los traslapes entre ellas, utilizando los tipos codificados mediante números enteros (p.e. especie *Trachurus symmetricus* con tipos térmico 3, espacial 1 y temporal 2). Es importante aclarar que la codificación en cada dominio se asignó únicamente para representarlos conjuntamente, sin que exista intención alguna de atribuirles pesos relativos.

En la representación tridimensional cada **tripleta** única de coordenadas espaciales se consideró como un patrón de distribución, aunque sólo incluyera a una especie, caracterizado por los tipos que lo determinaron.

6. Resultados

Todos los muestreos realizados durante el periodo de estudio fueron utilizados en el tratamiento del dominio temporal. Algunas muestras no tuvieron registro asociado de temperatura superficial del mar, éstas fueron desechadas del análisis en el dominio **térmico** así como las que pertenecían a intervalos con menos de 30 muestras (**<9 y >27°C**). Tampoco se consideraron en el análisis espacial los cuadrantes (**1X1°**) con menos de 10 muestras entre 1954 y 1960. Sin embargo, el porcentaje de estaciones con la que se trabajó fue siempre mayor al **91%**, independientemente del periodo de análisis y del dominio (Tabla 3).

6.1. Distribución en el dominio **térmico**

Las tendencias de las distribuciones del muestreo en el dominio térmico son básicamente las mismas para los distintos periodos, lo que se observa mejor si se consideran las frecuencias porcentuales (Figura 5). Así, las series de las frecuencias de estaciones positivas fueron asignadas a su periodo correspondiente con el fin de aplicar la técnica propuesta por Lluch-Belda et al. (1991 b) y derivar los intervalos de temperatura preferenciales de distribución por especie (Anexo 3).

Las series derivadas presentan correlaciones positivas entre ellas (**$P > 0.01$** , $n = 19$), tres para la especie que presentó menos (*Sardinops caeruleus*; Tabla 4); por lo que todas se normalizaron ($\bar{x} = 0$, $\sigma = 1$) y procesaron bajo el análisis de agrupamiento.

Las asociaciones obtenidas a partir del AG se muestran en el dendrograma de la Figura 6. Tres ramas se separan a altos valores de similitud y los grupos están formados por siete (grupo **1**), diez (grupo **2**) y cinco especies (grupo 3).

Los grupos se validaron por separado utilizando ACP, considerando las series de temperaturas preferenciales originales. Los grupos 1 y 2 con dos factores representan más

del 90% de la variancia explicada, porcentaje que es superado con un **sólo** factor en el grupo 3 (Tabla 5). Con ese número de componentes cada grupo muestra correlaciones residuales muy bajas (Tabla 6) y correlaciones entre las especies y sus series asociadas muy altas (Tabla 7).

Tabla 3. Porcentajes de estaciones incluidas en los análisis preferenciales de temperatura y de espacio, referidos al número total de las muestreadas (columna final). Para el caso de las especies se trata sólo de las estaciones positivas.

	temperatura	espacial	# total
periodo 1951-1994			
muestra	96.51	91.61	33,021
<i>Sardinops caeruleus</i>	99.87	89.20	3,018
<i>Engraulis mordax</i>	99.44	90.34	15,427
<i>Bathylagus ochotensis</i>	97.30	94.36	4,555
<i>Bathylagus wesethi</i>	96.01	95.42	5,592
<i>Leuroglossus stilbius</i>	99.48	93.37	8,510
<i>Vinciguerria lucetia</i>	94.49	95.69	10,508
<i>Ceratoscopelus towsendi</i>	83.58	97.32	3,057
<i>Diogenichthys atlanticus</i>	87.24	96.49	2,704
<i>Diogenichthys laternatus</i>	97.68	95.08	5,043
<i>Protomyctophum crockeri</i>	95.73	95.18	8,050
<i>Stenobranchius leucopsarus</i>	97.45	93.64	7,259
<i>Symbolophorus californiensis</i>	92.98	95.90	3,218
<i>Tarletonbeenie crenularis</i>	95.79	92.65	4,041
<i>Triphoturus mexicanus</i>	98.33	95.05	11,969
<i>Trachurus symmetricus</i>	96.83	93.52	5,680
<i>Icichthys lockingtoni</i>	96.99	95.13	1,993
<i>Scomber japonicus</i>	99.67	91.05	1,229
<i>Merluccius oroductus</i>	99.05	89.58	8,080
periodo 1954-84			
muestra	96.56	92.20	26,666
<i>Lampanyctus ritteri</i>	96.66	97.62	4,707
<i>Citharichthys stigmeeus</i>	99.37	94.98	2,710
periodo 1954-60			
muestra	96.49	97.90	11,564
<i>Citharichthys fragilis</i>	100.00	93.42	821
<i>Citharichthys xan thostigms</i>	100.00	93.68	981

Con el fin de interpretar los factores y validar el AG, cada especie fue asociada a aquel con el que tuvo la mejor correlación. Cortando a un nivel de 18% en el AG las asociaciones de las especies corresponden casi completamente entre los dos análisis. Para detallar más lo anterior, **considérese** al grupo 1 (ver Tabla 7 y Figura 6), en el AG se segregan dos ramas si se separa a 18% de la distancia relativa: una con cinco especies, las mismas que corresponden al factor 1 en el ACP y otra compuesta por dos, las cuales

coinciden con las asociadas al factor 2.

Con respecto a lo anterior, la única especie que no comparte la misma asociación en los grupos derivados por los dos análisis fue *Trachurus symmetricus*, que bajo el AG se encuentra con *Bathylagus wesethi*, *Diogenichthys atlanticus*, *Symbolophorus californiensis* y *Citharhichtys fragilis*, pero considerando el ACP se agrupa, y así se considera en este trabajo, con las que conforman el factor 1 (*Engraulis mordax*, *Protomyctophum crockeri*, *Merluccius productus*, *Lampanyctus ritteri* y *Citharhichtys stigmaeus*).

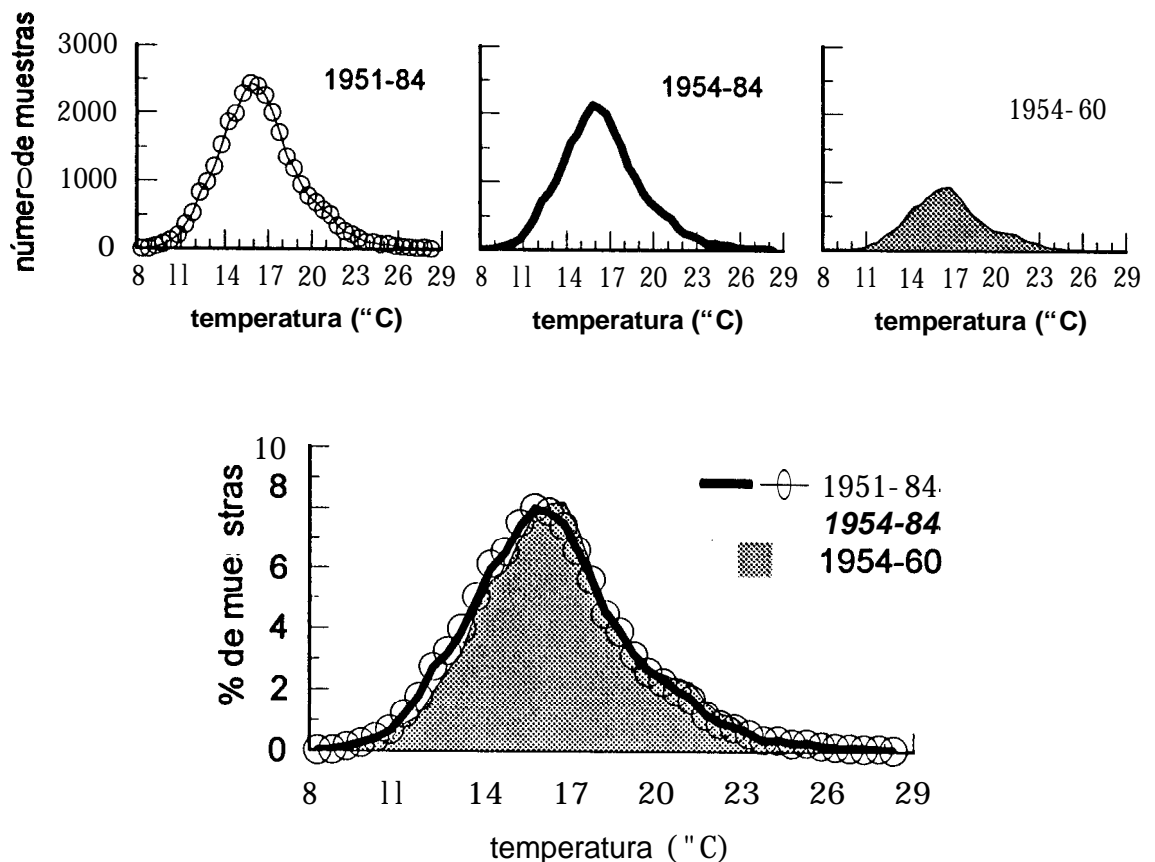


Figura 5. Distribución de la muestra en el dominio de la temperatura. Se consideran para cada periodo el número (pánel superiores) y porcentaje (pánel inferior) de muestras por intervalos de un grado centígrado.

Tabla 4. Correlaciones entre las curvas de temperaturas preferenciales de distribución larval. En negritas se observan las correlaciones positivas estadísticamente significativas ($p < 0.01$; $n = 19$).

	<i>E. mordax</i>	<i>B. ochotensis</i>	<i>B. wesethi</i>	<i>L. stilbius</i>	<i>V. lucetia</i>	<i>C. townsendi</i>	<i>D. atlanticus</i>	<i>D. lateratus</i>	<i>P. crockeri</i>	<i>S. leucopsarus</i>	<i>S. californiensis</i>	<i>T. crenularis</i>	<i>T. mexicanus</i>	<i>T. symmetricus</i>	<i>I. lockingtoni</i>	<i>S. japonicus</i>	<i>M. productus</i>	<i>L. ritteri</i>	<i>C. stygmaeus</i>	<i>C. fragilis</i>	<i>C. xanthostigma</i>
<i>aeruleus</i>	0.104	0.700	0.523	-0.469	0.563	0.719	0.302	0.550	0.013	0.674	0.262	0.730	0.788	0.217	-0.524	0.841	-0.232	0.013	-0.110	0.651	0.920
<i>E. mordax</i>	0.380	0.296	0.753	Al. 556	0.003	0.733	0.615	0.884	0.437	0.717	0.311	-0.153	0.793	0.626	-0.288	0.896	0.895	0.941	0.348	-0.058	
<i>B. ochotensis</i>	-0.537	0.867	-0.928	-0.683	4.106	-0.857	0.392	0.993	0.066	0.993	0.877	0.024	0.916	-0.813	0.677	0.305	0.544	-0.528	-0.721		
<i>B. wesethi</i>	-0.256	0.315	0.772	0.796	0.155	0.493	0.536	0.733	0.556	0.739	0.602	-0.434	0.380	-0.057	0.455	0.240	0.925	0.423			
<i>L. stilbius</i>	0.915	-0.561	0.282	0.893	0.685	0.903	0.305	0.825	-0.737	0.438	0.952	-0.727	0.942	0.672	0.831	-0.221	0.593				
<i>V. lucetia</i>	0.545	x1.179	0.972	0.611	0.934	-0.208	-0.908	0.779	-0.313	6.661	0.775	-0.765	0.524	0.655	0.310	0.638					
<i>C. townsendi</i>	0.407	0.440	0.116	0.690	0.291	0.670	0.929	0.135	0.617	0.675	-0.381	4.036	9.060	0.765	0.746						
<i>D. atlanticus</i>	0.345	0.842	4.060	0.978	-0.161	0.304	0.937	0.047	0.011	0.463	0.866	0.641	0.733	0.141							
<i>D. lateratus</i>	0.710	0.861	-0.366	0.836	0.684	0.444	0.797	0.759	0.766	4.628	-0.705	0.189	0.624								
<i>P. crockeri</i>	0.415	0.815	0.345	-0.091	0.830	0.511	0.335	0.760	0.924	0.895	0.473	4.149									
<i>S. leucopsarus</i>	0.063	0.979	-0.881	0.061	0.947	-0.810	0.736	0.339	0.589	Al. 510	0.711										
<i>S. californiensis</i>	-0.140	0.219	0.972	0.049	0.053	0.463	0.889	0.596	0.654	0.067											
<i>T. crenularis</i>	-0.868	0.045	0.882	0.809	0.611	0.237	0.485	-0.556	4.727												
<i>T. mexicanus</i>	0.072	0.783	0.837	0.531	-0.140	0.266	0.757	0.799													
<i>T. symmetricus</i>	0.193	-0.132	0.595	0.935	0.666	0.561	0.019														
<i>I. lockingtoni</i>	-0.721	0.876	0.471	0.751	x1.371	-0.605															
<i>S. japonicus</i>	-0.557	-0.327	-0.441	0.527	0.791																
<i>M. productus</i>	0.785	0.925	0.002	4.407																	
<i>L. ritteri</i>	0.849	0.420	0.190																		
<i>C. stygmaeus</i>	0.270	4.259																			
<i>C. fragilis</i>	0.505																				

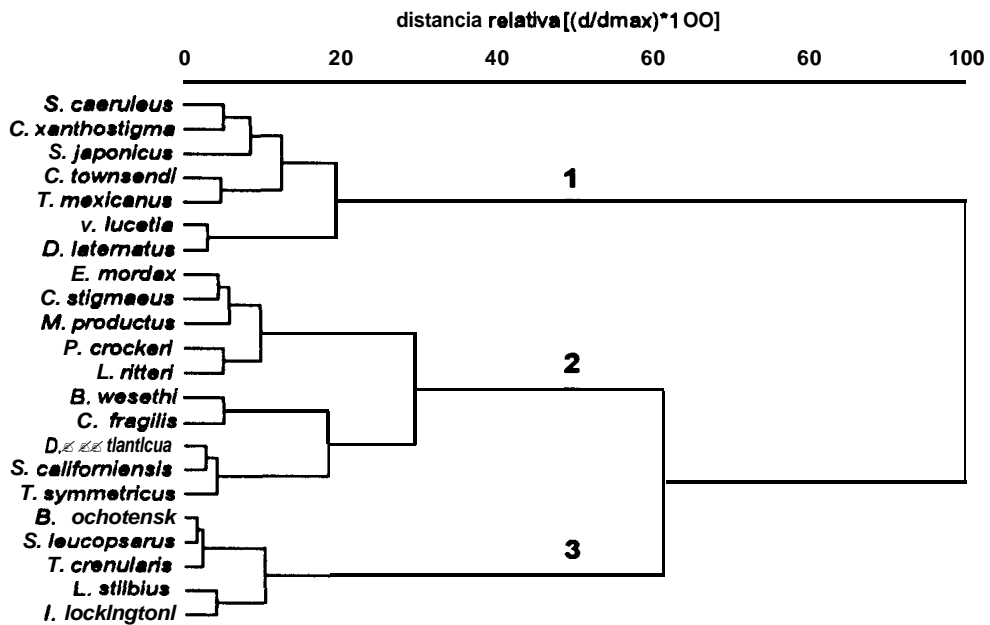


Figura 6. Dendrograma que muestra las asociaciones entre las especies en el dominio térmico. El método de agrupación es el propuesto por Ward (1963).

Tabla 5. Eigenvalores, porcentajes de variancia explicada y acumulada estimados mediante ACP para cada grupo de temperaturas preferenciales de desove.

Factores	Eigenvalor	% variancia	
		% variancia	acumulada
grupo 1			
1	5.41	77.25	77.25
2	0.9	12.84	90.09
grupo 2			
1	7.25	72.49	72.49
2	2.06	20.56	93.05
grupo 3			
1	4.7	94.09	94.09

Tabla 6. Correlaciones entre los residuos del ACP para las especies de cada grupo de temperaturas preferenciales de distribución larval.

grupo 1	
	<i>V. lucetia</i> <i>C. townsendi</i> <i>D. laternatus</i> <i>T. mexicanus</i> <i>S. japonicus</i> <i>C. xanthostigma</i>
<i>S. caeruleus</i>	-0.033 -0.130 0.010 -0.084 0.042 0.058
<i>V. lucetia</i>	0.041 -0.005 0.033 -0.040 -0.016
<i>C. townsendi</i>	-0.003 0.098 -0.068 -0.089
<i>D. laternatus</i>	-0.016 -0.022 0.023
<i>T. mexicanus</i>	-0.033 -0.082
<i>S. japonicus</i>	-0.031
grupo 2	
	<i>B. wesethi</i> <i>D. atlanticus</i> <i>P. crockeri</i> <i>S. californiensis</i> <i>T. symmetricus</i> <i>M. productus</i> <i>L. ritteri</i> <i>C. stigmaeus</i> <i>C. fragilis</i>
<i>E. mordax</i>	0.006 -0.012 -0.023 -0.027 -0.023 0.010 -0.032 0.020 0.051
<i>B. wesethi</i>	-0.011 0.018 -0.038 -0.053 0.010 -0.020 0.053 0.021
<i>D. atlanticus</i>	-0.006 0.029 0.022 -0.011 0.007 -0.023 -0.044
<i>P. crockeri</i>	-0.024 -0.047 -0.017 -0.012 0.030 0.004
<i>S. californiensis</i>	0.074 -0.024 0.039 -0.072 -0.088
<i>T. symmetricus</i>	-0.015 0.043 -0.087 -0.075
<i>M. productus</i>	-0.015 0.018 0.044
<i>L. ritteri</i>	-0.038 -0.049
<i>C. stigmaeus</i>	0.072
grupo 3	
	<i>L. stilbius</i> <i>S. leucopsarus</i> <i>T. crenularis</i> <i>I. lockingtoni</i>
<i>B. ochofensis</i>	-0.055 0.015 0.043 -0.036
<i>L. stilbius</i>	-0.029 -0.079 0.046
<i>S. leucopsarus</i>	0.018 -0.016
<i>T. crenularis</i>	-0.053

Tabla 7. Correlaciones entre las series de temperaturas preferenciales de distribución larval por especie y los factores derivados del ACP por grupo. Para cada especie de los grupos 1 y 2 se evidencia con negritas el mayor coeficiente.

grupo 1	factor 1	factor 2	grupo 2	factor 1	factor 2	grupo 3	factor 1
<i>S. caeruleus</i>	0.903	0.228	<i>E. mordax</i>	0.952	0.185	<i>B. ochotensis</i>	0.964
<i>V. lucetia</i>	0.436	0.887	<i>S. wesethi</i>	0.117	0.970	<i>L. stilbius</i>	0.936
<i>C. townsendi</i>	0.909	0.121	<i>D. atlanticus</i>	0.636	0.755	<i>S. leucopsarus</i>	0.995
<i>D. laternatus</i>	0.365	0.923	<i>P. crockeri</i>	0.878	0.364	<i>T. crenularis</i>	0.966
<i>T. mexicanus</i>	0.859	0.419	<i>S. californiensis</i>	0.642	0.717	<i>I. lockingtoni</i>	0.968
<i>S. japonicus</i>	0.744	0.553	<i>T. symmetricus</i>	0.743	0.566		
<i>C. xanthostigma</i>	0.878	0.305	<i>M. productus</i>	0.987	-0.186		
			<i>L. ritteri</i>	0.900	0.381		
			<i>C. stigmæus</i>	0.952	0.078		
			<i>C. fragilis</i>	0.133	0.918		

Dado que los factores son ortogonales se atribuye un tipo de distribución independiente para cada uno, los cuales serán nombrados a partir de este momento como sigue: grupo 1 /factor 1 = tipo térmico 1, grupo 1 /factor 2 = tipo térmico 2, grupo 2/factor 1 = tipo térmico 3, grupo 2/factor 2 = tipo térmico 4, grupo 3/factor 1 = tipo térmico 5.

Las series representativas se observan en la Figura 7, donde también se muestran las correlaciones entre especies y con el tipo; todas son significativas estadísticamente ($P > 0.01$, $n = 19$) y directamente proporcionales. La descripción de cada tipo, se detalla en líneas posteriores y considera los intervalos de temperatura que son preferenciales en la curva de distribución (aquellos con valores mayores a 1), tanto en su amplitud como su máximo. Algunas consideraciones sobre las especies son derivadas del Anexo 3.

Tipo **térmico 1**; 15-26/22. Incluye a *Sardinops caeruleus*, *Ceratoscopelus townsendi*, *Triphoturus mexicanus*, *Scomber japonicus* y *Citharich thys xanthostigma* que son especies con un amplio intervalo de distribución pero con tendencia a habitar aguas cálidas. Lo anterior define al tipo ya que su máximo lo comparten **sólo** dos especies, *Scomber japonicus* y *Sardinops caeruleus* y esta última presenta dos picos bien definidos asociados a bajas y altas temperaturas.

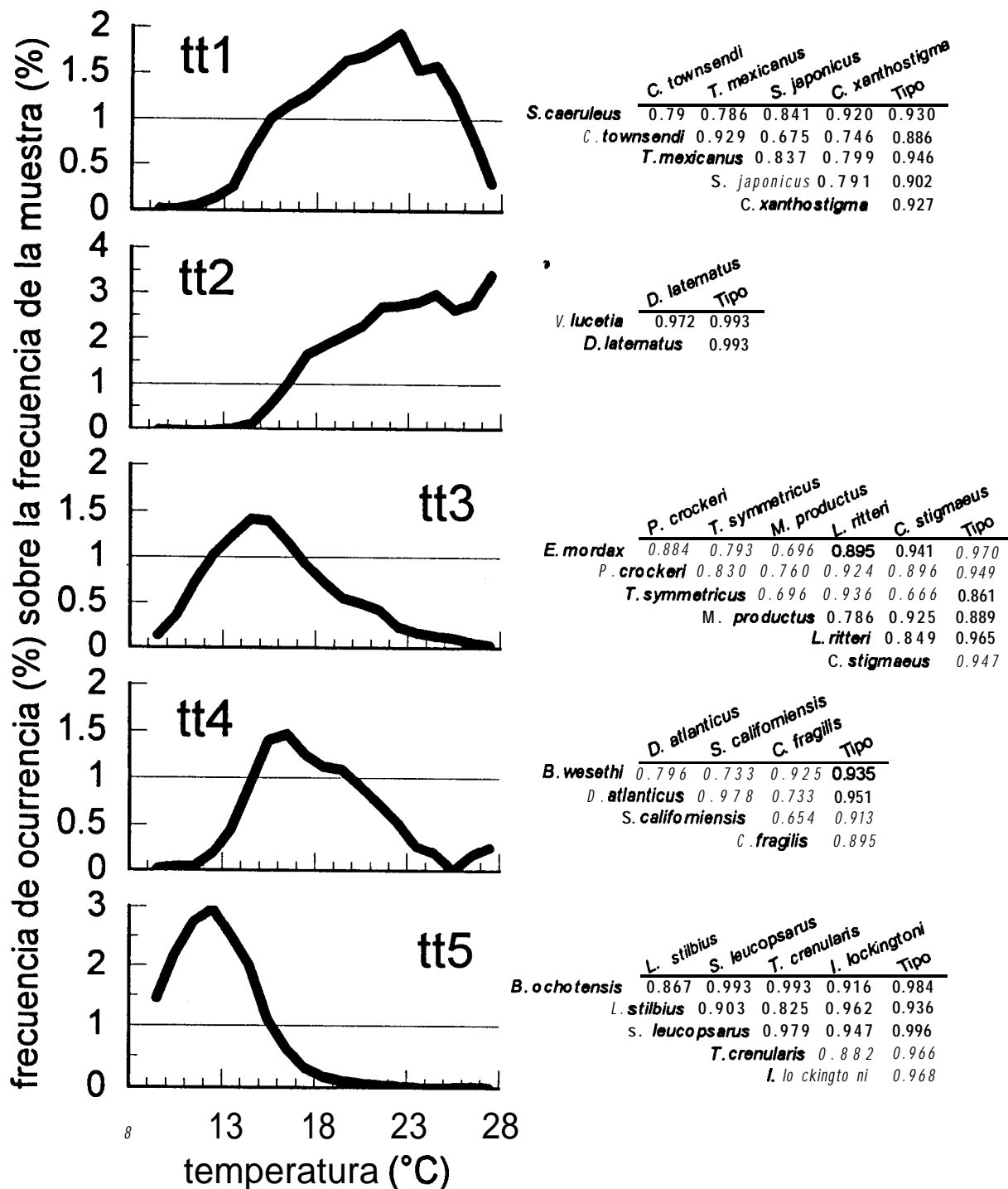


Figura 7. Tipos de distribución larval en el dominio térmico: tt1 = tipo térmico 1, tt2 = tipo térmico 2, tt3 = tipo térmico 3, tt4 = tipo térmico 4 y tt5 = tipo térmico 5. A la derecha se muestra la correlación entre las especies que lo conforman y también con el primer factor derivado del ACP.

Tipo térmico 2; 16-28/28, incluye a *Vinciguerria lucetia* y *Diogenichthys laternatus* que al igual que las especies del tipo anterior habitan en un intervalo muy amplio de temperaturas con preferencia hacia las cálidas. El máximo de la distribución en este dominio está representado por el último intervalo, la carencia de datos a valores más altos de temperatura no permite distinguir si su ubicación es la correcta, puesto que no se conoce la forma exacta de la curva.

Tipo térmico 3; 12-16/14, incluye a *Engraulis mordax*, *Protomyctophum crockeri*, *Trachurus s ymme tricus*, *Merluccius produc tus*, *Lampan yc tus ritteri* y *Citharich th ys stigmaeus* que son especies distribuidas en un intervalo estrecho de temperaturas asociadas a aguas frías, sólo *Engraulis mordax* presenta el mismo máximo que el tipo.

Tipo térmico 4; 15-19/16, incluye a *Bathylagus wesethi*, *Diogenichthys atlanticus*, *Symbolophorus californiensis* y *Citharichthys fragilis*, son especies que se distribuyen en un intervalo estrecho de temperaturas y se asocian a aguas templadas, sobre todo las dos primeras que presentan el mismo máximo que el tipo, las dos últimas lo tienen a los 15°C y muestran un intervalo aún más corto.

Tipo térmico 5; 9-15/12, incluye a *Bathylagus ochotensis*, *Leuroglossus stilbius*, *Stenobrachius leucopsarus*, *Tarletonbeania crenularis* y *lcichth ys lockingtoni* especies que habitan en un intervalo estrecho de temperaturas en las aguas más frías de toda el área de estudio. Salvo *Tarletonbaenia crenularis*, que presenta un máximo a los 11°C, las demás tienen el del tipo. El extremo inferior de la distribución no se aprecia por la carencia de datos.

6.2. Distribución en el dominio temporal

Las tendencias de la distribución del muestreo en el dominio temporal para los periodos 1951-84 y 1954-84 son similares; mientras que el periodo 1954-60 es distinto a los

anteriores, principalmente en los meses de mayo y junio donde la proporción de la muestra es comparativamente muy superior, con diferencias aproximadas de 4% (Figura 8).

Se obtuvieron los meses preferenciales de desarrollo por especie (Anexo 4). Las series derivadas se correlacionaron, 19 especies presentan al menos una relación positiva estadísticamente significativa ($P > 0.01$, $n = 12$) y fueron normalizadas y sometidas al AG; *Diogenichthys atlanticus*, *Diogenichthys latematus* y *Protomyctophum crockeri* con ninguna de las especies se correlacionan (Tabla 8).

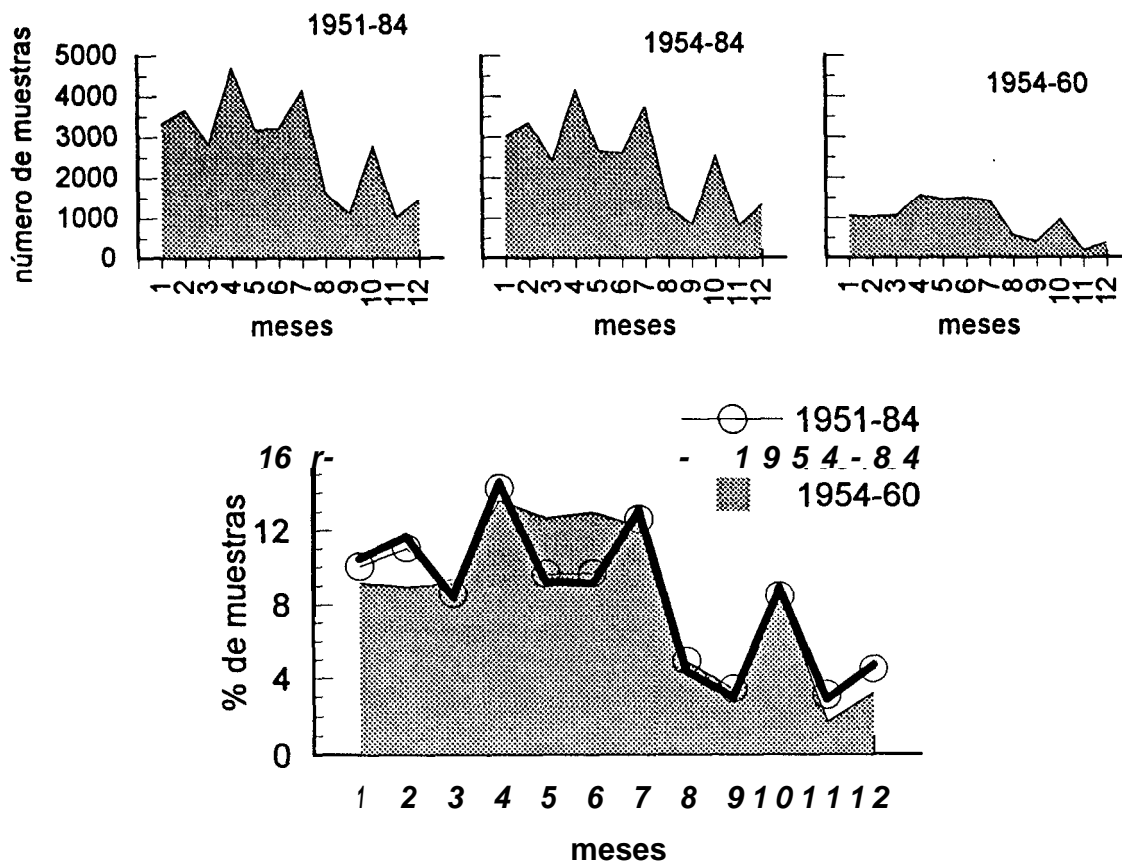


Figura 8. Distribución de la muestra en el dominio temporal. Se considera para cada periodo el número (paneles superiores) y porcentaje (pánel inferior) de muestras por mes. En el eje de las ordenadas el 1 corresponde con enero y así sucesivamente hasta 12 que es diciembre.

Considerando el AG y cortando a un nivel alto de similitud se segregan dos grupos integrados por nueve y diez especies respectivamente (Figura 9). Estas asociaciones procesadas mediante el uso del ACP derivan tres factores en cada grupo, definidos por un porcentaje de variancia explicada superior al 90% en cada uno (Tabla 9), correlaciones residuales muy bajas (Tabla 10) y correlaciones altas entre las especies y la serie de su factor asociado (Tabla 11). En el AG al cortar a un nivel de 16% se definen tres asociaciones por grupo que coinciden totalmente con la composición específica determinada por los factores en el ACP.

Los factores a partir de este momento serán nombrados de la siguiente manera: grupo 1/factor 1 = tipo temporal 1, grupo 1/factor 2 = tipo temporal 2, grupo 1 /factor 3 = tipo temporal 3, grupo 2/factor 1 = tipo temporal 4, grupo 2/factor 2 = tipo temporal 5 y grupo 2/factor 3 = tipo temporal 6.

Las tres especies que no entraron al análisis fueron consideradas como un tipo más (tipo temporal 7), porque muestran una distribución de estaciones positivas muy parecida a la muestral y los valores de sus series de meses preferenciales se aproximan más a 1 (ver Anexo 4).

Las series de los tipos temporales, así como las correlaciones entre las especies y con el tipo, se observan en la Figura 10. En cada caso todas las relaciones son estadísticamente significativas ($P > 0.01$, $n = 12$).

En la siguiente descripción de los tipos se considera las estaciones del año en las que se distribuyen preferencialmente (invierno, enero a marzo; primavera, abril a junio; verano, julio a septiembre; y otoño, octubre a diciembre) y el mes donde se ubica el máximo. Las especificaciones de las especies son derivadas del Anexo 4.

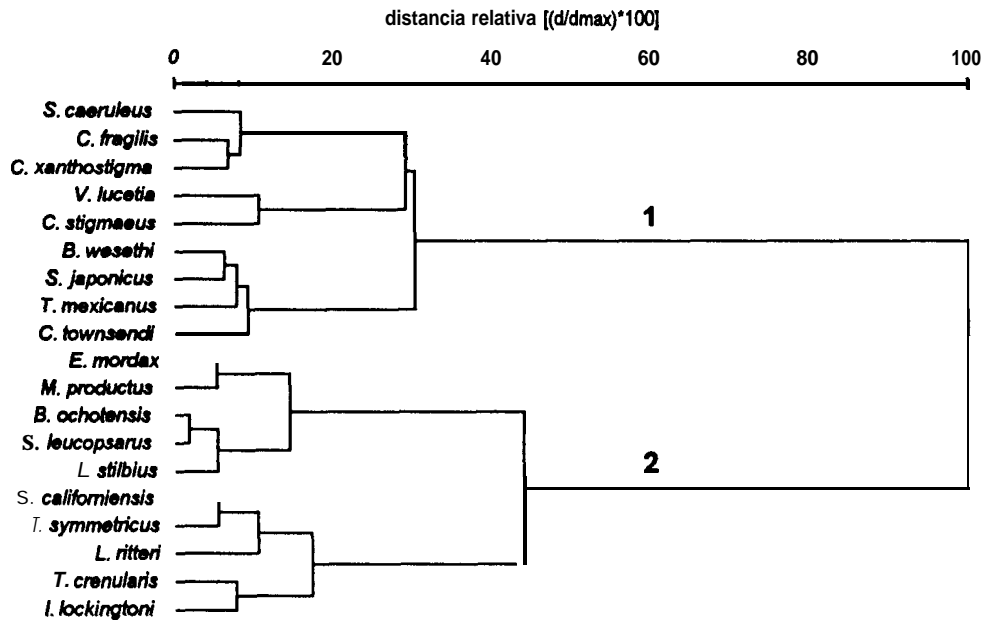


Figura 9. Dendrograma que muestra las asociaciones entre las especies en el dominio temporal. El método de agrupación es el propuesto por Ward (1963).

Tabla 9. Eigenvalores, porcentajes de variancia explicada y acumulada estimados mediante ACP para cada grupo de meses preferenciales de distribución larval.

Factores	Eigenvalor	% variancia	
		% variancia	acumulada
grupo 1			
1	5.34	59.30	59.30
2	1.82	20.27	79.57
3	1.37	15.27	94.84
grupo 2			
1	6.26	62.60	62.60
2	2.62	26.17	88.77
3	0.64	6.43	95.20

Tabla 10. Correlaciones entre los residuos del ACP para las especies de cada grupo de meses preferenciales de distribución larval.

grupo 1								
	<i>B. wesethi</i>	<i>V. lucetia</i>	<i>C. townsendi</i>	<i>T. mexicanus</i>	<i>S. japonicus</i>	<i>C. stigmaeus</i>	<i>C. fragilis</i>	<i>C. xanthostigma</i>
<i>S. caeruleus</i>	0.013	-0.009	-0.042	0.035	-0.028	0.027	-0.048	-0.002
<i>B. wesethi</i>		-0.005	-0.026	0.016	-0.009	0.011	-0.011	0.008
<i>V. lucetia</i>			0.025	-0.004	-0.029	-0.046	0.006	-0.013
<i>C. townsendi</i>				-0.059	0.018	-0.037	0.038	-0.029
<i>T. mexicanus</i>					-0.044	0.005	-0.039	0.029
<i>S. japonicus</i>						0.028	0.027	-0.006
<i>C. stigmaeus</i>							-0.013	0.008
<i>C. fragilis</i>								-0.012
grupo 2								
	<i>B. ochotensis</i>	<i>L. stilbius</i>	<i>S. leucopsarus</i>	<i>S. californiensis</i>	<i>T. crenularis</i>	<i>T. symmetricus</i>	<i>I. lockingtoni</i>	<i>M. productus</i>
<i>E. mordax</i>	-0.044	-0.028	-0.051	-0.034	0.002	0.033	0.059	0.016
<i>B. ochotensis</i>		0.001	0.039	0.033	-0.008	-0.037	-0.034	-0.032
<i>L. stilbius</i>			0.014	-0.001	0.007	0.010	-0.024	0.001
<i>S. leucopsarus</i>				0.030	-0.014	-0.033	-0.037	-0.045
<i>S. californiensis</i>					-0.001	-0.032	-0.032	-0.020
<i>T. crenularis</i>						0.012	-0.021	0.031
<i>T. symmetricus</i>							0.023	0.031
<i>I. lockingtoni</i>								0.006
<i>M. productus</i>								
<i>L. ritteri</i>								-0.023

Tabla II. Correlaciones entre las series de meses preferenciales de distribución larval por especie y los factores derivados del ACP por grupo. Para cada especie se evidencía con negritas el mayor coeficiente.

grupo 1	factor1	factor2	factor3	grupo2	factor 1	factor 2	factor 3
<i>S. caeruleus</i>	0.426	0.109	0.853	<i>E. mordax</i>	0.937	0.033	-0.176
<i>B. wesethi</i>	0.971	0.170	0.122	<i>B. ochotensis</i>	0.940	0.129	0.246
<i>V. lucetia</i>	0.335	-0.850	0.348	<i>L. stilbius</i>	0.926	0.305	0.135
<i>C. townsendi</i>	0.828	-0.386	0.301	<i>S. leucopsarus</i>	0.939	0.159	0.206
<i>T. mexicanus</i>	0.909	-0.235	0.217	<i>S. californiensis</i>	0.122	0.955	0.201
<i>S. japonicus</i>	0.891	0.009	0.385	<i>T. crenularis</i>	0.025	0.486	0.857
<i>C. stigmaeus</i>	-0.071	-0.985	-0.081	<i>T. symmetricus</i>	0.198	0.932	0.228
<i>C. fragilis</i>	0.274	0.013	0.941	<i>I. lockingtoni</i>	0.389	0.503	0.726
<i>C. xanthostigma</i>	0.202	-0.342	0.904	<i>M. productus</i>	0.955	-0.020	-0.136
				<i>L. ritteri</i>	0.674	0.691	0.197

- Tipo temporal 1; invierno y verano/agosto. Incluye a *Sardinops caeruleus*, *Citharichthys fragilis* y *Citharichthys xanthostigma*, especies que desovan preferencialmente en verano y dos de ellas comparten el máximo con el tipo, *Sardinops caeruleus* y *Citharichthys fragilis*, mientras que *Citharichthys xanthostigma* tiene su máximo en septiembre. *Sardinops caeruleus* también aparece en primavera.
- Tipo temporal 2; verano-otoño/octubre. Incluye a *Vinciguerria lucetia* y *Citharichthys stigmaeus*, ninguna de las dos comparte el máximo con el tipo (agosto y noviembre respectivamente) y *Citharichthys stigmaeus* extiende su distribución hasta enero.
- Tipo temporal 3; primavera-principios de otoño/agosto. Incluye a *Bathylagus wesethi*, *Ceratoscopelus townsendi*, *Triphoturus mexicanus* y *Scomber japonicus*. Las últimas tres especies presentan el mismo máximo que el tipo, mientras que *Bathylagus wesethi* lo tiene en junio. *Ceratoscopelus townsendi* y *Triphoturus mexicanus* son las únicas que extienden su distribución hasta octubre.
- Tipo temporal 4; invierno-primavera/marzo. Incluye a *Engraulis mordax*, *Bathylagus ochotensis*, *Leuroglossus stilbius*, *Stenobranchius leucopsaurus* y *Merluccius productus*. Tres de las cinco especies comparten el máximo con el tipo (*Engraulis mordax*, *Leuroglossus stilbius*, y *Merluccius productus*) y se distribuyen preferencialmente sólo entre enero y abril, las dos restantes presentan su máximo en enero.
- Tipo temporal 5; primavera-principios de verano/mayo. Incluye a *Symbolophorus californiensis*, *Lampanyctus ritteri*, *Trachurus symmetricus*. Las dos primeras comparten el máximo del tipo, la última lo presenta en junio. *Lampanyctus ritteri* también se distribuye preferencialmente en el invierno.

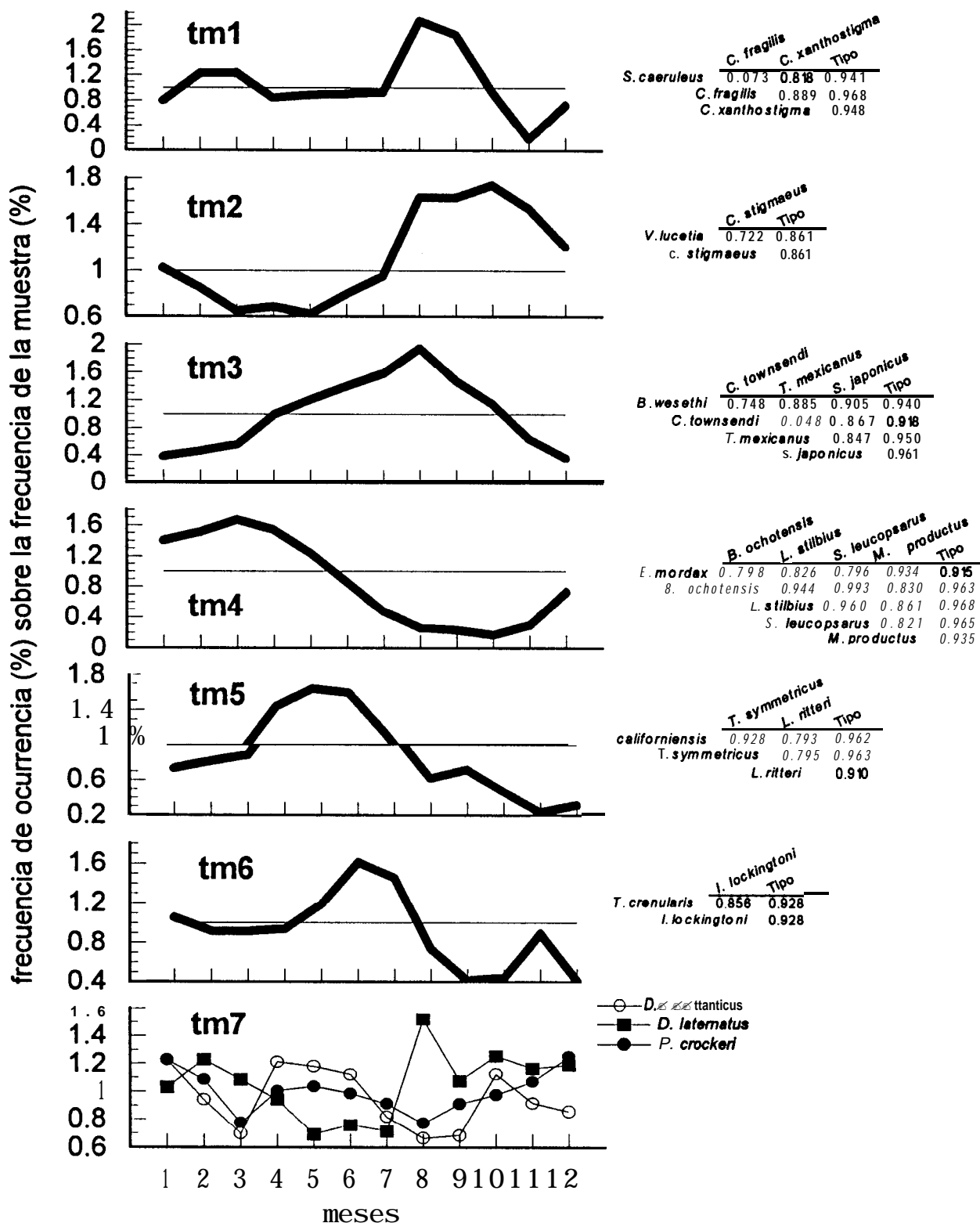


Figura10. Tipos de distribución larval en el dominio temporal: tipo temporal 1 = tm1 , tipo temporal 2 = tm2, tipo temporal 3 = tm3, tipo temporal 4 = tm4, tipo temporal 5 = tm5, tipo temporal 6 = tm6 y tipo temporal 7 = tm7. A la derecha se aprecia la correlación entre las especies que los conforman y también con el primer factor derivado del ACP; salvo en las especies del tm7 porque no tienen regresiones estadísticamente significativas.

Tipo temporal 6; finales de primavera-principios de **verano/junio**. Incluye a ***Tarletonbeania crenularis e Icichthys lockingtoni***. Ambas comparten el máximo mostrado por el tipo **y** distribuciones preferenciales durante los primeros meses de invierno **y** ***Tarletonbaenia crenularis*** un pequeño pico en noviembre.

Tipo temporal 7; ***Diogenichthys atlanticus, Diogenichthys laternatus y Protomyctophum crockeri***. Las primeras dos especies presentan tres picos, ***Diogenichthys atlanticus*** en enero (el máximo), abril **y** octubre, mientras que ***Diogenichthys laternatus*** en febrero, agosto (el máximo) **y** octubre. Por su parte ***Protomyctophum crockeri*** tiene dos uno en mayo **y** otro en diciembre (el máximo).

6.3. Distribución en el dominio espacial

Una gran área del SCC fue muestreada por el programa **CalCOFI** durante el periodo que comprende este estudio. Para realizar el análisis espacial se consideraron 105 cuadrantes (1°X1°; W, N), que en general corresponden con la zona más costera del muestreo (Figura II). A partir de estos cuadrantes (en el que se consideró cada uno como un intervalo), se obtuvieron series de preferencias en la distribución de cada especie (**Anexo 5**) que se correlacionaron entre ellas, mostrando la que menos tuvo dos relaciones estadísticamente significativas ($P > 0.01$, $n = 105$) positivas, ***Diogenichthys laternatus*** (Tabla 12).

Las series procesadas mediante el AG muestran dos grupos cortando a un alto nivel de similitud, integrados por **12 y 10** especies respectivamente (**Figura 12**). Al validarlos por el ACP el primero está definido por tres factores, mientras que el segundo únicamente por dos (Tablas 13-15). En ese contexto, en el AG a un nivel de similitud de 25% las asociaciones específicas coinciden casi totalmente con aquellas que interpretan a cada factor derivado del ACP; la única que no muestra coherencia entre los dos análisis es ***Ceratoscopelus townsendi*** que bajo el AG comparte la asociación con ***Vinciguerria lucetia, Diogenichthys laternatus y Triphoturus mexicanus***, mientras que por el ACP se agrupa con ***Bathylagus wesethi, Diogenichthys atlanticus, Protomyctophum crockeri, Symbolophorus***

californiensis, *Trachurus s ymme tricus* y *Lampanyctus ritteri*.

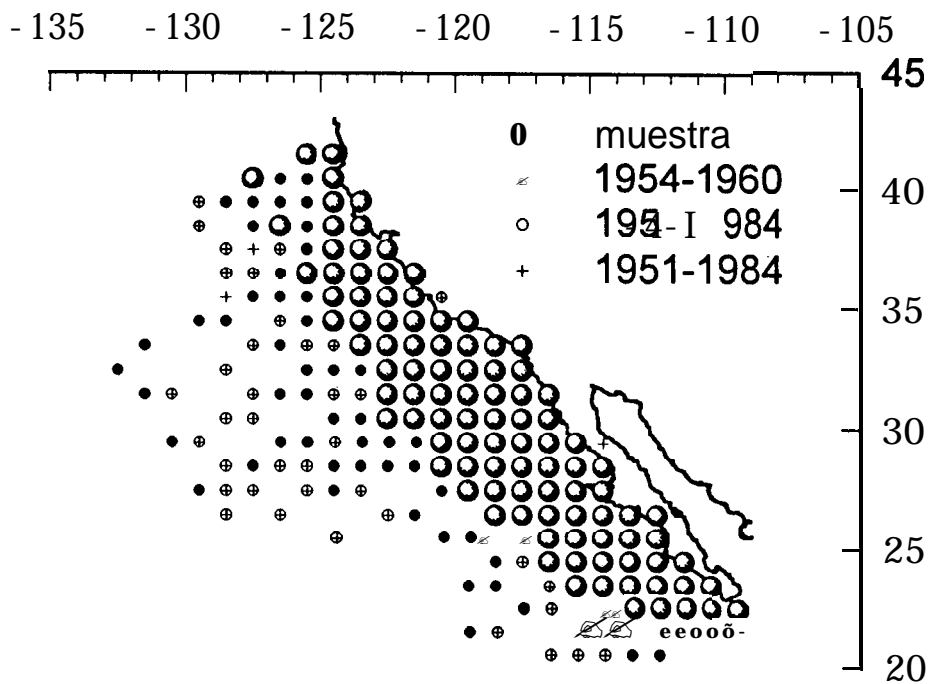


Figura II. Cuadrantes (1°X1° W, N) donde el programa CalCOFI obtuvo muestras en diferentes periodos, el centro del símbolo representa el centro del cuadrante. Aquellos seleccionados para el análisis espacial de este trabajo (105) son representados con una esfera.

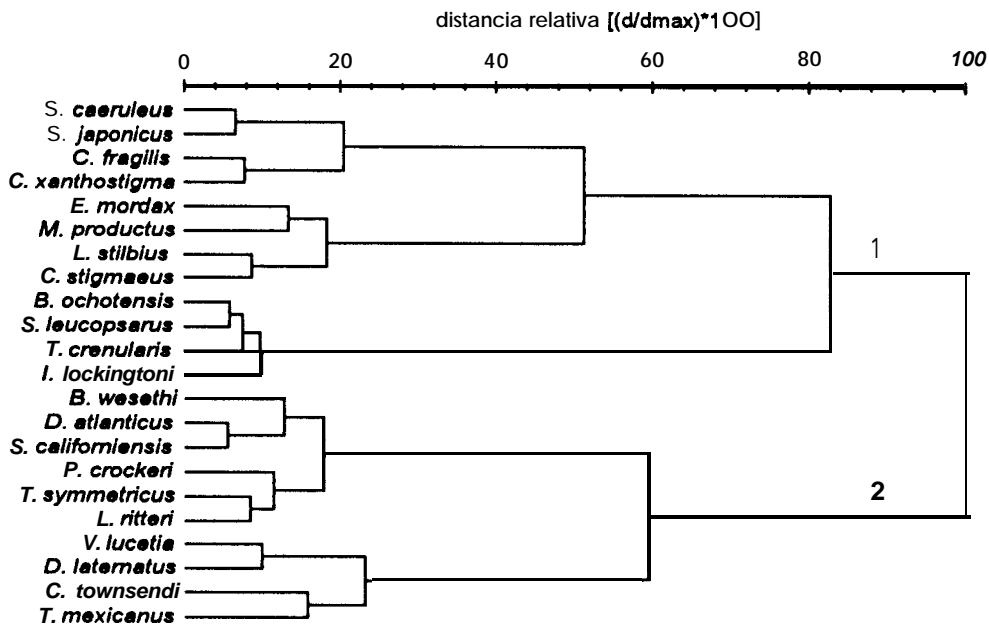


Figura 12. Dendrograma que muestra las asociaciones entre las especies en el dominio espacial. El método de agrupación es el propuesto por Ward (1963).

Tabla 15. Correlaciones entre las series de cuadrantes preferenciales de distribución larval por especie y los factores derivados del ACP por grupo. Para cada especie se evidencia con negritas el mayor coeficiente.

WUDO 1	factor 1	factor 2	factor 3	grupo 2	factor 1	factor 2
s. <i>caeruleus</i>	-0.307	0.167	0.884	6. <i>wesethi</i>	0.844	0.422
E. mordax	-0.169	0.789	0.481	V. lucetia	0.027	0.974
B. ochotensis	0.952	0.157	-0.213	C. townsendi	0.858	0.595
L. <i>stilbius</i>	0.203	0.952	-0.015	D. atlanticus	0.934	0.082
s. <i>leucopsarus</i>	0.888	0.304	-0.247	D. laternatus	-0.431	0.847
T. crenularis	0.989	-0.06	-0.154	P. crockeri	0.815	-0.333
I. lockingtoni	0.929	0.027	-0.181	S. californiensis	0.95	0.013
S. japonicus	-0.312	0.191	0.818	T. mexicanus	0.295	0.793
M. productus	-0.028	0.853	0.276	T. symmetricus	0.983	0.016
c. <i>stigmaeus</i>	0.368	0.848	-0.103	L. ritteri	0.928	-0.225
C. fragilis	-0.119	0.015	0.908			
C. xanthostigma	-0.243	0.033	0.893			

Cada factor representa un tipo de distribución espacial y se nombran como sigue: grupo 1 /factor 1 =tipo espacial 1, grupo 1 /factor 2 =tipo espacial 2, grupo 1 /factor 3 = tipo espacial 3, grupo 2/factor 1 =tipo espacial 4 y grupo 2/factor 2 =tipo espacial 5.

La distribución espacial de los tipos se muestra en la Figura 13, donde también pueden apreciarse las correlaciones entre las especies que conforman a cada uno y con su tipo; todas son significativas ($P > 0.01$, $n = 105$) y directamente proporcionales.

La caracterización de los tipos se describe en las siguientes líneas, donde se considera la zona preferencial en la que se distribuyen las larvas (costera o oceánica) y el nombre del lugar más cercano en el que se ubica el máximo. Las anotaciones respecto a las especies son derivadas de las figuras mostradas en el Anexo 5.

Tipo espacial 1; **costero/Cabo Mendocino**. Incluye a ***Bathylagus ochotensis***, ***Stenobranchius leucopsarus***, ***Tarletonbeania crenularis*** e ***Icichthys lockingtoni***. Estas son las especies que se distribuyen más al norte del área de estudio y llegan a extenderse hasta Punta Eugenia, como ***Bathylagus ochotensis***, pero prácticamente no se presentan al sur de la Cuenca del Sur de California.

Tipo espacial 2; costero/Cuenca del Sur de California. Incluye a *Engraulis mordax*, *Leuroglossus stilbius*, *Merluccius productus* y *Citharichthys stigmaeus*, que son especies que extienden su distribución desde San Francisco hasta Bahía Magdalena. De hecho, las preferencias de distribución larval de *Merluccius productus* son mayores en las inmediaciones de Bahía Magdalena que en la Cuenca del Sur de California.

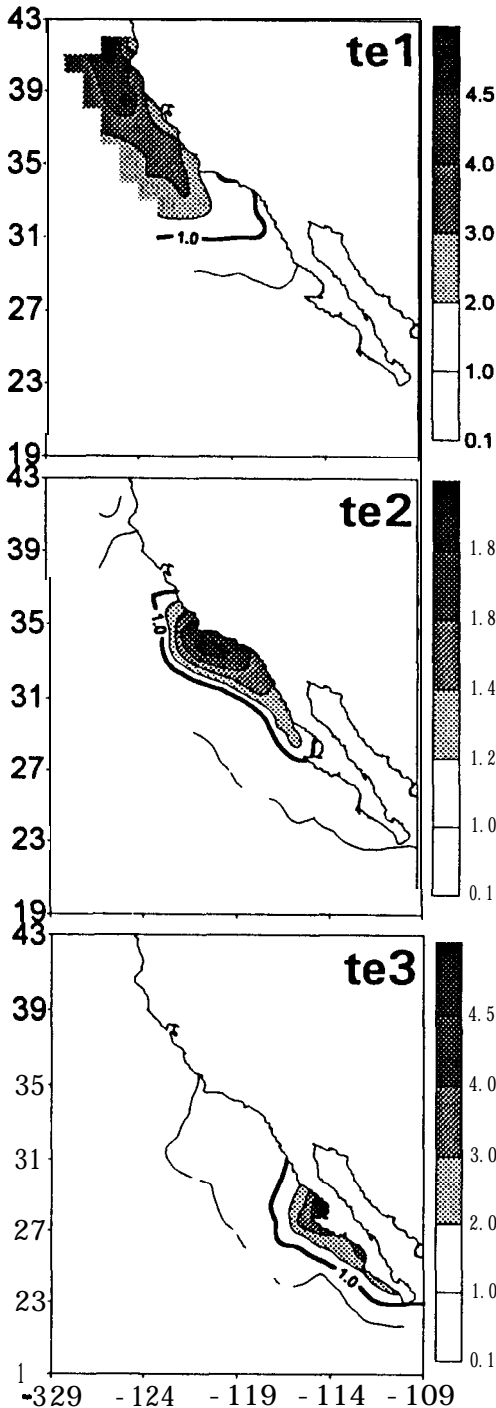
Tipo espacial 3; costero/Bahía Sebastian Vizcaino. Incluye a *Sardinops caeruleus*, *Scomber japonicus*, *Citharichthys fragilis* y *Citharichthys xanthostigma*. Las dos primeras muestran zonas preferenciales de distribución desde la Cuenca del sur de California hasta Cabo San Lucas.

Tipo espacial 4; oceánico/Punta Baja. Incluye a *Bathylagus wesethi*, *Ceratoscopelus townsendi*, *Diogenichthys atlanticus*, *Protomyctophum crockeri*, *Symbiolophus californiensis*, *Trachurus symmetricus* y *Lampanyctus ritteri*, especies que se distribuyen desde San Francisco hasta Punta Eugenia, aunque *Protomyctophum crockeri* y *Lampanyctus ritteri* llegan a extenderse hasta la parte más norteña del área de estudio, arriba de Cabo Mendocino, y *Ceratoscopelus townsendi* hasta la parte sur, Cabo San Lucas.

Tipo espacial 5; oceánico/Bahía Magdalena. Incluye a *Vinciguerria lucetia*, *Diogenichthys laternatus* y *Triphoturus mexicanus*, que son especies que se distribuyen desde la Cuenca del Sur de California hasta Cabo San Lucas.

6.4. Patrones de distribución considerando los tres dominios

La ubicación conjunta de las especies, caracterizadas bajo sus tipos en los tres dominios, muestra que sólo diez especies presentan patrones similares (cinco patrones, dos especies por patrón), las restantes 12 tienen representaciones únicas (Figura 14).



	<i>S. leucopsarus</i>	<i>T. crenularis</i>	<i>I. lockingtoni</i>	Tipo
<i>B. ochofensis</i>	0.947	0.943	0.916	0.988
<i>S. leucopsarus</i>	0.896	0.823		0.952
<i>T. crenularis</i>		0.893		0.969
<i>I. lockingtoni</i>			0.942	

	<i>L. stilbius</i>	<i>M. productus</i>	<i>C. styimaeus</i>	Tipo
<i>E. mordax</i>	0.701	0.716	0.549	0.836
<i>L. stilbius</i>	0.772		0.881	0.954
<i>M. productus</i>		0.599		0.875
<i>C. styimaeus</i>			0.862	

	<i>S. japonicus</i>	<i>C. fragilis</i>	<i>C. xanthostigma</i>	Tipo
<i>S. caeruleus</i>	0.932	0.729	0.741	0.935
<i>S. japonicus</i>	0.636	0.690		0.895
<i>C. fragilis</i>		0.905		0.897
<i>C. xanthostigma</i>			0.916	

Figura 13. Tipos de distribución larval en el dominio espacial: tipo espacial 1 = te1, tipo espacial 2 = te2, tipo espacial 3 = te3, tipo espacial 4 = te4 y tipo espacial 5 = te5. A la derecha se denota la correlación entre las especies que lo conforman y también con el primer factor derivado del ACP.

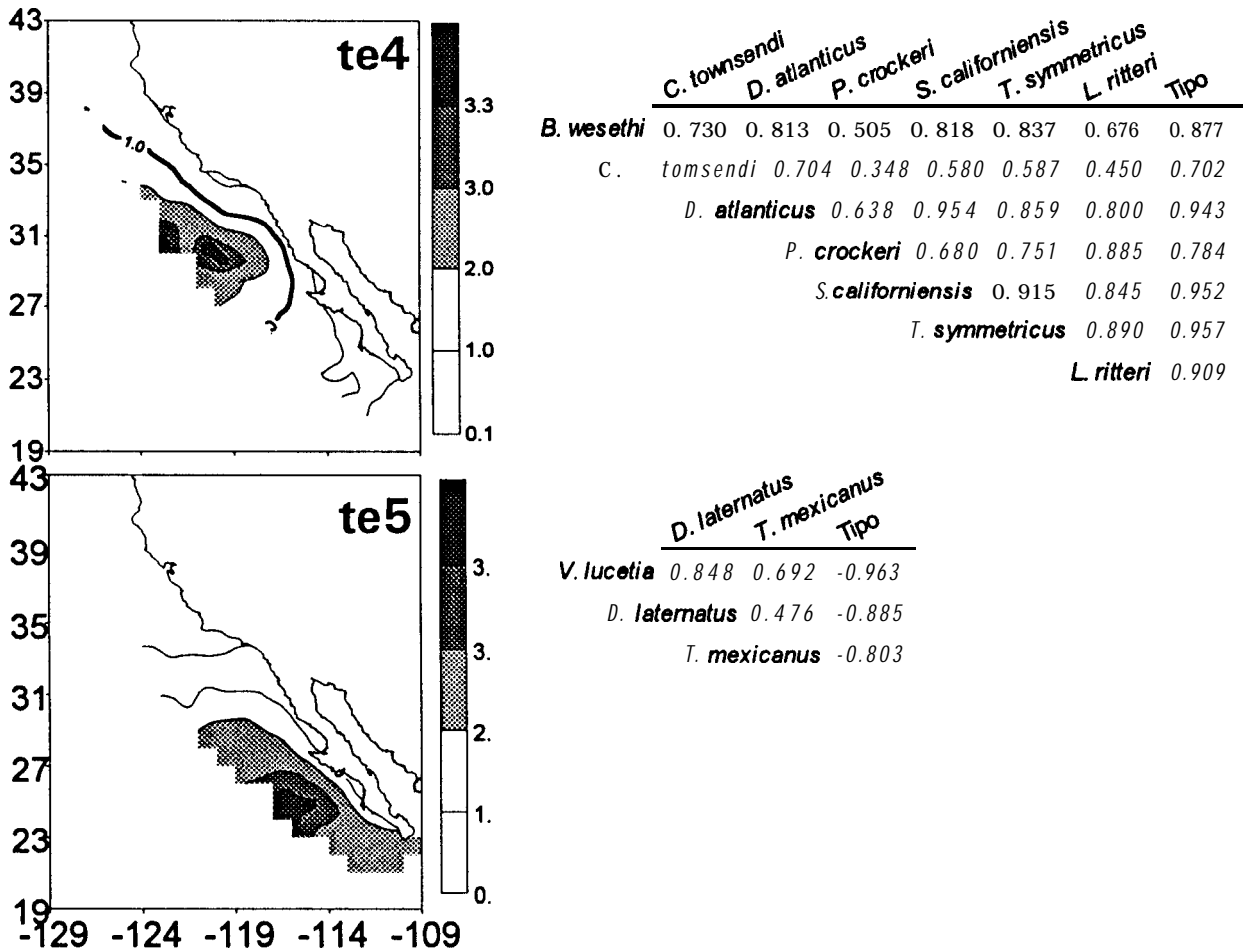


Figura 13. (Continuación)

Las relaciones de los tipos en dos dominios son mostrados en los p neles a, b y c de la **Figura 14**, para aquellas en las que se presenta el t rmico se ubican los espacios que ser an poco probables de ser ocupados en la naturaleza: 1) espacial-t rmico; altas temperaturas en zonas norte as (coordenadas 1, 1; 1, 2; 2, 1; y 2, 2) y bajas temperaturas en zonas sure as costeras (3, 3 y 3, 5) u oce nicas (5, 3 y 5,4); y 2) temporal-t rmico, meses c lidos con bajas temperaturas (2,5; 3,3; y 3,5) y meses fr os asociados a altas temperaturas (4,1 y 4,2). En la relaci n temporal-espacial te ricamente todos podr an ser ocupados.

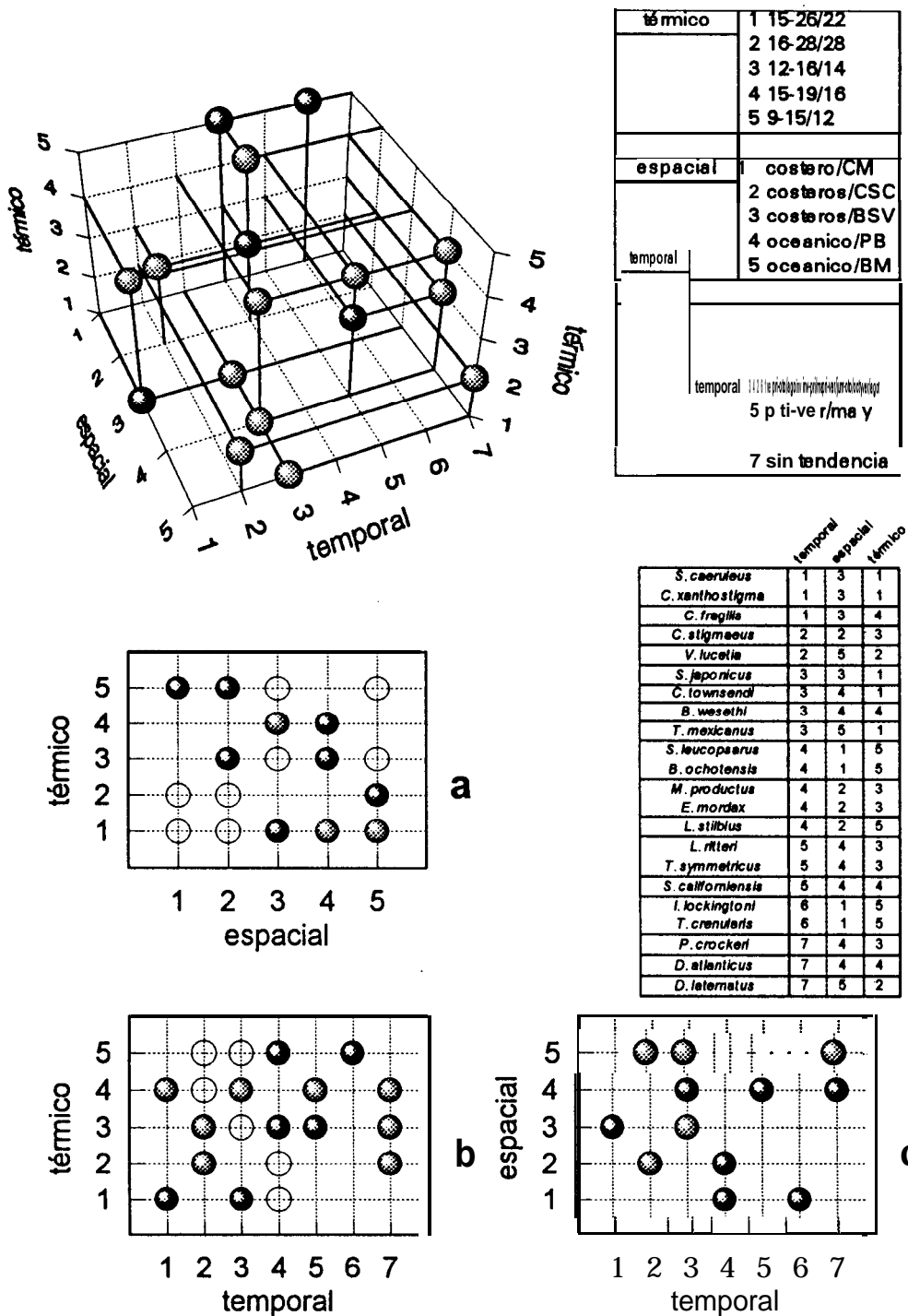


Figura 14. Patrones de distribución larval definidos por los tipos en cada dominio, caracterizados en las primeras tres tablas, y representan a una o dos especies (coordenadas de la última tabla). Las proyecciones que relacionan a dos dominios se muestran en a, b y c. La posición de una esfera gris ubica una especie, la de una negra a más de una; los círculos vacíos representan combinaciones de tipos poco probables de ser encontradas en el sistema (ver texto). CM= Cabo Mendocino, CSC = Cuenca del Sur de California, BSV =Bahía Sebastian Vizcaino, PB = Punta Baja, BM = Bahía Magdalena, inv = invierno, pri = primavera, ver = verano, oto = otoño, mar = marzo, may = mayo, jun = junio, ago = agosto y oct = octubre

7. Análisis

En este trabajo se analiza la **distribución** de 22 especies de peces en su fase **larvaria** bajo tres dominios: **térmico**, temporal **y** espacial. En este capítulo se discuten, primeramente, algunos aspectos referentes al tratamiento metodológico, **así** como las diferencias entre las agrupaciones en el dominio espacial señaladas por otros autores **y** las derivadas del presente estudio. Además, se consideran los mecanismos o procesos **físicos** que **podrían** influir sobre la distribución larvaria. Finalmente se argumenta el significado de los patrones resultantes desde una perspectiva ecológica.

7.1. Aspectos metodológicos

El primero a tratar es sobre la forma en que se consideraron los registros larvales para realizar este estudio. Muchos de los trabajos que consideran la distribución de los estadios tempranos en el SCC se han llevado **a cabo sobre la base de la abundancia** que presentan los organismos en los distintos dominios (p.e. Ahlstrom 1968, 1969 **y** 1972; Kramer **y** Ahlstrom 1968; Kramer 1970; Hewitt 1980).

Sin embargo, el uso de los registros de ocurrencia, cuando se compara a dos o más categorías **taxónomicas**, ayuda a minimizar la distancia entre las cantidades utilizadas (por ejemplo número de organismos recolectados), la cual **podría** estar definiendo el grado estadístico de la interacción (Fager 1959). Para este trabajo *Engraulis mordax* e *Icichthys lockingtoni* fueron las especies con mayor **y** menor abundancia, **5,772,080 y** 16,139 organismos respectivamente; por su parte *Engraulis mordax* **y** *Citharichthys fragilis* son las que acumularon el mayor **y** menor número de ocurrencias, 14,486 **y** 821 respectivamente (Moser **et al.** 1993). Aunque en los dos casos las cifras implican cambios en dos órdenes de magnitud, la razón de una especie con respecto a la otra es **sustancialmente** diferente (357.65 en el primero, 17.64 en el segundo). Además, cuando se manejan áreas muy grandes, que cubren distintos tipos de **hábitats**, es más recomendable el utilizar datos de **presencia/ausencia** que trabajar con la abundancia porque las diferencias entre algunos

valores **podrían** causar sesgos en los resultados (Fager y McGowan 1963).

El segundo aspecto es en relación al uso de larvas como un acercamiento a la comprensión de las estrategias reproductivas en **términos** del desove. Si bien es cierto que los huevos son el indicador más directo, el conocimiento sobre sus **características** a nivel **específico** es insuficiente **y** en muchas de las colecciones **ictioplanctónicas** no se encuentran identificados (Moser **y** Smith 1993a). Por ejemplo, el programa CalCOFI tiene contabilizados datos de huevos **sólo** para tres especies: ***Sardinops caeruleus*, *Engraulis mordax* **y** *Cololabis saira*** (Anónimo 1988); por lo que establecer un análisis de asociaciones en esa etapa de vida **sería** extremadamente restringido.

Aun **así** algunos estudios demuestran como las tendencias en la **distribución** sobre diferentes dominios es muy similar entre huevos **y** larvas. Para ***Sardinops caeruleus* **y** *Engraulis mordax*** previamente se mostró por separado la distribución de huevos **y** larvas, bajo los dominios **térmico** (Lluch-Belda et **al.** 1991 b), temporal (sobre una base mensual) **y** espacial (Moser et **al.** 1993; Hernández-Vázquez 1994) **y** en los tres casos el comportamiento observado en las dos distintas fases es esencialmente el mismo.

El último aspecto se refiere al empleo del análisis de intervalos preferenciales en la distribución (Lluch-Belda et **al.** 1991 b). La **técnica** define series que tienen la misma tendencia que las que se observarían al obtener probabilidades de desove por intervalo, hecho derivado por relacionar, a **través** de un cociente, la frecuencia con que se presenta una especie sobre la frecuencia con la que se **muestreó**. La diferencia sucede porque en la técnica aplicada en el presente estudio lo que se comparan son frecuencias porcentuales.

Adicionalmente, la ventaja del **método** utilizado sobre otras formas de representar la distribución radica en que se asigna un nivel a partir del cual se establecen las preferencias por especie bajo cualquier dominio, las cuales son independientes de la frecuencia del muestreo. Hasta el momento lo anterior únicamente se había realizado con cuatro especies **y** considerando **sólo** el dominio **térmico**: ***Sardinops caeruleus*, *Engraulis***

mordax (Lluch-Belda et *al.* 1991 b, periodo 1951-89), *Scomber japonicus* y *Trachurus symmetricus* (Bautista-Romero 1997, periodo 1951-84).

7.2. Comparación de las agrupaciones en el dominio espacial

De acuerdo con los resultados, en el dominio espacial se definieron cinco tipos de distribución (Figura 13). Los centros larvales de tres de ellos se encuentran asociados a la costa, los dos restantes se ubican en la zona netamente oceánica. Como se mencionó en apartados anteriores el segregar el efecto del muestreo mediante la técnica de Lluch-Belda et *al.* (1991 b) permite apreciar las zonas de la distribución en las cuales las larvas de cada especie se presentan más frecuentemente. La ubicación geográfica de cada una de ellas concuerda de manera general con las que han observado Moser et *al.* (1993); sin embargo, las asociaciones encontradas en este trabajo coinciden **sólo** parcialmente con las propuestas por Loeb et *al.* (1983b), Moser et *al.* (1987) y Moser y Smith (1993b).

Loeb *et al.* (1983b), Moser *et al.* (1987) y Moser y Smith (1993b) utilizan la misma base de datos que la empleada en el presente estudio y, aunque entre ellos hay diferencias con los **periodos** que utilizan (1975, 1954-60 y 1951-84, respectivamente), muestran asociaciones muy parecidas, pero tanto el número de grupos como la composición **específica** de cada uno difiere de los resultados obtenidos en este trabajo.

Posiblemente las diferencias **estén** dadas por las distintas **técnicas** de análisis empleadas (coocurrencia contra similitudes entre las tendencias de la distribución), el número de categorías taxonómicas utilizadas (todas las de la base contra 22, ya que se pudiera estar modificando el grado de relación estadística) y la discriminación del efecto del muestreo aquí contemplada.

Sin embargo, cabe destacar que en un agregado de asociaciones que Moser *et al.* (1987) y Moser y Smith (1993b) llamaron Complejo Norteño se encuentran las especies que en este estudio se ubican cercanas a la costa y en otro que nombraron como Complejo

Sureño se agrupan todas las que **aquí** son localizadas en zonas **oceánicas; también** proponen otro complejo que denominan **Sureño Costero** que no tiene relación alguna con los dos primeros y en el se consideran **categorías** taxonómicas no contempladas en este trabajo (ver Figuras **4 y 13**). En ambos casos (Moser et *al.* **1987** y Moser y Smith **1993b**) interpretan los tres complejos como un reflejo de la naturaleza transicional de la zona y sus principales componentes zoogeográficos: el Complejo Norteño está representado por la fauna subártica-transicional y taxa predominantemente costeros, mientras que el Complejo Sureño se encuentra representado por las especies de afinidad cálida, cosmopolitas y componentes típicos del Pacífico tropical oriental.

Las discrepancias entre los resultados mostrados en este trabajo y los encontrados por Moser et *al.* (**1987**) y Moser y Smith (**1993b**) se observan al comparar las asociaciones de cada factor derivado del ACP con los grupos que se integran a cada complejo (Figuras **4 y 13**).

Loeb et *al.* (1983) mencionan que las agrupaciones derivadas pudieran ser marginales y su asociación sea definida por compartir **sólo** los extremos de la distribución, además proponen que el considerar otros factores, como el tiempo o la distribución vertical, **separaría** a los componentes del grupo; de hecho Moser et *al.* (**1987**) muestran entre años sucesivos cambios de las categorías taxonómicas entre las asociaciones de los complejos demarcados.

7.3. **Mecanismos o procesos físicos** que influyen sobre la distribución larval

Es posible, de acuerdo a la distribución espacial de las larvas, definir dos estrategias reproductivas y asociarlas a un mecanismo **físico** que permita su establecimiento: las surgencias, que sustentan a aquellas poblaciones que se reproducen cerca de la costa; y el transporte geostrofico de origen subártico, que mantiene a las oceánicas (**Bakun** y Nelson 1977; Chelton 1981).

De manera particular la localización de los tipos costeros reconocidos en este trabajo coincide con la ubicación de **BAC's (Lluch-Belda, manuscrito),** que como previamente se mencionó son zonas altamente productivas que muchas especies usan para reproducirse y/o alimentarse (Lluch-Belda et *al*, manuscrito)."

El tipo costero del norte asociado al BAC de la **Bahía** de San Francisco integra especies que se distribuyen en las aguas más frías de la zona de estudio. Según Parrish et *al.* (1981), en esta parte durante el verano se registran los niveles más altos de surgencia de toda la CC, lo que implicaría una desventaja para los organismos en sus primeras etapas de vida por el fuerte transporte de Ekman hacia zonas oceánicas. No obstante, en la parte más norteña se presenta durante invierno un fuerte flujo advectivo hacia la costa y se desarrollan remolinos semipermanentes, los cuales pueden retener a las larvas en zonas costeras. *Bathylagus ochotensis* y *Stenobranchius leucopsarus* parecen aprovechar estas condiciones para reproducirse y evitar ser trasladados hacia mar abierto, no es el caso de *Tarletonbaenia crenularis* e *Icichthys lockingtoni* que se distribuyen preferencialmente en primavera y principios de verano, épocas en las que el flujo advectivo hacia afuera de la costa empieza a incrementarse notoriamente.

El BAC de la Cuenca del Sur de California sustenta el tipo costero central en el que se integran especies que se distribuyen preferentemente en temperaturas frías. De las cuatro especies que conforman la asociación, dos tienen una amplia distribución y llegan a extenderse hasta Cabo San Lázaro, *Merluccius productus* y *Engraulis mordax*; estas dos y *Leuroglossus stilbius* se reproducen preferencialmente en invierno y primavera, mientras que *Citharychthys stigmaeus* lo hace durante verano y otoño.

¹⁰ Lluch-Belda, D (coordinador).1997. Documento de trabajo para el taller: IAI-Phase I: Comparative Studies on the Physical and Biological Environments of Upwelling Temperate Areas, Biological Action Centers. Financiado por el IAI, CICIMAR y CIBNOR. La Paz, B.C.S., México, 2 a 4 de julio de 1997. DLB: CICIMAR, Av. Instituto Politécnico Nacional s/n. Col. Palo de Sta. Rita, AP 592, La Paz, B.C.S., México, CP 23096, e-Mail dlluch@vmredipn.ipn.mx.

¹¹ Igual que la nota al pie de página #3

La distancia promedio a la que se encuentran las larvas de *Merluccius productus* se correlacionó de manera directa con la intensidad de los flujos advectivos hacia mar abierto, observándose que en los años en los cuales los organismos se encontraron más alejadas de la costa el reclutamiento **disminuyó** drásticamente (Bailey 1981). En años tipo “El Niño” la termoclina se abate y aumenta el reclutamiento de esta especie, debido a que es menos vulnerable a ser advectada a zonas oceánicas por transporte de Ekman (Hallowed 1992).

También, en la zona aledaña a la Cuenca del sur de California se ha registrado lejos de la costa una mayor proporción de larvas tardías de anchoveta (*Engraulis mordax*), en relación con larvas tempranas (Smith 1972), y en general en todo el SCC se registran larvas distribuidas más **oceánicamente** que los huevos (Hernández-Vázquez 1995), observaciones que se han utilizado como evidencias de transporte de Ekman.

Sin embargo, los modelos de circulación superficial del mar muestran que la dispersión larval de la anchoveta es **mínima** si el mes de marzo se considera como el máximo de la reproducción (Power 1986). De acuerdo a los resultados de este trabajo durante ese mes se presenta el máximo preferencial tanto de la especie como del tipo. Además en las inmediaciones de la Cuenca del Sur de California se registran durante todo el año los menores valores de transporte de Ekman (Parrish *et al.* 1981; Hernández-Vázquez 1995), lo que le confiere características propicias para la reproducción de las especies.

En esta misma zona, los estadios tempranos (larvas tempranas) del pleuronéctido *Citharichthys stigmaeus* son los que se encuentran lejos de la costa y cercanos a la superficie, mientras que los estadios tardíos se localizan cercanos a la costa y a profundidad (Sakuma y Larson 1995). Aunque en las inmediaciones de la Cuenca del Sur de California durante verano, **época** en que comienzan su reproducción, no se presenta el máximo nivel de surgencias. Los registros mensuales promedio entre julio y septiembre superan los $150 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ 100 m de línea de costa. A manera de comparación estos valores raramente se observan durante el mes de mayor intensidad (mayo) en los alrededores de Punta Eugenia (Schwing *et al.* 1996); por lo que es posible asumir que existan pérdidas de

los productos del desove debido al fuerte transporte advectivo hacia afuera de la costa. Sin embargo, para los peces planos es común la estrategia de un estadio larval muy largo, en algunos casos cercano al año como *Citharichthys stigmaeus*. Las larvas jóvenes derivan pasivamente a mar abierto y en la temporada invernal los organismos regresan a las zonas costeras para comenzar su fase de vida bentónica (Parrish *et al.* 1981; Sakuma y Larson 1995).

Adicionalmente a la advección por transporte de Ekman, otro factor que influye sobre la distribución de los organismos en sus primeras fases es la turbulencia. En particular se ha sugerido el establecimiento de una columna de agua estable (sin turbulencia) como la condición ideal para la supervivencia de las larvas de anchoveta, ya que las agregaciones de presas con el tamaño apropiado no se dispersan (Lasker 1975, 1978, 1981a y 1981 b). Para la zona donde se encuentra preferencialmente esta especie, y durante los meses de invierno y principios de primavera, existe una relación inversa entre el número de periodos de calma (cuatro días sucesivos con rachas de viento menores a 10 m s^{-1}) y la tasa de mortalidad diaria (Peterman y Bradford 1987). Aunque también se ha mencionado que periodos sostenidos con alta estabilidad pueden tener efectos adversos sobre las larvas, ya que no hay ascendencia de flujo vertical de nutrientes y la productividad primaria se reduce (Husby y Nelson 1982).

Se han simulado, utilizado tanto datos de laboratorio como observaciones de campo, los escenarios ambientales en los cuales las anchovetas presentan menores tasas de mortalidad (Wroblewski 1984; Wroblewski y Richdman 1987; Wroblewski *et al.* 1989). El modelo más complejo (Wroblewski *et al.* 1989) muestra cómo alternándose periodos cortos de turbulencia con prolongados de estabilidad (alrededor de 1 y 15 días, respectivamente) la supervivencia de la especie es mayor, condición que fue previamente sugerida por Smith y Lasker (1978).

Por su parte, el último tipo costero, el del sur, coincide con el BAC de Punta Eugenia. En él se asocian cuatro especies que se distribuyen preferentemente en temperaturas

cálidas, *Sardinops caeruleus*, *Scomber japonicus*, *Citharichthys fragilis* y *Citharychthys xanthostigma*. Se ha mostrado que la primera especie (sardina) expande su **área** de desove hasta el BAC de la Cuenca del Sur de California durante años cálidos, mientras que en años **fríos** no se observan organismos en etapas tempranas más al norte de la **Bahía** de Sebastián Vizcaíno (Lluch-Belda *et al.* 1991 a y 1992b). Algo similar se ha reportado para *Scomber japonicus* y se propone que durante eventos de calentamiento tipo “El Niño” los desplazamientos hacia **hábitats** más norteños se vinculan con mejores condiciones de vida, posiblemente con algún factor relacionado con la alimentación (Bautista-Romero 1997, lo cual también se ha sugerido para otras especies tropicales (Funes-Rodríguez *et al.* 1995).

Lo anterior se supone porque la generación de surgencias implica la ruptura de la termoclina, lo que provoca que los nutrientes condensados en esa capa se integren a nivel superficial. En los años “El Niño” la termoclina se abate y disminuye la ascendencia de nutrientes y la producción biológica en general (Norton *et al.* 1985; Lluch-Cota *et al.* en prensa). El engrosamiento de la capa de mezcla sucede por un mecanismo denominado ondas costeras, las cuales viajan desde los trópicos; de tal forma que existe un desfaseamiento, y podría suponerse un impacto de menor intensidad, conforme se incrementa en la latitud. Por lo anterior, los desplazamientos hacia las costas del sur de California podrían favorecer las condiciones de vida para las primeras etapas. Además Sinclair *et al.* (1985) ha mostrado que durante estos años (tipo “El Niño”) existe una mayor sobrevivencia de larvas de macarela en el sur de California, atribuible a que el nivel del mar sube y disminuye el flujo advectivo de gran escala, por lo cual los organismos son retenidos en las zonas de crianza.

Un aumento del área de reproducción de *Scomber japonicus* se asocia a un crecimiento de la abundancia poblacional, reflejado en los registros de capturas comerciales (Bautista-Romero 1997); situación que previamente fue señalada por Lluch-Belda *et al.* (1989, 1992a, b y c) para las poblaciones de sardina que habitan en los Sistemas de Corrientes de Japón (*Sardinops melanostictus*), Humboldt (*Sardinops caerulea*), Benguela (*Sardinops ocellatus*) y California.

Al menos para la sardina de Japón se ha mostrado que cuando aumenta la distribución espacial del desove se incrementa tanto la sobrevivencia de los organismos durante sus primeros 10 días de vida, desde la fertilización hasta el termino del estadio de primera alimentación (Watanabe *et al.* 1996), como la abundancia y densidad de huevos (Watanabe *et al.* 1997). Estas dos evidencias, aunadas a la propuesta de Sinclair *et al.* (1985) con la macarela de California, podrían estar indicando que los incrementos en las áreas de reproducción están asociados a condiciones ambientales favorables y se reflejan en mayores niveles poblacionales en todas las etapas de vida.

A lo largo del año *Sardinops caeruleus* tiene una distribución muy extendida y presenta meses preferenciales de desove en invierno, primavera y verano, mostrando tres picos bien definidos correspondientes con cada una de las estaciones. El de primavera se asocia a los eventos registrados en el área del Sur de California y los dos restantes a la zonas aledañas a Punta Baja y Punta Eugenia (Hernández-Vázquez 1994 y 1995), sucesos posiblemente determinados porque la especie en el SCC se reproduce bajo condiciones de surgencia moderadas (Lluch-Belda *et al.* 1991 b). La macarela, *Scomber japonicus*, se distribuye preferencialmente desde finales de primavera hasta principios del otoño y presenta el máximo durante el verano y aparentemente en intensidades de surgencias altas (Bautista-Romero 1997).

Los dos pleuronéctidos que se agrupan en el tipo costero del sur se distribuyen en el dominio temporal bimodalmente, en invierno o en verano. Es posible que las larvas viajen hacia mar adentro durante el verano y regresen durante el invierno a las zonas costeras para comenzar su fase de vida bentónica, como se ha mencionado para *Citharychthys stigmatæus* (Sakuma y Larson 1995).

El establecimiento de remolinos anticiclónicos (flujos rotacionales a favor de las manecillas del reloj; Schwartzlose 1963; Owen 1980; Amador-Buenrostro *et al.* 1995; Parrish *et al.* 1981) en los tres BAC's señalados les confiere características de retención por lo cual los organismos las utilizan para reproducirse (Parrish *et al.* 1981; Bakun 1996).

Por otra parte, se considera que la sustentabilidad de los tipos oceánicos más que al desarrollo de surgencias tipo Ekman está determinada por la incorporación de nutrientes a través del transporte geostrofico de origen subártico, como se ha observado que ocurre con la abundancia total del zooplancton (Bernal 1979 y 1981; Bernal y MacGowan 1981; Chelton 1981 y 1982; Chelton et al. 1982; Bernal y Chelton 1983; Roesler y Chelton 1987; Macgowan 1990; MacGowan et al. 1996). Si las surgencias tipo Ekman estuvieran influenciando la distribución espacial del zooplancton, el gradiente decreciera longitudinalmente de costa a mar abierto. Sin embargo, Bernal (1979 y 1981) ha mostrado que los máximos en la biomasa del zooplancton en el SCC se ubican muy lejos de la costa, entre los 100 y los 150 km mar adentro, a la altura de San Francisco, más allá de un radio de deformación de Rossby y por lo tanto lejos de la influencia de los afloramientos costeros.*

Además, en la escala interanual existen relaciones estadísticas entre series de temperatura, salinidad y transporte geostrofico de origen subártico con la biomasa zooplanctónica, sólo la última (transporte vs. zooplancton) es directamente proporcional (Chelton 1981; Chelton et al. 1982; Bernal y Chelton 1983)¹³. La explicación de esas tendencias es la siguiente: las dos posibles fuentes para que exista agua más fría de lo normal en el SCC son las surgencias y la advección de gran escala, ambas producen efectos contrarios en la distribución superficial de salinidad, mientras que el primer proceso aumenta los niveles de este factor, por la ascendencia de aguas profundas con mayor densidad, el segundo los reduce; adicionalmente, la correlación entre surgencias y biomasa

¹² Barber y Smith (1981) mencionan que los centros de una surgencia costera están ubicados aproximadamente a 20 km de la costa y su influencia por transporte advectivo hacia mar abierto es de alrededor de 50 km. Sin embargo, lo anterior puede variar ya que el radio de deformación de Rossby (RDR) depende de la latitud, estratificación y profundidad del océano; algunas aproximaciones a diferentes latitudes son dadas por Bakun (1996), por ejemplo para los 35° (en el SCC al sur de San Francisco) el RDR= 17.4 km, mientras que Pares-Sierra et al. (1997) calculan para los 30.5° (al norte de Punta Baja en las costas del Pacífico nororiental) un RDR entre 20 y 30 km.

¹³ Para construir las series consideraron algunas de las estaciones muestreadas durante más tiempo por CalCOFI (1951-79). Las de temperatura y salinidad representan valores mensuales promedio a 10 m de profundidad, la de transporte la primera función empírica ortogonal de las alturas dinámicas a 500 dB y la de zooplancton el promedio mensual (valores transformados a logaritmo natural) de 4 zonas geográficas (las zonas covarian) que conforman el área total con la que trabajan (mas detalles en Chelton 1981, Chelton et al. 1982 y Bernal y Chelton 1983).

zooplanctónica no es estadísticamente significativa. El significado es que en años **fríos**, cuando aumenta el flujo **geostrófico** por la intensificación de la Corriente de California, una mayor cantidad de nutrientes son aportados desde latitudes altas **y** consecuentemente aumenta la producción biológica.

Chelton (1982) menciona que otra fuente de incorporación de nutrientes en las zonas oceánicas del SCC (entre los 200 **y** los 400 km mar adentro) es a **través** de un mecanismo de surgencias, derivadas por el flujo de la **CcC**. La inercia de la **CcC** propicia un gradiente en el forzamiento del viento con los menores valores registrados hacia la costa (gradiente conocido como **estrés** del viento positivo), lo que provoca que se desarrollen remolinos ciclónicos (flujos rotacionales en contra de las manecillas del reloj), un incremento en el nivel de la termoclina **y** afloramientos de aguas profundas ricas en nutrientes. Bakun (1996) **y** Bakun *et al.* (1998) sustentan el desarrollo de remolinos ciclónicos como causales de surgencias, mediante el balance de las diferentes fuerzas actuantes (Coriolis, de presión **y** centrífuga) **y** la propia dirección del flujo resultante, estableciendo que este tipo de procesos generan importantes zonas de enriquecimiento biológico.

Diez de las 22 especies de peces estudiadas se distribuyen durante su etapa **larvaria** preferencialmente en zonas oceánicas, aún más lejos del máximo de la abundancia zooplanctónica mencionado, **y** tanto la **advección** de gran escala como las surgencias generadas en el mar abierto deben estar jugando un papel preponderante para su establecimiento.

El tipo oceánico central agrupa siete especies: ***Ceratoscopelus townsendi***, ***Bathylagus wese thi***, ***Symbolophorus californiensis***, ***Lampanyctus ritteri***, ***Trachurus symmetricus***, ***Protomyctophum crockeri*** **y** ***Diogenichthys atlanticus***. Sólo la primera se asocia a aguas típicamente cálidas, las seis restantes se desarrollan preferencialmente en aguas **frías**. En el dominio temporal las dos primeras se distribuyen preferencialmente en primavera, las siguientes tres en el verano **y** las últimas dos no muestran una tendencia definida.

El tipo oceánico del sur agrupa a *Vinciguerria lucetia*, *Triphoturus mexicanus* y *Diogenichthys laternatus*, y dado que viven en las latitudes más bajas del área de estudio las tres se desarrollan en temperaturas cálidas; las primeras preferencialmente en verano y otoño, mientras que la última no muestra una tendencia definida en el dominio temporal.

Claramente los tipos que aquí se muestran integran las tendencias generales de las especies que los conforman y engloban en alguna medida las estrategias reproductivas que estas presentan, sobre todo si se consideran las relaciones en los tres dominios analizados, tema que será tratado en el siguiente apartado.

7.4. Los patrones de distribución

Se ha mencionado que el SCC se encuentra permanentemente en condiciones de desequilibrio, considerando su naturaleza transicional, pero sobre todo a las constantes modificaciones climáticas; por lo cual Bernal (1981) propone que la regulación de las comunidades biológicas está determinada por esas discontinualidades y que los mecanismos ecológicos de competencia y depredación jugarían un papel secundario. Es claro que los organismos han adoptado estrategias reproductivas exitosas para subsistir en un ambiente tan variable.

En ese contexto, la interacción competitiva se establece por recursos compartidos (alimento, espacio, luz, sustrato, etc.) y ha sido ampliamente estudiada como uno de los mecanismos de la selección natural. Se establece competencia siempre que los nichos se traslapan. Sin embargo, en la mayoría de las investigaciones al respecto se muestra como existe una especie por cada nicho (Odum 1972). Esta separación ecológica, denominada por Hardin (1960) como principio de exclusión competitiva, indica, necesariamente, que la conjunción entre los límites de los factores que permiten el establecimiento de una especie son únicos, y ha sido planteada por Hutchinson (1961) como la causa por la cual una gran variedad de especies fitoplanctónicas puedan coexistir en ambientes inestables, como es el caso del SCC.

Al respecto de este trabajo, si se consideraran únicamente los dominios espacial y temporal, se establecería la existencia de 12 patrones, siete de los cuales son compartidos por más de una especie (Figura 14). Tomando en cuenta el otro factor del análisis (temperatura) las relaciones sugieren 17 patrones de distribución larval, cinco son compartidos por dos especies y los 12 restantes **sólo** los ocupa una de las 22. Es claro que para establecer todos los cruces entre los tipos por dominio **sería** necesario demarcar 175 patrones y considerar para que cada uno fuera cubierto, al menos, 175 especies o **de** alguna manera 175 nichos. Algunas relaciones son necesariamente poco probables de que existan en la naturaleza, como se muestra en la Figura 14, y esos “espacios” quedarían siempre **vacíos**; por ejemplo temperaturas altas en zonas norteñas o temperaturas **frías** en el verano.

Sin embargo, el hecho de establecer 17 patrones para 22 especies considerando tres dominios de distribución muestra una clara tendencia hacia la exclusión competitiva. Por supuesto que al incluir más dominios, lo esperable es que exista separación entre las especies. Por ejemplo Esqueda-Escárcega y Hernández-Trujillo (1995) comparan la distribución espacial en la parte sur de la Península de Baja California de los tres **osméricos** estudiados en el presente trabajo: ***Bathylagus wesethi***, ***Bathylagus ochotensis***, y ***Leuroglossus stilbius***. Los dos últimos comparten los mismos tipos (térmico, espacial y temporal), pero las condiciones ecológicas en las que vive cada uno de ellos es distinta considerando la relación con los copépodos entre los que coexisten, demarcada **por la composición específica, los hábitos alimenticios y afinidades biogeográficas**.

Además, tres de los pares que forman patrones se separan al considerar la distribución vertical de las larvas, puesto que las especies ocupan un diferente estrato en la columna de agua (Figura 15 y Tabla 2) y en ese sentido se podría establecer que existen 20 patrones para 22 especies, denotados por su distribución en cuatro dominios: **térmico**, temporal, espacial y vertical. Para los pares restantes (***Sardinops caeruleus* / *Citharichthys xanthostigma*** e ***Ichthyosoma lockingtoni* / *Tarletonbaenia crenularis***) la carencia de **información no permite explorar si existe segregación**.

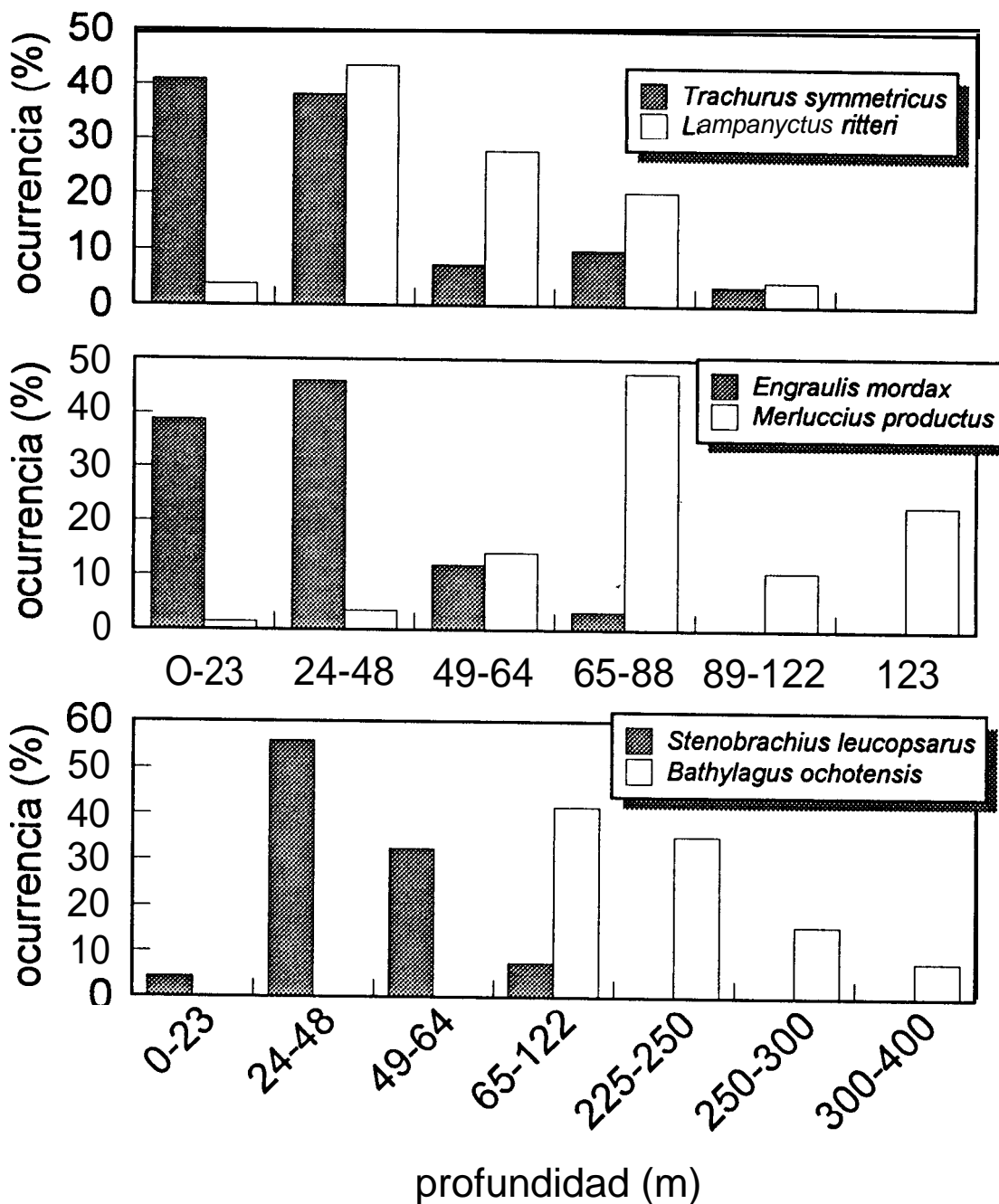


Figura 15. Distribución vertical de las larvas de 6 especies. Cada p nel corresponde a especies que se asocian en un patr n de distribuci n, considerando los dominios t rmico, temporal y espacial. Los datos de *Trachurus symmetricus*, *Lampanyctus ritteri*, *Engraulis mordax*, *Merluccius productus* y *Stenobrachius leucopsarus* fueron tomados de Ahlstrom (1959) y los de *Bathylagus ochotensis* digitalizados y porcentualizados de Moser y Smith (1993b).

Por otra parte, mucha de la información incluida en el presente documento fue planteada por diversos autores tratando de contrastar las hipótesis de Hjort (1914), que se integran en una línea denominada “El Problema del Reclutamiento”. En síntesis, Hjort mencionó que si bien muchos peces desovan una gran cantidad de huevos, las larvas pueden presentar mortandades masivas por dos vías: **1)** al carecer de alimento cuando empiezan su alimentación exógena (**hipótesis** del periodo crítico del reclutamiento larval) y **2)** su traslado hacia **habitats** desfavorables para su desarrollo. Además consideró que esa diferencia de número de huevos contra número de larvas, estaba intimamente ligada a la variabilidad temporal (en la escala interanual) del tamaño poblacional.

Algunas revisiones **sobre** el tema ponen en duda que lo anterior pueda explicar por completo las fluctuaciones en la biomasa de las poblaciones de peces (May 1974; Vladimirov 1975), pero otras apoyan esas ideas (Lasker y MacCall 1983; Lasker 1985). Lo que es indiscutible es que una gran parte de la oceanografía pesquera se ha desarrollado tratando de explicar y expandir sus hipótesis, principalmente aquella del periodo crítico (Kendall y Duker 1998).

Considerando que las estimaciones de la supervivencia entre huevos y larvas de anchoveta (*Engraulis mordax*) muestran porcentajes de variación muy similares entre un año y otro (Ahlstrom 1965) y que, también en la escala interanual, las proporciones entre huevos y larvas de sardina (*Sardinops caeruleus*) son relativamente constantes (Lluch-Belda 1994), parece difícil suponer que las condiciones en las que desovan estas especies cambien de un evento reproductivo a otro.

En ese contexto, y bajo la perspectiva de la selección natural, las condiciones bajo las que están desovando los organismos (tiempo, espacio, factores abióticos, etc.) deben ser propicias para su supervivencia y las estrategias adoptadas exitosas para subsistir en un ambiente tan variable como el del SCC. Los tipos y patrones de distribución mostrados en el presente trabajo son un reflejo directo de las condiciones en las cuales la estrategia ha resultado más favorable para el desarrollo de las diferentes especies en el estadio larval.

¿**Como** es que los organismos reconocen esas condiciones? Una aproximación la describe Cury (1995); **él** manifiesta que muchas especies generación tras generación regresan a reproducirse a las mismas localidades geográficas, aparentemente como un mecanismo **teleonómico y** de marcado irreversible en sus patrones conductuales (**o** algo similar a una memorización temprana de las señales ambientales) juega un papel determinante en este comportamiento; **a nivel de individuo la ventaja es** que sus descendientes sobrevivan en condiciones similares a las de él mismo en sus primeras etapas de vida. Cury discute que algunos peces marinos **podrían**, durante sus primeras fases de vida, “grabar” condiciones ambientales exitosas que podrían reconocer **facilmente** durante su etapa reproductiva, lo que aparentemente conllevarla a una delimitada estrategia reproductiva. Obviamente, tal como lo reconoce ese autor, para entender de manera clara este tipo de procesos, la **colaboración** entre investigadores de diferentes disciplinas (**etólogos**, ecólogos, genetistas, fisiólogos etc.) es indispensable, **así** como estudios más estructurados, pero su comprensión permitirá desarrollar una situación más realista sobre el manejo de los recursos.

8. Conclusiones

1. Las especies estudiadas presentan cinco tipos de distribución larval en el dominio térmico.

Tipo 1: con temperaturas preferenciales entre los 15 y 26°C y el máximo a los 22°C, incluye a *Sardinops caeruleus*, *Cera toscopelus to wnsendi*, *Triphoturus mexicanus*, *Scomber japonicus* y *Citharichthys xanthostigma*.

Tipo 2: con temperaturas preferenciales entre los 16 y 28°C y el máximo a los 28°C, incluye a *Vinciguerria lucetia* y *Diogenichthys laternatus*

Tipo 3: con temperaturas preferenciales entre los 12 y 16°C y el máximo a los 14°C, incluye a *Engraulis mordax*, *Protomyctophum crockeri*, *Trachurus symmetricus*, *Merluccius productus*, *Lampanyctus ritteri* y *Citharichthys stigmaeus*.

Tipo 4: con temperaturas preferenciales entre los 15 y 19°C y el máximo a los 16°C, incluye a *Bathylagus wesethi*, *Diogenichthys atlanticus*, *Symbolophorus californiensis* y *Citharichthys fragilis*.

Tipo 5: con temperaturas preferenciales entre los 9 y 15°C y el máximo a los 12°C, incluye a *Bathylagus ochotensis*, *Leuroglossus stilbius*, *Stenobranchius leucopsarus*, *Tarletonbeania crenularis* e *Ichthyichthys locking toni*.

2. Las especies estudiadas presentan 7 tipos de distribución larval en el dominio temporal.

Tipo 1: con meses preferenciales de distribución en invierno-verano y el máximo en agosto, incluye a *Sardinops caeruleus*, *Citharichthys fragilis* y *Citharichthys xanthostigma*.

Tipo 2: con meses preferenciales de distribución de verano a otoño y el máximo en octubre, incluye a *Vinciguerria lucetia* y *Citharichthys stigmaeus*.

Tipo 3: con meses preferenciales de primavera a principios del otoño y el máximo en agosto, incluye a *Bathylagus wesethi*, *Ceratoscopelus townsendi*, *Triphoturus mexicanus* y *Scomber japonicus*.

Tipo 4: con meses preferenciales de distribución de invierno a primavera y el máximo en marzo, incluye a *Engraulis mordax*, *Bathylagus ochotensis*, *Leuroglossus stilbius*, *Stenobranchius leucopsarus* y *Merluccius productus*.

Tipo 5: con meses preferenciales de distribución de primavera a principios de verano y el máximo en mayo, incluye a *Symbolophorus californiensis*, *Lampan yctus ritteri*, *Trachurus s ymme tricus*.

Tipo 6: con meses preferenciales de distribución de primavera a principios de verano y el máximo en junio incluye a *Tarletonbeania crenularis* e *Ichthyops lockingtoni*.

Tipo 7: con una distribución aproximadamente similar a la muestral, incluye a *Diogenichthys a tlanticus*, *Diogenichthys la terna tus* y *Protomyctophum crockeri*.

3. Las especies estudiadas presentan cinco tipos de distribución larval en el dominio espacial.

Tipo 1: distribución asociada a la costa con centros larvales en las inmediaciones de Cabo Mendocino, incluye a *Bathylagus ochotensis*, *Stenobranchius leucopsarus*, *Tarletonbeania crenularis* e *Ichthyops lockingtoni*.

Tipo 2: distribución asociada a la costa con centros larvales en las inmediaciones de la Cuenca del Sur de California, incluye a *Engraulis mordax*, *Leuroglossus stilbius*, *Merluccius productus* y *Citharichthys stigmaeus*.

Tipo 3: distribución asociada a la costa con centros larvales en las inmediaciones de la Bahía Sebastian Vizcaino, incluye a *Sardinops caeruleus*, *Scomber japonicus*, *Citharichthys fragilis* y *Citharichthys xanthosigma*.

Tipo 4: distribución oceánica con centros larvales a la altura de Punta Baja incluye a *Bathylagus wesethi*, *Ceratopsipelus towsendi*, *Diogenichthys a tlanticus*, *Protomyctophum crockeri*, *Symbolophorus californiensis*, *Trachurus symmetricus* y *Lampan yctus ritteri*.

Tipo 5: distribución en zonas oceánicas con centros larvales a la altura de Bahía Magdalena, e incluye a *Vinciguerria lucetia*, *Diogenichthys laternatus* y *Triphoturus mexicanus*.

4. Probablemente los tipos espaciales asociados a la costa son sustentados por procesos de surgencias costeras (o tipo Ekman), mientras que los tipos oceánicos los son por procesos de advección a gran escala generados desde el Pacífico norte y surgencias

generadas por el forzamiento diferencial del viento.

5. Considerando las relaciones entre los tres dominios de la distribución analizados se establecen 17 patrones, 5 son compartidos por 2 especies y los 12 restantes sólo los ocupa una. Sin embargo, 3 de los pares que forman patrones se separan al considerar la distribución vertical de las larvas, puesto que las especies ocupan un estrato diferente en la columna de agua y en ese sentido existen 20 patrones para 22 especies, denotados por su distribución en cuatro dominios: térmico, temporal, espacial y vertical. Lo anterior muestra una clara tendencia hacia la exclusión competitiva.

9. Recomendaciones

Considerando que el tiempo de desarrollo del huevo es muy corto (de pocos **días**) en relación con la duración de las fases larvarias conocidas, de semanas a varios meses (**Tabla 3**) y aunque la red empleada para realizar el muestreo es selectiva para tallas pequeñas (Smith y Richardson 1979; Smith **1981**), es probable que las condiciones durante los muestreos sean diferentes con respecto a los eventos reproductivos (tanto en tiempo como en espacio). Por lo cual las distribuciones observadas en este trabajo podrían tener diferencias marcadas con las que se definirían si se utilizara la primera fase de vida de los organismos (huevos), sobre todo en las especies que tienen largos **periodos** larvales, como es el caso de *Citharhichtys stigmaeus*.

Para un futuro y en la medida de lo posible, se recomienda utilizar la primera fase de vida de estos organismos (huevos) como una referencia más directa en el reconocimiento de patrones reproductivos y su vinculación con los procesos causales en su **distribucion**. En su defecto, una buena aproximación se podría establecer delimitando las diferencias entre la distribución de las larvas durante sus diferentes estadios.

10. Sugerencias para trabajos futuros

Los aspectos relativos a la distribución de las especies, particularmente aquellas con importancia pesquera, han sido abordados tradicionalmente desde dos puntos de vista: la distribución estática **y** la distribución dinámica (Lluch-Belda et al. 1994). El primero se enfoca a la descripción de los límites extremos en los **que se han registrado la presencia** de las especies. El segundo describe variaciones marcadas en la **distribución** desde perspectivas interanuales, interdecadales o incluso mayores; que se dan como resultado de las fluctuaciones ambientales **y** las interacciones entre las poblaciones sobre las que **actua la pesquería**.

El presente trabajo se enfocó a la **descripción** de la **distribución** estática **y** muestra una visualización general del problema. Hacer una segregación entre **periodos** con diferentes condiciones climáticas (delimitados por ejemplo por las tendencias **térmicas**), resultaría muy conveniente para demarcar otra característica en la distribución de las especies (la dinámica) **y** también para establecer de mejor manera la influencia de los factores abióticos que se consideren.

II. Literatura citada

- Ahlstrom, E.H. 1959. Vertical distribution of pelagic fish eggs and larvae off California and Baja California. *Fish. Bull.*, 60:107-146.
- Ahlstrom, E.H. 1965. Kinds and abundance of fishes in the California Current region based on egg and larvae surveys. *Calif. Coop. Oceanic Fish. Invest. Rep.*, 10:31-52.
- Ahlstrom, E.H. 1969. Distributional atlas of fish larvae in the California Current region: jack mackerel, *Trachurus symmetricus*, and pacific hake, *Merluccius productus*, 1951 through 1966. *Calif. Coop. Oceanic Fish. Invest. Atlas II*.
- Ahlstrom, E.H. 1972. Distributional atlas of fish larvae in the California Current region: six common mesopelagic fishes - *Vinciguerria lucetia*, *Triphoturus mexicanus*, *Stenobranchius leucopsarus*, *Leuroglossus stilbius*, *Bathylagus wesethi* and *Bathylagus ochotensis*, 1955-1960. *Calif. Coop. Oceanic Fish. Invest. Atlas 17*.
- Ahlstrom, E.H. y R.C. Counts. 1955. Development and distribution of *Vinciguerria lucetia* and related species in the Eastern Pacific. *Fish. Bull.*, 58:363-416.
- Amador Buenrostro, A. y M. Figueroa-Rodríguez. 1997. Glosario de términos oceanográficos. En: Lavín, M.F. (ed.), *Contribuciones a la Oceanografía Física en México*. Monografía No. 3, Unión Geofísica Mexicana, págs. 265-272.
- Amador-Buenrostro, A., M.L. Argote-Espinosa, M. Mancilla-Peraza y M. Figueroa-Rodríguez. 1995. Variaciones de periodo corto de la circulación anticiclónica en Bahía Sebastián Vizcaino, B.C. *Ciencias Marinas*, 21:201-223.
- Ambrose, D.A., R.L. Charter, H.G. Moser y C.R. Santos-Methot. 1987a. Ichthyoplankton and station data for California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations survey cruises in 1951. U.S. Dep. Commer., NOAA Tech. Memo., NOAA-TM-NMFS-SWFC-79, 196 pp.
- Ambrose, D.A., R.L. Charter, H.G. Moser y C.R. Santos-Methot. 1987b. Ichthyoplankton and station data for California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations survey cruises in 1955. U.S. Dep. Commer., NOAA Tech. Memo., NOAA-TM-NMFS-SWFC-83, 185 pp.
- Ambrose, D.A., R.L. Charter, H.G. Moser y C.R. Santos-Methot. 1987c. Ichthyoplankton and station data for California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations survey cruises in 1960. U.S. Dep. Commer., NOAA Tech. Memo., NOAA-TM-NMFS-SWFC-88, 253 pp.
- Ambrose, D.A., R.L. Charter, H.G. Moser y B.S. Earhart. 1988a. Ichthyoplankton and station data for California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations survey cruises in 1963. U.S. Dep. Commer., NOAA Tech. Memo., NOAA-TM-NMFS-SWFC-94, 209 pp.
- Ambrose, D.A., R.L. Charter, H.G. Moser y B.S. Earhart. 1988b. Ichthyoplankton and station data for California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations survey cruises in 1967. U.S. Dep. Commer., NOAA Tech. Memo., NOAA-TM-NMFS-SWFC-98, 103 pp.
- Ambrose, D.A., R.L. Charter, H.G. Moser y B.S. Earhart. 1988c. Ichthyoplankton and station data for California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations survey cruises in 1975. U.S. Dep. Commer., NOAA Tech. Memo., NOAA-TM-NMFS-SWFC-110, 221 pp.
- Ambrose, D.A., R.L. Charter, H.G. Moser y B.S. Earhart. 1988d. Ichthyoplankton and station data for California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations survey cruises in 1981. U.S. Dep. Commer., NOAA Tech.

- Memo., NOAA-TM-NMFS-SWFC- 112,170 pp.
- Anónimo. 1988. CalCOFI online data system Calif. Coop. Oceanic Fish. Invest. Spec. Pub. 25 pp.
- Arcos-Huitron, N.E. y J.R. Torres-Villegas. 1990. Ciclo reproductor de la macarela del Pacífico *Scomber japonicus* Houttuyn (Pisces: Scombridae) en Bahía Magdalena, Baja California Sur, México. Inv. Mar. CICIMAR, 5:37-45
- Arthur, D.K. 1976. Food and feeding of larvae of three fishes occurring in the California Current, *Sardinops sagax*, *Engraulis mordax* y *Trachurus symmetricus*. Fish. Bull., 74:517-530.
- Badan-Dangon, A., J.M. Robles y J. Garcia. 1989. Poleward flows off Mexico's Pacific coast. **Ed:** Neshyba, S.J., C.N.K. Mooers, R.L. Smith y R.T. Barber (eds.), Poleward flows along Eastern Ocean Boundaries. Coastal and Estuarine Studies. Springer Verlag, págs. 174-201.
- Bailey, K.M. 1981. Larval transport and recruitment of Pacific hake *Merluccius productus*. Mar. Ecol Prog. Ser., 6:1-9.
- Bakun, A. 1985. Comparative studies and the recruitment problem: searching for generalizations. Calif. Coop. Oceanic Fish. Invest. Rep., 26:30-40.
- Bakun, A. 1996. Patterns in the ocean. California Sea Grant College System / Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste. 323 pp.
- Bakun, A. y C.S. Nelson. 1977. Climatology of upwelling related processes off Baja California. Calif. Coop. Oceanic Fish. Invest. Rep., 19: 107-127.
- Bakun, A. y R.H. Parrish. 1980. Environmental inputs to fishery populations models for eastern boundary current regions. **Ed:** Sharp, G.D. (ed.), Workshop on the effects of environmental variation on the survival of larval pelagic fishes. IOC Workshop Rep. No. 28. UNESCO, págs. 67-104.
- Bakun, A. y R.H. Parrish. 1982. Turbulence, transport, and pelagic fish in the California and Peru Current Systems. Calif. Coop. Oceanic Fish. Invest. Rep., 23:99-112.
- Bakun, A., C. Roy y S.E. Lluch-Cota. 1998. Coastal upwelling and other processes regulating ecosystem productivity and fish production in the Western Indian ocean. **Ed:** Sherman, K., E.N. Okemwa y M.J. Ntiba (eds.), Large Marine Ecosystems of the Indian Ocean: Assessment, Sustainability, and Management. Blackwell Science Ltd., págs. 103-141.
- Barber, R.T. y R.L. Smith. 1981. Coastal upwelling ecosystem. **Ed:** Longhurst, A.R. (ed.), Analysis of marine Ecosystem. Academic Press, págs. 31-68.
- Bautista-Romero, J.J. 1997. Distribución del desove de *Scomber japonicus* y *Trachurus symmetricus* en la Corriente de California; patrones generales y su relación con temperatura y surgencia. Tesis de licenciatura, Universidad Autónoma de Baja California Sur, Departamento de Biología Marina. 55 pp.
- Bernal, P.A. 1979. Large scale biological events in the California Current. Calif. Coop. Oceanic Fish. Invest. Rep., 20:89-101.
- Bernal, P.A. 1981. A review of the low-frequency response of the pelagic ecosystem in the California Current. Calif. Coop. Oceanic Fish. Invest. Rep., 22:49-62.
- Bernal, P.A. y D.B. Chelton. 1983. Variabilidad biológica de baja frecuencia y gran escala en la Corriente de California, 1949-1978. **Ed:** Sharp, G.D. y J. Csirke (eds.). Proceedings of the expert consultation to examine changes in abundance and species composition of neritic fish resources, San José, Costa Rica,

18-29 April 1983. FAO Fish Rep., 2(291):713-730.

- Berr, T. 1983. Environmental Oceanography: an introduction to the behaviour of coastal waters. Pergamon Press. 262 pp.
- Chelton, D.B. 1981, Interannual variability in the California Current -physical factors. Calif. Coop. Oceanic Fish. Invest. Rep., 22:34-48.
- Chelton, D.B. 1982. Large-scale response of the California Current to forcing by the wind stress curl. Calif. Coop. Oceanic Fish. Invest. Rep., 23: 130-148.
- Chelton, D.B., P.A. Bernal y J.A. Macgowan 1982. Large-scale interannual physical and biological interaction in the California Current. J. Mar. Res., 40:1095-1125.
- Cury, P. 1995. Obstinate nature: an ecology of individuals. Thoughts on reproductive behavior and biodiversity. Can. J. Fish Aquat. Sci., 51:1664-1673.
- Cury, P. y C. Roy. 1989. Optimal environmental window and pelagic fish recruitment success in upwelling areas. Can. J. Fish. Aquat. Sci., 46:670-680.
- Cury, P, C. Roy, R. Mendelssohn, A. Bakun, D.M. Husby y R.H. Parrish..1995. Moderate is better: exploring nonlinear climatic effect on the Californian anchovy (*Engraulis mordax*). Ed: Beamish, R.J. (ed.), Climate Change and Fish Population. Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci., 121:417-424.
- Eber, L.E. y R.P. Hewitt. 1979. Conversion algorithms for the CalCOFI station grid. Calif. Coop. Oceanic Fish. Invest. Rep., 20: 135-137.
- Esqueda-Escárcega, G.M. y S. Hernández Trujillo. 1995. Características del habitat del desarrollo larval de tres especies de peces batilágidos (Pisces: Salmoniformes). Ciencias Marinas, 21:427-448.
- Fager E. W. 1959. Determination and analysis of recurrent groups. Ecology, 38:586-595.
- Fager E.W. y J.A. McGowan. 1963. Zooplankton species group in the north pacific. Science, 140:453-460.
- Faure, V. y P. Cury. 1998. Pelagic fisheries and environmental constraints in upwelling areas: how much is possible. Ed: Durand, M.H., P. Cury, R. Mendelssohn, C. Roy, A. Bakun y D. Pauly (eds.), Global versus local changes in upwelling systems. ORSTOM Éditions, págs.391-407.
- Funes-Rodríguez, R., R. González Armas, y A. Esquivel y Herrera. 1995. Distribución y composición específica de larvas de peces durante y después de El Niño, en la costa del Pacífico de Baja California Sur (1983-1985). Hidrobiológica, 5(1-2):113-125.
- Gluyas-Millán, M.G. 1989. Época de reproducción, distribución de tallas y relación peso-longitud de la macarela del litoral de Baja California. Inv. Mar. CICIMAR, 4: 65-72.
- Hardin, G. 1960. The competitive exclusion principle. Science, 131:1292-1297.
- Hallowed, A.B. 1992. Spatial and temporal distributions of Pacific hake, *Merluccius productus*, larvae estimates of survival during early life stages. Calif. Coop. Oceanic Fish. Invest. Rep., 33:100-123.
- Hargreaves, N.B., D.M. Ware y G.A. McFarlane. 1994. Return of the Pacific sardine (*Sardinops sagax*) to the British Columbia coast in 1992. Can. J. Fish. Aquat. Sci., 51:460-463.
- Hernández Vázquez, S. 1994. Distribution of eggs and larvae from sardine and anchovy off California and Baja

- California, 1951-I 989. Calif. Coop. Oceanic Fish. Invest. Rep., 35:94-107.
- Hernández Vázquez, S. 1995. Distribución de abundancia de huevos y larvas de sardina y anchoveta en las costas de California y Baja California y su relación con factores ambientales: 1951-89. Tesis Doctoral, Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, México. 178 pp.
- Hewitt, R. 1980. Distributional atlas of fish larvae in the California Current region: northern anchovy, *Engraulis mordax* (Girard), 19966-I 979. Calif. Coop. Oceanic Fish. Invest. Atlas 28.
- Hickey, B.M. 1979. The California Current system - hypothesis and facts. Progr. Oceanogr., 8:171-299.
- Hjort, J. 1914. Fluctuations in the great fisheries of northern Europe. Rsp. P.-v. Réunion. Cons. Perm. Int. Explor. Mer., 20:1-228.
- Hutchinson, G.E. 1961. The paradox of the plankton. Amer. Nat., 95:137-145.
- Huyer, A. 1983. Coastal Upwelling in the California Current System. Prog. Ocenogr., 12:259-284.
- Husby, D.M. y C.S. Nelson. 1982. Turbulence and vertical stability in the California Current. Calif. Coop. Oceanic Fish. Invest. Rep., 23:113-129.
- Kendall, A.W. y G.J. Duker. 1998. The development of recruitment fisheries oceanography in the United States. Fish. Oceanogr., 7:69-88.
- Kramer, D. 1970. Distributional atlas of fish larvae in the California Current region: Pacific sardine, *Sardinops caerulea* (Girard), 1951-1966. Calif. Coop. Oceanic Fish. Invest. Atlas 12.
- Kramer y Ahlstrom 1968: Distributional atlas of fish larvae in the California Current region: northern anchovy, *Engraulis mordax* (Girard), 1951-I 965. Calif. Coop. Oceanic Fish. Invest. Atlas 9.
- Kramer, D., M.J. Kalin, E.G. Stevens, J.R. Thrailkill y J.R. Zweifel. 1972. Collecting and processing data on fish eggs and larvae in the California Current region. Natl. Oceanic Atmos. Admin. Tech. Rep. NMFS CIRC-370.
- Kramer, D. y P.E. Smith. 1970a. Seasonal and geographic characteristics of fishery resources, California Current region --I. Jack mackerel. Commer. Fish. Rev., 32(5):27-31.
- Kramer, D. y P.E. Smith. 1970b. Seasonal and geographic characteristics of fishery resources, California Current region --III. Pacific hake. Commer. Fish. Rev., 32(5):41-44.
- Kramer, D. y P.E. Smith. 1970c. Seasonal and geographic characteristics of fishery resources, California Current region --IV. Pacific mackerel. Commer. Fish. Rev., 32(8):47-49.
- Kramer, D. y P.E. Smith. 1971 a. Seasonal and geographic characteristics of fishery resources, California Current region --V. Northern anchovy. Commer. Fish. Rev., 32(7):27-31.
- Kramer, D. y P.E. Smith. 1971 b. Seasonal and geographic characteristics of fishery resources, California Current region --VII. Pacific sardine. Commer. Fish. Rev., 33(10):7-11.
- Lasker, R. 1975. Field criteria for survival of anchovy larvae: the relation between inshore chlorophyll maximum layers and successful first feeding. Fish. Bull., 73:453-462.
- Lasker, R. 1978. The relation between oceanographic conditions and larval anchovy food in the California Current: identification of factors contributing to recruitment failure. Rapp. P.-v. Réunion. Cons. Int. Explor. Mer., 173:212-230.

- Lasker, R. 1981. Factors contributing to variable recruitment of the north anchovy (*Engraulis mordax*) in the California Current: contrasting years, 1975-1978. Rapp. P.-v. Réun. Cons. Int. Explor. Mer., 178:375-378.
- Lasker, R. 1985. What limits clupeoid production? Can J. Fish. Aquat. Sci., 41 (Suppl.1):31-38.
- Lasker, R. y A. D. MacCall. 1983. New ideas on the fluctuations of the clupeoid stocks off California. Proceedings of the Joint Oceanographic Assembly 1982: General Symposia. Ottawa; Canadian National Committee/Scientific Committee on Oceanic Research, II O-I 20.
- Levinton, J.S. 1982. Marine Ecology. Prentice-Hall. 526 pp.
- Lluch-Belda, D. 1994. On the sources of recruitment variability in small pelagic fishes. North Pacific Marine Science Organization (PICES). Third Annual Meeting. Nemuro, Japón, 15- 24 de octubre de 1994 (CONFERENCIA).
- Lluch-Belda D., J. Arvizu, T. Baumgartner, A. Cota, C.E. Cotero, W. García, Y.A. Green, G. Hammann, S. Hernández, S. Lizarraga, D.B. Lluch, M.A. Martínez, R. Morales, M.O. Nevárez, R.I. Ochoa, F. Pérez, O. Pedrón, R. Rodríguez, C.A. Salinas, P. Santos y J.R. Torres. 1994. Situación actual de la pesquería de sardina y anchoveta. Libro conmemorativo de XXV aniversario del Instituto Nacional de la Pesca, SePesca; CD-ROM publicado por INP/SePesca; México, D.F.
- Lluch-Belda, D., R.J.M. Crawford, T. Kawasaki, A.D. MacCall, R.H. Parrish, R.A. Schwartzlose y P.E. Smith. 1989. World-wide fluctuations of the sardine and anchovy stocks: the regime problem. S. Afr. J. mar. Sci., 8:195-205.
- Lluch-Belda, D., S. Hernández-Vázquez, D.B. Lluch-Cota, C.A. Salinas-Zavala y R.A. Schwartzlose. 1992a. The recovery of the California sardine as related to global change. Calif. Coop. Oceanic Fish. Invest. Rep., 33:50-59.
- Lluch-Belda, D., S. Hernández-Vázquez y R.A. Schwartzlose. 1991a. A hypothetical model for fluctuation of the California sardine population (*Sardinops sagax caerulea*). En: Kawasaki, T., S. Tanaka, Y. Toba y A. Taniguchi (eds.), Long-term variability of pelagic fish populations and their environment. Pergamon Press. 293-300.
- Lluch-Belda, D., D.B. Lluch-Cota, S. Hernández-Vázquez y C.A. Salinas-Zavala. 1992b. Sardine population expansion in eastern boundary systems of the Pacific ocean as related to sea surface temperature. En: Payne, A.J.L., K.H. Brink, K.H. Mann y R. Hilborn (eds.) Benguela trophic functioning. S. Afr. J. mar. Sci., 12:147-155.
- Lluch-Belda, D., D.B. Lluch-Cota, S. Hernández-Vázquez, C.A. Salinas-Zavala y R.A. Schwartzlose. 1991 b. Sardine and anchovy spawning as related to temperature and upwelling in the California Current System. Calif. Coop. Oceanic Fish. Invest. Rep., 32:105-111.
- Lluch-Belda, D., R.A. Schwartzlose, R. Serra, R. Parrish, T. Kawasaki, D. Hedgecock y R.M. Crawford. 1992c. Sardine and anchovy regime fluctuations of abundance in four regions of the world oceans: a workshop report. Fish. Oceanogr., 1:339-347.
- Lluch-Cota, D.B., D. Lluch-Belda, S.E. Lluch-Cota, J. López-Martínez, M.O. Nevárez-Martínez, G. Ponce-Díaz, C.A. Salinas-Zavala y A. Vega-Velázquez. En prensa. Impactos en el sector pesquero. En: Magaña, R.V. y A. Transviña (eds.), El Niño en México. CCA-UNAM, CONACYT-CICESE. México.
- Loeb, V.J. , P.E. Smith y H.G. Moser. 1983a. Ichthyoplankton and Zooplankton abundance patterns in the California Current area, 1975. Cal. Coop. Oceanic. Fish. Invest. Rep., 24:109-131.
- Loeb, V.J. , P.E. Smith y H.G. Moser. 1983b. Recurrent Groups of larval fish species in the California Current area.

- Cal. Coop. Oceanic. Fish. Invest. Rep., 24:152-164.
- Lynn, R.J. y J.J. Simpson. 1987. The California Current System: The seasonal variability of its physical characteristics. *J. Geophys. Res.* 92:12947-1 2966.
- Mann, K.H. y J.R.N. Lazier. 1996. Dynamics of marine ecosystems: biological-physical interactions in the oceans. Blackwell Science, 2a ed. 394 pp.
- May, R.C. 1974. Larval Mortality in marine fishes and the critical period concept. En: Blaxter, H.S. (ed.), *The Early life history of fish*. Springer-Verlag. Berlin: 3-19.
- McGowan, J.A. D.B. Chelton y A. Conversi. 1996. Plankton patterns, climate, and change in the California Current. *Cal. Coop. Oceanic. Fish. Invest. Rep.*, 37:45-68.
- Moser, H.G., R.L. Charter, P.E. Smith, D.A. Ambrose, S.R. Charter, C.A. Meyer, E.M. Sandknop y W. Watson. 1993. Distribution atlas of fish larvae in the California Current region: taxa with 1000 or more total larvae, 1951 through 1984. *Calif. Coop. Oceanic Fish. Invest. Atlas* 31.
- Moser, H.G., P.E. Smith. 1993a. Larval fish assemblages and oceanic boundaries. **En:** Moser, H.G., P.E. Smith y L.A. Fuiman (eds.), *Advances in the early life history of fishes, Part 1. Larval fish assemblages and oceanic boundaries*. *Bull. Mar. Sci.*, 53:283-289.
- Moser, H.G., P.E. Smith. 1993b. Larval fish assemblages of the California Current region and their horizontal and vertical distribution across a front. **Ea:** Moser, H.G., P.E. Smith y L.A. Fuiman (eds.), *Advances in the early life history of fishes, Part 1. Larval fish assemblages and oceanic boundaries*. *Bull. Mar. Sci.*, 53: 645-691.
- Moser, H.G., P.E. Smith y L.E. Eber. 1987. Larval fish assemblages in the California Current region, 1954-1 960. A period of dynamic environmental change. *Calif. Coop. Oceanic Fish. Invest. Rep.*, 28:97-1 27.
- Nelson, J.S. 1994. *Fishes of the world*. John Wiley and Sons, 3a ed. 624 pp.
- Norton, J., D. McLain, R. Brainard y D. Husby. 1985. The 1982-83 El Niño event off Baja California and Alta California and its ocean climate context. En: Wooster, W. y D. L. Fluharty (eds.), *El Niño North: Niño effects in the Subarctic Pacific Ocean*, págs. 44-72.
- Odum, E.P. 1972. *Ecología*. Editorial Interamericana, 3a ed. 639 pp.
- Owen, R.W. 1980. Eddies of the California Current System: physical and ecological characteristics. **En:** Power, D.W. (ed.), *The California Islands, Proceedings of a Multidisciplinary Symposium*. Santa Barbara Museum of Natural History, págs. 237-263.
- Parés-Sierra, A., M. López y E.G. Pavía. 1997. Oceanografía física del Océano Pacífico Nororiental. **En:** Lavín, M.F. (ed.), *Contribuciones a la Oceanografía Física en México*. Monografía No. 3, Unión Geofísica Mexicana, págs. 1-24.
- Parrish, R.H., A. Bakun, D.M. Husby y C.S. Nelson. 1983. Comparative climatology of selected environmental processes in relation to eastern boundary current pelagic fish reproduction. **En:** Sharp, G.D. y J. Csirke (eds.), *Proceedings of the expert consultation to examine changes in abundance and species composition of neritic fish resources*, San José, Costa Rica, 18-29 April 1983. *F.A.O. Fish Rep.*, 2(293):731-777.
- Parrish, R.H., C.S. Nelson y A. Bakun. 1981. Transport mechanisms and reproductive success of fishes in the California Current. *Biolog. Oceanogr.*, 1: 175-203.
- Peterman, R.M. y M.J. Bradford. 1987. Wind speed and mortality rate of a marine fish, the northern anchovy

(*Engraulis mordax*). Science, 235:354-356.

- Power, J.H. 1986. A model of the drift of northern anchovy, *Engraulis mordax*, larvae in the California Current. Fish. Bull., 81:585-603.
- Reid, J.L. Jr. y R.A. Schwartzlose. 1962. Direct measurements of the Davison Current off Central California. J. Geophys. Res., 67:2491-2497.
- Roesler, C.S. y D.B. Chelton. 1987. Zooplankton variability in the California Current, 1951-1982. Calif. Coop. Oceanic Fish. Invest. Rep., 28:59-86.
- Sakuma, K.M. y R.J. Larson. 1995. Distribution of pelagic metamorphic-stage sanddabs *Citharichthys sordidus* y *C. stigmaeus* within areas of upwelling off central California. Fish. Bull., 93:516-529.
- Sandknop, E.M., R.L. Charter, H.G. Moser y J.D. Ryan. 1987a. Ichthyoplankton and station data for California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations survey cruises in 1952. U.S. Dep. Commer., NOAA Tech. Memo., NOAA-TM-NMFS-SWFC-80, 207 pp.
- Sandknop, E.M., R.L. Charter, H.G. Moser y J.D. Ryan. 1987b. Ichthyoplankton and station data for California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations survey cruises in 1958. U.S. Dep. Commer., NOAA Tech. Memo., NOAA-TM-NMFS-SWFC-86, 248 pp.
- Sandknop, E.M., R.L. Charter, H.G. Moser, C.A. Meyer y A.E. Hays. 1988a. Ichthyoplankton and station data for California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations survey cruises in 1961. U.S. Dep. Commer., NOAA Tech. Memo., NOAA-TM-NMFS-SWFC-92, 167 pp.
- Sandknop, E.M., R.L. Charter, H.G. Moser, C.A. Meyer y A.E. Hays. 1988b. Ichthyoplankton and station data for California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations survey cruises in 1964. U.S. Dep. Commer., NOAA Tech. Memo., NOAA-TM-NMFS-SWFC-95, 222 pp.
- Sandknop, E.M., R.L. Charter, H.G. Moser, C.A. Meyer y A.E. Hays. 1988c. Ichthyoplankton and station data for California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations survey cruises in 1968. U.S. Dep. Commer., NOAA Tech. Memo., NOAA-TM-NMFS-SWFC-99, II 2 pp.
- Sandknop, E.M., R.L. Charter, H.G. Moser, C.A. Meyer y A.E. Hays. 1988d. Ichthyoplankton and station data for California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations survey cruises in 1978. U.S. Dep. Commer., NOAA Tech. Memo., NOAA-TM-NMFS-SWFC- II 1, 216 pp.
- Schwartzlose, R.A. 1963. Nearshore currents of the western United States and Baja California as measured by drift bottles. Calif. Coop. Oceanic Fish. Invest. Rep., 9:15-22.
- Schwing, F.B., M. O'Farrel, J. Steger y K. Baltz. 1996. Coastal upwelling indices, West coast of North America 1946-1995. Commer., NOAA Tech. Memo., NOAA-TM-NMFS-SWFC-231, 207 pp.
- Shin, Y.J., C. Roy y P. Cury. 1998. Clupeoids Reproduction Strategies in Upwelling Areas: a tentative generalization. Ed: Durand, M.H., P. Cury, R. Mendelssohn, C. Roy, A. Bakun y D. Pauly (eds.), Global versus local changes in upwelling systems. ORSTOM Éditions, págs. 409-422.
- Sinclair, M., M.J. Tremblay y P. Bernal. 1985. El Niño events and variability in a Pacific mackerel (*Scomber japonicus*) survival index: support for Hjort's second hypothesis. Can. J. Fish Aquat. Sci., 42:602-608.
- Smith, P.E. 1972. The increased spawning biomass of northern anchovy, *Engraulis mordax*. Fish. Bull., 70:849-874.
- Smith, P.E. y R. Lasker. 1978. Position of larval fish in an ecosystem. Rapp. P.-v. Réunion Cons. Int. Explor. Mer,

173:77-84.

- Smith, P.E. y S.L. Richardson. 1979. Técnicas estandar para prospecciones de huevos y larvas de peces pelágicos. FAO, Doc.Téc. Pesca No. 175, 107 pp.
- StatSoft, Inc. 1995. STATISTICA for Windows [Computer program manual]. Tulsa, OK: StatSoft, Inc., 2325 East 13th Street, Tulsa, OK 74104, (918) 583-4149, fax: (918) 583-4376.
- Stevens, E.G., R.L. Charter, H.G. Moser y M.S. Busby. 1987a. Ichthyoplankton and station data for California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations survey cruises in 1953. U.S. Dep. Commer., NOAA Tech. Memo., NOAA-TM-NMFS-SWFC-81, 186 pp.
- Stevens, E.G., R.L. Charter, H.G. Moser y M.S. Busby. 1987b. Ichthyoplankton and station data for California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations survey cruises in 1956. U.S. Dep. Commer., NOAA Tech. Memo., NOAA-TM-NMFS-SWFC-84, 189 pp.
- Stevens, E.G., R.L. Charter, H.G. Moser y M.S. Busby. 1987c. Ichthyoplankton and station data for California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations survey cruises in 1959. U.S. Dep. Commer., NOAA Tech. Memo., NOAA-TM-NMFS-SWFC-87, 273 pp.
- Stevens, E.G., R.L. Charter, H.G. Moser y L.R. Zins. 1988a. Ichthyoplankton and station data for California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations survey cruises in 1965. U.S. Dep. Commer., NOAA Tech. Memo., NOAA-TM-NMFS-SWFC-96, 220 pp.
- Stevens, E.G., R.L. Charter, H.G. Moser y L.R. Zins. 1988b. Ichthyoplankton and station data for California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations survey cruises in 1969. U.S. Dep. Commer., NOAA Tech. Memo., NOAA-TM-NMFS-SWFC-100, 265 pp.
- Stevens, E.G., R.L. Charter, H.G. Moser y C.A. Meyer. 1990. Ichthyoplankton and station data for California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations survey cruises in 1984. U.S. Dep. Commer., NOAA Tech. Memo., NOAA-TM-NMFS-SWFC-141, 157 pp.
- Sumida, B.Y., R.L. Charter, H.G. Moser y D.L. Snow. 1987a. Ichthyoplankton and station data for California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations survey cruises in 1954. U.S. Dep. Commer., NOAA Tech. Memo., NOAA-TM-NMFS-SWFC-82, 207 pp.
- Sumida, B.Y., R.L. Charter, H.G. Moser y D.L. Snow. 1987b. Ichthyoplankton and station data for California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations survey cruises in 1957. U.S. Dep. Commer., NOAA Tech. Memo., NOAA-TM-NMFS-SWFC-85, 225 pp.
- Sumida, B.Y., R.L. Charter, H.G. Moser y D.L. Snow. 1988a. Ichthyoplankton and station data for California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations survey cruises in 1962. U.S. Dep. Commer., NOAA Tech. Memo., NOAA-TM-NMFS-SWFC-93, 179 pp.
- Sumida, B.Y., R.L. Charter, H.G. Moser y D.L. Snow. 1988b. Ichthyoplankton and station data for California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations survey cruises in 1966. U.S. Dep. Commer., NOAA Tech. Memo., NOAA-TM-NMFS-SWFC-97, 287 pp.
- Sumida, B.Y., R.L. Charter, H.G. Moser y D.L. Snow. 1988c. Ichthyoplankton and station data for California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations survey cruises in 1972. U.S. Dep. Commer., NOAA Tech. Memo., NOAA-TM-NMFS-SWFC-109, 219 pp.
- Sumida, B.Y. y H.G. Moser. 1980. Food and feeding of Pacific hake larvae, *Merluccius productus*, off southern California and northern Baja California. Calif. Coop. Oceanic Fish. Invest. Rep., 21 :161-166.

- Svedrup, H.U., M.W. Johonson y R.H. Fleming. 1942. The oceans, their physics, chemistry and general biology. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, N.J. 1087 pp.
- Tabchnick, B.G. y L.S. Fidell. 1996. Using multivariate statistics. Harper Collins College Publishers, 3a. ed. 880 pp.
- Vladimirov, V.I. 1975. Critical periods in the development of fishes. J. Ichtyol., 15:851-868.
- Ward, J.H. 1963. Hierarchical grouping to optimize an objective function. J. Amer. Stat. Ass., 58:236.
- Watanabe, Y., H. Zenitani y R. Kimura. 1996. Offshore expansion of spawning of the japanese sardine, *Sardinops melanostictus*, and its implications for egg and larval survival. Can. J. Fish Aquat. Sci., 53:55-61.
- Watanabe, Y., H. Zenitani y R. Kimura. 1997. Variations in spawning ground area and egg density of the japanese sardine in Pacific coastal and oceanic waters. Fish. Oceanogr., 6:35-40.
- Wirtki, K. 1965. Surface currents of the Eastern Tropical Pacific Ocean. Inter-Ameritan Trop. Tuna Comm., Bull., 9:63-97.
- Wroblewski, J.S. 1984. Formulation of growth and mortality of larval northern anchovy in a turbulent feeding environment. Mar. Ecol. Prog. Ser., 20:13-22.
- Wroblewski, J.S. y J.G. Richdman. 1987. The non-linear response of plankton to wind mixing events - implications for survival of larval northern anchovy. J. Plankton Res., 9:103-123.
- Wroblewski, J.S., J.G. Richdman y G.L. Mellor. 1989. Optimal wind conditions for the survival of larval northern anchovy, *Engraulis mordax*: a modeling investigation. Fish. Bull., 87:287-395.

Anexos

Anexo 1. Listado sistemático de las especies. Basado en el esquema clasificatorio propuesto por Nelson (1994).

Phylum Chordata

Subphylum Vertebrata

Superclase Gnathostomata

Grado Teleostomi

Clase Actinopterygii

Subclase Neopterygii

División Teleostei

Subdivisión Clupeomorpha

Orden Clupeiformes

Suborden Clupeoidei

Familia Engraulidae

Subfamilia Engraulinae

Engraulis mordax Girard 1856

Familia Clupeidae

Subfamilia Clupeinae

Sardinops caeruleus (Girard 1856)

Subdivisión Euteleostei

Superorden Protacanthopterygii

Orden Osmeriformes

Suborden Argentinoidei

Superfamilia Argentinoidea

Familia Bathylagidae

Bathylagus ochotensis Schmidt 1938

Bathylagus wesethi Bolin 1938

Leuroglossus stilbicus Gilbert 1890

Superorden Stenopterygii

Orden Stomiiformes

Suborden Photichthyoidei

Familia Phosichthyidae

Vinciguerria lucetia (Garman 1899)

Superorden Scopelomorpha

Orden Myctophiformes

Familia Myctophidae

Subfamilia Myctophinae

Diogenichthys atlanticus (Tåning 1928)

Digenichthys laternatus (Garman 1899)

Protomyctophum crockeri (Bolin 1939)

Symbolophorus californiensis (Eigenmann y Eigenmann 1889)

Tarletonbeania crenularis Jordan y Gilbert 1880

Subfamilia Lampanictinae

Ceratoscopelus townsendi (Eigenmann y Eigenmann 1889)

Lampan yctus ritteri Gilbert 1915

Stenobranchius leucopsarus (Eigenmann y Eigenmann 1890)

Triphoturus mexicanus (Gilbert 1890)

Superorden Paracanthopterygii

Orden Gadiformes

Familia Merluccidae

Merluccius productus (Ayres 1855)

Superorden Acanthopterygii

Serie Percomorpha

Orden Perciformes

Suborden Percoidei

Superfamilia Percoidea

Familia Carangidae

Subfamilia Caranginae

Trachurus symmetricus (Ayres 1855)

Suborden Scombroidei

Familia Scombridae

Subfamilia Scombrinae

Tribu Scombrini

Scomber japonicus Houuttuyn 1782

Suborden Stromateoidei

Familia Centrolophidae

Jcichthys lockingtoni Jordan y Gilbert 1880

Orden Pleuronectiformes

Suborden Pleuronectoidei

Familia Paralichthyidae

Citharichthys stigmaeus Jordan y Gilbert 1883

Citharich th ys fragilis Gil bert 1890

Citharichthys xanthostigma Gilbert 1890

Anexo 2. Cálculo geométrico del primer componente principal (**f1**) de un punto que tiene una posición en un plano.

De acuerdo a las fórmulas para rotar ejes cada posición **x,y** sera redefinida considerando que:

$$x = x' \cos \alpha - y' \sin \alpha \quad (1)$$

$$y = x' \sin \alpha + y' \cos \alpha \quad (2)$$

redeterminando términos:

$$v_1 = f_1 \cos \alpha - f_2 \sin \alpha \quad (3)$$

$$v_2 = f_1 \sin \alpha + f_2 \cos \alpha \quad (4)$$

despejando **f1** de la ecuación 3:

$$f_1 = \frac{v_1}{\cos \alpha} + f_2 \tan \alpha \quad (5)$$

este equivalente de **f1** se substituye en la ecuación 4 para obtener **f2**:

$$f_2 = \frac{v_2 - v_1 \tan \alpha}{\tan \alpha \sin \alpha + \cos \alpha} \quad (6)$$

f1 entonces es:

$$f_1 = \frac{v_1}{\cos \alpha} + \frac{v_2 \tan \alpha}{\tan \alpha \sin \alpha + \cos \alpha} \quad (7)$$

Anexo 3. Representación gráfica de las distribuciones larvales en el dominio **térmico**

- Guia de figuras:

Figura A3.1. Especies pertenecientes al tipo térmico 1. **a)** Frecuencias porcentuales de las estaciones positivas (sombreado) **y** del muestreo (**línea** continua) por especie, en intervalos de un grado centígrado. **b)** cocientes de las series anteriores, los puntos por arriba de la **línea** recta (**=1**) denotan temperaturas preferenciales en la distribución.

Figura A3.2. Igual que **A3.1**, pero para las especies del tipo térmico 2.

Figura A3.3. Igual que **A3.1**, pero para las especies del tipo **térmico** 3.

Figura A3.4. Igual que **A3.1**, pero para las especies del tipo térmico 4.

Figura A3.5. Igual que **A3.1**, pero para las especies del tipo **termico** 5.

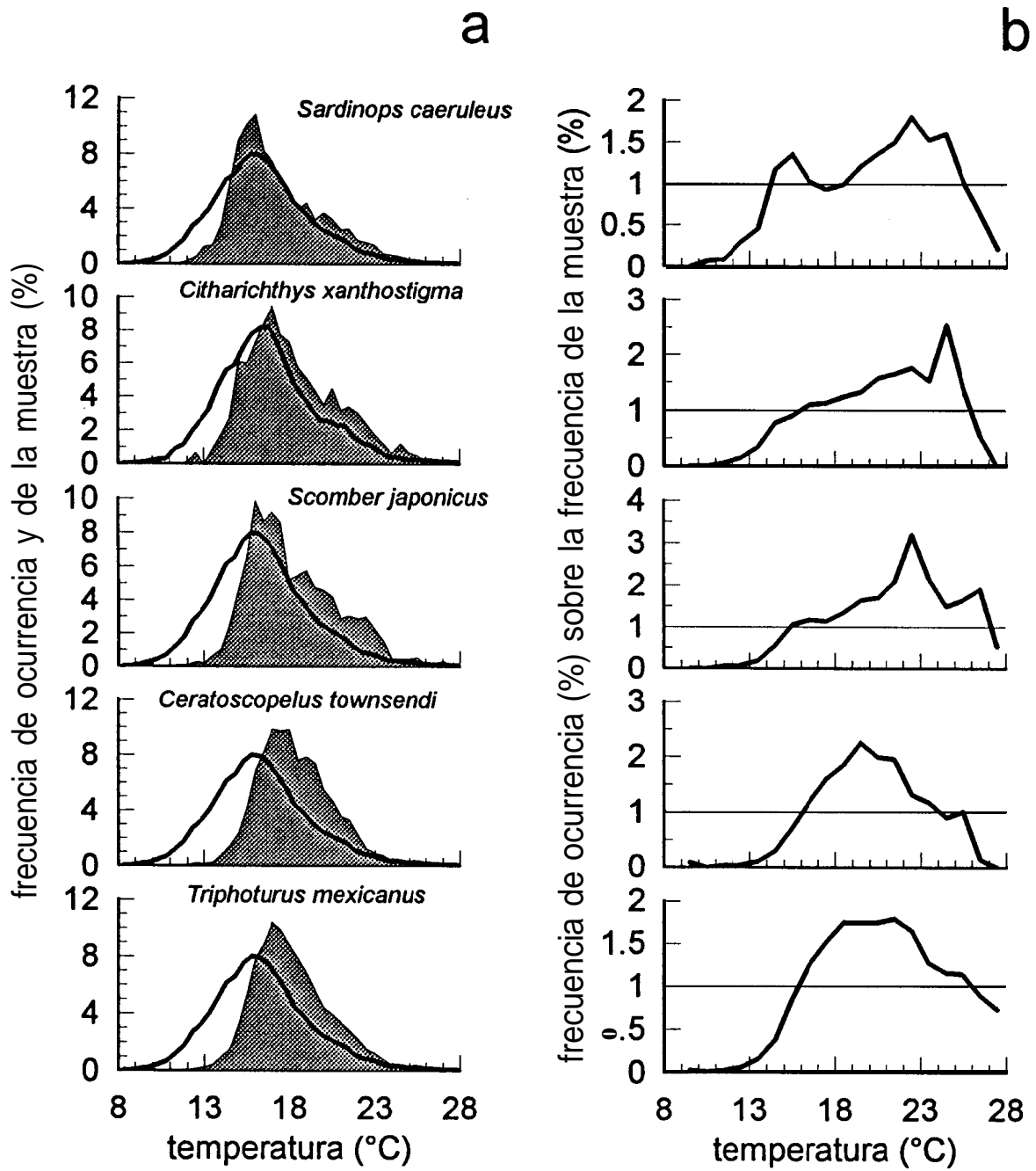


Figura A3.1

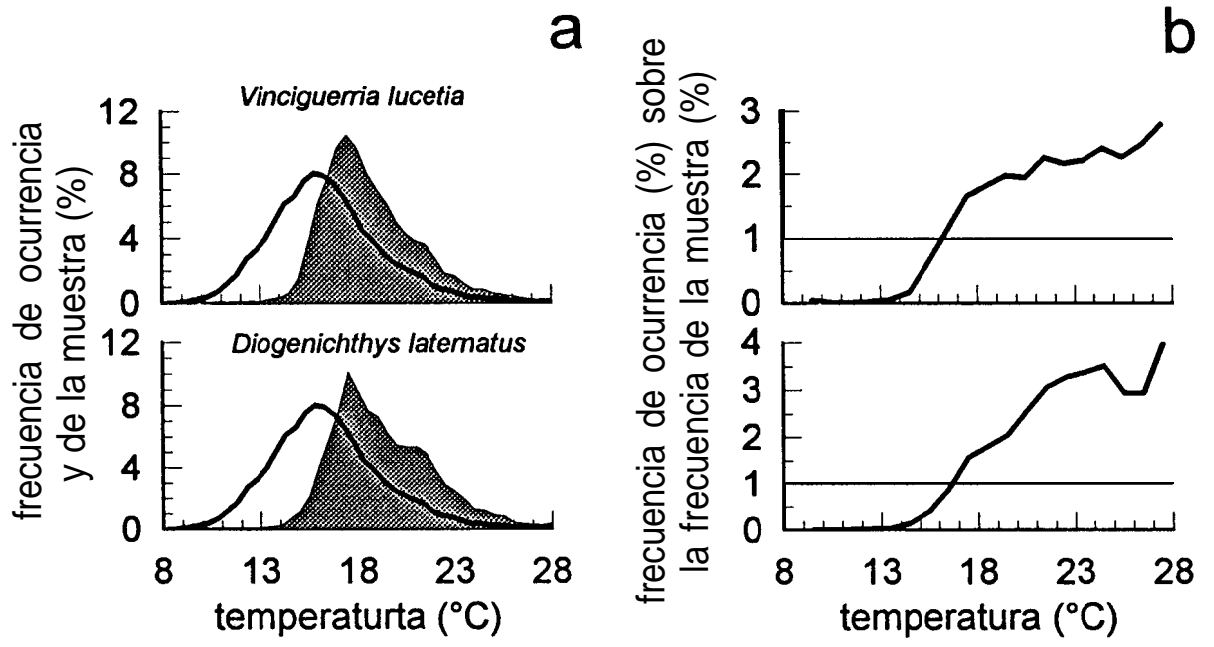


Figura A3.2

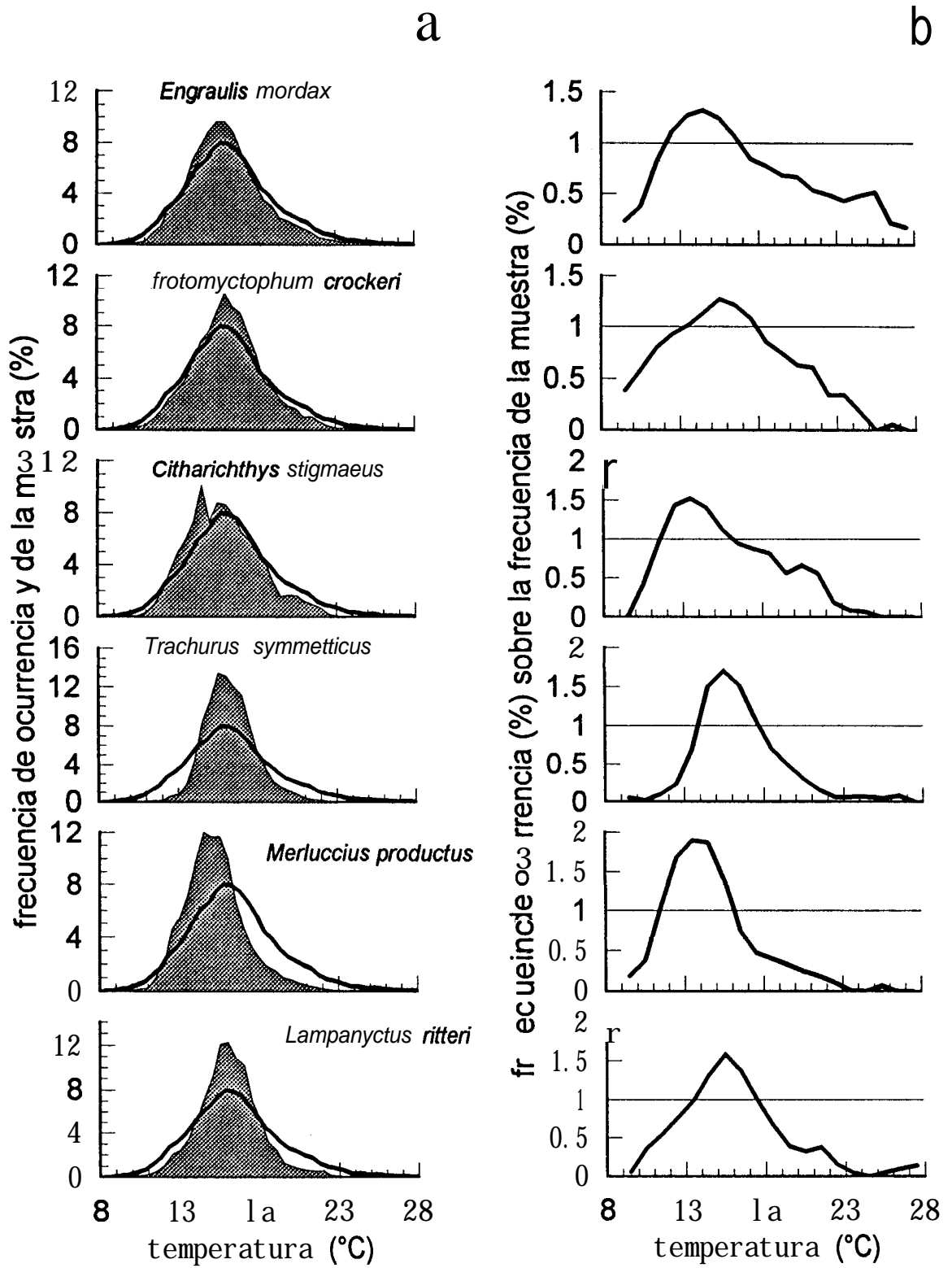


Figura A3.3

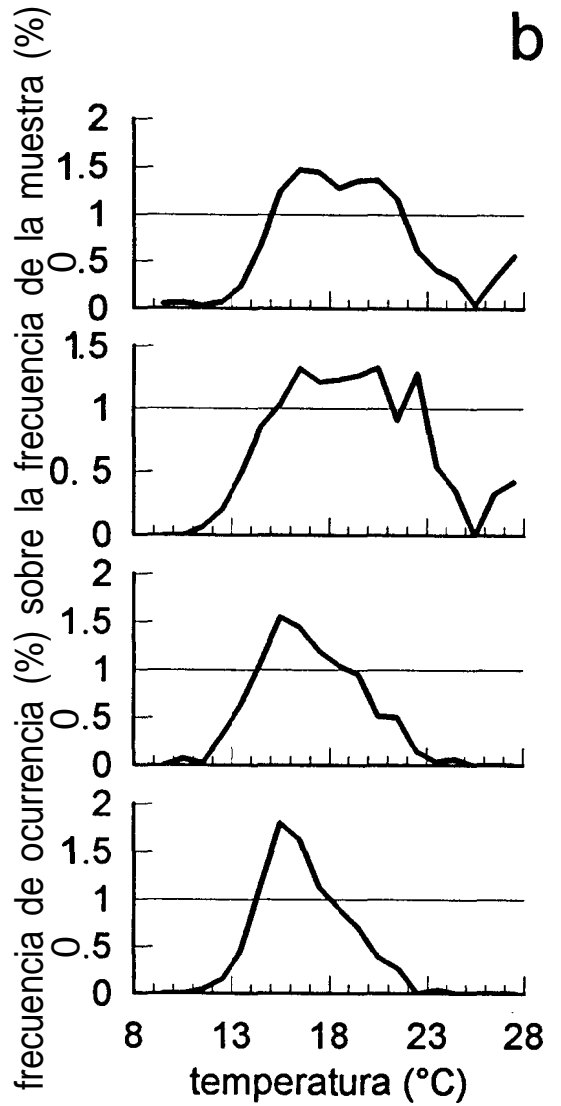
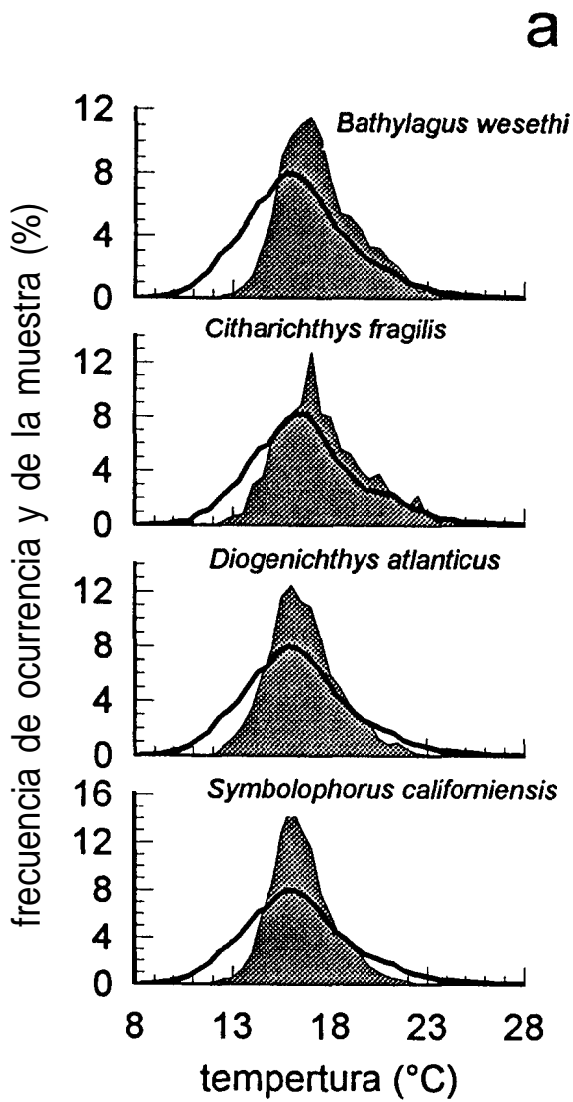


Figura A3.4

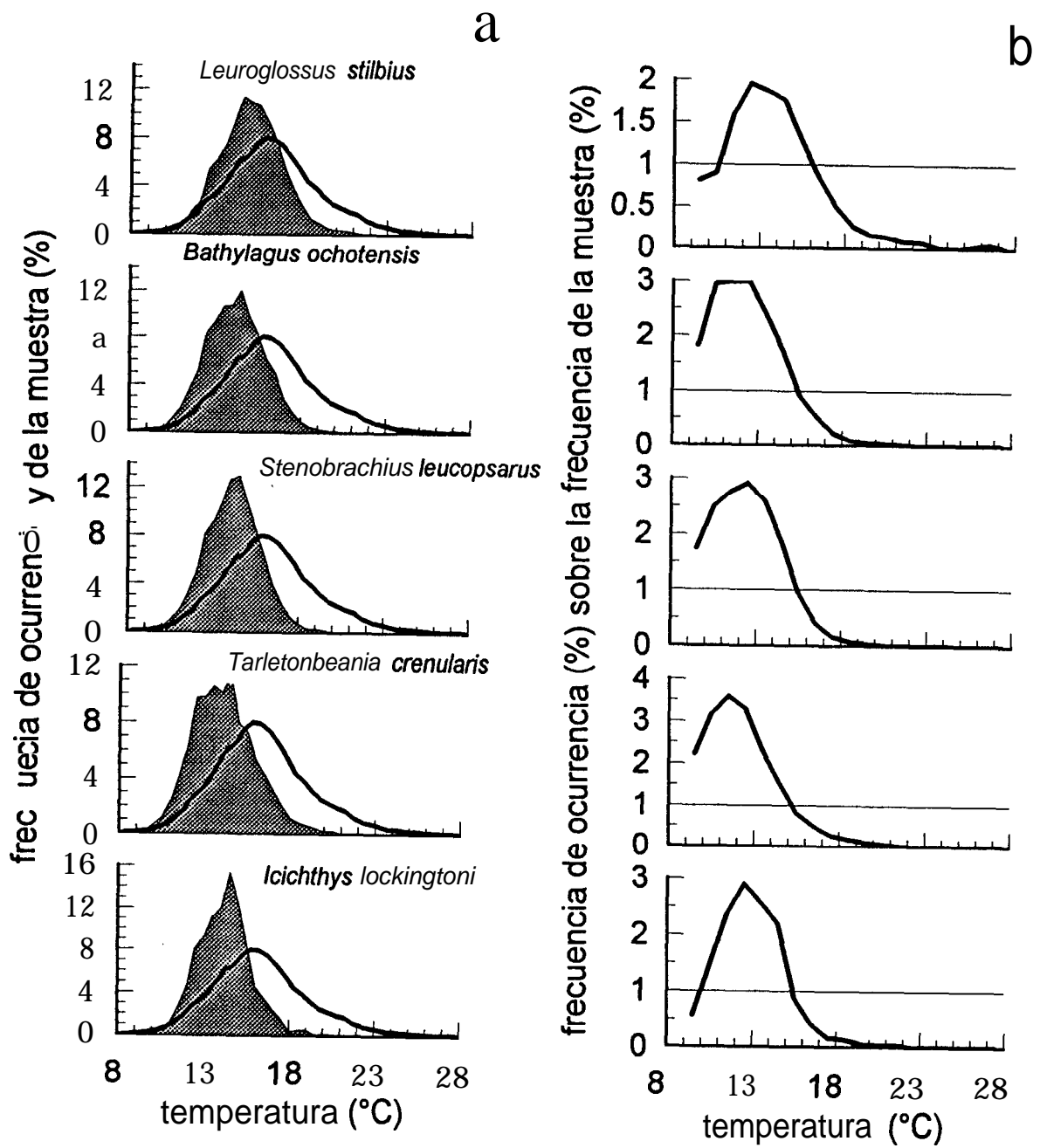


Figura A3.5

Anexo 4. Representación gráfica de las distribuciones larvales en el dominio temporal.

- Guía de figuras:

Figura A4.1. Especies del tipo temporal 1. **a)** frecuencias porcentuales de las estaciones positivas (sombreado) **y** el muestreo (línea continua) por especie, en intervalos de un mes (1 = enero, ..., 12 = diciembre). **b)** cocientes de las series anteriores, los puntos por arriba de la línea recta ($= 1$) denotan meses preferenciales en la distribución.

Figura A4.2. Igual que **A4.1**, pero para las especies del tipo temporal 2.

Figura A4.3. Igual que **A4.1**, pero para las especies del tipo temporal 3.

Figura A4.4. Igual que **A4.1**, pero para las especies del tipo temporal 4.

Figura A4.5. Igual que **A4.1**, pero para las especies del tipo temporal 5.

Figura A4.6. Igual que **A4.1**, pero para las especies del tipo temporal 6.

Figura A4.7. Igual que **A4.1**, pero para las especies del tipo temporal 7.

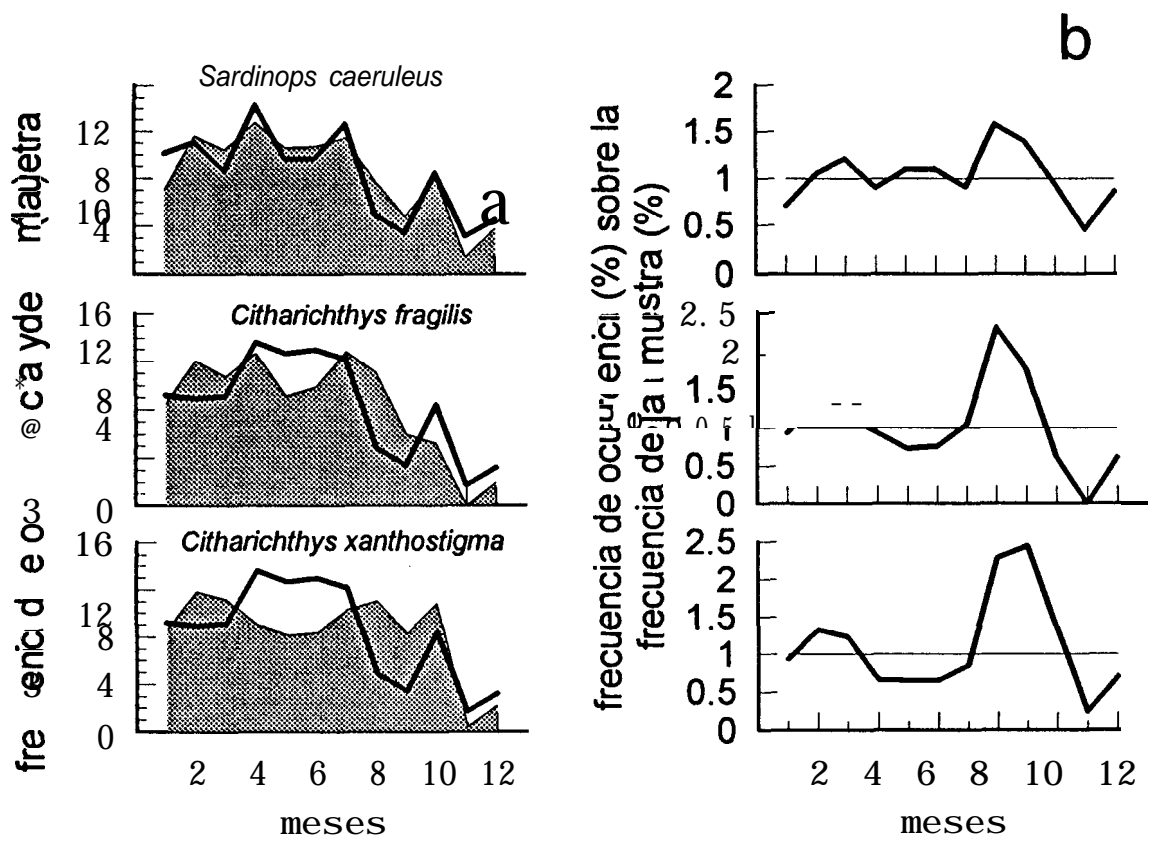


Figura A4.1

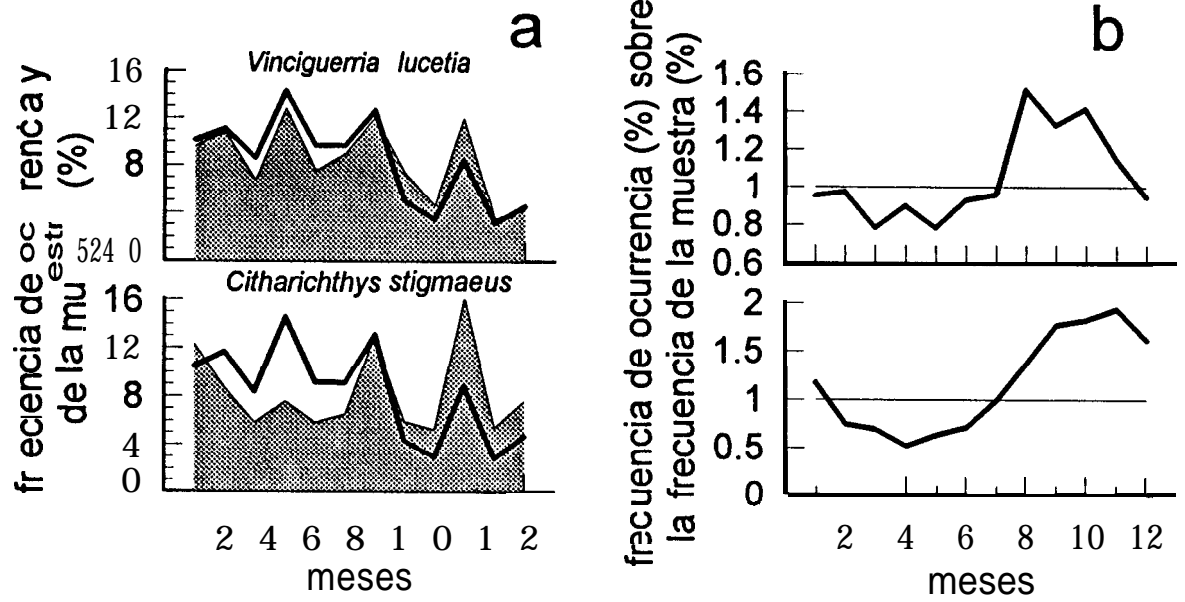


Figura A4.2

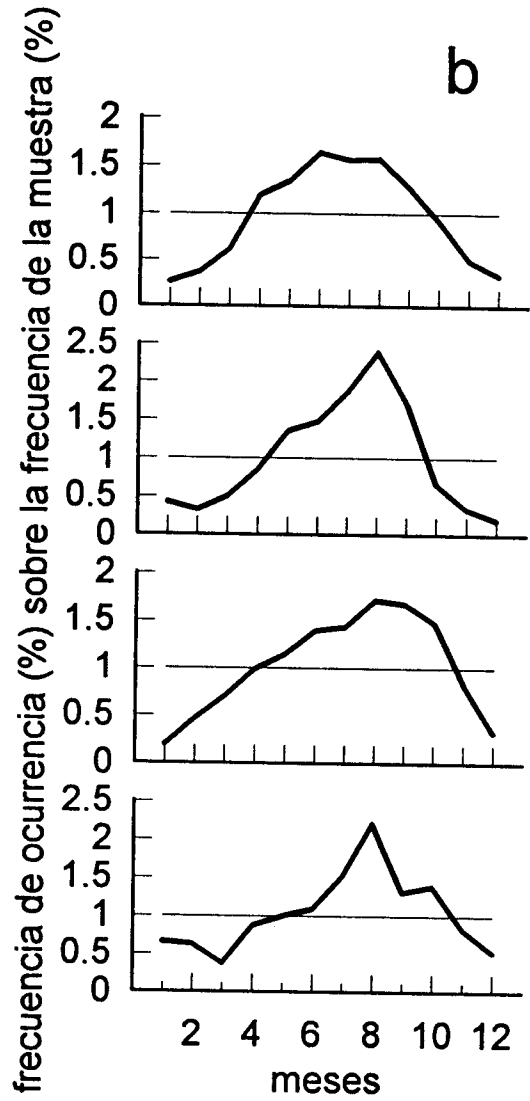
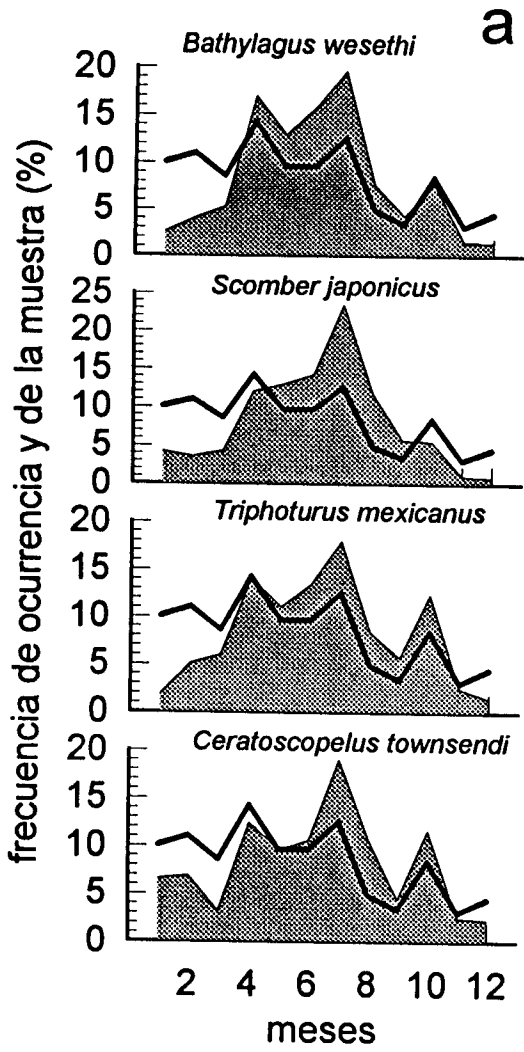


Figura A4.3

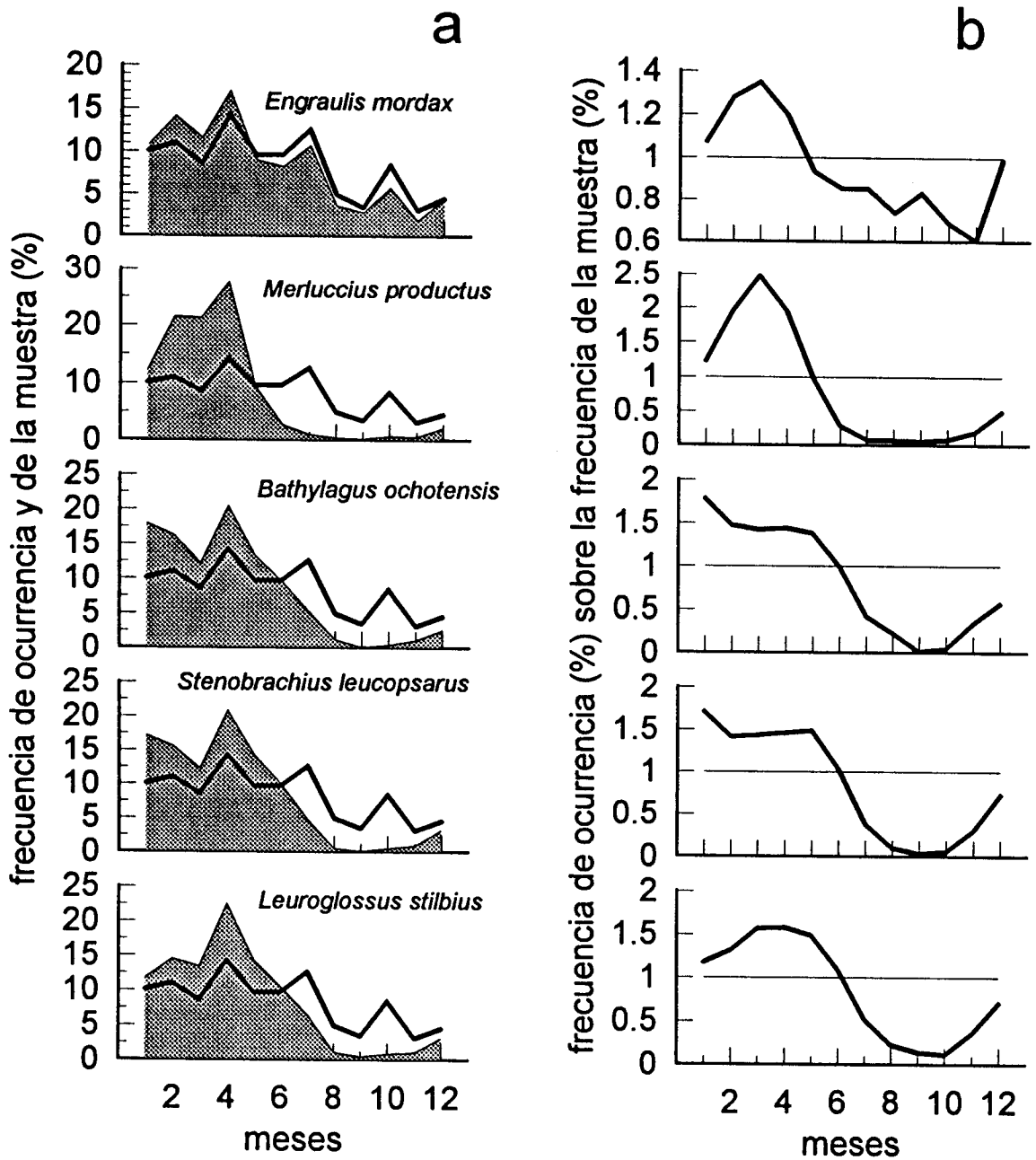


Figura A4.4

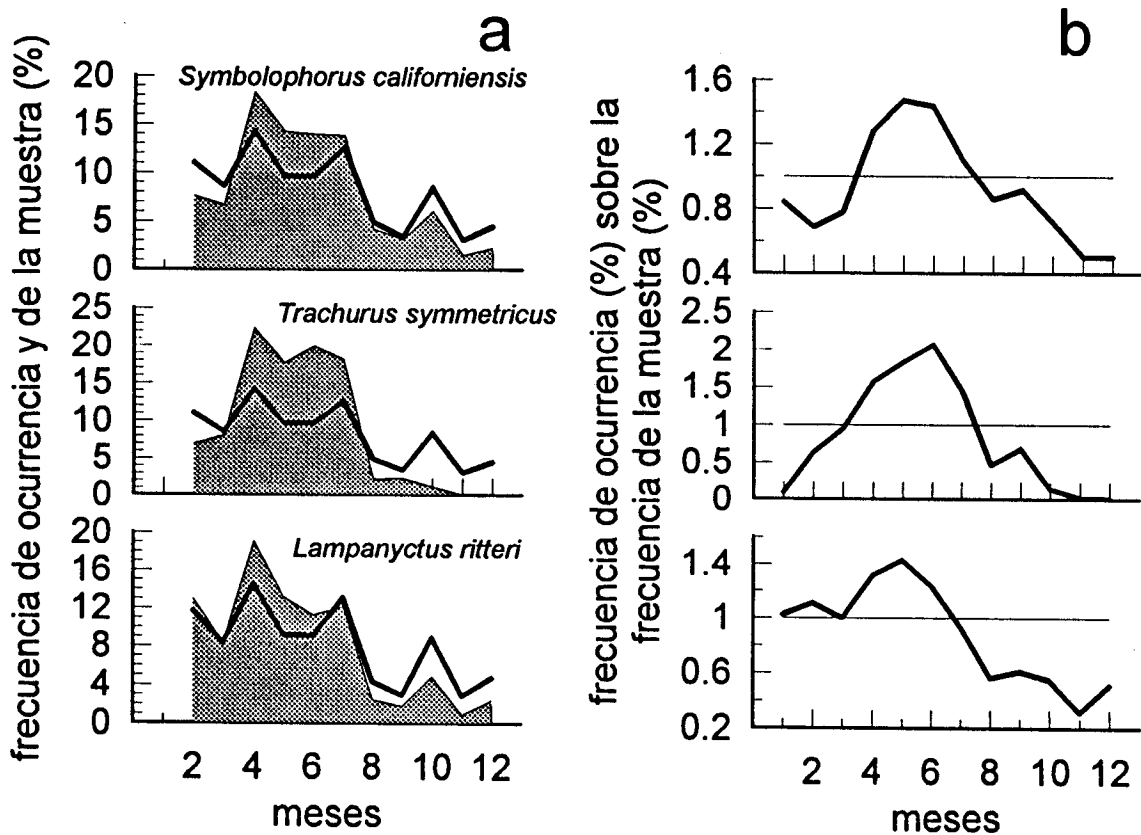


Figura A4.5

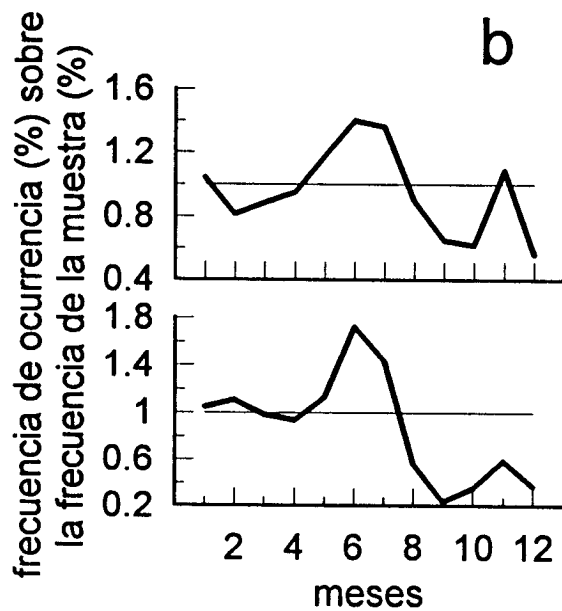
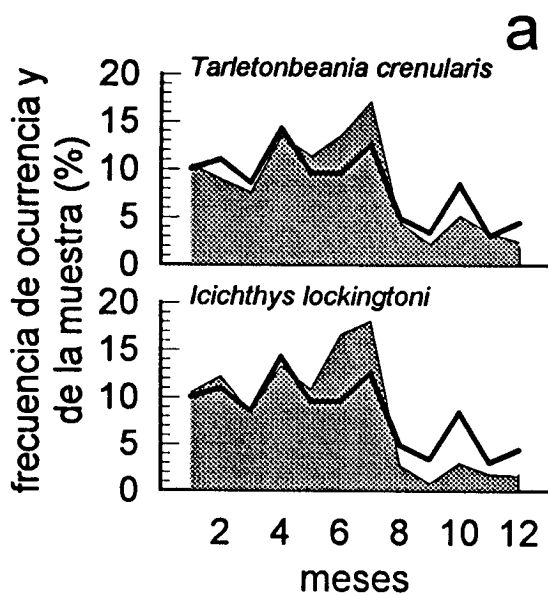


Figura A4.6

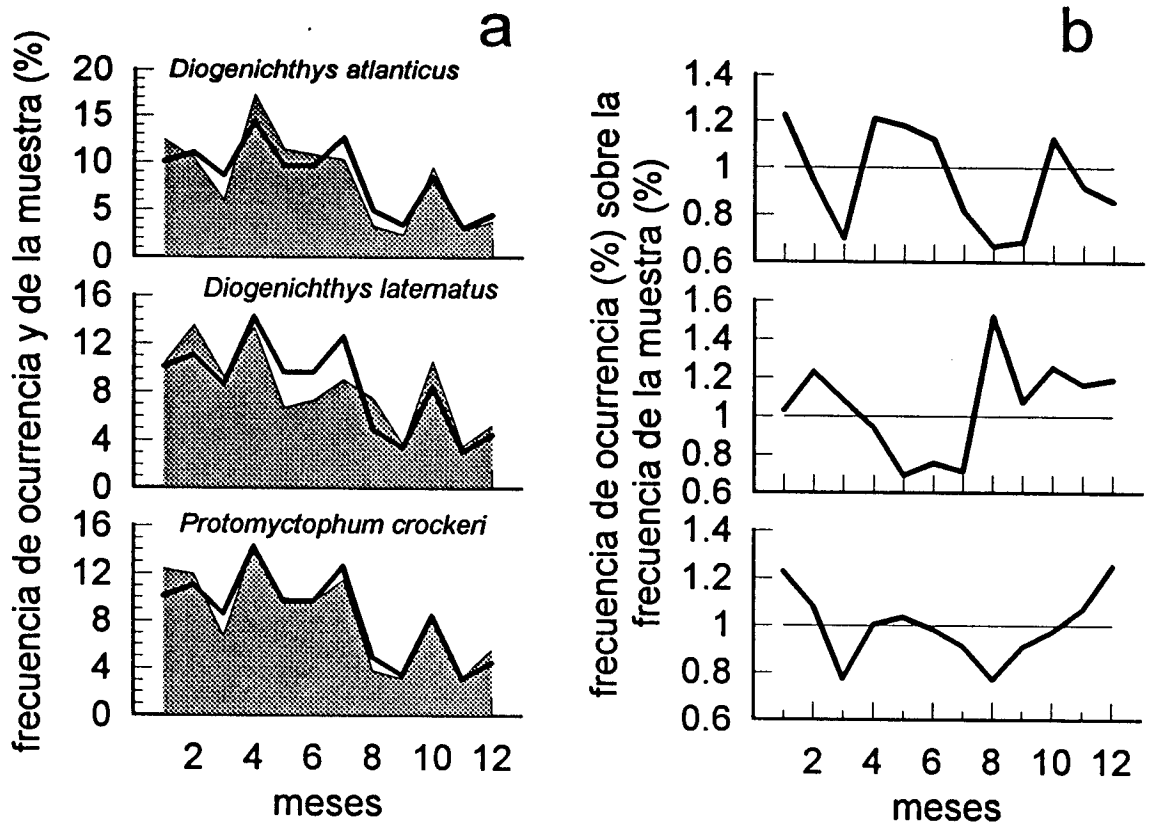


Figura A4.7

Anexo 5. Representación gráfica de las distribuciones larvales en el dominio espacial.

- Guía de figuras

Figura A5.1. Especies del tipo espacial 1. Las **isolíneas** representan cocientes entre la frecuencia porcentual de estaciones positivas **y** la frecuencia porcentual del muestreo, para cuadrantes de un grado por un grado (el valor se ubica en el centro). Los valores mayores a 1 denotan cuadrantes preferenciales en la distribución.

Figura A5.2. Igual que A5.1, pero para las especies del tipo espacial 2.

Figura A5.3. Igual que **A5.1**, pero para las especies del tipo espacial 3.

Figura A5.4. Igual que **A5.1**, pero para las especies del tipo espacial 4.

Figura A5.5. Igual que A5.1, pero para las especies del tipo espacial 5.

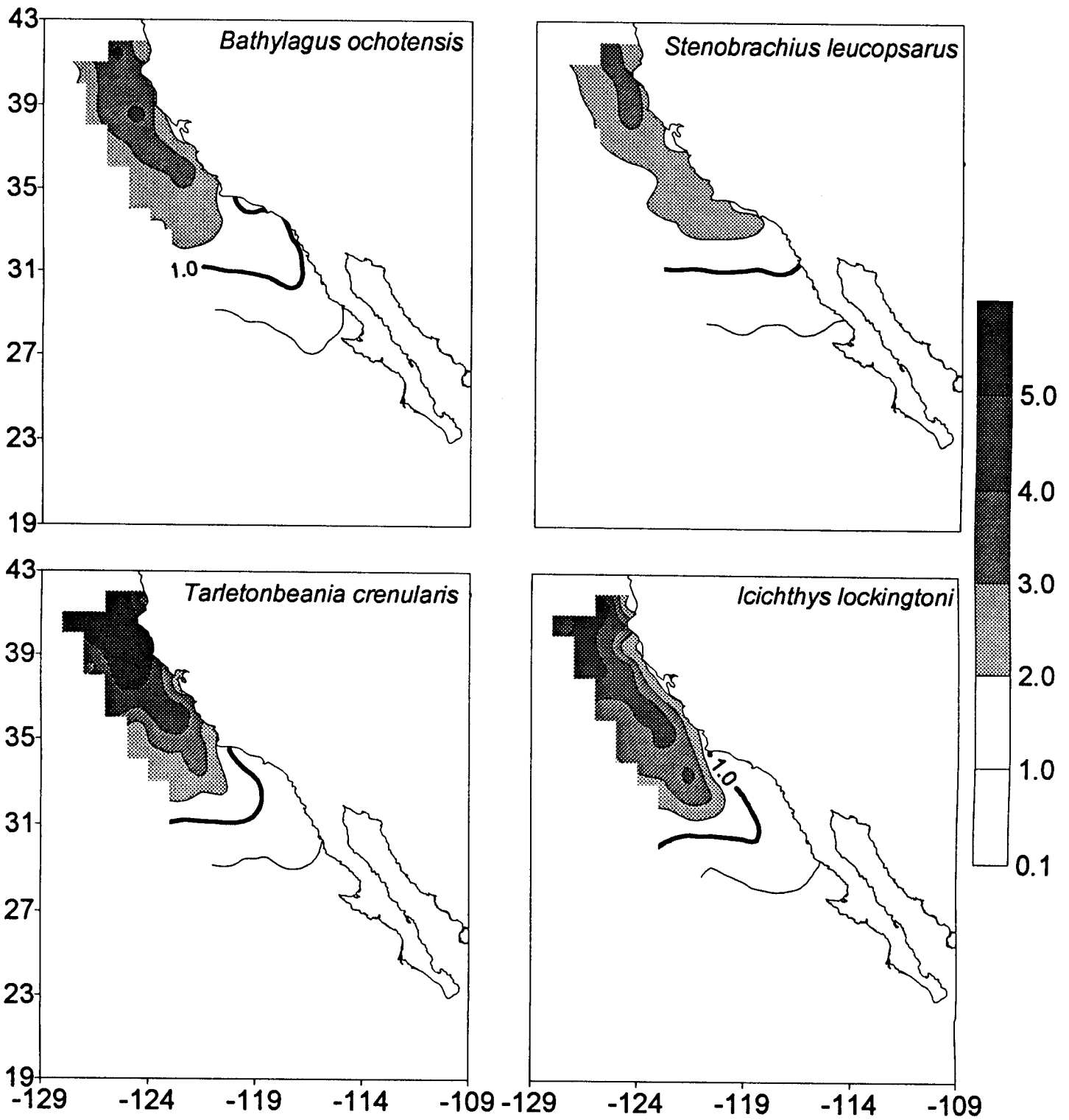


Figura A5.1

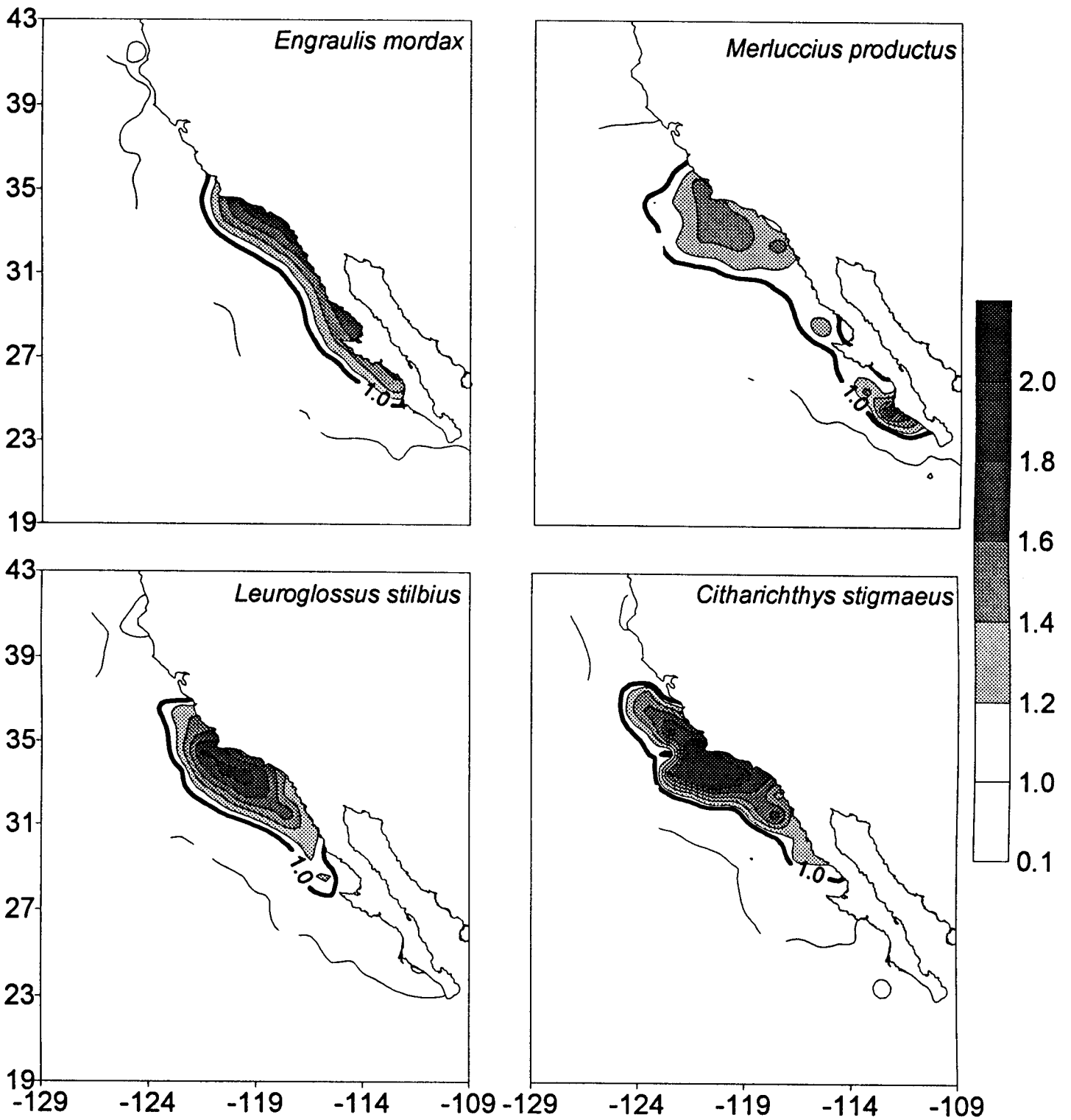


Figura A5.2

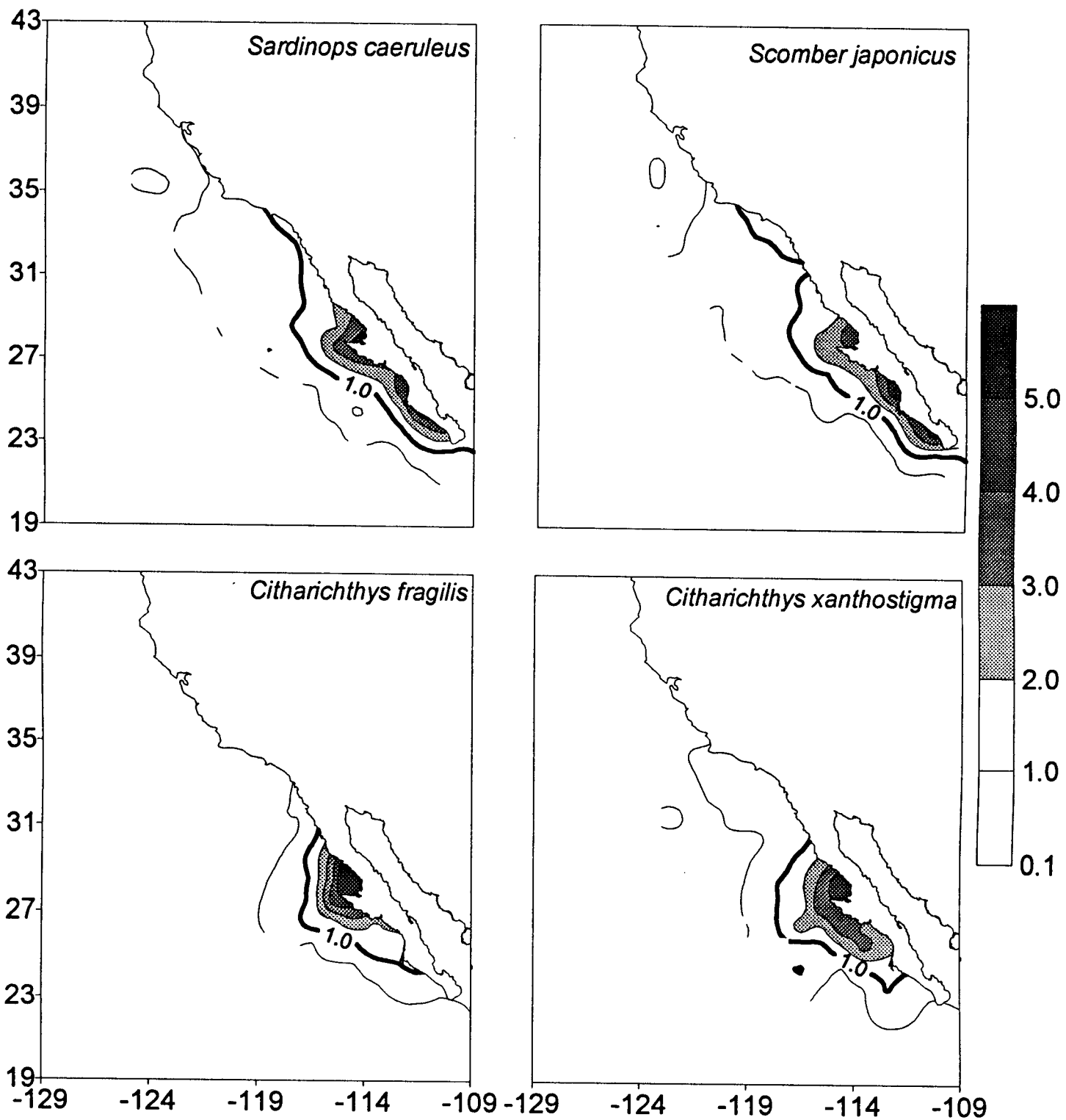


Figura A5.3

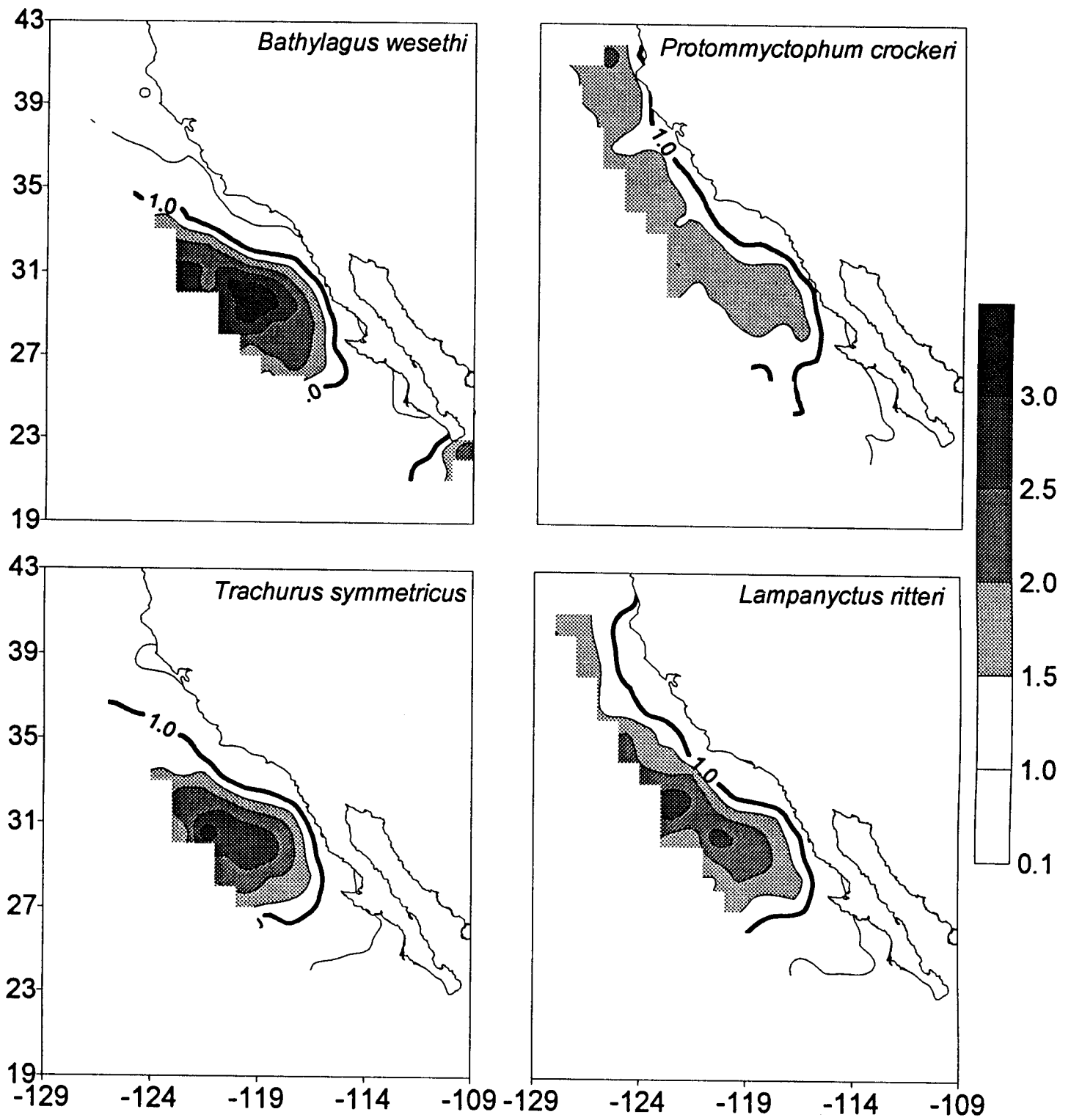


Figura A5.4

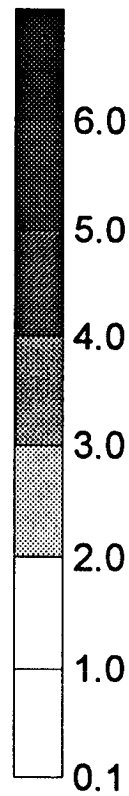
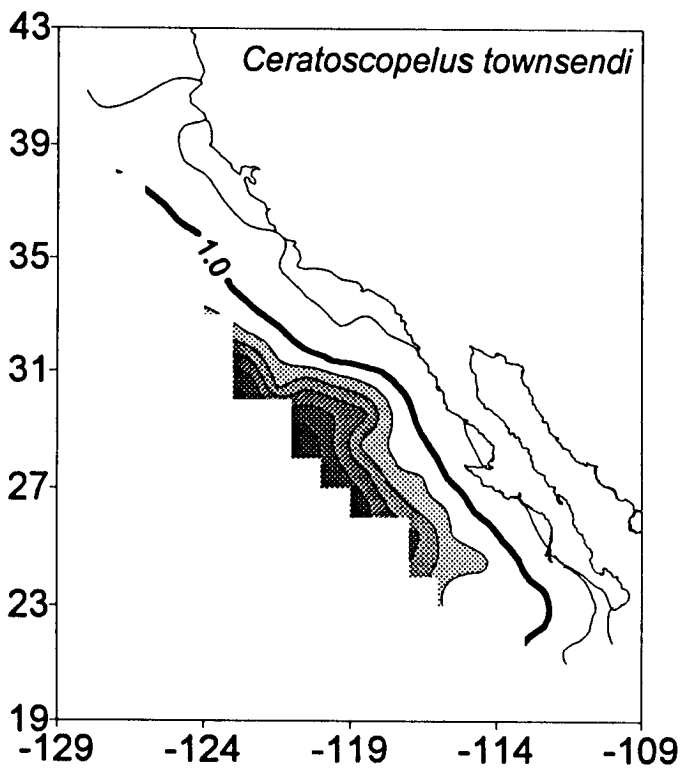
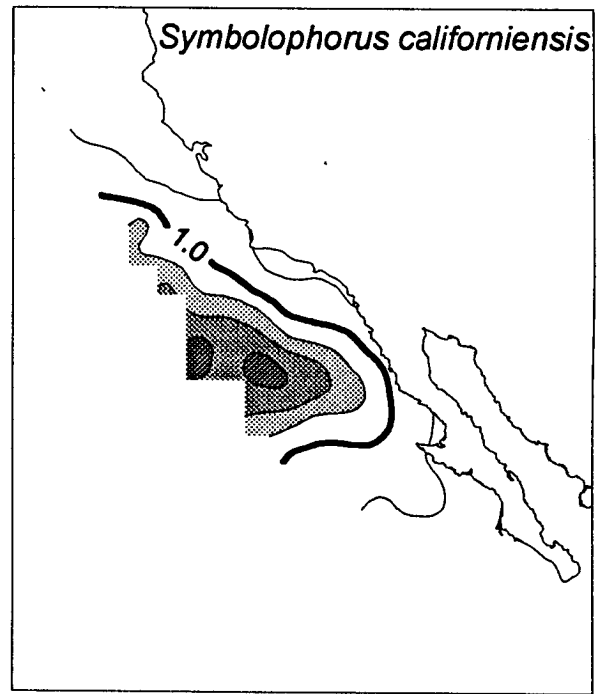
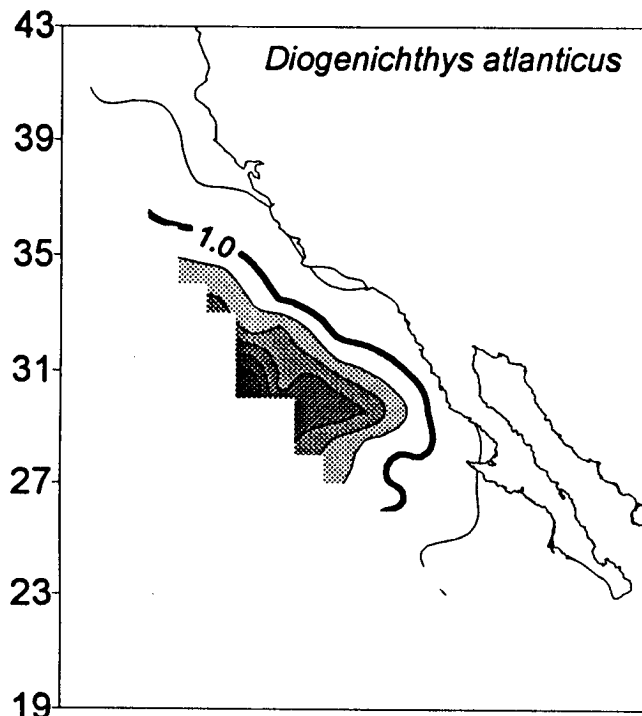


Figura A5.4. Continuación

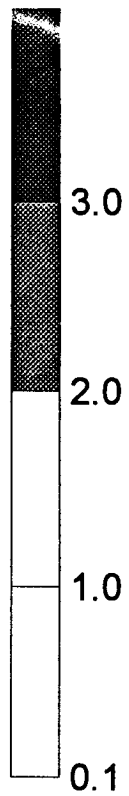
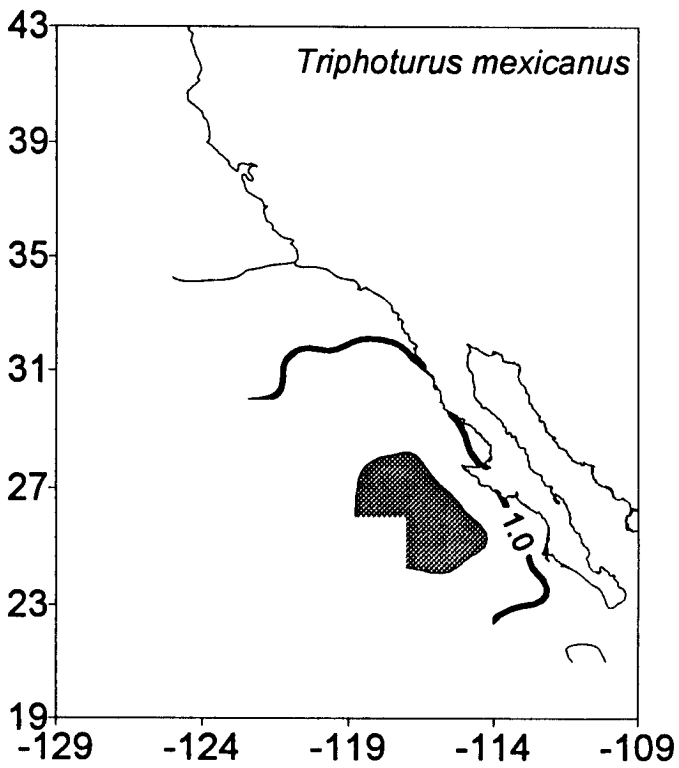
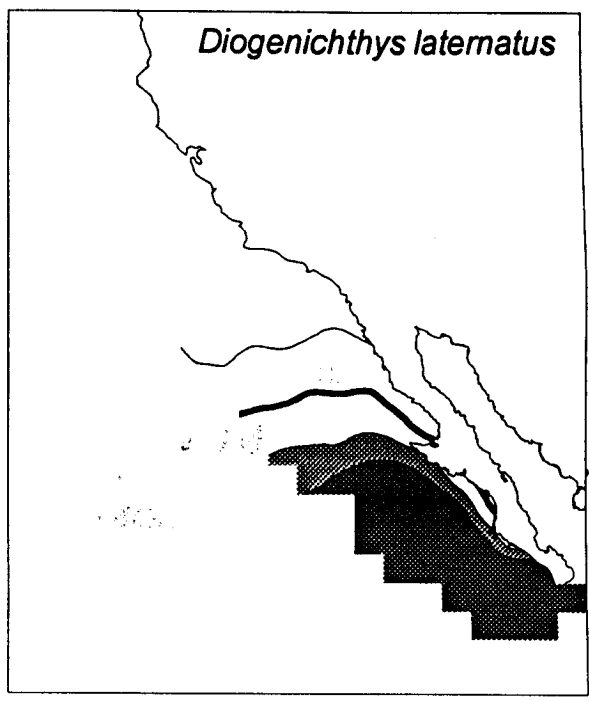
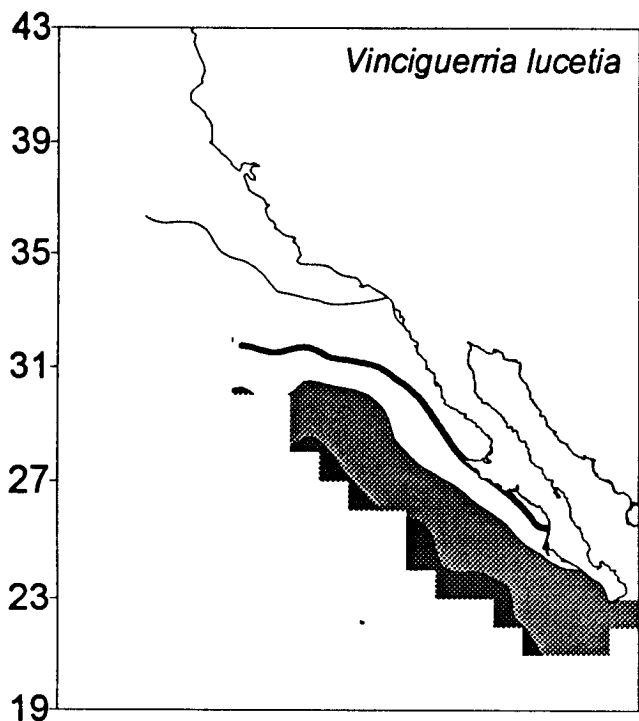


Figura A5.5